

# Simbioza u praživotinja

---

**Kajtezović, Najla**

**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:217:463499>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-15**



Repository / Repozitorij:

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



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

**SIMBIOZA U PRAŽIVOTINJA**

**SYMBIOSIS IN PROTOZOA**

**SEMINARSKI RAD**

Najla Kajtezovi

Preddiplomski studij znanosti o okolišu  
(Undergraduate Study of Environmental Sciences)

Mentor: doc. dr. sc. Goran Kovačević

Zagreb, 2010.

## ZAHVALE

Najviše hvala **mojoj sestri Sabini** na moralnoj i finansijskoj potpori i zato što je strpljivo trpila sve moje biološke pokuse i izreckane knjige o biologiji.

Hvala **Rusi i Rusmiru** što su bezrezervno vjerovali u mene, **mami** koja me je nauila da svako živo生物 treba poštovati i mom **tati**.

Hvala **Vedranu Šegi i Nesi Šimiću** što su mi dali hrabrosti da dođem u Zagreb i bili moja potpora tijekom cijelog studija, **Lavoslavu akloviću i Dei Horvat** što su me uvijek podsjećali da se u Prirodi skriva mnogo više od materije, **Vedrani Klajn** na vježbi optimizmu koji je tako nesebično dijelila, **Mili Karlić** na ljubavi i potpori, **Nataši Štrabić** na potpori i pomoći oku, mrske mi statistike.

Hvala **dr.sc. Vesni Svetliću** jer mi je otkrila da u svakom od nas spava radoznali znanstvenik, **doc.dr.sc. Renati Matonićin-Kepiću** jer mi je preporučila mnoge zanimljive članke i strpljivo slušala moje priče o zrakašima.

Hvala **doc.dr.sc. Draginja Mrvoš-Sermek, Andreji Brigiću, dipl. ing., dr.sc. Marku Milišiću i dr.sc. Kristini Pikelj** na riječima potpore koje su njima možda bile beznačajne, ali su meni bile neprocjenjive.

Hvala i **Maji Filipoviću i Draganu Škoriću** što me tjeraju da se više smijem i što toleriraju moje dr.-Dolittle-šumske-podvige.

Hvala **Romanu Murru i Lani Vidmar** kao i svima onima koji su me obogatili i doveli do ovog trenutka.

I na kraju puno hvala mom mentoru **doc.dr.sc. Goranu Kovačeviću** jer u studentima uvijek vidi ono najbolje, hvala na brižljivo prenesenom znanju iz evolucije i najviše hvala na pomoći oku pisanja ovog završnog rada: na razumijevanju, slobodi da samostalno istražujem u prašumi literature, ključnim lancima i vrlo jasnim smjernicama.

## **SADRŽAJ**

1. UVOD.....	1
2. SIMBIOZA U PRAŽIVOTINJA.....	2
2.1. Simbioza u koljenu Ciliophora (trepeljikaši).....	7
2.2. Simbioza u koljenu Sarcodina (sluzavci).....	11
2.3. Simbiotske bakterije i trepeljikaši u buragu preživa a.....	13
2.4. Praživotinjski simbionti u kukcima.....	14
2.5. Simbioza praživotinja i biljaka.....	14
3. LITERATURA.....	16
4. SAŽETAK.....	19
5. SUMMARY.....	20

## **1. UVOD**

Svaki organizam, zauzimaju i odre enu nišu, nastoji se što bolje prilagoditi na abioti ke i bioti ke imbenike. Stupanje u simbiozu otvara potpuno novo mjesto u niši, koje je nedostupno organizmima koji nisu odabrali tako blizak suživot, kao i samim slobodnoživu im organizmima prije postizanja tog stupnja integracije. On nerijetko nosi sa sobom i neka žrtvovanja (kao što su nemogu nost samostalnog obavljanja nekih biokemijskih procesa), no ona su esto manja od ukupnog dobitka, a to je sposobnost zauzimanja nove niše. Kao primjeri simbioze naj eš e se navode višestani ni organizmi (najbolji primjer za to je simbioza moruzgve i raka samca) kod kojih je vrlo lako pojmiti funkcije te simbioze ak i bez nekog pomnijeg znanstvenog prouavanja. U sluaju praživotinja nije mogu e na prvi pogled zaklju iti koje su to sve prilagodbe sudionika simbioze, jer se radi o organizmima ija je mala veli ina i dalje ograni avaju i imbenik prilikom istraživanja. Me utim, u tom mikroskopskom svijetu krije se iznena uju a raznolikost oblika, funkcija, veli ina, pa ak i boja. Praživotinje i njihove simbionte možemo na i od hidrotermalnih otvora, suncem obasjanih pelagi kih voda oceana pa sve do mra nog spleta korijenja. Koliko god spretno su praživotinje zauzele sva staništa na Zemlji, u simbiotskim asocijacijama uspjele su napraviti i jedan korak dalje.

## 2. SIMBIOZA U PRAŽIVOTINJA

Praživotinje (Protozoa) su pripadnici carstva Protista. Njihova evolucija je započela otprilike prije 1,6 milijardi godina. (<http://www.morning-earth.org/>) To su eukariotski, u pravilu heterotrofni, organizmi. Sve životne funkcije su organizirane na jednostani noj razini te zbog toga imaju složeniju građu od pojedinačnih stanica mnogostanih organizama. Veličina im varira od 2 do 4500 µm za solitarne i po nekoliko metara za kolonijalne oblike. (Habdić i sur. 2003; <http://www.viveka.math.hr/~najla/>) S obzirom na različitost njihovih oblika, veličine, građe tijela i na način života, praživotinje su vjerojatno najraznolikija skupina organizama, koja obuhvaća oko 25 000 vrsta. Nastanjuju mora (npr. krednjak *Globigerina bulloides*; zrakaš *Zygocircus productus*), vode na kopnu (npr. sunačce *Actinosphaerium eichorni*, trepetljikaš *Styloonychia mytilus*) i vlažno tlo (npr. gole amebe *Acanthamoeba castellanii* i *Hartmanella vermiformis*) gdje se hrane fagocitozom (npr. trepetljikaš *Vorticella campanula*, zrakaš *Lithomelissa thoracites*). Neki od njih su nametnici (npr. bića *Trypanosoma brucei* i *Leishmania tropica*), a postoje i fotoautotrofni oblici (npr. bića *Dinopsis sphaerica* i *Ceratium macroceros*) te saprozoički oblici (npr. gola amebe *Amoeba proteus*). Najjednostavnija podjela praživotinja je na pet koljena: Mastigophora ili Flagellata (bića), Sarcodina (sluzavci), Sporozoa ili Apicomplexa (truskavci), Cnidospora i Ciliophora (trepetljikaši). (Habdić i sur. 2003)

Simbioza je odnos u kojem različite vrste žive u bliskoj asocijaciji. Pozitivan odnos se pojavljuje kada ta interakcija niti jednoj vrsti nije škodljiva, a dobrobit je veća od one cijene za bar jednu vrstu (npr. nesposobnost vrste *Amoeba proteus* da obavlja neke metaboličke funkcije vezane uz jezgru bez simbiontskih bakterija), a također može imati bolju vijabilnost od aposimbiotskih jedinki (npr. zrakaši u oligotrofnim morima). Oblici simbioze su: mutualizam (odnos koristan za obje vrste), komenzalizam (odnos koji je za jednu vrstu pozitivan, a za drugu neutralan), amenzalizam (odnos koji je za jednu vrstu negativan, a drugu neutralan) i parazitizam (odnos koji je za jednu vrstu pozitivan, a za drugu negativan). Mutualizam može, ali ne mora, biti specifičan za to da on određuje vrste, može biti obligatan ili fakultativan, a može i ne mora biti koevoluirajući, dok je komenzalizam fakultativan za vrstu koja ne profitira i ne stupa u koevoluciju sa svojim

simbiontom. Simbioza je prisutna u svim carstvima života. (Cain i sur. 2008) Simbioza u praživotinja je specifična po tome što se radi o jednostani nim eukariotskim organizmima koji mogu stupati u simbiozu s drugim jednostani nim organizmima (prokariotima ili eukariotima) kada praživotinje, zbog njihove veličine, možemo nazivati domaćinima. Kad se radi o simbiozi s višestani nim organizmima (preživa imamo, nižim termitima i nekim skupinama žuhara), praživotinske simbionte možemo nazvati gostima jer se nalaze unutar tijela životinje (u njihovom probavnom sustavu), a višestani ni organizam domaćim inom. Simbioza s višestani nim organizmima specifična je po tome što se dobrobit za domaćina temelji na aktivnostima bakterijskih simbionata u praživotinja (npr. simbiotske bakterije unutar praživotinja u crijevu termita koje razgrađuju celulozu), ali i ostalih slobodnoživih bakterija u probavnom sustavu ovih organizama. Drugim riječima, praživotinje su istovremeno i domaćini (za bakterije) i gosti (u višestani nim organizmima). Simbionti-gosti su najčešće vrlo brojni, a njihov broj ovisi o veličini inskom odnosu gost-domaćina. S obzirom na položaj jednostanih simbionata (gosti, npr. alge i bakterije) u odnosu na domaćinu (praživotinja), simbioza u praživotinja može biti endosimbioza (kada se simbionti nalaze unutar citoplazme domaćina) ili ektosimbioza (kada se simbionti nalaze izvan citoplazme praživotinskog domaćina).

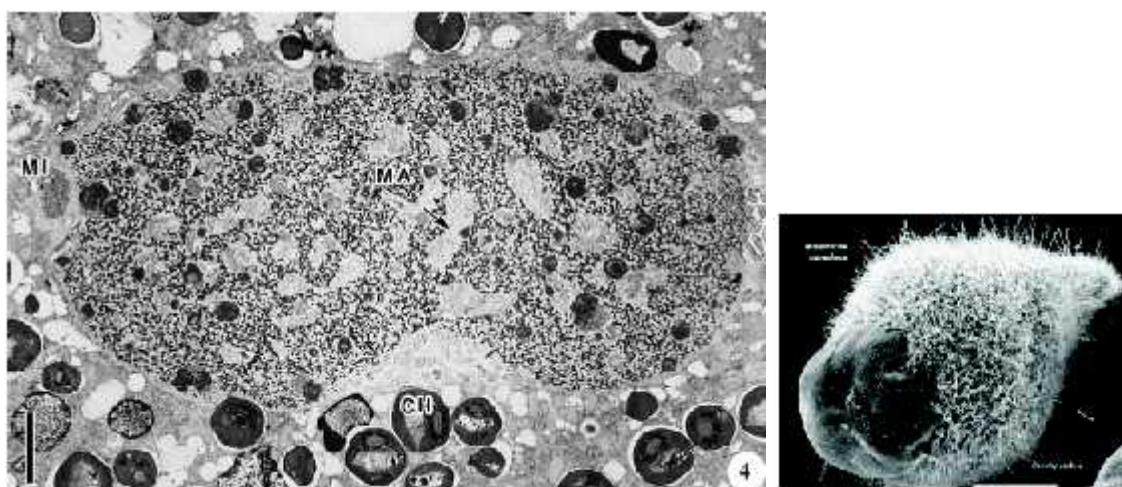
Položaj endosimbionta-gosta može varirati kod pojedinih organizama. On može biti smješten u citoplazmi (zrakaš *Collospheara globularis* i alge) ili u organelima kao što su makronukleus (trepetljikaš *Spirostomum minus* i bakterije), mikronukleus (trepetljikaš *Paramecium caudatum* i bakterije), mitohondriji (trepetljikaš *Urotricha ovata* i bakterije), kontraktilnom sustavu domaćina (*Spirostomum minus* i bakterije) ili akutno perinuklearnom prostoru (trepetljikaš *Paramecium duboscqui* i bakterije). Raspored može biti takođe lociran s obzirom na položaj hranidbenog aparata (npr. kod trepetljikaša), a ovisi i o prisutnosti i specifičnosti njihova skeleta kod određenih skupina (npr. kod zrakaša). (Fokin i sur. 2005; Takahashi i sur. 2003; Görtz 2001)

Pojavljivanje simbioze s algama i cijanobakterijama je ograničeno na fotografiju kroz zonu, dok se simbioza s bakterijama javlja i u afotičnim zonama.

Kod nekih praživotinja simbionti-gosti mogu biti pripadnici jedne vrste (npr. *Paramecium bursaria* i *Chlorella vulgaris*). No postoje i primjeri kada u jednom domaćinu žive simbionti koji pripadaju različitim carstvima života (npr. trepetljikaš

*Frontonia leucas* koji u citoplazmi ima simbiotske alge roda *Chlorella* sp., a u makronukleusu ima simbiotske -proteobakterije) (Slika 1.lijevo). (Fokin i sur. 2003) Još je zanimljiviji primjer u praživotinja roda *Mixotricha* koje se nalaze u crijevu termita (Slika 1.desno), a istovremeno imaju etiri skupine simbionata: tri vrste bakterija (spirohete) na površini stanice koje ju pokre u i jednu vrstu endosimbiotskih bakterija koje vrše funkciju mitochondrija.

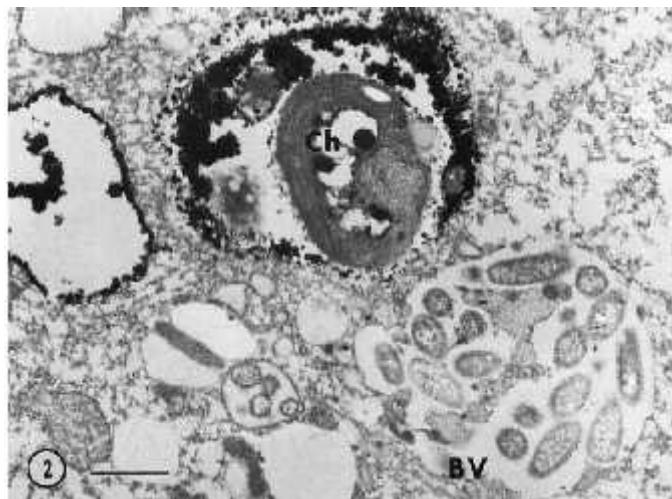
(<http://faculty.uca.edu/benw/biol4415/presentations/lect12.pdf>)



**Slika 1.** Trepeljikaš *Frontonia leucas* i intracelularni simbionti: CH - *Chlorella* sp. u citoplazmi i simbiotske -proteobakterije (strelica) u makronukleusu. Crtica predstavlja 4.5  $\mu\text{m}$ . (lijevo) (Fokin i sur. 2003); *Mixotricha paradoxa* i tri vrste ektosimbiotskih bakterija (desno) (<http://faculty.uca.edu/benw/biol4415/presentations/lect12.pdf>)

Još jedna od specifi nosti simbioze u praživotinja jest injenica da se one hrane jednostani nim organizmima. Postavlja se pitanje kako simbiotska praživotinja prepoznaje potencijalne simbionte. To se doga a zbog specifi nih mehanizama koji omogu avaju prepoznavanje izme u praživotinje i simbionta te na taj na in sprje avaju razgradnju u probavnim mjejhuri ima. Razlika izme u vezikula u kojima se doga a probava i vezikula u kojima su smješteni simbionti može se vidjeti na Slici 2. Prikazana je vezikula u kojoj se doga a probavljanje alge *Chlorella* sp. Prema reakcijskim produktima koji nastaju tijekom probavljanja (tamnije obojeno podru je na rubovima

vezikule), vidljivo je da se ne radi o simbiozi za razliku od druge vezikule u kojoj se nalaze simbiotske bakterije i u kojoj nema tragova probavljanja. (Jeon i sur. 1976)



**Slika 2.** Vezikula s algom *Chlorella* sp. (Ch) u kojoj se događa probava i vezikula (BV) u kojoj se nalaze simbiotske bakterije (Jeon i sur. 1976)

U slučaju simbioze trepetljikaša *Paramecium bursaria* s algom *Chlorella* sp., prepoznavanje simbionta se događa zahvaljujući lektin/glikan interakcijskom mehanizmu vezanom za vanjske membrane ovih organizama. Alge se u trepetljikašu nalaze u perialgalnoj vakuoli koja se još zove simbiosom i štiti je od stapanja s lizosomima. Membrana simbiosoma ima drugu iiju strukturu od strukture probavnih vakuola i ne sadrži kiselu fosfatazu kao probavne vakuole. (Kovacevic i sur. 2009) Nakon što je simbioza između u trepetljikaša i alge ostvarena, simbionti se u idućim generacijama prenose binarnom diobom stanice domaćina koju prati i binarna dioba simbionta. Kod vrste *P. bursaria* je primijeđena povezanost između strujanja citoplazme, tijekom kojeg citoplazmatske granule i simbionti struje u isti smjer pod utjecajem mikrotubula, i dijeljenja simbionata. Dijeljenje trepetljikaša po injekciji kada se to strujanje zaustavi. Zabilježeno je da se simbiotske alge također dijele isključivo u tom periodu i na taj način se održava približno jednak broj simbionata u idućim generacijama. Moguće je da je jedan od mehanizama kojim trepetljikaš kontrolira broj simbiodskih algi. (Takahashi i sur. 2007)

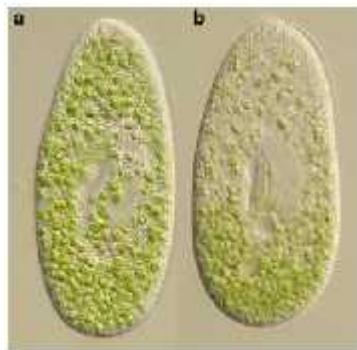
Prepostavlja se da su mutualizam i komenzalizam proizašli iz pokušaja parazitizma. Dobar primjer koji pokazuje kako je mogu prijelaz izme u parazitizma na mutualizam je niz eksperimenata koje je od 1966. godine provodio Kwang Jeon s vrstom *Amoeba proteus* i nametni kim štapi astim bakterijama. Bakterije su spontano inficirale svaku amebu. U po etku je taj utjecaj bio negativan: doma in je ponekad ugibao, inficirane jedinke bile su manje veli ine od neinficiranih, rasle su sporije i puno su teže podnosile manjak hrane. Pet godina poslije bakterije su evoluirale tako da su postale bezopasne za amebu, a ameba je evoluirala tako da je njena jezgra postala ovisna o bakteriji kako bi mogla obavljati normalne metaboli ke funkcije. Serija eksperimenata nakon toga je pokazala da niti jedna vrsta više ne može preživjeti neovisno jedna o drugoj, tj. odnos je iz parazitskog prešao u obligatni mutualizam u kojem je jasna dobrobit – sposobnost preživljavanja. (Cain i sur. 2008)

Simbioza je najbolje istražena u koljena Ciliophora i Sarcodina, a ne javlja se jedino u praživotinja iz koljena Sporozoa i Cnidospora iji pripadnici su obligatni paraziti. (Habdija i sur. 2003)

## **2.1. Simbioza u koljenu Ciliophora (trepeljikaši)**

Endosimbioza između trepeljikaša i jednostanih algi roda *Chlorella* spada u najbolje poznate simbioze u praživotinja. Alga od trepeljikaša dobiva ugljikov dioksid i anorganske nusprodukte metabolizma, ali i fizičku zaštitu od predatora. Trepeljikaš od alge dobiva velike količine ugljikohidrata koji ga mogu potpuno ili djelomično uiniti neovisnim o vanjskim izvorima hrane. Važna uloga alge je i u opskrbljivanju trepeljikaša kisikom. Kada alge dobivaju optimalnu količinu svjetlosti, kisik nastao fotosintezom dovoljan je za respiraciju trepeljikaša, dok se neiskorišteni dio ispušta u okoliš. Smatra se da je najveća dobrobit ove simbioze povećanje sposobnosti preživljavanja u razdoblju kada trepeljikaš nema dovoljno hrane, odnosno kada postoji nedostatak nutrijenata za algalnog simbionta. Ova simbioza je osobito važna u oligotrofnim slatkovodnim i morskim okolišima. Međutim, veliki broj trepeljikaša sa simbiontima nađen je i u eutrofnim jezerskim vodama u granici oksigena i anoksena u slojevima vode. Primjereno je da neki trepeljikaši s algama manje naseljavaju površinske slojeve vode u odnosu na one dublje. Smatra se da je razlog tome smanjena opasnost od predadora (Metazoa) koji su rijeđi u dubljim zonama siromašnjim kisikom i veća koncentracija nutrijenata. Zabilježeno je i da su aposimbiotski trepeljikaši (*Paramecium bursaria* i *Climacostomum virens*) izloženiji predaciji nego trepeljikaši koji su imali simbiotske alge roda *Chlorella*. (Sommaruga i sur. 2009)

Još jedan od aspekata simbioze s algama jeste zaštita od UV zračenja. Iako trepeljikaši posjeduju mehanizme koji ih štite od štetnog djelovanja UV zračenja, prisutnost simbionata može imati pozitivan efekt. Kada su trepeljikaši vrste *Paramecium bursaria* izloženi jakom UV zračenju, alge se preorientiraju u stanici domaćina tako da naprave sjenu koja štiti trepeljikaša kao što je to vidljivo na Slici 3.

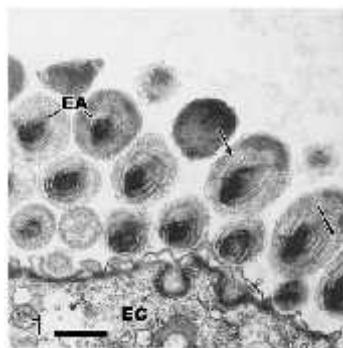


**Slika 3.** Raspored simbiotskih algi kada nije prisutno UV zra enje (a) i pod utjecajem UV zra enja - alge orijentirane u štit (b) (Sommaruga i sur. 2009)

Negativna posljedica prisustva velikog broja algi jeste hiperoksigenacija te su trepetljikaši razvili posebne mehanizme kojima sprje avaju negativne posljedice prevelike koncentracije kisika, kao i preveliku potrošnju kisika kada alge ne vrše fotosintezu. (Sommaruga i sur. 2009)

Primjer za ektosimbiozu s bakterijama jesu trepetljikaši roda *Euplotidium*. Njihovo uobičajeno stanište jest pijesak. Ektosimbionti, koji se kod ovog roda nazivaju još i epiksenosomi, se nalaze na dorzalnoj strani korteksa trepetljikaša. Odrasli epiksenosomi imaju vrlo kompleksu građu (ne uobičajenu za prokariote). DNA je smještena u kupolastoj apikalnoj zoni, dok citoplazma sadrži ekstrusivni aparat (koji izgleda kao vrpca omotana oko centralne jezgre) i košaru građu od materijala koji je građen slično kao mikrotubuli. (Slika 4.) Simbioza s bakterijama je konstantna u prirodi, a lako se održava i u laboratorijskim uvjetima u kulturama koje imaju dovoljan pristup hrani. Kada je trepetljikaš izložen polaganom izgladnjivanju i njegov stanišni ciklus je usporen, on gubi simbionte. Gubitak simbionata ne utječe na ponašanje trepetljikaša niti na sposobnost razmnožavanja, međutim simbiotske bakterije nisu pronađene kao neovisni organizmi i nije ih bilo moguće uzgojiti u laboratorijskim uvjetima bez simbionata. Prepostavlja da je prisutna određena koevolucija između simbionata i domaćina pošto se epiksenosomi kod različitih domaćina genetički vrlo malo razlikuju. Važna uloga bakterijskog ektosimbionta je u obrani organizma od predavaca. Napravljen je eksperiment u kojem je promatrano kako se predatorski trepetljikaš *Litonotus lamella*

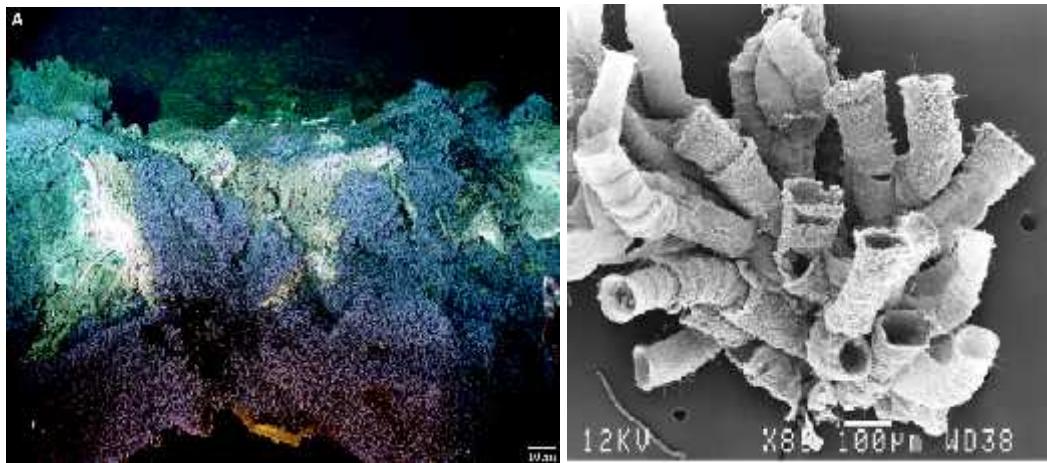
ponaša pri odabiru plijena s obzirom na prisutnost ektosimbionata. U kulturu su stavljeni trepetljikaši *Euplates crassus* (bez simbionata) i *Euplotidium itoi* (bez simbionata). Predatorski trepetljikaš *L. lamella* prvo vrlo brzo pojede sve jedinke vrste *E. carassus*, a tek nakon toga po inje nešto sporije jesti jedinke *E. itoi*. Iz toga se može zaključiti da je preferirani plijen *L. lamella* trepetljikaš *E. carassus*, ali da se hrani i trepetljikašima vrste *E. itoi*. Međutim, kada se u kulturi nalaze *E. carassus* (bez simbionata) i *E. itoi* (sa simbiontima), *E. itoi* nikada ne bude pojedena što potvrđuje hipotezu da su epiksenosomi vrlo bitni za ove trepetljikaše u prirodi jer im služe kao obrana od predadora. (Vannini i sur. 2003)



**Slika 4.** Mikrotubulima slične strukture u bakterijskim ektosimbionata u trepetljikaša roda *Euplotidium* (EA – ekstrusivni aparat, EC – citoplazma vrste *Euplotidium* sp.) Crtica predstavlja 1 µm. (Vannini i sur. 2003)

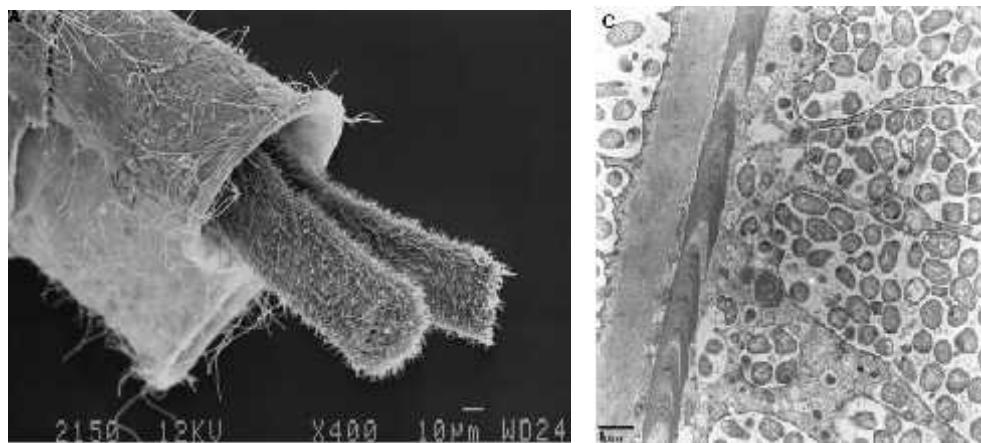
Drugi primjer je kozmopolitska morska vrsta *Euplates magnicirratus* kod koje je proučavana simbioza s bakterijama roda *Devosia*. Simbiotske bakterije nisu bilo moguće uzgojiti u laboratorijskim uvjetima izvan trepetljikaša. Ekperimentalno je dokazano da *E. magnicirratus*, nakon što ostane bez simbiotskih bakterija, ne može probavljati svoj plijen (*Dunaliella tertiolecta*) te je osuđen na smrt. (Vannini i sur. 2003)

Simbioza trepetljikaša i bakterija u području dubokomorskih hidrotermalnih otvora prvi put je opisana 2006. godine. Folikulidni kolonijalni trepetljikaši roda *Folliculinopsis* na morskom dnu u blizini hidrotermalnih otvora Juan de Fuca grebena rade karakteristične plave tipe (Slika 5.) kojima prekrivaju velike površine oko hidrotermalnih otvora.



**Slika 5.** Kolonije trepetljikaša roda *Follicunilopsis* na morskom dnu (lijevo); izgled segmenta kolonije (desno) (Couris i sur. 2007)

Nizovi kokoidalnih i nitastih bakterija na eni su na površini lorike, između u redova trepetljika na površini trepetljikaša, te osobito oko peristomalne regije, ali nije dokazano da se radi o simbiontima (iako postoje jasne indicije da bi se moglo raditi o simbiozi). Nakupine kokoidalnih bakterija (od tri do preko trideset) u pravilno raspoređenim vakuolama i izvan njih u ene su unutar citoplazme trepetljikaša (Slika 6.).



**Slika 6.** Lorika i peristomalna regija vrste *Follicunilopsis* sp. prekriveni bakterijama (lijevo); simbiotske bakterije u vakuolama unutar citoplazme (desno) (Couris i sur. 2007)

Sličnost ovakvog rasporeda bakterija s ostalim slučajevima simbioze u praživotinja upućuje da se radi o simbiotskim bakterijama. (Kouris i sur. 2007)

## 2.2. Simbioza u koljenu Sarcodina (sluzavci)

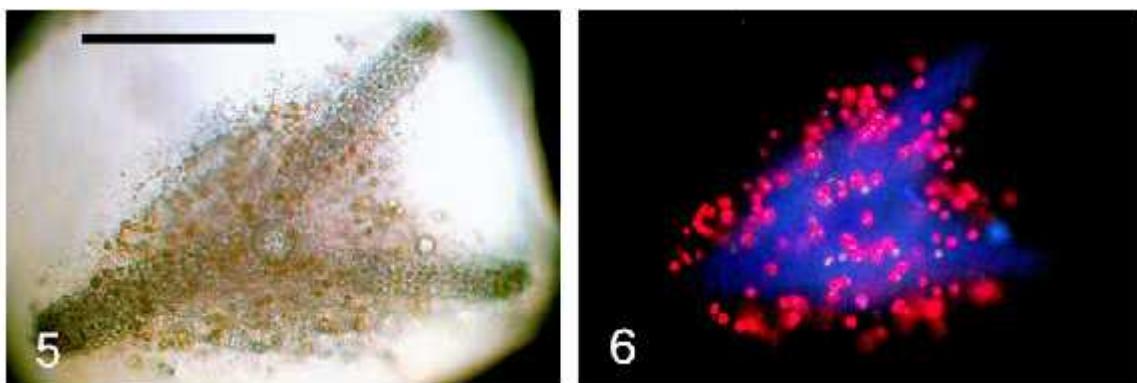
Simbioza u planktonskih morskih sluzavaca (zrakaši, krednjaci i akantariji) je poznata više od jednog stoljeća, ali detaljnija istraživanja simbionata i njihova determinacija su novijeg datuma. Identifikacija simbionata je vrlo problematična jer alge u simbiontu često promijene svoje morfološke karakteristike (npr. gubitak blista, teka ili promjene veličine) koje služe za determinaciju. Još jedan od problema je i kontaminacija uzorka koja je kod ovih organizama vrlo česta zbog njihove krhkog građe. Prilikom uzorkovanja često dolazi do oštećenja stanice sluzavaca te se unutar organizma, osim simbiotskih algi, mogu naći i slobodnoživuče alge iz uzorka ili se alge koje su netom ingestirane mogu pogrešno proglašiti simbiontima. Zbog toga su neki simbionti samo determinirani do širokih sistematskih kategorija na osnovu oblika plastida ili struktura jezgre. Najčešći simbionti su: Dinoflagellata (svjetle i bijeli), Prasinophyta i Chrysophycophyta (uključujući Chrysophyta, Bacillariophyta i Prymnesiophyta). (Gast i sur. 2001)

Zrakaši (Radiolaria) se smatraju najkompleksnijim praživotinjama. Stanica im je podijeljena perforiranim središnjom ahurom na intrakapsulu i ekstrakapsulu (iz koje se pružaju pseudopodije). Grade kompleksne skelete od silicijevog dioksida. (<http://www.viveka.math.hr/~najla/>) Simbioza u zrakaša je vrlo česta kod oblika koji žive u fotičnoj zoni. Prema mjestu pojavljivanja možemo ih dijeliti na simbionte koji se nalaze: u gustoj mreži pseudopodija pod tankim slojem citoplazme na samoj površini organizma (<http://www.ucmp.berkeley.edu/protista/radiolaria/radmm.html>), po cijeloj ekstrakapsuli više ili manje koncentrirani na pojedinim zonama u odnosu na skelet kao što je prikazano na Slici 7. (Takahashi i sur. 2003) ili, jako rijetko, u intrakapsuli. (Anderson 1992)

Najčešća je simbioza sa svjetlećim bivalima. Svjetleći bivali se nalazi zatvoren u tankoj opni citoplazme koju čine rizopodije na površini zrakaša. U toj zajednici zrakaš daje amonijak i ugljikov dioksid za svjetlenje bivala, a za uzvrat dobiva želatinoznu

opnu koja služi zrakašima i simbiontima kao zaštita i za hvatanje plijena. Simbioza s drugim simbiontima je nešto manje istražena. Kada postoji nedostatak hrane, alge mogu opskrbljivati doma ina s potrebnim hranjivim tvarima što ga može u initi gotovo neovisnim o vanjskim izvorima hrane, te na taj na in može izdržati nekoliko tjedana bez hrane. Simbioza može tako er smanjiti kompeticiju izme u individua u koloniji Radiolaria. (<http://www.ucmp.berkeley.edu/protista/radiolaria/radmm.html>)

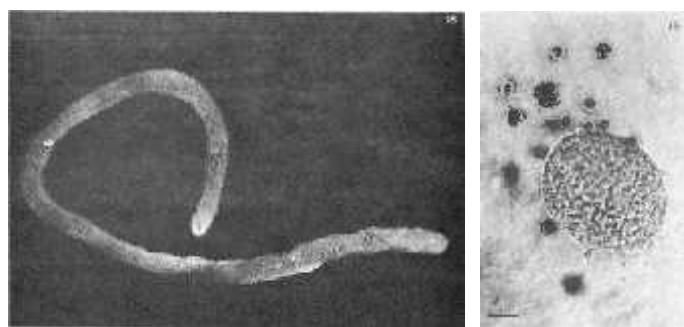
Neka istraživanja su pokazala da kod nekih zraša simbiont tijekom dana bude jako daleko u mreži pseudopodija, dok se po no i vra a dublje u unutrašnje dijelove stanice doma ina. (Kling i sur. 2002) Veli ina simbionata u solitarnih oblika je u pravilnoj korelaciji s veli inom doma ina. Tako vrste velike oko 500 µm imaju simbionte velike oko 8-10 µm, dok vrste velike oko 150 µm imaju simbionte velike oko 5 µm. (Takahashi i sur. 2003)



**Slika 7.** Simbiotske alge u vrste *Euchitonias elegans* pod svjetlosnim mikroskopom (lijevo) i pod epifluorescencijskim mikroskopom (desno). Crtica predstavlja 200 µm. (Takahashi i sur. 2003)

Simbioza s algama je prisutna i kod kolonijalnih zrakaša. Alge se nalaze u ekstrakapsuli. Kolonijalni i solitarni zrakaši imaju jako veliki zna aj u oligotrofnim morskim okolišima u kojima njihovi algalni simbionti zna ajno doprinose primarnoj produkciji, ali i iznimno velika raznolikost i gusto a jedinki u oligotrofnim vodama se tako er najve im dijelom pripisuje kvalitetno uspostavljenoj simbiozi. (Caron i sur. 1995; Swanberg 1983)

Simbioza u kolonijalnih zrakaša predstavlja unikatne primjere simbioze zbog veličine kolonija. Tako na primjer kolonije zrakaša *Collozoum longiforme* mogu biti duge tri metra i široke 7 mm u kojima se nalazi i do  $10^{15}$  intrakapsula. Svaka intrakapsula može biti okružena s do 50 simbiotskih algi (velikih oko 15  $\mu\text{m}$ ) koje čine znatan dio biomase same kolonije. Iako veličina kolonija, a time i broj centralnih kapsula i simbionata po koloniji, u prirodi jako varira (Slika 8.), njihov značaj je izuzetno velik. (Swanberg 1979)



**Slika 8.** Kolonijalni zrakaš *Collozoum longiforme*: kolonija duga 15 cm i široka 6 mm (lijevo) i centralna kapsula zrakaša okružena sa samo 17 simbiotskih algi (crtica predstavlja 20  $\mu\text{m}$ ) (desno) (Swanberg 1979)

### 2.3. Simbiotske bakterije i trepetljikaši u buragu preživa a

Preživa i su biljojedi koji imaju želudac podijeljen na pet odjeljka koji im omogućuju da, uz pomoć mikroorganizama (bakterija, gljivica, praživotinja) i enzima, probavljaju celulozu (i neke druge ugljikohidrate) koju inače ne bi mogli probaviti. Simbioza u praživotinja u ovom slučaju je specifična po tome što su oni u isto vrijeme simbionti-gosti (za preživa a) i simbionti-domaćini (za bakterije). Unutar buraga se nalaze trepetljikaši (*Diplodinium* sp., *Entodinium* sp., *Ophryoscolex* sp.) i obligatne aerobne bakterije (*Ruminococcus albus*, *R. flavefaciens* itd.). Kao rezultat anaerobnog okoliša, bakterije fermentacijom proizvode masne kiseline, ugljikov dioksid i vodik koji nakon toga koriste metanogene bakterije (*Methanobacterium ruminantium*).  
(<http://newworldencyclopedia.org/entry/Symbiosis>)

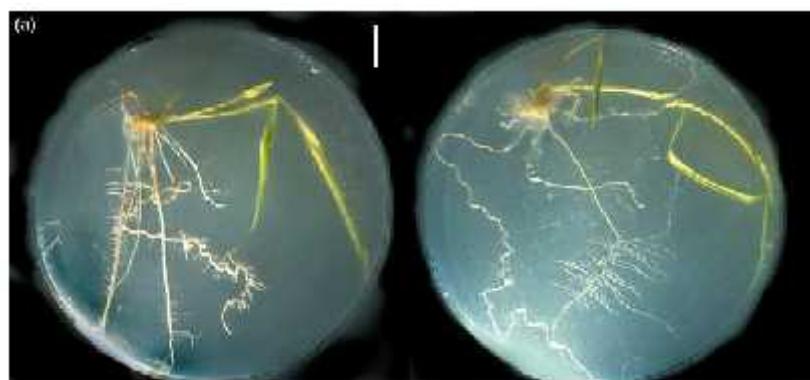
## **2.4. Praživotinjski simbionti u kukcima**

Kukci kao što su niži termiti i skupina žohara koji se hrane drvetom (*Crypticercus*) takođe imaju simbiotske praživotinje (*Caduceia*, *Trichonympha*, *Mixotricha*) u svom probavnom traktu. Simbioza u praživotinja u ovom slučaju je specifična po tome što su oni u isto vrijeme simbionti-gosti (za termita ili žohara) i simbionti-domaćini (za bakterije). U japanskog podzemnog termita (*Reticuliformes aperatus*) pojedene sitne komade drva ingestiraju praživotinjski simbionti (*Trichonympha agilis*) i razlažu ih na jednostavnije še ere (glukozu) te opskrbljuje svoje endosimbiotske bakterije. Bakterije fiksiraju elementarni dušik i sintetiziraju aminokiseline i vitamine te njima opskrbljuje domaćinu – praživotinju, ali i termita. Bakterije proizvode još i octenu kiselinu i vodik iz še era, a praživotinje, uz octenu kiselinu i vodik, izlučuju i ugljikov dioksid. Izlučena octena kiselina služi termitu kao izvor energije. (<http://faculty.uca.edu/benw/biol4415/presentations/lect12.pdf>; <http://rikenresearch.riken.jp/eng/frontline/6132>)

## **2.5. Simbioza praživotinja i biljaka**

Rizosfera je kompleksan sustav u tlu u kojem dolazi do interakcije korijenja biljaka s mikroorganizmima (mikorizne gljive, rizobakterije itd.) i grabežljivcima kao što su praživotinje (amebe, trepetljikaši) i oblici (Nematodes) koji mogu biti bakterivori ili se hrane praživotinjama te su vršni predatori u rizosferi. Biljke troše jedan dio fiksiranog ugljika na svoje simbionte u korijenu kao što su mikorizne gljive ili ga izlučuju preko korijena za slobodnoživu rizobakteriju. Brojnost rizobakterija u tlu ovisi i o količini eksudata koji biljka izluči, a može dosezati i 40% ukupne suhe tvari koju sintetizira. Glavni regulatori brojnosti rizobakterija su prvenstveno praživotinje. Pozitivnim djelovanjem praživotinja na rast biljaka smatralo se samo oslobađanje bakterijske biomase u obliku hranjivih tvari koje opet mogu koristiti same biljke, ali i drugi organizmi koji prebivaju u rizosferi. Međutim, boljim razumijevanjem bakterijske komunikacijske mreže s korijenjem biljaka koja pojava izlivačivanje eksudata za bakterije i time povećava njihovu brojnost te otkriće selektivnog hranjenja ameba

različitim bakterijama koje nastanjuju rizosferu (ovisno o vrsti, veličini i koncentraciji bakterija) došlo se do rezultata koji pokazuju da je ta veza puno važnija. Prisutnost amebe u rizosferi koje reguliraju brojnost, biološku raznolikost, veličinu jedinki i kolonija bakterija, dolazi do stvaranja duljeg i razgranatijeg korijenja (Slika 9.) koje omogućuje biljkama bolju apsorpciju hranjivih tvari iz okoliša. U ovoj asocijaciji ameba ima konstantan i obilan izvor hrane (rizobakterije) koji se razvija zahvaljujući i biljnom eksudatu, dok biljka profitira zbog prisustva selektiranih rizobakterija i kontroliranog broja zahvaljujući amebama. Brojnost populacija ameba kontroliraju oblici. U optimalno uspostavljenoj simbiozi maksimizira se kruženje hranjivih tvari u tlu i povećava biomasa biljke, a time i njena konkurentnost u odnosu na ostale biljke. (Bonkowski 2004)



**Slika 9.** Izgled korijenja riže (*Oryza sativa*) u prisutnosti amebe (*Acanthamoeba* sp.) (desno) i bez prisutnosti amebe (lijevo) Crtica predstavlja 1 cm. (Bonkowski 2004)

### 3. LITERATURA

- Aderson O. R., Matsuoka A., 1992. Endocytoplasmic microalgae and bacteroids within the central capsule of the radiolarian *Dictyocoryne truncatum*. *Symbiosis* **12**, 237-247
- Bonkowski M., 2004. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist* **162**, 617–631
- Cain, M.L., Bowman, W.D., Hacker, S.D., 2008. Mutualism and Commensalism. U: *Ecology*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 302-319
- Caron D.A., Michaels A.F., Swanberg N.R., Howse F.A., 1995. Primary productivity by symbiont-bearing planktonic sarcodines (Acantharia, Radiolaria, Foraminifera) in surface waters near Bermuda, *Journal of Plankton Research* **17**, 103-129
- Gast R.J., Beaudoin D.J., Caron D.A., 2003. Isolation of symbiotically expressed genes from the Dinoflagellate symbiont of the solitary radiolarian *Thalassicolla nucleata*. *The Biological Bulletin* **204**, 210-214
- Gast R. J., Caron D. A., 2001. Photosymbiotic associations in planktonic foraminifera and radiolaria. *Hydrobiologia* **461**, 1-7
- Görtz H-D. 2001. Intracellular bacteria in ciliates. Review article. *International Microbiology* **4**, 143-150
- Fokin S. I., Schweikert M., 2003. Bacterial endocytobionts in the macronucleus of *Frontonia leucas* (Ciliophora, Peniculida). *European Journal of Protistology* **39**, 311–318
- Fokin S. I., Schweikert M., Brümmer F., Götz H-D., 2005. *Spirostomum spp.* (Ciliophora, Protista), a suitable system for endocytobiosis research. *Protoplasma* **225**, 93–102
- Habdija I. i sur., 2003. Carstvo: Protista. U: *Protista-Protozoa i Metazoa-Invertebrata: Funkcionalna gra a i praktikum*, Meridijani, Samobor, 61-66
- Jeon K. W., Jeon M. S., 1976. Endosymbiosis in Amoebae: Recently Established Endosymbionts Have Become Required Cytoplasmic Components. *Journal of Cellular Physiology*, **89**, 337-344

- Kouris A., Juniper S.K., Frebourg G., Gaill F., 2007. Protozoan–bacterial symbiosis in a deep-sea hydrothermal vent folliculinid ciliate (*Folliculinopsis* sp.) from the Juan de Fuca Ridge. *Marine Ecology* **28**, 63–71
- Kovacevic G., Steiner J.M., Löffelhardt W., 2009. Cyanobacterial and Algal Symbioses, U: *Intracellular Niches of Microbes*, Wiley-VCH Verlag GmbH & Co., Weinheim, 527-546
- Sommaruga R., Sonntag B., 2009. Photobiological Aspects of the Mutualistic Association Between *Paramecium bursaria* and *Chlorella*, U: *Endosymbionts in Paramecium. Microbiology Monographs* **12**, 111-130
- Swanberg N.R., 1979. The ecology of colonial radiolarians: their colony morphology, trophic interactions and associations, behavior, distribution, and the photosynthesis of their symbionts. Doktorska distertacija 23-25
- Swanberg N.R., 1983. The trophic role of colonial Radiolaria in oligotrophic oceanic environments. *Limnology and Oceanography* **28**, 655-666
- Takahashi O., Mayama S. Matsuoka A., 2003. Host-symbiont associations od polycystine Radiolaria: epifluorescence microscopic observation of living Radiolaria. *Marine Micropaleontology* **49**, 187-194
- Takahashi T., Shirai Y., Kosaka T., Hosoya H., 2007. Arrest of Cytoplasmic Streaming Induces Algal Proliferation in Green Paramecia. *PloS ONE* **2**, 1-5
- Vannini C., Petroni G., Schena A., Verni F., Rosati G., 2003. Well-established mutualistic associations between ciliates and prokaryotes might be more widespread and diversified than so far supposed, *European Journal of Protistology* **39**, 481–485
- <http://faculty.uca.edu/benw/biol4415/presentations/lect12.pdf>, 2010. *Symbiosis in evolution*
- <http://www.morning-earth.org/>, 2010.
- <http://newworldencyclopedia.org/entry/Symbiosis>, 2010.
- <http://www.radiolaria.org>, Kling, S. A., Boltovskoy D., 2002. *What are radiolarians?*
- <http://rikenresearch.riken.jp/eng/frontline/6132>, Ohkuma M., 2009. *Exploring symbiotic mechanisms through the genes of unculturable organisms*
- <http://www.ucmp.berkeley.edu/protista/radiolaria/radmm.html>, 2010. *Radiolaria*

<http://www.viveka.math.hr/~najla/>, Kajtezović N., 2007. *Zrakaši (Radiolaria)*

#### **4. SAŽETAK**

Simbioza u praživotinja uglavnom predstavlja bliski mutualisti ki suživot izme u praživotinje i jednostani nih simbionata (bakterija, cijanobakterija i/ili jednostani nih alga) ili praživotinja i višestani nog organizma (preživa , niži termit ili žohar koji se hrani drvetom, biljka). Dobrobit simbioze za praživotinjskog doma ina može biti: dodatna opskrba hranjivim tvarima od jednostani ne alge ili cijanobakterije, zaštita od predatora i opskrba kisikom. Dobrobit simbioze za simbionte može biti: zaštita od predatora i opskrba hranjivim tvarima.

Jedna praživotinja može imati i nekoliko stotina jednostani nih simbionata. Simbioza može biti obligatna ili fakultativna, endosimbioza ili ektosimbioza. Simbioza je uobi ajena u trepetljikaša i sluzavaca. Najbolje istražena simbioza je ona izme u trepetljikaša roda *Paramecium* i jednostani nih algi roda *Chlorella*.

Ovaj rad je kratka prezentacija uobi ajenih primjera simbioze u praživotinja. Govori o nužnosti prilagodbe simbionta-doma ina i simbionta-gosta za uspostavljanje i održavanje simbioze. Važnost simbioze je u tome što omogu uje ovim organizmima zauzimanje novog mjesta u ekološkoj niši, koje je nedostupno drugim organizmima. Simbioza u praživotinja u prirodi je vrlo esta i raznolika, ali još uvijek nedovoljno istražena.

## 5. SUMMARY

Symbiosis in protozoa mostly represents a close mutualistic association between a protozoan and unicellular symbionts (bacteria, cyanobacteria or/and unicellular algae) or protozoans and a multicellular organism (ruminants, lower termites, wood-eating cockroaches, plants). Benefits for a protozoan host can be: extra food supply from intracellular algae or cyanobacteria, protection from predation and oxygen supply. Benefits for symbionts can be: protection from predation and nutrition supply.

One protozoan can bear a couple of hundreds unicellular symbionts. Symbiosis can be obligate or facultative, endosymbiosis or ectosymbiosis. It is very common in ciliate and sarcodine protozoans. The best studied symbioses are those between a ciliate protozoan of genus *Paramecium* and symbiotic unicellular algae of genus *Chlorella*.

This work presents a short overview of the most common examples of symbiosis in protozoa. It shows the necessity of adaptations of symbionts and hosts for formation and maintainance of the symbiosis. Symbiosis is very important because it allows these organisms to take new place in ecological niche which is out of reach to other organisms. Symbiosis in protozoa in nature is very common and shows a great diversity, but is still not adequately investigated.