

# 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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:036281>

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

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-08-25**



*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 Kružić**

**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 jednostanične žuto-smeđe (gr. 'xanthos' = smeđe-žuto) alge koje žive u simbiozi s mnogim morskim životinjama, od protozoa (foraminifera i radiolarija) do mnogih beskralježnjaka poput spužvi, žarnjaka, mekušaca te virnjava. 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 ograničavaju na rast u fotičkoj zoni. U koraljnim tkivima je moguća pojava čak 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-smeđe „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.

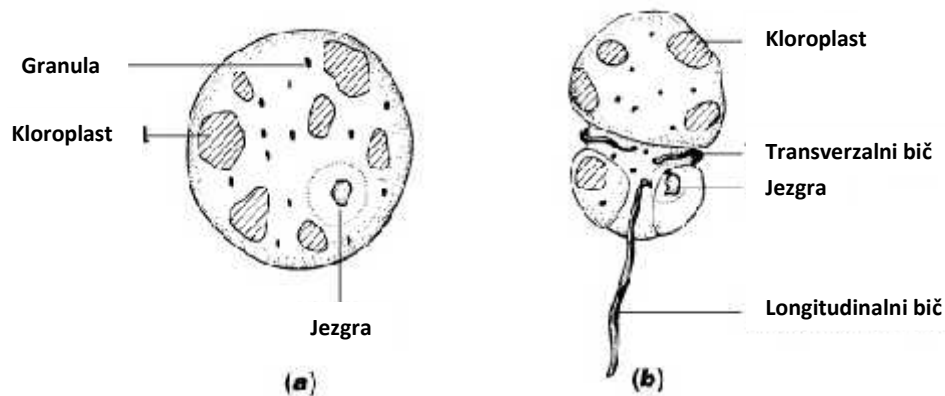
## 2. SISTEMATIKA, MORFOLOGIJA I ŽIVOTNI CIKLUS

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:	Symbiodinium

([www.onlinelibrary.wiley.com](http://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.

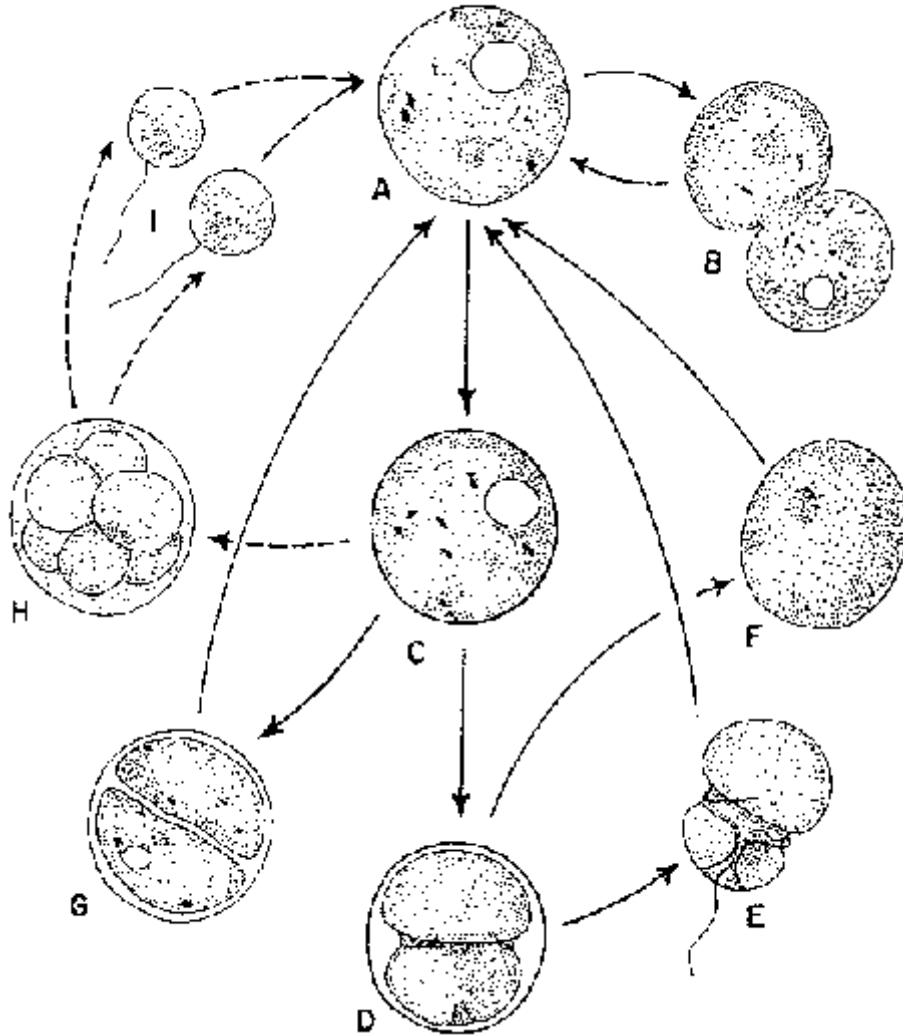
U koraljima, zooxantele se nalaze po cijelom tijelu životinje unutar stanica gastroderme (endoderme) i okružene su membranom vakuole doma ina (Sl. 2). Transmisija endosimbionata u doma ina se odvija ili probavljanjem kroz gastrovaskularnu šupljinu ili jajima odnosno li inkama (planulama).



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

Zooxantele se naj eš e razmnožavaju nespolno, diobom. Zdrave stanice se dijele na dvije identne stanice k eri 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 zooxantelama su isto 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 čak do 90% energetske potrebe koralja. Kameni ili hermatipi ni koralji ovise o zooxantelama, jer osim što im daju hranjive tvari, pomažu im i u formiranju koraljnog skeleta tj. u izluivanju kalcijevog karbonata čak 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 između zooxantela i koralja mutualistička ili ipak koralj više uzima od zooxantela 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 i vratila nazad u obliku aminokiselina. Jedino što ne postoje kvantitativno pouzdane procjene protoka amonijaka od katabolizma životinje do simbiotske alge ili translokacije organskih i dušičnih tvari od alge prema životinji (Wang i Douglas, 1998).

Druga, odnosno hipoteza konzervacije (spremanja) dušika govori da zooksantele predaju životinji doma i ugljikom bogate tvari koje onda preferentno koriste za svoj metabolizam te si tako reduciraju potrebu za kataboliziranjem aminokiselina i automatski smanjuju količinu amonijaka kojeg bi inače morale otpustiti. Proliferacija rasta algi i naglo povećanje veličine populacije nakon oplemenjivanja medija amonijakom je dokaz ove hipoteze. Također, 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<sup>6</sup> 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<sup>6</sup> stalnom?

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

#### 4. EFEKT IZBJELJIVANJA KORALJA

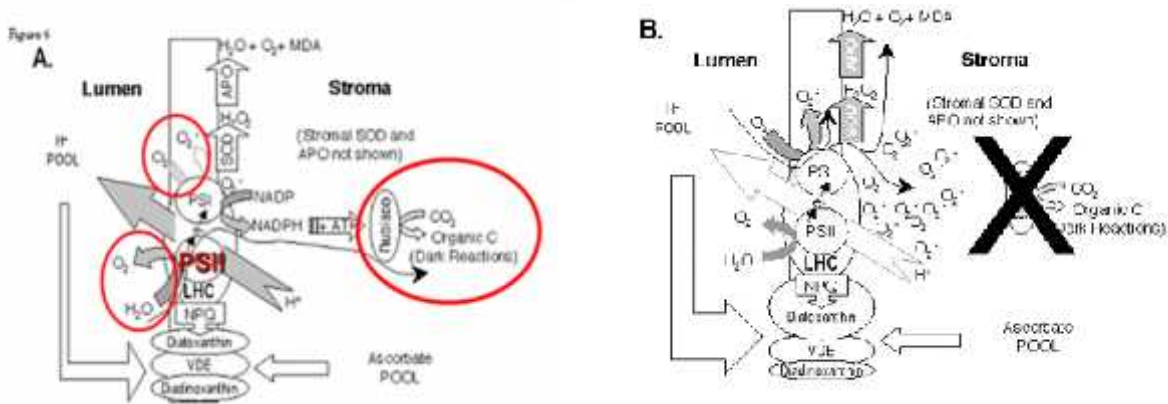
Izbjeljivanje koralja je posljedica gubitka zooxantela iz tkiva i/ili gubitka pigmenta iz zooxantela te životinja postaje bijela zbog boje skeleta iako nikada ne budu izba ene sve zooxantele nego oko 70 – 90% njihovog broja (Sl. 5). Naj eš e se doga a kao odgovor na stres bilo doma ina ili alge, a uzrokovan je ili povišenom temperaturom mora i /ili intenziteta svjetla. Tako er se može manifestirati usred naglog sniženja temperature, dugotrajne tame, sedimentacije, izgladnjivanja te u prisutnosti teških metala ili patogena (Perez i sur., 2001).



**Slika 5.** Izbjeljena *Acropora* sp.

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

to je mogu e zaobi i fotoinhibicijskim modelom (Sl. 6). UV svjetlo direktno ošte uje proteine fotosistema II i lanac elektrona puca ali kako svjetlost i dalje podražuje fotosistem II, voda se i dalje cijepa i nastaje kisik O<sub>2</sub> (Hoegh-Guldberg, 1999).



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

(A) Pod normalnim uvjetima, dva fotosistema (PSI i PSII) dodaju svjetlosnu energiju u reakcije tame gdje rubisco fiksira CO<sub>2</sub>. Koli ina svjetlosne energije je regulirana interkonverzijom dvaju pigmenta diatoaksantinom i diadinoksaninom. Enzimski sustavi SOD (superoksid dismutaza) i APO (askorbat peroksidaza) povla e sve otpuštene molekule kisika (O<sub>2</sub>). (B) Temperaturni stres prekida protok energije prema reakcijama tame. Dolazi do porasta svjetlosne energije koja se predaje kisiku umjesto reakcijama tame stvaraju i molekule kisika koje po inju denaturirati proteine koji ine fotosintetske komponente zooxantela (Hoegh-Guldberg, 1999.)

Ukoliko ne do e do normaliziranja uvjeta tj. sniženja temperature i intenziteta svjetla, koralj umire za dva do tri tjedna. U suprotnom, koralj se može djelomi no oporaviti u roku od jednog do dva mjeseca (Jokiel, 1990). Nakon oporavka od izbjeljivanja, koralj može imati poteško e s mriještenjem i plodnosti te je tako er esto smanjena kalcifikacija i rast. Izbjeljivanje nije ograni eno samo na koralje ve je zabilježeno i kod drugih vrsta koje ulaze u simbiozu s rodom *Symbiodinium* kao npr. kod nekih spužvi i školjkaša.

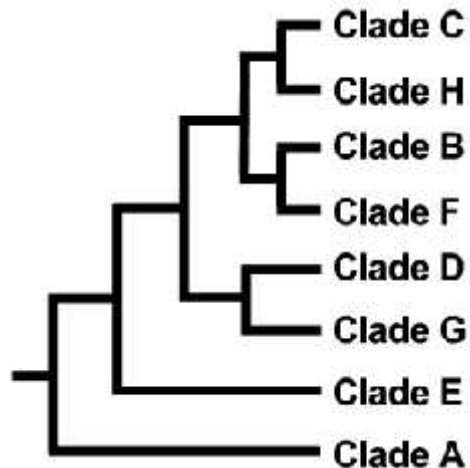
ABH je Hipoteza adaptivnog izbjeljivanja koja govori da kada se okolišni uvjeti promijene, gubitak jedne ili više vrsta zooxantela brzo slijedi stvaranje novog simbiotskog udruženja s drugom vrstom zooxantela koja je prikladnija novim uvjetima u kojima se koralj nalazi (Buddemeier i Fautin, 1993). Ponu eni dokazi za tu hipotezu su geneti ki razli iti sojevi

zooksantela koji razli ito 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 Niña 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

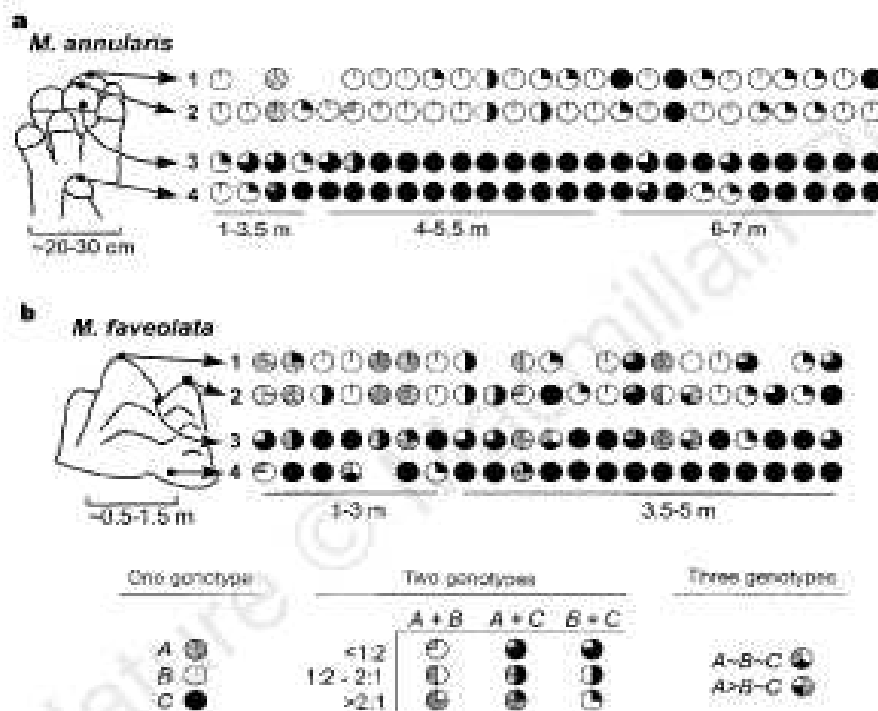
Napretkom molekularnih metoda poput DNA fingerprinta omogućena je determinacija mnogih organizama do razine vrste i podvrste. Do sada je određeno i opisano devet klada zooxantela. Pojam klada je prvi uveo britanski biolog Julian Huxley i definirao ga kao grupu životinja koja ima zajedničkog pretka tj. jednu kompletnu granu u kladogramu (en.wikipedia.org). (Sl. 7) U zooxantela, postoje klade A, B, C, D, E, F, G i H i svake klade se sastoji od podklada koji se označava 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 hermatipnim koraljima, već samo u vlasuljama dok su klade F, G i H najčešće u foraminifera. (Coffroth i Santos, 2005). Kladi A pripada vrsta *Symbiodinium microadriaticum*, zasada jedina vrsta zooxantela 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 specijacije. 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).



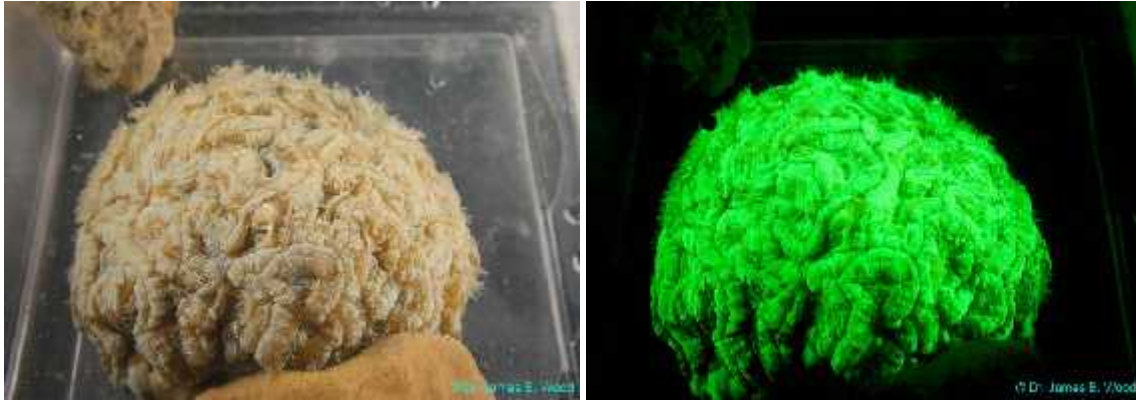
**Slika 8.** Klade A i B su specijalisti za visoku razinu svjetlosti te se nalaze na najizloženijim dijelovima koralja dok je klada C specijalist za nisku razinu svjetlosnog zra enja zbog ega se zooksantele tog klada nalaze u dubljim i zasjenjenijim dijelovima koralja. Kada se pozicija koralja promijeni za 90°, 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 pronađena u nekim zooksantelama su diadinoksantin (Dn) i diatoksantin (DT) (Brown i sur., 1999). Dn i DT se ponašaju kao fotoprotektori i zaštite uju zooksantele koje ih sadrže od velike količine fotosintetskog aktivnog zračenja u procesu dinamičke fotoinhibicije. To je zaštitna mjera 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 jačeg 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. Također je moguće da bakterije i/ili cijanobakterije translociraju MAA (Riddle, 2006).

Fluorescentni proteini također pružaju fotobiološki sistem za reguliranje količine svjetlosti koja dolazi do tkiva životinje domaćina. (Sl. 9) Zeleni fluorescentni protein (GFP) tijekom visokog UV zračenja je fotoprotektivan tako da mijenja valnu duljinu na nižu koja manje oštećuje fotosisteme fotosintetskog aparata zooksantela i reflektira vidljivu i infracrvenu svjetlost kromatoforama 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 svjetlom s pobu enim GFP-ovima koji fluoresciraju.



## 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 fotičkoj zoni pa ih struje ne mogu odnijeti u dublje slojeve mora gdje ne bi primale dovoljno svjetlosti za fotosintetiziranje. Također, koralji im nude zaštitu od predatora te UV svjetla fluorescentnim proteinima (GFP) iz tkiva koralja.

Usprkos ovim beneficijama, zooksantele ujedno i gube veliku količinu (čak i do 90%) produkata fotosinteze, ne mogu se neograničeno razmnožavati unutar domaćina zbog ograničenosti prostorom. Uslijed promjene okolišnih uvjeta mogu biti odjednom izbačene iz domaćina ili probavljene te ukoliko je hipoteza konzervacije dušika to znači, životinja domaćina im limitira izvor nutrijenata.

Koja god od ovih hipoteza bila točna, 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 photosynthesis. 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.