

# VAŽNOST MORSKOG FOTOSINTETSKOG ORGANIZMA *PROCHLOROCOCCUS MARINUS* U PRIMARNOJ PROIZVODNJI

dr. sc. Ivana Bošnjak, dipl. ing. biol.  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Sveučilišta u Zagrebu, Biološki odsjek  
Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb  
ivana.bosnjak@biol.pmf.hr

dr. sc. Zrinka Ljubešić, dipl. ing. biol.  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Sveučilišta u Zagrebu, Biološki odsjek  
Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb

Bakterije, sveprisutni mikroorganizmi, u velikom broju nastanjuju sva poznata staništa na Zemlji, uključujući i ona gdje su uvjeti za život izrazito ekstremni. Veliki značaj u svjetskim oceanima ima posebna skupina nazvana cijanobakterije, pikoplanktonski organizmi veličina manjih od 2  $\mu\text{m}$ , koji zahvaljujući procesu fotosinteze imaju vodeću ulogu u primarnoj produkciji u morskom okolišu. Jednu od glavnih uloga u tom procesu obavlja najsitnija, najbrojnija i najdominantnija morska vrsta *Prochlorococcus marinus*, koja čini samu bazu oceanskog hranidbenog lanca. Ovaj izniman pikoplanktonski organizam je prvi puta otkriven prije 25 godina, a prisutnost roda *Prochlorococcus* u Jadranskom moru utvrđena je tek 2009. Najnovija oceanološka istraživanja južnog Jadrana usmjerena su na proučavanje Levantinske intermedijarne struje kao glavne komponente cirkulacije „Istočnojadranske struje“ kojom pasivno u sastavu planktona ulazi i rod *Prochlorococcus*. Glavni je cilj tih istraživanja karakterizirati rod *Prochlorococcus* kao bioindikator za učinkovito praćenje prvih naznaka okolišnih promjena u cirkulaciji Levantinske intermedijarne struje uzorkovanih klimatskim promjenama.

Ključne riječi: cijanobakterija, pikoplankton, *Prochlorococcus*

## 1. UVOD

Bakterije, prokariotski mikroorganizmi, su najbrojnija i najstarija skupina živućih organizama na Zemlji. Nastanjuju sva poznata staništa biosfere, uključujući i živa bića, i imaju ogromnu ulogu u održavanju dinamike života i homeostaze ostalih makroorganizama (Hugenholtz et al., 1998.; Curtis et al., 2002.). Bakterije, kao i svi prokariotski mikroorganizmi, jednostavne su stanične građe koju čini stanična stjenka i membrana, no nemaju staničnu jezgru kao ni ostale stanične organele. Nukleoid (kružna DNA molekula), ribosomi i ostale stanične strukture nalaze se u citoplazmi stanice. U okolišu bakterije žive u kolonijama, odnosno mikrobnim zajednicama, gdje prilagođenim i specijaliziranim adaptivnim ulogama omogućuju pravilno funkcioniranje prirodnog okoliša i organizama u kojima obitavaju. Niti ljudski organizam ne može pravilno funkcionirati bez suživota sa simbiotskom mikrobnom florom, tzv. "dobrim" bakterijama koje omogućuju održavanje vitalnog zdravstvenog stanja i pomažu u borbi protiv daleko poznatijih patogenih bakterija (Brülis i Weissenbach, 2011.).

Jedna od najzanimljivijih specijaliziranih uloga pojedinih mikrobioloških zajednica je mogućnost obavljanja procesa fotosinteze i proizvodnje kisika. To je karakteristika grupe vodenih prokariota koji su prepoznatljivi zbog svoje modrozeleno boje koja ih sve svrstava u zasebno sistematsku grupu naziva cijanobakterije (lat. *Cyanobacteria*; grčki *kyanós* = plavi) ili modrozeleno alge (Van den Hoek, 1995.). Ovi jednostanični prokarioti fotosintezom, procesom koji je inače značajka biljnih eukariotskih stanica, sebi stvaraju hranu. Kako nemaju stanične organele plastide, proces fotosinteze se u stanicama cijanobakterija odvija na tilakoidnim membranama na kojima se nalaze pigmenti, a koje su smještene u citoplazmi. Razvile su se prije otprilike 3.5 milijuna godina i bile su prvi fotosintetski organizam zaslužan za stvaranje kisika u zemljinoj atmosferi. Danas ih je poznato oko 2000 vrsta svrstanih u 150 rodova i njihova uloga u proizvodnji kisika na Zemlji je i dalje značajna (Pescech et al., 2011.). Posebno se ističu morske sitne pikoplanktonske cijanobakterije

koje nastanjuju otvoreni ocean gdje žive u obliku plutajućih „oceanskih šuma“ gdje imaju najbitniju ulogu u primarnoj proizvodnji (Pescech et al., 2011.).

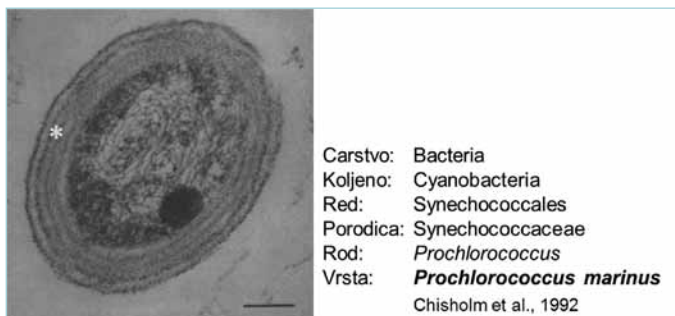
Jedna morska cijanobakterija ističe se od svih preostalih nizom zanimljivih karakteristika: iznimno je sitna, ima zbijenu građu membrana tilakoidnog sustava, ima široki areal rasprostranjenosti, kao i svojom masovnom brojnošću, što joj daje jednu od glavnih uloga u proizvodnji kisika, čija je proizvodnja procijenjena na 20% ukupne proizvodnje kisika u zemljinoj atmosferi. To je pikoplanktonska vrsta cijanobakterija *Prochlorococcus marinus* (slika 1), čija ukupna populacija u svim morskim ekosustavima iznosi u oktilijunskim brojkama ( $10^{27}$ ) te se smatra najbrojnijim fotosintetskim organizmom na Zemlji (Johnson i Sieburth, 1979.; Partensky et al., 1999.).

## 2. OTKRIVĀE VRSTE *PROCHLOROCOCCUS MARINUS*

Još prije 40 godina znanstvenici su smatrali da su stanice fitoplanktonskih organizama u rasponu veličine promjera od 5 do 100  $\mu\text{m}$  iz razloga što je rezolucija optičkog mikroskopa to dopuštala. No 1970-ih godina dolazi do značajnog napretka u razvoju tehnike mikroskopiranja i nova proučavanja uzoraka planktona utvrdila su da postoje planktonske fotosintetske stanice manje i od 1  $\mu\text{m}$  i istovremeno 10 puta zastupljenije od većih planktonskih stanica. Te sitne planktonske stanice čine jednostanični eukarioti i prokarioti čija veličina nije veća od 2  $\mu\text{m}$  i nazvane su pikoplankton kao najmanja frakcija (Platte et al., 1983.).

Znanstvene ekspedicije 70-ih 80-ih godina 20. stoljeća u Sjevernom Atlantiku bile su usmjerene na istraživanje oceanskog pikoplanktona primjenom metode protočne citometrije. Protočni citometar je uređaj kroz koji prolazi uzorak pikoplanktona u tankom mlazu, što omogućava da se pomoću laserske zrake detektira i bilježi svaka pojedina stanica. Uređaj „očitava“ određenu fluorescenciju pigmenata (klorofil, fikocijanin i fikoeritrin) koje stanice emitiraju, ovisno o tipu stanice (Dubelaar et al., 1989.; Peeters et al., 1989.). Mjerenja sakupljenih uzoraka sa terena se obrađuju u laboratoriju. U pikoplanktonskim uzorcima očitavanjem unutar crvene fluorescentne boje, koja detektira prisustvo klorofila, detektirano je nešto za što su znanstvenici smatrali da se radi o elektroničkom šumu, odnosno pogrešci uređaja. Razlog tome je što je izgledalo da se radi o nečemu izrazito sitnom (manjem od 0.8  $\mu\text{m}$ ), i zatim iz razloga što se nalazilo i u uzorcima uzetim sa dna epipelagijala (biocenoze vodenog sloja do 400 m dubine do koje dopire svjetlo, eufotična zona).

Prvi zapis da bi taj elektronički šum zapravo mogao biti neka nova, još neistražena vrsta cijanobakterije, daju znanstvenici Johnson i Sieburth 1979. godine.



Slika 1: Elektronski mikroskopski snimak tankog presjeka stanice *Prochlorococcus marinus* (soj. CCMP-1375) i znanstvena klasifikacija vrste. Zvijezdica označava položaj paralelno gusto smještenih tilakoida uz samu staničnu membranu. Mjerna crta označava dužinu od 100 nm. (Chisholm et al. 1992.)

Oni su proučavali tu sitnu frakciju pikoplanktona i objavljuju prve slike izrazito specifičnih malih stanica cijanobakterija dobivene elektronskim mikroskopom (Johnson i Sieburth, 1979.). Imenuju ih kao „Tip II“ stanice, utvrđuju da sadrže pigment klorofil-b te da je na njima vidljiv izrazito specifičan raspored perifernih tilakoida koje priliježu jedna na drugu (slika 1). Daju im ime „Tip II“ jer su im izgledale kao novi tip poznate i srodne cijanobakterije vrste roda *Synechococcus* koja isto dominira u istim stupcima vodenog sloja epipelagijala. Također postavljaju hipotezu da stanice „Tipa II“ ne posjeduju pigment fikoeritrin te utvrđuju da se izrazito teško mogu uzgojiti u kulturi.

Uslijedila su daljnja detaljnija istraživanja pikoplanktona i ekspedicije u Sjevernom Atlantiku (Sargasso more) i Pacifiku (California Bight, Panamski bazen, Gulf of Mexico, Karibi). Navedene ekspedicije su proučavale uzlazne morske struje (engl. *upwelling*) i istraživanja nisu primarno bila usmjerena na elektronički šum koji su davala mjerenja protočnog citometra. No zaintrigirani znatijeljom, znanstvenici Sallie W. Chisholm, sa Instituta za tehnologiju u Massachusetts-u, i Robert J. Olson, s Woods Hole oceanografskog instituta, na jednu od ekspedicija uzimaju protočni citometar na brod (Olson et al., 1985.) i pozornost usmjeruju upravo na taj elektronički šum i utvrđuju da se radi o „nečem živom“. Bile su to sitne pikoplanktonske cijanobakterije koje su jedva bile vidljive tradicionalnom metodom mikroskopiranja, a veličine su im bile od 0,5 do 0,7  $\mu\text{m}$ . Daljnjom analizom, pomoću protočne citometrije, uočavaju da je koncentracija tih stanica ogromna, čak veća od  $10^5$  stanica po mL morske vode. Nakon detaljne analize Sallie W. Chisholmi, Robert J. Olson sa još nekolicinom suradnika 1988. godine u časopisu *Nature* objavljuju po prvi puta pravi identitet i detaljan opis novih, neobičnih stanica cijanobakterija koje nekoliko godina kasnije imenuju vrstom *Prochlorococcus marinus* (Chisholm et al., 1988.; Chisholm et al., 1992.). Ime roda *Prochlorococcus* su izveli na osnovu više značenja: grčki *Pro* – ishodišni, prvi; grčki *chloros* – zelen; višeznačno značenje *coccus* – bobica (Chisholm et al., 1992.). Danas znamo da se radi o najmanjem, najzastupljenijem i najbrojnijem fotosintetskom organizmu na Zemlji te jednim od najvažnijih živućih mikroba.

### 3. OPIS VRSTE

Zbog male veličine vrste *P. marinus*, stanična građa se jako teško može proučiti optičkim mikroskopom. Jedino nam transmisijski elektronski mikroskop predočava njegovu karakterističnu građu kokoidnog oblika (slika 1). U usporedbi sa stanicama srodne vrste roda *Synechococcus*, koje su izrazito sferičnog oblika, stanice vrste *P. marinus* su znatno više izdužene. Najbolje procjene mjerenja kultiviranih stanica govore da se radi o stanicama koje su dugačke od 0,5 do 0,8  $\mu\text{m}$  i široke od 0,4 do 0,6  $\mu\text{m}$  (Partensky et al., 1999.). Veličina stanice

ovisi o uvjetima u okolišu (npr. sumrak ili izlazak sunca na ekvatoru, dubina, itd.). Citoplazma stanice sadrži karboksosome (male kružne molekule DNA molekule koje se mogu replicirati neovisno od bakterijskog kromosoma). U poprečnom presjeku unutar citoplazme se generalno vide dvije ili četiri tilakoide, a ponekad ih ima i do šest. Tilakoide su sve paralelno smještene u odnosu na staničnu membranu i priliježu jedna na drugu, što nije slučaj u stanicama vrste roda *Synechococcus* (Partensky et al., 1999.).

Ovisno na kojem geografskom lokalitetu su nađene i kultivirani određeni sojevi dobivaju posebne nazive. Prva izolirana kultura bila je *Prochlorococcus* sp. SS120, izolirana iz Sargaškog mora sa dubine 120 metara (Chisholm et al., 1992.). Poznati su još i sojevi *Prochlorococcus* sp. SARG iz Sargaškog mora, *Prochlorococcus* sp. MED iz površinskog sloja Mediteranskog mora i dubokomorski soj *Prochlorococcus* sp. MIT 9313 izoliran sa dubine od 135 metara u Golskoj struji 1992 godine. Zanimljivo je da svaki soj ima svoj tipičan i jasno prepoznatljiv morfološki oblik tilakoida. Tako u stanicama *Prochlorococcus* sp. SARG soja, kao i u većini okolišno izoliranih stanica tilakoide su kružno zatvorene. Za razliku od toga u stanicama sojeva *Prochlorococcus* sp. MED i *Prochlorococcus* sp. MIT 9313 tilakoide su u obliku potkove (Partensky et al., 1999.).

### 4. PIGMENTI I EKOTIPOVI

Još jedna zanimljivost roda *Prochlorococcus* su pigmenti koje ovaj jednostanični pikoplanktonski organizam koristi za obavljanje procesa fotosinteze. Radi se o jedinom fotosintetskom živućem organizmu koji koristi derivate molekule divinila – divinil klorofil, a (Chl a2; engl. *chlorophyll*) i divinil klorofil b (Chl b2; engl. *chlorophyll*), što je značajka isključivo ovog roda (Goericke i Repeta 1992.). Nadalje, stanice roda *Prochlorococcus* ne posjeduju fikobilisome, apsorpcijske antene fotosustava II, koji su značajka cijanobakterijama i crvenim algama, a koje ima njihova srodna vrsta roda *Synechococcus*. Ostali pigmenti koje stanice roda *Prochlorococcus* imaju su zeaksantin,  $\alpha$ -karoteni te male količine klorofilu c-sličnog pigmenta. Samo kod pojedinih kultiviranih sojeva su pronađene i male količine posebnog tipa fikoeritrina (Chisholm et al., 1988.; Partensky et al., 1999.).

Najvažniji od pigmenata koji ima rod *Prochlorococcus* je Chl b2, i to zato jer ovaj pigment omogućava bolje upijanje niskog intenziteta svjetlosti plave valne duljine koje su karakteristične za duboku eufotičnu zonu. Na osnovu količine pigmenta Chl b2, koji stanice mogu imati rod *Prochlorococcus* u oceanima nastanjuje dvije različite niše. Prema omjeru Chl b2/a2 razlikuju se zajednice „slabog svjetla“ (LL od engl. *low light*) i „jakog svjetla“ (HL od engl. *high light*). Znači LL zajednice imaju veliki Chl b2/a2 omjer, dok HL zajednice imaju niski Chl b2/a2 omjer. LL zajednice stoga preferiraju živjeti

na većim dubinama gdje je količina svjetlosti manja. Prvenstveno ovisno o intenzitetu svjetlosti koji im najbolje pogoduje za rast, ali i o nizu drugih okolišnih uvjeta, kao što su mogućnost iskorištenja dušika, fosfora i željeza iz okoliša, razlikujemo *Prochlorococcus* HL i LL zajednice koji se smatraju ekotipovima (Martiny et al., 2009.). Molekularnim istraživanjima utvrđeno je da se ekotipovi međusobno i genetički razlikuju na osnovi 16S rRNA gena. Utvrđeno je da *Prochlorococcus* stanice koje obitavaju od 25 do 100 m dubine pripadaju HL ekotipu, dok na dubinama od 80 do 110 m obitavaju LL ekotip stanice (West i Scanlan, 1999.; Garczarek et al., 2007.; Martiny et al., 2009.).

## 5. GENOM

Rod *Prochlorococcus* filogenetski je jako srodan rodu *Synechococcus*, što je utvrđeno na osnovi nekoliko gena, uključujući 16S ribosomalnu RNA (16S rDNA), podjedinicu DNA-ovisne RNA polimeraze (*rpoC1*) i klorofil  $\alpha$ -veznog antenskog proteina CP47 (*psbB*) (Rocap et al. 2002.). Filogenetske analize su utvrdile da ta dva roda zajedno potječu od iste linije cijanobakterija, iako koriste potpuno drugačije načine hvatanja korisnih zraka svjetlosti - rod *Synechococcus* koristi fikobilisome, a rod *Prochlorococcus* divinil klorofil a i b (Chl a2 i Chl b2) (Goericke i Repeta 1992.).

Prosječna veličina genoma roda *Prochlorococcus* je između 1,9 i 2,0 Mbp, što je u rasponu veličina genoma slobodno živućih bakterija. Zanimljivo je da je genom ove vrste najmanji u usporedbi sa genomima drugih prokariota koji proizvode kisik. Danas su poznati genomi 12 različitih kultiviranih sojeva roda *Prochlorococcus* koji su svi međusobno 97% slični u odnosu na 16S rRNA gen (Partensky et al., 1999.). Utvrđeno je i da svaki genom kultiviranih sojeva ima 1273 identična gena koji čine njegovu jezgru genoma (engl. *the core*) (Ketler et al. 2007.). Molekularna istraživanja prema osnovi 16S-23S rDNA ITS regije (engl. *internal transcribed spacer*) napravila su

daljnju podjelu sojeva roda *Prochlorococcus* na 6 razreda (nazvanih i ekotipovi), od toga 2 razreda pripadaju HL ekotipu - HLI i HLII (imaju niski omjer Chl b2/a2) i 4 razreda koji pripadaju LL ekotipu - LLI, LLII, LLIV i LLV (imaju visoki omjer Chl b2/a2) (Rocap et al., 2002.).

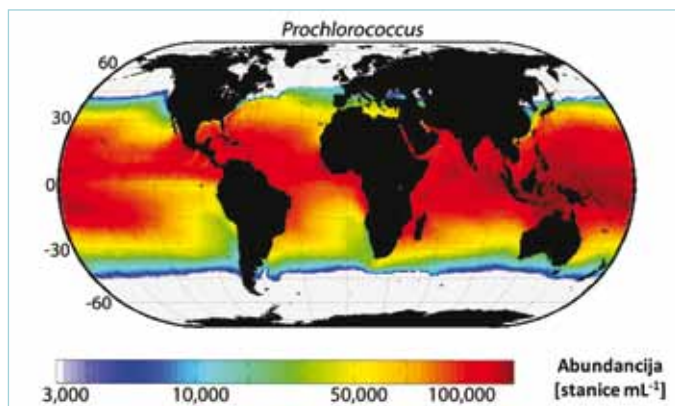
Genom *P. marinus* SS120 soja, predstavnika LL ekotipa, čini jedna kružna DNA veličine 1,75 Mbp, a srednji G+C sastav iznosi 36,4% te kodira za 1884 proteina (Dufresne et al., 2003.). Sekvencirani sugenomi i od *P. marinus* MED4 soja kao predstavnika sa HL ekotipa i *P. marinus* MIT9313 soja kao predstavnika LL ekotipa (Rocap et al., 2003.). Genom *P. marinus* MED4 soja veličine je 1,6 Mbp i kodira za 1716 proteina. Genom *P. marinus* MIT9313 soja veličine je 2,4 Mbp i kodira za 2275 proteina. Oba soja imaju 1352 zajedničkih gena, od čega čak 38 gena dijele i sa sojem *Synechococcus* WH8102. Postotak G + C sastava kod soja MED4 je znatno niži u odnosu na onaj iz genoma soja MIT9313 (30,8% u odnosu na 50,74%). Razlog nižem postotku G + C sastava u soju MED4 je vjerojatno zbog gubitka određenih gena i to nekoliko uključenih u put popravka DNA molekule (Rocap et al., 2003.).

## 6. RASPROSTRANJENOST I EKOLOGIJA

Rod *Prochlorococcus* najzastupljeniji je organizam u svjetskim oceanima i ima jako široki areal rasprostranjenosti koji se prostire od 40. stupnja južne pa do 40. stupnja sjeverne geografske širine (slika 2) (Partensky et al., 1999., Flombaum et al., 2013.). Najsjeverniji zapis zabilježen je na 60. stupnju sjeverne geografske širine blizu Islanda u Sjevernom Atlantiku. Iako se može naći i u površinskom sloju morske vode, prosječno nastanjuje eufotične slojeve od 100 do 200 metara dubine na temperaturama od 10-33°C. Jedinke se tipično dijele jedan puta na dan, a najbrojnije zajednice su za vrijeme ljeta i jeseni kada su vodene mase stratificirane. Procjenjuje se da jedan mililitar morske vode može sadržavati i više od 100000 stanica te da prosječna godišnja brojnost u svim morskim ekosustavima iznosi između 2,8 i 3 oktilijuna ( $\sim 10^{27}$ ) jedinki (Flombaum et al., 2013.). Prosječna koncentracija stanica srodne vrste roda *Synechococcus*, koja obitava u istim slojevima morske vode, je uvijek za otprilike jedan red veličine manja od *Prochlorococcus* populacije.

U stratificiranim toplim oceanskim vodama ekvatora pa do subtropskih voda obitavaju HLI i HLII ekotipovi. Ovi ekotipovi predstavljaju i potencijalni bioindikator praćenja promijene temperature oceanske morske vode kao posljedice globalnog zatopljenja. U dubljim slojevima eufotične zone obitavaju LL ekotipovi. Od svih poznatih ekotipova jedino HLI i LLI mogu preživjeti u miješanim, hladnijim vodenim masama (Mella-Flores et al., 2011.).

Osobito bitna karakteristika roda *Prochlorococcus* je da se mogu razvijati u oligotrofnim područjima. Prednost koju ovaj izniman organizam ima, s obzirom na malu građu stanice, je velika površinu u odnosu na



Slika 2: Prikaz globalne rasprostranjenosti vrste roda *Prochlorococcus* iz podataka dobivenih na osnovi mjerenja srednje godišnje abundancije u površinskom sloju morske vode (Flombaum et al. 2013.)

volumen. To mu omogućuje da živi u morskom okolišu sa izrazito niskom zastupljenošću nutrijenata kao što su dušik, fosfor i željezo. Utoliko je još veća važnost ovog iznimno zanimljivog organizma, jer čini temelj oceanskog hranidbenog lanca (Partensky et al., 1999.).

## 7. ROD *PROCHLOROCOCCUS* U JADRANSKOM MORU

Rod *Prochlorococcus* u Jadranskom moru prvi puta je detektiran metodom protočne citometrije 2009. godine u sjevernom Jadranu (Radić et al., 2009.). Nalaz ovog roda je potvrđen 2011. godine u južnom Jadranu (Albanski šelf) primjenom dvije metode - mjerenjem tekućinskom kromatografijom visoke djelotvornosti (HPLC, engl. *high performance liquid chromatography*) i metodom protočne citometrije kojom je detektiran karakterističan pigment divinil klorofil a (Chl a) za rod *Prochlorococcus* (Šilović et al., 2011.). U opsežnom istraživanju na 21 postaji u južnom i srednjem Jadranu, Šantić i suradnici (2011.) utvrđuju da je rod *Prochlorococcus* široko rasprostranjen na istraživanom području te je prikazana sezonska dinamika razvoja koja pokazuje najveće vrijednosti u toplijem dobu godine. Također navode da je istraživana cijanobakterija bila prisutna u cijelom vodenom stupcu. Procijenjena gustoća roda *Prochlorococcus* u južnom i središnjem Jadranskom moru iznosi od 0 do  $10^4$  stanica/mL morske vode u obalnom dijelu te od  $10^3$  do  $10^4$  stanica/mL morske vode u dubljim dijelovima (Šantić et al., 2011.). Dodatna istraživanja uzoraka morske vode na istom području primjenom HPLC metode ne podržavaju dobivene nalaze (Ljubešić Pers. Comm., Godrijan, 2015.) te su stoga bitna daljnja interdisciplinarna istraživanja prisutnosti i rasprostranjenja ovog važnog roda *Prochlorococcus* u Jadranskom moru.

Jadransko more predstavlja tek manji bazen Mediteranskog mora. Morska voda koja ulazi u Jadransko more ulazi kroz Otrantska vrata koja spajaju Jadransko more sa Jonskim morem. Iz Jadranskog bazena izlazi razrijeđena morska voda, a u njega iz Jonskog mora ulazi slana i toplija struja. Najvažniji priljev morske vode u Jadransko more predstavlja takozvana ulazna Levantinska intermedijarna struja (LIW, engl. *Levanitine Intermediate Water*) koja unosi toplu ( $14^{\circ}\text{C}$ ) i slanu ( $>38.75\text{‰}$ ) morsku masu na dubini od 40 do nekoliko stotina metara i čini glavnu komponentu cirkulacije jadranske „Istočnojadranske struje“ (Zore-Armanda, 1969.; Orlić et al., 1992.; Civitarese i Gačić, 2002.). Levantinska intermedijarna struja je bitna jer sa sobom unosi u južni Jadran veliku količinu nutrijenata, čime utječe na biološku produkciju. Naime, uočeno je da su cvjetanja fitoplaktona i zooplaktona u sjevernom

Jadranu povezana sa dotokom morske vode iz južnog Jadrana kao rezultat cirkulacije „Istočnojadranske struje“ (Viličić, 2014.).

Nadalje, Levantinskom intermedijarnom strujom pasivno u vodenoj masi u južni Jadran ulazi i plankton porijeklom iz Jonskog mora (Batistić et al., 2012.; Viličić, 2014.). Planktonske zajednice karakterizira prostorna i vremenska rasprostranjenost kao odraz uvjeta okoliša u kojima se razvijaju, što u ovom slučaju odgovara jonskoj vodenoj masi većeg saliniteta i temperature (Batistić et al., 2012.). Nakon istraživanja na Albanskom šelfu (Šilović et al., 2011.) postavljena je hipoteza roda *Prochlorococcus* kao jednog od karakterističnih pioplanktonskih organizama jonske vodene mase koja ulazi u južni Jadran. Na cirkulaciju Jadrana utječu varijabilnosti godišnjih odstupanja, kao i sveprisutne klimatološke promjene (Viličić, 2014.). Upravo iz toga razloga najnovija oceanološka istraživanja u južnom Jadranu ciljano su usmjerena na rod *Prochlorococcus* kao bioindikator kojim će se detektirati ulazak Levantinske intermedijarne struje u Jadransko more. Na taj način bi se vrlo učinkovito mogle pratiti prve naznake okolišnih promjena uzrokovanih globalnim klimatskim promjenama.

## 8. ZAKLJUČAK

Cijanobakterija *Prochlorococcus marinus*, mnogobrojni i sveprisutni kozmopolit, jedna je od glavnih stanovnika mikrobnih oceanskih pikoplanktonskih zajednica. Ovoj sitnoj, izrazito neobičnoj, zanimljivoj i relativno tek nedavno otkrivenoj vrsti, glavni značaj je njezin ogroman doprinos u primarnoj proizvodnji u svjetskim oceanima i morima. Prisutnost roda *Prochlorococcus* s jedinstvenim identifikacijskim pigmentom koji posjeduje (divinil klorofil a) u specifičnim vodenim masama određene temperature i saliniteta može koristiti za praćenje strujanja morske vode. U tijeku je najnovije oceanološko istraživanje u Jadranskom moru koje koristi rod *Prochlorococcus* kao bioindikator za utvrđivanje strujanja karakterističnih vodenih masa (Levantinske intermedijarne struje). Nastojat će se uočiti odstupanja nastala kao posljedica klimatoloških promjena, što će dodatno istaknuti još veću zanimljivost i značaj ovog jedinstvenog roda.

## ZAHVALA

Ovaj rad je financirala Hrvatska zaklada za znanost projektom 6433 (Bio-tracing Adriatic water masses, BIOTA). ■

## LITERATURA

- Batistić, M.; Jasprica, N.; Carić, M.; Čalić, M.; Kovačević, V.; Garić R.; Njire J.; Mikuš J.; Bobanović-Čolić, S. (2012.): Biological evidence of a winter convection event in the South Adriatic: A phytoplankton maximum in the aphotic zone. *Continental shelf research*, 44, 57-71.
- Brüls, T.; Weissenbach, J. (2011.): The human metagenome: our other genome? *Human molecular genetics*, doi:10.1093/hmg/ddr353.
- Chisholm, S. W.; Frankel, S. L.; Goericke, R.; Olson, R. J.; Palenik, B.; Waterbury, J. B.; West-Johnsrud, L.; Zettler, E. R. (1992.): *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll a and b. *Archives of Microbiology*, 157(3), 297-300.
- Chisholm, S. W.; Olson, R. J.; Zettler, E. R.; Goericke, R.; Waterbury, J. B.; Welschmeyer, N. A. (1988.): A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334(6180), 340-343.
- Civitaresse, G. i Gačić, M. (2001.): Had the eastern mediterranean transient an impact on the new production in the southern Adriatic. *Geophysical research letters*, 28, 1627 – 1630.
- Curtis, T. P.; Sloan, W. T.; Scannell, J. W. (2002.): Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16), 10494-10499.
- Dubelaar, G. B.; Groenewegen, A. C.; Stokdijk, W.; Van Den Engh, G. J.; Visser, J. W. (1989.): Optical plankton analyser: A flow cytometer for plankton analysis, II: Specifications. *Cytometry*, 10(5), 529-539.
- Dufresne, A.; Salanoubat, M.; Partensky, F.; Artiguenave, F.; Axmann, I. M.; Barbe, V.; Duprat, S.; Galperin, M. Y.; Koonin, E. V.; Le Gall, F.; Marakova, K. S.; Ostrowski, M.; Oztas, S.; Robert, C.; Rogozin, I. B.; Scanlan, D. J.; de Marsac, N. T.; Weissenbach, J.; Wincker, P.; Wolf, Y. I.; Hess, W. R. (2003.): Genome sequence of the cyanobacterium *Prochlorococcus marinus* SS120, a nearly minimal oxyphototrophic genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(17), 10020-10025.
- Flombaum, P.; Gallegos, J. L.; Gordillo, R. A.; Rincon, J.; Zabala, L. L.; Jiao, N.; Karl, D. M.; Li, W. K. W.; Lomas, M. W.; Veneziano, D.; Vera, C. S.; Vrugt, J. A.; Martiny, A. C. (2013.): Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (24), 9824-9829.
- Garczarek, L.; Dufresne, A.; Rousvoal, S.; West, N. J.; Mazard, S.; Marie, D.; Claustre, H.; Raimbault, P.; Post, A. F.; Scanlan, D. J.; Partensky, F. (2007.): High vertical and low horizontal diversity of *Prochlorococcus* ecotypes in the Mediterranean Sea in summer. *FEMS Microbiology Ecology*, 60(2), 189-206.
- Godrijan, J. (2015.): Značaj, bioraznolikost i dinamika kokolitoforida u obalnom području istočnog dijela sjevernog Jadrana. Doktorski rad, 137 stranica.
- Goericke, R.; Repeta D. J. (1992.): The pigments of *Prochlorococcus marinus* : the presence of divinyl chlorophyll a and b in a marine prochlorophyte. *Limnology and Oceanography*, 37, 425-433.
- Hugenholtz, P.; Goebel, B. M.; Pace, N. R. (1998.): Impact of culture-independent studies on the emerging phylogenetic view of bacterial diversity. *Journal of bacteriology*, 180(18), 4765-4774.
- Johnson, P. W.; Sieburth, J. M. (1979.): Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, 24(5), 928-935.
- Martiny, A. C.; Tai, A. P.; Veneziano, D.; Primeau, F.; Chisholm, S. W. (2009.): Taxonomic resolution, ecotypes and the biogeography of *Prochlorococcus*. *Environmental microbiology*, 11(4), 823-832.
- Mella-Flores, D.; Mazard, S.; Humily, F.; Partensky, F.; Mahé, F.; Bariat, L.; Courties, C.; Marie, D.; Ras, J.; Mauriac, R.; Jeanthon, C.; Bendif, E. M.; Ostrowski, M.; Scanlan, D. J.; Garczarek, L. (2011.): Is the distribution of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* ecotypes in the Mediterranean Sea affected by global warming?. *Biogeosciences*, 8(9), 2785-2804.
- Olson, R. J.; Vaultot, D.; Chisholm, S. W. (1985.): Marine phytoplankton distributions measured using shipboard flow cytometry. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 32(10), 1273-1280.
- Orlić, M.; Gačić, M.; Laviolette, P. E. (1992.): The currents and circulation of the Adriatic Sea. *Oceanologica acta*, 15, 109 – 124.
- Partensky, F.; Hess, W. R.; Vaultot, D. (1999.): *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and molecular biology reviews*, 63(1), 106-127.
- Peeters, J. C. H.; Dubelaar, G. B. J.; Ringelberg, J.; Visser, J. W. M. (1989.): Optical plankton analyser: A flow cytometer for plankton analysis, I: Design considerations. *Cytometry*, 10(5), 522-528.
- Peschek, G. A.; Obinger, C.; Renger, G. (2011.): *Bioenergetic processes of Cyanobacteria*. Springer Science+Business Media B.V., Dordrecht, The Netherlands.
- Platt, T.; Rao, D. S.; Irwin, B. (1983.): Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, 301, 702-704.
- Radić, T.; Šilović, T.; Šantić, D.; Fuks, D.; Mičić, M. (2009.): Preliminary flow cytometric analyses of phototrophic pico- and nanoplankton communities in the northern Adriatic. *Fresenius Environmental Bulletin*, 18, 715-724.
- Rocap, G.; Distel, D. L.; Waterbury, J. B.; Chisholm, S. W. (2002.): Resolution of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* ecotypes by using 16S-23S ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *Applied and Environmental Microbiology*, 68(3), 1180-1191.

- Rocap, G.; Larimer, F. W.; Lamerdin, J.; Malfatti, S.; Chain, P.; Ahlgren, N. A.; Arellano, A.; Coleman, M.; Hauser, L.; Hess, W.R.; Johnson, Z. I.; Land, M.; Lindell, D.; Post, A. F.; Regala, W.; Shah, M.; Shaw, S. L.; Steglich, C.; Sullivan, M. B.; Ting, C. S.; Tolonen, A.; Webb, E. A.; Zinser, E. R.; Chisholm, S. W. (2003.): Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. *Nature*, 424(6952), 1042-1047.
- Šantić, D.; Krstulović, N.; Šolić, M.; Kušpilić, G. (2011.): Distribution of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* in the central Adriatic Sea. *Acta Adriatica*, 52(1), 101-114.
- Šilović, T.; Ljubešić, Z.; Mihanović, H.; Olujić, G.; Terzić, S.; Jakšić, Ž.; Viličić, D. (2011.): Picoplankton composition related to thermohaline circulation: The Albanian boundary zone (southern Adriatic) in late spring. *Estuarine, coastal and shelf science*, 91(4), 519-525.
- Van den Hoek, C.; Mann, D.; Jahns, H. M. (1995.): *Algae: an introduction to phycology*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Viličić, D. (2014.): Specifična oceanološka svojstva hrvatskog dijela Jadrana. *Hrvatske vode*, 22(90), 297-314.
- West, N. J.; Scanlan, D. J. (1999.): Niche-partitioning of *Prochlorococcus* populations in a stratified water column in the eastern North Atlantic Ocean. *Applied and environmental microbiology*, 65(6), 2585-2591.
- Zore – Armanda, M. (1969.): Water exchange between the Adriatic and the eastern Mediterranean. *Deep-sea research*, 16, 171 – 178.

## THE IMPORTANCE OF THE MARINE PHOTOSYNTHETIC ORGANISM *PROCHLOROCOCCUS MARINUS* IN THE PRIMARY PRODUCTION

**Abstract.** The omnipresent bacterial organisms inhabit in large quantities all known habitats of the Earth, including those with the most extreme living conditions. In the world oceans, of particular importance is a group called cyanobacteria, which are picoplanktonic organisms whose size is under 2  $\mu\text{m}$ , but which have a leading role in the primary production in the marine environment due to the photosynthesis process. One of the main roles in the process is played by the smallest, most numerous and most dominant marine species, *Prochlorococcus marinus*, which forms the very basis of the oceanic food chain. This remarkable picoplanktonic organism was first discovered 25 years ago, while the presence of the genus *Prochlorococcus* in the Adriatic Sea was determined only in 2009. The most recent oceanographic research in the Southern Adriatic focuses on the study of the Levantine Intermediate Water current as the main component of the "Eastern Adriatic Current" circulation, which brings with it, among the plankton content, the genus *Prochlorococcus* as well. The primary aim of these investigations is the characterization of the genus *Prochlorococcus* as a bioindicator for efficient monitoring of the first indications of environmental changes in the circulation of the Levantine Intermediate Water current caused by the climate change.

**Key words:** cyanobacteria, picoplankton, *Prochlorococcus*

## DIE BEDEUTUNG DES MARINEN PHOTOSYNTHESE-BETREIBENDEN ORGANISMUS *PROCHLOROCOCCUS MARINUS* IN DER PRIMÄRPRODUKTION

**Zusammenfassung.** Bakterien, allgegenwärtige Mikroorganismen, besiedeln in großer Zahl alle bekannten Lebensräume auf der Erde einschließlich Lebensräume, in welchen extreme Lebensbedingungen herrschen. Cyanobakterien, d.h. Pikoplanktonorganismen mit einer Größe von 2  $\mu\text{m}$ , die dank der Photosynthese die führende Rolle in der Primärproduktion in der marinen Umwelt einnehmen, haben in den Weltozeanen eine große Bedeutung. Das winzigste, zahlreichste und dominanteste marine Bakterium *Prochlorococcus marinus*, das die Basis der globalen Nahrungskette im Ozean bildet, spielt eine der Hauptrollen in der Photosynthese. Dieses außerordentliche Pikoplankton wurde vor 25 Jahren entdeckt, und das Vorhandensein der Gattung *Prochlorococcus* in der Adria konnte erst 2009 festgestellt werden. Die letzten ozeanologischen Untersuchungen der südlichen Adria befassen sich mit dem Levantinischen Zwischenwasser als Hauptkomponente der ostadriatischen Strömung, mit der auch die Gattung *Prochlorococcus* passiv mit Plankton in die Adria fließt. Das Hauptziel dieser Untersuchungen ist die Gattung *Prochlorococcus* als Bioindikator für die wirksame Überwachung erster Zeichen von durch den Klimawandel verursachten Umweltveränderungen in der Zirkulation des Levantinischen Zwischenwassers zu charakterisieren.

**Schlüsselwörter:** Cyanobakterium, Pikoplankton, *Prochlorococcus*