

Dorota Wolicka*, Agnieszka Gójska**

KOMINY HYDROTHERMALNE – ŚRODOWISKA WYSTĘPOWANIA ORGANIZMÓW ŻYWYCH

HYDROTHERMAL VENTS – THE ENVIRONMENT OF OCCURRENCE OF ORGANISMS

Słowa kluczowe: kominy hydrotermalne, środowiska ekstremalne, mikroorganizmy, biogeochemiczny obieg siarki, chemolitoautotrofia.

Key words: hydrothermal vents, extremely environments, microorganisms, biogeochemical sulfur cycle, chemolithoautotrophy.

For many years deep-sea environments had been believed as no-life. The turning point for this view was the discovery the hydrothermal vents at the East Pacific Rise in the eighties. It was found that at a depth of 1500–4000 m at a temperature of about 300–400 °C and under the pressure of the order of 200–400 atmospheres exist, yet unaudited, rich in life sub-habitats. They differ in their physical and chemical properties from typical environments that occur on the surface of the Earth. Seawater that occurs in the vicinity of hydrothermal vents has a pH around 2.8 and contains sulphides and sulphates of metals such as Zn, Pb, Cu, Fe, Ba, Ca and S, and hydrogen sulphide, which is toxic to organisms. Despite the fact that the conditions of this environment are extreme, in the area of hydrothermal vents was found to contain many different groups of organisms. Both have grown up, microorganisms such as bacteria and archea, as well as macroorganisms, for example polychaetes. Unusual organization of trophic chains, based on primary chemoautotrophic bacteria, making these environments completely independent of the light.

* Dr Dorota Wolicka – Instytut Geochemii, Mineralogii i Petrologii, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa; tel.: 22 654 03 21; e-mail: d.wolicka@uw.edu.pl

** Mgr Agnieszka Gójska – Instytut Geochemii, Mineralogii i Petrologii, Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa; tel.: 506 593 995; e-mail: a.gojska@student.uw.edu.pl

1. WPROWADZENIE

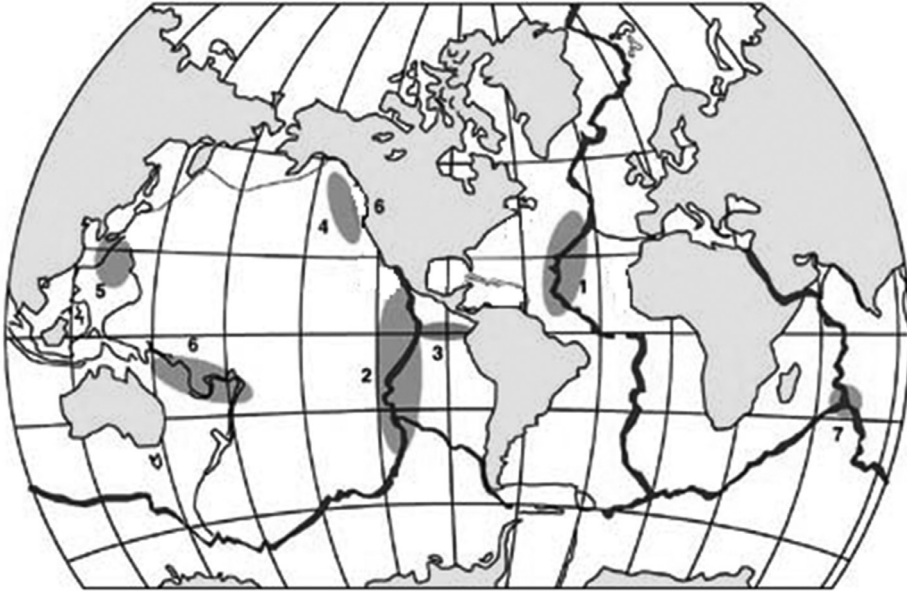
Przez wiele lat środowiska głębokowodne uważano za pozbawione życia. Punktem zwrotnym dla tego poglądu było odkrycie w latach 80 kominów hydrotermalnych na obszarze rowu oceanicznego na wschodnim Pacyfiku. Zostało stwierdzone, że na głębokości 1500–4000 m w temperaturze ok. 300–400°C i pod ciśnieniem rzędu 200–400 atmosfer istnieją, niezbadane dotąd, obfitujące w życie środowiska. Różnią się one właściwościami fizykochemicznymi od typowych środowisk występujących na powierzchni Ziemi.

Wartość pH wody morskiej występującej w sąsiedztwie kominów hydrotermalnych wynosi 2,8. Woda ta zawiera siarczki i siarczany takich metali, jak: Zn, Pb, Cu, Fe, Ba i Ca oraz siarkowódór, który jest toksyczny dla organizmów. Pomimo tego, że warunki w tym środowisku są ekstremalne, w strefie kominów hydrotermalnych stwierdzono obecność wielu różnych grup organizmów. Rozwinęły się tu zarówno mikroorganizmy, takie jak bakterie i archeony, jak również makroorganizmy, np. wieloszczety. Niezwykła organizacja łańcuchów troficznych, oparta na produkcji pierwotnej chemoautotroficznych bakterii, czyni te środowiska całkowicie niezależnymi od dostępu światła.

2. WYSTĘPOWANIE ORAZ GENEZA POWSTANIA KOMINÓW HYDROTERMALNYCH

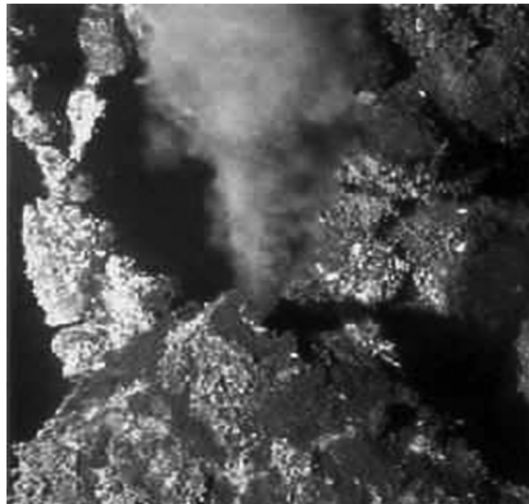
Do początku wieku XX wśród naukowców panował ogólny pogląd, że środowiska głębokomorskie są zupełnie pozbawione życia i tworzą swojego rodzaju podwodne pustynie. Pogląd ten zmieniły badania doliny ryftowej, w tzw. grzbiecie Galapagos, prowadzone w roku 1979 przez grupę naukowców reprezentujących Woods Hole Oceanographic Institute, której przewodził amerykański geolog – Peter Lonsdale. Geolodzy zajmujący się badaniem głębin morskich, zaopatrzeni w batyskaf „Alvin”, dokonali zadziwiającego odkrycia. W strefie ryftów oceanicznych, na głębokościach sięgających 1500–4000 m, w miejscach, które do niedawna wydawały się odizolowanym od życia pustkowiem, powstały niezwykle ekosystemy, obfitujące w unikalne gatunki flory i fauny. Na dnie oceanicznym, w miejscach charakterystycznych dla występowania dopływu wody hydrotermalnej znajdują się „oazy” zamieszkałe przez zespoły niezbadanych dotąd organizmów żywych – kominy hydrotermalne [Searce 2006].

Wyniki badań interdyscyplinarnych dotyczących środowiska kominów hydrotermalnych dostarczają cennych informacji na temat sposobu ich powstania i funkcjonowania. Te ekstremalne, niszowe środowiska występują w rejonach wzmożonej aktywności wulkanicznej (rys. 1 i fot. 1). Najliczniej są reprezentowane w pobliżu rowu oceanicznego na Pacyfiku, gdzie występuje wiele podwodnych i przybrzeżnych wulkanów [Tunnicliffe 1991].



Rys. 1. Występowanie kominów hydrotermalnych: 1) Grzbiet Śródatlantycki; 2) Rów oceaniczny – wsch. Pacyfik; 3) Dolina ryftowa-Galapagos; 4) Pn-wsch. Pacyfik; 5)6) Zach. Pacyfik; 7) Grzbiet Środkowoindyjski. **Źródło:** Llundra i wsp., 2003

Fig. 1. The occurrence of hydrothermal vents: 1) Mid-Atlantic Ridge; 2) East Pacific Rise; 3) Galapagos Rift; 4) NE Pacific; 5)6) W Pacific; 7) Central Indian Ridge]. According to: Llundra et al., 2003



Fot. 1. Komin hydrotermalny

Źródło: W. Lange, Woods Hole Oceanographic Institute

Phot. 1. A hydrothermal vent

According to: W. Lange, Woods Hole Oceanographic Institute

Kominy hydrotermalne, zwane także kominami geotermalnymi, występują w miejscach rozchodzenia się płyt tektonicznych, gdzie wylewom gorącej lawy towarzyszą wyścieki przegrzanej do ponad 350°C wody hydrotermalnej. Na całokształt tego zjawiska składa się wiele powiązanych ze sobą procesów geochemicznych. Zimna woda oceaniczna penetruje szczelinami do gorących warstw skalnych, kontaktujących z magmą. Tu podgrzewa się do temperatury krytycznej i pod ciśnieniem wydobywa szczelinami w dnie oceanicznym, gdzie napotyka na olbrzymi gradient termiczny – od 403°C do 2°C temperatury wody oceanicznej. W kontakcie z zimną wodą morską, woda hydrotermalna ochładza się, a wytrącone z niej związki mineralne m.in. anhydryt, siarczki żelaza, miedzi i cynku, osadzają się wokół ujścia, tworząc kominy. Budowle te narastają z prędkością do 2 metrów w ciągu roku i osiągają wysokość do 60 metrów. W zależności od składu wody morskiej otaczającej kominy hydrotermalne, wyróżnia się trzy ich rodzaje [Metaxas 2003]:

- białe – emitujące głównie sole wapnia, baru i krzemu w temperaturze 200–330°C,
- czarne – których roztwory hydrotermalne są przesycone siarczkami metali, głównie cynku (Zn), ołowiu (Pb), miedzi (Cu) i żelaza (Fe) w temperaturze ok. 300–400°C.

Ostatnie badania prowadzone na oceanie Atlantyckim w rejonie gór Azorskich, dowodzą istnienia kominów hydrotermalnych o budowie węglanowej. Ten „kamienny las” tworzą gęsto porozmieszczone, bardzo wysokie – do 55 m – kominy hydrotermalne, z których wydobywa się zmineralizowana woda o temperaturze ok. 70°C [Pieńkowski 2001].

3. ŻYCIE W SASIEDZTWIE KOMINÓW HYDROTERMALNYCH

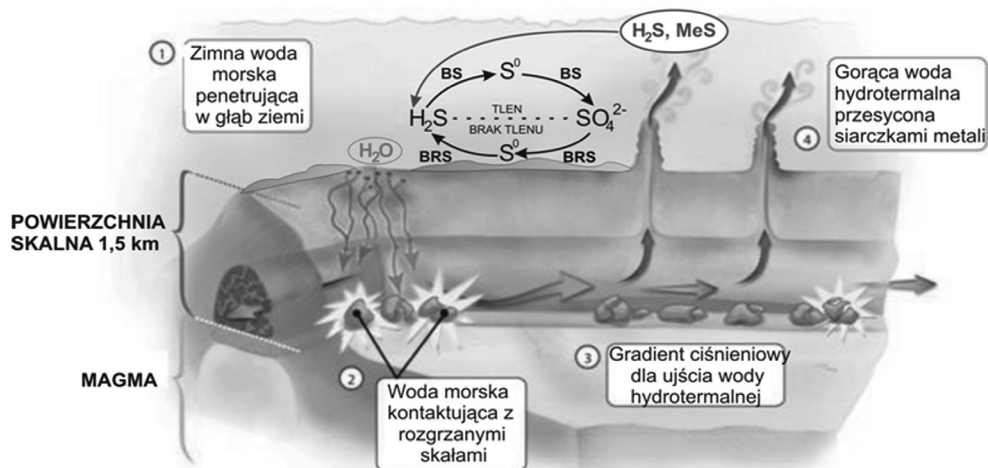
Okazuje się, że nawet w tak ekstremalnych środowiskach powstają wysoce produktywne ekosystemy, bogate w unikatowe gatunki flory i fauny. Życie w niezwykle trudnych dla organizmów żywych warunkach, wskazuje na wykształcenie cech i zachowań adaptacyjnych. Tworzące się wokół kominów hydrotermalnych ekosystemy są całkowicie niezależne od dopływu światła, a ich egzystencja zależy od istnienia źródła gorącej i bogatej w siarczki wody.

Na dnie oceanicznym, w ciemności, przeprowadzenie procesów fotosyntetycznych staje się niemożliwe. Stąd zdziwienie naukowców wzbudziła ogromna produktywność społeczności zamieszkujących te tereny. Wyjaśnieniem tego faktu są procesy metaboliczne, przeprowadzane przez różne grupy mikroorganizmów. Podstawę istnienia życia w środowisku kominów hydrotermalnych stanowią bakterie chemolitototroficzne, które biorą udział w biogeochemicznym obiegu siarki [Searce 2006]. Mikroorganizmy te wykorzystują procesy utleniania związków nieorganicznych jako źródło energii życiowej. Wykazują one również zdolność rozwoju w wysokich temperaturach, jakie występują w roztworach hydrotermalnych [Childress i Fisher 1992].

Wśród tych termofilnych mikroorganizmów spotykamy zarówno bakterie, jak i archeony [Schlegel 2004]. Mikroorganizmy te zaliczamy do autotrofów. Kosztem energii chemicznej wytwarzają one związki organiczne w procesie chemosyntezy. Wymienione grupy mikroorganizmów są najliczniej reprezentowane w środowiskach bogatych w zredukowane związki siarki, niektóre z nich preferują także siedliska o obniżonej wartości pH – 1,5 [Kelly i Wood 2002]. Z tego właśnie powodu roztwory hydrotermalne przesycone siarczkami stanowią dogodne miejsce do życia i rozwoju bakterii siarkowych. Tym sposobem, dzięki procesom metabolicznym przeprowadzanym przez różne grupy mikroorganizmów, te toksyczne dla organizmów wyższych związki zostają usunięte ze środowiska w drodze biologicznej [Kunicki-Goldfinger 2005]. W wyniku biologicznego utleniania siarczków mogą powstać co najmniej dwa produkty: siarka elementarna (S^0) i/lub jon siarczanowy (VI) [Clark i Paul 2000]. Powstałe w wyniku reakcji biochemicznych jony siarczanowe powodują znaczne zmniejszenie wartości pH, co jest charakterystyczne przy ujściu wód hydrotermalnych. Wartość pH może osiągać tam nawet ok. 2,8 [Scearce 2006].

Środowiska obfitujące w utlenione związki siarki, zasiedlają także inne grupy mikroorganizmów, do których możemy zaliczyć bakterie redukujące siarczany (BRS). Należą do nich mikroorganizmy ściśle beztlenowe, wykorzystujące obecne w środowisku jony siarczanowe (VI) jako akceptor elektronów w procesie beztlenowego oddychania siarczanowego [Muyzer i Stamps 2008]. Przeprowadzając ich redukcję, dostarczają mikroorganizmom chemosyntezującym źródła energii. Zaliczane do tych mikroorganizmów obligatoryjne beztlenowce wykazują ogromną różnorodność zasiedlanych środowisk. Reprezentowane są w miejscach, w których są dostępne związki organiczne, stanowiące źródło węgla, oraz jony siarczanowe (VI), wykorzystywane w procesach oddechowych [Rowan i in. 2009]. Bakterie te występują prawie we wszystkich środowiskach na Ziemi: w glebie, wodach słodkich i morskich, osadach dennych, w środowiskach ekstremalnych, np. silnie zasolonych (do 30% NaCl), pod wysokim ciśnieniem i w bardzo wysokiej temperaturze 103°C np. w gorących źródłach, jak również w bardzo niskiej – 5°C. Stwierdzono również ich obecność w wodach wypełniających szczeliny w skałach magmowych – granitach i bazaltach [Edwards i in. 2003]. Te dwie odmienne fizjologicznie grupy bakterii, dzięki przeprowadzanym procesom metabolicznym, przyczyniają się do powstania „mini” obiegu siarki w okolicy kominów hydrotermalnych (rys. 2).

Od przeprowadzanych przez mikroorganizmy chemolitoutotroficzne procesów życiowych zależy cały łańcuch pokarmowy ekosystemów kominów hydrotermalnych. Uważane za grupę pierwotnych producentów bakterie chemosyntezujące mają zdolność wytwarzania związków organicznych potrzebnych do życia organizmom żywym [Kelly i Wood 2002]. Stanowią w ten sposób podstawę, na której zbudowane są ekosystemy w środowisku kominów hydrotermalnych [Van Dover 2000].



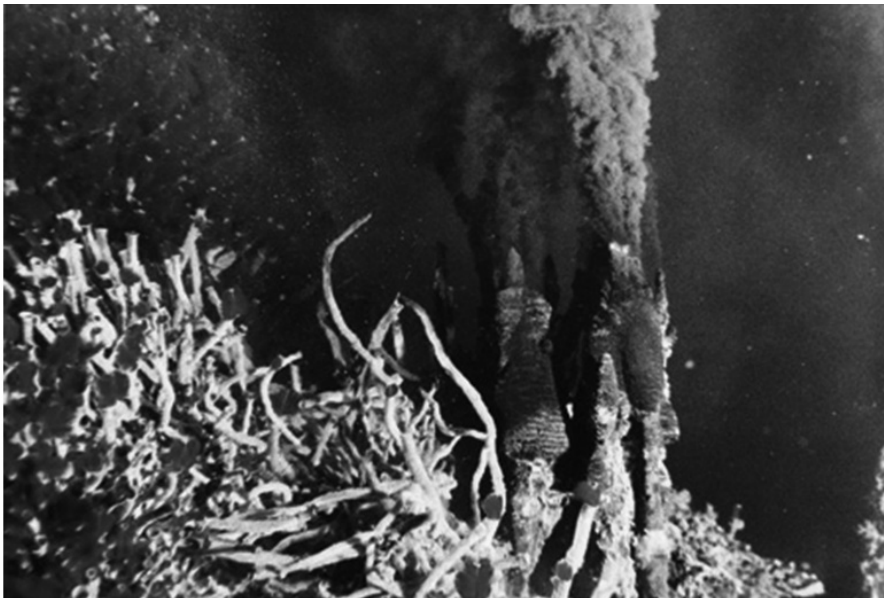
Źródło: McClain C.R. (zmienione).

Rys. 2. Całokształt procesów biogeochemicznych zachodzących w okolicy kominów hydrotermalnych (z uwzględnieniem „mini” obiegów siarki, w których biorą udział mikroorganizmy). BS – chemosyntezujące bakterie siarkowe, BRS – bakterie redukujące siarczaną

Fig. 2. The whole biogeochemical processes occurring in the vicinity of hydrothermal vents (including “mini” cycles of sulfur, which microorganisms take part in). BS – chemosynthetic bacteria, BRS – sulphate reducing bacteria

Dopiero odkrycie kominów hydrotermalnych ukazało jak ważnym dla życia organizmów jest proces chemosyntezy, odkryty w 1887 r. przez Winogradsky’ego [Jannasch 1997]. Szczególnie intrygującym faktem jest aspekt symbiozy opartej na chemoautotrofii organizmów zamieszkujących te ekstremalne środowiska. Wśród unikalnej fauny kominów hydrotermalnych można m.in. odnaleźć małże, ślimaki, krewetki, rurkoczułkowce oraz ośmiornice i ryby. Organizmy te zaadoptowały się do życia w skrajnych warunkach przez współżycie z bakteriami. Symbiotyczne mikroorganizmy obecne w tkankach zwierząt dostarczają im związków organicznych wytworzonych na drodze chemosyntezy, a także usuwają toksyczny siarkowodor ze środowiska. Endosymbiotyczne bakterie przez utlenianie siarczków, przyczyniają się do powstania jonów siarczanowych (VI), które są wykorzystywane jako źródło siarki przez wiele organizmów [Kunicki-Goldfinger 2005].

Olbrzymi rurkoczułkowiec z gatunku *Riftia pachyptila* (fot. 2 i 3), licznie reprezentowany w rejonie Galapagos na Wschodnim Pacyfiku, jest przykładem adaptacji do życia, w środowisku silnych przepływów roztworów hydrotermalnych [Childress i Fisher 1992].



Źródło: W. Lange, Woods Hole Oceanographic Institution.

Fot. 2. Ekosystem kominów hydrotermalnych (okolica Galapagos)

Phot. 2. The ecosystem of hydrothermal vents (Galapagos Rift)



Źródło: W. Lange, Woods Hole Oceanographic Institution.

Fot. 3. Rurkoczułkowiec – *Riftia patchyptila*

Phot. 3. The tubeworm – *Riftia patchyptila*

Organizm ten nie posiada układu pokarmowego, a jego wzrost i metabolizm jest ściśle związany z obecnością bakterii symbiotycznych występujących w wyspecjalizowanych organach – trofosomach. Poprzez długie, unoszące się w toni wodnej rurkoczułki (*Riftia*) wychwytuje związki nieorganiczne, które następnie są wykorzystywane jako substraty w syntezie związków organicznych przez mikroorganizmy. W zamian za otrzymywane związki organiczne i neutralizowanie toksycznego siarkowodoru endosymbionty otrzymują środowisko stabilne do życia oraz stały dopływ materii nieorganicznej [Flores i in. 2005].

Małże i ślimaki również żyją w symbiozie z bakteriami, które są obecne na ich pokrywach skrzelowych [Ward i in. 2003]. Badania dotyczące zależności symbiotycznych dowodzą, że organizmy te są w stanie przekazać swoje endosymbionty kolejnym pokoleniom, za pośrednictwem jaj [Hurtado i in. 2003].

W utworzonym przez opisane organizmy łańcuchu troficznym rolę pierwotnych konsumentów, odżywiających się bezpośrednio bakteriami, można przypisać mięczakom, niektórym krabom oraz rurkoczułkowcom. Te ostatnie tworzą gęste „zarośla” złożone z długich białych rurek. Biomasa tych organizmów osiąga wartości dotąd niespotykane na tych głębokościach. Oceny dokonane na ryfcie Galapagos i dotyczące jednego tylko gatunku rurkoczułkowca (*Riftia*) dają wartości biomasy rzędu 10–15 kg/m² – a więc do 100 tysięcy razy więcej niż w innych ekosystemach głębokowodnych [Girguis i Childress 2006].

„Pola” rurkoczułkowców stanowią pokarm dla krabów i ryb. Obgryzają one wystające z rurek gałązki skrzelowe, które następnie ulegają regeneracji. Piętro drapieźników tworzą ośmiornice, ryby oraz pewne gatunki ukwiałów [Colaco i in. 2002]. Tym sposobem zależności symbiotyczne przyczyniają się do powstania nietypowych i niezwykłych łańcuchów troficznych, na których opierają się ekosystemy hydrotermalne [Tsurumi i Tunnicliffe 2001].

Istnieje wiele czynników dyktujących warunki bytu, organizmom zaliczanym do ekosystemów hydrotermalnych. Na strukturę obecnych tam zespołów organizmów wpływa głębokość, stabilność i zróżnicowanie środowiska, zawartość rozpuszczonego tlenu oraz rozmieszczenie organizmów w odniesieniu do położenia ujścia roztworów hydrotermalnych. Zwierzęta o wysokiej tolerancji na wysoką temperaturę i toksyczne substancje zasiedlają tereny w bezpośrednim sąsiedztwie wentów, inne zaś zajmują bardziej odległe tereny [Tsurumi i Tunnicliffe 2003].

Perspektywa badania kominów hydrotermalnych wskazuje na wiele wyzwań. Miejsca, w których zlokalizowano ujścia hydrotermalne są często bardzo odległe. Badanie środowisk głębokowodnych wymaga zastosowania specjalistycznej aparatury i urządzeń. Dlaczego zatem istnieje potrzeba studiowania tych ekstremalnych środowisk? Na to pytanie istnieje wiele intrygujących odpowiedzi.

W porównaniu do innych głębokowodnych ekosystemów, ekosystemy hydrotermalne wykazują znacznie większą wydajność. Charakteryzuje je jednak mniejsza różnorodność gatunkowa [Van Dover 2000]. Należy wspomnieć, że w tych ekosystemach możemy spotkać gatunki endemiczne. Zdecydowana większość organizmów zamieszkujących te środowiska to gatunki nieznanne w świecie nauki. Niektórzy naukowcy sugerują, że odnajdują one swo-

je pochodzenie w prastarych liniach ewolucyjnych [Teske i in. 2003]. Znanie są także spekulacje dotyczące możliwości postrzegania ewolucji, poczynając od parametrów środowiska, przypominających te hydrotermalne [Little i Vrijenhoek 2003]. Tak skrajne środowiska mogą stanowić odzwierciedlenie warunków panujących na innych planetach, co budzi potrzebę ich dalszych badań. Obecne tam społeczności mogą stanowić punkt odniesienia do innych odizolowanych ekosystemów – nie tylko morskich, lecz także lądowych [Searce 2006].

4. PODSUMOWANIE

Kominy hydrotermalne stanowią bardzo dynamiczne i różnorodne środowisko życia. Organizmy preferujące te tereny zaopatrzone są w unikatowe cechy, stanowiące przystosowanie do życia w środowiskach ekstremalnych. Z kominami hydrotermalnymi związane są wyłącznie gatunki termofilne, które są w wielu przypadkach barofilne i żyją pod ciśnieniem rzędu 200–400 atmosfer. Należy uwzględnić, że w okolicy wypływów roztworów następuje ciągle mieszanie się wody oceanicznej z hydrotermalną. Dochodzi do połączenia roztworów o całkowicie odmiennych właściwościach chemicznych, temperaturach i gradientach. Niewielka nawet odległość dzieląca organizmy od bezpośredniego ujścia hydrotermalnego, drastycznie zmienia warunki ich życia [Searce 2006].

Egzystencja w środowisku kominów hydrotermalnych wymaga poszukiwania koniecznych rozwiązań. Jediną drogą przeżycia obecnych tam organizmów, stała się symbioza z bakteriami, zapewniająca obopólne korzyści pokarmowe. Te nierozzerwalne relacje umożliwiają wzrost i rozwój różnych organizmów w tym środowisku.

Dotychczasowe informacje dotyczące znajomości ekosystemów kominów hydrotermalnych pozostawiają miejsce na wiele pytań. Należy jednak zaznaczyć, że odkrycie kominów hydrotermalnych na zawsze zmieni nasze pojmowanie granic, poza którymi życie staje się niemożliwe.

PIŚMIENNICTWO

- CHILDRESS J.J., FISHER C.R. 1992. The biology of hydrothermal vent animals: physiology, biochemistry and autotrophic symbioses. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* 30: 337–441.
- CLARK F.E., PAUL E.A. 2000. *Mikrobiologia i biochemia gleb*. Wydawnictwo Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin.
- COLACO A., DEHAIRS F., DESBRUYERES D. 2002. Nutritional relations of deep-sea hydrothermal fields at the Mid-Atlantic Ridge: a stable isotope approach. *Deep-Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers)* 49: 395–412.
- EDWARDS K.J., BACH W., ROGERS D.R. 2003. Geomicrobiology of the ocean crust: a role for chemoautotrophic Fe-bacteria. *The Biological Bulletin* 204: 180–185.

- FLORES J.F., FISHER C.R., CARNEY S.L., GREEN B.R., FREYTAG J.K., SCHAEFFER S.W., ROYER W.E. 2005. Sulfide binding is mediated by zinc ions discovered in the crystal structure of a hydrothermal vent tubeworm hemoglobin. *The Proceeding of the National Academy of Sciences* 102: 2713–2718.
- GIRGUIS P.R., CHILDRESS J.J. 2006. Metabolite uptake, stoichiometry and chemoautotrophic function of the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*: responses to environmental variations in substrate concentrations and temperature. *Journal of Experimental Biology* 209: 3516–3528.
- HURTADO L.A., MATEOS M., LUTZ R.A., VRIJENHOEK R.C. 2003. Coupling of bacterial endosymbiont and host mitochondrial genomes in the hydrothermal vent clam *Calypotogena magnifica*. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 2058–2064.
- JANNASCH H.W. 1997. Biocatalytic transformations of hydrothermal fluids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science* 355: 475–486.
- KELLY D.P., WOOD A.P. 2002. *The Chemolithotrophic Prokaryotes*. W: *The Prokaryotes*, Dworkin M. (red.) Springer-Verlag, Berlin: 1–21.
- KUNICKI-GOLDFINGER W. J. H. 2005. *Życie bakterii*. PWN, Warszawa.
- LITTLE C.T.S., VRIJENHOEK R.C. 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 582–588.
- LLONDRA R.E., TYLER P.A., GERMAN C.R. 2003. Biogeography of deep-water chemosynthetic ecosystems (CHESS) exploring The Southern Oceans. *Gayana* 67:168–176.
- METAXAS A. 2003. Commission Internationale pour l'Exploration de la Mer Mediterranee –CIESM. W: *Current challenges in the study of biological communities at deep-sea hydrothermal vents*. CIESM, Monaco.
- MUYZER G., STAMPS A.J.M. 2008. The ecology and biotechnology of sulphate-reducing bacteria. *Nature Reviews Microbiology* 6: 441–454.
- PIEŃKOWSKI A. 2001. Sygnały – kamienny las na dnie Atlantyku. *Wiedza i Życie* nr 6.
- ROWAN F.E., DOCHERTY N.G., COFFEY J.C., O'CONNELL P.R. 2009. Sulphate-reducing bacteria and hydrogen sulphide in the aetiology of ulcerative colitis. *British Journal of Surgery* 96: 151–158.
- SCEARCE C. 2006. *Hydrothermal vent communities*. CSA Discovery Guides.
- SCHLEGEL H.G. 2004. *Mikrobiologia ogólna*. Praca zbiorowa pod red. Z. Markiewicz. PWN, Warszawa.
- TESKE A., DHILLON A., SOGIN M.L. 2003. Genomic markers of ancient anaerobic microbial pathways: sulfate reduction, methanogenesis, and methane oxidation. *The Biological Bulletin* 204: 186–191.
- TSURUMI M., TUNNICLIFFE V. 2001. Characteristics of a hydrothermal vent assemblage on a volcanically active segment of Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 530–542.

- TSURUMI M., TUNNICLIFFE V. 2003. Tubeworm-associated communities at hydrothermal vents on the Juan de Fuca Ridge, northeast Pacific. *Deep-Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers)* 50: 611–629.
- TUNNICLIFFE V. 1991. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanography and Marine Biology An Annual Review* 29: 319–408.
- VAN DOVER C.L. 2000. The ecology of deep-sea hydrothermal vents. Princeton University Press: 424.
- WARD M.E., JENKINS C.D., DOVER C.L.M. 2003. Functional morphology and feeding strategy of the hydrothermal-vent polychaete *Archinome rosacea* (family *Archinomidae*). *Canadian Journal of Zoology* 81: 582–590.