חיים כנגד כל הסיכויים

מיקרואורגניזמים במערכות אקולוגיות סביב נביעות הידרותרמיות במעמקי הים

מעובד על פי המאמר[2,1]:

Dick, G.J. (2019): The microbiomes of deep- sea hydrothermal vents: distributed globally, shaped locally. Nature reviews microbiome, https://doi.org/10.1038/s41579-019-0160-2.

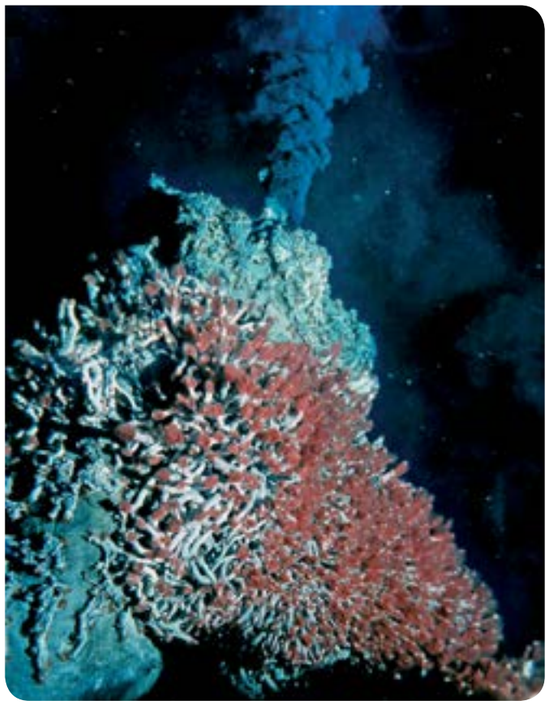
מבוא

בבואנו להדגים לתלמידים עד כמה הידע המדעי משתנה ללא הרף נחפש מטבע הדברים תגליות ששינו באופן מהותי דרכי חשיבה. דוגמה לתגלית כזאת היא היצורים החיים סביב נביעות הידרותרמיות במעמקי הים באזור הגלאפגוס, שגילתה משלחת של מדענים מאוניברסיטת אורגון שבארצות הברית ב-1977. באמצעות צוללת לא מאוישת, המדענים מצאו להפתעתם מגוון יצורים חיים בקרקעית האוקיינוס, בתנאי טמפרטורה קיצוניים, ללא אור, ללא חמצן ובלחץ אטמוספרי גבוה (Lonsdale, 1977). מאז התגלו בכל העולם נביעות הידרותרמיות רבות המלוות במערכות אקולוגיות כאלה. מחקר של נביעות אלה הוביל לתובנה שלפיה חיים יכולים להתקיים לא רק באמצעות פוטוסינתזה, אלא גם באמצעות כימוסינתזה - תהליך שבו יצורים חיים משתמשים בתרכובות אנאורגניות כמקור אנרגיה לקיבוע פחמן וליצירת תרכובות אורגניות.

נביעות הידרותרמיות הן נביעות מים מסדקים בקרקעיות אוקיינוסים וימים שנוצרו בשל פעילות גיאולוגית בקרום כדור הארץ. מי ים מחלחלים דרך סדקים אלה מתחת לפני קרום כדור הארץ, ובאים במגע עם לבה וסלעים בטמפרטורות גבוהות. כתוצאה מכך מתחממים המים ומתערבבים בהם מינרלים כמו מנגן, סידן וגופרית. כאשר המים החמים עולים דרך הסדקים ומתפרצים למי האוקיינוס הקרים, שוקעים המינרלים שבמים ויוצרים מגוון של מבנים, חלקם דמויי ארובה. צבע המים המתפרצים מעיד על סוג המינרלים שהם מכילים: מים עשירים בגופרית יוצרים "מעשנה שחורה", ואילו מים עשירים בסידן ובצורן יוצרים "מעשנה לבנה".

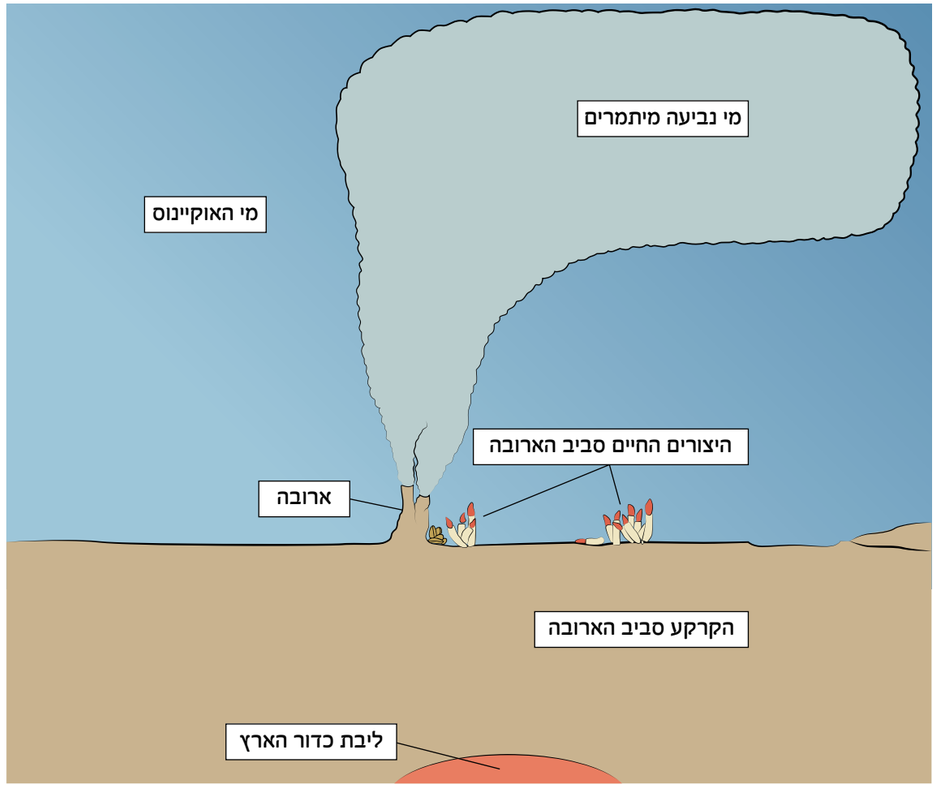
בנביעות הידרותרמיות מתערבבים מי הנביעה עם מי קרקעית האוקיינוס. בעוד שהטמפרטורה של מי הנביעה גבוהה והם חסרי חמצן - הטמפרטורה של מי הים מקרקעית האוקיינוס קרובה לקיפאון והם מכילים חמצן (Kelley et al., 2002). לכן, באזור המגע בין המים המתפרצים לבין מי הים נוצרים תנאי חמצון-חיזור המאפשרים ניצול אנרגיה מתרכובות אנאורגניות באמצעות חמצון גופרית, מימן, מתאן או ברזל וקיבוע פחמן בתהליך הכימוסינתזה. תהליך זה תומך במערכות אקולוגיות הכוללות מיקרואורגניזמים המבצעים כימוסינתזה, בעלי חיים המקיימים סימביוזה עם מיקרואורגניזמים אלה, יצורים חד-תאיים הניזונים ממזון חופשי במים ומרבדים צפופים של יצורים ימיים כמו תולעים וסרטנים, הניזונים על פני הסלעים.

הערבוב בין מי הים ומי הנביעה מתרחש בדרכים רבות ובעוצמות שונות, כך שבקרבת הנביעה נוצרים גרדיאנטים מגוונים של טמפרטורה וחומרים אנאורגניים, ואלה משפיעים על פיזור



[1] הגרסה המובאת כאן היא סקירה של תוכני המאמר המקורי, ונועדה להנגיש את המידע לציבור המורים לביולוגיה ולמדעי הסביבה. העיבוד כלל הוספת הסברים ואיורים לתכנים מורכבים, סינון מידע שאינו נקשר לרעיון המרכזי של הגרסה המעובדת, הגדרת מונחים מקצועיים, ובמידת האפשר קישור הדברים לתהליכי למידה והוראה. המעוניינים לקרוא את המאמר המקורי מוזמנים לפנות למקור המובא בתחילת הגרסה המעובדת.

[2] התצלומים במאמר זה נלקחו מאתר https://oceanservice.noaa.gov, National Oceanic and Atmospheric Administration, U.S./, על פי רישיון https://creativecommons.org/licenses/by/2.0/.



איור 1: בתי הגידול העיקריים למיקרואורגניזמים בנביעות הידרותרמיות: הארובה שממנה פורצים המים, הקרקע סביב הארובה, היצורים החיים מסביב לארובה (לעיתים כמרבד חי), והמים המיתמרים מעל הארובה

היצורים בבית הגידול ועל פעילותם המטבולית. האזורים העיקריים המהווים בתי גידול למיקרואורגניזמים בנביעות הידרותרמיות (איור 1) הם הארובה שממנה פורצים המים, הקרקע סביב הארובה, היצורים החיים מסביב לארובה (לעיתים כמרבד חי), והמים המיתמרים מעל הארובה. אמנם האזורים השונים נמצאים בקשר המשכי ורציף זה עם זה, אך בכל אחד מהם נמצא מגוון מיקרואורגניזמים ייחודי ושונה (Dick et al., 2013) המעיד על תנאי סביבה ולחצי ברירה שונים בכל אזור.

בטמפרטורות הגבוהות מ-90°C חיים חיידקים תרמופיליים, שמבצעים מסלולי קיבוע פחמן ייחודיים להם שינויים בנביעות הידרותרמיות חלים מהירים בטמפרטורה ובהרכב הכימי של המים

מאז 1977 התגלו בכל האוקיינוסים נביעות הידרותרמיות, השונות זו מזו בתכונותיהן הגיאולוגיות ובמערכות האקולוגיות המאפיינות אותן. חקר המיקרואורגניזמים בסביבת הנביעות ההידרותרמיות קשה במיוחד. הנגישות לנביעות קשה ביותר, במיוחד בשל מיקום רחוק מהיבשה ועומק האוקיינוס. כמו כן, את רוב היצורים שזוהו באזורי הנביעות אין אפשרות לגדל בתנאי מעבדה (Dick, 2018). הנתונים הפיזיולוגיים והביוכימיים המתקבלים ממעט היצורים שהצליחו לבודד מבתי הגידול האלה ולגדל במעבדה הם אמנם יקרי ערך (Sievert & Vetriani, 2012), אך מתקבלים באיטיות רבה. לאחרונה, טכנולוגיות חדישות של ריצוף DNA ו-RNA וזיהוי חלבונים מאפשרות להשלים את התמונה בכל הנוגע למיקרואורגניזמים בנביעות ההידרותרמיות.

מאמר זה מתמקד במיקרואורגניזמים המאכלסים את בתי הגידול של הנביעות התרמיות. הוא מציג את ההבדלים בין בתי הגידול הנוצרים בקרבת הנביעות, את האורגניזמים השונים בבתי הגידול ואת האתגרים לקיום חיים בתנאים קיצוניים אלה.

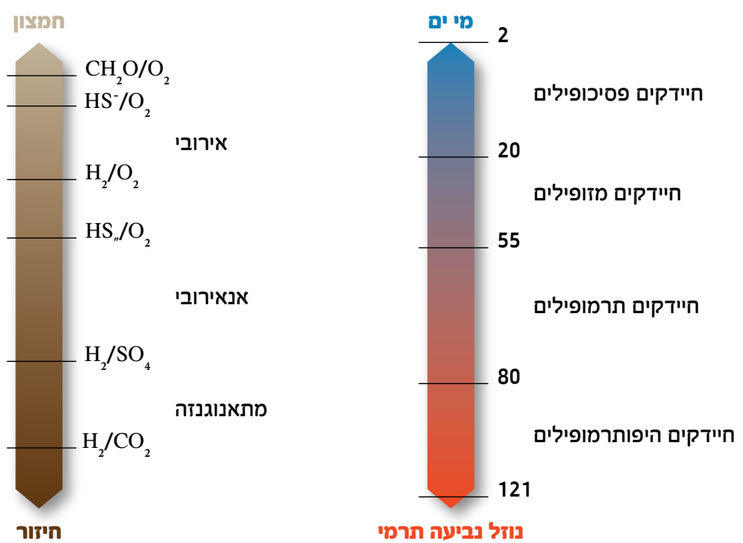
טמפרטורה היא גורם מרכזי בקביעת פיזור המיקרואורגניזמים בנביעות הידרותרמיות

תנאים אביוטיים בנביעות הידרותרמיות

התנאים הייחודיים של נביעות הידרותרמיות מציבים אתגרים לא קלים בפני יצורים חיים: טמפרטורה היא גורם מרכזי בקביעת פיזור המיקרואורגניזמים לאורך מפל הטמפרטורות (איור 2) שנוצר בין המים הנובעים החמים לבין מי הים הקרובים לקיפאון (Stetter, 1999). זאת מפני שמיקרואורגניזמים מותאמים לטווח טמפרטורות ייחודי לכל מין, ובו טמפרטורת גידול מיטבית עבורם. הטמפרטורה הגבוהה ביותר שבה נמצאו יצורים חיים נמדדה בארובה, והיא 122°C. בטמפרטורה זאת חיים שני מיני חיידקים קדומים[3] תרמופיליים (Takai et al., 2008; Kashefi, 2003). שוטונים בקרב חלק מהמיקרואורגניזמים התרמופיליים משמשים לתנועה לעבר מקורות מים חמים, להימנעות מאזורים חמים יתר על המידה, וכאחיזה במשטחים חיצוניים של הארובה (Mora et al., 2014).

הלחץ האטמוספרי הגבוה מהווה אף הוא אתגר, וללא ספק מיקרואורגניזמים החיים בנביעות ההידרותרמיות העמוקות ביותר שהתגלו, כ-5 קילומטרים מתחת לפני הים, חייבים להיות מותאמים לתנאי לחץ גבוה (Prieur et al., 1995). עם זאת, העובדה שמינים מסוימים של מיקרואורגניזמים נמצאו גם בנביעות הידרותרמיות באזורים רדודים יותר באוקיינוס מצביעה על כך שלחץ אטמוספרי אינו גורם ראשוני של ברירה טבעית בבתי גידול אלה, וההתאמות אליו נקבעות בתוך המין (Reveillaud et al., 2016).

גורם אביוטי נוסף המשפיע על פיזור המיקרואורגניזמים בבית הגידול ועל המטבוליזם שלהם הוא הרכב החומרים האנאורגניים שבמים הנובעים. חומרים מחוזרים אלה (לדוגמה, מימן גופריתי, Fe^{2+}, H_2 ומתאן) הם מקורות לאלקטרונים בתהליך כימוסינתטי בקרב המיקרואורגניזמים. מגוון התהליכים המטבוליים המופעלים ביצורים שבאזורים השונים תלוי בהרכב החומרים האנאורגניים שבמי הנביעה. הרכב זה תלוי בסוגי הסלעים שפוגשים המים במסלולם לקרום כדור הארץ באותו מקום (Amend et al., 2011). נוסף על כך תלויים התהליכים המטבוליים של המיקרואורגניזמים בדרגת המיהול של מי הנביעה במי הים ובתגובות כימיות של המים עם גורמים ביוטיים ואביוטיים שהם פוגשים בדרכם החוצה המשנות את תכונותיהם (McCollom & Shock, 1997). תוצאות המתקבלות ממטאנליזות של רצפי DNA ו-RNA מצביעות על קיומם של מגוון מסלולים מטבוליים בבתי הגידול השונים (Reed et al., 2015). עם זאת, הביומסה של החיידקים המקיימים מסלול מטבולי מסוים אינה תמיד בקורלציה טובה עם ריכוזי החומר האנאורגני הדרוש לתהליך בנקודת זמן ומקום מסוימים; כנראה מפני שהחומרים נקלטים גם במיקרואורגניזמים נוספים; מפני שחומרים אחרים הם גורמים מגבילים; או מפני שקיימות הגבלות קינטיות (Fortunato et al., 2018).



איור 2: התפלגות מיקרואורגניזמים בנביעות הידרותמיות על פי מפל הטמפרטורות (מימין) ועל פי מפל חומרים מחמצנים/מחזרים בבתי הגידול של הנביעה (משמאל)

[3] ארכאונים (Archaea).

עולם רוחש מתחת לפני השטח

ערבוב בין מים חמים ומי ים מתרחש גם מתחת לקרקעית האוקיינוס, לאורך הרכסים המרכז אוקייניים. סלעי בזלת נקבוביים, וערבוב בדרגות שונות בין מי ים קרים המכילים חמצן לבין נוזלים הידרותרמיים חסרי חמצן, יוצרים הבדלי טמפרטורות תת-קרקעיים מאזורים סמוכים לרכס ועד מרחק קילומטרים רבים ממנו. אלה מספקים למיקרואוגניזמים מגוון של בתי גידול, נוטריינטים ומקורות אנרגיה (Edwards et al., 2011). רוב המיקרואורגניזמים במערכות אקולוגיות אלה משתמשים במתאן, בגופרית ובגז מימן כמקורות לאלקטרונים בתהליכים כימוסינתטיים (Huber at al., 2003) ויש ביניהם גם מיקרואורגניזמים הטרוטרופיים (Reveillaud et al., 2016).

נוסף על כך, נוזלים חמים תת-קרקעיים (בטמפרטורה של עד 100°C) חודרים למי האוקיינוס באזורים שבהם קיימים פתחים בקרום כדור הארץ (Deming & Baross, 1993), מתערבבים עם מי הים בקרקעית האוקיינוס ויוצרים בית גידול למיקרואורגניזמים אירוביים כימוליתואוטוטרופיים המחזרים ניטראט והופכים אותו לגז חנקן (Huber et al., 2008).

תפוצת מסלולי קיבוע פחמן שונים בבתי הגידול סביב נביעות הידרותרמיות מתפזרת אף היא בהתאם לתנאי טמפרטורה והחומרים האנאורגניים (Hugler & Sievert, 2011). מעגל ה-rTCA[4], לדוגמה, שבו פחמן מקובע בשלבים המתבצעים בכיוון הפוך ממעגל קרבס ובהיעדר חמצן, שולט לרוב בטמפרטורות שבין 20°C ל-90°C, ובריכוז חמצן נמוך (Nunoura et al., 2018). בטמפרטורות נמוכות מ-20°C שולט מעגל קלווין-בנסון-בסהם שמתקיים בנוכחות חמצן, ובו פחמן דו-חמצני הופך לגליצראלדהיד 3 פוספט באמצעות האנזים רוביסקו. בטמפרטורות הגבוהות מ-90°C חיים חיידקים תרמופיליים, שמבצעים מסלולי קיבוע פחמן ייחודיים להם; לדוגמה, מיקרואורגניזמים המייצרים מתאן באמצעות מסלול ווד-ליונגדהל, שבו שתי מולקולות פחמן דו-חמצני הופכות לאצטיל CoA באמצעות אנזים ייחודי[5] (Hugler & Sievert, 2011).

בסביבות הנביעות ההידרותרמיות קיים טווח רחב של רמות חומציות, מ-pH נמוך ל-pH גבוה, המחייב מנגנונים להתמודדות עם רמות חומציות מסכנות חיים. נוסף על כך, רמות החומציות והטמפרטורה משפיעות על כמות הפחמן הזמין לקיבוע: מים חמים וחומציים מכילים ריכוז גבוה של פחמן דו-חמצני שיצורים חיים קולטים מהם ישירות (Schrenk et al., 2004); ואילו מים קרים ובסיסיים או ניטרליים מכילים ריכוז נמוך של פחמן דו-חמצני, המעודד קיום מנגנונים לקליטת פחמן וריכוזו (Mangiapia, M. et al., 2017). מי הנביעות מכילים לרוב תרכובות רעילות כמו מתכות כבדות (נחושת, קדמיום ועופרת) שמחייבות אף הן התאמות ייחודיות (Kelley et al., 2002).

בנביעות הידרותרמיות חלים שינויים מהירים בטמפרטורה ובהרכב הכימי של המים. לעיתים התגובה לשינויים באמצעות שינוי מסלולים פיזיולוגיים או ביוכימיים צריכה להתרחש בחלון זמן או מרחב צרים ביותר. הדבר קשה במיוחד בעבור מיקרואורגניזמים הצפים באופן חופשי במים ונסחפים ממקום למקום. יצירת מרבד חי (ביופילם) הנאחז בְּמשטח וגדל עליו (Reysenbach & Shock, 2002), או חיים על יצורים חיים אחרים או בתוכם הם מנגנונים המקנים יתרון על מיקרואורגניזמים הצפים חופשי. התאמות נוספות לתנאים משתנים הן יכולת תנועה המאפשרת בחירה של סביבת המחייה; וגמישות מטבולית המאפשרת שימוש בקולטי אלקטרונים שונים כמו חמצן, חנקה וגופרית (Campbell et al., 2006).

בארובה המים חמים וחסרי חמצן ולכן משגשגים בתוכה ועל גביה מיקרואורגניזמים תרמופיליים אנארוביים כימוסינתטיים (LaRowe et al., 2014), המפעילים מסלולי חמצון של מימן ומתאן (Schrenk et al., 2004). תהליך האכלוס של מבנים חדשים שזה עתה נוצרו, כמו ארובות, עדיין אינו מובן דיו, אבל נראה שמעורבים בו מיקרואורגניזמים תרמופיליים המסוגלים להתקיים גם במים קרים (Wirth, 2017). תומכת בכך העובדה שחיידקים תרמופיליים נמצאו גם במים הקרים המיתמרים מעל הארובה (Huber et al., 1990) ושמינים אנדמיים לנביעות נמצאים גם במי האוקיינוס הפתוחים (Gonnella et al., 2016). אמנם מיקרואורגניזמים תרמופיליים משגשגים בטמפרטורות גבוהות, אולם הם יכולים לשרוד במשך חודשים גם בטמפרטורות נמוכות ולהגיב במהירות כשהטמפרטורה עולה (Mora et al., 2014).

סימביוזה בין מיקרואורגניזמים לבעלי חיים

בעלי החיים המאכלסים את אזורי הנביעות ההידרותרמיות הם תולעים צינוריות, חסילונים, סרטנים, צדפות וחלזונות. אלה נמצאים בקרבת הנביעות באזורים שבהם הטמפרטורה אינה עולה על 55°C (Girguis & Lee, 2006). רבים מהם תלויים בסימביוזה עם מיקרואורגניזמים המבצעים כימוסינתזה, המספקים להם תרכובות אורגניות על ידי צימוד בין תרכובות מחֶזרות (סולפיד, מימן ומתאן) מהנביעות החמות ותרכובות מחמצנות שמקורן במי הים הקרים (Dubilier, 2008). בעלי החיים מקבלים אספקת תרכובות מחזרות מהנביעות ההידרותרמיות במחיר של טמפרטורות גבוהות, ריכוזי חמצן נמוכים ורעילות הסולפידים והמתכות הכבדות. הם מתמודדים עם כל אלה בין השאר באמצעות גמישות פיזיולוגית (Robidart et al., 2011). היתרון למיקרואורגניזמים הכימוסינתטיים הסימביוטיים הוא בית גידול יציב, יחסית, בגבול שבין נוזלים עם תרכובות מחזרות לנוזלים עם תרכובות מחמצנות (Gardebrecht et al., 2012).

התאמות המיקרואורגניזמים הסימביוטיים אינן תוצאה של התנאים האביוטיים בנביעות ההידרותרמיות בלבד, אלא גם תוצאה של התאמות בעלי החיים המאכסנים אותם לבית הגידול ולמיקרואורגניזמים (Childress et al., 2011). בהתאם לכך, פיזור בעלי חיים אלה בנביעות שונות קשור לאזורים גיאוגרפיים (Van Dover et al., 2001).

מיקרואורגניזמים סימביוטיים מאכלסים חלקים שונים בתוך בעלי החיים המאכסנים. אלה יכולים להיות הכסות החיצונית של חסילונים וסרטנים, או איברים כמו זימי צדפות, בלוטות במערכת העיכול בחלזונות, ואפילו איברים ייחודיים כמו טרופוזום הנמצא בחלק הצינורי של תולעים צינוריות (Dubilier, 2008). אנדוסימביוטים צורכים לרוב גופרית או מתאן כמוסרי אלקטרונים (Petersen et al., 2012); הם יכולים לעבור בין מסלולי קיבוע פחמן שונים, ואפילו להשתנות מאוטוטרופיים להטרוטרופיים (Robidart et al., 2008). גמישויות אלה מאפשרות להם להגיב לשינויים בתנאי הסביבה, ויכולות להסביר את העובדה שמיקרואורגניזמים סימביוטיים נמצאים בסביבה גם באופן חופשי, ללא בעל חיים מאחסן.

אמנם אנדוסימביוזה המבוססת על כימוסינתזה הייתה הראשונה והמשמעותית ביותר שהתגלתה בנביעות הידרותרמיות, ואולם אחריה התגלו יחסי סימביוזה מגוונים נוספים (Goffredi, 2010): חסילונים וסרטנים מגדלים מיקרואורגניזמים על פני שטח גופם, "קוצרים" אותם וניזונים מהם (Watsuji et al., 2015); מיקרואורגניזמים הגדלים על גופם של חלזונות מעורבים ביצירת קשקשים המשמשים מעין שריון מגן על גוף החלזונות

בכל אחד מבתי הגידול בנביעות הידרותרמיות נמצא מגוון מיקרואורגניזמים ייחודי ושונה המעיד על תנאי סביבה ולחצי ברירה שונים בכל אזור

(Goffredi et al., 2004); ויש אף מיקרואורגניזמים סימביוטיים המייצרים תרכובות המגינות על בעל החיים המאחסן מפני טפילים (Sayavedra, 2015).

תנאים אביוטיים במים המיתמרים מעל הנביעות

מעל הנביעה מיתמרים מי הנביעה ומתערבבים עם מי האוקיינוס עד למאות מטרים מעל קרקעית האוקיינוס, ומתפשטים לאורך אלפי קילומטרים ממקום הנביעה. הערבוב עם מי הים מצנן את מי הנביעות באופן ניכר והופך את המים המיתמרים לבית גידול דינמי מאוד. אף על פי שמי הנביעה נמהלים מאוד במי הים (בערך אחת לעשרת אלפים), ריכוז החומרים המחזרים במים המיתמרים עודנו מספיק לתהליכים כימוסינתטיים בעלי השפעה על היקף רחב יותר של חברות מיקרואורגניזמים בים הפתוח (Reed et al., 2015). מקורם העיקרי של המיקרואורגניזמים במים המיתמרים הוא מי הנביעה (Dick & Tebo, 2010). הם נמצאים במים העולים אנכית רק שעות ספורות, ורוב שגשוגם מתרחש במים הנעים בתנועה אופקית, בשכבות העליונות יותר. הירידה בריכוז החומרים המחזרים ממי הנביעה המשמשים לכימוסינתזה גורמת לַמַעֲקֶבֶת (סוקצסיה) בטווח זמן של שבועות ולאורך קילומטרים מאזור הנביעה (Reed et al., 2015).

קשר בין בתי הגידול בנביעות הידרותרמיות

התנאים הייחודיים שהוצגו לכל בית גידול בקרבת נביעות הידרותרמיות מכתיבים את ההתאמות של היצורים השונים ואת פיזורם בסביבת הנביעות. בתי גידול אלה אמנם שונים זה מזה, אך אינם נפרדים פיזית, וחומרים ויצורים יכולים לעבור ביניהם. חלק מהקבוצות הטקסונומיות מאכלסות מגוון של בתי גידול בקרבת הנביעות, וננמצא שחיידקים סימביוטיים בצדפות קרובים מאוד לחיידקים מסוימים המאכלסים מים פתוחים (Petersen, 2012). כמו כן, חיידקים סימביוטיים המשתחררים לסביבה מיצורים מתים יכולים להעשיר אוכלוסיות של מיקרואורגניזמים הנמצאות במים פתוחים ופנויות לאכלס מאחסנים חדשים (Klose, 2015). אולם בחינה מעמיקה יותר מצביעה על כך שבמקרים רבים מיקרואורגניזמים הדומים זה לזה בבתי גידול בנביעות הידרותרמיות הם מינים נפרדים או זנים בעלי תכונות ייחודיות המאפשרות להם התאמה לתנאים שבבתי הגידול השונים שבנביעות (Summit & Baross, 2001). הנתונים המולקולריים עדיין אינם מוכיחים זאת, אבל הם מרמזים כי דמיון רב בין יצורים בבתי גידול שונים בנביעות ההידרותרמיות משקף מוצא אבולוציוני משותף ולא בהכרח נדידה בין בתי גידול. תומכים בכך ממצאים המראים שסימביוזה עם בעלי חיים התפתחה פעמים רבות בשושלות (lineages) רבות של מיקרואורגניזמים (Petersen, 2012).

[4] rTCA: reductive tricarboxylic acid cycle: מעגל ביוכימי המתנהל בכיוון הפוך למעגל קרבס, ובו נוצרות תרכובות פחמן (אצטיל CoA) מפחמן דו-חמצני ומים. במעגל משתתפים שלושה אנזימים שונים ממעגל קרבס, אבל שאר התגובות הביוכימיות מתקיימות בכיוון הפוך עם אנזימים זהים למעגל קרבס.

[5] carbon monoxide dehydrogenase–acetyl coenzyme A synthas

תפוצה גיאוגרפית של יצורים בנביעות הידרותרמיות

בשדה נביעות הידרותרמיות סמוכות בקרקעית האוקיינוס אפשר למצוא חברות שונות (Fortunato et al., 2018). כפי שתואר בנוגע לנביעה הידרותרמית יחידה, גורמים אביוטיים דומים משפיעים על ההבדלים בין נביעות בשדה של נביעות הידרותרמיות. לדוגמה, מינים שונים של מיקרואורגניזמים יכולים לנצל תרכובות מחזרות זהות (מימן וגופרית) ותרכובות מחמצנות זהות (חמצן וניטראט) אבל מותאמים לחיים בטמפרטורות שונות (Sievert & Vetriani, 2012). כמו כן, הבדלים בין היצורים בנביעות שונות נובעים מהבדלים בהרכב הכימי של מי הנביעה והמים המיתמרים; בתכונות הפיזיות של המים, כמו קצב הזרימה ודרגת הערבוב עם מי הים; ובתצורת הנביעה, כמו היעדר או נוכחות ארובה (Fortunato et al., 2018). בדומה למערכות אקולוגיות אחרות, מגוון ההבדלים בין נביעות שונות בשדה מכתיב את המגוון הביולוגי באותו שדה (Meier et al., 2017).

גורם נוסף המעצב את חברות האורגניזמים החיים בנביעות הידרותרמיות שונות הוא השינויים החלים בנביעות עצמן ותהליכי המַעֲקֶבֶת (הסוקצסיה) הנובעים מהם. כלומר, לעיתים נצפים הבדלים במיקרואורגניזמים המאכלסים נביעות בשדה מסוים בשל שינויים החלים בנביעות: הרס נביעות עקב פעילות גיאולוגית גורם להפסקת הנביעה; היווצרותן של נביעות חדשות גורמת לשינויים בסלעי הבזלת (Sylvan et al., 2012). שינויים אלה מעודדים תהליכי אכלוס מחדש שבמהלכם משתנה מגוון האורגניזמים החיים בנביעה (Kelley, 2002).

בסדרי גודל עולמיים קיימים הבדלים משמעותיים בין חברות המיקרואורגניזמים בנביעות הידרותרמיות (Van Dover et al., 2001). הסבר אחד להבדלים הוא יכולת פיזור מוגבלת של מיקרואורגניזמים, בין השאר מפני שקיים מרחק גדול בין שדות הנביעות ברחבי העולם (לעיתים יותר ממאה קילומטר). בידוד האוכלוסיות גורם לכך שעם הזמן נוצרים ביניהן הבדלים ייחודיים. נתונים רבים מצטברים על דגמי תפוצה אופייניים של מיקרואורגניזמים שכנראה מושפעים מתהליכים דומים לאלה המשפיעים על יצורים גדולים יותר: לחצי ברירה טבעית, סחף (drift), יכולת פיזור ומוטציות (Hanson et al., 2012).

ההבדלים במיקרואורגניזמים בין נביעות ברחבי העולם ניכרים במיוחד כאשר משווים את סוגי הסלעים המקומיים בנביעות

נביעות הידרותרמיות הן נביעות מים מסדקים בקרקעיות אוקיינוסים וימים שנוצרו בשל פעילות גיאולוגית בקרום כדור הארץ

השונות. חמצן גופרית וחמצן מימן נפוצים בכל הנביעות, אבל חמצן גופרית שולט בעיקר באזורים עם סלעי בזלת. לעומת זאת, חמצן מימן וחמצן מתאן שולטים יותר בנביעות שקיימים בהן סלעים העשירים במגנזיום וברזל ומכילים מעט מאוד צורן; כנראה מפני ששם יש יותר פחמן דו חמצני זמין (Schrenk et al., 2004), ונוצרים מימן ומתאן תוך כדי התגובות ההידרותרמיות עם הסלעים (Kelley et al., 2002). תהליכי ערבול עולמיים של מי אוקיינוסים משפיעים בין השאר על רמות החומציות שבאזורי נביעות ברחבי העולם, ומשפיעים אף הם על הרכב המיקרואורגניזמים בנביעות (German et al., 2016).

במחקרים שניסו לחשב בהם את מידת ההשפעה של תנאי הסביבה על קביעת הרכב המיקרואורגניזמים בנביעות לעומת מידת ההשפעה של המיקום הגיאוגרפי נמצא שקיים מתאם טוב יותר בין תפוצתם של המיקרואורגניזמים בנביעות לבין המיקום הגיאוגרפי (Mino et al., 2013). הביקורת על מחקרים אלה היא שבעוד שמיקום גיאוגרפי הוא נתון יחיד שקל למדוד, לחצי ברירה ותנאי סביבה הם רבים ומורכבים ואי אפשר למדוד את כולם, כך שערכי המדידה של השפעתם במחקרים אלה היו כנראה נמוכים מכפי שהם בהמציאות.

לאחרונה מצטברים נתונים המחלישים את הבידוד הגיאוגרפי כסיבה להבדלים בתפוצת מיקרואורגניזמים בנביעות. מיקרואורגניזמים שנחשבו בעבר למינים אנדמיים לנביעות מסוימות נמצאו במעמקי מי האוקיינוס הפתוחים, ויכולים לשמש מקור למיקרואורגניזמים באזורים המרוחקים זה מזה באמצעות זרמים באוקיינוס (Gonnella et al., 2016). נוסף על כך, יצורים קרובים מאוד מבחינה טקסונומית נמצאו באתרים רחוקים מאוד באוקיינוסים (Fortunato et al., 2018), ואף באגני אוקיינוסים שונים (Reveillaud et al., 2016). ועם זאת, עדיין מתעוררת השאלה אם יצורים קרובים אלה מייצגים קשר אקולוגי (לדוגמה, הגירה) בין נביעות בכל העולם, או אבולוציה מתכנסת.

כדי להבין מה משקלם של תהליכים כמו יכולת פיזור ולחצי ברירה טבעית בקביעת פיזור גיאוגרפי עולמי של מיקרואורגניזמים בנביעות ההידרותרמיות יש לשפר את שיטות איסוף הנתונים וניתוחם (איסוף דגימות, שיטות כימות המבוססות על תיאוריות אקולוגיות, וסמנים גנטיים המנבאים טוב יותר וריאציות גנטיות הקשורות לסחף). כמו כן, יש לזכור שדגם פיזור גיאוגרפי של מינים שונים של מיקרואורגניזמים יכול להצביע על יכולת פיזור שונה (Anderson, et al., 2015). במערכות אקולוגיות אחרות נמצא שדווקא ללחצי ברירה משקל רב יותר מיכולת פיזור בקביעת תפוצתם הגיאוגרפית של מינים (Hanson et al., 2012). הגרדיאנטים המאפיינים את בתי הגידול השונים בנביעות הידרותרמיות ומרחקן הגיאוגרפי הגדול זו מזו הם הזדמנות מצוינת לבדוק אילו גורמים משפיעים על תפוצת מיקרואורגניזמים, ולהשוות גורמים אלה לגורמים המשפיעים על תפוצת יצורים גדולים יותר.

וירוסים בנביעות הידרותרמיות

באופן יחסי לים הפתוח, מי הים בסביבת הנביעות ההידרותרמיות מועשרים בווירוסים (Yoshida- Takashima et al., 2012). עובדה זו מעידה על כך שיש להם השפעה על המיקרואורגניזמים במערכת האקולוגית באתרים אלה, בדומה להשפעתם במערכות אקולוגיות אחרות (Breitbart et al., 2018). וירוסים מעננים המים המיתמרים מעל לנביעה ובמשקעים שבארובה נושאים גנים הקשורים לתהליכי חמצון גופרית, כך שהם כנראה מעורבים ישירות בהעברת גנים מרכזיים במטבוליזם של אנרגיה למיקרואורגניזמים (Anantharaman, et al., 2014). נוסף על כך, ליזיס של תאים כתוצאה מהתקפה ויראלית משחרר ממיקרואורגניזמים כימוסינתטיים לסביבה תרכובות פחמן עתירות אנרגיה, ואלה הופכות כך זמינות בעבור יצורים חיים נוספים, כולל מיקרואורגניזמים הטרוטרופיים (Bennett et al., 2013).

לסיכום

התגלית כי בנביעות הידרותרמיות מתקיימים חיים שינתה תובנות באקולוגיה ובתיאוריות על ראשית החיים. שילוב בין מחקרים בתחום המיקרוביולוגיה ומחקרים בתחום הגיאוכימיה חשפו את מקורות האנרגיה המזינים את המערכות האקולוגיות של הנביעות, את המיקרואורגניזמים החיים בהן ואת המסלולים המטבוליים שלהם. חברות מיקרואורגניזמים אלה מעוצבות בעיקר על ידי תנאים גיאוכימיים פיזיים וגיאולוגיים האופייניים לכל שדה נביעות או אפילו לנביעות יחידות; אך דרוש מחקר נוסף כדי לקבוע אם לתנאי הסביבה או ליכולת פיזור המיקרואורגניזמים יש משקל רב יותר בקביעת מגוון היצורים המרכיבים אותן. שיטות ריצוף חדשות מסייעות לאסוף מידע רב על המיקרואורגניזמים בנביעות הידרותרמיות, אך מצריכות שיטות יעילות של אנליזת פעילות ביוכימית או משמעות אקולוגית כדי להדביק את הפער בין הנתונים המתקבלים מרצפים לאלו המתקבלים מפעילות ביולוגית.

המחקר על יחסי הגומלין בין אורגניזמים בנביעות הידרותרמיות, האינטראקציה בינם לבין התנאים הפיזיים והכימיים בנביעות והקשרים בינם לבין מערכות אקולוגיות בקנה מידה עולמי - נמצא עדיין בתחילתו. מהידוע עד כה מתברר שלנביעות הידרותרמיות יש השפעה על מערכות אקולוגיות עולמיות, והן יכולות ללמד אותנו על עקרונות האקולוגיה של מיקרואורגניזמים. מערכות אקולוגיות ייחודיות אלה נמצאות בסכנה בעקבות פעילויות כמו כרייה בעומק האוקיינוס, ונדרש להמשיך ולקדם את המחקר כדי לשמרן ולשקמן.

נביעות הידרותרמיות הן נביעות מים מסדקים בקרקעיות אוקיינוסים וימים שנוצרו בשל פעילות גיאולוגית בקרום כדור הארץ

מקורות

Anantharaman, K., Duhaime, M.B., Breier, J.A., Wendt, K.A., Toner, B.M. & Dick, G.J. (2014): Sulfur oxidation genes in diverse deep-sea viruses. Science 344: 757–760.

Anderson, R.E., Sogin, M.L. & Baross, J.A. (2015): Biogeography and ecology of the rare and abundant microbial lineages in deep-sea hydrothermal vents. FEMS Microbiological Ecology 91: 1–11.

Amend, J.P., McCollom, T.M., Hentscher, M. & Bach, W. (2011): Catabolic and anabolic energy for chemolithoautotrophs in deep- sea hydrothermal systems hosted in different rock types. Geochimica et Cosmochimica Acta 75: 5736–5748.

Bennett, S.A., Coleman, M., Huber, J.A., Reddington, E., Kinsey, J.C., McIntyre, C., Seewald, J.S. & German, Ch.R. (2013): Trophic regions of a hydrothermal plume dispersing away from an ultramafic-hosted vent- system: Von Damm vent- site, Mid-Cayman Rise. Geochemistry, Geophysics, Geosystems 14: 317–327.

Breitbart, M., Bonnain, C., Malki, K. & Sawaya, N.A. (2018): Phage puppet masters of the marine microbial realm. Nature Microbiology 3: 754–766.

Campbell, B.J., Summers Engel, A., Porter, M.L. & Takai, K. (2006): The versatile ε- proteobacteria: key players in sulphidic habitats. Nature Reviews Microbiology 4: 458–468.

Childress, J.J. & Girguis, P.R. (2011): The metabolic demands of endosymbiotic chemoautotrophic metabolism on host physiological capacities. Journal of Experimental Bioiogy 214: 312–325.

Deming, J.A. & Baross, J.A. (1993): Deep- sea smokers: windows to a subsurface biosphere? Geochimica et Cosmochimica Acta 57: 3219–3230.

Dick, G.J., Anantharaman, K., Baker, B.J., Li, M., Reed, D.C. & Sheik, C.S. (2013): Hydrothermal vent plume microbiology: ecological and biogeographic linkages to seafloor and water column habitats. Frontiers in Microbiology 4: 124.

Dick, G.J. & Tebo, B.M. (2010): Microbial diversity and biogeochemistry of the Guaymas Basin deep- sea hydrothermal plume. Environmental Microbiology 12: 1334–1347.

Dick, G.J. (2018): Genomic Approaches in Earth and Environmental Sciences (Wiley Blackwell).

Dubilier, N., Bergin, C. & Lott, C. (2008): Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. Nature Reviews Microbiology 6: 725–740.

Edwards, K.J., Wheat, C.G. & Sylvan, J.B. (2011): Under the sea: microbial life in volcanic oceanic crust. Nature Reviews Microbiology 9: 703–712.

Origins and evolutionary flexibility of chemosynthetic symbionts from deep-sea animals. Biology Bulletin, 223: 123–137.

Prieur, D., Erauso, G. & Jeanthon, C. (1995): Hyperthermophilic life at deep- sea hydrothermal vents. Planetary Space Science 43: 115–122.

Reed, D.C. et al. (2015): Predicting the response of the deepocean microbiome to geochemical perturbations by hydrothermal vents. ISME J. 9: 1857–1869.

Reveillaud, J., Reddington, E., McDermott, J., Algar, C., Meyer, J.L., Sylva, S., Seewald, J., German C.R. & Huber, J.A. (2016): Subseafloor microbial communities in hydrogen-rich vent fluids from hydrothermal systems along the Mid- Cayman Rise. Environmental Microbiology 18: 1970–1987.

Reysenbach, A.L. & Shock, E. (2002): Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems. Science 296: 1077–1082.

Robidart, J.C. et al. (2008): Metabolic versatility of the Riftia pachyptila endosymbiont revealed through metagenomics. Environmental Microbiology 10: 727–737.

Robidart, J.C., Roque, A., Song, P. & Girguis, P.R. (2011): Linking hydrothermal geochemistry to organismal physiology: physiological versatility in Riftia pachyptila from sedimented and basalt-hosted vents. PLOS ONE, 6:e21692.

Sayavedra, L. et al. (2015): Abundant toxin- related genes in the genomes of beneficial symbionts from deep- sea hydrothermal vent mussels. eLife 4, e07966.

Schrenk, M.O., Kelley, D.S., Bolton, S.A. & Baross, J.A. (2004): Low archaeal diversity linked to subseafloor geochemical processes at the lost city hydrothermal field, Mid-Atlantic Ridge. Environmental Microbiology 6: 1086–1095.

Sievert, S.M. & Vetriani, C. (2012): Chemoautotrophy at deep sea vents past, present, and future. Oceanography 25: 218–233.

Stetter, K.O. (1999): Extremophiles and their adaptation to hot environments. FEBS Letters 452: 22–25.

Summit, M. & Baross, J.A. (2001): A novel microbial habitat in the mid-ocean ridge subseafloor. Proeedings National Academy of Science USA 98: 2158–2163.

Takai, K., Nakamura, K., Toki, T., Tsunogai, U., Miyazaki, M., Miyazaki, J., Hisako, H., Nakagawa, S., Nunoura, T. & Horikoshi, K. (2008): Cell proliferation at 122 degrees C and isotopically heavy CH4 production by a hyperthermophilic methanogen under high-pressure cultivation. Proceedings National Academy of Sciences USA 105: 10949–10954.

Van Dover, C.L., Humphris, S.E., Fornari, D., Cavanaugh, C.M., Collier, R., Goffredi, S.K., Hashimoto, J., Lilley, M.D., Reysenbach, A.L., Shank, T.M., Von Damm, K.L., Banta, A., Gallant, R.M., Gotz, D., Green, D., Hall, J., Harmer, T.L., Hurtado, L.A., Johnson, P., McKiness, Z.P., Meredith, C., Olson, E., Pan, I.L., Turnipseed, M., Won, Y., Young, C.R. 3rd, Vrijenhoek, R.C. (2001): Biogeography and ecological setting of Indian Ocean hydrothermal vents. Science 294: 818–823.

Watsuji, T.O. et al. (2015): Molecular evidence of digestion and absorption of epibiotic bacterial community by deep- sea crab Shinkaia crosnieri. ISME J. 9: 821–831.

Wirth, R. (2017): Colonization of black smokers by hyperthermophilic microorganisms. Trends in Microbiology 25: 92–99.

Yoshida-Takashima, Y., Nunoura, T. , Kazama, H., Noguchi, T. , Inoue, K. , Akashi, H., Yamanaka, T. , Toki, T. , Yamamoto, M. , Furushima, Y., Ueno, Y. , Yamamoto, H. & Takai, K. (2012): Spatial distribution of viruses associated with planktonic and attached microbial communities in hydrothermal environments. Applied Environmental Microbiology 78: 1311–1320.

Fortunato, C.S., Larson, B., Butterfield, D.A. & Huber, J.A. (2018): Spatially distinct, temporally stable microbial populations mediate biogeochemical cycling at and below the seafloor in hydrothermal vent fluids. Environmental Microbiology 20: 769–784.

Gardebrecht, A., Markert, S., Sievert, S.M., Felbeck, H., Thürmer, A., Albrecht, D., Wollherr, A., Kabisch, J., Le Bris, N., Lehmann, R., Daniel, R., Liesegang, H., Hecker, M. & Schweder, T. (2012): Physiological homogeneity among the endosymbionts of Riftia pachyptila and Tevnia jerichonana revealed by proteogenomics. ISME Journal 6: 766–776.

German, C.R., Casciotti, K.A., Dutay, J.C., Heimbürger, L.E., Jenkins, W.J., Measures, C.I., Mills, R.A., Obata, H., Schlitzer, R., Tagliabue, A., Turner, D.R., & Whitby, H. (2016): Hydrothermal impacts on trace element and isotope ocean biogeochemistry. Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences, 374:20160035.

Girguis, P.R. & Lee, R.W. (2006): Thermal preference and tolerance of alvinellids. Science 312: 231.

Goffredi, S.K., Waren, A., Orphan, V.J., Van Dover, C.L. & Vrijenhoek, R.C. (2004): Novel forms of structural integration between microbes and a hydrothermal vent gastropod from the Indian Ocean. Applied Environmental Microbiology 70: 3082–3090.

Goffredi, S.K. (2010): Indigenous ectosymbiotic bacteria associated with diverse hydrothermal vent invertebrates. Environmental Microbiology Reports 2: 479–488.

Gonnella, G., Böhnke, S., Indenbirken, D., Garbe-Schönberg, D., Seifert, R., Mertens, C., Kurtz, S., Perner, M. (2016): Endemic hydrothermal vent species identified in the open ocean seed bank. Nature Microbiology 1: 16086.

Hanson, C.A., Fuhrman, J.A., Horner-Devine, M.C. & Martiny, J.B. (2012): Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. Nature Reviews Microbiology 10: 497–506.

Huber, R., Stoffers, P., Cheminee, J.L., Richnow, H.H. & Stetter, K.O. (1990): Hyperthermophilic archaebacteria within the crater and open-sea plume of erupting Macdonald Seamount. Nature 345: 179–182.

Huber, J.A., Butterfield, D.A. & Baross, J.A. (2003): Bacterial diversity in a subseafloor habitat following a deep- sea volcanic eruption. FEMS Microbiology Ecology 43: 393–409.

Huber, J.A. & Holden, J.F. in Magma to Microbe: Modeling Hydrothermal Processes at Ocean Spreading Centers (eds Lowell, R.P., Seewald, J.S., Metaxas, A. & Perfit, M.R.) 215–231 (American Geophysical Union, 2008).

Hugler, M. & Sievert, S.M. (2011): Beyond the Calvin cycle: autotrophic carbon fixation in the ocean. Annual Reviews in Marine Science 3: 261–289.

Kashefi, K. & Lovley, D.R. (2003): Extending the upper temperature limit for life. Science 301: 934.

Kelley, D.S., Baross, J.A. & Delaney, J.R. (2002): Volcanoes, fluids, and life at mid- ocean ridge spreading centers. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 30: 385–491.

Klose, J., Polz, M.F., Wagner, M., Schimak, M.P., Gollner, S. & Bright, M. (2015): Endosymbionts escape dead hydrothermal vent tubeworms to enrich the free-living population. Proceedings National Academy of Science USA 112: 11300–11305.

LaRowe, D.E., Dale, A.W., Aguilera, D.R. & L'Heureux, I. (2014): Modeling micorbial reaction rates in a submarine hydrothermal vent chimney wall. Geochimica et Cosmochimica Acta 124: 72–97.

Lonsdale, P. (1977): Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. Deep Sea Research 24(9): 857-858, IN3-IN4, 859-863.

Mangiapia, M., Brown T-R, W., Chaput, D., Haller, E., Harmer, T.L., Hashemy, Z., Keeley, R., Leonard, J., Mancera, P., Nicholson, D., Stevens, S., Wanjugi, P., Zabinski, T., Pan, C.h., Scott, K.M. (2017): Proteomic and mutant analysis of the CO2 concentrating mechanism of hydrothermal vent chemolithoautotroph thiomicrospira crunogena. Journal of Bacteriology, 199:e00871–16.

McCollom, T.M. & Shock, E.L. (1997): Geochemical constraints on chemolithoautotrophic metabolism by microorganisms in seafloor hydrothermal systems. Geochimica et Cosmochimica Acta 61: 4375–4391.

Meier, D.V., Meier. D,V, Pjevac, P., Bach, W., Hourdez, S., Girguis, P.R., Vidoudez, C., Amann, R., Meyerdierks, A. (2017): Niche partitioning of diverse sulfur oxidizing bacteria at hydrothermal vents. ISME Journal 11: 1545–1558.

Mino, S.H., Makita, T.T., Miyazaki, J., Kato, S.h., Watanabe, H., Imachi, H., Watsuji, T., Nunoura, T., Kojima, S.h., Sawabe, T., Takaiand, K. & Nakagawa, S. (2013): Biogeography of persephonella in deep- sea hydrothermal vents of the Western Pacific. Frontiers in Microbiology 4: 107.

Mora, M., Bellack, A., Ugele, M., Hopf, J. & Wirth, R. (2014): The temperature gradient- forming device, an accessory unit for normal light microscopes to study the biology of hyperthermophilic microorganisms. Applied Environmental Microbiology 80: 4764–4770.

Nunoura, T., Chikaraishi, Y., Izaki, R., Suwa, T., Sato, T., Harada, T., Mori, K., Kato, Y., Miyazaki, M., Shimamura, S., Yanagawa, K., Shuto, A., Ohkouchi, N., Fujita, N., Takaki, Y., Atomi, H. & Takai, K. (2018): A primordial and reversible TCA cycle in a facultatively chemolithoautotrophic thermophile. Science 359: 559–563.

Petersen, J.M., Wentrup, C., Verna, C., Knittel, K. & Dubilier, N. (2012):