

# Biologija, ekologija i filogenija zooksantela

---

Frleta-Valić, Maša

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2010**

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/um:nbn:hr:217:036281>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-13**



Repository / Repozitorij:

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



**SVEU ILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO - MATEMATI KI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

**BIOLOGIJA, EKOLOGIJA I FILOGENIJA ZOOKSANTELA**

**BIOLOGY, ECOLOGY AND FILOGENY OF  
ZOOXANTHELLAE**

**SEMINARSKI RAD**

Maša Frleta – Vali  
Preddiplomski studij molekularne biologije  
(Undergraduate Study of Molecular Biology)  
Mentor: doc. dr. sc. Petar Kruži

Zagreb, 2010.

## **SADRŽAJ**

1. UVOD .....	2
2. SISTEMATIKA, MORFOLOGIJA I ŽIVOTNI CIKLUS .....	3
3. MUTUALIZAM: DA ILI NE? .....	7
3. 1. REGULACIJA I KONTROLA ZOOKSANTELA .....	8
4. EFEKT IZBJELJIVANJA KORALJA .....	9
5. FILOGENIJA I REZISTENCIJA NA IZBJELJIVANJE.....	12
6. LITERATURA .....	15
7. SAŽETAK .....	17
8. SUMMARY .....	18

## **1. UVOD**

Zooksantele su jednostani ne žuto-smeće (gr. 'xanthos' = smeće-žuto) alge koje žive u simbiozi s mnogim morskim životinjama, od protozoa (foraminifera i radiolarija) do mnogih beskralježnjaka poput spužvi, žarnjaka, mkušaca te virnjaka. Ove alge pripadaju razredu Dinoflagellata i rodu Symbiodinium te su najznačajnije u simbiozi s koraljima u kojima su glavna baza rasta i održavanja koraljnih grebena te ih upravo one i ograničavaju na rast u fotičnim zonama. U koraljnim tkivima je moguća pojava više od preko 1.000.000 jedinki zooksantela po 1 cm<sup>2</sup>.

Njemački znanstvenik Brandt, 1883. godine, prvi je put upotrijebio naziv zooksantela pri opisivanju 'zlatnih stanica' unutar radiolarija, nekih hidrozoa te moruzgvi. Tada je prvi put zabilježeno da su ove žuto-smeće „inkluzije“ zapravo samostalni organizmi koji žive u drugom organizmu domaćinu. Prvi službeni opis vrste datira iz 1962. godine kada je Hugo Freudenthal prvi puta uspješno izolirao jedinke zooksantela iz vrste *Cassiopeia xamachana* Bigelow, 1892.

## **2. SISTEMATIKA, MORFOLOGIJA I ŽIVOTNI CIKLUS**

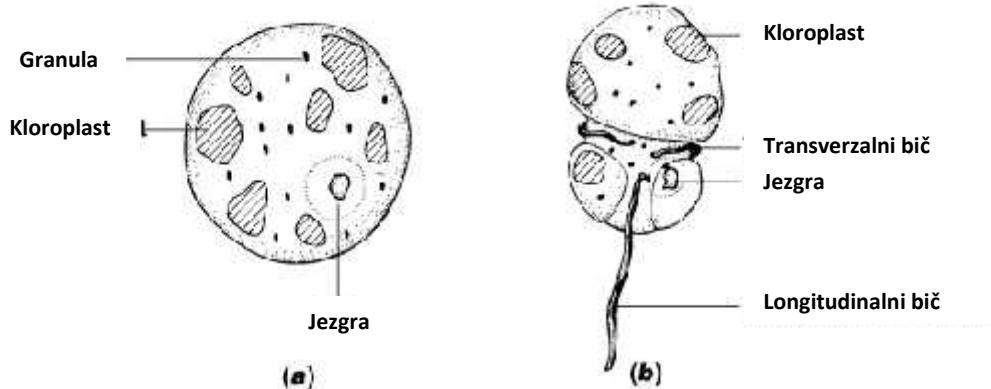
Zooksantele pripadaju carstvu Protozoa tj, koljenu Myzozoa i razredu Dinophyceae (Tab.

1). To su pojedina ne stanice sferi ne do blago elipsoidne forme promjera 5 do 15  $\mu\text{m}$  te dva bi a – transverzalni i longitudinalni koje gube ukoliko na u doma ina. Tada se kaže da su u kokoidnom stadiju (Sl. 1). Površina stanice je glatka, bez pora i nastavaka, a celulozna stjenka je tanka i neelasti na (Freudenthal, 1962). Zooksantale su zelenkaste do sme kaste boje zbog pigmenata koje sadrži – klorofil a i c, -karoten, peridinin, neoperidinin, dinoksantin, neodinoxantin, diadinoksantin (Jeffrey i Haxo, 1968).

**Tablica 1.** Sistematika roda *Symbiodinium*

Domena:	Eukaryota
Carstvo:	Protozoa
Podcarstvo:	Biciliata
	Alveloata
Koljeno:	Myzozoa
Razred:	Dinophyceae
Red:	Suessiales
Porodica:	Symbiodiniaceae
Rod:	<i>Symbiodinium</i>

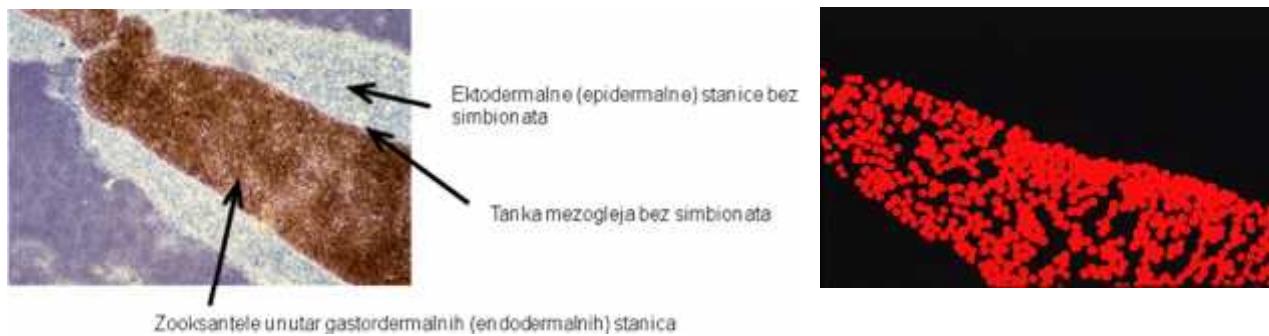
(www.onlinelibrary.wiley.com)



Copyright © 2005 Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings

**Slika 1.** *Symbiodinium* spp. (a) u simbiozi i (b) kao slobodan oblik.

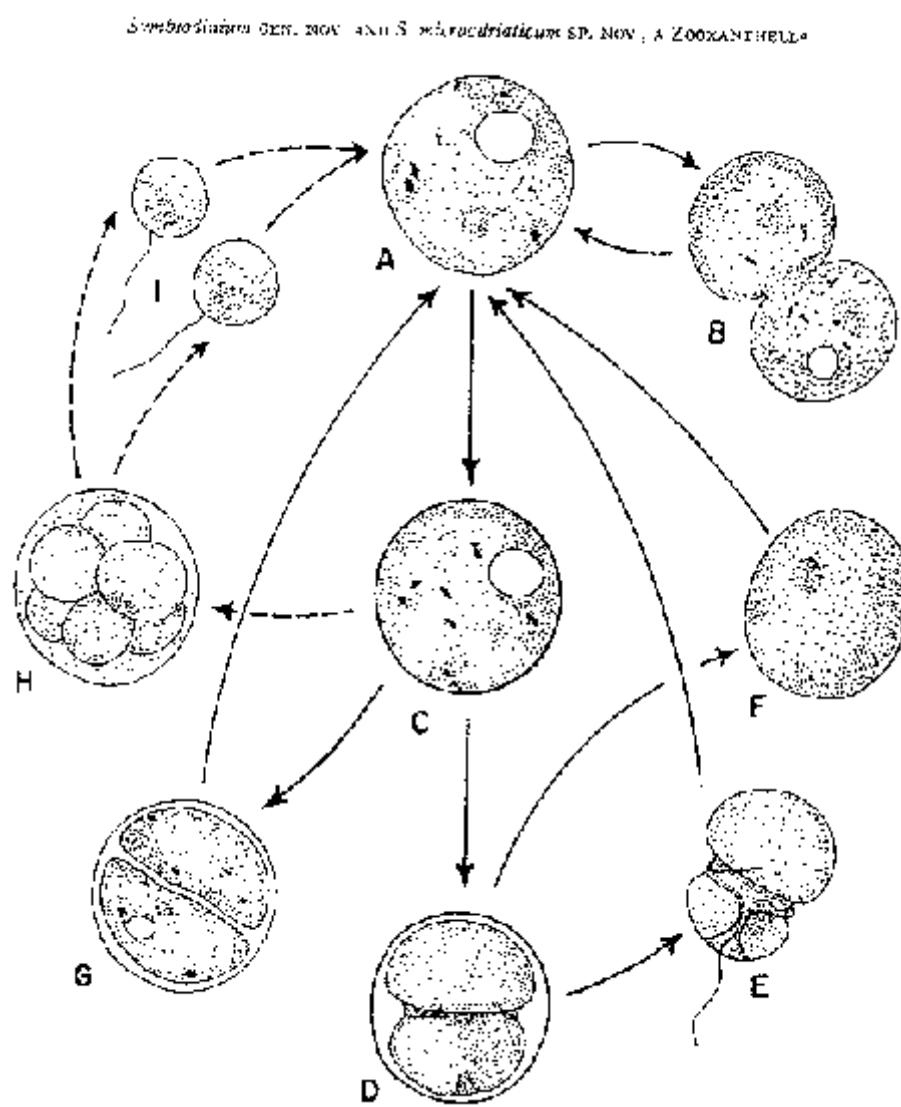
U koraljima, zooksantele se nalaze po cijelom tijelu životinje unutar stanica gastroderme (endoderme) i okružene su membranom vakuole doma ina (Sl. 2). Transmisija endosimbionata u doma ina se odvija ili probavljanjem kroz gastrovaskularnu šupljinu ili jajima odnosno li inkama (planulama).



**Slika 2.** Popre ni presjek tkiva žarnjaka sa endosimbiotskim zooksantelama pod svjetlosnim (lijevo) i fluorescencijskim (desno) mikroskopom.

Zooksantele se najčešće razmnožavaju nespolno, diobom. Zdrave stanice se dijele na dvije identične stanice kada stvaranjem ekvatorijalne zone nakon podjele jezgre. Tada zona puca, stanice se odvajaju jedna od druge i zaokružuju (Sl. 3 B). Ponekad, stanica stvara cistu – unutrašnjost stanice ostaje ista, a stani na stjenka se zadebljuje (Sl. 3 C). Iz ciste mogu nastati tri

oblika stanica: i) zoospore ili aplanospore (Sl. 3 D, E, F), ii) dvije autospore nastale mitozom (Sl. 3 G) iii) gamete (Sl. 3. H, I) (Freudenthal, 1962).



**Slika 3.** Životni ciklus *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov.

A) vegetativna stanica, B) vegetativna stanica koja prolazi kroz diobu te nastaju dvije vegetativne stanice k eri, C) vegetativna cista sa zadebljanom stjenkom, D) zreli sporangij, E) slobodni stadij, F) aplanospora, G) cista s dvije autospore, H) cista s izogametama, I) izogamete (Freudenthal, 1962).

### 3. MUTUALIZAM: DA ILI NE?

Koralje možemo dijeliti na simbiotske, aposimbiotske i nesimbiotske. Oni u simbiozi sa zooksantelama su esto i hermatipi ni tj. grade koraljne grebene. Aposimbiotski koralji trenutno nisu u simbiozi iako je to mogu e, dok su nesimbiotski tako er i ahermatipi ni.



**Slika 4.** a) *Diploria labyrinthiformis* – hermatipi ni simbiotski koralj, b) *Seriatopora hystrix* – hermatipi ni aposimbiotski koralj, c) *Tubastrea* sp. – ahermatipi ni nesimbiotski koralj  
([www.conservationmaven.com](http://www.conservationmaven.com), [www.tidalgardens.com](http://www.tidalgardens.com))

Zooksantele su miksotrofni organizmi. Ve inom su fotoautotrofi, ali neke vrste tako er mogu uzimati hranu probavljanjem drugih organizama. Stvaraju energiju redukcijom organskih spojeva poput glukoze, koja je produkt fotosinteze, glicerola i aminokiselina te mogu zadovoljiti ak do 90% energetskih potreba koralja. Kameni ili hermatipi ni koralji ovise o zooksantelama, jer osim što im daju hranjive tvari, pomažu im i u formiranju koraljnog skeleta tj. u izlu ivanju kalcijevog karbonata ak i do 10 kg po m<sup>2</sup> na godinu. ([www.thesea.org](http://www.thesea.org))

Postoje dvije teorije o tome je li simbioza izme u zooksantela i koralja mutualisti ka ili ipak koralj više uzima od zooksantela nego što im daje. Radi se o hipotezi nakupljanja dušika te o hipotezi spremanja dušika.

Kada koralju ili nekom drugom organizmu nedostaju simbiotske zooksantele, dolazi do nakupljanja dušika u njihovom tkivu. To se najčešće interpretira kao dokaz za hipotezu recikliranja dušika, jer bi alga asimilirala otpadni amonijak životinje doma ina te joj ga vratila nazad u obliku aminokiselina. Jedino što ne postoje kvantitativno pouzdane procjene protoka amonijaka od katabolizma životinje do simbiotske alge ili translokacije organskih i duši nih tvari od alge prema životinji (Wang i Douglas, 1998).

Druga, odnosno hipoteza konzervacije (spremanja) dušika govori da zooksantele predaju životinji doma inu ugljikom bogate tvari koje onda preferentno koriste za svoj metabolizam te si tako reduciraju potrebu za kataboliziranjem aminokiselina i automatski smanjuju koli inu amonijaka kojeg bi ina e morale otpustiti. Proliferacija rasta algi i naglo povećanje veličine populacije nakon oplemenjivanja medija amonijakom je dokaz ove hipoteze. Tako da, dostupnost amonijaka algama je ograničena aktivnošću u glutamin sintetaze (enzima koji asimilira amonijak) iz tkiva životinje (Wang i Douglas, 1998).

### **3. 1. REGULACIJA I KONTROLA ZOOKSANTELA**

Pod normalnim uvjetima, u 1 cm<sup>2</sup> se uvijek nalazi oko  $10^6$  zooksantela. Nakon izbjeljivanja, koraljima je potrebno oko četiri do pet mjeseci da se vrati u prijašnje zdravo stanje. Kako se to događa i što drži brojku  $10^6$  stalnom?

Izbjeljeni koralji oporavljuju svoju populaciju simbiotskih algi diobom preostalih zooksantela u tkivu. Gusto a algi je određena slobodnim prostorom te veličinom zooksantela (Jones i Yellowless, 1997). Ukoliko se zooksantele nalaze pregusto u tkivu doma ina, on izbacuje zooksantele van ili ih probavlja.

## 4. EFEKT IZBJELJIVANJA KORALJA

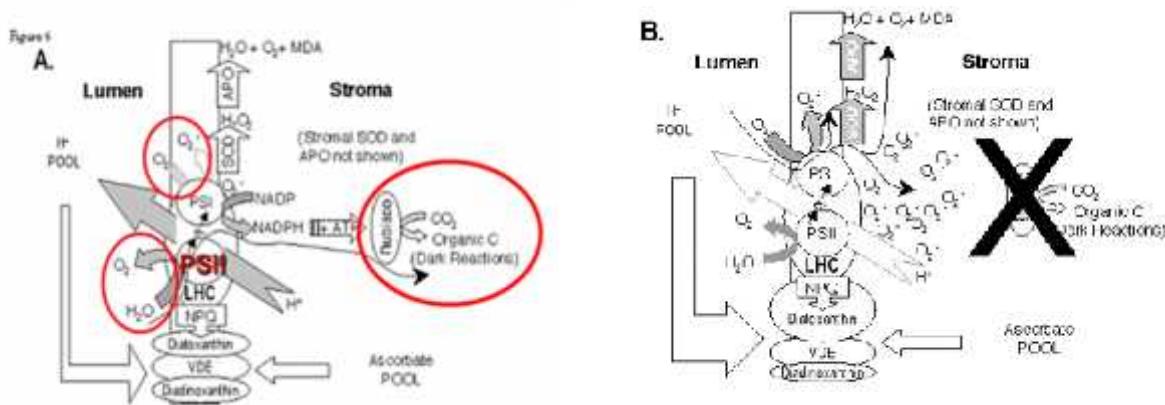
Izbjeljivanje koralja je posljedica gubitka zooksantela iz tkiva i/ili gubitka pigmenta iz zooksantela te životinja postaje bijela zbog boje skeleta iako nikada ne budu izbaene sve zooksantele nego oko 70 – 90% njihovog broja (Sl. 5). Najčešće se događa kao odgovor na stres bilo domaćina ili alge, a uzrokovani su povišenom temperaturom mora i/ili intenziteta svjetla. Takođe se može manifestirati usred naglog sniženja temperature, dugotrajne tame, sedimentacije, izgladnjivanja te u prisutnosti teških metala ili patogena (Perez i sur., 2001).



**Slika 5.** Izbijeljena *Acropora* sp.

Kod koralja koji su u uvjetima prejakog intenziteta svjetla, dolazi do oštete enja u fotosistemu II, dok se pri previsokim temperaturama narušava i prekida Calvinov ciklus. U doticaju s virusom *Vibrio* sp. takođe se oštete uje fotosistem, a moguće su i programirane smrti stanica te lize stanica. Kod fotosinteze, uslijed izbjeljivanja, dolazi do nakupljanja kisika zbog temperaturnog stresa koji utječe na rubisco te se zatvara Calvinov ciklus. (Jones i sur., 1998) No

to je moguće zaobići fotoinhibicijskim modelom (Sl. 6). UV svjetlo direktno oštećuje proteine fotosistema II i lanac elektrona puca ali kako svjetlost i dalje podražuje fotosistem II, voda se i dalje cijepa i nastaje kisik  $O_2$  (Hoegh-Guldberg, 1999).



**Slika 6.** Fotoinhibicijski model izbjeljivanja koralja na tilakoidnoj membrani kloroplasta zooksantela.

(A) Pod normalnim uvjetima, dva fotosistema (PSI i PSII) dodaju svjetlosnu energiju u reakcije tame gdje rubisco fiksira  $CO_2$ . Količina svjetlosne energije je regulirana interkonverzijom dvaju pigmenata diatoaksantinom i diadinoksantinom. Enzimski sustavi SOD (superoksid dismutaza) i APO (askorbat peroksidaza) povlači sve otpuštene molekule kisika ( $O_2$ ). (B) Temperaturni stres prekida protok energije prema reakcijama tame. Dolazi do porasta svjetlosne energije koja se predaje kisiku umjesto reakcijama tame stvarajući molekule kisika koje po injekciji denaturirati proteine koji su uključeni fotosintetske komponente zooksantela (Hoegh-Guldberg, 1999.).

Ukoliko ne dolazi do normaliziranja uvjeta tj. sniženja temperature i intenziteta svjetla, koralj umire za dva do tri tjedna. U suprotnom, koralj se može djelomično oporaviti u roku od jednog do dva mjeseca (Jokiel, 1990). Nakon oporavka od izbjeljivanja, koralj može imati poteškoće s mriještenjem i plodnosti te je tako da je esto smanjena kalcifikacija i rast. Izbjeljivanje nije ograničeno samo na koralje već je zabilježeno i kod drugih vrsta koje ulaze u simbiozu s rodom *Symbiodinium* kao npr. kod nekih spužvi i školjkaša.

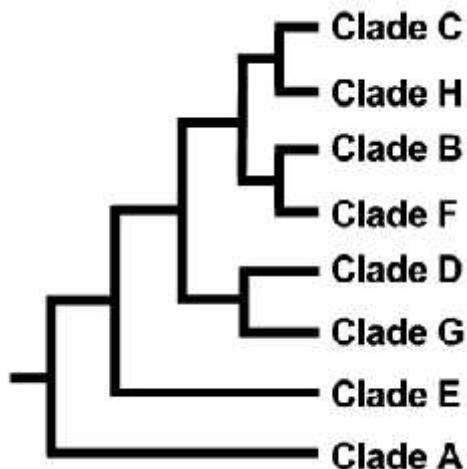
ABH je Hipoteza adaptivnog izbjeljivanja koja govori da kada se okolišni uvjeti promijene, gubitak jedne ili više vrsta zooksantela brzo slijedi stvaranje novog simbiontskog udruženja s drugom vrstom zooksantela koja je prikladnija novim uvjetima u kojima se koralj nalazi (Buddeleier i Fautin, 1993). Ponavljani dokazi za tu hipotezu su genetički različiti sojevi

zooksantela koji različito odgovaraju na visoke temperature i izbijeljene odrasle jedinke koje mogu uzeti simbiotske zooksantele iz stupca vode. (Fitt i Warner, 1995; Kinzie i sur., 2001.)

Godine 2000. GCRMN (Global Coral Reef Monitoring Network) je izvijestio da je uništeno 27% svjetskih koraljnih grebena. Glavni uzrok tome je zagrijavanje mora zbog El Niño 1997-98. kada je nestalo 16% koraljnih grebena u devet mjeseci, a ostalih 11% je uništeno prekomjernom sedimentacijom i prekomjernim dotokom nutrijenata te izlovljavanjem i miniranjem stijena i pijeska. (Glynn, 1993; Brown, 1997)

## 5. FILOGENIJA

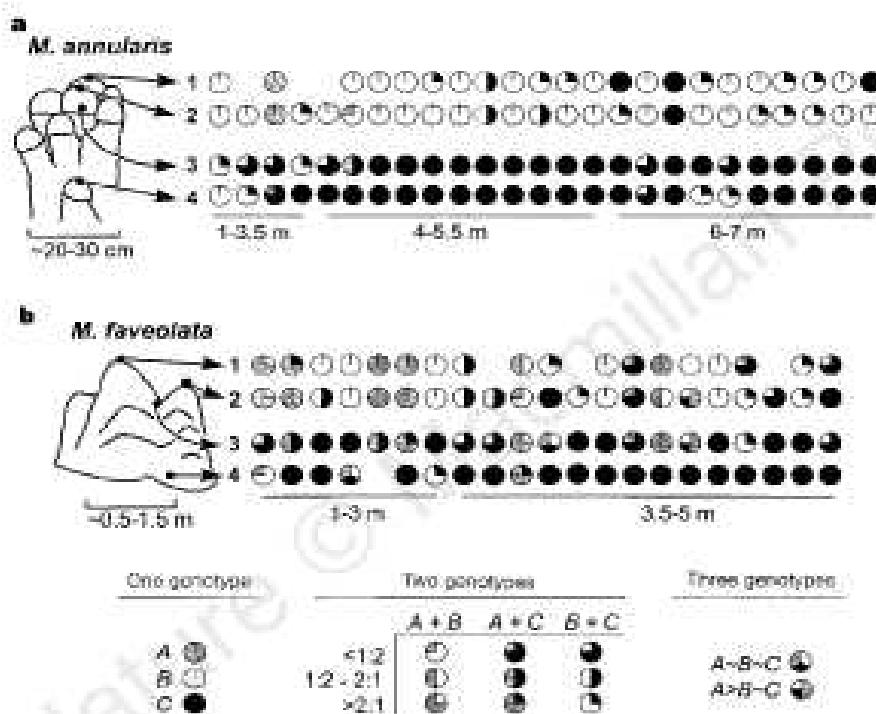
Napretkom molekularnih metoda poput DNA fingerprinta omogu ena je determinacija mnogih organizama do razine vrste i podvrste. Do sada je odre eno i opisano devet klada zooksantela. Pojam klada je prvi uveo britanski biolog Julian Huxley i definirao ga kao grupu životinja koja ima zajedni kog pretka tj. jednu kompletну granu u kladogramu (en.wikipedia.org). (Sl. 7) U zooksantela, postoje klade A, B, C, D, E, F, G i H i svake klade se sastoji od podklada koji se oznaava brojem i, ukoliko postoji daljnja podjela, još jednim malim tiskanim slovom, npr. C1a.



**Slika 7.** Filogenetski odnosi između glavnih klada roda *Symbiodinium*.

Pozicioniranje klada B, C, F i H varira ovisno o metodi i izboru markera prilikom izrade kladograma. Sve prikazane klade, osim E i H, su pronađene u kamenih koralja u kojima su klade A, B, C i D dominantni simbionti. U Karipskom moru prevladava klada B, dok su klade A i C dominantni u Crvenom moru i Pacifiku. Klada E nije pronađena u hermatipi nim koraljima, već samo u vlasuljama dok su klade F, G i H najčešći u foraminifera. (Coffroth i Santos, 2005). Kladi A pripada vrsta *Symbiodinium microadriaticum*, zasada jedina vrsta zooksantela pronađena u Jadranskom moru, i živi u simbiozi s vrstama kamenih koralja *Cladocora caespitosa*, *Balanophyllia europea* i *Madacis pharensis*, te s nekoliko moruzgvi i gorgonija.

Unato razvoju molekularnih metoda postoje nesigurnosti u filogeniji zbog specijecije. Ne može se sa sigurnoš u tvrditi koji geneti ki marker odre uje da li se neka klada izdiže na razinu nove vrste ili ne. Kako bi izbjegli te nedoumice, dogovorena su pravila o kladama prema njihovim karakteristikama. Atlantski i karipski koralji naj eš e sadrže razne klade B uz klade A i C dok se u pacifi kim koraljima naj eš e nalaze zooksantele klada C. (Sl. 8) Smatra se da je opstanak atlantskih koralja u glacijaciji sjeverne hemisfere uzrokovano adaptacijom kodominantnih klada zooksantela, dok su pacifi ki koralji uglavnom bili pod tropskim uvjetima tijekom tog razdoblja te je to razlog dominacije klada C u Pacifiku (Riddle, 2006).



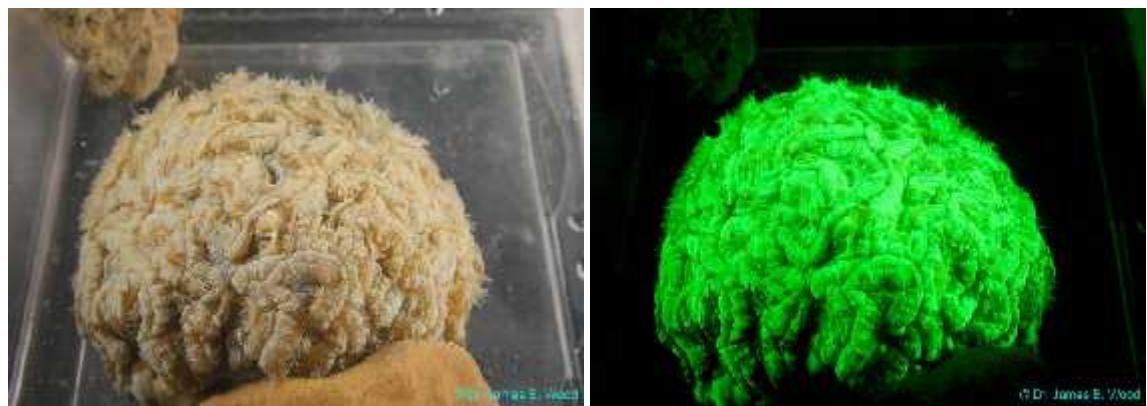
**Slika 8.** Klade A i B su specijalisti za visoku razinu svjetlosti te se nalaze na najizloženijim dijelovima koralja dok je klada C specijalist za nisku razinu svjetlosnog zra enja zbog ega se zooksantele tog klada nalaze u dubljim i zasjenjenijim dijelovima koralja. Kada se pozicija koralja promijeni za  $90^\circ$ , dolazi do prostorne reorganizacije zooksantela. Nakon šest mjeseci, klade A i B su se premjestili na vršne dijelove koralja. Na taj na in se koralj zašti uje i postaje tolerantniji na jak stupanj zra enja i povišenje temperature mora.

(Rowan i sur., 1997)

Zooksantele imaju karakteristike specifične za klade u kojem se nalaze. Dva važna svojstva su proizvodnja ksantofila i mikosporinskih aminokiselina (MAA). Ksantofili su karotenoidni pigmenti pronađeni unutar mnogo vrsta zooksantela, algi i viših biljaka. Dva ksantofila pronađeni u nekim zooksantelama su diadinoksantin (Dn) i diatoksantin (DT) (Brown i sur., 1999). Dn i DT se ponašaju kao fotoprotektori i zaštiti uđu zooksantele koje ih sadrže od velike količine fotosintetskog aktivnog zračenja u procesu dinamičke fotoinhicije. To je zaštitna mjeru koja sprječava oštećenja u fotosistemu II. Za vrijeme velike količine svjetla, Dn apsorbira plave valne duljine, pretvara se u DT i tako skreće energiju plavog svjetla dalje od fotosintetskog aparata (Jeffries i sur., 1997). Zooksantele koje mogu proizvoditi ksantofile mogu izdržati razdoblja većeg intenziteta svjetla sa smanjenom šansom za oštećenjem proteina potrebnih za fotosintezu.

Dok ksantofili štite zooksantele od vidljive svjetlosti, mikosporinske aminokiseline (MAA) ih štite od ultravioletnog zračenja. Ove aminokiseline su tako nazvane jer su prvi puta izolirane iz gljive, a proizvode ih i biljke te neke bakterije. Koralj može sadržavati MAA samo ukoliko ih zooksantele proizvedu ili probavljanjem hrane koja je u sebi sadržavala MAA. Takođe je moguće da bakterije i/ili cijanobakterije translociraju MAA (Riddle, 2006).

Fluorescentni proteini takođe pružaju fotobiološki sistem za reguliranje količine svjetlosti koja dolazi do tkiva životinje domaćine. (Sl. 9) Zeleni fluorescentni protein (GFP) tijekom visokog UV zračenja je fotoprotективan tako da mijenja valnu duljinu na nižu koja manje oštećuje fotosisteme fotosintetskog aparata zooksantela i reflektira vidljivu i infracrvenu svjetlost kromatoframa koje sadrži. GFP na taj način povećava otpornost prema izbjeljivanju koralja tijekom perioda temperaturnog stresa (Salih i sur., 2000).



**Slika 9.** Vrsta *Diploria labyrinthiformis* pod (lijevo) vidljivim svjetlom i (desno) pod UV svijetлом s pobjeđenim GFP-ovima koji fluorescira.

## 6. LITERATURA

- Brown B. E., Ambarsari I., Warner M. E., Fitt W. K., Dunne R. P., Gibb S. W. & Cummings D. G., 1999. Diurnal changes in photochemical efficiency and xanthophyll concentrations in shallow water reef corals: evidence for photoinhibition and photoprotection. *Coral Reefs* **18**, 99–105.
- Brown B. E., 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* **16**, 129-138.
- Buddemeier R. W., Fautin D. G., 1993. Coral bleaching as an adaptive mechanism: a testable hypothesis. *Biosciences* **43**, 320-326.
- Coffroth M., Santos S., 2005. Genetic diversity of symbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium*. *Protist* **156**, 19-34.
- Fitt W. K., Warner M. E., 1995. Bleaching Patterns of Four Species of Caribbean Reef Corals. *The Biological Bulletin* **189**, 298-307
- Freudenthal H. D., 1962. *Symbiodinium* gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a Zooxanthella: Taxonomy, Life Cycle, and Morphology. *Journal of Eucaryotic Microbiology* **9**, 45-52.
- Glynn P. W., 1993. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* **12**, 1-17.
- Hoegh-Guldberg O., 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research* **50**, 839-866.
- Jeffrey S. W., Mantoura R. F. C. i Wright S. W., 1997. Phytoplankton Pigments in Oceanography. *Monographs on Oceanographic Methodology* **10**, pp. 661
- Jeffrey S. W., Haxo F. T., 1968. Photosynthetic Pigments of Symbiotic Dinoflagellates (Zooxanthellae) from Corals and Clams. *The Biological Bulletin* **135**, 149-165.
- Jokiel P. L., Coles S. L., 1990. Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated sea temperatures. *Coral Reefs* **8**: 155-162
- Jones R., Hoegh-Guldberg O., Larkum A. W. L., Schreiber U., 1998. Temperature induced bleaching of corals begins with impairment of dark metabolism in zooxanthellae. *Plant Cell and Environment* **21**, 1219-130.

- Jones R. J., Yellowless D., 1997. Regulation and control of intracellular algae (=zooxanthellae) in hard corals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B* **352**, 457-468.
- Kinzie R. A., Takayama M., Santos S. R., Coffroth M. A., 2001. The Adaptive Bleaching Hypothesis: Experimental Tests of Critical Assumptions. *The Biological Bulletin* **200**, 51-58.
- Perez S., Cook C., Brooks W. R., 2001. The role of symbiotic dinoflagellates in the temperature-induced bleaching response of *Aiptasia pallida*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **256**, 1-14.
- Riddle D., 2006. Lighting by numbers: "types" of Zooxanthellae and what they tell us. *Advanced Aquarist's Online Magazine*.
- Rowan R., Knowlton N., Baker A., Jara J., 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature* **388**, 265-269.
- Salih A., Larkum A., Cox G., Kühl M., Hoegh-Guldberg O., 2000. Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature* **408**, 850-853.
- Wang J.-T., Douglas A. E., 1998. Nitrogen Recycling or Nitrogen Conservation in an Alga-Invertebrate Symbiosis? *The Journal of Experimental Biology* **201**, 2445–2453.
- <http://en.wikipedia.org/>
- <http://www.conservationmaven.com/>
- <http://www.onlinelibrary.wiley.com/>
- <http://www.thesea.org/>
- <http://www.tidalgadens.com/>

## **7. SAŽETAK**

Zooksantele su miksotrofni dinoflagelati koji žive u simbiozi s koraljima i drugim beskralježnjacima. Ovisno o njihovim karakteristikama, zooksantele se dijele u klade te ovisno o okolišnim uvjetima u kojima se nalaze, nastanjuju različite vrste i dijelove koralja.

Postoje dileme oko toga koliko zapravo zooksantele imaju koristi od koralja tj. je li njihov odnos zbilja mutualistički. Koralji zooksantelama dobavljaju CO<sub>2</sub> i druge nutrijente, stalno su prisutne u foti koj zoni pa ih struje ne mogu odnijeti u dublje slojeve mora gdje ne bi primale dovoljno svjetlosti za fotosintetiziranje. Također, koralj im nudi zaštitu od predatora te UV svjetla fluorescentnim proteinima (GFP) iz tkiva koralja.

Usprkos ovim beneficijama, zooksantele ujedno i gube veliku koliku inu (ak i do 90%) produkata fotosinteze, ne mogu se neograničeno razmnožavati unutar doma ina zbog ograničenosti prostorom. Uslijed promjene okolišnih uvjeta mogu biti odjednom izbačene iz doma ina ili probavljenе te ukoliko je hipoteza konzervacije dušika to na, životinja doma in im limitira izvor nutrijenata.

Koja god od ovih hipoteza bila to na, ovaj simbiotski odnos se održao već 200 milijuna godina i jedan je od najvažnijih za opstanak koraljnih grebena.

## **8. SUMMARY**

Zooxanthellae are mixotrophic dinoflagellates that live in symbiosis with scleractinians and other invertebrates. Depending on their characteristics, Zooxanthellae are divided into clades and they inhabit different types and areas of coral depending on environmental conditions in which they are located.

There are some argues between scientists about how much Zooxanthellae actually benefit from the coral and whether their relationship is really mutualistic. Corals supply CO<sub>2</sub> and other nutrients to Zooxanthellae, they constantly maintain in photic zone so they have enough sufficient light energy for photosynthesise. Also, corals offer them protection from grazers and UV damage by fluorescent protein (GFP) from the coral tissue.

Despite these benefits, Zooxanthelle also lose a significant fraction (up to 90%) of their photosynthesis products and cannot grow within the host due to limited space as much as they could as a free stage. Expulsions from host or digestion are possible every time environmental conditions change even a little bit and if nitrogen conservation hypothesis is correct, supply of nutrients was limited by the host.

Whichever of these hypotheses was correct, this symbiotic relation held for 200 million years and is one of the most important for the survival of coral reefs.