

EWA RONIEWICZ

*Instytut Paleobiologii PAN
al. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa*

KIERUNKI EWOLUCYJNE W ROZWOJU KORALOWCÓW SZEŚCIOPROMIENNYCH (KORALOWCE, PARZYDEŁKOWCE)

WSTĘP

Koralowce sześciopromienne, inaczej Scleractinia, mają jako parzydełkowce bardzo prostą budowę ciała. Prostotą organizacji i morfologii ciała kontrastują z najwyższym stopniem komplikacji w budowie ich wapiennego szkieletu. Szkielet koralu zachowuje się w stanie kopalnym, a dzięki temu, iż jego morfologia i budowa mikroskopowa jest charakterystyczna dla gatunków, rodzajów i wyższych jednostek taksonomicznych, można badać przemiany, jakim ulegała ta grupa organizmów na przestrzeni 240 mln lat istnienia na Ziemi.

W polskim nazewnictwie dla tej grupy organizmów o randze rzędu jest używany termin „koralowce sześciopromienne” (*Hexacorallia* Haeckel, 1866, greckie hexa — sześć, corallion koral); zamiennie jest używany błędnie termin „koralowce” (koralowce, czyli Anthozoa, jest nazwą gromady) zamiast zwyczajnie „korale”, odpowiadający łacińskiemu *corallia* (zlatynizowana forma słowa pochodzenia greckiego), podobnie, jak to dzieje się w innych językach (ang. corals, fr. coraux, niem. Korallen, ros. korally). Zresztą polszczyzna już dawno przyjęła ten termin w określeniach „rafy koralowe”, „korale rafowe”, czy w nazwie geograficznej Morze Koralowe. W terminologii naukowej pół wieku temu (VAUGHAN i WELLS 1943) zarzucono nazwę nawiązującą do symetrii sześciopromiennej, gdyż ta występuje również u organizmów innych rzędów gromady koralowców — jak u *Corallimorpharia*, czy ukwiałów (*Actiniaria*). Natomiast przypomniano i szeroko rozpowszechniono nazwę Scleractinia Bourne, 1900 (greckie scleros twardy, actinos promień), która zwraca uwagę na obecność wapiennego szkieletu u tych organizmów. Ze względu na swą zwartość i poprawność semantyczną, nazwa ta wyparła poprzednią we współczesnej nauce i jest używana w językach narodowych (fr. scleractiniaires, ang. scleractinians, ros. skleraktinii). Jest ona warta przyswojenia naszemu naukowemu językowi w spolszczonej postaci, jako skleraktinie.

WSPÓŁCZESNE SCLERACTINIA

WARUNKI ŻYCIA

Skleraktynie są składnikiem morskiego bentosu w wodach normalnie zasolonych. Ciepłolubne, zwane koralami rafowymi, są związane z płytkimi (optymalnie do 20 m głębokości), ruchliwymi wodami szelfów kontynentalnych i obrzeży wysp oceanicznych strefy tropikalnej i subtropikalnej, rozwijając się najlepiej w temperaturze wody 26°–29°C. Natomiast zimnolubne, które zasiedlają dna do głębokości 6000 metrów, na wszystkich szerokościach geograficznych do kręgu polarnego włącznie, najlepsze warunki życia znajdują w temperturze od 4,5° do 10°C.

CIAŁO

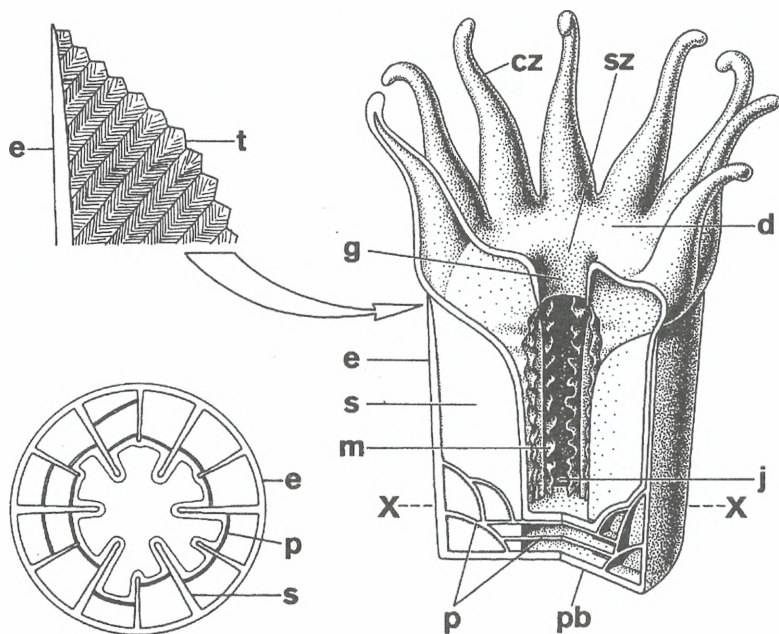
Ciało jest złożone z dwóch jednowarstwowych nabłonków — ektodermy i entodermy (gastrodermy), które rozdziela cienka warstwa o budowie niekomórkowej — mezoglea; jest obecna tkanka nerwowa i mięśniowa; do obrony i ataku służą rozmieszczone w ektodermie pęcherzyki z substancją jadową — parzydełka opatrzone nicią z haczykami, wystrzeliwane po podrażnieniu polipa. Organizmy te występują w postaci pojedynczych polipów lub kolonii polipów powstałych drogą pączkowania. Polip jest walcowaty, opatrzony wieńcem kurczliwych czułków otaczających dysk wokółustny, w środku którego znajduje się szczelina gębowa, pełniąca też funkcje otworu wydalniczego. Wnętrze workowatego ciała zajmuje jama chłono-trawiąca. Promieniście rozmieszczone płyty nabłonkowe rozwinięte wzdłuż wewnętrznej ścianki jamy chłono-trawiącej, czyli mezenteria, dzielą ją na komory otwarte ku osiowej części polipa.

Korale odżywiają się planktonem i drobnymi zwierzętami pływającymi. Pobieranie pokarmu może być czynne, gdy polip chwytą czułkami i poraża parzydełkami większą zdobycz, lub bierne, gdy przyjmuje cząstki pokarmowe przylepione do śluzu, który okrywa powierzchnię ciała i z nim są transportowane ruchem rzęsek nabłonka ektodermalnego do otworu gębowego. Trawienie zachodzi częściowo w jamie chłono-trawiącej, częściowo wewnątrzkomórkowo; żywią się również substancjami odżywczymi rozpuszczonymi w wodzie. W swoim rozwoju osobniczym skleraktinie przechodzą przeobrażenie: pływająca bezustna larwa, która rozwija się z zapłodnionej komórki jajowej, przytwierdza się do podłoża i przekształca się w ostateczną postać — polipa. Od tego momentu zaczyna się życie osiadłe koralu i proces tworzenia szkieletu.

Jedną z cech biologii dzisiejszych płytkowodnych skleraktinii jest ich symbioza z jednokomórkowymi glonami wiciowymi z grupy Dinoflagellata, tak zwanymi zooxantellami, które żyją w komórkach entodermy. Są to organizmy samożywne, fototroficzne, czyli wykorzystujące energię słoneczną w procesie syntezy cukrów. Ich funkcją jest usuwanie wydalanych produktów przemiany materii gospodarza, co podnosi sprawność fizjologiczną jego organizmu, a im udostępnia składniki do wytwarzania białek i tłuszczów. Uważa się, że obecność zooxantelli sprzyja intensyfikacji wydzielania szkieletu.

SZKIELET

Przez całe życie polipa jego powierzchnie, boczna i dolna, wytwarzają zewnętrzny szkielet (SORAUF 1993). Kształt jego jest rurkowy lub stożkowy. Podstawowe części szkieletu to ściana, blaszkowate, promieniście ułożone pionowe przegrody — septa oraz pęcherzykowate lub denkowate przegrody poprzeczne, wypełniające światło kielicha (rys. 1). Septa są złożone z beleczek, inaczej trabekul, o średnicy od około 20 (cienkie trabekule) do około 250 mikrometrów (grube trabekule), lub nie wykazują budowy trabekularnej. Ściany bywają złożone z włókien (epiteka), trabekul, zakończeń septów. Polip jest przytwierdzony do wewnętrznej powierzchni ściany wypustkami ciała.



Rys. 1. Schemat ukazujący stosunek ciała do szkieletu u koralu z rzędu Scleractinia o najprostszej budowie polipa.

Z prawej — widok w przekroju podłużnym, przekrój ścianki ciała zaznaczony podwójną linią; u dołu z lewej — widok koralita w przekroju poprzecznym wykonanym według linii x-x; u góry z lewej — fragment ściany epitekalnej i septum złożonego z serii trabekul. Objaśnienia: cz — czułki, d — dysk wokółustny, e — ściana epitekalna, g — gardziel, j — jama chłono-trawiąca, m — mezenteria, p — pęcherze wypukłe i denkowate, pb — płytka bazalna, s — septa, sz — szczelina gębowa, t — trabekule.

Szkielet jest zbudowany z węgla wapnia, którego wytrącanie odbywa się w warstewce śluzu wydzielanego przez szkieletotwórczą ektodermę. Węglan wapnia, w odmianie aragonitowej, ma postać igielkowatych kryształów, łączących się we włókniste wielokryształy, ustawione prostopadłe do szkieletotwórczej powierzchni ciała. Kryształy te ciągle przyrastają na swym wolnym końcu, w wyniku czego następuje ciągły wzrost trabekul lub pogrubianie innych części szkieletu (SORAUF 1993).

Proces wytrącania węglanu wapnia i wzrostu krystalitów, przebiegając zgodnie z prawami fizyki, podlega jednocześnie ścisłej kontroli genetycznej, co się odbija w uporządkowaniu budowy szkieletu na poziomie mikroskopowym, czyli na mikrostrukturze w sposób swoisty dla taksonów.

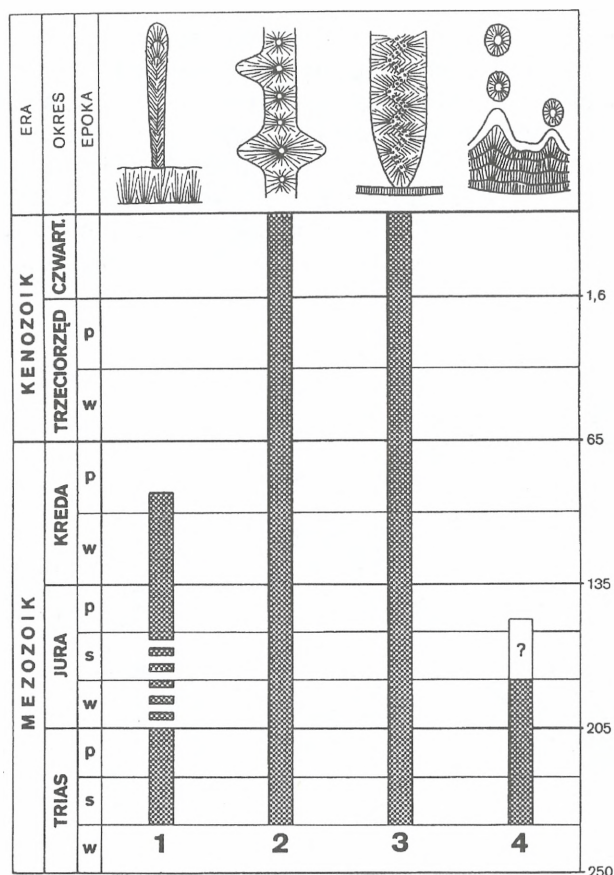
Charakterystyczna dla środowiska morskiego jednolitość czynników fizykochemicznych (ciśnienie hydrostatyczne, zasolenie, temperatura) sprzyja daleko idącemu ujednoliceniu cech zewnętrznych, czyli zjawisku homeomorfii (greckie *homoiōs* — podobny, *morphe* — kształt) u koralu należących do różnych rodzin i podrzędów. Nawet zmienność morfologii wywołana zróżnicowaniem oświetlenia, podłoża, czy obecnością prądów ma podobny zakres u przedstawicieli różnych grup. Stąd cechy mikrostrukturalne, jako niezależne od czynników środowiska okazały się niezbędne przy klasyfikacji kopalnych koralu, gdyż tylko one pozwalają na ominięcie pułapki powszechnej homeomorfii. Pamiętać bowiem należy, że klasyfikacja taksonomiczna, która ma ukazywać wspólnotę i pokrewieństwo budowy, w przypadku wystąpienia homeomorfii może prowadzić do fałszywych wyników.

CHARAKTERYSTYKA NAJWCZEŚNIEJSZYCH SCLERACTINIA

Najwcześniejsze skleraktynie są znane z piętra anizyjskiego w środkowym triasie. Są one zróżnicowane pod względem mikrostruktury szkieletu, co przemawia za ich pochodzeniem polifiletycznym — z wielu linii rozwojowych (rys. 2). Analiza mitochondrialnego DNA, którą objęto wszystkie obecnie występujące podrzędy skleraktinii, dająca wgląd w pokrewieństwa, które sięgają etapów filogenezy parzydełkowców wcześniejszych od najstarszych znalezisk *Scleractinia*, potwierdza pogląd o polifiletycznym pochodzeniu tych organizmów (ROMANO i PALUMBI 1996). Tożsamość ich przodków zresztą nie została do dziś ustalona (paleozoiczne koralu czteropromienne?, organizmy bezszkieletowe, które uzyskały zdolność wytwarzania wapiennego szkieletu?).

Pierwsze skleraktynie można podzielić według cech mikrostrukturalnych na 4 grupy: (1) grupa pachytekalna, w której dominującym elementem szkieletu była wyjątkowo gruba ściana o włóknistej budowie; (2) grupa koralu o septach grubotrabekularnych; (3) grupa koralu o septach cienkotrabekularnych i (4) grupa koralu nietrabekularnych (RONIEWICZ i MORYCOWA 1996). Trzy z nich, to jest 1, 3 i 4 odpowiadają kolejno trzem podrzędom: *Pachythecaliina*, *Caryophylliina* i *Stylophylliina*, gdy grupa 2 obejmuje przedstawicieli wielu rodzin i grup rodzajowych (*Actinastreaeidae*, *Conosmiliidae*, *Pamiroseriidae* i inne), których przynależność do wyższych jednostek nie zawsze jest jasna.

Wśród najwcześniejszych koralu są reprezentowane wszystkie znane do dziś formy wzrostowe: (1) osobnicza; (2) wiązkowa (pseudokolonijna), w której wszystkie osobniki powstające przez pączkowanie zachowują łączność szkieletową, lecz tracą połączenia tkankowe; (3) kolonijna, w której osobniki powstałe przez wieloseryjne lub jednoseryjne pączkowanie z jednego macierzystego zachowują między sobą łączność tkankową (rys. 3; terminologia wg COATESA i JACKSONA 1985).



Rys. 2. Rozprzestrzenienie stratygraficzne koralu należących do 4 wyjściowych grup mikrostrukturalnych:

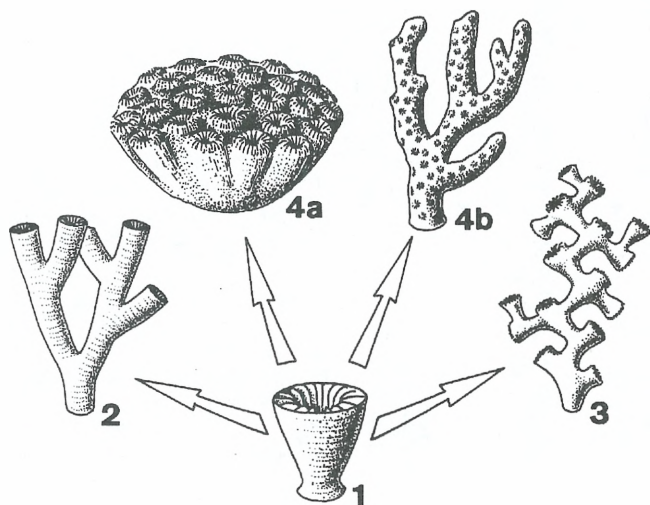
1— grupa pachytekalna, 2— grupa koralu o septach grubotrabe-kularnych, 3— grupa koralu o septach cienkotrabe-kularnych, 4— grupa koralu nietrabe-kularnych. Objaśnienia: liczby z prawej strony tabeli przedstawiają wycinek skali czasu od początku triasu do dziś w milionach lat; p, s, w — epoki: późna, środkowa, wczesna.

OKRESY ROZKWITU I KRYZYSY W HISTORII SCLERACTINIA

Skleraktynie pojawiły się w około 5 mln lat po katastrofalnym załamaniu w rozwoju życia na Ziemi, jakie wydarzyło się między okresem permskim a triasowym, wyznaczającym granicę ery paleozoicznej i mezozoicznej. Kryzys ten wyraził się wymarciem większości permskich grup fauny morskiej i lądowej. Odnowa świata organicznego w triasie była oparta na ewolucji nielicznych grup, które przetrwały. Triasowe skleraktynie zastąpiły tak ważny element morskiej fauny bentosowej, jakim były przez większą część ery paleozoicznej koralce czteropromienne — rugozy.

Podczas ery mezozoicznej i kenozoicznej zarejestrowano kilka okresów intensywnego wzrostu zróżnicowania taksonomicznego i liczebności koralu: w późnym triasie, późnej jurze, wczesnej kredzie i ostatni, rozpoczęty w trzeciorzędzie, który trwa do dziś. Okresy te były rozdzielone kryzysami. Poza zmniejszeniem liczebności, kryzysy wyrażały się przede wszystkim spadkiem zróżnicowania taksonomicznego koralu. Wpłynęły one zasadniczo na dzisiejszy skład fauny koralowej

przez stopniową eliminację podczas mezozoiku dwu wyjściowych pni rozwojowych: tego o mikrostrukturalnej charakterystyce pachytekalnej i tego o budowie nietrabekularnej. Kryzysy należały do zjawisk związanych z okresami tak zwanych wielkich wymierań w historii życia na Ziemi. Wymierania spowodowane były złożonymi przyczynami, które zaważyły na warunkach ekologicznych w morzu i na lądzie. Brały one początek w przekształceniach skorupy ziemskiej (wędrowka płyt kontynentalnych, powstawanie oceanów) i związanych z tym zmianach w krążeniu prądów oceanicznych, w globalnych zmianach klimatu (oziębienia lub ocieplenia klimatu ziemskiego), czy w skutkach przypuszczalnych upadków asteroidów.



Rys. 3. Główne formy wzrostowe skleraktinii.

1 — osobnicza, 2 — wiazkowa (niekolonijna) i 3, 4 kolonijne: 3 — jednoseryjna, 4a — wieloseryjna masywna, 4b — wieloseryjna uniesiona.

Po każdym z kryzysów nowa fauna koralowa, która opanowywała nowe nisze czy też zajmowała nisze ekologiczne oswobodzone przez właśnie wymarłe gatunki, zaskakuje składem znacznie różniącym się od składu fauny poprzedniej. Przy tym obserwuje się, iż sukcesy rozwojowe różnych grup były niezależne od mikrostruktury septów. Nasuwa się zatem wniosek, że mikrostruktury septów nie miały charakteru przystosowawczego. Natomiast dużą wartość przystosowawczą miały zmiany pewnych cech anatomii, które są sygnalizowane przez budowę ściany oraz ornamentację powierzchni septalnych. Analizowanie tych zmian w obrębie poszczególnych grup mikrostrukturalnych pozwala na uchwycenie pewnych trendów ewolucyjnych u koralu i ich rozwoju w grupach taksonomicznych wysokiej rangi.

Termin trend jest tu rozumiany, podobnie jak w ewolucji innych grup organicznych, jako ukierunkowane zmiany ewolucyjne zachodzące w dużej skali czasu, wyrażające się w przekształceniach budowy obserwowanych równolegle w różnych grupach taksonomicznych (rodzinach, podrzędach).

KIERUNKI EWOLUCYJNE U SCLERACTINIA

Przy tworzeniu nowego schematu systematyki Scleractinia, paleontolodzy, T. W. VAUGHAN i J. W. WELLS (1943), zwrócili uwagę na wielokierunkowość

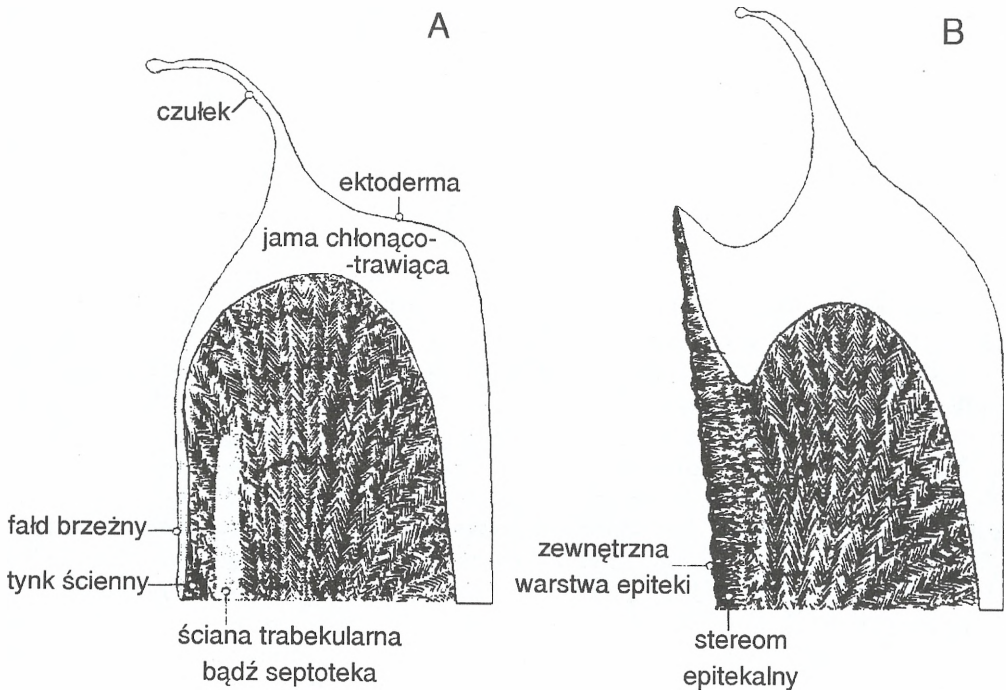
tendencji rozwojowych w ewolucji tej grupy organizmów. Stwierdzili oni zmiany, jakie zaszły z upływem czasu geologicznego w wyglądzie i budowie septów oraz ściany.

Obserwacje pozwalają stwierdzić, że ukierunkowane zmiany ewolucyjne koralów dotyczą anatomii polipa (wykształcenie fałdu brzeżnego; przekształcenia jamy chłono-trawiącej), formy wzrostu (zróżnicowanie; integracja) i sposobu rozprzestrzeniania gatunku.

ROZWÓJ FAŁDU BRZEŻNEGO

Era mezozoiczna

Obecność pokrytej zmarszczkami ściany, zwanej epiteką, jest charakterystyczną cechą wszystkich koralów triasowych. Ściana taka występuje przede wszystkim u koralów osobniczych i wiązkowych, lecz również na spodniej stronie kolonii. Badania nad współczesnymi koralami pokazują, iż epitekę tworzy boczna ściana polipa, a jej wzrost jest inicjowany w uchyłku tworzącym się na obrzeżeniu polipa, blisko wieńca czułek. Powierzchnia epiteki zawsze pozostaje naga, nie pokryta ciałem; mikrostruktura wykazuje promieniste ułożenie kryształów, których wzrost następuje ku środkowi koralita (rys. 4; STOLARSKI 1995 — tu wcześniejsza literatura).



Rys. 4. Schemat ukazujący stosunek polipa do szkieletu u koralów z rozwiniętym fałdem brzeżnym (A) i koralów epitekalnych (B). Według STOLARSKIEGO (1995).

Poczynając od środkowej jury ubywało koralu o nagiej, epitekalnej ścianie zarówno wśród koralu osobniczych, wiązkowych, jak i kolonijnych. Wyginęły koralu stylofylidowe, całkowicie epitekalne. U drobno- i grubotrabekularnych koralu epiteka, coraz częściej w szczątkowej postaci pierścieni, współtworzyła ścianę wraz z takimi elementami, jak trabekule ściennie, pęcherze zewnętrzściennne, czy peryferyczne brzegi septów. Zatem, gdy następowała przerwa w rozwoju epiteki, powierzchnia ścian musiała być w strefie przykielichowej zakryta zwieszającym się od strony kielicha fałdem ciała — tak zwanym fałdem brzeżnym polipa.

W kredzie zmniejszała się grupa koralu z nagą ścianą epitekalną, zwłaszcza w środowiskach płytkowodnych. Wyginęły ostatnie koralu pachytekalne — o grubej ścianie typu epitekalnego. Natomiast przybывało rodzajów i rodzin koralu z rozwiniętym płatem brzeżnym, zwłaszcza tych, które były związane ze środowiskiem głębokowodnym. Te koralu, żyjące w formie osobniczej lub w jednoseryjnych koloniach (rys. 3), powszechnie miały już w tym okresie rozwinięty fałd brzeżny, a tylko rzadkie z nich dają przykłady trwale nagich ścian epitekalnych (STOLARSKI: obserwacje własne, 1996).

Era kenozoiczna

Ów kierunek rozwojowy polegający na dążeniu do całkowitego otoczenia szkieletu ciałem rozwija się w trzeciorzędzie i ma swoje apogeum dziś. Dziś koralu głębokowodne — osobnicze i jednoseryjne kolonijne — z paru wyjątkami są wolne od epiteki, niektóre co najwyżej zachowując ją czy to w pierwszych stadiach rozwojowych, czy też jako pierścienie epitekalne w stadium dorosłym. Koralu płytkowodne — głównie wieloseryjne koralu kolonijne, zachowują ją w postaci szczątkowej na spodzie kolonii.

Tendencja ta przyczyniła się w kenozoiku do rozwoju zróżnicowanej grupy koralu nie przytwierdzonych do podłoża, których cały szkielet jest okryty ciałem. Koralu te potrafią samodzielnie przemieszczać się po dnie (GILL i COATES 1977).

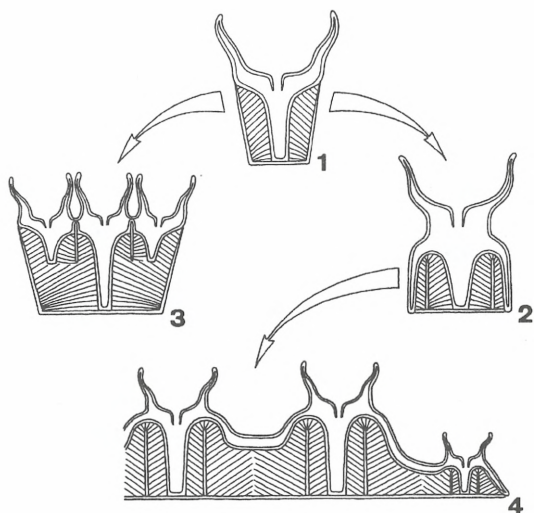
Epitekalny koral osobniczy z polipem zamkniętym w obrębie ściany jest modelem budowy koralu pierwotnego. Koralu o takiej budowie odniosły sukces w środowisku triasowym. Powstanie fałdu brzeżnego oznacza przełamanie bariery anatomicznej i ekspansję ciała koralu poza obręb pierwotnej ściany. Rozwijaniu tego kierunku, który wyrażał się wzrostem liczby rodzajów nieepitekalnych, towarzyszyło eliminowanie form o polipie ograniczonym ścianą (zagadnienie ewolucji fałdu brzeżnego patrz RONIEWICZ i STOLARSKI 1995).

Nowa część ciała — rozrośnięty fałd brzeżny polipa spełnia funkcje okrywające szkielet, a u wielu koralu podejmuje całkowicie nową, szkieletotwórczą funkcję tworząc od zewnątrz dodatkowe złoże wapienne i umożliwiając rozwój nowych elementów morfologicznych do stabilizowania się koralu na dnie (STOLARSKI 1995). Rozrost fałdu dał impuls rozwojowy kariofylinom i dendrofylinom, jedynym dziś grupom koralu o przeważających prymitywnych formach wzrostowych, to jest osobniczej, wiązkowej i jednoseryjnej. Opanowały one w erze kenozoicznej wszelkie dostępne koralom strefy głębokościowe, różnicując się przy tym taksonomicznie. Dziś grupy te liczą ponad 100 rodzajów (ponad 600 gatunków) wobec około 90 rodzajów (około 500 gatunków) koralu rafowych.

ROZWÓJ KOLONIJNOŚCI

Tendencje zmian morfogenetycznych

Innym niż rozwój fałdu brzeżnego sposobem wyjścia ze stanu pierwotnego polipa było powiększenie powierzchni ciała przez wegetatywne powielanie osobników i tworzenie kolonii wieloseryjnych (rys. 5). Przyjmuje się, iż droga do budowy kolonii wiodła przez parę etapów pośrednich, które są ilustrowane przez serie morfogenetyczne, poczynając od niekolonijnych do kolonijnych form wzrostowych.



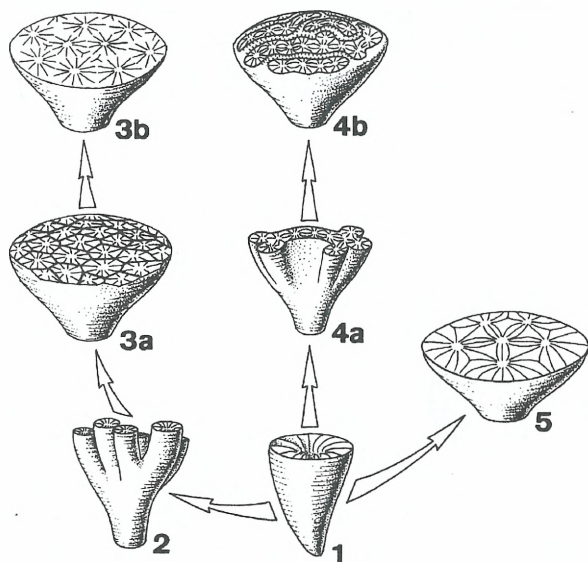
Rys. 5. Zmiana stosunku ciała polipa do szkieletu przez przekształcenie polipa zamkniętego w ścianie epitekalnej (1) w polipa z rozwiniętą strefą brzeżną (2) oraz przez rozrastanie się ciała w wyniku rozwoju kolonii przez pączkowanie (3, 4).

W obrębie niektórych rodzin obserwuje się rozwój wyraźnych serii złożonych z form wzrostu i typów kolonii, przedstawiających ukierunkowane tendencje rozwojowe (VAUGHAN i WELLS 1943) od form prostych do złożonych. Licznych przykładów serii morfogenetycznych dostarczają koralie triasowe i jurajskie. Wiele rodzin prezentuje następujące serie form (rys. 6): a) osobnicza 1 — wiążkowo-meandroidalna 4a (serie polipów mają tendencję do izolowania się) — meandroidalna 4b (serie polipów łączą się); b) osobnicza 1 — kolonia tamnasteroidalna z osobnikami, które łączą się ze sobą septami 5; c) osobnicza 1 — kolonia cerioidalna 3a (z koralitami, które są odseparowane ścianami) — kolonia astreoidalna 3b (bez ścian między koralitami). Inna seria to forma osobnicza — kolonia jednoseryjna (porównaj rys. 3: 1, 3). Każda z form jest reprezentowana przez rodzaj jedno- lub wielogatunkowy. Końcowe formy serii morfogenetycznych, z wyjątkiem kolonii jednoseryjnej, odznaczają się wysokim stopniem zespolenia osobników (rys. 6: 3b, 4b, 5).

Stopień scalenia, integracji kolonii, może być bowiem różny: poczynając od kolonii, w których polipy zachowały pełną niezależność anatomiczną przez kolonie złożone z osobników o indywidualnych dyskach oralnych z wieńcem czułków każdy, lecz o jamach gastralnych połączonych we wspólną przestrzeń, aż do kolonii o polipach zredukowanych do indywidualnych otworów gębowych rozmieszczonych wzdłuż wspólnego dysku wokółustnego, który jest obrzeżony

rzędem czułek (kolonia meandroidalna). Ten ostatni typ kolonii można uznać za wieloustnego osobnika.

W odróżnieniu od ery mezozoicznej, w erze kenozoicznej przejawy wielopostaciowej morfogenezy w obrębie rodzin są nieliczne i w porównaniu z tamtymi seriami bardzo niekompletne.



Rys. 6. Przykład kierunków morfogenetycznych u mezozoicznych koralu rodziny Montlivaltidae (za VAUGHANEM i WELLSEM 1943, zmodyfikowane). Objaśnienia w tekście.

PRZEBUDOWA JAMY GASTRALNEJ

Tendencją rozwojową obserwowaną w różnych rodzinach koralu były próby anatomicznej przebudowy jamy chłono-trawiącej. Przemiany w kierunku rozczłonkowania jej na kanały powodowały odpowiednie zmiany w ukształtowaniu powierzchni septów. Znaczenie funkcjonalne niektórych przystosowań powstałych u koralu kopalnych odczytujemy z analogicznych rozwiązań u koralu współczesnych.

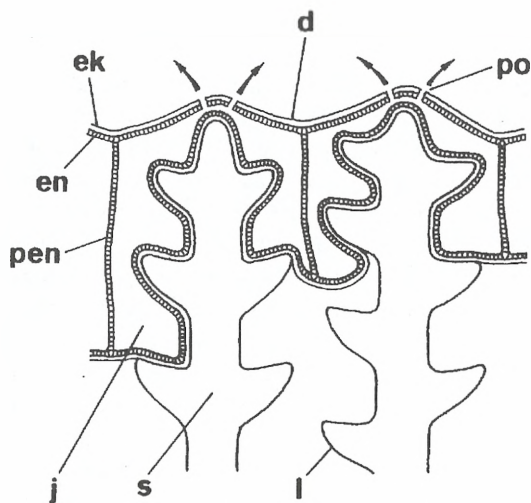
Era mezozoiczna

W triasie są powszechne grupy koralu w różnym stopniu wyrażające tendencje do tworzenia na bokach septów szerokich listewek o przebiegu prawie poziomym. Obserwuje się je powszechnie u koralu drobnotrabekularnych i grubotrabekularnych, u osobniczych i kolonijnych (np. w rodzinach *Astraeomorphidae*, *Procyclotitidae*, *Tropiastreidae*). Analogiczne utwory występują u jurajskich i kredowych koralu kilku rodzin o grubych trabekulach i silnie porowatych septach (podrząd *Microsolonina*; MORYCOWA i RONIEWICZ 1995, RONIEWICZ i MORYCOWA 1996 — tam literatura dotycząca zagadnień mikrostruktury i ukształtowania powierzchni septów).

Era kenozoiczna

Już we wczesnym trzeciorzędzie struktury listewkowe były rzadkością. Dziś listewki są znane u *Agariciidae*, rodziny koralu grubotrabekularnych, niespo-

krewnionej z wcześniej wymienionymi grupami. Korale te występują w głębszych częściach środowiska rafowego, niektóre gatunki schodzą poniżej 300 m głębokości. Funkcja struktur listewkowatych pozostawała dyskusyjna do momentu zbadania dzisiejszego koralu agaricidowego z rodzaju *Leptoseris*. U *Leptoseris fragilis* listewki znajdujące się w sytuacji analogicznej do tego, co obserwuje się u koralu mezozoicznych, służą do podtrzymywania kanalikowatych odgałęzień jamy chłono-trawiącej (rys. 7). Porowatość septów ułatwia komunikowanie kanałów między sobą. *Leptoseris fragilis* gatunek nawiązujący najbardziej postacią kolonii i budową szkieletu do koralu mezozoicznych, jest to w zasadzie płytkowodny koral, który zasiedla dziś dna na znacznej głębokości (optymalnie około 200 m), a utraciwszy czułki przeszedł na filtracyjny sposób odżywiania. Kanalikowate odgałęzienia jamy chłono-trawiącej grają w tym nietypowym dla koralu sposobie odżywiania zasadniczą rolę: prąd wodny napędzany ruchem rzęsek wchodzi otworem gębowym, dochodzi do promieniście rozbiegających się kanalikowatych odgałęzień jamy chłono-trawiącej, a uchodzi z nich systemem otworków parumikronowej średnicy, rozmieszczonych w rzędach ponad grzbietami septów. Szczególnym dziedzictwem *Leptoseris fragilis* z jego pierwotnego trybu życia w strefie fotycznej jest zachowanie zooxantellowych symbiontów, które są oświetlane przez przekształcone komórki pigmentowe wzbudzone do luminescencji przez światło widma słonecznego o długości fali 380–400 nm (SCHLICHTER 1992, STOLARSKI 1994).



Rys. 7. *Leptoseris fragilis*. Schemat (za SCHLICHTERem 1992, zmodyfikowany).

Przekrój podłużny przez fragment polipa i szkieletu, przedstawiający stosunki między odgałęzieniami jamy chłono-trawiącej a septami. Objasnienia: d — powierzchnia dysku wokółstnego, ek — ektoderma, en — entoderma, j — odgałęzienia jamy chłono-trawiącej, l — przekrój listewek rozciągających się na bokach septów, p — pory w dysku wokółstnym, s — septa. Strzałki pokazują kierunek wpływania wody przez otwarki leżące nad grzbietami septów.

EWOLUCJA KLONU

Na rozwój kolonijności można spojrzeć z punktu widzenia ewolucji organizacji klonu. W perspektywie czasu geologicznego obserwuje się tu wyraźny postęp.

Parzydełkowce są to organizmy klonalne, czyli takie, u których osobniki powstałe drogą płciową, a więc dziedziczące pewną kombinację genów, mogą powielać się wegetatywnie (bezpłciowo), tworząc populacje jednostek o identycz-

nym genotypie. Ten sposób rozmnażania szybko powiększa liczbę osobników dorosłych i co ważne, pozwala ominąć stadia młodociane, w których wszystkie organizmy są najbardziej narażone na zniszczenie.

U *Scleractinia* obserwuje się powstałe wegetatywnie populacje dwóch typów. Pierwszy to populacje indywidualnych polipów, które powstają przez podział osobnika wyjściowego na potomne: podział poprzeczny, podłużny podział na kilka fragmentów i ich regenerację do postaci wyjściowej, czy wytwarzanie kompletnych osobników potomnych, które odrywają się od macierzystego. Drugi typ, to tworzenie populacji polipów, które pozostają ze sobą w łączności tkankowej, czyli kolonii.

Klony indywidualnych polipów są produkowane przez nieepitekalne korale głębokowodnych lub eurybatycznych gatunków z rodzin turbinolidów i kariofyolidów, a w płytkich wodach — z rodziny fungidów (np. popularny rodzaj *Fungia*). Ów kierunek jest typowy dla kenozoiku. Obserwowany jest już w trzeciorzędzie, a dziś jego tendencja rozwojowa prowadzi do efektywnego rozprzestrzeniania niektórych gatunków i rodzajów (STOLARSKI 1992).

Klonowanie osobników pozostających w łączności tkankowej jest przede wszystkim charakterystyczne dla koralu płytkowodnych i prowadzi do powstania kolonii o różnej budowie. U głębokowodnych koralu jest to proces mało zaawansowany, dający kolonie jednoseryjne.

Kolonia jest formą organizacji klonu, która podlega ewolucji drogą integrowania się polipów. Od stopnia integracji zależy jak wielką kolonia rozporządza potencjałem rozrodczym, regeneracyjnym i zdolnością dystrybucji środków odżywczych wśród osobników.

Tendencja ku podwyższaniu stopnia integracji kolonii była powszechna już w triasie, co się objawiało w uderzającej różnorodności form wzrostowych. Ale najwyższy stopień integracji osiągnęły bezsprzecznie płytkowodne korale o szkieletie porowatym, które pojawiły się dopiero z początkiem trzeciorzędu, to jest akroporidy z najbardziej zaawansowanym na tej drodze rodzajem *Acropora*. Wykazują one zaczątkową formę polimorfizmu osobników w kolonii: wyodrębnienie osobników na szczytach odgałęzień kolonii. Pojedyncze osobniki szczytowe odznaczają się nieprzerwanym wzrostem i stymulują szybkość i kierunek wzrostu gałązki, a na ich ścianie odbywa się pączkowanie następnych osobników kolonii. Wysokiej integracji kolonii przypisuje się sukces na wcześniej niespotykaną skalę, jaki odniósł ten rodzaj w opanowaniu środowisk na całym obszarze dzisiejszego występowania koralu płytkowodnych i w budowie raf koralowych. Symbioza z glonami była niewątpliwie jednym z warunków tego powodzenia. Jego miarą jest fakt, iż rodzaj *Acropora* z nic nie znaczącego w początkach trzeciorzędu przed 65 mln lat stał się od 20 mln rodzajem kosmopolitycznym, wysoko zróżnicowanym gatunkowo i dziś obejmuje około trzeciej części wszystkich gatunków rafowych.

KIERUNKI ROZWOJOWE A ŚRODOWISKO

Rozwój omówionych kierunków obserwowanych u koralu łączy się z rozwojem określonych typów środowisk morskich. W mezozoiku środowiska płytkowodne

były odmienne od dziś panujących, ze względu na powszechną sedymentację węglanową. Obserwacje wykazują, iż rozwój koralu odbywał się w środowiskach umiarkowanie płytkowodnych. Tam realizowały się wielokierunkowe tendencje morfogenetyczne, czy dokonywały się przekształcenia anatomiczne w jamie chłono-trawiącej. Rozwój koralu o porowatych septach w jurze i kredzie wczesnej ukazuje szybko rosnący szkielet w otoczeniu sedymentacji mulastej, w strefie wód spokojnych, bogatych w zawiesinę.

W kredzie późnej nastąpił rozdział środowisk koralowych na płytkowodne i głębokowodne, co spowodowało różny rozkład kierunków rozwojowych w tych strefach ekologicznych i zróznicowanie na rodziny koralu płytkowodnych i głębokowodnych. Naczelna tendencja do okrywania szkieletu ciałem i powiększania powierzchni żywej, aktywnej umożliwiła przetrwanie i rozwój koralom obu stref głębokościowych dając ochronę w wodach płytkich przed zauważalnie wzrastającym w tej strefie niszczeniem nagich szkieletów przez organizmy borujące (bioerozja) i ułatwiając zasiedlenie den głębokich przez stworzenie adaptacji do podłoża oraz chroniąc szkielet przed korozją w agresywnej wodzie morskiej na głębokości niższej od lizokliny (tj. granicznej głębokości, poniżej której następuje nagły wzrost rozpuszczalności węglanów wskutek podwyższonej zawartości CO₂ w wodzie morskiej), która mieści się w granicach od 2500 do 5000 metrów. Osobnicze koralu głębokowodne i eurybatyczne rozwinęły zdolności do rozmnażania wegetatywnego, co umożliwia reprodukcję w sposób bardziej oszczędny niż drogą płciową. Natomiast koralu płytkowodne doskonały budowę i funkcje kolonii. Efektem tego jest wcześniej niespotykany rozwój litoralnych raf koralowych w warunkach wód o wysokiej ruchliwości, o dużej przezroczystości, skąpych w plankton.

EVOLUTIONARY TRENDS IN SCLERACTINIAN CORALS (ANTHOZOA, CNIDARIA)

Summary

Coral external epithelium (ectodermis) produces a skeleton of a complicated morphology and microstructure.

In their history (Anisian, Middle Triassic — Recent) Scleractinia show two evolutionary trends: (1) to development of edge zone, and (2) to development of coloniality:

1. Crises in coral development, coinciding with the so-called mass extinctions in the Earth history caused by global environmental changes, influenced their structural and taxonomical spectrum. Of the initial four main stocks differentiated on the basis of the skeleton microstructure, only two survived up to the Recent. These are the groups in which the edge zone developed, covering the skeleton and taking part in skeletogenesis, while the epithecate corals became extinct.

2. In the second trend, i.e. development of colonies, the corals with highly integrated colonies having a common gastro-vascular system appeared to be the most successful of all coral groups experimenting with development of coloniality. In Recent seas, the dominating is the colony model with polyps connected by their coelenteron and showing initial morphological and functional polymorphism. This model is represented by *Acropora*.

LITERATURA

- COATES A. G., JACKSON J. B. C., 1985. *Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates*. [W:] J. B. C. JACKSON, L. W. BUSS, R. E. COOK. *Biology and evolution of clonal organisms*. New Haven. 67–106.

- GILL G. A., COATES, A. G., 1977. *Mobility, growth patterns and substrate in some fossil and Recent corals*. *Lethaia*, 10, 119–134.
- ROMANO S., PALUMBI S. R., 1996. *Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics*. *Science*, 271, 640–642.
- SORAUJ J. E., 1993. *The coral skeleton: analogy and comparisons, Scleractinia, RUGOSA and TABULATA*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 164, 63–70.
- MORYCOWA E., RONIEWICZ E., 1995. *Microstructural disparity between Recent fungine and Mesozoic microsolenine scleractinians*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 40, 361–385.
- RONIEWICZ E., MORYCOWA E., 1996. *Mikrostrukturalne swiadectwo zmian w historii rozwoju Scleractinia*. *Geologos*, 1, 5–17.
- RONIEWICZ E., STOLARSKI J., 1995. *Epithecate scleractinians corals: burst and decline*. VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Abstracts, str. 78.
- SCHLICHTER D., 1992. *A perforated gastrovascular cavity in the symbiotic deep-water coral Leptoseris fragilis: a new strategy to optimize heterotrophic nutrition*. *Helgolaender Meeresuntersuchungen* 45, 423–443.
- STOLARSKI J., 1992. *Transverse division in a Miocene scleractinian coral*. *Acta Palaeontologica Polonica* 36, 413–426.
- STOLARSKI J., 1994. *Stoneczna symbioza*. *Wiedza i Życie*, 2, 46–49.
- STOLARSKI J., 1995. *Ontogenetic development of the thecal structures in caryophylline scleractinian corals*. *Acta Palaeontologica Polonica* 40, 19–44.
- VAUGHAN T. W., WELLS J. W., 1943. *Revision of the suborders, families, and genera of the Scleractinia*. Geological Society of America Special Papers, 44, 1–363.