

**ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΣΧΟΛΗ ΘΕΤΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ**

ΘΑΛΑΣΣΙΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑ

**Κοραλλιογενείς ύφαλοι: Αξία, απειλές και
προοπτικές**



ΚΟΥΤΣΙΚΙΑΝΙΔΗΣ ΓΙΩΡΓΟΣ(ΑΕΜ: 4951)

ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ 2011

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1.	ΕΙΣΑΓΩΓΗ	2
2.	ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΕΙΣ ΥΦΑΛΟΙ	4
2.1	ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΩΝ ΥΦΑΛΩΝ	4
2.2	ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ	5
2.3	ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΠΟΛΥΠΟΔΑ	6
2.4	ΧΡΩΣΤΙΚΕΣ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ	10
3.	ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΕΣ ΣΧΕΣΕΙΣ	12
3.1	ΕΝΔΟΣΥΜΒΙΩΣΗ	13
3.1.1	ZOOXANTHELLAE(Symbiodinium)	13
4.	ΠΑΡΑΛΛΗΛΗ ΕΞΕΛΙΞΗ	17
4.1	ΕΝΑΛΛΑΚΤΙΚΟΣ ΤΡΟΠΟΣ ΘΡΕΨΗΣ	17
4.2	ΑΕΝΑΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΣΥΣΤΑΤΙΚΩΝ	18
5.	ΑΠΕΙΛΕΣ ΤΩΝ ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΩΝ ΥΦΑΛΩΝ	20
5.1	ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ	20
5.2	ΑΣΘΕΝΕΙΕΣ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ	21
5.3	ΑΛΛΕΣ ΑΙΤΙΕΣ	24
6.	ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ ΑΝΑΚΑΜΨΗΣ	26
6.1	ΑΓΩΝΑΣ ΓΙΑ ΤΗΝ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ	26
6.2	ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ ΜΕΣΩ ΓΕΝΕΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΛΛΑΚΤΙΚΟΤΗΤΑΣ SYMBIODINIUM	27
7.	ΣΥΖΗΤΗΣΗ	30
8.	ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	31

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον. Τα θερμά, διαυγή νερά, τα εντυπωσιακά χρώματα και η μεγάλη ποικιλότητα των ζωντανών οργανισμών, μας μαγεύουν και μας προκαλούν δέος.

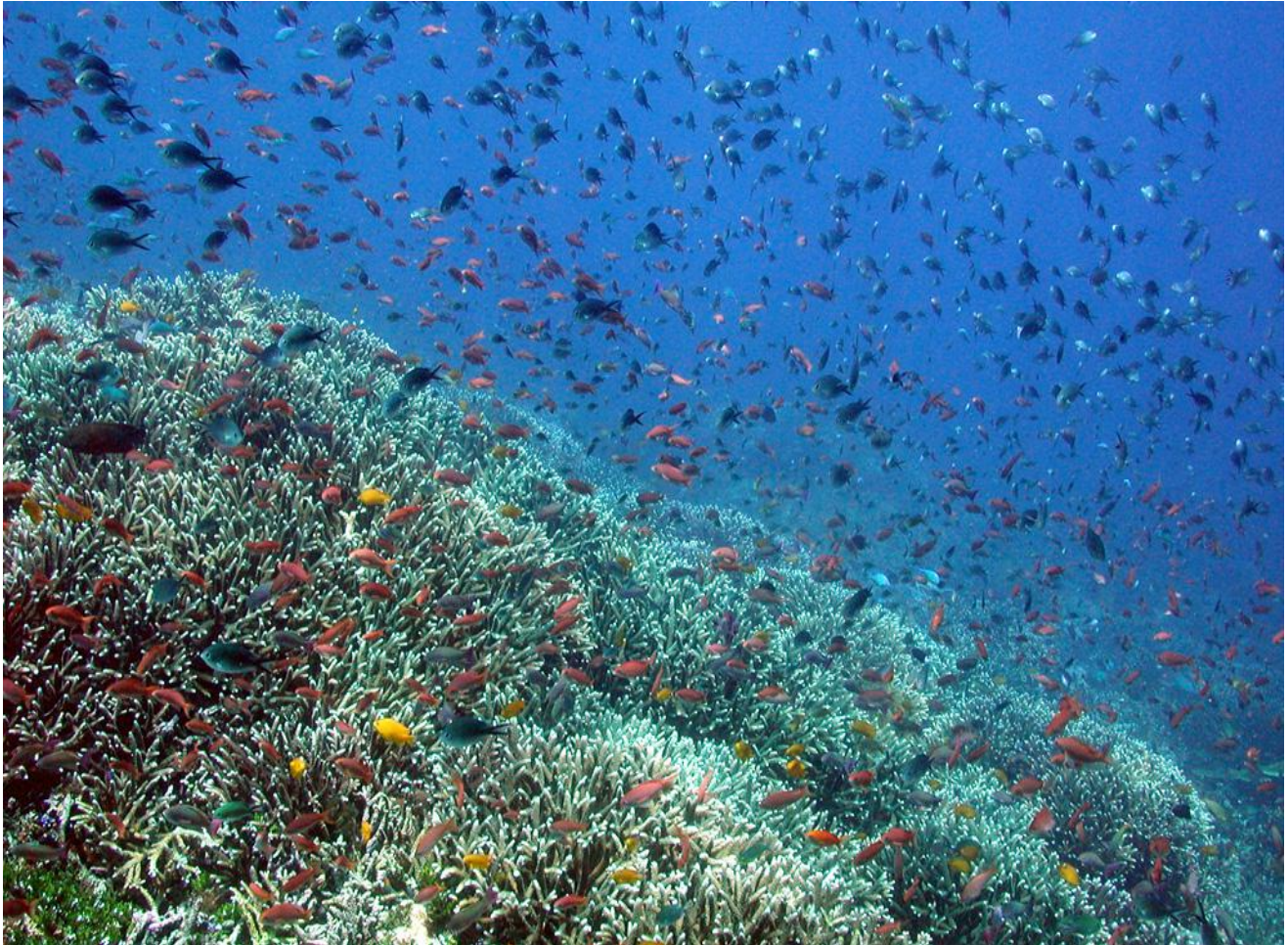
Τα κοράλλια Scleractinian ή αλλιώς αυτά που χτίζουν υφάλους (συνεργά κοράλλια), αποτελούν βασικό συστατικό στοιχείο για την οικοσυστήματα των κοραλλιογενών υφάλων. Στον πλανήτη μας τα συναντάμε μεταξύ 30°N και 30°S γεωγραφικό πλάτος και μήκος και συμβάλουν στην δημιουργία και διατήρηση ενός κρίσιμου θαλάσσιου βιότοπου χιλιάδων τετραγωνικών χιλιομέτρων. Τα κοράλλια Scleractinian πρωτοεμφανίστηκαν στο Τριαδικό (πριν από 225 εκατομμύρια χρόνια) και είναι ευρέως αποδεκτό ότι αυτή η ραγδαία οικολογική τους επιτυχία συνδέεται άμεσα με την απόκτηση της ενδοσυμβίωσης με dinoflagellate η οποία τους επέτρεψε να επιβιώσουν σε οικοτόπους με ολιγοτροφικό περιβάλλον και υψηλή ηλιακή ακτινοβολία.

Οι παραγωγικοί ρυθμοί ανάπτυξης των κοραλλιών στις ολιγοτροφικές τροπικές θάλασσες (3-15 εκατοστά τον χρόνο) είναι υπεύθυνοι για το τρισδιάστατο πλαίσιο των κοραλλιογενών συστημάτων (ύφαλοι). Αν και υπάρχουν και άλλοι οργανισμοί που στηρίζουν από κοινού την ενίσχυση του πλαισίου της δομής του υφάλου (π.χ. ασβεστολιθικά φύκη) και τη χρήση τους ως απαραίτητο σύστημα ενδαιτημάτων (π.χ. ψάρια, φύκια, ασπόνδυλα και βακτήρια), (Εικόνα 1), τα κοράλλια είναι οι λειτουργικές ομάδες που συνέβαλαν καθοριστικά στην δημιουργία των οικοσυστημάτων των κοραλλιογενών υφάλων για τουλάχιστον 200 εκατομμύρια έτη. Αυτά άλλωστε έχουν δημιουργήσει την κύρια δομή του συνόλου των υφάλων, τα νησιά και τα κοραλλιογενή φράγματα όπως στις Μπαχάμες και στην Αυστραλία(Great Barrier Reef).



Εικόνα 1: Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι προσφέρουν ένα πλούσιο ενδιαίτημα σε πληθώρα οργανισμών.

Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι είναι πηγή τροφίμων και κύρια πηγή εισοδήματος για τουλάχιστον 100 εκατομμύρια ανθρώπων σε όλο τον κόσμο. Στηρίζουν μεγάλους κλάδους της παγκόσμιας οικονομίας (αλιεία και τουρισμό) και διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη σταθεροποίηση των ακτών, στην υψηλή βιοποικιλότητα των ειδών και στην γενετική ποικιλότητα που συναγωνίζεται αυτή των τροπικών δασών(Εικόνα 2). Γι αυτήν ακριβώς την βιοποικιλότητα τώρα μόλις αρχίζει μία προσπάθεια αξιοποίησης στην αναζήτηση βιοενεργών ενώσεων που μπορούν να ωφελήσουν σημαντικά την ανθρωπότητα. (κατά Michael P. Lesser, 2003).



Εικόνα 2: Ανάπτυξη πληθώρας διαφορετικών χαρακτηριστικών που χαρακτηρίζει την υψηλή βιοποικιλότητα των υφάλων.

Χιλιάδες είδη μπορούν να ζουν πάνω σε έναν ύφαλο. Πως ζουν όλα αυτά τα διαφορετικά είδη; Πώς επηρεάζουν το ένα το άλλο; Ποιός είναι ο ρόλος τους στο οικοσύστημα ακόμη και η θέση τους; Υπάρχουν πάρα πολλά ερωτήματα που απασχολούν την σύγχρονη επιστημονική κοινότητα. Η ικανότητα μας να απαντήσουμε στα ερωτήματα αυτά είναι εκπληκτικά περιορισμένη. Αυτό οφείλεται κατά ένα μέρος στο ότι οι ύφαλοι είναι ιδιαίτερα πολύπλοκοι. Τα να παρακολουθήσει κανείς στο φυσικό περιβάλλον τόσους πολλούς διαφορετικούς οργανισμούς είναι αρκετά δύσκολο. Οι προσπάθειες που χρειάζονται να περιγραφεί πλήρως η οικολογία του κάθε είδους αποθαρρύνει τους ερευνητές. Ακόμη, μέχρι πρόσφατα, οι περισσότεροι θαλάσσιοι βιολόγοι ζούσαν και εργάζονταν στο βόρειο ημισφαίριο, μακριά από τους κοραλλιογενείς υφάλους και έτσι δεν ήταν εύκολο να μελετηθούν. Τα τελευταία χρόνια έχει γίνει πολύ μεγάλη πρόοδος, αλλά υπάρχουν ακόμη πολλά να μελετηθούν.

2. ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΕΙΣ ΥΦΑΛΟΙ

2.1 ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΩΝ ΥΦΑΛΩΝ

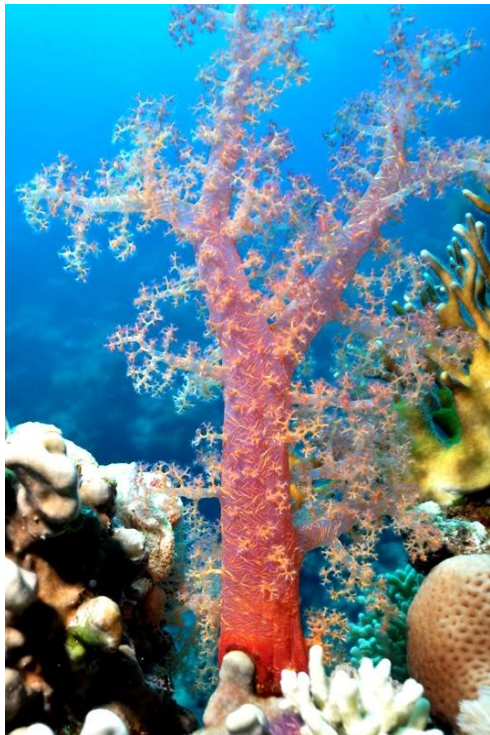
Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι αποτελούνται από μεγάλες ποσότητες ανθρακικού ασβεστίου (CaCO_3), δηλαδή ασβεστόλιθο, που αποθέτονται από ζωντανούς οργανισμούς. Από τα χιλιάδες είδη που ζουν στις κοινότητες των κοραλλιογενών υφάλων, μόνο ένας μικρός αριθμός παράγει ασβεστόλιθο που δημιουργεί τους υφάλους. Τα πιο σημαντικά από αυτά είναι τα ασβεστολιθικά κοράλλια (Εικόνα 3). Τα κοράλλια είναι κνιδόζωα. Τα περισσότερα ανήκουν στην κλάση των ανθόζων, είναι δηλαδή συγγενικά με τις θαλάσσιες ανεμώνες. Σε αντίθεση με τα περισσότερα άλλα κνιδόζωα, δεν υπάρχει στον κύκλο ζωής τους το στάδιο της μέδουσας¹, και ζουν μόνο ως πολύποδες. Οι ογκώδεις ύφαλοι χτίζονται από τους ασβεστολιθικούς σκελετούς εκατομμυρίων τέτοιων πολυπόδων. Τα κοράλλια που σχηματίζουν τέτοιους υφάλους λέγονται συνεργά. Υπάρχουν και κοράλλια που είναι ασύνεργα και δεν σχηματίζουν υφάλους (μαλακά κοράλλια). Τα μαλακά κοράλλια (τάξη *Alcyonacea*), (Εικόνα 4) είναι άφθονα στους κοραλλιογενείς υφάλους, αλλά δεν συμβάλλουν στη δημιουργία τους επειδή δεν έχουν σκληρό σκελετό. Τα μαύρα κοράλλια (τάξη *Antipatharia*) τα οποία ζουν σε βάθη κάτω των 300 μέτρων (*Leiorhathes* sp.) και είναι από τους μακροβιότερους οργανισμούς στον πλανήτη (ηλικίες μέχρι και 4500 χρόνια), οι γοργόνιες (τάξη *Gorgonacea*), συμπεριλαμβανομένων και των κοραλλιών με εμπορική αξία (χρήση τους σαν κοσμήματα- περιδέραια, βραχιόλια, κ.α.), είναι σκληρά αλλά ο σκελετός τους είναι φτιαγμένος κυρίως από πρωτεϊνικό υλικό και συμβάλουν λίγο στο σχηματισμό των κοραλλιογενών υφάλων άρα δεν είναι συνεργά (Peter Castro and Michael E. Huber, 1992).



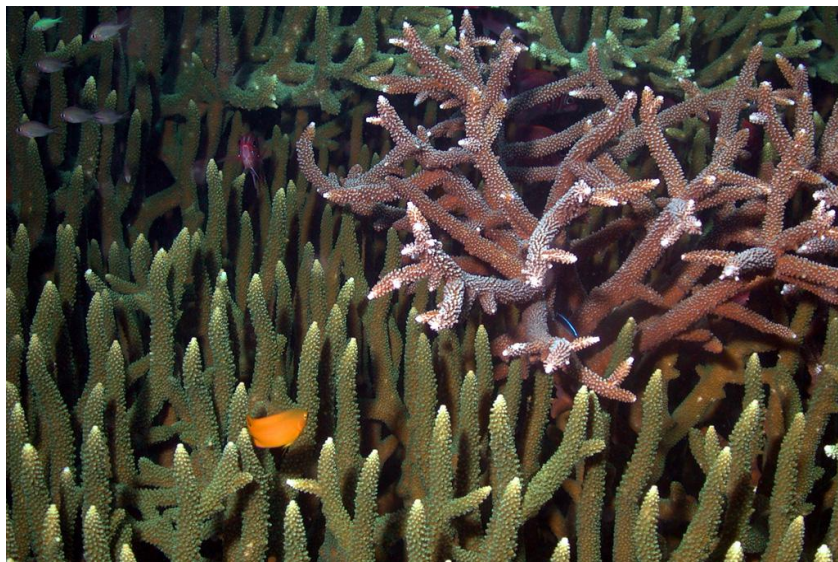
Εικόνα 3: Αποικία κοραλλιού του γένους *Acropora* που αποθέτει μεγάλες ποσότητες ανθρακικού ασβεστίου (CaCO_3), (φωτό antesco, 2011).

¹(1) Σε μια αποικία κνιδόζων γίνεται αγενής αναπαραγωγή, δηλ. εκβλάστηση που δίνει έναν νέο πολύποδα. Στο στάδιο της μέδουσας η οποία παράγεται από την κεφαλή ενός αναπαραγωγικού πολύποδα της αποικίας θα βγουν μέδουσες είτε θηλυκού γένους είτε αρσενικού, όπου θα συναντηθούν και θα αναπαραχθούν εγγενώς με άτομα άλλης αποικίας, αυτό θα έχει σαν αποτέλεσμα την ανταλλαγή γενετικού υλικού και όχι την δημιουργία κλώνων, η προνύμφη που θα δημιουργηθεί από αυτή την σύζευξη είτε θα προσκολληθεί στο υπόστρωμα να δώσει μια νέα αποικία είτε θα μεταμορφωθεί σε μέδουσα.

Οπότε τα συνεργά κοράλλια (σκληρά κοράλλια) είναι οι πρωταρχικοί δημιουργοί κοραλλιογενών υφάλων² που μπορούν να εμφανίζονται με ποικίλες μορφές και μεγέθη (Εικόνα 4&5).



Εικόνα 4: Τα μαλακά κοράλλια(τάξη Alcyonacea) δεν συμβάλλουν στη δημιουργία των κοραλλιογενών υφάλων(ασύνεργα κοράλλια), (φωτο antesco, 2011).



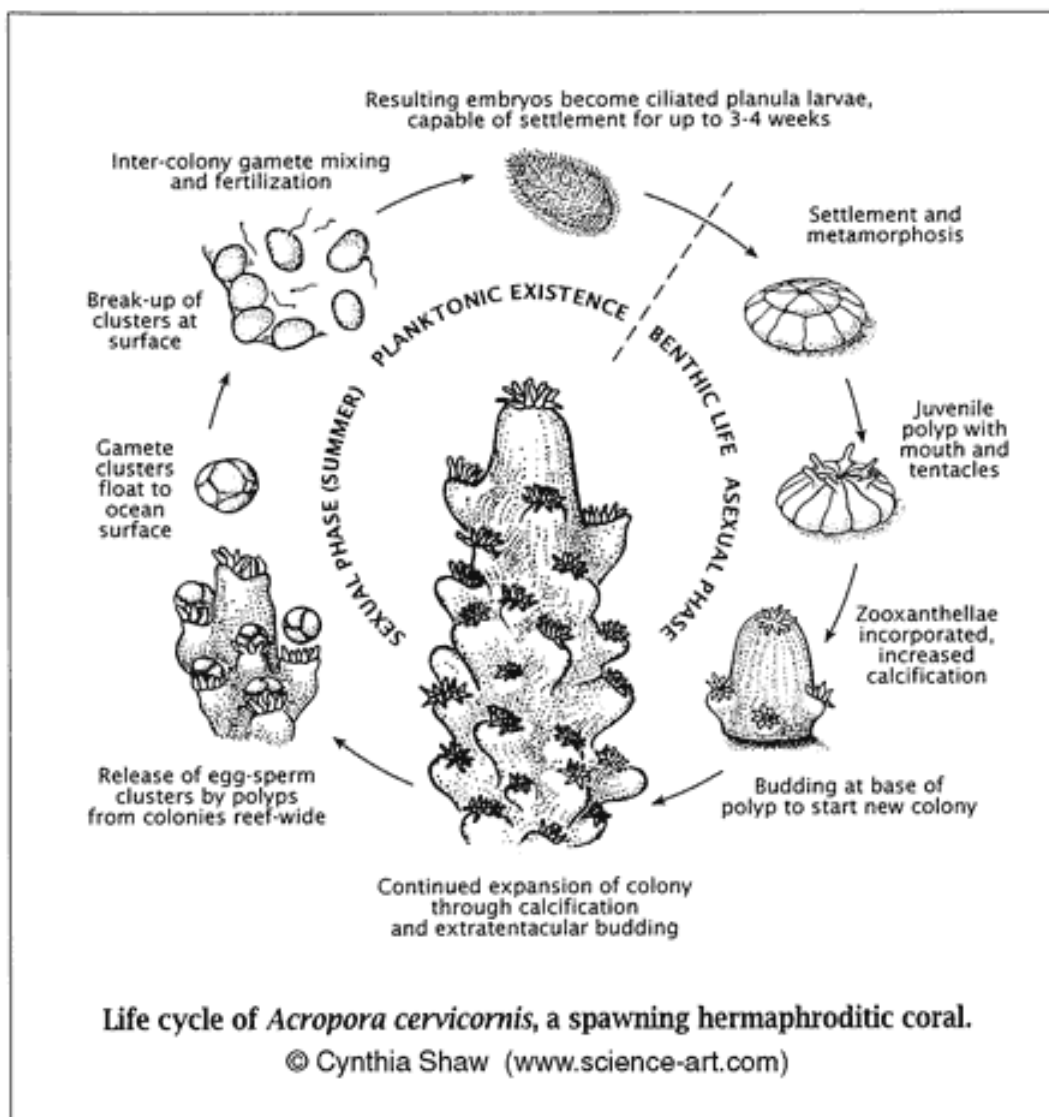
Εικόνα 5: Υποβρύχια φωτογραφία από κοραλλιογενή ύφαλο στην Αυστραλία από κοράλλια του γένους *Acropora* sp.

2.2 ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ

Τα κοράλλια είναι ζώα με μεγάλη ικανότητα προσαρμογής. Έτσι δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι αναπαράγονται με περισσότερους από έναν τρόπους. Κατά μια έννοια, η αύξηση και η αναπαραγωγή στα κοράλλια είναι το ίδιο πράγμα. Μια αποικία κοραλλιών αυξάνεται, καθώς οι ξεχωριστοί πολύποδες διαιρούνται για να σχηματίσουν νέους πολύποδες. Έτσι η αποικία αυξάνεται καθώς οι πολύποδες αναπαράγονται. Η διαδικασία αυτή σταματάει να είναι ταυτόχρονη αύξηση και αναπαραγωγή, όταν ένα κομμάτι κοραλλιού σπάσει και συνεχίσει να αυξάνεται. Είναι πλέον μια διαφορετική αποικία, αν και αποτελεί γενετικά πανομοιότυπο κλώνο του «γονέα». Ορισμένα είδη κοραλλιών αναπαράγονται κυρίως με αυτόν τον τρόπο και είναι προσαρμοσμένα έτσι ώστε να σπάζουν εύκολα (κοράλλια με λεπτό σκελετικό κορμό). Μετά την καταστροφή ενός υφάλου από μια δυνατή καταιγίδα, η ανάκαμψη του εξαρτάται κατά ένα μέρος από την αύξηση των σπασμένων κομματιών των αποικιών (Peter Castro and Michael E. Huber, 1992).

Τα κοράλλια μπορούν επίσης να αναπαράγονται εγγενώς³. Όπως δηλαδή και τα άλλα ζώα, παράγουν ωάρια και σπερματοζωάρια, τα οποία συγχωνεύονται για να δώσουν τελικά μια προνύμφη, την πλάνουλα (πρώτη κολυμβητική μορφή του πολύποδα), (Σχήμα 1). Μερικά κοράλλια είναι ερμαφρόδιτα, δηλαδή παράγουν και ωάρια και σπερματοζωάρια, ενώ άλλα είναι γονοχωριστικά (δηλαδή παράγουν μόνο ωάρια ή μόνο σπερματοζωάρια).

²(2) Αν και τα κοράλλια είναι οι βασικοί αρχιτέκτονες σχηματισμού των υφάλων. Πολλοί άλλοι οργανισμοί συμβάλλουν στην δημιουργία ενός κοραλλιογενούς υφάλου. Οι πιο σημαντικοί δεν είναι ζώα όπως θα περίμενε κανείς αλλά φυτά. Αυτά είναι τα κοραλλιοειδή φύκη, τα οποία εκκρίνουν έναν “σκελετό” από ανθρακικό ασβέστιο. Τα κοραλλιοειδή ερυθροφύκη με μορφή κρούστας (Porolithon, Lithothamnion, Lithophyllum) αναπτύσσονται με μορφή βραχώδους στρώσης πάνω στην επιφάνεια του υφάλου. Προστατεύουν τον ύφαλο από διάβρωση, είναι ένα μέτρο αντίστασης του υφάλου στα δυνατά κύματα και επίσης σταθεροποιούν την συσσώρευση ασβεστολιθικού ιζήματος(κομμάτια κοραλλιών ή κοραλλοθρύμματα, όστρακα ή σκελετούς άλλων οργανισμών). Ο πιο σημαντικός οργανισμός από τους οποίους προέρχεται το ιζήμα είναι το κοραλλιοειδές χλωροφύκος του γένους *Halimeda*.

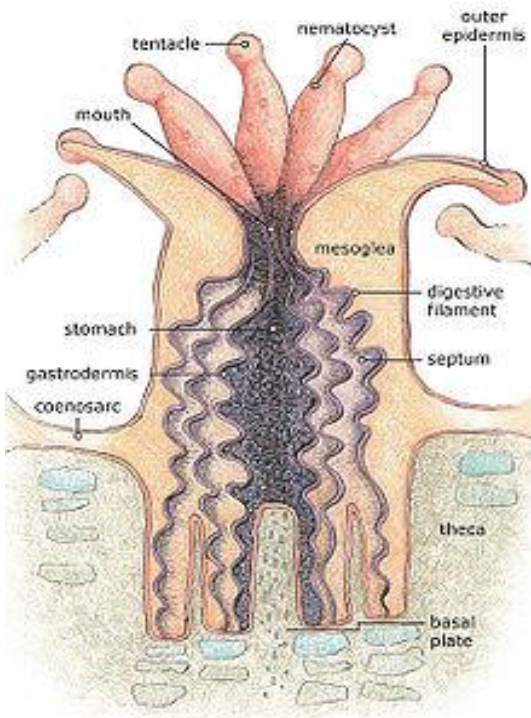


Σχήμα 1: Εγγενής αναπαραγωγικός κύκλος κοραλλιού *Acropora cervicornis* (πηγή science-art).

2.3 ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΠΟΛΥΠΟΔΑ

Οι πολύποδες των κοραλλιών είναι μικροσκοπικοί και παραπλανητικά απλοί σε εμφάνιση. Μοιάζουν πολύ με μικροσκοπικές θαλάσσιες ανεμώνες (ένας όρθιος κύλινδρος με ένα δακτύλιο από κεραίες στην κορυφή του). Όπως οι ανεμώνες και τα άλλα κνιδόζωα, χρησιμοποιούν τις κεραίες τους που είναι εξοπλισμένες με νηματοκύστες για τη σύλληψη τροφής και ιδιαίτερα ζωοπλαγκτού. Οι κεραίες περιβάλλουν το στόμα, το μοναδικό άνοιγμα στην γαστράγγειακή κοιλότητα του πολύποδα. Τα περισσότερα κοράλλια είναι αποικίες πολλών πολυπόδων, που όλοι συνδέονται μεταξύ τους με ένα λεπτό στρώμα ιστού (Σχήμα 2).

*(3) Η κλάση των ανθόζων διαχωρίζεται στις υποκλάσεις Octacorallia (Οκτακοράλλια) και Hexacorallia (εξακοράλλια), παρ' όλο τον διαχωρισμό τους δεν έχουν διαφορές στον τρόπο αναπαραγωγής, δηλαδή είναι κατά το μεγαλύτερο ποσοστό ζώα γονοχωριστικά χωρίς να αποκλείετε και ο πολλαπλασιασμός με εκβλάστηση. Συνήθως ένα είδος έχει την επιλογή ανάλογα με την εκάστοτε περίπτωση συνθηκών του ενδιαιτήματος ποιος τρόπος αναπαραγωγής θα έχει το μεγαλύτερο αναπαραγωγικό κέρδος με το μικρότερο ενεργειακό κόστος.



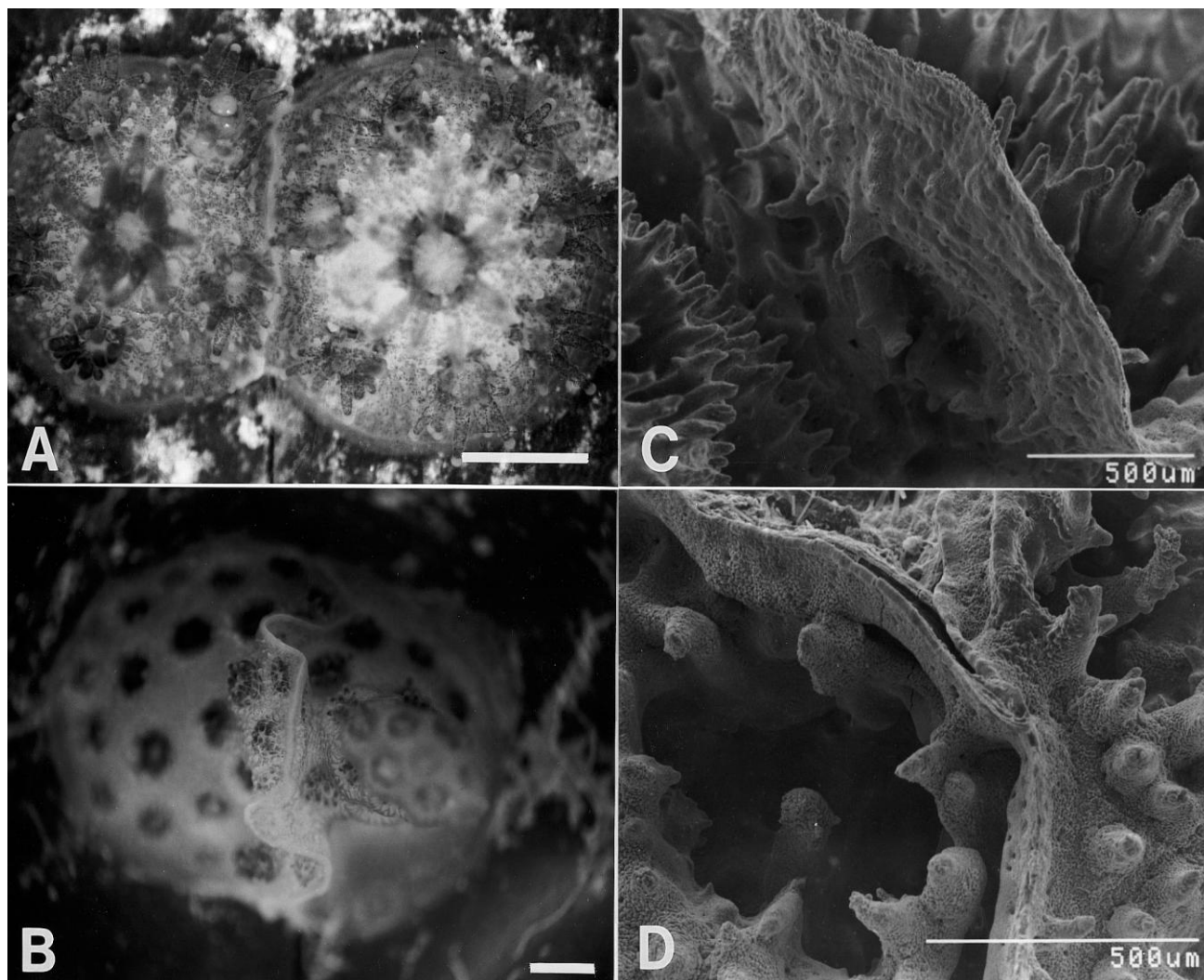
Σχήμα 2: Ανατομική απεικόνιση ενός πολύποδα κοραλλιού(πηγή wikipedia).

Η αποικία ξεκινάει την ζωή της όταν μια πλαγκτική προνύμφη, η πλάνουλα (Εικόνα 6), εγκατασταθεί σε μια σκληρή επιφάνεια. Οι προνύμφες των κοραλλιών αποφεύγουν το κινητό υπόστρωμα. Αμέσως μετά την εγκατάσταση, η προνύμφη μεταμορφώνεται σε πολύποδα. Αυτός ο μοναδικός, «ιδρυτικός» πολύποδας, αν επιζήσει διαιρείται ξανά και ξανά μέχρι να σχηματιστεί η αποικία. Έτσι, όλοι οι πολύποδες μιας αποικίας είναι γενετικά αντίγραφα ή κλώνοι, του ιδρυτικού πολύποδα. Τα πεπτικά συστήματα των πολυπόδων συνήθως συνδέονται και αναπτύσσουν ένα κοινό νευρικό σύστημα.



Εικόνα 6: πλαγκτική προνύμφη κοραλλιού(Πλάνουλα),(πηγή Bermuda Institute Ocean Sciences).

Στην περίπτωση που εγκατασταθούν 2 πλάνουλες πολύ κοντά και είναι ισογενείς (προερχόμενα από την ίδια αποικία) παρατηρείται συμβατή σύντηξη αλλά στην περίπτωση διαφορετικού είδους ή προέλευση από διαφορετικές αποικίες παρατηρούνται μη ιστοσυμβατικές αντιδράσεις διαφορετικού βαθμού (κατά M. Hidaka et al, 1997), (Εικόνα 7).



Εικόνα 7: Α. αντίδραση μη σύντηξης 2 νεοσχηματιζόμενων αποικιών κοραλλιού *Pocillopora damicornis* προερχόμενα από διαφορετικές αποικίες. Β. Το ίδιο ζευγάρι 4 μήνες μετά. C. μικρογραφία ηλεκτρονικής σάρωσης του σκελετού κατά την συνένωση του ζευγαριού που φαίνεται στην εικόνα Β και Α, παρατηρείτε η σκελετική κορυφογραμμή που διαμορφώθηκε. D. μικρογραφία ηλεκτρονικής σάρωσης του σκελετού κατά την συνένωση άλλου ζευγαριού αποικιών κοραλλιού *Pocillopora damicornis* όπου διακρίνεται η μη ιστοσυμβατική αντίδραση (φώτο M. Hidaka, 1997).

Στην περίπτωση των αλλογενών συναντήσεων μεταξύ άλλων ειδών κοραλλιών ακόμη και αποικιών του ίδιου είδους, φαίνεται ότι οι αποικίες μπορούν να ανταποκριθούν επιλεκτικά σε διαφορετικούς τύπους αλλογενών αντιδράσεων και σε διαφορετικό βαθμό. Τα κοράλλια μπορούν να έχουν την ικανότητα να διακρίνουν τον εαυτό τους (αποικία - κλώνοι αποικίες) από άλλες αποικίες αναγνωρίζοντας μη δικά τους χαρακτηριστικά (κατά B. Rinkevich et al, 1994), (Εικόνα 8).



Εικόνα 8: Αλλογενή συνάντηση μεταξύ δυο διαφορετικών ειδών *Acropora* sp. και αντίδραση μεταξύ τους, παρατηρείτε στα αριστερά την καταστροφή και κάλυψη από την επικρατούσα *Acropora* sp. στα δεξιά, μια από τις μεγαλύτερες σε βαθμό αντιδράσεις για επικράτηση στον χώρο(φώτο Basil,2009).

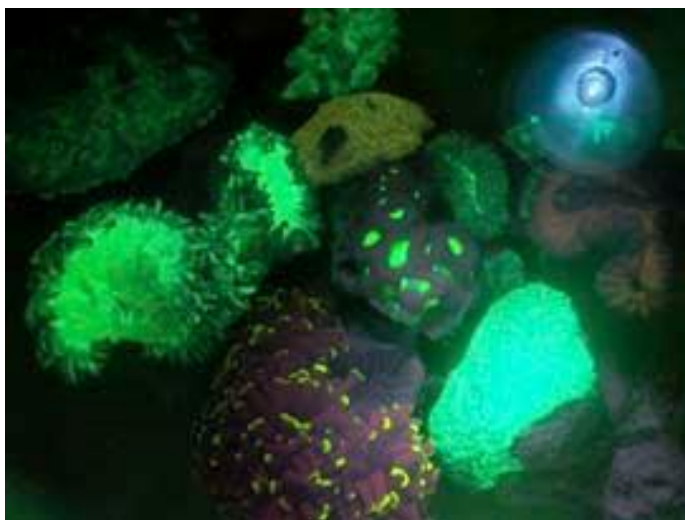
Οι πολύποδες των κοραλλιών ζουν μέσα σε ένα σκελετό με μορφή κούπας, από ανθρακικό ασβέστιο που κατασκευάζουν μόνοι τους. Με την πάροδο των ετών, οι σειρές πολυπόδων, που η κάθε μια αποθέτει ένα στρώμα ανθρακικού ασβεστίου, δημιουργούν τον σκελετό. Ο σκελετός αποτελεί το μεγαλύτερο μέρος της αποικίας και μπορεί να πάρει πολλές διαφορετικές μορφές. Ο ζωντανός ιστός είναι μόνο ένα λεπτό στρώμα στην επιφάνεια του. Οι αβεστολιθικοί σκελετοί των κοραλλιών, με την προς τα επάνω και προς τα έξω αύξηση τους, δημιουργούν τους υφάλους(Εικόνα 9).



Εικόνα 9: Ανάπτυξη κοραλλιογενών υφάλων στην Αυστραλία.

2.4 ΧΡΩΣΤΙΚΕΣ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ

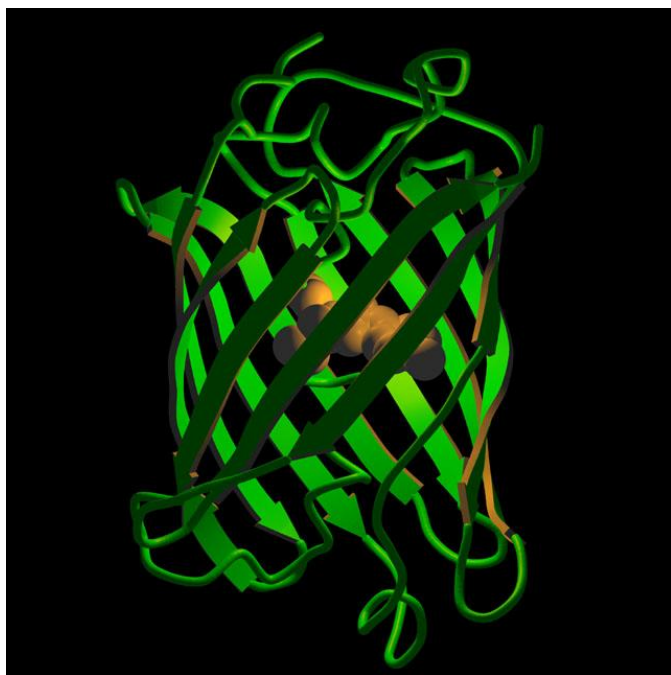
Τα χρώματα των κοραλλιών ποικίλλουν με αποτέλεσμα μερικές φορές να προσδίδουν εντυπωσιακά διαφορετικά φασματοσκοπικά χαρακτηριστικά. Αυτό οφείλεται στην διαφορετική σύσταση και ποσότητα των GFP πρωτεϊνών (green fluorescent protein) που φέρουν. Τα κοράλλια, κατά την διάρκεια της εξέλιξής τους, απέκτησαν την ικανότητα να συνθέτουν πολλά διαφορετικά είδη φθορισμού (Εικόνα 10).



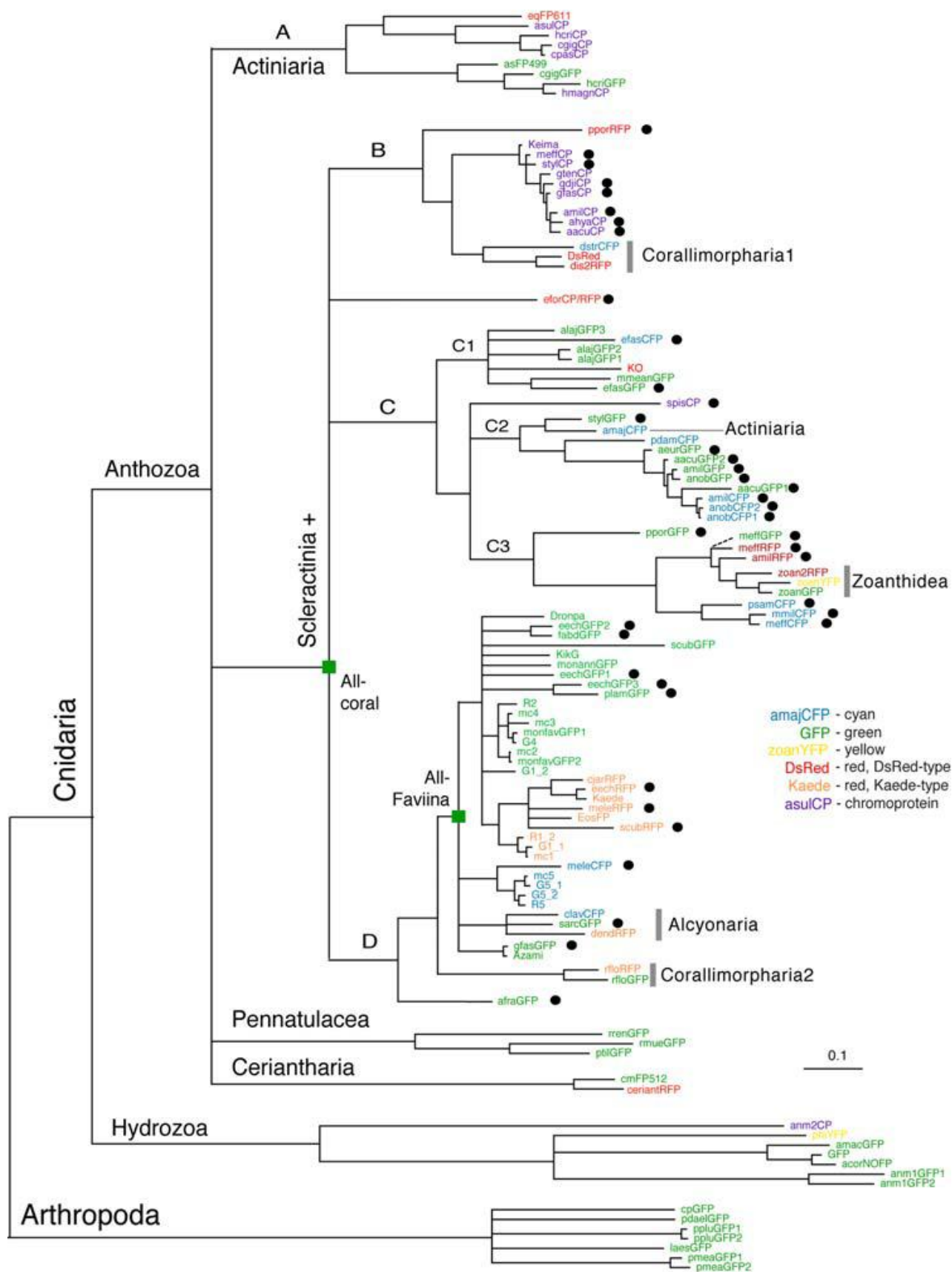
Εικόνα 10: Φθορισμός κοραλλιών οφειλόμενος στην GFP(φώτο Anya Salih,2004)

Από πειραματικές μελέτες της εξέλιξης των πρωτεϊνικών οικογενειών, με ιδιαίτερη έμφαση σε σημαντικά ζητήματα όπως η συγκλίνουσα μοριακή εξέλιξη και η προέλευση της μοριακής πολυπλοκότητας, προκύπτει ότι αυτά πράγματι αποτελούν σημαντικούς καθοριστικούς παράγοντες της πολυμορφίας χρώματος των κοραλλιογενών υφάλων. Οι μελέτες αυτές βοηθούν ιδιαιτέρως και σε μοριακό επίπεδο (κατά Alieva et al, 2008),

(Σχήμα 3). Οι χρωστικές ουσίες είναι ομόλογες με την πράσινη φθορίζουσα πρωτεΐνη, η οποία συμβάλλει περίπου στο 14% του περιεχομένου των διαλυτών πρωτεϊνών πολλών ανθόζων. Η διατήρηση τέτοιων υψηλών επιπέδων πρωτεϊνικού ιστού έχει ως αποτέλεσμα ένα αυστηρά ενεργητικό μειονέκτημα στα ζώα αν η ανανέωση των πρωτεϊνών είναι γρήγορη (φθορά χρήσης – αντικατάσταση). Οι πρωτεΐνες τύπου GFP συνεισφέρουν ένα εκπληκτικά υψηλό κλάσμα στο συνολικά διαλυτό περιεχόμενο των εμπεριεχομένων πρωτεϊνών στους ιστούς των ανθόζων, το οποίο κυμαίνεται από 4,5% στο κοράλλι *Montastrea cavernosa*, μέχρι και πάνω από 7% στο κοράλλι *Lobophyllia hemprichii* ή ακόμα και πάνω από 14% στο κοράλλι *Acropora nobilis*. Σε τεχνητό περιβάλλον, η GFP πρωτεΐνη και οι ομόλογές της χρωστικές είναι γνωστό ότι είναι ασυνήθιστα ανθεκτικές στη ζέστη, στα απορρυπαντικά, στα αναγωγικά μέσα και στη δράση της πρωτεϊνάσης. Αυτή η ιδιότητα δίνει ένα ακόμη προτέρημα χρήση της σε ιατρικά ζητήματα ως ανιχνευτής (Εικόνα 11).



Εικόνα 11: Τρισδιάστατη αναπαράσταση της μοριακής δομής της GFP πρωτεΐνης(πηγή brainwindows, 2009).



Σχήμα 3: Φυλογενετικό δέντρο της φθορίζουσας πρωτεΐνης των Cnidaria και του χρώματος που προσδίδουν (κατά Alieva et al, 2008).

3. ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΕΣ ΣΧΕΣΕΙΣ

Τα τροπικά περιβάλλοντα φημίζονται για την ποικιλία και την πολυπλοκότητα των ιδιόμορφων ενώσεών τους (συμβιωτικές σχέσεις), και για τους κοραλλιογενείς υφάλους. Τα ψάρια που ζουν με θαλάσσιες ανεμώνες (Εικόνα 12), γαρίδες και ψάρια που καθαρίζουν τα εξωπαράσιτα από άλλα ψάρια, και μια σειρά από ειδικευμένες ιδιόμορφες ενώσεις μεταξύ κινητών και καθιστικών οργανισμών είναι κοινές σε αυτά τα οικοσυστήματα (Εικόνα 13). Η πιο οικολογικά σημαντική ιδιόμορφη σχέση των κοραλλιογενών υφάλων πιστεύεται ότι είναι εκείνη των δινωμαστιγωτών (zooxanthellae) με τα κοράλλια.



Εικόνα 12: Η πιο κοινή συμβιωτική σχέση μεταξύ ψαριού και κοραλλιού είναι αυτή του ψαριού αμφιπρίωνα (*Amphiprion percula*) και την ανεμώνης (*Heteractis magnifica*).



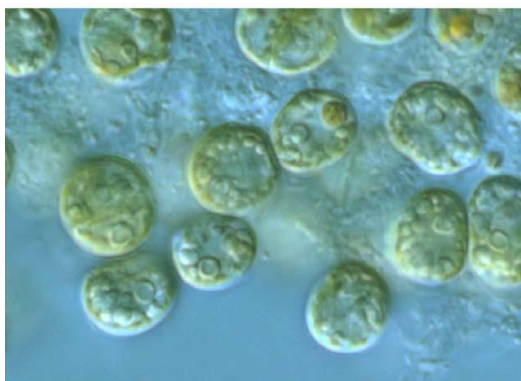
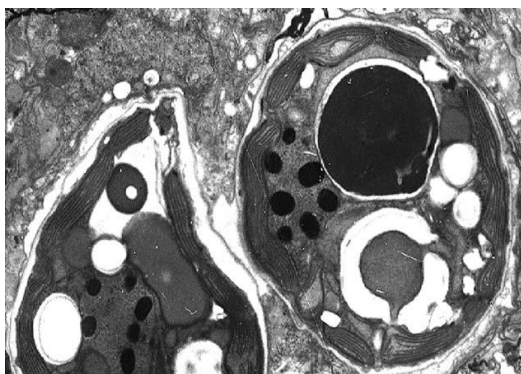
Εικόνα 13: Μια αρκετά ιδιαίτερη συμβιωτική σχέση κοραλλιών με ασπόνδυλα είναι αυτή του κοραλλιού *Plerogyra sinuosa* και της γαρίδας του γένους *Periclimenes*.

3.1 ΕΝΔΟΣΥΜΒΙΩΣΗ

Όταν ο Wotton το 1552 έδωσε στην κλάση των ανθόζων και υδρόζων το όνομα Zoophyte (ζωόφυτα), ήταν επειδή παρατήρησε μεγάλη μορφολογική ομοιότητα με τα ανώτερα φυτά. Η ανακάλυψη στα τέλη του 19^{ου} αιώνα της φωτοσυνθετικής άλγης (zooxanthellae) μέσα στους ιστούς των ζώων επιβεβαίωσε την «φυτική» φύση τους και ο όρος ζωόφυτα εγκαταλείφθηκε. Τα Scleractinian κοράλλια αποτελούν υποχρεωτικά ενδοσυμβιωτικούς οργανισμούς με δινομαστιγωτά μονοκύτταρους φωτοσυνθετικούς του γένους *Symbiodinium*. Η σχέση βασίζεται στην μεταφορά οργανικού άνθρακα στο κοράλλι ξενιστή και σε αντάλλαγμα λαμβάνονται ανόργανα μεταβολιτών παράγωγα από την διαδικασία της αναπνοής και προσφέρεται ένα περιβάλλον απαλλαγμένο από θηρευτές. Αυτή η αμοιβαία επωφέλης συμβίωση συμβάλλει στην παραγωγικότητα των οικοσυστημάτων των κοραλλιογενών υφάλων, προωθεί πολύ γρήγορα την απόθεση σκελετού ανθρακικού ασβεστίου και δημιουργεί έτσι και το θεσμικό πλαίσιο που προστατεύει τους κοραλλιογενείς υφάλους διότι χρησιμεύει ως οικοτόπος με βιοποικιλότητα τόσο σπάνια που βρίσκεται μόνο σε οικοσυστήματα κοραλλιογενών υφάλων.

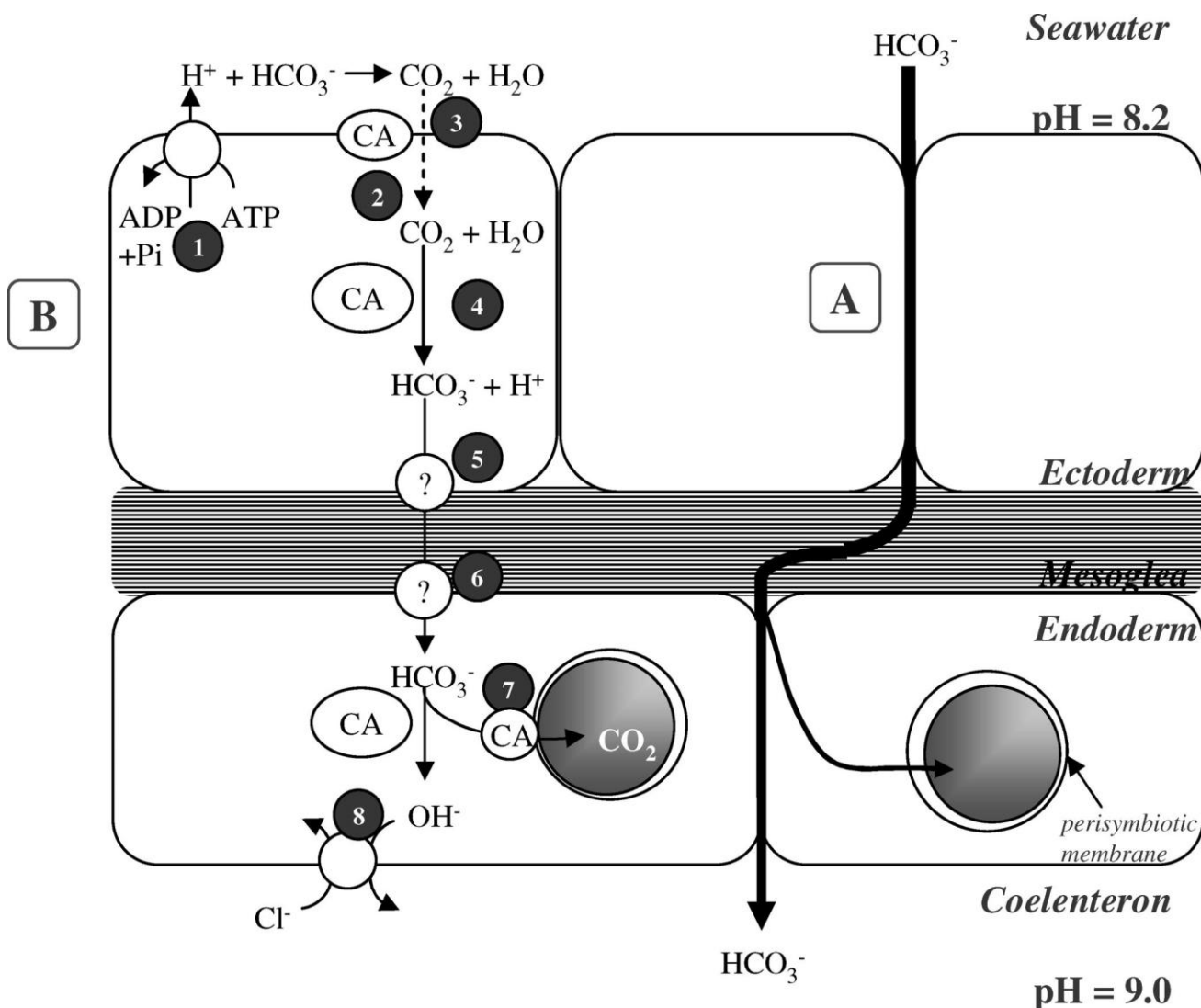
3.1.1 Zooxanthellae (*Symbiodinium*)

Σχεδόν όλα τα κοράλλια που δημιουργούν κοραλλιογενείς υφάλους φιλοξενούν συμβιωτικές ζωοξανθέλλες (Δινομαστιγωτά-μονοκύτταροι, φωτοσυνθετικοί οργανισμοί που ζουν μέσα σε ιστούς ζώων, γένους *Symbiodinium*), (Εικόνα 14&15). Χωρίς αυτές, τα κοράλλια εκκρίνουν το σκελετό τους τόσο αργά, ώστε να μη μπορεί σχεδόν να σχηματιστεί ύφαλος. Οι ζωοξανθέλλες επιτρέπουν στο κοράλλι να αποθέσει ανθρακικό ασβέστιο πολύ γρηγορότερα. Συμβάλλουν έτσι όσο και τα κοράλλια στο σχηματισμό της δομής των υφάλων.



Εικόνα 14&15: Μεγέθυνση σε ηλεκτρονικό μικροσκόπιο της συμβιωτικής άλγης zooxanthellae (πρώτη φωτο ενδοκυτταρικά), (Φωτογραφίες από τον M. P. Lesser και T. La Jeunesse, 2003).

Χωρίς τις ζωοξανθέλλες τα κοράλλια δε θα μπορούσαν να δημιουργήσουν τους σκελετούς τους και έτσι δεν θα υπήρχαν ύφαλοι. Οι ζωοξανθέλλες συμβάλλουν επίσης στη βασική διατροφή των κοραλλιών. Κάνουν φωτοσύνθεση και μεταβιβάζουν μέρος της οργανικής ύλης που παράγουν στα κοράλλια. Με το 90% περίπου της "γλυκόζης" που παράγεται μέσω της φωτοσύνθεσης τρέφεται το κοράλλι, ενώ με το υπόλοιπο 10% περίπου, τρέφεται η ίδια η ζωοξανθέλλη καταναλώνοντας το για τις ανάγκες συντήρησης της. Έτσι, οι ζωοξανθέλλες τρέφουν το κοράλλι από το εσωτερικό του.



Σχήμα 4: Μηχανισμός απορρόφησης του ανόργανου άνθρακα σε μια συμβιωτική ανεμώνη της θάλασσας.

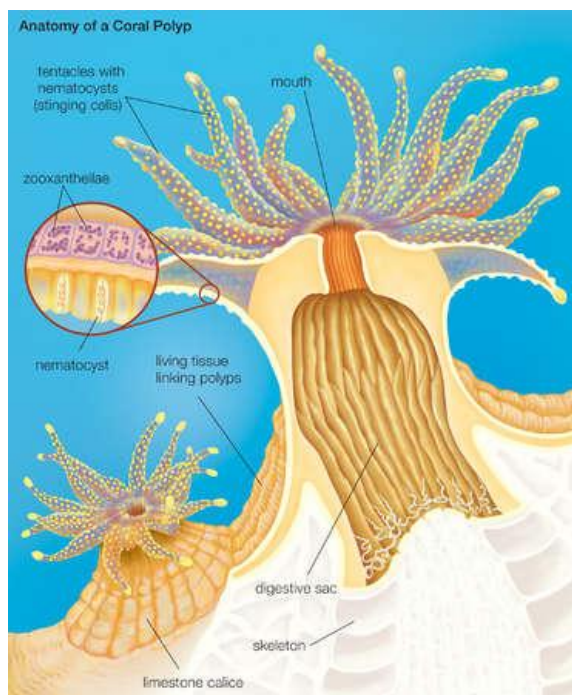
A. Εξωκυτταρικό μονοπάτι που αντιπροσωπεύει το 15% του ποσοστού απορρόφησης του διαλυτού ανόργανου άνθρακα (DIC= dissolved inorganic carbon). **B.** Ενδοκυτταρικό μονοπάτι που αντιπροσωπεύει το 85% του ποσοστού απορρόφησης του διαλυτού ανόργανου άνθρακα (DIC= dissolved inorganic carbon). **1:** Αποβολή των πρωτονίων στο εξωτερικό μέσο από την P-τύπου πρωτονίων ATPάση. **2:** Μετατροπή του HCO_3^- σε CO_2 ευνοείται από την δραστηριότητα της ανθρακικής ανυδράσης που βρίσκεται στο πλάσμα της μεμβράνης της εξωδερμικής στοιβάδας των κυττάρων. **3:** Η διάχυση του CO_2 δια μέσω της μεμβράνης στο κυτταρόπλασμα του εξωδερμικού κυττάρου. **4:** Μετατροπή του CO_2 σε HCO_3^- στο κυτταρόπλασμα του εξωδερμικού κυττάρου επιταχύνεται από την κυτταροπλασματική δραστηριότητα της ανθρακικής ανυδράσης. **5&6:** Εξώθηση διττανθρακικού και έναρξη της απορρόφησης από τα κύτταρα στην ενδοδερμική στοιβάδα από άγνωστο μηχανισμό. **7:** Τελική μετατροπή του HCO_3^- σε CO_2 κοντά(ή μέσα) στην zooxanthella. **8:** Αποβολή του ιόντος υδροξυλίου στο κοιλέντερο από ένα γλωριούχο εξαρτώμενο μηχανισμό, γεγονός που αυξάνει την συγκέντρωση του pH στο κοιλέντερο (κατά Paola Furla et al, 2005).

Στην πραγματικότητα, πολλά κοράλλια μπορούν να επιζήσουν χωρίς να τρέφονται από το εξωτερικό περιβάλλον, εφόσον οι ζωοξανθέλλες βρίσκονται σε συνθήκες επαρκούς φωτισμού. Αυτή η ομάδα των μονοκύτταρων πρώτιστων κάποτε θεωρούταν ως ένα μόνο είδος πανδημικό, το *Symbiodinium microadriaticum*. Οι μοριακές έρευνες κατά τα τελευταία 25 χρόνια όμως, αποκάλυψε ότι το *Symbiodinium* είναι μια διαφορετική ομάδα οργανισμών με τουλάχιστον οκτώ (A-H) διαφορετικές κλάσεις (Πίνακας 1), που με τη σειρά τους περιέχουν πολλές μοριακές υποκλάσεις. Η ποικιλία σε αυτό το γένος μπορεί να καθορίζει μεταγενέστερα την ανταπόκριση των κοραλλιών σε φυσιολογικές και σε ακραίες συνθήκες (κατά Michael Stat et al, 2006).

<i>Symbiodinium</i> clades	Species designation	Clade reference	Hosts	
			Phylum	Order
A	<i>S. pilosum</i>	Rowan and Powers (1991b)	Cnidaria	Scleractinia
	<i>S. corculorum</i>			Actiniaria
	<i>S. meandrinae</i>			Zoanthidea
	<i>S. microadriaticum</i>			Alcyonacea
	<i>G. linucheae</i>			Rhizostomea
	<i>S. cariborum</i>			Hydroida
				Gorgonacea
B	<i>S. muscatinei</i>	Rowan and Powers (1991b)	Cnidaria	Veneroida
	<i>S. bermudense</i>			Foramniifera
	<i>S. pulchrum</i>			
C	<i>S. goreau</i>	Rowan and Powers (1991b)	Cnidaria	Scleractinia
D		Carlos et al. (1999)	Cnidaria	Scleractinia
E	<i>G. varians</i>	LaJeunesse and Trench (2000)	Cnidaria	Scleractinia
	<i>S. californium</i>			Actiniaria
F	<i>S. kawagutii</i>	LaJeunesse (2001)	Cnidaria	Scleractinia
				Actiniaria
G		Pawlowski et al. (2001)	Cnidaria	Scleractinia
				Alcyonacea
H		Pochon et al. (2004)	Protozoa	Foramniifera

Πίνακας 1: Κλάσεις *Symbiodinium*, ονομασία ειδών και των συναφών θαλάσσιων ασπόνδυλων που φιλοξενούνται (κατά Michael Stat et al, 2006).

Το Symbiodinium ζει και αναπαράγεται μέσα στα κύτταρα των κοραλλιών, εντός των κενोटόπιων στα κύτταρα του ξενιστή (γαστρόδερμα) των πέντε τουλάχιστον φύλων ασπόνδυλων συμπεριλαμβανομένων των Cnidaria (corals, jellyfish, and anemone), Mollusca (snails and clams), Platyhelminthes (flatworms), Porifera (σπόγγοι), και Protista (π.χ. singlecelled ciliates, Foraminifera). Ωστόσο εξετάζεται περισσότερο η συμβιωτική ένωση μεταξύ Symbiodinium και Scleractinia (πετρώδη κοράλλια-sps), ως τα σημαντικότερα δεδομένου ότι προσφέρουν καταφύγιο και δημιουργούν τους υφάλους. Στις περισσότερες περιπτώσεις, τα Symbiodinium βρίσκονται στα ενδοδερμικά κύτταρα του ζώου που τα φιλοξενεί στην γαστροβλαστική στιβάδα (Εικόνα 16), με εξαίρεση τα δίθυρα στρείδια όπου είναι εξωκυτταρικά (αν βρίσκονται) μέσα σε εξειδικευμένα κανάλια στο μανδύα.



Εικόνα 16: Απεικόνιση της θέσης που βρίσκονται τα Symbiodinium εντός της γαστροβλαστικής στιβάδας.

Κατά τις τελευταίες δεκαετίες, η κατανόηση αυτών των συμβιωτικών ενώσεων έχει εμπλουτιστεί από την αναγνώριση ότι οι μικροβιακοί εταίροι των κοραλλιών είναι πολύ πιο διαφοροποιημένοι από ό, τι προηγουμένως είχε αναγνωρισθεί. Στην περίπτωση της zooxanthellae, για παράδειγμα, αρχικά πίστευαν ότι μόνον ένας συμβιωτικός τύπος υπήρχε που συνδέονταν με πολλαπλά είδη κοραλλιών (και άλλων ξενιστών). Αργότερα, αναγνωρίστηκε ότι τα zooxanthellae είναι γενετικά διαφορετικά, με διαφορετικές συμβιωτικές συνάψεις με διάφορους ξενιστές. Πιο πρόσφατα, η ανακάλυψη πολλαπλών τύπων zooxanthellae που ζουν με ένα είδος ξενιστή ή ακόμη και μια ενιαία αποικία (το κοράλλι που προέρχεται από ένα μόνο γονιμοποιημένο ωάριο) έχει αλλάξει την αντίληψή μας για αυτές τις συμβιωτικές σχέσεις και πάλι (κατά Nancy Knowlton and Forest Rohwer, 2003).

4. ΠΑΡΑΛΛΗΛΗ ΕΞΕΛΙΞΗ

Ο συμβιωτικός τρόπος ζωής περιλαμβάνει αμοιβαία οικολογική, φυσιολογική, διαρθρωτική και μοριακή προσαρμογή μεταξύ των εταίρων της συμβίωσης. Η συμβιωτική σχέση μεταξύ των κοραλλιών και των φωτοσυνθετικών δινωμαστιγωτών (*Symbiodinium* sp., που ονομάζεται επίσης *zooxanthellae*), η παρουσία του ενδοσυμβιωτή στα κύτταρα του ζώου διατηρείται με πολλούς τρόπους. Το ζώο έχει υιοθετήσει συμπεριφορές που βελτιστοποιούν την φωτοσύνθεση των δινωμαστιγωτών και έχει εξελίξει την ικανότητα να απορροφά και να συγκεντρώνει το διαλυτό ανόργανο διοξείδιο του άνθρακα από το θαλασσινό νερό προκειμένου να εφοδιάσει τον ενδοσυμβιωτή για την τέλεση της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης. Φροντίζει το ηλιακό φως να φωτίζει σε ικανοποιητικό βαθμό τους ενδοσυμβιωτές και τους προστατεύει να μην υποστούν βλάβη από την ηλιακή υπεριώδη ακτινοβολία. Η προστασία αυτή παρέχεται με βιοχημικά αντηλιακά προϊόντα συμπεριλαμβανομένων κάποιων μυκοσπορίνιων όπως αμινοξέα όπου παράγονται στον ενδοσυμβιωτή και μετατοπίζονται στον ξενιστή. Επιπλέον για να προστατευθεί από το οξυγόνο που παράγεται κατά την φωτοσύνθεση έχει αναπτύξει κάποιες αντιοξειδωτικές άμυνες που είναι μοναδικές μεταξύ των ζώων. Λόγω ότι ζουν σε φτωχά σε θρεπτικά συστατικά νερά, ο ξενιστής έχει αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς για την αφομοίωση και την διατήρηση του αζώτου, όπως την ικανότητα να απορροφά ανόργανο άζωτο. Όλα αυτά υποδηλώνουν μια παράλληλη εξέλιξη των συμβιωτικών σχέσεων των *cnidaria* με τα φύκη, στην οποία σχέση έχουν εκδηλωθεί χαρακτηριστικά στα ζώα που συνήθως συνδέονται με φωτοτροφικούς οργανισμούς (κατά Paola Furla, et al, 2005).

4.1 ΕΝΑΛΛΑΚΤΙΚΟΣ ΤΡΟΠΟΣ ΘΡΕΨΗΣ

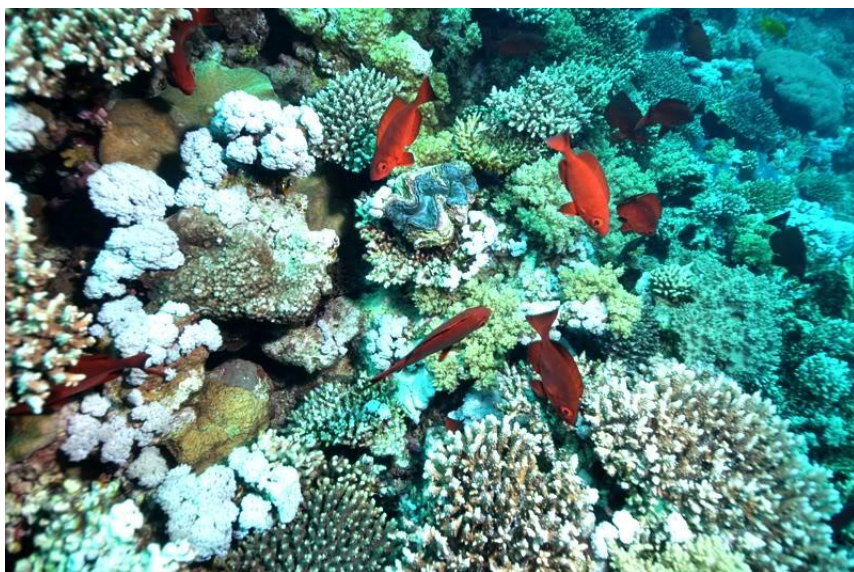
Αν και έχουν την υποστήριξη των ζωοξανθέλλων, τα κοράλλια τρέφονται μόλις τους δίνεται η ευκαιρία. Είναι αδηφάγοι καταναλωτές ζωοπλαγκτόν. Εκτός από το να χρησιμοποιούν τις κεραίες τους, οι πολύποδες των κοραλλιών συλλαμβάνουν ζωοπλαγκτόν με βλέννα που εκκρίνουν στην επιφάνεια της αποικίας. Πολύ μικρές τριχοειδείς βλεφαρίδες συγκεντρώνουν τη βλέννα σε νήματα και τη μεταφέρουν στο στόμα. Μερικά κοράλλια σπάνια χρησιμοποιούν τις κεραίες τους και τρέφονται μόνο με την βοήθεια βλέννας. Υπάρχουν μάλιστα κάποια είδη που έχουν χάσει τελείως τις κεραίες τους. Τα κοράλλια χρησιμοποιούν και άλλες μεθόδους τροφοληψίας. Όπως με τα μεσεντέρια νημάτια όπου εκκρίνουν πεπτικά ένζυμα. Ο πολύποδας μπορεί να βγάζει τα νημάτια από το στόμα ή το σωματικό τοίχωμα, για να πένσουν και να απορροφήσουν μερίδια τροφής, έξω από το σώμα (Εικόνα 17). Πέρα από αυτούς τους τρόπους τροφοληψίας τα κοράλλια μπορούν να απορροφούν οργανικό υλικό άμεσα από το θαλασσινό νερό.



Εικόνα 17: Τροφοληψία κοραλλιού γένους *Acropora* εκτείνοντας τα μεσεντέρια νημάτια (φωτό Gemanolo, 2010).

4.2 ΑΕΝΑΟΣ ΚΥΚΛΟΣ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΣΥΣΤΑΤΙΚΩΝ

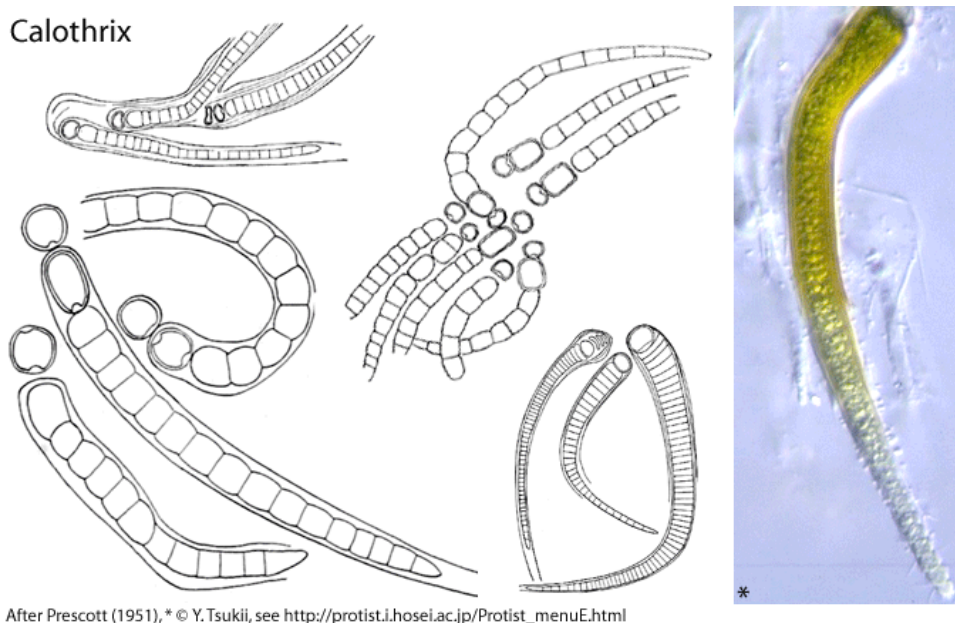
Τα τροπικά νερά στα οποία βρίσκονται οι κοραλλιογενείς ύφαλοι, είναι σχεδόν πάντοτε πολύ φτωχά σε θρεπτικά συστατικά και για αυτό πρακτικά δεν έχουν φυτοπλαγκτόν, με αποτέλεσμα να έχουν πολύ μικρή πρωτογενή παραγωγή. Σε αυτά τα άγονα νερά, οι κοραλλιογενείς ύφαλοι αποτελούν οάσεις με πλούσια ζωή. Τα τελευταία χρόνια έγιναν πολλές μελέτες πάνω σε αυτό το ερώτημα και προέκυψε ότι ο κυριότερος λόγος είναι η σχέση αμοιβαιότητας που υπάρχει ανάμεσα στα κοράλλια και τις ζωοξανθέλλες τους. Όπως αναφέρθηκε και παραπάνω η προσφορά των ζωοξανθέλλων προς τα κοράλλια είναι η προμήθεια τροφής και η συνδρομή στη δημιουργία του ασβεστολιθικού τους σκελετού. Σε ανταπόδοση οι ζωοξανθέλλες έχουν όχι μόνο ένα μέρος να κατοικούν, αλλά και μια σταθερή προμήθεια θρεπτικών, όπως το άζωτο και ο φώσφορος. Τα περισσότερα από τα άχρηστα προϊόντα του μεταβολισμού των κοραλλιών, δεν απελευθερώνονται στο θαλασσινό νερό. Αντίθετα, κατακρατούνται και χρησιμοποιούνται ως θρεπτικά από τις ζωοξανθέλλες. Με την βοήθεια του ηλιακού φωτός, οι ζωοξανθέλλες μετατρέπουν τα θρεπτικά σε οργανικές ουσίες, που μεταφέρονται στη συνέχεια στο κοράλλι. Όταν το κοράλλι διασπά την οργανική ύλη, τα θρεπτικά συστατικά ελευθερώνονται και η διεργασία ξαναρχίζει. Τα θρεπτικά συστατικά ανακυκλώνονται και χρησιμοποιούνται ξανά και ξανά, έτσι που να μη χρειάζεται μεγάλη ποσότητα νέων θρεπτικών, όπως θα συνέβαινε σε κάθε άλλη περίπτωση. Η ανακύκλωση των θρεπτικών δεν συμβαίνει μόνο ανάμεσα στα κοράλλια και τις ζωοξανθέλλες, αλλά και ανάμεσα σε όλα τα μέλη της κοινότητας. Όταν τα ψάρια τρέφονται με φυτά, αποβάλλουν άζωτο, φώσφορο και άλλα στοιχεία ως απεκκρίματα. Τα άχρηστα προϊόντα του μεταβολισμού των ψαριών αποτελούν μια πλούσια πηγή θρεπτικών τόσο για τα φύκη όσο και για τα κοράλλια που τα βοηθούν να αυξάνονται γρηγορότερα. Τα θρεπτικά περνούν από τους οργανισμούς που αποτελούν την τροφή των ψαριών στα κοράλλια και γενικά περνούν μέσα από την κοινότητα ξανά και ξανά, με τον κύκλο της πρόσληψης τροφής και απέκκρισης (Εικόνα 18).



Εικόνα 18: Απόλυτη αρμονία ισορροπίας θρεπτικών μέσω της ανακύκλωσης των απεκκριμάτων των ψαριών από τα κοράλλια και τα φύκη(φώτο antesco, 2011).

Οι κοινότητες των κοραλλιογενών υφάλων χρησιμοποιούν τα θρεπτικά με τον πολύ αποτελεσματικό τρόπο της ανακύκλωσης. Η ανακύκλωση δεν είναι βέβαια απόλυτη και μια ποσότητα θρεπτικών χάνεται, παρασυρόμενη μακριά από τα ρεύματα. Έτσι ο ύφαλος έχει ανάγκη από μια συνεχή προμήθεια νέων θρεπτικών. Η ανακύκλωση δεν μπορεί από μόνη της να δικαιολογήσει την υψηλή παραγωγικότητα των υφάλων. Μια από τις πιο πρόσφατες ανακαλύψεις σχετικά με τους υφάλους, είναι ότι ο ίδιος ο ύφαλος μπορεί να δημιουργήσει μερικά από τα θρεπτικά που χρειάζεται. Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι έχουν τους υψηλότερους ρυθμούς δέσμευσης αζώτου, από κάθε άλλη φυσική κοινότητα. Οι κυριότεροι οργανισμοί που δεσμεύουν άζωτο είναι τα κυανοφύκη και ιδιαίτερα

ένα από αυτά που ζει ελεύθερα και ονομάζεται *Calothrix* (Εικόνα 19), καθώς επίσης και μια άλλη ομάδα κυανοφυκών που ζει συμβιωτικά με τους σπόγγους. Έχει αποδειχτεί ότι τα κοράλλια συμβιώνουν επίσης και με οργανισμούς που μπορούν να δεσμεύουν το άζωτο, προμηθεύοντας με θρεπτικά τις ζωοξανθέλλες.



After Prescott (1951), * © Y. Tsukii, see http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist_menuE.html

Εικόνα 19: Κυανοφυκός *Calothrix*, βασικοί δεσμευτές αζώτου και προμηθευτές των κοινοτήτων υφάλου (φώτο The royal Botanic Garden).

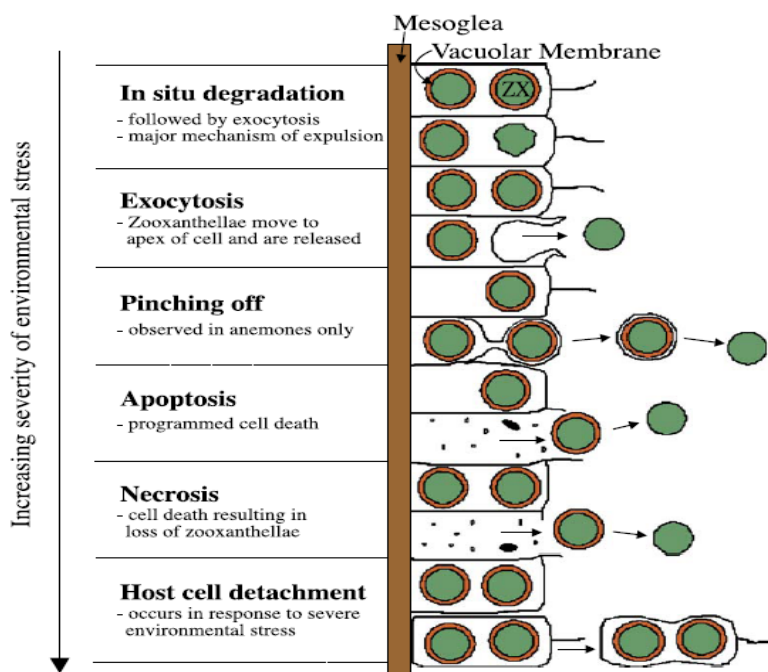
Το ποιοί ακριβώς είναι αυτοί οι οργανισμοί, δεν είναι γνωστό ακόμη (με τα μέχρι τώρα δεδομένα). Όλοι αυτοί οι οργανισμοί που δεσμεύουν άζωτο, προμηθεύουν την κοινότητα του υφάλου με μια σημαντική ποσότητα αζωτούχων θρεπτικών. Έτσι το άζωτο δεν αποτελεί ίσως περιοριστικό παράγοντα για την ανάπτυξη των κοραλλιογενών υφάλων διότι αν δεν υπάρχει στα φερόμενα ρεύματα σε αφθονία ο υφαλος από μόνος του είναι ένας δημιουργός αζώτου. Τα ρεύματα των ωκεανών φέρνουν επίσης επιπλέον άζωτο και κυρίως φώσφορο, καθώς επίσης και άλλα θρεπτικά που δεν παράγονται στον ίδιο τον υφαλο. Τα κοράλλια, τα βακτήρια, τα φύκη και άλλοι οργανισμοί, μπορούν να προσλαμβάνουν τα θρεπτικά απ' ευθείας από το θαλασσινό νερό. Μολονότι το νερό περιέχει μικρή ποσότητα θρεπτικών, αν αρκετό νερό διοχετευθεί με τα ρεύματα στον υφαλο, μπορεί να φέρει μεγάλη ποσότητα από αυτά. Το πιο σημαντικό είναι ότι το νερό περιέχει ζωοπλαγκτόν, το οποίο αποτελεί πλούσια πηγή θρεπτικών. Όταν οι ζωοπλαγκτικοί οργανισμοί συλλαμβάνονται από τους πολύποδες των κοραλλιών, τα θρεπτικά που περιέχονται στο ζωοπλαγκτόν μεταφέρονται στην κοραλλιογενή κοινότητα. Πολλοί βιολόγοι ερευνητές πιστεύουν ότι στην πραγματικότητα τα κοράλλια τρώνε ζωοπλαγκτόν, όχι τόσο πολύ για να τραφούν τα ίδια, αλλά για να προσλάβουν θρεπτικά για τις ζωοξανθέλλες τους.

Συνοψίζοντας θα καταλήγαμε ότι οι κοραλλιογενείς υφαλοι είναι πολύ παραγωγικοί, ακόμα και αν τα νερά του ωκεανού που τους περιβάλλουν είναι φτωχά σε θρεπτικά, επειδή τα θρεπτικά ανακυκλώνονται σε μεγάλο βαθμό, γίνεται δέσμευση αζώτου στον υφαλο και το ζωοπλαγκτόν και τα θρεπτικά που υπάρχουν στο νερό χρησιμοποιούνται πολύ αποτελεσματικά και πλήρως.

5. ΑΠΕΙΛΕΣ ΤΩΝ ΚΟΡΑΛΛΙΟΓΕΝΩΝ ΥΦΑΛΩΝ

Η αλλαγή του κλίματος και άλλες ανθρωπογενείς επιπτώσεις έχουν ήδη καταστρέψει περίπου το 30% των παγκόσμιων κοραλλιογενών υφάλων ενώ για το εγγύς μέλλον προβλέπονται περαιτέρω μειώσεις στην ακεραιότητα των κοραλλιογενών υφάλων. Μια πληθώρα συχνά συνεργικών παραγόντων συμβάλλουν στη μείωση της υγείας των κοραλλιών, συμπεριλαμβανομένων παγκόσμιων πιέσεων, όπως η αυξημένη θερμοκρασία του νερού της θάλασσας και η μείωση του pH των ωκεανών, οι τοπικές οικολογικές καταστροφές, η αυξημένη επιβάρυνση με θρεπτικές ουσίες, η καθίζηση, και η ρύπανση των θαλασσών.

Ο καλύτερος τεκμηριωμένος και μη αμφισβητήσιμα οξύς βλαβερός περιβαλλοντικός παράγοντας για τα κοράλλια είναι οι απροσάρμοστα υψηλές θερμοκρασίες του θαλασσινού νερού. Τα κοράλλια ζουν κοντά στο θερμικό τους μέγιστο επιτρεπτό όριο και όταν οι θερμοκρασίες των ωκεανών ανυψωθούν πέρα από μια συνήθη διακύμανση για μια δεδομένη περιοχή και περίοδο, η θερμική ανοχή των κοραλλιογενών συμβιωτικών σχέσεων μπορεί να ξεπεράσει το όριο υπέρβασης (Symbiodinium). Αυτό επηρεάζει δραματικά την λειτουργική ενοποίηση των συμβιωτικών σχέσεων συμβίωσης και τα Symbiodinium μπορεί να απελευθερωθούν ή να καταστραφούν από τους ιστούς υποδοχής των κοραλλιών (Εικόνα 20).



Εικόνα 20: Τύποι μηχανισμών αποβολής ή καταστροφής της zooxanthellae(Symbiodinium) με την αύξηση της βαρύτητας των περιβαλλοντικών πιέσεων. ZX = zooxanthellae.

5.1 ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ

Τα κοράλλια έχουν πολύ ιδιαίτερες απαιτήσεις. Αυτά που σχηματίζουν υφάλους περιορίζονται στα θερμά νερά και δεν μπορούν να αυξηθούν και να αναπαραχθούν όταν η θερμοκρασία του νερού κυμαίνεται κάτω από τους 20ο C. Την ίδια ώρα, τα πολύ θερμά νερά είναι επίσης ακατάλληλα για τα κοράλλια. Τα ανώτερα όρια θερμοκρασίας ποικίλουν, αλλά συνήθως βρίσκονται γύρω στους 30 με 35ο C. Τα πρώτα σημάδια καταπόνησης από υψηλή θερμοκρασία ή από διάφορους άλλους παράγοντες είναι ο αποχρωματισμός, που οφείλεται στο ότι το κοράλλι αποβάλλει τις ζωοξανθέλλες του.

Τα κοράλλια αποβάλλουν επίσης μεγάλα ποσά γλοιώδους βλέννας, όταν καταπονούνται (bleaching). Πάντως δεν θα πρέπει να θεωρηθεί δεδομένο αυτό το εύρος διότι τα κοράλλια προσαρμόζονται στις θερμοκρασιακές συνθήκες της περιοχής τους. Υπάρχουν περιοχές όπως οι ύφαλοι του Περσικού Κόλπου όπου η θερμοκρασία του νερού κυμαίνεται από 16ο μέχρι 40ο C. Τα κοράλλια υποφέρουν όταν εκθέτονται σε θερμοκρασίες εκτός των φυσιολογικών τους ορίων. Με την αλλαγή του κλίματος και την θερμική καταπόνηση σχετίζονται μαζικές εκδηλώσεις λεύκανσης των κοραλλιών που ακούμε συχνά στις μέρες μας.

5.2 ΑΣΘΕΝΕΙΕΣ ΚΟΡΑΛΛΙΩΝ

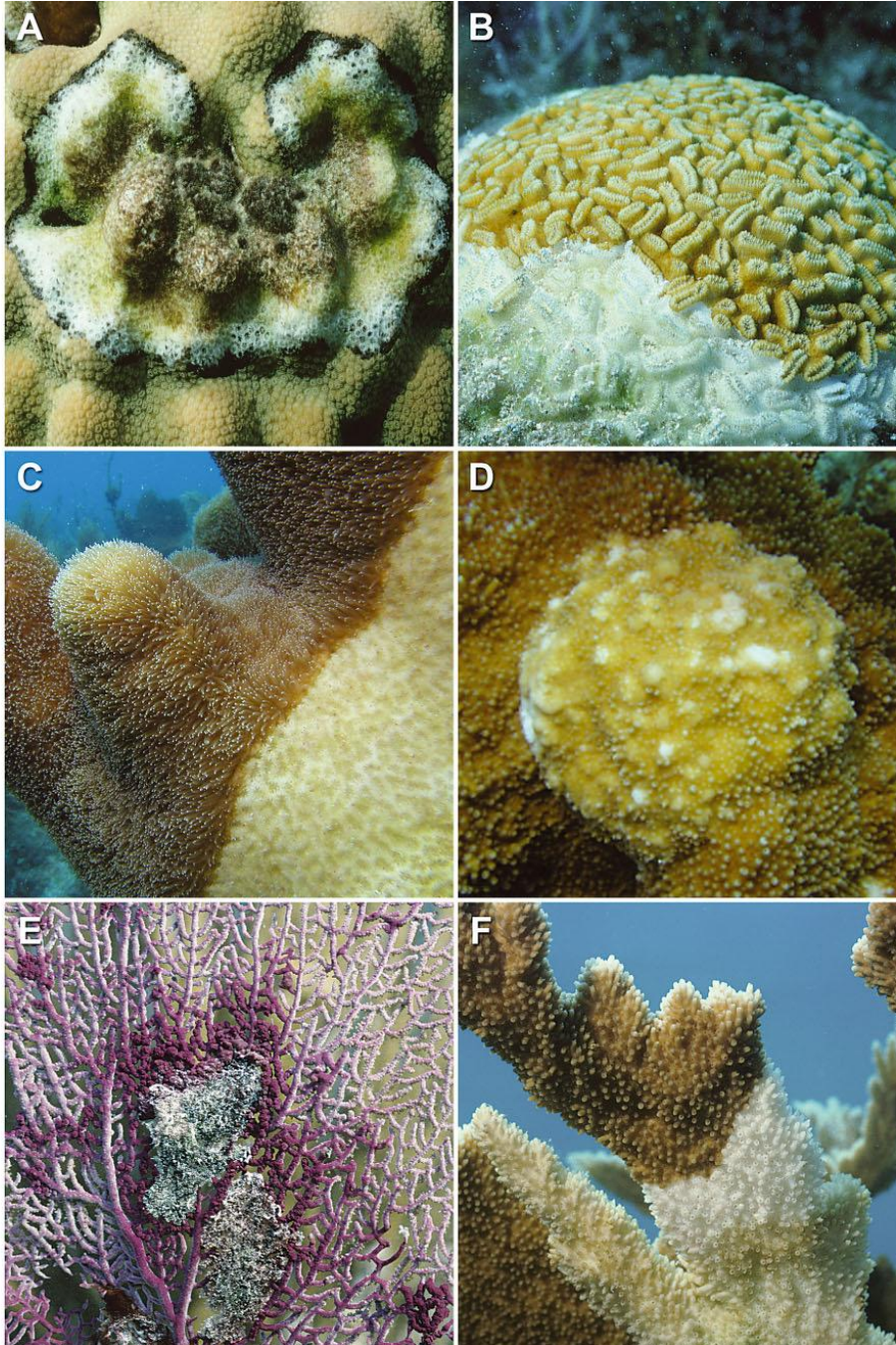
Οι αναδυόμενες μολυσματικές ασθένειες είναι ένα παγκόσμιο πρόβλημα και οι ασθένειες ευρέως πιστεύεται ότι διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην υποβάθμιση των κοραλλιογενή υφάλων, (κατά Michael P. Lesser et al, 2003).

Πιθανές πηγές της θνησιμότητας των κοραλλιών περιλαμβάνουν την εισβολή μικροβίων που έχουν παγιδευτεί στην βλεννώδη επιφάνεια και ευδοκίμουν κάτω από συνθήκες αυξημένου στρες των κοραλλιών. Αποτελέσματα μελετών αποδεικνύουν ότι η κοραλλιογενής βλέννα παίζει ρόλο στην διαμόρφωση των ευεργετικών σχέσεων των κοραλλιών που σχετίζονται με τις μικροβιακές κοινότητες και συνεπάγεται μικροβιακή συμβολή στην αντιβακτηριακή δράση της βλέννας. Είναι ενδιαφέρον ότι, η αντιβιοτική δραστηριότητα δεν υπήρχε από την βλέννα που συλλέχθηκε κατά τη διάρκεια μιας καλοκαιρινής εκδήλωσης λεύκανσης (bleaching). Από απομονωμένα στελέχη από φαινομενικά υγιείς ιστούς κοραλλιού, κατά τη διάρκεια αυτού του γεγονότος, έλειπε το αντιβιοτικό που παράγουν τα βακτήρια και κυριαρχούσαν μέλη του γένους *Vibrio* (παθογόνα βακτήρια), (Εικόνα 21), συμπεριλαμβανομένων των βακτηριακών ειδών που εμπλέκονται στην εξαρτώμενη από τη θερμοκρασία λεύκανση των κοραλλιών σε όλο τον κόσμο. Αυτό δείχνει μια περιβαλλοντική μετατόπιση των ευεργετικών βακτηρίων, με συνεπακόλουθο την μεταβλητότητα στις προστατευτικές ιδιότητες της κοραλλιογενής βλέννας, η οποία μπορεί να οδηγήσει στην υπερανάπτυξη των ευκαιριακών παθογόνων μικροβίων, όταν υπάρχει αύξηση της θερμοκρασίας (κατά Kim B. Ritchie, 2006). Μεταξύ των σημαντικότερων ευρημάτων τελευταία, είναι ότι διάφορα είδη *Vibrio* παίζουν σημαντικό ρόλο στις κοραλλιογενείς ασθένειες και στην υγεία των κοραλλιών, όπως και στη σύνθεση της «κανονικής μικροχλωρίδας» των κοραλλιών, καθώς και στον πιθανό ρόλο των ιώσεων κατά τη διαδικασία της νόσου. Όλα αυτά είναι ένα σημαντικό βήμα στη γνώση μας για την καταστροφή των υφάλων (κατά Weil E. Et al, 2006).



Εικόνα 21: Απομονωμένα στελέχη από φαινομενικά υγιείς ιστούς κοραλλιού *Acropora palmata* κατά τη διάρκεια αυτού του γεγονότος έλειπε το αντιβιοτικό που παράγουν τα βακτήρια της κοραλλιογενής βλέννας και κυριάρχησαν τα μέλη του γένους *Vibrio* (παθογόνα βακτήρια). Photos: Kiho Kim (coral), Shawn Polson (βακτήριο *Vibrio*).

Η κοραλλιογενής βλέννα παρέχει επίσης σημαντική προστασία από την υπεριώδη ακτινοβολία, την αποξήρανση και την αύξηση της φόρτωσης των ιζημάτων με την απομάκρυνση από την επιφάνεια των κοραλλιών. Από τα μέσα της δεκαετίας του 90, έχει παρατηρηθεί ότι οι ασθένειες των κοραλλιών έχουν αυξηθεί σε αριθμό ακόμη και τα είδη που επηρεάζονται από αυτές όπως και η αύξηση της γεωγραφικής έκτασης αυτών. Μέχρι σήμερα, 18 κοραλλιογενείς ασθένειες, που επηρεάζουν τουλάχιστον 150 είδη scleractinian, γοργόνιες και Hydrozoa είδη, έχουν περιγραφεί στην Καραϊβική και τον Ινδό-Ειρηνικό ωκεανό(Εικόνα 22).



Εικόνα 22: Ασθένειες κοραλλιών της Καραϊβικής: (A) black band (BBD) σε αποικία κοραλλιού *Montastraea annularis* (B) white plague Type II (WPL II) σε κοράλλι *Dichocoenia stokesi*; (C) WPL II σε κοράλλι *Dendrogyra cylindrus*; (D) Σκελετική ανωμαλία (SKA) σε κοράλλι *Acropora palmata*; (E) Ασπεργίλωσης (aspergilliosis)(ASP) σε κοράλλι *Gorgonia* sp. (F) white band Type I (WBD I) σε κοράλλι *A. palmata*. (φώτος από James W. Porter και Cecilia Torres).

Οι ασθένειες συνδέονται με παθογόνα όπως τα βακτήρια, τα κυανοβακτήρια, τους μύκητες και τα πρωτίστα. Προάγονται δια μέσω αβιοτικών πιέσεων, συμπεριλαμβανομένης της αυξημένης θερμοκρασίας της Θάλασσας, την καθίζηση ιζήματος, τον ευτροφισμό των θαλάσσιων νερών και την ρύπανση (κατά Kathryn P. Sutherland et al, 2004), (Εικόνα 23&24). Αυτό εντοπίζεται και διαπιστώνεται από όλες σχεδόν τις τρέχουσες έρευνες όπου φαίνεται ότι οι περιβαλλοντικοί παράγοντες, όπως η θέρμανση των ωκεανών, οι μεταβαλλόμενες βροχοπτώσεις, η αύξηση της συχνότητας των καταιγίδων, η άνοδος της θαλάσσιας στάθμης, η αλλοίωση της κυκλοφορίας των ρευμάτων και η όξυνση των ωκεανών μπορεί να διαδραματίσει έναν καθοριστικό ρόλο στις κοραλλιογενείς νόσους. Αυτές οι μεταβλητές του κλίματος είναι πιθανό να μεταβάλλουν τις κοραλλιογενείς επιδημιολογικές επιπτώσεις στους ρυθμούς ανάπτυξης των παθογόνων παραγόντων, τη διαβίωση, την παθογένεια και την ευαισθησία των κοραλλιών (κατά Sokolow S., 2009).



Εικόνα 23&24: (α) Φωτογραφία από κοράλλι *M. Faveolata* που υπέστη λεύκανση (bleached), Μπαχάμες, (Φωτογραφία από τη M. Lesser) (β) Φωτογραφία από κοράλλι του γένους *Acropora* sp. που υπέστη λεύκανση (bleached), Μεγάλο Κοραλλιογενές Φράγμα (Αυστραλία). (Φωτογραφία από τον R. Berkelmans).

5.3 ΆΛΛΕΣ ΑΙΤΙΕΣ

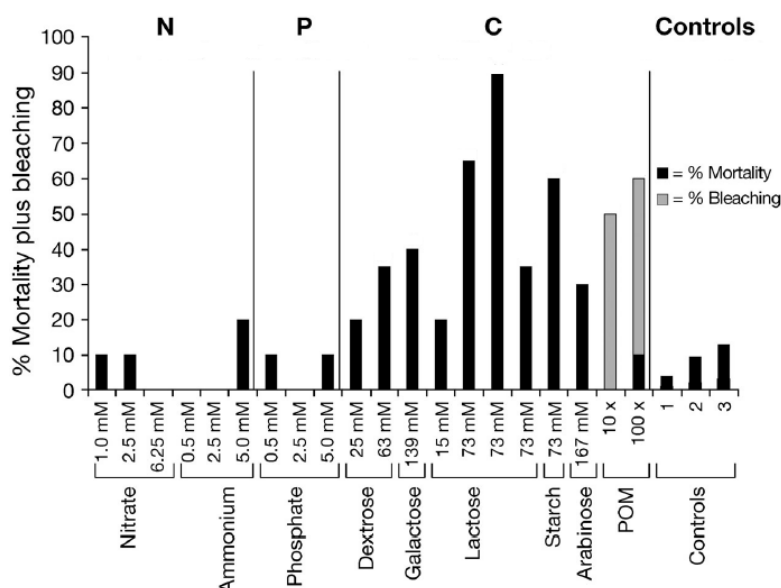
Τα πολύ λεπτά ιζήματα όπως η ιλύς, είναι επίσης πολύ βλαβερά για τα κοράλλια. Πρώτα-πρώτα επειδή θολώνει το νερό και περιορίζει το φως το οποίο είναι απαραίτητο για τις ζωοξανθέλλες. Το χειρότερο όμως είναι ότι, ακόμη και ένα πολύ μικρό στρώμα ιζήματος πάνω στις αποικίες, προκαλεί ασφυξία στα κοράλλια. Για την απομάκρυνση του ιζήματος, τα κοράλλια συνήθως χρησιμοποιούν τη βλέννα με τρόπο ακριβώς αντίθετο από αυτόν που την χρησιμοποιούν για να τραφούν. Αντί να μεταφέρεται στο στόμα, η βλέννα απομακρύνεται από την επιφάνεια του σώματος, μεταφέροντας μαζί και το ίζημα. Τα κοράλλια είναι ευαίσθητα σε διάφορες μορφές ρύπανσης. Ακόμη και μικρές συγκεντρώσεις χημικών ουσιών, μπορούν να τα σκοτώσουν. Επίσης τα κοράλλια είναι ευαίσθητα στις μεγάλες αποκλίσεις της αλατότητας (salinity).

Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι, υποφέρουν από μακροχρόνια παγκόσμια ύφεση, αλλά οι αιτίες παραμένουν ακόμη αμφιλεγόμενες. Ο ρόλος της κακής ποιότητας του νερού σε αυτή τη μείωση είναι ιδιαίτερα ασαφής, με τις περισσότερες προγενέστερες μελέτες να παρέχουν ασθενή μόνο συσχέτιση μεταξύ των αυξημένων επιπέδων των θρεπτικών ουσιών και της θνησιμότητας των κοραλλιών (Πίνακας 2).

Site	Nitrate (μM)	Ammonia (μM)	Phosphate (μM)	Organic carbon (μM)	Source
Tumon Bay, Guam (fringing reef with runoff)	4.1–8.0	nd	0.1–0.6	nd	Marsh (1977)
Discovery Bay, Jamaica	nd	nd	nd	29–82 (TOC/WCO)	Means & Sigleo (1986)
	nd	nd	nd	6–66 (POC)	Webber & Roff (1995)
Ponape and Majero Is., Micronesia	nd	nd	nd	46–332 (DOC/HTCO)	Yoshinaga et al. (1991)
Various sites worldwide	nd	nd	nd	43–143 (DOC/various)	Sorokin (1995) and references therein
Florida Keys National Marine Sanctuary	0.7–4.5	1.7–10.3	0.3–0.8	333–1653 (DOC/HTCO)	Boyer et al. (1997)
Tuamotu Archipelago (reef lagoon)	nd	nd	nd	58–167 (DOC/HTCO)	Pagés et al. (1997)
Palau Archipelago and West Pacific	nd	nd	nd	3.3–5.6 (POC)	Hata et al. (1998)
Guarajuba Reef, Bahia, Brazil (polluted)	2.3–12.1	4.8–10.7	0.1–1.6	nd	Costa et al. (2000)
Great Barrier Reef, Australia (ENCORE nutrient enrichment)	nd	11.5–36.2 NH_4Cl	2.3–5.1 K_3PO_4	nd	Koop et al. (2001)
Gould Island, Great Barrier Reef, Australia (fringing reef)	nd	0.1–0.2	0.1–0.2	nd	McCook (2001)
Curacao Reefs, Netherlands Antilles	nd	nd	nd	154–208 (DOC/WCO)	van Duyl & Gast (2001)
	0.5–1.5	nd	0.04–0.1	nd	van Duyl et al. (2002)
Shiraho Reef, Ishigaki Is., Japan	nd	nd	nd	2–4.5 (POC) 60–87 (DOC/HTCO)	Hata et al. (2002)
Eilat, Israel	nd	nd	nd	79–81 (DOC/HTCO)	Yahel et al. (2003)
Panama, Caribbean Sea	1.0–6.25	0.5–5.0	0.5–5.0	415–2075 (5–25 mg l^{-1})	This study

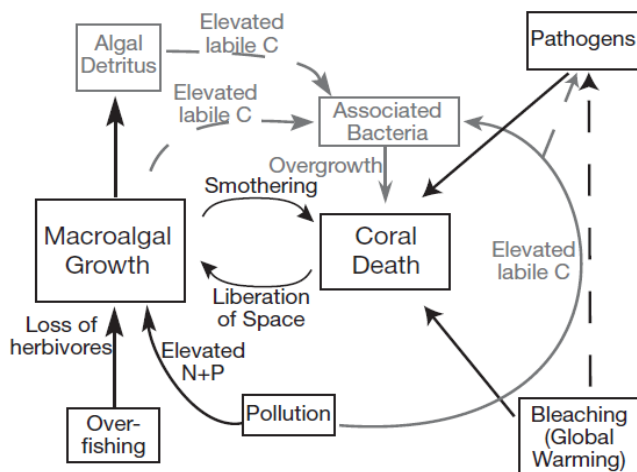
Πίνακας 2: Μετρήσεις συγκεντρώσεων θρεπτικών και διαλυμένου οργανικού άνθρακα σε κοραλλιογενείς υφάλους (nd = not detectable), (κατά David I. Kline et al, 2006).

Πειραματικά έχει φανεί από μετρήσεις ότι η ποιότητα των υδάτων (νιτρικά, φωσφορικά άλατα, αμμωνία) δεν προκαλεί ουσιαστικά μεγάλη θνησιμότητα στα κοράλλια (Πίνακας 3).



Πίνακας 3: Ποσοστά θνησιμότητας κοραλλιών και λεύκανσης(bleaching) που εκτέθηκαν σε αντίστοιχες θρεπτικές ουσίες όπως και σε οργανικό άνθρακα διάφορων μορφών, πάντα σε σύγκριση με τα άτομα μάρτυρες(POM=particulate organic matter), (κατά David I. Kline et al, 2006).

Αντίθετα, ο διαλυμένος οργανικός άνθρακας DOC(dissolved organic carbon), ο οποίος είναι σπάνιος στις μετρήσεις στους υφάλους προκαλεί μεγάλη θνησιμότητα. Αυξημένα επίπεδα DOC επιταχύνουν το ρυθμό ανάπτυξης των μικροβίων που ζουν στο επιφανειακό στρώμα βλεννοπολυσακχαριτών των κοραλλιών, γεγονός που υποδηλώνει ότι η θνησιμότητα συμβαίνει λόγω της διακοπής της ισορροπίας μεταξύ των κοραλλιών και των συναφών μικροβιωτικών σχέσεων του(microbiota), (κατά David I. Kline et al, 2006), (Σχήμα 5). Η αύξηση των επιπέδων DOC στους κοραλλιογενείς υφάλους έχει αναγνωρισθεί ως απειλή και συνήθως παρακολουθείται.



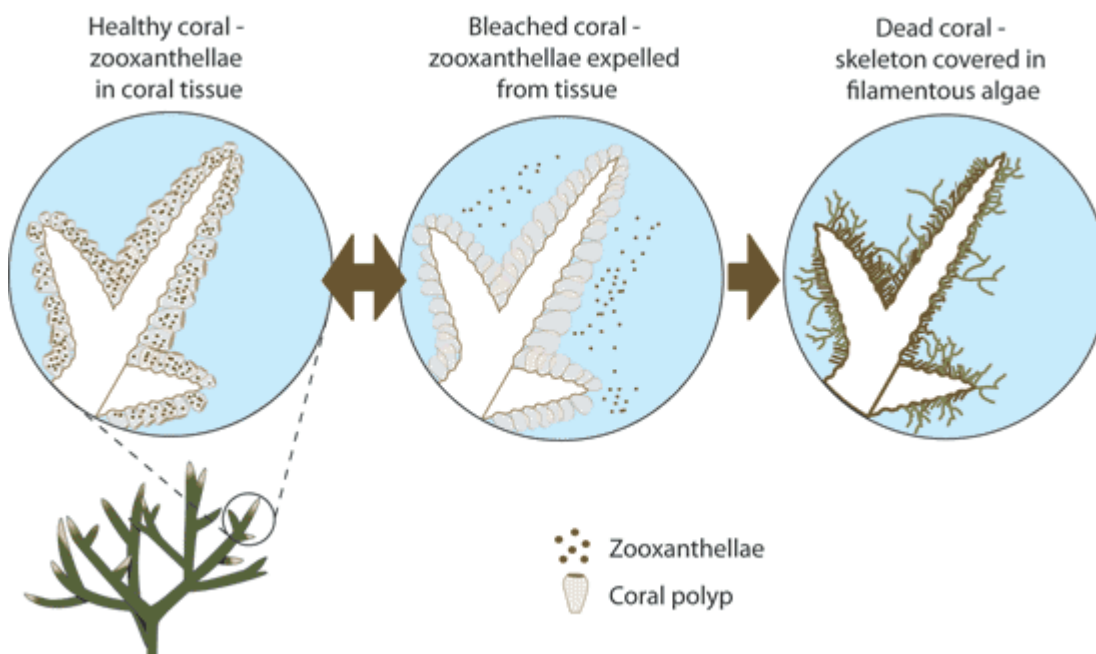
Σχήμα 5: Οι παλαιότερες μελέτες (έντονο μαύρο χρώμα) ανέφεραν για την υπεραλείωση και την μόλυνση νιτρικών και φωσφορικών με αποτέλεσμα την αύξηση της μακροάλγης και την συσχέτιση με την θανάτωση των κοραλλιών, οι σημερινές μελέτες που προστίθενται στις παλαιότερες (με γκρι χρώμα) δείχνουν πως ο ευτροφισμός της μακροάλγης προκαλεί αύξηση του οργανικού άνθρακα όπου οδηγεί στην αύξηση των βακτηρίων και την θανάτωση των κοραλλιών, (κατά David I. Kline et al, 2006).

6. ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ ΑΝΑΚΑΜΨΗΣ

Ενώ τα κοράλλια και η συμβιωτική άλγη τους μπορούν να ανταποκριθούν στις μελλοντικές θερμοκρασίες μέσω της γενετικής προσαρμογής και τις αλλαγές στις συνθήσεις της κοινότητας-οικοσύστημα, το κλίμα τείνει και μπορεί να αλλάξει πολύ γρήγορα για να μπορέσουν να ανταπεξέλθουν τα κοράλλια. Για τον έλεγχο αυτού του δυναμικού έχουν αναπτυχθεί μοντέλα από κοράλλια και *Symbiodinium* με οικολογική δυναμική και *Symbiodinium* με εξελικτική δυναμική. Τα αποτελέσματα των μοντέλων χωρίς μεταβολή θερμικής ανοχής *Symbiodinium* προβλέπουν κατάρρευση των κοραλλιογενών υφάλων εντός δεκαετιών κάτω από πολλαπλά μελλοντικά σενάρια του κλίματος. Ωστόσο, τα αποτελέσματα του μοντέλου με την εξελικτική δυναμική η σε επίπεδο κοινότητας διακύμανση *Symbiodinium* θερμική ανοχή, προβλέπει την διατήρηση των κοραλλιογενών υφάλων στον επόμενο αιώνα, με την προϋπόθεση να περιοριστούν αρκετά χαμηλά οι εκπομπές αερίων του θερμοκηπίου. Ως εκ τούτου, το επίπεδο των εκπομπών αερίων του θερμοκηπίου θα έχει σημαντικές επιπτώσεις για το μέλλον των κοραλλιογενών υφάλων, και η καταμέτρηση της βιοποικιλότητας και της βιολογικής δυναμικής είναι ζωτικής σημασίας για την εκτίμηση του μεγέθους αυτής της επίδρασης (κατά Baskett M.L. et al, 2010).

6.1 ΑΓΩΝΑΣ ΓΙΑ ΤΗΝ ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ

Η ικανότητα των κοραλλιογενών υφάλων να επιβιώσουν στις προβλεπόμενες αυξήσεις της θερμοκρασίας λόγω του φαινομένου του θερμοκηπίου θα εξαρτηθεί σε μεγάλο βαθμό από την ικανότητα των κοραλλιών να προσαρμοστούν ή να εγκλιματιστούν στην αύξηση των ακραίων θερμοκρασιών που θα σημειωθούν όπως προβλέπεται κατά τις επόμενες δεκαετίες. Πολλά είδη κοραλλιών είναι ιδιαίτερα ευαίσθητα στις μεγάλες θερμοκρασίες καθώς και ο αριθμός των επεισοδίων στρες (bleaching) έχει αυξηθεί τις τελευταίες δεκαετίες (Εικόνα 25).



Εικόνα 25: Απεικόνιση λεύκανσης(bleaching) σε κοράλλια .

6.2 ΠΡΟΣΑΡΜΟΓΗ ΜΕΣΩ ΓΕΝΕΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΛΛΑΚΤΙΚΟΤΗΤΑΣ SYMBIODINIUM

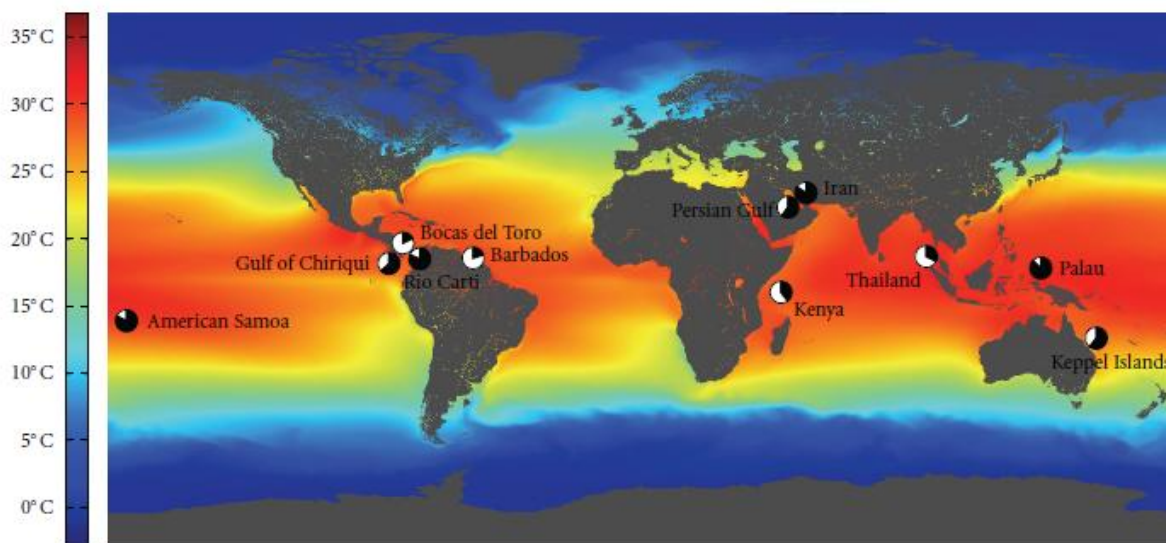
Τα τελευταία χρόνια διερευνάται η δυνατότητα εγκλιματισμού του κοραλλιού *Acropora millepora*, ένα κοινό και διαδεδομένο στον Ινδο-Ειρηνικό ωκεανό SPS (sort polyps scleractinia) είδος. Αυτό γίνεται μέσω της μεταφοράς σε πειραματικό περιβάλλον και της χειραγώγησης σε συνθήκες θερμοκρασιακών πιέσεων. Διαπιστώνεται ότι τα κοράλλια των ενηλίκων, τουλάχιστον σε ορισμένες περιπτώσεις, είναι σε θέση να αποκτήσουν αυξημένη θερμική ανοχή και ότι η αυξημένη ανοχή είναι άμεσο αποτέλεσμα της αλλαγής του συμβιωτικού τύπου *Symbiodinium* που κυριαρχούν στους ιστούς τους από το C τύπου *Symbiodinium* σε D. Τα στοιχεία δείχνουν ότι η μεταβολή του συμβιωτικού τύπου στα πειράματα που έχουν γίνει οφείλεται στην ανακατανομή των υφιστάμενων συμβιωτικών τύπων που υπάρχουν ήδη στους ιστούς του κοραλλιού και όχι δια μέσω εξωγενής πρόσληψης από το περιβάλλον. Το επίπεδο της αύξησης της ανοχής που έχει αποκτήσει το συγκεκριμένο είδος κοραλλιού αλλάζοντας τον κυρίαρχο συμβιωτικό τύπο από C σε D (το πιο ανθεκτικό θερμικά γνωστό τύπο) είναι περίπου 1 με 1,5 βαθμούς C επιπλέον (κατά Berkelmans R. και van Oreeen M.J., 2006.).

Μελέτες που διεξάγονται δείχνουν ότι ο θερμικός εγκλιματισμός σχετίζεται αιτιακά με τη σχέση συμβιωτικών τύπων και μας παρέχουν νέα άποψη για το οικολογικό πλεονέκτημα των κοραλλιών που υποθάλπουν μικτούς τύπους πληθυσμών συμβιωτικών *Symbiodinium*. Παρόλο που η αύξηση αυτή έχει τεράστια οικολογική σημασία για πολλά είδη κοραλλιών, ελλείπει άλλων μηχανισμών του θερμικού εγκλιματισμού / προσαρμογή, μπορεί να μην είναι επαρκής για να επιβιώσουν της κλιματικής αλλαγής στο πλαίσιο που προβλέπει σενάρια αύξησης της θερμοκρασίας της θάλασσας τα επόμενα 100 χρόνια. Ωστόσο, μπορεί να είναι αρκετά για να «αγοράσουν χρόνο», έως ότου τα μέτρα για τη μείωση του φαινομένου του θερμοκηπίου τεθούν σε εφαρμογή. Όπως και οι περισσότερες μελέτες υποδεικνύουν, η προσαρμογή δια μέσω των βιολογικών μηχανισμών μετατόπισης ισοζυγίου *Symbiodinium* των κοινοτήτων κοραλλιών ή και παρεμβάσεις διαχείρισης, θα μπορούσαν να δώσουν χρόνο για να αλλάξει η πορεία των εκπομπών αερίων του θερμοκηπίου και ενδεχομένως να αποφευχθούν οι επαναλαμβανόμενες επιβλαβείς συχνές εκδηλώσεις λεύκανσης στην πλειοψηφία (97%) των κοραλλιογενών υφάλων του κόσμου τον αιώνα που διανύουμε. Χωρίς οποιαδήποτε θερμική προσαρμογή των κοραλλιών, η συγκέντρωση του ατμοσφαιρικού CO₂ θα πρέπει να σταθεροποιηθεί κάτω από τα σημερινά επίπεδα για να αποφευχθεί η υποβάθμιση των οικοσυστημάτων των κοραλλιογενών υφάλων από τις συχνές θερμικές εκδηλώσεις bleaching (κατά Donner S.D., 2009).

Η κλάση D *Symbiodinium* είναι μια θερμικά ανεκτική ενδοσυμβίωση των κοραλλιών που προσδίδουν ανθεκτικότητα σε υψηλές θερμοκρασίες της θάλασσας και λεύκανσης (bleaching) στον ξενιστή (κοράλλι). Η ενδοσυμβίωση μεταξύ κοραλλιών και κλάσης D συνίσταται κατά συνέπεια σημαντική για τη διαχείριση και τη διατήρηση κοραλλιών. Η ενδοσυμβίωση μεταξύ κοραλλιών και κλάσης D βρέθηκε σε υψηλότερες αφθονίες σε υφάλους που εκτίθενται σε αυξομειώσεις θερμοκρασιών στην επιφάνεια της θάλασσας και των τοπικών παραγόντων πίεσης ή με ιστορικό λεύκανσης (bleaching), (Πίνακας 4 & Εικόνα 26). Η κατανομή αυτή δείχνει ότι η κλάση D *Symbiodinium* είναι ως επί το πλείστον ευκαιριακή ενδοσυμβίωση, με στόχο την αποκατάσταση και το βέλτιστο κέρδος υγείας στην συμβίωση των κοραλλιών που βρίσκονται σε κίνδυνο. Με αυτό τον τρόπο μπορούν να χρησιμοποιηθούν και ως δείκτες της υποβάθμισης των ενδιατημάτων στα οικοσυστήματα των κοραλλιογενών υφάλων.

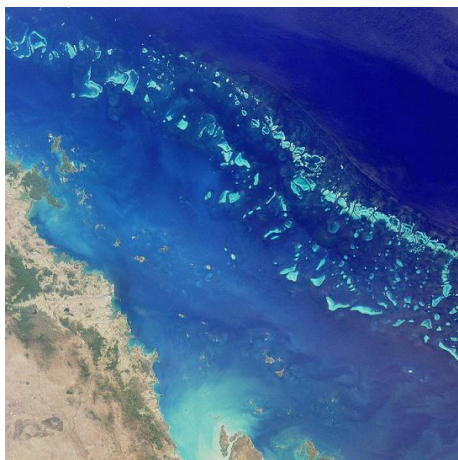
Location	Host corals	Factors
American Samoa	<i>Acropora</i>	High Temperature
Thailand	<i>Fungia</i>	High temperature (mean, $\approx 29-32^{\circ}\text{C}$)
	<i>Platygyra</i>	High turbidity ($\approx 0.4-0.6\text{ mg/m}^2\text{ Chl a}$)
	<i>Symphyllia</i>	Coastal habitat
	<i>Favites</i>	
	<i>Goniastrea</i>	
	<i>Pavona</i>	
	<i>Goniopora</i>	
	<i>Montipora</i>	
	<i>Oulastrea</i>	
	<i>Pocillopora</i>	
Barbados	<i>Agaricia</i>	Bleaching
	<i>Montastraea</i>	
Gulf of Chiriqui	<i>Pocillopora</i>	Bleaching
Kenya	<i>Acropora</i>	Bleaching
	<i>Astreopora</i>	
	<i>Pocillopora</i>	
	<i>Stylophora</i>	
	<i>Galaxea</i>	
	<i>Porites</i>	
	<i>Coeloseris</i>	
	<i>Pavona</i>	
	<i>Hydnophora</i>	
	<i>Echinopora</i>	
	<i>Favia</i>	
	<i>Goniastrea</i>	
	<i>Leptoria</i>	
	<i>Montastraea</i>	
	<i>Platygyra</i>	
Keppel Islands	<i>Acropora</i>	Bleaching
Palau	<i>Hydnophora</i>	High temperature (mean, $28.5-31.8^{\circ}\text{C}$)
	<i>Echinophyllia</i>	Lagoonal habitat
	<i>Echinopora</i>	
	<i>Favites</i>	
	<i>Goniastrea</i>	
	<i>Montastrea</i>	
	<i>Fungia</i>	
	<i>Heliofungia</i>	
	<i>Merulina</i>	
	<i>Lobophyllia</i>	
	<i>Pectinia</i>	
	<i>Porites</i>	
Boca del Toro	<i>Montastraea</i>	High turbidity (sedimentation) Coastal habitat
Rio Carti	<i>Montastraea</i>	Coastal habitat (sedimentation)
Location	Host corals	Factors
Persian Gulf	<i>Acropora</i>	High temperature (summer $>33^{\circ}\text{C}$)
	<i>Pocillopora</i>	Bleaching (temperature $>38^{\circ}\text{C}$)
	<i>Goniopora</i>	
	<i>Pavona</i>	
	<i>Oxypora</i>	
	<i>Acanthastrea</i>	
	<i>Cyphastrea</i>	
	<i>Favites</i>	
	<i>Platygyra</i>	
	<i>Turbinaria</i>	
Iran (Persian Gulf)	<i>Acropora</i>	High temperature (summer, mean: 33°C , max: 33°C)
	<i>Cyphastrea</i>	Low temperature (winter, 13.2°C)
	<i>Favia</i>	
	<i>Turbinaria</i>	
	<i>Pavona</i>	
	<i>Platygyra</i>	
	<i>Porites</i>	
	<i>Psammocora</i>	

Πίνακας 4: Κατανομή και παράγοντες που συνδέονται με σχετικά υψηλές τιμές αφθονίας των *Symbiodinium* σχέσεων κλάσης D σε κοράλλια.



Εικόνα 26: Παγκόσμιος χάρτης με μέσες θερμοκρασίες στην επιφάνεια της θάλασσας μεταξύ 1985-2005 (από B. S. Halpern et al, 2008). Ασπρόμαυρα τμήματα της πίτας των διαγραμμάτων αντιπροσωπεύουν τη συχνότητα των κλάσεων D(μαύρο) και C(λευκό), από τις αντίστοιχες μελέτες στον πίνακα 4.

Η θερμοανθεκτικότητα του τύπου D έχει μελετηθεί επίσης σε μια κοινότητα κοραλλιών *Acropora millerpora* μετά από μια φυσική εκδήλωση bleaching (λεύκανσης) στις αρχές του 2006 στα νησιά Keppel (Great Barrier Reef), (Εικόνα 27&28). Πριν από το bleaching το 93,5% (σε n=460) από τυχαίες δειγματοληψίες σε αποικίες διατηρούσε κυρίως κυριαρχικά το θερμοευαίσθητο C2 τύπο *Symbiodinium* ενώ το υπόλοιπο ποσοστό των δειγμάτων διατηρούσε ένα ισοζύγιο μεγάλο κυριαρχικά του τύπου D ή μια μίξη τύπου C2 με D. Μετά το bleaching το 71% των αποικιών που επιβίωσαν που είχαν αρχικά C2 άλλαξαν και διατήρησαν κυριαρχικά *Symbiodinium* τύπου D ή C1. Οι αποικίες αυτές υπέστησαν μεγάλη θνησιμότητα (σε ποσοστό 37%) σε σύγκριση με της αποικίες που είχαν κυριαρχικά τύπου D (σε ποσοστό 8%). Εκτιμάται ότι γύρω στο 18% του αρχικού πληθυσμού της κοινότητας *Acropora millerpora* επιβίωσε αφήνοντας το 29% του επιβιώσαντα πληθυσμού C2 και 71% τύπου D και C1 σε έρευνα που έγινε μετά από 6 μήνες. Η κατανόηση των διαδικασιών που στηρίζουν τις χρονικές μεταβολές στις συμβιωτικές σχέσεις των κοινοτήτων αποτελεί το κλειδί για την εκτίμηση των δυνατοτήτων εγκλιματισμού των κοραλλιών (κατά Jones A.M. et al, 2008).



Εικόνα 27&28: Κοινότητα κοραλλιών *Acropora millerpora* μετά από μια φυσική εκδήλωση bleaching (λεύκανσης) στις αρχές του 2006 στα νησιά Keppel (Great Barrier Reef), (φωτό από Jones A.M. et al, 2008).

Παρά την πρόσφατη πρόοδο στον εντοπισμό των αιτιολογικών παραγόντων της νόσου στα κοράλλια και την κατανόηση των επιπτώσεων των επιζωοτιών στις κοινότητες υφάλων, λίγα είναι γνωστά σχετικά με τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ασθενειών και των κοράλλων, καθώς και των συμβιωτικών σχέσεων τους (Symbiodinium). Δεδομένου ότι οι γονότυποι των κοραλλιών που συμβιώνουν τα Symbiodinium συμβάλλουν στο να προσδίδουν στην αποικία διαφορετικό επίπεδο φαινότυπων, που προσδίδουν χαρακτηριστικά όπως θερμοανθεκτικότητα, οι συμβιωτικοί γονότυποι μπορούν επίσης να συμβάλουν στην αντοχή ή την ευαισθησία των κοραλλιογενών αποικιών στις ασθένειες. Η κατανόηση της επιρροής της διαφορετικότητας της κλάσης του Symbiodinium για φαινότυπους που εκδηλώνουν οι αποικίες κοραλλιών μπορεί να διαδραματίσει έναν κρίσιμο ρόλο στην πρόβλεψη ανθεκτικότητας στις ασθένειες και την ευαισθησία στα κοράλλια (κατά Coreea A.MS. et al, 2009). Επίσης η φωτοσυνθετική ακτινοβολία είναι ένας σημαντικός παράγοντας. Οι βασικές πρωτεϊνούχες χρωστικές επικάλυψης (porcilloporins ή πράσινη φθορίζουσα πρωτεΐνη που είναι ομόλογη) έχουν προταθεί επίσης ως μια λύση για τη μείωση των επιπτώσεων της αυξημένης θερμοκρασίας σκιάζοντας τις ζωοξανθέλες των κοραλλιών, μειώνοντας έτσι το στρες που προκαλείται από το φως. Μελέτες έχουν δείξει ότι οι πρωτεϊνούχες χρωστικές ουσίες είναι φωτοπροστατευτικές σε κανονικές θερμοκρασίες ή <32°C ωστόσο η απώλεια των Symbiodinium και η αντίστοιχη μείωση της κβαντικής απόδοσης της φωτοσύνθεσης που παρατηρήθηκε μετά από συνεχή έκθεση σε υψηλές θερμοκρασίες ήταν πιο σοβαρές σε κοράλλια που εκτίθενται σε υψηλά επίπεδα φωτισμού (κατά Sophie Dove). Η εξαιρετικά υψηλή σταθερότητα των πρωτεϊνών τύπου GFP σε ζωντανούς οργανισμούς στη φυσική τους θέση, τα κάνει να προσαρμόζονται καλά, ώστε να ολοκληρώσουν λειτουργίες που απαιτούν συγκέντρωση υψηλής πρωτεΐνης, όπως για παράδειγμα, την προστασία από ενδεχομένως βλαβερές εντάσεις φωτός όπως αναφέρθηκε παραπάνω. Σε περίπτωση όμως απότομης αλλαγής συνθηκών από μεγάλη φωτοαποδοτικότητα σε χαμηλή έκθεση φωτός υπάρχει έντονο στρεσάρισμα λόγω απότομης αλλαγής του ισοζυγίου της σύστασης των πρωτεϊνών για να μπορέσει να ανταπεξέλθει στις νέες συνθήκες (κατά A. Leutenegger et al, 2007).

7. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι είναι μια πολύ ρεαλιστική αποτύπωση περιπτώσεων όπου εμφανίζονται στρατηγικές επιβίωσης και επικράτησης ειδών. Σε πολύ μεγάλο βαθμό, η καταστροφή των υφάλων έχει επέλθει πολλές φορές στην ζωή του πλανήτη ύστερα από μεγάλες φυσικές καταστροφές. Από αυτές μεγάλο ποσοστό των ειδών δεν τα κατάφερνε αλλά πάντα η βιοποικιλότητα αναγεννιόταν από τις στάχτες της. Δυστυχώς στις μέρες μας βιώνουμε μια ακόμη μεγάλη καταστροφή της βιοποικιλότητας που αυτή την φορά σε ένα μεγάλο ποσοστό προέρχεται από την ανθρώπινη παρέμβαση. Το δυστυχές είναι ότι η βιοποικιλότητα ίσως να μην ξαναβρεί τις ιδανικές συνθήκες για να ευδοκιμήσει αν δεν μειωθούν οι ανθρώπινες επεμβάσεις και αυτό μπορεί να αποβεί μοιραίο και καταστροφικό ακόμη και για τον άνθρωπο. Υπάρχουν ελπίδες όμως, που βρίσκονται στους ανθρώπους που ερευνούν και αποκαλύπτουν τις ανάγκες, που προωθούν νέα ριζοσπαστικά μέτρα στήριξης των υφάλων. Είναι καθήκον όλων μας ώστε να καταφέρουμε να αφήσουμε μια γεωφυσική κληρονομιά στις επόμενες γενεές.

8. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Alexandra Leutenegger, Cecilia D'Angelo, Mikhail V. Matz, Andrea Denzell, Franz Oswald, Anya Salih, G. Ulrich Nienhaus and Jorg Wiedenmann, "It's cheap to be colourful", Institute of General Zoology and Endocrinology, University of Ulm, Germany, 2007.
- Alieva N.O., Konzen K.A., Field S.F., Meleshkevitch E.A., Hunt M.E., Beltran-Ramirez V., Miller J.D., Wiedenmann J., Salih A., Matz V. M. , " Diversity and Evolution of Coral Fluorescent Proteins", Section of Integrative Biology, University of Texas at Austin, Austin, Texas, 2008.
- B. Rinkevich , U. Frank , R. P. M. Bak , W. E. G. Muller, " Alloimmune responses between *Acropora hemprichi* conspecifics: nontransitive patterns of overgrowth and delayed cytotoxicity", National Institute of Oceanography, Israel Oceanographic & Limnological Research,, Marine Biology 118, 731-737 ,1994.
- B. S. Halpern, S. Walbridge, K. A. Selkoe et al., "A global map of human impact on marine ecosystems," Science, vol. 319, no.5865, pp. 948–952, 2008.
- Baskett M.L., Gaines S.D., Nisbet R.M., "Symbiont diversity may help coral reefs survive moderate climate change." National Center for Ecological Analysis and Synthesis, 2010.
- Berkelmans R. Van Oppen M.J., " The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change.," Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia, 2305-12. Proceedings. Biological sciences/The Royal society, 2006.
- Coreea A.M.S., Brandt M.E., Smith T.B., Thornhill D.J., Baker A.C., " Symbiodinium associations with diseased and healthy scleractinian corals" INIST-CNRS, vol. 28, pp. 437-448 ,2009.
- David I. Kline, Neilan M. Kuntz, Mya Breitbart, Nancy Knowlton, Forest Rohwer," Role of elevated organic carbon levels and microbial activity in coral mortality", Center for Marine Biodiversity and Conservation, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, Vol. 314: 119–125, 2006.
- Donner S.D., " Coping with commitment: projected thermal stress on coral reefs under different future scenarios", Department of Geography, University of British Columbia, 4(6):e5712, 2009.
- Jones A.M., Berkelmans R., van Oppen M.J., Mieog J.C., Sinclair W., " A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: field evidence of acclimatization", Marine Molecular Genetics, Department of Molecular and Life Sciences, Central Queensland University, 275(1641):1359-65., 2008.
- Kathryn P. Sutherland, James W. Porter, Cecilia Torres," Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals", Institute of Ecology, University of Georgia, Vol. 266: 273–302, 2004.
- Kim B. Ritchie, " Regulation of microbial populations by coral surface mucus and mucus-associated bacteria", Center for Coral Reef Research, Vol. 322: 1–14, 2006.
- M. Hidaka, K. Yurugi, S. Sunagawa, R.A. Kinzie, " Contact reactions between young colonies of the coral *Pocillopora damicornis*", Department of Biology, University of the Ryukyus, Coral Reefs 16:13–20, 1997.
- Michael P. Lesser, " Experimental biology of coral reef ecosystems", Department of Zoology and Center for Marine Biology, University of New Hampshire, 2003.
- Michael P. Lesser, John C. Bythell, Ruth D. Gates, Ron W. Johnstone, Ove Hoegh-Guldberg, " What is a Coral Disease?", Department of Zoology and Center for Marine Biology, University of New Hampshire, 2003.
- Michael Stat and Ruth D. Gates. "Clade DSymbiodinium in Scleractinian Corals:A "Nugget" of Hope, a Selfish Opportunist, an Ominous Sign, or All of the Above? "Hawaii Institute of Marine Biology, Volume 2011, Article ID 730715, 2010.

- Michael Stat, Dee Carter, Ove Hoegh-Guldberg, “ The evolutionary history of Symbiodinium and scleractinian hosts— Symbiosis, diversity, and the effect of climate change”, School of Molecular and Microbial Biosciences, University of Sydney, Evolution and Systematics 8, 23–43, 2006.
- Nancy Knowlton and Forest Rohwer, “ Multispecies Microbial Mutualisms on Coral Reefs: The Host as a Habitat, Center for Marine Biodiversity and Conservation, Scripps Institution of Oceanography, University of California, vol. 162, 2003.
- Paola Furla, Denis Allemand, J. Malcolm Shick, Christine Ferrier-Pages, Sophie Richier, Amandine Plantivaux, Pierre-Laurent Merle and Sylvie Tambutte, “ The Symbiotic Anthozoan: A Physiological Chimera between Alga and Animal”, University of Nice-Sophia Antipolis, France, 45:595–604 ,2005.
- Peter Castro, Michael E. Huber,” Marine Biology”, 1992, μετάφραση και επιμέλεια στα Ελληνικά: Θ. Κουκούρας, Ε. Βουλτσιάδου, “Θαλάσσια Βιολογία: Κοραλλιογενείς ύφαλοι”, 13:370-401, 1999.
- Sokolow S., “ Effects of a changing climate on the dynamics of coral infectious disease: a review of the evidence”, Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California Santa Cruz, 87(1-2):5-18, 2009.
- Sophie Dove, “ Scleractinian corals with photoprotective host pigments are hypersensitive to thermal bleaching”, Centre for Marine Studies, University of Queensland, Vol. 272: 99–116, 2004.
- Weil E., Smith G., Gil- Aquedelo D.L., “ Status and progress in coral reef disease research”, Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico, 69(1):1-7, 2006.