

Nowa metoda modelowania morfogenezy otwornic

Jarosław Tyszka*, Paweł Topa**, Paweł Łabaj**, Witold Alda**

Theoretical morphology of foraminiferal shells: proposal of a new modeling method. Prz. Geol., 52: 80–83.

Summary. An overview of modeling methods of invertebrate shells as a background for modeling and visualization of mineral shells of foraminifera is presented. The recent authors propose more realistic methods of modeling. Our model introduces the moving reference approach to theoretical modeling of foraminiferal shells. This approach uses apertures as reference points, which move together with step-by-step growing chambers. Another important aspect of simulation is a random selection of parameters from the defined ranges of values. The resulted "theoretical shells" closely mimic morphology and variability of recent and fossil foraminifera. The model is presented as an applet at <http://www.icsr.agh.edu.pl/foraminifera>. Future prospect includes an "emergent model", gaining deeper insight into real morphogenetic processes.

Key words: foraminifera, morphogenesis, models

Skorupki otwornic (Foraminifera) — jednokomórkowych mikroorganizmów morskich — od XIX w. stanowią przedmiot zainteresowania wielu dyscyplin nauk geologicznych. Otwornice charakteryzują się wprost niewiarygodnym zróżnicowaniem morfologicznym, uzależnionym od zapisu genetycznego, jak i wpływu środowiska. Zróżnicowanie to, w połączeniu z łatwością zachowania skorupki mineralnych w materiale kopalnym, pozwala powszechnie wykorzystywać otwornice jako skamieniałości określające wiek skał osadowych oraz środowisko ich depozycji (m.in. natlenienie, żyzność wód, zasolenie, warunki paleoklimatyczne). Ze względu na konieczność opisywania i klasyfikacji dziesiątek tysięcy gatunków tych organizmów, podstawowym zagadnieniem pozostaje zrozumienie źródeł zróżnicowania, a zatem morfogenezy szkieletu otwornic. To właśnie plan budowy skorupki otwornic wraz z wszystkimi detalami morfologicznymi stanowi podstawę klasyfikacji i filogenezy tej grupy mikroorganizmów. Z drugiej jednak strony, obecnie powstaje nowa dziedzina zwana filogenezą molekularną, która częściowo weryfikuje naszą wiedzę budowaną na podstawie analizy morfologii szkieletów. Niestety, pomiędzy obiema metodami istnieje ogromna przepaść, związana z trudnością powiązania zapisu genetycznego z morfologią skorupki. Dlatego wydaje się konieczne określenie podstawowych czynników wpływających na morfogenezę skorupki otwornic. Celem podjętych badań jest opracowanie nowych metod modelowania morfogenezy otwornic oraz ich komputerowa implementacja.

Metodyka badań

Jednym ze sposobów badania morfogenezy jest opracowanie modelu teoretycznego opartego na obserwacjach empirycznych. Istotne jest to, że zdefiniowany model może podlegać weryfikacji przy zastosowaniu metod komputerowych. Komputer staje się tu nie tylko niezwykle użytecznym narzędziem weryfikacji, ale stanowi również środowisko „hodowli” wirtualnych organizmów. Równocześnie pojawia się całe spektrum potencjalnych możliwości wykorzystania takiego wirtualnego środowiska w symulacjach wyższego rzędu, m.in. zróżnicowanego oddziaływania środowiska na samoorganizację populacji czy w symulacjach procesów ewolucyjnych.

Morfologia teoretyczna jako dziedzina nauk przyrodniczych poszukuje podstawowych reguł rządzących wzrostem organizmów, co wyraźnie odróżnia ją od biometrii, biostatystyki (De Renzi, 1995), czy digitalizacji trójwymiarowych form organizmów. W praktyce, zajmuje się modelowaniem procesów morfogenezy biologicznej oraz zestawieniem i analizą otrzymanych form organizmów. Zestawienie symulowanych form przedstawia się w postaci wielowymiarowych morfoprzestrzeni, w których zmienne parametry modelu definiują wymiary przestrzeni. Niniejszy artykuł przedstawia wstępny etap badań, nie zawierający analizy morfoprzestrzeni. Zostanie ona wykonana po ostatecznym dopracowaniu i zaimplementowaniu modelu.

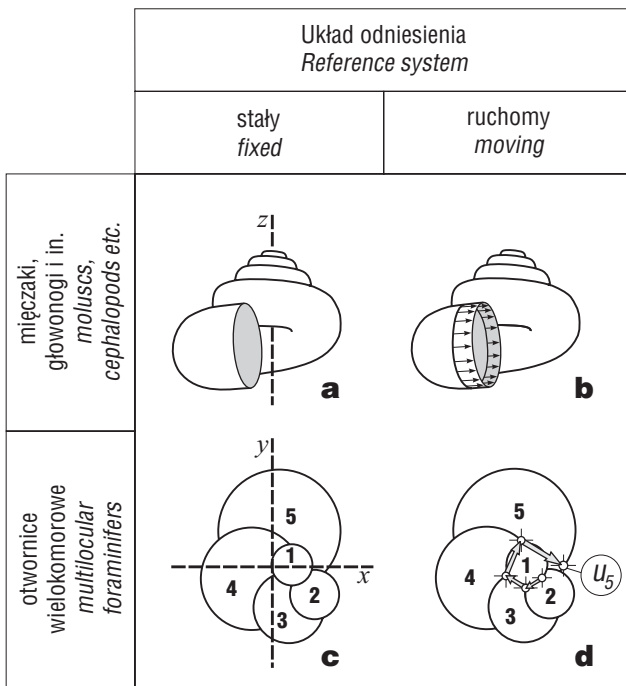
Przegląd dotychczasowych badań

Pionierskie badania morfologii teoretycznej zwinętych muszli mięczaków i innych bezkręgowców przypadają na lata 60. (Raup, 1961; Raup & Michelson, 1965). Wynikiem tych badań jest model Raupa, tj. model o stałym układzie odniesienia (ryc. 1a), wyrażonym w postaci „osi nawijania” (por. Raup & Stanley, 1984). Niestety, stała oś jako układ odniesienia jest elementem sztucznym w sensie biologicznym, ponieważ muszla ślimaka nie może nawijać się wokół osi, która nie istnieje. W efekcie model Raupa symuluje formy będące regularnymi spiralami, od form helikoidalnych do planispiralnych, ale nie jest w stanie symulować muszli nieregularnych. Model wymagał znacznej weryfikacji, którą niezależnie zajęli się Okamoto (1988) i Ackerley (1989). Ich modele muszli amonitów heteromorficznych wprowadzają ruchomy układ odniesienia, którym jest ujście muszli. Jest to model bardziej realistyczny, biorący pod uwagę naturalny sposób wzrostu muszli, która przyrasta akrecyjnie poprzez sekrecję kolejnych lamin w strefie przyujściowej (ryc. 1b).

Interesujące jest to, że ruchomy układ odniesienia w modelowaniu jest znany już od 1968 r. Lindenmayer (1968) wprowadził go w modelowaniu morfogenetycznych zależności międzykomórkowych cyanobakterii i roślin wyższych. Praca ta została opublikowana na rok przed ukazaniem się pierwszego, klasycznego modelu morfogenezy otwornic planktonicznych (Berger, 1969). Model Bergera wpisuje się jako jeden z pionierskich przykładów symulacji szkieletów organizmów jednokomórkowych. Nawiązuje on w pełni do zasad modelu wzrostu muszli bezkręgowców, a zatem w efekcie pozwala na symulowanie form regularnie zwinętych (ryc. 1a, c).

*Ośrodek Badawczy w Krakowie, Instytut Nauk Geologicznych PAN; ndtyszka@cyf-kr.edu.pl

**Katedra Informatyki Akademii Górniczo-Hutniczej; topa@uci.agh.edu.pl



Ryc. 1. Porównanie stałego (a, c) i ruchomego (b, d) układu odniesienia w modelach muszli; „z” — oś obrotu i układ współrzędnych „xy” reprezentują stałe układy odniesienia. „u₅” — ujście w 5. komorze otwornicy; wektory (b, d) pokazują stopniowe przemieszczanie się ruchomego układu odniesienia wraz z ontogenetycznym wzrostem muszli, za: (a) Raup, 1961; (b) Okamoto, 1988; Ackerley, 1989; (c) Berger, 1969; (d) Topa & Tyszką; Łabaj i in., 2003

Fig. 1. Comparison of the fixed and moving reference system in modeling of shells; „z” — axis of coiling and axes „x” and „y” represent fixed reference systems; „u₅” — aperture within the 5th foraminiferal chamber; vectors (b, d) depict steps of the moving reference frames during ontogenetic growth of shells after: (a) Raup, 1961; (b) Okamoto, 1988; Ackerley, 1989; (c) Berger, 1969; (d) Topa & Tyszką; Łabaj et al., 2003

Model ten generuje dwuwymiarowe planispiralne skorupki otwornic z kulistymi komorami na podstawie trzech zmiennych parametrów. Wszystkie kolejne modele powielają zasadnicze założenia modelu Bergera, modyfikując lub uzupełniając jego parametry. Ich podstawą są transformacje geometryczne wykonywane względem hipotetycznego i stałego układu współrzędnych. W praktyce, symulacja polega na rotowaniu kul lub okręgów (komór) o pewien kąt względem stałej osi lub środka układu, w połączeniu ze zmianą ich wielkości (podsumowanie w McGhee, 1999).

Rezultatem tych modeli jest ograniczona liczba prostych skorupki, nie uwzględniających form o zmiennym ułożeniu komór (np. formy planispiralne przechodzące w jedno- lub dwuseryjne, czy streptospiralne przechodzące w jednoseryjne itd.). Trudno, zatem zgodzić się z Raupem i Stanleyem (1984), że podstawowe elementy geometrii skorupki otwornic „nie różnią się od modelu muszli bezkręgowców”. Jedynym sposobem na urealnienie symulacji otwornic jest zerwanie ze stałym układem odniesienia, czyli osią nawijania lub środkiem obrotu. Potrzebę taką sygnalizowali już Signes i in. (1993), którzy sugerowali wprowadzenie ujścia do modelowania otwornic. Jednak ze względu na problemy z definicją ujścia otwornicy, zrezygnowali z rozwinięcia tego kluczowego zagadnienia. Przegląd wszystkich dotychczasowych badań sugeruje

wniosek postawiony wcześniej przez Raupa i Stanleya (1984), iż „...opracowanie zadowalającego modelu geometrii otwornic wymaga wykonania wielu dalszych badań”.

Poszukiwanie nowej metody

Jedyną drogą do poprawy stanu modelowań morfogenezy otwornic i innych organizmów jest zmiana podejścia ze sztucznego na bardziej naturalne, poprzez uwzględnienie wszystkich kluczowych elementów mających wpływ na morfogenezę. Najistotniejsze jest wejście w głąb procesów zachodzących w komórce, bowiem tylko samoorganizacja tych procesów — w połączeniu z oddziaływaniem środowiska — odpowiada za ostateczny kształt organizmu.

Bardzo nowatorskim pomysłem są ostatnie próby modelowań szkielecików okrzemek, wykorzystujące metodę algorytmu „agregacji przy ograniczonej dyfuzji” (Parkinson i in., 1999). Model ten wnika znacznie głębiej w procesy zachodzące w komórce, od transportu krzemionki, do jej sekrecji przy udziale cytoszkieletu. Jest on również czuły na warunki zewnętrzne, mogące odpowiadać zmianom pH, czy zasolenia. Innymi dobrymi przykładami wyznaczającymi właściwy kierunek dalszych badań są prace nad morfogenezą roślin wyższych i różnych organizmów osiadłych, w tym budowli glonowych, gąbek i koralowców (por. Prusinkiewicz & Lindenmayer, 1990; Kaandorp, 1994).

Proste przeniesienie bardziej realistycznych modeli amonitów opisanych w ruchomym układzie odniesienia (m.in. Okamoto, 1988) na grunt otwornicowy nie jest możliwe, ponieważ ujście muszli amonitów czy ślimaków jest automatycznie określone poprzez zakończenie muszli. U otwornic jest wręcz odwrotnie, tj. komora nie definiuje pozycji swego ujścia, tylko ujście ostatniej komory narzuca miejsce przyrostu kolejnej komory. Zatem najważniejszym elementem modelu morfogenezy otwornic jest sposób lokalizacji ujścia w komorach. Niestety dotychczasowe obserwacje żywych otwornic w akwariach nic nie mówią o regułach tworzenia się ujścia. Jedynymi informacjami na ten temat są teoretyczne sugestie Hottingera (1978) i Brasiera (1982) o tendencji otwornic do skracania całkowitego połączenia pomiędzy pierwszą i ostatnią komorą otwornicy. Jest to rzeczywiście bardzo powszechna tendencja, jednak duża część otwornic nie podporządkowuje się tej zasadzie. Dobrym przykładem takiej „globalnej maksymalizacji” połączeń jest skorupka otwornic rodzaju *Lenticulina*. Reasumując, wprowadzenie ujścia nie jest rzeczą trywialną, ze względu na trudność z lokalizacją ujścia w komorze otwornicy (por. Signes i in., 1993).

Proponowany model

Na podstawie teoretycznych i empirycznych przesłanek można jednak zauważyć, że otwornice mają tendencje do skracania dystansu pomiędzy ujściami dwóch sąsiednich komór (Topa & Tyszką, 2002). Zatem lokalna minimalizacja odległości pomiędzy kolejnymi ujściami nie musi powodować globalnej minimalizacji połączenia między pierwszą komorą (prolokulusem), a ostatnim ujściem otwornicy. Nie jest znane funkcjonalne wyjaśnienie takiej tendencji, jednak prawdopodobnie chodzi tu o korzystne energetycznie umiejscowienie ujścia w czasie tworzenia się komory. Na takiej podstawie proponowany model wprowadza ujście jako ruchomy układ odniesienia względem, którego zachodzi dobudowywanie kolejnej komory.

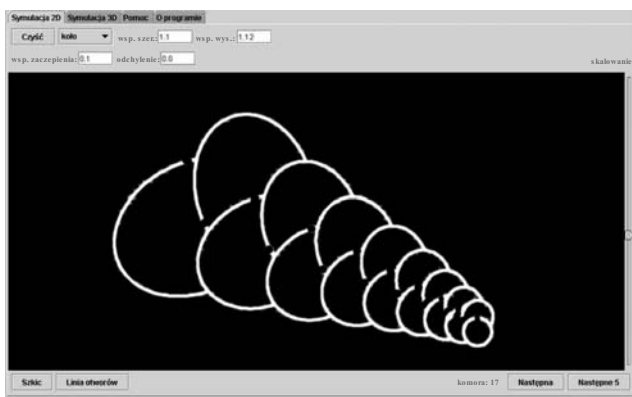
Nowe ujęcie w nowej komorze tworzy się tak, aby odległość pomiędzy nowym i ostatnim istniejącym ujęciem była najkrótsza. Zatem odległość pomiędzy ujęciami jest minimalizowana (ryc. 1d).

W praktyce model opiera się na kilku zmiennych parametrach: 3 w dwóch wymiarach i 5 lub 6 w trzech wymiarach. Dwuwymiarowe otwornice definiowane są za pomocą (1) współczynnika wzrostu, (2) współczynnika translacji i (3) kąta odchylenia (od osi wzrostu wyznaczonego przez dwa ostatnie ujęcia). Trójwymiarowe symulacje wymagają dodania kolejnych 2 lub trzech parametrów związanych z trzecim wymiarem przestrzeni. Szczegółowy opis modelu i jego parametrów znajduje się w pracach Topy i Tyszki (2002) oraz Łabaj i in. (2003).

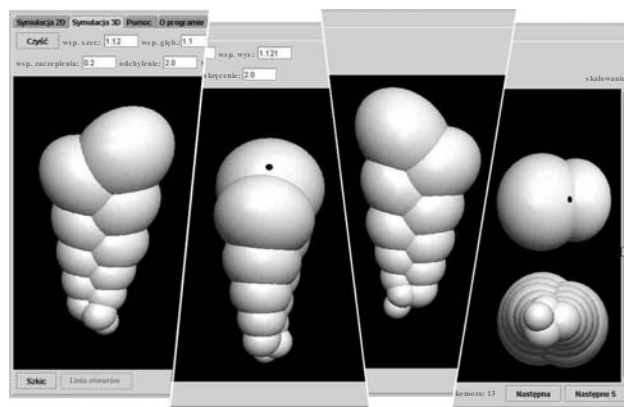
Kolejną istotną nowością w modelowaniu otwornic jest zastosowanie losowego doboru wartości tych parametrów modelu. Losowość ta reprezentuje potencjalny element wpływu środowiska na budowę skorupki (zdefiniowany biologicznie jako „norma reakcji”). Ponadto daje możliwość dokonywania losowych mutacji, czy rekombinacji wartości parametrów w kolejnych pokoleniach. Zmienność parametrów staje się uproszczonym odpowiednikiem zmienności genetycznej.

Najlepszą weryfikacją takiego modelu jest jego implementacja w postaci programu komputerowego. Napisano go w języku C++ przy wykorzystaniu biblioteki OpenGL, będącej aktualnie standardem w zakresie grafiki komputerowej i wizualizacji naukowej. Wykorzystanie biblioteki rozszerzającej ‘GL Utility Toolkit’ pozwala na łatwe przenoszenie aplikacji między różnymi platformami, np. Windows i Unix. Ponadto przygotowano osobny program, będący ‘apletem’ napisanym w języku Java, przy użyciu dodatkowego pakietu Java3D, umożliwiającego tworzenie złożonych prezentacji graficznych. Program ten jest dostępny w internecie na stronie <http://www.icsr.agh.edu.pl/foraminifera>, przy wykorzystaniu przeglądarki WWW i dodatku do przeglądarki Java Plug-in (ryc. 2, 3).

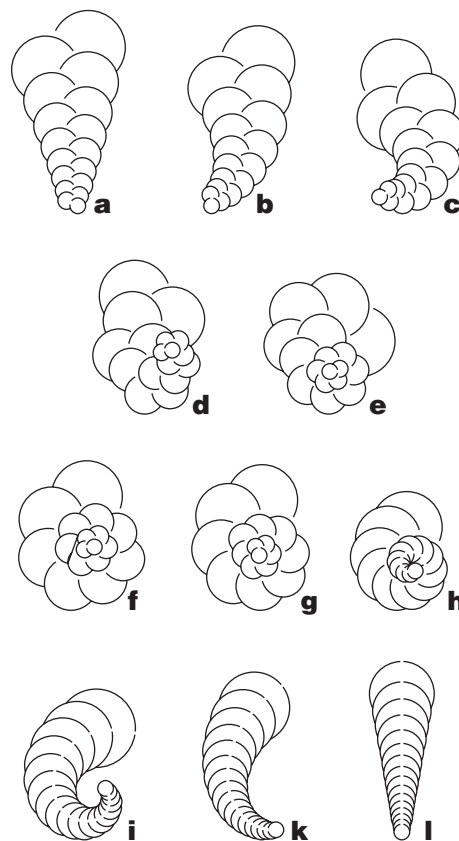
Efektom implementacji modelu są symulacje, które znacznie rozszerzają spektrum morfotypów otwornic wielokomorowych (ryc. 4, 5). Najważniejsza jest możliwość symulacji form regularnie lub nieregularnie zmieniających sposób przyrostu komór (Łabaj i in., 2003). Formy takie bardzo przypominają streptospiralny wzrost *Recurvoides*’a, czy planispiralno-dwuseryjny wzrost skorupki rodzaju *Spiroplectammina*, czy też streptospiralno-jednoseryjny *Bulbobaculites*. Wyniki potwierdzają słusność przyjętych



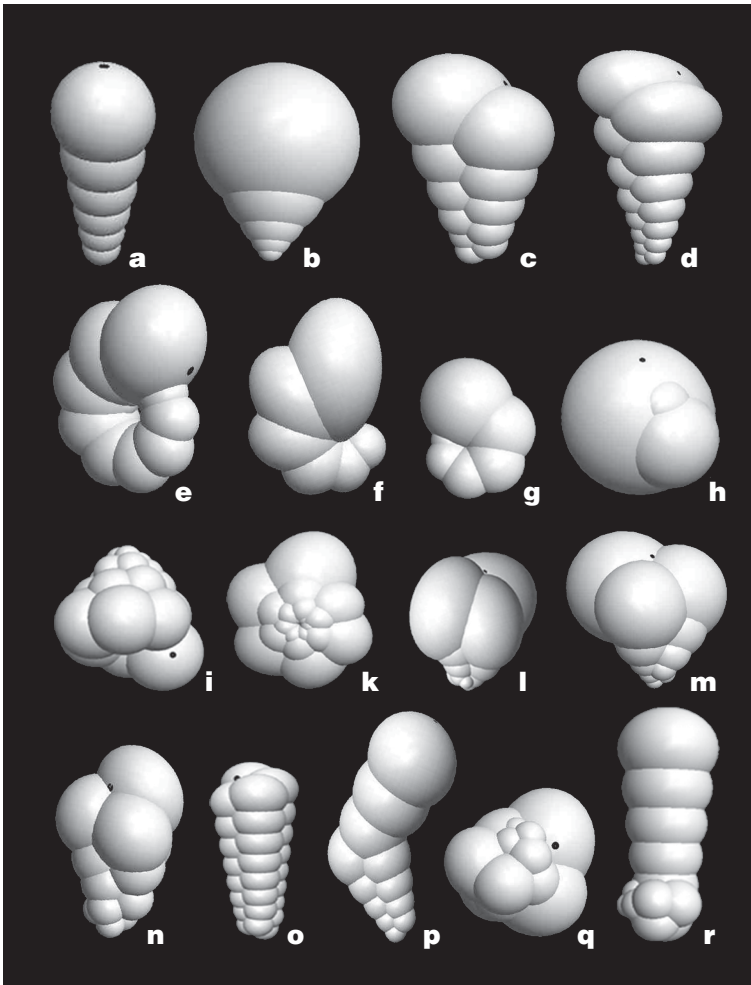
Ryc. 2. Widok apletu (Java) modelującego dwuwymiarowe przekroje otwornic
Fig. 2. Snapshot of the Java applet with 2D foraminiferal models



Ryc. 3. Widok apletu (Java) modelującego trójwymiarowe skorupki otwornic. Rycina przedstawia różne strony tej samej formy otwornicy (streptospiralno-biseryjnej)
Fig. 3. Snapshot of the Java applet with 3D foraminiferal models. Figure presents different views of the same simulated form (streptospiral-biserial)



Ryc. 4. Przykłady symulacji dwuwymiarowych przekrojów otwornic przy stałych dwóch parametrach i zmiennym kącie odchylenia od osi wzrostu. Wartości odchylenia dla (a) 1,8°, (b) 18°, (c) 38,7°, (d) 38,88°, (e) 54,18°, (f) 54,36°, (g) 81°, (h) 144°, (i) 162°, (k) 171°, (l) 180° (por. Topa & Tyszka, 2002)
Fig. 4. Simulation of 2D cross-sections of foraminiferal tests. Two parameters are fixed, but the deviation angle varies: (a) 1.8°, (b) 18°, (c) 38.7°, (d) 38.88°, (e) 54.18°, (f) 54.36°, (g) 81°, (h) 144°, (i) 162°, (k) 171°, (l) 180° (see Topa & Tyszka, 2002)



Ryc. 5. Przykłady symulacji trójwymiarowych skorupki otwornicy; skorupki (a, b) jednorzędowe, (c, d) dwurzędowe, (e–h) planispiralne, (i–o) trochospiralne z trzema (l–n) i czterema (o) rzędami komór, (p) dwurzędowo–jednorzędowe, (q) streptospiralne, (r) streptospiralno–jednorzędowe

Fig. 5. Simulation of foraminiferal tests in 3D; (a, b) uniserial, (c, d) biserial, (e–h) planispiral, (i–o) trochospiral with 3 (l–n) or 4 (o) rows, (p) biserial-uniserial, (q) streptospiral, (r) streptospiral-uniserial

założeń i mogą być podstawą do dalszych intensywnych prac nad modelami o ruchomym układzie odniesienia.

Podsumowanie

Modele morfogenezy otwornicy można podzielić na trzy generacje (por. ryc. 1c, d): I — modele o stałym układzie odniesienia (Berger, 1969; Brasier, 1980; Signes i in., 1993; Webb & Swan, 1996), II — modele o ruchomym (lokalnym) układzie odniesienia (Topa & Tyszka, 2002; Łabaj i in., 2003), III — modele emergentne (w opracowaniu). Mimo tego, że model drugiej generacji jest oparty na podstawach biologicznych (wprowadzenie ujęcia), jest to nadal model geometryczny, o parametrach definiowanych za pomocą kątów i współczynników. Z drugiej jednak strony, jest to już częściowo model o charakterze emergentnym, bowiem wynikiem interakcji prostych morfogenetycznych reguł jest budowanie, a raczej „wyłanianie” (tj. emergencja) nowej, hierarchicznie wyższej i bardziej złożonej struktury, w tym przypadku złożonego szkieletu otwornicy (ryc. 2–5).

Naszym perspektywnym celem jest opracowanie w pełni emergentnego modelu (III. generacji). Wychodzimy z założenia, że szkielet otwornicy nie jest wprost zdefinio-

wany przez genotyp, ale tworzy się w procesie samoorganizacji hierarchicznie uszeregowanych procesów, uzależnionych od specyficznego „programu genetycznego” otwornicy i wpływu środowiska. Oznacza to, że nie istnieje „gen na trochospiralność” lub „gen na jednorzędowość”. Cechy te wyłaniają się pośrednio z całej kaskady procesów, sterowanych przez geny i środowisko zewnętrzne. Dalsze badania mają na celu poznanie podstawowych praw rządzących morfogenezą otwornicy oraz przygotowanie środowiska „wirtualnej hodowli” otwornicy. Powstałe oprogramowanie będzie w znacznej części ogólnodostępne (poprzez WWW) w celach badawczych i dydaktycznych.

Autorzy dziękują prof. Jackowi Kitowskiemu (Katedra Informatyki AGH), dr hab. Bernardowi Korzeniewskiemu (Instytut Biotechnologii UJ) oraz dr Mariuszowi Paszkowskiemu (ING PAN) za cenne sugestie na różnych etapach badań. Praca naukowa finansowana ze środków Komitetu Badań Naukowych w latach 2003–2006 jako projekt badawczy.

Literatura

- ACKERLY S.C. 1989 — Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15: 147–164.
- BERGER W.H. 1969 — Planktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications. *J. Paleont.*, 43: 1369–1383.
- BRASIER M.D. 1980 — *Microfossils*. Allen & Unwin, London.
- BRASIER M.D. 1982 — Foraminiferid architectural history; a review using the MinLOC and PI methods. *J. Micropalaeont.*, 1: 95–105.
- DE RENZI M. 1995 — Theoretical morphology of logistic coiling exemplified by tests of genus *Alveolina* (larger foraminifera). *N. Jb. für Geol. und Paläontol., Abh.*, 195: 241–251.
- HOTTINGER L. 1978 — Comparative Anatomy of Elementary Shell Structures in Selected Larger Foraminifera [In:] Hedley, R.H. and Adams G. (eds) — *Foraminifera*, 3: 203–266.
- KAANDORP J. A. 1994 — A formal description of radiate accretive growth. *J. Theor. Biol.*, 166: 149–161.
- LINDENMAYER A. 1968 — Mathematical models for cellular interactions in development, I & II, *J. Theor. Biol.*, 18: 280–315.
- ŁABAJ P., TOPA P., TYSZKA J. & ALDA W. 2003 — 2D and 3D numerical models of the growth of foraminiferal shells. *Lecture Notes in Computer Sci.*, Springer-Verlag, 2657: 669–678.
- MCGHEE JR. G.R. 1999 — *Theoretical Morphology. The Concept and its Application. Perspectives in Paleobiology and Earth History*, Columbia University Press, New York.
- OKAMOTO T. 1988 — Analysis of heteromorphy ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, 31: 35–52.
- PARKINSON J., BRECHET Y. & GORDON R. 1999 — Centric diatom morphogenesis: a model based on a DLA algorithm investigating the potential role of microtubules. *Biochim. Biophys. Acta*, 1452: 89–102.
- PRUSINKIEWICZ P. & LINDENMAYER A. 1990 — *The Algorithmic Beauty of Plants*, Springer-Verlag, New York.
- RAUP D.M. 1961 — The geometry of coiling in gastropods. *Proc. Nat. Acad. of Sci. (USA)*, 47: 602–609.
- RAUP D.M. & MICHELSON A. 1965 — Theoretical morphology of the coiled shell. *Science*, 147: 1294–1295.
- RAUP D.M. & STANLEY S. M. 1984 — *Podstawy paleontologii*. PWN.
- SIGNES M., BIJMA J., HEMLEBEN C. & OTT R. 1993 — A model for planktic foraminiferal shell growth. *Paleobiology*, 19: 71–91.
- TOPA P. & TYSZKA J. 2002 — Local Minimization Paradigm in Numerical Modelling of Foraminiferal Shells, *Proc. Int. Conf. Computational Science — ICCS, Amsterdam, April 21–24, 2002* [In:] Sloot, P.M.A. Kenneth Tan, C.J., Dongara, J.J. & Hoekstra, A.G. — *Lecture Notes in Computer Science*, Springer, vol. I, 2330: 97–106.
- WEBB L.P. & SWAN A.R.C. 1996 — Estimation of parameters of foraminiferal test geometry by image analysis. *Palaeontology*, 39: 471–475.