ACTA PALAEONTOLOGICA POLONICA

Przestrzenny model mikro- i nanostrukturalnej budowy szkieletu Scleractinia jako zapis procesu biokalcyfikacji

Jarosław Stolarski
Acta Palaeontologica Polonica 48 (4), 2003: 497-530

Cechy mikrostrukturalnej budowy szkieletu (w szczególności septów) korali sześciopromiennych (Scleractinia) stanowią od kilkudziesięciu lat podstawę rozważań filogenetycznych oraz taksonomii tej grupy. W ostatnich latach rozpoznane w wyniku pogłębionej analizy mikrostrukturalnej cechy szkieletowe uzupełniają, a niekiedy potwierdzają hipotezy filogenetyczne wysuwane na podstawie badań genetycznych współczesnych Scleractinia (np. Cuif et al. 2003: Zoologica Scripta 32, 459-473.). Badania szkieletu, w tym mikrostrukturalne, stanowią jedyną metodę badań wymarłych grup korali. Dane geochemiczne i izotopowe zawarte w szkieletach współczesnych i kopalnych korali dostarczają ważnych wskazówek dotyczących przemian środowiska. Z tego względu model powstawania i budowy szkieletu Scleractinia ma kapitalne znaczenie dla wszystkich dziedzin badawczych, w których przedmiotem badań jest szkielet.

Tradycyjny model (Bryan i Hill 1941: Proceedings of the Royal Society of Queensland 52, 78-91) zakładał, że szkielet Scleractinia zbudowany jest niemal wyłącznie z fazy mineralnej (aragonit), zaś główny wpływ organizmu na jego kształtowanie dotyczy inicjacji kalcyfikacji (utworzenia ośrodków wapnienia, tzw. centrów kalcyfikacji) oraz zapewnienia warunków do kontynuacji tego procesu w przestrzeni subepitelialnej (podnabłonkowej); po utworzeniu "centrów kalcyfikacji", wzrost szkieletu ma odbywać się analogicznie jak powstawanie węglanowych nieorganicznych struktur mineralnych o budowie współśrodkowej (sferulitów). Model Bryan'a i Hill (1941) był powszechnie używany do interpretacji obrazów mikroskopowych szkieletów korali do początku lat 90. XX wieku. Poszczególne etapy tworzenia szkieletu miały według modelu sferulitycznego obejmować: (1) powstanie centrów kalcyfikacji, zbudowanych z izometrycznych kryształów węglanu wapnia (wg niektórych autorów z kalcytu, według innych tylko z aragonitu, według jeszcze innych z aragonitu z udziałem fazy organicznej). "Centra kalcyfikacji", na podobieństwo mineralogicznych zarodków krystalizacji, stanowią ośrodki wokół których, w drugim etapie wzrostu (2) następuje krystalizacja aragonitowych włókien. W efekcie nakładania się w ontogenezie produktów kolejnych etapów wzrostu powstają beleczkowate struktury określane jako trabekule. W przekrojach poprzecznych do osi wzrostu trabekul, widoczna jest wyraźna granica miedzy centrami kalcyfikacji i włóknami, zgodnie z zakładanym dwuetapowym wzrostem. Prócz trabekul, wyróżniano też tzw. złogi wtórne (stereom) będące najbardziej zewnętrzną, pogrubiającą częścią szkieletu. Uwaga autorów klasycznych prac mikrostrukturalnych (w większości paleontologów) zwrócona była na aspekt strukturalny budowy szkieletu: rozmiar i przestrzenne ułożenie trabekul. Ważnym osiągnięciem prowadzonych w tym duchu prac było wydzielenie szeregu grup

mikrostrukturalnych, w obrębie taksonów wyróżnianym tradycyjnie na podstawie kryteriów makromorfologicznych. Najczęstszą praktyką służącą opisowi mikrostruktur było sporządzanie pojedynczych (rzadziej seryjnych), zazwyczaj poprzecznych (tylko wyjątkowo podłużnych) przekrojów szkieletu i na tej podstawie interpretowanie rozmiarów i przestrzennej organizacji trabekul. Trudności w rozgraniczeniu widzianych w przekrojach szkieletu trabekul oraz stereomu pokonywano mierząc rozmiary trabekul (odległości pomiędzy ich osią).

Zmianę "mineralogicznego" podejścia w interpretacji wzrostu szkieletu Scleractinia i stosowanego aparatu pojęciowego w badaniach paleontologicznych przyniosły prace paryskiego zespołu badawczego pod kierunkiem Jean-Pierre'a Cuifa. Wykorzystując znane w biologii koncepcje pośredniczenia biogenicznych składników organicznych („matryc organicznych”) w tworzeniu szkieletu, autorzy ci w serii publikacji udokumentowali występowanie oraz rozmieszczenie fazy organicznej w szkielecie Scleractinia, a także przeprowadzili szereg podstawowych analiz biochemicznych tych składników. Metody analityczne służące identyfikacji i analizie składu bio- i geochemicznego faz organicznej i mineralnej objęły m.in. barwienia histologiczne, metody spektroskopowe, obserwacje SEM, jednak niemal bez wyjątku oparto się na przekrojach poprzecznych oraz obserwacjach powierzchni szkieletu. Efektem tych prac było ugruntowanie się dwuetapowego modelu wzrostu, ale i zakwestionowanie koncepcji trabekuli. Zdaniem tych autorów zasadnicza różnica w organizacji i składzie geo- i biochemicznym szkieletu dotyczy "centrów kalcyfikacji" i pozostałej części określanej jako "włókna". "Centra kalcyfikacji" tworzone w pierwszej, wyraźnie odrębnej fazie wzrostu zbudowane miały być z izometrycznych (ok. 1 μm średnicy) kryształów aragonitu osadzonych w organicznej "macierzy" ("organic matrix") tworzących razem homogeniczną, wyraźnie wyodrębniającą się odpozostałej części szkieletu strefę; obserwacje wskazywały, że u niektórych korali dominować może faza organiczna). Założono, że taki model budowy "centrów kalcyfikacji" obowiązywał w czasie całej ontogenezy szkieletu. "Centra kalcyfikacji" miały tworzyć oparcie (rusztowanie) dla wzrostu pozostałej części szkieletu tj. włókien tworzonych w drugim etapie wzrostu, a nie jak sądzono dawniej „zarodkami krystalizacji” indukującymi tworzenie włókien. Włókna nie stanowią, jak zwykle przyjmowano, kryształów zbudowanych z samej fazy mineralnej, lecz są biokryształami o warstwowej, organo-mineralnej budowie. Reintepretacja budowy szkieletu pozwoliła wyciągnąć szereg wniosków dotyczących tafonomii (Gautret et. al 2000: Acta Palaeontologica Polonica 45, 107-118), zaś analiza związków organicznych zawartych w szkieletach współczesnych korali pozwoliła rozróżnić dwie ich grupy w zależności od tego, czy są to formy żyjące w symbiozie z zooksantellami, czy też niezooksantellowe. Dwuetapowy model nie uwzględniał jednak szeregu rozproszonych w literaturze obserwacji które sugerowały odmienną budowę szkieletu, np. Jell (1974: Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium, Brisbane 2, 301-320) obserwował warstwową budowę przeciętych podłużnie-radialnie "trabekul" których część osiowa składała się z szeregu nakładających się warstw mineralnych i półksiężycowatych obszarów o negatywnym reliefie z trawienia (nie była więc strefą o budowie homogenicznej).

W tej pracy przedstawiam nowy, powłokowy model budowy szkieletu w oparciu o przekroje elementów szkieletu umożliwiające ich trójwymiarową rekonstrukcje. Przestrzenne rozmieszczenie fazy organicznej i mineralnej obserwowałem w mikroskopie fluorescencyjnym (MFM) w przekrojach poprzecznych, podłużnych-radialnych i podłużnych-prostopadłych do danego elementu szkieletu. Preparaty barwione były oranżem akrydynowym wiążącym się wybiórczo z fazą organiczną. Pozostałe techniki analityczne objęły: obserwacje rejonu "centrów kalcyfikacji" przy użyciu mikroskopu sił atomowych (AFM), obserwacje powierzchni oraz reliefów trawiennych szkieletu w skaningowym mikroskopie elektronowym(SEM), a także obserwacje płytek cienkich w klasycznym mikroskopie biologicznym (TLM). Pomocne w identyfikacji różnic fazowych szkieletu okazały się mapowania geochemiczne przy użyciu mikrosondy ze spektrometrem WDS. Szczegółowy opis struktur szkieletowych oparłem na przykładzie osobniczego, niezooksantelowego (polipy bez symbiotycznych zooksantelli) korala z rodzaju Stephanocyathus, który stanowił też przedmiot wcześniejszych, prowadzonych tradycyjnymi metodami obserwacji mikrostrukturalnych. Obserwacje poszerzyłem o badania innych współczesnych korali

niezooksantellowych (Flabellum, Desmophyllum, “Ceratotrochus”), oraz zooksantellowe (Galaxea, Platygyra). Jako materiały porównawcze wykorzystałem korale kopalne o zachowanym aragonitowym szkielecie (m.in. triasowe pachytekalidy, konofylidy i stylofylidy).

Wykazałem, że u współczesnych Scleractinia cały szkielet, włączając rejon tradycyjnych „centrów kalcyfikacji” zbudowany jest z nakładających się kolejno organicznych i mineralnych powłok (warstw). W niektórych kierunkach wzrostu, powłoki te mogą ulegać przerwaniu/wyklinowaniu, jednak w innych rejonach istnieje między nimi ciągłość, w tym również między tradycyjnie wyróżnianymi "centrami kalcyfikacji" i "włóknami"; z tego względu rozróżnienie między tymi strukturami jest niejasne. Ciągłość warstw miedzy strefą „centrów” i włókien widoczna u niektórych korali wskazuje na równoczesność, a nie dwuetapowość procesu szkieletogenezy. Różnice w topografii szkieletu (np. między dystalną a boczną częścią septów) odpowiadają zatem odmiennej dynamice wzrostu jego poszczególnych części.

Opis szkieletu z tej perspektywy wymaga odmiennej terminologii niż stosowana dotychczas. W Strefie Szybkiego Wzrostu (Rapid Accretion Front, RAF), która może być rozbita na indywidualne Centra Szybkiego Wzrostu (Centers of Rapid Accretion, CRA) powstaje szkielet o udziale warstw o zwiększonej ilości składników organicznych (deposits of Rapid Accretion Front, dRAF). Z kolei w rejonach poza strefą szybkiego wzrostu szkielet zawierający mniejszą ilość składników organicznych określany jest jako Szkielet Pogrubiający (Thinckening Deposits, TD).

U Stephanocyathus w rejonie RAF naprzemianległe warstwy mineralne mają grubość ok. 1,5-2 μm, zaś warstwy wzbogacone w składniki organiczne - ok. 5-6 μm. W rejonie dRAF stowarzyszonym z fazą organiczną stwierdziłem występowanie regularnych, ziarnistych struktur szkieletowych o średnicy ok. 50 nm. W rejonie TD naprzemianległe warstwy „mineralne” i „organiczne” nie tworzą tak regularnych naprzemianległych struktur jak w dRAF, jednak uwagę zwraca dominacja fazy mineralnej. Podobna budowa rejonów RAF oraz TD występuje u pozostałych korali niezooksantelowych. W odróżnieniu od korali, których polipy nie zawierają symbiotycznych glonów, rejon TD u korali zooksantelowych tworzą warstwy „mineralne” i „organiczne” regularnie naprzemienne co 3-5 μm. Regularnie występujące różnice fazowe między warstwami TD obserwować można prócz TLM i MFM, również w SEM na nadtrawionych przekrojach: zastępują się cienkie strefy o negatywnym reliefie z trawienia (odpowiadające rejonom wzbogaconym w fazę organiczną), oraz grubsze strefy o reliefie pozytywnym (odpowiadające fazie mineralnej). Podobnie jak u współczesnych form zooksantellowych, włókna pogrubiające (TD) u triasowego konofylida wykazują podobne regularne (co ok. 5 μm) zastepowanie się stref o negatywnym i pozytywnym reliefie. Być może podobną genezę mają regularne choć nieco szerzej rozmieszczone niż u form współczesnych (co 5-8 μm) nieciągłości włókien pogrubiających ścianę pachytekalidów, widoczne szczególnie dobrze w mikroskopie optycznym. U stylofylidów (Stylophyllum paradoxum), tradycyjnie uznawanych za tzw. korale nietrabekularne, stwierdziłem występowanie w strefie RAF regularnych alternacji warstw włókien i stref wypełninych sparytem. Zakładając, że strefy wypełnione sparytem odpowiadają diagenetycznie zmienionym strefom pierwotnie wzbogaconym w materie organiczną (przemawia za tym kształt tych wypełnień) obraz budowy RAF u tego stylofylida tylko ilościowo różni się od korali „trabekularnych”, do których należą wszystkie opisane w pracy formy.

W pracy przedyskutowałem biologiczne podłoże różnic w szkieletach między formami zooksantelowymi i niezooksantelowymi, a także przypuszczalną genezę ziarnistych nanostruktur w szkielecie współczesnych korali.

Wnioski:
(1) Cały szkielet Scleractinia, włączając rejon tradycyjnych „centrów kalcyfikacji” zbudowany jest z nakładających się kolejno organicznych i mineralnych powłok (warstw). Ciągłość warstw miedzy strefą „centrów” i włókien widoczna u niektórych korali wskazuje na równoczesność, a nie dwuetapowość procesu szkieletogenezy. Różnice w topografii szkieletu (np. między dystalną a boczną częścią septów) odpowiadają odmiennej dynamice wzrostu jego poszczególnych części: Stref Szybkiego Wzrostu (Rapid

Accretion Front, RAF) oraz Szkieletu Pogrubiającego (Thickening Deposits, TD). Cechy te są podstawą nowego, powłokowego modelu wzrostu szkieletu Scleractinia.
(2) Ziarniste twory (o średnicy ok. 50 nm) udokumentowane w rejonie RAF szkieletu form współczesnych (Stephanocathus) odpowiadają prawdopodobnie pierwszym pojawiającym się w czasie biomineralizacji strukturom mineralnym („nascent CaCO3 crystals" wg. Clode i Marshall 2003: Protoplasma 220: 153-161).
(3) Różnice w budowie rejonów TD między formami zooksantelowymi (wyraźne i regularnie co 3-5 μm ułożone na przemian warstwy „mineralne" i „organiczne") i niezooksantelowymi (warstwy „mineralne" i „organiczne" zastępują się nieregularnie) stanowią obiecujące kryterium pozwalające odróżnić te dwie podstawowe grupy ekologiczne korali na podstawie samej tylko mikroskopowej budowy szkieletu. Stwarza to szansę na rozróżnianie tych grup również w stanie kopalnym.

Key words: Scleractinia, biomineralization, microstructures, nanostructures, "centers of calcification", fibers.

Jarosław Stolarski [stolacy@twarda.pan.pl], Instytut Paleobiologii PAN, Twarda 51/55, 00–818 Warszawa, Poland.

Full text (8,211.1 kB)