Cijanobakterije kao ubikvisti

Plešić, Matea

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:259014

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište J.J. Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Preddiplomski studij biologije

Matea Plešić

Cijanobakterije kao ubikvisti

Završni rad

Mentor: Izv. prof. dr. sc. Melita Mihaljević

Osijek, 2016. godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Završni rad

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija; smjer: znanstveni
Znanstveno područje: Prirodne znanosti
Znanstveno polje: Biologija

Cijanobakterije kao ubikvisti

Matea Plešić

Rad je izrađen: na Zavodu za ekologiju voda, Odjela za biologiju, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Mentor: izv. prof. dr. sc. Melita Mihaljević

Sažetak: Cijanobakterije ili modro-zelene alge su najstarija skupina fotoautotrofnih organizama na Zemlji. Poznato je oko 2000 vrsta svrstano u 150 rodova. Njihov talus može biti jednostaničan, kolonijalan ili višestaničan. Primarna staništa cijanobakterija su vodeni ekosustavi, ali mogu obitavati i izvan vode. Zapanjujuća je njihova sposobnost naseljavanja ekstremnih staništa, kao što su polarna područja, pustinje, vrući izvori te gole kamene podloge. Cijanobakterije su ubikvisti koji procesom fotosinteze i fiksacijom dušika obogaćuju staništa na kojima rastu i tako potpomažu naseljavanje složenijih organizama. Za brojne cijanobakterije je karakteristična simbioza s biljkama i životinjama.

Broj stranica: 24
Broj slika: 8
Broj tablica: 1
Broj literaturnih navoda: 37
Jezik izvornika: hrvatski
Ključne riječi: cijanobakterije, vodena staništa, ekstremni uvjeti, simbionti

Rad je pohranjen: u knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku te je objavljena na web stranici Odjela za biologiju.

BASIC DOCUMENTATION CARD

Bachelor's thesis

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Department of Biology
Undergraduate university study programme in Biology
Scientific area: Natural science
Scientific field: Biology

Cyanobacteria species as an ubiquist

Matea Plešić

Thesis performed at: Subdepartment of Water Ecology, Department of Biology

Supervisor: Melita Mihaljević, PhD, Associate Professor

Short abstract: Cyanobacteria or blue-green algae are the oldest phototrophic organisms on Earth. There is about 2000 species classified in 150 genera. They have unicellular, colonial or multicellular thallus. Primary habitat of cyanobacteria are water ecosystems, but they also exist out of water. Their capability to live on extreme habitats is amazing, as are polar areas, deserts, hot springs and bare stone surfaces. Cyanobacteria are ubiquists which enrich their habitats through photosynthesis and nitrogen fixation and support colonization of other more complex organisms. Symbiosis with animals and plants is characteristic for many cyanobacteria.

Number of pages: 24
Number of figures: 8
Number of tables: 1
Number of references: 37
Original in: Croatian
Keywords: cyanobacteria, water ecosystems, extreme conditions, symbionts

Thesis deposited: in the Library of Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek and in the National university library in Zagreb in electronic form. It is also disposable on the web site of Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek.

SADRŽAJ

1. Uvod.....1

2. Osnovni dio.....8

Razvoj cijanobakterija u različitim tipovima staništa.....8

2.1. Cijanobakterije vodenih staništa.....8

2.2. Cijanobakterije hladnih staništa.....11

2.3. Cijanobakterije u pustinjama i uvjetima ekstremne topline.....13

2.4. Cijanobakterije na kamenim podlogama.....15

2.5. Cijanobakterije slanih i onečišćenih staništa.....17

2.6. Cijanobakterije u uvjetima manjka vode.....19

2.7. Cijanobakterije kao simbionti.....19

3. Zaključak.....20

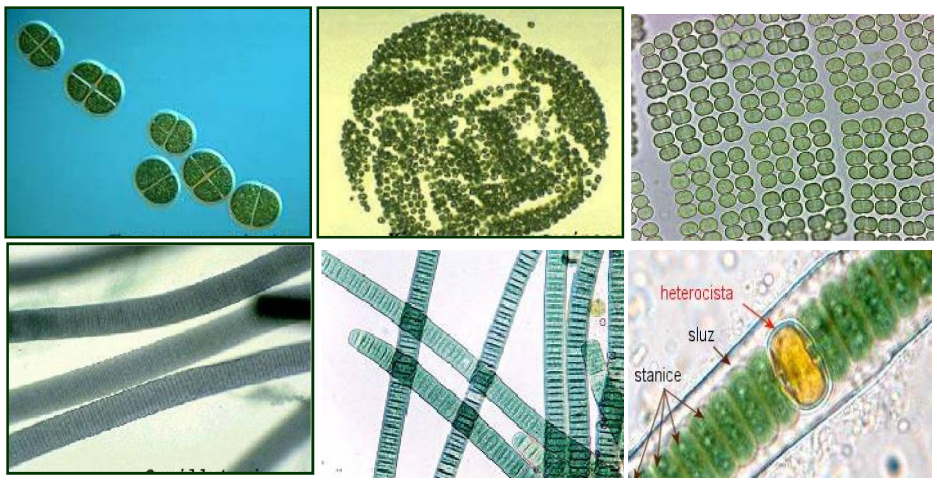
4. Literatura.....21

1. Uvod

Cijanobakterije (grč. kyáneos; crnkasto-modar) su najstarija skupina fotoautotrofnih organizama na Zemlji. Nazivaju se još i modrozelene alge ili Cyanophyta. Zajedno sa bakterijama pripadaju nadcarstvu Prokaryota, ali za razliku od bakterija cijanobakterije oslobađaju kisik prilikom procesa fotosinteze.

Cijanobakterije su zadržale niz primitivnih obilježja kao što je prokariotski tip građe stanica, odsustvo pokretnih oblika i vegetativni način razmnožavanja. Fosilni ostatci ukazuju na prisutnost cijanobakterija u različitim geografskim regijama južne Afrike, Australije, Europe i Azije tijekom pretkambrija prije 2-3,5 milijuna godina (Schopf i Walter, 1982). Imale su ključnu ulogu u obogaćivanju atmosfere kisikom, što je preduvjet za razvoj i proliferaciju metabolički kompleksnijih mikroba i viših eukariotskih organizama.

S obzirom na građu talusa cijanobakterije mogu biti biti jednostanične, kolonijalne ili višestanične (Slika 1). Nitaste vrste mogu imati homocitne trihome (građene od vegetativnih stanica) ili heterocitne trihome (osim vegetativnih stanica sadrže heterociste i spore). Pomoću heterociste cijanobakterije mogu fiksirati atmosferski dušik koji im je nužan za sintezu bjelančevina. Heterociste nastaju diobom vegetativnih stanica, a razlikuju se od njih veličinom i sadržajem (ne sadrže rezervne tvari). Cijanobakterije stvaraju i trajne spore akinete, koje su bogate rezervnim tvarima i omogućuju preživljavanje dugih nepovoljnih razdoblja.

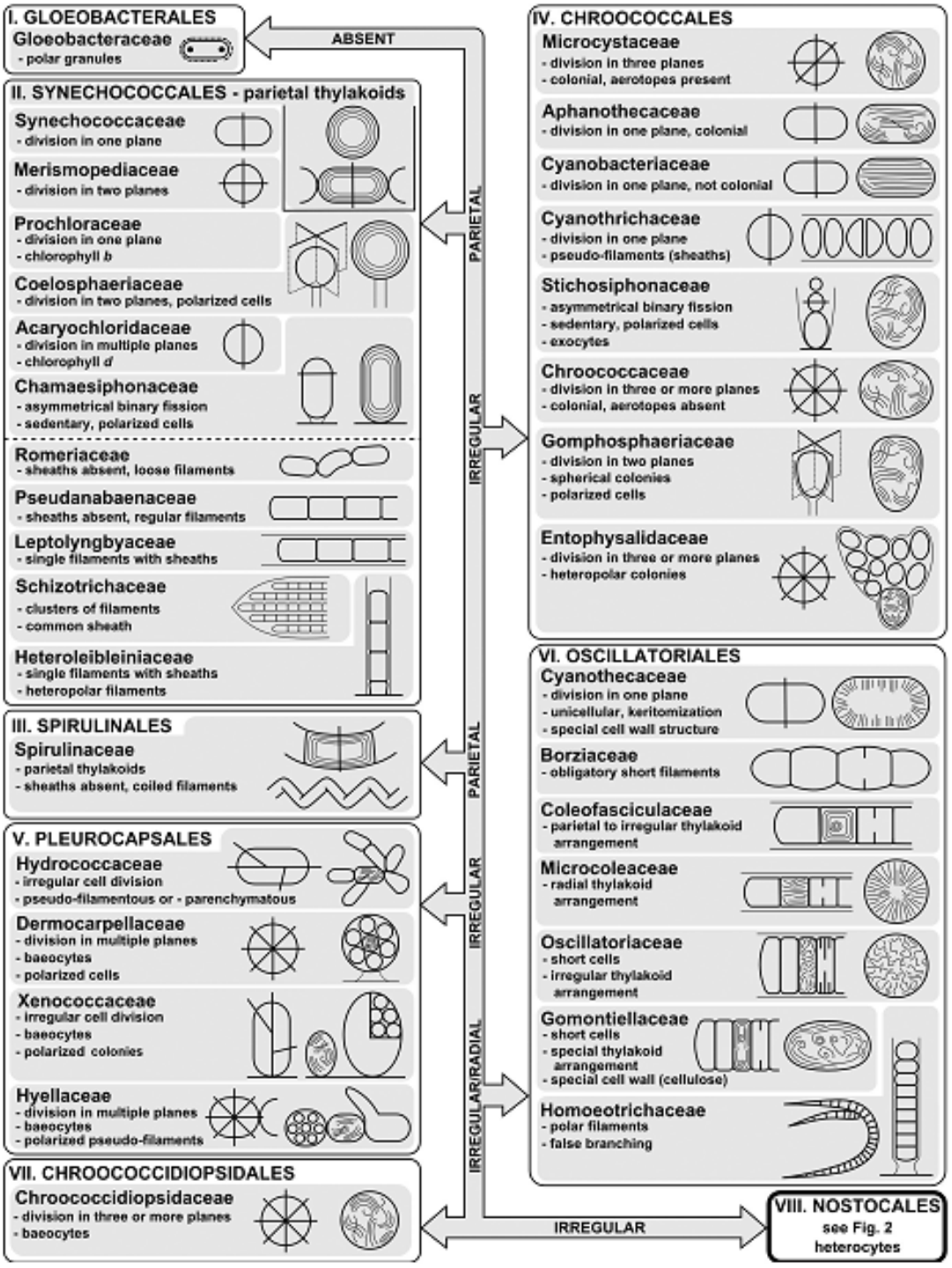


Slika 1: Primjeri raznolikosti talusa cijanobakterija. (Izvor: www.freshwaterlife.org)

Na površini cijanobakterije imaju sluzavi želatinozni omotač koji štiti od isušivanja te višeslojnu staničnu stijenku. Cijanobakterije sadrže klorofil kao glavni pigment, te karotenoide (β-karoten, zeaksantin) i fikobiline (fikoeritrin, fikocijanin, alofikocijanin). Cijanobakterije imaju izrazitu sposobnost pohranjivanja esencijalnih nutrijenata i metabolita unutar citoplazme (Carr i Whitton, 1973).

Većina cijanobakterija su fotoautotrofi. Za život trebaju vodu, ugljikov dioksid, anorganske tvari i svjetlost. Osnovni način dobivanja energije je fotosinteza. U prirodi neke vrste mogu preživjeti dug period u potpunom mraku. Nadalje, neke cijanobakterije pokazuju sposobnost heterotrofne prehrane (Carr i Whitton, 1973). One su prve koje koloniziraju kamenje i tlo. Adaptacije, kao pigmenti za upijanje ultraljubičastih zraka, povećava njihov fitnes u izloženom kopnenom okolišu. Većina vrsta je sposobna živjeti u tlu i kopnenim staništima, gdje su bitni u kruženju nutrijenata (Whitton, 1992).

Cijanobakterije imaju veliku biološku raznolikost od oko 2000 vrsta svrstano u 150 rodova. Potpunu reviziju klasifikacije cijanobakterija (vrste, rodovi, porodice, redovi) načinili su Komárek i suradnici (Komárek i sur., 2014), a ona je rezultat najnovijih saznanja filogenetičkih analiza koje se temelje na podacima molekularnih sekvenci pojedinih vrsta. Prema toj klasifikaciji (Slika 2) cijanobakterije su svrstane u 6 redova: I. Gleobacterales; II. Synechococcales; III. Spirulinales; IV. Chroococcales; V. Pleurocapsales; VI. Oscillatoriales; VII. Chroococcidiopsidales.



Slika 2: Sistematika cijanobakterija i značajne taksonomske karakteristike redova i porodica. (Preuzeto iz Komárek i sur., 2014)

Veliki broj vrsta cijanobakterija su kozmopoliti i ubikvisti (Tablica 1). Obitavaju u slatkim i slanim vodama, tlu, kori drveća, ali i dominiraju mnogim ekstremnim okolišima kao što su pustinje, termalni izvori, smrznuta jezera i nutrijentima siromašni otvoreni oceani (Potts,

1999). Pronalaze se kao simbionti u lišajevima (*Colema tenax*), kao endofiti u biljkama cikasima i vodenim papratima (*Anabaena* sp., *Nostoc* sp.), kao epiliti (*Gloeocapsa* sp., *Pleurocapsa* sp.), kao endoliti (u kamenu, rod *Mastigocoleus*) te u povoljnim uvjetima čine "vodni cvijet" masovnim razmnožavanjem. U krškim vodotocima čine osnovu zajednica koje sudjeluju u stvaranju sedrenih barijera.

Kozmopolitska distribucija cijanobakterija ukazuje da se mogu nositi sa širokim spektrom globalnih okolišnih pritisaka kao što je vrućina, hladnoća, manjak kisika, slanost, manjak dušika, fotooksidacija, anaerobioza i osmotski stres. Imaju brojne mehanizme kojima se brane od takvog stresa. Bitna je produkcija fotoprotektivnih sastojaka kao što su mikosporinu slične aminokiseline (MAA) i scitonemin, produkcija enzima SOD, CAT, POX, popravci DNA oštećenja i sinteza proteina šoka (Singh i sur., 2002). Cijanobakterije fotosintezom fiksiraju ugljik, a heterocistama dušik čak i na vrlo negostoljubivim staništima na Zemlji, te tako stvaraju osnovu za daljnju kolonizaciju, proliferaciju i diverzifikaciju.

Cijanobakterije imaju povoljan energetski balans jer trebaju vrlo malo energije da održe staničnu funkciju i strukturu. Za razliku od drugih vrsta fitoplanktona cijanobakterije se mogu razvijati u uvjetima izuzetno niske količine svjetla, u uvjetima kada je voda vrlo mutna. Pigmenti cijanobakterija upijaju svjetlost u zelenom, žutom i narančastom dijelu spektra (500-650 nm) i to je svjetlost koju drugi organizmi slabo iskorištavaju. Cijanobakterije mogu migrirati vertikalno pomoću plinskih vakuola i tako si omogućuju pristup svjetlu, ali i nutrijentima (dušik, fosfor, željezo, metali u tragovima) u pridnenim slojevima i sedimentu. Površinske cijanobakterije u cvatu ili slojevima zarobljavaju maksimalno zračenje za fotosintezu i energetske potrebe. Produkcija fotoprotektivnog pomoćnog karotenoida i drugih pigmenata (pr. scitonemin) omogućuju cijanobakterijskim vrstama masovan razvoj na površini vode gdje tvore tzv. „vodni cvijet“ (Potts, 1999).

Tablica 1: Tipovi staništa i dominantnih rodova cijanobakterija koji ih nastanjuju. (Preuzeto iz Paerl i sur., 2000)

STANIŠTE	ROD	STRES
(sub)tropski oceani	*Trichodesmium*, *Richelia*	manjak nutrijenata, višak sunčevog zračenja
eutrofna jezera, rijeke, estuariji	*Microcystis*, *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Gloeotrichia*	pH ekstremi, višak sunčevo g zračenja
pijesak i mulj bentosa	*Microcoleus*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Calothrix*	temperaturni ekstremi, višak sunčevog zračenja, pH ekstremi, manjak vode, hipersalinitet, manjak nutrijenata
slana staništa	*Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*	temperaturni ekstremi, višak sunčevog zračenja, pH ekstremi, manjak vode, hipersalinitet, manjak nutrijenata
staništa mangrova	*Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Synechoococcus*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Scytonema*	temperaturni ekstremi, manjak nutrijenata, pH ekstremi, manjak vode
koraljni grebeni	*Calothrix*, *Lyngbya*, *Anabaena*, *Scytonema*	višak sunčevog zračenja, pH ekstremi, manjak nutrijenata
lišajevi	*Nostoc*, *Scytonema*, *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Phormidium*, *Chroococcus*	temperaturni ekstremi, višak sunčevog zračenja, manjak vode, manjak nutrijenata
pustinjska staništa	*Microcoleus*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Phormidium*, *Oscillatoria*	temperaturni ekstremi, višak sunčevog zračenja, manjak vode, manjak nutrijenata, hipersalinitet
epiliti, endoliti	*Hyella*, *Mastigocladus*, *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Scytonema*	temperaturni ekstremi, manjak vode, manjak nutrijenata, višak sunčevog zračenja

Cijanobakterije nemaju organele ograđene membranom, pa su razvili funkcionalnu raznolikost duž različitih biogeokemijskih gradijenata, omogućujući aerobni, mikroaerofilni i anaerobni metabolizam kako bi preživjeli. Ako su uvjeti nepovoljni za rast (mrak, polarna zima) membrane ostaju dormantne. Preživljavanje u obliku spora omogućuje im dugotrajnu dormantnost i zaštitu. Pod ekstremnim uvjetima prokariotska strukturalna jednostavnost je u prednosti nad eukariotima. Eukariotska specijalizacija uključuje porast veličine i volumena, što vodi do povećane osjetljivosti na vodu, svjetlost, nutrijente, smrzavanje i dehidraciju, dok si prokarioti osiguravaju refugije u mikrozonama i tako se zaštićuju od tog stresa (Paerl i sur., 2000).

Mnoge vrste cijanobakterija posjeduju plinske vakuole koje omogućuju regulaciju gustoće citoplazme, te daju planktonskim vrstama ekološki važan mehanizam koji im omogućuje da prilagode vertikalni položaj u stupcu vode. Da optimiziraju položaj i nađu prikladnu nišu za rast i preživljavanje, cijanobakterije koriste okolišne stimuluse (fotičke, gravitacijske, kemijske, termalne). Dugotrajna izloženost promjenjivom okolišu tijekom tri milijuna godina njihove evolucije, zasigurno je dovela do njihove adaptacije na različite ekološke niše. Sposobnost da održe proteinske konformacije u homeostazi, ključ je njihove adaptivnosti na stres. Iako cijanobakterije posjeduju nekoliko gena koji kodiraju za DnaK i DnaJ obitelj proteina, oni nisu najbrojniji proteini toplinskog šoka (HSP) kao što je to kod drugih bakterija. Umjesto toga Hsp 60 obitelj proteina i mali Hsp su najbrojniji tijekom toplinskog stresa. Istraživan je doprinos Hsp100 obitelji proteina i malih Hsp proteina kod jednostaničnih cijanobakterija (Synechocystis i Synechococcus) i doprinosa Hsp 60 proteina kod filamentoznih cijanobakterija (Anabaena) na termotoleranciju (Rajaram, 2014). Bakterije i cijanobakterije luče ekstrapolimerne enzime koji pomažu stabilizaciju sedimenta, koheziju, difuzijsku barijeru, daju površinu i supstrat za rast, selektivno vežu potencijalne toksine i teške metale (Paerl i sur., 2000).

Tipična staništa cijanobakterija su slatkovodni i morski ekosustavi, a dobro se razvijaju i u boćatim vodama te u hladnim i vrućim izvorima u uvjetima gdje druge mikroalge ne postoje. Veliki broj vrsta (Humm i Wicks, 1980) razvija se u morima kao bentoska vegetacija u zoni između visokih i niskih plima. Cijanobakterije čine veliki udio morskog planktona sa globalnom distribucijom (Gallon i sur., 1996). Brojne slatkovodne vrste su sposobne tolerirati visoke koncentracije natrijevog klorida. Čini se da većina cijanobakterija izoliranih iz obalnog područja tolerira sol (halotolerantni), ali nisu halofili. Slatkovodna mjesta s različitim trofičkim stanjima su staništa cijanobakterija. Brojne vrste nastanjuju i dominiraju u epilimnionu i u dubokim eufotičnim hipolimnionskim vodama jezera (Carr i Whitton, 1973). Cijanobakterije imaju impresivnu sposobnost koloniziranja neplodnih supstrata kao što je vulkanski pepeo, pustinjski pijesak i kamenje (Potts, 1999). Također zapanjujuće je što mogu preživjeti ekstremno visoke i niske temperature. Naseljavaju vruće izvore, planinske tokove, arktička i antarktička jezera, snijeg i led. Cijanobakterije tvore simbiotske asocijacije sa biljkama i životinjama. Simbiotski odnosi postoje s gljivama, mahovinama, papratima, golosjemenjačama i kritosjemenjačama (Rai, 1990). Cijanobakterije između 0,2 i 2 μm sastavni su dio pikoplanktona u pelagičkim ekosustavima. Jednostanični rodovi *Synechococcus*-a su najproučeniji i najviše rasprostranjeni.

Cilj ovog rada je pregledno prikazati uvjete života i opstanka različitih vrsta cijanobakterija u različitim tipovima staništa, tj. obrazložiti zašto su cijanobakterije ubikvisti.

2. Osnovni dio

Razvoj cijanobakterija u različitim tipovima staništa

2.1. Cijanobakterije vodenih staništa

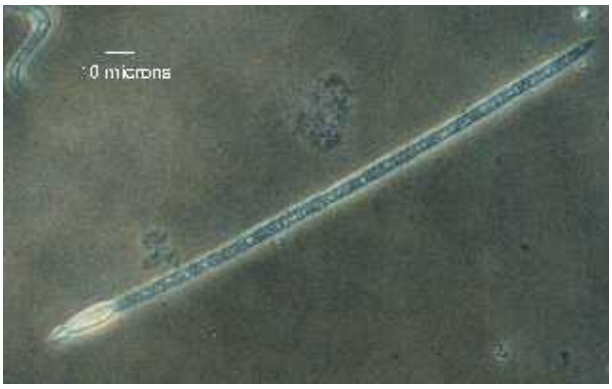
Guste populacije cijanobakterija vidljive su kao nakupine na površini vode, što je prepoznatljivo kao tzv. „vodni cvijet“ (Slika 3). Najčešće su to filamentonzne vrste cijanobakterija koje imaju plinske vakuole (heterociste), iako vodni cvijet mogu činiti i neke krookokalne cijanobakterije (npr. *Merismopedia tenuissima* ili *Chrococcus* sp.). Često se vodni cvijet sastoji od samo nekoliko vrsta cijanobakterija, a ponekad i samo od jedne vrste. Tako je u mikrolokalitetima poplavnog područja Dunava u Kopačkom ritu utvrđeno da vrste *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Aphanizomenon flos-aqae* i *Planktothrix aghardii* čine više od 80% ukupne biomase (Mihaljević i Stević, 2011).



Slika 3: Masovna produkcija cijanobakterija dovodi do pojave "cvjetanja vode" u eutrofnim jezerima. (Izvor: www. web.uri.edu.)

Masovni razvoj cijanobakterija je posljedica eutrofizacije slatkovodnih sustava, a posebno je izražena u plićim jezerima gdje cijanobakterije čine i preko 80% ukupne mase fitoplanktona. Do dominacije ovih vrsta alga u vodenim ekosustavima dolazi zbog visokih koncentracija hranjivih tvari, povišenih temperatura vode, veće dostupnosti svjetlosti, morfometrije jezera,

strukture hranidbene mreže i uvjeta miješanja vode. Uvjeti za masovna cvjetanja cijanobakterija u budućnosti će biti još povoljniji zbog globalnog zatopljenja i njegovih posljedica na klimu. Zabilježeno je kako visoke temperature pogoduju širenju invazivnih vrsta u umjerenim područjima, posebice vrsti *Cylindrospermopsis raciborskii* (Slika 4).



Slika 4: Invazivna vrsta cijanobakterije *Cylindrospermopsis raciborskii*. (Izvor: www.glerl.noaa.gov)

Prema Mihaljević i Stević (2011) masovni razvoj cijanobakterijskih vrsta zabilježen je i u poplavnom području Dunava, unutar Parka prirode Kopački rit. Najuspješije vrste bile su *Planktothrix agardhii* i *Limnothrix redekei*, kao i invazivna vrsta *Cylindrospermopsis raciborskii*. Ovoj vrsti pogodovale su visoke koncentracije hranjivih tvari, posebno fosfora. Niže koncentracije dušika uvjetovale su prisutnost vrsta koje su fiksatori dušika. Rezultati su pokazali kako intenzitet i dinamika plavljenja utječu na cvjetanje cijanobakterija u poplavnomm području. Poplave predstavljaju stres usred kojeg masovne populacije cijanobakterija nestaju.

Modrozelene alge u eutrofnim jezerima imaju izniman uspjeh rasta jer pobjeđuju u kompeticiji s drugim eukariotskim algama. Primjerice, vrste roda *Anabaena* često tvore guste populacije blizu površine jezera, a vrste roda *Oscillatoria* u dubljim slojevima vode. Tijekom zime mogu ostati planktonske, a mogu se ograničiti i na dno jezera (Carr i Whitton, 1973).

Cvjetanje cijanobakterija postaje okolišni problem, a ljudski utjecaj (povećan unos nutrijenata, posebice fosfora i dušika) na eutrofizaciju površinskih voda samo ubrzava i pospješuje procese masovnog razvoja. Posebno zabrinjava činjenica da je danas većina jezera u eutrofnom stanju, a uz povišenje temperature kao posljedice globalnog zatopljenja, očekuje

se pojačan razvoj cijanobakterija u vodenim ekosustavima (Berdall i Raven, 2004). Procjenjeno je da je 25-75 % cijanobakterijskih cvatova toksično. Cijanobakterije imaju sposobnost formirati velik broj sekundarnih metabolita, koji imaju različite tipove bioloških ili biokemijskih aktivnosti i neki su identificirani kao potentni toksini (cijanotoksini). Cijanotoksini su hepatotoksini, neurotoksini, citotoksini, dermatotoksini i iritantni toksini (Bláha i sur., 2009).

Modrozelene alge su široko rasprostranjene i često i brojne u većini morskih staništa, osim u hladnijim dijelovima otvorenih oceana. Rast u morskoj vodi im omogućuje visoka tolerancija na alkalne uvjete i na visoke koncentracije soli, te na osmotski šok, ekstremne temperature i reducirajuće uvjete, ali sve ovisi i od vrste do vrste. Slobodno živuće cijanobakterije, većinom rodovi *Calothrix, Phormidium, Gleocapsa, Nodularia* i *Rivularia*, pojavljuju se kao crni film na kamenju u litoralnoj zoni. Mogu biti prisutne vrste rodova *Lyngbya, Oscillatoria* i *Plectonema*. Na pješčanim obalama pijesak ostane dovoljno dugo nedisturbiran, pa se uspijevaju razvijati zajednice s vrstama roda *Nodularia, Oscillatoria, Phormidium, Lyngbya, Spirulina, Pseudananaena* i *Achroonema*. Modrozelene alge koje se pojavljuju u morskom planktonu pripadaju uglavnom rodovima Oscillatoria, Trichodesmium, Pelagothrix, Haliarachne i Katagnymene (Carr i Whitton, 1973). Vrste *Nostoc* spp. i *Dactylococcopsis* sp. zabilježene su u dubokim vodama Sredozemlja, Atlantika i Indijskog oceana (Bernard i Lecal, 1960).

Cijanobakterije imaju brojne prilagodbe i strategije za život u vodenom mediju. U vegetacijskom periodu neke vrste iz rodova *Microcystis, Anabaena* i *Aphanizomenon* čine velike kolonije kokoidnih stanica ili filamenata koji nisu homogeno distribuirani u stupcu vode. Na površini vode fotosinteza je velika i stanice pohranjuju mnogo ugljikohidrata koji često služe cijanobakterijama kao balast. Veće kolonije brže tonu i odmiču se iz eufotične zone u mračnije vode, gdje troše uskladištenu hranu respiracijom. Drugi tip strategije imaju cijanobakterije malih dimenzija koje pasivno nose vodene struje. Nalaze se u eutrofnim i hipertrofnim plićim jezerima i nisu toliko podložne grejzingu. Cijanobakterije mogu uspješno rasti i na dnu vodenih staništa, ukoliko je omogućen prolaz svjetlosti do dubljih slojeva vode (WHO, 1999). Široka rasprostranjenost cijanobakterijskih vrsta u planktonu slatkih voda može ovisiti o brojnim faktorima: njihovoj pigmentaciji (koja je visoko fotosintetski učinkovita i sposobna održati neto produkciju i kod niskog osvjetljenja), visokoj metaboličkoj fleksibilnosti (mogu tolerirati visoke temperature, alkalnost, slanost, manjak kisika),

ekstracelularnim sekretima (olakšavaju selektivni unos iona, toksični za potencijalne konzumente), kapacitetu za skladištenje nutrijenata (kad ih ima viška, a koji ograničavaju rast kad ih je malo), sposobnost da fiksiraju i asimiliraju otopljeni plinoviti dušik kad su razine nitrata i amonijaka niske i sposobnost reguliranja gustoće pomoću prostora ispunjenih plinom u plinskim vakuolama (Skulberg, 1996).

Individualne cijanobakterije su prilagođene na cijeli niz okolišnih varijabilnosti, što utječe na ekološki uspjeh cijele grupe, jer su pojedine vrste prilagođene na niz okolnosti koje se mogu zbivati u jezerima. Najzapanjujuće svojstvo planktonskih cijanobakterija je raznolikost njihovih morfoloških i fizioloških oblika te adaptacije ponašanja.

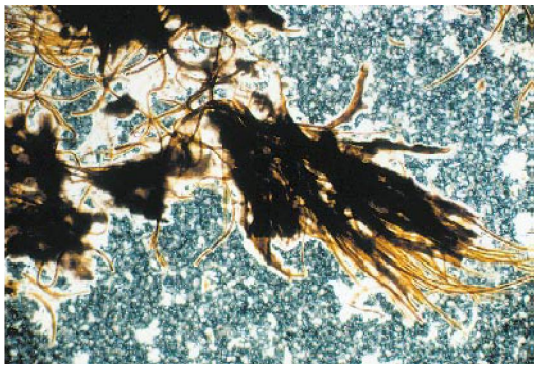
2.2. Cijanobakterije hladnih staništa

Polarne pustinje Antarktike su najsuši i najhladniji ekosustavi na Zemlji i smatralo se da ondje postoji vrlo malo života. Nedavne studije govore o postojanju mikrobnog života u okolišu kao što je površina snijega blizu južnog pola, 3.5 km duboki led, izloženo tlo, kamenje i pijesak, otopljene bare, tekući stupac vode ispod trajno zaleđenih jezera, te ledeni pokrov trajnog jezerskog leda. Postojanje života u takvim surovim uvjetima je zapanjujuće, jer su meteorološki uvjeti u dijelovima Antarktike ekstremni. Naime, prosječna površinska temperatura iznosi -27.6 °C, u rasponu od + 10°C do - 65.7 °C. Dakle, mikrobi tla hladnih staništa moraju moći pretrpjeti najveće ekstremne promjene temperature. Zbog stalnih vjetrova i kratkog toka rijeka, organska tvar je mobilizirana (Priscu i sur., 2005).

Antarktičkim ekosustavom dominiraju prokariotski mikroorganizmi i posebno fotosintetski aktivne cijanobakterije. Zauzimaju posebne niše zbog teških uvjeta za rast i preživljavanje. Prijašnja istraživanja su pokazala da cijanobakterije najviše dominiraju u regijama Antarktike gdje nema leda tijekom polarnog ljeta. Cijanobakterije osiguravaju dovoljnu količinu fiksiranog ugljika putem fotosinteze. Također, zabilježena je sposobnost cijanobakterijskih zajednica da fiksiraju atmosferski dušik (diazotrofi). Diazotrofne cijanobakterije su od velike važnosti jer osiguravaju i dušik za antarktički ekosustav, podupiru kružne cikluse ugljika i dušika, a bez njih je ugrožena i bioraznolikost mikroorganizama (Priscu, 2005). Dakle, cijanobakterije imaju veliki potencijal preživljavanja u surovim uvjetima Antarktike jer mogu fiksirati ugljik (prisutan u obliku ugljikovog dioksida) i molekularni dušik bez mobiliziranja anorganskog fosfata iz organskih fosfata (Nedell i sur., 1987).

U zajednicama se istovremeno mogu naći fototrofi, heterotrofi i diazotrofi. Temperatura, svjetlost, tekuća voda, dušik, fosfor i metali u tragovima su bitni faktori za reguliranje procesa na Antarktici. Cijanobakterije hladnih staništa su prilagođene na nisku temperaturu, smrzavanje, nisku vlažnost i produljen period tame (Pandey, 2004). Cijanobakterije su uglavnom psihrotolerantne jer im je optimum rasta, fiksacije dušika i fotosinteze pri temperaturi 20 °C. Samo se neke cijanobakterije smatraju pravim psihrofilima (povezane sa polarnim slatkovodnim ekosustavima). Zahvaljujući aklimatizaciji, cijanobakterije na Antarktici imaju jedinstvenu sposobnost provoditi vitalne procese fotosinteze čak i na temperaturama ispod ništice. Bogat rast cijanobakterija podržavaju vodotoci nastali tokom ljetnog otapanja te jezera i bare u područjima bez leda na Antarktici (Pandey, 2004).

U slobodno živućem obliku pronađene su metanogene, metanotrofne, nitrificirajuće i denitrificirajuće bakterije te cijanobakterije. Cijanobakterije mogu tvoriti udruženja s vrstama plijesni i gljivama iz lišaja. Cijanobakterijska aktivnost (Slika 5) zabilježena je uglavnom unutar agregata i zajednica, a prisutnost i dominacija individualnih vrsta je iznimka, kao primjerice vrsta *Nostoc commune*. Na dnu Priyadarshini jezera nađen je 90 cm debeo sloj cijanobakterija, a u najdebljem sloju dominirale su Oscillatorije, te vrste *Phormidium* sp. i *N. commune*. Oscilatorije su često pronađene kao glavni element raznolikosti u jezerima Oasis i Dry Valley na Antarktici (Priscu i sur., 2005).



Slika 5: Fotomikrografija koja prikazuje filamentozne cijanobakterije udružne u agregate i uklopnjene u led. (Preuzeto iz Paerl i sur., 2000)

Utvrđene su vrste iz rodova Oscillatoria i Nostoc sa sposobnošću vertikalnog migriranja, radi optimizacije uvjeta staništa. Zabilježene su visoke koncentracije dušikovog oksida unutar sedimenta pod ledom, što ukazuje na aktivnost cijanobakterija, a ne na njihovo mirovanje. Uz to, također su zabilježene i povišene razine klorofila-a, čestičnog organskog ugljika, dušika, amonijaka i otopljenog organskog ugljika na temelju čega se pretpostavlja da cijanobakterije

u jezerskom ledu nisu pasivne nego rastu aktivno unutar leda. Kraća ili dulja razdoblja s malo tekuće vode podržavaju prokariotske ekosustave koji se sastoje od cijanobakterija i bakterija. Utvrđene su vrste rodova *Nostoc, Phormidium, Oscillatoria* i *Synechococcus* (Priscu i sur., 2005).

Cijanobakterije koje koloniziraju jezera i tokove smatraju se "sustavom podržavanja života" u antarktičkoj polarnoj pustinji. Za cijanobakterije na Antarktici ne dolazi do prekida rasta pri niskim temperaturama jer se one adaptiraju nižom potrebnom energijom aktivacije za pokretanje metabolizma. Jedan aspekt odgovara cijanobakterija na opadanje okolišne temperature je i smanjivanje broja zasićenih masnih kiselina kako bi kompenzirale opadanje u membranskoj fluidnosti pri niskim temperaturama (Singh i sur., 2002). Važnu ulogu imaju, dakle, desaturaze masnih kiselina kod aklimacije cijanobakterija na hladnoću.

Hoffman i Schrag (2000) i Vincent i Howard-Williams (2001) sugeriraju da su fotosintetske cijanobakterije, poput ovih nađenih u trajnom ledu, imale ledeno biotičko sklonište (refugij) u periodu kada je zemlja bila smrznuta kugla ("Snowball Earth"). Visoka koncentracija mikroba u ledenom okolišu favorizirala je intenzivne kemijske i biološke interakcije između vrsta, koje je promicalo razvoj simbiotskih asocijacija i eventualno razvoj eukariota tokom evolucije.

2.3. Cijanobakterije u pustinjama i uvjetima ekstremne topline

Vruće pustinje negostoljubivo su stanište za svaki oblik života. Karakteriziraju ih visoke temeprature, deficit vlage, velike razlike između dnevene i noćne temperature i manjak bogatstva biljnog i životinjskog svijeta. No, cijanobakterije su i u pustinjskim staništima pronašle pogodne niše koje su sposobne naseljavati. Njihova je prednost, zasigurno njihova sposobnost da si same osiguravaju dio hranjivih tvari, te strukturna jednostavnost i raznolikost morfoloških oblika.

Mikrobiotska kora ili biološka kora tla je većinska komponenta pustinjskih ekosustava svijeta. U Sjevernoj Americi mikrobiotske kore su manje razvijene u vrućim i sušnijim pustinjama, kao što su Mojave i Sonora, ali su karakteristične po tome što su kolonizirane filamentoznim vrstama cijanobakterija (Alwathnani i Johansen, 2011). Prema rezultatima istraživanja, zabilježene su vrste iz rodova *Microcoleus, Nostoc* i *Schizothrix* koje su najzastupljenije u

aridnim i semiaridnim područjima i vjerojatno najbitnije cijanobakterije na površini tla. U većini slučajeva dominantni rodovi cijanobakterija u vrućim pustinjskim tlima su *Microcoleus, Phormidium, Planctonema, Schizothrix, Nostoc, Tolypothrix* i *Scytonema* (Alwathnani i Johansen, 2011).



Slika 6: Vrsta cijanobakterije *Schizothrix calcicola* pronađena u pustinjskom tlu. (Izvor: www.csufdesertecology.weebly.com.)

Johansen i sur. (2001) su proveli istraživanje distribucije i brojnosti mikrobiotičkih kora tla u Mojave pustinji u Kaliforniji. Ona je posebno aridna i mikrobiotske kore su slabije razvijene čak i u područjima bez disturbancija. Vrsta *Microcoleus vaginatus* se smatra najdominantnijom vrstom u tlima, pa su tako *Microcoleus vaginatus*, *Microcoleus steenstrupii* i *Schizothrix calcicola* (Slika 6) najbrojnije u Mojave pustinji, dok je *Scytonema* sp. bila najmanje brojna.

Osim ekstremnih temperaturnih uvjeta, pustinje također karakterizira dugotrajna i jaka sunčeva radijacija. Sposobnost membranskih lipida da povećaju količinu nezasićenih masnih kiselina važna za fotosintetičke organizme da toleriraju svjetlosni stres, povećavanjem sinteze D1 proteina (Singh i sur., 2002).

Drugi oblik ekstremno vrućih staništa predstavljaju vrući izvori vode na kopnu, te u morima i oceanima. To su posebna staništa koja su sposobni naseljavati samo mikroorganizmi i neke cijanobakterije. Cijanobakterija *Mastigocladus laminosus* istraživana je u termalnom vrelu u Topuskom, gdje je temperatura staništa 56 °C (Marčenko, 1962). Prema osmotskim svojstvima ova vrsta je na granici između ne-termalnih i morskih cijanoficeja. Ima izvanredno veliku gustoću plazme, po čemu se rod Mastigocladus približava bakterijama. Granice

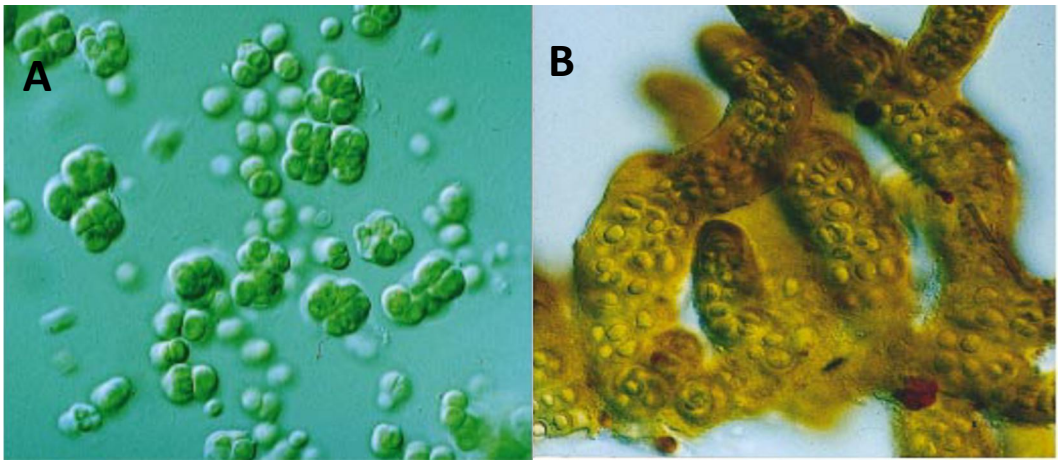
rezistencije na sušu i temperaturu su vrlo visoke, te se u fiziološkom pogledu ove cijanobakterije odlikuju neobično velikom otpornošću na različite vanjske faktore. U nekim geotermalnim izvorima cijanobakterije fotosintetiziraju i žive na temperaturama oko 73-74 °C, a nefotosintetske autotrofne bakterije na 90-95 °C, pa čak i na oko 100 °C. Cijanofite se pojavljuju u gotovo svakom osvijetljenom vrućem izvoru sa pH iznad 5 i temperaturom ispod 74 °C u zapadnoj Sjevernoj Americi, ili gotovo svugdje u svijetu u izvorima do 64 °C, osim ako izvori ne sadrže koncentracije nekih drugih nepovoljnih tvari (Carr i Whitton, 1973). Isto tako, vrsta *Phormidium laminosum* je termofilna cijanobakterija i istraživana je termalna otpornost njihovih plastocijanina. Zaključeno je kako su vrste s oksidiranim plastocijaninom stabilnije od onih s reduciranim (Feio i sur., 2004).

2.4. Cijanobakterije na kamenim podlogama

Pobliža istraživanja kamenih površina dovela su do otkrića velike raznolikosti cijanobakterija i cijanobakterijskih lišajeva (cijanolišaja) koji žive u teškim uvjetima. Naoko gole kamene podloge, potpuno izložene suncu, nalaze se u svim tipovima tropskih bioma, uključujući i planine u Južnoj Americi, izolirano kamenje u kišnim šumama, vlažnim i suhim savanama i polupustinjama.

Sustavnim istraživanjem golih kamenih podloga postalo je očito da je karakteristična boja površine kamenja posljedica sastava organskog pokrova na kamenu. Crna boja izloženih površina vlažnih savana i bioma kišnih šuma posljedica je gustog filma ili kore cijanobakterija te ponekad i cijanobakterijskih mikrolišaja. Boja kamenja u suhim savanama i polupustinjama potječe od gustog pokrova cijanobakterijskih lišaja, uglavnom roda Peltula, u kombinaciji sa površinskim oksidacijskim procesima na samom kamenu. Osim gustih populacija mikrolišaja zabilježeni su i rodovi cijanolišaja, Lichinaceae. Periodi fotosintetske aktivnosti u cijanobakterijama i cijanobakterijskim lišajevima ovisni su o dostupnosti tekuće vode i ovise o kišama. Cijanobakterije su uvijek brojne (Slika 7), ali ne i dominantne. Zajedno sa cijanolišajevima, utvrđene su vrste *Gloeocapsa sanguinea*, *Calothrix sp*., *Plectonema tomasinianum* i *Tolypothrix* sp. Pokrov je sadržavao različit broj različitih cijanobakterija (10-40 vrsta (Büdel, 1999).

Table Mountain u Južnoj Americi su starog porijekla (800-1600 milijuna godina) i okruženi su tropskom kišnom šumom i savanom. Visoke su 500 do 2100 m i na tom području su istraživane zajednice cijanobakterija na kamenih podlogama. Inače je kamenje crne boje, a kada padne kiša pojave se karakteristične boje biofilma: crvenkasta oko udubina i crno-zelena na izdignutijim dijelovima kamene površine. Nađene su zajednice cijanobakterija: *Chroococcus* sp., *Gloeocapsa sanguinea* (crvenkasto obojenje kamenja), *Plectonema* sp., *Stigonema hormoides*, *S. ocellatum*, *S. panniforme* i *Scytonema crassum* (crnkasto-zeleno obojenje). Crna područja imala su dvostruko veću biomasu (sadržaj klorofila-a) od crvenkastih područja. Zabilježeno je da se crni sloj sastoji od sljedećih vrsta: *Gloeocapsa rupicola*, *G. sanguinea*, *Schizothrix thelephoroides*, *Scytonema ocellatum*, *Stigonema minutum*, *S. ocellatum* i *Xenococcus* sp. (Büdel i sur., 1994).



Slika 7: Prikaz vrste *Chroococcidiopsis* sp. (A) i vrste *Stigonema mamillosum* (B) utvrđene na kamenim podlogama. (Preuzeto iz Büdel, 1999)

Pod utjecajem vremenskih prilika nakuplja se organski materijal na kamenim podlogama, što doprinosi količini dušika. Cijanobakterije dušik fiksiraju pomoću heterocista ili ga dobivaju od endolitskih ili simbiontskih vrsta *Chroococcidiopsis* spp., koji imaju nitrogenaznu aktivnost u mikroaerobnim i anaerobnim uvjetima. Tijekom fotosintetiziranja, *Chroococcidiopsis* spp. povećava značajno pH. Hladne i tople pustinje podržavaju brojne cijanobakterijske zajednice koje se pojavljuju na kamenju i dominiraju vrste *Chroococcidiopsis* spp (Büdel, 1999). Endolitični organizmi u vrućim pustinjama podložni su jačem okolišnom stresu od onih u hladnim pustinjama zbog naglih promjena između topline i vlage te vrućine i suše. Na vrućem pustinjskom kamenju dominiraju cijanobakterije i

heterotrofne eubakterije. Kod vrste *Nostoc commune* istražena je tolerancija na manjak vode (desikacija) na molekularnoj razini (Potts, 1999).

Cijanobakterije imaju razvijene brojne sposobnosti i mehanizme za uspješno naseljavanje surovih staništa, kao što je primjerice popravak i umnažanja DNA. DNA cijanobakterije *Nostoc* sp. je kemijski i fizički stabilna u dehidraciji na dugo vrijeme. No, u laboratorijskim uvjetima gube kapacitet tolerancije jer nisu izložene visokom stresu. U sušnim uvjetima na kamenim podlogama, stanice akumuliraju velike količine polipeptida cijanoficina (nađen samo kod cijanobakterija), koji brzo nestaju nakon rehidracije. Enzimi mogu ostati stabilni tijekom dugog perioda isušenosti, čak i ako stanice nisu vijabilne, npr. katalaza je ostala aktivna u suhom i smrznutom permafrostu milijunima godina (Potts, 1999). Povećanje udjela lipida u membranama ima veliku ulogu kod odgovora na okolišni stres (Singh, 2002), a pojačanje integriteta membrana je centralni mehanizam u toleranciji isušivanja. Vrsta *Nostoc commune* nakuplja trehalozu i saharozu, te apsorbirajuće sastojke ultraljubičastih zraka; željeznu SOD te glikane i proteine vodnog stresa. Ova vrsta cijanobakterije također ima pigmente za apsorpciju ultraljubičastog zračenja, ekstracelularne glikane i proteine vodnog stresa (Wtp), te oni čine 10% suhe mase kolonije i 60% topivih proteina (Potts, 1999). Brojni pigmenti čine funkcionalan štit koji zaštićuje cijanobakterije od svjetla, što može biti ključno kod kolonizacije ekstremnog pustinjskog okoliša. Cijanobakterije iz biofilma i kora na otvorenim kamenim površinama doživljavaju visoke intenzitete svjetlosti, te povećane količine UV-A i UV-B svjetlosti. Dokazano je postojanje UV zaštitnih tvari, a iste su nađene i u cijanolišajevima. Scitonemin je glavna obrambena tvar protiv štetnog ultraljubičastog zračenja kod cijanobakterija (Büdel, 1999).

Današnji mikrobni slojevi smatraju se potomcima prvih bioloških zajednica na zemlji. Fosili cijanobakterija pronađeni su u australskim stromatolitima datiranim na starost od 3,6 milijuna godina. Sloj je debeo svega nekoliko milimetara, a sadrži fototrofe, bakterije i cijanobakterije, heterotrofe i kemoautotrofe (Schopf i Walter, 1982).

2.5. Cijanobakterije slanih i onečišćenih staništa

Onečišćena staništa nastaju kao posljedica intenzivnog čovjekova djelovanja na prirodu, a posebni zagađivači su poljoprivreda i industrija. Sve je učestalija i opsežnija upotreba

kemikalija pri uzgoju hrane, a njihovo nekontrolirano korištenje najveće posljedice ostavlja na vodene ekosustave i zajednice organizama koji su na dnu hranidbenog lanca. Cijanobakterije, kao dio planktona, su izložene djelovanju zagađivala. Slana staništa također predstavljaju veliki izazov za organizme, jer visoke koncentracije iona izrazito djeluju na osmotsku ravnotežu.

U istraživanjima je analizirana adaptacija cijanobakterija i mikroalgi na brojne antropološke polutante (herbicide, antibiotike, teške metale, i dr.) kao i na ekstremne okolišne uvjete. Kad se mikroalgalne kulture tretiraju zagađivalom, kultura doživi kolaps tako što uništava osjetne stanice. Nakon daljnje inkubacije nekoliko dana, neke kulture ponovno povećaju svoju gustoću, tako što rastu algalne varijante koje su otporne na djelovanje zagađivala. Ključ u razumijevanju adaptacije je analiza rijetkih varijanata koje se pojavljuju nakon masovne destrukcije. Dakle, događa se naizmjenično mutacija od osjetljivih do otpornih stanica, i to prije kod stanica koje su bile u dodiru s zagađivalom. No, mutacije donose trošak jer sve otporne mutante imaju iznimno mali rast i fotosintezu. Mutanti s vremenom nestaju prirodnom selekcijom, ali nove rezistentne mutante javljaju se sa svakom novom generacijom (López-Rodas i sur., 2006).

Nekolicina istraživanja ukazuje da na slanim tlima, osim halofitnih biljaka, mogu živjeti neke cijanobakterije. Cijanobakterije ne samo da rastu u slanim ekosustavima, već i poboljšavaju njihova fizičko-kemijska svojstva obogaćujući ih s ugljikom, dušikom i dostupnim fosforom. Povećani udio organske tvari u tlu zabilježen je u tlima gdje su bile dodane cijanobakterije. Vrste cijanobakterija *Nostoc* sp., *Scytonema* sp. i *Fischerella* sp. fiksiraju visoke količine dušika u uvjetima visoke slanosti (Aziz i Hashem, 2003). U hipersalinoj laguni u San Salvadoru na Bahamima, nađene su vrste iz rodova Scytonema, Schizothrix, te kokoidni Synechocystisi. U Bird Shoal u Beaufortu cijanobakterijske zajednice su izložene velikoj slanosti, visokom stupnju osvjetljenja, manjku nutrijenata i tropskim uvjetima. U gornjim, površinskim slojevima, nađene su vrste rodova Lyngbya, Oscillatoria, Microcoleus i kokoidni oblici, te dijatomeje (Carr i Whitton, 1973).

Cijanobakterije su adaptirane na solni stres akumuliranjem organskih otapala, održavanjem razine anorganskih iona, doprinosom transportnih procesa iona i različitim metaboličkim prilagodbama. Istraživano je stvaranje kompatibilnih otapala i lipida u cijanobakterija pod solnim stresom radi poboljšanja tolerantnosti. Cijanobakterijske stijenke se direktno mogu

izlagati stresnim uvjetima i sposobni su se aklimatizirati na taj stres. Dokazano je da Na^+/H^+ antiporteri imaju bitnu ulogu u tolerantnosti fotosintetskog sustava na solni stres kod vrste *Synechocystis* sp. Kod vrste *Synechococcus* sp., nakuplja se saharoza i glicinbetain u stanicama osjetljivim na sol, a kod cijanobakterija s umjerenom tolerancijom inducira se sinteza glukozilglicerola. Također, dokazao je da povećanje nezasićenih masnih kiselina u membranskim lipidima poboljšava toleranciju na solni stres (Allakhverdiev i sur., 2000).

2.6. Cijanobakterije u uvjetima manjka vode

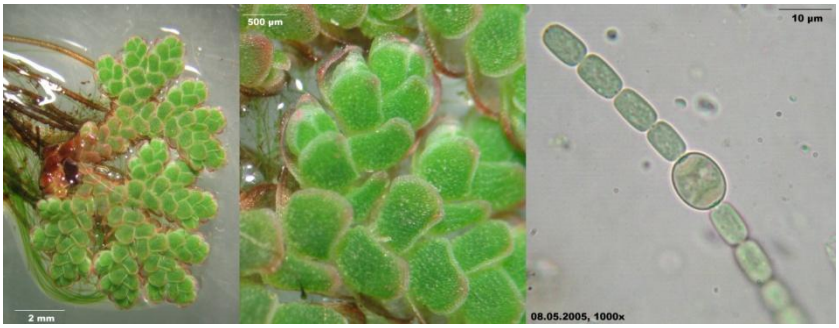
Nedostatak vode u stanicama izaziva težak stres jer voda ima višestruku ulogu u fiziologiji organizama. Unutar cijanobakterija se tada pokreću različiti mehanizmi kako bi prevladale stres, a osim sluzavog omotača koji ih štiti od isušivanja, mogu se prebaciti u stanje mirovanja i izbjeći nepovoljne uvjete.

Cijanobakterije se mogu nalaziti na staništima gdje trpe manjak vode, a neke od njih borave u intertajdalnim morskim prevlakama gdje dominiraju vrste roda *Microcoleus*, te u kopnenim mikrobnim korama gdje su zabilježene vrste roda *Tolypothrix, Calothrix* i *Nostoc* (Potts, 1999). Neke su cijanobakterije i eukariotske alge sposobne trpjeti manjak vode kod transporta na duge udaljenosti u aerosolu preko Antarktike (Priscu i sur., 2005). Mnoge od njih su otporne i na visoke doze ionizirajućeg zračenja (*Calothrix, Chroococcus, Nostoc, Synechococcus, Dermocarpa*). Od velikog su značaja ekstracelularni polisaharidi koji reguliraju gubitak i unos vode u stanice, služe kao matriks za imobilizaciju drugih komponenti koje nude zaštitu (komponente koje upijaju ultraljubičaste zrake) i mogu štititi staničnu stijenku. Neki šećeri, posebno trehaloza, sprječavaju štetu od dehidracije ne samo inhibirajući fuziju između membranskih vezikula tijekom isušivanja, nego održavaju i membranske lipide u tekućoj fazi u odsutnosti vode. Neke stanice otporne na vodni stres akumuliraju ogromne količine trehaloze i saharoze (Potts, 1999).

2.7. Cijanobakterije kao simbionti

Važna komponenta ekologije mnogih cijanobakterija je stvaranje simbioze sa biljkama, gljivama, životinjama i eukariotskim algama. *Azolla* sp. je vodena paprat koja sadrži trajne endosimbiontske prokariotske zajednice (cijanobakterijske i bakterijske) unutar šupljina u lisnom dorzalnom režnju (Slika 8). To je primjer mikrokozmosa i dobar primjer živog modela

za biološke i okolišne studije. Ova mutualna simbioza prvo je opisana 1873. godine od njemačkog znanstvenika Eduarda Strasburgera. Zajednica se sastoji od dva tipa prokariota: dušik fiksirajućih filamentoznih bakterija; *Anabaena azollae*; i od raznih bakterijskih linija iz rodova *Arthrobacter* i *Agrobacterium*. Između simbionata izmjenjuju se metaboliti: fiksirane dušične komponente predaju cijanobionti domaćinu, a fotosintetske šećere *Azolla* predaje cijanobakterijama (Carrapiço, 2001).



Slika 8: Simbioza vodene paprati *Azolla* sp. i cijanobakterije *Anabaena azollae*.
(Izvor: www.bio390parasitology.blogspot.com.)

Apikalne kolonije *Anabaene* sp. su povezane s apeksom izdanka paprati i nedostaju im heterociste i ne fiksiraju stoga dušik. U zrelim listovima *Anabaena* sp. nastoji rasti i diferencirati heterociste. Pri uspostavljanju simbioze sudjeluje nekoliko molekula, kao što su ugljikohidratni vezujući proteini. Cijanobakterije se prenose iz sporofita u sljedeću generaciju putem megasporokarpa (Carrapiço, 2001).

4. Zaključak:

Cijanobakterije primarno naseljavaju vodena staništa, a mogu se dobro razvijati i na različitim podlogama izvan vode, kao što je tlo ili kamenje. Cijanobakterije se razvijaju i na ekstremnim staništima, kao što su vrući termalni izvori, polarni snijeg i led, gole osunčane stijene, pustinjski pijesak i iznimno slana tla. Tijekom evolucije razvile su brojne prilagodbe na specifične uvjete staništa, posebno zbog toga jer su razvile niz prilagodbi na genetičkoj i molekularnoj razini. Zbog svojih bioloških i ekoloških značajki cijanobakterije su neizostavni dio kruženja tvari i energije u brojnim ekosustavima.

5. Literatura:

Allakhverdiev SI, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol* 123:1047-1056.

Alwathnani H, Johansen JR. 2011. Cyanobacteria in soils from a Mojave desert ecosystem. *Monogr West N Am Nat* 5:71-89.

Aziz MA, Hashem MA. 2003. Role of Cyanobacteria in Improving Fertility of Saline Soil. *Pakistan J Biol Sci* 6:1751-1752.

Beardall J, Raven JA. 2004. The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology. *Phycologia* 43:26-40.

Bláha L, Babica P, Maršálek B. 2009. Toxins produced in cyanobacterial water blooms-toxicity and risks. *Interdisc Toxicol*. 2:36-41.

Büdel B, Lüttge U, Stelzer R, Huber O, Medina E. 1994. Cyanobacteria of rocks and soils of the Orinoco lowlands and the Guayana uplands, Venezuela. *Bot*. *Acta*, 107:422-431.

Büdel B. 1999. Ecology and diversity of rock-inhabiting cyanobacteria in tropical regions. *Eur J Phycol* 34:361-370.

Carr NG, Whitton BA. 1973. *The Biology of Blue-Green Algae*. Botanical Monographs Vol. 9, Blackwell Scientific Publications. 676 pp.

Carrapiço F. 2001. The Azolla- Anabaena-Bacteria System as a Natural Microcosm. Proceedings of SPIE, 4495:261-265.

Feio MJ, Navarro JA, Teixeira MS, Harrison D, Karlsson BG, De la Rosa MA. 2004. A thermal unfolding study of plastocyanin from the thermophilic cyanobacterium *Phormidium laminosum*. *Biochemistry* 23:43(46).

Gallon JR, Jones DA, Page TS. 1996. *Trichodesmium,* the paradoxial diazotroph. *Arch. Hydrobiol. Suppl., Algological Studies,* 83:215-243.

Hoffman PF, Schrag DP. 2000. Snowball Earth. *Scientific American*. January: 68-75 pp.

Humm HJ, Wicks SR. 1980. *Introduction and Guide to the Marine Bluegreen Algae.* John Wiley & Sons, New York, 194 pp.

Johansen JR, Britton C, Rosati TC, Xuesong L, St. Clair LL, Webb BL, Kennedy AL, Yanko KS. 2001. Microbiotic crusts of the Mojave Desert: factors influencing distribution and abundance. Nova Hedwigia, Beiheft 123:339-369.

Komárek J, Kaštovský J, Mareš J, Johansen JR. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86:295-335.

López-Rodas V, Maneiro E, Costas E. 2006. Adaptation of cyanobacteria and microalgae to extreme environmental changes derived from anthropogenic pollution. *Limnetica* 25:403-410.

Marčenko E. 1962. Licht und elektronen mikroskopische untersuchungen an der termal alge *Mastigocladus laminosus* Cohn. *Acta Bot Croat* Vol 20/21.

Mihaljević M, Stević F. 2011. Cyanobacterial blooms in a temperate river-floodplain ecosystem: the importance of hydrological extremes. *Aquat Ecol* 45:335-349.

Paerl HW, Pinckney JL, Steppe TF. 2000. Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environment. *Environ Microbiol* 2:11-26.

Pandey KD, Shukla SP, Shukla PN, Giri DD, Singh JS, Singh P, Kashyap AK. 2004. Cyanobacteria in Antartica: Ecology, Physiology and cold adaptation. *Cell Mol Biol* 50:575-584.

Potts M. 1999. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. *Eur J Phycol* 34:319-328.

Priscu JC, Fritsen CH, Adams EE, Paerl HW, Lisle JT, Dore JE, Wolf CF, Mikucki JA. 2005. Perennial Antarctic lake ice" A refuge for cyanobacteria in an extreme environment. 22-49 pp, In: J.D. Castello and S.O. Rogers (Eds.). Life in Ancient Ice. Princeton Press.

Rai A.N. 1990. *CRC Handbook of Symbiotic Cyanobacteria.* CRC Press, Boca Raton, 253 pp.

Rajaram H, Chaurasia AK, Apte SK. 2014. Cynobacterial heat-shock response: role and regulation of molecular chaperons. *Microbiology* 160:647-658.

Schopf JW, Walter MR. 1982. Origin and early evolution of cyanobacteria: The geological evidence. In The Biology of Cyanobacteria. Carr, NG, and Whitton, B.A. (eds). Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 543-564.

Singh SC, Sinha RP, Häder DP. 2002. Role of Lipids and Fatty Acids in Stress Tolerance in Cyanobacteria. *Acta Protozool*. 41:297-308.

Skulberg OM. 1996a. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria In: A. Elvebakk and P. Prestrud [Eds] *A Catalogue of Svalbard Plants, Fungi, Algae and Cyanobacteria.* Part 9, Norsk Polarinstitutt Skrifter 198:383-395.

Vincent WF, Howard-Williams C. 2001. Life on snowball Earth. *Science,* 287:2421.

Whitton BA. 1992. Diversity, ecology and taxonomy of the cyanobacteria. In: N.H. Mann and N.G. Carr [Eds] *Photosynthetic Prokaryotes.* Plenum Press, New York, 1-51.

WHO.1999. *Cyanobacteria in the environment*. Chapter 2. Toxic Cyanobacteria in Water: A guide to their public health consequences, monitoring and management.

Web stranice:
www.freshwaterlife.org. 24.9.2016.
www.huey.colorado.edu. 8.9.2016.

www.csufdesertecology.weebly.com. 8.9.2016.
www.bio390parasitology.blogspot.com. 8.9.2016.
www.whitehouse.gov. 8.9.2016.
www. web.uri.edu 25.9.2016.
www.glerl.noaa.gov 25.9.2016.