

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno – matematički fakultet

Biološki odsjek

Uloga mikrobne petlje u ekologiji oceana

The role of microbial loop in the ecology of the ocean

Zlatka Plavec

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate study of Biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Zrinka Ljubešić

Zagreb, 2017.

SADRŽAJ:

1. UVOD	1
2. KLASIČAN HRANIDBENI LANAC	1
3. BIOGEOKEMIJSKI CIKLUSI	2
3.1. Ciklus dušika	2
3.2. Ciklus fosfora	3
3.3. Ciklus sumpora	3
3.4. Željezo	4
4. MIKROBNA PETLJA	5
4.1. Mikrobna pumpa	10
4.2. Povezanost mikrobne petlje i fitoplanktona	10
5. ZAKLJUČAK	13
6. LITERATURA	13
6.1. Slike	14
SAŽETAK	16
SUMMARY	16

1. UVOD

Razvojem tehnologije se otkriva sve veća uloga mikroorganizama u ekološkim procesima na Zemlji. Oceani prekrivaju više od 70% Zemljine površine te imaju veliki utjecaj i na organizme na kopnu. U oceanu mikroorganizmi imaju ulogu u mikrobnoj petlji koja je usko povezana sa učinkovitosti fotosinteze fitoplanktona, trofičke razine koja je zaslužna za više od 50% kisika u atmosferi, kontroli količine CO₂, nukleaciji oblaka te time i zagrijavanju oceana i ukupne Zemljine površine.

Cilj ovog rada je upoznati se sa kruženjem tvari i prijenosom energije u ekosustavu oceana te koju ulogu imaju mikrobi u njezinom kruženju, a isto tako i značaj mikrobne petlje za cjelokupni Zemljin ekosustav. Da bi mogli shvatiti njezin značaj prvo trebamo obratiti pozornost na klasičan hranidbeni lanac i cikluse elemenata potrebnih za procese primarnih proizvođača, tj. najniže trofičke razine u klasičnom hranidbenom lancu.

2. KLASIČAN HRANIDBENI LANAC

Hranidbeni lanac se općenito definira kao prijenos energije sa nižih na više trofičke razine. Pri tom se dio energije izgubi kao toplina, respiracijom, ekskrecijom ili kao mehanička energija. Zbog smanjenja dostupne energije sa porastom trofičke razine ukupna biomasa organizama se smanjuje na višim trofičkim razinama. Iz toga slijedi da se više energije izgubi u lancu sa više razina te su oni manje efikasni u prijenosu energije. (Azam et al., 1983.)

Osnova klasičnog hranidbenog lanca su primarni proizvođači, primarni potrošači i sekundarni potrošači. Lanac može imati više razina potrošača. U oceanu primarni proizvođači su fitoplankton, fotosintetski organizmi koji se održavaju u stupcu vode i njihovom biomasom, tj. efikasnosti fotosinteze su određene više trofičke razine. Za fotosintezu su potrebni svjetlost i nutrijenti. Svjetlost određuje to da se fitoplankton nalazi u oceanu do samo 200 metara dubine. Nutrijenti mogu biti ograničavajući faktor u oligotrofnim morima, morima sa niskom koncentracijom nutrijenata. Takva kontrola abundancije fitoplanktona se naziva Bottom-up kontrolom. S druge strane primarna proizvodnja je određena i abundancijom primarnih potrošača, u ovom slučaju zooplanktona. Takva kontrola naziva se Top-down kontrolom. Na višim trofičkim razinama su manje ribe koje se hrane zooplanktonom, veće ribe, pa vršni predatori. Uloga vršnih predatora kao što su morski psi je izrazito bitna kod regulacije veličine populacija. (Valiela, 1995.)

Promjenom u abundanciji vršnog predatora se javlja efekt kaskade. Ako je abundancija velika, organizmi na nižoj trofičkoj razini su manje brojni. Zbog njihove male brojnosti, trofička

razina niža od njih je abundantnija i tako se izmjenjuje brojnost sve do primarnih proizvođača. Izlovljavanjem vršnog predatora ili smanjenjem njegove abundancije na druge načine, povećava se brojnost organizama na nižoj trofičkoj razini. U tom slučaju se isto pojavljuje efekt kaskade, ali su abundancije organizama suprotne. (Scheffer et al., 2005.)

Stvarni odnosi organizama u hranidbenom lancu su kompleksniji te više ne govorimo o hranidbenom lancu nego mreži. Naime, ne moraju sve trofičke razine biti uključene u pojedini lanac koji gradi mrežu, a isto tako organska tvar sa višim trofičkih razina može biti iskorištena od nižih razina. Primjerice u arktičkom ekosustavu sa slike 1 put u hranidbenoj mreži može imati više ili manje trofičkih razina. Put od fitoplanktona do kita ubojice može ići putem zooplankton – arktički bakalar – tuljan te kit ubojica. U tom lancu je 5 trofičkih razina. Alternativni put je preko kita usana koji se hrani zooplanktonom. U tom lancu su samo 3 razine te je taj lanac efikasniji. (slika 1)

Osim što nutrijenti mogu biti ograničavajući faktor zbog male koncentracije, fitoplankton ih ne može iskoristiti u svim oblicima te su potrebne promjene kemijskog oblika za neke od kojih su neophodni mikroorganizmi. Osnovni elementi potrebni fitoplanktonu su dušik, fosfor, sumpor, i ugljik. Ti elementi prolaze kroz ekosustav pritom mijenjajući oblik. Ulaskom u hranidbeni lanac prolaze kroz biotički dio ciklusa, a dio vremena provedu u rudi, sedimentu ili atmosferi, tj. abiotičkim dijelovima ekosustava pa ih nazivamo biogeokemijskim ciklusima. Da bi shvatili ograničavajuće faktore u hranidbenom lancu i ulogu mikroorganizama u pretvorbi tih elemenata trebamo bolje proučiti te cikluse. (Valiela, 1995.)

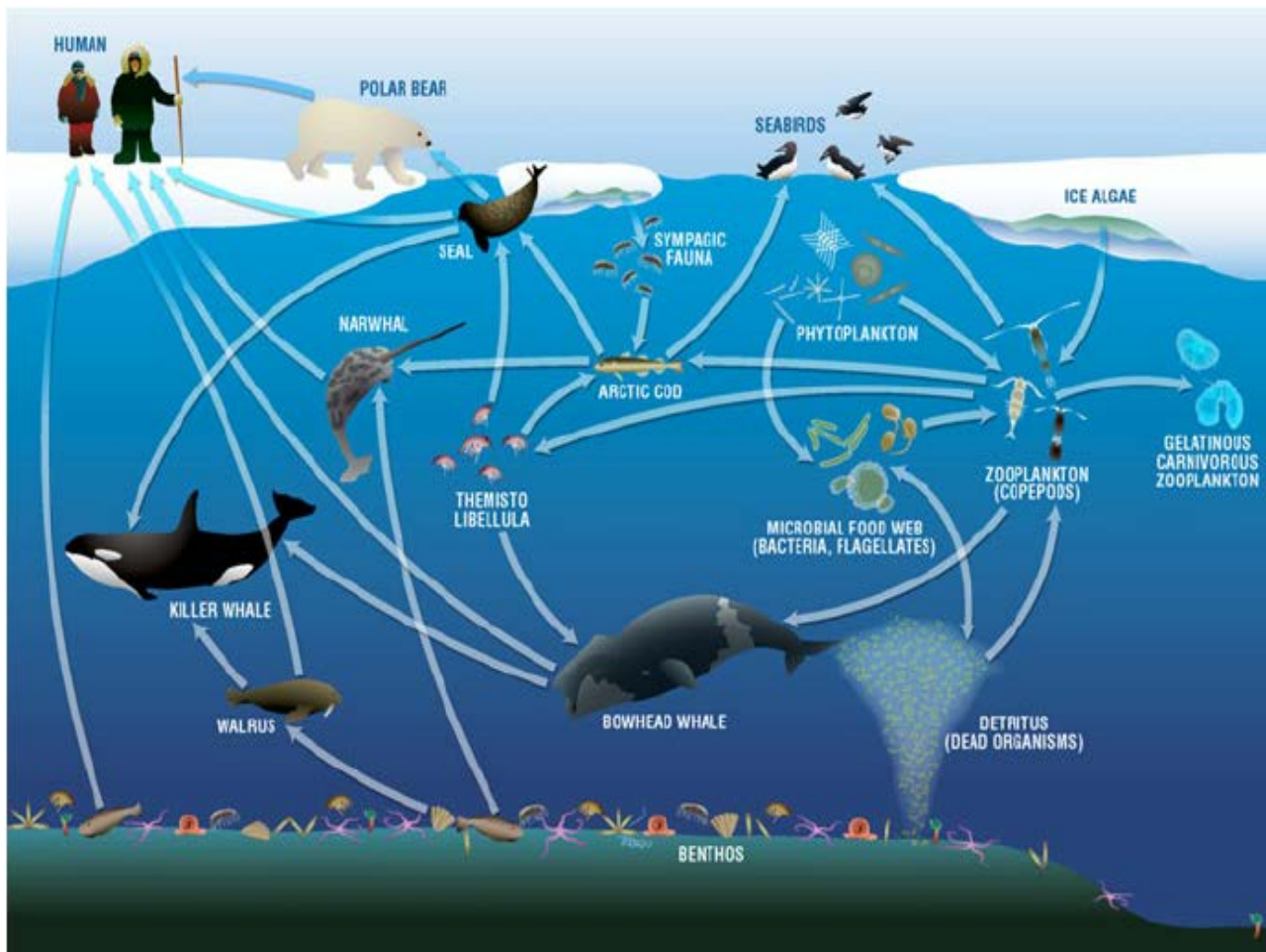
3. BIOGEOKEMIJSKI CIKLUSI

Svi elementi prolaze kroz dva procesa. Asimilaciju, reakciju oksidacije u kojoj se oslobađa energija pri ugradnji elementa u biomasu organizma i disimilaciju, redukciju reakciju koja koristi energiju otpuštenu oksidacijom uz gubitak energije zbog neučinkovitosti procesa. Mikroba petlja ima važnu ulogu u prijenosu ugljika u obliku otopljenog organskog ugljika (DOC) te je ciklus ugljika razrađen u poglavlju o mikrobnjoj petlji.

3.1. Ciklus dušika

Dušik je iskoristivi u obliku amonijaka (NH_3) ili nitrata (NO_3^-) uz iznimku Anammox bakterije koja može iskoristiti i nitrit (NO_2^-). Najveća zaliha dušika je u atmosferi u obliku atmosferskog dušika (N_2) kojeg fiksiraju mikroorganizmi. Manji dio dušika je fiksiran antropološkim utjecajem. Dušik se reducira do amonijaka koji se asimilira u organizmima. Organski dušik se amonifikacijom pretvara u amonijak ili njegov ion (NH_4^+). Dalje se uz pomoć

mikroorganizama NH_4^+ oksidira do nitrita pa do nitrata. Zadnji korak je denitrifikacija ponovo uz posredstvo mikroorganizama. To je proces u kojem se nitrat reducira do N_2O ili N_2 sa međuproduktima nitritom i NO^- . (slika 2)



Slika 1. Shematski prikaz primjera hranidbene mreže u arktičkom ekosustavu. (Darnis et al., 2012.)

3.2. Ciklus fosfora

Izvor fosfora su nukleinske kiseline i molekule ATP-a. Prelaze iz organskog u anorganski oblik pomoću enzima fosfataze. Nastaju fosfatni ioni (PO_4^{3-}) koji se laku vežu sa željezom i kalcijem te nastaju rude. Zbog toga je taj ciklus spor i često je fosfor limitirajući faktor u primarnoj proizvodnji. (slika 2)

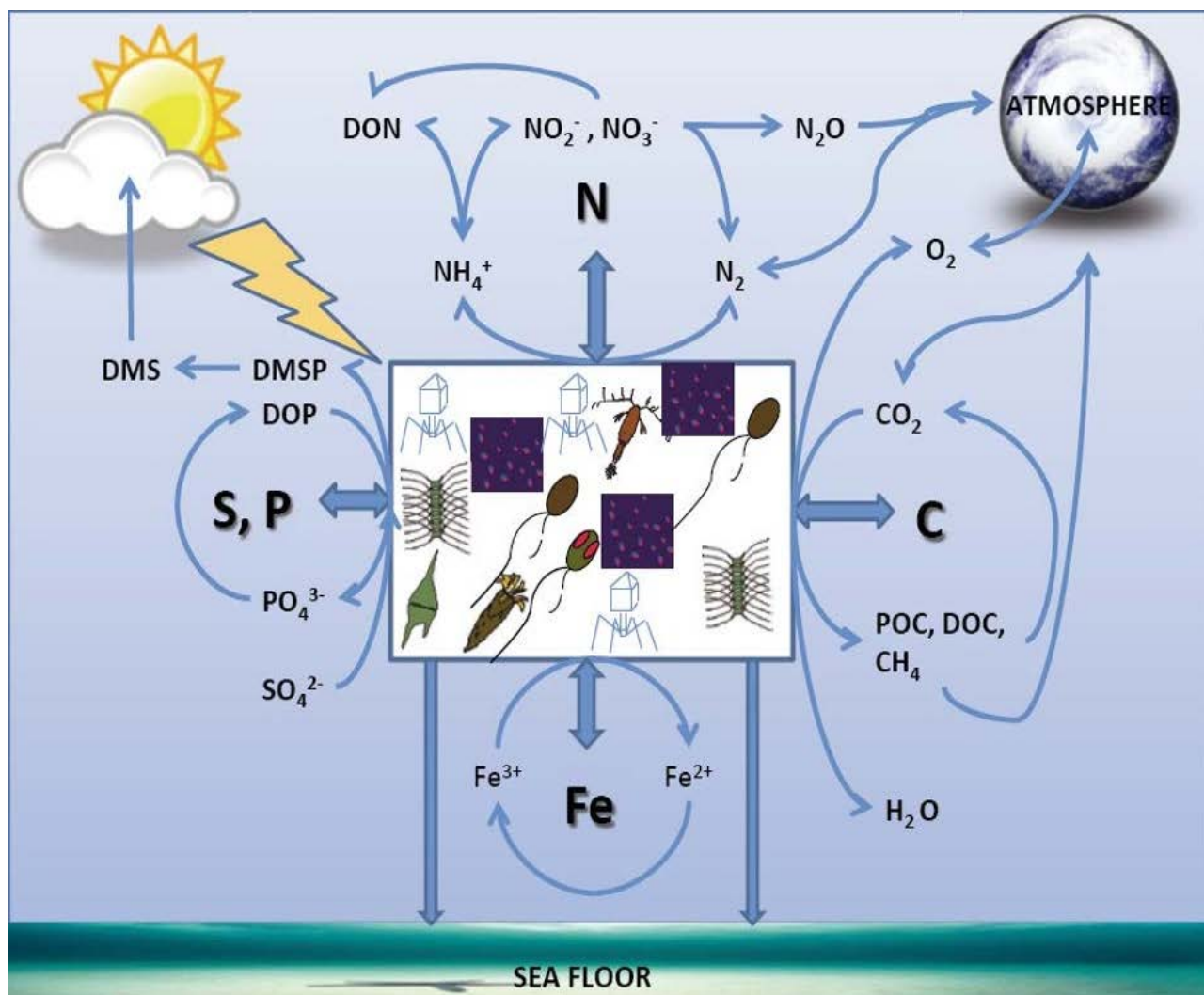
3.3. Ciklus sumpora

Sumpor je već fiksiran u oceanu kao sulfatni ion (SO_4^{2-}) kojeg koristi fitoplankton. Prolazi kroz aerobni i anaerobni dio ciklusa. U aerobnom dijelu se od sumporovodika (H_2S) oksidira do atmosferskog sumpora i dodatno oksidira do sulfata. Sulfat u anaerobnom dijelu ciklusa se može direktno desimilatormom redukcijom pretvoriti u sumporovodik ili se asimilira u organizam te se

desulfuracijom prevodi u sumporovodik. Sumporovodik alternativno aerobnom putu može anaerobno fototrofnom oksidacijom preći u elementarni sumpor pa u sulfat. Za anaerobnu oksidaciju sumpora su zaslužne zelene i purpurne sumporne bakterije. (slika 2)

3.4. Željezo

Željezo je bitno za izgradnju ferodoksina, proteina koji je dio fotosintetskog aparata te u regijama sa visokom koncentracijom nutrijenata, a sa malo željeza ono može biti ograničavajući faktor. Jedan od načina rješavanje tog problema je fertilizacija mora željeznom rudom, ali postupak još nije do kraja razrađen. Željezo se nalazi u rudi u netopljivom Fe^{2+} obliku i mora oksidirati do topljivog Fe^{3+} da bi ušao u stanicu fitoplanktona. (slika 2) (Glöckner et al., 2012.)



Slika 2. Biogeokemijski ciklusi ugljika, dušika, fosfora, sumpora i željeza. Svi elementi kroz svoj ciklus prolaze fazu asimilacije u biomasu fitoplanktona. Virusnom lizom stanica se oslobađa otopljena organska tvar (DOM) koju koriste heterotrofni mikroorganizmi. Mikroorganizmi organsku tvar metabolizmom pretvaraju u anorgansku koju fitoplankton može koristiti. (L Stal & JM Gasol, 2012.)

4. MIKROBNA PETLJA

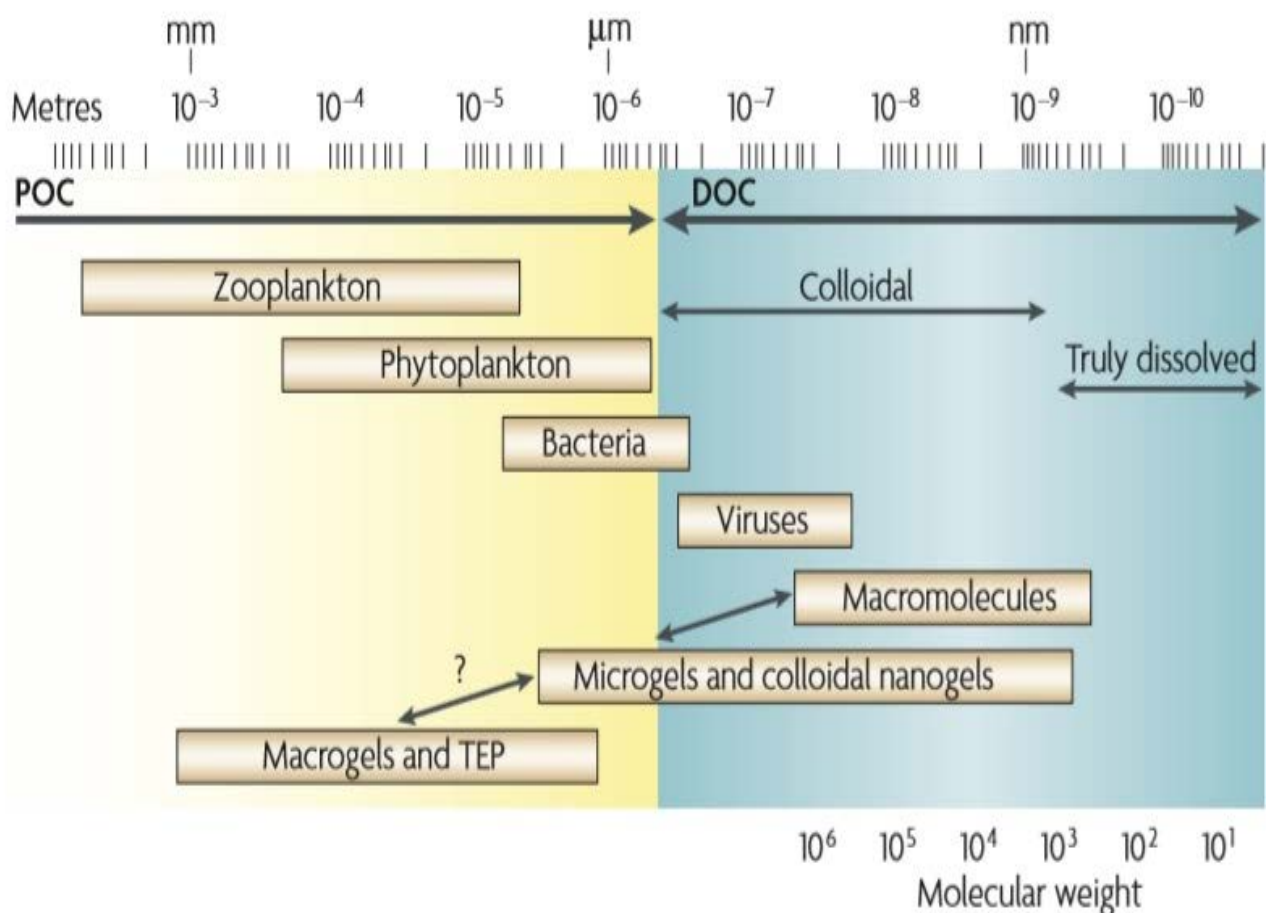
Mikrobna petlja je proces regeneracije elemenata u kojemu hranjive tvari (otopljena organska tvar (DOM)), kojima je izvor raspad stanica i ekskrecija organizama sa viših trofičkih razina hranidbene mreže, se vraćaju u obliku nutrijenata koje primarni proizvođači mogu koristiti. Na taj se način dio primarne proizvodnje vraća u glavni hranidbeni lanac. Heterotrofne bakterije ekstracelularnim hidrolitičkim enzimima čestičnu organsku tvar (POM) razgrađuju do DOM-a i ugrađuju ga u svoju biomasu. Dio se vraća u atmosferu respiracijom u obliku ugljikovog dioksida, virusnom lizom stanica nastaje DOM koji bakterije mogu ponovo koristiti, a dio bakterija je konzumiran od strane protozoa i time se preskoči trofička razina fitoplanktona. Metabolizmom bakterija se organska tvar pretvori u oblik koji fitoplankton može koristiti kao nutrijente. Ideja mikrobne petlje je zasnovana na znanju o biogeokemijskim ciklusima i procesima koji se odvijaju unutar bakterijske stanice. (slika 6) (Buchan et al., 2014.)

Glavni izvor ugljika u mikrobnoj petlji je otopljena organska tvar (DOM) koju mogu iskoristiti isključivo mikroorganizmi. Izvor DOM-a je raspad, izlučivanje, liza stanica uzrokovane virusima i metabolizam fitoplanktona. Smatralo se da organska tvar prilikom oslobađanja se otopi i homogeno difundira te bude jednake koncentracije svugdje u oceanu. U tom slučaju bi bakterije imale DOM dostupan uvijek u istim količinama, ali dostupnost DOM-a bakterijama ovisi o njihovoj sposobnosti kemotaksija kojom same traže izvor DOM-a ili u slučaju da nisu pokretljive savladavaju gradijent DOM-a pričvršćivanjem na tonući makroagregat organske tvari. Izvor DOM-a može biti raspadajuća stanica ili živa stanica koja izlučuje organsku tvar. Pretvorba organske tvari otpuštene fitoplanktonom u DOM je posredovana ekstracelularnim enzimima na stijenci bakterijske stanice. Jedino u tom obliku ugljik može ući kroz stijenkicu. (Azam et Malfatti, 2007.)

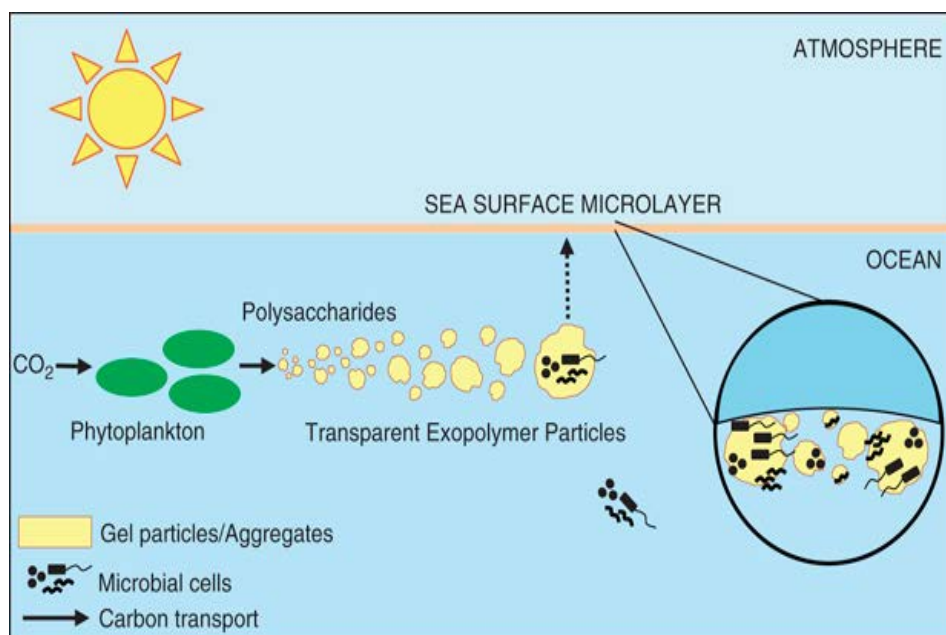
Osim što DOM može biti slobodan u oceanu, najveća zaliha se nalazi u makroagregatima tonuće organske tvari, takozvanom morskom snijegu. Morski snijeg se sastoji od fekalnih grudica zooplanktona, ljušturica, mrtvih i živih stanica fitoplanktona i mineralnih čestica povezanih transparentnim egzopolimernim česticama (TEP). TEP je čestična organska tvar (POM) koju bakterije ekstracelularnim hidrolitičkim enzimima pretvaraju u DOM i koriste kao izvor organske tvari. To je mreža polimera u koju su uklopljene molekule vode. Ekstracelularne polimere (EPS) izlučuju bakterije i fitoplankton te on može ostati vezan za stanicu ili se odvojiti. Slobodni polimeri se poravnaju sa hidrofobnim površinama tvoreći fibrile koji tvore gel. Gel čestice pripadaju DOM frakciji te agregacijom nastane TEP. (slika 3 i 4) (Chin et al., 2004.)

Makroagregati tonuće organske tvari nastaju utjecajem bakterija koje koriste DOM za proizvodnju TEP-a, a koriste organsku tvar iz čestica morskog snijega. Bakterije su privučene kemotaksijama prema sve većem agregatu morskog snijega uslijed tonjenja. U tonućim agregatima

su nađene i nepokretljive bakterije. Jedna od predloženih teorija je da su se pričvrstile na gel česticu iz okoline koja je s vremenom agregirala sa ostalim česticama tvoreći veći agregat morskog snijega. Pomoću enzima iz POM-a dobivaju DOM, ali proizvode više DOM-a nego mogu potrošiti te za sobom ostavljaju perjanicu nutrijenata. Nastanak perjanice nasuprot otpuštanju tvari u pulsevima ovisi o brzini tonjenja izvora DOM-a i pokretljivosti bakterija. Oslobođeni elementi su uglavnom dušik, ugljik, željezo, fosfor i silicij (od ljušturica dijatomeja). Takvim radom enzima vraćaju dio nutrijenata organizmima za primarnu proizvodnju. (slika 5) Premda bakterijama silicij nije potreban, njihovi ekstracelularni hidrolitički enzimi potiču i njegovo otapanje. Djeluju tako da uklanjaju proteoglikanske silafine, proteine koji su uglavnom zaslužni za sprječavanje otapanja silicija, sa silicijskih ljušturica. Na taj način silicij ne pada na morsko dno i pohranjuje se u sedimentu nego se otapa u vodi i može se ponovno koristiti za izgradnju ljušturica.



Slika 3. Podjela tvari i organizama prema veličini na čestičnu i otopljenu organsku tvar. POM su čestice veće od 10^{-6} mikrometara. Gel čestice agregacijom stvaraju TEP te variraju između DOM i POM. Preuzeto iz rada Azam et al., 2007.



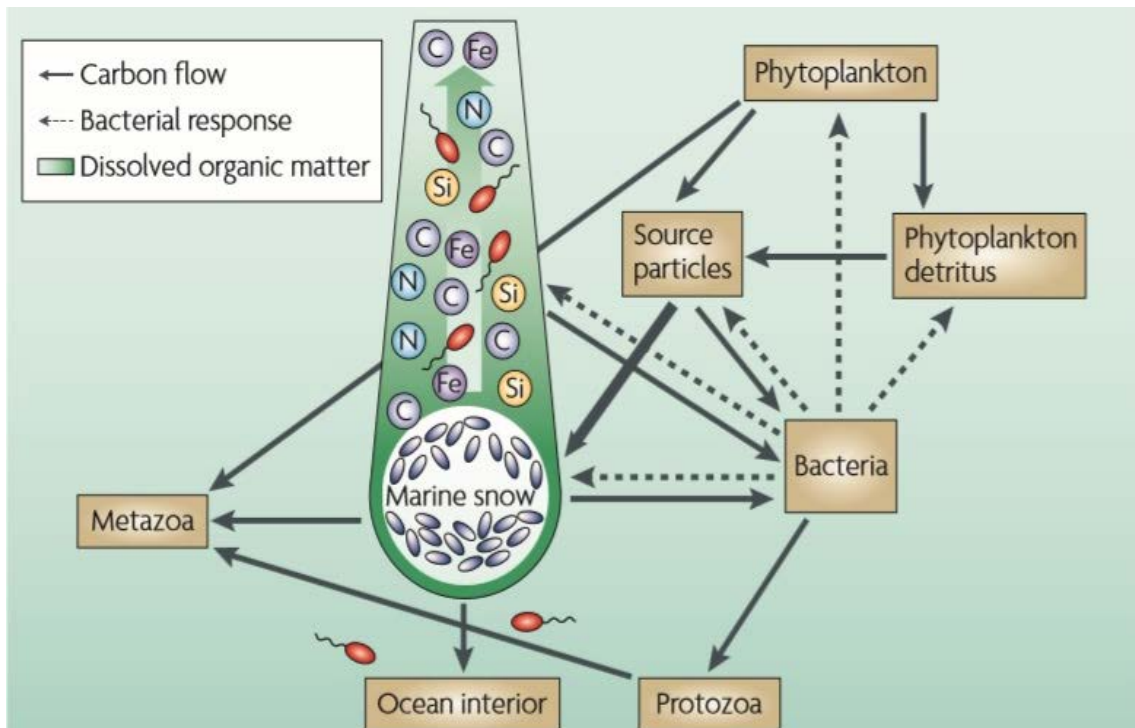
Slika 4. Shematski prikaz izvora TEP-a i kemotaksije bakterija te stvaranje agregata. (www.researchgate.net)

Tonući makroagregati uklanjaju organsku tvar iz eufotične zone u kojoj je glavni proces fotosinteza u afotičnu zonu i čine ju dostupnom bakterijama koje ju koriste za povećanje svoje biomase. To privlači protozoa koji se hrane bakterijama, a protozoa privlači metazoa i to je još jedan od načina na koji mikrobna petlja omogućuje prijenos energije na više trofičke razine. (Azam et Malfatti, 2007.)

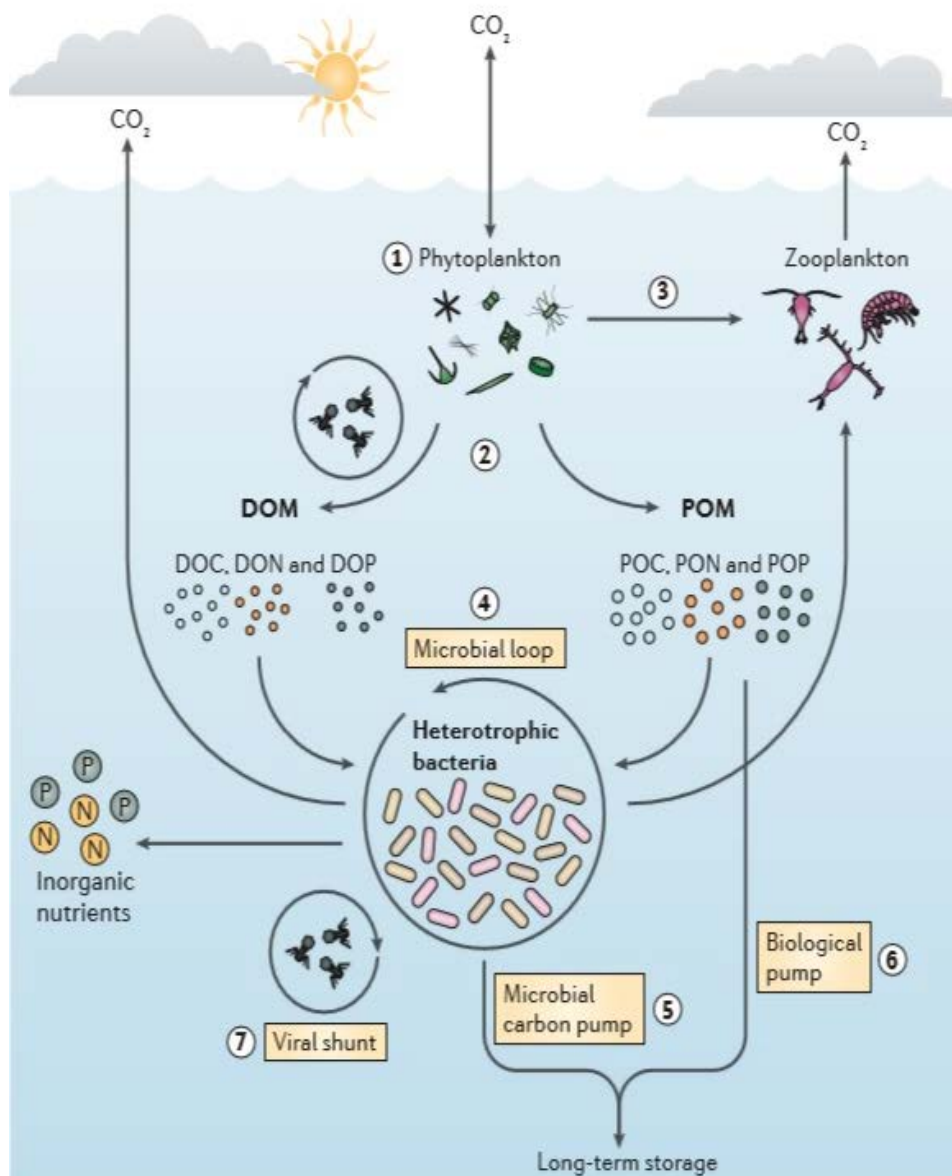
Glavna poveznica između mikrobne petlje i viših trofičkih razina su repnjaci (Appendicularia). Oni se hrane najmanjom frakcijom fitoplanktona, a grade kućicu od organske tvari svaka 4 sata nakon čega ju odbace. Njihova kućica može poslužiti kao izvor DOM-a u mikrobnoj petlji.

Otpriblike pola ugljika fiksiranog od strane fitoplanktona koriste mikroorganizmi. Ostatak ugljika ulazi preko fitoplanktona u klasični hranidbeni lanac ili putem biološke pumpe se dugotrajno skladišti u sedimentu ili kratkotrajno asimilira u organizmima. Zbog potrebe heterotrofnih bakterija za pretvorbom ugljika iz anorganskog CO_2 u organski ugljik efikasnost mikrobne petlje ovisi o primarnoj proizvodnji. Ugljik koji uđe u mikrobnu petlju se može osloboditi mikrobnom respiracijom u atmosferu u obliku CO_2 , prenijeti na više trofičke razine predacijom nad bakterijama, mineralizirati se i skladištiti u sedimentu ili ostati u mikrobnoj petlji kontinuiranim recikliranjem. Međutim, dio ugljika iz mikrobne petlje može ostati u obliku otopljenog organskog ugljika (DOC) koji ne degradira i ne može se iskoristiti od strane mikroorganizama. Takav ugljik se

naziva refraktornim otopljenim organskim ugljikom (RDOC). Njegovo potencijalno vrijeme u oceanu je 4 000 – 6 000 godina. RDOC se stvara u oceanu putem mikrobne pumpe. (slika 6) (Buchan et al., 2014.)



Slika 5. Shematski prikaz tonućeg makroagregata i put ugljika uslijed rada ekstracelularnih hidrolitičkih enzima bakterija. Punim strelicama su označeni putevi ugljika i nutrijenata, a isprekidanim djelovanje bakterija. Slika preuzeta iz rada Azam et al., 2007.



Slika 6. Shematski prikaz kruženja ugljika. Brojevima su označeni glavni procesi kojima ugljik prolazi. 1 - iskorištenje u fotosintezi, 2 - raspadom, fekalijama ili lizom uzrokovanom virusima oslobađanje ugljika u obliku POM ili DOM, 3 - predatorstvo zooplanktona nad fitoplanktonom, 4 – ulazak POM i DOM u mikrobnu petlju, 5 – skladištenje ugljika kao RDOC pomoću mikrobne pumpe, 6 – skladištenje POM u sedimentu putem biološke pumpe, 7 – liza bakterijskih stanica kojom se oslobađaju anorganski nutrijenti. CO₂ se izmjenjuje između oceana i atmosfere otapanjem i iskorištavanjem u fotosintezi i ponovnim vraćanjem respiracijom. POM – čestična organska tvar, DOM – otopljena organska tvar, DOC - otopljeni organski ugljik, DON – otopljeni organski dušik, DOP - otopljeni organski fosfor, POC – čestični organski ugljik, PON – čestični organski dušik, POP – čestični organski fosfor. Slika preuzeta iz rada Buchan et al., 2014.

4.1. Mikrobna pumpa

Za mikrobnu pumpu se smatra da može riješiti problem acidifikacije oceana. Ugljikov dioksid otapanjem u vodi stvara karboksilnu kiselinu koje se disocira na bikarbonatni ion i vodikov

ion. Bikarbonatni ion i kalcij koriste organizmi koji stvaraju ljušturice od vapnenca. Taj proces je dio biološke pumpe i omogućuje skladištenje CO₂ u ljušturicama i kasnije ugibanjem organizma i padanjem ljušturice na dno, u sedimentu. Zbog velikog udjela CO₂ u atmosferi otapa ga se više u oceanu nego ga se može iskoristiti, a ocean postaje kiseli. Kiselost oceana potiče otapanje karbonatnih ljušturica i smanjuje fotosintezu i iskorištenje ugljika. U tom slučaju bi se pomoću mikrobne pumpe višak ugljika mogao skladištiti u stupcu vode u obliku RDOC. Nije još sasvim poznat biokemijski put kojim se ugljik pretvara u RDOC te je potrebno daljnje istraživanje. (Buchan et al., 2014.)

U eksperimentalnim uvjetima teško je razlučiti labilni DOC (LDOC) koji se iskoristi satima nakon otpuštanja, semilabilni DOC (SLDOC) koji se nalazi u makroagregatima i prenosi ugljik u dubinu, a iskorištava se nekoliko mjeseci nakon otpuštanja i RDOC. Postoji nekoliko pretpostavki o tome zašto je ta određena frakcija DOC-a refrakcijska, a smatra se da ima veze sa izvorom DOC-a. Mogući izvori za RDOC je DOC nastao virusnom lizom stanica mikroorganizama ili stanična stijenka i površinske makromolekule koje se otapaju u vodi nakon lize. RDOC može nastati i direktno aktivnošću hidrolitičkih enzima koji pretvaraju POC u DOC. Bez obzira o izvoru skladištenje ugljika u obliku RDOC povećava omjer ugljika i dušika i ugljika i fosfora i omogućuje njegovo skladištenje u oceanu.

Za razliku od mikrobne pumpe koja se bazira na regenerativnoj produkciji i ovisi o heterotrofnim bakterijama, biološka pumpa ovisi o novoj produkciji i fitoplanktonu te je njezin utjecaj slab u oligotrofnim morima. Nadalje, u biološkoj pumpi je naglasak na vertikalnoj raspodjeli ugljika te je ona osjetljiva na miješanje vodenih masa, dok RDOC se može nalaziti na bilo kojoj dubini. (Jiao et al., 2010.)

4.2. Povezanost mikrobne petlje i fitoplanktona

Osim što su bakterije nužne za kruženje elemenata u biogeokemijskim ciklusima i tako ih čine dostupnima fitoplanktonu, međusoban utjecaj mikrobne petlje i fitoplanktona seže dalje od toga.

Cvjetanje planktona u proljeće, vjerojatno zbog povećanog intenziteta svjetlosti, smanjene aktivnosti predatora i povećane dostupnosti nutrijenata zbog sezonskog miješanja uzrokuje i povećanu abundanciju mikroorganizama. Povećana primarna proizvodnja potiče veće izlučivanje organskih tvari i time dostupnost DOM-a mikrobnoj petlji. Kolapsom cvjetanja nastaju makroagregati koji privlače bakterije kolonizatore. Tvari koje izlučuje fitoplankton u određenom stadiju cvjetanja odgovara tipu bakterija koje su privučene tim tvarima. Tako na početku cvjetanja fitoplankton luči tvari male molekulske mase kao što su aminokiseline, ugljikohidrati, organske

kiseline i šećerni alkoholi. Te tvari su mogući kemijski atraktanti za bakterije koje sintetiziraju vitamine koji potiču rast stanica fitoplanktona. Što cvjetanje dalje odmiče, izlučuju se sve veće čestice, smatra se uzrokovano nedostatkom nutrijenata, koje agregiraju. Pretpostavlja se da fitoplankton u nestašici nutrijenata da bi se očuvala energija, izlučuje tvari koje bakterije mogu iskoristiti i vratiti u hranidbeni lanac te kasnije ga opet iskoristi fitoplankton. Tako nastaje izmjena perioda u kojem su abundantniji mikroorganizmi i fitoplankton. (Buchan et al., 2014.)

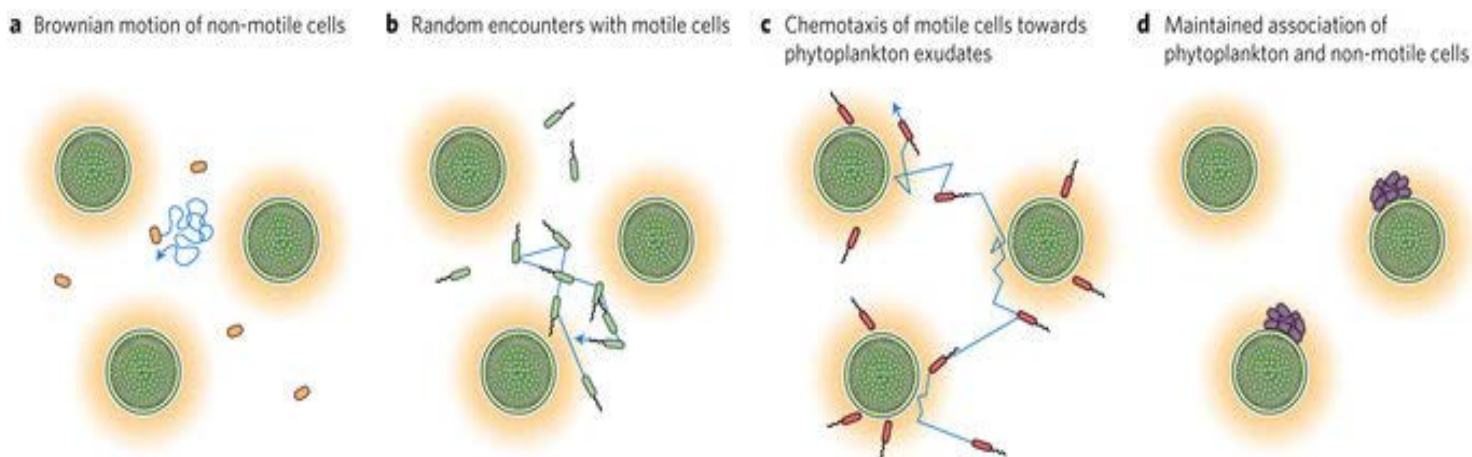
Osim toga, fitoplankton proizvodi dimetilsulfoniopropionat koji ulazi u mikrobnu petlju gdje ga bakterije koriste kao izvor sumpora i biokemijskim putevima se pretvara u plin dimetilsulfid koji služi kao jezgra nukleacije oblaka. Više oblaka u atmosferi daje veću površinu od koje se sunčeve zrake mogu odbiti te ih manje dolazi na Zemljinu površinu i smanjuje se zagrijavanje. O učinku te pojave postoje dvije hipoteze. CLAW i Anti - CLAW hipoteza. CLAW hipoteza pretpostavlja da zagrijavanje oceana uzrokuje veću aktivnost fitoplanktona, što uzrokuje stvaranje više oblaka te manje zagrijavanje vode. (Charlson et al., 1987.) Anti - CLAW je hipoteza suprotnog mišljenja. Zagrijavanje oceana uzrokuje smanjenu aktivnost fitoplanktona, manje oblaka i povećano zagrijavanje oceana. U oba slučaja se smanjuje aktivnost fitoplanktona. (Lovelock, 2007.)

Jedan od predloženih modela kako bakterije utječu na fitoplankton i potiču njegovu proliferaciju je putem pikosfere. Pikosfera je površinski omotač od polisaharida i proteoglikana koji izlučuje stanica fitoplanktona kao zaštitu od bakterija. Bakterije se okupljaju u blizini stanice ili su pričvršćene na fitoplankton. Pikosfera nudi bakterijama organsku tvar koju mogu ugraditi u svoju biomasu i pošto je siromašna dušikom i fosforom, može primiti te elemente. Bakterije djeluju ekstra- i endocelularnim hidrolitičkim enzimima da bi pikosferu rastavile na polimere (gel čestice) i otopile u DOM. Virusnom lizom stanica ili predatorstvom od strane protozoa se dio nutrijenata vraća fitoplanktonu oko kojeg su bakterije grupirane. Tako nastaje eutrofni "hot-spot" u moguće oligotrofnom moru. Ako sustav ima dovoljno dušika i sumpora model je održiv, u slučaju nestašice fitoplankton proizvodi manje omotača te je podložan bakterijskom napadu. (Azam et al., 2007.)

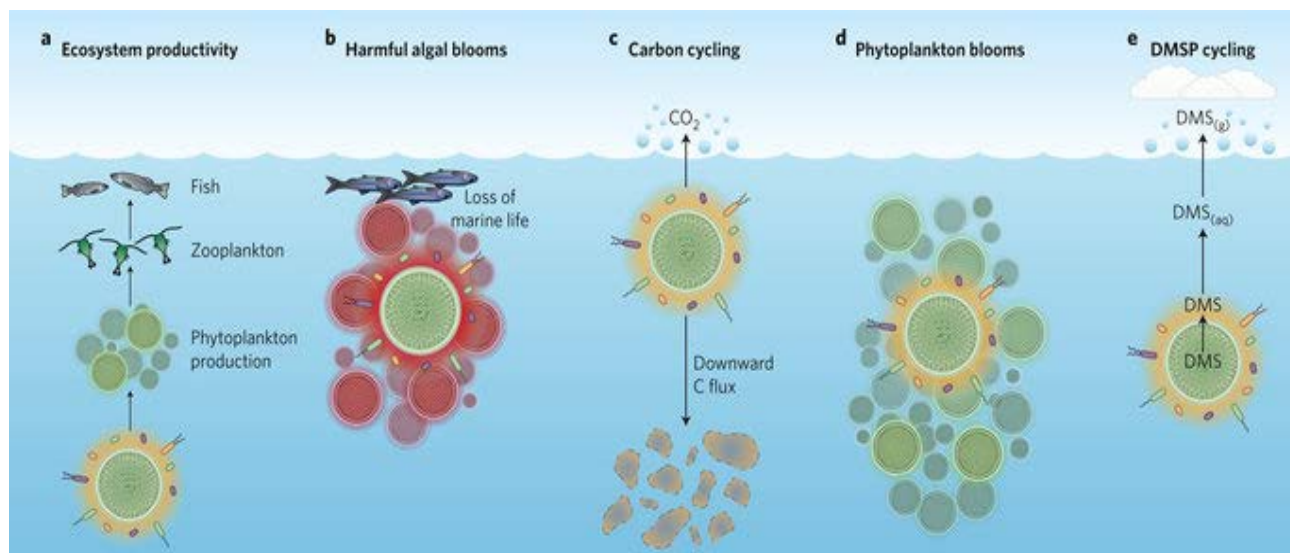
Bakterije se mogu povezati sa stanicom fitoplanktona na više načina. Najuspješnija kolonizacija je kemotaksijama bakterija koje privlače ekskreti stanice fitoplanktona. Pokretljive bakterije koje se ne kreću kemotaksijama nasumce nailaze na fitoplankton, a nepokretljive bakterije se gibaju Brownovim gibanjem. (slika 7) (Seymour et al., 2017.)

Način na koji fitoplankton regulira preveliku aktivnost bakterija je sintezom polinezasićenih aldehida (PUA). Pri većim koncentracijama PUA u tonućim makroagregatima zabilježena je smanjena abundancija i aktivnost bakterija. (Edwards et al., 2015.)

Povezanost fitoplanktona i bakterija je složenija nego se prvotno mislilo i postoje pretpostavke o mogućim međusobnim utjecajima koji bi na kraju vodili globalnim promjenama te je potrebno daljnje istraživanje. Poznati procesi na koje ta veza ima utjecaj su produktivnost ekosustava, kruženje ugljika, stvaranje DMS-a i cvjetanje fitoplanktona. (slika 8) (Seymour et al., 2017.)



Slika 7. Načini koloniziranja pikosfere bakterijama. a) Brownovo gibanje nepokretnih bakterija, b) Nasumična sudaranja pokretnih bakterija, c) Kemotaksija pokretnih bakterija prema ekskretima fitoplanktona, d) Održavanje veze nepokretnih bakterija i fitoplanktona. (Seymour et al., 2017.)



Slika 8. Proces koji imaju veliki utjecaj interakcije između fitoplanktona i bakterija. a) Produktivnost ekosustava, b) Cvjetanje alga štetno za ostale morske organizme, c) kruženje ugljika, d) Cvjetanje fitoplanktona, e) Kruženje DMSP-a. (Seymour et al., 2017.)

5. ZAKLJUČAK

Nakon objavljivanja rada (Jiao et al., 2010.) u kojem je predložena teorija o skladištenju ugljika kao RDOC pomoću mikrobne petlje temeljenoj na znanju o biokemijskim ciklusima, kao odgovor su se pojavili alternativni radovi. U jednom od njih se za RDOC smatra da nije nepodložan bakterijskoj razgradnji, već da je isti kao DOC te ga ne mogu iskoristiti zbog prevelikog razrjeđenja koje nastaje u dubokom oceanu. Taj stav jer potkrijepljen eksperimentalnim podacima. (Arrieta et al., 2015.) U tom bi slučaju mikrobna pumpa bila neefikasna u skladištenju ugljika kao RDOC jer bi se povećanom proizvodnjom smanjilo razrjeđenje i time omogućilo iskorištavanje te frakcije.

Drugi rad se osvrće na moguću krivu procjenu starosti RDOC-a u oceanu. U dubljim dijelovima je moguće miješanje ugljika iz fosilnih ostataka koji povećavaju srednju starost RDOC-a. Upućuje još na važnost termohalinske cirkulacije zbog koje bi u površinskom sloju bio veći udio RDOC nego se pretpostavlja i puno veći nego LDOC. Starost RDOC-a navedena u radu od Jiao et al. je 4 000 – 6 000 godina. U tom razdoblju bi se u površinskom sloju RDOC trebao pojaviti 4 do 6 puta, jer jedan ciklus termohalinske cirkulacije je oko 1 000 godina i zbog toga se pretpostavlja veći udio RDOC-a u površinskom sloju. (Chen, 2011.)

Bez obzira na alternativne radove, teorija o mikrobnoj pumpi kao alatu za skladištenje ugljika u oceanu je najviše prihvaćena.

Mikrobnu petlju i općenito hranidbenu mrežu u oceanima je potrebno promatrati na mikroskopskoj koliko i na makroskopskoj razini. Proces koji se odvijaju unutar mikrobne petlje i interakcije sa fitoplanktonom se mogu proučavati u mikrosustavima, ali njihov utjecaj se osjeti na globalnoj razini, najviše zbog velike abundantnosti i raširenosti mikroorganizama. Oni su neophodni za normalnu funkciju primarnih procesa zbog toga što omogućuju dostupnost elemenata kroz biogeokemijske cikluse kojih su neizostavna sastavnica.

6. LITERATURA

Alison Buchan, Gary R LeCleir, Christopher A., Gulvik and José M. González; Master recyclers: features and functions of bacteria associated with phytoplankton blooms; Nature Review Microbiology 2014; October, Volume **12**, 686-698

Arrieta JM, Mayol E, Hansman RL, Herndl GJ, Dittmar T, Duarte CM; Ocean chemistry. Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean; Science. 2015 Apr 17; **348**(6232):331-3.

- Azam F, Malfatti F; Microbial structuring of marine ecosystems; Nature Review Microbiology 2007 Oct;**5**(10):782-91.
- Azam F, T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil and F. Thingstad; The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea; Marine Ecology - Progress Series 1983.; Vol. **10**: 257-263
- Charlson, R. J., Lovelock, J. E., Andreae, M. O. and Warren, S. G. (1987). "Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate". Nature **326**: 655–661.
- Chen CT; Microbial carbon pump: additional considerations; Nat Rev Microbiology 2011; **9**(7):555; author reply 555.
- Chin WC, Orellana MV, Quesada I, Verdugo P; Secretion in unicellular marine phytoplankton: demonstration of regulated exocytosis in *Phaeocystis globosa*; Plant Cell Physiology 2004 May;**45**(5):535-42.
- Edwards BR, Bidle KD, Van Mooy BA; Dose-dependent regulation of microbial activity on sinking particles by polyunsaturated aldehydes: Implications for the carbon cycle; Proc Natl Acad Sci U S A. 2015 May 12;**112**(19):5909-14.
- Glöckner FO, Stal LJ, Sandaa RA, Gasol JM, O’Gara F, Hernandez F, Labrenz MM, Stoica E, Rozados MV, Bordalo A, Pitta P; Marine Microbial Diversity and its role in Ecosystem Functioning and Environmental Change 2012; Marine Board Position Paper 17
- Lovelock, James (2007). The Revenge of Gaia.
- Nianzhi Jiao, Gerhard J. Herndl, Dennis A. Hansell, Ronald Benner, Gerhard Kattner, Steven W. Wilhelm, David L. Kirchman, Markus G. Weinbauer, Tingwei Luo, Feng Chen and Farooq Azam; Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean; Nature Reviews Microbiology 2010; volume **8**, 593-599
- Scheffer M, Carpenter S, Young Bd; Cascading effects of over-fishing marine systems; Trends Ecol Evol. 2005 Nov;**20**(11):579-81.
- Seymour JR, Amin SA, Raina JB, Stocker R; Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton-bacteria relationships; Nat Microbiol. 2017 May 30;**2**:17065.
- Valiela I; Marine Ecological Processes 2nd edition.; Springer Science 1995

6.1. Slike

Slika 1: Gérald Darnis, Dominique Rober, Corinne Pomerleau, Heike Link, Philippe Archambault, R. John Nelson, Maxime Geoffroy, Jean-Éric Tremblay, Connie Lovejoy, Steve H. Ferguson, Brian P. V. Hunt, Louis Fortier; Current state and trends in Canadian Arctic marine

ecosystems: II. Heterotrophic food web, pelagic-benthic coupling, and biodiversity; Climatic change 2012

Slika 2: Lucas Stal & JM Gasol; Marine Microbial Diversity and its role in Ecosystem Functioning and Environmental Change 2012; stranica 20.

Slika 4 preuzeta sa stranice: https://www.researchgate.net/figure/26318365_fig1_Figure-1-The-formation-of-transparent-exopolymer-particles-TEPs-in-the-surface-ocean

(datum pristupanja 4.7.2017.)

SAŽETAK

Mikrobna petlja ima neizostavnu ulogu u kruženju tvari u oceanu i zbog abundantnosti i rasprostranjenosti mikroorganizama efikasnost hranidbene mreže uvelike ovisi o njoj. Ne samo u oceanu, nego mikrobna petlja ima veliki utjecaj i globalno, otpuštanjem DMS-a u atmosferu i stvaranjem oblaka te kao mikrobna pumpa i skladištenje ugljika u oceanu kao RDOC. Ona se smatra kao jedno od mogućih rješenja problema globalnog zatopljenja. Nastanak RDOC u oceanu nije još sasvim jasan te su potrebna dodatna istraživanja. Zbog svojeg velikog utjecaja, mikrobna petlja bi se trebala proučavati mikroskopski koliko i makroskopski. Osim toga interakcije između fitoplanktona i mikrobne petlje su puno kompleksnije nego se prvotno smatralo te određuju cijelu hranidbenu mrežu ekosustava.

SUMMARY

Microbial loop has an inescapable role in circulation of elements in the ocean and because of the abundance and distribution of microorganisms the efficiency of the food web greatly depends on it. Not only in the ocean, but microbial loop has a big impact globally with the release of DMS in the atmosphere and clouds formation and as microbial carbon pump and storage of carbon in the ocean as RDOC. It is considered to be one of the possible solutions to global warming. The creation of RDOC in the ocean is not yet fully clear and further research is needed. Because of its great impact, microbial loop should be studied both microscopically as well as macroscopically. Furthermore, interactions between phytoplankton and the microbial loop are far more complex than previously thought and can determine the entire food web of the ecosystem.