Dinamika pojavljivanja rijetkih vrsta fitoplanktona u euksiničnom jezeru Zmajevo oko

Žiroš, Ana

Master's thesis / Diplomski rad

2020

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/urn:nbn:hr:217:758293

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno - matematički fakultet
Biološki odsjek

Ana Žiroš

Dinamika pojavljivanja rijetkih vrsta fitoplanktona u euksiničnom jezeru Zmajevo oko

Diplomski rad

Zagreb, 2020.

Ovaj rad je izrađen u Laboratoriju za biološku oceanografiju na Botaničkom zavodu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod vodstvom izv. prof. dr. sc. Zrinke Ljubešić. Rad je predan na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra ekologije i zaštite prirode.

Veliku zahvalnost dugujem svojoj mentorici, izv. prof. dr. sc. Zrinki Ljubešić koja mi je nesebično prenijela svoje znanje, pomogla svojim stručnim, no i prijateljskim savjetima te uvijek imala strpljenja i vremena za moje upite. Hvala na realnosti, na profesionalnom, ali i prijateljskom pristupu, na ukazanom povjerenju i kontruktivnim kritikama, jer bez Vašeg iskustva i vodstva ne bih uspjela.

Posebno se zahvaljujem doc.dr.sc. Sunčici Bosak te ostatku ekipe u Laboratoriju za biološku oceanografiju na susretljivosti, ljubaznosti te ugodnom okruženju u laboratoriju.

Zahvaljujem se Hrvatskoj zakladi za znanost u sklopu čijeg projekta: „Rogozničko morsko jezero kao model odziva ekosustava na promjene u okolišu“ (IP-2018-01-1717, MARRES) je izrađen ovaj rad.

Hvala dragim prijateljima koji su dijelili sa mnom najljepše i najteže trenutke studiranja te mi uvelike obogatili i uljepšali studentski život, kako na predavanjima, tako i izvan njih. Uz vas mi nisu teško padale neprospavane noći!

Hvala i članovima uže obitelji koji su me uvijek podržavali i upućivali na pravi put.

Na kraju, najviše se zahvaljujem majci Jasenki, ocu Antunu te sestri Katarini. Hvala na razumijevanju, strpljenju te bezgraničnoj podršci tijekom svih godina školovanja.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek Diplomski rad

DINAMIKA POJAVLJIVANJA RIJETKIH VRSTA FITOPLANKTONA U EUKSINIČNOM JEZERU ZMAJEVO OKO

Ana Žiroš

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Fitoplankton je raznolika skupina fotosintetskih mikroorganizama, prokariota i eukariota, te je glavni primarni proizvođač, odgovoran za gotovo polovicu globalne neto primarne proizvodnje. U ovom radu je opisana zajednica fitoplanktona u euksiničnom i meromiktičnom jezeru Zmajevo oko. Jezero je jedinstven je hidrogeomorfološki fenomen Mediterana, te je zbog specifičnih uvjeta koji prevladavaju u jezeru, u oksičnom miksolimnionu zastupljen relativno mali broj fitoplanktonskih vrsta, od kojih neke razvijaju izrazito visoke abundancije. Opisana je zajednica fitoplanktona kroz vremensko razdoblje od 20 godina, s posebnim naglaskom na pojavljivanje rijetkih vrsta - dinoflagelata *Akashiwo sanguinea* i *Prorocentrum arcuatum*, te mikroflagelata reda Ebriales *Hermesinum adriaticum.* Maksimalna zabilježena abundancija mikrofitoplanktona je bila 8.92×10^6 stanica L^{-1}, te su dominirale dijatomeje (33 svojte, maksimalna abundancija 88.69×10^6 stanica L^{-1}), zatim dinoflagelati (14 svojta maksimalna abundancija 8.4×10^5 stanica L^{-1}), ebriales (1 svojta, maksimalna abundancija 1.15×10^5 stanica L^{-1}) i 1 svojta silikoflagelata (maksimalna abundancija 8.3×10^3 stanica L^{-1}). Nakon perioda holomiksije, koji je karakterističan za Zmajevo oko, potrebni su optimalni uvjeti u vidu temperature i saliniteta, te koncentracije kisika i nitrata kako bi se uspostavila nova populacija mikrofitoplanktona. Zbog rasta u iznimno ekstremnom okolišu, dobivena populacija je jedinstvena i rijetka te je u izravnoj interakciji s funkcioniranjem ekosustava. Dobiveni podaci predstavljaju veliku vrijednost te će se koristiti za dugoročna istraživanja i izravno praćenje anomalija uzrokovanih klimatskim promjenama.

(67 stranica, 23 slike, 4 tablice, 97 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici
Ključne riječi: meromiktičko jezero, Rogoznica, anoksija, dinoflagelati

Voditelj: izv. porf. dr. sc. Zrinka Ljubešić

Ocjenitelji: 1. izv. prof. dr. sc. Zrinka Ljubešić

2. izv. prof. dr. sc. Petar Kružić

3. prof. dr. sc. Domagoj Đikić

Rad prihvaćen: 05. 09. 2020.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb

Faculty of science

Department of Biology

Graduation Thesis

DINAMICS OF RARE SPECIES OCCURRENCE IN THE EUXINIC LAKE ZMAJEVO OKO

Ana Žiroš

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Phytoplankton is a diverse group of photosynthetic microorganisms, prokaryotes and eukaryotes, and is a major primary producer, responsible for nearly half of global net primary production. This paper describes the phytoplankton community in the euksinic and meromictic lake Zmajevo oko. The lake is a unique hydrogeomorphological phenomenon of the Mediterranean, and due to the specific conditions prevailing in the lake, a relatively small number of phytoplankton species are present in the oxic mixolimnion, some of which develop extremely high abundances. The community of phytoplankton over a period of 20 years has been described, with special emphasis on the occurrence of rare species - dinoflagellates *Akashiwo sanguinea* and *Prorocentrum arcuatum*, and microflagellates of the order Ebriales *Hermasinum adriaticum*. The maximum recorded abundance of microphytoplankton was 8.92 $\times 10^6$ L^{-1} cells, and was dominated by diatoms (33 taxa, maximum abundance 88.69 $\times 10^6$ L^{-1}), followed by dinoflagellates (14 taxa maximum abundance 8.4 $\times 10^5$ L^{-1}), ebriales (1 taxa, maximum abundance 1.15 $\times 10^5$ L^{-1}) and 1 type of silicoflagellate (maximum abundance 8.3 $\times 10^3$ L^{-1}). After the period of holomyxia, which is characteristic of the lake Zmajevo oko optimal conditions in terms of temperature and salinity, and oxygen and nitrate concentrations are needed to establish a new population of microphytoplankton. Due to growth in an extremely extreme environment, the resulting population is unique and sparse and interacts directly with the functioning of the ecosystem. The obtained data are of great value and will be used for long-term research and direct monitoring of anomalies caused by climate change.

(67 pages, 23 figures, 4 tables, 97 references, original in: Croatian)
Thesis deposited in the Central Biological Library

Keywords.: meromictic lake, Rogoznica, anoxia, dinoflagellates

Supervisor: dr. Zrinka Ljubešić. Assoc. Prof.

Reviewers: 1. dr. Zrinka Ljubešić, Assoc. Prof.

2. dr. Petar Kružić, Assoc. Prof.

3. dr. Domagoj Đikić, Prof.

Thesis accepted: 05.09.2020.

Sadržaj

1. Uvod 1
1.1. Fitoplankton 1
1.2. Ekologija i biologija istraživanih vrsta 4
1.2.1. Dinoflagelati 4
1.2.2. *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) Gert Hansen i Moestrup 6
1.2.3. *Prorocentrum arcuatum* Issel 9
1.2.4. *Hermesinum adriaticum ZACH.* 11
1.3. Obilježja meromiktičkih jezera 13
1.4. Područje istraživanja 16
1.4.1. Jezero Zmajevo oko 16
2. Cilj istraživanja 19
3. Materijali i metode 20
3.1. Uzorkovanje 20
3.2. Obrada podataka 22
4. Rezultati 23
4.1. Sastav fitoplanktona 23
4.2. Vremenske raspodjele fitoplanktona 26
4.2.1. Vremenska raspodjela dijatomeja i dinoflagelata 26
4.2.2. Vremenska raspodjela dominantnih vrsta 29
4.3. Dinamika pojavljivanja rijetkih vrsta *Hermesinum adriaticum*, *Prorocentrum arcuatum* i *Akashiwo sanguinea* 33
4.4. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona 37
4.5. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po godinama uzorkovanja 39
4.6. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po mjesecima uzorkovanja 41
4.7. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po dubini uzorkovanja 43
5. Diskusija 45
6. Zaključak 51
7. Literatura i izvori 52
7.1. Literatura 52
7.2. Izvori 60
8. Životopis 61

1. Uvod

1.1. Fitoplankton

Fitoplankton su najrasprostranjeniji i kvantitativno najznačajniji primarni proizvođači koji nastanjuju vodene ekosustave poput slatkovodnih izvora, jezera, laguna, obalnih morskih područja te otvorenog oceana. Abundancija i taksonomski sastav populacije fitoplanktona promjenjiva je i teško predvidiva u vremenu, a sezonske varijacije dominiraju vremenskim uzorcima abundancije fitoplanktona, posebno u velikim i dubokim jezerima te morskim ekosustavima (Basset i sur. 2008).

Većina fitoplanktona postoji kao mikroskopska solitarna stanica, iako neke tvore višestanične lance i druge agregate koji su vidljivi golim okom. Veličinske frakcije fitoplanktona uključuju pikoplankton (< 2 μm), nanoplankton (2–20 μm) i mikroplankton (> 20 μm) (Sieburth i sur. 1978). Relativni doprinosi tih veličinskih razreda ukupnoj biomasi fitoplanktona variraju ovisno o statusu hranjivih tvari, fizikalnim (temperatura, ozračivanje, miješanje) i hidrološkim (ispuštanje slatke vode) uvjetima, kao i klimatskim uvjetima. Fitoplankton je gušći od vode; sadržava silicij, celulozu i / ili karbonatne komponente zbog čega tone u vodenom stupcu, no različiti mehanizmi omogućuju da fitoplankton ostane u osvijetljenom gornjem vodenom stupcu. Neke stanice se lako resuspendiraju zbog svoje umanjene veličine, dok druge tonu ili se aktivno pokreću bičevima , dok neke prilagođavaju svoj uzgon mijenjajući staničnu gustoću ili formirajući stanične vezikule koji sadrže plinove. Glavne fitoplanktonske skupine (dijatomeje, dinoflagelati i cijanobakterije) tvore ciste i neaktivne stanice kao "stadij mirovanja" tijekom nepovoljnih razdoblja rasta, koji se taloži u sediment. Te se stanice mogu ponovno aktivirati kad se ponovno pojave povoljni uvjeti (Smetacek 1985).

Fitoplankton je ključni proizvođač organske tvari u jezerima, posebno u pelagičnom pojasu, pri čemu pelagične alge i cijanobakterije uvjetuju pravilno funkcioniranje prehrambenog lanca. Kratko generacijsko vrijeme fitoplanktona, uzrokovano većinom obogaćivanjem jezera hranidbenim tvarima, uzrokuje nagle promjene u vodenom okruženju koje se događaju brzo i izravno te djeluju na cijeli vodeni ekosustav. Fitoplankton može biti rani indikator promjena u vodenom okolišu. Zbog stalnih prijetnji eutrofikacije vodenih okoliša, kao i povećanja stratifikacije uslijed globalnog porasta temperature, znanje o planktonskim algama i cijanobakterijama dobivaju na iznimnom značaju. Odgovor fitoplanktona na

eutrofikaciju ima brojne negativne učinke koji se obično očituju u povećanoj abundanciji i biomasi, te doprinosi većoj zamućenosti voda. Kao rezultat, opaža se veliki broj sekundarnih učinaka, kao što su promjene u taksonomskom sastavu fitoplanktona, prekomjerni razvoj cijanobakterija i nitastih zelenih algi, smanjena dubina kolonizacije makrofita pa čak i njihovo potpuno povlačenje (Pasztaleniec 2016).

Fitoplankton raste brzom stopom, formirajući guste 'cvatove' koji mogu promijeniti boju vode i uzrokovati probleme s kvalitetom vode (Paerl 1988; Hallegraeff 1993; Richardson 1997). Cvjetanja fitoplanktona često su predvidiva obilježja morskih i slatkovodnih staništa te karakteristično prate niz hidrobioloških promjena, uključujući pojačano litogeno otjecanje, poremećaj stratifikacije vodenog stupca, izdizanje voda (engl. *upwelling*) i povećanu termalnu stratifikaciju, zajedno s temperaturnim i svjetlosnim uvjetima koji poboljšavaju rast i proliferaciju biomase (Fogg 1969; Ganf i Home 1975; Reynolds i Walsby 1975). Kad se „cvatovi“ razgrade, potonu do morskog dna gdje uzrokuju visoke stope potrošnje kisika, što posljedično dovodi do hipoksije i anoksije (Officer i sur. 1984; Rabalais i Turner 2001; Diaz i Rosenberg 2008).

Istraživanja fitoplanktona na Jadranu su u porastu (Ciglenečki i sur. 1998; Kršinić 2000; Ljubešić i sur. 2011; Bosak i sur. 2012; Viličić i sur. 2014; Burić i sur. 2015), no određene fitoplanktonske vrste još nisu dovoljno istražene. Prema objavljenom popisu od Viličić i sur. (2002), fitoplankton istočnog, srednjeg i južnog Jadrana sastoji se od 888 utvrđenih vrsta. Dominantnu fitoplanktonsku skupinu u Jadranu čine dijatomeje s 518 zabilježenih vrsta, od kojih su penatne dijatomeje prevladavale na sjevernom Jadranu, dok su centrične karakterizirale južni Jadran. Osim dijatomeja, zabilježeno je 264 vrsta dinoflagelata, 101 primnesiofita, 2 chrysophyceae, 1 raphidophyceae i 2 vrste euglenophyceae. Pojačano cvjetanje fitoplanktona otkriveno je u područjima jačeg antropogenog utjecaja te na površinskim slojevima sjeverozapadnog Jadrana (Viličić i sur. 2002).

Cvjetanja fitoplanktona u Jadranu nisu dovoljno istražena (Legović i Justić 1997; Penna i sur. 2004; Bazin i sur. 2014). Velika gustoća fitoplanktona može se pojaviti na širokom području samo uz dovoljne količine nutrijenata. Najvidljiviji fenomen na sjevernom Jadranu je nakupljanje velikih količina mukusa ili sluzi na površini mora (Legović i Justić 1997), koja nastaju kao rezultat cvjetanja fitoplanktona. Veličina populacije ovisi o svjetlu i dostupnosti anorganskih hranjivih tvari te temperaturi vode, pH vrijednosti, niskim napetostima kisika i vjerojatno prisutnošću organskih otopljenih tvari (Reynolds i Walsby 1975). Primjerice, isti

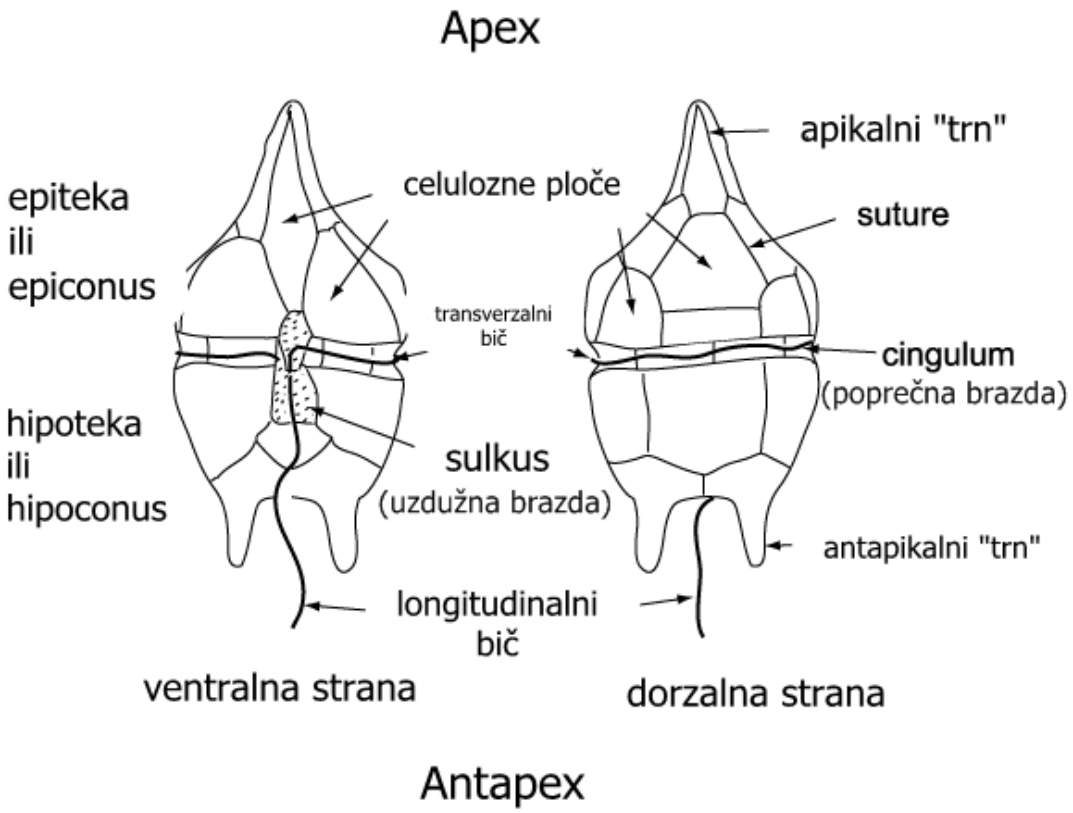
meteorološki uvjeti koji su prevladavali u ljeto 1988. nad sjevernim Jadranom kada se dogodio ekstenzivni procvat, također su prevladavali nad srednjim Jadranom, ali koncentracije fitoplanktona i, kasnije, mukusadosegle su svoje najviše vrijednosti u sjevernom Jadranu (Legović i Justić 1997).

Istraživanje koje su proveli Marić i sur. (2012) obuhvatilo je razdoblje od četiri desetljeća na području sjevernog Jadrana, za koji je poznato da pokazuje brze i snažne promjene kao odgovor na varijacije antropogenih utjecaja i klimatskih uvjeta te je pod direktnim utjecajem rijeke Po. Promjene u ekosustavu posljedično su utjecale na promjenu abundancije te diverziteta populacija fitoplanktona. Identificirane promjene ističu važnost dugoročnih opažanja za razumijevanje prirodne vremenske varijabilnosti u fitoplanktonskim zajednicama. Pretpostavilo se da se takvi pomaci u sastavu i obilju zajednice odražavaju na čitav Jadran.

1.2. Ekologija i biologija istraživanih vrsta

1.2.1. Dinoflagelati

Dinoflagelati su jednostanični, građom i podrijeklom kompleksni fitoplankton koji su morfološki i funkcionalno raznoliki (Slika 1). Veličine stanica kreću se od manje od 10 µm, do preko 1000 µm (Hasle i sur. 1996; Reynolds 2006). Jedni su od najvažnijih članova fitoplanktona u morskim i slatkovodnim ekosustavima. Dinoflagelati obuhvaćaju oko 1200 vrsta koji obuhvaćaju 130 rodova, unutar kojih postoji širok diverzitet u morfologiji, nutritivnim potrebama te staništu. Vrlo su dobro prilagođeni okruženju u kojemu žive, što pokazuje i njihova evolucijska starost koja seže na početak eukariotske evolucije. Jedan od glavnih interesa za dinoflagelate jest njihova uloga u nastajanju crvenih plima i uzroku paralize uzrokovane trovanjem školjkašima. Ova cvjetanja, uzrokujući promjenu boje vode i pomor riba, uzrokuju i milijunsku štetu za ribolovni i rekreativni turizam. Neurotoksini koje proizvode ovi organizmi su 50 puta jači od neurotoksina kurare (Spector 2012).



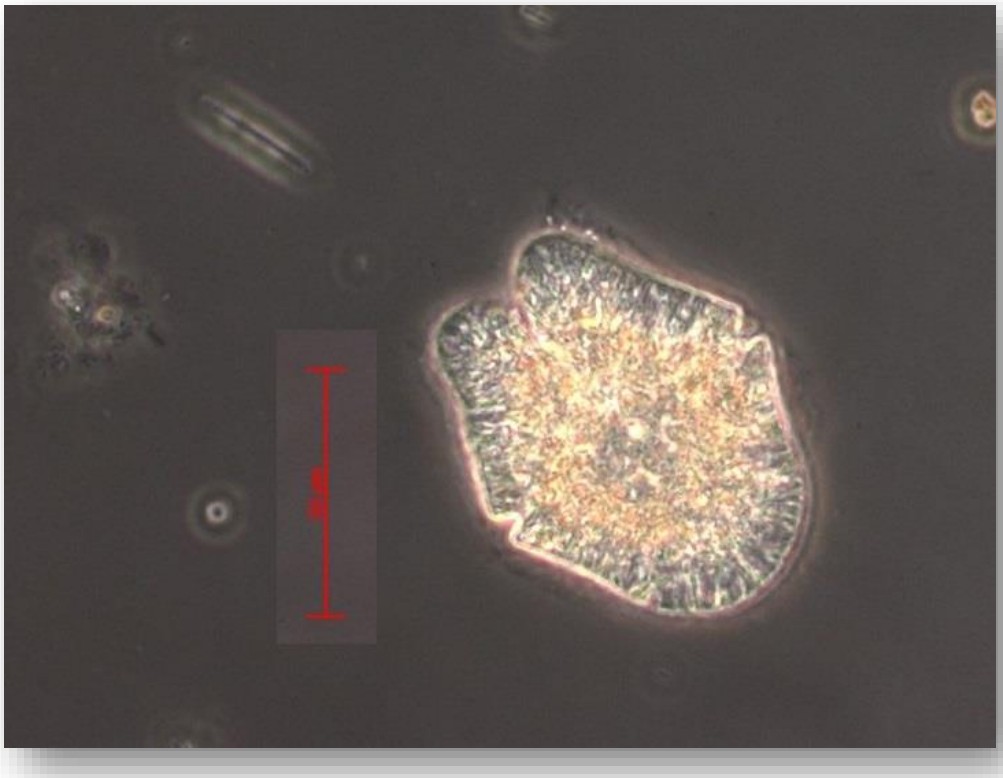
Slika 1. Građa dinoflagelata (Izvor: URL 1)

Riječ „*dinoflagelat*“ označava „vrtložne bičeve“ (flagele). Svaki dinoflagelat ima dvije flagele, koje omogućuju brzo kretanje prema naprijed i bočno kroz vodena tijela. Dinoflagelati su okruženi kompleksnim omotačem - amfizom, koji se sastoji od vanjske i unutarnje membrane između kojih se nalazi niz spljoštenih vezikula. U oklopnim oblicima, ove vezikule sadrže celulozne ploče zvane teke. Ako ovaj oklop nedostaje ili se izgubi u određenim uvjetima okoliša, stanice su 'gole'. Neke vrste dinoflagelata pokazuju iznenadne, snažne pozitivne reakcije na povećanje razine svjetlosti i dnevne duljine koje se javljaju u kasnu zimu. Time se, u kombinaciji s povećanim otjecanjem obogaćenih hranjivim tvarima te nedostatkom intenzivne ispaše (engl. *grazing*), stvaraju idealni uvjeti za cvjetanje (npr. *Heterocapsa* spp.) koje se može pojaviti već krajem siječnja u umjerenim vodama (Paerl i sur. 1998; Litaker i sur. 2002).

Većina dinoflagelata je fotosintetska, posjeduju klorofil a i pomoćne pigmente, uključujući karotenoide (npr. peridinin). Pripadnici odjeljka Pyrrophyta posjeduju klorofil a i c, β-karoten te jedan ili više ksantofila: peridinin, neoperidinin, dinoksantin i neodinoksantin (ako je organizam fotosintetski). Neki su dinoflagelati fakultativni heterotrofi, koji se hrane bakterijama i manjim fitoplanktonom te koriste otopljene organske spojeve ugljika. Iako im je brzina rasta općenito sporija od klorofita, kriptofita i dijatomeja, dinoflagelati mogu formirati velika, ponekad i štetna, cvjetanja u estuarijima. Primjeri uključuju nekoliko toksičnih (na širok spektar morskih riba, školjki i druge faune, uključujući ljude) crvenih plima (npr. *Karenia brevis*, *Noctiluca* spp.), koje su često oceanskog podrijetla, ali mogu ući i razmnožavaju se u estuarijima, posebno tijekom ljetnih mjeseci (Hasle i sur. 1996).

1.2.2. *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) Gert Hansen i Moestrup

Akashiwo sanguinea (Slika 2) (K.Hirasaka) Gert Hansen i Moestrup je eutermalna i eurihalina vrsta koja uzrokuje štetno cvjetanje mora (engl. *harmful algal blooms*, HABs) na globalnoj razini. Otkako je Hirasaka (1922) prvi puta zabilježio i opisao vrstu *A. sanguinea* u Japanu 1922. godine, zabilježen je na svega nekoliko mjesta na svijetu; Kini (Lu i Hodgkiss 2004), Koreji (Lee i sur. 2005), Južnoj Africi (Botes i sur. 2003), Tunisu (Smida i sur. 2014), engleskom kanalu (Gómez i Souissi 2008), Irskoj (O'Boyle i McDermott 2014), Crnom moru (Gómez i Boicenco 2004), Australiji i Novom Zelandu (Hallegraeff 1991), Kanadi (Voltolina 1993), SAD (Martin 1929; White i sur. 2014), Meksiku (Kiefer i Lasker 1975), Brazilu (Domingos i Menezes 1998) i Peruu (Kahru i sur. 2004).



Slika 2. Dinoflagelat *Akashiwo sanguinea* (fotografija: Ana Žiroš). Dužina mjerke: 50 μM

Velika tolerancija na raspon temperature i saliniteta sugerira kako vrsta *Akashiwo sanguinea* može opstati i rasti u velikom prostornom i vremenskom rasponu (Menden-Deuer i Montalbano 2015). Unatoč velikom eutermalnom i eurihalinom rasponu, istraživanja pokazuju kako *A. sanguinea* više preferira niske salinitete i srednje temperature (Tadashi i sur. 2007). Također, istraživanja pokazuju da bi vrsta *A. sanguinea* mogla imati koristi od zakiseljavanja mora i oceana, zagrijavanja i visokog zračenja uzrokovanih klimatskim promjenama (Ou i sur. 2017), te da visoka koncentracija CO_2 potiče rast *A. sanguinea*, posebno u kombinaciji s visokom temperaturom i velikim zračenjem (Ou i sur. 2017). Luo i sur. (2017) pronašli su četiri različita ribotipa *A. sanguinea* na globalnoj razini, među kojima je ribotip A koji cvjeta na temperaturama od 13 ° C do 21 ° C; nasuprot tome, ribotip B cvjeta na 30 ° C. Voltina (1993) je 1993. sugerirao kako *A. sanguinea* može stvarati ponavljajuće cvatove putem hipnocista, što su Tang i sur. (2015) potvrdili. Botes i sur. (2003) zabilježili su da se *A. sanguinea* povezuje sa smrtnošću nekoliko morskih vrsta, uključujući rakove, ostrige, abalone i morske ptice. Do sada je većina studija usredotočena na interakciju između algicidnih bakterija i algi, kao i na algicidna biološka ispitivanja na zajedničkim morskim mikroalgama (Fu i sur. 2011; Miao i sur. 2018).

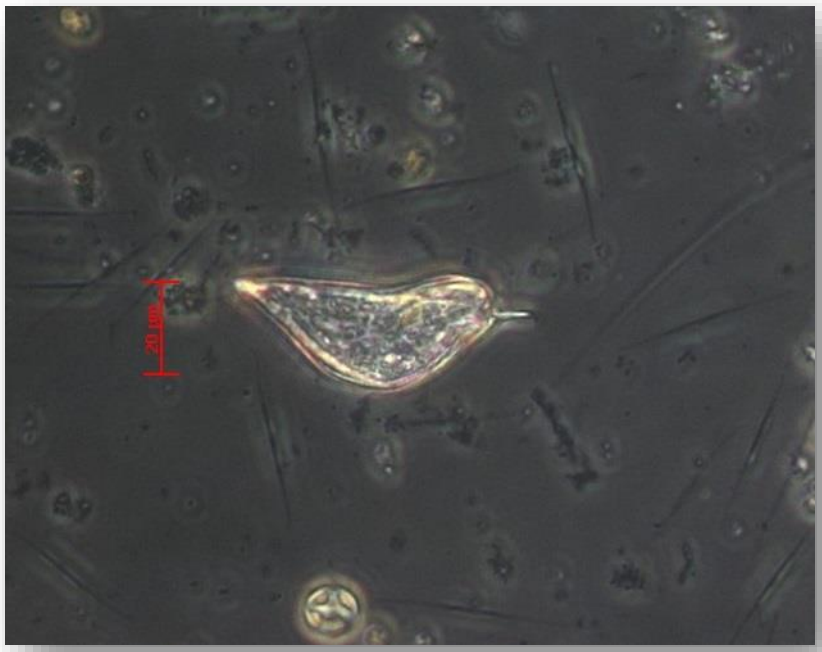
Liu i sur. (2015) utvrdili su da *A. sanguinea* dobro raste na više dušičnog supstrata i brže raste na NH_4^+ supstratu, pri čemu ima izuzetnu sposobnost korištenja različitih vrsta anorganskih i organskih dušikovih spojeva. Navedene karakteristike, uz sposobnosti formiranja cista u mirovanju (Tang i sur. 2015) i jake migracije (Smayda 1997) mogu *A. sanguinea* dati konkurentsku prednost u odnosu na druge vrste fitoplanktona. Daljnji laboratorijski eksperimenti sugerirali su kako *A. sanguinea* pokazuje snažnu fototaksiju i velik afinitet za svjetlošću, što objašnjava primijećena maksimalna koncentracija klorofila u blizini površine tijekom razdoblja cvjetanja vrste *A. sanguinea* (Matsubara i sur. 2007; Du i sur. 2011).

Još jedna značajka dinoflagelata *A. sanguinea* koja može doprinijeti njegovom uspjehu na širokom rasponu estuarija širom svijeta je proizvodnja izvanstaničnog mukusa. Smayda (2002) sugerira kako izlučivanje mukusa dinoflagelatima mijenja fizičku i kemijsku strukturu vodenog stupca, uključujući smanjenje turbulencije vodenog stupca, što zauzvrat pogoduje stvaranju „cvjetova“. Reynolds (2006) je sugerirao kako izlučivanje mukoze iz algi daje prednosti u pogledu dostupnosti hranjivih tvari i konkurencije drugim fitoplanktonskim vrstama. Prisutnost velike količine mukusa također može pridonijeti promatranju negativnog utjecaja *A. sanguinea* na ostale planktone, pelagičnu faunu i bentoske organizme, što je opaženo i kod drugih vrsta koje stvaraju mukozu (Botes i sur. 2002).

Dinoflagelat *A. sanguinea* trenutačno je kategoriziran kao vrsta koja izaziva nepravilno cvjetanje (Smayda i Trainer 2010) te će u budućnosti biti potrebno još istraživanja mehanizma cvjetanja ove vrste dinoflagelata. Do ovog istraživanja, ova vrsta nije zabilježena u Zmajevom oku, niti u Jadranskom moru (Viličić i sur. 2002; Viličić 2014).

1.2.3. *Prorocentrum arcuatum* Issel

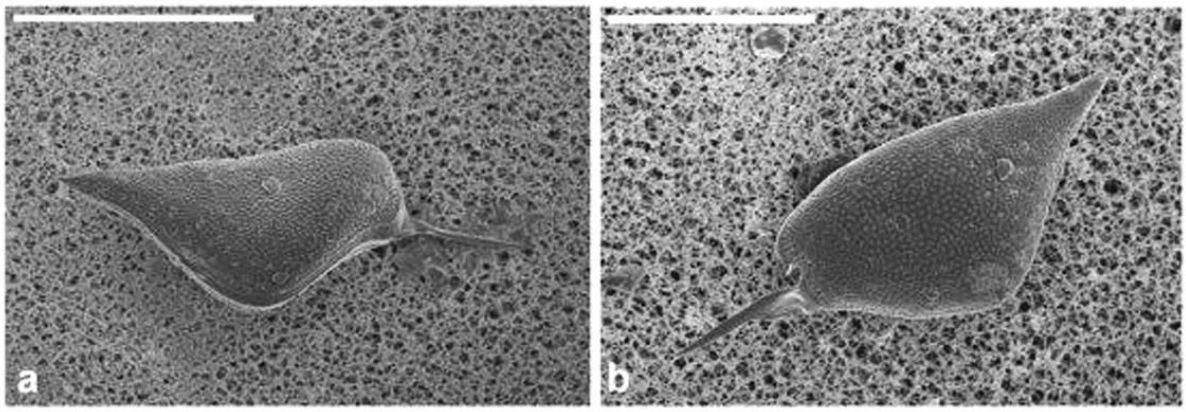
Prorocentrum arcuatum Issel je fotosintetski dinoflagelat (Slika 3) (Schiller 1933), čiji je rod prvi opisao Ehrenberg (1834). Mogu biti bentoski ili pelagički organizmi, a bentoski danas privlače posebnu pažnju zbog mogućnosti stvaranja toksina (Hoppenrath i sur. 2013). Iako je poznat kao neritna, tropska i umjerena vrsta (Sournia 1986), na globalnoj razini postoji jako malo informacija koje pružaju uvid u dinamiku populacije te pojavljivanje vrste. U Jadranskom moru zabilježena je samo u jezeru Zmajevo oko kod Rogoznice (Viličić i sur. 1997).



Slika 3 . Vrsta *Prorocentrum arcuatum*, snimljena svjetlosnim mikroskopom (fotografija: Ana Žiroš). Mjerka: 20 µm

Prorocentrum je kozmopolitski rod; većina vrsta su morski organizmi, mada postoje i slatkovodne vrste (Croome i Tyler 1987). Dinoflagelati roda *Prorocentrum* morfološki se razlikuju od ostalih vrsta dinoflagelata. Razlike su najočitije u nedostatku sulkusa i cinguluma. Stanica je zaštićena s dva suprotna zaliska, a neke vrste sadrže prednji trn (engl. *spine*) smješten uz periflagelarnu regiju. Površinske oznake variraju od pore do areole (Steidinger i Tangen 1996). Amfijezma se sastoji od dviju celuloznih ploča (valve ili teke), bez poprečne i uzdužne brazde. Na prednjem dijelu stanice, u periflagelarnoj regiji postoje dvije pore s celuloznim

pločama. Kroz jednu od pora prolazi bič, a kroz drugu stanicu se luči organska tvar. Stanica vrste *P. arcuatum* najširа je u prednjem dijelu, dorzalno konveksna, a ventralno konkavna (Slika 4). Uz duži, masivni „trn“, dolazi i manji trn. Površina je stanice pokrivena plitkim porama (Viličić 2002).

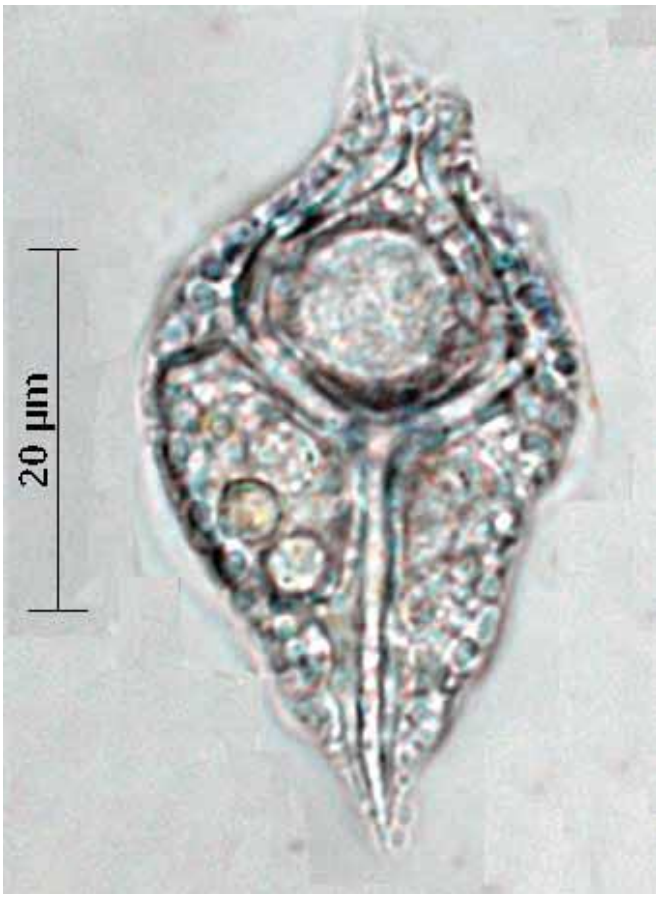


Slika 4. Snimke generalnih karakteristika valve vrste *P.arcuatum:* A) mjerka 40 µm B) mjerka 30 µm (pretražni elektronski mikroskop, engl. *scanning electron microscopy*, SEM) (Preuzeto i prilagođeno iz Skejić i sur. 2017)

Istraživanje Burić i sur. (2009) pokazalo je kako se vrsta *P. arcuatum* uspješno reproducira čak i u uvjetima kada je dostupnost nitrata u vodenom stupcu niska, ako su čimbenici poput temperature i saliniteta optimalni. Sukladno tome, pretpostavlja se da su glavni čimbenici koji kontroliraju dinamiku populacije *P. arcuatum* upravo temperatura i salinitet (Munir i sur. 2013). Ispitivanje ovog mikroflagelata omogućilo je uvid u njegove ekofiziološke karakteristike, pružilo dokaz o izuzetno gustoj populaciji vrste *Prorocentrum arcuatum* te istaknulo potrebu za praćenjem njegove distribucije u Mediteranu (Burić i sur. 2009).

1.2.4. *Hermesinum adriaticum ZACH.*

Vrsta *Hermesinum adriaticum* ZACH. je heterotrofni mikroflagelat (Slika 5) (Hargraves i Miller 1974) koji pripada grupi nesigurnog taksonomskog položaja Ebriales (Deflandre 1952). Prvi put je opisan u sjevernom Jadranu (Zacharias 1906), a u Jadranskom moru zabilježen je samo u jezeru Zmajevo oko kod Rogoznice (Viličić i sur. 1997). Prisutan je i u Crnom moru (Bodeanu 1969) i južnom Mediteranu (Halim 1960), no ne i u sjevernom Mediteranu (Travers i Travers 1968). Njihova je uloga u obalnim ekosustavima i pravilnoj taksonomskoj klasifikaciji nejasna, jer ih tek treba uzgajati u uvjetima *in vitro*, no povremeno povećanje abundancije sugerira da mogu imati utjecaja na biološku raznolikost nanoplanktona i pikoplanktona te na procese mikrobioloških petlji (Hargraves 2002).



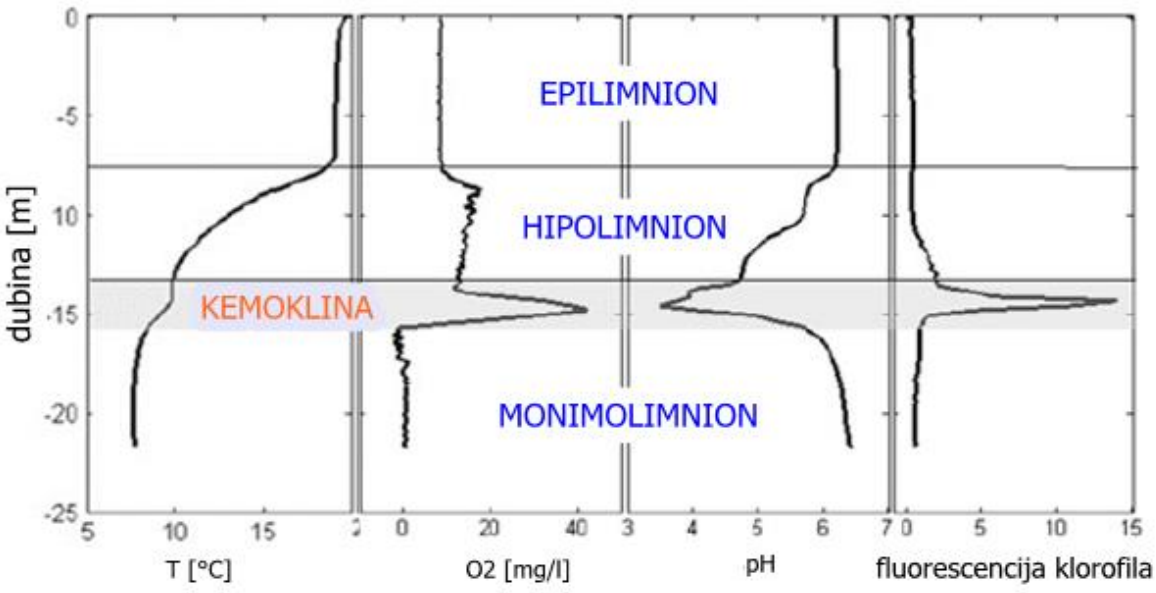
Slika 5. Vrsta *Hermesinum adriaticum*, svjetlosna mikroskopija (Izvor: Burić i sur. 2009)

Iako ebridijski flagelati imaju dugu geološku povijest, danas pronalazimo samo dvije postojeće vrste: *Ebria tripartita* i *Hermesinum adriaticum*. Vrste se hrane pretežno dijatomejama te imaju široku rasprostranjenost u obalnim oceanima; potonja vrsta je miksotrofna i eventualno autotrofna, s brojnim endosimbiotskim cijanobakterijama vrste *Synechococcus* i ograničena je na toplije vode povezane s hipoksičnim ili anoksičnim stanjima (Hargraves 2002). Iako nisu raznolika skupina, ebridijanci mogu igrati veliku ulogu u planktonskoj dinamici obalnih voda, jer mogu dostići koncentracije veće od 10^5 stanica L^{-1} (Conover 1956; Hargraves i Miller 1974).

Okoliš u kojem se nalazi *H. adriaticum* često je trajno ili sezonski okarakteriziran hipoksičnim ili anoksičnim podpovršinskim uvjetima kao rezultat intenzivne stratifikacije. Zanimljivo je da istraživanje koje su proveli Zav'yalova i Mikaelyan (1997) u Crnom moru, u kojem je *H. adriaticum* ranije obilato prisutan (Bodeanu 1969), nije uspjelo otkriti prisutnost vrste. Budući da je Crno more prethodno pretrpjelo značajne promjene u svojoj pelagičnoj strukturi ekosustava (Zaitsev 1992), pojava *H. adriaticum* je možda bila posljedica navedene promjene u biološkoj raznolikosti. Činjenica da se *Hermesinum adriaticum* akumulira (i po mogućnosti raste) na kemoklini iziskuje daljnja istraživanja kako bi se utvrdila vrsta prehrane ove vrste (Viličić 1997).

1.3. Obilježja meromiktičkih jezera

Prema Hutchinsonu (1957), meromiktično jezero je ono u kojemu kemijski različita voda ostaje djelomično ili potpuno pomiješana s glavnom vodenom masom u razdobljima cirkulacije. Findenegg (1935) je duboki pridneni sloj meromiktičkih jezera nazvao monimolimnion, a Hutchinson (1937) je gornji površinski sloj nazvao miksolimnion, dok je granični sloj između miksolimniona i monimolimniona poznat pod nazivom kemoklina (Slika 6) (Hutchinson 1957). Miksolimnion pokazuje obrasce stratifikacije i cirkulacije kao kod holomiktičnih jezera, tj. jezera bez monimolimniona, s uobičajenom vertikalnom podjelom na epilimnion (gornji sloj) i hipolimnion (donji sloj). Na kraju razdoblja toplinske stratifikacije, duboka recirkulacija miješa oba sloja (Boehrer i Schultze 2008).



Slika 6. Vertikalni profili temperature, koncentracije kisika, pH vrijednosti te fluorescencije klorofila s obzirom na dubinu u meromiktičkom jezeru. Gornja horizontalna linija predstavlja granicu između epilimniona i hipolimniona, dok donja horizntalna linija predstavlja granicu između hipolimniona i kemokline (preuzeto i prilagođeno iz Boehrer i Schultze 2008).

U većini slučajeva, gradijent velike gustoće ograničava vertikalnu razmjenu vodenih parcela, a samim time i turbulentni transport otopljenih tvari, kao i topline. Kao posljedica toga, sačuvani su snažni kemijski gradijenti i može se uspostaviti tanka zona u ovom dubinskom području. Znanstvenici koji gledaju na različite značajke kemokline govore o drugačijem opsegu dubine, ovisno gleda li se gradijent električne vodljivosti, kisik, organizmi itd. (Boehrer i Schultze 2008). Voda iz monimolimniona(Slika 7) može se izmjenjivati s vodom i mineralima iz miksolimniona i ući u prostor podzemne vode. Zbog aktivnosti fitoplanktona, površinski sloj jezera je dobro oksigeniran. Visoka produkcija dovodi do povećanog prinosa organskih tvari i nutrijenata u dublje slojeve te uzrokuje hipoksiju / anoksiju i mikrobnu proizvodnju H_2S (Kamyshny i sur. 2011).



Slika 7. Skica vertikalnog profila te stratifikacije meroktičkog jezera. Jezero je podijeljeno na tri sloja: gornji miksolimnion, sloj između oksičnog i anoksičnog sloja-kemoklinu, te anoksični monimolimnion (preuzeto i prilagođeno iz Zadereev i sur. 2017)

Hall i Northcote (2012) referirali su se na globalnu distribuciju meromiktičkih jezera, prilikom čega su izdvojili 177 meromiktičkih jezera u devet geografskih regija na pet kontinenata, od kojih se većina nalaze na području Sjeverne Amerike i Europe. Jenny i sur. (2016) izdvojili su 365 jezera u kojima vlada hipoksija, od kojih su neka meromiktična. Sukladno s Hall i Northcote (2012), većina se jezera također nalazila na navedena dva kontinenta. Vjeruje se da je pravi broj meromiktičnih jezera u svijetu puno veći, s obzirom na istraživanje meromiksije diljem svijeta. Anderson i sur. (1985) nabrojali su oko 100 jezera koja su opisali kao „sezonsko meromiktične“ ili „s povremenim okretanjem“. Neki postupci

održavanja meromiktičnih uvjeta jezera povezani su sa sadržajem soli. Takav mehanizam nalazi se u suhim područjima gdje isparavanje prelazi oborine, s teškom hladnom klimom kao u Sibiru ili dijelovima Kanade. Sukladno tome očekujemo da će se meromitična jezera pojaviti u regijama s morskim jezerima nakon pada nivoa vode (suša, diverzije vode, bilo koji drugi prirodni ili antropogeni čimbenici koji ubrzavaju pad razine vode u morskom jezeru) ili na suhim teritorijima s morskim jezerima nakon površinskog otjecanja slatke vode zbog otapanja leda i obilnih kiša, ako postoji protok slatke vode.

Morska jezera općenito su podložna utjecajima klimatskih promjena, jer volumen jezera, salinitet i njegovi gradijenti ovise o hidrološkom stanju. Neka mala meromiktička jezera nalaze se u krškim područjima gdje su duboke okomite rupe napunjene vodom. Kad se takve rupe nalaze u blizini mora, morska voda je ili zarobljena u rupama ili može infiltrirati sustav kroz zemlju. Karte globalne distribucije karbonatnih stijena, koje se obično preklapaju s krškim područjima, otkrivaju kako su ove stijene globalno rasprostranjene (Ford i Williams 2007), a neka meromiktička jezera nalaze se točno u krškim područjima, kao što je jezero Zmajevo oko.

1.4. Područje istraživanja

1.4.1. Jezero Zmajevo oko

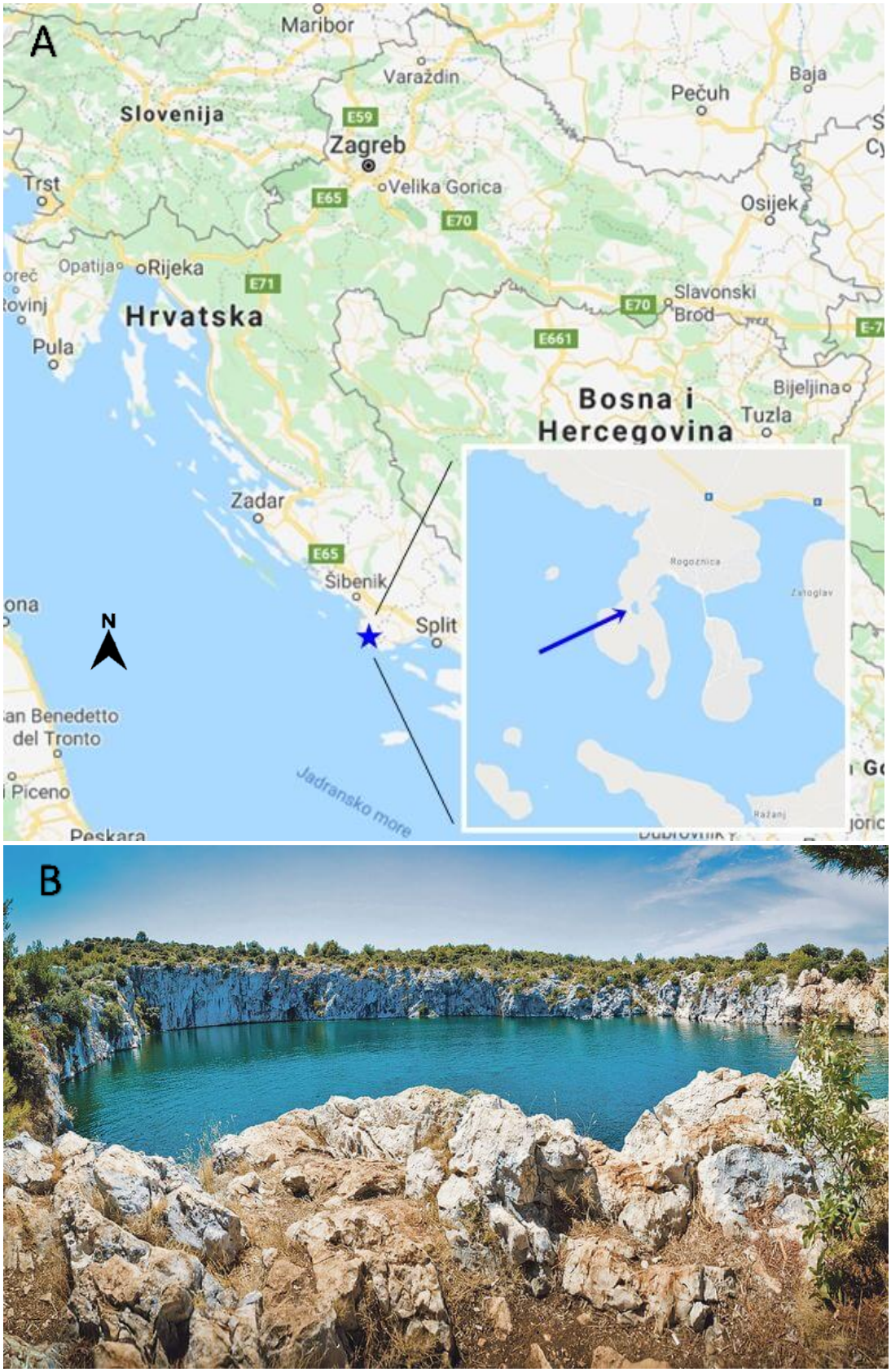
Euksinično i meromiktičko jezero Zmajevo oko (u daljnjem tekstu *Jezero*) smješteno je na poluotoku Gradina u blizini mjesta Rogoznica. Jezero je veličine 10 276 m^2 te maksimalne dubine od 15 m, i jedinstven je hidrogeomorfološki fenomen Mediterana (Slika 8a, 8b). Unatoč tome što nije izravno povezano s otvorenim morem, utjecaj mora osjeti se kroz porozne stijene kamenca, pri čemu zooplankton i ličinke bentoskih organizama kroz pukotine između stijena iz mora dospijevaju do jezera. Pretpostavlja se da je jezero Zmajevo oko nastalo u ranom holocenu poslije glacijalnog porasta razine mora (Buljan 1956.). Jezero je zaklonjeno strmim liticama, čime je spriječen utjecaj vjetra na miješanje vode. Iako procesi miješanja vode iz Jezera i morske vode koja okružuje poluotok Gradina još uvijek nisu dobro poznati, pretpostavlja se da na miješanje vode utječe povećani unos padalina i podzemni unos slatke podzemne vode, koji postupno dovode do prevrtanja. Oborine uzrokuju miješanje vodenog stupca, pri čemu se smanjuje salinitet u dubljim slojevima Jezera (Ciglenečki i sur. 1998).

Sezonska stratifikacija vodenih slojeva te euksinične i meromiktične karakteristike čine ovo malo i krško jezero izuzetno specifično, te ga se nerijetko uspoređuje s Crnim morem, norveškim Framvaren fjordom i francuskim jezerom Pavin. Zbog specifičnosti jezera postoji veliki znanstveni interes za istraživanja Jezera te se ona sustavno provode od 1994. godine, a 2010. godine uredbom o proglašenju ekološke mreže postalo je dio zaštićene prirodne baštine o kojoj skrbi Javna ustanova za upravljanje zaštićenim prirodnim područjima i drugim zaštićenim prirodnim vrijednostima na području Šibensko-kninske županije (Ciglenečki i sur. 2005, 2013, 2017).

Jezero Zmajevo oko karakteristično je po iznimnoj sezonskoj stratifikaciji te ekstremnim i vrlo promjenjivim uvjetima okoliša koji znatno utječu na biologiju Jezera. Zbog aktivnosti fitoplanktona miksolimnion je dobro oksigeniran te zbog povećane mikrobne proizvodnje H_2S dolazi do pojave hipoksije / anoksije. Monimolimnion se nalazi na dubini većoj od 10 m te se kemijski razlikuje zbog višegodišnjeg nedovoljnog miješanja s miksolimnionom. Između oksičnog miksolimniona i anoksičnog monimolimniona nalazi se debeli sloj kemokline, čiji položaj u vodenom stupcu varira sezonski (Boehrer i Schultze 2008; Ciglenečki i sur. 2017). Miješanje vode (holomiksija) u vodenom stupcu događa se tijekom jeseni i zime kao posljedica raslojavanja stratifikacije, a kao rezultat miješanja do površine stiže pridnena voda obogaćena hranjivim solima koje su osnova za razvoj fitoplanktona i produkciju

kisika. Tijekom holomiksije, visoke koncentracije H_2S prelaze iz pridnenog u površinski sloj, oksidiraju do polisulfida i elementarnog sumpora pri čemu se troši velika koncentracija kisika, dajući jezeru mliječno bijelu boju te smanjuju prozirnost vode. Zbog naglog smanjenja koncentracije kisika u Jezeru, posljedično dolazi do ugibanja fitoplanktonskih vrsta i viših organizama (Kršinić i sur. 2000; Ciglenečki i sur. 2017.). Anoksičnu vodu karakteriziraju visoke koncentracije reduciranih sumpornih vrsta (engl. *reduced sulphur species*, RSS), hranjivih sastojaka i otopljenog organskog ugljika kao rezultat izrazite remineralizacije autohtonih organskih tvari proizvedene u površinskim vodama. Rezultati dugoročnih istraživanja Rogozničkog jezera pokazuju kako je pojava anoksičnih uvjeta u vodenom stupcu jezera u rujnu 1997. uvjetovala određene promjene u sastavu fitoplanktona i zooplanktona, kao i biogeokemijskim procesima koji se tamo odvijaju (Ciglenečki i sur. 2005, 2015).

Zbog relativno male veličine, oblika te izoliranosti od otvorenoga mora, jezero Zmajevo oko smatra se prirodnim laboratorijem idealnim za istraživanje populacijske dinamike te monitoring različitih biogeokemijskih procesa (Kršinić 2013). Specifični uvjeti koji prevladavaju u jezeru Zmajevo oko u oksičnom miksolimnionu uzrokuju cvjetanje relativno malog broja fitoplanktonskih vrsta, od kojih neke razvijaju guste populacije (Burić i sur. 2009; Ciglenečki i sur. 2015). U fitoplanktonskoj zajednici Jezera dominiraju dijatomeje (*Chaetoceros curvisetus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Dactyliosolen fragilissimus*) koje su zastupljene s malim brojem vrsta, no čija je abundancija veća nego u okolnom moru (Kršinić i sur. 2013; Malešević i sur. 2015). Nakon dijatomeja najzastupljeniji su dinoflagelati (*Prorocentrum arcuatum*) i heterotrofni mikroflagelat *Hermesinum adriaticum* čiji taksonomski položaj još nije razriješen, a zabilježen je samo u Jadranu i Meksičkom zaljevu (Burić i sur. 2009). Kalanoidni kopepod *Acartia italica* jedina je metazojska planktonska vrsta s visokom abundancijom u jezeru Zmajevo oko, na čiji razvoj utječu biološke i kemijske komponentne Jezera. Izrazito je važan za kontrolu populacije putem predatora (engl. „*top-down"* kontrola) i funkcioniranje ekosustava Jezera (Kršinić 2013).



Slika 8. Položaj (a) i izgled jezera (b) Zmajevo oko (karta: Google maps, fotografiju snimio: Milan Šabić / CROPIX)

2. Cilj istraživanja

Cilj ovog istraživanja je ispitati dinamiku pojavljivanja rijetkih vrsta u euksiničnom jezeru Zmajevo oko, s naglaskom na vrste *Akashiwo sanguinea*, *Hermesinum adriaticum* te *Prorocentrum arcuatum*.

Rijetke vrste stenovalentnih mikroflagelata s manjom abundancijom dominiraju ekosustavom, a njihov sastav i raspodjela usko su povezani s okolišnim uvjetima u Jezeru. S obzirom na nedostatak podataka o rijetkim vrstama, kontinuirani monitoring rijetkih vrsta važan je korak prema razumijevanju potencijalne uloge rijetkih vrsta u funkcioniranju ekosustava. Adekvatno razumijevanje procesa koji stoje u osnovi ekologije jezera Zmajevo oko iziskuje kontinuirani monitoring i determinaciju rijetkih vrsta, zbog čega je provedba intenzivnijih istraživanja navedenih vrsta iznimno važna.

3. Materijali i metode

3.1. Uzorkovanje

Uzorci vode su prethodno prikupljeni Niskinovim crpcima volumena od 5 L u razdoblju od 1998. do 2019. godine, na dubinama od 0 m, 2 m, 5 m, 7 m, 8 m, 9 m, 10 m, 11 m, 12 m i 13 m, te su pohranjeni u neutraliziranom formaldehidu konačne koncentracije od 2 %. Prikupljeno je ukupno 65 poduzoraka volumena 50 mL od datuma: 13.9.2013., 9.6.2014., 19.8.2014., 18.9.2014., 29.5.2019., 1.7.2019., 27.8.2019., 23.10.2019., koji su pohranjeni na temperaturi od 4 °C na Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu.

Za potrebe ovog rada komoricu za sedimentaciju volumena 50 mL punila sam uzorcima izravno iz bočice za uzorke (Slika 9a). Homogeniziranje uzoraka napravila sam vertikalnom inverzijom bočice određeni broj puta (30×). Poduzorke fitoplanktona sedimentirala sam u trajanju od 24 sata prema Utermöhlu (1958) (Slika 9b), a kvantitativnu analizu odredila sam metodom prema Utermöhlu (1958) na invertnom mikroskopu Zeiss Axiovert 200 (Slika 9c). Stanice sam brojala pod povećanjem od 400× (1 transekt za mikrofitoplankton te pola transekta za brojanje nanofitoplanktona) i 200× (transekti duž ostatka osnovne ploče komore za brojanje) u komoricama od 10 mL (Slika 9d). Fitoplankton abundancije veće od dvije stanice u vidnom polju brojala sam metodom nasumično odabranih vidnih polja pod povećanjem od 400× i 200×.

Očekivana pogreška metode brojenja prema Lund i sur. (1958) je ± 10 %. Determinaciju vrsta napravila sam uz pomoć priručnika za determinaciju fitoplanktona (Chrétiennot-Dinet i sur. 1999; Heimdal 1993; Suornia i sur. 1991; Throndsen 1993; Jordan i Green 1994, Hasle i Syvertsen 1996; Steindinger i Tangen 1996; Viličić 2002)., a nazivi vrsta usklađeni su prema web bazi podataka AlgaeBase. U daljnjoj analizi korišteni su samo podaci iz miskolimniona (do 8 m dubine). Osim analiziranih podataka, u ovaj rad uključeni su i povijesni podaci od 1998. do 2013. godine, kako bi se pojavljivanje rijetkih vrsta diskutiralo u širem vremenskom razdoblju. U razdoblju od listopada 2014. do travnja 2019. nema dostupnih podataka. Kao kriterij određivanja dominacije vrsta odabrana je frekvencija pojavljivanja veća od 25 te abundancija vrste veća od 1.15×10^5 stanica L^{-1}.



Slika 9. A) priprema uzoraka za sedimentaciju, B) sedimentacija uzoraka, C) mikroskopiranje uzoraka; D) komorice za mikroskopiranje uzoraka od 10 mL (Fotografije: Ana Žiroš)

3.2. Obrada podataka

Za vizualizaciju i grafički prikaz podataka koristila sam računalne programe Microsoft Excel (Microsoft Corporation, 2013), Golden Grapher 13 te Golden Grapher 14, a za multivarijantnu statistiku program Primer 6 (Clarke i Gorley, 2006). Logaritamska transformacija [log10 (x + 1)] korištena je na podacima prije statističkih analiza kako bi se dobila normalna raspodjela. Za analizu sličnosti, tj. razlika između uzoraka istraživanja, na osnovu abundancije pojedinačnog uzorka, koristila sam nemetričko višedimenzionalno grupiranje (engl. *non-metric multidimensional scaling*, nMDS) i klaster analizu. nMDS metoda i klaster analiza korištene su s transformiranom Bray-Curtis matricom i primijenjenom transformacijom drugi korijen (√). Pri navedenoj transformaciji prilikom nMDS analize utvrđen je najmanji „*stress*“, tj. vjerojatnost pravilne ordinacije i interpretacije podataka.

Kvantitativni elementi strukture opisani su indeksima raznolikosti vrsta: indeks za bogatstvo vrsta (S), brojnost vrsta (N), Margalefov indeks bogatstva vrsta (d), Pielou's indeks (J'), Shannon-Wienorov indeks(H+) i Simpsonov indeks raznolikosti (1-Lambda).

Statistički proračuni rađeni su na temelju vrijednosti volumena svake vrste L^{-1} , po ukupnoj abundanciji sastavljenoj od svih prebrojanih organizama L^{-1} .

4. Rezultati

4.1. Sastav fitoplanktona

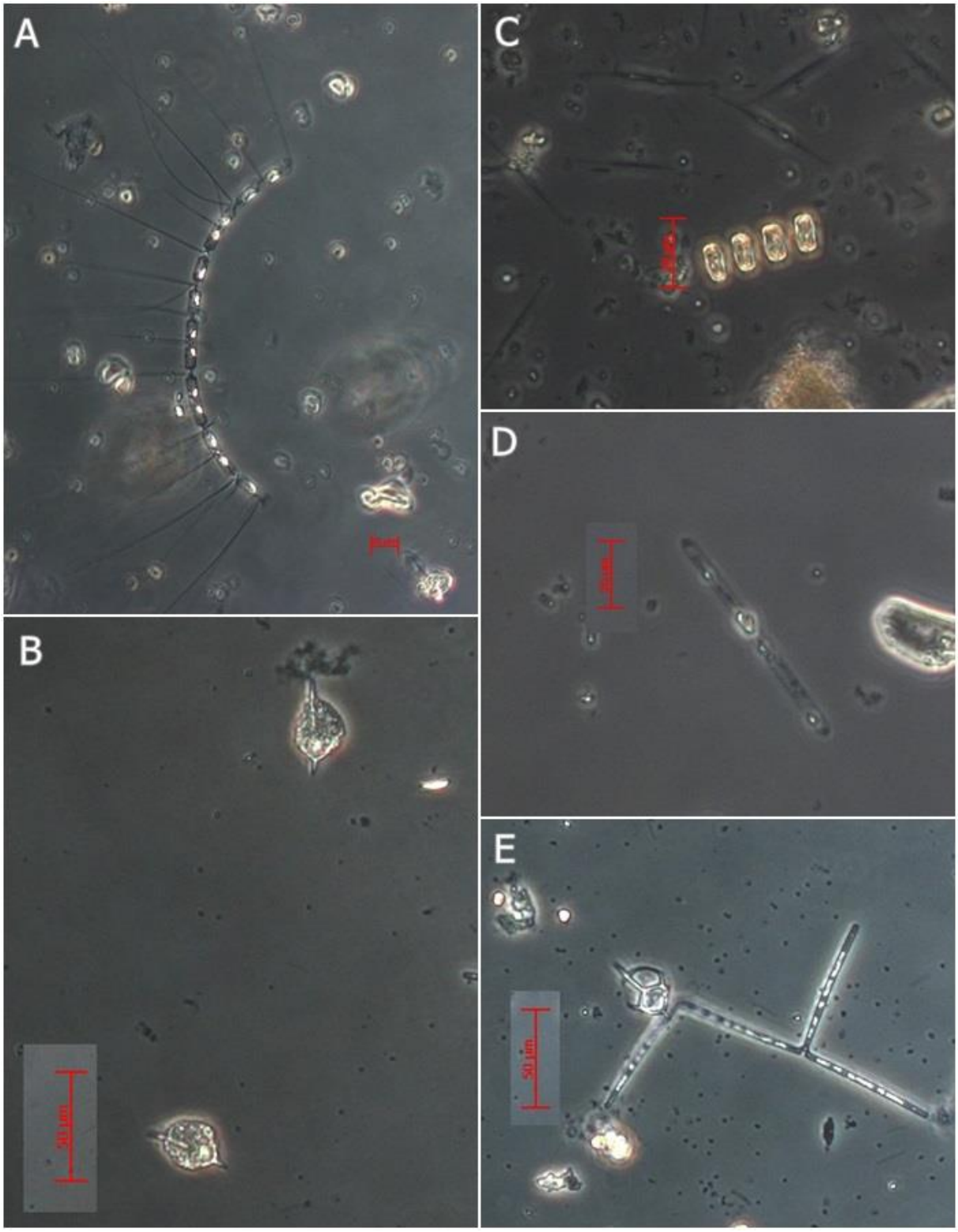
Fitoplankton jezera Zmajevo oko karakterističan je po niskom diverzitetu vrsta i velikoj abundanciji pojedinih vrsta (max od 8.68×10^6 stanica L^{-1}) koje se periodično pojavljuju te dominiraju ekosustavom. Tijekom istraživanja determinirano je ukupno 47 svojti mikrofitoplanktona: 33 svojti dijatomeja, 14 svojti dinoflagelata, 1 svojta silikoflagelata te jadna svojta reda Ebriales (Tablica 1).

Dominantne vrste (Slika 10) bile su *Chaetoceros curvisetus* s abundancijom od 1.08×10^6 stanica L^{-1} i frekvencijom pojavljivanja od 47.9 % , *Dactyliosolen fragilissimus* s abundancijom od 2.58×10^6 stanica L^{-1} i frekvencijom pojavljivanja od 27.4 % , *Thalassionema nitzchioides* s abundancijom od 1.67×10^6 stanica L^{-1} i frekvencijom pojavljivanja od 27.7 % , *Cyclotella choctawhatcheeana* s abundancijom od 7.29×10^6 stanica L^{-1} i frekvencijom pojavljivanja od 29.4 % te *Hermesinum adriaticum* s abundancijom od 1.15×10^5 stanica L^{-1} te frekvencijom pojavljivanja od 31.3% (Tablica 1).

Tablica 1. Popis fitoplanktonskih vrsta u periodu od 1998. do 2019. godine u jezeru Zmajevo oko na dubinama manjim od 8 m. MAX označava maksimalnu abundanciju stanica L^{-1}, a Fr učestalost pojavljivanja vrste. Ukupan broj uzoraka: 361 (nastavak tablice na 24. stranici).

Vrsta	Max	Fr %
Cerataulina bergonii Ostenfeld *(=Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey)	138000	1.7
Chaetoceros compressus Lauder	1122000	3.6
Chaetoceros curvisetus Cleve	1075100	47.9
Chaetoceros danicus Cleve	112530	5.8
Chaetoceros decipiens Cleve	28120	2.2
Chaetoceros lauderi Ralfs	1600	0.6
Chaetoceros Affinis Lauder	122900	5.5
Chaetoceros rostratus Cleve	800	0.3
Chaetoceros perpusillus Cleve	560	0.3
Chaetoceros spp.	1165510	14.1
Dactyliosolen fragilissimus (Bergon) Hasle (=*Rh. fragilissima*)	2582200	27.4
Guinardia striata (Stolter.) Hasle (= *Rh. stolterfothii*)	109730	5
Guinardia flaccida (Castracane)	272800	0.3
Leptocylindrus danicus Cleve	313500	5.5

Leptocylindrus minimus Gran	6060	1.7
Licmophora sp.	1140	1.4
Hemiaulus sinensis Greville	380	0.8
Hemiaulus hanckii Grunow ex Van Heurck	1520	0.8
Eunotia sp.	269940	3
Tessella interrupta Ehrenberg (=*Microtabella interrupta*)	800	1.7
Nitzschia longissima (Brébisson) Ralfs	63100	8
Cylindrotheca closterium (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin	8689100	4.7
neidentificirane penatne dijatomeje	809100	31.3
Pleurosygma sp.	400	3.3
Entomoneis sp.	3030	1.1
Proboscia alata (Brightwell) Sundström	181100	0.6
Pseudonitzschia spp.	2974100	8
Rhisosolenia spp.	4000	1.4
Fragilaria unipunctata Lyngbye (=*Striatella unipunctata* (Lyngb.) Agardh)	22800	2.8
Thalassionema nitzschioides (Grunow) Mereschkowsky	1667900	27.7
Lioloma sp.	40	0.3
Thalassiosira P.T. Cleve emend. Hasle	100470	6.1
Cyclotella choctawhatcheeana Prasad	7286300	29.4
Tripos furca (Ehrenberg) F.Gómez (=*Ceratium furca* (Efrenb.) Clap. et Lachm.)	65840	21.3
Diplopsalis "complex"	2000	3
Gonyaulax sp. Diesing (=*Goniaulax* sp)	1600	0.6
Triadinium polyedricum (Pouchet) Dodge	160	0.3
Protodinium simplex Lohmann (=Gymnodinium "simplex" (Lohm.) Kof. et Sw.)	840500	4.4
Gymnodinium sp.	8800	3.9
Akashiwo sanguinea (K.Hirasaka) Gert Hansen i Moestrup	120	1.7
Gyrodinium spp.	88400	1.9
Prorocentrum arcuatum Issel	32900	26
Prorocentrum cordatum (Ostenfeld) J.D.Dodge (=*Prorocentrum minimum* (Pavillard) J.Schiller)	25540	3.3
Scrippsiella sp.	1420	1.1
Protoperidinium spp.	3800	5.3
Octactis octonaria (Ehrenberg) Hovasse	40	0.3
Oxytoxum sphaeroideum Stein	12770	1.9
Hermesinum adriaticum Zacharias	115200	31.3
Dictyocha fibula Ehrenberg	8330	1.1



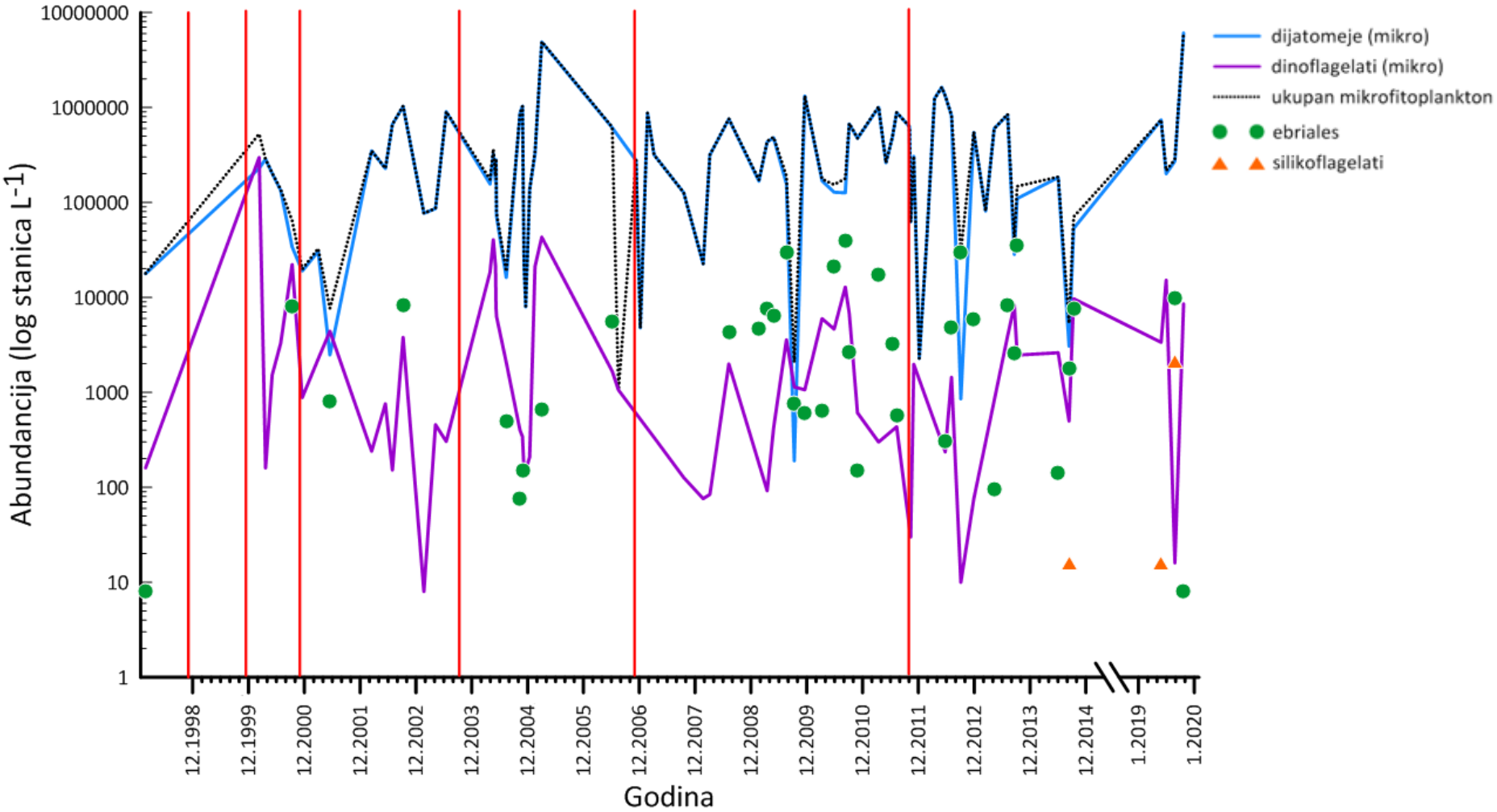
Slika 10. Dominantne vrste mikrofitoplanktona: A) *Chaetoceros curvisetus* (dužina mjerke: 20 µm), B) *Hermesinum adriaticum* (dužina mjerke: 50 µm), C) *Cyclotella choctawhatcheeana* (dužina mjerke: 20 µm), D) *Dactyliosolen fragilissimus* (dužina mjerke: 20 µm), E) *Thalassionema nitzschioides* (dužina mjerke: 50 µm).

4.2. Vremenske raspodjele fitoplanktona

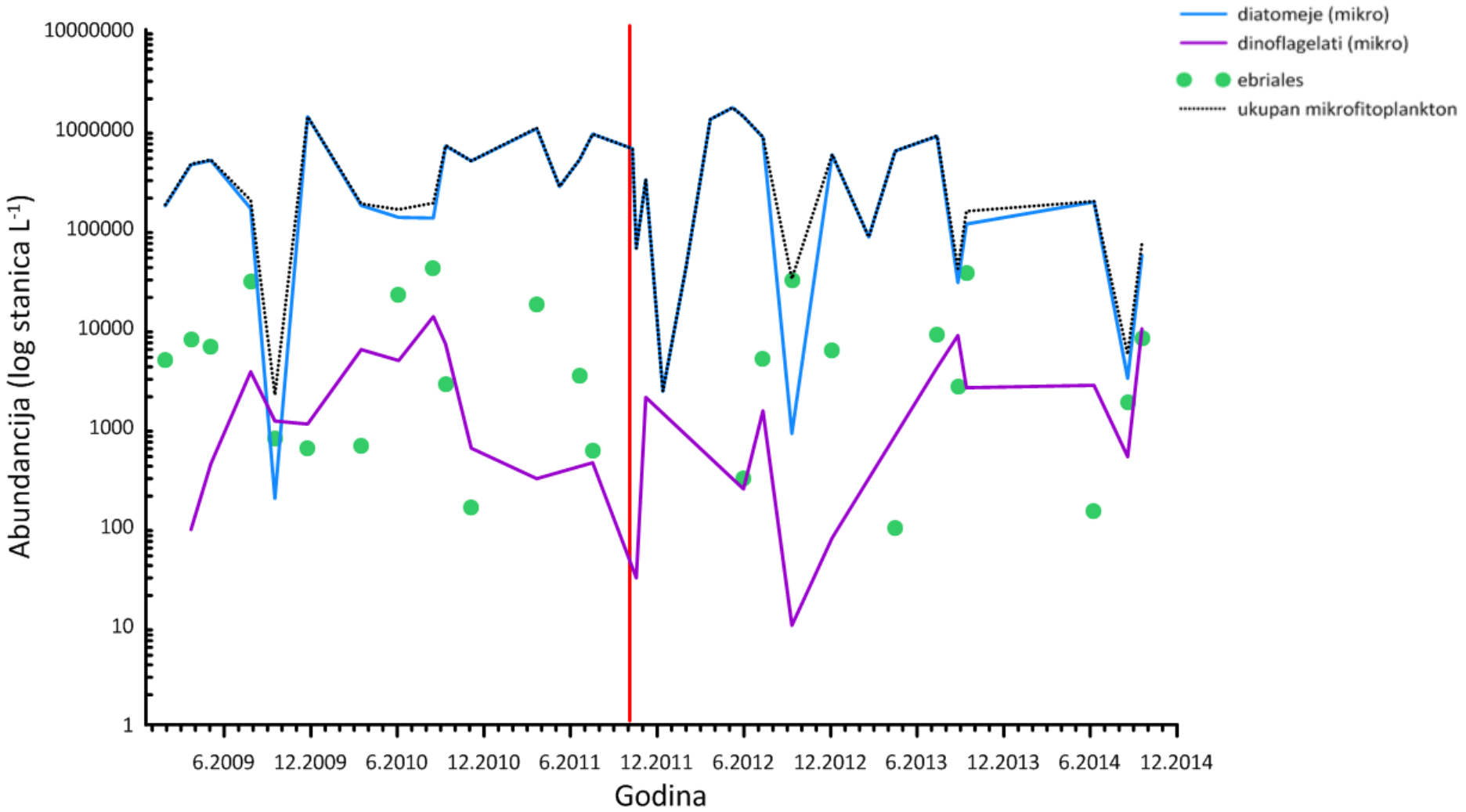
4.2.1. Vremenska raspodjela dijatomeja i dinoflagelata

Abundancija mikrofitoplanktona u jezeru Zmajevo oko oscilirala je tijekom istraživanog perioda. Sustav je izrazito varijabilan, te su najveće zabilježene vrijednosti mikrofitoplanktona iznosile više od 8×10^6 stanica L^{-1} u listopadu 2019. (Slika 11), dok su najmanje vrijednosti bile ispod 100 stanica L^{-1} zabilježene u siječnju i rujnu 2012 (Slika 12).

Mikrofitoplanktonskom frakcijom dominirale su dijatomeje cijelom vremenskom skalom tokom istraživanog perioda (Slika 11), dok su dinoflagelati najveći porast abundancije imali 1999. godine. Najveća abundancija dijatomeja zabilježena je u jesen (studeni 2004., listopad 2019.). Maksimalna abundancija dinoflagelata zabilježena je u veljači 2000. i ožujku 2005., dok je najveći pad abundancije dinoflagelata zabilježen u svibnju 2005., srpnju i listopadu 2011., rujnu 2012. te srpnju i kolovozu 2019 (Slika 11). Dijatomeje i dinoflagelati imali su više-manje konstantni trend pojavljivanja, skupine ebriales i silikoflagelati pokazivale su neujednačenost u pojavljivanju te abundanciji u praćenom vremenu istraživanja. Period veće abundancije mikrofitoplanktona, od 2009. do 2014. godine, radi lakše vizualizacije prikazan je na slici 12.



Slika 11. Vremenska raspodjela ukupnog mikrofitoplanktona u jezeru Zmajevo oko u periodu od 1998. do 2019. godine. Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur. 2013).

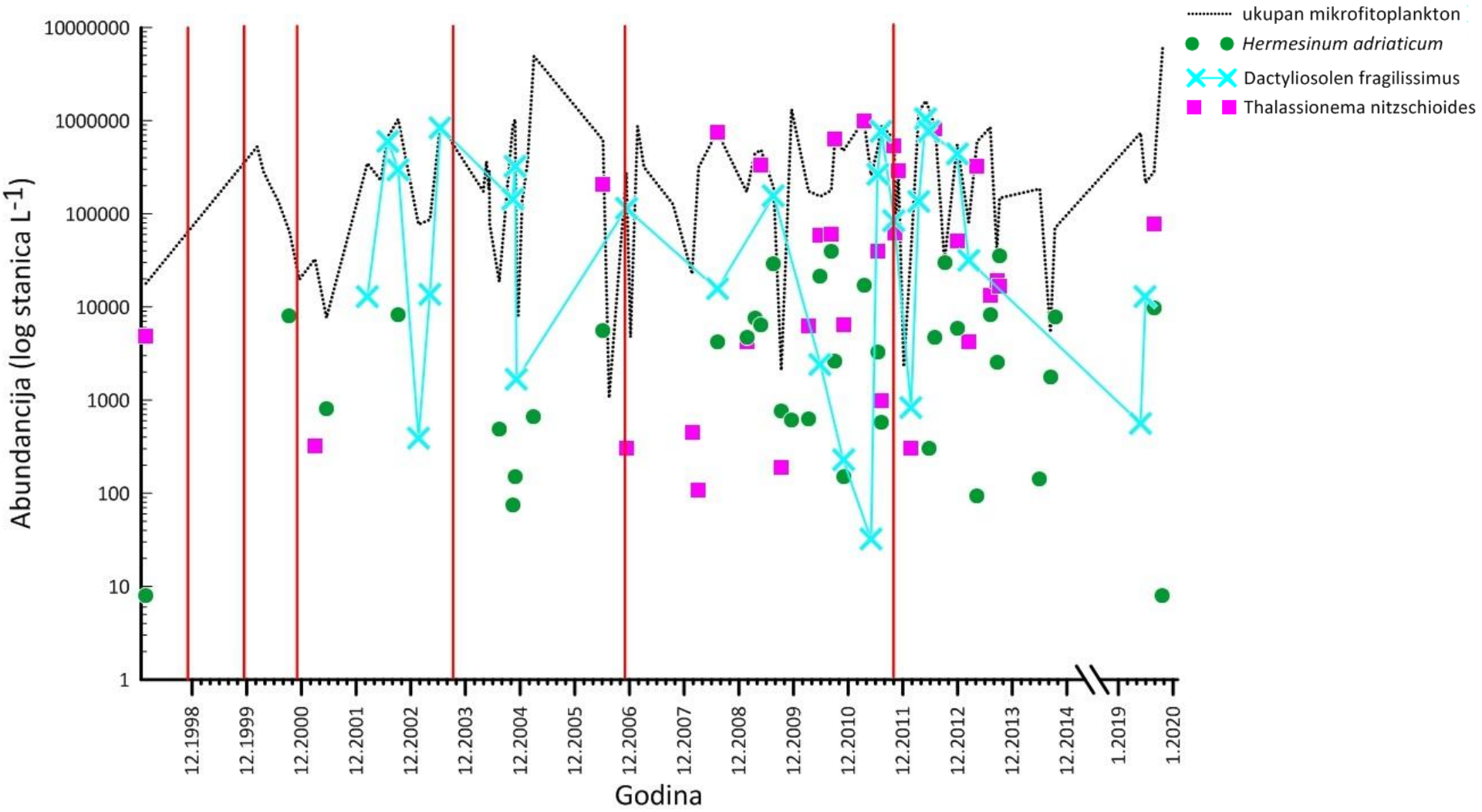


Slika 12. Vremenska raspodjela ukupnog mikrofitoplanktona u jezeru Zmajevo oko u periodu od 2009. do 2014. godine. Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur.2013).

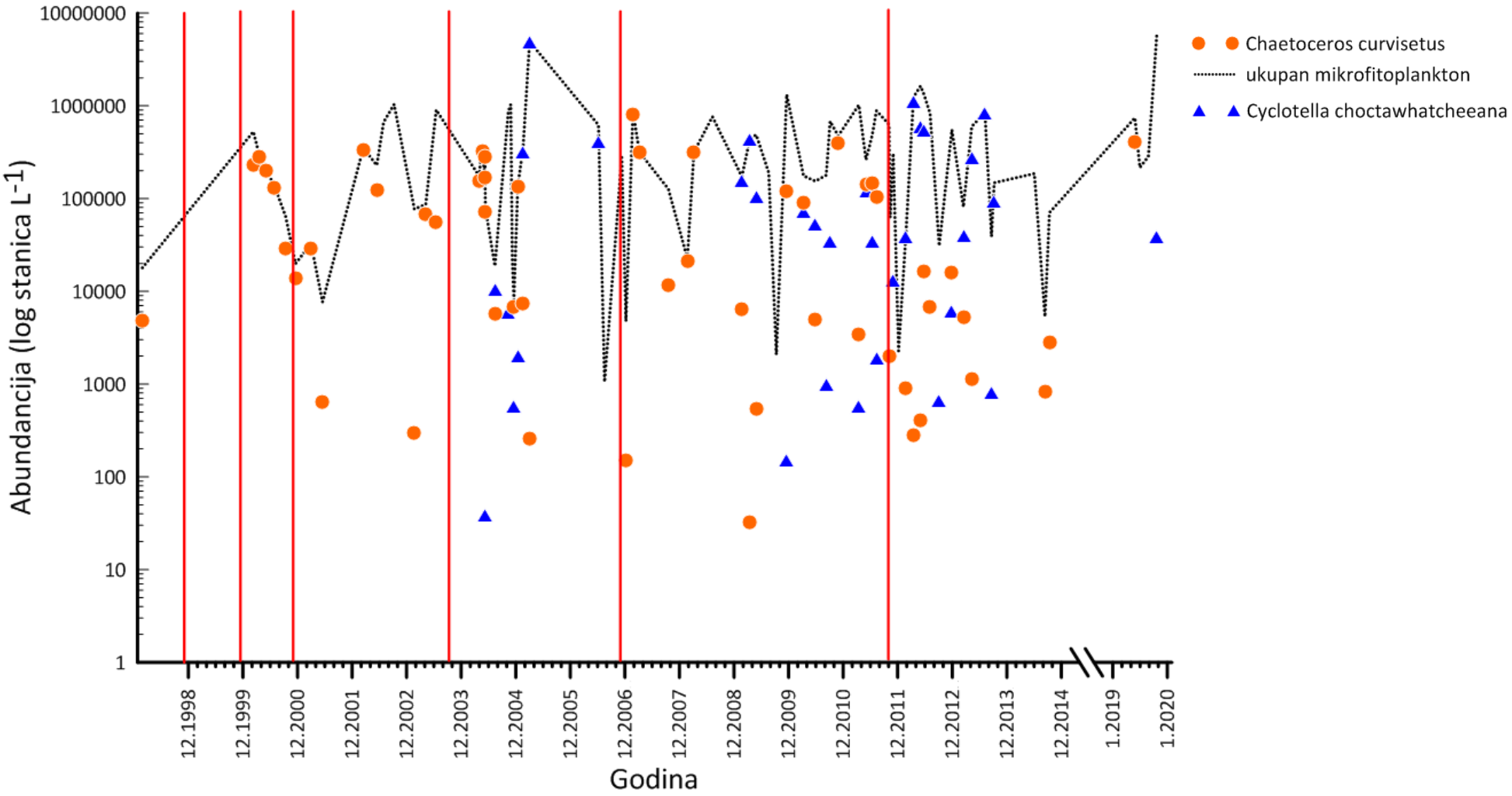
4.2.2. Vremenska raspodjela dominantnih vrsta

Vremenskom skalom isticalo se pet dominantnih vrsta. Heterotrofni mikroflagelat *Hermesinum adriaticum* isticao se abundancijom od 1.15 × 10^5 stanica L^{-1} i frekvencijom pojavljivanja od 31.3 % (Tablica 1). Najveći porast abundancije zabilježen je u kolovozu 2010., srpnju 2009. i rujnu 2012, dok je najveći pad abundancije zabilježen u prosincu 1998., siječnju 2003., ožujku 2005., siječnju 2007. te listopadu 2019 (Slika 13).

Vrsta *Ch. curvisetus* najveći rast bilježi u lipnju 2003., svibnju 2004. i siječnju 2007., dok je pad zabilježen u studenom 2004., prosincu 2006., ožujku 2009. te svibnju 2012. Vrsta *D. fragilissimus* najveći rast bilježila je u svibnju 2012. i prosincu 2012., dok je najveći pad zabilježen u svibnju 2001., siječnju 2003. i svibnju 2019 (Slika 14). Vrsta *Th. nitzschioides* najveći je rast bilježila u svibnju 2009., rujnu 2009., ožujku 2011., dok je najveći pad abundancije zabilježen u ožujku 2008., rujnu 2009., srpnju 2011. te srpnju 2013 (Slika 13). Vrsta *C. choctawhatcheeana* najveći je rast bilježila u ožujku 2005., lipnju 2006., ožujku 2012., dok je najveći pad abundancije zabilježen u svibnju 2004., kolovozu 2010. te kolovozu 2013. (Slika 14).

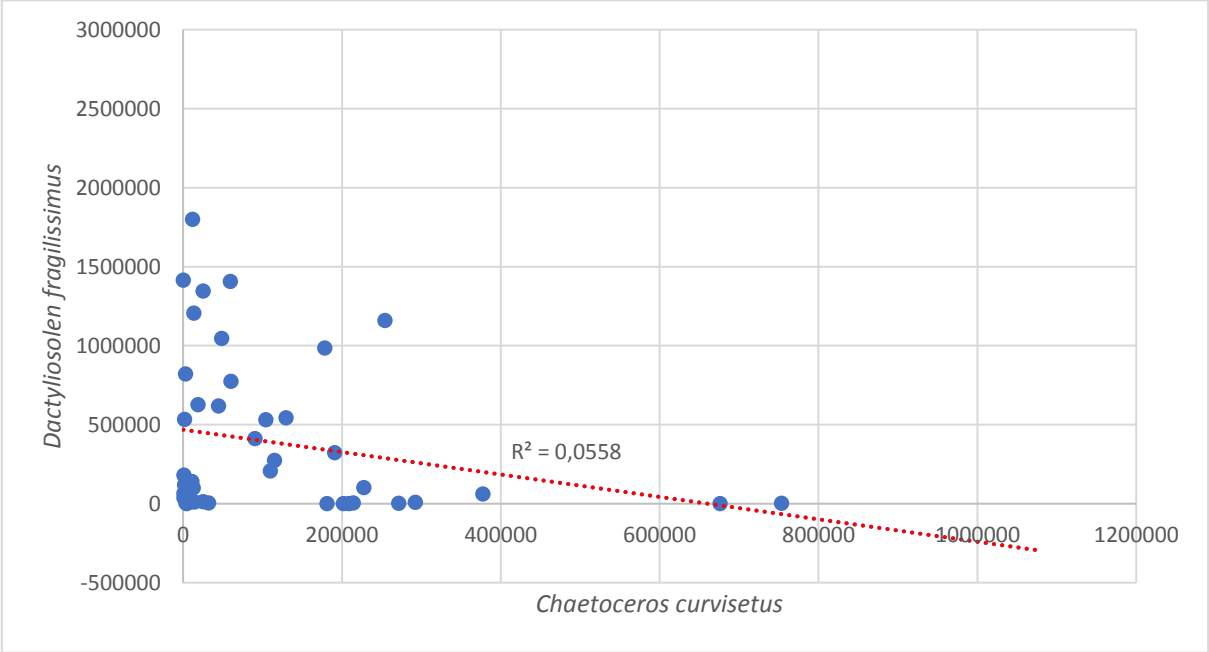


Slika 13. Vremenska raspodjela dominantnih vrsta u jezeru Zmajevo oko u periodu od 1998. do 2019. godine; *Hermesinum adriaticum*, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Thalassionema nitzschioides.* Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur. 2013).



Slika 14. Vremenska raspodjela dominantnih vrsta u jezeru Zmajevo oko u periodu od 1998. do 2019. godine; *Chaetoceros curvisetus*, *Cyclotella choctawhatchaeeana*. Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur. 2013).

Pearsonovim testom korelacija utvrđena je pozitivna korelacija samo između abundancije vrsta *Ch. curvisetus* i *D. fragilissimus* (R=0.23) (Slika 15). Između ostalih dominantnih vrsta (*Hermesinum adriaticum, Cyclotella choctawhatchaeeana* i *Thalassionema nitzschioides)* nisu utvrđene korelacije.



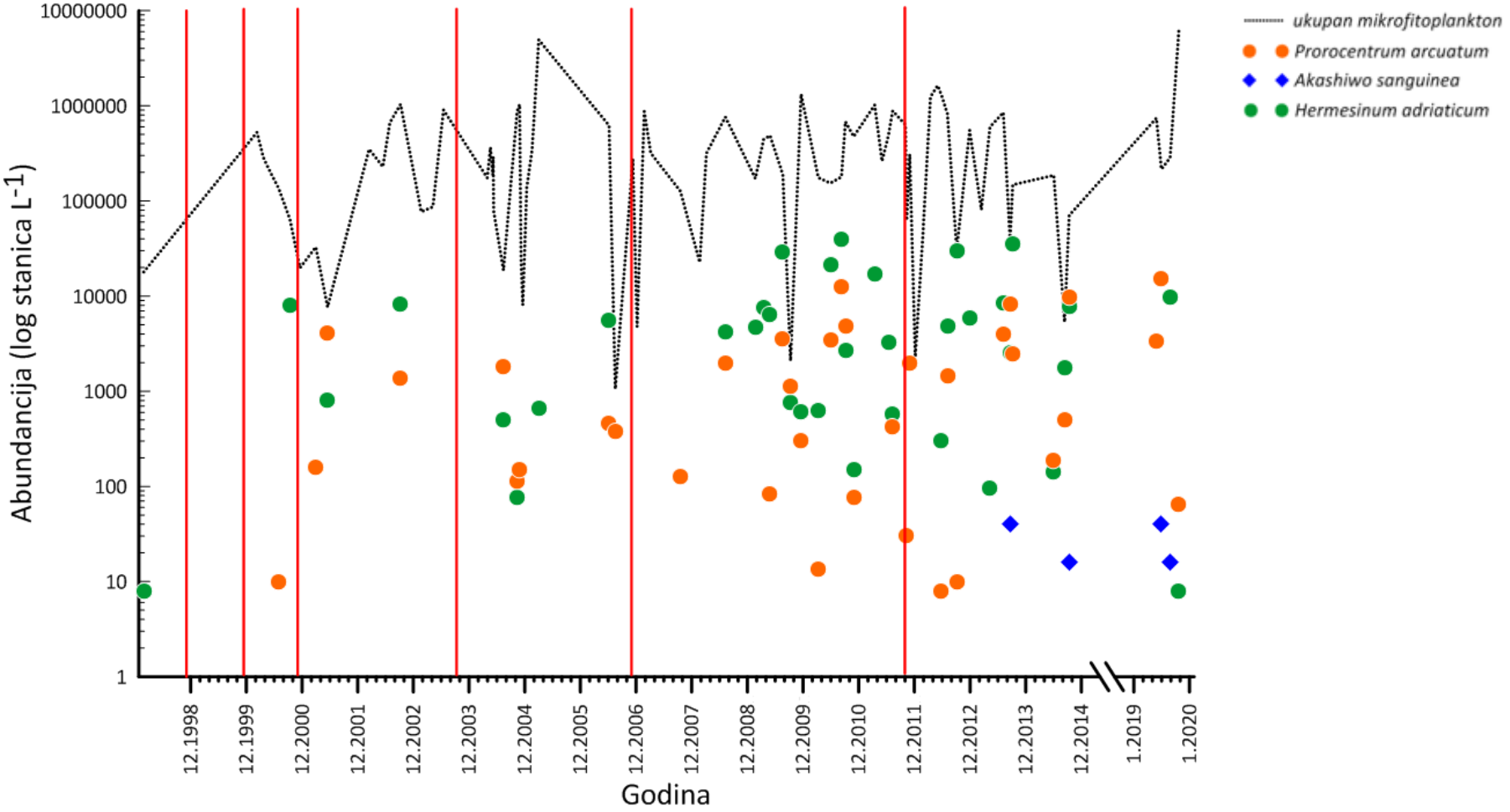
Slika 15. Pearsonov test korelacije abundancije stanica za vrste *Chetoceros curvisetus* i *Dactyliosolen fragilissimus* (R=0.23). Pri izračunu su korišteni podaci abundancije stanica vrsta *Chaetoceros curvisetus* i *Dactyliosolen fragilissimus* u periodu od 1998. do 2019. godine.

4.3. Dinamika pojavljivanja rijetkih vrsta *Hermesinum adriaticum*, *Prorocentrum arcuatum* i *Akashiwo sanguinea*

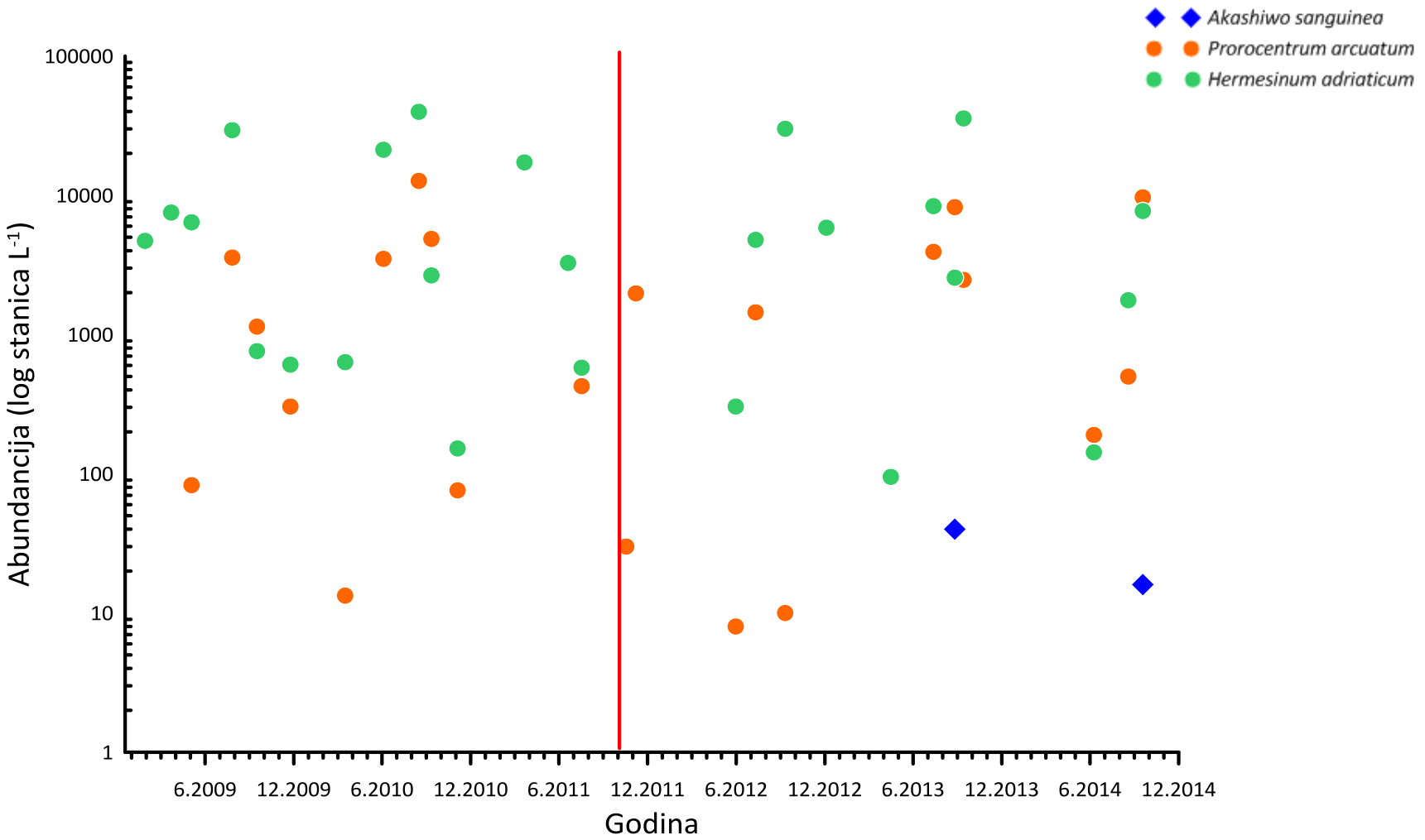
Najvećom abundancijom od navedenih rijetkih vrsta dominirao je miksotrofni mikroflagelat *Hermesinum adriaticum*, s maksimalnih 1.15×10^5 stanica po litri u rujnu 2012. godine. Visoka abundancija zabilježena je i u srpnju 2009. godine (Slika 17) te kolovozu 2010. godine, dok je najmanja abundancija od 40 stanica L^{-1} zabilježena u prosincu 1998. godine te listopadu 2019. godine (Slika 16). Vrsta se pojavljivala s učestalošću od 31.3% (Tablica 1) .

Najveća abundancija vrste *Prorocentrum arcuatum* zabilježena je u kolovozu 2004. godine, dok su velike koncentracije izmjerene i u kolovozu 2010. godine i 2013. godine. Abundancija od samo 40 jedinki L^{-1} zabilježena je u ožujku i svibnju 2009., srpnju i listopadu 2011. te ožujku i svibnju 2012 (Slika 16, 17). Tijekom istraživanog perioda, *P.arcuatum* pojavljivao se s učestalošću od 26% (Tablica 1).

Vrsta *Akashiwo sanguinea* imala je najmanju zabilježenu abundanciju od sve tri rijetke vrste te najmanju učestalost pojavljivanja od 1.7% (Tablica 1). Najveća abundancija vrste *Akashiwo sanguinea* zabilježena je tijekom kolovoza 2013. godine i rujnu 2014. godine, dok je najmanja abundancija od također 40 stanica L^{-1} zabilježena tijekom kolovoza 2013. te srpnja i kolovoza 2019. godine (Slika 16, 17). Radi lakše vizualizacije i očitanja abundancije stanica navedenih vrsta, koncentriraniji prikaz podataka u petogodišnjem periodu, od 2009. do 2014. godine, prikazan je na slici 17.

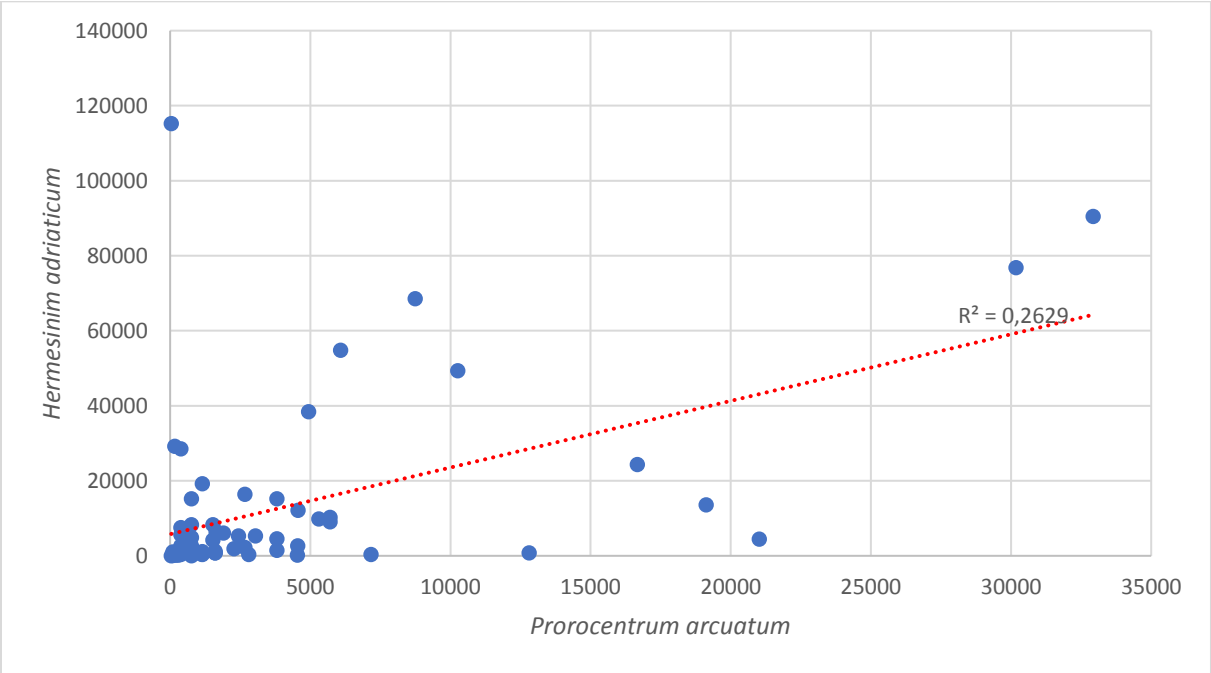


Slika 16. Vremenska raspodjela izabranih rijetkih vrsta te ukupnog mikrofitoplanktona u jezeru Zmajevo oko u periodu od 1998. do 2019. godine. Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur.2013).



Slika 17. Vremenska raspodjela izabranih rijetkih vrsta mikrofitoplanktona te ukupnog mikrofitoplanktona u jezeru Zmajevo oko, od 2009. do 2014. godine. Crvena linija označava događaj miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur.2013).

Pearsonovim testom korelacije utvrđena je pozitivna korelacija između abundancije stanica vrsta *Prorocentrum arcuatum* i *Hermesinum adriaticum* (R=0.51) (Slika 18). Vrsta *Akashiwo sanguinea* nije korelirala niti s dinoflagelatom *Prorocentrum arcuatum* niti s heterotrofnim mikroflagelatom *Hermesinum adriaticum.*



Slika 18. Pearsonov test korelacije abundancija stanice vrste *Prorocentrum arcuatum* i *Hermesinum adriaticum* (R=0.51271). Pri izračunu su korišteni podaci o abundanciji stanica vrsta *Prorocentrum arcuatum* i *Hermesinum adriaticum* u periodu od 1998. do 2019. godine.

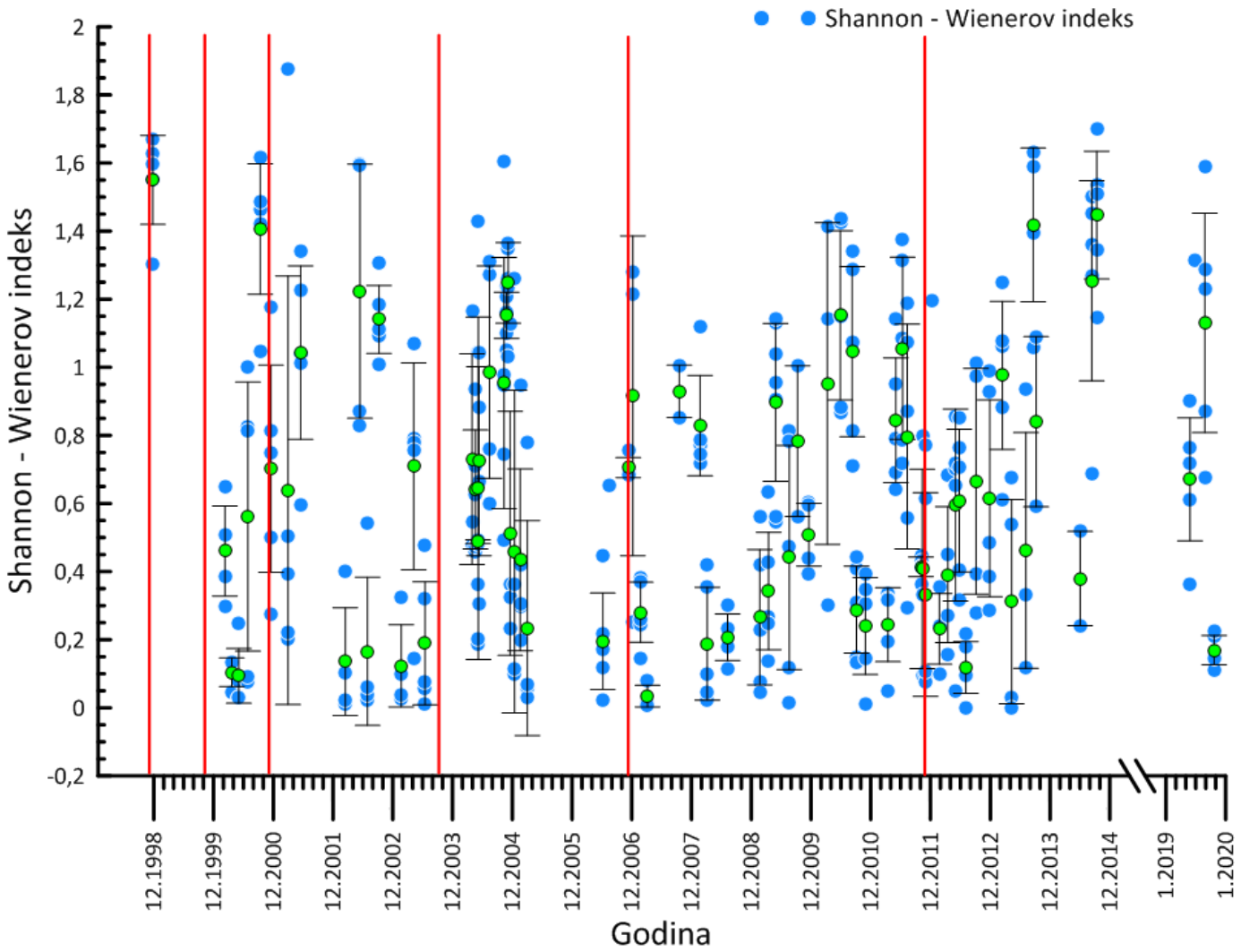
4.4. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona

Velika razlika između prosječnih vrijednosti pojedinih uzoraka primijećena je po svim provedenim indeksima bioraznolikosti (Tablica 2). Najveći ukupni broj vrsta iznosio je 13 vrsta u listopadu 2019. godine, dok je najmanji indeks diverziteta kroz cijelu 2000. godinu iznosio samo 2 vrste po uzorku. Maksimalna abundancija jedinki po uzorku iznosila je 12.31×10^6 L^{-1} (08.05.2012.), dok je minimalna abundancija iznosila 1520 jedinki L^{-1} (16.09.2009.) (Slika 11). Prosječna abundancija jedinki po uzorkovanju iznosila je 6.1×10^5 stanica L^{-1}. Najveće bogatstva vrsta zabilježeno je u ožujku 2001. godine, dok je najniže bogatstvo vrsta zabilježeno u ožujku 2005. godine.

Tablica 2. Minimalna (MIN), maksimalna (MAX), srednja vrijednost(AVG) te standardna devijacija (STDEV) indeksa diverziteta mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko, u periodu od 1998. do 2019. godine. S označava ukupni broj vrsta, N broj jedinki, d bogatstvo vrsta, J' Pielou's indeks podjednakosti, H' (log e) Shannon - Wienerov indeks, 1 – Lambda Simpsonov indeks. Pri izračunu su korišteni prosječne vrijednosti po danima uzorkovanja u periodu od 1998. do 2019. godine.

	S	N	d	J'	H'(loge)	1-Lambda'
MIN	2	2090	0.1	0.04	0.03	0.01
MAX	11	6120118	0.67	0.94	1.55	0.74
AVG	5	568864	0.32	0.45	0.65	0.35
STDEV	2.03	967547.76	0.16	0.23	0.39	0.21

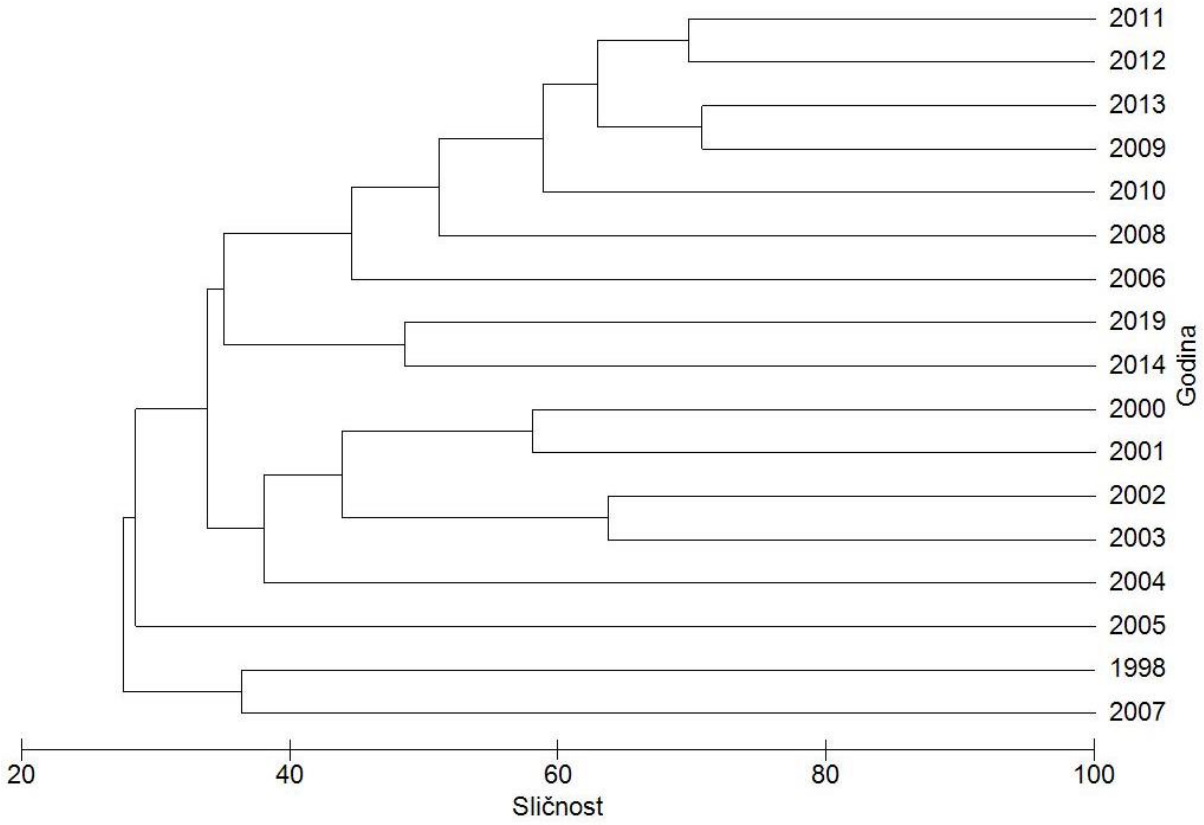
Shannon-Wienerovim indeksom bioraznolikosti prikazana je abundancija i raznolikost svojti po godinama istraživanja na vremenskoj skali od preko 20 godina. Najmanje vrijednosti diverziteta zabilježene su u prosincu 1998. godine i rujnu 2014. godine, dok je najveća raznolikost prisutna u svibnju 2000. i ožujku 2007. godine (Slika 19).



Slika 19. Shannon – Wienerov indeks raznolikosti mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko u periodu od 1998. do 2019. godine. Zeleni whisker boxovi predstavljaju populacijsku standardnu devijaciju. Crvene linije označavaju događaje miješanja cijelog vodenog stupca (preuzeto i prilagođeno iz Ciglenečki i sur. 2013).

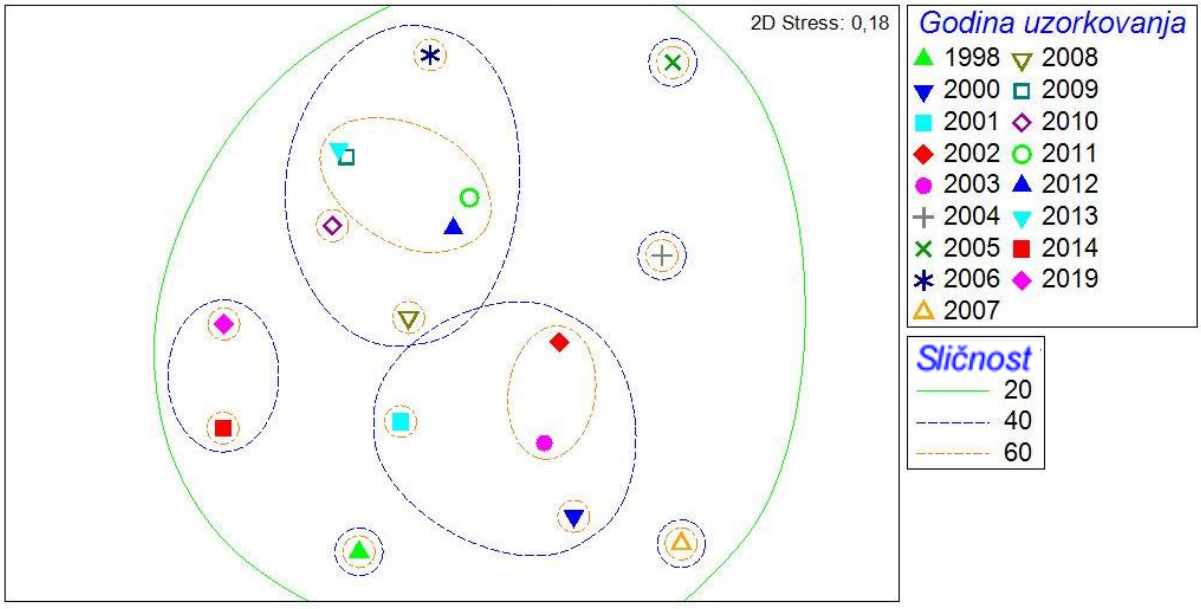
4.5. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po godinama uzorkovanja

Klaster analiza provedena je na temelju Bray-Curtisove matrice sličnosti fitoplanktonskog sastava po godinama uzorkovanja prikazana je multivarijantnom statističkom analizom. Rezultati ukazuju na najveću sličnost između 2013. i 2009. godine, te 2011. i 2012. godine, dok se 1998. i 2007. godina najviše razlikuju na vremenskoj skali (Slika 20).



Slika 20. Multivarijantna statistička analiza – hijerarhijska klaster analiza (engl. *hierarchical cluster analysis*, HCA) klaster analiza prosječne sličnosti uzoraka mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko Po godinama istraživanja. Klaster analiza prosječne sličnost uzoraka mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko prema godinama istraživanja (Bray-Curtis matrica sličnosti, √ transformacija).

Analiza metričkog višedimenzionalnog grupiranja (engl. *non-metric multidimensional scaling*, nMDS) provedena je na temelju brojnosti svojti mikrofitoplanktona (Bray-Curtis matrica sličnosti; √ transformacija podataka). Rezultati prikazuju sličnost odnosno razlike između pojedinih godina uzorkovanja. Na temelju Bray-Curtisovog indeksa sličnosti od 40%, odvojeno je sedam različitih skupina uzoraka po godinama uzorkovanja(Slika 21). Na grafu se vidi odvojenost 1998., 2004., 2005. i 2007. godine od ostalih godina. Posebno su se izdvojile 2014. i 2019. godina; 2001., 2003., 2014. i 2012. godina te 2006., 2008., 2009., 2010., 2012. i 2013. godina (Slika 21). Sličnost od 60 % unutar svake pojedinačne grupe govori o velikom diverzitetu mikrofitoplanktona.



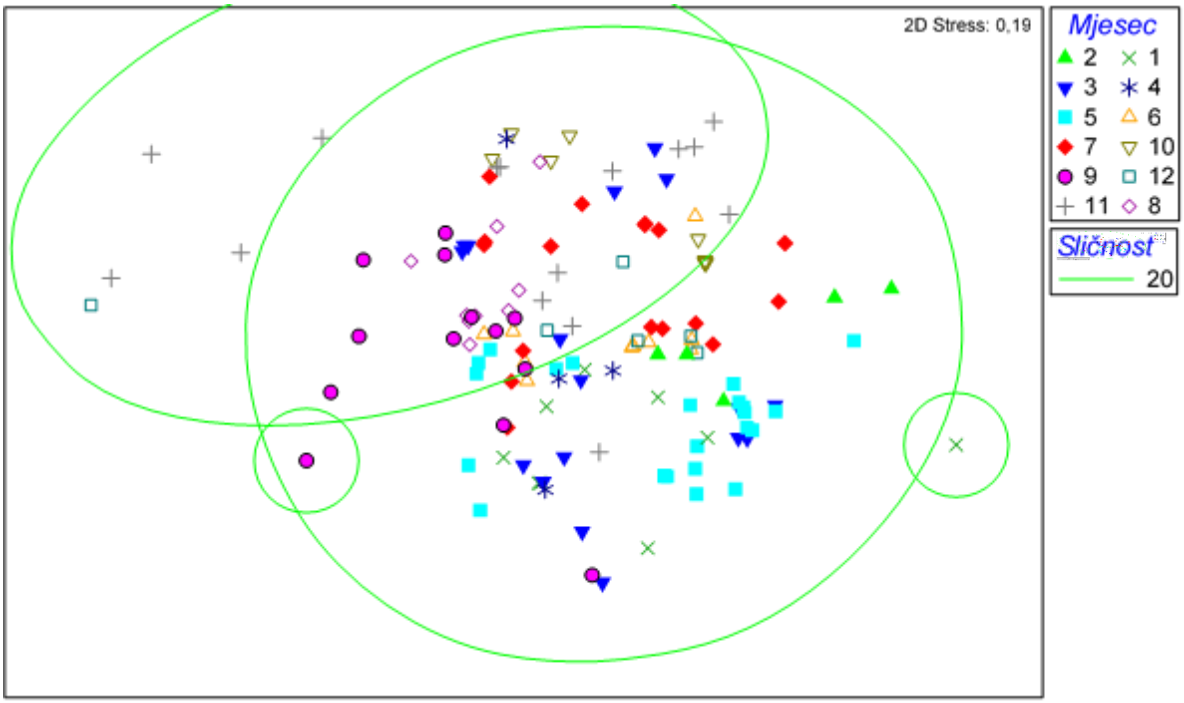
Slika 21. Prostorna varijabilnost uzoraka mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko po godinama uzorkovanja nakon provedene analize metričkog višedimenzionalnog grupiranja (engl. *non-metric multidimensional scaling*, nMDS) na temelju abundancije svojti. Oznake predstavljaju uzorke po godinama u godini u razdoblju od 1998. do 2019. godine (Bray-Curtis matrica sličnosti, √ transformacija podataka).

4.6. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po mjesecima uzorkovanja

Vrijednosti diverziteta oscilirale su na mjesečnoj i godišnjoj razini. Najveći broj vrsta prisutan je u listopadu (2.12×10^6 vrsta L^{-1}) i ožujku (1.1×10^6 vrsta L^{-1}), dok je u kolovozu zabilježen najmanji broj vrsta (Tablica 3). Najveće bogatstvo vrsta zabilježeno je u kolovozu i listopadu, dok je u siječnju zamijećeno iznimno nisko bogatstvo vrsta u cijelom vremenskom periodu istraživanja (Tablica 3).

Tablica 3. Prosječne vrijednosti indeksa diverziteta mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko po mjesecima uzorkovanja u periodu u od 1998. do 2019. godine. S označava ukupni broj vrsta, N broj jedinki, d bogatstvo vrsta, J' Pielou's indeks podjednakosti, H' (log e) Shannon - Wienerov indeks, 1 – Lambda Simpsonov indeks (STDEV = standardna devijacija).

Mjesec	S	N	d	J'	H'(loge)	1-Lambda'
1	3	304069	0.19	0.35	0.38	0.21
2	4	231429	0.29	0.62	0.83	0.45
3	4	1109039	0.27	0.23	0.35	0.16
4	4	287325	0.28	0.47	0.64	0.34
5	6	721706	0.38	0.44	0.72	0.39
6	5	510919	0.35	0.36	0.62	0.32
7	6	519536	0.36	0.36	0.59	0.3
8	6	92386	0.49	0.69	1.23	0.63
9	5	340024	0.37	0.61	0.97	0.51
10	7	2128095	0.42	0.31	0.5	0.25
11	4	468988	0.28	0.49	0.68	0.38
12	4	268752	0.3	0.49	0.68	0.36
STDEV	1.19	555371	0.08	0.14	0.24	0.13



Slika 22. Prostorna varijabilnost uzoraka mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko po mjesecima uzorkovanja nakon provedene analize metričkog višedimenzionalnog grupiranja (engl. *non-metric multidimensional scaling*, nMDS) na temelju abundancije svojti. Oznake predstavljaju uzorke po mjesecima u godini u razdoblju od 2009. do 2014. godine (Bray-Curtis matrica sličnosti, √ transformacija).

Na temelju Bray-Curtisovog indeksa sličnosti od 20 %, odvojene su četiri različite skupine uzoraka po mjesecima unutar godina uzorkovanja. Analiza ukazuje na razlike između pojedinih mjeseci uzorkovanja, gdje su se posebno izdvojili rujan i siječanj, te listopad i prosinac (Slika 22) .

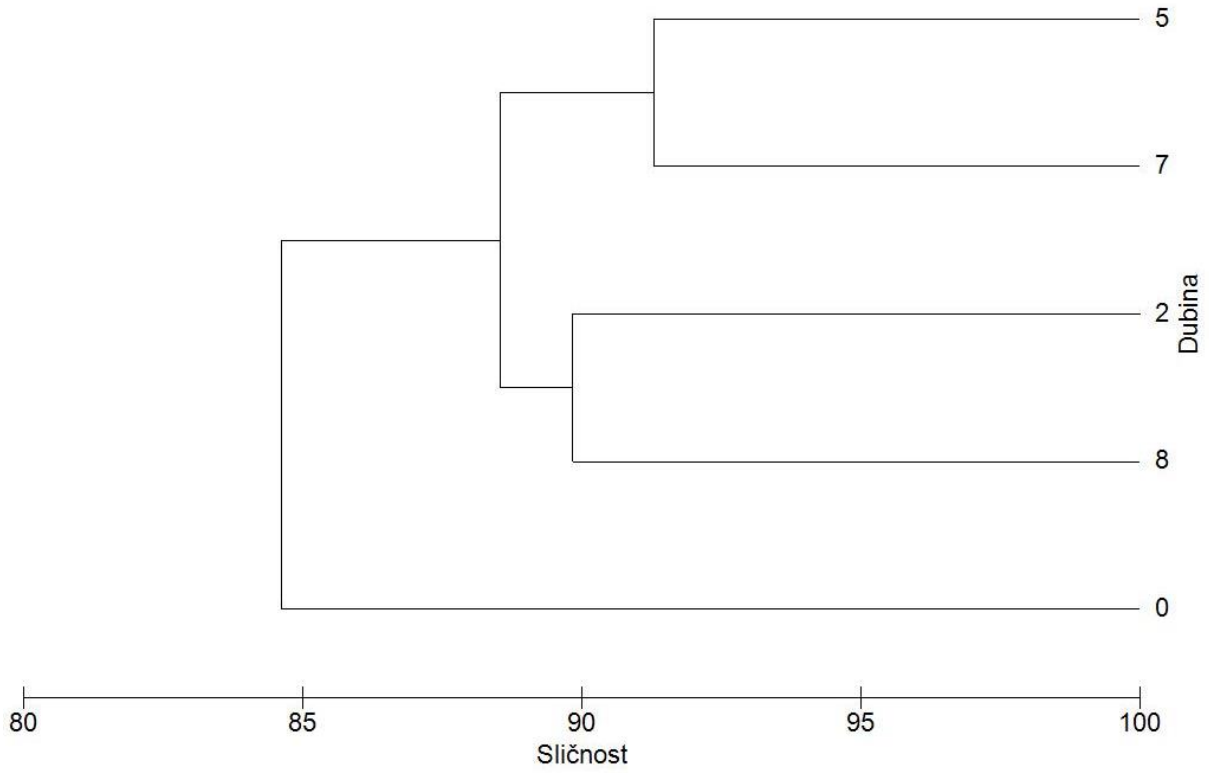
4.7. Statistička analiza uzoraka mikrofitoplanktona po dubini uzorkovanja

Najveća abundancija te bogatstvo vrsta zabilježena je na dubini od 5 metara, dok je najmanja abundancija te bogatstvo vrsta zabilježena na dubini od 0 metara (Tablica 4)**.** S obzirom na navedene indekse diverziteta, razlika između vrijednosti indeksa diverziteta jako je niska.

Tablica 4. Prosječne vrijednosti indeksa diverziteta mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko po dubini uzorkovanja u periodu od 1998. do 2019. godine. S označava ukupni broj vrsta, N broj jedinki, d bogatstvo vrsta, J' Pielou's indeks podjednakosti, H' (log e) Shannon - Wienerov indeks, 1 – Lambda Simpsonov indeks (STDEV = standardna devijacija).

Dubina	S	N	d	J'	H'(loge)	1-Lambda'
0	5	442055	0.31	0.42	0.6	0.32
2	5	612358	0.33	0.46	0.7	0.38
5	5	795105	0.35	0.43	0.66	0.35
7	5	609388	0.32	0.41	0.63	0.33
8	5	581561	0.33	0.44	0.68	0.35
STDEV	0.00	125764	0.01	0.02	0.04	0.02

Klaster analiza provedena je na temelju Bray-Curtisove matrice sličnosti prema dubini uzorkovanja (Slika 23). Rezultati ukazuju na sličnost veću od 90 % na dubinama od pet i sedam metara, te dva i osam metara, dok se površinski sloj vode najviše razlikuje od ostalih dubina.



Slika 23. Multivarijantna statistička analiza – hijerarhijska klaster analiza (engl. *hierarchical cluster analysis*, HCA) klaster analiza prosječne sličnosti uzoraka mikrofitoplanktona s jezera Zmajevo oko prema dubini uzorkovanja (Bray-Curtis matrica sličnosti, √ transformacija).

5. Diskusija

U istraživanom razdoblju, od 1998. do 2019. godine, u jezeru Zmajevo oko zabilježeno je ukupno 47 svojti mikrofitoplanktona. Dominirale su dijatomeje, dok su dinoflagelati pratili nižim trendom. Dominantne vrste bile su dijatomeje *Chaetoceros curvisetus, Dactyliosolen fragilissimus, Thalassionema nitzschioides, Cyclotella choctawhatcheeana* te heterotrofni mikroflagelat *Hermesinum adriaticum*. Navedene svojte imale su najveću abundanciju i učestalost pojavljivanja te su činile temelj fitoplanktonske zajednice jezera Zmajevo oko. Dominacija dinoflagelata nad dijatomejama događa se kada vode siromašne hranjivim sastojcima, nakon prethodnog proljetnog cvjetanja dijatomeja, favoriziraju rast dinoflagelata koji obično imaju niže prehrambene potrebe (Thingstad i Sackshaug 1990). U istraživanju provedenom od Marić i sur. (2012), dinoflagelati su također preuzeli dominaciju nakon iscrpljivanja nutrijenata uzrokovanih cvatnjom dijatomeja.

Zabilježen je porast u abundanciji nad dijatomejama 1999., 2000. te 2014. godine, što može biti povezano sa smanjenjem nutritivnih vrijednosti vode Jezera. Visoka koncentracija organskog detritusa uzrokuje zamućenje ispod dubine od 5 m te pod utjecajem takvih fizičkih ograničenja, malobrojne vrste mogu preživjeti u Rogozničkom jezeru (Svensen i sur. 2008). Tijekom dvadesetogodišnjeg istraživanja, zabilježeno je ukupno 47 taksona, dok ih je po uzorkovanju zabilježeno prosječno deset, što govori o velikoj kompeticiji i ekstremnim ekološkim uvjetima jezera Zmajevo oko. Za usporedbu, u istraživanju Bosak i sur. (2012) provedenom u Boki Kotorskoj zabilježeno je ukupno 104 taksona, dok je u istraživanju sjeveroistočnog Jadrana, provedenog od Marić i sur. (2012) zabilježeno više od 170 taksona. Vrijednosti ukupnog broja jedinki vrsta u Jezeru poklapaju se s vrijednostima ukupnog broja jedinki u istraživanjima provedenim u ostalim obalnim regijama istočnog Jadranskog mora (Bosak i sur. 2009; Viličić i sur. 2009; Marić i sur. 2012), unatoč tome što Jezero ima niži indeks diverziteta od većih vodenih tijela. Iako pojedinačna mala vodena tijela imaju nižu prosječnu raznolikost od većih vodenih tijela, sadrže znatno više jedinstvenih i rIjetkih vrsta od ostalih vodnih tijela te na regionalnoj razini najviše doprinose biološkoj raznolikosti, čineći područja velikog biološkog diverziteta (Williams i sur. 2004). U prilog tome idu populacije dijatomeja *Chaetoceros curvisetus, Thalassionema nitzschioides, Dactyliosolen fragilissimus* s gustoćom većom nego u okolnom moru (Burić i sur. 2009), čime su onemogućile razvoj inferiornijih vrsta.

Istraživano razdoblje možemo na temelju procesa miješanja (holomiksije) podijeliti u šest vremenskih intervala. Uslijed izjednačavanja gustoće, odnosno temperature i saliteta u jezeru, dolazi do potpunog miješanja (holomiksije) koja za posljedicu ima promjenu hipoksično anoksičnih uvjeta i koncentracije reduciranih sumpornih spojeva, posebno sulfida (Ciglenečki i sur. 2013). U razdoblju od 1997. do 2002., nakon tri uzastopne godine miješanja (1997., 1998. te 1999. godine) dolazi do eksponencijalnog oporavka vrsta mikrofitoplanktona. Kao posljedica propadanja čestica organske tvari, koncentracije anorganskih N i P povećale su se i udvostručile približno šest tjedana nakon masovne smrtnosti 1997. godine. Provedena istraživanja pokazala su da fizikalno-kemijski čimbenici imaju značajnu ulogu pri definiranju strukture fitoplanktonskih zajednica te da je fitoplanktonska biomasa dobar indikator procesa eutrofikacije (Buzančić 2012; Ciglenečki i sur. 2015; Pjevac i sur. 2015). Stoga uzastopno miješanje vodenog stupca koje se dogodilo 1999. i 2000. godine u jezeru Zmajevo oko može također biti povezano s dominacijom dinoflagelata nad dijatomejama navedenih godina. Skupina silikoflagelata imala je najmanju abundanciju tijekom istraživanog perioda, dok je svojta ebriales pokazivala porast abundancije u periodima pada abundancije dijatomeja i dinoflagelata.

Obilje dijatomeja (uglavnom *Ch. curvisetus*) doseglo je vrhunac između 2 i 7 m dubine gdje su svjetlost i hranjive tvari mogle zadržati svoj rast. Tome u prilog govori brzi pad hranjivih sastojaka između 2-5 m, kao i vrhunac koncentracije na dubini od 0 do 2 m, te O_2 na dubini od 5 m (Svensen i sur. 2008). Populaciju najprije obnavlja *Ch. curvisetus* te *H. adriaticum*, koje 2001. godine abundancijom prestiže vrstu *D. fragilissimus*. *Th. nitzschioides* se pojavljuje samo jednom 2000. godine, nakon čega u potpunosti nestaje. Prisutnost vrsta *P. arcuatum* te *Ch. curvisetus* ovdje je obrnuto proporcionalna, te porast ili smanjenje abundancije jedne, uzrokuje smanjenje ili povećanje populacije druge, što bi moglo biti povezano s dostupnošću određenog čimbenika kojega obje vrste iskorištavaju za svoj rast. Koncentracije H_2S te NH_4^+ u porastu su tijekom godina (Čanković i sur. 2019), što ide u prilog povećanju abundancije vrsta. Zbog utjecaja stratifikacije / miješanja na sukcesiju fitoplanktona tijekom istraživanog razdoblja, vrste *P. arcuatum* i *Ch. curvisetus* zauzele su različite domene u miješanim vodenim stupovima. Statistički značajnu korelaciju imale su vrste *Prorocentrum arcuatum* i *Akashiwo sanguinea*. Iako se vrsta *P. arcuatum* u istraživanom periodu pretežito više pojavljivala u proljeće, ne može se točno tvrditi koji biokemijski te fizikalni čimbenici pozitivno koreliraju za poticaj rasta te populacije. Za vrijeme dvogodišnjeg istraživanja od Munir i sur. (2013) populacija *P. arcuatum*

imala je nejednaku sezonsku raspodjelu, unatoč činjenici da su okolišni uvjeti u obje istraživane godine bili prilično slični.

U periodu od 2002. do 2005. godine dolazi do novog miješanja, koje nastupa u drugoj polovici 2002. godine. Dolazi do pada koncentracija H_2S te NH_4^+, dok temperatura bilježi veliki porast (Čanković i sur. 2019). Vrsta *Ch. curvisetus* opet prva obnavlja svoju populaciju, a vremenom dolazi do povećanja abundancije vrsta *Th. nitzschioides*, čija abundancija doživljava maksimum u proljeće 2004. godine, a nakon čega dolazi do opadanja abundancija svih vrsta. Vrste *Ch. curvisetus* i *P. arcuatum* nastavljaju svoje trendove kompetitivnosti. Vrsta *C. choctawhatcheeana* jasno prati trend porasta NH_4^+, te rast abundancije dostiže upravo u periodima najveće koncentracije NH_4^+. Dominantna dijatomeja *Chaetoceros curvisetus* najveći je porast bilježila u proljeće, što je moguće uzrokovano većom količinom nitrata (Burić i sur.2009) i nižim temperaturama, dok se heterotrofni *Hermesinum adriaticum* pojavljivao u ljetnom razdoblju obilježenim s višim temperaturama te niskom razinom nitrata. 2002. godine pojava anoksičnih uvjeta, sulfida te mogućih metala u tragovima (Ciglenečki i sur. 2006) vjerojatno su uzrokovali nestajanje zajednice fitoplanktona kojom je dominirala dijatomeja *Ch. curvisetu.* Nakon pojave anoksičnih uvjeta stratifikacija je obnovljena, što je potaknilo razvijanje fitoplanktona, te dominaciju preuzima dijatomeja *D. fragilissimus*. Razlog neobnavljanju zajednice fitoplanktona s dominacijom *Ch. curvisetus,* je vjerojatno u porastu temperature. Pretpostavlja se da je zbog sklonosti vrste *Ch. curvisetus* nižim temperaturama, dijatomeja *D. fragilissimus* preuzela dominaciju (Burić i sur. 2009).

Niske koncentracije kisika zabilježene u jesen 2000. i 2003. te u proljeće 2002. i 2004. podudarali su se s padom koncentracije reduciranih sumpornih vrsta (engl. *reduced sulphur species*, RSS) i slabom stratifikacijom, što ukazuje na miješanje vodenog stupca (Kršinić i sur. 2013). Pojava miješanja vodenog stupca omogućava transport reduciranih sumpornih vrsta od dna do površine, uzrokuje smanjenje koncentracije kisika i pojavu anoksije u cijelom vodenom stupcu, što dodatno utječe na masovnu smrtnost fitoplanktona i bentoskih organizama (Ciglenečki i sur. 2005). Takvi uvjeti pogoduju razvoju fotosintetskih sumpornih bakterija duž cijelog vodenog stupca jezera (Krstulović i Šolić 2001). Nakon ovog događaja, stratifikacija je obnovljena što je omogućilo daljnje razvijanje populacija mikrofitoplanktona.

Uspoređujući fizikalno-kemijske parametre, postoji značajna niska negativna povezanost prisutnosti vrste *C. choctawhacheeana* s temperaturom, nitratima, ukupnim anorganskim dušikom i silikatima i značajna pozitivna korelacija sa salinitetom (Burić 2007), što je vjerojatno razlog zbog čega je abundancija *C. choctawhacheeana* bila obrnuto

proporcionalna razvijanju populacije *Ch. curvisetus*, koji preferira nitratima bogat ekosustav. Brojne studije opisale su sezonske promjene fizikalno-kemijskih parametara kao glavni faktor oblikovanja populacija bakterija i fitoplanktona (Kršinić 2000; Pjevac i sur. 2014; Ciglenečki i sur. 2015). Smatra se kako tijekom stratifikacije jezera Zmajevo oko veliki udio prokariotske raznolikosti i metaboličkog potencijala jezera Zmajevo oko leži u neklasificiranim bakterijama i arhejama, koje tijekom holomiksije gotovo u potpunosti nestaju. Njihova fiziologija za sada nije poznata, no pretpostavlja se kako bi, kao nositelji važnih metaboličnih funkcija, mogli biti subjekt budućih istraživanja (Čanković i sur. 2019).

U periodu od 2005. do 2010. dolazi do novog miješanja krajem 2010. godine. Koncentracije H_2S te NH_4^+ tada doživljavaju svoj vrhunac (Čanković i sur. 2019). Nastavlja se prethodni trend obnavljanja i rasta populacija, s time da *Th. nitzschioides* doživljava najveće eskalacije u abundanciji, izmjenjujući se abundancijom s vrstom *Ch. curvisetus.* U ovome razdoblju vrsta *D. fragilissimus* doživljava najveći pad abundancije u prvoj polovici 2010. godine, nakon čega se populacija naglo obnavlja. Populacija *P. arcuatum* varira tokom godine te ostvaruje manju abundanciju od dominantne vrste *Ch. curvisetus.* Istraživanje provedeno od Kršinić i sur. (2013) pokazalo je kako vrsta *Ch. curvisetus* snažno utječe na prehranu te uspješnost izlijeganja kalanoidnog kopepoda *Acartia italica,* koji uslijed brze aklimatizacije promjenama okolišnih uvjeta ima veliku ulogu u reguliranju biokemijskih procesa u jezeru Zmajevo oko. Sukladno tome dijatomeja *Ch. curvisetus* izravno je povezana s „*top-down"* kontrolom te je zbog toga vrlo važna za ekosustav Jezera (Kršinić i sur. 2000). Zbog korelacije vrsta *Ch. curvisetus* i *A. italica,* u kemoklini dolazi do pojave maksimalne koncentracije tiosulfata (8×10^{-6} M) kojega proizvode grimizne sumporne bakterije roda *Chromatium* (Ciglenečki i sur. 1998).

U posljednjem razdoblju nakon miješanja, vidljiv je brzi oporavak populacija mikrofitoplanktona. Vrsta *Ch. curvisetus* se pojavljuje nešto manje nego u periodima nakon prethodnih miješanja, što može biti povezano s velikom abundancijom vrsta *D. fragilissimus, C. choctawhatcheeana* te *Th. nitzschioides.* Vrsta *P.arcuatum* nakon miješanja krajem 2010. godine bilježi dosad najveći pad abundancije, no ubrzo se populacija obnavlja te postiže prevlast nad kompetitivnim *Ch. curvisetus.* Nakon miješanja prvo dolazi do pada koncentracije H_2S, nakon čega koncentracija H_2S ponovno raste. Za razdoblje od 2014. do 2019. nedostaju podaci, no nakon tog razdoblja vidljivje pad u abundanciji *D. fragilissimus,* te kako su kompetitivni *P. arcuatum* i *Ch. curvisetus* preuzeli dominaciju u zajednici fitoplanktona. Abundancija *H. adriaticum* nakon posljednjeg miješanja najniža je od svih dominantnih vrsta.

U ovome razdoblju dolazi do prve zabilježene pojave vrste *A. sanguinea*, koji bilježi najmanju frekvenciju pojavljivanja i abundanciju vrste. Vrsta *A. sanguinea* igra veliku ulogu u ekologiji mnogih morskih okoliša, uključujući obalne ekosustave s promjenjivim salinitetima, gdje ga eurihalini karakter čini konkurentnim (Badylak 2014). Zanimljivo je napomenuti da vrsta *A. sanguinea* nije bila zabilježena u zajednici do 2019. godine. Za vrijeme istraživanog perioda, vrsta *Akashiwo sanguinea* prvi je puta zabilježen u jezeru Zmajevo oko, a time i u cijelome Jadranu. Ako uzmemo u obzir njegove predatorske sposobnosti, njegova pojava može biti znak promjene još nedovoljno istraženih okolišnih čimbenika koji idu u korist ovoj euritermalnoj te eurihalinoj vrsti. Otvaraju se pitanja o sve većim oscilacijama biokemijskih čimbenika, vjerojatno uzrokovano velikim antropogenim utjecajem, prilikom čega vrsta *A. sanguinea* postepeno gradi populaciju. Kako su Tang i sur. (2015) potvrdili pretpostavke od Voltolina (1993) da *A. sanguinea* preživljava u obliku hipnocista, iz kojih tada formira guste cvatove, moguće je primijetiti sve veći utjecaj lakog rasprostranjivanja dinoflagelatnih cista putem balastnih voda brodova ili prijenosa zaliha školjaka (Hallegraeff i Bolch 1991; Hallegraeff 1993), što može imati veliki negativni utjecaj na rezidentne niže i više populacije vrsta. Ovi čimbenici, međutim, ne nude objašnjenje za mehanizam rasprostiranja vrste *A. sanguinea*, koji zahtijeva prije cista u velikim razmjerima i izvor populacije za pokretanje cvjetanja u određenoj regiji (Tang i sur. 2015). Ipak, pojavljivanje te vrste nakon miješanja može ukazati na njegovo širenje cistama ili na utjecaj još nedovoljno istraženih čimbenika, koji u uvjetima miješanja ne pogoduju razvitku *H. adriaticum*, što ostavlja prostora za razvitak *A. sanguinea.*

Prateći vremensku raspodjelu dominantnih svojti možemo vidjeti kako su dominantne vrste pratile trend anoksije vodenog stupca, pri čemu su najveći porast abundancije doživjele upravo nakon događaja miješanja vodenog stupca i nastupanja anoksije. Dijatomeja *Ch. curvisetus* imala je najveću zabilježenu abundanciju od dominantnih vrsta te se pojavljivala u skoro 50 % obrađenih uzoraka. Vrhunac je dosezala u 2006. te 2019. godini, dok su padovi abundancije pretežito praćeni pojavom anoksičnih uvjeta u Jezeru. Većina dominantnih vrsta najveći je porast abundancije i stabilnosti populacije bilježila u proljetnim i jesenskim mjesecima, sukladno anoksičnim uvjetima koji se pretežito pojavljuju u ljetnim mjesecima kao rezultat povećane stratifikacije vodenog stupca u proljeće (Ciglenečki i sur. 1998). Jedan od razloga također može biti povezanost s velikom varijacijom tijekom studenog, prosinca te siječnja, zabilježenog u klaster i nMDS analizi. Dijatomeje su većinom imale slične trendove rasta, dok je dijatomeja *D. fragilissimus* preuzimala dominantan položaj u razdobljima niske abundancije kompetitivnog *Ch. curvisetus*. Vrsta *C. choctawhacheeana* značajna je sastavnica

fitoplanktona istočne obale Jadrana te se pretpostavlja da se njezin uspjeh temelji na širokoj toleranciji vrsta prema fluktuacijama čimbenika okoliša (Burić i sur. 2009). U istraživanju provedenom od Burić i sur. (2009) povećane koncentracije kisika i nitrata, pri nižim temperaturnim vrijednostima bile su pozitivno korelirane s abundancijom *Ch. curvisetus*, stoga bi se smanjenje abundancije populacije *Ch. curvisetus* moglo povezati s nižim vrijednostima navedenih čimbenika u istraživanim periodima za vrijeme smanjenja abundancije.

Najveću abundanciju od rijetkih vrsta imao je *Hermesinum adriaticum* koji je najviše cvao u ljetnom periodu, dok su niže koncentracije zabilježene u kasnu jesen. Pretežito je distribuiran oko oksično-anoksičnog predjela jezera Zmajevo oko (Viličić i sur. 1997). Prehrana vrste *H. adriaticum* ovisna je o otopljenoj organskoj tvari (Mantoura 1987), a njegova pojava tijekom toplijih mjeseci mogla bi biti rezultat uspješne opskrbe hranjivim tvarima te sulfat reducirajućim bakterijama koje tijekom ljetnih mjeseci organsku tvar oksidiraju djelomično do acetata (Ollivier i sur. 1988). Također, nakon holomiksije bio mu je potreban duži vremenski period kako bi se populacija obnovila, vjerojatno kao izravna posljedica deficita suspendirane organske tvari nakon anoksičnog perioda. U istraživanju od Burić i sur. (2009) zabilježen je komenzalizam između *H. adriaticum* i cijanobakterija, što može biti povezano s dodatnim opskrbljivanjem fotosintetskim proizvodima od cijanobakterija (Caron 2000), što čini *H. adriaticum* prilagodljivijim na promjene uvjeta u okolišu. Mikrobne zajednice u kemoklini potencijalno su važna komponenta hranidbene mreže meromiktičkih jezera, a komenzalizmi između *H. adriaticum* i cijanobakterija već su zabilježeni (Hargraves i Miller 1974), dok je prisutnost fototrofnih sumpornih bakterija uobičajena u kemoklini mnogih meromiktičkih jezera (Camacho i sur. 2000). Sve navedeno razlog je zašto se od proučavanih rijetkih vrsta upravo *H. adriaticum* pokazao dominantan. Navedene promjene u vodenom stupcu, koje su rezultat promjena mikrobioloških i biokemijskih procesa, mogu dovesti do daljnjih promjena uključujući i promjene u strukturi životnih zajednica te konačno dovesti i do degradacije ovog morskog ekosustava (Ciglenečki i sur. 2019).

6. Zaključak

Jezero Zmajevo oko može poslužiti kao idealan primjer prirodnog laboratorija za prikaz euksinih uvjeta u meromiktičkom okolišu. Vrijeme oporavka ekosustava Jezera od anoksičnih uvjeta iznimno je varijabilno te podložno klimatskim promjenama i antropogenim utjecajima. Nakon razdoblja miješanja, dolazi do ponovnog razvoja fitoplanktonske zajednice kojom dominira nekoliko vrsta obrađenih u ovom radu. Ovisno o fizikalno-kemijskim uvjetima, razviti će se druga zajednica, te će dominaciju preuzeti ona vrsta kojoj su u tom trenutku najpovoljniji uvjeti. Jezera s tako naglim promjenama u fitoplanktonskoj zajednici su rijetka, zbog čega su ovdje prikazani podaci od velike važnosti. Ekstremni okoliš Jezera ograničio je taksonomski diverzitet koji se sveo na dominaciju pet svojti mikrofitoplanktona (*Chaetoceros curvisetus, Hermesinum adriaticum, Cyclotella choctawhatcheeana, Dactyliosolen fragilissimus, Thalassionema nitzschioides*). Rijetke vrste koje se pojavljuju na samo nekoliko mjesta na svijetu, uključujući i meromiktičko jezero Zmajevo oko, poput vrsta *Hermesinum adriaticum, Prorocentrum arcuatum* te *Akashiwo sanguinea* govore o iznimnoj vrijednosti Jezera te potrebi za njegovim očuvanjem. U prilog tome ide činjenica što je vrsta *A. sanguinea,* koja je čest uzrok štetnih cvjetanja fitoplanktona, prilikom provođenja ovog istraživanja prvi puta zabilježena u jezeru Zmajevo oko, a time i u cijelome Jadranu. Zbog gore navedenog, važno je razumjeti ekologiju ove vrste, posebno mehanizme koji reguliraju njegovu sveprisutnu geografsku rasprostranjenost i česta cvjetanja. Dominacija dijatomeje *Ch. curvisetus* te fotosintetskog dinoflagelata *P. arcuatum* poklapaju se s velikim koncentracijama koncentracijama kisika u Jezeru, što potvrđuje njihovu važnost u ekususstavu Jezera, pogotovo nakon perioda holomiksije.

Podaci obrađeni u istraživanom periodu pružaju dragocjeni uvid u dinamiku pojavljivanja vrsta *A. sanguinea, P. arcuatum* te *H. adriaticum*, kojih na globalnoj razini još uvijek nedostaje. Rezultati naglašavaju potrebu za nastavkom daljnjih dugoročnih istraživanja na jezeru Zmajevo oko, kako bi se što bolje ispitale interakcije između biogeokemijskih komponenti ekosustava i klimatskih promjena.

7. Literatura i izvori

7.1. Literatura

Anderson D. M., Burkholder J. M., Cochlan W. P. (2008): Harmful algal blooms and eutrophication: examining linkages from selected coastal regions of the United States. Harmful Algae **8**: 39–53.

Badylak S., Phlips E. J., Mathews A.L. (2014): Akashiwo sanguinea (Dinophyceae) blooms in a sub-tropical estuary: an alga for all seasons. Plankton and Benthos Research **9**:147-155.

Basset A., Carrada G. C., Fedele M., Sabetta L. (2008): Equilibrium concept in phytoplankton communities. U:Jørgensen S. J., Fath B. F. (Ur.), Systems Ecology. Encyclopedia of Ecology. Elsevier, Oxford, str. 1394-1402.

Bazin P., Jouenne F., Deton-Cabanillas A. F., Pérez-Ruzafa Á., Véron B. (2014): Complex patterns in phytoplankton and microeukaryote diversity along the estuarine continuum. Hydrobiologia **726**: 155-178.

Bodeanu, N. (1969): Cercetari asupra fitoplanctonului din zona de mica ad ncime de la litorialul romanese al Miirii Negre. Ecologie Marine **3**: 65-147.

Boehrer B., Schultze M. (2008): Stratification of lakes. Reviews of Geophysics, **46**: RG2005.

Botes L., Smit A. J., Cook, P. A. (2003): The potential threat of algal blooms to the abalone (Haliotis midae) mariculture industry situated around the South African coast. Harmful Algae **2**: 247-259.

Bosak S., Šilović T., Ljubešić Z., Kušpilić G., Pestorić B., Krivokapić S., Viličić, D. (2012): Phytoplankton size structure and species composition as an indicator of trophic status in transitional ecosystems: the case study of a Mediterranean fjord-like karstic bay. Oceanologia **54**: 255-286.

Buljan M. (1956): Prvi nalazi sumporovodika (H_2S) u vodi Jadrana. Mornarički glasnik, (Split) **2**: 207–214.

Camacho A., Vicente E., Miracle M. R. (2000): Spatio-temporal distribution and growth dynamics of phototrophic sulfur bacteria populations in the sulfide-rich Lake Arcas. Aquatic sciences **62**: 334-349.

Caron, D.A. (2000): Symbiosis and mixotrophy among pelagic microorganisms. U: Kirchman D. L. (Ur). Microbial Ecology of the Oceans. New York, Wiley-Liss, str. 495-523.

Cavalier-Smith T. (1997): Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms Eozoa and Neozoa. Archiv für Protistenkunde **147**: 237-258.

Ciglenečki I., Carić M., Kršinić F., Viličić D., Ćosović B. (2005): The extinction by sulfide—turnover and recovery of a naturally eutrophic, meromictic seawater lake. Journal of Marine Systems **56**: 29-44.

Ciglenečki-Jušić I., Bura-Nakić E., Marguš M. (2013): Rogozničko jezero jedinstveni anoksični sustav na Jadranskoj obali. Hrvatske vode **86**: 295-302.

Ciglenečki I., Kodba Z., Viličić D., Ćosović B. (1998): Seasonal variation of anoxic conditions in the Rogoznica Lake. Croatica chemica acta **71**217-232.

Ciglenečki I., Janeković I., Marguš M., Bura-Nakić E., Carić M., Ljubešić Z., Batistić M., Hrustić E., Dupčić I., Garić R. (2015): Impacts of extreme weather events on highly eutrophic marine ecosystem (Rogoznica Lake, Adriatic coast). Continental shelf research **108**:144-155.

Conover S. A. (1956): Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IV Phytoplankton. Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection **15**: 62-112.

Croome R. L., Tyler P. A. (1987): Prorocentrum playfairi and Prorocentrum foveolata, two new dinoflagellates from Australian freshwaters. British Phycological Journal **22**:67-75.

Čanković M., Žučko J., Radić,I. D., Janeković I., Petrić I., Ciglenečki I., Collins G. (2019): Microbial diversity and long-term geochemical trends in the euxinic zone of a marine, meromictic lake. Systematic and applied microbiology **42**: 126016.

Deflandre G. (1952): Classe des Ebriédiens (The Class of Ebriedins). U:Grasse P. P.(Ur.). Traité de zoologie (Zoology). Tome I. Masson, Paris, str. 405-424.

Diaz R. J., Rosenberg R. (2008): Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. Science **321**:926–929.

Domingos P., Menezes,M. (1998): Taxonomic remarks on planktonic phytoflagellates in a hypertrophic tropical lagoon (Brazil). Hydrobiologia **369**: 297–313.

Du X., William P., Anita M., Liu G. (2011): An unusual bloom of the dinoflagellate Akashiwo sanguinea off the central Oregon, USA, coast in autumn 2009. Harmful Algae **10**: 784–793.

Fogg G. E. (1969): The Leeuwenhoek Lecture, 1968-The physiology of an algal nuisance. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences, **173**:175-189.

Findenegg I. (1935): Limnologische Untersuchubgen im Kärnterner Seegebiete. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen. International Review of Hydrobiology **35**: 586-610.

Ford D., Williams P. D. (2013): Karst hydrogeology and geomorphology. John Wiley & Sons, Chichester.

Fu, L., An, X., Li, D., Zhou, L., Tian, Y., Zheng, T. (2011): Isolation and alga-inhibiting characterization of Vibrio sp. BS02 against Alexandrium tamarense. World Journal of Microbiology and Biotechnology **27**: 2949-2956.

Ganf G. G., Horne A. J. (1975): Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogenfixation in a shallow, equatorial Lake (Lake George, Uganda). Freshwater Biology **5**:13-39.

Gómez F., Boicenco F. (2004): An annotated checklist of dinoflagellates in the Black Sea. Hydrobiologia **517**: 43-59.

Gómez F., Souissi S. (2008): The impact of the 2003 summer heat wave and the 2005 late cold wave on the phytoplankton in the north-eastern English Channel. Comptes Rendus Biologies **331**: 678–685.

Hall K. J., Northcote, T. G. (2012): Meromictic lakes. U: Bengtsson L., Herschy R. W., Fairbridge R. W. (ur) Encyclopedia of Lakes and Reservoirs. Springer, str.519-524.

Hallegraeff G. M., Bolch C. J. (1991): Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. Marine Pollution Bulletin **22:**, 27-30.

Hallegraeff G. (1993): A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. Phycologia **32**: 79–99.

Halim,Y. (1960): Observations on the Nile bloom of phytoplankton in the Mediterranean. ICES Journal of Marine Science **26**: 57-67.

Hargraves P. E. (2002): The ebridian flagellates Ebria and Hermesinum. Plankton Biology and Ecology **49**: 9-16.

Hargraves P. E., Miller., B., T. (1974): The ebridian flagellate Hermesinum adriaticum Zach. Archiv für Protistenkunde**116**: 280-284.

Hasle G. R., Syvertsen E. E., Steidinger K. A., Tangen K., Tomas C.R. (1996): Identifying marine diatoms and dinoflagellates. Elsevier.

Hirasaka K. (1922): On a case of discolored sea-water. Annotationes Zoologicae Japonenses, **10**: 161-164.

Hoppenrath M., Chomérat N., Horiguchi T., Schweikert M., Nagahama Y., Murray S. (2013): Taxonomy and phylogeny of the benthic Prorocentrum species (Dinophyceae)—A proposal and review. Harmful Algae **27**: 1-28.

Huelsenbeck J. P., Ronquist F. (2001): MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. Bioinformatics **17**: 754-755.

Kahru M., Mitchell B. G., Diaz A., Miura M. (2004): MODIS detects a devastating algal bloom in Paracas Bay, Peru. EOS, Transactions American Geographical Union, **85**: 465-472.

Kamyshny Jr A., Zerkle A. L., Mansaray Z. F., Ciglenečki I., Bura-Nakić E., Farquhar J., Ferdelman T. G. (2011): Biogeochemical sulfur cycling in the water column of a shallow stratified sea-water lake: Speciation and quadruple sulfur isotope composition. Marine chemistry **127**: 144-154.

Kiefer D. A., Lasker R. (1975): Two blooms of Gymnodinium splendens, an unarmored dinoflagellate. Fishery Bulletin **73**: 675-678.

Krstulović N., Šolić M. (2001): Distribution of phototrophic sulfur bacteria throughout the time scale of the anoxic water renewal in the Rogoznicva Lake. Fresenius Environmental Bulletin **10**: 586-589.

Lee C. K., Lee O. H., Lee S. G. (2005): Impacts of temperature, salinity and irradiance on the growth of ten harmful algal bloom-forming microalgae isolated in Korean coastal waters. The Sea **10**: 79-91.

Lee J. J., Hutner, S. H., Bovee, E. C. (ur.) (1985): An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologists, Lawrence Kansas, str. 629.

Litaker R. W., Tester P. A., Duke C. S., Kenney B. E., PinckneyJ., Ramus J. (2002): Seasonal niche strategy of the bloom forming dinoflagellate Heterocapsa triquetra. Marine Ecology Progress Series **232**: 45–62.

Liu Y., Chen T., Song S., Li C. (2015): Effects of nitrogenous nutrition on growth and nitrogen assimilation enzymes of Dinoflagellate Akashiwo sanguinea. Harmful Algae **50:** 99–106.

Lu S. H., Hodgkiss I. J. (2004): Harmful algal bloom causative collected from Hong Kong waters. Hydrobiologia **512**: 231-238.

Luo Z., Yang W., Leaw C. P., Pospelova V., Bilien G., Liow G. R., Lim P. T., Gu H. (2017): Cryptic diversity within the harmful dinoflagellate Akashiwo sanguinea in coastal Chinese waters is related to differentiated ecological niches. Harmful algae **66**: 88-96.

Ljubešić Z., Bosak S., Viličić D., Borojević K. K., Marić D., Godrijan J., Ujević I., Peharec P., Đakovac, T. (2011): Ecology and taxonomy of potentially toxic Pseudo-nitzschia species in Lim Bay (north-eastern Adriatic Sea). Harmful Algae **10**:713-722.

Mantoura R. F. C. (1987): Organic films at the halocline. Nature **328**: 589-590.

Marić D., Kraus R., Godrijan J., SupićN., Djakovac T., Precali R. (2012): Phytoplankton response to climatic and anthropogenic influences in the north-eastern Adriatic during the last four decades. Estuarine, Coastal and Shelf Science 115: 98-112.

Martin G. W. (1929): Dinoflagellates from marine and brackish waters of New Jersey. University of Iowa Studies in Natural History **12**: 1-32.

Matsubara T., Nagasoe S., Yamasaki Y., Shikata T., Shimasaki Y., Oshima Y., Honjo T. (2007): Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of the dinoflagellate Akashiwo sanguinea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **342**:226-230.

Miao F., Zuo J., Liu X., Ji N. (2019): Algicidal activities of secondary metabolites of marine macroalgal-derived endophytic fungi. Journal of Oceanology and Limnology **37**:112-121.

Munir S., Naz T., Siddiqui P. J. A.,MortonS. L. (2013): Morphotaxonomy and seasonal distribution of planktonic and benthic Prorocentrales in Karachi waters, Pakistan Northern Arabian Sea. Chinese Journal of Oceanology and Limnology **31**:267-281.

O'Boyle S., McDermott G. (2014): Observations of a thin near surface layer in an estuarine environment: An exceptional bloom of the dinoflagellate Akashiwo sanguinea in the Lee estuary (Lough Mahon), Co. Cork, in September 2010. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography **101**:244-248.

Officer C. B., Riggs R. B., Taft J. L. Cronin L. E., Tyler M. A., Boynton W.R. (1984): Chesapeake Bay anoxia. Origin, development and significance. Science **223**: 22–27.

Ollivier B., Cordruwisch R., Hatchikian E. C.,Garcia, J. L. (1988): Characterization of Desulfovibrio-Fructosovorans Sp-Nov. Archives of Microbiology **149**: 447-450.

Ou G., Wang H., Si R., Guan,W. (2017): The dinoflagellate Akashiwo sanguinea will benefit from future climate change: the interactive effects of ocean acidification, warming and high irradiance on photophysiology and hemolytic activity. Harmful Algae **68**: 118–127.

Paerl H.W. (1988): Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. Limnology and Oceanography **33**: 823–847.

Pasztaleniec A. (2016): Phytoplankton in the ecological status assessment of European lakes–advantages and constraints. Environmental Protection and Natural Resources; The Journal of Institute of Environmental Protection-National Research Institute **27**:26-36.

Penna N., Capellacci S., Ricci F. (2004): The influence of the Po River discharge on phytoplankton bloom dynamics along the coastline of Pesaro (Italy) in the Adriatic Sea. Marine Pollution Bulletin **48**: 321-326.

Phillips G., Willby N., Moss B. (2016): Submerged macrophyte decline in shallow lakes: what have we learnt in the last forty years? Aquatic Botany **135**: 37-45.

Pjevac P., Kamyshny Jr A., Dyksma S., Mußmann M. (2014): Microbial consumption of zero-valence sulfur in marine benthic habitats. Environmental Microbiology **16**: 3416-3430.

Rabalais N. N., Turner, R. E. (ur.) (2001): Coastal Hypoxia: Consequences for Living resources and Ecosystems. Coastal and Estuarine Studies 58. American Geophysical Union, Washington, DC,str. 454.

Richardson K. (1997): Harmful or exceptional phytoplankton blooms in the marine ecosystem. Advances in Marine Biology **31**: 302–385.

Reynolds C. S., Walsby A. E. (1975): Water-blooms. Biological reviews, Ambleside.

Schiller J. (1933): Dinoflagellatae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz (Dinoflagellatae. Rabenhorst's cryptogamyc flora of Germany, Austria and Switzerland). Akademische Verlagsgeselschaft., Leipzig.

Sieburth J. M., Smetacek V., Lenz J. (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnology and Oceanography **23**: 1256-163.

Skejić S., Car A., Marasović I., Jozić S., Bužančić M., Arapov J., Ninčević Gladan Ž., Bakrač A., Kušpilić G., Vidjak O. Larsen J. (2017): Morphology and ecology of the poorly known dinoflagellate Prorocentrum arcuatum (Dinophyceae) from the Medulin Bay (eastern Adriatic Sea). Acta Adriatica **58**: 41-50.

Smayda T. J. (1997): Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. Limnology and oceanography **42**:1137-1153.

Smayda T. J. (2002): Turbulence, water mass stratification and harmful algal blooms: an alternative view and frontal zones as „pelagic seed banks". Harmful Algae **1**: 95–112.

Smida D. B., Sahraoui I., Grami B., Mabrouk H. H., Hlaili A. S. (2014): Population dynamics of potentially harmful algal blooms in Bizerte Lagoon, Tunisia. African Jpurnl of Aquatic Sciences **39**: 177-188.

Smetacek V. S. (1985): Role of silicon in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. Marine Biology **84**: 239–251.

Sournia A. (1986): Atlas du Phytoptancton Mann, Vol. I. Introduction, Cyanophycees, Dictyophycees, Dinophycees et Raphidophycees. Editions CNRS, Paris.

Spector D. L. (2012): Dinoflagellates. Academic Press, Orlando.

Steidinger K. A., Tangen K. (1997): Dinoflagellates. U: Tomas C. R. (Ur.), Identifying Marine Phytoplankton, St. Peterburg, Academic Press str. 387-585.

Menden-Deuer S., Montalbano A. L. (2015): Bloom formation potential in the harmful dinoflagellate Akashiwo sanguinea: clues from movement behaviors and growth characteristics. Harmful Algae **47**: 75–85.

Svensen C., Wexels Riser C., Cetinić I., Carić M. (2008): Vertical flux regulation and plankton composition in a simple ecological system: snapshots from the small marine Lake Rogoznica (Croatia). Acta Adriatica, **49**: 37-51.

Tadashi M., Sou N., Yasuhiro Y., Tomoyuki S., Yohei S., Yuji O., Tsuneo H. (2007): Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of the dinoflagellate Akashiwo sanguinea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **342**: 226–230.

Tang Y. Z., Gobler C. J. (2015): Sexual resting cyst production by the dinoflagellate Akashiwo sanguinea: a potential mechanism contributing to the ubiquitous distribution of a harmful alga. Journal of Phycology **51**:298-309.

Thingstad T. F., Sackshaug E. (1990): Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. Marine Ecology Progress Series **63**: 261–272.

Thornton D. C., Santillo D., Thake B. (1999): Prediction of sporadic mucilaginous algal blooms in the northern Adriatic Sea. Marine Pollution Bulletin **38**: 891-898.

Tournebize J., Chaumont C., Mander Ü. (2016): Implications for constructed wetlands to mitigate nitrate and pesticide pollution in agricultural drained watersheds. Ecological Engineering **103**: 415-425

Travers A., Travers M. (1968): Les silicoflagellés du Golfe de Marseille. Marine Biology, **1**: 285-288.

Viličić D. (2002): Fitoplankton Jadranskoga mora: biologija i taksonomija. Školska knjiga, Zagreb.

Viličić D. (2014): Ecology and composition of phytoplankton in the Adriatic Sea. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.

Viličić D., Marasović I. Kušpilić G. (1997): The heterotrophic ebridian microflagellate Hermesinum adriaticum Zach. in the Adriatic sea. Archiv für Protistenkunde**147**: 373-379.

Voltolina D. (1993): The origin of recurrent blooms of Gymnodinium sanguineum Hirasaka in a shallow coastal lagoon. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **168**:217-222.

White A. E., Watkins-Brandt K. S., McKibben S. M., Wood A. M., Hunter M., Forster Z., Du X., Peterson W. T. (2014): Large-scale bloom of Akashiwo sanguinea in the Northern California current system in 2009. Harmful Algae **37**: 38–46.

Williams P., Whitfield M., Biggs J., Bray S., Fox G., Nicolet P., Sear D. (2004): Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. Biological Conservation **115**: 329-341.

Zacharias O. (1906): Eine neue dictyochide aus dem Mittelmeer, Hermesinum adriaticum n.g., n. sp.. Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde **1**: 394-98.

Zaitsev, Y. P. (1992): Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. Fisheries Oceanography, **1**: 180-189.

Zav'yalova T. A., Mikaelyan., A. S. (1997): Heterotrophic phytoplankton of the Black Sea: species composition and spatial distribution. Okeanologiya **37**: 424-431.

7.2. Izvori

URL 1: Građa dinoflagelata, https://www.ucl.ac.uk/ (Datum pristupa:16.7.2020.)

8. Životopis

Rođena sam 18.6.1993. godine u Osijeku. Osnovnu školu završila sam u OŠ „Dobriša Cesarić“ Osijek, a srednju školu u Matematičkoj gimnaziji u Osijeku. Nakon gimnazije upisala sam Odjel za biologiju na Sveučilištu J.J.Strossmayera u Osijeku gdje sam završila preddiplomski studij 2018. godine s temom „Distribucija gangliozida u mozgu štakora oboljelih od dijabetesa tipa 2“ pod vodstvom mentorice prof. dr. sc. Marije Heffer i neposrednim vodstvom doc. dr. sc. Irene Labak.

Nakon završenog preddiplomskog studija upisala sam diplomski studij Ekologije i zaštite prirode na Prirodoslovno – matematičkom fakultetu u Zagrebu. Tijekom studija sudjelovala sam na raznim projektima popularizacije znanosti, poput projekta „Biolog-i-ja“, Tjedna mozga, Festivala znanosti, Noći biologije te 7. Europskom fikološkom kongresu, na kojemu sam imala priliku slušati i upoznati vrhunske svjetske znanstvenike iz područja fikologije. Bila sam član najveće studentske udruge biologa u Hrvatskoj, BIUS-a, gdje sam bila voditeljica Sekcije za alge.