

# Ekosystemy chemosyntetyczne i ich zapis kopalny

Andrzej KAIM

*Karolowi na pamiątkę  
wspólnej pracy w APP*

Odkrycie ekosystemów chemosyntetycznych stało się jedną z największych niespodzianek biologii morza XX w. Ekosystemy te rozwijają się bez udziału fotosyntezy, a jedynie w oparciu o chemosyntezę, na dnie morskim wokół kominów hydrotermalnych, zimnych źródeł węglowodorowych, na szkieletach walenii oraz wokół kłód zatopionego drewna. Zwierzęta zamieszkujące te środowiska charakteryzują się często uproszczonym planem budowy, co skłaniało niektórych badaczy do przypuszczeń, że ekosystemy chemosyntetyczne są ostojami dla „żyjących skamieniałości” z odległej przeszłości geologicznej. Dokładniejsze badania anatomiczne i molekularne, a także zapis kopalny, sugerują jednak stopniowe i stosunkowo niedawne zasiedlanie ekosystemów chemosyntetycznych. Prosty plan budowy wielu tworzących je gatunków jest wynikiem symbiozy z bakteriami chemosyntetyzującymi.

W 1977 roku amerykański geolog Jack Corliss, badający w batyskafie Alvin zjawiska wulkaniczne w strefie rozchodzenia się płyt oceanicznych w pobliżu Wysp Galapagos, nie mógł uwierzyć własnym oczom. Na głębokości kilku tysięcy metrów, w wiecznym mroku i temperaturze 2°C, Corliss dostrzegł zwierzęta, o których dotychczas nie śniło się zoologom. Oprócz wielkich małżów i setek nieznanych dotąd czapczkowatych ślimaków, były tam pola olbrzymich rurkowatych wieloszczetów zwieńczonych pióropuszcami czerwonych czułków. Tak zaczęła się niezwykła historia odkryć ekosystemów opartych na chemosyntezie.

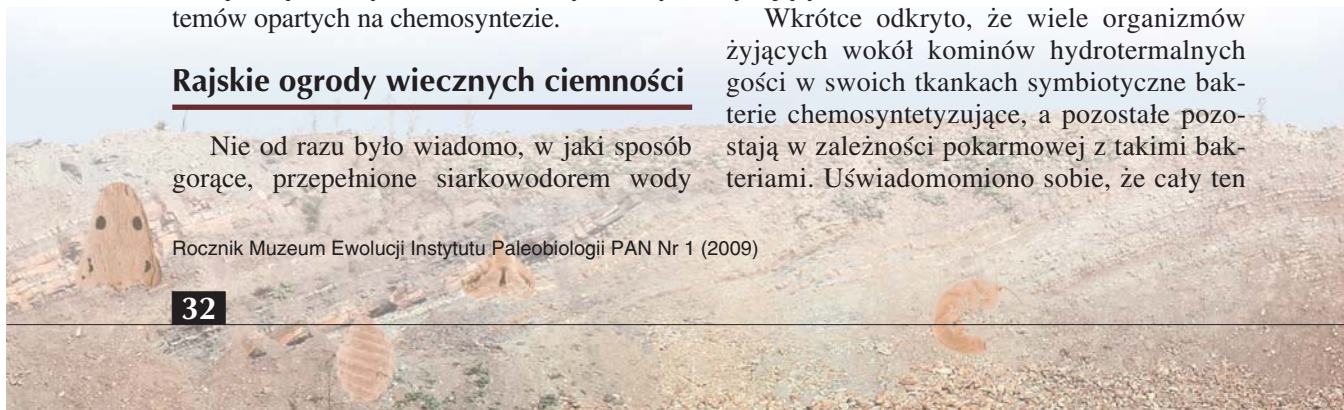
## Rajskie ogrody wiecznych ciemności

Nie od razu było wiadomo, w jaki sposób gorące, przepełnione siarkowodorem wody

wydobywające się w kominów hydrotermalnych umożliwiają istnienie tak skomplikowanych i bogatych w biomasę ekosystemów. Pierwotnie sądzono, że organizmy te – będące w normalnych warunkach filtratorami – funkcjonują dzięki koncentracji materii organicznej przez prądy denne wywołane aktywnością wód hydrotermalnych. Inną interpretację zaproponował mikrobiolog John Baross. Stwierdził, że siarkowodór skoncentrowany w wodach hydrotermalnych jest źródłem zredukowanej siarki dla wolnożyjących bakterii chemosyntetyzujących.

Wkrótce odkryto, że wiele organizmów żyjących wokół kominów hydrotermalnych gości w swoich tkankach symbiotyczne bakterie chemosyntetyzujące, a pozostałe pozostają w zależności pokarmowej z takimi bakteriami. Uświadomomiono sobie, że cały ten

Rocznik Muzeum Ewolucji Instytutu Paleobiologii PAN Nr 1 (2009)



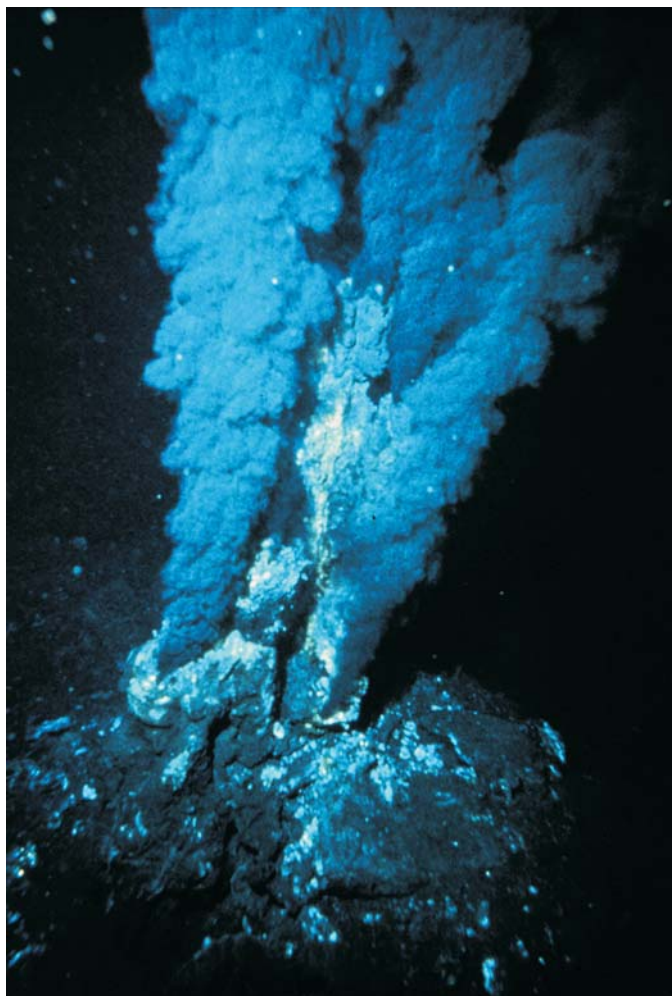
skomplikowany łańcuch pokarmowy jest oparty na produkcji pierwotnej bakterii chemosyntetyzujących.

## Życiodajny metan

W latach osiemdziesiątych XX w. odkryto, że ekosystemy chemosymbiotyczne mogą się rozwijać również w innych środowiskach. W 1984 r. opisano zespoły zwierzęce wokół źródeł solankowych i węglowodorowych u wybrzeży Florydy. Źródła te określane są jako tzw. zimne wycieki (ang. *cold seeps*), jako że – w przeciwieństwie do kominów hydrotermalnych – temperatura wydobywających się na powierzchnię dna płynów jest tu zwykle zbliżona do niskiej temperatury otaczającego oceanu. Takie wypływy pojawiają się najczęściej w strefach subdukcji, czyli pogrążania się jednej płyty tektonicznej pod drugą. Woda, która wypływa z takich źródeł, zawiera zwykle duże stężenia związków zredukowanych, a zwłaszcza metanu i siarkowodoru. Zwierzęta tworzące zespoły chemosyntetyczne wokół chłodnych źródeł są zazwyczaj blisko spokrewnione z mieszkańcami okolic kominów hydrotermalnych, choć reprezentują zwykle odmienne gatunki i rodzaje.

## Wielbiciele kości

W listopadzie 1987 roku batyskaf Alvin penetrował powierzchnię dna oceanicznego w Basenie Santa Catalina u wybrzeży Kalifornii. Na głębokości 1200 metrów oczom badaczy ukazał się niecodzienny widok: kompletny 20-metrowej długości szkielet walenia pokryty matami bakteryjnymi podobnymi do tych z kominów hydrotermalnych. Na szkielecie gnieździły się liczne i duże małże, głównie z rodziny Vesicomyidae, oraz ślimaki. Wydobyte z dna oceanu kości silnie cuchnęły siarkowodorem. Kierujący badaniami Craig W. Smith szybko zdał sobie sprawę, że ma do czynienia z zespołem analogicznym do tych, które już wcześniej poznano z kominów hy-



Komin hydrotermalny na Grzbiecie Śródatlantyckim (fot. P. Rona, <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nur04506.jpg>, dostęp 15.02.2009, zdjęcie na licencji wolnej jako public domain).

drotermalnych oraz zimnych źródeł węglowodorowych. W następnych latach odkryto kolejne szkielety waleni po obu stronach północnego Pacyfiku, u wybrzeży Nowej Zelandii oraz na dnie północnego Atlantyku, wszystkie zasiedlone przez fauny typowe dla zespołów chemosyntetycznych (Smith i Baco 2003). I znów były to organizmy blisko spokrewnione z mieszkańcami kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych, choć





## Życie bez fotosyntezy

Bakterie chemosyntetyzujące (chemolitoautotrofy) to bakterie utleniające związki zredukowane (takie jak siarkowodór) w celu uzyskania adenozynotrifosforanu (znanego również jako ATP), który jest następnie używany do wiązania nieorganicznego dwutlenku węgla w związki organiczne. Proces taki nazywany jest chemosyntezą. W normalnych środowiskach ATP produkowany jest dzięki energii słonecznej w procesie fotosyntezy. Bakterie chemosyntetyzujące – i oparte na nich ekosystemy – są niezależne od światła słonecznego.

zwykle reprezentowane przez endemiczne gatunki lub rodzaje.

## Smakowite drewno

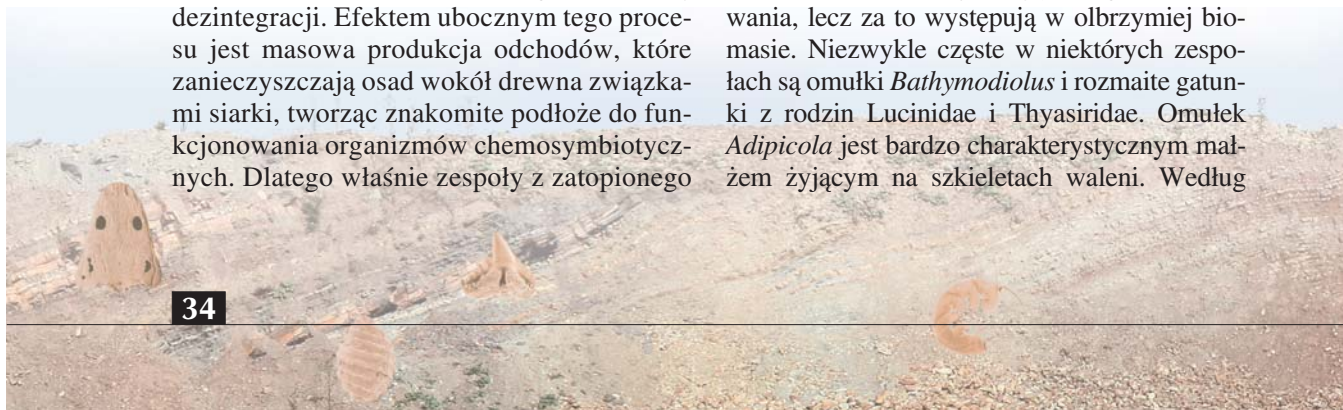
Zespoły organizmów bytujące na zatopionych kłodach drewna były sporadycznie notowane podczas połowów, ale dopiero po odkryciu pozostałych typów ekosystemów chemosyntetycznych uzmysłowiono sobie, że również zespoły z zatopionego drewna są częściowo zasilane w potrzebną do życia energię na drodze chemosyntezy. Częściowo, bo głównym źródłem energii w zespołach z zatopionego drewna jest bakteryjny rozkład celulozy drewna. Dokonują tego wolno żyjące bakterie, które tworzą maty na powierzchni drewna lub bakterie symbiotyczne małżów świdraków (tzw. drewnotoczy) i chitonów. Dziurawiące drewniane burty okrętów małże świdraki – będące z tego powodu przekleństwem żeglarzy – są dobrodziejstwem dla zespołów chemosyntetycznych. Każdy kawał dryfującego po powierzchni wody lub opadłego na dno drewna jest natychmiast zasiedlany przez setki, a nawet tysiące świdraków, i w stosunkowo krótkim czasie ulega całkowitej dezintegracji. Efektem ubocznym tego procesu jest masowa produkcja odchodów, które zanieczyszczają osad wokół drewna związkami siarki, tworząc znakomite podłoże do funkcjonowania organizmów chemosymbiotycznych. Dlatego właśnie zespoły z zatopionego

drewna, oprócz typowych dla nich świdraków i chitonów, składają się również z organizmów charakterystycznych dla zespołów kominów hydrotermalnych, źródeł wodorowęglanowych i szkieletów wielkich kręgowców (duże chemosymbiotyczne małże, swoiste ślimaki i wieloszczety).

## Beneficjenci chemosyntezy

Obecnie zespoły chemosyntetyczne są już dość dobrze zbadane (Desbruyères i in. 2006). Okazuje się, że występuje w nich większość grup morskich bezkręgowców, a także ryby. Znane są z nich gąbki, parzydełkowce, nicieńce, kolcogłowy, wstężnice, szkarłupnie, szczeciocząstki, półstrunowce oraz ryby chrząstko- i kostnoszkieletowe. Najczęstsze jednak i najbardziej zróżnicowane są trzy grupy: mięczaki (głównie małże i ślimaki), pierścienice (przeważnie wieloszczety) i stawonogi (przede wszystkim skorupiaki).

Pierwszymi zwierzętami, które rzucają się w oczy w zespołach chemosyntetycznych, są duże **małże** z rodziny Vesicomidae, przede wszystkim z rodzajów *Calyptogena* i *Vesicomya*. Małże te nie wykazują dużego zróżnicowania, lecz za to występują w olbrzymiej biomasie. Niezwykle częste w niektórych zespołach są omułki *Bathymodiolus* i rozmaite gatunki z rodzin Lucinidae i Thyasiridae. Omułek *Adipicola* jest bardzo charakterystycznym małżem żyjącym na szkieletach waleni. Według



japońskich badaczy omułki równie chętnie zasiedlają zatopione podczas eksperymentów kości krów. Bardzo częste, zwłaszcza na obrzeżach środowisk chemosyntetycznych, są małże *Acharax* z rodziny Solemyidae. Wymienione wyżej małże posiadają w swoich skrzelach chemosyntetyzujące bakterie symbiotyczne. Podstawowym składnikiem zespołów zatopionego drewna są natomiast świdraki z podrodziny Xylophaginae, które goszczą w swoich tkankach bakterie fermentujące celulozę z drewna.

Najbardziej zróżnicowaną taksonomicznie grupą mięczaków w środowiskach chemosyntetycznych są **ślimaki**. Większość z nich jest zaliczana do gromady Vetigastropoda. Szczególnie charakterystyczne są endemiczne neomfalidy, grupa ślimaków włączana do vetigastropodów albo traktowana jako oddzielna gromada. Bardzo pospolite są czaszolkowate (Patellogastropoda), które najczęściej bytują na rurkach rurkoczułkowców (patrz niżej). Rozdepkowate (Neritoidea) są reprezentowane przez dwa rodzaje *Shinkailepas* i *Olgasolaris* z rodziny Phenacolepadidae. Stosunkowo pospolite są również niewielkich rozmiarów ślimaki z rodzin Hyalogyrinidae, Orbitestellidae i Xylodisculidae (wszystkie zaliczane do Heterobranchia).

Ciekawą grupę ślimaków, silnie zróżnicowanych i występujących obficie we wszystkich typach zespołów chemosyntetycznych, są provannidy. Znane są cztery żyjące rodzaje tych ślimaków. *Provanna* i *Desbruyeresia* to małe zwierzęta, których muszla przypomina pospolite płytkowodne *Cerithium*. *Desbruyeresia* znana jest wyłącznie z kominów hydrotermalnych, natomiast *Provanna* jest pospolita również w pozostałych typach zespołów. Z kolei *Alviniconcha* i *Ifremeria* to duże ślimaki przypominające turbinidy, jednak z nimi nie spokrewnione. Oba rodzaje występują wyłącznie wokół kominów hydrotermalnych. Zwiększenie objętości muszli u tych provannidów zostało spowodowane koniecznością ochrony skrzel, które rozrosły się na skutek obecności

bakterii chemosyntetyzujących. Obfitość pokarmu ekosystemów chemosyntetycznych wabiła również drapieżne ślimaki, które także tworzyły endemiczne formy, np. buccinid *Eosipho* i turrid *Phymorhynchus*.

Jedną z najbardziej zróżnicowanych grup zwierząt w środowiskach chemosyntetycznych są **wieloszczety**. Szacuje się, że w samych tylko zespołach kominów hydrotermalnych stanowią one 18–20% wszystkich zidentyfikowanych gatunków, z czego aż 20% należy do rodziny Polynoidae (ruchliwe wieloszczety o ciele pokrytym łuskami).

Najbardziej charakterystyczną grupą wieloszczetów endemicznych dla ekosystemów chemosyntetycznych są rurkoczułkowce (rodzina Siboglinidae), które tworzą podwodne łąki wokół kominów hydrotermalnych lub źródeł węglowodorowych. Rurkoczułkowce stwierdzono we wszystkich typach środowisk, gdzie życie



Typowe dla zespołów hydrotermalnych ślimaki z rodziny Provannidae: w lewym słoju *Ifremeria*, w prawym *Alviniconcha*, zbiory Muzeum Historii Naturalnej w Sztokholmie (fot. Andrzej Kaim).



### Kominy hydrotermalne (ang. *hydrothermal vents*)

Struktury te występują wokół śródoceanicznych grzbietów podmorskich, które tworzą się w miejscach rozsuwania się płyt oceanicznych. Można je znaleźć również na podmorskich wulkanach oraz w basenach załukowych i przedłukowych (Van Dover 2000). Wydobywająca się z kominów hydrotermalnych woda jest gorąca i przesycona składnikami mineralnym, które nadają im charakterystyczny czarny lub biały kolor (stąd nazywane są również z ang. *black/white smokers*).

### Zimne wycieki (ang. *cold seeps*)

To miejsca, gdzie z dna morskiego wypływają wody porowe bogate w siarkowodor i metan (źródła węglowodorowe, ang. *hydrocarbon seeps*) lub solankę (źródła solankowe, ang. *brine seeps*). Wody te charakteryzują się zwykle niską temperaturą i pojawiają w różnych sytuacjach, ale najczęściej w strefach subdukcji, u podnóża stoków kontynentalnych, wzdłuż uskoku, nad złożami ropy naftowej lub soli, oraz w strefach występowania hydratu metanu (zamarznięta woda z dużą zawartością metanu).

### Szkielety wielkich kręgowców (ang. *vertebrate falls*)

Po śmierci morskie kręgowce – takie jak wieloryby – opadają na morskie dno, dostarczając lokalnie olbrzymią porcję pokarmu do środowiska, gdzie regułą jest jego niedostatek. Zwłoki waleni (a w mezozoiku także gadów morskich, patrz Kaim i in. 2008) to prawdziwa uczta dla różnych organizmów morskich. Po oczyszczeniu padliny z resztek mięsa przez nektonicznych padlinożerców (co zajmuje zwykle kilka miesięcy), szkielet zasiedlają oportunistyczne ruchliwe wieloszczety i skorupiaki, które ogałają go z resztek tkanek miękkich, pozostawiając jedynie nagie kości (w zależności od rozmiarów padliny proces ten może trwać nawet kilka lat). Potem na szkielet wkraczają organizmy, które współżyją z bakteriami chemosyntetyzującymi. Te ostatnie odżywiają się produktami beztlenowego rozkładu lipidów wydzielających się w wyniku rozkładu kości przez bakterie. Takie zespoły mogą trwać na jednym szkielecie nawet przez dziesiątki lat (Smith i Baco 2003).

opiera się na chemosyntezie – znany jest nawet przypadek znalezienia rurkoczulkowca na rozkładającym się worku z fasolą we wraku zatopionego statku. Przedstawiciele rodzaju *Osedax* są przystosowani do tworzenia komór mieszkalnych w kościach padłych waleni. Zwierzęta te nie mają otworu gębowego i układu trawienno-ego, a całość pożywienia pobierają na drodze bakteryjnego rozkładu białek wydzielanych przez gnijące kości. Rurkoczulkowce zamieszkują polisacharydowe rurki, z których wysuwają jedynie pióropusze czulków. Większość

rurkoczulkowców nie ma w stadium dorosłym przewodu pokarmowego i pobiera pokarm jedynie za pośrednictwem symbiotycznych bakterii chemosyntetyzujących.

Kolejną niezwykle zróżnicowaną grupę w środowiskach chemosyntetycznych stanowią **stawonogi**. Występują wśród nich przedstawiciele różnych grup, m.in. kikutnice, małżoraczki, widłonogi, wąsonogi, cienkopancerzowce (*Leptostraca*), równonogi, obunogi, a także szczętki (znane też jako krył). Na większą uwagę zasługują dziesięcionogi,



a zwłaszcza krewetki (Caridea) i kraby (Anomura i Brachyura). Krewetki *Rimicaris* tworzą wielotysięczne ławice wokół kominów hydrotermalnych. Ich pożywienie stanowią bakterie episymbiotyczne „uprawiane” w rejonie gębowym.

### Żyjące skamieniałości, czy nowi przybysze?

Ponad trzydzieści lat od odkrycia intrygującej fauny kominów hydrotermalnych sporo już wiadomo o składzie taksonomicznym i funkcjonowaniu poszczególnych typów zespołów chemosyntetycznych (Desbruyères i in. 2006, Lesicki 1998). Jednak nasza wiedza o pochodzeniu i ewolucji tych niezwykłych ekosystemów jest wciąż mizerna. W 1985 roku amerykański badacz W.A. Newman wysunął hipotezę, że okolice kominów hydrotermalnych stanowią refugia (ostoje) dla zwierząt, które dawno wymarły w „normalnych” środowiskach.

Głównym argumentem Newmana była stosunkowo prosta budowa anatomiczna wielu mieszkańców ekosystemów chemosyntetycznych. Wydawało się, że są to swoiste „żyjące skamieniałości” z zamierzchłej przeszłości. Późniejsze badania – oparte na analizie anatomicznej oraz technikach molekularnych – wykazały jednak, że uproszczona budowa tych zwierząt ma w rzeczywistości wtórny charakter i wynika z symbiozy z bakteriami chemosyntetyzującymi, a ich powstanie nie musi być wcale tak bardzo odległe w przeszłości, jak sądził Newman. Potwierdzają to badania paleontologiczne.

### Paleontolodzy do boju!

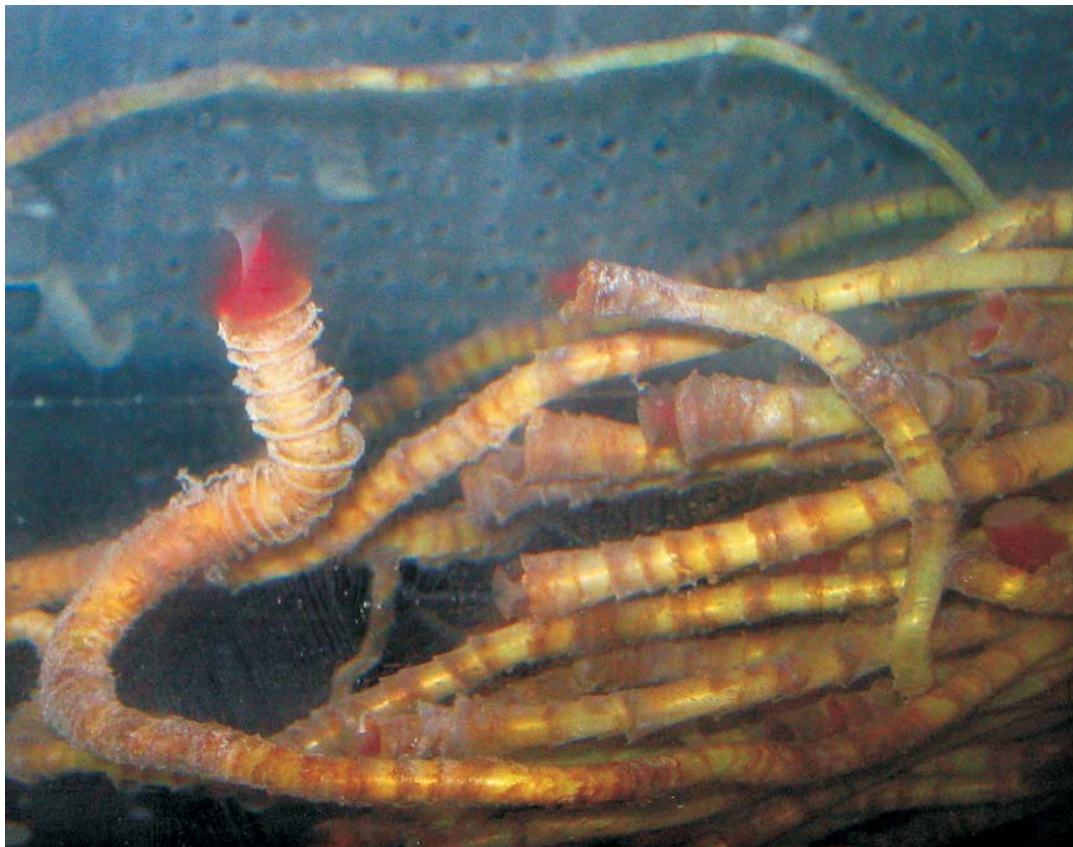
Niemal natychmiast po odkryciu współczesnych kominów hydrotermalnych i źródeł węglowodorowych zasiedlonych przez zespoły chemosyntetyczne paleontolodzy ruszyli w teren w poszukiwaniu ich kopalnych odpowied-

ników. Szybko okazało się, że w literaturze geologicznej już wcześniej istniały opisy skamieniałości z takich zespołów. W szczególności chodzi o skamieniałości z tzw. pseudobioherm lub chemoherm. Tym ostatnim mianem określa się w literaturze geologicznej budowę węglanową, które rozwinęły się wokół źródeł węglowodorowych w wyniku anaerobowego utleniania metanu przez bakterie. Proces ten prowadzi do zwiększenia alkaliczności środowiska, co z kolei sprzyja lokalnemu wytrącaniu węglanów, wskutek czego tworzą się budowle typu pseudobioherm i chemoherm. Powstałe w ten sposób węglany można stosunkowo łatwo zidentyfikować w stanie kopalnym dzięki bardzo niskim wartościom izotopu węgla  $^{13}\text{C}$  oraz charakterystycznym biomarkerom, które powstają podczas aktywności bakterii metanotroficznych dawnych ekosystemów chemosyntetycznych.

Przed odkryciem współczesnych zespołów ze źródeł węglowodorowych, kopalne struktury – określane obecnie jako pseudobiohermy i chemohermy – były najczęściej interpretowane jako osuwiska lub spływy podmorskie. Takiej interpretacji sprzyjała obfita fauna występująca lokalnie w tych osadach, co wyróżniało je z ubogich w skamieniałości otaczających osadów głębokomorskich. Pierwszą faunę tego typu opisano już w 1895 roku z kredowych utworów Kalifornii. Podobne zespoły stwierdzono także z Morawskich Karpat oraz z okolic Krakowa, skąd w 1957 roku Gertruda Biernat opisała zespół ramienionogów z rodzaju *Peregrinella*, który – jak się później okazało – jest typowy dla wczesnokredowych źródeł węglowodorowych. W 1967 roku w Japonii opublikowano doniesienie o znalezisku określonym jako „gęsto upakowane nagromadzenie rurkowatych skamieniałości”. Dopiero w 2003 roku skamieniałości te zostały zidentyfikowane jako rurki rurkoczułkowców...

Badania kopalnych zespołów chemosymbiotycznych nabrały niezwykłego przyspieszenia w początkach XXI w., głównie dzięki odkryciom licznych kopalnych źródeł węgło-





Współczesne rurkoczulkowce w akwarium JAMSTEC w Yokosuce, Japonia (fot. Andrzej Kaim).

wodorowych w Japonii i na pacyficznym wybrzeżu Ameryki Północnej (Little 2002, Campbell 2006).

### Kopalne zespoły kominów hydrotermalnych

Zespoły kominów hydrotermalnych są niezwykle rzadkie w zapisie kopalnym (Little 2002). Znamy około 20 zawierających je stanowisk, z czego aż 9 pochodzi z sylursko-dewońskich utworów Uralu, a kolejnych sześć z górnej kredy Cypru. Dodatkowym utrudnieniem jest zazwyczaj słaby stan zachowania skamieniałości; zwykle są to odciski lub oś-

ródki zachowane w masywnych złożach siarczków metali. Cechą charakterystyczną tych zespołów jest obecność rurek, które interpretuje się jako rurki rurkoczulkowców. W skład paleozoicznych zespołów kominów hydrotermalnych wchodzi także jednotarczowce (Monoplacophora), ramienionogi bezzawiasowe z grupy lingulidów oraz bardzo nieliczne ślimaki i małże. W jedynym znanym stanowisku z jury – z Kalifornii – również dominują rurkoczulkowce, a dodatkowo pojawiają się ramienionogi zawiasowe z grupy rynchonellidów i nieliczni przedstawiciele Vetigastropoda. Górnokredowe zespoły z Cypru są również zdominowane przez rurkoczulkowce, ale poja-







Kopalne rurkoczulkowce z górnej kredy Omagari, Japonia (fot. Andrzej Kaim).

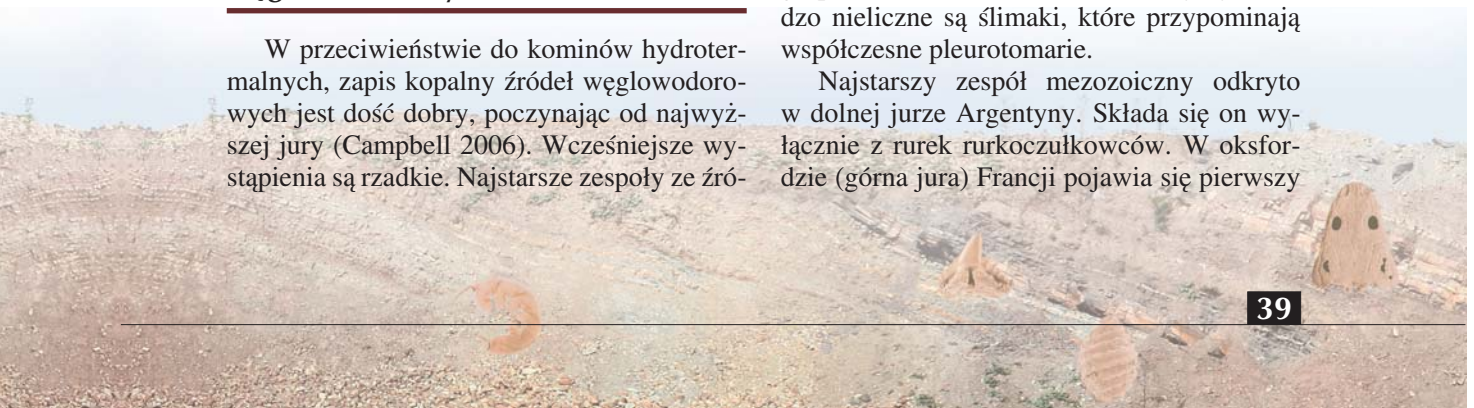
wiają się w nich także ślimaki z rodziny Provannidae. Zaskakujący w zespołach mezozoicznych jest brak małżów. Jeszcze uboższy jest skład dwóch najmłodszych, paleogeńskich zespołów z Filipin i Nowej Kaledonii, gdzie występują tylko rurkoczulkowce.

### Kopalne zespoły źródeł węglowodorowych

W przeciwieństwie do kominów hydrotermalnych, zapis kopalny źródeł węglowodorowych jest dość dobry, poczynając od najwyższej jury (Campbell 2006). Wcześniejsze wystąpienia są rzadkie. Najstarsze zespoły ze źró-

deł węglowodorowych są znane z dewonu Maroka, górnego dewonu Nowady i dolnego karbonu Niemiec. Zespoły te są zdominowane przez rurki (prawdopodobnie należące do rurkoczulkowców), duże ramienionogi z grupy rynchonellidów (rodzaje *Dzieduszyckia* i *Ibergirhynchia*) oraz słabo zachowane duże małże, klasyfikowane jako modiomorfidy (wymarła grupa *Anomalodesmata*) lub solemyidy. Bardzo nieliczne są ślimaki, które przypominają współczesne pleurotomarie.

Najstarszy zespół mezozoiczny odkryto w dolnej jurze Argentyny. Składa się on wyłącznie z rurek rurkoczulkowców. W oksfordzie (górna jura) Francji pojawia się pierwszy







Kopalne budowle węglanowe związane z zespołami chemosyntetycznymi tworzą w obecnej morfologii wystające ponad powierzchnię terenu ostańce erozyjne. Na górze górnokredowe osady źródła węglowodorowego w Omagari, Japonia. Na dole również górnokredowe utwory tego typu w Południowej Dakocie (fot. Andrzej Kaim).

zespół źródeł węglowodorowych, zdominowany przez małże z rodziny Lucinidae. To najwcześniejszy zespół, który można uznać za współczesny pod względem charakteru, jeśli pominiemy stałą obecność rurkoczulkowców od paleozoiku do dziś. Podobny zespół znamy z utworów najwyższej jury (piętro tytońskie) antarktycznej Wyspy Aleksandra, tam jednak pojawiają się – od razu masowo – ślimaki z wymarłej rodziny Hokkaidoconchidae, którą uważa się za grupę wyjściową dla Provannidae. Hokkaidoconchidy są bardzo charakterystycznym składnikiem kredowych zespołów Ameryki Północnej i Japonii; począwszy od cenomanu są one stopniowo wypierane przez provannidy. Zespoły z dolnej kredy, oprócz występowania hokkaidoconchidów i lucinidów, charakteryzują się również obecnością ramienionogów *Peregrinella* i dużego małża *Caspiconcha*, zaliczanego do Modiomorphidae. Wszystkie cztery wymienione grupy mają szeroki zasięg geograficzny: od Antarktydy po Grenlandię i od Japonii po Krym, Karpaty i Alpy.

W późnej kredzie znikają modiomorfidy i *Peregrinella*, a hokkaidoconchidy są zastępowane przez provannidy. Pojawiają się za to masowo pierwsze czaszki, które osiedlały się na rurkach rurkoczulkowców, liczne vetigastropody oraz masowo występujące raki dziesięcionogie, zbliżone do rodzaju *Calianassa*. Wśród małżów liczne są lucinidy, thyasiridy, solemydy i niewielkie vesicomidy. Prawdopodobnie również w tym samym czasie pojawiają się neomfalidy z rodzaju *Retiskenea*.

W paleogenie i neogenie zapis kopalny zespołów źródeł węglowodorowych jest już obfity. Z samej tylko Japonii opisano około setki stanowisk (Majima i inni 2005). Zespoły te są zdominowane przez duże małże. Oprócz lucinidów pojawiają się tu wielkie vesicomidy z rodzaju *Calyptogena* oraz omułki z rodzaju *Bathymodiolus*, a także wiele gatunków ślimaków, które są znane ze współczesnych źródeł hydrotermalnych. Jedynym dobrze rozpo-

nanym przedstawicielem neomfalidów pozostaje nadal *Retiskenea*.

### Kopalne zespoły ze szkieletów kręgowców

Walenie pojawiły się w zapisie kopalnym w eocenie. Już od początku ich szczątkom towarzyszyły zespoły oparte na aktywności bakterii chemosyntetyzujących. W eocenie i oligocenie ich skład był jeszcze niespecyficzny i przypominał raczej równowiekowe zespoły z zatopionego drewna. Zespoły takie zostały opisane ze stanu Waszyngton i składały się z thyasiridów, lucinidów, omułek z rodzaju *Idas* i drapieżnego neogastropoda z rodzaju *Colus*. Sytuacja zmienia się w miocenie, kiedy pojawiły się zespoły bardzo zbliżone do współczesnych. Znamy kilka przykładów takich zespołów z Japonii i jeden z Kalifornii. Pojawiają się tam omułki *Adipicola*, vesicomidy *Vesicomya* i *Calyptogena* oraz provannidy.

Przez wiele lat zastanawiano się, czy szkielety wielkich gadów morskich z mezozoiku również mogły stanowić podstawę bytowania dla ekosystemów chemosyntetycznych. Jednak dopiero w 2006 roku odkryto w Japonii szkielet plezjozaura z wyraźnymi śladami aktywności bakteryjnej. Szkielet ten był zasiedlony przez liczne ślimaki z rodziny Provannidae (Kaim i in. 2008). W następnym roku znaleziono szkielety plezjozaurów stowarzyszone już nie tylko z provannidami, ale także z lucinidami, thyasiridami i solemydami – małżami charakterystycznymi dla zespołów chemosyntetycznych.

### Kopalne zespoły z zatopionego drewna

Kluczowym wydarzeniem dla powstania ekosystemów zatopionego drewna było pojawienie się świdraków z podrodziny Xylophaginae, które potrafiły zasiedlać drewno opadłe





Omulki *Adipicola* na kości walenia z miocenu Japonii, zbiory Muzeum Historii Naturalnej w Hobetsu, Japonia (fot. Andrzej Kaim).

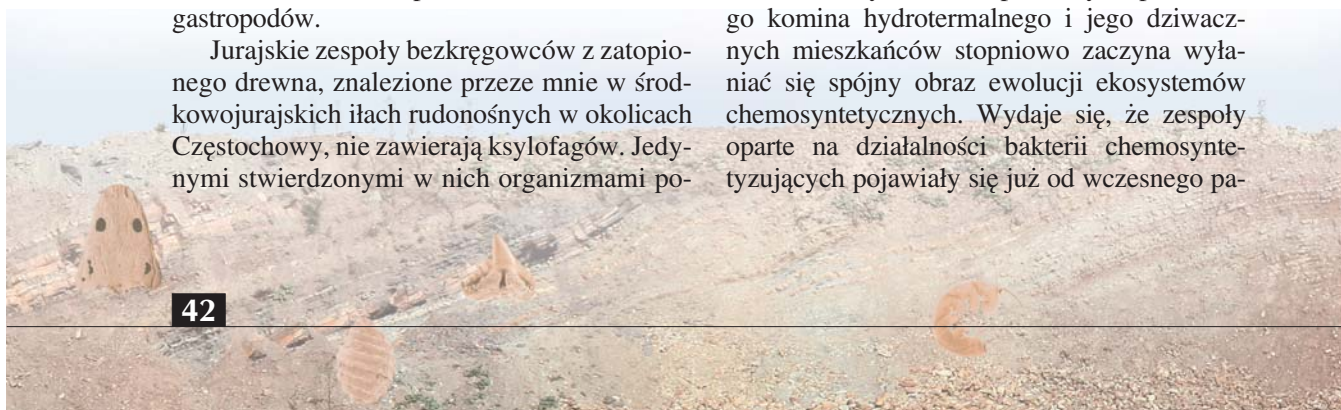
na dno morza. Odbyło się to prawdopodobnie na przełomie jury i kredy. Wcześniej drewno było zasiedlane jedynie przez świdraki z podrodziny Teredininae, które preferowały drewno dryfujące lub zatopione w płytkim morzu. Najstarszy zespół z głębokowodnymi ksylofagami został niedawno opisany z kredy Japonii i składa się z tych samych taksonów, które rozpoznano w równowiekowych zespołach ze źródeł węglowodorowych i szkieletów plezjozaurów: przedstawicieli thyasiridów, czaszokowatych, hokkaidoconchidów, provannindów oraz vetigastropodów.

Jurajskie zespoły bezkręgowców z zatopionego drewna, znalezione przeze mnie w środkowojurajskich łłach rudonośnych w okolicach Częstochowy, nie zawierają ksylofagów. Jedynymi stwierdzonymi w nich organizmami po-

dejrzanymi o posiadanie symbiotycznych bakterii fermentujących celulozę drewna są chitony. Zupełnie inny jest skład fauny ślimakowej, w której występują przedstawiciele wymarłych grup, takich jak maturifuzidy i pommerozygidy, a w szczególności wymarły rodzaj *Cosmocerithium*, zaliczany zwykle do rodziny Eumetulidae.

### Nie relikty, lecz nowe nabytki

Ponad trzydzieści lat po odkrycia pierwszego komina hydrotermalnego i jego dziwacznych mieszkańców stopniowo zaczyna wyłaniać się spójny obraz ewolucji ekosystemów chemosyntetycznych. Wydaje się, że zespoły oparte na działalności bakterii chemosyntetyzujących pojawiały się już od wczesnego pa-





### Kłody zatopionego drewna (ang. *sunken wood*)

Dryfujące kłody drewna są prędzej czy później wyrzucane na brzeg lub – po nasiąknięciu wodą – opadają na dno, gdzie stanowią pokaźne źródło materii organicznej w postaci zawartej w drewnie celulozy. Niektóre organizmy morskie (małże świdraki, chitony) goszczą w swoich tkankach miękkich bakterie symbiotyczne fermentujące celulozę. Świdraki tworzą gęste kolonie w obumarłych pniach, wprowadzając do środowiska olbrzymią ilość produktów przemiany materii. Dzięki temu w niedotlenionych osadach dennych wokół pnia następuje wzbogacenie w zredukowane składniki (zwłaszcza związki siarki), które są używane przez bakterie do procesu chemosyntezy (Kiel i Goedert 2006).

leozoiku, choć pod względem składu taksonomicznego znacznie odbiegały one od zespołów współczesnych. Jedynym elementem uporczywie obecnym we wszystkich typach zespołów chemosyntetycznych są rurkoczułkowce. Trzeba jednak zaznaczyć, że ich identyfikacja w szeregu stanowisk paleozoicznych wzbudza poważne wątpliwości.

W paleozoiku i mezozoiku rurkoczułkowcom towarzyszyły liczne ramienionogi z rzędu Rhynchonellida oraz małże z rodziny Modiomorphidae, które wymarły w albie (najpóźniejsza wczesna kreda). W jurajskich ekosystemach chemosyntetycznych pojawiły się lucinidy, a w kredzie thyasiridy i małe vesicomysydy oraz provannidy. Na przełomie jury i kredy pojawiły się również głębokowodne ksylofagi, dając początek „nowoczesnym” zespołom z zatopionego drewna. Również w kredzie pojawiły się zespoły, które rozwijały się na szkieletach kręgowców. Z eocenu są znane pierwsze zespoły ze szkieletów waleni, a ukształtowanie ich obecnego składu taksonomicznego przypada na miocen. Pierwsze neomfalidy są notowane z kredy, lecz żadne stanowisko kopalne nie dostarczyło dotąd tak olbrzymiego zróżnicowania, jakie obserwuje się w zespołach współczesnych. Wydaje się, że radiacja neomfalidów mogła nastąpić stosunkowo niedawno. Poważnym problemem w jej odtworzeniu jest brak dobrze zachowanych kopalnych zespołów kominów hydrotermalnych

z paleogenu i neogenu. Poszukiwanie zawierających je stanowisk jest teraz pierwszoplanowym zadaniem paleontologów, którzy nadal zawzięcie tropią kopalne ekosystemy chemosyntetyczne.

Zapis kopalny pokazuje jednoznacznie, że zwierzęta z zespołów chemosyntetycznych nie są „żyjącymi skamieniałościami” i hipotezę Newmana (1985) o ich pradawnym rodowodzie należy zdecydowanie odrzucić. Najbar-



Skamieniałe drewno z licznymi rurkami drewnotoczy, zbiory Muzeum Historii Naturalnej w Nakagawa, Japonia (fot. Andrzej Kaim).



dziej prawdopodobna jest hipoteza, że zwierzęta tworzące współczesne zespoły chemo-syntetyczne pojawiały się stopniowo i, ewoluując w kierunku form endemicznych, wypierały z nich wcześniejsze, gorzej przystosowane organizmy. Stosunkowo prosty plan budowy wielu organizmów bytujących w takich środowiskach jest najprawdopodobniej wynikiem specyficznego trybu życia, a zwłaszcza symbiozy z bakteriami chemosyntetyzującymi.

### Literatura cytowana

---

- Campbell, K.A. 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: Past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232: 362–407.
- Desbruyères, D., Segonzac, M., i Bright, M. 2006. *Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna*. 544 s. Biologiezentrum der Oberösterreichische Landesmuseum, Linz.
- Kaim, A., Kobayashi, Y., Echizenya, H., Jenkins, R.G., i Tanabe, K. 2008. Chemosynthesis-based associations on Cretaceous plesiosaurid carcasses. *Acta Palaeontologica Polonica* 53: 97–104.
- Kiel, S. i Goedert, J.L. 2006. A wood-fall association from Late Eocene deep-water sediments of Washington state, USA. *Palaios* 21: 548–556.
- Lesicki, A. 1998. Mięczaki (Mollusca) w ekosystemach opartych o chemoautotrofię. *Przegląd Zoologiczny* 42: 5–33.
- Little, C.T.S. 2002. The fossil record of hydrothermal vent communities. *Cahiers de Biologie Marine* 43: 313–316.
- Majima, R., Nobuhara, T., i Kitazaki, T. 2005. Review of fossil chemosynthetic assemblages in Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227: 86–123.
- Newman, W.A. 1985. The abyssal hydrothermal vent invertebrate fauna. A glimpse of antiquity? *Bulletin of the Biological Society of Washington* 6: 231–242.
- Smith, C.R. i Baco, A.R. 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41: 311–354.
- Van Dover, C.L. 2000. *The ecology of deep-sea hydrothermal vents*. 424 s. Princeton University Press, Princeton.

