

Kolutićavci dubokomorskih hidrotermalnih izvora

Spevec, Manuela

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:922682>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-10**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Manuela Spevec

Kolutićavci dubokomorskih hidrotermalnih izvora

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Manuela Spevec

Annelids from deep-sea hydrothermal vents

Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Znanosti o okolišu na zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof. dr. sc. Marka Miliše.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Kolutićavci dubokomorskih hidrotermalnih izvora

Manuela Spevec

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Dubokomorski hidrotermalni izvor je pukotina na morskom dnu iz koje istječe geotermalno zagrijana voda, a najčešće se formiraju na srednjooceanskim hrptovima. Smatraju se jednim od najranijih tipova okoliša koji je postojao na Zemlji, a obilježje su našeg planeta i svjetskih oceana još od Hadeana. Dubokomorski hidrotermalni izvori dom su visoko produktivnim zajednicama posebno prilagođene faune koje ovise o kemosintezi i geotermalnoj energiji. *Riftia pachyptila* je vrsta koja je dobila najveću pozornost znanstvenika te je njezin način života i preživljavanja na izvorima uvelike istraženo. *R. pachyptila* je dubokomorski divovski crv cjevaš koji nastanjuje okruženja bogatim sulfidima duž hidrotermalnih izvora na dnu Tihog oceana, a pripada porodici Siboglinidae. Zbog specifičnog okoliša u kojem *R. pachyptila* živi razvila je niz prilagodbi koje joj omogućuju bolje preživljavanje i rasprostranjenost. Meko tijelo podijeljeno je u 4 regije koje su zaštićene uskom, izduženom cijevi sastavljenom od hitina. Kako se radi o staništima s vrlo malo hranjivih tvari *R. pachyptila* ulazi u simbiozu s kemosintetskim bakterijama. Kemosintetske bakterije oksidiraju sulfide kako bi dobile energiju za fiksaciju CO₂. Jedinke *R. pachyptila* su odvojena spola, oplodnja je vanjsko-unutarnja, a razvija se preko ličinačkog stadija koji pomaže u rasprostranjenosti.

Ključne riječi: *Riftia pachyptila*, trofosoma, kemosinteza, trohofora
(19 stranica, 4 slika, 0 tablica, 17 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: prof. dr. sc. Marko Miliša

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Annelids from deep-sea hydrothermal vents

Manuela Spevec

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

A deep-sea hydrothermal vent is a fissure on the ocean floor from which geothermally heated water emerges, most found along mid-ocean ridges. They are considered one of the earliest types of environments to have existed on Earth, marking a feature of our planet and its oceans since the Hadean era. Deep-sea hydrothermal vents are home to highly productive communities of specially adapted fauna that rely on chemosynthesis and geothermal energy. *Riftia pachyptila* is a species that has garnered significant attention from scientists, and its way of life and survival at vents have been extensively researched. *R. pachyptila* is a deep-sea giant tube worm that inhabits environments rich in sulfides along hydrothermal vents on the Pacific Ocean floor, belonging to the family Siboglinidae. Due to the specific environment in which *R. pachyptila* lives, it has developed a range of adaptations that enable it to survive and thrive. Its soft body is divided into four regions, protected by a narrow, elongated tube made of chitin. Given the nutrient-poor nature of these habitats, *R. pachyptila* enters symbiosis with chemosynthetic bacteria. Chemosynthetic bacteria oxidize sulfides to obtain energy for CO₂ fixation. Individual *R. pachyptila* worms are separate sexes, fertilization is external-internal, and they develop through a larval stage that aids in their dispersal.

Keywords: *Riftia pachyptila*, trophosome, chemosynthesis, trochophore
(19 pages, 4 figures, 0 tables, 17 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: prof. dr. sc. Marko Miliša

Sadržaj

1. Uvod	1
2. Dubokomorski hidrotermalni izvori	2
2.1. Nastanak i struktura	2
2.2. Crni i bijeli dimnjaci	3
2.3. Bioraznolikost	4
3. <i>Riftia pachyptila</i>	6
3.1. Anatomija	6
3.2. Simbioza	8
3.3. Stjecanje simbionta	9
3.4. Razmnožavanje	10
3.5. Razvoj i genska raznolikost	11
4. Važnost dubokomorskih hidrotermalnih izvora	14
5. Zaključak	15
6. Literatura	16
7. Životopis	19

1. Uvod

Dubokomorski hidrotermalni izvori otkriveni su u ekspediciji koju je 1977. godine predvodio geolog John B. ("Jack") Corliss. Tim geologa se podmornicom Alvin spustio na dubinu od 2400 m do doline na oceanskom hrptu, u blizini otočja Galápagos u Tihom oceanu, koji se širi između litosferne ploče Cocos na sjeveru i litosferne ploče Nazca na jugu (URL 12).

Prilikom te ekspedicije znanstvenici su otkrili da su hidrotermalni izvori okruženi velikim brojem organizama. Pronašli su zajednice školjkaša, puževa, rakova, riba, hobotnica te kolutićavaca cjevaša (Annelida; Polychaeta). Mnoge vrste, pronađene u blizini hidrotermalnih izvora tijekom ove ekspedicije nikada prije nisu viđene.

Smatra se da je otkriće života na tim dubinama bilo revolucionarno. Do dubine na kojoj se nalaze hidrotermalni izvori ne dopire svjetlost i nema fotosinteze pa biološke zajednice ovise o kemোসинтези. Naime, do otkrića ovih zajednica smatralo se da kemосинтеза uključuje samo niže organizme.

Organizmi koje pronalazimo na dubokomorskim hidrotermalnim izvorima razvili su razne prilagodbe na visoki tlak, nedostatak svjetlosti, kisika i hrane.

Znanstvenike su najviše zaintrigirali dubokomorski kolutićavci iz porodice Siboglinidae. Uvidjevši da su pronašli vrstu koja se zbog specifičnog staništa razlikuje od ostalih dubokomorskih kolutićavaca iz te porodice, opisali su i imenovali tu vrstu *Riftia pachyptila* nekoliko godina kasnije. *R. pachyptila* je mnogočetinaš poznat kao divovski cjevaš (eng. *tube worms*). Ova vrsta razvila je specifični oblik simbioze s kemосинтетским bakterijama koje joj osiguravaju hranjive tvari i preživljavanje.

Cilj ovog rada je prikazati kako nastanak i struktura dubokomorskih hidrotermalnih izvora uvjetuju nastanak života na dubinama na kojim život općenito nije moguć. Također, prikazat će način života i prilagodbe modalnog organizma *R. pachyptila*, kolutićavca koji živi u simbiozi s kemосинтетским bakterijama na dubokomorskim hidrotermalnim izvorima.

2. Dubokomorski hidrotermalni izvori

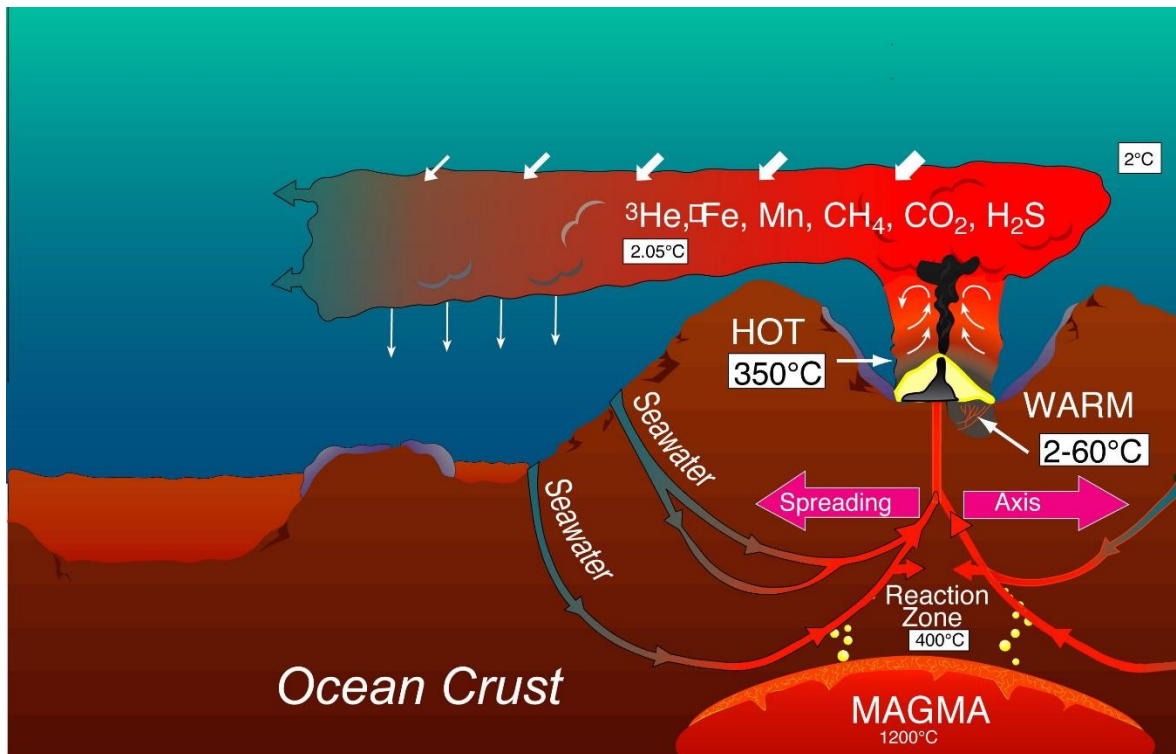
Dubokomorski hidrotermalni izvor je pukotina na morskom dnu iz koje istječe geotermalno zagrijana voda. Većina poznatih hidrotermalnih izvora javlja se duž srednjooceanskih hrptova (65 %), tj. na mjestima gdje se razmiču tektonske ploče i stvara nova oceanska kora, ali se mogu pojaviti i unutar zalučnih bazena i na vrućim točkama. Hidrotermalni izvori jedan su od najranijih tipova okoliša koji je postojao na Zemlji, a obilježje su našeg planeta i svjetskih oceana još od Hadeana, prije 4,6–4,0 milijardi godina (Georgieva i sur. 2021). Pronađeni su diljem svih oceana, obično u batijalu koji se nalazi na dubini od 200 m do 3000 m. Izvore karakterizira strmi gradijent između hladne morske vode na dnu oceana (oko 2 °C) i vruće (i više od 400°C), kisele (pH~3) hidrotermalne tekućine bogate otopljenim mineralima. Također, podržavaju izvanredne biološke zajednice s rijetkim i endemskim vrstama posebno prilagođenim uvjetima izvora (Georgieva i sur. 2021).

2.1. Nastanak i struktura

Ekstenzija, odnosno širenje morskog dna uslijed razmicanja tektonskih ploča uzrokuje podizanje magme iz dubljih u pliće slojeve kore. Također, ekstenzijskim procesima dolazi do stvaranja pukotina u oceanskoj kori što omogućuje prodiranje morske vode duboko u oceansku koru. Procijeđena se voda potom zagrijava u dodiru s magmatskom intruzijom, reagira sa stijenama u podzemlju pri čemu dolazi do otapanja raznih minerala poput željeznog, cinkovog i bakrenog sulfida, silicija, anhidrita i barita te plinova poput vodika, metana i sulfida. Morska voda se zatim miješa s vodom oslobođenom iz magme i na kraju ovakva vruća i mineralima bogata tekućina izlazi kroz izvore na morskom dnu brzinom od 5 m s⁻¹. U trenutku kada ta voda dosegne morsko dno, može imati temperaturu od 90° do >400 °C (Colín-García i sur. 2016), vrlo je kisela, a u tekućem stanju ostaje zbog visokog tlaka.

Izlaskom iz izvora tekućina visoke temperature dolazi u interakciju s relativno hladnom morskom vodom (oko 2°C) (Colín-García i sur. 2016) prilikom čega dolazi do smanjenja topivosti minerala u vodi te se oni kristaliziraju i talože stvarajući karakterističnu strukturu dimnjaka (Georgieva i sur. 2021) (Slika 1). Upravo te minerale koriste kemotsintetske bakterije koje čine osnovu hranidbenog lanca za razne stanovnike hidrotermalnih ispusta, uključujući i cjevaše. Morfologija naslaga hidrotermalnih ispusta može biti vrlo varijabilna ovisno o brzini

širenja morskog dna, dinamici protoka tekućine i uvjetima unutarnjeg procjeđivanja. Općenito, postoje 2 glavna tipa dubokomorskih hidrotermalnih izvora, a to su crni i bijeli dimnjaci (eng. *Black smokers* i *White smokers*) (Colín-García i sur. 2016).



Slika 1. Procesi nastanka hidrotermalnog ispusta. Izvor: <https://oceanexplorer.noaa.gov/edu/materials/hydrothermal-vents-fact-sheet.pdf>

2.2. Crni i bijeli dimnjaci

Crni dimnjaci su češći tip dubokomorskih hidrotermalnih izvora, a prvenstveno se sastoje od sulfidnih minerala, kao što su pirit (FeS_2), pirotit (Fe_{1-x}S), kalkopirit (CuFeS_2), sfalerit (ZnS) i bornit (Cu_5FeS_4) koji su odgovorni za tamniju boju ovih dimnjaka. Tekućine koje ispuštaju crni dimnjaci toksične za većinu organizama. Vruća otopina u dodiru s hladnom morskom vodom uzrokuje kristalizaciju metalnih sulfida i oksida u obliku sitnih čestica koje liče na tamni dim koji izlazi iz hidrotermalnih izvora. Temperatura bijelih dimnjaka je najčešće niža od temperature crnih i iznosi od 40° do 70°C jer su oni najčešće udaljeniji od izvora topline. Tekućina ove vrste izvora je bogata kalcijem i barijem i tvori naslage bogate njihovim

sulfatima (BaSO_4 i CaSO_4) i karbonatima (BaCO_3 i CaCO_3), a pH je između 9 i 9,3. Najčešće tvore divovske dimnjake visine i do 60 m (Colín-García i sur. 2016).

2.3. Bioraznolikost

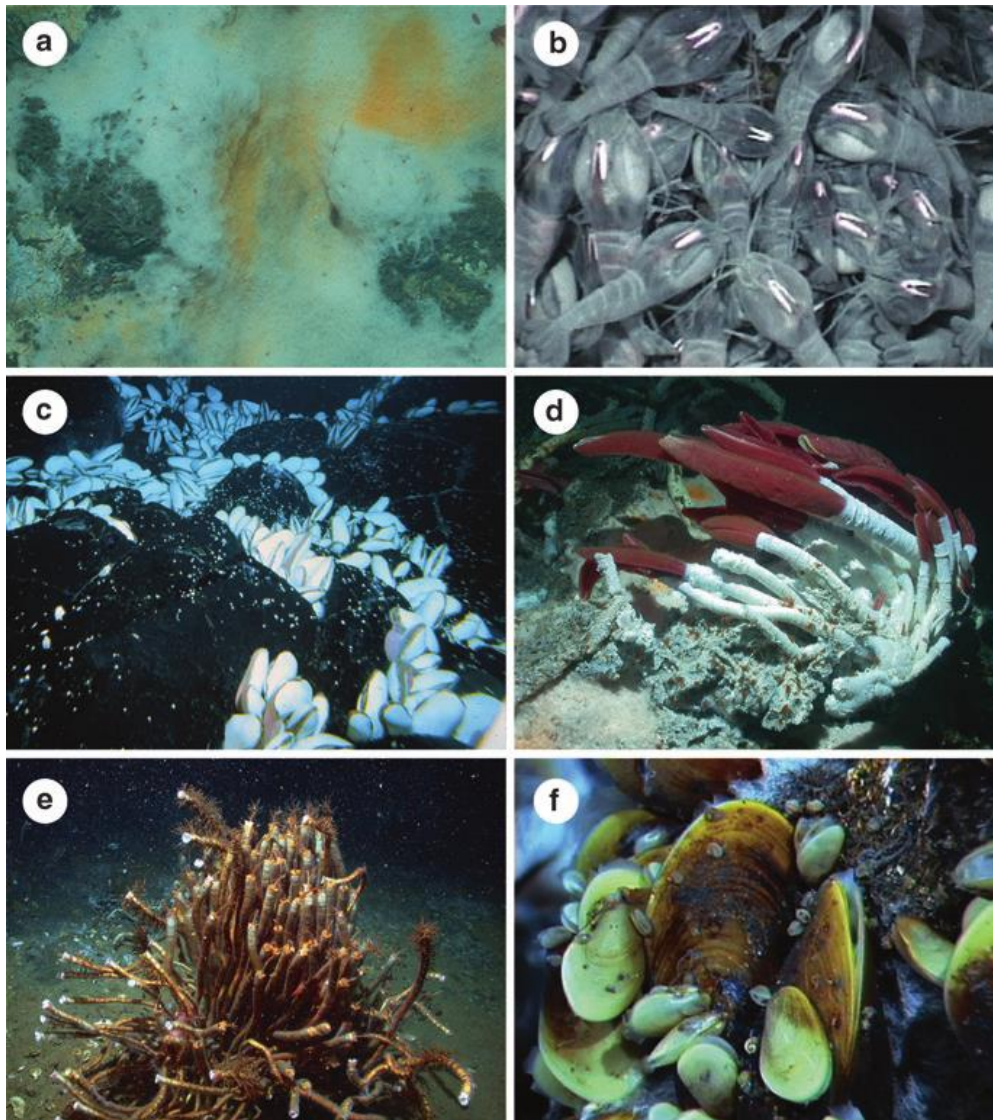
Iako se pretpostavljalo da na području srednjoočenaskih hrptova postoje hidrotermalni izvori, nitko nije očekivao da će na toj dubini biti pronađeni viši bentoski organizmi tijesno vezani uz kemizam hidrotermalnih izvora. Dubokomorski hidrotermalni izvori dom su visoko produktivnim zajednicama posebno prilagođene faune, podržane kemijskom energijom koja potječe iz zemljinog podzemlja. Dok se većina ekosustava na Zemlji temelji na sunčevoj svjetlosti i fotosintezi, ekosustavi hidrotermalnih izvora temelje se na geotermalnoj energiji i kemiosintezi. Osnova hranidbenog lanca su bakterije i arheje koje kemiosintezom pretvaraju sumporovodik ili metan u organsku tvar kojom se hrane drugi organizmi. Bakterije mogu živjeti samostalno ili u simbiozi sa školjkama, rakovima i kolutićavcima.

Najzastupljenije vrste školjkaša koji ulaze u simbiotske odnose sa tiotrofnim i metanotrofnim kemiosintetskim bakterijama su *Calyptogena magnifica* (Slika 2c) i *Bathymodiolus thermophilus* (Slika 2f). Kako školjkaši mogu filtrirati hranu iz vode, oni će u slučaju kada hidrotermalna tekućina prestane istjecati iz ispusta preživjeti još neko vrijeme.

Pri hidrotermalnim izvorima utvrđeno je i nekoliko vrsta rakova, a najučestaliji su *Bathograea thermydron* koji među prvima nastanjuju hidrotermalne izvore te *Munidopus subaquamosa*. Smatra se da su rakovi glavni čistači ovih ekosustava jer se hrane lešinama uginulih organizama. Najvišim predatorima smatraju se hobotnice koje se hrane rakovima i školjkašima. Od kralježnjaka se pojavljuju endemske ribe poput *Thermichthys hollisi* te *Thermarces andersoni*.

Jedni od zanimljivijih organizma koje ovdje pronalazimo su dubokomorski mnogočetinaši. Neke od vrsta koje pronalazimo na hidrotermalnim izvorima su *Oasisia alvinae*, *Alvinella pompejana*, *Branchiopolynoe symmytilida*, *R. pachyptila* (Slika 2d) i *Tevnia jerichonana*. *A. pompejana* dobila je ime po podmornici Alvin, a opisana je 1980-ih godina. Smatra se drugim najeuritermalnim organizmom (odmah poslije dugoživaca), jer tolerira široki raspon temperatura, a to je moguće zbog bakterijskog omotača koji raspodjeljuje toplinu kako bi se jedinka hladila. *T. jerichonana* i *R. pachyptila* cjevaši su iz porodice Siboglinidae koji mogu biti dugački i do 2 m te stvarati nakupine (stupove) tzv. *Tubeworm pillars*, visoke 11 m. Budući

da se dubokomorski hidrotermalni izvori nalaze na području vrlo velike vulkanske i tektonske aktivnosti ta staništa su vrlo kratkotrajna jer može doći do podzemne erupcije i potpunog uništenja ekosustava. Svi navedeni organizmi morali su razviti posebna svojstva za bolje preživljavanje i efikasno rasprostranjivanje (Schreier i Lutz 2019).



Slika 2. Vrste koje pronalazimo na dubokomorskim hidrotermalnim izvorima. (c) *Calyptogenia magnifica*, (d) *Riftia pachyptila*, (f) *Bathymodiolus* sp. Izvor: Vrijenhoek, R. C. 2010

3. *Riftia pachyptila*

Budući da je *R. pachyptila* (divovski cjevaš) vrsta koja je dobila najveću pozornost znanstvenika, njezin način života i preživljavanja na izvorima uvelike su istraženi. Zbog toga sam izdvojila ovu vrstu kao glavnog predstavnika dubokomorskih kolutićavca koji nastanjuju hidrotermalne izvore. *R. pachyptila* otkrivena je 1977. na ekspediciji Johna Corlissa, a dr. Meredith Jones ju je opisala i imenovala 1981.

3.1. Anatomija

R. pachyptila se najčešće pojavljuje u gustim nakupinama pričvršćenim za morsko dno na hidrotermalnim izvorima slabijeg protoka. Izvori slabijeg protoka najčešće imaju viši pH (~6), nižu temperaturu (~40°C) i manje količine kemijskih spojeva.

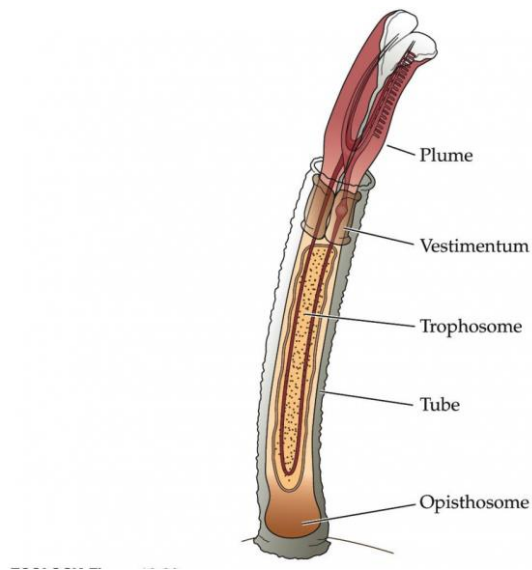
Ima meko tijelo podijeljeno u 4 područja koje su zaštićene uskom, izduženom cijevi sastavljenom od hitina (Slika 3.). Hitinska cijev je vanjski skelet organizma koji zaštićuje tijelo cjevaša od predatora i toksičnih spojeva iz izvora. *R. pachyptila* sesilan je organizam koji je trajno pričvršćen hitinskom cijevi za dno. Prva regija je razgranata perjanica građena od peristomijalnih vitica koja se nalazi na prednjem dijelu tijela i u izravnom je kontaktu s okolnom vodom. Crvena boja peristomijalnih vitica potječe od hemoglobina, a uloga joj je razmjena metabolita (sulfida, kisika, ugljičnog dioksida, anorganskog dušika) i otpadnih proizvoda (amonijaka) između *R. pachyptila* i okolne morske vode (Stewart i Cavanaugh 2005).

Druga regija je vestiment koji se sastoji od kružnog mišića i u njemu se nalaze srce i mozak. Srce je zapravo prošireni prednji dio dorzalne žile (Bright i Lallier 2010). Također, vestiment omogućuje crvu da se uvuče u cijev u slučaju opasnosti ili da ispruži peristomijalne vitice kako bi upijale više spojeva koji su joj potrebni (H_2S , O_2 , CO_2) (Bright i Lallier 2010).

Treća regija, odnosno trup uključuje spolne žlijezde i celom. Izvana je epiderma koju prekriva kolagenska kutikula, a unutar trupa je sloj prstenastih i uzdužnih mišića koji okružuju celomsku šupljinu (Bright i Lallier 2010). Unutar celomske šupljine nalazi se i tzv. trofosoma, specijalizirano tkivo građeno od endosimbiotskih algi. Spojevi poput H_2S , O_2 i CO_2 koji ulaze preko peristomijalnih vitica se pomoću krvi, odnosno bjelančevine hemoglobin prenosi do ove regije. Krvožilni sustav se sastoji od ventralne žile koja dovodi krv u trofosomu i dorzalne žile koja odvodi krv iz trofosome u srce (Bright i Lallier 2010). Kod ovog cjevaša trofosoma nastaje

iz tkiva mezodermalnog podrijetla i ima ulogu probavnog sustava jer kod odraslih jedinki probavni sustav nestaje. Uglavnom se sastoji od celomske tekućine i specijaliziranih stanica bakteriocita. Svaki režanj trofosome nalazi se u šupljini koja je ispunjena krvlju, a stanice bakteriocite sadrže kemosintetske bakterije koje koriste kisik i sumporovodik za proizvodnju organske tvari. Mišići trupa odgovorni su za položaj jedinke unutar cijevi.

U stražnjem dijelu, četvrtoj regiji, nalazi se opistosoma, koji pričvršćuje životinju za cijev i služi za skladištenje otpada nastalog prilikom kemosintetske aktivnosti bakterija (Stewart i Cavanaugh 2005).



Slika 3. Anatomija vrste *Riftia pachytila*. Dijelovi tijela odozgo prema dolje su perjanica, vestiment, trup (trofosoma) i opistosoma za pričvršćivanje jedinke unutar cijevi. Tijelo je zaštićeno stijenkom od hitina. Izvor: <https://otlibrary.com/giant-tube-worm/>

3.2. Simbioza

Simbioza *R. pachyptila* s tioautotrofnim bakterijama prva je opisana i najbolje proučena od ostalih simbioza na hidrotermalnim dubokomorskim izvorima. Odrasle jedinke *R. pachyptila* u potpunosti ovise o simbiotskim bakterijama jer im nedostaje probavni sustav, uključujući i usta i anus. Kao što je gore navedeno, kemოსintetske simbiotske bakterije se nalaze u trofosomi cjevaša. Budući da se radi o bakterijama koje oksidiraju sulfide nazivamo ih tioautotrofne bakterije, a sam proces kemосinteze se naziva tioautotrofija. Tioautotrofija zahtjeva istovremeni pristup i kisiku i sulfidu. Problem koji se ovdje stvara je činjenica da se sulfidi i kisik najčešće pojavljuju u različitim fizikalno-kemijskim uvjetima. Sulfidi su toksični spojevi koji se pojavljuju u hidrotermalnim tekućinama koje izlaze iz ispusta i one su najčešće anoksične, dok se kisik nalazi u okolnoj morskoj vodi. Kada sulfidi dođu u doticaj s morskom vodom u kojoj se nalazi kisik dolazi do spontane reakcije sulfida s kisikom i dolazi do oksidacije sulfida. Ovom abiotičkom oksidacijom sulfida smanjuje se količina tih spojeva dostupna za tioautotrofe. Taj problem je riješen povezivanjem tioautotrofnih simbionata s eukariotskim domaćinom i razvijanjem posebnih biokemijskih prilagodbi. Naime, kod ostalih beskralježnjaka sulfid inhibira vezivanje kisika na vezno mjesto na hemoglobinu. Budući da *R. pachyptila* istovremeno treba i kisik i sulfide razvila je posebno građeni hemoglobin koji ima odvojena vezna mjesta za vezivanje kisika i sulfida pa se oba spoja mogu prenositi krvlju bez ikakvih problema. Kada se sulfid veže za hemoglobin on je neaktivan i krvlju se prenosi do simbiotskih bakterija u trofosomi gdje ga one oksidiraju u elementarni sumpor ili sulfit (SO_3^{2-}) i sulfidi gube svoj toksični potencijal.

Oksidacijom sulfida ($\text{HS}^- \rightarrow \text{SO}_3^{2-}$) stvara se energija u obliku ATP-a za fiksaciju ugljika (CO_2) putem Calvinovog ciklusa. *R. pachyptila* uzima CO_2 iz okolne vode, jer on najlakše difundira kroz stanične membrane. Općenito, dubokomorska voda je bogata bikarbonatom (HCO_3^-) koji se pojavljuju pri pH od 8. Kako su tekućine koje izlaze iz hidrotermalnih izvora nižeg pH, one snize pH okolne vode na 6 pri čemu se stvaraju veće koncentracije CO_2 . Unos anorganskog ugljika u organizam kod ovog cjevaša ovisi o gradijentu pH i CO_2 . *R. pachyptila* različitim procesima održava lužnati pH (~7,5) izvanstaničnih tekućina. Za razliku od lužnate unutrašnjosti crva koja pogoduje pretvorbi CO_2 u HCO_3^- , okolna voda ima niži pH što rezultira povećanom koncentracijom CO_2 . Na taj način uspostavlja se gradijent CO_2 na perjanici (više CO_2 je u okolnoj vodi, a manje u tijelu cjevaša) koji pokreće difuziju CO_2 u krv cjevaša. CO_2 se zatim prenosi krvlju do trofosome gdje će ga simbiotske bakterije

fiksirati putem Calvinovog ciklusa. Budući da *R. pachyptila* ima visoku stopu rasta smatra se da je fiksacija CO₂ vrlo brz proces.

Prijenos fiksiranog ugljika od simbionta do domaćina prenosi se tako što simbioti izlučuju fiksirani ugljik u obliku topivih organskih molekula (C₆H₁₂O₆) koje se zatim prenose u stanice domaćina ili da domaćin izravno probavi bakterijske stanice (Stewart i Cavanaugh 2005).

Budući da je simbioza *R. pachyptila* i kemosintetskih bakterija mutualističkog tipa, i bakterije i *R. pachyptila* ima koristi od ovog odnosa. Bakterije osiguravaju gotovu svu hranu za domaćina, a zauzvrat dobivaju metabolite, sklonište i optimalne uvjete rasta. Ova povezanost je izuzetno produktivna, a na to ukazuje podatak da *R. pachyptila* raste izvanredno brzo i to više od 85 cm godišnje i doseže duljinu tijela i više od 2 m (Hinzke i sur. 2019).

3.3. Stjecanje simbionta

Stjecanje simbionta može se dogoditi na 3 načina: 1. prijenosom iz okoliša (simbiont dobiven od populacije koja slobodno živi u okolišu), 2. vertikalni prijenos (roditelji prenose simbionta na potomstvo putem jajne stanice) i 3. horizontalni prijenos (domaćini koji dijele isto okruženje). Kod *R. pachyptila* je taj prijenos simbionta horizontalni. Naime, analizom jaja *R. pachyptila* nije pronađena 16S rRNA koja pripada simbiotu, što pokazuje da se bakterijski simbiont ne prenosi vertikalnim putem. Prema tome, stjecanje simbionta događa se tek nakon mriještenja (Feldman i sur. 1997).

Objašnjena su 2 temeljna mehanizma kako *R. pachyptila* dobiva simbiote. Prvo, ličinka se hrani bakterijama i kada ih proguta zatvori ih u vakuole, bakterijska stanica izbjegava probavu i infiltrira se u endodermalne stanice što za posljedicu ima stvaranje tkiva trofosoma. Drugi mehanizam se temelji na činjenici da bakterija može prodrijeti u kožu ličinke i migrirati do srednjeg crijeva gdje stvara trofosomu (Bright i Lallier 2010).

R. pachyptila štiti svog simbionta od oksidativnog oštećenja i može stvoriti hipoksične uvjete u trofosomi. Također, imunološki sustav *R. pachyptila* može biti uključen u zaštitu od bakteriofaga koji napadaju simbiotske bakterije te u prepoznavanje simbionta tijekom uspostavljanja simbioze.

Tkivo trofosome koje sadrži velike količine pohranjenog sumpora ima svijetložućkastu boju, a tkivo trofosome koji sadrži manje količine pohranjenog sumpora je tamnije boje. Prijenos metabolita je pod posebnim utjecajem energetske režima: u slučaju nedostatka sumpora *R. pachyptila* većinu energije dobiva probavljanjem simbiotskih bakterija. Sukladno tome, u slučaju nedostatka sumpora raspolaže s manje energije te je i sam proces Calvinovog ciklusa usporen. Razlog niže proteinske biomase simbionta u trofosomi koja je osiromašena sumporom je to što domaćin probavlja više simbionta i simbionti proizvode manje biomase nego u trofosomi koja je bogata sumporom. Povećano probavljanje simbiotskih bakterija može biti kratkoročna prilagodba na fluktuirajuće uvjete okoliša, dok se u dugotrajnim uvjetima s niskim koncentracijama sumpora *R. pachyptila* može prilagoditi na druge načine, npr. smanjenim stopama rasta (Hinzke i sur. 2019).

3.4. Razmnožavanje

R. pachyptila je razdvojena spola što znači da se muški i ženski reproduktivni organi nalaze odvojeno na različitim jedinkama. Spermatozoidi, zrele muške spolne stanice *R. pachyptila* su nitasti, dužine 28 μm i promjera 1,25 μm (Gardiner i Jones 1985). Građeni su od tri dijela: akrosoma, jezgre i repa. Spermatozoidi se skupljaju u posebne paketiće nalik baklji. U svakom paketiću ima oko 340 - 350 spermatozoida međusobno povezanih tankim fibrilama.

Jajnici *R. pachyptila* su vrlo veliki i smješteni su ventralno od trofosoma u parnom gonocoelu duž cijelog trupa i iznad ventralne krvne žile. Straga jajnici prelaze u jajovode. U središnjem dijelu jajnika uočavaju se tri vrste stanica: oogonije, oocite u različitim fazama rasta i folikularne stanice. Folikularne stanice sintetiziraju proteine, a mogu biti zaslužne i za resorpciju oocita. Ženske zametne stanice proizvode primordijalne zametne stanice, koje zatim prolaze kroz mitozu, tvoreći oogoniju. Tijekom oogeneze, oogonije postaju primarne oocite. Primarne oocite sferične su stanice promjera od oko 10 μm sa slabo diferenciranom citoplazmom i s velikom jezgrom. S daljnjim razvojem oocite, povećava se broj citoplazmatskih organela te se pojavljuju i zrnca lipida i proteina žumanjka. Kada jajne stanice u potpunosti sazre dosežu promjer do 130 μm te potom napuštaju jajnik i ulaze u jajovod. Jajna stanica obložena je membranom od žumanjka debljine 1,2 μm .

Muške jedinke ispuštaju spermatozoide u obliku paketića u morsku vodu. Paketići spermatozoida se nakon 30 sekundi u vodi raspadaju na pojedinačne spermatozoide. Slobodni spermatozoidi se kreću prema ženskoj jedinci i ulaze kroz genitalne otvore u jajovod gdje se nalaze neoplođene jajne stanice. Spermatozoidi su odgovorni za kemotaksiju, tj. usmjereno kretanje unutar cijevi ženske jedinke. Spermatozoidi oplođuju jajne stanice te se formiraju zigote. Općenito, oplodnja kod *R. pachyptila* smatra se unutarnjom, no neki znanstvenici nazivaju ovaj tip oplodnje unutarnjo-vanjskom oplodnjom jer se spermatozoidi prvo ispuštaju u morsku vodu te se potom sami kreću do ženske jedinke (Drozdov i Galkin 2012).

3.5. Razvoj i genska raznolikost

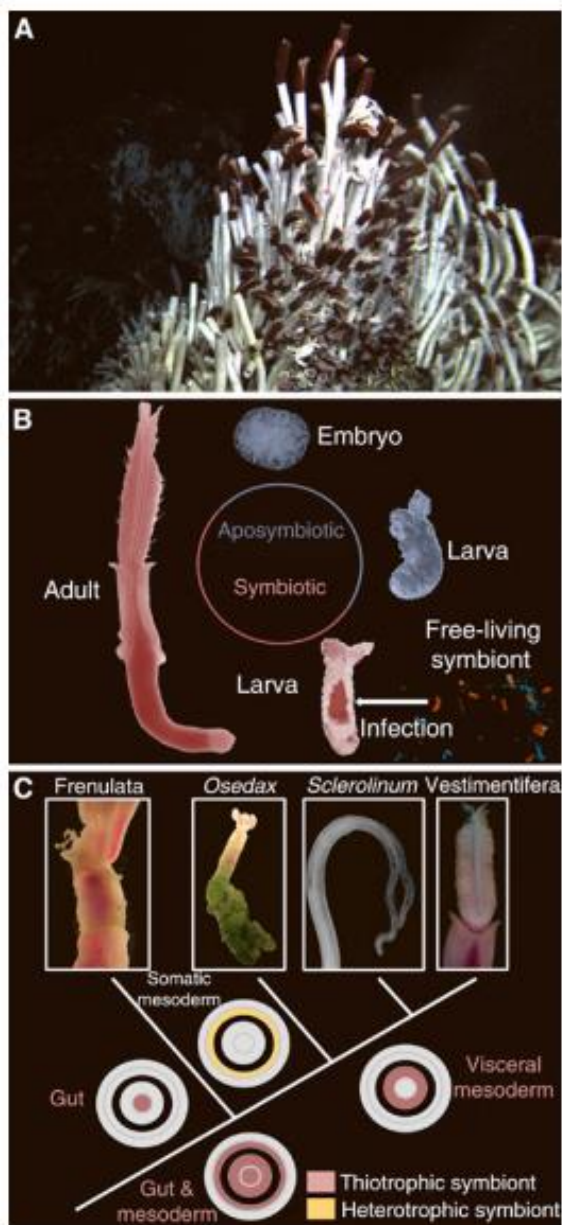
R. pachyptila ima dvofazni način života koja uključuje pelagičku ličinku i bentosku odraslu jedinku. Možemo reći da *R. pachyptila* ima aposimbiotsku fazu koja uključuje oplođeno jajašce, embrio, pelagički razvoj ličinke, naseljavanje ličinke i metamorfozu te simbiotsku fazu koja uključuje simbiotski prijenos u metamorfoznoj ličinki, juvenilni stadij i odrasli stadij koji završava smrću (Slika 4.). Također, razlikuju se 3 načina ishrane: lecitotrofija u stadiju ličinke, mikrofagija nakon naseljavanja ispusta i simbiotska prehrana pomoću kemosintetskih bakterija (Bright i Lallier 2010).

Nakon oplodnje *R. pachyptila* ispušta plutajuće zigote bogate lipidima u vodeni stupac, gdje se embriji razvijaju i raspršuju 21-25 dana prije nego što postanu ličinke sposobne kontrolirati svoj položaj u vodenom stupcu (Jones i Gardiner 1989). Te slobodnoplivajuće, pelagičke, nesimbiotske ličinke nazivaju se trohofore. Za trohoforu je karakterističan prototrohalni prsten trepetljika koji služi za plivanje. Za razliku od odrasle jedinke, trohofora ima razvijen probavni sustav. Prvo se formiraju usta, a nakon usta se formira i analni otvor. Crijevo ličinke podjeljeno je na prednje, srednje i stražnje (Jones i Gardiner 1989). Kada se ličinka spusti na dno prelazi u stadij aposimbiotske, sesilne trohofore, a nakon toga i u stadij aposimbiotske, sesilne metatrohofore. U stadiju metatrohofore dolazi do formiranja dijelova karakterističnih za odraslu jedinku, a hrane se bakterijama i dijatomejama. Sljedeći razvojni stadij uključuje uspostavu simbioze s kemosintetskim bakterijama. Nakon uspostave simbioze dolazi do stadija koji se zove simbiotski metatrohofor koji još uvijek posjeduje funkcionalna crijeva. Nakon metamorfoze dolazi do razvoja ranih juvenilnih stadija koji imaju u potpunosti razvijenu i funkcionalanu trofosomu te se razvija i vestiment. U kasnijem juvenilnom i u

odraslom stadiju probavni sustav prestaje funkcionirati i jedinka u potpunosti ovisi o simbiontima (Bright i Lallier 2010).

S obzirom na periodičko uništavanje sustava vrsta *R. pachyptila* razvila je nekoliko prilagodbi. Jedna od prilagodbi je sposobnost *R. pachyptila* da među prvima nastani novo aktivno mjesto. Sljedeći problem koji se javlja je velika međusobna udaljenost hidrotermalnih izvora. Iako se ta udaljenost ponekad mjeri i u stotinama kilometara, ovog cjevaša pronalazimo na većini hidrotermalnih ispusta. Razlog tomu je pelagička ličinka trohofora koja se lako prenosi morskim strujama i pridonosi rasprostranjenosti vrste (Coykendall i sur. 2011).

Genska raznolikost populacija *R. pachyptila* na različitim hidrotermalnim izvorima u istočnom dijelu Tihog oceana ovisi o tektonskim stopama širenja. Brzina tektonskog širenja na istočnom dijelu Tihog oceana kreću se od 65 mm do 158 mm godišnje. Indeksi genetičke raznolikosti između populacija *R. pachyptila* je obrnuto proporcionalno sa stopama tektonskog širenja što znači da je najniža genska raznolikost na području gdje je tektonsko širenje najbrže. Nasuprot tome, veća genska raznolikost je na području gdje su stope širenja sporije (Coykendall i sur. 2011).



Slika 4. Divovski cjevaš *Riftia pachyptila* (A). Životni ciklus *R. pachyptila* koji uključuje aposimbiotsku i simbiotsku fazu (B). Poprečni presjek kroz cijev (C). Preuzeto iz: Bright i sur. 2013

4. Važnost dubokomorskih hidrotermalnih izvora

S biološkog stajališta važnost dubokomorskih hidrotermalnih izvora očituje se u postojanju posebnih ekosustava koji preživljavaju vrlo ekstremne uvijete. Otkriće takvih organizama i načina njihovog preživljavanja potakle su nastanak novih teorija o postanku života na Zemlji. Teoriju o postanku života na izvorima pokrenulo je saznanje da u ekstremnim uvjetima nedostatka Sunčeve svjetlosti i kisika, visokog tlaka i temperature pojedine bakterije i arheje mogu preživjeti. Ova teorija sugerira da se najraniji život temeljio na kemosintezi.

Smatra se da se život mogao razviti u blizini alkalnih, bijelih dimnjaka u uvjetima koji su postojali u ranim Zemljinim oceanima. Naime, dokazano je da aminokiselina alanin može nastati iz oceanske vode bogate amonijakom, piruvatom i željeznim hidroksidom u uvjetima smanjenog kisika i temperature od 70 °C. Nakon toga, znanstvenici su provodili eksperimente kako bi dokazali mogućnost nastanka primitivnih staničnih membrana. Stvorili su uvijete koji vladaju u blizini alkalnih, bijelih dimnjaka, tj. iste uvijete koju su bili uspostavljeni i prilikom dokazivanja nastanka aminokiselina. Dodavši u tu smjesu 14 vrsta masnih kiselina za koje se smatra da su se nalazile u praocéanu, masne kiseline su se skupile u vezikule. Energija za ove procese potječe iz bijelih dimnjaka. Kada alkalna tekućina izlazi iz ispusta susreće se s kiselijom morskom vodom i stvara se manji električni naboj. Budući da su prvi Zemljini oceani bili kiseliji nego danas, smatra se da je bilo puno energije koja bi potakla kemijske reakcije nastanka aminokiselina i primitivnih staničnih membrana. Fosilni ostaci koji bi mogli dokazati da se život razvio na hidrotermalnim izvorima nađeni su u zapadnoj Australiji. Stijene nastale uz prдавne hidrotermalne izvore sadrže kemijske dokaze o bakterijskoj aktivnosti, a utvrđena starost im je 3,5 milijardi godina (Connor 2020).

S geološkog stajališta dubokomorski hidrotermalni izvori su važni zbog vrijednih naslaga ruda koje tamo pronalazimo i geokemijskom kruženju elemenata između Zemljine kore i oceana. Također, hidrotermalni izvori daju uvid u dinamiku tektonike ploča, uključujući mehanizme širenja morskog dna, stvaranja magme i nove oceanske kore.

5. Zaključak

Hidrotermalni dubokomorski izvori predstavljaju vrlo važna staništa za jedinstvene i specijalizirane ekosustave koje nalazimo samo na području srednjooceanskog hrpta. Među posebnijim vrstama znanstvenici izdvajaju vrstu *Riftia pachyptila*, divovskog cjevaša, mnogočetinaša koji živi u simbiozi sa kemotsintetskim bakterijama. Ova vrsta razvila je visoko funkcionalnu simbiozu s bakterijama koje joj omogućuju preživljavanje ekstremnih uvjeta na ispustima. *R. pachyptila* je razvila niz prilagodbi koje joj omogućuju da uspješno prevladava sve teškoće i nestabilnosti takvog staništa. Jedna od tih prilagodbi su i gamete koje su prilagođene za vanjsko-unutarnju oplodnju i embrionalni razvoj unutar ženske jedinke. Druga prilagodba je dvofazni životni ciklus koji uključuje ličinku trohoforu koja je odgovorna za rasprostiranje na velike udaljenosti. Budući da su staništa na kojima se ona pojavljuje najčešće na velikim dubinama, istraživanja ove vrste su znatno otežana. S razvojem tehnologije očekuje se da će se pronaći odgovori na koji način se odvijaju određeni procesi unutar *R. pachyptila*. Mnoga neodgovorena pitanja vežu se za simbiotske bakterije jer se one teško uzgajaju u laboratorijskim uvjetima kad su izolirane iz trofosome. Buduća istraživanja bit će usmjerena proučavanju oksidacije sulfida unutar simbionta, čimbenicima koji reguliraju rast i diobu simbionta te kako se biološki važni elementi dobivaju i kruže unutar simbionta.

6. Literatura

Bright, M., Lallier, F.H. (2010): The Biology of Vestimentiferan Tubeworms. U: Gibson, R. N., Atkinson, R. J. A., Gordon, J. D. M. (ur.) Oceanography and Marine Biology. SAD, Taylor & Francis Group, str. 213-266. URL 1: https://www.researchgate.net/publication/228446869_The_Biology_of_Vestimentiferan_Tubeworms

Colín-García, M. et. al. (2016) Hydrothermal vents and prebiotic chemistry: a review. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, vol. 68, No. 3. URL 2: [http://boletinsgm.igeolcu.unam.mx/bsgm/vols/epoca04/6803/\(13\)Colin.pdf](http://boletinsgm.igeolcu.unam.mx/bsgm/vols/epoca04/6803/(13)Colin.pdf) (2023-8-3)

Connor, A.N. (2020) Searching high and low for the origins of life. Knowable Magazine. URL 3: <https://knowablemagazine.org/article/physical-world/2020/searching-high-and-low-origins-life> (2023-8-19)

Coykendall, D.K. et.al. (2011): Genetic diversity and demographic instability in Riftia pachyptila tubeworms from eastern Pacific hydrothermal vents. BMC Evolutionary Biology, br. 96. URL 4: <https://bmcecolevol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-11-96> (2023-8-18)

Drozdov, A. L., Galkin, S. V. (2012): Morphology of Gametes and Insemination in the Vestimentiferan Riftia pachyptila. Scientific Research Publishing, vol. 2, no. 3. URL 5: https://www.scirp.org/html/3-1470039_21422.htm (2023-8-18)

Feldman, R.,A. et al. (1997). Molecular Phylogenetics of Bacterial Endosymbionts and their Vestimentiferan Hosts. Molecular Marine Biology and Biotechnology 6, no. 3. URL 6: https://www.researchgate.net/publication/13935526_Molecular_phylogenetics_of_bacterial_endosymbionts_and_their_vestimentiferan_hosts

Gardiner, S.L., Jones, M.L. (1985.) Ultrastructure of Spermiogenesis in the Vestimentiferan Tube Worm Riftia pachyptila (Pogonophora: Obturata). Transactions of the American Microscopical Society, vol. 104, no. 1, str. 19-44. URL 7:

https://www.researchgate.net/publication/273262475_Ultrastructure_of_Spermiogenesis_in_the_Vestimentiferan_Tube_Worm_Riftia_pachyptila_Pogonophora_Obturata

Georgieva, M.N et al. (2021): The history of life at hydrothermal vents. Earth-Science Reviews,vol.217.URL8:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0012825221001021#s0125> (2023-8-5)

Hinzke, T. et al. (2019): Host-Microbe Interactions in the Chemosynthetic Riftia pachyptila Symbiosis.ASMJournals,vol.10,no.6.URL9:

<https://journals.asm.org/doi/full/10.1128/mbio.02243-19> (2023-8-10)

Jones, M.L., Gardiner, S.L. (1989): On the Early Development of the Vestimentiferan Tube Worm Ridgeia sp. and Observations on the Nervous System and Trophosome of Ridgeia sp. and Riftia pachyptila. The Biological bulletin, vol.177. URL 10: <https://web.archive.org/web/20150923202155/http://www.biolbull.org/content/177/2/254.full.pdf> (2023-8-18)

Schreier, J. E., Lutz, R. A. (2019). Hydrothermal vent biota. Encyclopedia of Ocean Sciences, vol.4, str. 308-319. URL 11: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780124095489113910?via%3Dihub>

Smithsonian National Museum of Natural History. URL 12: https://web.archive.org/web/20181024201537/https://naturalhistory.si.edu/onehundredyears/featured_objects/Riftia.html (2023-8-3)

Stewart, F.J., Cavanaugh, C.M. (2005): Symbiosis of Thioautotrophic Bacteria with Riftia pachyptila. U: Müller, W.E.G (ur.) Progress in Molecular and Subcellular Biology. Berlin, Springer-Verlag Berlin Heidelberg , str. 198-217

Slika 1.: NOAA: <https://oceanexplorer.noaa.gov/edu/materials/hydrothermal-vents-fact-sheet.pdf> (2023-8-22)

Slika 2.: Vrijenhoek, R. C. (2010): Genetics and Evolution of Deep-Sea Chemosynthetic Bacteria and Their Invertebrate Hosts. U: Kiel, S. (ur.) The Vent and Seep Biota, Topics in Geobiology 33. Springer, str. 15-49.

Slika 3.: "OCEAN TREASURES" Memorial Library: <https://otlibrary.com/giant-tube-worm/> (2023-8-22)

Slika 4.: Bright, M. et al. (2013): Giant tubeworms. Current Biology, vol.23, no.6 <https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822%2813%2900074-2.pdf> (2023-8-22)

7. Životopis

Zovem se Manuela Spevec i rođena sam 19.6.2001. u Zagrebu. Pohađala sam Osnovnu školu Sesevski Kraljevec u razdoblju od 2008. do 2016. U razdoblju od 2016. do 2020. pohađala sam Gimnaziju Sesvete u Zagrebu. Nakon završene srednje škole i položene mature upisala sam 2020. godine preddiplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu.