

W stronę geomikrobiologii

Andrzej CHLEBICKI, Anna WILCZEK

CHLEBICKI A., WILCZEK A. 2012. **In the way of geomicrobiology.** *Wiadomości Botaniczne* 56(3/4): 7–15.

Geomicrobiology is a highly cross-disciplinary field. In this article we review the biosignatures of microorganisms noted in ancient rocks and meteorites. Some information of rock inhabiting organisms such as bacteria, lichenized and non-lichenized fungi are given. Short characteristic of microcolonial fungi, merystematic fungi and black yeasts living on/in rocks is added. Fungi and cyanobacteria parasitizing shells and corals are also presented.

KEY WORDS: fungi, bacteria, lichens, black yeasts, endolits, rock deterioration, biosignatures, meteorites

Andrzej Chlebicki, Anna Wilczek, Zakład Mykologii, Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, e-mail: a.chlebicki@botany.pl, a.wilczek@botany.pl

WSTĘP

Historię Ziemi dzielimy na dwa eony: prekambry – dzielący się na trzy ery: hadeik (wówczas skały jeszcze się nie zestaliły), archaik i proterozoik oraz drugi eon fanerozoik – dzielący się na trzy ery: paleozoik, mezozoik i kenozoik. Archaik z kolei dzieli się na wczesny archaik i późny archaik (wg Ehrilcha 2002). Najstarszym minerałem ocenianym metodą U-Pb na 4,4 miliarda lat jest cyrkon z kratonu Yilgarn w Zachodniej Australii (Wilde et al. 2001). Najstarszą znaną skałą jest gnejs Acasta z północno-zachodniej Kanady, szacowany na 4,03 miliarda lat (Stern, Bleeker 1998). Najwcześniejsze ślady życia zostały odnotowane około 3,5 miliarda lat temu w ediakarze, w stromatolitach formacji Warrawoona w kratonie Pilbara z Zachodniej Australii. Były to nitkowate bakterie pozbawione przegród. Sinice zostały odkryte w nieco młodszych stromatolitach szacowanych na 3,3–3,5 miliarda lat, również z formacji Warrawoona w obrębie czertu

Apex (Schopf 1993, 2006b). Zidentyfikowane zostały kopalne gatunki sinic z takich rodzajów jak *Archaeosclerotium* Schopf, *Primaevifilum* Schopf, *Eoleptonema* Schopf i *Archaeotrichion* Schopf (Schopf 2006a). Stromatolity z archaiku zostały też odkryte w Grenlandii, Południowej Afryce, Indiach i Kanadzie (Schopf 2006a). Pierwszą wskazówką o możliwości istnienia procesu fotosyntezy jest zmieniony stosunek izotopów C^{12} do C^{13} . Organizmy żywe wybierają lżejsze izotopy. W procesie fotosyntezy jest przeważnie wykorzystywany izotop węgla C^{12} w trakcie pobierania CO_2 z powietrza. Tak więc przyjmuje się, że przesunięcie w kierunku C^{12} świadczy o obecności organizmów żywych. Takie zmiany były obserwowane w ofiolitach z archaiku oszacowanych na 3,8 miliardów lat w Issua na Grenlandii.

Geomikrobiologię można zdefiniować jako poznawanie relacji pomiędzy mikroorganizmami i historią Ziemi (Ehrilch 2002). Geomykologia dotyczy grzybów sensu lato. Geomikrobiologia

jest czymś innym niż biogeochemia mikroorganizmów czy też ekologia mikroorganizmów, choć wszystkie te dyscypliny częściowo zachodzą na siebie. Przedmiotem tego artykułu będzie działalność mikroorganizmów, głównie grzybów i bakterii, związanych ze skałami powstałymi na drodze procesów chemicznych i biochemicznych.

ORGANIZMY NASKALNE

Skały to bardzo różnorodna grupa podłoża. Obecnie znanych jest kilka tysięcy różnych skał oraz ponad 4000 różnych minerałów. Wśród samych wapieni występujących w Polsce możemy wyróżnić kilkadziesiąt rodzajów. W większości będą to wapienie biochemiczne i organogeniczne, rzadziej chemiczne. Kolejną grupą skał są skały magmowe jak granit, gabbro, bazalt, dioryt, granodioryt i porfir a także metamorficzne jak np. marmury, gnejsy i wiele innych.

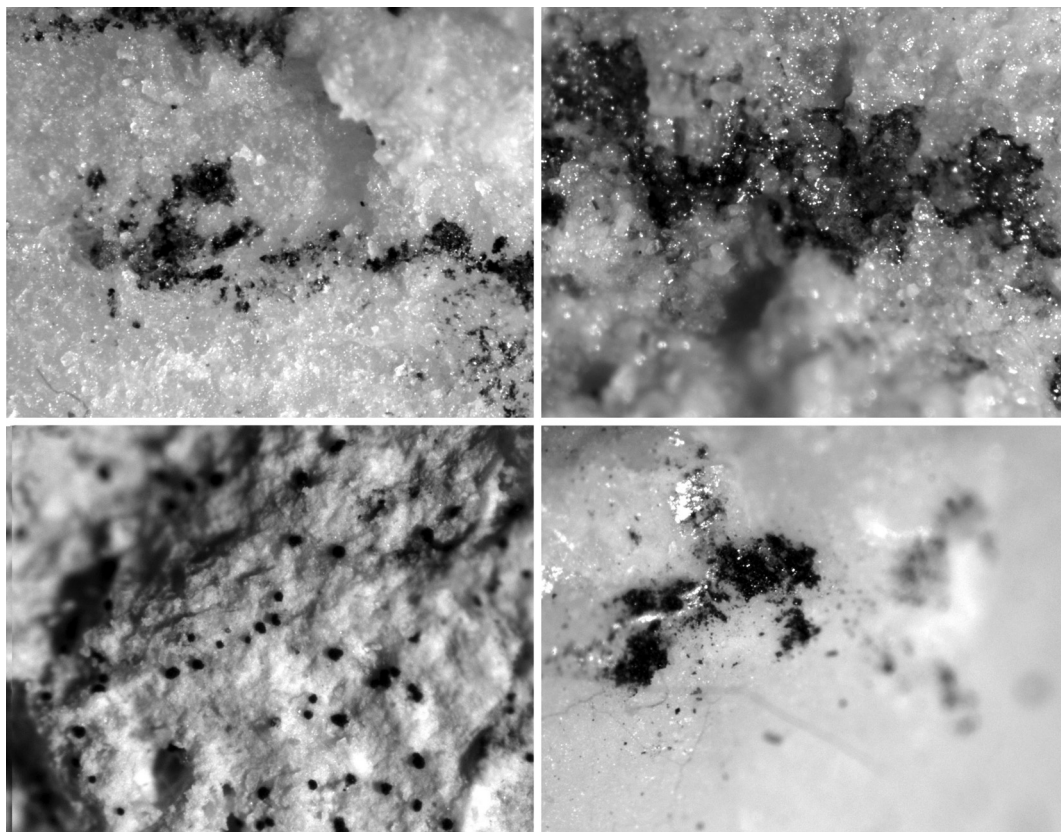
Do organizmów naskalnych możemy zaliczyć przede wszystkim bakterie, w tym sinice, ponadto grzyby nielichenizujące, porosty (grzyby lichenizujące) i mszaki. Spośród nich najbardziej znane są porosty naskalne, najczęściej spotykane w różnych masywach w górach oraz na głazach narzutowych i konstrukcjach z betonu (np. Motyka 1924, 1926, Krawiec 1938, Nowak 1960, Tobolewski 1961, Kiszka, Lipnicki 1993, Kossowska 2001, 2008, Krzewicka 2004, 2012, Flakus 2007, 2008). Bakterie endolityczne są przedmiotem badań w bardzo wielu laboratoriach na całym świecie, są to też najbardziej wyspecjalizowane litobionty o najszerszej skali środowisk. Sinicami naskalnymi w Polsce zajmował się prof. Karol Starmach (Starmach 1964, 1966, 1975, 1989). Stosunkowo niewiele natomiast wiadomo o grzybach nielichenizujących występujących na skałach w Polsce. Powstało zaledwie kilka prac, m.in. Chlebicki i Majewska (2010) opisali morfologię gatunku *Zasmidium cellare* Pers. występującego w podziemiach wytwórni alkoholu w Szczecinie, z kolei Chlebicki i Lorenc (2006) odnotowali występowanie leśnego saprotrofa *Physisporinus vitreus* (Pers.) P. Karst. na ścianach kopalni złota

w Złotym Stoku, oraz Chlebicki i Zielenkiewicz (2008) odnotowali 6 gatunków grzybów wyizolowanych z naskalnego biofilmu w tej samej kopalni. Owczarek przebadła szczepy tzw. czarnych drożdży wyizolowane z wapiennych skał Jury Krakowsko-Częstochowskiej, m.in. typowo skalne gatunki z rodzaju *Coniosporium* Link (Majewska 2011). Chlebicki (2007) krótko przedstawił problematykę litobiontów obejmującą nielichenizujące grzyby epi- i endolityczne. Od tego czasu wiedza na temat litobiontów znacznie się poszerzyła. Obecnie coraz więcej europejskich badaczy zajmuje się grzybami występującymi na skałach w całej Europie.

Udział grzybów w procesie biomineralizacji oraz deterioracji skał i minerałów jest nadal słabo poznany. Można wyróżnić pięć grup grzybów biorących udział w tym procesie:

1. Grzyby lichenizujące (porosty);
2. Grzyby tworzące ektomykoryzy i mykoryzy z *Ericaceae*;
3. Grzyby saprotroficzne (*Eurotiales*, przeważnie z rodzaju *Penicillium* Link) i RIF (ang. *rock inhabiting fungi*) czyli tzw. czarne drożdże należące do *Eurotiomycetidae*: *Chaetothyriales* i *Verrucariales*, które na skałach rozwijają się w sposób merystatyczny;
4. Oligotroficzne czarne drożdże (*Dothideomycetidae*: *Dothideales* i *Capnodiales*), słabe konkurencyjnie RIF, które na skałach również rozwijają się w sposób merystatyczny;
5. Saprotroficzne grzyby podstawkowe tworzące białą i brunatną zgniliznę drewna.

Najbardziej znana grupa litobiontycznych grzybów to czarne drożdże (Ryc. 1, 2). Spektrum ekologiczne tzw. czarnych drożdży i gatunków z nimi spokrewnionych jest bardzo szerokie. Występują w glebie, murszejącym drewnie, są endofitami roślin, zasiedlają skały od zewnątrz tworząc wraz z bakteriami patynę, kolonizują też skały od wewnątrz, jako endolity, niszczą pomniki, ceramikę i elewacje budynków, występują w ściekach, w łazienkach, zmywarkach i biofiltrach, ponadto kolonizują drewno nasączone pochodnymi benzenu, jak słupy telegraficzne, podkłady kolejowe, zanieczyszczają paliwa w tym również paliwa samolotowe, są



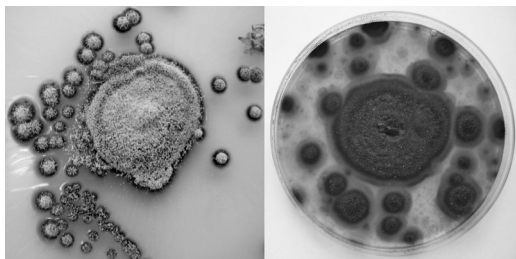
Ryc. 1. Czarne drożdże odnotowane na wapieniach krynowidowych w Oblazowej (fot. A. Chlebicki).

Fig. 1. Black Yeasts growing on crinoidal limestone from Oblazowa (phot. A. Chlebicki).

niebezpiecznymi patogenami człowieka i innych ssaków oraz płazów, rzadziej występują pod ziemią i w powietrzu. Ze względu na zwiększający się udział czarnych drożdży w naszym najbliższym ludzkim środowisku i wzrastającym zagrożeniem zdrowia ludzi i zwierząt, ta grupa organizmów powinna być dokładniej zbadana w Polsce.

Badania czarnych drożdży zaczęły się w 1969 roku. Charakterystyczną cechą tych organizmów są dwie fazy życiowe: drożdżopodobna i mycelialna. W fazie drożdżopodobnej grzyby te występują w postaci pojedynczych komórek lub niewielkich skupień. Charakteryzują się także merystematycznym typem wzrostu (Ryc. 3), dzięki któremu tworzą się agregaty komórek powstałe na skutek izodiametrycznych podziałów (Hoog de, Hermanides-Nijhof 1977, Sterfingler

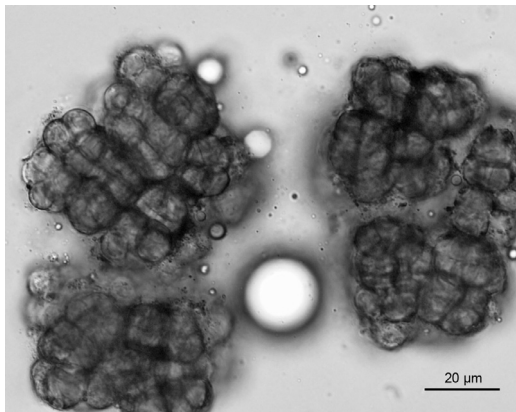
2006). Zarówno komórki jak też i strzępki w fazie mycelialnej zawierają melaninę DHN. Jak wiadomo (Gueidan et al. 2011) organizmy te istnieją już od milionów lat. W przyrodzie występują jako anamorfy rozmnażające się wegetatywnie poprzez konidia i propagule (Sterfingler et al. 1999). W stadium anamorfy rekombinacja jest utrudniona bądź niemożliwa a równocześnie presja mutacyjna w zajmowanych przez te grzyby siedliskach jest dość silna. Jak więc wytłumaczyć można ich bujny rozkwit? Laura Selbman i Sybren de Hoog zatytułowali jeden ze swoich wykładów: „Million years without sex and still happy”. W tym wypadku uproszczenie cyklu życiowego okazało się ważniejsze niż korzyści wynikające z rekombinacji dostępnej w przypadku rozmnażania płciowego. Mutacje letalne są natychmiast usuwane, natomiast sam



Ryc. 2. Szczepy czarnych drożdży: *Exophiala sideris* Seyedmousavi, Badali & de Hoog, i *Phialophora* sp. zebrane w kopalniach (fot. A. Chlebicki).

Fig. 2. Strains of Black Yeasts: *Exophiala sideris* Seyedmousavi, Badali & de Hoog and *Phialophora* sp. collected in mines (phot. A. Chlebicki).

genom jest zwielokrotniony, co prawdopodobnie zapewnia stabilność genetyczną. RIF należące do *Dothideomycetidae* wykształciły strategię umożliwiającą adaptację do życia w skalnym środowisku poprzez uproszczenie cyklu życiowego i możliwość zatrzymania procesów metabolicznych (życie w uśpieniu). Są to organizmy, które były odkryte w materiałach z późnego dewonu (Gueidan et al. 2011). Natomiast RIF należące do *Eurotiomycetidae* pojawiły się w triasie, wykształciły bardziej zaawansowane przystosowania. Grzyby te na skałach współwystępowały i nadal współwystępują z porostami tworzącymi



Ryc. 3. Merystematyczny wzrost komórek *Aureobasidium pullulans*, na kamiennym ścianie w podziemiach zakładu „Polmos” w Szczecinie (fot. A. Chlebicki).

Fig. 3. Merystematic cells' growth of *Aureobasidium pullulans* on rock wall in subterranean corridors of „Polmos” in Szczecin (phot. A. Chlebicki).

mykotoksyny. Dzięki takiemu układowi zaadaptowały się do życia w toksycznym środowisku, potrafią utrzymywać metabolizm w obecności toksyn takich jak aromatyczne węglowodory, metale ciężkie i metaloidy. Zanieczyszczenia powietrza w obecnej skali to zjawisko nowe, wcześniej były wybuchy wulkanów, które również dostarczały toksycznych substancji, jednak były to zjawiska rzadkie i przestrzennie oddzielone od siebie. Konieczność współbywania czarnych drożdży na skałach z toksycznymi substancjami produkowanymi przez porosty spowodowała powstanie adaptacji do życia w toksycznym środowisku. Potrafią asymilować zanieczyszczenia z powietrza, traktując je jako źródło węgla i energii. Czarne drożdże, sinice i porosty mogą niszczyć nawet tak twarde skały jak granity. Istniejące w skałach szczeliny, pęknięcia i pory są penetrowane przez grzyby, dzięki uwalnianiu protonów (H^+) skały są rozpuszczane (choć nie wszystkie) i potem taka płynna matrix jest wykorzystywana do produkcji wtórnych minerałów cementujących szczeliny i pęknięcia (Verrecchia 2000). Znanych jest kilka hipotez dotyczących RIF np. „rock-eating fungi” (Jongmans et al. 1997) i „rock building fungi” (Fomina et al. 2010) a także hipotezy dotyczące sposobu wykorzystania środowiska skalnego (Ruibal et al. 2009). Udział mikroorganizmów w deterioracji skał w obszarach zurbanizowanych w Polsce był przedmiotem badań niewielkiej grupy uczonych, np. Smyk, Drzał (1962), Strzelczyk (1967), Smyk (1991), Michalik, Wilczyńska-Michalik (2002) oraz Wilczyńska-Michalik (2004), natomiast w Krakowie temat zanieczyszczeń środowiska miejskiego był przedmiotem badań ponad 40 autorów.

Pierwsze prace poświęcone deterioracji skał przez czarne drożdże zostały przeprowadzone w drugiej połowie XX wieku w Niemczech (Krumbein 1969). Sterflinger i Prillinger (2001) badały RIF z obszarów zurbanizowanych Wiednia. Każdego roku pojawiają się nowe artykuły poświęcone czarnym drożdżom (patrz Programme & Abstract Book of 15th International Biodeterioration & Biodegradation Symposium in Vienna 2011). Wiodącą placówką zajmującą

się czarnymi drożdżami jest Instytut CBS w Utrechcie. Pracują tam mykolodzy z całego świata pod opieką dr. Sybrena de Hoog'a.

ENDOLITY MUSZLI I RAF KORALOWYCH

Musze małży składają się zazwyczaj z kilku warstw: konchiolinowej, porcelanowej i perłowej (periostrakum, mezostrakum i hipostrakum). Ta ostatnia warstwa jest zbudowana z drobnych blaszek aragonitu i biopolimeru konchioliny, która spaja te blaszki ze sobą. Muszle są zasiedlane zarówno przez glony jak i grzyby. Glony preferują mineralną część muszli, natomiast grzyby częściej są spotykane w organicznych warstwach. Endolityczne grzyby występujące w muszlach zostały po raz pierwszy zaobserwowane przez Eduarda Borneta i Charla Flahaulta (Bornet 1891). Zostały opisane dwa gatunki: *Ostracablabe implexa* Bornet & Flahault i *Lithopythium gangliiforme* Bornet & Flahault wyróżniające się morfologicznymi cechami strzępek (zgrubienia o specyficznych kształtach). Korytarze wydrążone przez strzępki grzybów wewnątrz muszli mają jednakową średnicę, tak samo jak w przypadku sinic np. *Plectonema terebrans* Bornet & Flahault ex Gomont. Natomiast jedynie grzyby wytwarzają rozdwojone korytarze. Rozgałęzienia te powstają dzięki wytwarzaniu strzępek drugiego rzędu ze zgrubień. W niewielkim stopniu są też zbadane grzyby i glony zasiedlające rafy koralowe. Uważa się, że endolityczne glony są korzystne dla koralowców, grzyby zaś przeciwnie, są przyczyną chorób koralu. Endolityczne glony i grzyby bardzo szybko zasiedlają tworzące się kolejne warstwy raf koralowych. Endolityczne glony są w pewnym stopniu chronione przez polipy przed konkurencją ze strony glonów żyjących na powierzchni i przed zgrzyzaniem przez małe skorupiaki, jednakże grzyby atakują zarówno polipy jak też endolityczne glony. Kendrick i wsp. (1982) wyizolowali kilkanaście gatunków grzybów z koralu. Okazało się, że należą one do rodzaju *Aspergillus* P. Micheli ex Link. Są to prawdopodobnie stare populacje, odpowiednio

przystosowane do życia w morzach i oceanach (Kohlmeyer, Kohlmeyer 1979). Korale atakowane przez grzyby potrafią zalepić węglanem wapnia korytarze wytworzone przez strzępki grzybów, podobnie jak to czynią małże otaczające masą perłową drobiny piasku. Niemniej grzyby potrafią bardzo szybko przedostać się poprzez takie zabezpieczenia do nowo tworzących się warstw koralu. Bardzo często grzyby wykorzystują endolityczne glony i wtedy zielona barwa tych glonów przechodzi w czarną (glony giną), powstają wtedy czarne pasy z substancji podobnej do taniny, ułożone podobnie jak pierścienie na przekroju pnia drzewa (Le Campion-Alsumard et al. 1995).

BIOLOGICZNE ŚLADY (ANG. BIOSIGNATURES) MIKROORGANIZMÓW W SKAŁACH

W skałach możemy spotkać różnego rodzaju pozostałości działalności mikroorganizmów. Będą to morfologiczne, chemiczne i izotopowe ślady działania tych organizmów. Organizmy mają swoją komórkową strukturę i właściwy skład chemiczny, ponadto przeprowadzają różne procesy chemiczne i fizyczne, dzięki nim powstają różne produkty ich metabolizmu – wszystko to razem wzięwszy może być zachowane w skałach w mniejszym lub większym stopniu. Oczywiście im starsze skały, tym mniejsze prawdopodobieństwo zachowania tych śladów ze względu na różne czynniki, jakim skały te były poddawane w przeszłości (ciśnienie, temperatura, przemieszczenia skał itp.).

Najczęściej związki organiczne obecne w teoriach powstawały bez udziału organizmów żywych (być może, dalsze badania zmieniają ten pogląd). Również obecność związków organicznych i ich struktura w ziemskich skałach niekoniecznie świadczy o obecności organizmów żywych. Tworzenie się związków organicznych na drodze syntezy czysto chemicznej, bez udziału żywych organizmów, było notowane już od dawna. Łudząco podobne do dzielących się mikroorganizmów krzemowo-węglowe struktury zwane bakteriomorfami są produktem syntezy

chemicznej (Garcia Ruiz et al. 2003). Jak więc odróżnić ślady działalności organizmów żywych od bardzo podobnych struktur powstałych bez udziału organizmów? Jest wiele takich kryteriów (Westall, Cavalazzi 2011):

a) nadmiar enancjomeryczny (związki organiczne mogą występować w dwu formach przestrzennych zwanych enancjomerami odmiennie skręcających światło spolaryzowane), nadmiar oznacza to, że jedna z tych form będzie w przewadze,

b) chiralność – występowanie dwu lustrzanych form (enancjomerów) związane jest z tzw. chiralnością, wynikającą z budowy geometrycznej takich związków (obecność centrów), która umożliwia powstanie dwu enancjomerów,

c) diastereoizomeryczne preferencje, czyli istnienie różnych geometrycznych izomerów danego związku (np. cis-trans, ale nie są one odbiciami lustrzanymi), które nie są enancjomerami, wykazują bowiem różnice we właściwościach fizycznych np. forma mezo- kwasu winowego,

d) powtarzające się podjednostki związków (struktura polimeryczna cząsteczek),

e) δC^{13} , czyli stosunek izotopów C^{12}/C^{13} . Zwiększenie ilości izotopu C^{12} oznacza zaistnienie procesu wywołanego przez organizmy żywe.

Z kolei Schopf i Walter (1983) wymieniają następujące kryteria oceny skamieniałości:

1. Skały osadowe zawierające mikroskamieniałości powinny być dokładnie wydatowane, najlepiej metodą U-Pb.

2. Kopalne mikroorganizmy powinny znajdować się wewnątrz skalnej próby (wyklucza się w ten sposób współczesne bakterie, które mogłyby się dostać jako zanieczyszczenia).

3. Kopalne mikroorganizmy powinny być w tym samym wieku, jak skalna próba, w której się znajdują.

4. Przedstawione kopalne ślady mikroorganizmów powinny mieć rzeczywiste biologiczne pochodzenie.

W obrębie oceanicznych ryftów dochodzi stale do podwodnych wylewów bazaltowej lawy. Szkliste obrzeża (szkliwo wulkaniczne,

obsydian itp.) takich podwodnych erupcji są bardzo szybko kolonizowane przez chemolitotroficzne bakterie, w tym utleniające żelazo bakterie *Gallionella ferruginea* Ehrenberg 1838 i *Mariprofundus ferrooxydans* Emerson et al. 2007 (Emerson et al. 2007). Ślady działalności bakterii są też widoczne w skamieniałej podwodnej lawie, o czym świadczy skład izotopów C^{13} , a także obecność struktur komórkowych widocznych w SEM. Bakterie są notowane w podwodnych bazaltowych skałach nawet 1,5 km poniżej dna morskiego. Ślady procesów życiowych bakterii są też odkrywane w kopalnych skałach bazaltowych (tzw. ofiolitach) dawnych oceanów znajdujących na powierzchni (np. w ofiolitach cypryjskich szacowanych na 90 mln lat. Takie ślady zostały także odkryte w pasie zieleńców Barberton w Południowej Afryce oceanicznych na 3,5 miliarda lat (Furnes et al. 2004). Ostatnio wyizolowano grzyby z rodzaju *Penicillium* Link z oceanicznych osadów szacowanych na 100 mln lat (Monastersky 2012). Byłyby to jedne z najstarszych żywych organizmów. Część mikrobiologów sądzi, że materiał pobrany z dna został później zakażony, jednak znane są wyniki badań osadów oceanicznych pobranych z głębokości 127 m, które wykazały obecność DNA co najmniej ośmiu grup grzybów, z tego cztery szczepy udało się wyhodować na pożywkach. Działalność grzybów w tak ekstremalnym dla eukariontów środowisku jest zaskakująca. Ich rola polega na szybszym rozkładzie materii, niż by to potrafiły zrobić bakterie.

Najbardziej spektakularne wyniki uzyskano badając skład meteorytu Murchison CM2 (zaliczanego do tzw. węglistych chondrytów). Do niedawna był to najlepiej zbadany materiał pozaziemski. Wśród odkrytych kilkunastu tysięcy związków organicznych zidentyfikowano 79 aminokwasów, a także zasady: uracyl i ksantynę. Zidentyfikowane związki zawierają ciężki izotop węgla C^{14} , który powstaje głównie w kosmosie. Wyklucza to podejrzenie, że związki te mogły powstać na Ziemi, świadczy o tym także jednokrotna liczba aminokwasów lewoskrętnych i prawoskrętnych (aminokwasy wytworzone przez organizmy ziemskie są najczęściej lewoskrętne).

Meteoryt Murchison może być nieco starszy od Słońca. Po zbadaniu składu tego meteorytu wywnioskowano, że złożoność związków organicznych przed powstaniem układu słonecznego była większa niż to jest obecnie widoczne na Ziemi. Nie wszystkie związki organiczne obecne wewnątrz tego meteorytu zostały wyizolowane. Meteoryty mogły być źródłem substancji organicznych docierających do różnych systemów planetarnych. We wczesnym „dzieciństwie” Ziemi jej powierzchnia była bombardowana meteoritami podobnymi do meteorytu Murchison zawierającymi znaczne ilości aminokwasów. Mogło to mieć znaczenie dla procesu tworzenia się życia na Ziemi. Obecnie szacuje się udział materii organicznej w komecie Halleya aż na 10% materii organicznej Ziemi. Jest to bardzo dużo. Jesteśmy w przededniu ujawnienia wyników badań marsjańskich skał przeprowadzonych z udziałem marsjańskiego łazika Curiosity zaopatrzonego w aparaturę SAM. Ma to nastąpić w grudniu 2012.

Odkrycia poczynione przez geomikrobiologów w XX wieku miały wpływ na teorię ewolucji życia na Ziemi. Należą do nich takie odkrycia jak poznanie składu meteorytów skalnych, kopalne ślady życia z prekambriu, aktywność bakterii w hydrotermalnych źródłach jak też w wylewach magmy na dnach oceanów. Coraz więcej badań jest związanych z naskalnymi organizmami, które wkraczają w nasze zurbanizowane środowisko życia.

PODZIĘKOWANIA. Dziękujemy Marii Kossowskiej, Ewie Popko i Redakcji *Wiadomości Botanicznych* za sugestie i cenne uwagi.

LITERATURA

- BORNET E. 1891. Sur l'*Ostracoblabe implexa* Born. et Flah. *Jardin botanique* **5**(1): 397–400.
- CHLEBICKI A. 2007. Nielichenizujące grzyby epi- i endolityczne (litobionty). *Wiadom. Bot.* **51**(1/2): 5–13.
- CHLEBICKI A., LORENC M. 2006. The troglophile fungus, *Physisporinus vitreus* on a mine wall at Złoty Stok, Poland. *Polish Bot. J.* **22**: 149–154.
- CHLEBICKI A., MAJEWSKA M. 2010. *Zasmidium cellare* in Poland. *Acta Mycol.* **45**(1): 139–142.
- CHLEBICKI A., ZIELENKIEWICZ U. 2008. Grzyby mikroskopijne występujące w bakteryjnym biofilmie ze Sztolni Gertrudy (Złoty Stok). *Przyroda Sudetów* **11**: 43–56.
- EHRlich H. L. 2002. Geomicrobiology. Marcel Dekker, Inc., New York–Basel.
- EMERSON D., RENTZ J. A., LIBURN T., DAVIS R. E., ALDRICH H., CHAN C., MOYER C. L. 2007. A novel lineage of proteobacteria involved in formation of marine Fe-oxidizing microbial mat communities. *PLoS ONE*, **2**, doi: 10.1371/journal. Pone. 0000667.
- FLAKUS A. 2007. Lichenized and lichenicolous fungi from mylonitized areas of the subnival belt in the Tatra Mountains (Western Carpathians). *Annales Botanici Fennici* **44**: 427–449.
- FLAKUS A. 2008. Porosty piętra turniowego w Tatrach polskich na tle czynników siedliskowych. [Praca doktorska wykonana w Instytucie Botaniki im. W. Szafera PAN].
- FOMINA M., BURFORD E. P., HILLIER S., KIERANS M., GADD G. M. 2010. Rock-building fungi. *Geomicrobiology Journal* **27**: 624–629.
- FURNES H., BANERJEE N. R., MUEHLENBACHS M., STAUDIGEL H., DE WIT M. 2004. Early life recorded in Archean pillow lavas. *Science* **304**: 578–581.
- GARCIA-RUIZ J. M., HYDE S. T., CARNERUP A. M., CHRISTY A. G., VAN KRANENDONK M. J., WELHAM N. J. 2003. Self-assembled silica-carbonate structures and detection of ancient microfossils. *Science* **302**: 1194–1197.
- GUEIDAN C., RUIBAL C., DE HOOG S., SCHNEIDER H. 2011. Rock-inhabiting fungi originated during periods of dry climate in the late Devonian and middle Triassic. *Fungal Biol.* **115**: 987–996.
- HOOG G. S. DE, HERMANIDES-NIJHOF E. J. 1977. The black yeasts and allied hyphomycetes. Studies in Mycology, 15. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
- JONGMANS A. G., VAN BREEMEN N., LUNDSTRÖM U., VAN HEES P. A. W., FINLAY R. D., SRINIVASAN M., UNESTAM T., GIESLER R., MELKERUD P. A., OLSSON M. 1997. Rock-eating fungi. *Nature* **389**: 682–683.
- KENDRICK B. W., RISK M. J., MICHAELIDES J., BERGMAN K. 1982. Amphibious microborers: bioeroding fungi isolated from live corals. *Bulletin of Marine Science* **32**: 862–867.
- KISZKA J., LIPNICKI L. 1993. Wstępne uwagi o wynikach badań lichenoflory głazów narzutowych w rezerwacie „Kręgi Kamienne”. W: M. REJEWSKI, A. NIENARTOWICZ, M. BOIŃSKI (eds.), Tuchola Forests. Natural Value – Conservation Problems – Future. Nicholas Copernicus University Press, Toruń, s. 108–110.
- KOHLMEYER J., KOHLMEYER E. 1979. Marine mycology: the higher fungi. Academic Press, New York.
- KOSSOWSKA M. 2001. Epilithic lichens on serpentinite rocks in Poland. *Polish Bot. J.* **46**(2): 191–197.

- KOSSOWSKA M. 2008. Lichens growing on calcareous rocks in the Polish part of the Sudety Mountains. *Acta Botanica Silesiaca. Monographiae*, 3. Zakład Bioróżnorodności i Ochrony Szaty Roślinnej. Instytut Biologii Roślin Uniwersytetu Wrocławskiego, Wrocław.
- KRAWIEC F. 1938. Flora epilithyczna głazów narzutowych zachodniej Polski (Die epilithische Flora der erratischen Blöcke Westpolens). *Poznańskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk, Ser. B* 2, *Prace komisji matematyczno-przyrodniczej* 9. Nakł. Pozn. Tow. przyj. nauk; Jachowski in Komm., Poznań.
- KRUMBEIN W. E. 1969. Über den Einfluß der Gesteinsverwitterung auf die exogene Dynamik (Verwitterung und Krustenbildung). *Geologische Rundschau* 58: 333–363.
- KRZEWICKA B. 2004. The lichen genera *Lasallia* and *Umbilicaria* in the Polish Tatra Mts. *Polish Bot. Stud.* 17: 1–88.
- KRZEWICKA B. 2012. A revision of *Verrucaria* s.l. (*Verrucariaceae*) in Poland. *Polish Bot. Stud.* 27: 3–143.
- LE CAMPION-ALSUMARD T., GOLUBIC S., HUTCHINGS P. 1995. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* 117: 149–157.
- LIPNICKI L. 1998. Kształtowanie się flory porostów zasiedlających głazy narzutowe (Formation of lichen flora populating erratic blocks). W: K. CZYŻEWSKA (red.), Kształtowanie się flor porostów na podłożach o cechach pionierskich. *Monographiae Botanicae*, 84. Polskie Towarzystwo Botaniczne, Łódź, s. 5–38.
- MAJEWSKA M. 2011. Biodiversity of Cracow-Czestochowa Upland limestone-inhabiting fungi-summary of preliminary studies. W: K. STERFLINGER, G. PINAR (eds.), *15th International Biodeterioration & Biodegradation Symposium 19–24 September 2011*, Vienna, s. 230.
- MICHALIK M., WILCZYŃSKA-MICHALIK W. 2002. Biological impact on weathering of granitoids in the High Tatra Mts. *Geologica Carpathica* 53: 236–239.
- MONASTERSKY R. 2012. Ancient fungi found in deep-sea mud. *Nature* 492: 163.
- MOTYKA J. 1924. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. II Teil: Die epilithischen Assoziationen der nitrophilen Flechten im Polnischen Teile der Westtatra. *Bull. Int. Acad. Polon. Sci., Cl. Sci. Math., Ser. B, Sci. Nat.* 9–10: 835–850.
- MOTYKA J. 1926. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. VI Teil: Studien über epilithischen Flechtengesellschaften. *Bull. Int. Acad. Polon. Sci., Cl. Sci. Math., Ser. B, Sci. Nat.* 3–4: 189–227.
- NOWAK J. 1960. Naskalne zespoły porostów Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej. *Fragm. Florist. Geobot.* 6(3): 323–392.
- RUIBAL C., GUEIDAN C., SELBMANN L., GORBUSHINA A. A., CROUS P. W., GROENEWALD J. Z., MUGGIA L., GRUBE M., ISOLA D., SCHOCH C. L., STALEY J. T., LUTZONI F., DE HOOG G. S. 2009. Phylogeny of rock-inhabiting fungi related to *Dothideomycetes*. *Stud. Mycol.* 64: 123–133.
- SCHOPF J. W. 1993. Microfossils of the Early Archean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640–646.
- SCHOPF J. W. 2006a. Fossil evidence of Archean life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361(1470): 869–885.
- SCHOPF J. W. 2006b. Kolebka życia. O narodzinach i najstarszych śladach życia na Ziemi. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- SCHOPF J. W., WALTER M. R. 1983. Archean microfossils: new evidence of ancient microbes. W: J. W. SCHOPF (ed.), *Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution*. Univ. Press, Princeton, Princeton, s. 214–239.
- SMYK B. 1991. Mikroorganizmy a degradacja zabytkowych obiektów architektury i sztuki. *Aura* 5: 27–30.
- SMYK B., DRZAŁ M. 1962. Badania nad występowaniem i rolą mikroflory na krasowych terenach wapiennych Polski południowej. Część I. *Acta Agraria et Silvestria* 2: 71–97.
- STARMACH K. 1964. Glony na wilgotnych skałach nadmorskich w Warnie (Bułgaria). *Acta Hydrobiol.* 6(3): 159–170.
- STARMACH K. 1966. Glony naskalne w Dolinie Chochołowskiej w Tatrach. *Fragm. Florist. Geobot.* 12(4): 527–531.
- STARMACH K. 1975. Glony w Wąwozie Szczepańskim w Piecinach. *Fragm. Florist. Geobot.* 21(4): 537–547.
- STARMACH K. 1989. Glony zlewni potoku Kryniczanka. W: A. S. KLECZKOWSKI (red.), *Zagrożenie i ochrona środowiska przyrodniczego*. Studia Ośrodka Dokumentacji Fizjograficznej, 17. Zakład Narodowy im. Ossolińskich – Wydaw. PAN, Wrocław, s. 373–400.
- STERFLINGER K. 2006. Black yeasts and meristematic fungi: ecology, diversity and identification. W: G. PÉTER, C. ROSA (eds.), *Biodiversity and ecophysiology of yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, s. 501–514.
- STERFLINGER K., DE HOOG G. S., HAASE G. 1999. Phylogeny and ecology of meristematic ascomycetes. *Stud. Mycol.* 43: 5–22.
- STERFLINGER K., PRILLINGER H. 2001. Molecular taxonomy and biodiversity of rock fungal communities in an urban environment (Vienna, Austria). *Antonie Van Leeuwenhoek* 80: 275–286.
- STERN R. A., BLEEKER W. 1998. Age of the world's oldest rocks refined using Canada's SHRIMP the Acasta gneiss complex, Northwest Territories, Canada. *Geoscience Canada* 25: 27–31.
- STRZELCZYK A. 1967. Udział drobnoustrojów w niszczeniu

- kamienia. W: M. GRADOWSKI, L. KRZYŻANOWSKI, Ł. TATARKIEWICZ (red.), *Konserwacja Kamienia w Architekturze i Rzeźbie. Materiały z konferencji w Toruniu w dniach 20–22 października 1966*. Biblioteka Muzealnictwa i Ochrony Zabytków. Seria B, 19. Ministerstwo Kultury i Sztuki. Zarząd Muzeów i Ochrony Zabytków, Warszawa, s. 123–128.
- TOBOLEWSKI Z. 1961. Associations of saxicolous lichens in the Gory Stolowe Mts. *Bulletin de la Société des Amis des Sciences et des Lettres de Poznan, ser. D* 1961 (Livraison II): 43–63.
- VERRECCHIA E. P. 2000. Fungi and sediments. W: R. E. RIDING, S. M. AWRAMIK (eds.), *Microbial sediments*. Springer, Berlin, s. 69–75.
- WESTALL F., CAVALAZZI B. 2011. Biosignatures in rocks. W: J. REITNER, V. THIEL (eds.), *Encyclopedia of Geobiology*. Springer, Dordrecht, s. 189–201.
- WILCZYŃSKA-MICHALIK W. 2004. Influence of atmospheric pollution on the weathering of stones in Cracow monuments and rock outcrops in Cracow, Cracow–Częstochowa Upland and the Carpathians. Wydawnictwo Naukowe Akademii Pedagogicznej, Kraków.
- WILDE S. A., VALLEY J. W., PECK W. H., GRAHAM C. M. 2001. Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago. *Nature* **409**: 175–178.