

Utjecaj povišene temperature mora na tkivo koralja

Jurić, Miha

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:165004>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-31**



Repository / Repozitorij:

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



Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Miha Jurić

Utjecaj povišene temperature mora na tkivo koralja

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Miha Jurić

Effects of Rising Sea Temperatures on Coral Tissue

Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Znanosti o okolišu na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Romane Gračan.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Utjecaj povišene temperature mora na tkivo koralja

Miha Jurić

Horvatovac 102A, 10000 Zagreb, Hrvatska

Koralji su evolucijski primitivne životinje koje posjeduju samo dva prava tkiva: vanjsko pokrovno tkivo, epidermu, te unutrašnje tkivo s ulogom probave, gastrodermu. Unutar stanica gastroderme nalaze se fotosintetski aktivne simbiotske alge. Simbioza se zasniva na izmjeni nutrijenata između domaćina i simbionta. Globalni trend povišenja temperature mora uzrokuje disfunkciju ove simbioze te tako ugrožava brojne koralje koji o njoj ovise. Prilikom temperaturnog stresa gastrodermalno tkivo prolazi „izbjeljivanje“ gdje zbog gubitka alga koralji poprimaju blijedi izgled. Nakon izbjeljivanja koralji najčešće odumiru zbog nedostatka nutrijenata. Mehanizam izbjeljivanja na razini stanica još uvijek nije u potpunosti razjašnjen. Kao molekularni okidači izbjeljivanja često se navode reaktivni kisikovi spojevi, dušikov monoksid ili pak poremećaji u protoku nutrijenata. Oni će potaknuti izbacivanje simbionata iz koralja koje se može dogoditi na nekoliko načina: *in situ* degradacija simbionta, egzocitoza simbionta iz stanice domaćina, apoptoza stanice domaćina, nekroza stanice domaćina, autofagija stanice domaćina i odvajanje stanice domaćina od ostatka tkiva. Svojim pojedinačnim ili zajedničkim djelovanjem ovi mehanizmi dovode do izbjeljivanja tkiva koralja. Modeli koji predviđaju kretanje temperatura mora u budućnosti ukazuju na nastavak zagrijavanja, pa tako i na veću smrtnost koralja. Stoga iako koralji pokazuju postepene prilagodbe na zatopljenje mora, nije sigurno hoće li one biti dovoljne za njihovo preživljavanje.

Ključne riječi: izbjeljivanje koralja, koraljni grebeni, globalno zatopljenje, simbioza
(23 stranice, 7 slika, 49 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Romana Gračan

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Effects of Rising Sea Temperatures on Coral Tissue

Miha Jurić

Horvatovac 102A, 10000 Zagreb, Croatia

Corals are primitive animals with only two sets of tissues: an outer covering tissue, the epidermis, and an inner tissue with a role in digestion, the gastrodermis. Within gastrodermal cells are photosynthetically active symbiont algae. The symbiosis is based on nutrient exchange between host and symbiont. Global trends of rising sea temperatures cause a dysfunction of this symbiosis and, therefore, endanger the vast number of corals that rely on it. During thermal stress, gastrodermal tissue undergoes "bleaching" where a loss of algae gives the coral a pale appearance. As a result of bleaching, corals often die from lack of nutrients. The mechanisms of bleaching are still not entirely clear on a cellular level. Reactive oxygen species, NO and disturbances in nutrient flow are often described as triggers of bleaching. They induce symbiont expulsion which may occur in several ways: in situ degradation of the symbiont, exocytosis of the symbiont, apoptosis of the host cell, necrosis of the host cell, autophagy of the host cell and detachment of the host cell. These mechanisms can work together or separately to accomplish tissue bleaching. Future sea temperature models suggest continuous warming and, consequently, higher coral mortality. Although corals are progressively adapting to rising temperatures, it is unsure whether it will be enough for their survival.

Keywords: coral bleaching, coral reefs, global warming, symbiosis
(23 pages, 7 figures, 49 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library

Mentor: Assoc. Prof. Romana Gračan, PhD

Sadržaj

1. Uvod	1
2. O koraljima i njihovim tkivima.....	2
2.1. Simbioza koralja i alga	3
2.2. Koraljni grebeni	4
3. Zagrijavanje mora.....	5
3.1. Utjecaj zagrijavanja mora na koralje.....	6
3.2. Vremenski i prostorni razmjeri izbjeljivanja koralja.....	7
4. Degradacija tkiva koralja – izbjeljivanje na razini stanice	8
4.1. Okidači izbjeljivanja koralja.....	8
4.1.1. ROS kao okidači.....	8
4.1.2. NO kao okidač.....	9
4.1.3. Neuravnotežen protok energije i nutrijenata kao okidač	10
4.2. Mehanizmi izbjeljivanja koralja.....	11
5. Budućnost koralja.....	16
6. Zaključak.....	18
7. Literatura.....	19

1. Uvod

Koralji, posebice koraljni grebeni, od velike su važnosti za raznolike procese u prirodi, ali i za ljudske djelatnosti. Koraljni grebeni predstavljaju središta najraznolikijih zajednica u moru (Reaka-Kudla 1997) te područja izrazito visoke primarne produkcije (Silveira i sur. 2017), a razne vrste moruzgva pružaju zaštitu rakovima i ribama kroz simbioze (Habdija i sur. 2011). Mnogobrojni stanovnici koraljnih grebena ljudima služe kao izvor hrane i lijekova, a sama struktura grebena ima funkciju zaštite obale od valova, posebice tijekom snažnih oluja. Također, koraljni grebeni i vrste povezane s njima imaju rekreacijsku ulogu te na taj način pridonose ljepoti i turizmu raznih država svijeta (Coral Reef Alliance 2021).

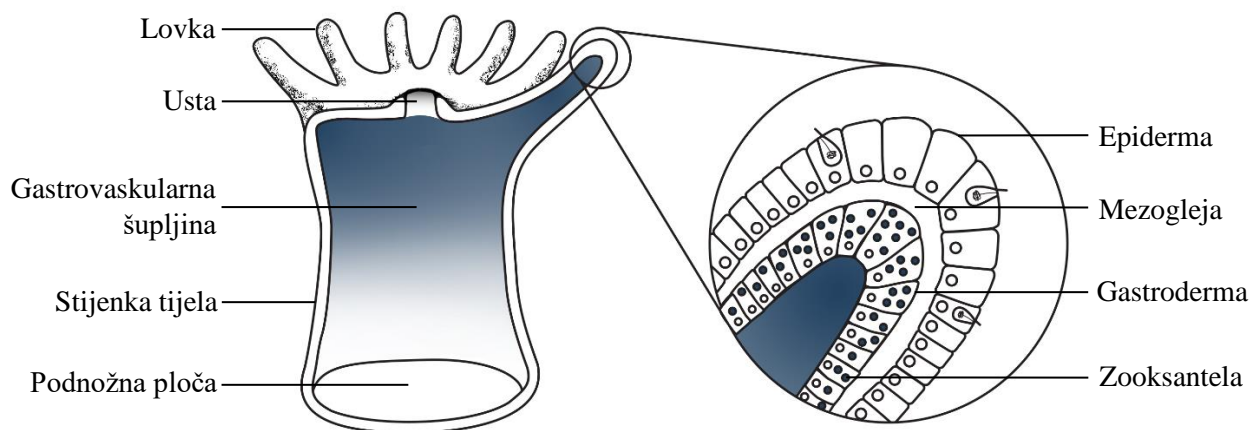
Negativan antropogeni učinak modernog doba se u velikim razmjerima odražava na ovim životinjama, pa tako i na uslugama koje one pružaju. Koralji mogu biti ugroženi na lokalnoj razini kroz prevelik i neodrživ ribolov, onečišćenje mora i slivova, razvitak ljudskih aktivnosti na obalama mora te sakupljanje koralja iz prirodnih staništa; ili pak na globalnoj razini kroz acidifikaciju mora, povišenje razine mora te, možda najznačajnije, kroz zagrijavanje mora (Burke i sur. 2011). Ovi stresori uzrokuju različite negativne učinke. Izgradnja na obalama, sakupljanje koralja te destruktivno ribarenje, a posebice kočarenje i korištenje eksploziva, mogu uzrokovati potpunu devastaciju tijela koralja i koraljnih grebena. Onečišćenje, primjerice umjetnim gnojivima, može uzrokovati pretjerani rast populacija alga koje kao takve „guše“ koralje, dok drugi onečišćivači mogu izravno utjecati na koralje narušavajući im homeostazu (NOAA n.d.). Acidifikacija uzrokuje slabljenje vapnenačkog skeleta i sprječava dodatne izgradnje skeleta (Mollica i sur. 2018), povišenje razine mora prestiže brzinu kojom koralji mogu rasti (Perry i sur. 2018), a zagrijavanje mora uzrokuje izbjeljivanje koralja – pojavu odgovornu za gubitak čak 14% svjetskih koralja u razdoblju od 10 godina (Souter i sur. 2021). Ovi su faktori često prisutni zajedno povećavajući osjetljivost i ugroženost koralja (Burke i sur. 2011).

Zbog zabilježene povišene stope mortaliteta, velik broj istraživanja nastoji objasniti upravo utjecaj povišene temperature mora na koralje i koraljne grebene. Većina studija makroskopski i fotometrijski opisuje izbjeljivanje koralja, rasprostranjenost izbjeljivanja, stopu smrtnosti koralja uslijed izbjeljivanja i sl., dok je manje poznato što se zaista događa na razini stanica, odnosno tkiva.

2. O koraljima i njihovim tkivima

Koralji (lat. Anthozoa) su sjedilački organizmi koji obitavaju isključivo u morima. Prvi koralji pojavili su se u kambriju (Pratt i sur. 2001), a danas razlikujemo oko 6 000 vrsta (Habdija i sur. 2011). Tijelo im je u obliku polipa (sl. 1) – podnožnom pločom pričvršćeni su za podlogu, a cilindrično tijelo im završava vijencem lovki. Lovke okružuju usta koja vode u gastrovaskularnu šupljinu životinje gdje se odvija probava. Ovakvi polipi mogu živjeti samostalno poput, primjerice, moruzgvi ili pak kolonijalno u različitim vrstama i veličinama zadruga. Unutar zadruga, polipi pojedinačnih jedinki koralja usađeni su u zajedničku masu zajednice te su im kroz nju gastrovaskularne šupljine međusobno povezane. Određeni koralji, najčešće zadružni, stvaraju i opsežne skelete od kalcijeva karbonata (npr. kameni koralji) (Habdija i sur. 2011).

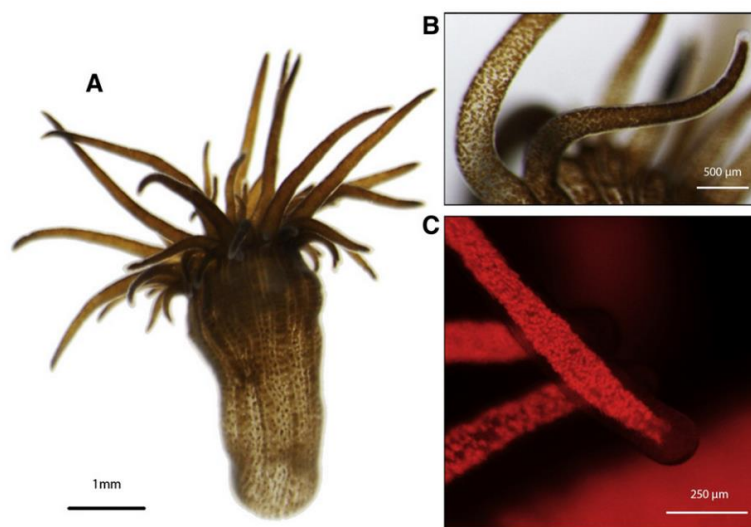
Koralji su morfološki jednostavne životinje te im se tijelo sastoji od samo dvije vrste pravog tkiva, a to su epiderma i gastroderma. Između njih nalazi se mezogleja – sloj od želatinozne tvari s raspršenim ameboidnim stanicama (sl. 1). Epiderma je vanjsko pokrovno tkivo. Sačinjeno je od epitelno-mišićnih stanica, živčanih stanica, intersticijalnih stanica i žarnih stanica. Ovim tkivom životinja prima podražaje te je epitelne i žarne stanice štite. Gastroderma je unutrašnje tkivo koralja te ono okružuje gastrovaskularnu šupljinu životinje. Čine ga enzimatsko-žljezdane stanice, živčane stanice te, najznačajnije, gastrodermalno-mišićne stanice. Gastrodermalno-mišićne stanice obavljaju funkciju unutarstanične probave – hrana kroz usta ulazi u gastrovaskularnu šupljinu koralja gdje se razgrađuje enzimima te naposljetku fagocitozom ulazi u gastrodermalno-mišićne stanice gdje biva probavljena (Habdija i sur. 2011).



Slika 1. Građa polipa i koraljnog tkiva (preuzeto i prilagođeno iz Habdija i sur. 2011; Sheppard 2021).

2.1. Simbioza koralja i alga

Gastrodermalno-mišićne stanice posebno su zanimljive jer im citoplazmu nastanjuju jednostanični fotosintetski organizmi – alge (sl. 2). Smatra se kako koralji inicijalno primaju alge iz slobodne vode poput hrane te ih nastoje probaviti, međutim, ove alge prekinu probavu te dolazi do uspostavljanja simbioze (Fransolet i sur. 2012). Alge koje nastanjuju koralje su zooxantele, neformalna skupina dinoflagelata koja ima sposobnost ulaziti u simbiozu s nekim žarnjacima, mekušcima, spužvama i praživotinjama. Prisutne su kod koralja fotičke zone, posebice kod onih koje grade grebene, a uglavnom se radi o jedinkama roda *Symbiodinium* (Birkeland 1997).



Slika 2. Distribucija zooxantela unutar tijela moruzgve *Aiptasia pallida*. Vidljiva je rasprostranjenost žuto-smeđih alga kroz cijelo tijelo (A) te nedostatak alga u samom vrhu lovki (B i C) što ukazuje na njihovu prisutnost u gastrodermi koja završava prije vrhova lovki (preuzeto iz Fransolet i sur. 2012).

Ova simbioza je u obliku mutualizma, odnosno oba člana imaju korist od nje. Simbiotske alge su fotosintetski aktivne te primaju anorganski ugljik iz okolne vode (HCO_3^-) ili iz koralja domaćina (CO_2) kojeg onda fiksiraju tijekom Calvinovog ciklusa. Pomoću fiksiranog ugljika simbiot može sintetizirati razne organske spojeve, primjerice aminokiseline i ugljikohidrate, od kojih se većina predaje domaćinu kako bi on nesmetano obavljao procese metabolizma, rasta i sl. u okolišu s manjkom nutrijenata. Također, simbioti primaju amonijak nastao kao nusprodukt metabolizma domaćina te ga iskorištavaju u stvaranju aminokiselina i tako provode recikliranje dušika (Davy i sur. 2012). Koralji osim što dobivaju ove i slične spojeve simbiotu, osiguravaju i sigurno stanište za alge. Sve izmjene tvari te komunikacija između koralja i alga odvijaju se preko simbiosoma –

vakuolne membrane koja okružuje algu unutar stanice koralja (Wakefield i Kempf 2001). Smatra se kako nastaje iz fagosoma kojim je koralj nastojao probaviti algu (Fransolet i sur. 2012).

Populacija alga unutar tkiva koralja aktivno se regulira. Višak simbionata se dnevno izbacuje iz organizma domaćina raznim mehanizmima, a njihova proliferacija je i ograničena dostupnošću tvari unutar holobionta. Primjerice, količina dušika dostupna unutar koralja predstavlja ograničavajući čimbenik za stvaranje prevelikog broja stanica simbionata (Rädecker i sur. 2021). Uočene su i kontinuirane godišnje varijacije u broju simbionata unutar koralja gdje okolišni čimbenici imaju izravan učinak na veličinu njihove populacije (Brown i sur. 1999). Ekstremni okolišni uvjeti imaju posebno drastičan utjecaj na ovo simbiozu i količinu simbionata unutar koralja, što će biti i prikazano u sljedećim poglavljima.

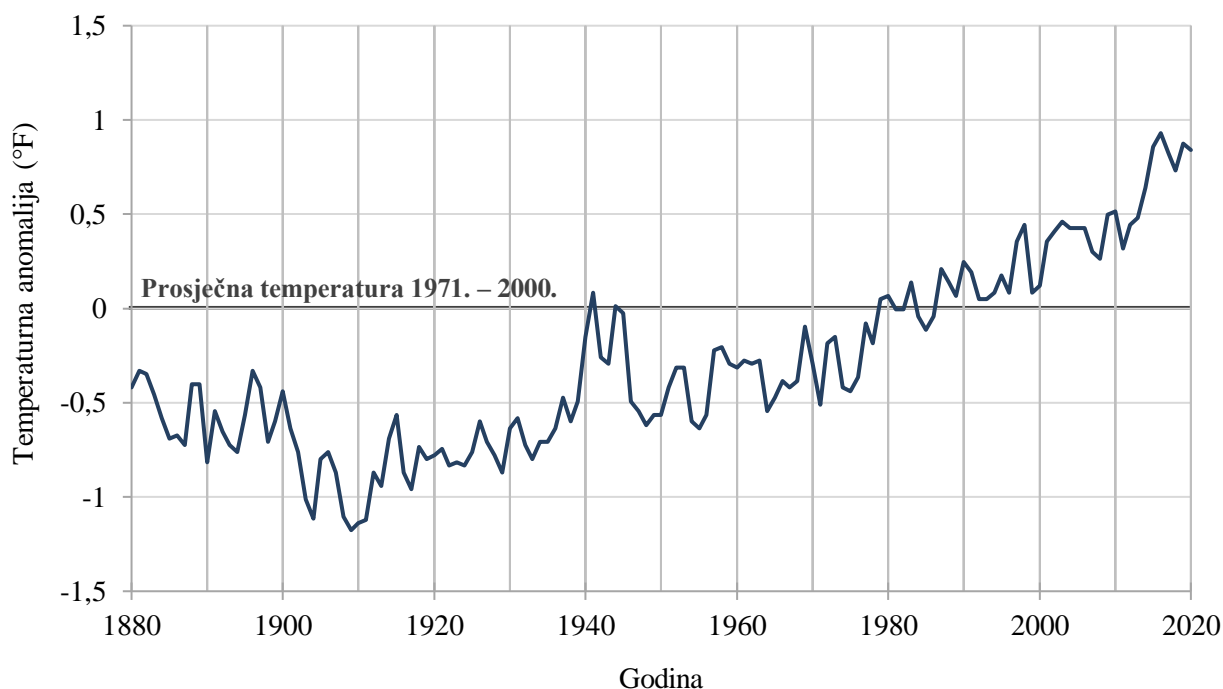
2.2. Koraljni grebeni

Izgradnja koraljnih grebena je bitna značajka koralja. Bazu koraljnih grebena čine zadruge hermatipičnih koralja i njihovi vapnenački egzoskeleti, ali i neke druge skupine organizama koje odlažu vapnenac (spužve, bakterije i alge). Oko ovakve baze sakuplja se najraznolikiji i najbujniji život morskog staništa. Jedan od najvažnijih razloga bioraznolikosti u području koraljnih grebena jest njihova mogućnost pružanja sigurnog staništa različitim algama, ribama, mekušcima, bodljikašima i sl. Koraljni grebeni često zauzimaju velike površine i grade trodimenzionalne strukture unutar kojih organizmi mogu obitavati (Knowlton i sur. 2010). Pokazano je kako predstavljaju stanište za barem 1/3 svih vrsta morskih organizama, dok zauzimaju samo 0,1% Zemljine površine (Reaka-Kudla 1997). Ovakva raznolikost omogućava i zatvoreno kruženje nutrijenata – prisutni su primarni proizvođači, biljojedi i svejedi, ali i razlagači (Habdija i sur. 2011). Koraljni grebeni svojim bogatstvom nutrijenata predstavljaju oazu u inače „praznim“ tropskim morima i oceanima što također pridonosi velikoj količini života unutar njih. Kako se ova dostupnost nutrijenata oslanja na dostupnost Sunčeve energije primarnim proizvođačima, najuspješniji koraljni grebeni razvijaju se u plitkim tropskim morima Tihog, Atlantskog i Indijskog oceana između sjeverne i južne obratnice gdje je prisutna prozirnost mora, duga insolacija i temperature iznad 18 °C. Također, mora predstavljaju izvor za više od 50% kisika Zemljine atmosfere (NOAA 2023a) te su velikim dijelom za to zaslužni upravo koraljni grebeni kao staništa mnogobrojnih fotosintetski aktivnih alga (Silveira i sur. 2017).

3. Zagrijavanje mora

Globalno zatopljenje uzrokovano pretjeranom emisijom stakleničkih plinova u Zemljinu atmosferu ima posebno veliki utjecaj na svjetska mora i oceane. Zbog velikog toplinskog kapaciteta vode koja prekriva više od 2/3 našega planeta, oceani su apsorbirali barem 90% topline zarobljene na Zemlji od 1995. godine (Levitus i sur. 2012). Ovo čini oceane glavnim rezervoarima viška topline nastale globalnim zatopljenjem, ali koliko god efikasno se ta toplina distribuirala u širine i dubine njezina ogromna količina uzrokuje mjerljive promjene u temperaturi mora.

Prema Nacionalnoj agenciji za istraživanje oceana i atmosfere (NOAA) (Huang i sur. 2017), temperatura mora je rasla kroz 20. stoljeće te nastavlja rasti u 21. stoljeću (sl. 3). Postoji skokovit rast u temperaturi 1940.-ih godina nakon čega je slijedilo smanjenje temperature. Međutim, od 1970.-ih pa sve do danas vidljiv je stabilan porast temperature mora. Od početka 20. stoljeća temperatura mora je rasla za prosječno 0,13 °C po desetljeću. Do nedavno je najviša dnevna prosječna temperatura mora bila zabilježena 2016. godine, no 31. srpnja 2023. godine taj je rekord oboren te je prosječna dnevna temperatura mora iznosila 20,96 °C (Copernicus 2023).



Slika 3. Godišnje temperaturne anomalije mora u razdoblju od 1880. godine do 2020. godine u usporedbi s prosječnom temperaturom mora iz razdoblja od 1971. godine do 2000. godine (preuzeto i prilagođeno iz EPA 2021; podaci preuzeti iz Huang i sur. 2017)

3.1. Utjecaj zagrijavanja mora na koralje

Ovako visoke temperature mora izravno utječu na njihove stanovnike onemogućavajući normalno ponašanje, hranjenje i razmnožavanje, uništavajući prirodna staništa ili pak potpunim narušavanjem fiziologije organizma. Primjerice, zabilježena su masovna umiranja riba zbog premale koncentracije kisika koja se javlja s visokim temperaturama mora (npr. Hobbs i McDonald 2010) te aktivno smanjenje areala narvala koji inače nastanjuju hladna polarna mora (Chambault i sur. 2020). Međutim, jedna od najugroženijih skupina na koju utječe visoka temperature mora jesu upravo koralji, kao i njihovi koraljni grebeni.

Tkiva koralja su pod utjecajem povišene temperature mora podložna pojavi specifičnoj za njihovu simbiozu s zooxantelama – izbjeljivanju (eng. *coral bleaching*). Izbjeljivanje koralja podrazumijeva gubitak simbiotskih alga iz gastrodermalnog tkiva domaćina. Naziv „izbjeljivanje“ dolazi iz toga što zooxantele imaju specifičnu žuto-smeđu boju koja pridonosi boji koralja, a njihovim gubitkom koralj izgleda blijedo. Izbjeljivanje koralja događa se kao obrambeni odgovor na temperaturni stres, ali često postaje nekontrolirano i završava smrću koralja (Weis 2008).

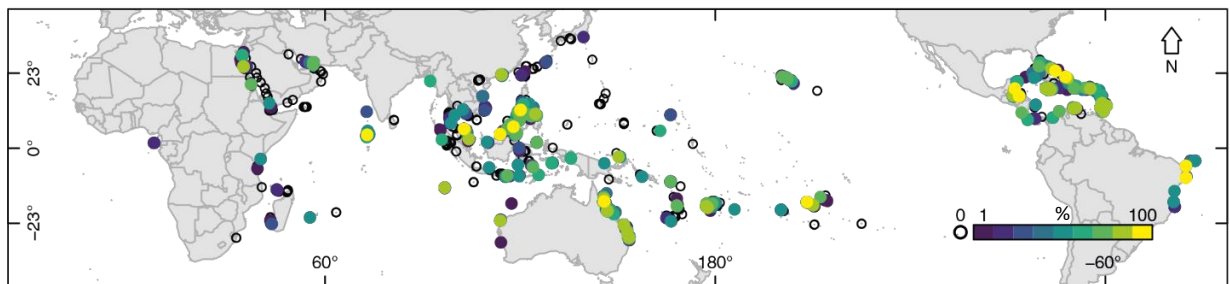
Izbjeljeni koralji nisu mrtvi, ali nedostatak simbionata te oštećenje tkiva nastalo samim izbjeljivanjem drastično utječu na njih. Kod koralja čija se tkiva izrazito oštete tijekom epizode izbjeljivanja smrt nastupa prilikom, odnosno odmah nakon izbjeljivanja – dolazi do prevelikog poremećaja fiziologije koralja te organizam takvo oštećenje ne može podnijeti (Ross 2008). Smrt može nastupiti i odgođeno, odnosno do nekoliko tjedana ili mjeseci nakon izbjeljivanja – koralj kojemu tkivo nije značajno oštećeno ostaje živjeti, ali bez simbionata. Dok neki koralji ovakvo stanje mogu preživjeti samo nekoliko dana prije nego što umru od nedostatka nutrijenata, postoje i koralji koji su uspješni heterotrofi te se u ovakvom stanju mogu uzdržavati i do nekoliko mjeseci (Reef Resilience Network 2023). Koralji koji prežive epizodu izbjeljivanja ponekad se uspiju vratiti u stanje prije izbjeljivanja. S obzirom da u slobodnoj vodi postoji „rezervoar“ zooxantela, koralji koji su prošli izbjeljivanje mogu ih natrag primiti prilikom povratka normalnih uvjeta u okolišu (Fransolet i sur. 2012).

Smatra se da je izbjeljivanje koralja normalan proces regulacije koji se odvija i bez visokih temperatura mora (Stambler 2010) te se odvija u manjoj mjeri kao odgovor na fiziološki stres. Međutim, trenutne, ali i prognozirane buduće stope izbjeljivanja mogle bi uzrokovati globalnu smrtnost koralja i koraljnih grebena.

3.2. Vremenski i prostorni razmjeri izbjeljivanja koralja

Globalne promjene temperature mora uzrokuju izbjeljivanje koralja na globalnoj skali. Prvo masovno izbjeljivanje koralja u modernom dobu dogodilo se 1998. godine kada su snažni El Niño i El Nina uzrokovali visoke anomalije temperature mora (Wilkinson 1998). Ovaj jedan događaj izbjeljivanja uzrokovao je smrt 8% svjetskih koralja. Nakon izbjeljivanja 1998. godine, koralji su se uspjeli oporaviti te se stradalih 8% vratilo do 2009. godine. Međutim, od 2009. godine do 2018. godine temperaturne anomalije mora dosegle su nove vrhunce te je izgubljeno čak 14% svjetskih koralja. Ovako drastični rezultati pripisuju se učestalim masovnim epizodama izbjeljivanja koralja koje ne ostavljaju dovoljno vremena za oporavak, već se ponavljaju dok su koralji još uvijek osjetljivi (Souter i sur. 2021).

Dok je kod masovnog izbjeljivanja koralja 1998. godine uočen regionalni efekt, izbjeljivanje u zadnjem desetljeću odvija se na globalnoj skali (sl. 4) (Souter i sur. 2021). Primijećena su manja odstupanja, odnosno manje stope izbjeljivanja u određenim regijama što bi moglo ukazivati na prilagodbu tamošnjih koralja na više temperature (Sully i sur. 2019).



Slika 4. Rasprostranjenost izbjeljivanje koralja u razdoblju od 1998. godine do 2017. godine na 81 lokaliteta s razvijenim koraljnim grebenima. Bijeli kružići ukazuju na područja bez izbjeljivanja, obojani kružići ukazuju na područja sa zabilježenim izbjeljivanjem koralja u razmjeru od 1% (plava boja) do 100% (žuta boja) (preuzeto iz Sully i sur. 2019).

4. Degradacija tkiva koralja – izbjeljivanje na razini stanice

Izbjeljivanje koralja jasno je vidljivo i evidentirano te postaje sve češća pojava. Negativni učinci devastacije koralja i koraljnih grebena na globalnoj razini pozivaju na pronalazak rješenja ovoga problema, a za to je potrebno razumjeti mehanizme unutar holobionta koji dovode do njegova odumiranja. Predloženi su razni modeli koji objašnjavaju što započinje disfunkciju simbioze (npr. Downs i sur. 2002; Jury i sur. 2022; Rådecker i sur. 2021) te na koji se način ona raspada (Gates i sur. 1992). Ovi modeli su često međusobno kontradiktorni i još uvijek se ne razumije jedinstveni način na koji dolazi do izbjeljivanja koralja, ali danjim istraživanjima utjecaja povišene temperature na koralje stvara se sve jasnija slika kojom ćemo razumjeti neravnotežu simbioze koralja i alga te je potencijalno spriječiti.

4.1. Okidači izbjeljivanja koralja

Koralji pod temperaturnim stresom počinju gubiti svoje simbiote nakon čega često dolazi do odumiranja tkiva zbog nedostatka nutrijenata. Međutim, što točno u stanicama domaćina uzrokuje gubitak simbiotskih alga prilikom povišenih temperatura mora nije jasno određeno. S obzirom da se tijekom povišene vanjske temperature molekularna struktura stanice naglo i raznoliko promjeni, mnoge molekule, odnosno promjene njihovih koncentracija, mogu se smatrati „okidačima“ izbjeljivanja koralja. Njihova prisutnost ili povećana koncentracija ima negativan utjecaj na domaćina te vjerojatno uzrokuje izbacivanje simbionata.

4.1.1. ROS kao okidači

Dugi niz godina vodeća hipoteza o određenom „okidaču“ bila je tzv. oksidativna teorija izbjeljivanja (Downs i sur. 2002). Naime, visoka temperatura i pojačana sunčeva radijacija mogu poremetiti uobičajen tijek fotosinteze unutar simbiotskih alga tako da oštete potrebne enzime, fotosintetski aktivna mjesta ili samu tilakoidnu membranu. Ovi poremećaji dovode do nakupljanja viška elektrona koji sada ne mogu sudjelovati u fotosintezi. Kako se ne iskorištavaju za svoje uobičajene potrebe kemiosmoze, reagiraju s kisikom u kloroplastu i stvaraju velike količine reaktivnih kisikovih spojeva, skraćeno ROS (eng. *reactive oxygen species*). To su superoksidni radikal (O_2^-), vodikov peroksid (H_2O_2), hidroksilni radikal ($OH\cdot$) te singletni kisik (1O_2). ROS su normalne pojave unutar stanica koje imaju i svoju korisnu funkciju, no te su vrste visoko reaktivne

te u nekontroliranim količinama uzrokuju štetu staničnim molekulama, pa tako i procesima. Najznačajnije, oksidacijom oštećuju DNK, RNK, enzime i membrane. Upravo velika količina ROS nastala u simbiotskoj algi smatra se okidačem izbjeljivanja koralja prema oksidativnoj teoriji. Količina nastala povišenom temperaturom preopterećuje antioksidativni sustav simbionta te uzrokuje oksidativan stres, a često i staničnu smrt. ROS se počinju širiti i u domaćina gdje izazovu njegov obrambeni sustav koji radi zaštite koralja nastoji prekinuti simbiozu (Weis 2008).

Iako postoji suglasnost da se ROS stvara unutar holobionta prilikom temperaturnog stresa te je isto dokazano u brojnim eksperimentima (npr. Nielsen i sur. 2018), postavlja se pitanje je li visoka koncentracija ROS zaista prvi korak u izbjeljivanju koralja. Još uvijek ne postoji jasan prikaz odgovora domaćina na povišenu količinu ROS (Weis 2008) te se ne zna sa sigurnošću je li uopće količina ROS koja dolazi do stanice domaćina dovoljna za buran odgovor koji rezultira smrću (Roberty i Plumier 2022). Također, određena saznanja direktno negiraju povećanu količinu ROS kao okidača izbjeljivanja, primjerice: 1) simbionti često ostaju fotosintetski aktivni i nakon izlaska iz stanice domaćina izbjeljivanjem, ukazujući na simbiote koji su izbačeni i živi i s funkcionalnim fotosintetskim aparatusom (Ralph i sur. 2001); 2) prilikom eksperimentalnog povišenja temperature vode, koncentracija ROS dosiže svoj vrhunac na temperaturama značajno nižim od temperatura prilikom kojih dolazi do izbjeljivanja što može značiti da visoka koncentracija ROS nije (jedini) pokretač izbjeljivanja (Jury i sur. 2022); te 3) pronađeno je kako simbiotske alge imaju veću stopu lipidne peroksidacije (mehanizma oksidacije lipida specifičnog za visoke koncentracije ROS) prilikom uvjeta bez temperaturnog stresa nego one simbiotske alge koje su izbačene tijekom izbjeljivanja (Nielsen i Petrou 2023). Zbog ovakvih kritika oksidativna teorija izbjeljivanja često se navodi samo kao jedan segment od mogućih okidača izbjeljivanja koralja, dok novija istraživanja traže drugačije rješenje.

4.1.2. NO kao okidač

Osim ROS, često su kod holobionta pod temperaturnim stresom primijećene i visoke koncentracije dušikova oksida (NO). NO je signalna molekula koja se otpušta tijekom stresnih uvjeta te tako utječe na ekspresiju gena koji onda reguliraju organizam s obzirom na stresor. Međutim, NO sudjeluje i u imunološkom sustavu holobionta; ukoliko simbiont stvara velike količine NO tijekom temperaturnog stresa, imunološki sustav domaćina može prepoznati simbionta kao patogena i izbaciti ga iz svoje stanice. Također, domaćin može prepoznati povećanu količinu NO kao

povećanu količinu simbionata te će, radi regulacije populacije simbionata unutar svog tkiva domaćin izbaciti simbiote. U ovim slučajevima „okidač“ izbjeljivanja koralja jest NO (Jury i sur. 2022). Smatra se i kako bi ROS mogli biti signal koji započinje povećanu produkciju NO, a NO će zatim kontrolirati izbjeljivanje (Perez i Weis 2006).

Ovi mehanizmi nisu dovoljno istraženi i nije poznata njihova kompleksnost, ali postoje dokazi koje pridonose tvrdnji kako je NO važan dio izbjeljivanja koralja. Pronađeno je kako, za razliku od ROS, količina NO raste paralelno s rastom temperature (Jury i sur. 2022). To bi moglo značiti da postoji određena količina NO koja je previsoka za simbiotsku ravnotežu i uzrokuje njezin raspad. Također, izbjeljivanje je uspješno inducirano pod normalnim temperaturama inkubirajući koralje s NO donorom SNP te je uspješno inhibirano pod visokim temperaturama inkubirajući koralje s NO čistlačem cPTIO (Perez i Weis 2006).

4.1.3. Neuravnotežen protok energije i nutrijenata kao okidač

Nadalje, odgovor se traži i u cirkulaciji nutrijenata između simbionta i domaćina (Rädecker i sur. 2021). Ustanovljeno je da tijekom temperaturnog stresa koralji ulaze u stanje energetske limitiranosti zbog ograničenog pristupa ugljiku. Kao alternativni izvor energije koriste vlastite aminokiseline – dolazi do smanjenja anaboličke aktivnosti, a povećanja kataboličke aktivnosti. Probava aminokiselina ostavlja za sobom povećanu količinu dušika unutar holobionta. U holobiontu upravo dušik ima veliku ulogu u kontroli količine simbionata u tkivima koralja. Dušik je limitirajući čimbenik čije uobičajene manje količine kontroliraju proliferaciju simbiotskih alga. Stoga, u slučajevima povećane količine dušika, kao što je ovaj, dolazi do povećanja populacije simbionata unutar stanica što predstavlja problem za domaćina jer uz već limitirane izvore energije, velika količina simbionata konzumira sav fotosintetski fiksiran ugljik umjesto da višak predaje domaćinu.

Ovaj mehanizam je vidljiv u eksperimentima gdje se promjena metabolizma uočava preko ekspresije gena te je vidljiv povećani broj simbionata unutar domaćina prije samog izbjeljivanja (Rädecker i sur. 2021). Poremećaj protoka nutrijenata stvara stres stanicama domaćina od strane stanica simbionta, ali što točno uzrokuje izbacivanje simbionata iz domaćina u ovome modelu nije uočeno. Utvrđeno je kako bi oksidativni stres uzrokovan povećanom koncentracijom ROS mogao imati veći i značajniji utjecaj na simbiotski sistem koji je već kompromitiran neuravnoteženim protokom energije i nutrijenata, stoga bi uzrok izbjeljivanja mogla biti kombinacija poremećenog

ciklusa nutrijenata i oksidativne teorije izbjeljivanja. Postoje i tvrdnje kako bi prestanak translokacije ugljika od strane simbionta mogao pobuditi inače neaktivan fagosom koji okružuje simbionta. Fagosom bi onda izbacio ili probavio simbionta.

Promjene u molekularnom sastavu stanica simbionata i domaćina ovdje opisane uočene su u mnogim eksperimentima te postojanje jednog okidača ne mora negirati postojanje drugog. Njihova prisutnost prilikom temperaturnog stresa potencijalno nam govori da, kao što je već napomenuto, one zajedno, u različitim uvjetima ili pak u različitim kombinacijama djeluju u izbjeljivanju koralja.

4.2. Mehanizmi izbjeljivanja koralja

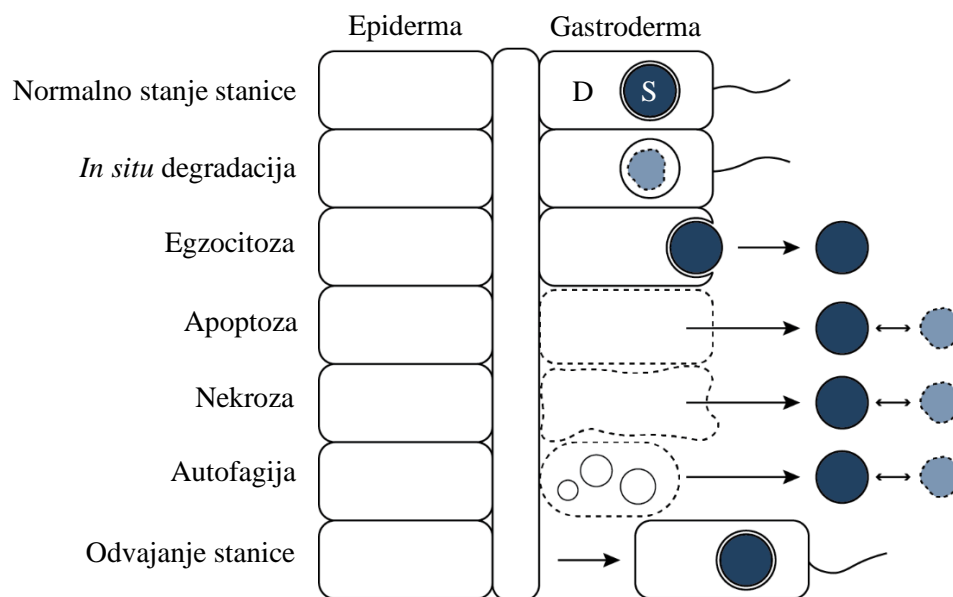
Nabrojani okidači izbjeljivanja signaliziraju stresno stanje koralju te moguću nefunkcionalnost simbionata. Koralj u toj situaciji, radi svoje zaštite i opstanka, nastoji izbaciti simbioante. Opisani su razni mehanizmi pomoću kojih koralji izbacuju simbioante, odnosno provode izbjeljivanje.

Prema mnogim radovima (npr. Weis 2008; Stambler 2010) započevši s Gates i sur. (1992), načini kojima koralji gube simbiotske alge uoči povišenih temperatura mora (sl. 5) su:

1. *In situ* degradacija simbionta unutar stanice domaćina,
2. Egzocitoza simbionta iz stanice domaćina,
3. Apoptoza stanice domaćina,
4. Nekroza stanice domaćina,
5. Autofagija stanice domaćina, i
6. Odvajanje stanice domaćina zajedno s simbiotima od ostatka tkiva domaćina.

In situ degradacija (degradacija „na mjestu“) označava uništenje simbionta te njegovu degradaciju unutar stanice domaćina. Ovo uništenje može biti pokrenuto od strane imunološkog sustava domaćina ili pak od strane samoga simbionta u obliku apoptoze ili nekroze. Apoptoza je vrsta programirane stanične smrti. Ona se provodi kontrolirano, pod vodstvom enzima kaspaza, s određenim redoslijedom promjena u stanici koje uzrokuju njenu konačnu cjelovitu inaktivaciju. Nekroza predstavlja nekontroliranu i neuređenu smrt stanice, a pokreću je razarajući agensi koji uzrokuju akumulaciju nepodnošljive štete stanici. Karakterizirana je bubrenjem stanice i staničnih organela te završava njihovim raspadanjem i smrću (Žlender 2003). Kako god dolazi do degradacije simbionta, ono što ostaje od njega biti će ili probavljeno ili izbačeno iz stanice

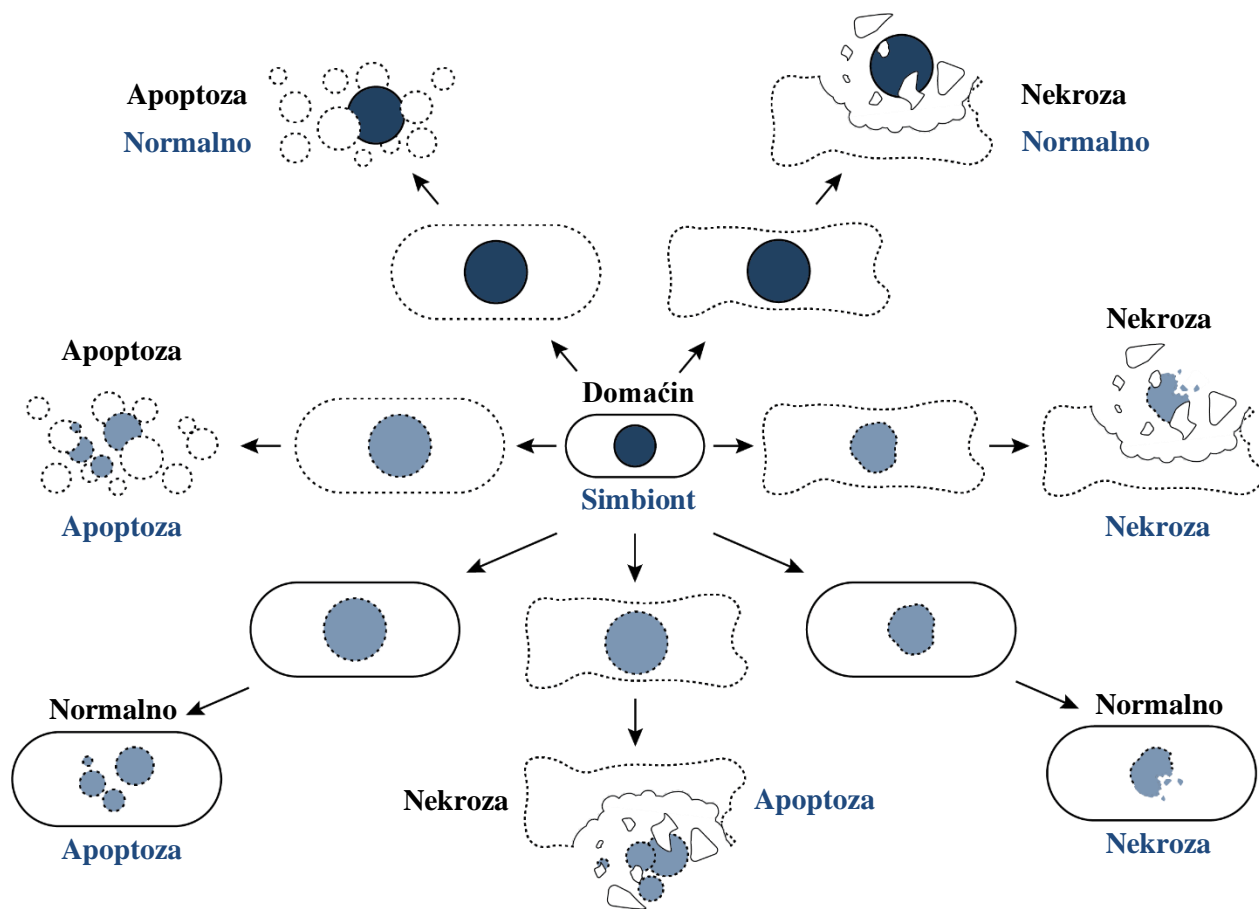
domaćina. Ukoliko visoka temperatura okoliša uzrokuje degradaciju svih stanica simbiotskih alga unutar tkiva, dolazi do izbjeljivanja koralja. *In situ* degradacija smatra se mogućom posljedicom povećane količine ROS koji služe kao okidač izbjeljivanja prema oksidativnoj teoriji izbjeljivanja (Weis 2008). ROS degradacijom svoje okoline mogu pokrenuti proces apoptoze unutar stanice, ali mogu aktivirati i imunološki sustav domaćina. Aktivacija ovih procesa primarno nije vezana za izbjeljivanje te se primjenjuje kod manjih infekcija kako bi se ostatak tkiva zaštitio od štetnih tvari – simbionti nastoje spriječiti nekontrolirano razaranje i širenje štetne tvari, a stanice domaćina žrtvuju oštećene simbionte radi zdravlja ostalih simbionata i sebe samih. Međutim, u slučaju izbjeljivanja, gubitak simbionata se odvija na razini tkiva te potencijalno uzrokuje smrt cijelog organizma.



Slika 5. Načini gubitka simbiotskih alga iz tkiva koralja; D = stanica domaćina, S = stanica simbionta (preuzeto i prilagođeno iz Gates i sur. 1992; Weis 2008; Oakley i Davy 2018).

Egzocitoza predstavlja aktivni transport simbionta iz stanice domaćina u izvanstanični prostor te ga provodi domaćin koristeći membranske mjehuriće. Izbačeni simbionti završavaju u gastrovaskularnoj šupljini domaćina otkuda zatim izlaze kroz usta (Oakley i Davy 2018). Ovi simbionti mogu biti živi i funkcionalni, ali mogu biti i oštećeni ili čak prolaziti apoptozu ili nekrozu. U svakom slučaju, isto kao i kod *in situ* degradacije, koralj ovaj mehanizam koristi kako bi se zaštitio. Međutim, egzocitozom svih simbiotskih alga iz stanica koralja doći će do njegova izbjeljivanja i smrti.

Apoptoza i nekroza stanica domaćina djeluju slično kao i kod simbiosata, ali i većine drugih organizama. Apoptozu započinju određeni unutarstanični signali, vjerojatno inducirani pod utjecajem temperaturnog stresa, dok nekrozu uzrokuje sam temperaturni stres – djeluje štetno na stanicu uzrokujući njezin raspad. Apoptoza ne uzrokuje upalne procese u okolnim tkivima. Njezini ostaci su inaktivirani i lako probavljivi, dok kod nekroze dolazi do izbacivanja staničnog sadržaja u okolni prostor gdje tvari poput enzima nadražuju tkiva te tako potiču nekrozu ostalih stanica (Žlender 2003). Simbionti unutar stanica domaćina koje prolaze apoptozu ili nekrozu mogu nakon opisanih procesa također proći staničnu smrt na jedan ili drugi način, ili pak mogu izaći iz odumrlih stanica živi (sl. 6). Smatra se kako tijekom apoptoze stanice domaćina simbionti uglavnom prolaze staničnu smrt, a tijekom nekroze stanice domaćine simbionti uglavnom ostaju živi te su izbačeni u izvanstanični prostor (Dunn i sur. 2002).



Slika 6. Moguće kombinacije apoptoze i nekroze između stanica domaćina i simbionta. Plava boja predstavlja simbionta i njegovo prikazano stanje, crna boja predstavlja domaćina i njegovo prikazano stanje (preuzeto i prilagođeno iz Dunn i sur. 2002).

Autofagija je, kao i apoptoza i nekroza, proces koji se odvija u većini organizama – gotovo sve stanice sposobne su je provoditi. Ona podrazumijeva procese gdje stanica sama probavlja svoje komponente, ili pak, kao što je u ovom slučaju, organizam probavlja svoje stanice. Probava dijelova stanica i cijelih stanica uglavnom je potaknuta njihovom disfunkcijom ili stresom, primjerice gladovanjem ili previsokom temperaturom (Murati i sur. 2022). Autofagija je, kao i apoptoza, kontrolirana stanična smrt te se smatra kako su ta dva procesa u međusobnom odnosu tijekom epizoda izbjeljivanja koralja. Točnije, Dunn i sur. (2007) uočili su kako inhibiranje samo apoptoze ili samo autofagije ne utječe na stopu izbjeljivanja koralja koji su pod temperaturnim stresom, dok inhibiranjem oba procesa stopa izbjeljivanja drastično pada. Dakle, autofagija se odvija ili zajedno s apoptozom ili je inducirana kada je apoptoza inhibirana.

Posljednje, odvajanje stanice domaćina zajedno sa simbiotima od ostatka tkiva domaćina moguće je kako tijekom temperaturnog stresa dolazi do disfunkcije adhezije između stanica domaćina (Gates i sur. 1992). Stanice domaćina s pripadajućim simbiotima izlaze u okolnu vodu gdje će stanica domaćina dezintegrirati, ostavljajući za sobom nekadašnje simbiote, sada slobodne alge. Iako je eksperimentalno uočen i opisan, ovaj proces možda nije način na koji stanice inicijalno reagiraju na povišenje temperature, već je rezultat destabilizacije tkiva domaćina uzrokovane ostalim opisanim procesima.

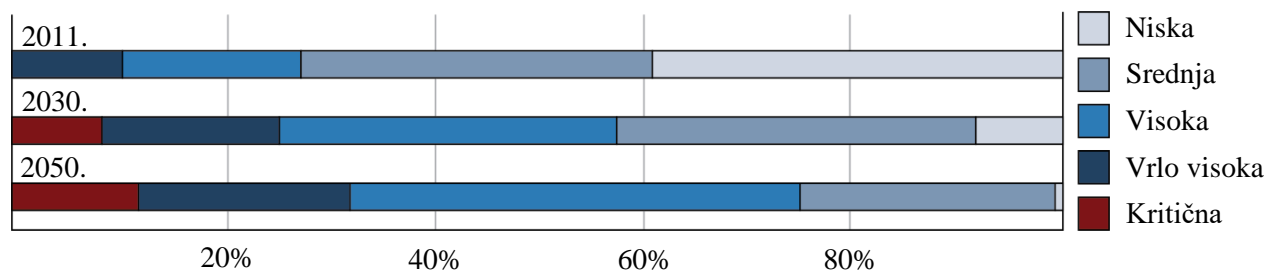
Koji od ovih mehanizama prevladava u prirodi, u kojim su oni odnosima, zašto se koji pokreće, jesu li određeni mehanizmi specifični za određene vrste i sl. još uvijek nije ustanovljeno. Postojeće studije i teorije ove tematike su malobrojne i pokazuju veliko neslaganje u svojim zaključcima. Primjerice, prema Dunn i sur. (2002; 2004) izbjeljivanje je obilježeno različitim kombinacijama apoptoze i nekroze stanica domaćina i simbionta (sl. 6). Kod stanica domaćina uočena je i apoptoza i nekroza, ali s različitim intenzitetom u različitim stadijima izbjeljivanja. Apoptoza je prisutna u većem broju stanica tijekom prvih stadija povišenja temperature – stanice nastoje kontrolirano odumirati kako bi smanjile utjecaj temperaturnog stresa na cjeloviti organizam. Međutim, kako se pritisak okoliša nastavlja tako se uređena stanična smrt ne može održavati te tkivo većinom preuzima nekontrolirana nekroza. Stanice simbionata također prolaze apoptozu i nekrozu tijekom povišenja temperature. S obzirom da simbioti tijekom apoptoze stanice domaćina najčešće također prolaze smrt, a tijekom nekroze stanice domaćina one najčešće izlaze žive, vidljiva je smanjena smrtnost alga kada nekroza preuzme apoptozu u tkivu domaćina. Bieri i sur. (2016) u

potpunosti negiraju ovakav model izbjeljivanja. Prema njihovoj studiji, prateći sve opisane mehanizme izbjeljivanja i njihovu učestalost tijekom eksperimenta, smrt stanica domaćina i simbionata igra zanemarivu ulogu u izbjeljivanju koralja. Kao prevladavajući i jedini značajan oblik izbjeljivanja navodi se egzocitoza simbionata iz stanice domaćina. Slično tako, Strychar i Sammarco (2009) nisu pronašli relevantnu učestalost apoptoze i nekroze u stanica domaćina, ali kao najčešći mehanizam izbjeljivanja navode *in situ* degradaciju stanica simbionata.

Slično kao i kod okidača izbjeljivanja, postojanje jednog mehanizma izbjeljivanja ne znači nepostojanje drugog, a isto je već i dokazano (npr. Dunn i sur. 2007). Razlog ovome mogu biti, primjerice, različiti temperaturni uvjeti primijenjeni u eksperimentima gdje velike i nagle promjene temperature rezultiraju jednim mehanizmom, a manje i sporije promjene rezultiraju drugim mehanizmom. Raznolikost mehanizama može se objasniti i u različitim vrstama koralja koje se koriste u eksperimentima ili čak u različitim vrstama simbiotskih alga unutar istog koralja tijekom jednog eksperimenta gdje bi određeni koralji ili alge bile sklonije određenim mehanizmima izbjeljivanja (Dunn i sur. 2002). Ove pretpostavke zahtijevaju dodatno i temeljito istraživanje, kao i mehanizmi izbjeljivanja općenito.

5. Budućnost koralja

Naglom rastu količine stakleničkih plinova u atmosferi, specifično CO₂, ne vidi se kraj u bliskoj budućnosti. Prosječna godišnja količina CO₂ u atmosferi 2022. godine iznosila je 417,06 ppm, čak 2,13 ppm više od 2021. godine. Rast količine CO₂ za više od 2 ppm zabilježen je već 11 godina za redom (NOAA 2023b). Zbog ovakvih trendova koji se ne nastoje aktivno zaustaviti, modeliranje budućnosti ukazuje na dodatno zagrijavanje Zemljine atmosfere, a tako i mora kroz 21. stoljeće (IPCC 2013). Predviđanja o nastavku rasta temperature mora ukazuju i na dodatnu devastaciju koralja i koraljnih grebena. Prema Burke i sur. (2011), do 2030. godine više od pola svjetskih koraljnih grebena biti će ugroženo i pod značajnim utjecajem temperaturnog stresa i acidifikacije mora, a do 2050. godine gotovo svi koraljni grebeni biti će ugroženi (sl. 7).



Slika 7. Globalno stanje ugroženosti koraljnih grebena 2011. godine te predviđena stanja 2030. i 2050. godine (preuzeto i prilagođeno iz Burke i sur. 2011).

Vidljivo je kako će se trend izbjeljivanja koralja nastaviti osim ako se koralji i njihovi endosimbionti ne prilagode rastućim temperaturama mora. Jedna od najefikasnijih opisanih prilagodbi koralja predstavlja „zamjenu“ temperaturno osjetljivih simbiotskih alga iz tkiva domaćina sa simbiotskim algama više temperaturne tolerancije (Rowan 2004). Favoriziranje ovakvih alga prilikom sve češćih razdoblja temperaturnog stresa potiče i njihovu proliferaciju, širenje i daljnju evoluciju u smjeru tolerancije sve viših temperatura mora (Sully i sur. 2019).

Prema Sully i sur. (2019), vidljive su određene regije svijeta koje bi mogle ukazivati na upravo ovakve prilagodbe. Uočeno je kako je stopa izbjeljivanja koralja kroz zadnja dva desetljeća znatno veća na geografskim širinama od 15° do 20° nego što je uz ekvator (sl. 4). Ova pojava može se objasniti visokom raznolikošću vrsta koralja i alga, ali i općenitim višim temperaturama mora na ekvatorijalnom području. Naime, među visokom genotipskom raznolikošću koralja i alga nalaze se i vrste s visokom temperaturnom tolerancijom koje se prirodno selektiraju prilikom povišenja

temperatura mora. Također, općenito prisutne više temperature mora na ovim geografskim širinama potencijalno omogućuju njihovim koraljima lakšu prilagodbu na razdoblja temperaturnog stresa. Slično je uočeno i na manjim područjima specifičnim po visokim temperaturnim anomalijama mora – koralji i alge su vjerojatno bolje prilagođeni ekstremima, stoga proživljavaju manju stopu izbjeljivanja.

Pozitivan utjecaj prilagodbi koralja je i statistički zabilježen na globalnoj skali – izbjeljivanje koralja zbiva se na višoj temperaturi mora nego što je to bilo prije. Prosječna temperatura izbjeljivanja u podacima od 1996. godine do 2008. godine bila je 28,1 °C, dok je od 2007. godine do 2017. godine iznosila 28,7 °C (Sully i sur. 2019). Iako 0,6 °C pomaka u temperaturnoj toleranciji predstavlja zaista veliki uspjeh, smrtnost koralja u tom razdoblju je svejedno bila devastirajuća. Koralji se svakako prilagođavaju te preživljavaju neviđeno visoke temperature, ali postavlja se pitanje hoće li oni svojim prilagodbama uspjeh dostići rastuće temperature mora.

6. Zaključak

Povišena temperatura mora uzrokuje izbjeljivanje tkiva koralja, odnosno gubitak simbiotskih alga. Dolazi do temperaturnog stresa stanica simbionata što domaćin prepoznaje i time započne proces izbacivanja ovakvih simbionata iz tijela koralja. Izbacivanje simbionata može podrazumijevati mehanizme koji ne štete stanici domaćina, kao što su to *in situ* degradacija i egzocitoza, ili pak mehanizme kojima se žrtvuje i stanica domaćina, kao što su apoptoza i nekroza. U svakom slučaju, ukoliko izbjeljeli koralj u određenom vremenskom periodu ne primi natrag simbiotske alge, on će bez njih umrijeti od nedostatka nutrijenata.

Prognozira se kako će se trend zagrijavanja mora nastaviti, a time i smrtnost koralja povećavati. Važnost koralja i koraljnih grebena, posebno radi bioraznolikosti koja u morima postoji radi njih, poziva na njihovo očuvanje. Ovo je težak zadatak, pogotovo jer su glavne prijetnje koraljima rasprostranjene na globalnoj razini te uzrokovane ljudskim aktivnostima koje je teško iskorijeniti. Međutim, njihova „priča“ služi kao još jedan razlog i dodatna motivacija za aktivno suzbijanje emisije stakleničkih plinova i globalnog zatopljenja.

7. Literatura

- Bieri, T., Onishi, M., Xiang, T., Grossman, A.R. i Pringle, J.R (2016): Relative contributions of various cellular mechanisms to loss of algae during cnidarian bleaching. *PLoS One*, 11(4), p.e0152693.
- Birkeland, C. (1997): *Life and death of coral reefs*. Chapman & Hall, New York.
- Brown, B.E., Dunne, R.P., Ambarsari, I., Le Tissier, M.D.A. i Satapoomin, U. (1999): Seasonal fluctuations in environmental factors and variations in symbiotic algae and chlorophyll pigments in four Indo-Pacific coral species. *Marine Ecology Progress Series* 191: 53-69.
- Burke, L., Reytar, K., Spalding, M. i Perry, A. (2011): *Reefs at risk revisited*. World Resources Institute, Washington D.C.
- Chambault, P., Tervo, O.M., Garde, E., Hansen, R.G., Blackwell, S.B., Williams, T.M., Dietz, R., Albertsen, C.M., Laidre, K.L., Nielsen, N.H. i Richard, P. (2020): The impact of rising sea temperatures on an Arctic top predator, the narwhal. *Scientific Reports*, 10(1), p.18678.
- Copernicus (2023): July 2023 sees multiple global temperature records broken. <https://climate.copernicus.eu/july-2023-sees-multiple-global-temperature-records-broken> (pristupljeno 29.8.2023.).
- Coral Reef Alliance (2021): Coral reefs 101: Why care about reefs?. <https://coral.org/en/coral-reefs-101/why-care-about-reefs/> (pristupljeno 29.8.2023.).
- Davy, S.K., Allemand, D. i Weis, V.M. (2012): Cell biology of cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 76: 229-261.
- Downs, C.A., Fauth, J.E., Halas, J.C., Dustan, P., Bemiss, J. i Woodley, C.M. (2002): Oxidative stress and seasonal coral bleaching. *Free Radical Biology and Medicine* 33: 533-543.
- Dunn, S.R., Bythell, J.C., Le Tissier, M.D., Burnett, W.J. i Thomason, J.C. (2002): Programmed cell death and cell necrosis activity during hyperthermic stress-induced bleaching of the symbiotic sea anemone *Aiptasia* sp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272: 29-53.

Dunn, S.R., Schnitzler, C.E. i Weis, V.M. (2007): Apoptosis and autophagy as mechanisms of dinoflagellate symbiont release during cnidarian bleaching: every which way you lose. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 3079-3085.

Dunn, S.R., Thomason, J.C., Le Tissier, M.D.A. i Bythell, J.C. (2004): Heat stress induces different forms of cell death in sea anemones and their endosymbiotic algae depending on temperature and duration. *Cell Death & Differentiation* 11: 1213-1222.

EPA (2021): Climate Change Indicators: Sea Surface Temperature. <https://www.epa.gov/climate-indicators/climate-change-indicators-sea-surface-temperature> (pristupljeno 29.8.2023.).

Fransolet, D., Roberty, S. i Plumier, J.C. (2012): Establishment of endosymbiosis: the case of cnidarians and Symbiodinium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 420: 1-7.

Gates, R.D., Baghdasarian, G. i Muscatine, L. (1992): Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: implications for coral bleaching. *The Biological Bulletin* 182: 324-332.

Hobbs, J.P. i McDonald, C.A. (2010): Increased seawater temperature and decreased dissolved oxygen triggers fish kill at the Cocos (Keeling) Islands, Indian Ocean. *Journal of Fish Biology* 77: 1219-1229.

Huang, B., Thorne, P.W., Banzon, V.F., Boyer, T., Chepurin, G., Lawrimore, J.H., Menne, M.J., Smith, T.M., Vose R.S. i Zhang H. (2017): NOAA Extended Reconstructed Sea Surface Temperature (ERSST), Version 5. NOAA National Centers for Environmental Information. doi:10.7289/V5T72FNM

IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge i New York.

Jones, R.J. (2008) Coral bleaching, bleaching-induced mortality, and the adaptive significance of the bleaching response. *Marine Biology* 154: 65-80.

Jury, C.P., Boeing, B.M., Trapido-Rosenthal, H., Gates, R.D. i Toonen, R.J. (2022): Nitric oxide production rather than oxidative stress and cell death is associated with the onset of coral bleaching in *Pocillopora acuta*. *PeerJ*, 10, p.e13321.

Knowlton, N., Brainard, R.E., Fisher, R., Moews, M., Plaisance, L. i Caley, M.J. (2010): Coral reef biodiversity. *Life in the world's oceans: diversity distribution and abundance*, 65-74.

Levitus, S., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Baranova, O.K., Garcia, H.E., Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Reagan, J.R., Seidov, D., Yarosh, E.S. i Zweng, M.M. (2012): World ocean heat content and thermosteric sea level change (0–2000 m), 1955–2010. *Geophysical Research Letters* 39.

Mollica, N.R., Guo, W., Cohen, A.L., Huang, K.F., Foster, G.L., Donald, H.K. i Solow, A.R. (2018): Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: 1754-1759.

Murati, T., Drenški, M., Miletić, M. i Kmetič, I. (2022): Molekularni mehanizmi i morfološka obilježja autofagije. *Hrvatski časopis za prehrambenu tehnologiju, biotehnologiju i nutricionizam* 17: 65-71.

Nielsen, D.A. i Petrou, K. (2023): Lipid stores reveal the state of the coral-algae symbiosis at the single-cell level. *ISME communications*, 3(1), p.29.

Nielsen, D.A., Petrou, K. i Gates, R.D. (2018): Coral bleaching from a single cell perspective. *The ISME Journal* 12: 1558-1567.

NOAA (2023a): How much oxygen comes from the ocean? <https://oceanservice.noaa.gov/facts/ocean-oxygen.html> (pristupljeno 29.8.2023.).

NOAA (2023b): Greenhouse gases continued to increase rapidly in 2022. <https://www.noaa.gov/news-release/greenhouse-gases-continued-to-increase-rapidly-in-2022> (pristupljeno 29.8.2023.)

NOAA (n.d.): Corals Tutorial: Anthropogenic (Human) Threats to Corals. https://oceanservice.noaa.gov/education/tutorial_corals/coral09_humanthreats.html (pristupljeno 29.8.2023.).

Oakley, C.A. i Davy, S.K. (2018): Cell biology of coral bleaching. U: Oppen, M.J.H., Lough, J.M. (ur.) *Coral bleaching: patterns, processes, causes and consequences*. Springer Berlin, Heidelberg, str. 189-211.

Perez, S. i Weis, V. (2006): Nitric oxide and cnidarian bleaching: an eviction notice mediates breakdown of a symbiosis. *Journal of Experimental Biology* 209: 2804-2810.

Perry, C.T., Alvarez-Filip, L., Graham, N.A., Mumby, P.J., Wilson, S.K., Kench, P.S., Manzello, D.P., Morgan, K.M., Slangen, A., Thomson, D.P. i Januchowski-Hartley, F. (2018): Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature* 558: 396-400.

Pratt, B.R., Spincer, B.R., Wood, R.A. i Zhuravlev, A.Y. (2000): Ecology and evolution of Cambrian reefs. U: Zhuravlev, A.Y., Riding, R. (ur.) *The ecology of the Cambrian radiation*. Columbia University Press, str. 254-274.

Rädecker, N., Pogoreutz, C., Gegner, H.M., Cárdenas, A., Roth, F., Bougoure, J., Guagliardo, P., Wild, C., Pernice, M., Raina, J.B. i Meibom, A. (2021): Heat stress destabilizes symbiotic nutrient cycling in corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(5), p.e2022653118.

Ralph, P.J., Gademann, R. i Larkum, A.W. (2001): Zooxanthellae expelled from bleached corals at 33°C are photosynthetically competent. *Marine Ecology Progress Series* 220: 163-168.

Reaka-Kudla, M.L. (1997): The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*, 2, p.551.

Reef Resilience Network (2023): Threats: Bleaching. <https://reefresilience.org/stressors/bleaching/> (pristupljeno 29.8.2023.)

Roberty, S. i Plumier, J.C. (2022): Bleaching physiology: who's the 'weakest link' – host vs. symbiont?. *Emerging Topics in Life Sciences* 6: 17-32.

Rowan, R. (2004): Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature*, 430: 742-742.

Silveira, C.B., Cavalcanti, G.S., Walter, J.M., Silva-Lima, A.W., Dinsdale, E.A., Bourne, D.G., Thompson, C.C. i Thompson, F.L. (2017): Microbial processes driving coral reef organic carbon flow. *FEMS microbiology reviews* 41: 575-595.

Souter, D., Planes, S., Wicquart, J., Logan, M., Obura, D. i Staub, F. (2021): Status of coral reefs of the world: 2020. Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN), International Coral Reef Initiative (ICRI).

Stambler, N. (2010): Coral symbiosis under stress. *Symbioses and Stress: Joint Ventures in Biology*, 197-224.

Stambler, N. (2010): Coral symbiosis under stress. U: Seckbach, J., Grube, M. (ur.) *Symbioses and Stress: Joint Ventures in Biology*. Springer Dordrecht, str. 197-224.

Strychar, K.B. i Sammarco, P.W. (2009): Exaptation in corals to high seawater temperatures: Low concentrations of apoptotic and necrotic cells in host coral tissue under bleaching conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 31-42.

Sully, S., Burkepile, D.E., Donovan, M.K., Hodgson, G. i Van Woesik, R. (2019): A global analysis of coral bleaching over the past two decades. *Nature communications*, 10(1), p.1264.

Wakefield, T.S. i Kempf, S.C. (2001): Development of host-and symbiont-specific monoclonal antibodies and confirmation of the origin of the symbiosome membrane in a cnidarian–dinoflagellate symbiosis. *The Biological Bulletin* 200: 127-143.

Weis, V.M. (2008): Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *Journal of Experimental Biology* 211: 3059-3066.

Wilkinson, C.P. (1998): The 1997-1998 mass bleaching event around the world.

Žlender, V. (2003): Apoptoza-programirana smrt stanice. *Arhiv za higijenu rada i toksikologiju* 54: 267-274.