Značaj, bioraznolikosti i dinamika kokolitoforida u obalnom području istočnog djela sjevernog Jadrana

Godrijan, Jelena

Doctoral thesis / Disertacija

2015

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:217:158917

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

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

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb



Sveučilište u Zagrebu

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
GEOLOŠKI ODSJEK

Jelena Godrijan

ZNAČAJ, BIORAZNOLIKOSTI I DINAMIKA KOKOLITOFORIDA U OBALNOM PODRUČJU ISTOČNOGA DIJELA SJEVERNOGA JADRANA

DOKTORSKI RAD

Zagreb, 2015.



University of Zagreb

FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT OF GEOLOGY

Jelena Godrijan

IMPORTANCE, BIODIVERSITY AND DYNAMICS OF COCCOLITHOPHORIDS IN THE COASTAL AREA OF THE NORTH-EASTERN ADRIATIC SEA

DOCTORAL THESIS

Zagreb, 2015

Sveučilište u Zagrebu

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
GEOLOŠKI ODSJEK

Jelena Godrijan

ZNAČAJ, BIORAZNOLIKOSTI I DINAMIKA KOKOLITOFORIDA U OBALNOM PODRUČJU ISTOČNOGA DIJELA SJEVERNOGA JADRANA

DOKTORSKI RAD

Mentor: dr.sc.Robert Precali

Zagreb, 2015.

University of Zagreb

FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT OF GEOLOGY

Jelena Godrijan

IMPORTANCE, BIODIVERSITY AND DYNAMICS OF COCCOLITHOPHORIDS IN THE COASTAL AREA OF THE NORTH-EASTERN ADRIATIC SEA

DOCTORAL THESIS

Supervisor: dr.sc.Robert Precali

Zagreb, 2015

Hvala…

Hvala mentoru dr. sc. Robertu Precaliju na podršci, razumijevanju, savjetima i slobodi koju mi je pružio u mom znanstvenom radu i napredovanju.

Hvala svim CIM-ovcima, posebno članovima laboratorija za procese u ekosustavu mora za sve tijekom ovih godina. Posebno hvala dr. sc. Danilu Degobbisu na prvotnoj potpori pri ulasku u svijet znanosti te Jasni, Giti i Paolu na nesebičnoj pomoći na tom putu.

Od srca hvala dragoj Anici koja me upoznala s brojnim vrstama čudesnog svijeta fitoplanktona.

Hvala Jeremyu Youngu na divnom gostoprimstvu u Natural History Museumu u Londonu i na otkrivanju skivenih tajni fantastičnih stvorenja koji su na kraju postali tema moje doktorske disertacije.

Hvala članovima povjerenstva doc. dr. sc. Zrinki Ljubešić, dr. sc. Živani Ninčević Gladan i dr. sc. Blaženki Gašparović na korisnim savjetima i brzini pri ispravljanju i poboljšanju ovog rukopisa.

Hvala Tini, Paolu i Paolu na drugarstvu pri sakupljanju uzoraka s postaje RV001 po suncu, vjetru, valovima, kiši i snijegu.

Zrinka hvala ti što si nastavila bdjeti nad mnom i nakon diplomskog rada, ne samo kao mentorica nego i kao prijateljica.

Blaženka hvala ti što toliko vjeruješ u mene, tvoja mi potpora puno znači.

Hvala kolegama s doktorskog studija Danieli, Mirti, Sandi, Marinu, Tini, Sunčici i Vedranu na prkasnoj plovidbi svijetom oceanologije.

Hvala Danieli i Martinu na ovom znanstvenom putovanju, hvala vam na beskrajnim satima provedenim u planiranju eksperimenta, mikroskopiranju, diskutiranju. Hvala vam na prijateljstvu, hvala na smijehu i hvala na ponosu koji osjećam kad se sjetim kroz što smo sve prošli!

Pusice prijateljima. Oprostite mi što nemam snage zahvaljivat vam poimence.

I na kraju veliko hvala mojim roditeljima i sestrama na beskonačnom strpljenju, potpori i razumijevanju tijekom svih godina moga školovanja.

The light of a distant star continues to reach the Earth long after the star itself is gone.

“Ovaj doktorski rad izrađen je u Centru za istraživanje mora, Instituta Ruđer Bošković u Rovinju, pod vodstvom dr.sc. Roberta Precalija, u sklopu Sveučilišnog poslijediplomskog doktorskog studija Oceanologije pri Geološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta, Sveučilišta u Zagrebu.“

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Geološki odsjek
Interdisciplinarni doktorski studij Oceanologije

Doktorski rad

ZNAČAJ, BIORAZNOLIKOSTI I DINAMIKA KOKOLITOFORIDA U OBALNOM PODRUČJU ISTOČNOGA DIJELA SJEVERNOGA JADRANA

JELENA GODRIJAN
Centar za istraživanje mora, Institut Ruđer Bošković, G. Paliage 5, Rovinj

Sažetak

Dijatomeje, dinoflagelati i kokolitoforidi su najvažnije fitoplanktonske skupine u obalnim morima, od kojih je posljednja najslabije istražena u Jadranu. Iako je za sjeverni Jadran u literaturi zabilježeno 86 vrsta kokolitoforida, redovito ih se zamjećuje tek 16. Sukladno novim spoznajama o složenosti njihovog životnog ciklusa, potrebita je revizija njihove bioraznolikosti te ekološkog značaja u Jadranu. Uzorci za analizu fitoplanktonske zajednice i popratnih fizičko-kemijskih čimbenika sakupljani su mjesečno tijekom 2008. i 2009. godine duž zapadne obale Istarskog poluotoka. Za dodatne analize fotosintetskih pigmenata i kokolitoforida uzorkovano je svakih deset dana. Tijekom studija zabilježeno je ukupno 52 taksona kokolitoforida, a dominirao je rod *Syracosphaera*, sa zastupljenih 13 vrsta. Kokolitoforidi heterofaze (HET) i holofaze (HOL) bili su prisutni tijekom cijelog istraživanog razdoblja, a sezonalnost HET/HOL faze primijećena je za *Coronosphaera mediterranea* (jesen)/ HOL *Calyptrolithina wettsteini* (proljeće) i *Syracosphaera pulchra* (ljeto)/ HOL *Calyptrosphaera oblonga* (proljeće). Analiza pigmenata ukazuje na dominaciju 19'-heksanoilofukoksantina, pigmenta svojstvenog za haptofite. Visoke koncentracije tog pigmenta zabilježene su tijekom cijele godine s najvišim vrijednostima u kasno proljeće. Razdoblje proljeća (ožujak - lipanj) obilježila je visoka raznolikost vrsta i veći doprinos kokolitoforida ukupnoj fitoplanktonskoj zajednici (> 60%). Brojnost kokolitoforida *Rhabdosphaera clavigera* i *Syracosphaera pulchra*, značajno je povezana s visokim temperaturama i niskim koncentracijama nitrata, što je uobičajeno za ljetne mjesece. Nasuprot, brojnost vrsta *Calciosolenia murrayi* i *C. brasiliensis* značajno je bila povezana s povišenim koncentracijama hranjivih soli, te je njihov razvoj bio karakterističan za jesensku fitoplanktonsku zajednicu. Navedene vrste su se pokazale uspješnim kompetitorima s dijatomejama koje su inače dominirale fitoplanktonskom zajednicom. Najbrojnija je bila vrsta *Emiliania huxleyi* (10^6 stanica L^{-1}), tijekom monospecifičnog cvata (92% od ukupnog fitoplanktona) u siječnju. *E. huxleyi* je najčešći kokolitoforid, povezan s niskim temperaturama i visokim koncentracijama hranjivih soli, prisutan u velikom broju i zimi i ljeti.

(137 stranica, 43 slike, 11 tablica, 201 literaturni navod, izvornik na hrvatskom jeziku).
Rad je pohranjen u knjižnici Instituta Ruđer Bošković.

Ključne riječi: ekologija, fitoplankton, kokolitoforidi, sukcesija, sjeverni Jadran, taksonomija

Mentor: dr. sc. Robert Precali, znanstveni savjetnik

Ocjenitelji: doc. dr. sc. Zrinka Ljubešić
dr. sc. Živana Ninčević Gladan, znanstvena savjetnica
dr. sc. Blaženka Gašparović, znanstvena savjetnica

Rad prihvaćen: 13. veljače 2015.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Geology
Interdisciplinary Doctoral Study in Oceanology

Doctoral thesis

IMPORTANCE, BIODIVERSITY AND DYNAMICS OF COCCOLITHOPHORIDS IN THE COASTAL AREA OF THE NORTH-EASTERN ADRIATIC SEA

JELENA GODRIJAN
Centre for Marine Research, Ruđer Bošković Institute, G. Paliaga 5, Rovinj

Abstract

Diatoms, dinoflagellates and coccolithophorids are the most important groups in the marine phytoplankton community. Studies of coccolithophorid taxonomy and ecology in the Adriatic are scarce, unlike those on diatoms and dinoflagellates. Although 86 species of coccolithophorids were reported for the northern Adriatic, only 11 species are regularly recorded. A revision of coccolithophorid biodiversity and their ecological importance in the Adriatic was necessary due to new insights on the life cycles of species. This study was conducted during one year (2008 – 2009) and samples were collected every ten days in the coastal area in front of Rovinj. The research was completed using light and electron microscopic examinations together with pigment analysis by high-performance liquid chromatography. A total of 52 coccolithophore morphospecies were recorded during the study. Dominating genus was *Syracosphaera*, represented by 13 species. Coccolithophorids of both diploid (HET) and haploid (HOL) phases were present throughout the investigated period. Seasonality in HET/HOL phases was observed for *Syracosphaera pulchra* (summer)/ HOL *Calyptrosphaera oblonga* (spring) and *Coronosphaera mediterranea* (autum)/ HOL *Calyptrolithina wettsteini* (spring). Pigment analysis pointed to a clear domination of 19'-hexanoyloxyfucoxanthin, the pigment characteristic for haptophytes. High concentrations of 19'-hexanoyloxyfucoxanthin were recorded throughout the year with a distinct peak in the spring. The spring period (March - June) was characterised by a high species diversity and higher contribution of coccolithophorids to the total phytoplankton assemblage (>60%). The typical summer coccolithophores, *Rhabdosphaera clavigera* and *Syracosphaera pulchra*, were related to high temperatures and low nitrate concentrations. Coccolithophorids *Calciosolenia murrayi* and *C. brasiliensis* were related to elevated nutrient concentrations, and were characteristic for the autumn assemblage. They were able to find favourable living conditions despite the abundant occurrence of diatoms and low light transmission values. Highest abundances of the species *Emiliania huxleyi* (10^6 cells L^{-1}) were recorded in January during a monospecific bloom (92% of whole phytoplankton community). *E. huxleyi* was the most frequently recognised species and was related to low temperature and nutrient rich waters, consequently present in high numbers both during winter and summer.

(137 pages, 43 figures, 11 tables, 201 references, original in Croatian)
Thesis deposited in the library of the Ruđer Bošković Institute.

Keywords: ecology, coccolithophorids, succession, northern Adriatic, phytoplankton, taxonomy

Supervisor: dr. sc. Robert Precali, Senior Research Scientist
Reviewers: Zrinka Ljubešić, Assistant Professor
Živana Ninčević Gladan, Senior Research Scientist
Blaženka Gašparović, Senior Research Scientist

Thesis accepted: February 13th 2015

SADRŽAJ

1. Uvod 1

1.1. Značaj fitoplanktona i glavne karakteristike 1

1.2. Sukcesije fitoplanktona 4

1.2.1. Čimbenici utječu na sukcesiju vrsta 5

1.3. Fitoplankton u obalnom području 10

1.4. Kokolitoforidi 12

1.4.1. Ekologija i biogeografija kokolitoforida 12

1.4.2. Životni ciklus 14

1.4.3. Morfološke karakteristike 17

1.4.4. Nomenklatura kokolitoforida 20

1.4.5. Klasifikacija kokolitoforida 22

1.5. Ciljevi istraživanja 23

2. Literaturni pregled 25

2.1. Fitoplanktonske sukcesije u sjevernom Jadranu 25

2.3. Fotosintetski pigmenti u sjevernom Jadranu 26

2.4. Kokolitoforidi u sjevernom Jadranu 28

3. Materijali i metode 31

3.1. Područje istraživanja 31

3.1.1. Jadransko more 31

3.1.2. Sjeverni Jadran 32

5.1. Uzorkovanje 34

5.2. Mjerenje temperature i saliniteta 34

5.3. Određivanje hranjivih soli 35

5.4. Određivanje koncentracije klorofila *a* 35

5.5. Analiza pigmenata 36
5.6. Kvantitativna i kvalitativna analiza uzoraka fitoplanktona 38
5.7. Procjena bioraznolikosti kokolitoforida 39
5.8. Klonalne kulture stanica i njihove genetičke analize 40
5.9. Obrada podataka 40
4. Rezultati 43
4.1. Sezonska dinamika fitoplanktonske zajednice 43
4.1.1. Okolišni uvjeti 43
4.1.2. Fitoplanktonska zajednica 46
4.1.3. Sezonska dinamika vrsta 53
4.2. Dinamika fitoplanktonskih pigmenata 59
4.2.1. Dijagnostički pigmenti 59
4.2.2. Udio fitoplanktonskih skupina u biomasi - CHEMTAX 66
4.3. Kokolitoforidi: bioraznolikost, taksonomija i dinamika 71
4.3.1. Bioraznolikost kokolitoforida 71
4.3.2. Taksonomija, sistematika i opisi kokolitoforida 74
4.3.3. Dinamika kokolitoforida 90
4.4. Fiziologija vrste *Emiliania huxleyi* 97
5. Rasprava 100
5.1. Struktura fitoplanktonske zajednice 100
5.2. Prostorni aspekt fitoplanktonske zajednice i utjecaj rijeke Po 101
5.3. Sezonska dinamika fitoplanktonskih vrsta 102
5.4. Fitoplanktonski dijagnostički pigmenti 105
5.4. Bioraznolikost kokolitoforida 108
5.5. Ekologija kokolitoforida 109

5.6. Vrsta *Tergestiella adriatica* i obalne vrste 111

5.7. Vrsta *Emiliania huxleyi* 113

6. Zaključak 116

7. Literatura 118

8. Životopis i popis objavljenih radova VII

8.1. Životopis VII

8.2. Popis objavljenih radova VII

1. UVOD

“Forgive me if I don’t have the words. Maybe I can sing it and you’ll understand.”-

Ella Fitzgerald

1. Uvod

1.1. Značaj fitoplanktona i glavne karakteristike

Pojam „fitoplankton“ potječe od grčkih riječi: φυτόν (phyton), što znači "biljka", i πλαγκτός (planktos), što znači "lutalica" i obuhvaća jednostanične autotrofe i miksotrofe koji slobodno plutaju u vodenom stupcu. Fitoplankton pridonosi polovini ukupne primarne proizvodnje na Zemlji, te proizvedenom organskom tvari čini bazu gotovo svih hranidbenih lanaca u moru. Osim toga sudjeluje i u regeneraciji hranjivih soli, a time i u globalnom biogeokemijskom kruženju dušika, fosfora, sumpora, silicija i drugih elemenata. Procesom poznatim kao biološka pumpa fitoplankton vezuje ugljik iz okoliša, te ga pri tonjenju stanica prenosi na dno mora i oceana gdje ostaje tisućama godina (Falkowski, 2012). Fitoplankton sudjeluje u ključnim procesima u morima i oceanima i esencijalan je za funkcioniranje cijelog ekosustava Zemlje.

Vrste morskog fitoplanktona dio su dviju domena drva života, Bacteria i Eucaryota. Predstavnike fitoplanktona iz domene Bacteria nalazimo u odjelu Cyanobacteria Cavalier-Smith (Oren, 2004), u koje pripadaju i najbrojniji organizmi u moru, *Prochlorococcus* Chisholm i *Synechococcus* Nägeli (Flombaum i sur., 2013). Prema zadnjoj klasifikaciji (Adl i sur., 2012) eukariotski fitoplankton nalazimo u tri super-grupe (Excavata, SAR i Archaeplastida), te dvije *Incertae sedis* grupe (Tablica 1.1., Slika 1.1.). Integracija super-grupe SAR (skraćenica sastavnica) temeljena je filogenetskim studijama na brojnim genetičkim markerima kojima je podržano srodstvo taksona Stramenopiles (Patterson) Adl (primjer: Bacillariophyta Haeckel) i taksona Alveolata Cavalier-Smith (primjer: Dinoflagellata (Bütschli) Adl) s taksonom Rhizaria Cavalier-Smith (primjer: Cercozoa (Cavalier-Smith) Adl). Takson Haptophyta (Hibberd) Edvardsen & Eikrem i takson Cryptophyta Cavalier-Smith su radi nesigurnih filogenetičkih odnosa smješteni u zasebne *Incertae sedis* grupe (Tablica 1.1., Slika 1.1.).

Ovi izrazito složeni filogenetski odnosi autotrofnih eukariotskih organizama počivaju na seriji neovisnih endosimbioza plastida (Falkowski i sur., 2004; Keeling, 2004). Plastidi (kloroplasti) su endosimbiontski organeli koji potječu od slobodno-živuće fotosintetske cijanobakterije, a nalazimo ih isključivo u stanicama biljnog porijekla. Različit broj endosimbioza pojedinih taksona očituje se u (i) prisutnosti nukleomorfa, (ii) prisutnosti određenih staničnih organela, (iii) varijaciji u broju membrana koji okružuju plastide, (iv) sastavu pomoćnih pigmenata i (v)

genima prenesenim iz plastida u jezgru (Jeffrey i sur., 2012). Prema porijeklu plastida razlikujemo dvije linije, zelenu i crvenu, od kojih u recentnim morima i oceanima prevladava crvena. Za crvenu liniju svojstvena je prisutnost klorofila *c* i njegovih derivata kao pomoćnih fotosintetskih pigmenata, glavni predstavnici su Bacillariophyta, Dinoflagellata i Haptophyta. Zelena linija je objedinjena prisutnošću klorofila *b* i jedinstvenih karotenoida, a glavni predstavnici su Chlorophyta i Euglenozoa (Simon i sur., 2009).

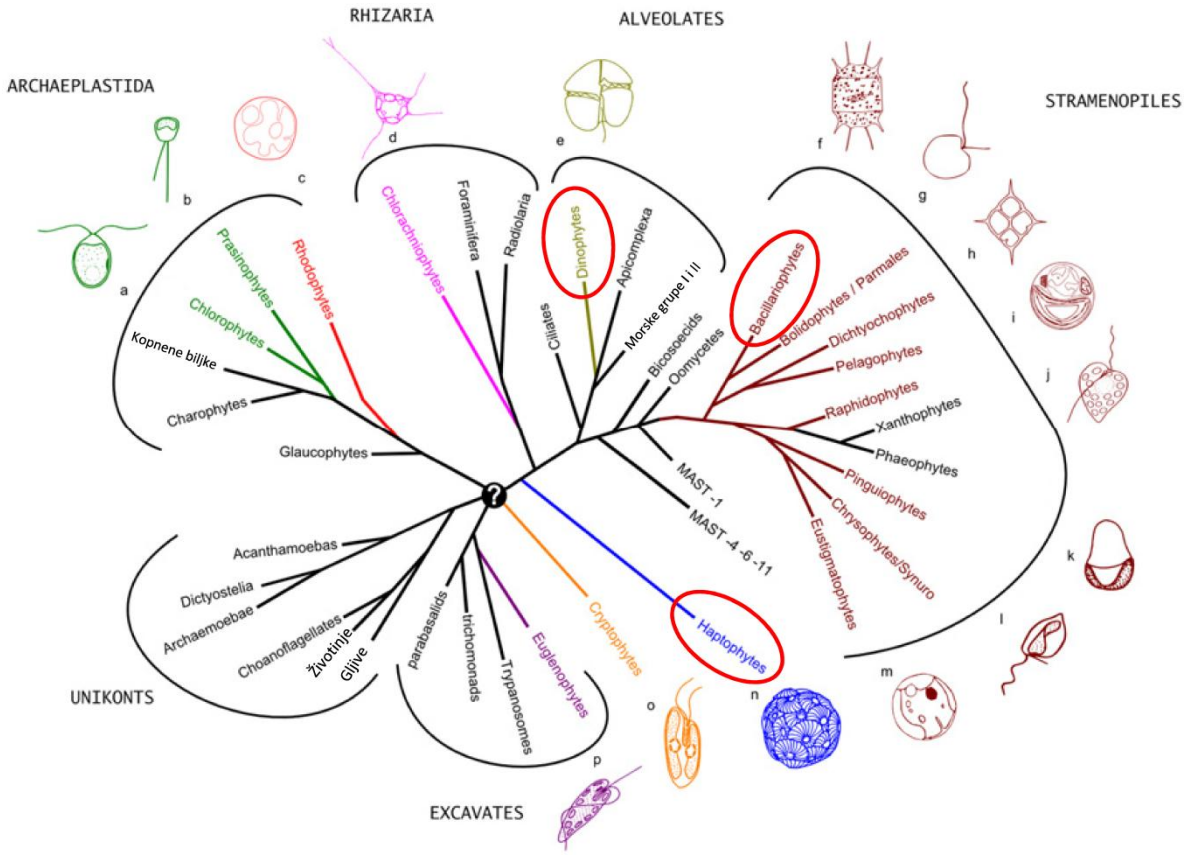
Tablica 1.1. Klasifikacija eukariotskog fitoplanktona prema Adl i sur. (2012).

Super grupe	Prvi rang	Drugi rang
Archaeplastida	Glaucophyta	Glaucophyceae
	Rhodophyceae	Nesigurna podjela
	Chloroplastida	Chlorophyta, Prasinophyta
SAR	Rhizaria	Cercozoa
	Alveolata	Dinoflagellata, Apicomplexa
	Stramenoplies	Bacillariophyta, Bolidophyceae, Dictyochophyceae, Pelagophyceae, Raphidophyceae, Pinguiochrysidales, Chrysophyceae, Eustigmatales,
Incertae sedis	Haptophyta	Pavlovophyceae, Prymnesiophyceae
Incertae sedis	Cryptophyta	Cryptomonadales
Excavata	Euglenozoa	Euglenida

Zbog širokog spektra filogenetskih taksona zastupljenih u morskom fitoplanktonu (Slika 1.1.), ova heterogena skupina organizama predstavlja izazov za modernu taksonomiju. U prošlosti se procjena raznolikosti fitoplanktona isključivo temeljila na morfološkim karakteristikama (oblik, veličina, uzorak i ultrastruktura stanica), koje su se procjenjivale mikroskopijom. Temeljem mikroskopskih opažanja opisano je otprilike 5000 vrsta morskog fitoplanktona (Simon i sur., 2009). Rezultati nedavnih molekularnih taksonomskih procjena sugeriraju da je taj broj ozbiljno podcijenjen (Bik i sur., 2012). Osim brojnih kriptičnih vrsta, koje se razlikuju genetički dok su morfološki gotovo identične (Sáez i sur., 2003; Amato i sur., 2007), molekularnim alatima iz okolišnih uzoraka zabilježeni su i mnogi sljedovi nukleotida koji su analizama smješteni u zasad neopisane filogenetske grane, te daju naslutiti postojanje nepoznatih taksonomskih grupa (Not i sur., 2007).

Eukariotski fitoplankton nije samo taksonomski vrlo raznolik nego obuhvaća i iznimno širok raspon veličina stanica između i unutar različitih taksona. Raspon veličina stanica

fitoplanktona može varirati vremenski i/ili prostorno u odgovoru na različite ekološke uvjete ili izmjene faza životnog ciklusa. Raspon se proteže kroz tri reda veličina, od pikoplanktona (0,2 – 2 µm), nanoplanktona (2 – 20 µm) preko mikroplanktona (20 – 200 µm) do mezoplanktona (0.2 – 2 mm) (Not i sur., 2012).



Slika 1.1. Shematski prikaz filogenije eukariotskih grupa (taksoni morskog fitoplanktona su obojani), (po Not i sur. 2012). Crvenim krugovima označeni su najznačajniji taksoni u moru: dinoflagelati (Dinoflagellata), dijatomeje (Bacillariophyta) i haptofiti (Haptophyta).

Veličina stanica utječe na funkcionalne karakteristike, pri čemu je najznačajniji odnos površine i volumena. Velik omjer površine i volumena omogućava učinkovitiji pasivan unos hranjivih soli. Stoga, manje stanice s povoljnijim omjerom dominiraju stabilnim oligotrofnim vodama, jer su u mogućnosti bržeg iskorištavanja hranjivih soli. Velikim stanicama s malim omjerom opsega i volumena pogoduju visoke koncentracije hranjivih soli, uzimaju ih polagano i nakupljaju ih u svojim stanicama, a učinkovitije su u dobro izmiješanim okolišima (Finkel i sur., 2010), gdje miješanje uzrokuje dizanje hranjivih soli iz pridnenih slojeva za razliku od stabilnog vodenog stupca u kojem u površinskim slojevima nedostaje hranjivih soli.

Osim prokariotskih cijanobakterija, fitoplanktonske grupe koje najviše doprinose primarnoj proizvodnji u moru su dijatomeje (Bacillariophyta), dinoflagelati (Dinoflagellata) i haptofiti (Haptophyta) (Slika 1.1.). Dijatomeje i dinoflagelati su tipični predstavnici mikroplanktona i sezonski cvjetaju u priobalnim vodama umjerenih i polarnih mora (Falkowski i sur., 2004). Cvjetanja dijatomeja, neovisno o sastavu vrsta, imaju nekoliko obilježja: predvidljiva su, ponavljaju se iz godine u godinu, dugotrajna su, visoke su raznolikosti vrsta s izraženim izmjenjivanjem vrsta. Cvjetanja dinoflagelata, nasuprot tome, vrlo su nepredvidljiva, kratkotrajna, niske raznolikosti vrsta, te ako i imaju izmjenu vrsta, nerazvijena je (Smayda, 2002). Haptofiti, od kojih su najznačajniji kokolitoforidi, općenito pripadaju nanoplanktonu. Najveću raznolikost postižu u oligotrofnim vodama otvorenog oceana (Cros i Fortuño, 2002). Neke vrste, kao *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay i H. P. Mohler, tvore iznimna cvjetanja, vidljiva i na satelitskim snimkama (Tyrell i Merico, 2004).

1.2. Sukcesije fitoplanktona

Slijed izmjena životnih zajednica unutar nekog biotopa naziva se sukcesija. Svaka sukcesija teži stabilnom stanju, u kojem je zajednica sastavljena od vrsta koje su najbolje prilagođene okolišnim uvjetima.

Fitoplanktonske vrste rast će gdje god i kad god mogu pod uvjetom da su prisutne u inokulumu, ostvarujući svoj puni potencijal u okviru određenih uvjeta. Vrste koje su najbrojnije u autohtonom inokulumu uglavnom su one koje su i u nedavnoj prošlosti bile prisutne u izobilju u istom biotopu. Određen okoliš može imati pozitivan odabir na vrste s određenim svojstvima te će one vjerojatno graditi veće populacije, te inokulum prenositi dalje. Fitoplanktonske zajednice stoga sastavom vrsta postaju prilagođene na određene ekološke uvjete. Upravo zato vrste svojstvene za određeni okoliš dijele zajednička svojstva. Ishod sastava zajednice uvjetovan je i pritiskom hranidbene mreže i drugim odnosima. No, zajednica je uvijek podložna izmjenama koje izaziva nestalnost ekosustava (Margalef, 1997; Reynolds i sur., 2000).

Promatranjem fitoplanktonskih zajednica, osobito u oligotrofnim vodama, primjećujemo veliku raznolikost što upućuje da brojne fitoplanktonske vrste mogu istovremeno uspješno opstajati. To se izravno kosi s jednim od glavnih ekoloških principa, kompetitivnim isključivanjem, kojim se podrazumijeva da u ravnotežnom stanju u zajednici opstaje tek najuspješnija vrsta (Hardin, 1960). Hutchinson (1961) tu oprečnost naziva „paradoksom

planktona“, a objašnjava je činjenicom da je fitoplanktonski okoliš izložen stalnim poremećajima, tako neuravnotežen omogućuje suživot velikog broja vrsta premda se natječu za iste ograničavajuće elemente. Connell i Slatyer (1977) su pružili dodatno pojašnjenje hipotezom umjerenog poremećaja, koja najveću bioraznolikost očekuje pri umjerenoj jakosti i učestalosti poremećaja u okolišu.

Filogenetska raznolikost fitoplanktona odražava iznimno velik broj oblika, ultrastrukturnih obilježja, načina hranjenja (autotrofija, miksotrofija, heterotrofija) te prilagodbi. Sve ta obilježja čine fitoplanktonske vrste jedinstvene u njihovom odgovoru na dostupnost hranjivih izvora, okolišne poticaje, predatore i kompeticiju. Velika raznolikost vrsta omogućava različite uloge i funkcije fitoplanktona unutar morskog ekosustava. Stoga je proučavanje pojavnosti fitoplanktonskih vrsta u prostoru i vremenu iznimno važno.

Opći koncept rasta fitoplanktona ukazuje na ciklične varijacije između visokih i niskih vrijednosti (Boero, 1996). Vrste se uobičajeno pojavljuju u neko doba unutar sezonskog ciklusa, i dominiraju tijekom određenog razdoblja u godini koja najviše odgovara njihovom potencijalu rasta (Dakos i sur., 2009). Kolebanja u gustoći morskih fitoplanktonskih vrsta u otvorenom oceanu i obalnim područjima prate slijed u kojem povećanje brojnosti jedne ili nekoliko vrsta ne uzrokuje smanjenje brojnosti drugih vrsta (Hulburt, 1970). Same izmjene u sastavu vrsta pod utjecajem su raznih ekoloških čimbenika, te prate značajne sezonske oscilacije fizičko-kemijskih obilježja okoliša (Karentz i Smayda, 1984). No, predvidljivost putanje određene vrste je neovisna o jačini sezonskih oscilacija, što sugerira da je određeno razdoblje u godini samo po sebi ne mora nužno utjecati na precizno predviđanje promjena u strukturi planktonske zajednice. Sezonske oscilacije u populacijskim modelima ukazuju na bogat repertoar dinamičkog ponašanja vrsta, od jednostavnih i složenih periodičnih ciklusa, do kvazi-periodičnosti i kaosa (Vandermeer i sur., 2001). Temeljni uzroci u zabilježenoj međugodišnjoj promjenjivosti pojavljivanja vrsta tek se trebaju razjasniti.

1.2.1. Čimbenici utječu na sukcesiju vrsta

Utjecaj različitih čimbenika na razvoj određene vrste objašnjen je konceptom ekološke niše (Hutchinson, 1957). Temeljna niša je n-dimenzionalni prostor opisan rasponom vrijednosti u kojem su okolišni uvjeti povoljni za rast u odsustvu kompeticije i ostalih međudjelovanja. Ostvarena niša je ograničeni prostor u kojem vrsta postoji kao rezultat kompeticije i ograničenja najvažnijih čimbenika. Neke vrste ne uspijevaju zauzeti najbolje dijelove

temeljne niše, dok druge uspijevaju. Niša pojedine vrste može se opisati prateći najvažnije čimbenike potrebne za njen rast, njezine kompeticijske sposobnosti, te stopu smrtnosti pomoću posebno dizajniranih eksperimenata. Drugačiji pristup pruža terensko istraživanje, kojim se niša može opisati prateći rasprostranjenost i brojnost određene vrste u vremenskom i prostornom gradijentu.

Postoje abiotički i biološki čimbenici koji utječu na vrste. Abiotički čimbenici su fizički i kemijski; to su: salinitet, temperatura, intenzitet svjetlosti i prozirnost, vjetar i stabilnost vodenog stupca te koncentracija anorganskih i organskih spojeva. Biološki čimbenici uključuju interakcije između organizama i prilagodbe koje su rezultat tih interakcija, to između ostalog su: kompeticija, predacija te unutrašnji biološki mehanizmi.

Abiotički čimbenici.

Salinitet je ključna karakteristika morskog okoliša, a definira se kao ukupna koncentracija iona u gramima po kilogramu vode. Prema salinitetu vodeni se ekosustavi dijele na slatkovodne (salinitet 0 – 0,5), brakične (salinitet 0,5 – 30) i morske (salinitet > 30). U područjima s jakom evaporacijom dolazi do porasta saliniteta, iz tog razloga je salinitet u Sredozemlju (36 – 39) veći nego u Atlantiku (34 – 35). Pošto različite vrste imaju različit raspon saliniteta u kojem se razvijaju, razlikujemo slatkovodni, brakični i morski fitoplankton. Razine saliniteta izvan optimalnog raspona mogu usporiti rast određenih vrsta. Brand (1984) je eksperimentalno odredio optimalni raspon saliniteta za razvoj 46 fitoplanktonskih vrsta. Uočio je da se razvoj brakičnih i oceanskih vrsta u eksperimentalnim uvjetima slaže s evidentiranim prirodnim salinitetima, no jasne razlike uočene su samo za obalne vrste. Monoklonalne kulture stanica vrsta izoliranih iz obalnih područja općenito su imale reprodukcijski jednako visoke stope na salinitetu 25 kao i pri salinitetu 33, unatoč činjenici da kulture dolaze iz priobalnih voda saliniteta u rasponu 33 – 35 i rijetko, ako ikada, imaju salinitet 25. Pretpostavlja se da je ta tolerancija na nizak salinitet vrsta koje žive u obalnim vodama rezultat evolucijske prošlosti (Brand, 1984). Utjecaj saliniteta na pojedine vrsta ima nekoliko svojstava: (i) u okolišu s promjenjivim salinitetom vrste se odabiru više prema sposobnosti tolerancije raspona nego prema vrijednostima njihova optimuma, (ii) stabilan salinitet i prostorna izolacija pogoduju razvoju endemičnih vrsta, (iii) vrste se prilagođavaju životu u brakičnim vodama fiziološkim prilagodbama ili uznapredovanim evolucijskim razvojem.

Temperatura određuje brzinu metaboličkih procesa u stanici i sam razvoj populacija fitoplanktonskih vrsta. Raspon temperature u ljetnim mjesecima u površinskim vodama je 22 – 26 ºC, dok u zimskim može pasti do 8 ºC. Povećana temperatura ubrzava stanični metabolizam i utječe na bržu diobu stanica, te tako i na početak cvjetanja. Za fotosintezu fitoplanktona optimalna je temperatura 10 – 20 °C. Pad temperature uzrokuje stvaranje trajnih stadija prigodom propadanja populacija fitoplanktona, dok aktivnost bakterija eksponencijalno raste porastom temperature. Karentz i Smayda (1984) su istražili kako temperatura utječe na razvoj 30 dominantnih vrsta fitoplanktona iz Narrangaset zaljeva, SAD. Usporedili su podatke sakupljene tijekom 22 godine s rezultatima fizioloških eksperimenata te su zaključili značajna odstupanja od optimalnih temperatura razvoja zabilježenih u kulturama. Pojavljivanje dominantnih vrsta znatno je variralo s obzirom na temperaturu između godina. Stoga su zaključili kako temperatura nema toliki direktan utjecaj na sukcesiju vrsta, nego da se njen utjecaj očituje više posredno u kombinaciji s drugim okolišnim čimbenicima (Karentz i Smayda, 1984).

Svjetlost utječe na fitoplanktonske vrste prvenstveno preko procesa fotosinteze, kada se sunčeva energija koristi za proizvodnju organske tvari, te posljedično za rast i razmnožavanje. Svjetlost određuje prostornu raspodjelu fitoplanktona u vodenom stupcu, nalazimo ga samo u području osvijetljene zone (do 200 m), dok u području sumračne, afotičke zone ugiba ili prelazi u stanje mirovanja stvarajući ciste. Prokariotske skupine fitoplanktona iskorištavaju širi raspon fotosintetski aktivnog zračenja zbog mogućnosti kromatske adaptacije (crveni pomak), to im pruža prednost u zasjenjenim područjima, gdje tvore duboki klorofilni maksimum (Veldhuis i Kraay, 1990).

Miješanje vodenog stupca utječe na dostupnost hranjivih soli, ali i na položaj stanica u vodenom stupcu. Kinetička energija koja uzrokuje miješanje vodenog stupcu potječe od vjetra, i brže se raspršuje u plitkim zatvorenim sustavima nego u dubokim otvorenim dijelovima oceana. Miješanje je jedan od glavnih faktora koji utječu na veliku promjenjivost sukcesije fitoplanktona u obalnim područjima mora i oceana. Miješanje uzrokuje dizanje hranjivih soli iz pridnenih slojeva, dok stabilnost vodenog stupca rezultira nedostatkom hranjivih soli u površinskom sloju. Predodžba o miješanju kao čimbeniku pri odabiru određenih grupa fitoplanktona zasniva se na principu kompetitivnog isključivanja. Uz pretpostavku da je rast fitoplanktona ograničen količinom dostupnih hranjivih soli, ona vrsta

koja najbolje može iskoristiti ograničavajući prirodni izvor će postati brojčano dominantna (Tilman, 1977).

Hranjive soli su neophodne za razvoj fitoplanktona u moru. Soli dušika i fosfora, soli sumpora, silicija i ugljika su ograničavajući čimbenici za primarnu proizvodnju, rast i biokemijske reakcije. Za rast fitoplanktona su nužni i elementi u tragovima, kao na primjer molibden i galij (osobito za dijatomeje), zatim željezo, bakar, cink, magnezij i mangan. Općenito, omjer atoma limitirajućih hranjivih soli (C : N : P) je Redfieldov omjer: 106 : 16 : 1, i on je jednak u moru kao i u fitoplanktonskim stanicama (Redfield i sur., 1963).

Različite studije interakcija fitoplanktona i hranjivih soli prikazuju da je glavno svojstvo odnosa među vrstama upravo natjecanje za ograničavajuće elemente (Tilman i sur., 1982). Modeli koji se koriste u tim studijama mogu se svrstati u jednu od dvije vrste. Jedna koristi klasičnu Lotka-Volterraovu jednadžbu kompeticije, procjenjujući koeficijent kompeticije iz mjere preklapanja iskorištenih hranjivih soli između vrsta. Drugi pristup koristi modele koji uključuju izričito dostupnost (koncentraciju) pojedinih hranjivih soli i funkcionalnu ovisnost rasta svake vrste s obzirom na dostupnost hranjivih soli (Tilman, 1977). Jedan od takvih modela je jednostavan Monodov model koji se temelji na Michaelis-Mentenovoj jednadžbi kinetike enzima. Mondovim modelom jednadžba stope rasta vrste u potpunosti je određena hranjivom soli koja najviše ograničava, u odnosu na sve one koji su potencijalno ograničavajuće (Tilman, 1977), a brzina kojom fitoplankton unosi pojedinu hranjivu sol je hiperbolička funkcija koncentracije te hranjive soli u vodi. Sama polusaturacijska konstanta ovisi o temperaturi, veličini stanica (manja je za male stanice) i o prethodnom statusu uhranjenosti stanica, ali ne ovisi o svjetlosti. Pri niskim koncentracijama Mondov model izražava brzinu asimilacije proporcionalnu koncentraciji dok pri visokim koncentracijama izražava brzinu asimilacije kao funkciju kapaciteta ulaza. Velika brzina unosa u odnosu na biomasu i/ili mogućnost da dođe do polovice zasićenja pri malim koncentracijama je važna prilagodba koja odražava relativnu sposobnost fitoplanktonske stanice da iskoristi niske koncentracije hranjive soli i zato ima veliko ekološko značenje (Finkel i sur., 2010).

Biološki čimbenici.

Kompeticija je svako korištenje ili obrana resursa od strane jedne jedinke koje ima za rezultat smanjenje raspoložive količine resursa za druge organizme. To je odnos koji je negativan za oba organizma, oba aktivno djeluju jedan na drugoga kroz takmičenje za zadovoljavanje

životnih potreba. Interakcija između vrsta u kompeticiji za iste ograničavajuće čimbenike dovodi do povećanja broja jedinki populacije koja je najbolje prilagođena stanju okoliša. Kompetitivno isključive vrste ne mogu stabilno istodobno postojati (Gause 1934), odnosno u ravnotežnom stanju zajednice broj vrsta ne može prelaziti broj ograničavajućih čimbenika. Kompeticijom stanica pojedinih vrsta za hranjive soli određen je sukcesivni razvoj populacija, pa se slijed izmjene vrsta može pokušati predvidjeti na temelju fizioloških svojstava prisutnih vrsta (Hutchinson, 1967).

Predacija je biološka interakcija pozitivna za predatora (grabežljivca), a negativna za plijen. Predacija rezultira smrću plijena i eventualnom apsorpcijom plijena u tkivo predatora. Uz kompeticiju za hranjive soli, predacija je jedan od glavnih čimbenika koji određuju sukcesiju fitoplanktona. Fitoplankton (plijen) čini bazu hranidbenog lanca u moru, njime se hrani zooplankton (grabežljivac).

Fenologija je primjer unutrašnjeg biološkog mehanizma, to je znanost koja proučava sezonske obrasce koji se pojavljuju u životnim ciklusima organizama. U životnim ciklusima pod utjecajem promjena u okolišu, osobito sezonskim varijacijama u temperaturi i precipitaciji, ponavljaju se obrasci uvjetovani evolucijskim odabirom najboljih uvjeta za rast i reprodukciju. Izbor točnog vremena za početak reproduktivne faze je neophodan za osiguravanje optimalne produkcije potomaka, a odabir vremena za početak faze rasta i starenja određuje dužinu trajanja sezone rasta. Različita fenologija kod različitih vrsta je ključna za održavanje njihove koegzistencije time što reducira kompeticiju za resurse i omogućuje optimalno nošenje s predatorskim pritiskom na populacije. Fotoperiod (vremenski period u danu pri kojem je organizam izložen svjetlosti) je jedan od čimbenika za koji je poznato da utječe na dinamiku svih populacija fotosintetskih organizama, pa tako i fitoplanktona. Pretpostavlja se da je fotoperiodski odgovor zaslužan za vremensku usklađenost početka razvijanja dijatomejskih spora i time regulira vrijeme cvjetanja fitoplanktona (Eilertsen i sur., 1995). Također je dokazano da je biokemijski mehanizam regulacije fotoperioda slično reguliran kod dinoflagelata *Gonyaulax polyedra* (*Lyngulodinium polyedrum*) kao i kod kralješnjaka (Balzer i Hardeland, 1991). Nedavnim sekvencioniranjem genoma dijatomeja *Thalassiosira pseudonana* i *Phaeodactylum tricornutum* nađeni su proteini osjetljivi na svjetlost koji bi mogli imati funkciju endogene percepcije fotoperioda (Montsant i sur., 2007).

1.3. Fitoplankton u obalnom području

Obalno područje je osjetljiv i promjenjiv ekosustav, pod utjecajem rijeka, urbanih aktivnosti, meteoroloških elemenata (vjetra i kiše), te raznih fizičkih čimbenika (cirkulacije, morfologije obale te reljefa morskog dna). Uzajaman odnos svih tih elemenata čini obalni ekosustavi izrazito kompleksnim za procjenu ekološke i biološke uloge svih njihovih sastavnica. Obalni pojas čini gotovo 30% ukupne neto primarne proizvodnje oceana (6,9 10^{15} g a^{-1} ugljika), te najmanje 90% svjetskog ulova ribe (Alongi, 2004). Unatoč toj općoj procjeni, još uvijek je potrebna procjena neto primarne proizvodnje za pojedine geografske regije, jer se struktura i funkcioniranje obalnog područja uvelike razlikuju među regijama (Longhurst, 1998). Fitoplankton u obalnim područjima ima ključnu ulogu u povezivanju kruženja hranjivih soli i trofičke dinamike, prijenosa tvari i energije između organizama. Fitoplankton kroz proces fotosinteze, pretvara anorganske tvari u organske, koje su u tom obliku lako dostupne potrošačima (Cloern, 1996).

Fitoplankton u obalnom području karakterizira promjenjivost na prostornoj i vremenskoj skali. U prostoru fitoplankton je neravnomjerno rasprostranjen, često povezivan s oblikom oblaka, osobito tijekom razdoblja stabilnosti vodenog stupca (slojevitost i niska turbulencija) (Margalef, 1975; Platt i Denman, 1980). U tim slučajevima fitoplanktonske populacije se nakupljaju u prolaznim mikrostaništima karakterističnim po različitim stopama rasta koji dovode do različitog sastava zajednice. Takozvane „oblake fitoplanktona“ karakteriziraju četiri glavne značajke: (i) prostorna raznolikost, (ii) razmjena između oblaka, (iii) različita stope razmjene između oblaka te (iv) različite stope razmjene unutar oblaka (Margalef, 1967). Varijacije u turbulenciji i horizontalnoj difuziji zbog vjetra, širenje, tonjenje i pokretljivost populacija, predacija, sve to može izmijeniti mikrostanište te razbiti oblak fitoplanktonske zajednice (Smayda, 1980; Lucas i sur., 1999).

Na vremenskoj skali, za fitoplankton u obalnom području karakteristični su vrhunci koje slijede nagli padovi u brojnosti stanica. Cvjetanja fitoplanktona u obalnim područjima obično nisu pojedinačni, diskretni događaji, nego niz brzih promjena biomase i sastava vrsta. Sama cvjetanja često se sastoje od jedne dominantne vrste te se vrste u cvjetanju brzo izmjenjuju, i to pogotovo u razdoblju stabilnosti vodenog stupca (Cloern, 1996).

U oceanografiji su prihvaćene vremenska i prostorna skala od jednog ili dva dana te jednog km kao najtočnije. Međutim, fiziološke reakcije algi na promjene u okolišu javljaju se u

zastoju od nekoliko dana (npr. 7 dana), te to predstavlja dovoljno dobar vremenski razmak za opis dinamike fitoplanktonske populacije (Harris, 1980). Različite vrste odgovaraju na različite načine na promjene u okolišu, tako vremenska i prostorna skala postaju same po sebi resurs, koji vrsta može iskoristiti. Interakcija veličine stanice, rasta i fiziološkog odgovora alge s cijelim spektrom različitih okolišnih čimbenika u vremenu podrazumijeva da je svaki pojedina stanica alge živi prijenos funkcije svog okoliša (Harris, 1980).

Uzevši u obzir sve vremenske i prostorne fluktuacije, vrlo je teško uočiti obrasce dinamike fitoplanktona u obalnim područjima. Obalna područja su vrlo produktivna područja; brojnost stanica doseže nekoliko milijuna stanica po litri, dok se za usporedbu u otvorenim oceanima brojnost stanica kreće u redu stotinu stanica po litri. Općenito se smatra da godišnji obrazac razvoja fitoplanktonske biomase u obalnim područjima umjerenih mora ima dva velika maksimuma, u proljeće i jesen (Sverdrup, 1953; Legendre, 1990). Proljetni i jesenski vrhunci biomase rezultat su kombinacije čimbenika, od raspoloživih hranjivih soli do dovoljne količine svjetlosti i temperature. U proljeće povećanje dnevne količine sunčeve energije omogućuje intenzivan rast fitoplanktona u izmiješanom vodenom stupcu s dovoljnim količinama hranjivih soli. Jesenski je vrhunac pod direktnim utjecajem temperature, kada hlađenjem površinskih slojeva vodenog stupca dolazi do konvekcijskog miješanja i obogaćivanja cijelog vodenog stupca hranjivim solima neposredno prije nego što svjetlost postane limitirajući čimbenik (Findlay i sur., 2006).

Druga važna karakteristika fitoplanktona u obalnim područjima je velik broj vrsta. Velika bioraznolikost obalnih područja može se općenito objasniti u okviru hipoteze umjerenog poremećaja (Reynolds, 1993). Hipoteze umjerenog poremećaja zaključuje da je visoka raznolikost prisutna u sustavu u kojem se poremećaji javljaju s umjerenim intenzitetom i frekvencijom. Ovakva srednja razina poremećaja, u stvari, smanjuje natjecanje za resurse čime se povećava bioraznolikost (Weithoff i sur., 2001). Bioraznolikosti je niska kada se sustav približi stanju ravnoteže te u njemu dominira nekoliko vrsta s visokim kompeticijskim sposobnosti. Niska razina poremećaja ne utječe postignutu ravnotežu, što omogućava da određene vrste i dalje dominiraju zajednicom. U slučajevima vrlo visokih razina poremećaja samo nekoliko vrsta ima sposobnost preživjeti u novim uvjetima okoline (Weithoff i sur., 2001).

U obalnim područjima promjene u dubini miješanja vodenog stupca (zbog utjecaja slatke vode), turbulencija i mutnoća mogu se smatrati umjerenim poremećajima jer mijenjaju

kompeticijske uvjete promjenama u koncentraciji hranjivih soli i dostupnosti svjetla, što omogućava visoku raznolikost vrsta. To se bogatstvo vrsta dalje povećava s obzirom da se zajedno s pelagičkim planktonskim vrstama često uoče pridnene vrste i trajni stadiji zbog blizine morskog dna te slatkovodne i brakične vrste zbog blizine riječnih ulaza. Fitoplanktonske vrste obalnih područja razvile su uobičajene biokemijske i životne prilagodbe za suočavanje s fizičko-kemijskom promjenjivošću obalnih područja, što im omogućava preživljavanje u tako dinamičnom ekosustavu. Na primjer, fitoplanktonski organizmi rade vertikalne migracije radi boljeg iskorištavanja sunčeve energije tijekom dana dok se tijekom noći spuštaju u pridnene slojeve s većom koncentracijom hranjivih soli. Druge vrste pak stvaraju trajne stadije, ciste, koje tonu u sediment kada resursi postanu ograničeni te se vraćaju u autohtoni inokulum kada ekološki uvjeti ponovno postanu povoljni (Cloern, 1996). Sve navedeno pridonosi slici obalnog područja kao složenog, promjenjivog i ranjivog ekosustava.

1.4. Kokolitoforidi

Kokolitoforide sistematski smještamo u odjel Haptophyta, razred Coccolithophyceae, porodice Isochrysidales i Coccolithales. Taksonomija kokolitoforida temelji se na morfološkim svojstvima sitnih kalcitnih pločica, kokolita, koje pokrivaju stanicu. Njihova uloga u biogeokemiskim ciklusima u zadnje je vrijeme pod povećalom znanstvene zajednice, prvenstveno zbog klimatskih promjenama. Otpuštanjem dimetilsulfida, koji u atmosferi čini jezgru kondenzacije oblaka, kokolitoforidi indirektno utječu na refleksiju sunčevog zračenja i smanjenje zagrijavanja površine oceana. Kokolitoforidi su posebno značajni u ciklusu ugljika, osim fotosinteze i pretvaranja anorganskog ugljika u organski, sintetiziranjem kalcijevog karbonata za izgradnju kokolita pomiču ravnotežu ugljika u moru.

1.4.1. Ekologija i biogeografija kokolitoforida

U gornjim slojevima vodenog stupca postoji nekoliko ekoloških parametara koji općenito utječu na planktonske zajednice te tako i na kokolitoforide, na prostornoj i vremenskoj skali.

Temperatura je jedan od najvažnijih čimbenika u rasprostranjenosti kokolitoforidnih vrsta na globalnoj razini, određujući zone po geografskim širinama (Baumann i sur., 2005). Lokalno, njena se važnost gubi jer nijedno vodeno tijelo nema ekstremno velika temperaturna kretanja tijekom godine. Za suptropske populacije temperaturne promjene su manje važne, dok su za

subpolarne puno važnije zbog stvaranja i rastavljanje sezonske termokline (Andruleit i sur., 2003).

Većina kokolitoforida žive u otvorenom oceanu te su prilagođene na raspon saliniteta 32 – 37 (Brand, 1994). Vrste koje podnose puno šire raspone saliniteta su zabilježene u vodama niskog saliniteta, kao što su fjordovi (Brand, 1994). Najveća raznolikost vrsta je u toplim, stratificiranim i oligotrofnim vodama gdje je salinitet relativno visok. Na primjer, 51 vrsta zabilježena je u zaljevu Eliat (poznatom još kao i zaljev Aqaba) gdje je medijan saliniteta 41 (Winter i sur., 1979). Suprotno tome, u područjima okarakteriziranim niskim salinitetom, kao što su obalna područja, raznolikost kokolitoforida je relativno mala. Te vrste mogu biti visoko specijalizirane (primjerice bentičke ili slabo kalcificirane). Samo jedan kokolitoforid poznat je u slatkovodnom okolišu: *Hymenomonas roseola* (Tomas, 1997).

Najvažnije hranjive soli za rast i biokemijske reakcije su dušik i fosfor. Kokolitoforidima je dušik u obliku nitrata esencijalan za rast i kalcifikaciju, iako je pri visokim koncentracijama kalcifikacija inhibirana. Fosfor je izgleda kontrolni čimbenik kalcifikacije. Van der Wall i sur. (1995) u svom su istraživanju zamijetili niske koncentracije fosfora u vodama u kojima su cvjetali kokolitoforidi, i to uglavnom *Emiliania huxleyi*. Upravo vrsta *E. huxleyi* ima visoku kinetiku unosa fosfata, stoga je uspješna u okolišima s niskim koncentracijama fosfata (Townsend i sur., 1994). U eutrofnom okolišu kokolitoforidi često nadjačani dijatomejama, te oni čine samo malen dio ukupne zajednice. Bez obzira na to, određeni kokolitoforidi (plakolitni) su prilagođeni upravo na takve uvjete, dok su drugi suprotno tome češći u oligotrofiji (Kinkel i sur., 2000).

Kokolitoforidima treba svijetlo za fiksaciju ugljika. Tako da većina vrsta živi u gornjem fotičkom sloju (< 50 – 80 m). Posebno treba napomenuti vrste koje nisu inhibirane svjetlošću: *E. huxlexyi* (Tyrell i Merico, 2004) i *Florisphaera profunda*, koja nastanjuje donji fotički sloj (Baumann i Boeckel, 2013).

Vrste se u oceanima pojavljuju s više ili manje ograničenom geografskom rasprostranjenošću. Oštre granice postoje, čak i u mediju kao Atlantski ocean. Sjeverni rub Golfske struje može se oceanografski i biološki mjeriti u desecima milja, a subantartički kontakt s vodama Antartika jednako je oštar u Južnom Oceanu (McIntyre i Bé, 1967). Općenito poznavanje biogeografije recentnih kokolitoforida nepotpuno je bez uvida u relativnu brojenost stanica unutar identificiranih areala (Baumann i sur., 2005). Najuočljivije karakteristike brojnosti

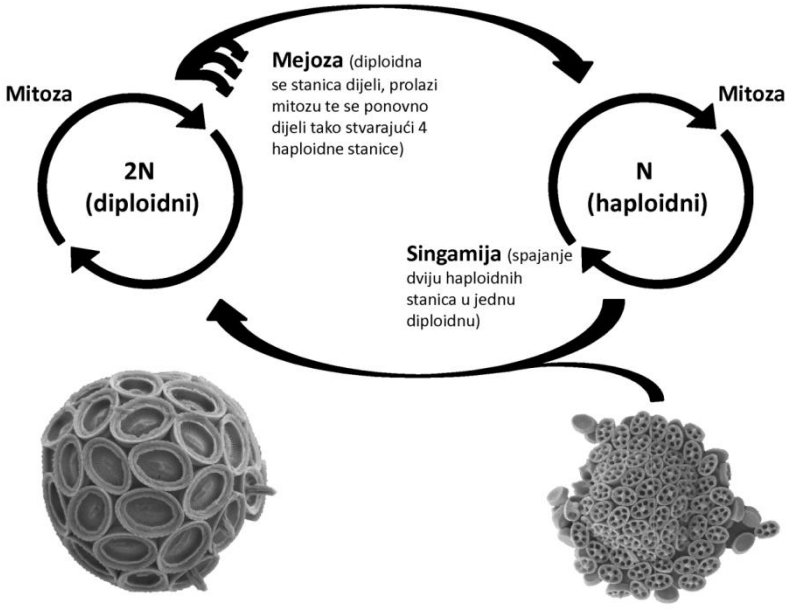
kokolitoforida u gornjih 400 m oceana su: jedno veliko cvjetanje tijekom godine te opadanje broja stanica s dubinom (Winter i sur., 1979).

Young (1994) je zaključio da možemo razlikovati tri skupine vrsta na temelju morfologije u oceanskim vodama. Određenim okolišem dominira zajednica kokolitoforida s određenim tipom kokolita te oblikom kokosfere. Kokolitoforidi s plakolitnim kokolitima karakteristični su za okoliše bogate hranjivim solima, kao što su područja uzdizanja dubinske vode (i ekvatorijalna i obalna) te plića mora, gdje obično cvjetaju. U ovu skupinu ubrajamo vrste kao što su *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp. *Umbilicosphaera* spp. i još nekoliko drugih vrsta. Njihovi su kokoliti sastavljeni od proksimalnog i distalnog štita koji su povezani središnjom cijevi. Glavni predstavnici umbiliformne zajednice su vrste i *Discosphaera tubifera* i *Umbellosphaera* spp. vrste koje imaju relativno jednostavne kokolite s dugačkim nastavcima te tvore kokosferu u duplom sloju. Umbiliformna zajednica dominira oligotrofnim okolišima usred oceana. Floriformne vrste imaju kokosfere s gusto položenim asimetričnim kokolitima koje okružuju puno manje stanice. Uglavnom karakteriziraju zajednice u stabilnom vodenom stupcu duboke fotičke zone niskih i srednjih geografskih širina.

1.4.2. Životni ciklus

Kokolitoforidi imaju složen životni ciklus u kojem se diploidna faza izmjenjuje s haploidnom (Slika 1.2.). Stanice se u obje faze razmnožavaju nespolno binarnim dijeljenjem, odnosno mitozom, tako da se kokoliti raspodjeljuju stanicama kćeri. Stanice vrste *Ochrosphaera neapolitana* se u kulturi podijele unutar kokosfere, a iz nje izlazi jedna od novostvorenih stanica koja iznova stvara svoje kokolite, dok drugoj ostaju kokoliti izvorne kokosfere (Fresnel i Probert, 2005). Izmjena pokretnih i nepokretnih oblika unutar životnog ciklusa primijećena je kod oceanskih oblika (nepokretna *Emiliania* se izmjenjuje s pokretnim stadijem koji je pokriven ljuskama, nepokretan *Coccolithus* se izmjenjuje s pokretnom fazom *Crystallolithus*) i bentičkih oblika (pokretni *Pleurochrysis* koji se izmjenjuje s bentičkim stadijem pokriven ljuskama), a oba oblika se vegetativno razmnožavaju.

Sažimajući dostupne podatke Billard (1994) je zaključio da vjerojatno svi kokolitoforidi imaju heteromorfan životni ciklus. Postoje zajednički obrasci izmjene diploidne i haploidne faze i obje su sposobne za mitotsku diobu. Primijećeno je da heterokokoliti karakteriziraju diploidnu fazu, a holokokoliti haploidnu. Od prvotne sinteze skupljeno je mnoštvo dokaza koji potvrđuju Billardovu hipotezu.



Slika 1.2. Životni ciklus kokolitoforida *Coronosphaera mediterranea* (po Young i sur. 2003)

Dokazi su prikupljeni iz raznih izvora: (a) opažanjem faznih prijelaza u čistim kulturama stanica (Parke i Adams, 1960), (b) rijetka zapažanja iz prirodnih populacija kombinacijskih kokosfera s različitim tipovima kokolita koje su interpretirane kao trenutak tranzicije faza životnog ciklusa (Geisen i sur., 2002), (c) pregledavanjem ljusaka koje pokrivaju stanice elektronskim mikroskopom, (d) bojanjem jezgara te brojanjem kromosoma (Fresnel, 1994), (e) analize razine ploidnosti protočnom citometrijom, (f) promatranjam singamije i mejoze (Gayral i Fresnel, 1983) (Slika 1.2.).

Priznata su tri tipa životnih ciklusa kokolitoforida:

Diploidna faza s heterokokolitima/nekalcificirajuća haploidna faza

Ta je faza svojstvena za porodicu Noelaerhabdaceae, u koje pripadaju rodovi *Emiliania* i *Gephyrocapsa*. Nepokretne stanice pokrivene heterokokolitima izmjenjuju se s pokretnim stanicama prekrivenim ljuskama. Diplo/haploidni ciklus tih stanica potvrđen je analizama kultura protočnom citometrijom (Green i sur., 1996). Tanke ljuske koje pokrivaju stanicu razlikuju se od ostalih primneziofitkih ljusaka. Također su zabilježene i potpuno gole nepokretne stanice, za koje se smatra da su mutanti diploidne faze (Paasche, 2001). Frada i

sur. (2008) su iznijeli „Cheshire Cat“ teoriju, kojom daju objašnjenje alternacije životnih ciklusa kao obranu od virusa.

Diploidna faza s heterokokolitima/haploidna faza s holokokolitima

Porodice povezane s hetero/holo životnim ciklusom su: Helicosphaeraceae, Syracosphaeraceae, Rhabdosphaeraceae, Coccolithaceae, Calcidiscaceae i Pappospheraceae. Ova je faza osobito dobro dokumentirana kod rodova *Coccolithus*, *Calcidiscus* i *Coronosphaera* (Geisen i sur., 2002). Iako nisu razriješeni svi odnosi, prihvaćeno je mišljenje da su svi holokokolitoforidi (smješteni u porodicu Calyptrosphaeraceae) zapravo haploidni stadij heterokokolitoforida. Uzevši u obzir da je u literaturi pronađeno preko 70 holokokolitoforidnih vrsta, nedostaje dosta „parova“. No, dio tih holokokolitoforida predstavljaju ekofenotipske varijacije u haploidnoj fazi (primjer *Helicosphaera carteri*) (Geisen i sur., 2002) ili pak kriptičnu specijaciju (primjer rodova *Cooccolithus* i *Calcidiscus*) (Sáez i sur., 2003). U radu Geisen i sur. (2002) ilustriran je životni ciklus vrste *Coccolithus pelagicus,* u kojem se diploidni stadij izmjenjuje s haploidnim koji je opisan kao vrsta *Crystallolithus braarudii*. To je dokazano i analizom 18S rDNA sekvenci iz monoklonalnih kultura stanica vrste *Crystallolithus braarudii* koja je identična onoj istog gena *Coccolithus* faze.

Diploidna faza s heterokokolitima/haploidna faza s nannnolitima

Ova je faza povezana s vrstom *Ceratolitus cristatus,* koja osim heterokokolita (planolita: *Neosphaera* tip) ima i nanolit u obliku potkove, ceratolit; te još jedan tip jednostavnijeg planolita u obliku prstena. Young i sur. (1998) iznose teoriju da je ceratolit homologan holokokolitima te se javlja u haploidnoj fazi. *Neosphaera* tip planolita je karakterističan za diploidnu fazu, dok je treći oblik kokolita prstenastog oblika alternativni morfotip koji se stvara istim mehanizmom kao i planoliti. Daljnja istraživanja koja bi razotkrila detalje ove izmjene faza su prijeko potrebna.

Heteromorfija je izražena na dva različita načina u svakoj generaciji kokolitoforida: (a) morfologijom organizma, pokretni i nepokretni stadij, (b) te preko prirode vanjskog skeleta stanice, heterokolita i holokokolita.

Tradicionalno su se heterokokolitne i holokokolitne faze opisivale kao zasebne vrste, no priznavanjem kombinacije različitih faza u jednom životnom ciklusu došlo je do revizije taksonomske nomenklature. Jednom kad se poveznice između različitih faza ustroje, jedno

znanstveno ime trebalo bi biti usvojeno za sve faze. Slijedeći pravila botaničke nomenklature, neformalnom se terminologijom može indicirati na određenu fazu. Za sada se holokokolitoforidna faza naznačuje dodavanjem oznake HOL heterokokolitoforidnom imenu.

Za alternativne životne stadije životnog ciklusa predloženi su taksonomski statusi, tzv. „forme“. Daljnja istraživanja otkrivaju sve više vrsta s izmjenjujućim životnim stadijima, ne samo heterokokolitoforida i holokokolitoforida, nego i kombinacija s nekalcificiranim haptofitima (Frada i sur., 2009).

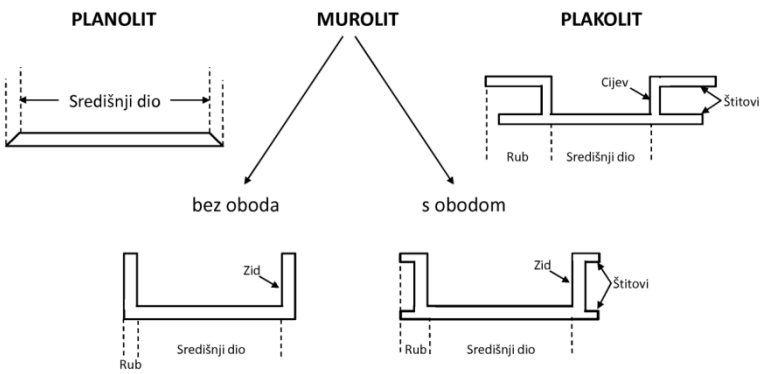
Potrebno je dobro poznavanje izmjena životnog ciklusa pojedinih vrsta zbog razlika u životnim strategijama koje imaju pojedine faze, što je iznimno značajno u ekologiji cijele grupe.

1.4.3. Morfološke karakteristike

Taksonomija kokolitoforida uvelike počiva na morfološkim svojstvima vanjskog skeleta stanice. To glavno determinacijsko svojstvo sastavljeno je od kokolita, pločica od kalcijevog karbonata. Kokolitoforidi proizvode dvije različite vrste kokolita: hetero- i holokokolite. Heterokokoliti su sačinjeni od radijalno položenih kompleksnih kristalnih jedinica. Holokokoliti su sklopljeni od mnogo jednakih, sitnih kristala. Oba su oblika vezana uz životni ciklus kokolitoforida te ih proizvode različitim biomineralizacijskim procesima (Young i sur., 1999). U haploidnoj fazi proizvode holokokolite, dok u diploidnoj heterokokolite. Neke strukture nisu u skladu s hetero/holo podjelom, a i vjerojatno su stvorene drugačijim biomineralizacijskim procesima, stoga su takvi kokoliti dobili naziv nanoliti.

Većina je heterokokolita sastavljena iz središnjeg dijela i ruba. To je odraz procesa stvaranja kokolita: iz protokokolitnog prstena rastom na van i u vis se stvara rubni dio, dok rastom prema unutra središnji dio. Središnji dio je unutarnji dio kokolita kojeg okružuje rub. Za njega su svojstveni manje pravilni kružni elementi, u usporedbi s rubnim dijelom, on može biti u potpunosti zatvoren ili ima središnji otvor. Rub je vanjski dio kokolita, okarakteriziran redovitim kružnim elementima od kojih su neki vertikalno usmjereni.

Bez obzira na strukturu po obliku heterekokolite dijelimo na murolite, planolite i plakolite. Iako postoji širok raspon oblika heterokokolita, ta su tri navedena tipa najčešća u različitim klasifikacijskim grupama (Young i sur., 1992). Tipovi su vjerojatno homeomorfne prilagodbe pri organizaciji kokolita po stanici. Postoje i prijelazni oblici između tipova, a svaki od njih može biti s ili bez nastavaka (Slika 1.3.).



Slika 1.3. Shematski presjeci tri tipa heterokokolita prema morfologiji rubnog dijela (po Young i sur. 1997).

Planoliti (lat. planus - ravno) su bez značajno podignutog ruba i imaju oblik diska (primjer: *Rhabdosphaera*). Muroliti (lat. murus - zid) imaju podignut rub, vertikalni zid, ali bez dobro razvijenih štitova (primjer: *Pontosphaera*). Plakoliti imaju dva ili više dobro razvijena štita te su s baznom pločom povezani preko cijevi (primjer: *Emiliania*).

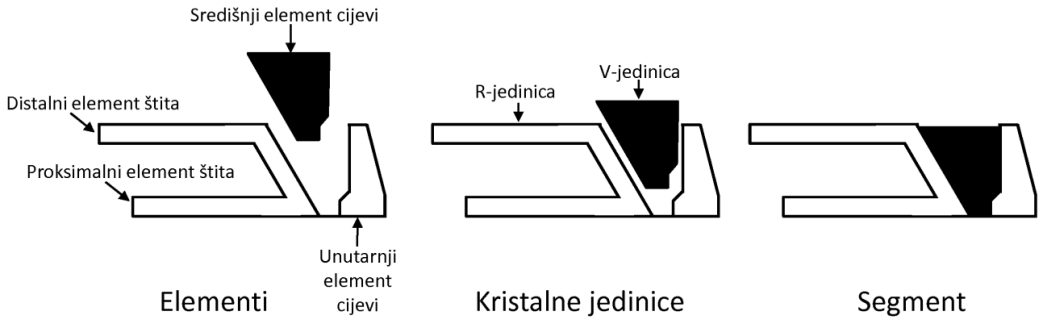
Heterokokoliti i nanoliti sačinjeni su od složeno oblikovanih kalcitnih kristala. Njihova se ultrastruktura opisuje prema Young i Bown (1991) (Tablica 1.2., Slika 1.4.).

Struktura rubnog dijela važna je u klasifikaciji kokolitoforida (Perch-Nielsen, 1971), no bez poznavanja rasta rubnih komponenata tijekom ontogeneze kokolita, njihov opis i interpretacija mogu biti zbunjujući (Young i Bown, 1991). Rast započinje nukleacijom proto-kokolitnog prstena koji je sastavljen iz niza jednostavnih kristalnih jedinica. Te jednostavne jedinice rastu u raznim smjerovima te proizvode rub sačinjen od kristalnih jedinica složenije morfologije. Kokolitni se prsten tada sastoji od dva tipa kristalnih jedinica. Jedan je tip s otprilike vertikalnom orijentacijom c-osi (V-jedinica), dok drugi ima otprilike radijalno orijentiranom c-osi (R-jedinica). Obje kristalne jedinice potječu iz istog proto-kokolitnog prstena, unutar kojeg su naizmjence posložene. Brojni heterokokoliti imaju strukture koje uključuju dva seta kristalnih jedinica s dvije različite kristalne orijentacije, što je uočljivo svjetlosnim mikroskopom (Young i sur., 1999). Ovaj je model naizmjence položenih kristalnih jedinica u proto-kokolitnom prstenu objasnio strukturu kokolita i njihovu kristalografiju (Slika 1.5.).

Tablica 1.2. Ultrastruktura kokolitoforida.

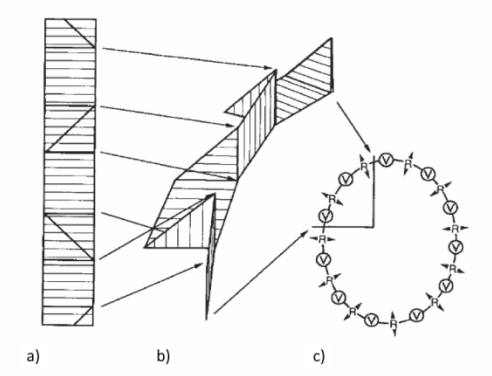
Element	Jasno odvojene komponente kokolita. To je opisni termin, nekoliko elemenata se može ujediniti u kristalnu jedinicu.
Kristalna jedinica	Skupina elemenata iz različitih ciklusa u kristalografskom kontinuitetu. To su osnovne komponente ultrastrukture kokolita.
Segment	Jedan simetrično ponovljeni dio kokolita, uključuje elemente iz svakog ciklusa, koji se sastoje od jedne ili više kristalne jedinice.
Lamela	Pločasta struktura unutar kristalne jedinice (primjer Braarudosphaera).
Dodirna površina	Dodirna ploha između dva elementa.
Suture	Trag dodirne površine na površini kokolita.
Ciklus	Krug sačinjen od elemenata ili kristalnih jedinica.
Red	Jedan set vertikalno superponiranih ciklusa (primjer Arkhangelskiella, Lapideacassis).

U tom je modelu zapravo nekoliko povezanih hipoteza: (i) rubovi heterokokolita oblikuju se iz jednog protokokolitnog prstena pomoću dva seta jezgara čiji rast rezultira jasnim kristalnim jedinicama; (ii) orijentacija tih jedinica je posljedično vertikalna i radijalna u odnosu na rub bazne ploče; (iii) model je sačuvan kroz evoluciju heterokokolita, tako da su sve V-jedinice homologne jedne s drugima, a isto vrijedi i za R-jedinice.



Slika 1.4. Komponente ultrastrukture kokolita (po Young i Bown 1991).

Unutar porodica struktura i kristalografija kokolita obično je konstantna, pa je to značajka koja se može ignorirati pri identifikacije na razini vrsta, osobito na elektronskom mikroskopu. Međutim, treba napomenuti da ovaj kristalografski aspekt klasifikacije znači da se bazira na varijacijama u prilično stabilnom biomineralizacijskom procesu koji je tako mnogo čvršći nego što bi se površno moglo pomisliti.



Slika 1.5. Model nukleacije V- i R- jedinica. a) planarna struktura kokolita, deblje linije predstavljaju šavove, dok tanke orijentaciju kristalografske c-osi. b) naborana stuktura na kojoj se vidi kako nabori proizvode segmente s vertikalnim i horizontalnim c-osima. c) shema V- i R-jedinica u proto-kokolitnom prstenu (po Young i sur. 1992)

1.4.4. Nomenklatura kokolitoforida

Kalcitne pločice kokolitoforida prvi je opisao Ehrenberg (1836) iz fosilnih nalaza. No naziv „kokoliti“ (eng. coccoliths) im po prvi put daje Huxley (1868), koji je slične pločice pronašao u dubokomorskim naslagama Sjeverne Amerike. Wallich (1861) je pak u istim naslagama pronašao sferične stanice s kokolitima pravilno razmještenima po površini, koje kasnije naziva kokosferama (eng. coccospheres), odnosno stanice pokrivene kokolitima. Huxley (1868) je kokolite iz dubokomorskih naslaga podijelio u dvije vrste kojima je dao znanstvena imena s nastavkom roda. One jednostavnog, diskoidalnog oblika imenovao je *Discolithi* (eng. discoliths), dok je one sastavljene od dva diska nazvao *Cyatholithi* (eng. cyatholiths).

Schmidt (1870) je, nakon što je pregledao sedimente iz Jadranskog mora, zaključio da su kokoliti neovisni organizmi uklopljeni u dubokomorske naslage. Uz kokolite diskoidalnog oblika, pronašao je kokolite u obliku prutića, koje je nazvao „Rhabdolithen“ (eng. rhabdoliths), te predložio rod Rhabdolithes. Wallich (1877) je revidirao opažanja i zaključke objavljene o kokolitima, te je naglasio ispravnost svoje tvrdnje da su kokoliti tek dio pokrova jednostaničnih kokosfera, te je oformio je rod *Coccosphaera*. Nažalost, to je ime prije već upotrijebio Perty (1852) za rod organizama nejasnog identiteta, te je stoga nevažeće.

Haeckel (1889) je planktonske organizme pokrivene kokolitima (njem. einzelligen Kalkalgen) smjestio u skupinu Calcocyteae, koju je rangirao kao red unutar razreda Paimellariae u koljenu Protophyta (*Protista vegetaiia*). Unutar Calcocyteae Haeckel je priznao dva tipa stanica "Coccosphaeren": one koje su pokrivene diskolitima ili ciatolitima, te

"Rhabdosphaeren": one koje su pokrivene poligonalnim pločicama s radijalnim šiljcima (eng. rhabdoliths). Navodno nesvjestan Schmitove publikacije Haeckel je posljednji tip kokolita smjestio u rod *Rhabdosphaera*. Schwarz (1894) je objavio kratak rad u kojem objašnjava da su različiti oblici kokolita ontogenetski povezani te se stoga smještaju u isti rod, kojeg je nazvao *Coccolithus*. Zbog sitne veličine Schwarz nije uspio identificirati pojedine vrste te je opisao samo jednu *C. oceanicus*.

Prvi pregled sistematike kokolitodorida publicirao je Lohmann (1902) koji je predložio zamjenu nelegitimnog imena *Coccosphaera* Wallich s imenom *Coccolithophora* (gr. Kokkos – zrno; lithos – kamen: phoras – nositi). Zaključilo se da je to ime nelegitimno zbog citiranja dva legitimna imena roda kao sinonima *Coceolithus* E.H.L. Schwarz (1894) i *Cyathosphaera* Haeckel (1894). Lohmann je također predložio i ime porodice Coccolithophoraceae (s zoološkom formom Coccolithophoridae), ali to je ime također nevažeće u botaničkoj nomenklaturi, jer ime porodice mora biti temeljeno na važećem imenu roda. Lohmann je smjestio kokolitoforide u razred Mastigophora, red Flagellata, podred Chrysomonadina. Te je naveo dvije potporodice Syracosphaeroideae (Syracosphaerinae) i Coccolithophoroideae (Coccolithophorinae) (posljednje ime također nevažeće).

Do sredine 20. stoljeća autori su ipak uvelike slijedili Lohmanovu (1902) klasifikaciju kokolitoforida i njihovo povezivanje s krizofitima. U to vrijeme počelo je jačanje nomenklaturne važnosti haptoneme, koje je bilo popraćeno padanjem nomenklaturne važnosti kokolita. Napokon Christensen (1962) oformljuje razred Haptophyceae u koji smješta i porodicu Coccolithophoraceae, unutar Prymnesiaceae zajedno s Phaeocystaceae te u red Prymnesiales.

Silva i sur. (2007) predložili su razrješenje nomenklaturne problematike kokolitoforida predlažući ime razreda Coccolithophyceae. To su obrazložili sljedećim argumentima: (i) broj taksona kokolitoforida daleko nadmašuje broj haptofita, (ii) filogenetski dokazi grupiraju kokolitoforide u jednu skupinu. Fujiwara i sur. (2001) su potvrdili diobu Haptophyta na dva razreda analizirajući sekvence gena koji kodiraju veliku jedinicu RuBisCo enzima (uključenog u prvi korak fiksacije ugljika). Temeljem njihovih analiza svi kokolitoforidi unutar Prymnesiophyceae pripadaju u jednu monofiletsku granu (koja sadrži i Coccosphaerales i Isochrysidales). To upućuje na njihovo zajedničko porijeklo i pojavljivanje mogućnosti formiranja kokolita samo jednom u povijesti haptofita. Stoga Silva i sur. (2007)

zaključuju da haptofite treba tretirati kao razred Coccolithophyceae, koji je u istom rangu s razredom Pavlovophyceae u odjelu Haptophyta.

1.4.5. Klasifikacija kokolitoforida

Ključna svrha klasifikacije je sistematiziranje i organizacija postojećeg znanja. Isto tako, očita zamka klasifikacije je sortiranjem osigurati dojam znanja gdje znanje zapravo ne postoji. Nedostaci klasifikacije mogu se naći u lošoj definiciji kategorija, mogućnosti da jedinka pripada u više kategorija ili pak niti jednoj.

Viša klasifikacija kokolitoforida temelji se na strukturi i kristalografiji kokolita, ali i na drugim svojstvima, sakupljenim biološkim i paleontološkim istraživanjima (Young i Bown, 1997) te uključuje tri razine: red, porodica, rod. Radi prirodnije grupacije, metodologija klasifikacije kokolitoforida zasniva se na grupiranju s dna prema vrhu (Young i sur., 2003). Vrste se združuju u rodove, rodovi u porodice, porodice u redove i to temeljeno na ponavljanju morfoloških sličnosti, postojanju prijelaznih stadija te stratigrafskoj rasprostranjenosti.

Jedina taksonomska kategorija koja je univerzalno primjenjiva je porodica, te je to glavna razina klasifikacije. Doduše, prilikom zadnje revizije primijećeno je da je isključiva upotreba porodica u klasifikaciji nepotrebno restriktivna, te da se s oko 50 porodica maskiraju važni odnosi. U klasifikaciji kokolitoforida stoga su korišteni redovi, radije nego podjela na porodice, s ciljem da se što više taksona očuva na svojoj postojećoj razini, s obzirom da bi se inače moralo ponovno klasificirati mnoge dobro utvrđene porodice kao potporodice.

Moderna klasifikacija haptofita priznaje četiri reda: Coccolithales (prisutni kokoliti), Prymnesiales (tipični haptofiti bez kokolita s dobro razvijenom haptonemom), Isochrysidales (smanjena haptonema, uključeni su i neki rodovi s kokolitima) i Pavlovales (bičevi nejednakih dužina, duži bičevi imaju dlačice i ljuščice, haptonema je mala). Citološka istraživanja, molekularna genetika i biokemija pripomogla su nedvosmislenom uspostavljanju reda Pavlovales koji se sada smatra odvojenim razredom ili podrazredom (Green i Jordan, 1994). Fujiwara i sur. (2001) potvrdili su monofiletsko porijeklo kokolitoforida. Nadovezujući se na to istraživanje i činjenicu da je broj taksona kokolitoforida daleko veća od ostalih haptofita Silva i sur. (2007) su predložili razred Coccolithophyceae, u istom rangu s razredom Pavlovophyceae u odjelu Haptophyta. S obzirom na to, ne bi trebalo biti problema u korištenju nove klasifikacije koja se u prvom redu zasniva na morfologiji kokolita.

1.5. Ciljevi istraživanja

Poznavanje fitoplanktona bitno je za razumijevanje morskog ekosustava i za predviđanje posljedica utjecaja ljudske aktivnosti, uključujući klimatske promjene i eutrofikaciju. To je osobito važno u obalnim morima kao što je Jadransko more, gdje ograničeno kruženje vodenih masa može rezultirati pojačanim odgovorom na vanjske promjene. Dijatomeje, dinoflagelati i kokolitoforidi su najvažnije fitoplanktonske skupine u obalnim morima, od kojih je posljednja najslabije istražena u Jadranskom moru.

Ciljevi ovog istraživanja su:

- odrediti taksonomski sastav i sukcesiju fitoplanktonskih zajednica u istočnom dijelu sjevernog Jadrana,
- procjeniti uloge kokolitoforida u sjevernom Jadranu,
- procjeniti bioraznolikosti zajednice kokolitoforida,
- istražiti dinamiku vrsta zajednice kokolitoforida,
- odrediti unutrašnje (genetički) i/ili vanjske (ekološki) karakteristike dominantne vrste *Emiliania huxleyi* u sjevernom Jadranu, i
- razviti adekvatnu metodologiju za istraživanje kokolitoforida.

Hipoteze ovog istraživanja su:

- dinamika izmjene dominantnih fitoplanktonskih grupa u sjevernom Jadranu je na mjesečnoj skali,
- pojavnost fitoplanktonskih vrsta unutar zajednice ovisi o okolišnim čimbenicima,
- udio kokolitoforida u fitoplanktonskoj zajednici je podcijenjen,
- raznolikost kokolitoforida veća je u oligotrofnim uvjetima i u vrijeme izmješanosti vodenog stupca, i
- *Emiliania huxleyi* se svojim unutrašnjim (genetičkim) karakteristikama prilagodila na ekološke uvjete sjevernog Jadrana.

2. LITERATURNI PREGLED

„I've found you've got to look back at the old things and see them in a new light." - John Coltrane

2. Literaturni pregled

2.1. Fitoplanktonske sukcesije u sjevernom Jadranu

Prvi podaci o fitoplanktonu sjevernog Jadrana datiraju još s kraja 19. stoljeća. Međutim, u usporedbi s dijatomejama i dinoflagelatima, kokolitoforidi su u Jadranskom moru slabo istraženi. Detaljan opis vrsta, ali bez osvrta na njihovu ekološku važnost i godišnji ciklus, dali su Schiller (1925b) i Kaptner (1941). Kaptner je u moru Rovinjskog arhipelaga odredio 46 vrsta kokolitoforida, a ukupno je na području sjevernog Jadrana određena 86 vrsta (Viličić i sur., 2002). Revelante i Gilmartin (1976) su dali pregled sukcesije vrsta dijatomeja i dinoflagelata u sjevernom Jadranu. Postaje u zapadnom dijelu imale su veće brojnosti stanica, veće koncentracije klorofila *a* i veći udio mikrofitoplanktona, dok su istočne postaje imale veću bioraznolikost vrsta. Cijele su godine dominirale dijatomeje, osim tijekom lipnja i srpnja kada su dominirali dinoflagelati. Oni su zabilježili da kokolitoforidi čine manje od 2% ukupnog fitoplanktona.

Revelante i Gilmartin (1976) su zaključili da miješanje vodenog stupca, koje obično započinje u listopadu, inducira sukcesiju vrsta dijatomeja, te se one zatim izmjenjuju u dominaciji. U jesenskom razdoblju izmjena se odvija brzo, te 6 – 9 vrsta (*Nitzschia longissima*, *Rhizosolenia stolterfothii* (*Guinardia striata*), *Leptocylindrus danicus*, *Lauderia borealis*, *Chaetoceros curvisetus*, *Thalassionema nitzschioides*) dominira u zajednici 3 – 4 tjedna, dok su tijekom ostatka godine te vrste relativno nevažne. Visoka koncentracija hranjivih soli u kombinaciji s jesenskim vertikalnim miješanjem utječe na odabir onih vrsta koje su višom stopom dijeljenja i višim afinitetom prilagođene iskorištavanju povišene koncentracije hranjivih soli. Za zimu svojstvene su 2 – 3 vrste (*Chaetoceros* sp., *Skeletonema costatum* (*Skeletonema marinoi*), *Chaetoceros curvisetus*, *Bacteriastrum delicatulum*) s kodominatnim vrstama koje su se sporadično pojavljivale i nestajale. To razdoblje je drugi stadij sukcesije koji se razvija povezano s stabilizacijom vodenog stupca i daljnjim dotokom nutrijenata rijekom Po, osobito na zapadnim postajama. Proljetno razdoblje je treći stadij sukcesije tijekom kojeg se povećava stabilnost vodenog stupca i smanjuje koncentracija nutrijenata u površinskom sloju. Za ovo razdoblje bilo je svojstveno istovremeno pojavljivanje dinoflagelata (*Prorocentrum micans*, *Ceratium furca*, *Peridinum stenii* (*Protoperidinium stenii*)) uz proljetne dijatomjeje (*Chaetoceros compressus Rhizosolenia alata* f. *gracillima* (*Proboscia alata*), *Hemiaulus*

hauckii). Sukcesija završava ljetnim razdobljem za koji je svojstveno izmjenjivanje prevladavanja ovih vrsta dijatomeja, npr. *Nitzschia seriata* (*Pseudonitzschia seriata), Chaetoceros diversus* (1972), *Chaetoceros curvisetus* (1972), *Skeletonema costatum* (1972), *Leptocylindrus danicus* (1973), uz koju su se u manjem broju pojavljivali dinoflagelati i dijatomeje čiji je rast potencijalno stimuliran donosom hranjivih soli rijekom Po.

Bernardi Aubry i sur. (2004) istraživali su sukcesiju fitoplanktonskih vrsta zapadne obale sjevernog Jadranu te su definirali sezonsku izmjenu vrsta na temelju analize podataka s 48 postaja. Zabilježena je, također, dominacija dijatomeja tijekom čitave godine osim u razdoblju lipanj/srpanj kada su dominirali dinoflagelati. Tijekom kasne jeseni - rane zime (prosinac/siječanj) svojstveno je prevladavanje nanoflagelata i dijatomeja, a vrsta kokolitoforida *Emiliania huxleyi* dostiže najvišu brojnost. Povećanjem količine sunčevog zračenja, temperature i hranjivih soli u veljaći započinje prevladavanje dijatomeje *Skeletonema costatum* (*S. marinoi*) kao primjer male, oportunističke vrste s niskim sadržajem ugljika. U proljeće, ožujak/svibanj, nastupa razdoblje niskih vrijednosti saliniteta zbog povećane količine donosa slatke vode rijekama te tada dominiraju dijatomeje *Pseudonitzschia pseudodelicatissim*a kompleks, *Thalasiossira* spp., *Chaetoceros socialis* i *Chaetoceros* sp. U ljetnom razdoblju, lipanj, visoke temperature i visoke vrijednosti saliniteta te niže količine hranjivih soli uvjetuju prevladavanje dinoflagelata *Prorocentrum micans*, *P. minimum, Gymnodinium* spp. i *Ceratium fusus*. U srpnju iznova prevladavaju dijatomeje *Proboscia alata*, *Ceratulina pelagica* i *Chaetoceros compressus*. Jesenski porast dostupnosti hranjivih soli i pad temperature te količine sunčevog zračenja pogoduje dijatomejama te se razvijaju vrste kao *Asterionelopsis glacialis*, *Leptocylindrus danicus* i *Lioloma pacificum*.

2.3. Fotosintetski pigmenti u sjevernom Jadranu

Mangoni i sur. (2008) istraživali su strukturu i fotosintetska svojstva fitoplanktonskih populacija u frontalnom području sjevernog Jadrana tijekom veljače i ožujka 1997. godine. Doprinos svake pojedine skupine fitoplanktona izveden je iz odnosa između specifičnih biomarkerskih pigmenta i koncentracije klorofila *a*. Fukoksantin je bio najrasprostranjeniji pomoćni pigment u oba uzorkovana razdoblja, što ukazuje na dijatomeje kao najrasprostranjeniju fitoplanktonsku grupu u području pod direktnim utjecajem rijeke Po. Dinoflagelati, čiji je karakterističan pigment peridinin, su pridonijeli u skromnoj koncentraciji, osim u priobalnom području južno od ušća rijeke Po. Suprotno, istočno od

frontalnog sustava zabilježena je raznolikost pigmenata, u redoslijedu smanjene koncentracija: 19'-heksanoilofukoksantin, fukoksantin, klorofil *b*, zeaksantin, te 19'-butanotilokifukoksantin. Ovi pigmenti ukazuju na raznoliku zajednicu malih bičaša (primnesiofita, zelenih algi, krizofita), dijatomeje, dinoflagelata i cijanobakterija raspoređenih unutar vodenog stupca.

U svom su radu Ahel i Terzić (1998) dali prikaz fitoplanktonske dinamike oslanjajući se na pigmente kao glavne biomarkere. Istraživanje su proveli na transektu Rovinj - ušće rijeke Po u razdoblju od siječnja do prosinca 1994. godine. Kao karakteristične pigmente u sjevernom Jadranu naveli su klorofil *c3*, klorofilid *a*, klorofil *c1+c2*, peridinin, 19'-heksanoiloksifukoksantin, fukoksantin, 19'-butanoiloksifukoksantin, diadinoksantin, aloksantin, zeaksantin/lutein, klorofil *b*, klorofil *a* i *β*-karoten. Zamijećena je značajna razlika u koncentraciji fotosintetskih pigmenata na profilu rijeka Po - Rovinj. Gornji sloj zapadnih postaja, koje se nalaze pod stalnim utjecajem rijeke Po, karakteriziran je prevladavanjem fukoksantina (dijatomeje) u sastavu biomarkerskih pigmenata. Nasuprot tome u sastavu biomarkerskih pigmenata gornjeg sloja najistočnije postaje uglavnom prevladava 19'-heksanoiloksifukoksantin, pigment karakterističan za primnezioficeje. Što je suprotno istraživanju kojeg su na istim postajama proveli Revelante i Gilmartin (1976), u kojem su zaključili da udio te skupine iznosi > 2% brojnosti zajednice fitoplanktona.

Dinamika fotosintetskih pigmenata u istraživanom je razdoblju dobro odražavala sezonske promjene u koncentraciji, sastavu, raspodjeli specifične biomase klorofila *a*. Također se pokazala korisnom dopunskom metodom za praćenje sukcesije fitoplanktonskih populacija tijekom godišnjeg ciklusa. Pojačani dotok rijeke Po tijekom proljeća i jeseni potiču porast klorofilne biomase u čijem sastavu uglavnom prevladavaju dijatomeje. Porast riječnih donosa u površinskom sloju u početkom ljeta (svibanj/lipanj) potiče rast drugih skupina fitoplanktona, primneziofita i dinoflagelata. Taj se porast jasno odražava u prisutnosti biomarkerskih pigmenata 19'-heksanoiloksifukoksantina (primnezioficeje) i peridinina (dinoflagelati). Ljetno je razdoblje, zbog stabilne stratifikacije, karakterizirano znatnim razlikama u koncentraciji i sastavu fotosintetskih pigmenata u površinskom i pridnenom sloju vodenog stupca. Osiromašenje gornjeg sloja hranjivim solima uz porast temperature i intenziteta svjetlosti rezultiraju srazmjeno niskom koncentracijom klorofila *a* i porastom relativnog udjela primnezioficeja (19'-heksanoiloksifukoksantin) i cijanobakterija (zeaksantin) u autotrofnoj biomasi. Nasuprot tome, pridneni dio obogaćuje se hranjivim solima

regeneracijom, što potiče porast klorofilne biomase. Sastavom fitoplanktonske zajednice u tom razdoblju prevladavaju dijatomeje (fukoksantin), primnezioficeje (19'-heksanoiloksifukoksantin) i zelene alge (klorofil *b*). Ljeti se mogu javiti i lokalizirani pridneni cvatovi dinoflagelata i/ili silikoflagelata koji su karakterizirani izrazitim porastom koncentracije peridinina (dinoflagelati) i 19'-butanoiloksifukoksantina (silikoflagelati).

2.4. Kokolitoforidi u sjevernom Jadranu

Detaljan opis vrsta, ali bez osvrta na njihovu ekološku važnost i godišnji ciklus, dali su Schiller (Schiller, 1913; 1925b) i Kamptner (1941). Kamptner (1941) je u vodama zapadne Istre odredio 46 vrsta kokolitoforida, a ukupno je na području sjevernog Jadrana zabilježeno 86 vrsta (Revelante i Gilmartin, 1983).

Najznačajnija ekološka istraživanja na kokolitoforidima Jadrana proveo je Puškarić (1992). Proučavao je sastav sedimenata (kokolitoforide, silikoflagelate, dijatomeje) ali i okolne morske vode, kako bi usporedio živuće vrste s onima u sedimentu, te pokušao zaključiti o sastavu fitoplanktonske zajednice prije intenzivnog antropogenog pritiska na rijeku Po. Donos rijeka s istočne strane je zanemariv, stoga ta činjenica ukazuje da se materijal donošen talijanskim rijekama sedimentira u čitavom sjeverno-jadranskom bazenu, te biva donošen do naše obale, u blizini Rovinja. Puškarić je zabilježio ukupno 11 vrsta živućih kokolitoforida u sedimentima, od kojih je najzastupljenija bila vrsta *E. huxleyi*, a najveći broj kokolita ustanovljen je u sedimentima jugoistočnog sjeverno-jadranskog bazena. Radio je i studiju fekalnih peleta zooplanktona u kojima je pronašao isključivo kokolite vrste *E. huxleyi*.

Početkom 90-tih godina prošlog stoljeća istraživana je horizontalna i vertikalna raspodjela kokolitoforida u sjevernom Jadranu (Santini, 1995). Brojnost kokolitoforida tijekom razdoblja istraživanja uglavnom je bila niska. Kokolitoforidi su značajnije doprinosili brojnosti fitoplanktonske zajednice u istočnom dijelu nego na središnjem i zapadnom.

Izuzevši navedene studije u kojima su kokolitoforidi bili središte istraživanja, tijekom godina kokolitoforidi su istraživani sporadično, tek kao dio fitoplanktonske zajednice. Prema Revelante i Gilmartin (1976), kokolitoforidi su prisutni u razdoblju od rujna do prosinca i tada predstavljaju manje od 2% ukupnog fitoplanktona. Da je značaj kokolitoforida veći pokazalo je istraživanje u Tršćanskom zaljevu, prema kojima kokolitoforidi sačinjavaju i do 78% ukupnog fitoplanktona u zimskom razdoblju (Mozetič, 1993). Mozetič i sur. (1998) su u

Tršćanskom zaljevu zabilježili da kokolitoforidi u siječnju dosežu vrlo visoku brojnost (5,6 10^5 stanica L^{-1}) i prevladavaju fitoplankonskom zajednicom. Bernardi Aubry i Acri (2004) dokumentirali su nizak udio kokolitoforida u fitoplanktonskoj zajednici (< 4%) Venecijske lagune. Jedino je u zimskom razdoblju zabilježena značajna brojnost jedne vrste kokolitoforida, *E. huxleyi*. Viličić i sur. (2007) su tijekom 2006. godine u sjevernom Jadranu zabilježili najveću brojnost kokolitoforida u lipnju. U tom su istraživanju zabilježili tri vrste: *Calyptrosphaera oblonga, Rhabdosphaera tignifer* i *Syracosphaera pulchra*. Viličić i sur. (2009a) su istražujući sastav i godišnji ciklus fitoplanktonske zajednice u istočnom dijelu sjevernog Jadrana zabilježili da je jedna od najčešće zabilježenih vrsta bila *E. huxleyi* prisutna u 55,7% istraživanih uzoraka. Istraživanje se odvijalo od 2001. do 2007. godine, te su u tom razdoblju zabilježili da je brojnost kokolitoforida bila je najveća u zimi i u jesen, s prosječnom vrijednošću od 2,9 10^4 stanica L^{-1}, a zabilježili su 16 vrsta kokolitoforida.

3. MATERIJALI I METODE

„I'll play it and tell you what it is later.“ - Miles Davis

3. Materijali i metode

3.1. Područje istraživanja

3.1.1. Jadransko more

Jadransko more je dugačko 800 km, široko 200 km, ima površinu 138 600 km^2 i volumen od 35 000 km^3. Batimetrijske, geografske i klimatske značajke Jadranskog mora utječu na njegova oceanografska obilježja, te je neophodno njihovo poznavanje. Batimetrija Jadranskog mora je obilježena transverzalnom i longitudinalnom asimetrijom. Longitudinalno se Jadransko more dijeli na plitki sjeverni (dubina ne prelazi 50 m), srednji (dubine do 270 m) i južni dio. Južni dio ima najveću dubinu, 1 233 m, i zauzima 88% ukupnog volumena Jadranskog mora. Transverzalna asimetrija se očituje u morfološkim razlikama obalnog područja. Zapadna obala je ravna, pravilnih linija, bez otoka i s blagim kontinentskim rubom. U istočnom dijelu obala je razvedena, s mnogo otoka te naglim kontinentski rubom koji se iznad mora nastavlja u visoko gorje, Dinaride, koji prate liniju obale.

Jedna od ključnih značajki Jadranskog mora je njegov smještaj. Jadransko more se proteže do 45°47' sjeverne geografske širine i najsjeverniji je dio Mediteranskog mora (izuzevši Crno more). Jadransko more je smješteno u umjerenom području te je obilježeno jakim sezonskim varijacijama. Najniže temperature su u veljači, između 3 °C na površini i 10 °C pri dnu, dok ljetne temperature na površini mogu doseći 31 °C. Termoklina se javlja u toplom dijelu godine između 10 – 30 m dubine, dok u jesen dolazi do izotermije na 18 – 19 °C (Gačić i sur., 2001). Jesensko miješanje vodenog stupca potaknuto je površinskim hlađenjem i vjetrovima. U tom miješanju najvažniju ulogu igra bura, hladan vjetar koji u naletima puše sa sjeveroistoka, brzinom i do 50 m s^{-1}, a donosi hladan i suh kontinentalan zrak. Drugi važan vjetar na Jadranskom području je jugo. Jugo puše s jugoistoka po osi Jadranskog mora, te donosi topao i vlažan zrak. Bura i jugo stvaraju jaku mehaničku silu koja uzrokuje inercijske oscilacije u Jadranu (Orlić, 1987).

Iako je za Jadransko more iznimno važan unos slatke vode brojnim rijekama (godišnji prosjek 5 700 m^3 s^{-1}), ukupan salinitet Jadranskog mora je razmjerno velik, a najveći je u južnom dijelu (između 38,4 i 38,9). Najveća rijeka, rijeka Po, smještena je u sjevero-zapadnom dijelu i čini 28% ukupnog unosa slatke vode, stoga je u sjevernom dijelu Jadranskog mora, a i općenito u obalnom području, salinitet niži i vrlo promjenljiv (Gačić i sur., 2001). Jadransko

more kao cjelina je bazen dilucije, jer je bilanca vode na površini pozitivna: evaporacija i precipitacija se u međusobno poništavaju na godišnjoj razini, a Jadransko more prima više vode nego što je gubi (Raicich, 1996).

Opća cirkulacija u Jadranskom moru je ciklonalna, a uzrokovana je razlikama u raspodjeli temperature i saliniteta. Jadransko more je povezano s Jonskim morem Otrantskim vratima (75 km širine i 780 m dubine) i u tom području se odvija izmjena vode sa Sredozemnim morem. Zapadna Jadranska struja (eng. Western Adriatic Current, WAC) istječe iz Jadranskog mora uz zapadnu obalu i intenzivnija je ljeti. Zbog istjecanja vode WAC-om dolazi do sniženje morske razine u Jadranskom moru te se javlja kompenzacijska ulazna struja, Istočna Jadranska struja (engl. Eastern Adriatic Current, EAC). Ulazak EAC u Jadransko more je kontroliran promjenama morske razine, odnosno sezonskim promjenama tlaka zraka i utjecaja vjetra, kao i sezonskim izmjenama evaporacije, precipitacije i riječnih donosa. U zimskom razdoblju EAC je intenzivnija i prodire skroz do najsjevernijeg dijela Jadranskog mora, dok je u ljetnom razdoblju ograničena na srednji i južni dio (Poulain i Cushman-Roisin, 2001).

3.1.2. Sjeverni Jadran

Sjeverni Jadran je plitko područje koje se definira izobatom od 100 m, smještenom otprilike na 43°20' (Poulain i sur., 2001). Ovo istraživanje je usmjereno na područje sjeverno od poteza Pula–Rimini, koje je istraživano za ovaj doktorski rad. To je područje pod jakim utjecajem površinskih (vjetrovi, evaporacija i precipitacija) i lateralnih (donosi rijeka te utjecaj južnojadranskih voda) čimbenika. Za sjeverni Jadran su svojstvene naglašene sezonske i dugoročne promjene oceanografskih i bioloških uvjeta, i to zbog vrlo složene cirkulacije te promjenjivih atmosferskih utjecaja, slatkovodnih donosa kao i ulaska vode visokog saliniteta (Russo i sur., 2005).

Sezonska promjenjivost prijenosa topline u sjevernom Jadranu je relativno velika, i kreće se u rasponu od -170 W m^{-2} u kasno jesen i ranu zimu do +140 W m^{-2} u kasno proljeće i rano ljeto. Na prijenos topline u Jadranskom moru najviše utječe evaporacija koja je povezana s brzinom vjetra. Za vrijeme puhanja bure lokalni gubici topline mogu biti viši i od 700 W m^{-2} (Supić i Orlić, 1999). Zbog intenzivnog gubitka topline sjeverni Jadran je dobro izmiješan tijekom kasne jeseni, i zime. U tom je razdoblju cirkulacija sjevernog Jadrana otvorena, to jest izmjena vodenih masa između sjevernog i srednjeg Jadrana je najjača. Tada prevladava

ciklonalno kruženje, obilježeno ulaznom strujom (EAC) u istočnom te izlaznom (WAC) u zapadnom dijelu sjevernog Jadrana. U zimskom razdoblju pojačano je prodiranje vode saliniteta 38,5 porijeklom iz istočnog Sredozemlja. Uz prodiranje vode visokog saliniteta i niskih dotoka sjevernojadranskih rijeka, jaka bura je jedan od najvažnijih čimbenika koji utječu na stvaranje guste vode zimi. Nakon stvaranja, gusta voda istječe iz sjevernog Jadrana i utječe na duboke vodene mase srednjeg i južnog Jadrana. Gusta voda iz sjevernog Jadrana može pridonijeti stvaranju duboke vode u istočnom Sredozemlju (Vilibić i Supić, 2005).

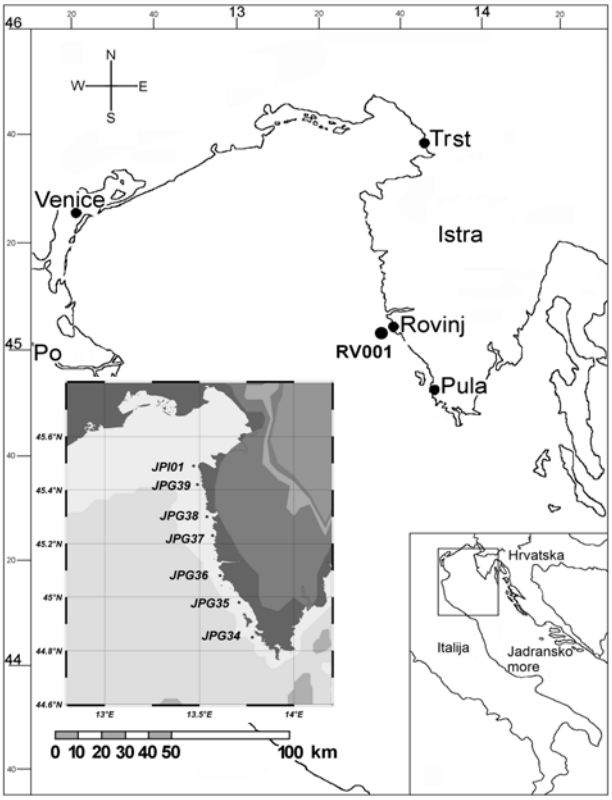
Od proljeća do maksimuma u kolovozu toplina se postupno akumulira u gornjim slojevima vodenog stupca i u tom razdoblju prevladava poluzatvorena cirkulacija u sjevernom Jadranu. U tim uvjetima slatka površinska voda koja se nalazi duž zapadne obale, horizontalno se prenosi prema Istarskoj obali te tako značajno povećava raslojenost te dolazi do stratifikacije vodenog stupca (Russo i sur., 2005).

Općenito, Jadransko more je vrlo siromašno hranjivim solima, no zapadni dio sjevernog Jadrana je pod jakim utjecajem rijeke Po kao i drugih manjih talijanskih rijeka (Brenta, Adige i Piave) koje unose značajne količine hranjivih soli u more. Unos hranjivih soli uvelike ovisi o protoku tih rijeka, a kreće se u rasponu: 124 – 262 10^3 t a^{-1} za ukupni dušik, 4,5 – 11,1 10^3 t a^{-1} za ukupni fosfor, i 104 – 196 10^3 t a^{-1} za silicijev-dioksid, SiO_2 (Cozzi i Giani, 2011). Za sve rijeke ovog područja svojstven je neuravnotežen unos dušika naspram fosfora, i to u anorganskom (DIN/PO_4 = 37 – 418) i ukupnom (TN/TP = 48 – 208) izvoru. Gašparović i sur. (2011) zabilježili su višu koncentraciju hranjivih soli u zapadnom (postaja 101) nego u istočnom dijelu sjevernog Jadrana (postaja 107), i to 2,9 puta veće koncentracije za NO_3, 1,6 puta za NH_4, 3,0 puta za PO_4 i 1,5 puta za SiO_4. Za NO_2 i P_{org} zabilježene su slične koncentracije na obje postaje.

Jačina bure uz jadransku obalu nije jednolika i ovisna je o konfiguraciji planinskih masiva, no najjača je upravo u sjevernom dijelu, u Tršćanskom i Riječkom zaljevu. Bura uzrokuje advekciju površinske vode u smjeru vjetra i stvaranje ciklonalnog vrtlog u području ispred Tršćanskog zaljeva (sjeverno od linije koja spaja Rovinj i ušće rijeke Po). U zaštićenijem području ispred Istarske obale, gdje je bura puno slabija, stvara se anticiklonalni vrtlog koji je bliže obali Istre (Kuzmić i sur., 2006). Takvo blisko ciklonalno i anticiklonalno strujanje omogućuje prijenos obogaćene vodene mase iz područja ušća rijeke Po prema obali Istre.

5.1. Uzorkovanje

Uzorci su sakupljeni u istočnom, oligotrofnom dijelu sjevernog Jadrana, uz zapadnu obalu Istre od Savudrije do rta Kamenjak. Uzorkovalo se na osam postaja jednu nautičku milju od obale (Slika 3.1.) mjesečnom učestalošću od ožujka 2008. do studenog 2009. godine, te na tri dubine: površini, 10 m i 2 m iznad dna. Na središnjoj postaji RV001 (JPG36), koja je samo u iznimnim slučajevima pod utjecajem rijeke Po dodatno se uzorkovalo dva puta mjesečno od rujna 2008. do veljače 2010. godine na površini, 5 m, 10 m, 20 m, i 2 m iznad dna (Slika 3.1.). Uzorci za određivanje kemijskih i bioloških parametara sakupljeni su Niskinovim crpcima volumena 5 L.



Slika 3.1. Karta područja na kojima je provedeno istraživanje. Središnja postaja RV001 je postaja JPG36 na manjoj slici.

5.2. Mjerenje temperature i saliniteta

Profil vodljivosti-temperature-dubine (CTD) i fluorescencije snimljeni su SBE 25 Sealogger CTD sondom (Sea Bird Electronics Inc., Bellevue, Washington, SAD).

Temperatura mora je dodatno mjerena obrtnim termometrima (Richter und Wiese, Berlin, Njemačka) preciznosti ± 0,1 °C. Termometri pričvršćeni na Niskinove crpce držani su na određenoj dubini najmanje 5 minuta. Preciznost očitanja temperature iznosi ± 0,02 °C. Salinitet morske vode određivan je laboratorijskim salinometrom visoke preciznost YEO-KAL 601Mk1V (YeoKal Electronics, Brookvale, Australia).

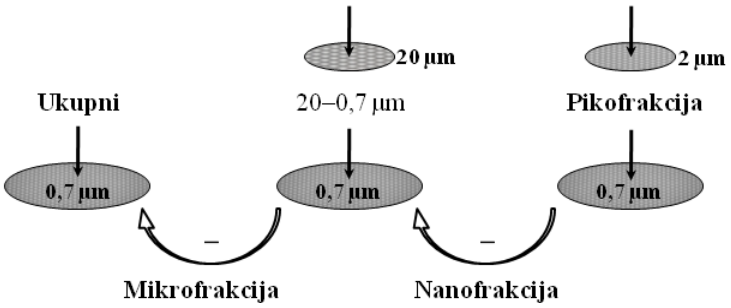
Salinitet se određivao kao omjer vodljivosti uzorka i standarda (Kopenhagška voda saliniteta 35). Iz te vrijednosti računao se salinitet pomoću empirijskih formula (UNESCO, 1986). Preciznost određivanja saliniteta titracijom iznosi ± 0,02, a salinometrom ± 0,005.

5.3. Određivanje hranjivih soli

Koncentracije hranjivih soli (nitrata (NO_3), nitrita (NO_2), ortofosfata (PO_4) i ortosilikata (SiO_4) određivale su se klasičnim spektrofotometrijskim metodama (Parsons i sur., 1984). Za određivanje koncentracija iz nefiltriranih uzoraka koristio se spektrofotometar Shimadzu UV-1800 (Shimadzu Scientific Instruments, Kyoto, Japan). Amonijak (NH_4) je određen modificiranom metodom indofenolnog plavila (Ivančič i Degobbis, 1984). Koncentracije organskog dušika i fosfora izračunate su iz razlike koncentracija ukupnog i anorganskog oblika. U statističkim analizama korišten je ukupni anorganski dušik (eng. total inorganic nitrogen, TIN) kao zbroj NO_3, NO_2 i NH_4.

5.4. Određivanje koncentracije klorofila *a*

Poduzorci od 500 mL za određivanje koncetracije frakcioniranog klorofila *a* (piko-, nano- i microfrakcije) filtrirani su na Whatman GF/F (0,7 µm velićina pora) filtru i odmah zamrznuti (- 20 °C) do analize na kopnu (unutar tjedan dana). Poduzorak za ukupan klorofil *a* filtriran je izravno na GF/F filter. Poduzorak za računanje nanofrakcije prefiltriran je kroz 20 µm mrežicu, te filtriran na GF/F filter. Za pikofrakciju poduzorak je prefiltriran kroz 2 µm polikarbonatni filter (Nucleopore, 47 mm) na GF/F filteru. Za sve filtracijske korake korišten je vakuum < 2 cm Hg. Koncentracija klorofila *a* određena je fluorimetrijskom metodom (Parsons i sur., 1984) na Turner TD-700 fluorimetru, nakon homogenizacije filtra i ekstrakcije klorofila *a* 90%-tnim acetonom. Vrijednost klorofila nanofrakcije izračunata je oduzimanjem piko-vrijednosti od izmjerene vrijednosti za nanofrakciju. Oduzimanjem izračunate vrijednosti za nanofrakciju od vrijednosti za ukupan klorofila *a* dobivena je vrijednost za mikrofrakciju klorofila *a* (Slika 3.2.).



Slika 3.2. Shematski prikaz filtracije frakcioniranog klorofila.

5.5. Analiza pigmenata

Za analizu biomarkerskih pigmenata korištena je tekućinska kromatografija visoke djelotvornosti (eng. high-performance liquid cromatography, HPLC). Na GF/F filtre filtrirano je 2 L uzorka morske vode, te su filtri neposredno nakon toga zaleđeni (–80 °C) do daljnje obrade. Koncentracije fotosintetskih pigmenata određena je prema Barlowoj metodi (Barlow i sur., 1997). Ekstrakcija je obavljena u 4 mL hladnog 90% acetona sonifikacijom filtera, nakon čega su filteri odvojeni od estrakta centrifugacijom. Ekstrakti su u omjeru 1 : 1 v/v miješani s 1M amonijevim acetonom te injektirani u kolonu HPLC sustava (Termo Hypersil column MoS-2, C-8, veličine pora 120A, dimenzija kolone 150×4,6 mm; Termo-Hypersil Keystone). Pigmenti su odvojeni pri protoku od 1 mL min^{-1} pomoću programa linearnog radijenta tijekom 45 minuta. Otapalo A sastojalo se od 96% metanola i 1M amonijevog acetata u omjeru 70 : 30 v/v, dok je otapalo B bilo samo 96% metanol. Klorofil *a* i karotenoidi detektirani su pri apsorbanciji od 44 nm (Spectra System, Model UV 2000). Primjenom standardnih otopina pojedinih pigmenata sastavljene su baždarne krivulje, te je interpolacijom podataka za veličinu/površinu/visinu vrhunca pri specifičnom vremenu zadržavanja (pri istom protoku) određeno kvalitativno i kavantitativno prisustvo pojedinog pigmenta. Kvalitativna i kvantitativna analiza pojedinih pigmenata kalibrirana je standardima autentičnih pigmenata (VKI, Danska).

Upotrebom dijagnostičkih pigmenata odredilo se u kojoj su mjeri određene fitoplanktonske skupine pridonijele ukupnoj biomasi klorofila *a* (Mackey i sur., 1996). Za CHEMTAX analizu izabrano je osam taksonomskih skupina na temelju mikroskopije (Godrijan i sur., 2013) i prethodnog iskustva. Kao ulazne tri matrice korištene su: (i) izmjerene koncentracije dijagnostičkih pigmenata i klorofila *a* u uzorcima; (2) teoretski ulazni omjeri dijagnostičkih pigmenata za klorofil za svaku taksonomsku skupinu fitoplanktona; i (3) matrica granica

omjera koja ograničavanje iterativne prilagodbe omjera u CHEMTAX analizi. Za ulaznu teoretsku matricu korišteni su literaturni podataci (Tablica 3.1.) (Mackey i sur., 1996; Irigoien i sur., 2004; Eker-Develi i sur., 2012). Izlazna matrica je nova matrica pigmenta: klorofil *a* omjera koji proizlaze iz najboljeg odgovora na iteracije. Za svaki uzorak provedeno je 10 uzastopnih analiza, koristeći svaki put izlaznu matricu omjera klorofila *a* kao ulaznu, s ciljem stabiliziranja omjera prema najvjerojatnijim vrijednostima (Latasa, 2007).

Tablica 3.1. Ulazna i izlazna (nakon 10 analiza) matrica za CHEMTAX analizu, klorofil *a* za obje matrice je 1.

ULAZ	Cijano	Prazino	Kloro	Kripto	Krizo	Hapto	Dijato	Dino
perid	0	0	0	0	0	0	0	0,532
but	0	0	0	0	1,563	0	0	0
fuco	0	0	0	0	0,974	0,193	0,46	0
hex	0	0	0	0	0	0,501	0	0
chl c_1+c_2	0	0	0	0,174	0,254	0	0	0
prasino	0	0,43	0	0	0	0	0	0
violax	0	0,015	0	0	0	0	0	0
allo	0	0	0	0,229	0	0	0	0
lutein	0	0	0	0	0	0	0	0
zea	1,337	0,006	0,059	0	0	0	0	0
chl *b*	0	0,252	0	0	0	0	0	0

IZLAZ	Cijano	Prazino	Kloro	Kripto	Krizo	Hapto	Dijato	Dino
perid	0	0	0	0	0	0	0	0,532
but	0	0	0	0	1,352	0	0	0
fuco	0	0	0	0	0,974	0,269	0,751	0
hex	0	0	0	0	0	0,764	0	0
chl c_1+c_2	0	0	0	0,174	0,320	0	0	0
prasino	0	0,430	0	0	0	0	0	0
violax	0	0,015	0	0	0	0	0	0
allo	0	0	0	0,229	0	0	0	0
lutein	0	0	0	0	0	0	0	0
zeax	1,337	0,006	0,059	0	0	0	0	0
chl *b*	0	0,252	0	0	0	0	0	0

Kratice: Cijano – cijanobakterije, Prazino – prazinofita, Kloro – klorofita, Kripto – kriptofita; Krizo – krizofita, Hapto – haptofita, Dijato – dijatomeje, Dino – dinoflagelati, Pelago – pelagofita.

5.6. Kvantitativna i kvalitativna analiza uzoraka fitoplanktona

Za analizu sastava i brojnosti fitoplanktonske zajednice fiksirano je 250 ml poduzorka neutraliziranim formalinom (2% konačne koncentracije). Poduzorak od 50 ml sedimentiran je 24 h u komorici za sedimentaciju. Sastav fitoplanktonske zajednice i brojnost pojedinih vrsta određeni su Utermöhl metodom (1958), brojanjem na invertnom mikroskopu Zeiss Axiovert 200.

Stanice su brojane u vidnim poljima i/ili transektima, prilikom čega se razlikovalo nanoplanktonske od mikroplankonskih stanica (Sieburth i sur., 1978). Prvo su se brojale stanice u rasponu veličine od 2 – 20 μm u pola transekta pod povećanjem od 400×. U toj su veličinskoj frakciji uzete u obzir sljedeće skupine: kokolitoforidi manji od 20 μm, male pojedinačne stanice dijatomeja (npr. stanice roda *Chaetoceros*), mali dinoflagelati, kriptofiti te ostali nanoflagelati. Brojnije nanoplanktonske stanice brojane su u nasumce odabranim vidnim poljima na povećanju od 400×. Nakon toga pregledana su dva transekta pomoću objektiva od 200× i faznog kontrasta te su se pritom brojale stanice mikrofitoplanktona. Nakon toga je na povećanju od 100× pregledno cijelo dno sedimentacijske komorice, gdje su se mogle naći veće stanice (> 30 μm) manje brojnosti. Vrste mikrofitoplanktona koje su bile brojnije brojale su se metodom nasumce odabranih vidnih polja pod odgovarajućim povećanjem.

Vrijednosti su se preračunale u broj stanica po litri morske vode na sljedeći način:

Prvo se izračuna faktor (F) za određeno povećanje tako da se površina dna komorice podijeli s površinom transekta.

$$F = \frac{R^2 \cdot \pi}{r^2 \cdot \pi}$$

R – polumjer komorice za brojanje; r – polumjer vidnog polja (za određeno povećanje)

Zatim se broj stanica u transektu (n) pomnoži s faktorom F, što daje broj stanica u analiziranom volumenu poduzorka (N1).

$$N1 = n \cdot F$$

Ukupan broj stanica (N1) u volumenu poduzorka (V1) preračuna se u ukupan broj stanica po litri (N). V = 1 L

U nasumce odabranim vidnim poljima se zatim računa broj stanica po litri iz dobivenih vrijednosti.

F – faktor; P – površina; p – površina vidnog polja (za određeno povećanje)

Zatim se izračuna prosječan broj stanica u vidnom polju (N2).

Σ n – zbroj stanica u svim vidnim poljima; q – broj vidnih polja

Taj se broj preračuna u broj stanica u analiziranom poduzorku.

Iz te vrijednosti izračuna se broj stanica po litri.

Minimalna brojnost koja se može izračunati ovom metodom je 20 stanica L^{-1}, a točnost brojenja iznosi ± 10%.

Pri taksonomskoj analizu koristili su se opisi vrsta dostupni u ključevima i priručnicima za determinaciju (Hustedt, 1930; Schiller, 1937; Tomas, 1997; Bérard-Therriault i sur., 1999; Horner, 2002)

5.7. Procjena bioraznolikosti kokolitoforida

Poduzorak od 50 ml filtriran je na polikarbonatne filtre (ATTP02500, Millipore). Dio dobro osušenog filtra nanijet je na metalni nosač, te uparen plemenitim metalom (S150A Sputter coater; Edwards Ltd.). Uzorci su se obradili pretražnim elektronskim mikroskopom Philips 515 SEM (FEI Co.) radi potvrde morfoloških svojstava i determinacije vrsta prema literaturnim opisima. Tijekom procjene bioraznolikosti za svaki je uzorak napravljena i akumulacijska krivulja vrsta, usporedbom broja stanica i zabilježenih vrsta.

5.8. Klonalne kulture stanica i njihove genetičke analize

Na izabranim terenima u zimskom i ljetnom razdoblju sakupljen je živi uzorak fitoplanktona mrežom promjera pora 20 μm. Neposredno nakon sakupljanja u laboratoriju su mikropipetom izolirane pojedinačne stanice, te su prenesene u bočice od 50 mL (Starsted) s F/2 medijem (Guillard, 1975) u cilju uspostavljanja monoklonalnih kultura stanica vrste *Emiliania huxleyi*. Za pripremu F/2 medija koristila se morska voda koja je prvo bila profiltrirana preko 0,22 μm Milipore membranskih filtara, zatim je vrila u mikrovalnoj pećnici, te je nakon hlađenja u nju dodana otopina hranjivih soli, metala u tragovima, kelata i vitamina. Kulture stanica rasle su u inkubatoru (Memert ICP 600) pri svjetlosti od 75 μmol fotona m^{-2} s^{-2}, 12 : 12 razdoblju svjetlo:tama. Kulture su presađivane svakih tri do četiri tjedna u novo pripremljen medij, tako da se iz početne kulture prenijelo 5 mL. Kulture su pohranjene u zbirci staničnih kultura CIM-a.

Genetičko/populacijska analiza slijedila je uobičajene korake izolacije DNA, umnožavanje karakterističnih genetskih markera (sporo evoluirajući gen 18S rDNA, te brzo evoluirajući *cox* mitohondrijski gen), te njihovo sekvenciranje. Filogenetskim analizama pokušala se utvrditi razlika između zimskih i ljetnih klonalnih sojeva stanica te njihov odnos sa svjetskim populacijama.

Za analizu fiziologije vrste *E. huxleyi* odabrane su tri kulture, koje su podvrgnute P- i N-limitaciji modifikacijom F/2 medija prema MacIntyre i Cullen (2005). Nakon deset dana analizirana je brojnost stanica Utermöhl metodom (1958), zatim aktivnost alkalne fosfataze motodom korištenom u Ivančić i sur. (2012) te glikolipidi (Gašparović i sur., 2014).

5.9. Obrada podataka

Grafički prikazi podataka izrađeni su u programskim paketima Grapher i Surfer. Podaci su obrađeni metodama multivarijatne statistike u programskim paketima Primer i Canoco.

Statistička obrada podataka prvenstveno se oslonila na multivarijatne metode koje otkrivaju odnose fitoplanktonske zajednice i okoliša.

Analiza klasa (eng. cluster analysis, CA) izrađena je u Primer programskom paketu. Ovom analizom omogućena je organizacija zasebnih jedinica (postaja ili vrsta) u klase ili grupe na način da je sličnost unutar grupe najviša dok je sličnost između grupa najmanja. Cilj ove

analize bio je grupirati postaje po sličnosti u odnosu na prisutnost i brojnost vrsta zabilježenih na određenoj postaji. Analiza se temeljila na Bray-Curtisovoj matrici sličnosti izračunatoj iz logaritamski (log (x + 1)) transformiranih brojnosti fitoplanktonskih vrsta (Clarke i sur., 2006). Analiza skupina vizualno je prikazana u obliku stabla.

Analiza postotaka sličnosti (eng. similarity percentages analysis, SIMPER) utvrđuje koje su vrste prvenstveno odgovorne za odjeljivanje grupa (ograničenje ove metode je to da odjednom može uspoređivati samo dvije grupe uzoraka). Ova analiza korisi Bray-Curtisovu matricu sličnosti preko koje se računa prosječna različitost između svih parova uzoraka (svaki uzorak iz grupe 1 se uparuje uzorkom iz grupe 2), te se najzad računaju odvojeni doprinosi svake zasebne vrste. SIMPER analiza korištena za određivanje vrste koje najviše pridonose razlici u strukturi zajednice u svakoj sezoni. Sezone su definirane na sljedeći način: proljeće (ožujak - svibanj), ljeto (lipanj - kolovoz), jesen (rujan - studeni) i zimi (prosinac - veljača), što odgovara zimskom izmješanom, te ljetnom stratificiranom vodenom stupcu, kao i dvama prolaznim godišnjim dobima (proljeće i jesen).

Analiza glavnih komponenti (eng. principal component analysis, PCA) reducira veliki broj varijabli na mali broj kompozitnih varijabli te se koristi pri analizi okolišnih parametara i nije prikladna za analizu vrsta, zbog velikog broja nula u prirodi tih podataka.

Kanonička analiza korespondencije (eng. canonical correspondance analysis, CCA) omogućuje usporedbu taksonomskog sastava i brojnosti vrsta u ovisnosti o ekološkim parametrima. CCA je kombinacija ordinacije s mnogostrukim regresijama i ona daje naglasak na rijetke vrste, te se primjenjuje pri analizi sukcesije vrsta.

4. REZULTATI

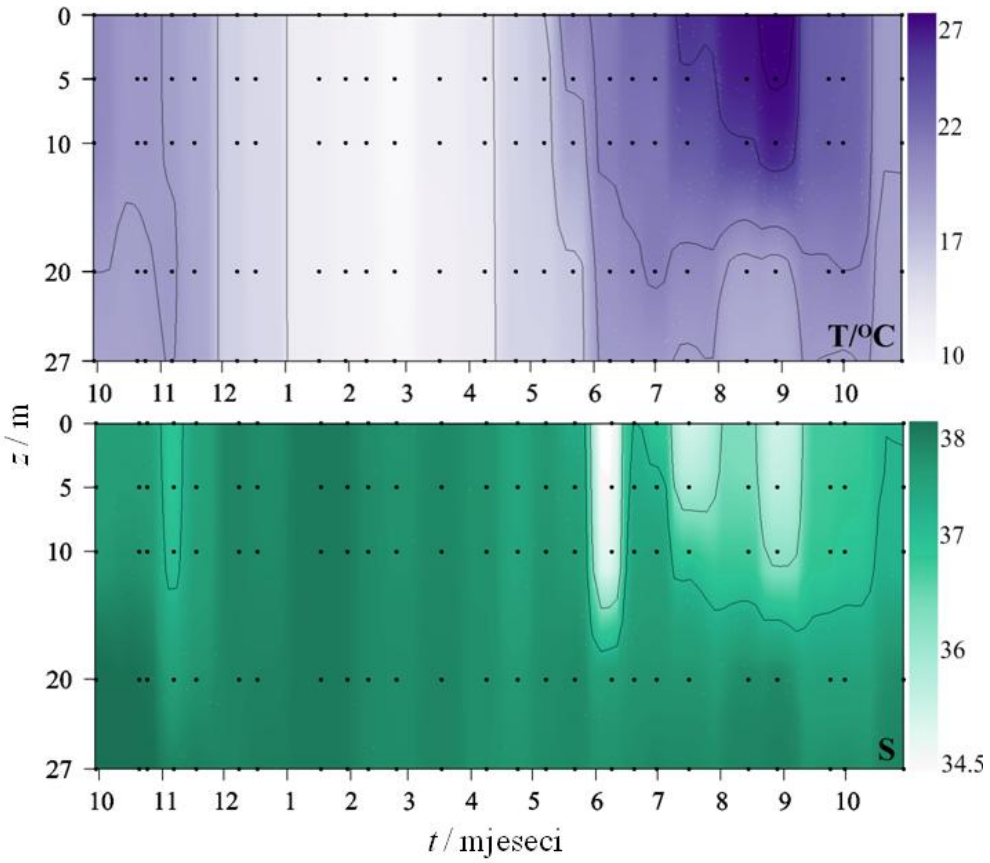
„I'm into scales right now." - John Coltrane

4. Rezultati

4.1. Sezonska dinamika fitoplanktonske zajednice

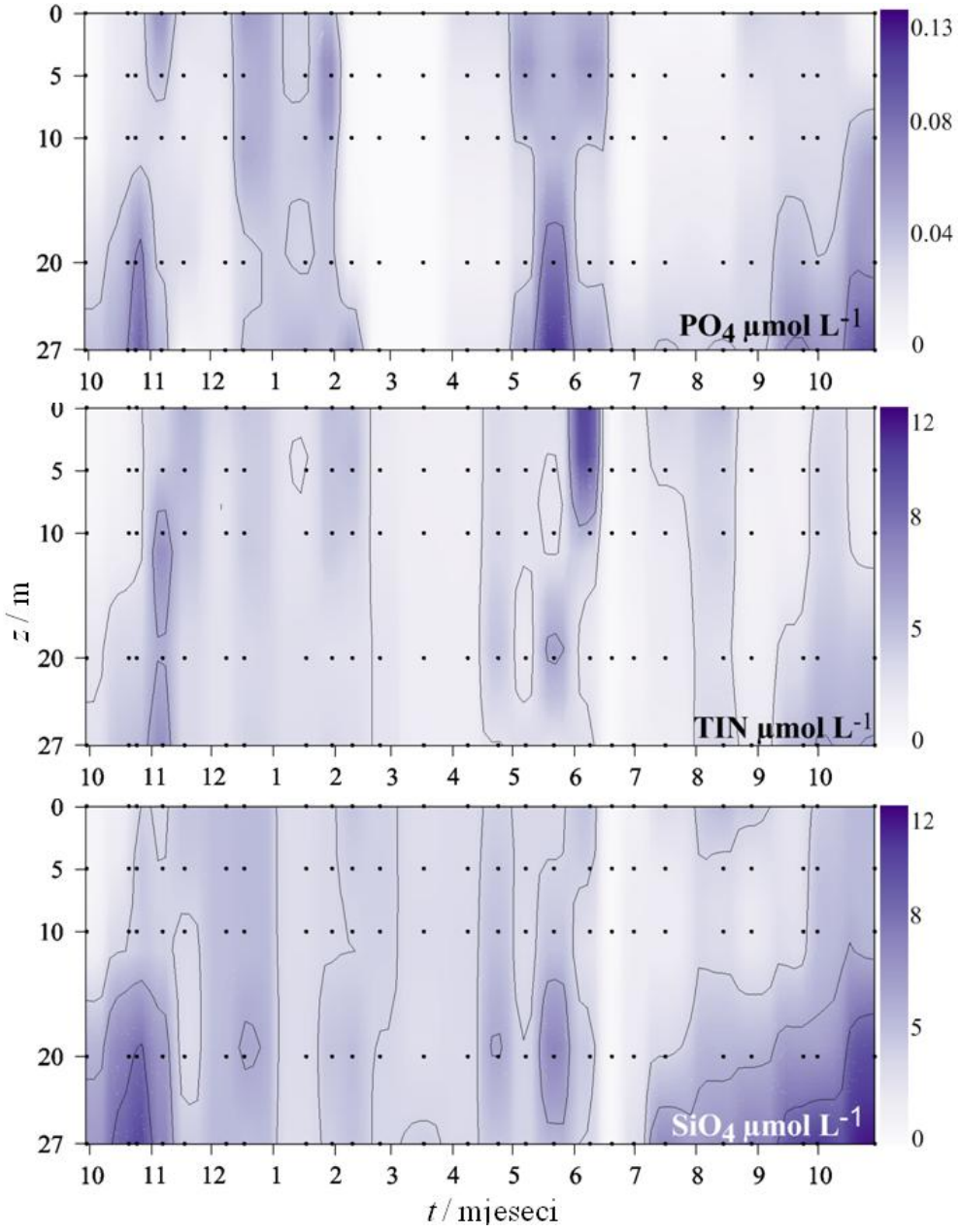
4.1.1. Okolišni uvjeti

Raspodjele temperature (T) i saliniteta (S) u periodu jesen 2008. - jesen 2009. na postaji RV001 prikazane su na slici 4.1. Tijekom jeseni stupac vode se u potpunosti izmiješao, što je vidljivo iz raspodjele temperature, saliniteta i gustoće. Raslojavanje vodenog stupca započelo je u proljeće, te se u ljeto mogu zamijetiti odvojeni slojevi različite temperature i gustoće. Za vrijeme ljetne stratifikacije gornji sloj može doći pod utjecaj voda niskog saliniteta čije je porijeklo rijeka Po, najznačajni takav utjecaj zabilježen je u srpnju 2009. godine kada se voda iz rijeke Po razlila u površinskom sloju čitavim bazenom.

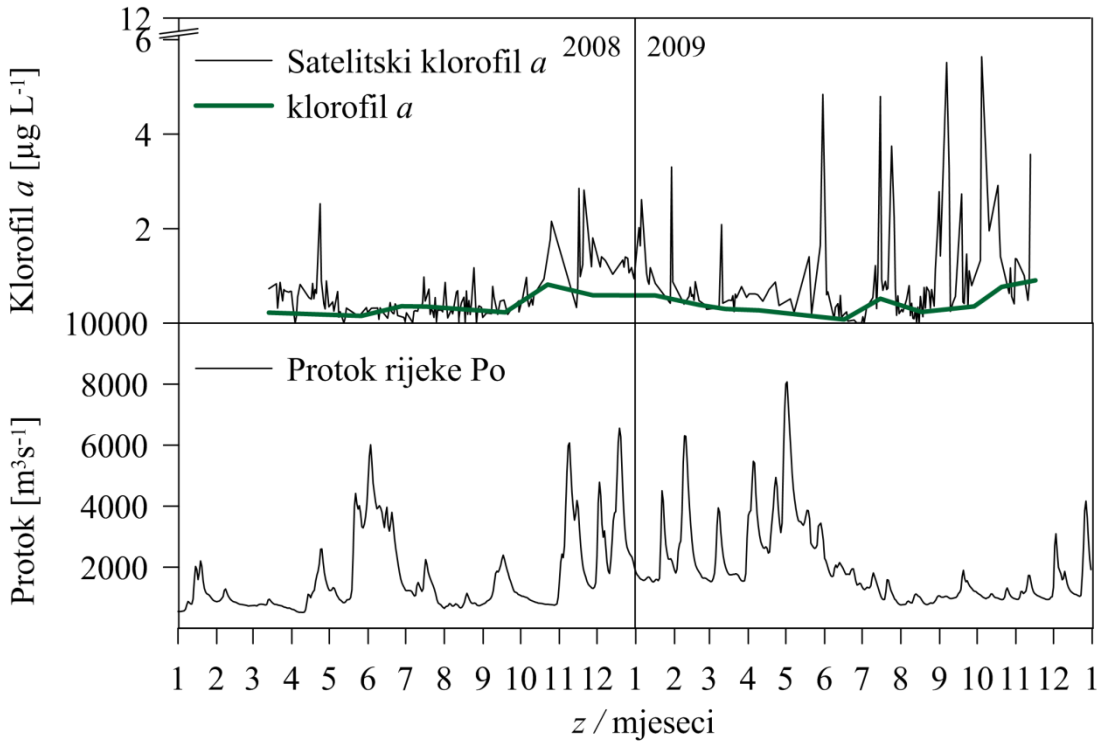


Slika 4.1. Raspodjela temperature (T) i saliniteta (S) kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

Tijekom istraživanog razdoblja koncentracije TIN i SiO_4 bile su uglavnom za red veličine veće od PO_4 (Slika 4.2.). Koncentracije PO_4 kretale su se u rasponu od granice detekcije do 0,18 µmol L^{-1}, koncentracija TIN od 0,17 do 6,32 µmol L^{-1}, a SiO4 između 0,01 do 12,28 µmol L^{-1}. Koncentracije hranjivih soli bile su veće u jesenskom i zimskom razdoblju.



Slika 4.2. Raspodjela ortofosfata (PO_4), ukupnog anorganskog dušika (TIN) i ortosilikata (SiO_4) kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

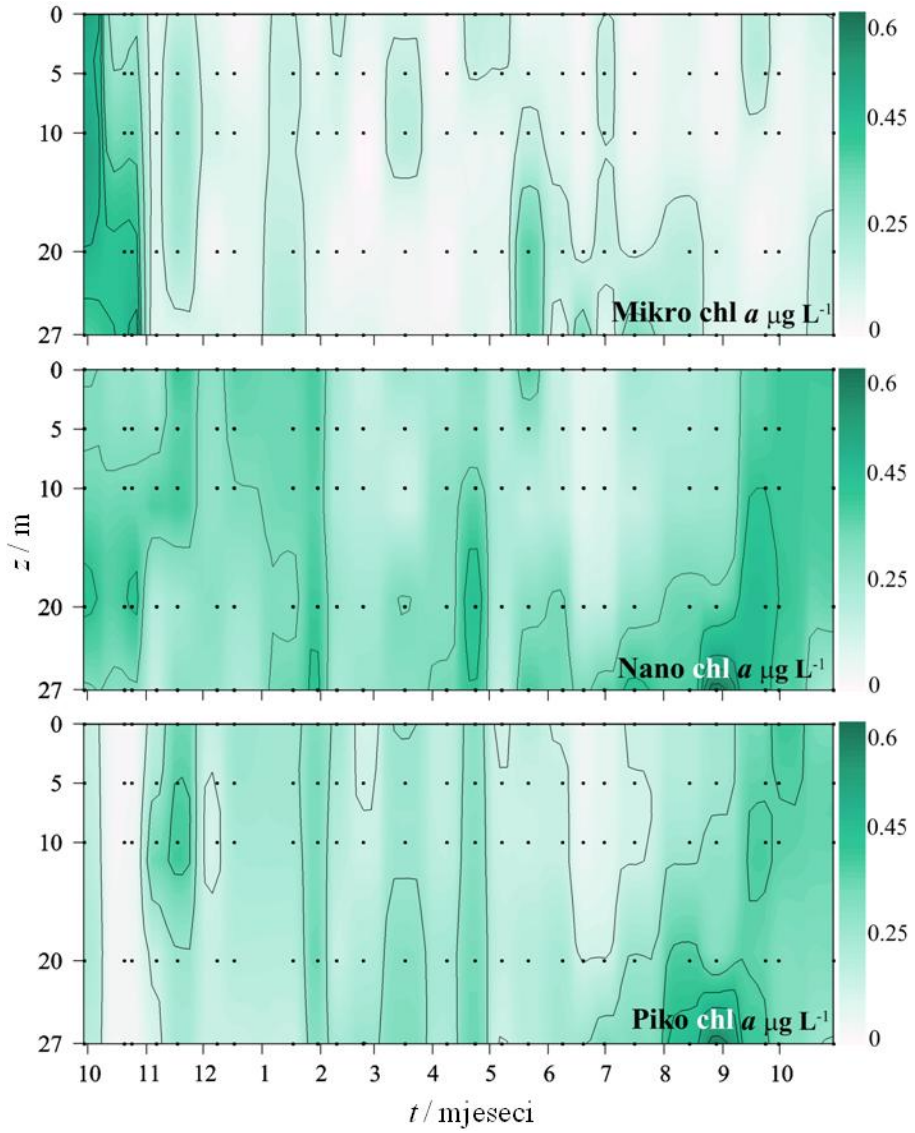


Slika 4.3. Raspodjela klorofila (*in situ* i satelitske vrijednosti) za postaju RV001 i protok rijeke Po kroz istraživano razdoblje (2008. – 2009.).

Vrhunac godišnjeg ciklusa klorofila *a* zabilježen je u jesen (Slika 4.3.), s najvišim vrijednostima u studenom 2009. godine (1,47 µg L^{-1}). U pridnenom sloju vrijednosti klorofila *a* kretale su se do 5,2 µg L^{-1} u srpnju 2008. i 3,7 µg L^{-1} u listopadu 2009. Protok rijeke Po bio je u prosjeku 1 840 m^3 s^{-1} kroz promatrano razdoblje. Najveći protok zabilježen je u svibnju 2009. (8 073 m^3 s^{-1}), a najniži u travnju 2008. godine (518 m^3 s^{-1}).

Koncentracije veličinski frakcioniranog klorofila *a* otkrile su prevladavanje nano frakcije nad mikro frakcijom tijekom gotovo cijele godine (Slika 4.4.). Iznimka je bila samo u listopadu i studenom 2008. godine, te u pridnenim slojevima krajem svibnja 2009. godine, kada je klorofil *a* u mikro frakciji bio značajniji.

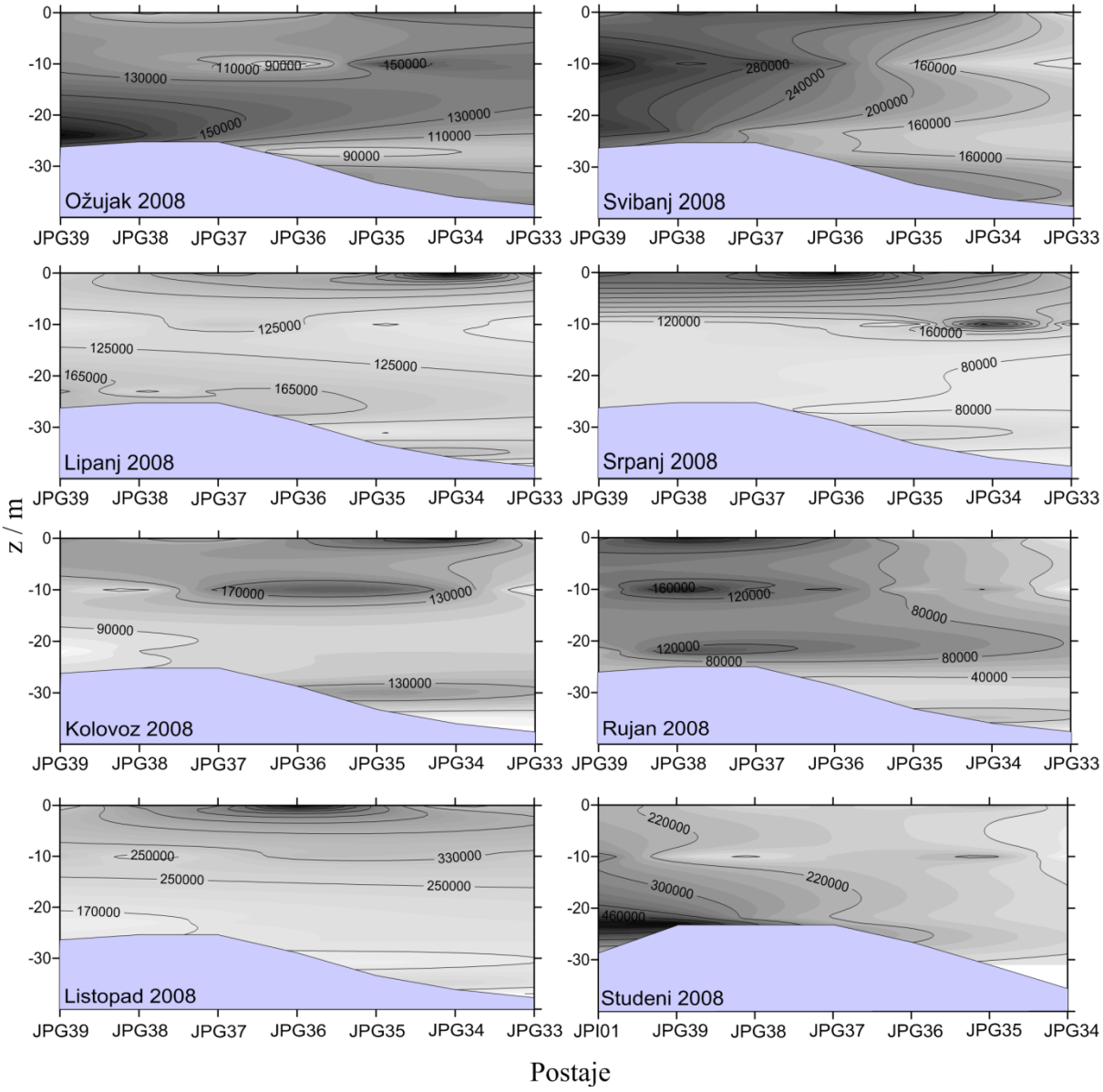
Koncentracija klorofila *a* u piko frakciji bila je jako visoka u srednjim slojevima vodenog stupca krajem prosinca, u cijelom vodenom stupcu na kraju veljače, krajem svibnja i u pridnenim slojevima u kolovozu i rujnu, te u površinskim slojevima u rujnu i listopadu 2009. godine (Slika 4.4.).



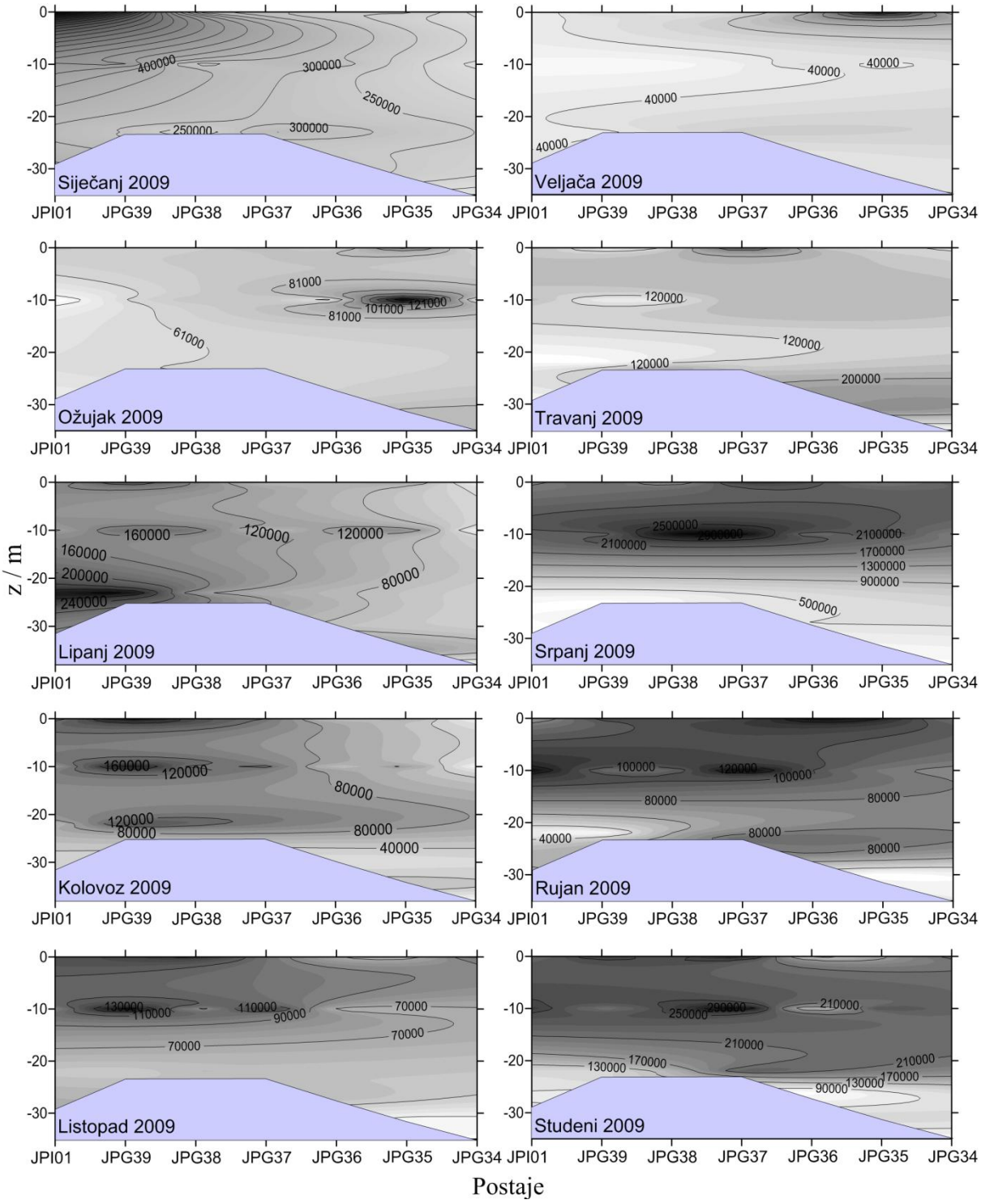
Slika 4.4. Raspodjela veličinskih frakcija klorofila *a* (micro, nano i pico frakcije) kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

4.1.2. Fitoplanktonska zajednica

Tijekom istraživanog razdoblja zabilježeno je 202 taksona fitoplanktona, od kojih je 153 identificirano do razine vrste. Dijatomeje su bile najbogatija skupina s 107 taksona, slijedili su ih dinoflagelati s 78 taksona. Rod *Chaetoceros* (27 vrsta) bio je najraznovrsniji među dijatomejama a rod Ceratium (18 vrsta) među dinoflagelatima (Tablica 4.1.). Brojnost stanica kretala se između 21 10^3 stanica L^{-1} (rujan 2009, 30 m JPG35) do 2 893 10^3 stanica L^{-1} (srpanj 2009, 10 m JPG37) (Slika 4.6.). Najveća brojnost zabilježena je između listopada 2008. i siječanja 2009, te u srpnju 2009 (Slika 4.5.). Najniža brojnost zabilježena u ožujku 2009, te od kolovoza do listopada 2009. godine (Slika 4.6.).



Slika 4.5. Raspodjela brojnosti ukupnog fitoplanktona (stanica L^{-1}) uz zapadnu obalu Istarskog poluotoka u 2008. godini.



Slika 4.6. Raspodjela brojnosti ukupnog fitoplanktona (stanica L^{-1}) uz zapadnu obalu Istarskog poluotoka u 2009. godini.

Tablica 4.1. Dominantni taksoni fitoplanktona s frekvencijom pojavljivanja > 5% uz zapadnu obalu Istarskog poluotoka u istraživanom razdoblje (2008. – 2009.).

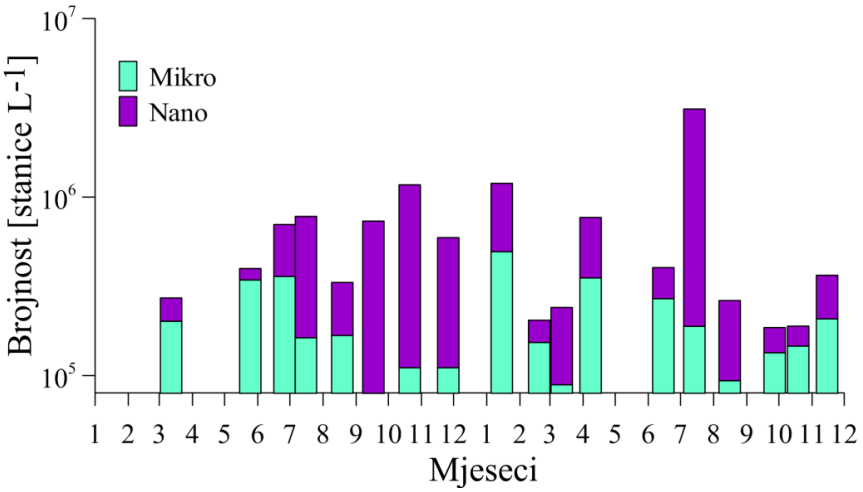
Takson	**F%**	**Max (stanice L^{-1})**	**Max R C**	**Mjeseci**
KOKOLITOFORIDI				
Calciosolenia brasiliensis (Lohman) Young	8,89%	11 360	12,60%	9
Calciosolenia murrayi Gran	22,10%	26 980	21,06%	9-11
Emiliania huxleyi (Lohman) Hay et Mohler	81,40%	448 720	88,20%	1
Calciopappus rigidus Heimdal	7,55%	5 680	6,69%	10
Ophiaster hydroideus (Lohmann) Lohmann	19,95%	12 780	12,99%	10-11
Rhabdosphaera clavigera var. *stylifera* (Lohmann, 1902) Kleijne and Jordan, 1990	30,19%	34 056	31,62%	7-8
Syracosphaera pulchra Lohman	29,92%	22 420	10,91%	7/10
DIJATOMEJE				
Asterionellopsis glacialis (Castracane) Round	15,09%	170 240	41,10%	10-11
Bacteriastrum delicatulum Cleve	6,20%	64 220	32,81%	6
Bacteriastrum hyalinum Lauder	9,16%	10 640	5,14%	Neredovito
Cerataulina pelagica (Cleve) Hendey	60,65%	147 680	18,47%	5-7
Chaetoceros affinis Lauder	29,38%	25 840	6,52%	7
Chaetoceros anastomosans Grunow	7,28%	130 640	33,25%	7-8
Chaetoceros atlanticus Cleve	14,02%	28 500	10,41%	10
Chaetoceros brevis Schütt	12,13%	36 920	13,75%	10-1
Chaetoceros curvisetus Cleve	18,60%	49 020	11,59%	9 - 11
Chaetoceros danicus Cleve	13,48%	14 820	2,06%	1
Chaetoceros decipiens Cleve	30,19%	10 260	5,68%	10, 11
Chaetoceros diversus Cleve	6,74%	8 360	6,02%	Neredovito
Chaetoceros lauderi Ralfs	11,32%	11 020	3,20%	7
Chaetoceros lorenzianus Grunow	6,74%	6 460	5,42%	10
Chaetoceros socialis H,S,Lauder	21,02%	545 280	79,24%	9-11
Chaetoceros spp.	54,99%	81 320	37,84%	Neredovito
Chaetoceros throndsenii (Marino, Montresor, et Zingone) Marino, Montresor et Zingone	9,97%	28 400	18,92%	3-4
Chaetoceros tortissimus H,H,Gran	9,97%	28 880	25,30%	7-10
Chaetoceros vixvisibilis Schiller	28,84%	2 893 680	94,66%	7
Cyclotella spp.	20,22%	88 040	42,92%	6/11
Cylindrotheca closterium/*Nitzschia longissima* complex	69,91%	337 419	48,10%	Neredovito
Dactyliosolen fragilissimus (Bergon) Hasle	50,40%	56 800	12,35%	7-10
Diploneis bombus (Ehrenberg) Cleve	25,61%	8 520	30,56%	10
Diploneis spp.	11,86%	5 680	5,27%	10
Ditylum brightwellii (T.West) Grunow	9,16%	5 320	0,95%	1-2

Eucampia cornuta (Cleve) Grunow	14,56%	102 220	53,29%	9-11
Guinardia flaccida (Castracane) Peragallo	56,60%	3 990	3,80%	Neredovito
Guinardia striata (Stolterfoth) Hasle	52,02%	24 700	10,90%	11
Hemiaulus hauckii Grunow	43,94%	5 700	2,31%	10
Leptocylindrus danicus Cleve	42,32%	96 560	52,29%	10-11
Leptocylindrus mediterraneus (H.Peragallo) Hasle	11,32%	21 300	16,37%	9-11
Leptocylindrus minimus Gran	11,59%	12 160	6,11%	5
Licmophora spp.	17,25%	1 520	2,05%	Neredovito
Lioloma pacificum (Cupp) Hasle	12,94%	5 700	2,59%	11
Navicula spp.	21,29%	31 240	11,64%	11
Neocalyptrella robusta (G.Norman ex Ralfs) Hernández-Becerril & Meave del Castillo	13,75%	1 900	1,27%	Neredovito
Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve	18,33%	19 880	12,54%	9-1
Pleurosigma spp.	37,74%	1 520	2,13%	Neredovito
Proboscia alata (Brightwell) Sundström	16,17%	6 080	1,43%	7
Proboscia alata f. *gracillima* (Cleve) Gran	50,13%	18 240	8,77%	6-7
Pseudo-nitzschia delicatissima complex	77,63%	365 200	73,55%	8-10
Pseudo-nitzschia seriata complex	9,16%	39 760	8,25%	11-2
Pseudosolenia calcar-avis (Schultze) Sundström	33,69%	3 420	3,63%	2
Rhizosolenia imbricata Brightwell	54,72%	9 500	18,15%	2
Rhizosolenia spp.	5,39%	2 470	3,89%	Neredovito
Skeletonema marinoi Sarno & Zingone	17,79%	594 000	58,92%	1-4
Thalassionema nitzschioides (Grunow) Mereschkowsky	59,84%	396 000	29,40%	7
Thalassiosira rotula Meunier	9,16%	20 520	7,46%	11-2
Thalassiosira spp.	15,09%	48 246	29,11%	9-10
DINOFLAGELATI				
Ceratium candelabrum (Ehrenberg) Stein	7,01%	380	0,16%	5-8
Ceratium furca (Ehrenberg) Claparéde et Lachmann	32,88%	3 420	1,19%	6-7
Ceratium fusus (Ehrenberg) Dujardin	49,87%	4 180	7,82%	6-8
Ceratium trichoceros (Ehrenberg) Kofoid	17,25%	760	0,63%	8-11
Ceratium tripos (O.F.Müller) Nitzsch	17,25%	2 660	1,05%	6
Dinophysis caudata Saville-Kent	7,01%	380	0,58%	7-9
Gonyaulax spp.	7,55%	1 140	1,03%	5-7
Gyrodinium fusiforme Kofoid & Swezy	8,89%	1 520	0,95%	6-9
Gyrodinium spp.	25,61%	2 840	1,84%	Neredovito
Prorocentrum compressum (Bailey) Abé ex Dodge	7,28%	950	1,74%	7-8
Prorocentrum micans Ehrenberg	31,27%	14 200	33,99%	Neredovito

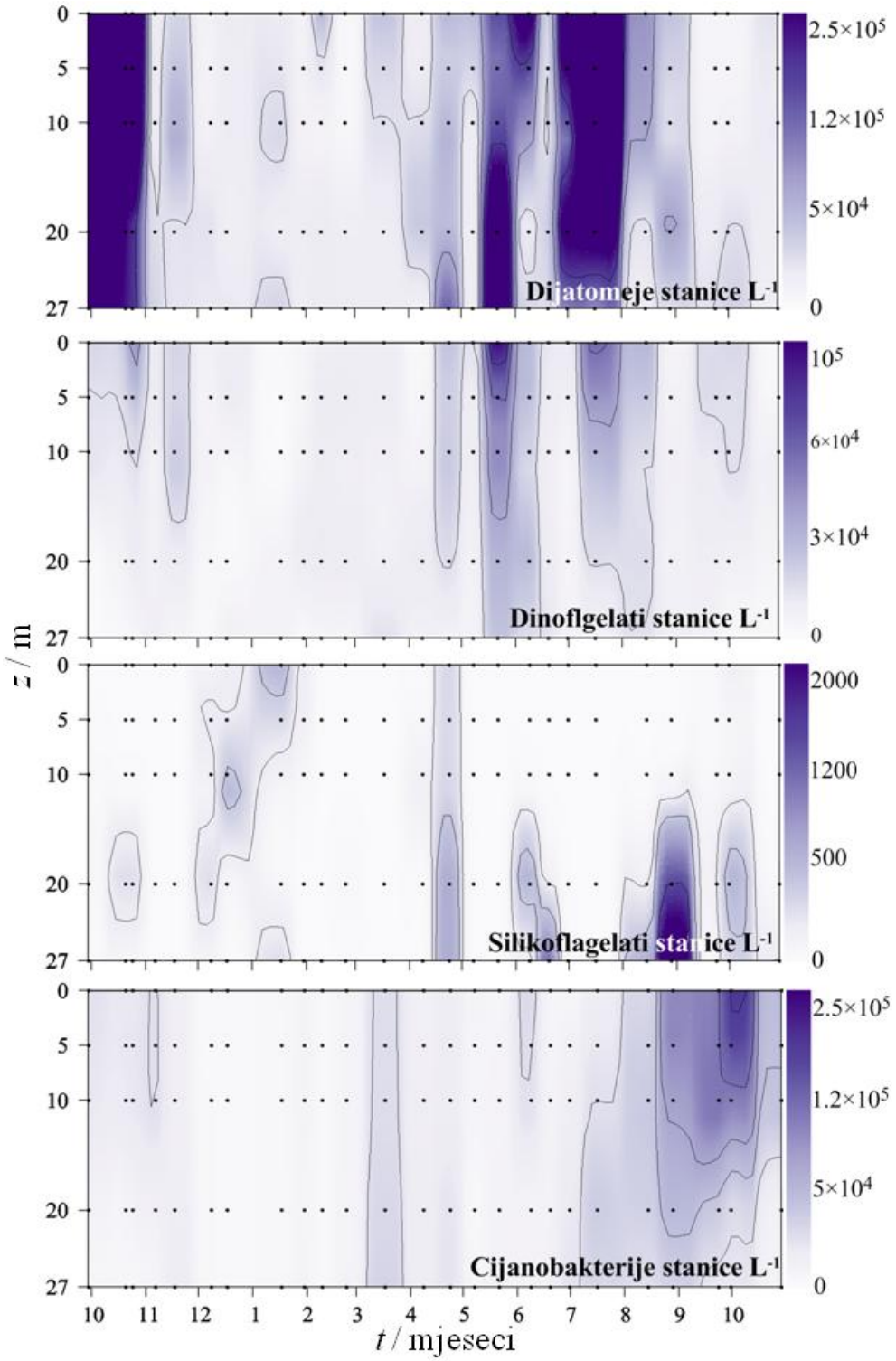
Prorocentrum minimum (Pavillard) Schiller	7,55%	19 880	29,06%	3-7
Prorocentrum triestinum J.Schiller	6,47%	14 200	3,73%	6-7
Pseliodinium vaubanii Soumia	5,39%	1 140	1,30%	6-10
Scrippsiella spp.	6,74%	1 140	1,84%	7-9
Torodinium spp.	12,67%	1 330	1,80%	8
HETEROTROFNI DINOFLAGELATI				
Hermesinum adriaticum Zacharias	6,47%	2 840	1,37%	8-11
Noctiluca scintillans (Macartney) Kofoid et Swezy	9,97%	440	0,45%	5-7
Protoperidinium spp.	10,78%	2 840	0,56%	6-7
Protoperidinium steinii (Jorgensen) Balech	13,48%	2 660	2,07%	6
SILIKOFLAGELATI				
Dictyocha fibula Ehrenberg	17,79%	18 288	8,32%	6-9
Dictyocha speculum Ehrenberg	12,94%	51 207	23,29%	6-8

Kratice: F%: frekvencija pojavljivanja, Max: maksimum brojnosti stanica, Max R C: maksimum relativnog doprinosa taksona u uzorku, Mjeseci: mjeseci povišene brojnosti

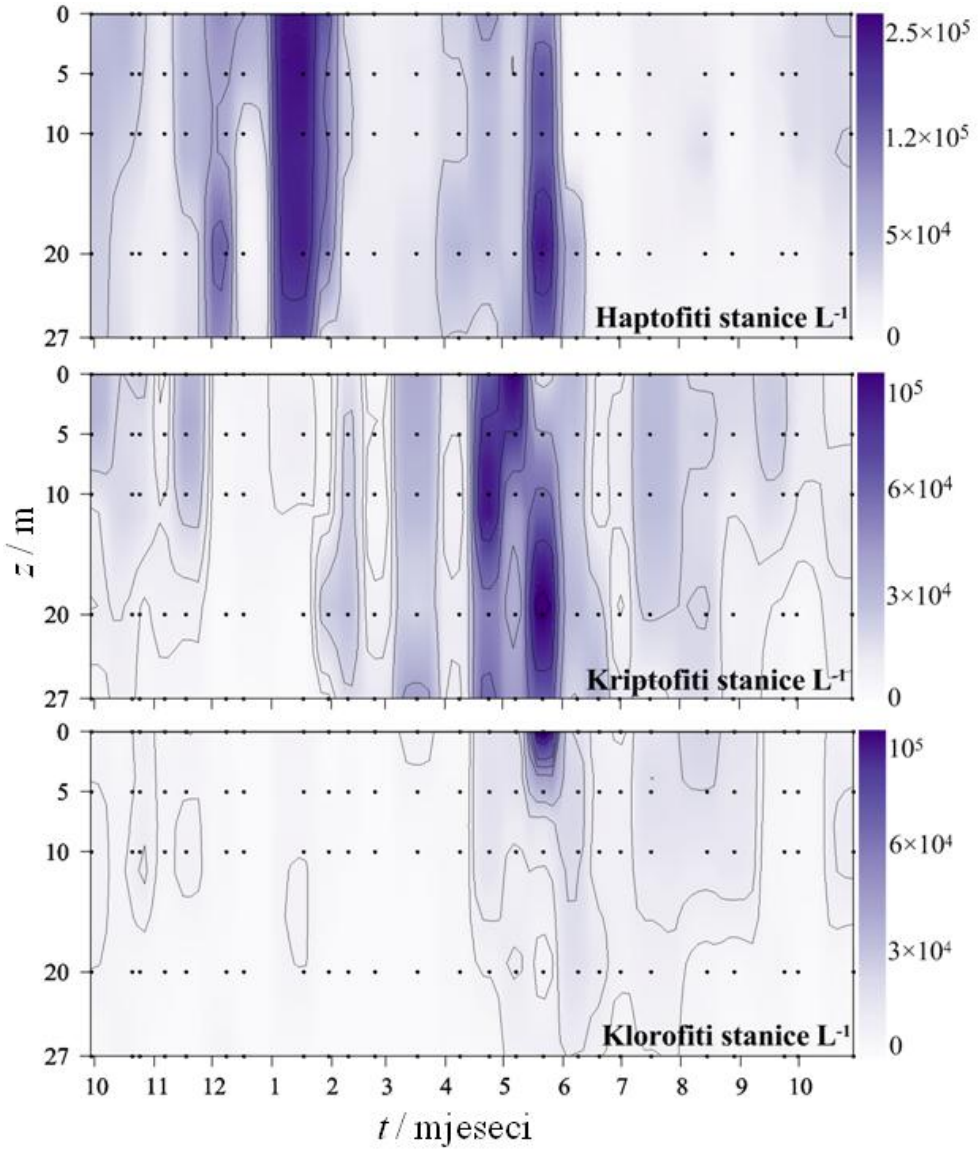
Tijekom proljeća zajednicom je dominirao nanoplankton s više od 70% od brojnosti ukupnog fitoplanktona (Slika 4.7.), a najvažnije skupine bile su kokolitoforidi i kriptofiti. Vrhunac brojnosti dinoflagelata bio je u ožujku 2009. godine kada su zajednici doprinijeli s 20%, dok su ljeti činili oko 10% zajednice (vrste iz rodova *Ceratium*, *Dinophysis* i *Prorocentrum*; Tablica 4.1.). Dijatomeje su bile zastupljene s više od 50% brojnosti u ljetnom razdoblju te tijekom jeseni (vrste rodova *Chaetoceros* i *Pseudo-nitzschia*; Tablica 4.1.; Slika 4.8.). Jesenski cvat 2008. godine bio je već u rujnu, dok je u 2009. pomaknut prema studenom (Slika 4.7.). Zimskim razdobljem dominirali su kokolitoforidi i dijatomeje (Slika 4.9.).



Slika 4.7. Raspodjela brojnosti mikro- i nanofitoplanktona na postaji RV001 (2008. – 2009.)



Slika 4.8. Raspodjela brojnosti dijatomeja, dinoflagelata, silikoflagelata i cijanobakterija na postaji RV001 u 2008. – 2009. godini.



Slika 4.9. Raspodjela brojnosti haptofita, kriptofita i klorofita na postaji RV001 u 2008. – 2009. godini.

4.1.3. Sezonska dinamika vrsta

SIMPER analiza korištena je za identifikaciju vrsta koje najviše pridonose razlici u strukturi zajednice u svakoj sezoni. Sezonska dinamika fitoplanktona u priobalnim vodama Istre na temelju SIMPER analize otkrila je 34 dominantne vrste (Tablica 4.2.). Za nekoliko vrsta utvrđeno je da se pojavljuju tijekom svih godišnjih doba: *Emiliania huxleyi*, *Cerataulina pelagica*, *Thalassionema nitzschioides*, *Guinardia flacida*, *Rhizosolenia imbricata*, *Guinardia striata* i *Dactyliosolen fragilissimus*. Uz to su identificirane vrste karakteristične za svaku

sezonu. Tijekom proljeća najkarakterističniji su *Prorocentrum micans*, *Leptocylindrus minimus*, *Chaetoceros throndsenii*, *Ceratium furca* i *C. fusus*. Tipične ljetne vrste dijatomeja su *C. vixvisibilis* i *Proboscia alata*, dok su *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* i *Syracosphaera pulchra* identificirani kao prepoznatljivi ljetni kokolitoforidi. Jesensku zajednicu karakteriziraju vrste kao što su *Calciosolenia murrayi*, *C. socialis*, *Asterionellopsis glacialis*, *Lioloma pacificum*. U zimi je zabilježena velika učestalost dijatomeja *Thalassiosira rotula*, *Neocalyptrella robusta* i *Pseudosolenia calcar-avis*.

Tablica 4.2. Popis vrsta dobiven analizom postotka sličnosti (SIMPER analiza), podaci su log – transformirani (Ŝ = prosječna sličnost u sezoni).

Vrsta	Kod	AvgA	AvgS	S	Con%	Cum%
Proljeće, Ŝ: 34,11						
Emiliania huxleyi	*E.huxley*	8,64	13,77	1,62	40,35	40,35
Cerataulina pelagica	*C.pelagi*	4,54	4,71	0,91	13,79	54,15
Rhizosolenia imbricata	*R.imbric*	2,92	2,12	0,56	6,21	60,35
Prorocentrum micans	*P.micans*	2,55	1,6	0,49	4,7	65,06
Dactyliosolen fragilissimus	*D.fragil*	2,9	1,58	0,44	4,63	69,68
Ceratium fusus	*C.fusus*	2,21	1,39	0,5	4,07	73,75
Ceratium furca	*C.furca*	2	1,08	0,41	3,18	76,93
Guinardia flaccida	*G.flacci*	2,07	0,95	0,38	2,8	79,73
Guinardia striata	*G.striat*	2,37	0,92	0,37	2,7	82,43
Pseudosolenia calcar-avis	*P.calcar*	1,84	0,91	0,34	2,66	85,09
Skeletonema marinoi	*S.marnio*	2,13	0,76	0,24	2,22	87,31
Chaetoceros throndsenii	*Ch.tron*	2	0,7	0,22	2,05	89,36
Leptocylindrus minimus	*L.minimu*	1,82	0,52	0,24	1,52	90,89
Ljeto, Ŝ: 33,39						
Emiliania huxleyi	*E.huxley*	6,27	4,29	0,86	12,84	12,84
Proboscia alata f. *gracillima*	*P.alata*	4,66	2,99	0,85	8,95	21,79
Rhabdosphaera clavigera	*R.clavig*	4,75	2,43	0,64	7,28	29,07
Cerataulina pelagica	*C.pelagi*	4,76	2,36	0,75	7,07	36,14
Dactyliosolen fragilissimus	*D.fragil*	4,26	1,91	0,65	5,73	41,87
Ceratium fusus	*C.fusus*	3,47	1,87	0,87	5,6	47,48
Chaetoceros vixvisibilis	*Ch.vixvi*	5,39	1,81	0,55	5,42	52,89
Rhizosolenia imbricata	*R.imbric*	3,72	1,78	0,7	5,34	58,23
Guinardia flaccida	*G.flacci*	3,32	1,65	0,75	4,93	63,16
Thalassionema nitzschioides	*T.nitzsc*	3,95	1,61	0,61	4,83	67,99
Hemiaulus hauckii	*H.haucki*	3,08	1,49	0,63	4,46	72,45
Guinardia striata	*G.striat*	3,17	1,33	0,52	3,99	76,44

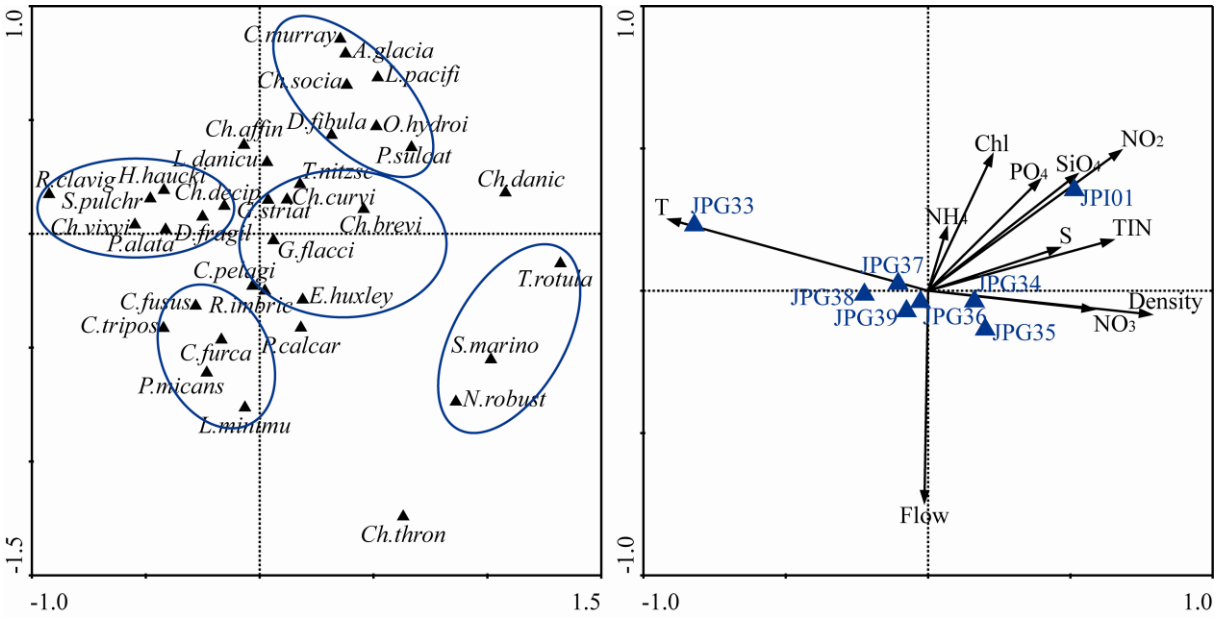
Syracosphaera pulchra	*S.pulchr*	3,18	1,1	0,43	3,28	79,72
Leptocylindrus danicus	*L.danicu*	2,8	0,91	0,38	2,72	82,44
Prorocentrum micans	*P.micans*	2,39	0,84	0,45	2,51	84,95
Ceratium furca	*C.furca*	2,2	0,7	0,46	2,11	87,06
Chaetoceros affinis	*Ch.affin*	1,99	0,41	0,28	1,22	88,28
Ceratium tripos	*C.tripos*	1,55	0,41	0,35	1,22	89,49
Chaetoceros decipiens	*Ch.decip*	2,04	0,4	0,29	1,21	90,7
Jesen, Ŝ: 37,05						
Emiliania huxleyi	*E.huxley*	7,64	4,66	1,17	12,57	12,57
Thalassionema nitzschioides	*T.nitzsc*	6,25	4,38	1,45	11,82	24,39
Leptocylindrus danicus	*L.danicu*	6,18	3,29	1,04	8,89	33,28
Guinardia striata	*G.striat*	5,67	2,81	1,07	7,58	40,86
Chaetoceros socialis	*Ch.socia*	5,52	1,95	0,63	5,26	46,12
Dactyliosolen fragilissimus	*D.fragil*	4,61	1,73	0,76	4,68	50,79
Calciosolenia murrayi	*C.murray*	3,75	1,49	0,55	4,03	54,83
Proboscia alata f. *gracillima*	*P.alata*	3,45	1,49	0,68	4,02	58,85
Guinardia flaccida	*G.flacci*	3,57	1,32	0,72	3,57	62,42
Hemiaulus hauckii	*H.haucki*	3,44	1,3	0,66	3,51	65,93
Ophiaster hydroideus	*O.hydroi*	3,23	1,11	0,43	3	68,93
Cerataulina pelagica	*C.pelagi*	3,47	1	0,56	2,69	71,61
Chaetoceros affinis	*Ch.affin*	3,36	0,98	0,53	2,65	74,26
Chaetoceros decipiens	*Ch.decip*	3,25	0,98	0,5	2,64	76,9
Syracosphaera pulchra	*S.pulchr*	2,73	0,74	0,38	1,99	78,89
Asterionellopsis glacialis	*A.glacia*	3,42	0,71	0,42	1,92	80,81
Rhizosolenia imbricata	*R.imbric*	2,39	0,67	0,45	1,81	82,62
Ceratium fusus	*C.fusus*	1,93	0,59	0,45	1,6	84,22
Rhabdosphaera clavigera	*R.clavig*	2,43	0,55	0,33	1,48	85,69
Paralia sulcata	*P.sulcat*	1,8	0,44	0,24	1,19	86,89
Dictyocha fibula	*D.fibula*	1,63	0,43	0,31	1,17	88,06
Lioloma pacificum	*L.pacifi*	2,11	0,43	0,36	1,16	89,21
Pseudosolenia calcar-avis	*P.calcar*	1,55	0,36	0,33	0,97	90,19
Zima, Ŝ: 41,02						
Emiliania huxleyi	*E.huxley*	10,7	13,05	3,15	31,8	31,8
Rhizosolenia imbricata	*R.clavig*	4,83	4,82	1,03	11,75	43,55
Thalassionema nitzschioides	*T.nitzsc*	4,62	3,85	1	9,39	52,94
Guinardia flaccida	*G.flacci*	3,52	2,58	0,75	6,28	59,23
Skeletonema marinoi	*S.marino*	5,15	2,3	0,63	5,6	64,83
Thalassiosira rotula	*T.rotula*	4,49	2,24	0,66	5,46	70,29
Cerataulina pelagica	*C.pelagi*	3,9	2,17	0,75	5,28	75,57
Chaetoceros danicus	*Ch.danic*	3,78	1,68	0,63	4,09	79,66

Neocalyptrella robusta	*N.robust*	2,17	1,07	0,47	2,62	82,28
Pseudosolenia calcar-avis	*P.calcar*	1,95	0,96	0,35	2,35	84,63
Chaetoceros brevis	*Ch.brevi*	3	0,88	0,4	2,14	86,77
Ophiaster hydroideus	*O.hydroi*	2,46	0,69	0,34	1,68	88,45
Syracosphaera pulchra	*S.pulchr*	2,14	0,56	0,3	1,36	89,8
Chaetoceros curvisetus	*Ch.curvi*	1,94	0,44	0,28	1,07	90,87

Kratice: AvgA: srednja vrijednost brojnosti, AvgS: srednja vrijednost sličnosti S:sličnost, Con%: postotak doprinosa, Cum%: kumulativni postotak.

CCA (kanonička analiza korespondencije) je korištena za otkrivanje odnosa vrsta i ekoloških čimbenika. Prve dvije komponente CCA analize zajedno objašnjavaju 61% ukupne prostorne raspodjele vrsta. Prva glavna komponenta CCA objasnila je 33% varijacije, te je za nju svojstvena vrijednost 0,17, druga je glavna CCA komponenta objasnila 28% varijacije i imala svojstvenu vrijednost 0,14. Analiza je uputila na pet relativno različitih skupine fitoplanktonskih vrsta (Slika 4.10.).

Vrste koje karakteriziraju proljeće, *P. micans* i *C. furca*, pozitivno su korelirale s temperaturom, a negativno sa salinitetom i gustoćom (Tablica 4.3.). One su se grupirale s *L. minimus* i drugim *Ceratium* vrstama (Slika 4.10.). Tipične ljetne vrste *C. vixvisibilis*, *P. alata* f. *gracilima*, *R clavigera* var. *stylifera* i *S. pulchra*, pozitivno su povezane s temperaturom, negativno sa salinitetom i SiO_4 (Tablica 4.3.). One su se grupirale s vrstama *Hemiaulus haucki* i *Dactyliosolen fragilissimus* (Slika 4.10.). Jesenska skupina vrsta *C. murrayi*, *A. glacialis*, *L. pacificum* i *C. socialis* značajno pozitivno korelira s PO_4, TIN, a negativno s Po protokom (Tablica 4.3.). Slične korelacije nađene i kod vrsta *Ophiaster hydroideus*, *Paralia sulcata* i *Dictyocha fibula*. Zimske vrste *Thalassiosira rotula* i *Neocalyptrella robusta* su negativno povezane s temperaturom i pozitivno s Po protokom i gustoćom (Tablica 4.3.). Slični odnosi nađeni su i kod vrsta *Chaetoceros danicus*, *Chaetoceros throndsenii* i *Skeletonema marinoi*, premda nisu svi značajni. *Pseudosolenia calcar-avis* nije korelirala ni s jednim ispitanim parametrom.



Slika 4.10. Prikaz prve dvije glavne komponente CCA analize ekoloških čimbenika i brojnosti SIMPER vrsta. Na lijevoj slici trokuti predstavljaju položaj SIMPER vrsta (kratice u Tablica 4.2.). Plavi krugovi predstavljaju grupirane vrste te upućuju na sezonalnost. Na desnoj slici prikazani su ekološki čimbenici u odnosu na istraživane postaje (korišteni su podaci brojnosti vrsta). Dužina i smjer strelice okolišnih parametara označava njihov značaj u smislu utjecaja na fitoplanktona. (Obratiti pažnju na različite skale između dviju prezentacija).

Vrsta koje su prisutne tijekom svih godišnjih doba, *Cerataulina pelagica* i *Rhizosolenia imbricata* pripadaju u proljetnu zajednicu, a *Dactyliosolen fragilissimus* u ljetne vrste (Slika 4.10.).

Tablica 4.3. Matrica Spermanove korelacije fizičko-kemijskih veličina i SIMPER vrsta (podebljano = značajne korelacije; P < 0,01).

	Ch.danic	*T.rotula*	*S.marino*	*N.robust*	*Ch.thron*	*C.murray*	*O.hydroi*
T	**-0,266**	**-0,291**	**-0,349**	**-0,340**	**-0,201**	0,041	-0,059
S	-0,008	0,116	0,120	0,115	-0,080	-0,043	**-0,165**
PO_4	**0,287**	**0,231**	**0,155**	-0,026	-0,051	**0,290**	**0,165**
NO_3	**0,341**	**0,254**	**0,296**	**0,236**	**0,177**	**0,151**	**0,244**
NO_2	**0,476**	**0,360**	**0,329**	**0,199**	0,088	**0,363**	**0,420**
NH_4	0,113	-0,070	-0,103	**-0,183**	-0,040	**0,348**	**0,168**
SiO_4	**0,227**	0,046	0,048	0,041	0,067	**0,398**	**0,323**
TIN	**0,397**	**0,283**	**0,285**	**0,177**	0,124	**0,287**	**0,299**
Chl	**0,353**	**0,201**	0,068	0,022	-0,071	**0,457**	**0,365**
Protok	-0,120	-0,010	0,125	**0,160**	**0,261**	**-0,332**	**-0,287**
Gustoća	**0,226**	**0,287**	**0,338**	**0,323**	**0,161**	-0,063	0,002

	L.pacifi	*A.glacia*	*Ch.socia*	*P.sulcat*	*D.fibula*	*R.clavig*	*Ch.vixvi*
T	-0,062	-0,030	-0,023	-0,129	-0,027	**0,607**	**0,365**
S	-0,066	0,060	**0,147**	**0,278**	-0,094	**-0,328**	-0,108
PO_4	**0,248**	**0,226**	**0,236**	**0,449**	**0,202**	**-0,182**	**-0,013**
NO_3	**0,163**	0,064	0,113	0,111	0,092	**-0,452**	**-0,373**
NO_2	**0,296**	**0,265**	**0,307**	**0,270**	**0,226**	**-0,539**	-0,360
NH_4	**0,265**	**0,228**	**0,198**	**0,298**	**0,229**	-0,117	0,001
SiO_4	**0,202**	0,128	**0,160**	**0,331**	**0,308**	**-0,428**	**-0,405**
TIN	**0,249**	**0,164**	**0,194**	**0,260**	**0,172**	**-0,504**	**-0,349**
Chl	**0,391**	**0,346**	**0,399**	**0,316**	**0,321**	-0,112	0,057
Protok	**-0,241**	**-0,344**	**-0,154**	-0,066	**-0,212**	-0,204	-0,074
Gustoća	0,023	0,022	0,035	**0,159**	-0,015	-0,596	**-0,336**

	P.alata	*S.pulchr*	*H.haucki*	*D.fragil*	*Ch.decip*	*Ch.affin*	*L.danicu*
T	**0,466**	**0,354**	**0,402**	**0,321**	**0,180**	**0,138**	0,089
S	-0,051	**-0,305**	-0,018	-0,131	**-0,310**	-0,054	0,069
PO_4	-0,083	-0,004	-0,002	0,028	-0,016	0,116	**0,300**
NO_3	**-0,450**	**-0,294**	**-0,432**	**-0,298**	0,026	-0,080	-0,061
NO_2	**-0,419**	**-0,252**	**-0,339**	**-0,218**	0,044	0,040	0,112
NH_4	0,071	-0,013	0,095	0,085	**0,190**	0,093	**0,308**
SiO_4	**-0,316**	**-0,256**	**-0,195**	**-0,199**	-0,007	-0,007	0,119
TIN	**-0,410**	**-0,281**	**-0,381**	**-0,239**	0,052	-0,040	0,062
Chl	-0,031	**0,179**	**0,156**	**0,246**	**0,243**	**0,305**	**0,438**
Protok	0,037	**-0,243**	**-0,148**	**-0,211**	**-0,254**	**-0,309**	**-0,148**
Gustoća	**-0,430**	**-0,378**	**-0,362**	**-0,309**	**-0,233**	-0,131	-0,084

	Ch.curvi	*Ch.brevi*	*T.nitzs*	*G.stria*	*G.flacc*	*C.pelag*	*R.imbri*
T	-0,017	-0,080	0,099	0,085	0,006	**0,185**	0,001
S	0,058	-0,012	**-0,257**	0,110	-0,022	**-0,174**	0,026
PO_4	0,049	**0,142**	**0,279**	**0,238**	0,128	0,010	-0,043
NO_3	-0,053	0,063	**0,195**	-0,117	-0,065	-0,049	-0,082
NO_2	0,070	0,120	**0,299**	0,070	0,006	-0,082	**-0,148**
NH_4	-0,050	-0,034	**0,336**	**0,243**	0,101	0,066	-0,087
SiO_4	-0,065	-0,088	**0,190**	0,109	-0,043	**-0,236**	**-0,166**
TIN	-0,031	0,074	**0,287**	-0,014	-0,019	-0,018	-0,105
Chl	**0,282**	**0,183**	**0,443**	**0,449**	**0,297**	0,067	0,050
Protok	-0,061	**-0,148**	**-0,354**	**-0,188**	**-0,168**	0,017	0,022
Gustoća	0,028	0,071	**-0,173**	-0,056	-0,006	**-0,201**	0,010

	E.huxley	*P.calcar*	*C.fusus*	*C.tripos*	*C.furca*	*P.micans*	*L.minimu*
T	**-0,349**	-0,126	**0,295**	**0,218**	**0,138**	**0,176**	0,011
S	0,060	-0,020	**-0,353**	**-0,193**	**-0,271**	**-0,292**	-0,025
PO_4	**0,145**	-0,062	-0,072	-0,048	-0,077	-0,123	-0,095
NO_3	**0,280**	0,091	**-0,214**	**-0,152**	-0,058	-0,070	-0,099
NO_2	**0,295**	0,057	**-0,273**	**-0,230**	**-0,162**	**-0,175**	-0,100
NH_4	-0,015	-0,043	0,079	**0,173**	0,085	0,047	-0,048
SiO_4	0,028	0,049	**-0,198**	-0,103	**-0,141**	-0,098	**-0,169**
TIN	**0,290**	0,073	**-0,193**	-0,105	-0,044	-0,079	-0,113
Chl	**0,159**	0,021	0,045	0,015	-0,048	-0,122	-0,128
Protok	0,051	0,093	-0,020	0,088	0,083	**0,172**	0,132
Gustoća	**0,318**	0,109	**-0,356**	**-0,234**	**-0,185**	**-0,219**	-0,022

4.2. Dinamika fitoplanktonskih pigmenata

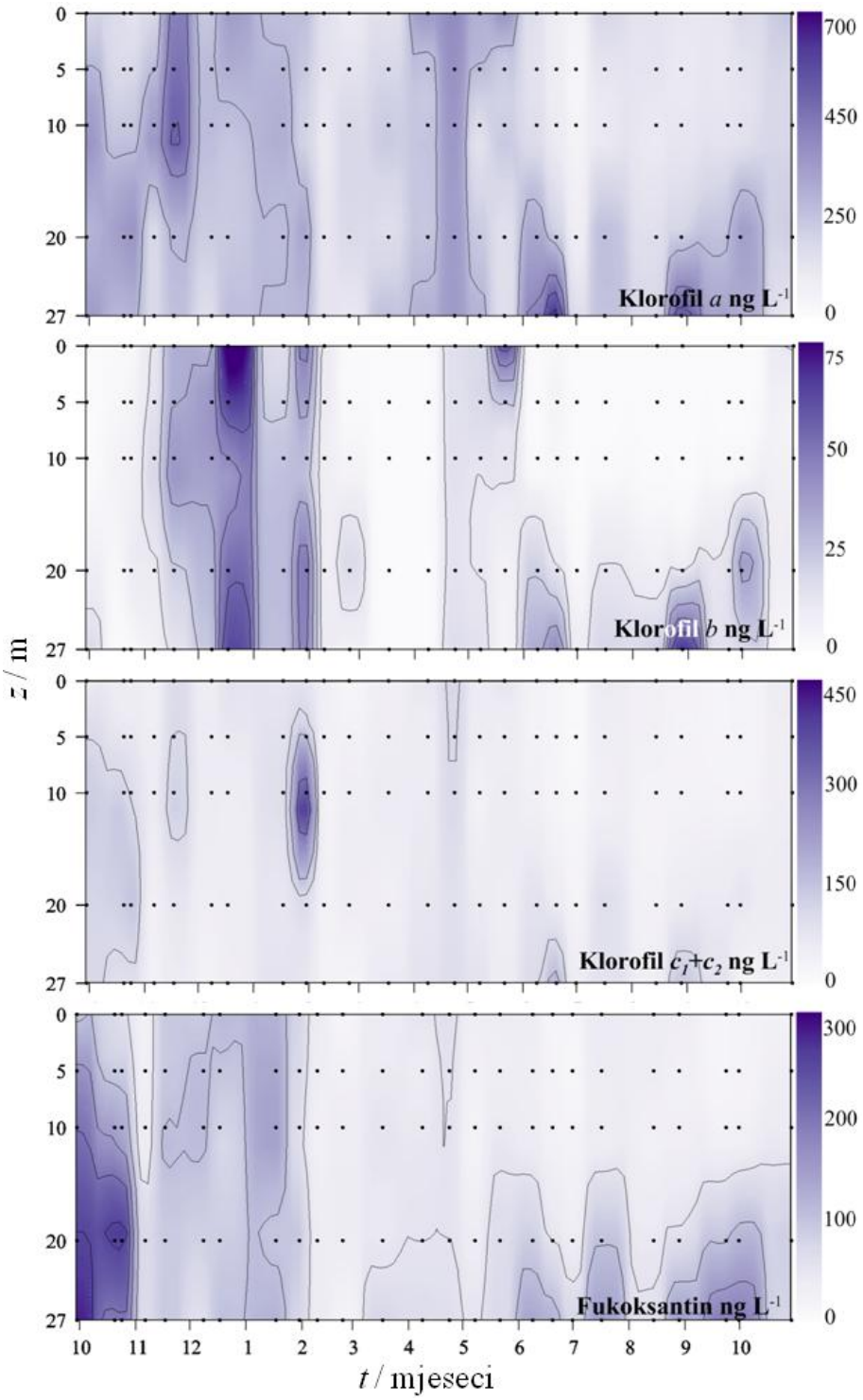
4.2.1. Dijagnostički pigmenti

Tablica 4.4. Kratica, naziv, srednja koncentracija, miniumu i maksimum (μg L^{-1}) zabilježenih pigmenata na postaji RV001 u istraživanom razdoblju (2008. – 2009.).

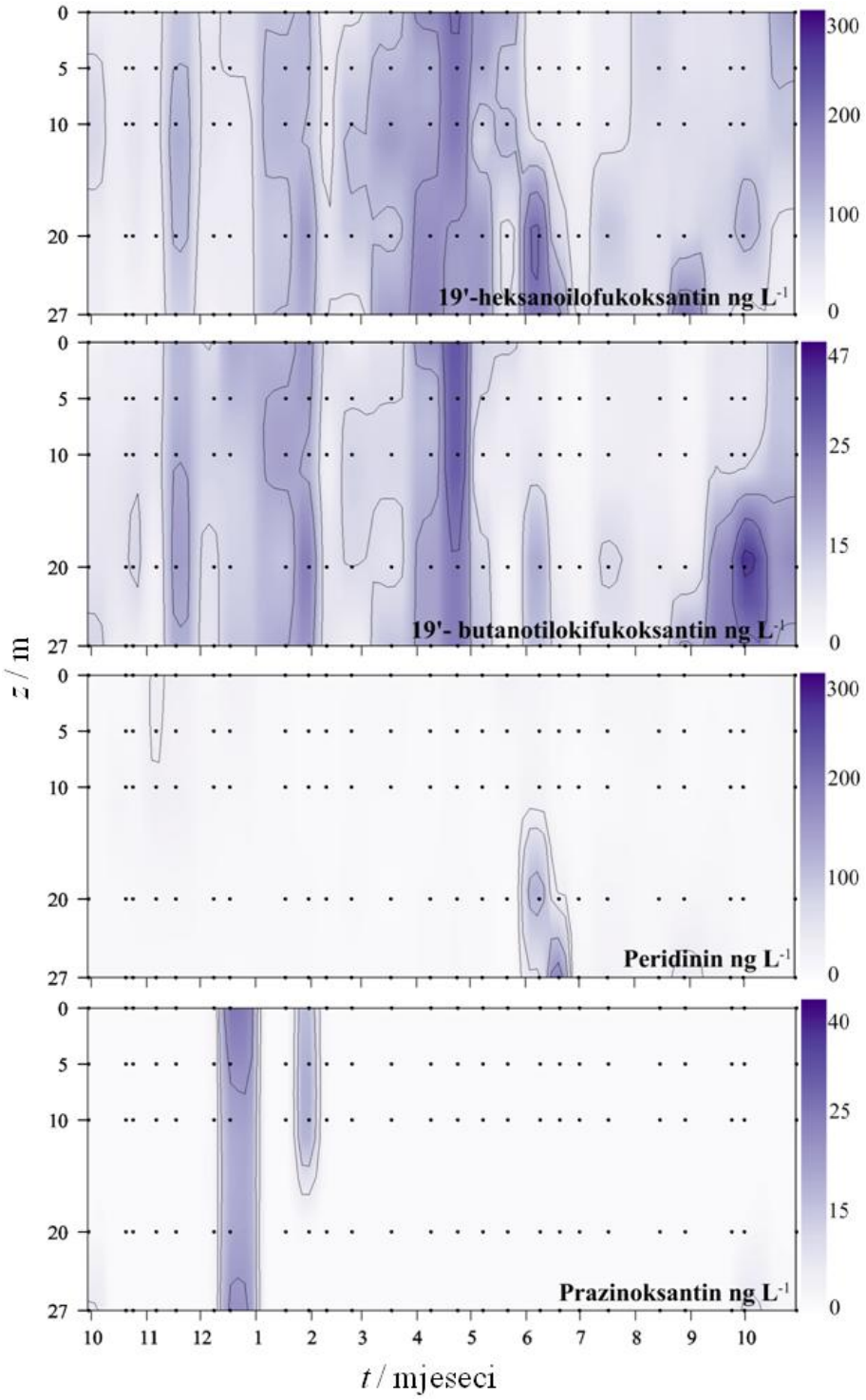
Kratica	Pigment	AVG/MIN/MAX
chl *a*	Klorofil *a*	210,39 (6,52 - 718, 41)
chl *b*	Klorofil *b*	12,45 (0,00 - 84,41)
chlc_1+c_2	Klorofil c_1 plus c_2	58,6 (0,00 - 505,51)
fuco	Fukoksantin	69,16 (1,62 - 283,73)
hex	19'-heksanoilofukoksantin	75,3 (1,69 - 216,87)
but	19'-butanotilokifukoksantin	11,69 (0,00 - 47,56)
perid	Peridinin	9,16 (0,00 - 208,95)
prasino	Prazinoksantin	1,39 (0,00 - 28,84)
viola	Violaksantin	6,02 (0,00 - 40,51)
allo	Aloksantin	11,54 (0,00 - 65,25)
lutein	Lutein	0,19 (0,00 - 9,21)
zea	Zeaksantin	5,07 (0,00 - 89,28)
***β*-car**	*β*-karoten	36,22 (0,00 - 289,76)
phbid a_1	Fikobilin a_1	5,46 (0,00 - 49,29)
diadino	Diadinoksantin	16,63 (0,00 - 85,57)

Kratice: AVG – prosječna koncentracija (eng. average concentration); MIN – minimum, MAX – maksimum.

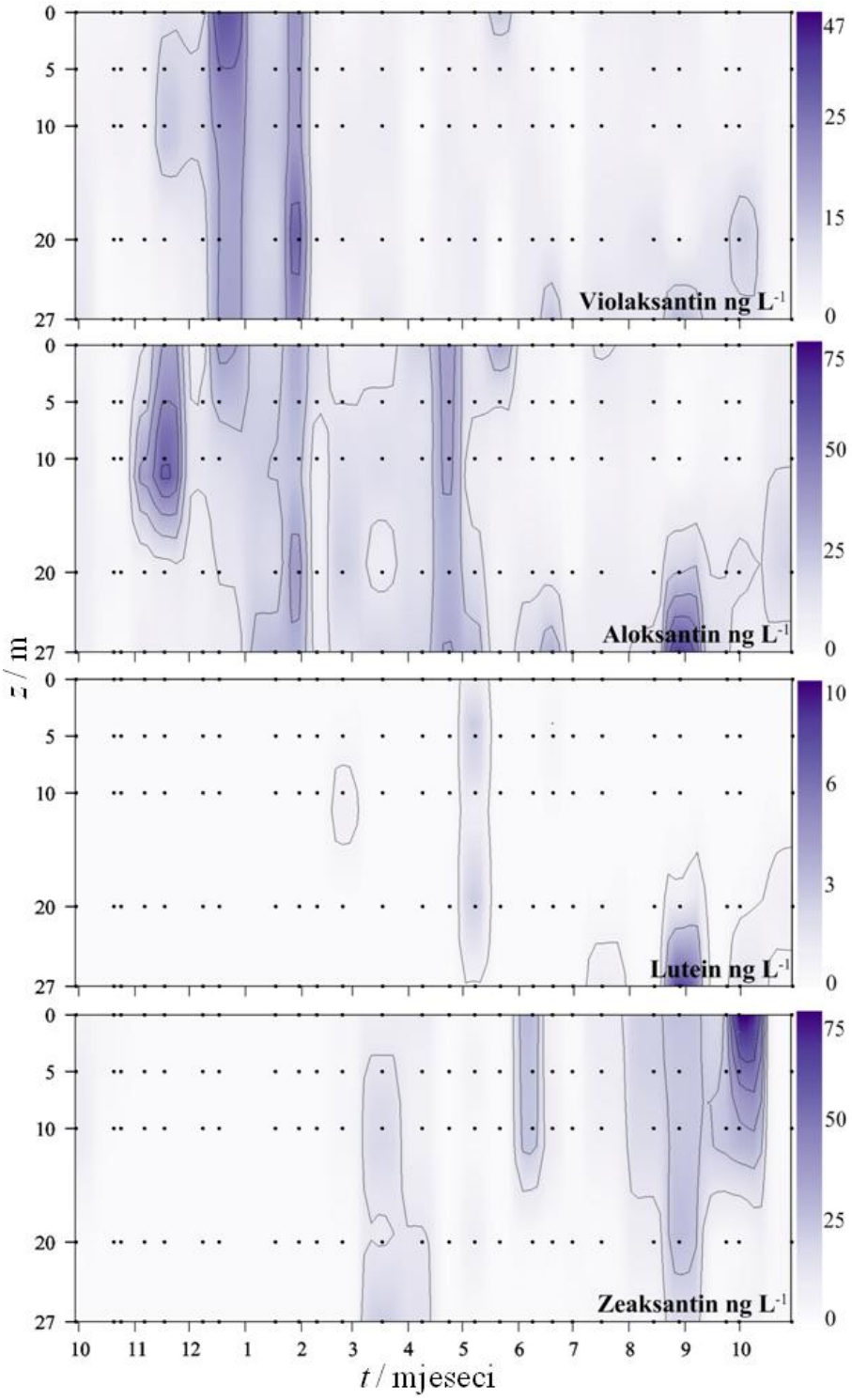
Tijekom istraživanog razdoblja na postaji RV001 zabilježeno je ukupno 15 fotosintetskih pigmenata, od kojih su fukoksantin (dijatomeje) i 19'-heksanoilofukoksantin (haptofita) postigli najviše koncentracije (Tablica 4.4.).



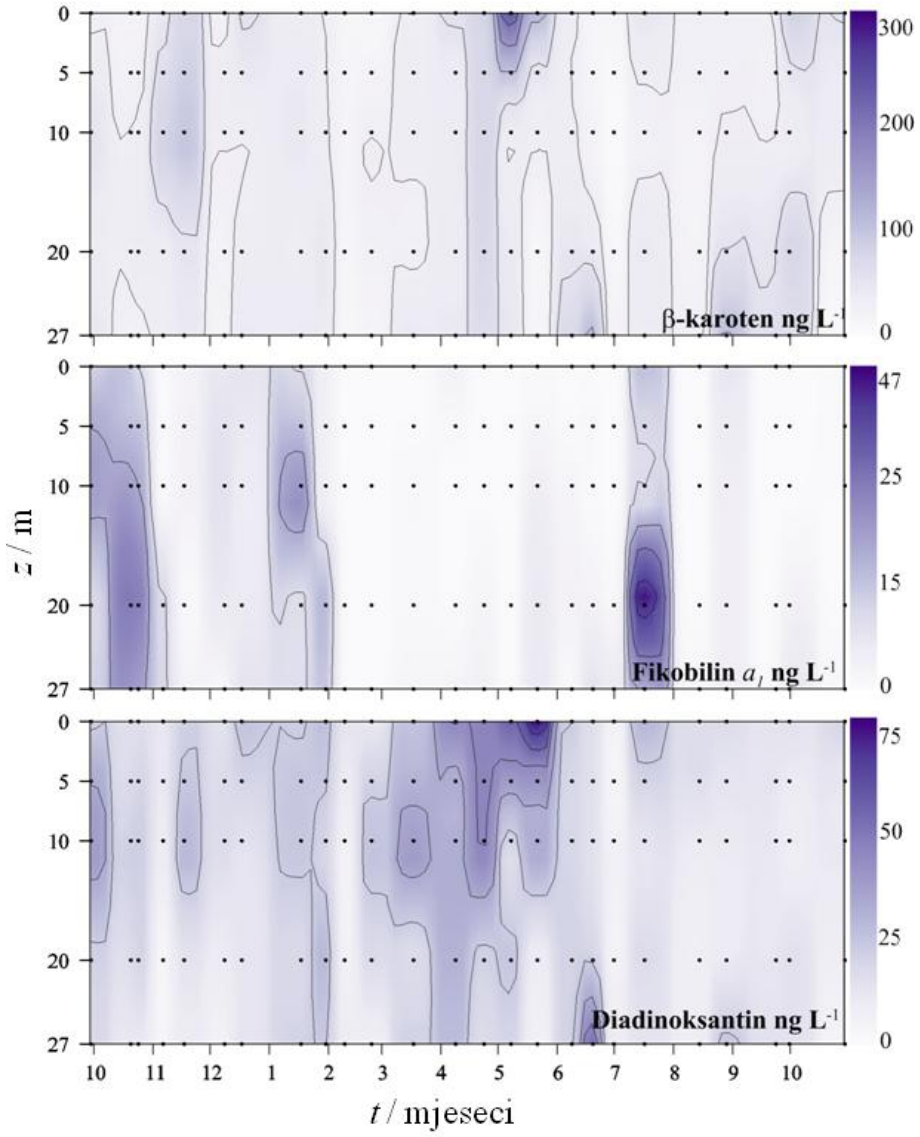
Slika 4.11. Raspodjela pigmenata: klorofila *a*, *b*, c_1+c_2 i fukoksantina kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).



Slika 4.12. Raspodjela pigmenata: 19'-heksanoilofukoksantin, 19'-butanoilofukoksantin, peridinina i prazinoksantina kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).



Slika 4.13. Raspodjela pigmenata:violaksantina, aloksantina, luteina i zeaksantina kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).



Slika 4.14. Raspodjela pigmenata: *β*-karotena, fikobilina *a1*i diadinoksantina kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

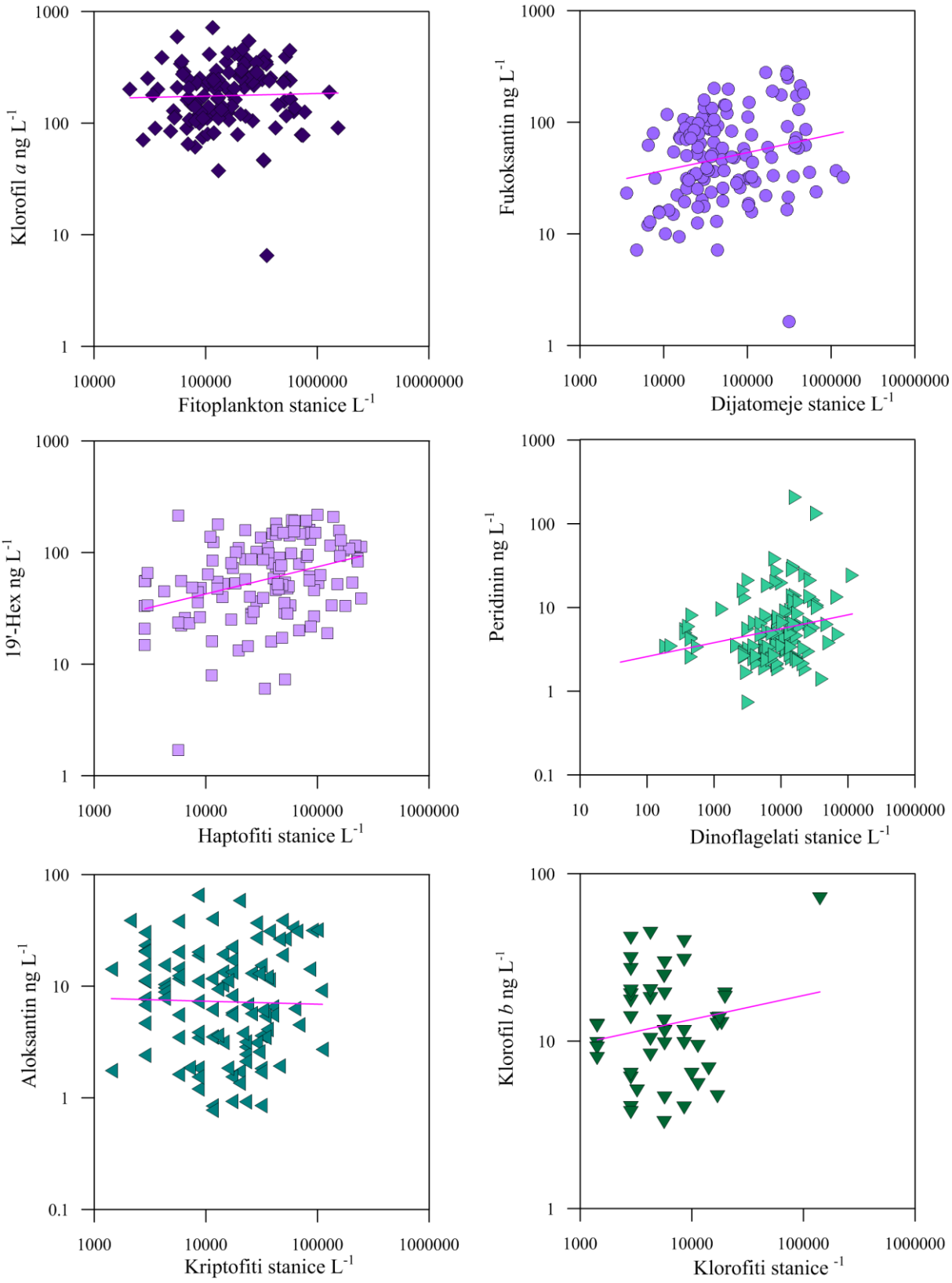
Klorofil *b* je bio najzastupljeniji u kasnom jesenskom razdoblju kada je dosegnuo koncentraciju od 84,41 ng L^{-1}. U ljetnom razdoblju zabilježen je u visokoj koncentraciji u pridnenim slojevima (Slika 4.11.). Fukoksantin je prevladavao u jesenskom periodu s maksimalnom koncentracijom od 283,73 ng L^{-1}, no tijekom cijelog istraživanog razdoblja zabilježena je srednja koncentracija od 69,16 ng L^{-1} (Slika 4.11.). Za 19'-heksanoilofukoksantin najviše su koncetracije zabilježene u proljetnom razdoblju, s maksimumom 216,87 ng L^{-1}. Visoke su koncentracije također zabilježene tijekom siječnja, te u jesenskom razdoblju 2009. u pridnenim slojevima (Slika 4.12.). 19'-butanotilokifukoksantin najvišu koncentraciju postigao je također u proljetnom razdoblju (47,56 ng L^{-1}) (Slika 4.12.).

Peridinin je zabilježen u najvišoj koncentraciji tijekom ljetnog razdoblja (Slika 4.12.) i to u koncentraciji 208,95 ng L^{-1}. Tijekom istraživanog razdoblja srednja koncentracija je iznosila 9,16 ng L^{-1}. Prazinoksantin je zabilježen u najvišoj koncentraciji u dvanaestom mjesecu 2008. godine kada je dosegao koncentraciju 28,84 ng L^{-1} (Slika 4.12.). Violaksantin je imao najvišu koncentraciju u zimskom razdoblju (40,51 ng L^{-1}) (Slika 4.13.). Aloksantin je zabilježen u visokoj koncentraciji tijekom jesenskog razdoblja u srednjem sloju vodenog stupca, te u ljetnom razdoblju u pridnenom sloju (Slika 4.13.). Lutein je zabilježen u jesenskom razdoblju u pridnenom sloju, dok je u istom razdoblju zeaksantin zabilježen u površinskom sloju (Slika 4.13.). Najviša koncentracija zeaksantina iznosila je 89,28 ng L^{-1}. *β*-karoten je najvišu koncentraciju postigao u travnju u površinskim vodama (Slika 4.14.).

Tablica 4.5. Korelacije između dijagnostičkih pigmenata (ng L^{-1}) i brojnosti fitoplanktonskih skupina (stanice L^{-1}). Značajne korelacije su za vrijednosti $p < 0,05$ te su one označene debljim znakovljem. N=125.

	Klorofil *a*	Fukoksantin	19'-Hex	Peridinin	Aloksantin	Klorofil *b*
Fitoplankton	-0,0388	0,1017	-0,1327	-0,0386	-0,1082	-0,1535
	p=0,668	p=0,259	p=0,140	p=0,669	p=0,230	p=0,087
Dijatomeje	-0,1205	0,1236	**-0,2785**	-0,0516	**-0,2186**	**-0,245**
	p=0,181	p=0,170	**p=0,002**	p=0,568	**p=0,014**	**p=0,006**
Haptofita	**0,1782**	0,144	**0,2354**	-0,0599	**0,2412**	**0,2669**
	p=0,047	p=0,109	**p=0,008**	p=0,507	**p=0,007**	**p=0,003**
Dinoflagelati	0,0514	**-0,2078**	0,104	0,1444	0,0692	0,0496
	p=0,569	**p=0,020**	p=0,248	p=0,108	p=0,443	p=0,583
Kriptofita	0,1152	**-0,2098**	**0,3548**	0,0504	0,1255	-0,1568
	p=0,201	**p=0,019**	**p=0,000**	p=0,577	p=0,163	p=0,081
Klorofita	0,1041	-0,159	0,1645	0,1048	0,112	0,1539
	p=0,248	p=0,077	p=0,067	p=0,245	p=0,214	p=0,087

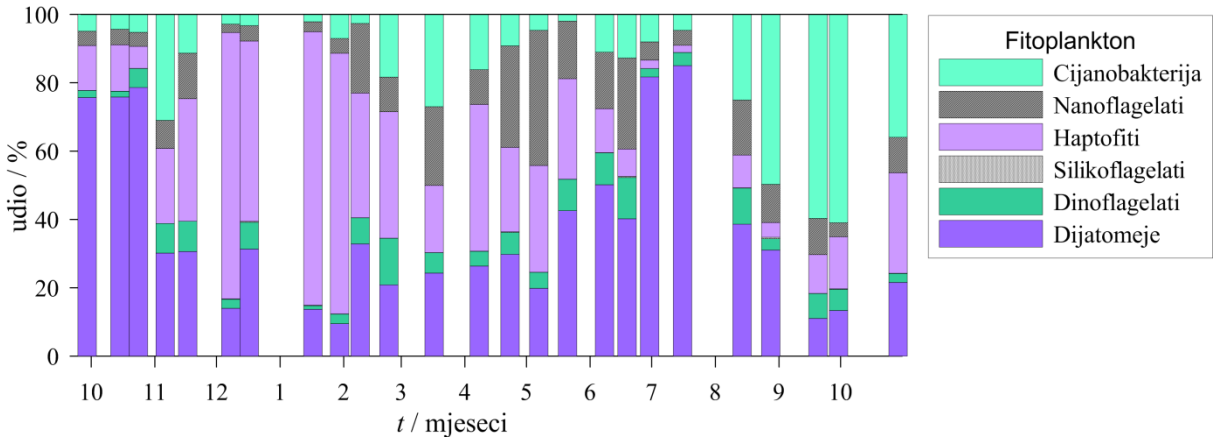
Koeficijent korelacije se odnosi na intenzitet odnosa između dva čimbenika, on nije mjera ovisnosti ta dva čimbenika. Koeficijent korelacije koristan je za čimbenike za koje se pretpostavlja da su povezani. Stoga je u ovom istraživanju ispitana jakost tog čimbenika. Odnos dijagnostičkog pigmenta 19'-Hex i skupine haptofita jedini je bio značajan (Tablica 4.5.**)**. Ostali dijagnostički pigmenti donekle su se podudarali s brojnošću tih skupina (Slika 4.15.), ali im koeficijent korelacije nije značajan (Tablica 4.5.).



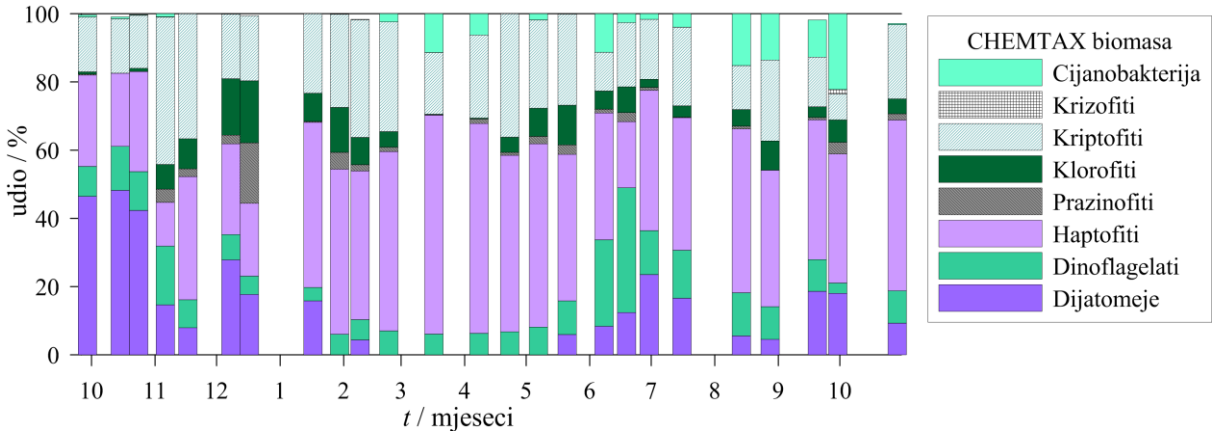
Slika 4.15. Usporedba fitoplanktonskih skupina i njihovih najkarakterističnijih pigmenata zabilježenih tijekom (2008. – 2009.) istraživanja na postaji RV001.

4.2.2. Udio fitoplanktonskih skupina u biomasi - CHEMTAX

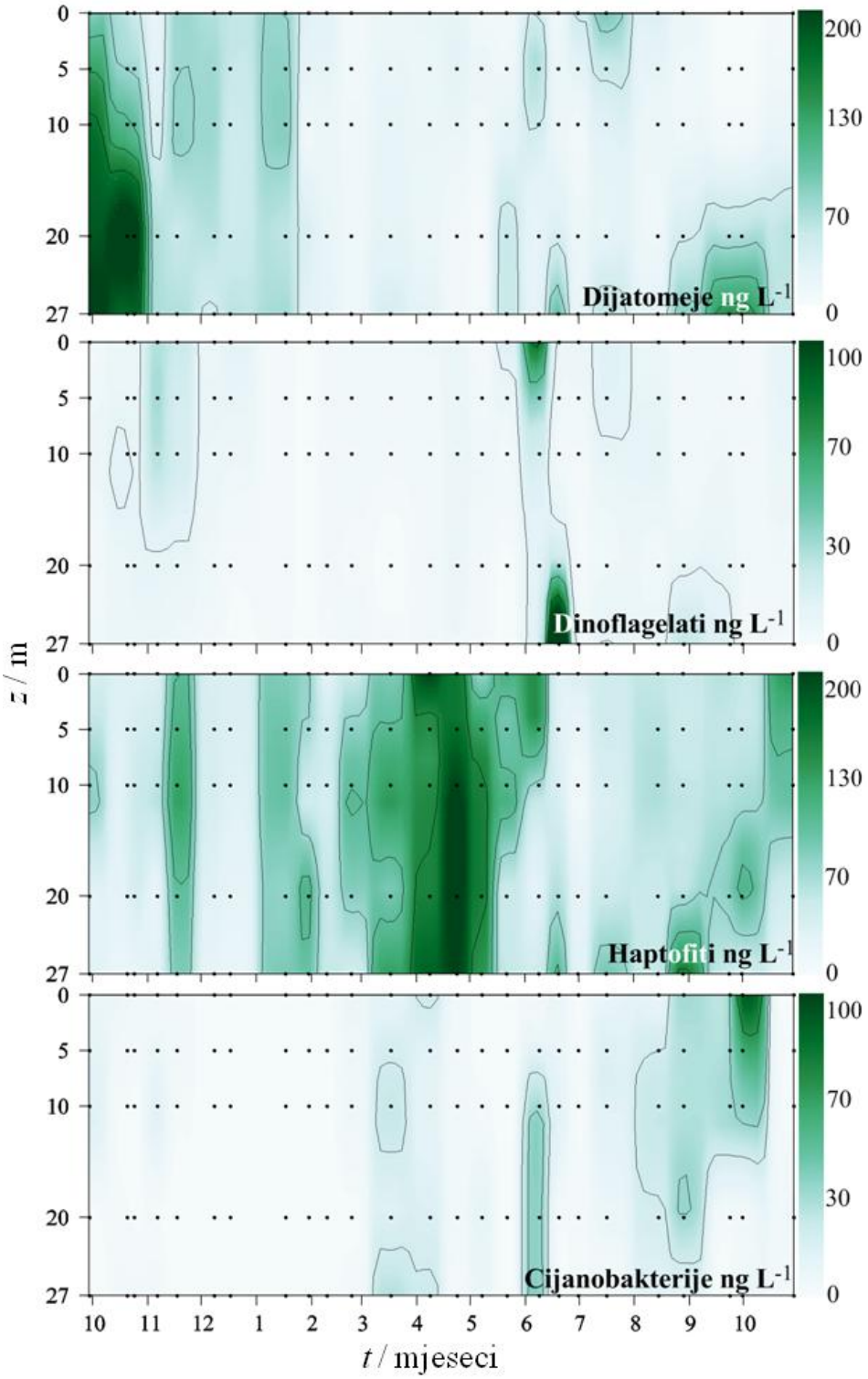
CHEMTAX programom analizirani su dijagnostički pigmenti te je dobiven kvantitativan udio odabranih taksonomskih skupina fitoplanktona u ukupnom klorofilu *a*. Utvrđeno je da dijatomeje i haptofiti najviše doprinose ukupnom klorofilu *a* (Slika 4.16., Slika 4.17.). Dijatomeje su prevladavale u jesenskom razdoblju, dok haptofiti u proljeće. Dinoflagelati su bili najzastupljeniji u ljetnom razdoblju, dok su tijekom ostatka godine rijetki. Početkom studenog njihov je doprinos bio nešto viši (Slika 4.18.). Kriptofiti su doprinosili biomasi klorofila *a* u studenom, siječnju i travnju u cijelom vodenom stupcu, dok su u rujnu bili zastupljeni u donjim slojevima vodenog stupca. Klorofiti su doprinosili klorofilu *a* u studenom i travnju. Krizofita su bili zabilježeni u biomasi klorofila *a* u cijelom vodeno stupcu krajem svibnja, te u rujnu i listopadu u pridnenim slojevima. Prazinofiti su bili zastupljeni u biomasi klorofila *a* u prosincu i to u cijelom vodenom stupcu (Slika 4.19.).



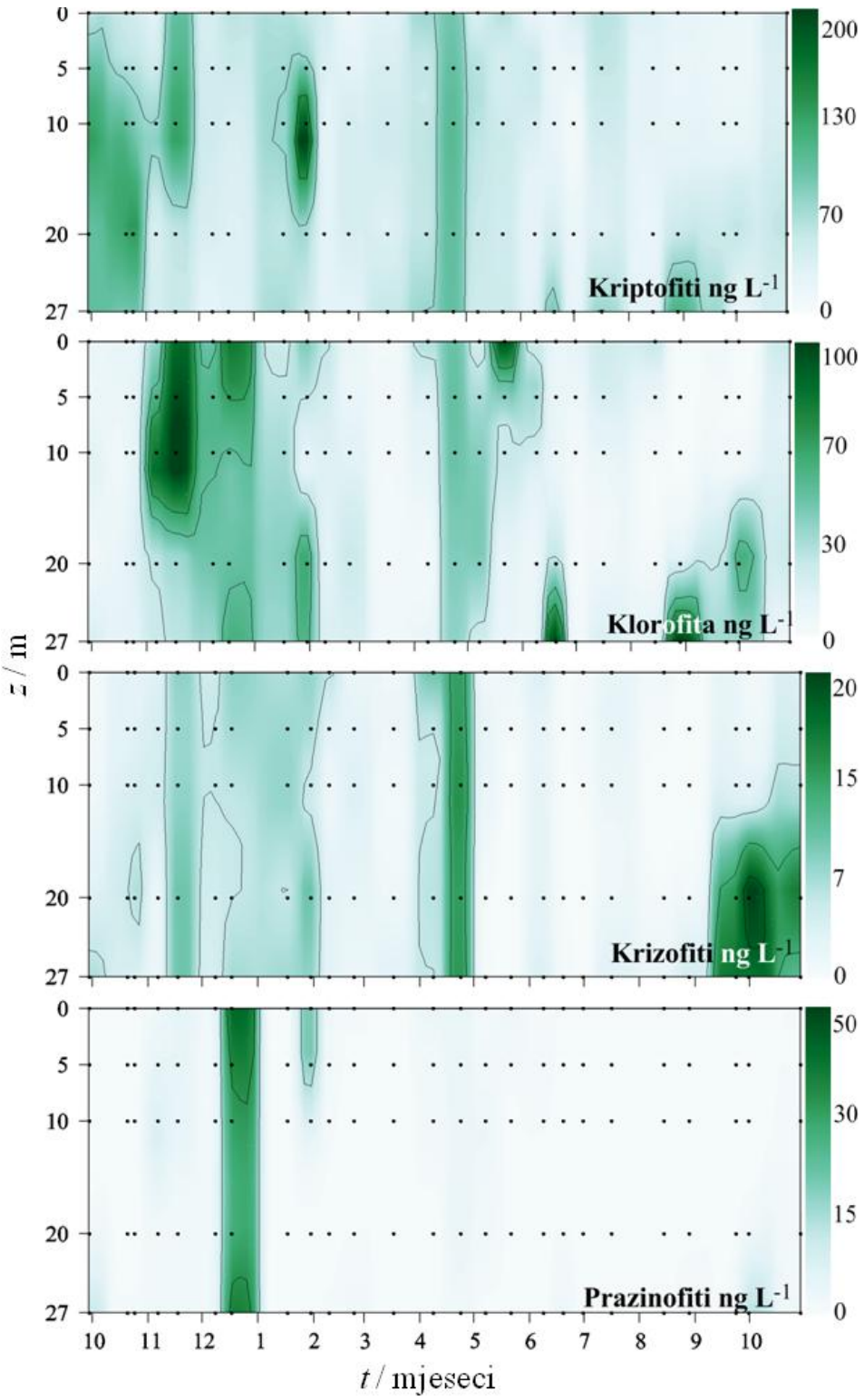
Slika 4.16. Postoci udjela fitoplanktonskih skupina u ukupnom fitoplankton (brojnost) za istraživano razdoblje (2008. – 2009.) za postaju RV001.



Slika 4.17. Postoci udjela fitoplanktonskih skupina u biomasi klorofila *a* (CHEMTAX) za istraživano razdoblje (2008. – 2009.) za postaju RV001.



Slika 4.18. Raspodjela fitoplanktonskih skupina prema CHEMTAX analizi udjela u ukupnom klorofilu *a* kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

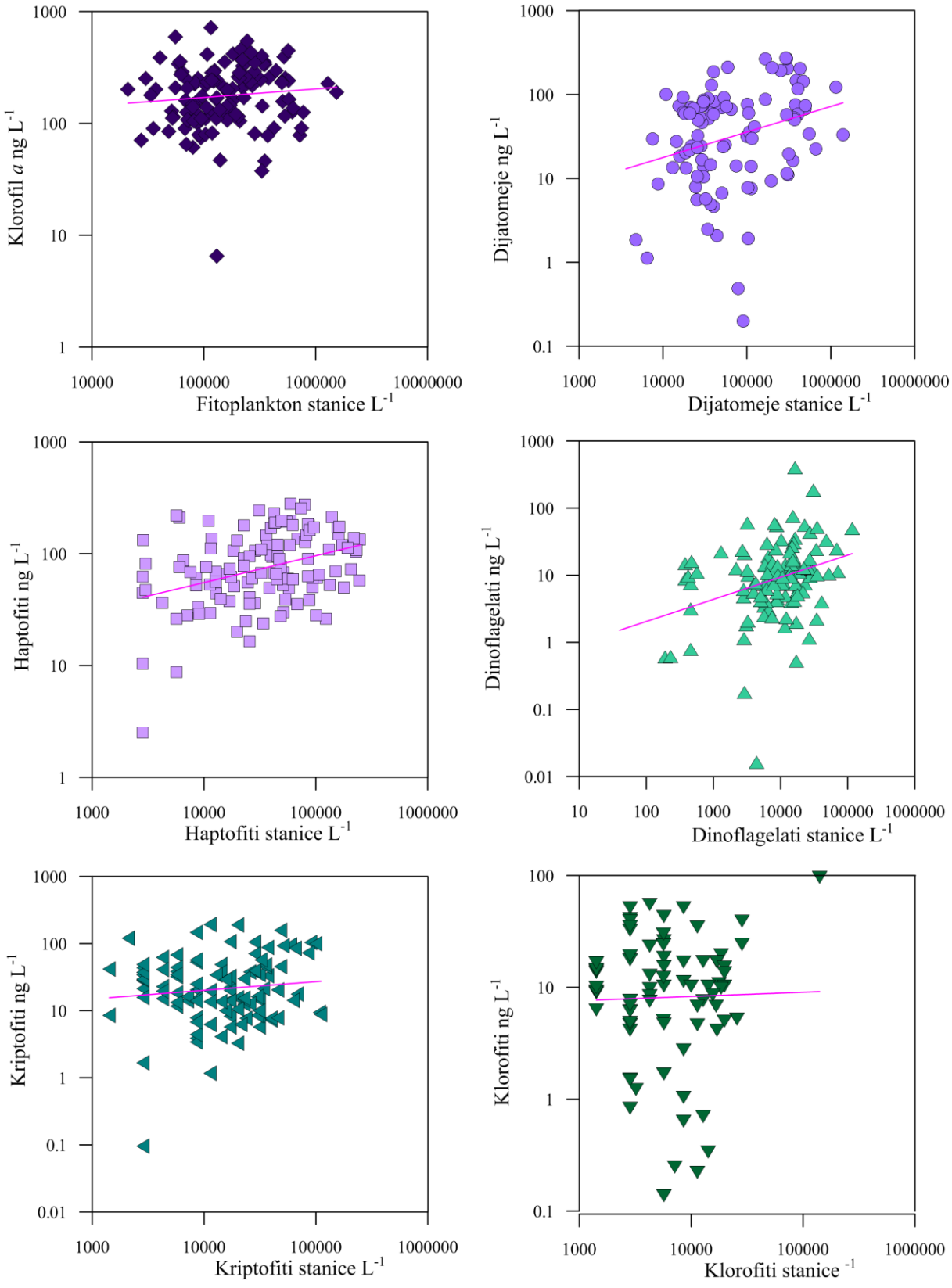


Slika 4.19. Raspodjela fitoplanktonskih skupina prema CHEMTAX analizi udjela u ukupnom klorofilu *a* kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

Tablica 4.6. Korelacije između brojnosti fitoplanktonskih skupina (stanice L^{-1}) i udjela tih skupina (ng L^{-1}) u ukupnom klorofilu *a* prema CHEMTAX analizi. Značajne korelacije su za vrijednosti $p < 0,05$ te su one označene debljim znakovljem. N = 125.

	Fitoplankton	Dijatomeje	Haptofiti	Dinoflagelati	Kriptofiti	Klorofiti
Klorofil *a* ng L^{-1}	0,0244	-0,0388	0,1352	0,0938	0,0814	0,1361
	p=0,787	p=0,667	p=0,133	p=0,298	p=0,367	p=0,130
Dijatomeje ng L^{-1}	**0,1985**	**0,2695**	-0,0085	-0,1224	**-0,2288**	-0,1231
	p=0,026	**p=0,002**	p=0,925	p=0,174	**p=0,010**	p=0,171
Haptofiti ng L^{-1}	-0,0438	-0,1538	**0,2334**	0,0341	**0,2425**	0,081
	p=0,627	p=0,087	**p=0,009**	p=0,706	**p=0,006**	p=0,369
Dinoflagelati ng L^{-1}	0,0561	0,0603	-0,1073	0,157	0,0954	0,1234
	p=0,535	p=0,504	p=0,234	p=0,080	p=0,290	p=0,170
Kriptofiti ng L^{-1}	0,0119	-0,0727	0,1465	0,1363	**0,1801**	**0,1758**
	p=0,895	p=0,420	p=0,103	p=0,130	**p=0,044**	**p=0,050**
Klorofiti ng L^{-1}	-0,1103	**-0,2032**	**0,205**	0,1724	-0,1009	**0,2764**
	p=0,221	**p=0,023**	**p=0,022**	p=0,055	p=0,263	**p=0,002**

Odnos između udjela fitoplanktonskih skupina u ukupnom klorofilu *a* prema CHEMTAX analizi i brojnosti fitoplanktonskih skupina donekle se podudarao (Slika 4.20.). Koeficijent korelacije bio je nizak za sve istraživane skupine, ali je bio značajan za dijatomeje, haptofite, kriptofite i klorofite (Tablica 4.6.).

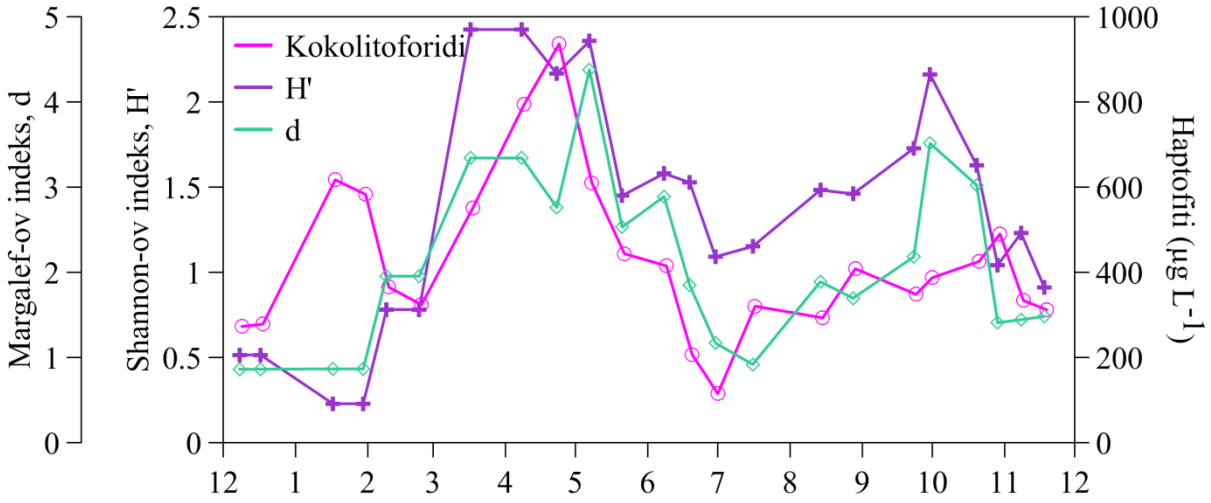


Slika 4.20. Usporedba brojnosti fitoplanktonskih skupina i njihovog udjela u biomasi klorofila *a* tijekom (2008. – 2009.) istraživanja na postaji RV001.

4.3. Kokolitoforidi: bioraznolikost, taksonomija i dinamika

4.3.1. Bioraznolikost kokolitoforida

Tijekom istraživanog razdoblja zabilježeno je 52 taksona kokolitoforida na postaji RV001 (Tablica 4.7.), 31 heterokokolitoforid i 21 holokokolitoforid. Vrstama najbogatiji red bio je Syracosphaerales, s porodicama Calciosoleniaceae, Rhabdosphaeraceae i Syracosphaeraceae. Unutar tog reda, vrstama najbogatiji rod bilo je *Syracosphaera* s 13 zabilježenih vrsta (Tablica 4.7.).



Slika 4.21. Raspodjela raznolikosti vrsta, Margalef i Shannon indeksi, te usporedba s udjelom haptofita biomasi ukupog korofila *a* kroz istraživano razdoblje za postaju RV001 (2008. – 2009.).

Vrijednosti Margalefovog i Shannonovog indeksa raznolikosti kokolitoforidnih vrsta poklapale su se tijekom istraživanog razdoblja. Oba indeksa su bila najviša u proljetnom razdoblju, što se podudaralo s visokim udjelom haptofita u biomasi ukupnog korofila *a* (Slika 4.21.). Najniže vrijednosti indeksa raznolikosti zabilježene su tijekom siječnja 2009. godine, iako je u tom razdoblju zabilježen relativno visok udio haptofita u biomasi ukupnog korofila *a*. Tijekom siječnja je zabilježena visoka brojnost vrste *E. huxleyi* (Tablica 4.1.), najviša vrijednost bila je 448 10^3 stanica L^{-1}.

Tablica 4.7. Taksonomski popis kokolitoforida zabilježenih na postaji RV001 tijekom istraživanog razdoblja (2008. – 2009.). Kratice: Max – maksimalan udio taksona u jednom uzorku; F% – frekvencija pojavljivanja u uzorcima.

	Taxon	Max%	F%
HET	*Acanthoica quattrospina* Lohmann , 1903	3,00%	17,24%
HOL	*Acanthoica quattrospina* HOL Lohmann, 1903[1]	3,95%	20,69%
HET	*Algirosphaera robusta* (Lohmann 1902) Norris, 1984	12,50%	34,48%
HET	*Alisphaera extenta* Kleijne et al., 2002	0,42%	3,45%
HET	*Alisphaera gaudii* Kleijne et al., 2002	0,59%	10,34%
HOL	*Anthosphaera fragaria* Kamptner, 1937	50,00%	20,69%
HOL	*Anthosphaera periperforata* tip 2 Cros & Fortuño, 2002	24,81%	20,69%
HOL	*Calcidiscus leptoporus* ssp. *quadriperforatus* HOL (Kamptner 1937) Geisen et al., 2002[2]	0,83%	3,45%
HET	*Calciopappus rigidus* Heimdal in Heimdal & Gaarder, 1981	19,35%	17,24%
HET	*Calciosolenia brasiliensis* (Lohmann, 1919) Young in Young et al., 2003[3]	2,22%	17,24%
HET	*Calciosolenia murrayi* Gran, 1912	12,27%	20,69%
HOL	*Calicasphaera blokii* Kleijne, 1991	5,26%	10,34%
HOL	*Calyptrolithina divergens* var. *tuberosa* (Heimdal 1980) Jordan et al. 1993	7,69%	13,79%
HOL	*Calyptrolithophora papillifera* (Halldal 1953) Heimdal, in Heimdal & Gaarder, 1980[4]	6,77%	27,59%
HET	*Calyptrosphaera sphaeroidea* Schiller 1913 HET[5]	0,50%	3,45%
HOL	*Corisphaera gracilis* Kamptner, 1937	14,49%	48,28%
HOL	*Corisphaera strigilis* Gaarder, 1962	19,50%	34,48%
HET	*Coronosphaera mediterranea* (Lohmann 1902) Gaarder, in Gaarder & Heimdal, 1977[6]	6,25%	17,24%
HOL	*Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip (Kamptner 1937) Geisen et al., 2002[7]	24,81%	31,03%
HET	*Cyrtosphaera aculeata* (Kamptner 1941) Kleijne, 1992	2,50%	6,90%
HET	*Cyrtosphaera lecaliae* Kleijne 1992[8]	3,14%	13,79%
HET	*Emiliania huxleyi* (Lohmann 1902) Hay & Mohler, in Hay et al. 1967	95,96%	93,10%
HET	*Helicosphaera carteri* (Wallich 1877) Kamptner, 1954	0,45%	3,45%
HOL	*Helicosphaera* HOL tip Young et al., 2003[9]	6,25%	3,45%

[1] HOL faza opisana u Cros i sur. 2000.
[2] HET faza: *Calcidiscus leptoporus* (sensu lato) Geisen et al., 2002
[3] Vrsta je jako slična *Calciosolenia corsellii* Malinverno, 2004 također zabilježena u uzorcima, ali su brojane zajedno
[4] HOL faza *Syracosphaera histrica* u Cros i sur. 2000.
[5] HOL faza opisana u Noel i sur. (2004).
[6] Zabilježene tri HOL faze: *gracillima*, *hellenicai wettsteinii*.
[7] Ova HOL faza zabilježena je u Kamptner (1941) i Cros i sur. (2000) te McGrane (2007)
[8] Varietet *C. aculeata* veća forma (kokoliti 2.5-3.5µm u usporedbi s 1.8-2.5µm) premalo opaženih primjeraka da se zaključi da li je varietet koristan

HOL	*Helicosphaera* HOL *catilliferus* tip Young & Bown (2014) [10]	0,75%	3,45%
HOL	*Helicosphaera* HOL *dalmaticus* tip Young & Bown (2014)[11]	6,77%	6,90%
HOL	*Helladosphaera cornifera* (Schiller 1913) Kamptner, 1937	4,40%	13,79%
HOL	*Homozygosphaera arethusae* (Kamptner 1941) Kleijne, 1991[12]	2,50%	13,79%
HOL	*Homozygosphaera spinosa* (Kamptner 1941) Deflandre, 1952	1,45%	6,90%
HOL	*Homozygosphaera vercellii* Borsetti & Cati, 1979	1,45%	6,90%
HET	*Ophiaster hydroideus* (Lohmann 1903) Lohmann, 1913	11,56%	41,38%
HET	*Palusphaera vandelii Lecal*, 1965	3,14%	3,45%
HET	*Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* (Lohmann, 1902) Kleijne and Jordan, 1990	55,07%	55,17%
HET	*Rhabdosphaera xiphos* (Deflandre & Fert 1954) Norris, 1984	7,55%	6,90%
HOL	*Sphaerocalyptra adenensis* Kleijne, 1991	3,89%	6,90%
HOL	*Sphaerocalyptra quadridentata* (Schiller 1913) Deflandre, 1952[13]	14,17%	27,59%
HOL	*Sphaerocalyptra* sp. 1 Cros & Fortuño, 2002	17,61%	6,90%
HET	*Syracosphaera ampliora* Okada & McIntyre, 1977	5,07%	13,79%
HET	*Syracosphaera bannockii* (Borsetti & Cati 1976) Cros et al., 2000	4,00%	17,24%
HET	*Syracosphaera corolla* Lecal, 1966	11,67%	31,03%
HET	*Syracosphaera didyma* Kleijne & Cros 2009[14]	15,00%	24,14%
HET	*Syracosphaera dilatata* Jordan et al., 1993	3,33%	20,69%
HET	*Syracosphaera hirsuta* Kleijne & Cros, 2009[15]	0,83%	10,34%
HET	*Syracosphaera histrica* Kamptner, 1941[16]	1,01%	6,90%
HET	*Syracosphaera molischii* tip 1 sensu Young et al. 2003	2,00%	13,79%
HET	*Syracosphaera molischii* tip 2 sensu Young et al. 2003	2,00%	6,90%
HET	*Syracosphaera nodosa* Kamptner, 1941	19,17%	6,90%
HET	*Syracosphaera ossa* tip 2 of Young et al. 2003	7,17%	55,17%
HET	*Syracosphaera protrudens* Okada & McIntyre, 1977	2,52%	13,79%
HET	*Syracosphaera pulchra* Lohmann, 1902[17]	80,00%	86,21%
HOL	*Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip Young et al., 2003	44,36%	27,59%
HET	*Tergestiella adriatica* Kamptner, 1941	16,13%	3,45%

[9] Neformalno grupiranje, poznata kao *Helicosphaera* HOL *perforate* type
[10] Sinonimi: *Syracolithus catilliferus* (Kamptner 1937) Deflandre 1952, Helicosphaera carteri HOL solid
[11] Sinonimi: *Syracosphaera dalmatica* Kamptner 1927; *Syracolithus dalmaticus* (Kamptner 1927) Loeblich & Tappan 1966, Kombinirana kokosfera zabilježen s *H. wallichii* HET - Geisen et al. 2002.
[12] Moguća HOL faza *Syracosphaera* sp. type D (sada *S. didyma*) – opaženo u Cros i sur. (2000).
[13] Kombinirane kokosfere zabilježene su s *A. robusta* Kamptner (1941) LM i Triantaphyllou i Dimiza (2003) SEM, te s *R. clavigera* Cros and Fortuño (2002).
[14] *Syracosphaera* sp. Type D Cros and Fortuño (2002).
[15] *Syracosphaera borealis* type 2 Young i sur. 2003.
[16] HOL faza? *C. papillifera* Cros et al. (2000) samo jedan zabilježen primjerak kombinirane kokosfere
[17] Zabilježene dvije HOL faze: *oblonga* i *pirus*

4.3.2. Taksonomija, sistematika i opisi kokolitoforida

Cartsvo CHROMISTA Cavalier-Smith, 1981

Odjel HAPTOPHYTA Hibberd ex Cavalier-Smith, 1986

Razred COCCOLITHOPHYCEAE Silva, 2007

Red ISOCHRYSIDALES Pascher, 1910

Porodica NOELAERHABDACEAE Jerkovic, 1970 emend. Young & Bown, 1997

Opis: Kokoliti s *Reticulofenestra*-tipom strukture, V-jedinica je zakržljala, R-jedinica tvori proksimalni štit, distalni štit, unutrašnji i središnji ciklus cijevi, te strukture središnjeg dijela.

- *Emiliania huxleyi* (Lohmann 1902) Hay & Mohler, in Hay et al. 1967

Morfologija: Kokoliti nemaju most i imaju proreze između distalnih elemenata štita. Zabilježeno je više slojeva kokolita na kokosferi. Veličina kokolita je 2,8 – 3,5 μm. U ovom istraživanju zabilježen je samo morfološki oblik *Emiliania huxleyi* tip A Young i Westbroek (1991) (Slika 4.22.).

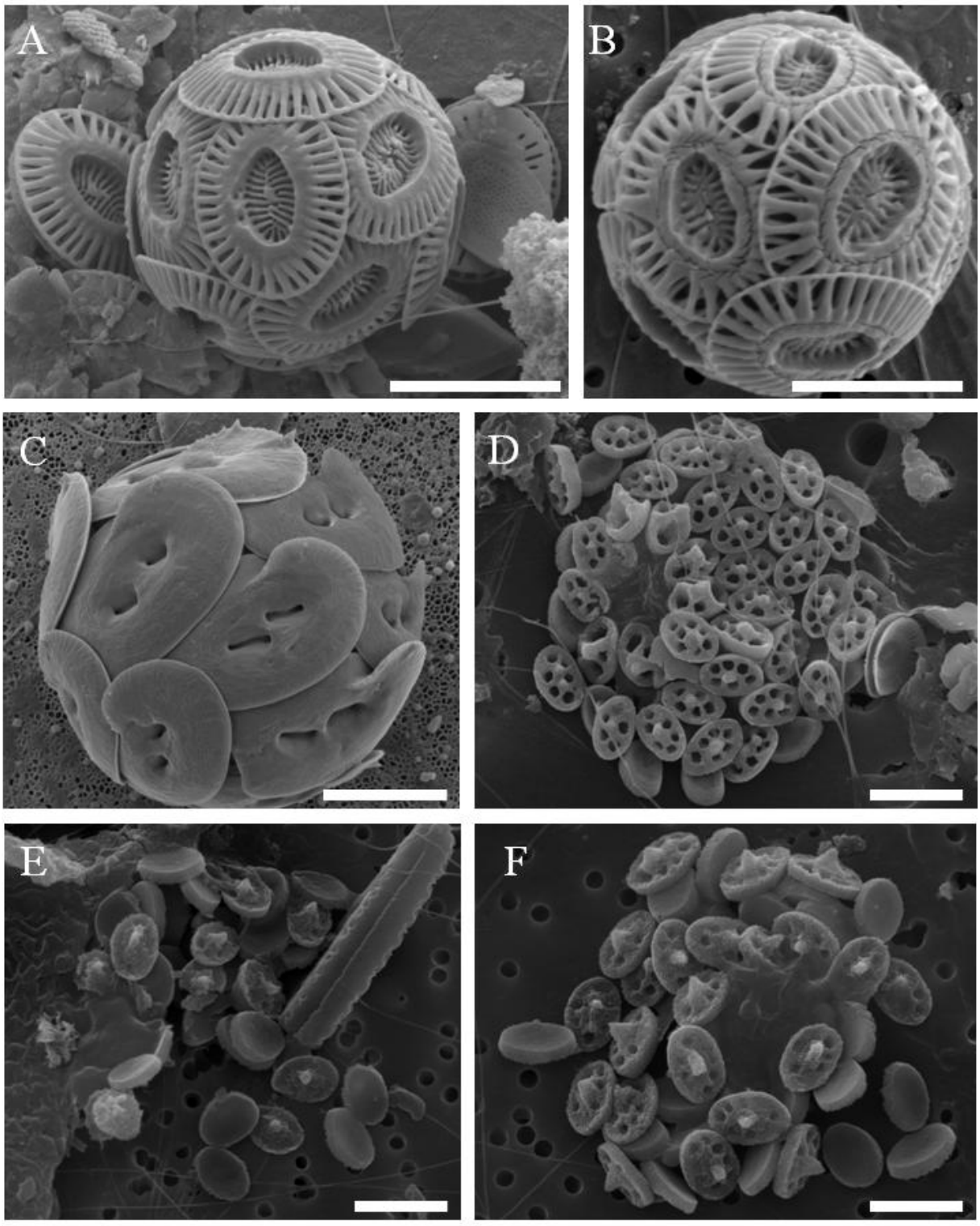
Red ZYGODISCALES Young & Bown 1997

Porodica HELICOSPHAERACEAE Black, 1971

Opis: Recentne vrste su pokretne, te grade elipsoidne kokosfere s vrlo istaknutim dijelom iz kojeg izlaze bičevi. Kokoliti su posloženi spiralno oko kokosfere i mogu blago varirati u veličini i obliku od antapeksa prema vrhu s bičevima. Vanjski rub (V-jedinice) kokolita je modificiran u spiralni nastavak koji završava s krilcem ili šiljkom. R-jedinica čini bazni dio te se produljuje u obliku pokrova malih elemenata. Prečke u središnjem dijelu su spojene, odvojene ili odsutne.

- *Helicosphaera carteri* (Wallich 1877) Kamptner, 1954

Morfologija: Prirubnica kokolita završava u krilu, postoje dvije pore u liniji u središnjem-području. Uz heterokokolitnu fazu zabilježene su i tri holokokolitne (Slika 4.22.). *Helicosphaera* HOL tip, *Helicosphaera* HOL *catilliferus* tip, *Helicosphaera* HOL *dalmaticus* tip.



Slika 4.22. SEM mikrografije: *Emiliania huxleyi*. A. Kokosfera 2 µm. B. Kokosfera 1.5 µm. *Helicosphaera carteri*. C. Kokosfera 5 µm. *Helicosphaera* HOL tip. D. Kolapsirana kokosfera 2µm. *Helicosphaera* HOL *catilliferus* tip. E. Kolapsirana kokosfera 2µm. *Helicosphaera* HOL *dalmaticus* tip. F. Kolapsirana kokosfera 2µm.

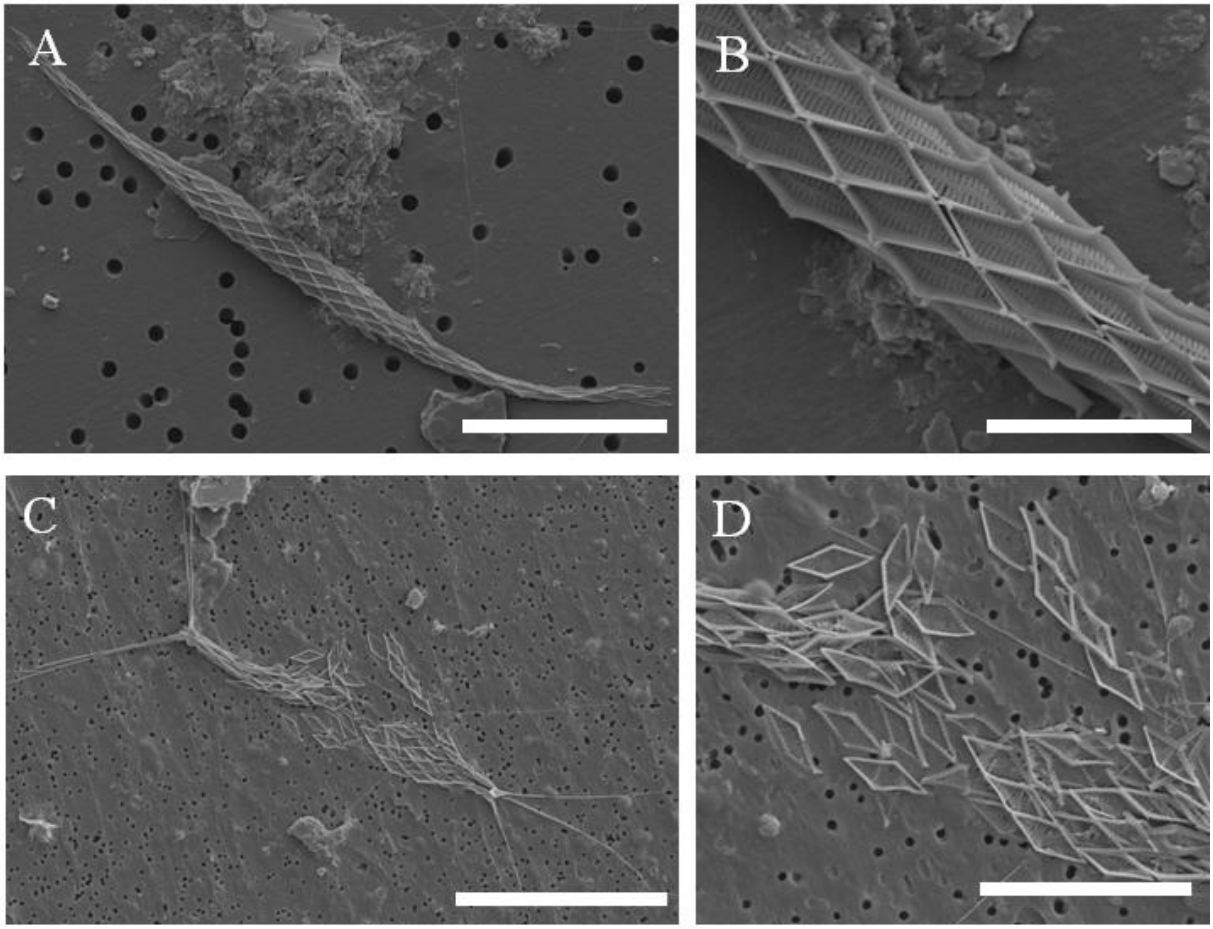
RED SYRACOSPHAERALES Hay, 1977 emend. Young et al., 2003

Porodica CALCIOSOLENIACEAE Kamptner, 1927

Opis: Recentne vrste su pokretne s produženim kokosferama koje su zašiljene na oba kraja (fusiformne), polarni kokoliti mogu imati šiljke. Kokoliti su romboidni muroliti bez oboda, obično se nazivaju skafoliti. Rub je građen od V-jedinica, s malom R-jedinicom na samoj bazi. Središnji dio je građen od elemenata koji se pružaju sa svake strane središnjeg dijela, tvoreći dva reda elemenata.

- *Calciosolenia brasiliensis* (Lohmann, 1919) Young in Young et al., 2003

Morfologija: Kokosfera je vitka; završava sužavanjem s puno vrlo izduženih kokolita, ali ne bodljama. Kokoliti imaju vrlo redovite prečke, koji su protuteža uredno formiranom medijalnom grebenu. Unutarnji krug R jedinica je bolje razvijen kod terminalnih kokolita. Kokoliti su veći od 4 µm (Slika 4.23.).



Slika 4.23. SEM mikrografije: *Calciosolenia brasiliensis*. A. Kokosfera, 20µm. B. Detalj kokosfere, 8µm. *Calciosolenia murrayi*. C. Kokoliti, 5µm. D. Kolapsirana kokosfera, 15µm.

- *Calciosolenia murrayi* Gran, 1912

Morfologija: Kokosfere su dimorfne, široke, sužuju se naglo na krajevima sa samo nekoliko izduženih kokolita. Jedan kraj terminalnih kokolita proširuje se u šiljke. Prečke nisu redovite i često se spajaju u kontinuirani list. Veličina kokolita je 2 – 4 µm, šiljka ~ 25 µm, kokosfere 30 µm (Slika 4.23.).

Porodica RHABDOSPHAERACEAE Lemmermann, 1908

Opis: Kokosfere su pokretne ili nepokretne, tipično imaju dvije vrste kokolita: one sa šiljcima i one bez, oba tipa sa sličnim štitovima. Kokoliti sa šiljcima mogu biti ograničeni na polove ili rasprostranjeni jednoliko po kokosferi, uvelike povećavajući njen vanjski promjer. Kokoliti su diskoidalnog oblika (planoliti) s jasnim blago uzdignutim rubnim dijelom. U recentnih vrsta rubni dio je sastavljen od dva ciklusa elemenata, snažno nakošen niži/unutrašnji ciklus i gornji/vanjski ciklus jednostavnih elemenata koji se ne preklapaju (Kleijne, 1992). Gornji/vanjski krug građen je od V-jedinica, dok je građa nižeg/unutrašnjeg ciklusa nejasna. Središnji je dio građen od dobro razvijenih T-jedinica, koje uključuju i radijalne segmente i središnji šiljak ili izbočinu koji su građeni od bezbroj malih spiralno položenih elemenata.

- *Acanthoica quattrospina* Lohmann, 1903

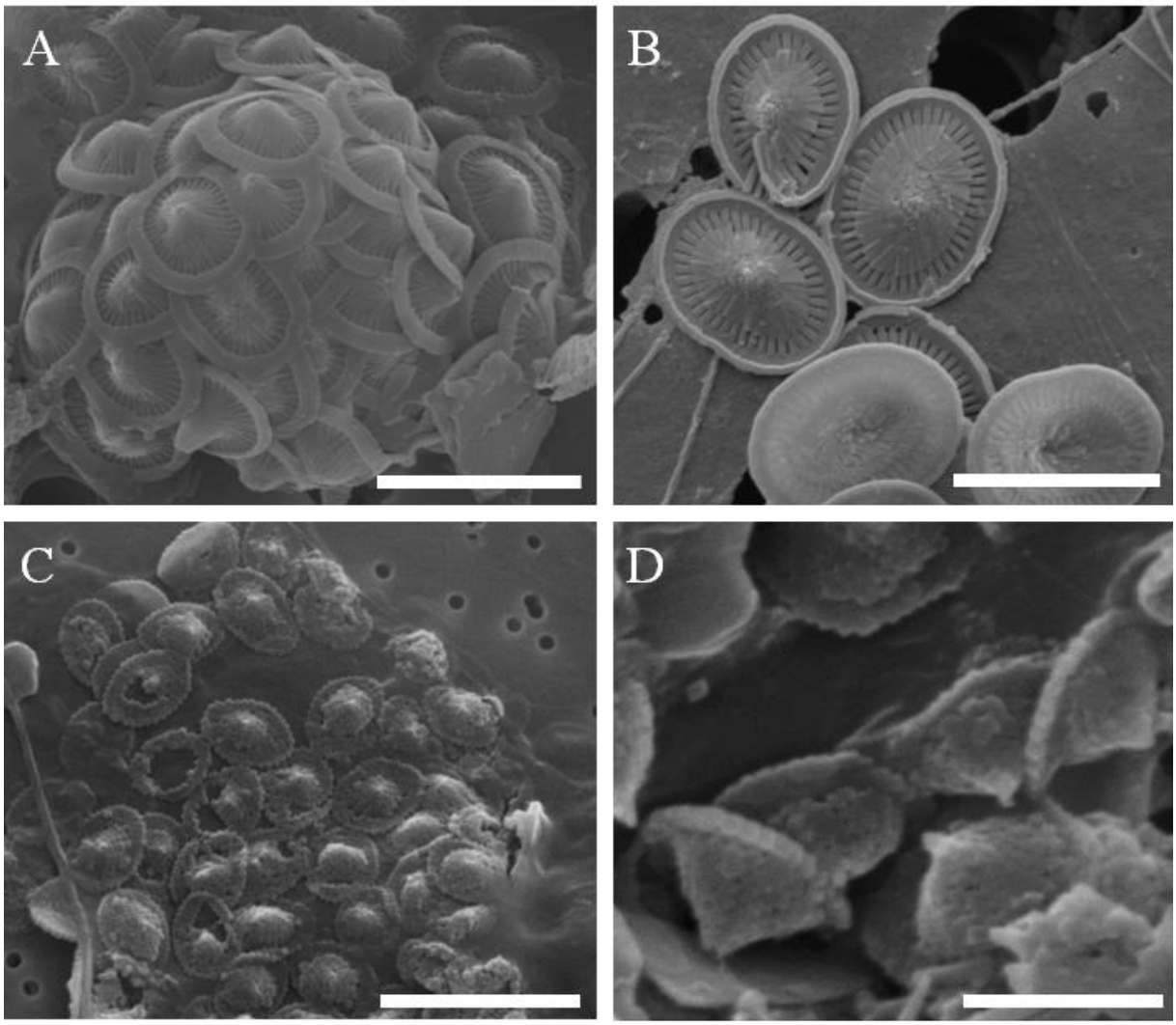
Morfologija: Kokoliti tijela su polukružni, veličine 1,5 – 2,5 µm, s prorezima između radijalnih elemenata ciklusa, ciklus s lamelama čini niski stožac. Postoje duge bodlje na polarnim kokolitima (na jednom ili oba kraja). Zabilježena je i alternativna faza *Acanthoica quattrospina* HOL (Slika 4.24.).

- *Algirosphaera robusta* (Lohmann 1902) Norris, 1984

Morfologija: Kokosfera je pokretljiva, dimorfna. Istaknuto je otvaranje flagelarnog aparata koje je okruženo s 3 kokolita sa širim izbočinama. Kokoliti su izduženi i eliptični; izbočenje ima oblik dvostrukih usana, osobito pod LM. Ciklus neredovitih pločica pokriva proksimalno lice centralnog područja kokolita (Slika 4.25.).

- *Cyrtosphaera aculeata* (Kamptner 1941) Kleijne, 1992

Morfologija: Kokoliti su veličine 1,8 – 2,5 µm, na kokosferi se nalazi 44 – 60 kokolita. Kokoliti imaju uski rub, široko su eliptični s blagim modulacijama sa strane. Izbočenje u središnjem dijelu kokolita je oštro i stožasto poput vještičjeg šešira i završava papilama, koje su modificirane u šiljke kod apikalnih kokolita (Slika 4.25.).



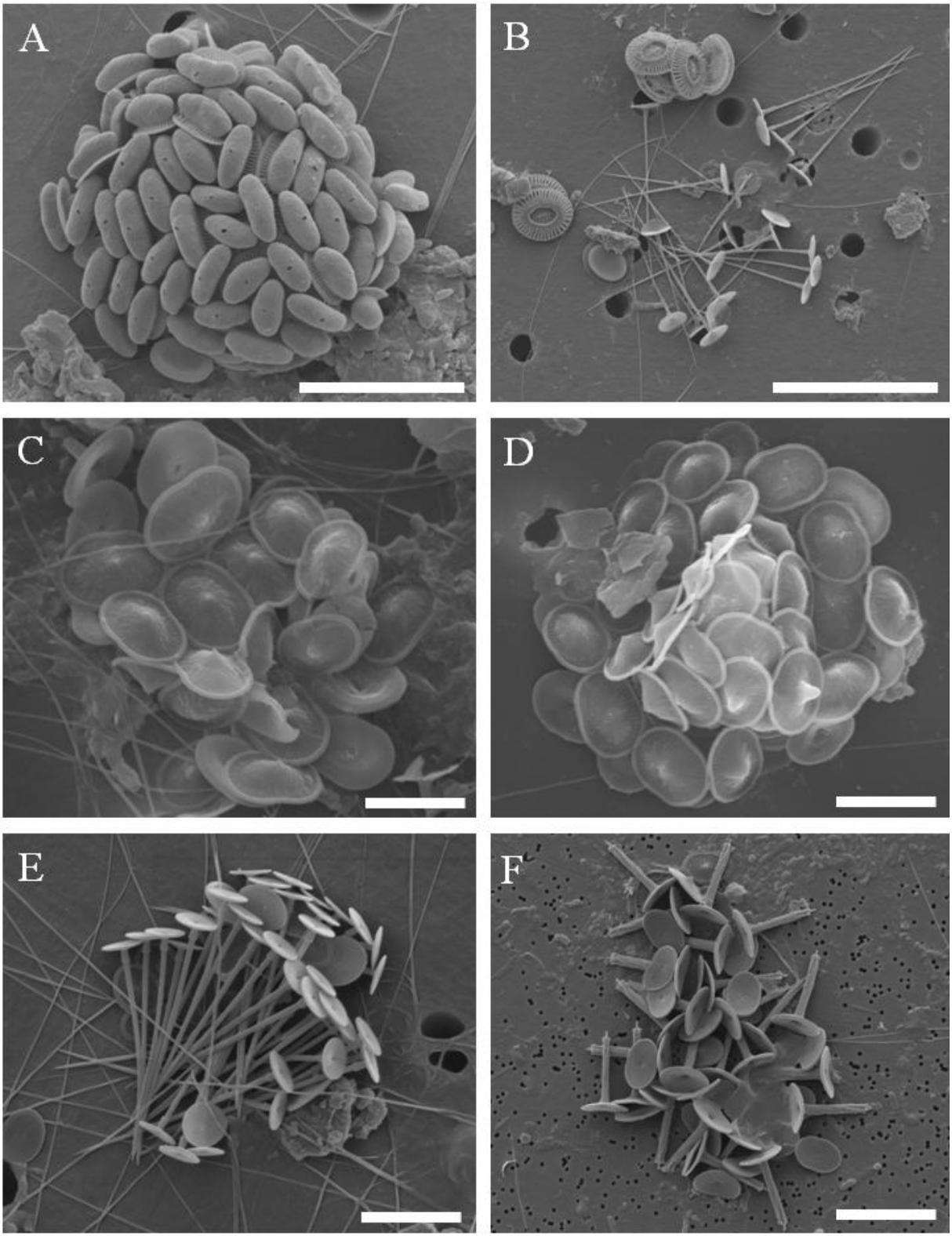
Slika 4.24. SEM mikrografije: *Acanthoica quattrospina*. A. Kolapsirana kokosfera 4µm. B. Heterokokoliti 2µm. SEM mikrografije. *Acanthoica quattrospina* HOL. C. Kolapsirana kokosfera 5µm. D. Holokokoliti, 1µm.

- *Cyrtosphaera lecaliae* Kleijne 1992

Morfologija: Veći oblik u usporedbi s vrstom *C. aculeata*, kokoliti su veličine 2,5 – 3,5 µm te imaju bolje razvijene bodlje (Slika 4.25.).

- *Palusphaera vandelii* Lecal, 1965

Morfologija: Kokoliti imaju dugačke (> 10 µm) delikatne konusne bodlje bez ovratnika. Bazalni disk kokolita je kružni, sa širokim obodom na distalnoj strani (Slika 4.25.).



Slika 4.25. SEM mikrografije: *Algirosphaera robusta*. A. Kokosfera 5µm. *Palusphaera vandelii*. B. Kokoliti 10µm. *Cyrtosphaera aculeata*. C. Kolapsirana kokosfera 2µm *Cyrtosphaera lecaliae*. D. Kolapsirana kokosfera 3 µm. E. *Rhabdosphaera xiphos* Kolapsirana kokosfera 5µm. *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* F. Kolapsirana kokosfera 5 µm.

- *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* (Lohmann, 1902) Kleijne and Jordan, 1990

Morfologija: Kokosfera je sferična, najčešće nepokretna, ali s bičevima. Kokosfera je dimorfna s kokolitima s i bez bodlji. Kokoliti imaju robusne bodlje, sastavljene od pet elemenata položenih u spirali u smjeru kazaljke s pentameralom terminalnom papilom. Baza kokolita je eliptične i duguljasta, veličine 3 – 3,5 μm. Kokoliti s bodljama imaju širi obod nego oni bez (Slika 4.25.).

- *Rhabdosphaera xiphos* (Deflandre & Fert 1954) Norris, 1984

Morfologija: Obični kokoliti su široko eliptični. Devet relativno velikih ploče lamelarnog ciklusa se preklapaju i proizvode prepoznatljiv zvjezdast uzorak na distalnoj površini. Kokoliti s bodljom su kružni, bodlje su duge (6 – 7 μm) delikatna, sužuju se prema vrhu, s ovratnikom u blizini baze (Slika 4.25.).

Porodica SYRACOSPHAERACEAE Hay, 1977

Opis: Recentne vrste su pokretne, s kokosferama složene građe, često imaju dva sloja kokolita različite morfologije (vanjski i unutarnji) te modificirane polarne kokolite. Unutrašnji sloj kokolita je relativno sačuvan u formi, to su tipični muroliti s iznimno dobro razvijenim središnjim dijelom koji se često nazivaju kaneoliti. Vanjski kokoliti su puno promjenljiviji te uključuju diskoidalne kokolite kao i one u obliku kupole (kirtoliti).

Vanjski kokoliti su tipično delikatni i jako se rijetko očuvaju. Uobičajeno je da ih se sve udružuje u jedan rod *Syracosphaera*. Polarni kokoliti su često blago dimorfni, neznatno manji te tvore složene vijugave strukture. Fosilni zapisi porodice su siromašni, ali se proteže do Paleogena, fosilni se primjerci ustaljeno pripisuju rodu *Syracosphaera*.

- *Syracosphaera ampliora* Okada & McIntyre, 1977

Morfologija: Kokoliti tijela imaju gladak rub, šavovi su malo povišen i izvrnuti u vanjskom dijelu; radijalne prečke često imaju proširenje u sredini, što može proizvesti ciklus s dvostrukim perforacijama; aksijalna struktura je izraženo zaobljeno izbočenje nastalo spajanjem prečki. Veličina kokosfera je 6 – 10 μm; a kokolita tijela 2 – 3 μm (Slika 4.26.).

- *Syracosphaera bannockii* (Borsetti & Cati 1976) Cros et al., 2000

Morfologija: Eksotekalni kokoliti su usko eliptični, rub ima asimetrično krilo na jednom kraju, elementi su posloženi u smjeru kazaljke na satu i spiralnog su izgleda; središnji dio nešto uži, središnja ploča formirana od jednog nepravilnog ciklusa elemenata. Kokoliti tijela

su eliptični; sa širokim rubom s unutarnje ciklusa. Središnje područje je slabo nadsvođeno, radijalne prečke protežu se prema sredini, ali u sredini se spajaju u središnju ploču. Kokoliti koji okružuju flagelarni aparat imaju šiljke, ponekad lagano zaobljene. Holokokolitna faza: *Syracosphaera bannockii* HOL zabilježena je na postaji RV001 (Slika 4.26.).

- *Syracosphaera corolla* Lecal, 1966

Morfologija: Kokoliti tijela imaju kuglice po sredini prirubnice zida, prirubnica pokazuje kiralnost (obrnuto naguta). Eksoseletni kokoliti imaju vrlo široke distalne prirubnice koje prikazuju kiralnost (Slika 4.26.).

- *Syracosphaera didyma* Kleijne & Cros 2009

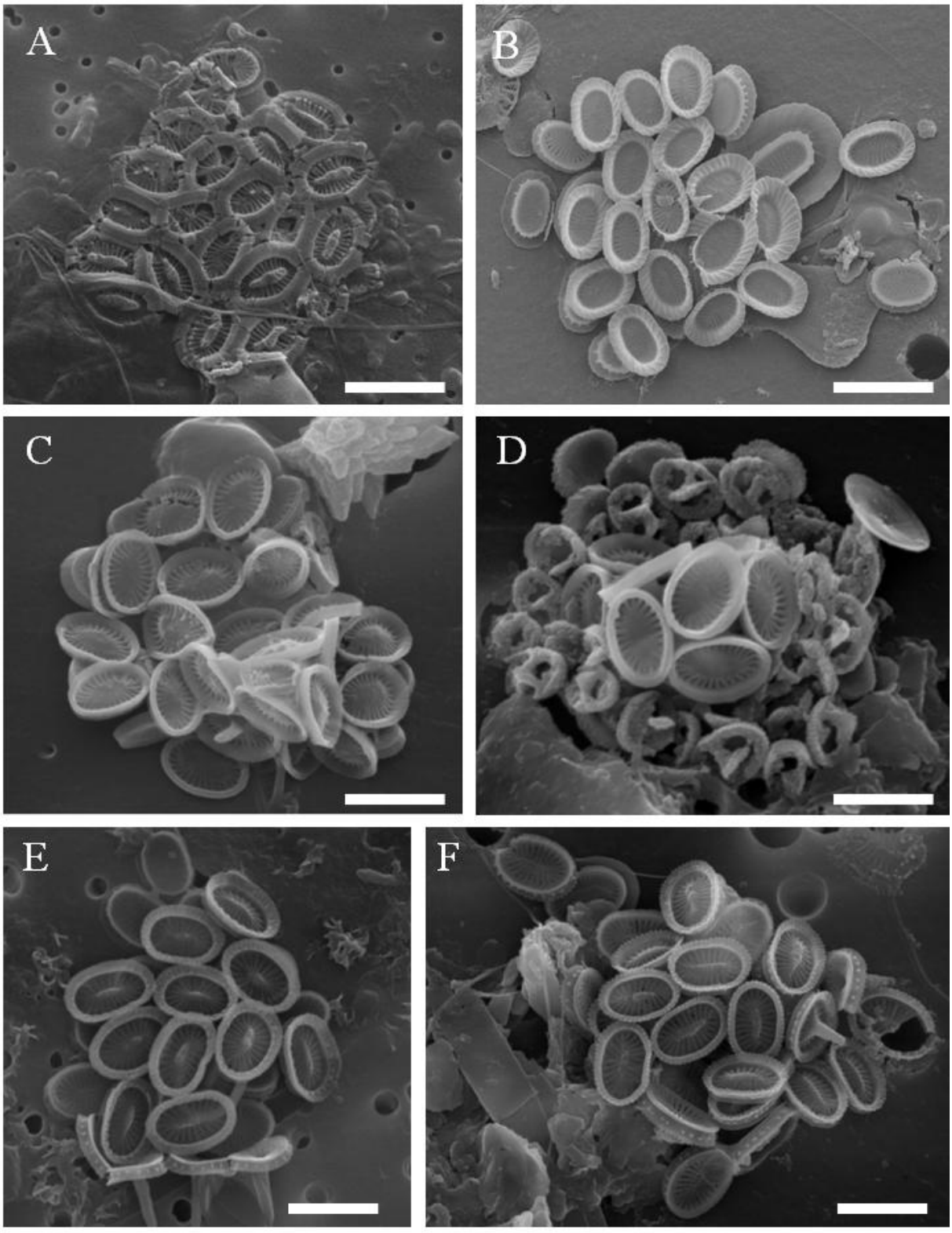
Morfologija: *Syracosphaera didyma* je vrlo slična vrsti *S. dilatata*, a glavne razlike su da kokoliti tijela imaju kontinuirane središnje prirubnice bez kuglica, dok su distalne prirubnice šire. Eksoskeletni kokoliti imaju vrlo slabu prirubnicu središnjeg zida koja ponekad nedostaje. Kokoliti koji okružuju flagelarni aparat i kod vrste *S. didyma* i *S. dilatata* imaju kuglice na prirubnici središnjeg zida. Veličina kokosfera je 8 – 12 μm; kokolita tijela 2,1 – 3,1 μm; dok su kokoliti koji okružuju flagelarni aparat veliki 3,1 – 3,8 μm (Slika 4.26.).

- *Syracosphaera dilatata* Jordan et al., 1993

Morfologija: Kokoliti tijela su nepravilno duguljasti s okomitim visokim zidom koji je po proksimalnoj prirubnici posut kuglicama dok mu je distana prirubnica nazubljena s dva nazupčenja po elementu na distalnoj prirubnici. Radijalne prečke su odvojene, spajaju se u sredini tvoreći središnje izbočenje. Eksoskeletni kokoliti su muroliti u suštini slični kokolitima tijela, ali su veći i vitkiji s visokim zidom, više pravokutnog oblika i slabije strukture središnjeg područje. Slabo razvijene kuglice na središnjoj prirubnici zida (Slika 4.26.).

- *Syracosphaera hirsuta* Kleijne & Cros, 2009

Dijagnoza: Kokoliti tijela imaju glatki rub, nemaju prave aksijalne strukture, nego nepravilne čvorove izoliranih prstena; eksotekalni kokoliti imaju glatke ovalne diskove s lučnim prorezima (Slika 4.27.).



Slika 4.26. SEM mikrografije: *Syracosphaera ampliora*. A. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera corolla*. B. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera bannockii*. C. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera bannockii* HOL. D. Kmbinirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera didyma*. E. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera dilatata*. F. Kolapsirana kokosfera, 3 µm.

- *Syracosphaera histrica* Kamptner, 1941

Morfologija: Eksotekalni kokoliti su kao u vrste *S. pulchra,* ali ujednačeni i s rebrom poput proreza u središnjem dijelu. Kokoliti tijela su eliptični, imaju bodlje, veličine su 2,5 – 4,5 μm. Prirubnica srednjeg zida ima po sebi kuglice; središnji dio ima dva koncentrična kruga radijalnih prečki. Kokoliti koji okružuju flagelarni aparat imaju jako izražen šiljak dugačak otprilike 1,5 μm (Slika 4.27.).

- *Syracosphaera molischii* tip 1 sensu Young et al. 2003

Morfologija: Vanjski dio distalne prirubnice ima nizak greben, a unutarnji dio ima manje izražen greben (Slika 4.27.).

- *Syracosphaera molischii* tip 2 sensu Young et al. 2003

Morfologija: Vanjski dio distalne prirubnice ima nizak greben, a unutarnji dio ima projekcije poput zuba (Slika 4.27.).

- *Syracosphaera nodosa* Kamptner, 1941

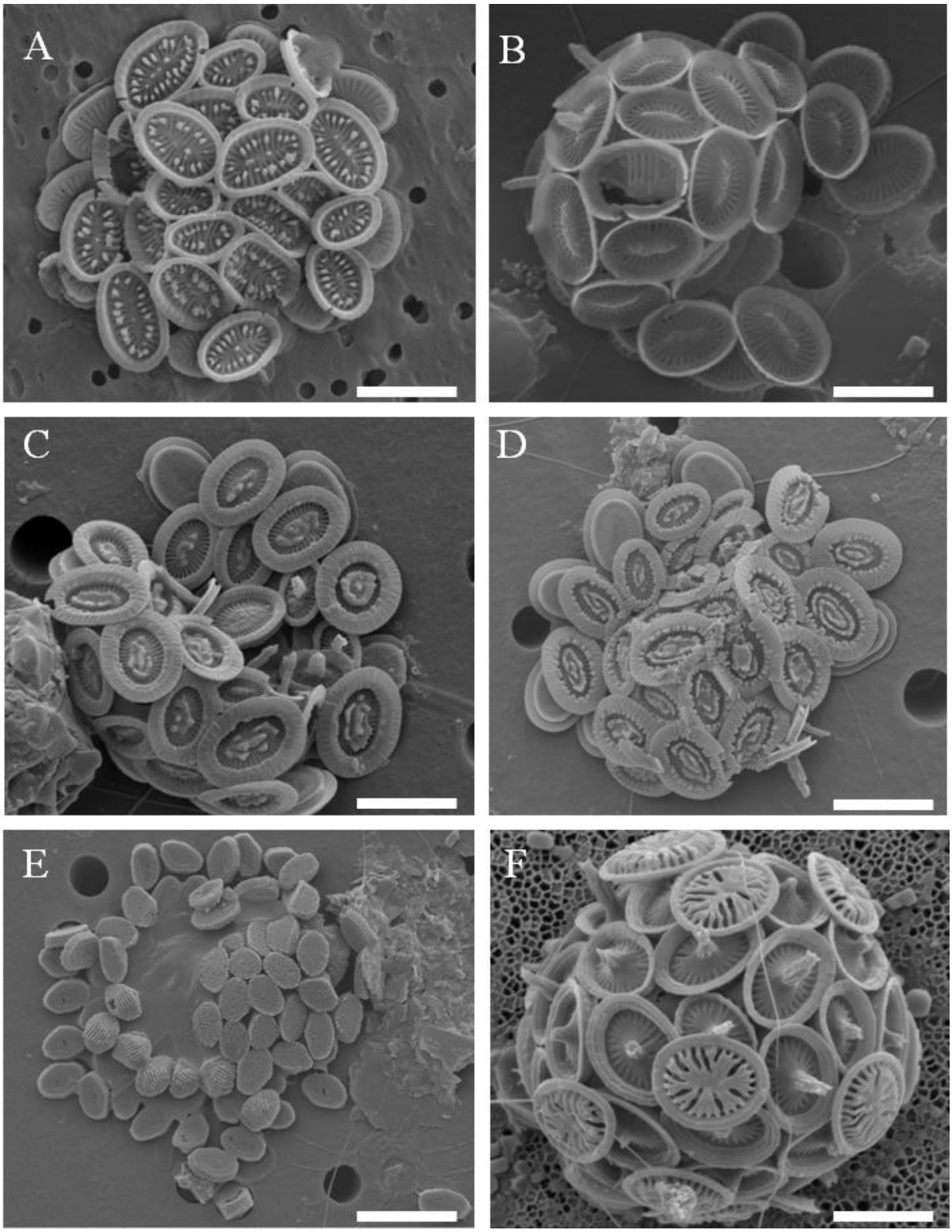
Morfologije: Eksotekalni kokoliti su kružni poput kotača (2,5 – 3,5 μm), plosnati sa širokim rubom; radijalni ciklus im je dobro razvijen. Kokoliti tijela su eliptični (1,5 – 2,5 μm) s izraženim rubom te s karakterističnim vertikalnim rebrima na vanjskoj površini, ravni, s niskim izbočenjem u središtu. Kokoliti koji okružuju flagelarni aparat imaju jake šiljke dugačke 1,3 μm (Slika 4.27.).

- *Syracosphaera ossa* tip 2 of Young et al. 2003

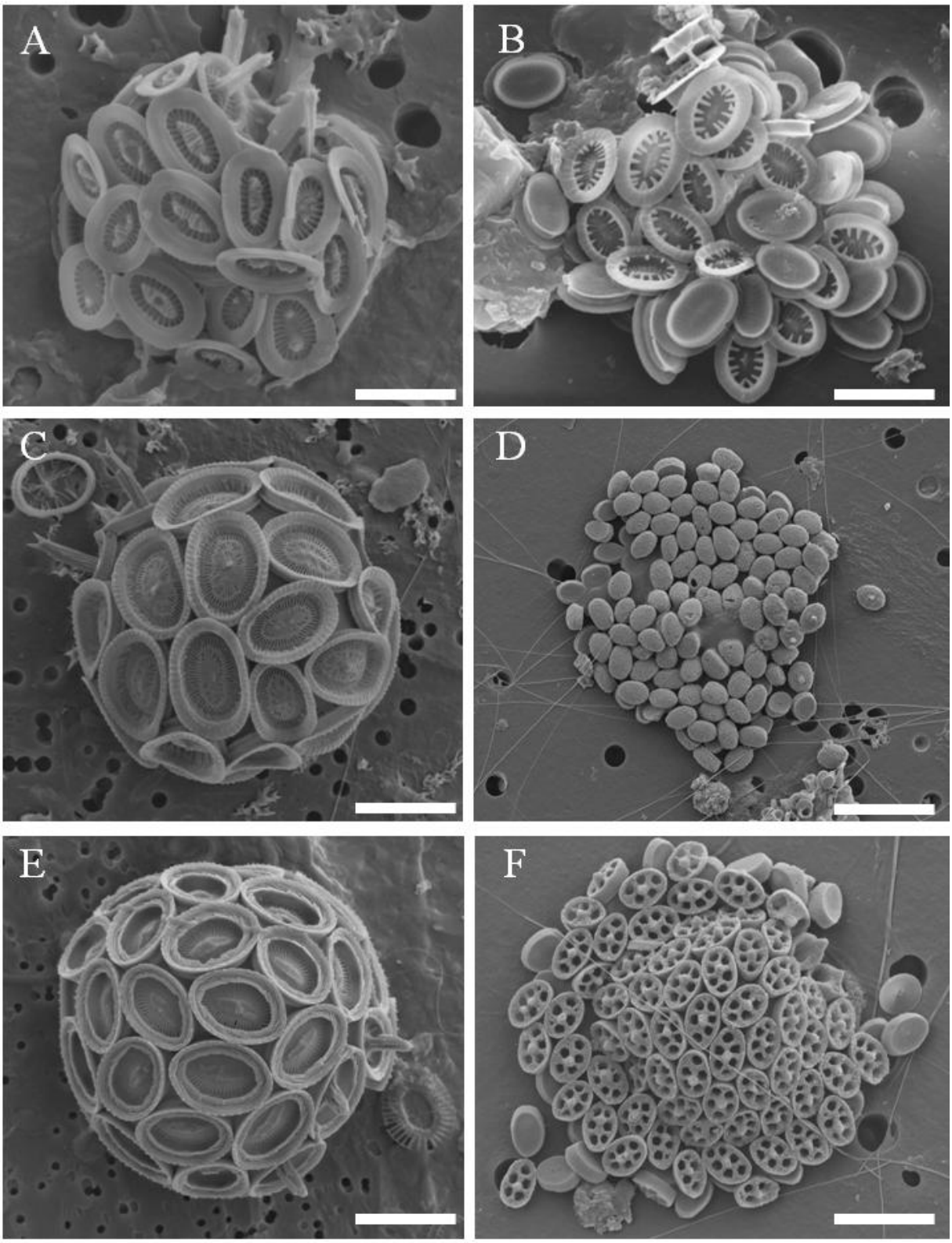
Morfologija: Kokoliti tijela imaju os hrpta, a eksotekalni kokoliti imaju umjerenu duljinu prirubnice (Slika 4.28.).

- *Syracosphaera protrudens* Okada & McIntyre, 1977

Morfologija: Kokoliti tijela imaju prirubnicu s plitkim grebenima te s dugim horizontalnim izbočinama na središnjem dijelu. Vrlo slična vrsti *S. halldalii* ali s užom distalnom prirubnicom s nagnutim grebenom (u smjeru kazaljke) i dugih zubi koji strše iznad središnjeg područja a protežu se od distalne prirubnice (Slika 4.28.).



Slika 4.27. SEM mikrografije: *Syracosphaera hirsuta*. A. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera nodosa*. B. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera molischii* tip 1 sensu. C. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera molischii* tip 2 sensu. D. Kolapsirana kokosfera 3 µm. *Calyptrolithophora papillifera*. E. Kolapsirana kokosfera 3 µm. *Syracosphaera histrica*. F. Kokosfera, 3 µm.



Slika 4.28. SEM mikrografije: *Syracosphaera ossa* tip 2. A. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera protrudens*. B. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera pulchra*. C. Kolapsirana kokosfera, 3 µm. *Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip. D. Kolapsirana kokosfera 3 µm. *Coronosphaera mediterranea*. E. Kokosfera 5 µm. *Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip. F. Kolapsirana kokosfera, 5 µm.

- *Syracosphaera pulchra* Lohmann, 1902

Morfologija: Eksotekalni kokoliti tvore oblik kupole s centralnom depresijom Kokoliti tijela su bez bodlji, veliki; veličina kokolita tijela je 4,5 – 8 μm. Srednji zid prirubnice je istaknut; unutarnji zid ciklusa je dobro razvijen, središnji dio s tri koncentrična kruga tankih radijalnih prečki. Kokoliti koji okružuju flagelarni aparat su slični onima tijela, ali s robusnim račvastim vršnim šiljkom. Veličina kokosfera je 15 – 25 μm. (Slika 4.28.). Na postaji RV001 zabilježena je holokokolitna forma *Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip.

- *Coronosphaera mediterranea* (Lohmann 1902) Gaarder, u Gaarder & Heimdal, 1977

Morfologija: Kokosfera je (polu)-kuglasta veličine 12 – 20 μm. Kokoliti tijela su eliptični (3 – 4 μm); niski središnji humak formiran je od dva nepravilna elementa spojena poprečnim šavom. Unutarnji rub ciklusa niži od vanjskog, formiranje polica unutar lita. Na postaji RV001 zabilježena je holokokolitna forma *Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip (Slika 4.28.).

- *Calciopappus rigidus* Heimdal in Heimdal & Gaarder, 1981

Morfologija: Kokoliti tijela su nepravilno eliptični s prečkama orijentiranim gotovo radijalno, unutarnja stijenka je vrlo niska. Pršljenasti kokoliti s palcem tvore izbočenje s bodljama (Slika 4.29.).

- *Ophiaster hydroideus* (Lohmann 1903) Lohmann, 1913

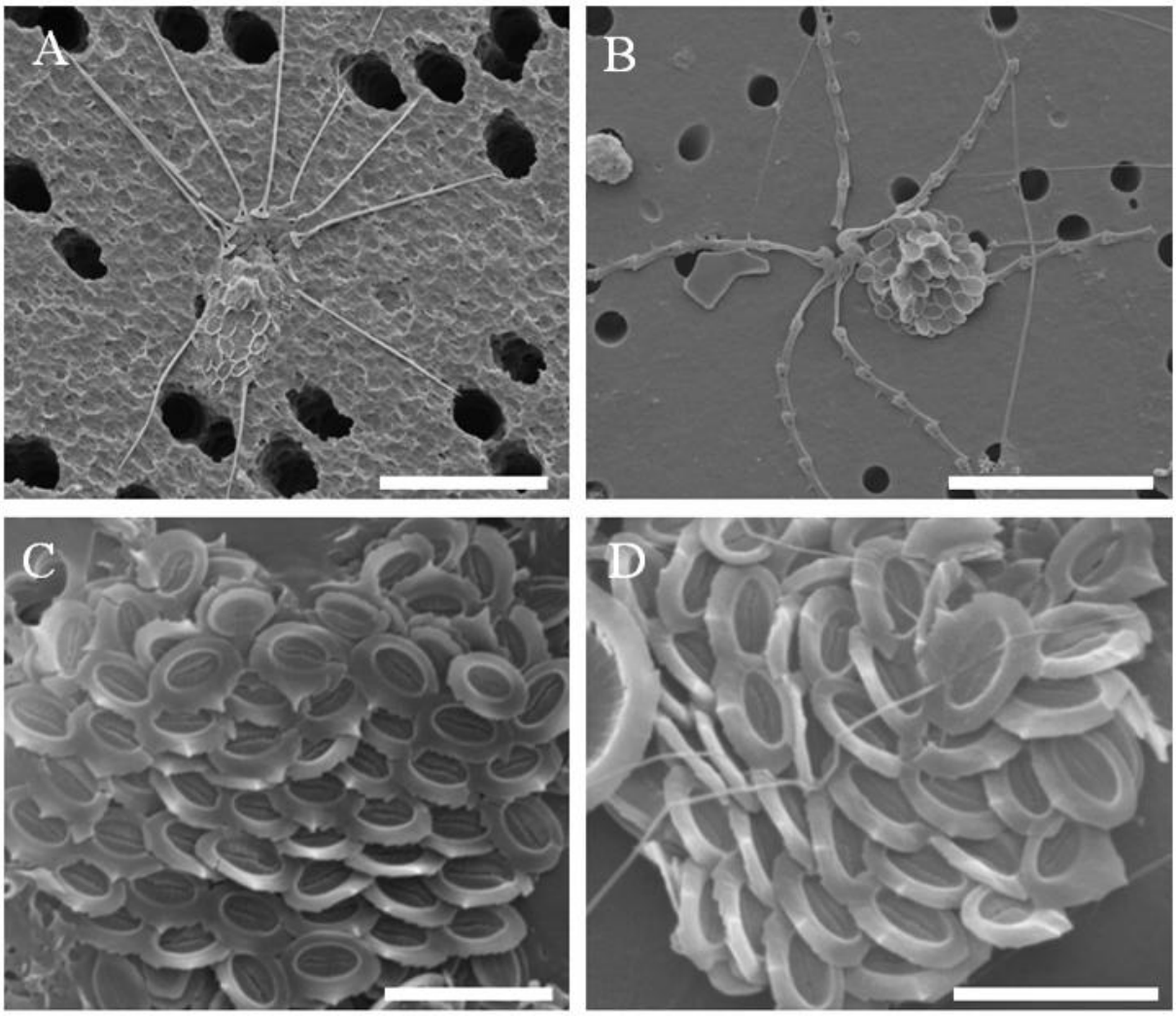
Morfologija: Kokoliti tijela imaju središnju ploču koja je formirana od nekoliko prečki. *Ophiaster hydroideus* je sličan vrsti *O. formosus*, ali ima duže i uže povezne kokolite u „nožicama“ (Slika 4.29.).

incertae sedis:

Porodica ALISPHAERACEAE Young et al., 2003

- *Alisphaera extenta* Kleijne et al., 2002

Morfologija: Široke stranice prirubnice kokolita proširuju se u nazubljeno krilo. Kosim i bočnim pogledom može se vidjeti da se krilo zakreće gore i završava u sub-vertikalnom zidu. Zubi su odsutni. Veličina kokolita je 1,1 – 2,3 μm (Slika 4.29.).



Slika 4.29. SEM mikrografije: *Calciopappus rigidus*. A. Kolapsirana kokosfera 10µm *Ophiaster hydroideus*. B. Kolapsirana kokosfera 10µm. SEM mikrografije. *Alisphaera gaudii*. C. Kolapsirana kokosfera 4 µm. *Alisphaera extenta.* D. Kolapsirana kokosfera 4 µm.

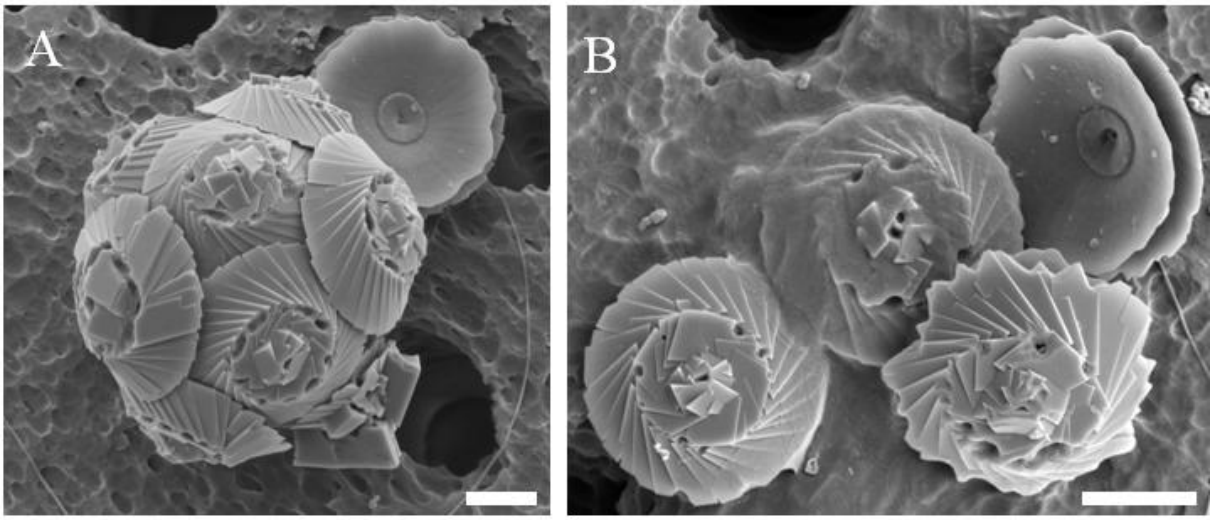
- *Alisphaera gaudii* Kleijne et al., 2002

Dijagnoza: *Alisphaera gaudii* je slična vrsti *A. extenta* ali s ornamentiranijim i varijamorfnijim kokolitima. Krilo je ponekad prošireno u oštro nazubljene. Zubi su dobro razvijeni. Veličina kokolita je 1,6 – 2,0 µm (Slika 4.29.).

Porodica WATZNAUERIACEAE Rood et al., 1971

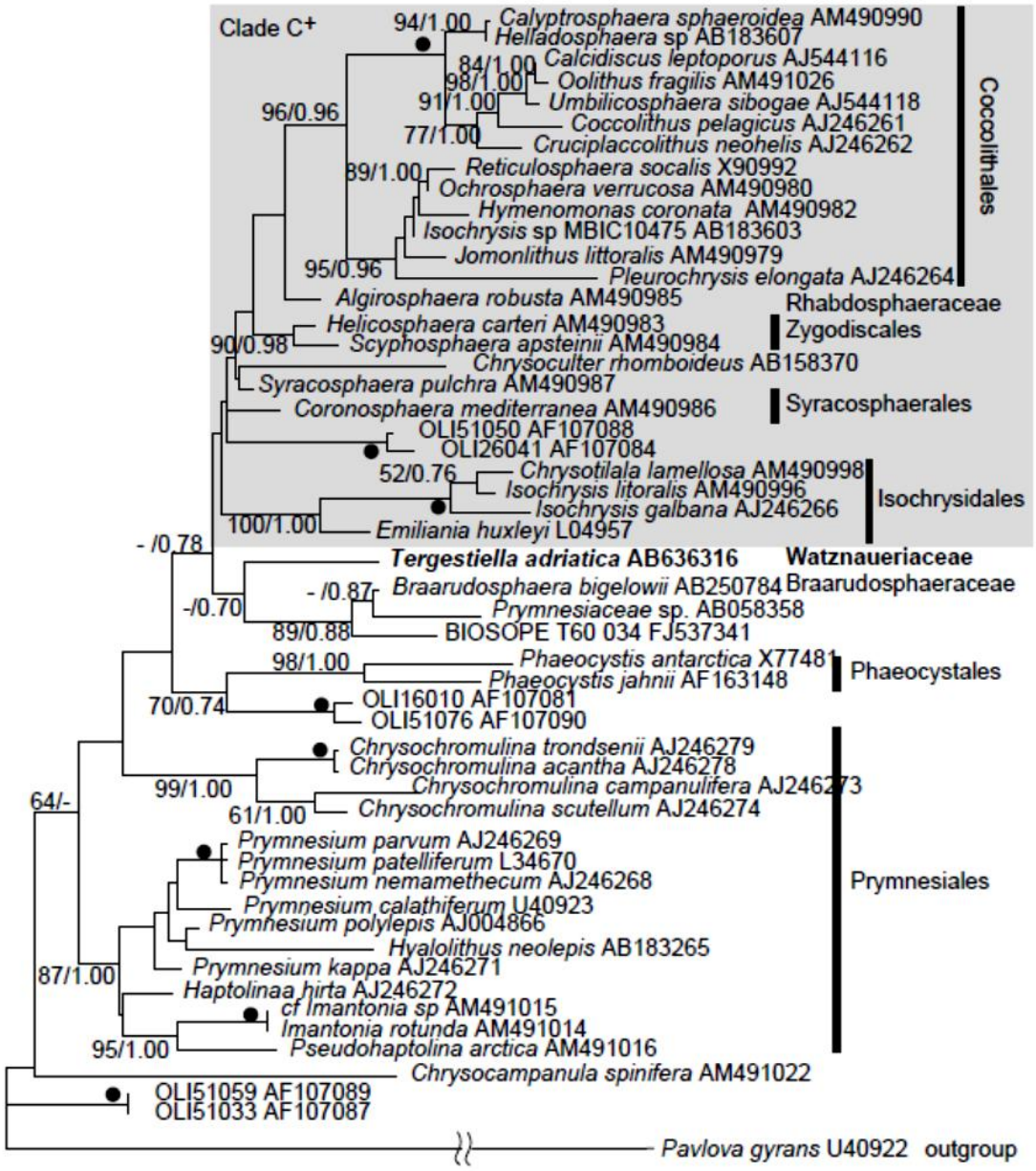
- *Tergestiella adriatica* Kamptner, 1941

Zabilježeni primjerci vrste *Tergestiella adriatica* nalikuju na dobro poznat izumrli rod *Cyclagelosphaera* iz mezozoika, član porodice Watznaueriaceae. Struktura kokolita porodice Watznaueriaceae je detaljno opisana (Young i Bown, 1991), na temelju fosila *Watznaiueria fossacincta*. Kokoliti *Cyclagelosphaera* razlikuju od onih u *Watznaueria* u tome što su kružni i sa zatvorenim središnjim dijelom, ali inače imaju u suštini identičnu strukturu (Bown, 1998).



Slika 4.30. SEM mikrografije: *Tergestiella adriatica* A. Kokosfera 1 μm. B. Kokoliti. 1 μm.

T. adriatica ima kružne kokolite veličine 4.5 – 5.7 μm s plakolitnom morfologijom dva štita odvojenih s cijevi i zatvorenog središnja područja. U distalnom prikazu vidljiva su tri ciklusa elemenata: vanjski ciklus s nakošen u lijevo, središnji ciklusa s neredovitim šavovima; i središnji konus s malim elementima (Slika 4.30.). U proksimalnom prikazu vidljiva su dva ciklusa elemenata: vanjski krug s približno radijalnim šavovima tvore proksimalni štit, a unutarnji ciklus s više nepravilnim radijalnim elementima tvori središnji dio. Između ta dva ciklusa je uska zona s kompleksnim šavovima.

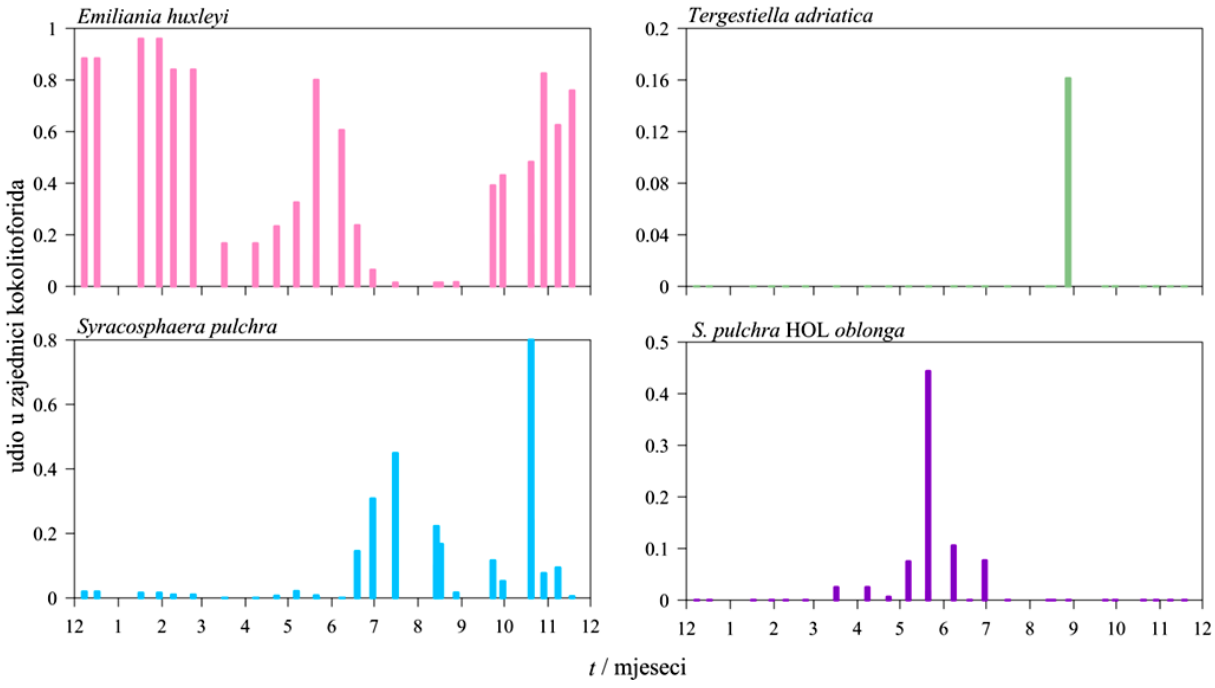


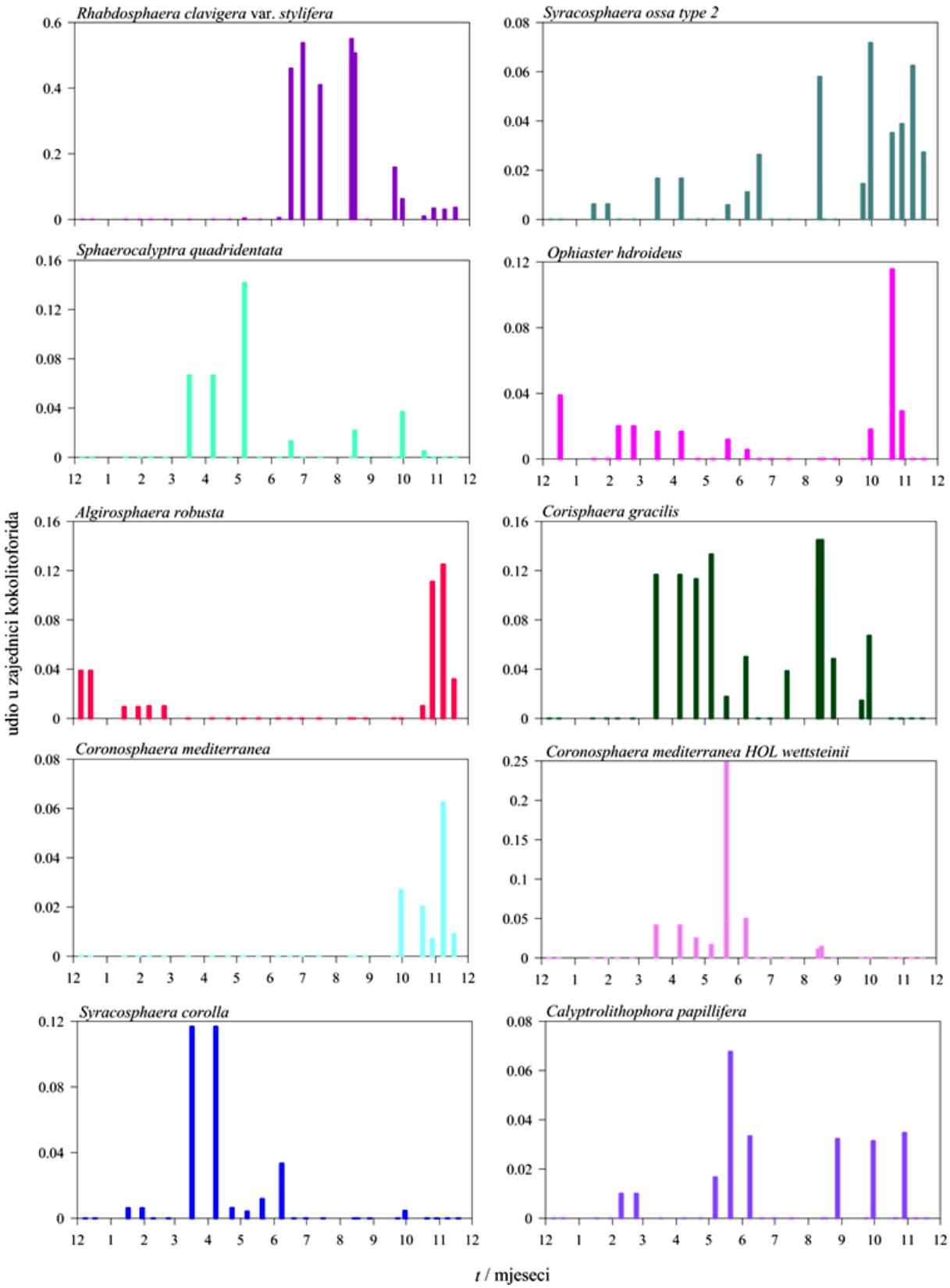
Slika 4.31. Kladogram dobiven metodom maksimalne vjerojatnosti (engl. maximum likelihood) za hiperpromjenjivu regiju 18S rDNA sojeva vrste *Tergestiella adriatica*. Vrsta *Pavlova gyrans* je korištena kao vanjska skupina.

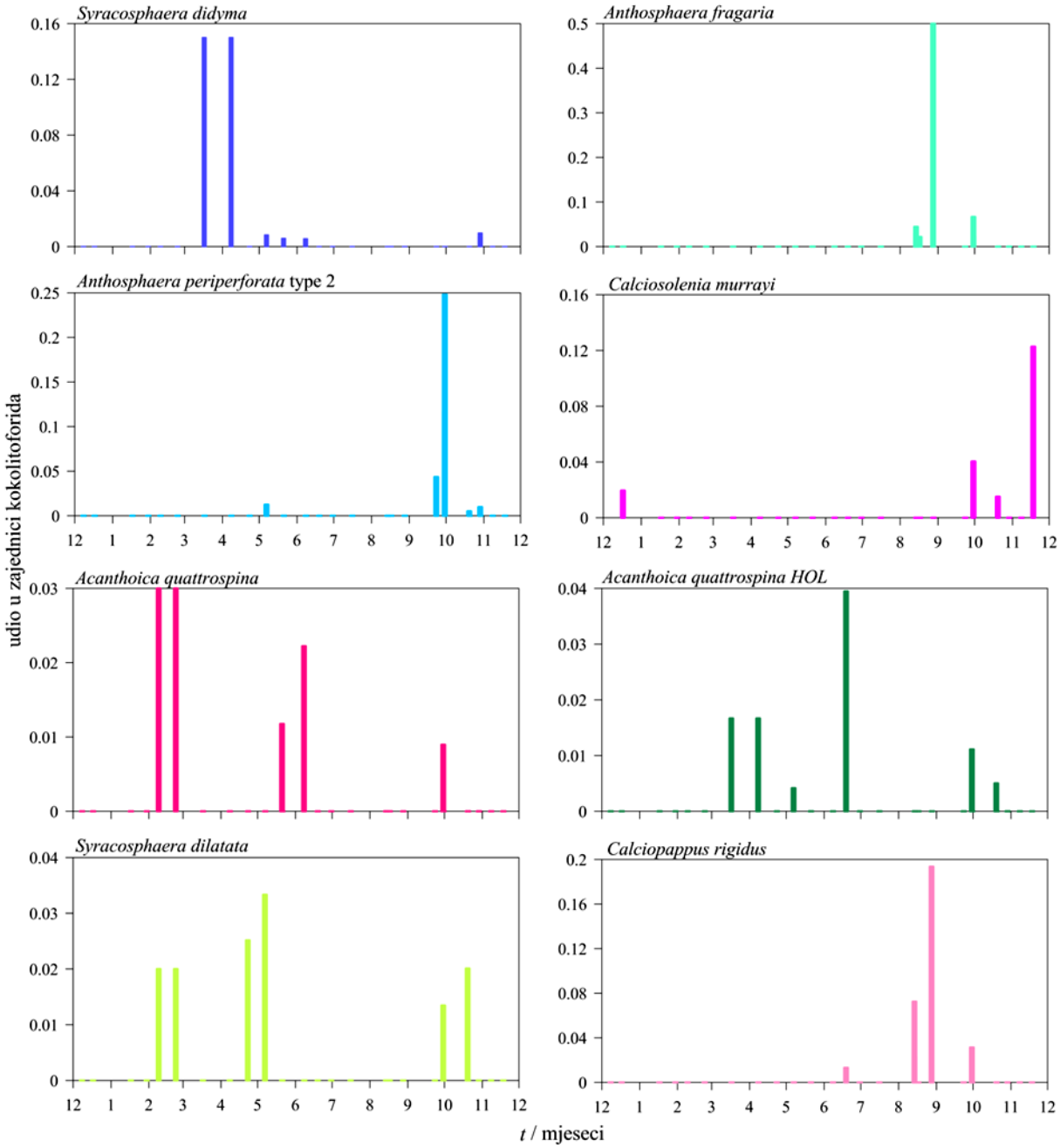
Filogenetska pozicija vrste *Tergestiella adriatica* istražena je metodom maksimalne vjerojatnosti i prikazana kladogramom na slici (Slika 4.31.). Analiza je rezultirala zasebnim kladom porodica Watznaueriaceae (sekvenca *Tergestiella adriatica*) i Braarudosphaeraceae s neidentificiranim pripadnicima Prymnesiaceae, taj je zaseban klad grupiran sa svim ostalim kalcifirajućim haptofitima (kokolitoforidima), uz neke koje ne kalcifirajuće rodove (*Isochrysis*, *Reticulosphaera* i *Chrysoculter*).

4.3.3. Dinamika kokolitoforida

Najveću brojnost postigla je vrsta *Emiliania huxleyi* (10^6 stanica L^{-1}), ta je vrijednost zabilježena u siječnju tijekom monospecifičnog cvatu (92% ukupnog fitoplanktona) (Slika 4.32.). Ona je bila prisutna tijekom cijelog istraživanog razdoblja, a u razdoblju miješanja vodenog stupca je najznačajnije pridonosila zajednici kokolitoforida (Slika 4.32.). Za razliku od nje vrsta *Tergestiella adriatica* zabilježena je samo krajem kolovoza, tada joj je relativna brojnost iznosila 16,13% zajednice kokolitoforida (Tablica 4.7.). Vrsta *Syracosphaera pulchra* zabilježena je u 86,21% uzorka, a najviše je pridonosila zajednici kokolitoforida u jesenskom razdoblju. Primijećena je sezonalnost HET/HOL faze za kombinaciju *Syracosphaera pulchra* (ljeto)/HOL *oblonga* (proljeće) (Slika 4.32.). Vrsta *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* bila je prisutna u 55,17% uzoraka, te je značajno doprinosila zajednici u ljetnom razdoblju. *Sphaerocalyptra quadridentata* je najviše doprinosila zajednici kokolitoforida u proljetnom razdoblju, dok je vrsta *Algirosphaera robusta* zabilježena samo u zimskom. Nakon *S. pulchra*, najčešća vrsta roda bila je *Syracosphaera ossa* tip 2, zabilježena u 55,17% uzoraka (Tablica 4.7.). Najčešće zabilježeni holokokolitoforid bila je vrsta *Corisphaera gracilis*, 48,28%, ona je značajno pridonosila zajednici kokolitoforida u razdoblju stratifikacije.

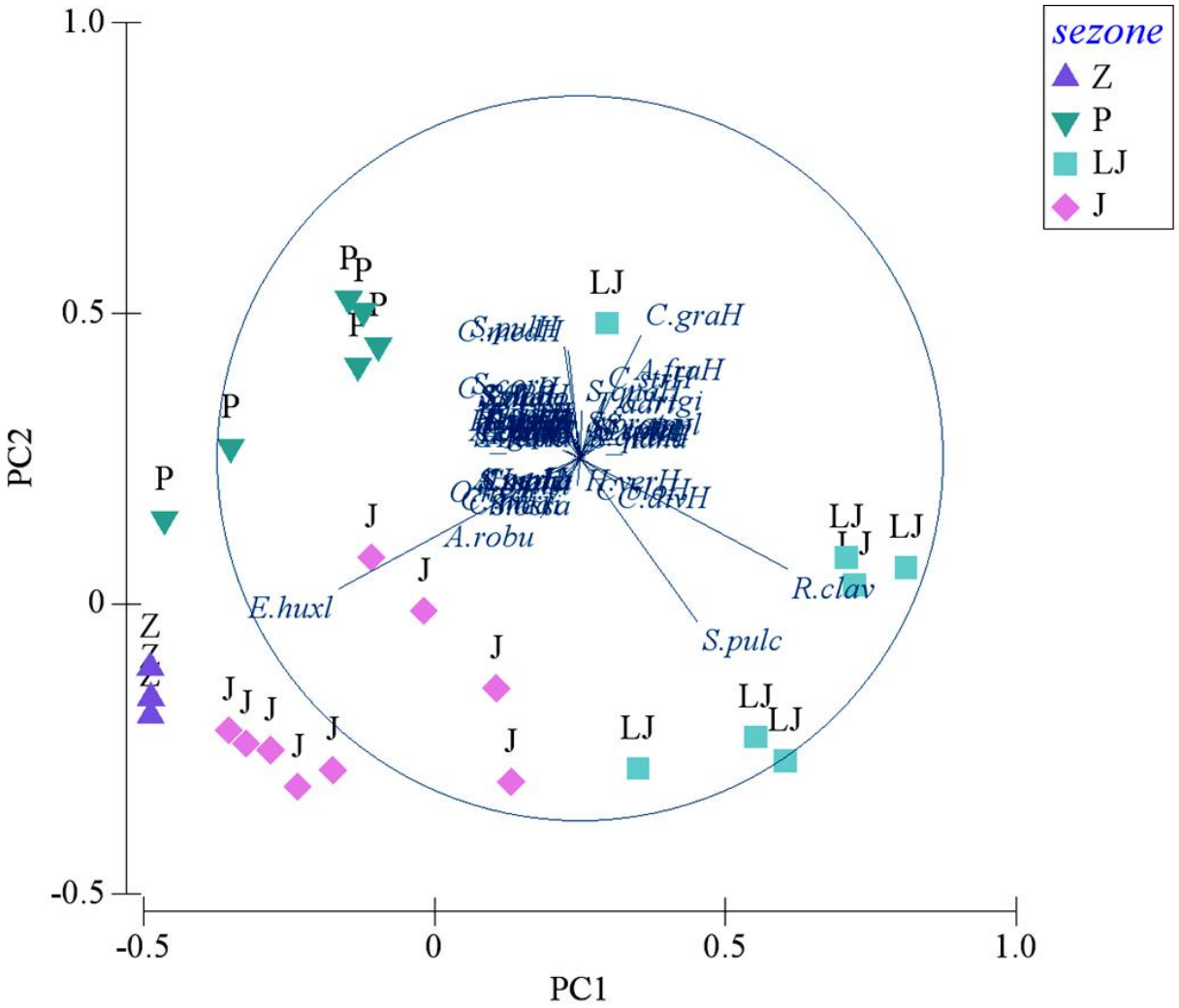



Rhabdosphaera clavigera var. stylifera
Syracosphaera ossa type 2
Sphaerocalyptra quadridentata
Ophiaster hdroideus
Algirosphaera robusta
Corisphaera gracilis
Coronosphaera mediterranea
Coronosphaera mediterranea HOL wettsteinii
Syracosphaera corolla
Calyptrolithophora papillifera
udio u zajednici kokolitoforida
t / mjeseci



Slika 4.32. Relativna brojnost (maksimalan udio u uzorku) najvažnijih vrsta kokolitoforida u zajednici kokolitoforida kroz istraživano razdoblje (2008. – 2009.) za postaju RV001.

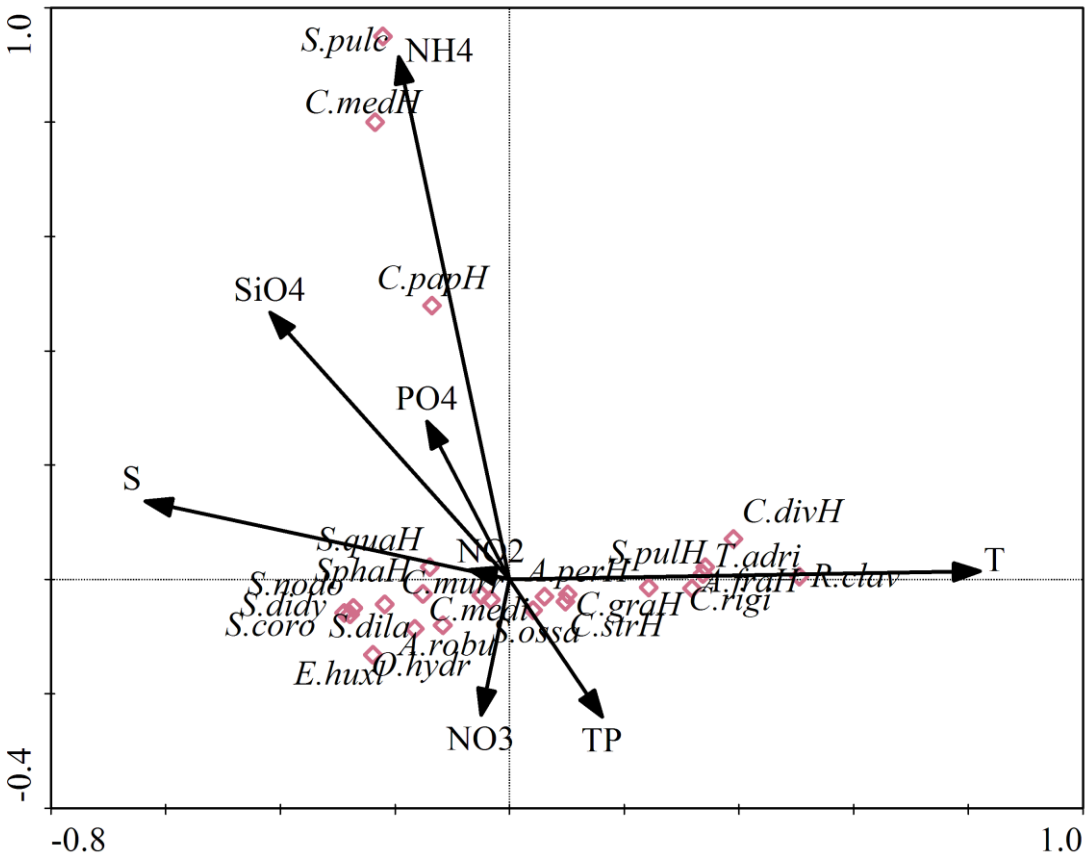
Sezonalnost HET/HOL faze zabilježena je i za kombinaciju *Coronosphaera mediterranea* (jesen)/HOL *wettsteini* (proljeće) (Slika 4.32.). *Syracosphaera corolla* je bila najčešća u proljetnom razdoblju, dok je holokokolitoforid *Calyptrolithophora papillifera* bio prisutan tijekom cijele godine (Slika 4.32.).



Slika 4.33. Prikaz prve dvije glavne komponente PCA analize brojnosti vrsta kokolitoforida. Kratice: A.fraH – Anthosphaera fragaria; A.perH – Anthosphaera periperforata tip 2; A.robu – Algirosphaera robusta; C.divH – Calyptrolithina divergens var. tuberosa; C.graH – Corisphaera gracilis; C.medH – Coronosphaera mediterranea HOL wettsteinii tip; C.medi – Coronosphaera mediterranea; C.murr – Calciosolenia murrayi; C.papH – Calyptrolithophora papillifera; C.rigi – Calciopappus rigidus; C.strH – Corisphaera strigilis; E.huxl – Emiliania huxleyi; O.hydr – Ophiaster hydroideus; R.clav – Rhabdosphaera clavigera var. stylifera; S.coro –Syracosphaera corolla; S.didy – Syracosphaera didyma; S.dila – Syracosphaera dilatata; S.nodo – Syracosphaera nodosa; S.ossa – Syracosphaera tumularis; S.pulc – Syracosphaera pulchra; S.pulH – Syracosphaera pulchra HOL oblonga tip; S.quaH – Sphaerocalyptra quadridentata; SphaH – Sphaerocalyptra sp. 1;T.adri – Tergestiella adriatica

Analizom glavnih komponenti brojnosti pojedinih vrsta kokolitoforida prema sezonama dobiven je pregled najvažnijih vrsta u zajednici (Slika 4.33.). Prve dvije osi ukupno su pridonijele 51,7% varijacije, od čega je prva os pridonijela s 34,9% a druga s 16,8%. Zimi

dominira *Emiliania huxleyi*; u proljetnom razdoblju *Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip i *Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip; ljeti *Corisphaera gracilis*, *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* i *Syracosphaera pulchra*, u jesen *Algirosphaera robusta*.



Slika 4.34. Prikaz prve dvije glavne komponente CCA analize ekoloških čimbenika i brojnosti najvažnijih vrsta kokolitoforida. Romboidi predstavljaju položaj vrsta kokolitoforida. Strelicama su prikazani ekološki čimbenici. Dužina i smjer strelica okolišnih parametara označava njihov značaj u smislu utjecaja na fitoplanktona. Kratice: *A.fraH – Anthosphaera fragaria; A.perH – Anthosphaera periperforata* tip 2*; A.robu – Algirosphaera robusta; C.divH – Calyptrolithina divergens* var. *tuberosa; C.graH – Corisphaera gracilis; C.medH – Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip*; C.medi – Coronosphaera mediterranea; C.murr – Calciosolenia murrayi; C.papH – Calyptrolithophora papillifera; C.rigi – Calciopappus rigidus; C.strH – Corisphaera strigilis; E.huxl – Emiliania huxleyi; O.hydr – Ophiaster hydroideus; R.clav – Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera; S.coro – Syracosphaera corolla; S.didy – Syracosphaera didyma; S.dila – Syracosphaera dilatata; S.nodo – Syracosphaera nodosa; S.ossa – Syracosphaera tumularis; S.pulc – Syracosphaera pulchra; S.pulH – Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip*; S.quaH – Sphaerocalyptra quadridentata; SphaH – Sphaerocalyptra* sp. 1*;T.adri – Tergestiella adriatica*

Tablica 4.8. Matrica Spermanove korelacije fizičko-kemijskih čimbenika i najvažnijih vrsta kokolitoforida (podebljano = značajne korelacije; P < 0,05)

	A.fraH	*A.perH*	*A.robu*	*E.huxl*	*C.rigi*	*C.murr*	*C.papH*
T	**0.690**	0.304	**-0.419**	**-0.627**	**0.544**	0.100	-0.018
S	**-0.645**	-0.332	**0.401**	**0.638**	**-0.453**	0.073	-0.051
PO_4	0.079	-0.074	0.082	0.151	0.218	0.087	0.119
TP	-0.125	-0.015	0.190	0.066	-0.157	0.041	-0.175
NO_3	0.220	-0.046	-0.066	0.094	0.270	0.088	0.023
NO_2	-0.253	-0.047	**0.692**	**0.537**	-0.238	**-0.404**	-0.061
NH_4	-0.088	-0.069	-0.172	-0.022	0.261	0.229	0.015
SiO_4	-0.045	0.129	**0.379**	**0.409**	-0.024	-0.287	-0.008

	C.divH	*C.graH*	*C.strH*	*C.medH*	*C.medi*	*O.hydr*	*R.clav*
T	**0.398**	0.060	**0.379**	-0.326	0.127	-0.345	**0.732**
S	**-0.416**	-0.107	-0.330	0.240	-0.159	0.276	**-0.638**
PO_4	-0.197	-0.264	0.214	-0.242	0.057	-0.339	0.035
TP	-0.313	0.012	0.211	-0.172	0.085	-.433*	0.114
NO_3	0.275	-0.155	0.117	-0.258	-0.151	-0.071	0.047
NO_2	-0.197	0.179	-0.355	0.034	**0.405**	**0.491**	-0.295
NH_4	0.346	0.012	0.199	**-0.429**	-0.019	-0.177	0.130
SiO_4	-0.104	0.155	0.005	-0.240	**0.470**	0.318	-0.130

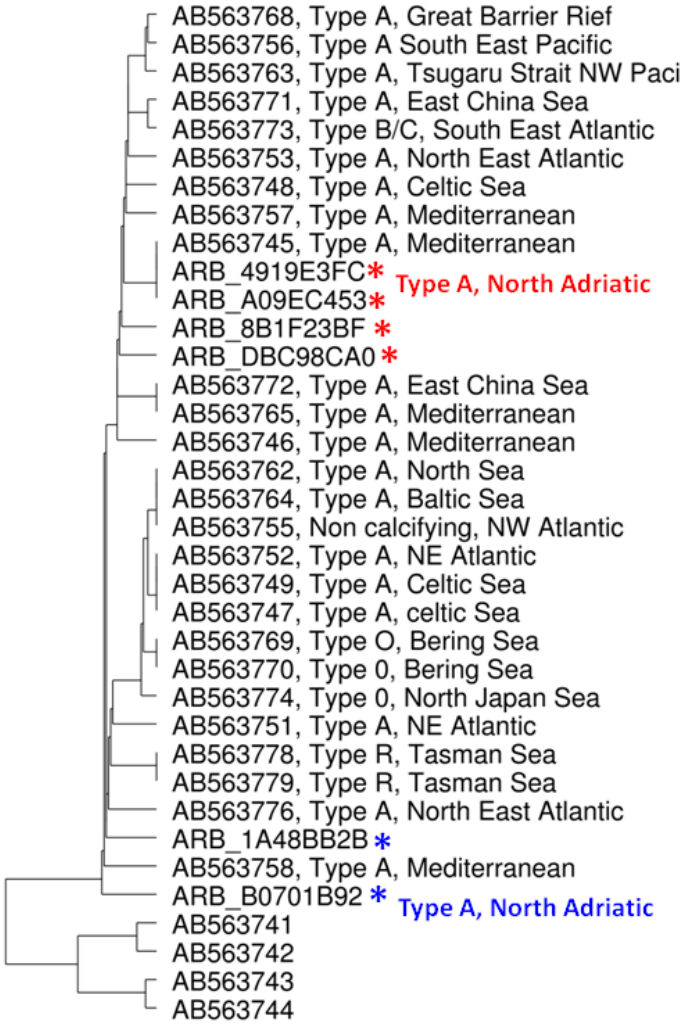
	S.pulc	*S.pulH*	*S.dila*	*S.coro*	*S.ossa*	*S.didy*	*S.nodo*
T	-0.278	**0.641**	-0.310	**-0.492**	0.236	-0.237	-0.326
S	0.203	**-0.570**	0.101	**0.489**	-0.197	0.259	0.240
PO_4	-0.009	-0.138	-0.319	0.137	0.026	-0.077	-0.242
TP	-0.223	0.224	0.030	0.067	-0.137	-0.046	-0.172
NO_3	-0.137	0.000	0.195	0.075	0.086	-0.341	-0.258
NO_2	-0.276	-0.147	0.141	-0.099	0.129	0.033	0.034
NH_4	0.183	0.079	0.183	0.066	0.059	-0.189	**-0.429**
SiO_4	-0.172	-0.174	0.101	-0.055	0.363	0.003	-0.240

CCA je korištena za otkrivanje odnosa vrsta i ekoloških čimbenika. Prve dvije komponente CCA analize zajedno su objasnile 74% ukupne prostorne raspodjele vrsta i ekoloških čimbenika. Prva glavna komponenta CCA objasnila je 43% varijacije, te je za nju svojstvena vrijednost 0,33, druga je glavna CCA komponenta objasnila 31% varijacije i imala svojstvenu vrijednost 0,24. Analiza je uputila na jaku ovisnost vrsta kokolitoforida o temperaturi (Slika 4.34.).

Vrsta *E. huxleyi* se negativno odnosila s temperaturom prema Spearmanovom koeficijentu a pozitivno sa salinitetom, silikatom i nitritom (Tablica 4.8.). Sličan odnos s temperaturom (negativan) i salinitetom (pozitivan) imaju heterokokolitoforidne vrste *Algirosphaera robusta i Syracosphaera corolla*. Suprotno, holokokolitoforidi *Anthosphaera fragaria, Calyptrolithina divergens* var. *tuberosa* i *Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip, te heterokokolitoforidi *Calciopappus rigidus* i *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* korelirali su pozitivno s temperaturom a negativno sa salinitetom. Vrsta *Calciosolenia murrayi* se negativno odnosila s nitritom. Holokokolitoforid *Corisphaera strigilis* je pozitivno korelirao s temperaturom. Heterokokolitoforidna vrsta *Coronosphaera mediterranea* pozitivno je korelirala s nitritom i silikatom, dok se vrsta *Syracosphaera nodosa* negativno odnosila s amonijakom.

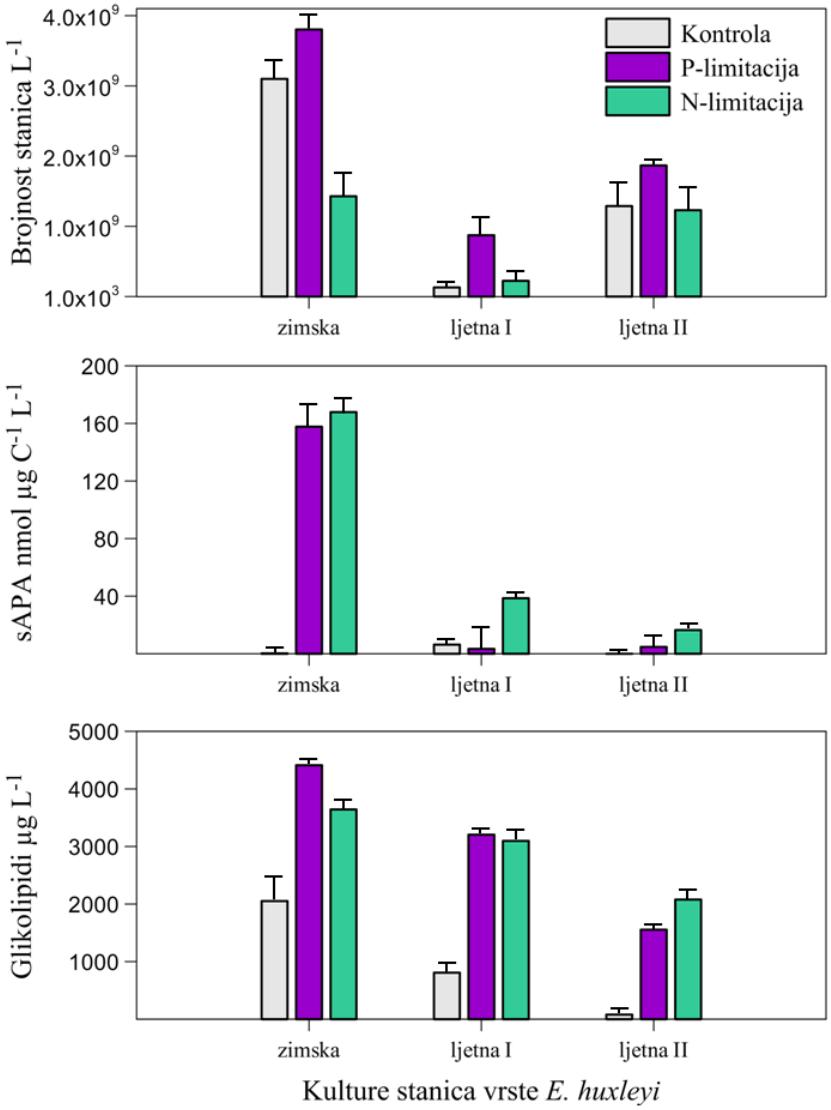
4.4. Fiziologija vrste *Emiliania huxleyi*

Uzgojeno je 9 monoklonalnih kultura sojeva vrste *Emilijania huxleyi*, četiri soja iz zimskog razdoblja 2009. godine (CIM111, CIM114, CIM185, CIM194) te pet iz ljetnog razdoblja (CIM575, CIM578, CIM580, CIM581, CIM583). Kulture su pohranjene u zbirci staničnih kultura CIM-a. Genetičko-populacijskom analizom brzo evoluirajućeg *cox* mitohondrijskog gena zabilježene su dvije odvojene populacije vrste *E. huxleyi*. Ljetni sojevi grupirani su sa sojevima iz jugoistočnog Tihog oceana, sjeveroistočnog Atlanskog oceana, Velikog koraljnog grebena, južnog Kineskog mora. Zimski sojevi grupirani su sa sojevima iz Sjevernog mora, Baltičkog mora, sjevernog Japanskog mora.



Slika 4.35. Kladogram dobiven metodom najbližih susjeda (engl. *Neighbour-joining*, NJ) za brzo evoluirajući *cox* mitohondrijski gen sojeva vrste *Emiliania huxleyi*. Višestruko grananje prikazuje identične sekvence. Zvjezdice označavaju sojeve izolirane u sjevernom Jadranu, plava – zimsko razdoblje 2009. godine, crvena – ljetno razdoblje 2009. godine.

Za analizu fiziologije vrste *E. huxleyi* odabrane su tri kulture (CIM194, CIM580, CIM583), koje su u tri replike podvrgnute P- i N-limitaciji. Nakon deset dana analizirana je brojnost stanica, aktivnost stanične alkalne fosfataze i koncentracija glikolipida. Zabilježena je značajna razlika u istraživanim parametrima između zimskog i ljetnih sojeva. Ljetni sojevi imali su isti trendove za istraživane parametre. Najveću brojnost stanica postigao je zimski soj, s tim da je najveća brojnost za sva tri soja zabilježena u P-limitaciji. Aktivnost stanične alkalne fosfataze bila je najviša za zimski soj i to i za P- i za N-limitaciju. Najviša koncentracija glikolipida zabilježena je za zimski soj u P-limitaciji, dok je za ljetni soj II koncentracija glikolikpida bila veća u N-limitaciji.



Slika 4.36. Brojnost stanica, koncentracija stanične alkalne fosfataze (sAPA) i glikolipida u kulturama zimskog i ljetnih sojeva vrste *E. huxleyi* nakon izloženosti P- i N-limitaciji.

5. RASPRAVA

„If you understood everything I say, you'd be me!“ - Miles Davis

5. Rasprava

5.1. Struktura fitoplanktonske zajednice

Tijekom istraživanog razdoblja duž obalnog područja sjeveroistočnog Jadrana zabilježen je velik broj fitoplanktonskih vrsta, od kojih su prevladavale dijatomeje. U studiji sjeveroistočnog Jadrana u razdoblju od 2002. do 2007. godine zabilježen je sličan broj vrsta (Viličić i sur., 2009a). Najvažniji rodovi fitoplanktonske zajednice bili su: *Chaetoceros, Pseudo-nitzschia, Proboscia, Rhizosolenia, Pseudosolenia, Cerataulina, Leptocylindrus* i *Thalassionema* (Viličić i sur., 2009a), što je također potvrđeno ovim istraživanjem. Suprotno, Gómez i Gorsky (2003) utvrdili su da su fitoplanktonskom zajednicom Ligurijskog mora (sjeverno Sredozemlje) uglavnom prevladavali dinoflagelati. Ukupna brojnost fitoplanktona tijekom ovog istraživanja bila je jedan red veličine manja od one zabilježene u uvalama Venecijanske lagune (Bernardi Aubry i Acri, 2004). Međutim, uspoređujući ih s rezultatima iz srednjeg i sjevernog Jadrana brojnosti su bile slične (Totti i sur., 2000; Viličić i sur., 2009b).

Revelante i Gilmartin (1976) zabilježili su da nanoplankton kontinuirano dominira zajednicom fitoplanktona u sjeveroistočnom Jadranu, gdje u prosjeku doprinosi od 74% do 88% cjelokupnoj fitoplanktonskoj zajednici. U ovom je istraživanju zabilježeno smjenjivanje dominacije nano i mikro frakcije fitoplanktona. U proljeće je zabilježena dominacija nanoplanktona, koju su također zabilježili Mozetič i sur. (2012) te Viličić i sur. (2009). Mozetič i sur. (2012) su postavili hipotezu da je izostanak kontrole odozgo omogućio razvoj nanoplanktona u proljeće. Smanjena brojnost mikrozooplankona, glavnog predatora nanoplanktona, pogodovala je višoj brojnosti nanoplanktona u proljetnom razdoblju. Monti i sur. (2012) u Tršćanskom zaljevu zabilježili su smanjenje od dva sezonska vrhunca fitoplanktonskog razvoja u travnju i kolovozu na samo jedan sezonski vrhunac u rujnu. Tijekom srpnja 2009 dominirale su dijatomeje, što se podudaralo sa širenjem rijeke Po prema istarskoj obali (Godrijan i sur., 2013), na što ukazuje i pad saliniteta te visoke koncentracije TIN. Slične povišene ljetne brojnosti fitoplanktona se bilježe od 2000. godine pa nadalje za istočni dio sjevernog Jadrana (Marić i sur., 2012; Mozetič i sur., 2012).

Značajan nerazmjer unosa P, u odnosu na N, iz rijeke Po svojstven je za sjeverni Jadran (Cozzi i Giani, 2011). Fitoplanktonske vrste nadilaze taj problem korištenjem otopljenog organskog fosfora uz pomoć alkalne fosfataze (Ivančić i sur., 2009), posebice u ljetnom

razdoblju. Osim toga, Frka i sur. (2011) su zabilježili pojačanu sintezu glikolipida tijekom ljeta. Ti membranski lipidi bez fosfora, te njihova povećana sinteza, omogućuju održavanje ili čak povećanje biomase tijekom ljetne stratifikacije u uvjetima ograničenja fosfatom. Dominaciju dijatomeja u vrijeme ljetne raslojenosti vodenog stupca također su zabilježili Varela i sur. (2008) za Iberijski poluotok. Tijekom tog razdoblja zajednicom dinoflagelata prevladavali su rodovi *Ceratium, Dinophysis* i *Prorocentrum*. Bernardi Aubry i sur. (2004) opisuju sličan sastav zajednice za zapadnu obalu sjevernog Jadrana.

Jesenski cvat u sjevernom Jadranu većinom je sačinjen od dijatomeja i podudara se s miješanjem vodenog stupca, što omogućuje prijenos hranjivih soli, nastalih remineralizacijom potonule organske tvari, iz pridnenih u gornje slojeve. Miješanje vodenog stupca u 2008. godini počelo je prije onog u 2009. godini, što je pratilo i cvjetanje fitoplanktonske zajednice. U jesenskom razdoblju 2008. godine zabilježena je velika raznolikost vrsta roda *Chaetoceros*. Slično prevladavanje roda *Chaetoceros* u jesenskom razdoblju zabilježili su Pannard i sur. (2008) što su povezali s još uvijek iskoristivom količinom svijetla te povećanjem koncentracija silicija. Marić i sur. (2011) zabilježili su toksičan rod *Pseudo-nitzschia* kao najbrojniji u jesenskom razdoblju, što je potvrđeno i ovim istraživanjem.

Vrhunac razvoja u zimskom razdoblju postigli su kokolitoforidi. Slično prevladavanje kokolitoforida u zimskom razdoblju potvrđeno je i za dijelove zapadne obale Jadrana i srednjeg Jadrana (Bernardi Aubry i sur., 2004; Viličić i sur., 2009b).

5.2. Prostorni aspekt fitoplanktonske zajednice i utjecaj rijeke Po

Rijeka Po uzrokuje izrazitu prostornu promjenjivost brojnosti i biomase fitoplanktona u sjevernom Jadranu (Bernardi Aubry i sur., 2006; Mangoni i sur., 2008). Istočne su obale pod smanjenim utjecajem rijeke Po te to područje rijetko pokazuje velike koncentracije klorofila *a* i može se okarakterizirati kao zaseban sustav, uspoređujući ga sa sjeverozapadnim Jadranom. Razlika zapadnog i istočnog područja očituje se u sastavu fitoplanktonske zajednice; u zapadnom području prevladavaju dijatomeje dok u istočnom fitoflagelati (Mangoni i sur., 2008). Mangoni i sur. (2008) su postavili hipotezu da fitoplanktonska zajednica nadoknađuje nedostatak hranjivih soli i hidrografska ograničenja mijenjanjem svog taksonomskog sastava i veličine.

Viličić i sur. (2009a) istražili su prostornu raspodjelu fitoplanktonske zajednice u istočnom dijelu sjevernog Jadrana te zaključuju da na fitoplankton u obalnom području istočnog Jadrana uvelike utječu oligotrofne krške rijeke. One svojim vodama unose oko 12% od ukupnog unosa dušika i 5% od ukupnog unosa fosfora u sjevernom Jadranu (Cozzi i Giani, 2011). Povećanje brojnosti fitoplanktona od juga prema sjeveru u obalnom području sjeveroistočnog Jadrana, zabilježeno ovim istraživanjem, podržava takav zaključak. Multivarijatnim analizama i grupiranjem postaja ipak je zamijećen blagi utjecaj rijeke Po duž obalnog područja sjeveroistočnog Jadrana (Godrijan i sur., 2013) u razdoblju stabilnosti vodenog stupca. Tako se odvajanjem južne postaje (JPG33) multivarijatnom analizom brojnosti fitoplanktonske zajednice poklopilo s odvajanjem postaje ZI209 iz studije Viličić i sur. (2009a). Postavljena je hipoteza da se te postaje nalaze u prijelaznom području, gdje se utjecaj EAC i vode niskog saliniteta sjevernog Jadrana često izmjenjuju (Viličić i sur., 2009a; Godrijan i sur., 2013). Štoviše, grupiranje južnih postaja u proljetnom razdoblju poklopilo se s razdobljem najjačeg utjecaja EAC s juga (Poulain i Raicich, 2001). Također, ulaženje oligotrofne vode s EAC-a može se povezati s dominacijom nanoplanktona u cijelom području tijekom tog razdoblja (Godrijan i sur., 2013). Tijekom ostatka godine nema jasnog obrasca u grupiranju postaja. To pokazuje da su istočne obale sjevernog Jadrana jedan povezani prostor (Godrijan i sur., 2013). Opseg i smjer horizontalnog prenošenja slatke vode rijeke Po sporadično utječe na grupiranje postaja, uglavnom u stratificiranom razdoblju, npr. srpanj i rujan (Godrijan i sur., 2013). To ukazuje na zajednički utjecaj klime i čovjeka (preko unosa hranjivih soli rijekama) na intenzitet cvjetanja u obalnim vodama sjeveroistočnog Jadrana. Prema Cushman-Roisin i sur. (2001) cirkulacija vode u sjevernom Jadranu je pod utjecajem lokalnih vjetrova i padalina. Klima dakle utječe na unos i širenje hranjivih soli iz rijeke Po prema istarskim obalnim vodama te posljedično na cvjetanje fitoplanktonske zajednice.

5.3. Sezonska dinamika fitoplanktonskih vrsta

Tijekom istraživanja nekoliko je vrsta bilo prisutno na svim postajama tijekom skoro cijelog razdoblja, npr: *Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica* i *Guinardia striata*, za sve te vrste zabilježene su visoke brojnosti u fitoplanktonskoj zajednici (Gómez i Gorsky, 2003). Pretpostavlja se da te dijatomeje mogu pohraniti hranjivih soli u svojim stanicama, te iznimno dobro uspijevaju u sredinama gdje su hranjive soli dostupne impulsno (Phlips i sur., 2010). Najbrojnija takva vrsta bila je *Thalassionema nitzschioides*, čija je najveća brojnost

zabilježena u srpnju 2009. Ona se pozitivno odnosila sa svim hranjivim solima. Iznenadna dostupnost hranjivih soli stoga pospješuje širenje ove vrste. Bode i sur. (2005) zabilježili su dominaciju dijatomeje *T. nitzschioides* tijekom ulaznog kretanja struja uz obalu Atlanskog oceana na sjeverozapadu Španjolske.

Emiliania huxleyi je najčešća vrsta zabilježena u ovom istraživanju, s najvišom brojnosti tijekom zime. Vrsta *E. huxleyi* korelira s niskim temperaturama i vodama bogatim hranjivim solima, što su također izvijestili Haidar i Thierstein (2001). *E. huxleyi* je u sjevernom Jadranu tipična za razdoblje miješanja u zimskom razdoblju te pridnenih voda u ljetnom razdoblju (Bernardi Aubry i sur., 2006). Ova vrsta kokolitoforida je sveprisutna i u obalnim i u oceanskim vodama te redovito postiže visoke brojnosti i cvjetanja koja se mogu opaziti satelitskim snimkama, pogotovo na srednjim geografskim širinama (Head i sur., 1998).

Prorocentrum micans je jedna od vrsta koje su bile svojstvene za proljetno razdoblje. Iako se često bilježi u vodama s velikim rasponom temperature, saliniteta i hranjivih soli (Alkawri i Ramaiah, 2010), u ovom istraživanju je korelirala s porastom temperature. Dinoflagelati roda *Ceratium* su pronađeni vrlo često, ali u niskoj koncentraciji stanica, te su upravo u proljetnom razdoblju postigli najviše brojnosti. Vrsti *Ceratium furca* pogodovale su vode nižeg saliniteta, koje obično imaju veće koncentracije hranjivih soli. Slične rezultate dobili su i Alkawri i Ramaiah (2010). Dijatomeja *Leptocylindrus minimus* u ovom je istraživanju značajno korelirala s niskim koncentracijama silicija. Unos silicija vrste *L. minimum* je dva puta manji od unosa vrste *Chaetoceros socialis* (Wetz i Wheeler, 2003), to bi moglo ukazivati na konkurentsku prednost vrste *L. minimum* u uvjetima niske koncentracije silicija.

Kokolitoforidi svojstveni za ljetno razdoblje, *Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* i *Syracosphaera pulchra*, povezani su s visokim temperaturama i niskim koncentracijama nitrata, o čemu su već izvijestili Bernardi Aubry i sur. (2006) za sjevero-zapadnu obalu Jadrana. Obje vrste su karakteristične za suptropske vodene mase (Malinverno i sur., 2009). Haidar i Thierstein (2001) potvrdili su povezanost vrste *R. clavigera* var. *stylifera* s temperaturom i dušikom, dok vrsti *S. pulchra* pogoduje oligotrofan i stratificiran okoliš (Malinverno i sur., 2009). Dijatomejska vrsta *Chaetoceros vixvisibilis* pozitivno je korelirala s protokom rijeke Po (Hernández-Becerril i sur., 2010). U ovom istraživanju ta je vrsta zabilježena u brojnosti koja odgovara cvjetanju u srpnju 2009. godine, kada se rijeka Po

razlila cijelim bazenom. Najviše vrijednosti su zabilježene na 10 m dubine, što može upućivati na sporo potonuće ove vrste dijatomeja zbog formiranja lanca (Lunven i sur., 2005).

Za jesensku zajednicu svojstvene su vrste kokolitoforida *Asterionellopsis glacialis* i *Calciosolenia murrayi*, one su bile povezane s povišenim koncentracijama hranjivih soli. Pannard i sur. (2008) zabilježili su da vrsta *A. glacialis* uspješno raste u uvjetima viših koncentracija hranjivih soli i turbidnih voda, a Andruleit i sur. (2003) su izvijestili slične karakteristike za vrstu *C. murrayi*. Ova vrsta kokolitoforida bila je u mogućnosti pronaći povoljne životne uvjete, unatoč obilnom razvoju dijatomeja.

Bernardi Aubry i sur. (2004) okarakterizirali su vrstu *C. socialis* kao proljetnu dijatomeju zapadnog dijela sjevernog Jadrana. U ovom istraživanju vrsta je zabilježena kao svojstvena za jesensko razdoblje. Booth i sur. (2002) zabilježili su da je vrsta *C. socialis* sposobna održavati nisku brojnost do ponovnih povoljnih koncentracija hranjivih soli u vodenom stupcu. Pretpostavlja se da je populacija u istočnom dijelu sjevernog Jadrana mogla poslužiti kao inokulum populacije proljetnog razdoblja uz zapadnu obalu Jadrana, bilo preko vegetativnih stanica ili spora. Osim navedenih, kao važne jesenske vrste također su zabilježene *Paralia sulcata, Ophiaster hydroideus* i *Dictyocha fibula*. *P. sulcata* nije postigla visoku brojnost, ali se često bilježi u razdobljima miješanja vodenog stupca (Shon i sur., 2008). Ona je pozitivno korelirala s hranjivim solima, kao što su zabilježili i Gebühr i sur. (2009). Pretpostavlja se da *O. hydroideus* ima afinitet prema staništu s povećanim razinama hranjivih soli (Andruleit, 2007), što je zabilježeno i u ovom istraživanju. Vrsta silikoflagelata *D. fibula*, zabilježena je u vrlo niskim brojnostima te je korelirala s povišenim koncentracijama hranjivih soli, što je bilo suprotno nalazu Bernardi Aubry i sur. (2006) koji su izvijestili o negativnoj povezanosti ove vrste s temperaturom i pozitivnoj sa salinitetom. Međutim, vrsta *D. fibula* prilagođena je širokom rasponu temperatura te je posebno osjetljiva na unos hranjivih soli, ona dostiže svoj maksimum u područjima gdje je unos rijekama najveći (Rigual-Hernández i sur., 2010).

U zimi fitoplanktonska zajednica bila je obilježena velikim dijatomejama, *Thalassiosira rotula* i *Neocalyptrella robusta*, čije su brojnosti negativno povezane s temperaturom. Vrste roda *Thalassiosira* su osjetljive na koncentraciju hranjivih soli te im odgovaraju visoke koncentracije (Lunven i sur., 2005). Temperaturni raspon u kojem uspijeva vrsta *N. robusta* je 12 – 28 °C (Baars, 1988). Iako je zastupljenost ove vrste bila niska, ovim istraživanjem okarakterizirana je kao važna zimska vrsta. U ovom istraživanju istočne obale sjevernog

Jadrana *Skeletonema marinoi* je zabilježena samo sporadično u kasnom zimskom razdoblju, te je pozitivno korelirala s hranjivim solima. Ova vrsta je karakteristična zimska dijatomeja u sjeverozapadnom Jadranu (Bernardi Aubry i sur., 2004; Bernardi Aubry i sur., 2006). Zabilježeno je da u istočnom obalnom području uspješno raste tek u vodama pod utjecajem rijeke Po (Godrijan i sur., 2013).

Bernardi Aubry i sur. (2006) utvrdili su da se sezonska dinamika fitoplanktona u sjevernom Jadranu nije značajno mijenjala kroz godine. Sezonsko odsustvo mnogih vrsta može se objasniti učestalošću uzorkovanja, i prostornom i vremenskom, ako ne zabilježimo stanice to ne znači da one nisu prisutne u vodenom stupcu. Diskretni uzorci ne mogu se uzeti s dovoljno visokom rezolucijom da odraze istinsku dinamiku ekosustava. Stoga su poboljšanja u učestalosti uzorkovanja, i prostornog i vremenskog, od vitalnog značaja za pokušaj razumijevanja morskog ekosustava te predviđanje njegove sposobnosti da se nosi s promjenjivim uvjetima. Razdoblje fitoplanktonske sukcesije karakteristično se mjeri u vremenskom rasponu od jednog mjeseca (Cloern i Jassby, 2008). Stoga, iako treba uzeti u obzir ograničenja ovog skupa podataka, rezolucija koja je ovdje primijenjena ukazuje da su ovi rezultati pokazatelj stvarne dinamike fitoplanktona u obalnom području sjeveroistočnog Jadrana.

5.4. Fitoplanktonski dijagnostički pigmenti

Sastav fitoplanktonske zajednice može se procijenit određivanjem dijagnostičkih pigmenata fitoplanktona u uzorku morske vode (Uitz i sur., 2009) visokotlačnom tekućinskom kromatografijom (HPLC). Mogućnost određivanja specifičnih pigmentata za pojedine taksonomske kategorije fitoplanktona čini tu analizu temeljem suvremene kemotaksonomije. Upotrebom dijagnostičkih pigmenata moguće je odrediti u kojoj mjeri određene veličinske grupe pridonose ukupnoj biomasi. Možebitne razlike u rezultatima najčešće proizlaze iz razlike u valnim duljinama umjeravanja pigmenata iz uzorka i efluentima koji se upotrebljavaju.

Analiza dijagnostičkih pigmenata ukazala je na jasnu dominaciju haptofita u istraživanom području. Visoke koncentracije 19'-heksanoilofukoksantina zabilježene su tijekom cijele godine s vrhuncem koncentracije u kasno proljeće. Razdoblje proljeća (ožujak – lipanj) obilježila je visoka raznolikost vrsta i veći doprinos kokolitoforida ukupnoj fitoplanktonskoj zajednici (> 60%).

Samo nekoliko pomoćnih klorofila i karotenoida pokazuje nedvosmisleno kemotaksonomsko značenje. Među njima, divinil-klorofil se može koristiti kao pigment karakterističan za proklorofite, a 19'-heksanoiloksifukoksantin za neke primnezioficeje (Jeffrey i Wright 1994), dok je peridinin pomoćni pigment karakterističan za neke od fotosintetskih dinoflagelata. U mnogim slučajevima, treba voditi računa pri povezivanju pomoćnih pigmenta s određenim grupama fitoplanktona. Fukoksantin, koji je često povezan s dijatomejama, javlja se u svim primnezioficejama (Jeffrey i Wright, 1994), a prisutan je i u krizofitima i rafidofitima (Fiksdahl i sur., 1984). Fukoksantinski derivat, 19'-butanoiloksifukoksantin je dodijeljen pelagofitima (Bjørnland i Liaaen-Jensen, 1989), ali je također pronađen u nekim primnezioficejama (Barlow i sur., 1993; Jeffrey i Wright, 1994). Zeaksantin se pojavljuje u proklorofita, cijanobakterijama, klorofita i prasinofita, dok je klorofila *b* prisutan u euglenofita, klorofita i prasinofita, te su to, dakle, slabi specifični pigmenti.

Iako sadržaj pigmenata u stanici varira s fiziološkim stanjem fitoplanktona, dokazano je da klorofil *a* i pomoćni pigmenti kovariraju (Goericke i Montoya, 1998). To čini omjer klorofila i pomoćnih pigmenata stalnijim od sastava pigmenta u stanici u svakoj od fitoplanktonskih vrsta. Ti omjeri mogu se koristiti za procjenu doprinosa pojedine skupine algi u ukupnom klorofilu.

Jedan od nedostataka metode je činjenica da je koncentracija pojedinih pigmenata u stanici promjenjiva. Ona ovisi o brojnim čimbenicima, kao što su intenzitet i kvaliteta svjetla, dostupnost hranjivih soli te fiziološko stanje stanica. Koncentracija pigmenata koji izravno ili neizravno sudjeluju u procesu fotosinteze (klorofil *a*, *b* i *c*, fukoksantin, violaksantin i peridinin) ovisi prvenstveno o kvaliteti svjetla, dok koncentracija fotozaštitnih pigmenata (lutein, zeaksantin, diadinoksantin) ovisi o njegovom intenzitetu. Nadalje kao što je navedeno gore, neki biomarkerski pigmenti nisu potpuno specifični za pojedine skupine fitoplanktona, a s druge strane sve vrste neke skupine ne sadrže uvijek potpuno isti pomoćni pigment. Upravo zato u mješovitoj zajednici fitoplanktona otežano je izračunavanje doprinosa pojedinih skupina fitoplanktona samo na osnovu pigmenata. Potrebno je napomenuti da primjenom biomarkerskih pigmenata moguća detekcija zastupljenosti pojedinih razreda fitoplanktona u mješovitoj populaciji, ali ne i određivanje vrsta. Zbog svega toga preporuča se kombinirani pristup koji se temelji na usporedbi mikroskopije i kemotaksonomske karakterizacije biomarkerskim pigmentima fitoplanktona. Kombinirani pristup primjenjuje se za

kvantifikaciju neprepoznatljivih i krhkih stanica koje mogu predstavljati glavninu fitoplanktonske zajednice (Ansotegui i sur., 2001).

Mangoni i sur. (2008) istraživali su strukturu i fotosintetska svojstva fitoplanktonskih populacija u frontalnom području sjevernog Jadrana (Zapadna Jadranska Struja (WAC)) tijekom veljače i ožujka 1997 godine. Doprinos svake pojedine skupine algi izveden je iz odnosa između specifičnih biomarkerskih pigmenta i koncentracije klorofila *a*. Fukoksantin je bio najrasprostranjeniji pomoćni pigment u oba uzorkovana razdoblja, što ukazuje na dijatomeje kao najrasprostranjeniju fitoplanktonsku grupu u području pod direktnim utjecajem rijeke Po. Dinoflagelati (peridinin) su pridonijeli u skromnoj koncentraciji, osim u priobalnom području južno od ušća rijeke Po. Suprotno, istočno od frontalnog sustava zabilježena je raznolikost pigmenata, u redoslijedu smanjene koncentracija: 19'-heksanoilofukoksantin, fukoksantin, klorofil *b*, zeaksantin, te 19'-butanotilokifukoksantin. Ovi pigmenti ukazuju raznoliku zajednicu malih bičaša (primnesiofita, zelenih algi, krizofita), dijatomeje, dinoflagelata i cijanobakterija raspoređenih unutar vodenog stupca.

U svom su radu Ahel i Terzić (1998) dali prikaz fitoplanktonske dinamike oslanjajući se na pigmente kao glavni biomarker. Istraživanje su proveli na transektu Rovinj ušće rijeke Po u razdoblju od siječnja do prosinca 1994. godine. Kao karakteristične pigmente u sjevernom Jadranu naveli su klorofil c_3, klorofilid *a*, klorofil c_1+c_2, peridinin, 19'-heksanoiloksifukoksantin, fukoksantin, 19'-butanoiloksifukoksantin, diadinoksantin, aloksantin, zeaksantin/lutein, klorofil *b*, klorofil *a* i β-karoten. Zamijećena je značajna razlika u koncentraciji fotosintetskih pigmenata na profilu rijeka Po - Rovinj. Gornji sloj zapadnih postaja, koje se nalaze pod stalnim utjecajem rijeke Po, karakteriziran je prevladavanjem fukoksantina u sastavu biomarkerskih pigmenata (dijatomeje). Nasuprot tome u sastavu biomarkerskih pigmenata gornjeg sloja najistočnije postaje uglavnom prevladava 19'-heksanoiloksifukoksantin, pigment karakterističan za primneziofita. Što je suprotno istraživanju kojeg su na istim postajama proveli Revelante i Gilmartin (1976), u kojem su zaključili da udio te skupine iznosi > 2% u brojnosti fitoplanktonske zajednice.

Dinamika fotosintetskih pigmenata u istraživanom je razdoblju dobro odražavala sezonske promjene u koncentraciji, sastavu, raspodjeli specifične biomase klorofila *a*. Također se pokazala korisnom dopunskom metodom za praćenje sukcesije fitoplanktonskih populacija tijekom godišnjeg ciklusa. Pojačani dotok rijeke Po tijekom proljeća i jeseni potiču porast

klorofilne biomase u čijem sastavu uglavnom prevladavaju dijatomeje. Porast riječnih donosa u površinskom sloju krajem proljeća (svibanj/lipanj) potiče rast drugih skupina fitoplanktona, primneziofita i dinoflagelata. Taj se porast jasno odražava u prisutnosti biomarkerskih pigmenata 19'-heksanoiloksifukoksantina i peridinina.

Ljetno je razdoblje, zbog stabilne stratifikacije, karakterizirano znatnim razlikama u koncentraciji i sastavu fotosintetskih pigmenata u površinskom i pridnenom sloju vodenog stupca. Osiromašenje gornjeg sloja hranjivim solima uz porast temperature i intenziteta svjetlosti rezultiraju razmjeno niskom koncentracijom klorofila *a* i porastom relativnog udjela primnezioficeja (19'-heksanoiloksifukoksantin) i cijanobakterija (zeaksantin) u autotrofnoj biomasi. Nasuprot tome, pridneni dio obogaćuje se hranjivim solima remineralizacijom organske tvari, što potiče porast klorofilne biomase. Sastavom fitoplanktonske zajednice u tom razdoblju prevladavaju dijatomeje (fukoksantin), primneziofita (19'-heksanoiloksifukoksantin) i klorofita (klorofil *b*). Ljeti se mogu javiti i lokalizirani pridneni cvatovi dinoflagelata i/ili silikoflagelata koji su karakterizirani izrazitim porastom koncentracije peridinina i 19'-butanoiloksifukoksantina.

5.4. Bioraznolikost kokolitoforida

Intenzivna istraživanja recentnih kokolitoforida u Sredozemnom moru do sada su provedena u Jonskom moru, južnom dijelu Jadrana, Egejskom moru te južnom Sredozemlju, oko Krete i zaljeva Sirt (Kleijne, 1991; Malinverno i sur., 2003; Balestra i sur., 2008; Dimiza i sur., 2008; Malinverno i sur., 2009). Viličić i sur. (2002) su u popisu fitoplankonskih vrsta za istočni dio Jadranskog mora zabilježili 86 vrste kokolitoforida za sjeverni Jadran. Oni navode da je od tih 86 vrsta kokolitoforida, 69 njih zadnji put za sjeverni Jadran zabilježila Revelante (1985/1986). U katalogu vrsta Revelante (1985/1986) je sakupila sve vrste iz literaturnih podataka zabilježene za sjeverni Jadran, a podatke o vrstama kokolitoforida sakupila je iz radova Schiller-a (1913; 1925a; 1930) i Kamptner-a (1941). U sjevernom Jadranu redovito se bilježe podaci za 16 vrsta kokolitoforida (Viličić i sur., 2009a). Tijekom jedne godine ovog istraživanja zabilježena su 52 kokolitoforidna taksona, dok su u Egejskom moru Dimiza i sur. (2008) tijekom tri godine zabilježili 102 taksona kokolitoforida. Općenito, Sredozemno more je bogato kokolitoforidnim vrstama (Kleijne, 1991) upravo zbog svoje oligotrofne prirode.

Cilj ovog istraživanja bio je zabilježiti sezonalnost vrsta u obalnom području sjevernog Jadrana, te su uočene tipične faze sezonalne sukcesije (Margalef, 1978). Visok prinos i visoke

vrijednosti dominacije uz smanjenje raznolikosti karakteristike su početnog stadija sukcesije (Margalef, 1978). U ovom istraživanju u zimskom razdoblju zajednica kokolitoforida imala je najniže vrijednosti Margalefovog i Shannonovog indeksa raznolikosti, a vrsta *Emiliania huxleyi* je bila prisutna u velikoj brojnosti i dominirala je zajednicom. *E. huxleyi* je oportunistička, r-selektirana vrsta, i indikator je eutrofnog okoliša (Young, 1994).

Tijekom ožujka i travnja zabilježen je porast oba indeksa raznolikosti, koji vrhunac postižu u svibnju. U ovom periodu najbrojnije su vrste holokokolitoforida *Syracosphaera pulchra* HOL *oblonga* tip, *Coronosphaera mediterranea* HOL *wettsteinii* tip i *Sphaerocalyptra quadridentata* te druge K-selektirane vrste kao što su *Syracosphaera corolla, Syracosphaera didyma* i *Syracosphaera nodosa.* Ovakvu su dinamiku zabilježili i Dimiza i sur. (2008) u Egejskom moru.

U ljetnom razdoblju brojnost kokolitoforida je pala, ali je Shannonov indeks raznolikosti ostao blago povišen, što upućuje na jednoliku zastupljenost vrsta u zajednici. U tom razdoblju najčešće zabilježene vrste bile su *Corisphaera gracilis, Rhabdosphaera clavigera* var. *stylifera* i *S. pulchra,* vrste koje često nalazimo u toplim i stratificiranim uvjetima okoliša (Kleijne, 1991)

U jesenskom razdoblju zabilježeno je povećanje brojnosti kokolitoforida kao i povećanje Shannonovog indeksa raznolikosti. U ovom razdoblju sukcesije bilježi se visoka raznolikost i prevladavaju K-selektirane vrste (Margalef, 1978), kao što je npr. *Algirosphaera robusta*. U studenom dolazi do ponovnog opadanja brojnosti i raznolikosti vrsta, što upućuje na smanjenu aktivnost vrsta u zajednici (Dimiza i sur., 2008).

5.5. Ekologija kokolitoforida

Jedan od ciljeva ovog rada bio je istražiti odnos vrsta kokolitoforida i pojedinih ekoloških čimbenika. Ekološka svojstva nekih vrsta zabilježena su po prvi put. Statističke analize ukazale su na važnost temperature i saliniteta na razvoj kokolitoforida. Općenito, temperatura je jedan od najvažnijih ekoloških čimbenika u biogeografiji kokolitoforidnih vrsta (Baumann i sur., 2005). Osim temperature, na raspodjelu kokolitoforida može utjecati dinamika vodenih masa, a maksimalan razvoj kokolitoforida zabilježen je u vodama s visokim salinitetom (Andruleit i sur., 2003). Na razvoj kokolitoforida utječu i koncentracije hranjivih soli (Brand, 1994) (Winter i sur., 1979). U Jadranu se kokolitoforidi nakupljaju uz istočnu obalu u

oligotrofnim vodama, i to nakon cvata dijatomeja (Godrijan i sur., 2013). U zapadnom dijelu bazena koji je pod utjecajem donosa velike količine slatke vode, te ima smanjen salinitet, kokolitoforidi nisu prisutni u tolikom broju (Bernardi Aubry i sur., 2006). U zapadnom dijelu Jadrana dominantna vrsta je *E. huxleyi*, a osim nje brojne su vrste rodova *Syracosphaera* i *Rhabdosphaera* (Bernardi Aubry i sur., 2006).

Prema Hagino i sur. (2000) vrsta *S. pulchra* preferira stabilan i stratificiran okoliš, u svom su je istraživanju zabilježili kao vrstu svojstvenu za jesensko razdoblje, s povećanjem brojnosti od kolovoza do studenog. U ovom istraživanju heterokokolitna faza vrste *S. pulchra* također je zabilježena u ljetnom i jesenskom razdoblju, s najvećim udjelom u zajednici u jesenskom razdoblju. Vjerojatno zbog duge prisutnosti ove vrste u zajednici, tijekom različitih uvjeta okoliša, vrsta nije korelirala s ni jednim čimbenikom. Holokokolitna faza *S. pulchra* HOL *oblonga* zabilježena je u proljetnom razdoblju, ona se razvijala u uvjetima povišene temperature i niskog saliniteta. Zabilježena izmjena u sezonalnosti ove dvije faze vrste *S. pulchra* prvi je puta zabilježena u ovom istraživanju i stavljena je u odnos s promjenama u okolišu.

Vrsta *S. ossa* tip 2 je bila prisutna tijekom cijelog istraživanog razdoblja, a najveća brojnost zabilježena je u jesenskom razdoblju. Dimiza i sur. (2008) grupirali su je zajedno s vrstama *S. molischii* i *E. huxleyi* kao obalnu eutrofnu vrstu. Druge značajne vrste iz roda *Syracosphaera*, kao što su *S. corolla, S. nodosa* i *S. didyma* multivarijatnim analizama smjestile se jedna uz drugu, te ih ovdje možemo okarakterizirati kao proljetne vrste. Te se može reći da su im odgovarali uvjeti relativno nižih temperatura te povišenog saliniteta.

Holokokolitoforidna vrsta *S. quadridentata* bila je značajna u proljetnom razdoblju, ali nije značajno korelirala ni s jednim ekološkim čimbenikom. Triantaphyllou i Dimiza (2003) potvrdili su Kamptnerove (1941) pretpostavke o povezanosti životnih ciklusa vrsta *A. robusta* i *S. quadridentata*. U ovom istraživanju vrsta *A. robusta* zabilježena je u zimskom razdoblju te je bila povezana s niskim temperaturama visokim salinitetom i hranjivim solima. Andruleit i sur. (2003) opisali su je kao karakterističnu vrstu donje fotičke zone, koje upravo karakteriziraju slični uvjeti okoliša.

Još jedan primjer izmjene sezonalnosti unutar životnog ciklusa jedne vrste zabilježen je za kombinaciju *C. mediterranea* i C. *mediterranea* HOL *wettsteini*. Heterokokolitna faza bila je prisutna u jesensko-zimskom razdoblju i korelirala je pozitivno s hranjivim solima, dok je

holokokolitoforidna bila zabilježena u proljetnom razdoblju. Silva i sur. (2008) opisali su je kao vrstu koja ima izrazito širok raspon tolerancije na temperaturu i salinitet.

Vrsta *R. clavigera* var. *stylifera* u ovom istraživanju zabilježena je u najvećoj brojnosti u ljetnom razdoblju, te su joj odgovarali uvjeti visoke temperature i smanjenog saliniteta. Ona je svojstvena vrsta kokolitoforidne zajednice u toplim oligotrofnim okolišima (Dimiza i sur., 2008). U sjevernom Jadranu u ljetnim mjesecima dolazi do izlijevanja slatkih voda iz rijeke Po, ali se brzim odgovorom fitoplanktonske zajednice uz zapadnu obalu hranjive tvari potroše iz sustava (Ivančić i sur., 2012). Do istočne obale sjevernog Jadrana stoga dolazi voda smanjenog saliniteta, ali i niskih koncentracija hranjivih soli. Stoga nije slučajno da je *R. clavigera* var. *stylifera* korelirala sa niskim salinitetom iako je on u većini slučajeva indikator povećane koncentracije hranjivih soli. U ovom je istraživanju zabilježena još jedna vrsta iz roda *Rhabdosphaera, R. xiphos*. Bonomo i sur. (2014) u središnjem Tirenskom moru tijekom ljeta zabilježili su samo tu vrstu. Brand (1994) je zabilježio da vrsti *R. xiphos* pogoduju niske koncentracije hranjivih soli, te ona ne odgovara povećanjem brojnosti na povećane koncentracije hranjivih soli.

Vrsta *C. rigidus* zabilježena je početkom jesenskog razdoblja te su joj odgovarale visoke temperature i smanjen salinitet. Andruleit i sur. (2003) izvijestili su da nije poznato puno o vrsti *C. rigidus*, ali su pretpostavili da ima slične ekološke karakteristike kao i *C. murrayi* jer su obje bile zabilježene u istim uvjetima. U ovom istraživanju *C. murrayi* zabilježena je u kasnu jesen, te je korelirala samo s niskim koncentracijama nitrita. To su odvojene ekološke karakteristike te dvije vrste. Također, do sada ne postoje literaturni zapisi o ekologiji holokokolitoforida *A. fragaria* i *C. divergens* var. *tuberosa*. U ovom istraživanju ove su vrste preferirale vode s povišenim temperaturama te nižim salinitetom.

5.6. Vrsta *Tergestiella adriatica* i obalne vrste

Recentni kokolitoforidi pretežno nastanjuju ocean, dok je manje od 20% vrsta ograničeno na obalne okoliše. U ovom istraživanju zabilježena je obalna vrsta koja je ostala nepromijenjena od fosilnih zapisa do danas. Vrsta *Tergestiella adriatica* je gotovo identična Mezozoičkom rodu *Cyclagelosphaera*, osobito vrstama *Cyclagelosphaera margerelii* i *Cyclagelosphaera reinhardtii*, od kojih su obje preživjele K/Pg granicu (Hagino i sur., u tisku). U smislu konvencionalne morfotaksonomije kokolita, rodovi *Tergestiella* Kamptner i *Cyclagelosphaera* Noel tretiraju se kao sinonimi, iako su opisani na modernim i

gornjojurskim primjercima, respektivno. *Tergestiella* ima prioritet nad *Cyclagelosphaera*, što se poklapa s ranije predloženim kombinacijama *Tergestiella margerelii* i *Tergestiella reinhardtii* (Reinhardt, 1971).

Osim vrste *T. adriatica*, interesantno je da su i vrste *Braarudosphaera bigelowii* i *Cruciplacolithus neohelis*, ostale gotovo nepromijenjene od fosilnih zapisa do recentnih nalaza (Bown, 2010). Peto masovno izumiranje na granici geoloških razdoblja Krede i Paleogena, K/Pg izumiranje, karakteristično je po tome što je izumro iznimno velik postotak kalcificirajućih organizama, uključujući i 90% vrsta kokolitoforida. Sve navedene vrste bile su najbrojnije nakon K/Pg granice (Bown, 2010). Živuća *C. neohelis* je obalna vrsta gotovo identična fosilnoj vrsti *Cruciplacolithus primus* (Bown, 2010) koja je bila iznimno važna u fosilnim naslagama koje slijede K/Pg granicu. Filogenetske analize pokazale su da *C. neohelis* zauzima bazalnu poziciju reda Coccolithales (Medlin i sur., 2008), što potkrepljuje teoriju da ta vrsta direktan predak tom raznolikom redu, prije nego da je sličnost rezultat homeomorfije. Dugačak jaz u fosilnim zapisima između paleogenske vrste *C. primus* i recentne *C. neohelis* nije iznenađujući zbog male veličine kokolita (< 2 μm) i malog potencijala očuvanja obalnih sedimenata.

Braarudosphaera bigelowii je dobro poznata obalna vrsta s karakterističnim kalcitnim pentagonalnim pločama. Nedavno je dokazano da ova vrsta također zauzima bazalno mjesto u filogenetskoj grani kokolitoforida (Takano i sur., 2006). *Braarudosphaera* ima neprekinut fosilni zapis još iz rane Krede pa sve do danas (Bown, 2010). Hagino i sur. (2009) pokazali su da moderna vrsta *B. bigelowii* zapravo predstavlja skup dobro razdvojenih vrsta, no značajno je napomenuti da su sve dominantno obalno rasprostranjene.

Kokolitoforidi u današnje vrijeme imaju nisku raznolikost u obalnom području. Gore navedene tri obalne vrste koje su preživjele K/Pg granicu gotovo se ne mogu razlikovati od predaka (*C. neohelis = C. primus*, *B. bigelowii*, i *Tergestiella = Cyclagelosphaera*). U Mezozoiku su obitavale u obalnom području s niskom brojnosti. Na granici K/Pg, kada su u potpunosti izumrli oceanski kokolitoforidi, ove su obalne vrste preživjele. Nakon toga ih se moglo naći i u oceanskom okolišu gdje su počele dominirati bez potrebe za evolucijskom adaptacijom zbog odsustva kompeticije (kao što se desilo i s kalcitnim dinoflagelatima (Wendler i Willems, 2002)). Tu su odigrale vrlo bitnu ulogu u oporavku oceanske kokolitoforidne flore, kada su kao obalne vrste bile prilagođene na puno veće varijacije

fizičko-kemijskih čimbenika. No danas ih ponovno nalazimo samo u nepromijenjenom obliku samo u obalnom području (Hagino i sur., u tisku).

5.7. Vrsta *Emiliania huxleyi*

Emiliania huxleyi je najmlađa morfološka vrsta kokolitoforida, koja se pojavila prije 290 tisuća godina (Raffi i sur., 2006). Smatra se da se *E. huxleyi* odvojila od vrste *Gephyrocapsa oceanica*. Obje su genetički identične u SSU rDNA i RuBisCO rbcL sekvencama (Medlin i sur., 1996; Fujiwara i sur., 2001), ali *G. oceanica* ima duže fosilne zapise od *E. huxleyi*. U svojoj ranoj evolucijskoj povijesti *E. huxleyi* je bila samo još jedna rijetka vrsta, ali se njena brojnost progresivno povećala. U recentnom oceanu *E. huxleyi* je bez sumnje najbrojnija i najrasprostranjenija vrsta kokolitoforida, zabilježena u svim flornim zajednicama od tropske do subpolarne, a često čini oko ili preko 50% zajednice (Okada i Honjo, 1973).

Morfološke varijacije kokolita vrste *E. huxleyi* povezane su s hidrografskim uvjetima u različitim biogeografskim studijama (Hagino i sur., 2011). McIntyre i Bé (1967) su klasificirali morfotipove *E. huxleyi* u topli i hladni tip i to na temelju morfologije središnjeg dijela i proksimalnog štita kokolita. Da bi se izbjegla povezanost imena morfotipova s temperaturom vode, te nestale nejasnoće pri opisivanju drugih morfotipova, Young i Westbroek (1991) su ih preimenovali u tip A (topla voda) i tip C (hladna voda). U ovom istraživanju zabilježen je samo tip A.

Na temelju morfološke stabilnosti središnjeg dijela Hagino i sur. (2011) su predložili razlikovanje kokolita s otvorenim središnjim dijelom kao tipa O od tipova B, B/C i C koji su okarakterizirani solidnom pločom u središnjem dijelu kokolita.

Tip O je dominantan je morfotip u sjevernom i južnom Tihom oceanu, a rijedak ili čak odsutan u tropskim površinskim vodama Tihog oceana. Što ukazuje na to da tip O hladna vrsta s bipolarnom geografskom distribucijom.

Morfotipovi zabilježeni od tropskih do umjerenih područja su: *E. huxleyi* var. *corona* (Okada i McIntyre, 1977), tip A i C (Young i Westbroek, 1991), i tip R (Young i sur., 2003) . Tip A je najčešći morfotip, njegova rasprostranjenost ne ovisi o stratifikaciji, nego uvijek ostaje u gornjoj fotičkoj zoni toplih mora (Hagino i sur., 2000), uključujući i Jadransko more.

Morfotipovi B, B/C, i C (sa središnjom pločom) su odijeljeni jedan od drugog prema veličini distalnog štita (Young i sur., 2003). Tip B je rasprostranjen u sjeveroistočnom Atlantiku,

osobito oko Ujedinjenog Kraljevstva, ali nije sigurno da li je ograničen samo na to područje. Morfotipovi B/C i C zabilježeni su u površinskim vodama umjerenog područja te iz niže fotičke zone tropskih voda, oni svoju rasprostranjenost mijenjaju pod utjecajem stratifikacije, temperature i koncentracije hranjivih soli (Hagino i sur., 2000).

Van der Wall i sur. (1995) u svom su istraživanju zamijetili niske koncentracije fosfora u vodama u kojima su cvjetali kokolitoforidi, i to uglavnom *E. huxleyi*. Upravo vrsta *E. huxleyi* ima visoku kinetiku unosa fosfata, stoga je uspješna u okolišima s niskim koncentracijama fosfata (Townsend i sur., 1994). U eutrofnom okolišu kokolitoforide su često nadjačane dijatomejama, te oni čine samo malen dio ukupne zajednice. Bez obzira na to, određeni kokolitoforidi (plakolitni) su prilagođeni upravo na takve uvjete, dok su drugi suprotno tome češći u oligotrofiji (Kinkel i sur., 2000).

Tijekom istraživanja zabilježene su dvije odvojene populacije, zimska i ljetna. Zimska populacija postigla je visoku brojnost ne samo u kontroli, nego i u P- i N-limitaciji. Također, zimska populacija razvila je visoku aktivnost alkalne fosfataze i u P- i u N-limitaciji. Za razliku od zimske, za ljetnu populaciju se može pretpostaviti da se tijekom brojnih generacija prilagodila uvjetima P-limitacije u ljetnom razdoblju. Stoga je učinkovito iskorištavala dostupni P bez potrebe za stvaranjem alkalne fosfataze: Prilagodbe ljetne populacije na niske koncentracije P u okolišu mogu se uočiti i visokom koncentracijom glikolipida u stanicama.

6. ZAKLJUČAK

„A beat is a moment in the life of a groove!“ - Wynton Marsalis

6. Zaključak

Tijekom istraživanog razdoblja kokolitoforidi su, uz dijatomeje, znatno doprinijeli fitoplankonskoj zajednici, poglavito zimi kada čine 90% posto populacije. U proljetnom razdoblju najviše su doprinosili ukupnom klorofilu *a*. Tijekom istraživanja zabilježeno je 52 taksona kokolitoforida na postaji RV001, 31 heterokokolitoforid i 21 holokokolitoforid. Vrstama najbogatiji bio je rod *Syracosphaera*, s zabilježenih 13 vrsta.

Analiza pigmenata ukazuje na jasnu dominaciju haptofita u istraživanom području. Visoke koncentracije 19'-heksanoilofukoksantina zabilježene su tijekom cijele godine s najvišom koncentracijom u kasno proljeće.

Kokolitoforidi heterofaze i holofaze bili su prisutni tijekom cijelog istraživanog razdoblja, sezonalnost u HET / HOL faze primijećena je za *Coronosphaera mediterranea* (jesen)/HOL *Calyptrolithina wettsteini* (proljeće) and *Syracosphaera pulchra* (ljeto)/HOL *Calyptrosphaera oblonga* (proljeće).

Razdoblje proljeća (ožujak - lipanj) obilježila je visoka raznolikost vrsta i veći doprinos kokolitoforida ukupnoj fitoplanktonskoj zajednici (> 60%).

Tipični ljetni kokolitoforidi, *Rhabdosphaera clavigera* i *Syracosphaera pulchra*, korelirali su s visokim temperaturama i niskim koncentracijama nitrata.

Calciosolenia murrayi i *C. brasiliensis* su povezane s povišenim koncentracijama hranjivih soli, i bili su karakteristični za jesensku zajednicu. Oni su bili u mogućnosti pronaći povoljne životne uvjete, unatoč masovnoj pojavi dijatomeja i niskoj vrijednosti propusnosti svjetla

Najbrojnija je bila vrsta *Emiliania huxleyi* (10^6 stanica L^{-1}), tijekom monospecifičnog cvatu (92% ukupne fitoplanktonske zajednice) u siječnju. *E. huxleyi* je najčešća vrsta te je povezana s niskim temperaturama i visokim kocentracijama hranjivih soli prisutna u velikom broju i zimi i ljeti.

Razlike između zimske i ljetne populacije očituju se u aktivnosti alkalne fosfataze, ljetna populacija prilagođena na niske koncentracije P u okolišu ima nisku aktivnost alkalne fosfataze te ima visoku koncentraciju glikolipida u stanicama. Zimska populacija ima sposobnost brzog odgovora na nedostatak fosfora te u P-limitaciji učinkovito razvija aktivnost alkalne fosfataze.

7. LITERATURA

„It pulled me like a magnet, jazz did, because it was a way that I could express myself.“ - Herbie Hancock

7. Literatura

Adl, SM, Simpson, AGB, Lane, CE, Lukeš, J, Bass, D, Bowser, SS, Brown, MW, Burki, F, Dunthorn, M, Hampl, V, Heiss, A, Hoppenrath, M, Lara, E, le Gall, L, Lynn, DH, McManus, H, Mitchell, EAD, Mozley-Stanridge, SE, Parfrey, LW, Pawlowski, J, Rueckert, S, Shadwick, L, Schoch, CL, Smirnov, A, Spiegel, FW (2012) The Revised Classification of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 59:429–514.

Ahel, M, Terzić, S (1998) Pigment Signatures of Phytoplankton Dynamics in the Northern Adriatic. Croatica chemica acta. 71:199–215.

Alkawri, AAS, Ramaiah, N (2010) Spatio-temporal variability of dinoflagellate assemblages in different salinity regimes in the west coast of India. Harmful Algae. 9:153–162.

Alongi, DM (2004) The role of mangrove forests in sustaining coastal productivity in Southeast Asia. U: Phang, SE, Ching, CV, Chye, HS, Mokhtar, N, Sim, JOL, (ed.) Marine Science Into the New Millennium: New Perspectives & Challenges. Malaysian Society of Marine Sciences, p. 3–15.

Amato, A, Kooistra, WHCF, Ghiron, JHL, Mann, DG, Pröschold, T, Montresor, M (2007) Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. Protist. 158:193–207.

Andruleit, H (2007) Status of the Java upwelling area (Indian Ocean) during the oligotrophic northern hemisphere winter monsoon season as revealed by coccolithophores. Marine Micropaleontology. 64:36–51.

Andruleit, H, Stäger, S, Rogalla, U, Čepek, P (2003) Living coccolithophores in the northern Arabian Sea: ecological tolerances and environmental control. Marine Micropaleontology. 49:157–181.

Ansotegui, A, Trigueros, JM, Orive, E (2001) The use of pigment signatures to assess phytoplankton assemblage structure in estuarine waters. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 52:689–703.

Baars, J (1988) Autecological investigations on marine diatoms 6: *Rhizosolenia robusta* Norman, *Rhizosolenia imbricata* Brightwell and *Rhizosolenia shrubsolei* Cleve. Aquatic Ecology. 22:157–162.

Balestra, B, Marino, M, Monechi, S, Marano, C, Locaiono, F (2008) Coccolithophore communities in the Gulf of Manfredonia (Southern Adriatic Sea): Data from water and surface sediments. Micropaleontology. 54:377-396.

Balzer, I, Hardeland, R (1991) Photoperiodism and effects of indoleamines in a unicellular alga, *Gonyaulax polyedra*. Science. 253:795–797.

Barlow, RG, Cummings, DG, Gibb, SW (1997) Improved resolution of mono- and divinyl chlorophylls *a* and *b* and zeaxanthin and lutein in phytoplankton extracts using reverse phase C-8 HPLC. Marine Ecology Progress Series. 161:303–307.

Barlow, RG, Mantoura, RFC, Gough, MA, Fileman, TW (1993) Pigment signatures of the phytoplankton composition in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 40:459–477.

Baumann, K-H, Andruleit, H, Boeckel, B, Geisen, M, Kinkel, H (2005) The significance of extant coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface water temperature, and paleoproductivity: a review. Paläontologische Zeitschrift. 79:93–112.

Baumann, KH, Boeckel, B (2013) Spatial distribution of living coccolithophores in the southwestern Gulf of Mexico. Journal of Micropalaeontology. 32:123–133.

Bérard-Therriault, L, Poulin, M, Bossé, L (1999) Guide d identification du phytoplankton marin de l estuaire et du golfe du Saint-Laurent. CNRC, Ottawa, 387.

Bernardi Aubry, F, Acri, F (2004) Phytoplankton seasonality and exchange at the inlets of the Lagoon of Venice (July 2001–June 2002). Journal of Marine Systems. 51:65–76.

Bernardi Aubry, F, Berton, A, Bastianini, M, Socal, G, Acri, F (2004) Phytoplankton succession in a coastal area of the NW Adriatic, over a 10–year sampling period (1990–1999). Continental Shelf Research. 24:97–115.

Bernardi Aubry, F, Acri, F, Bastianini, M, Bianchi, F, Cassin, D, Pugnetti, A, Socal, G (2006) Seasonal and interannual variations of phytoplankton in the Gulf of Venice (Northern Adriatic Sea). Chemistry and Ecology. 22:71–91.

Bik, HM, Porazinska, DL, Creer, S, Caporaso, JG, Knight, R, Thomas, WK (2012) Sequencing our way towards understanding global eukaryotic biodiversity. Trends in Ecology and Evolution. 27:233–243.

Billard, C (1994) Life cycles. U: Green, JC, Leadbeater, BSC, (ed.) The Haptophyte Algae. Systematics Association Special Vol No. 51. Clarendon Press, Oxford, p. 167–186.

Bjørnland, T, Liaaen-Jensen, S (1989) Distribution patterns of carotenoids in relation to chromophyte phylogency and systematics. U: Green, JC, Leadbeater, BSC, Diver, WL, (ed.) The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives. Clarendon Press, Oxford, p. 37–61.

Bode, A, Álvarez-Ossorio, MT, González, N, Lorenzo, J, Rodríguez, C, Varela, M, Varela, MM (2005) Seasonal variability of plankton blooms in the Ria de Ferrol (NW Spain): II. Plankton abundance, composition and biomass. Estuarine Coastal and Shelf Science. 63:285–300.

Boero, F (1996) Episodic events: their relevance to ecology and evolution. Marine Ecology–An Evolutionary Perspective. 17:237–250.

Bonomo, S, Cascella, A, Alberico, I, Ferraro, L, Giordano, L, Lirer, F, Vallefuoco, M, Marsella, E (2014) Coccolithophores from near the Volturno estuary (central Tyrrhenian Sea). Marine Micropaleontology. 111:26-37.

Booth, BC, Larouche, P, Bélanger, S, Klein, B, Amiel, D, Mei, ZP (2002) Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 49:5003–5025.

Bown, PR (1998) Calcareous nannofossil biostratigraphy. Chapman & Hall,

Bown, PR (2010) Calcareous nannofossils from the Paleocene/Eocene thermal maximum interval of southern Tanzania (TDP Site 14). Journal of Nannoplankton Research. 31:11–38.

Brand, LE (1984) The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 18:543–556.

Brand, LE (1994) Physiological ecology of marine coccolithophores. U: Winter, A, Siesser, WG, (ed.) Coccolithophores. Cambridge University Press, Cambridge, p. 39–49.

Christensen, T (1962) Alger. U: Bocher, TW, Lange, M, Serensen, T, (ed.) Botanik. Bind II. Systematisk Botanik Nr. 2. Munksgaard, København, p. 178.

Clarke, KR, Somerfield, PJ, Chapman, MG (2006) On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 330:55–80.

Cloern, JE (1996) Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: a review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. Rev. Geophys. 34:127–168.

Cloern, JE, Jassby, AD (2008) Complex seasonal patterns of primary producers at the land-sea interface. Ecology Letters. 11:1294–1303.

Connell, JH, Slatyer, RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist. 111:1119–1144.

Cozzi, S, Giani, M (2011) River water and nutrient discharges in the Northern Adriatic Sea: Current importance and long term changes. Continental Shelf Research. 31:1881–1893.

Cros, L, Fortuño, JM (2002) Atlas of Northwestern Mediterranean Coccolithophores. Scientia Marina. 66:7–182.

Cushman-Roisin, B, Gačić, M, Poulain, P-M, Artegiani, A (2001) Physical oceanography of the Adriatic Sea: Past, present and future. Springer, New York, 304.

Dakos, V, Benincà, E, van Nes, EH, Philippart, CJM, Scheffer, M, Huisman, J (2009) Interannual variability in species composition explained as seasonally entrained chaos. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 276:2871–2880.

Dimiza, MD, Triantaphyllou, MV, Dermitzakis, MD (2008) Seasonality and ecology of living coccolithophores in Eastern Mediterranean coastal environments (Andros Island, Middle Aegean Sea). Micropaleontology. 54:159–175.

Ehrenberg, CG (1836) Bemerkungen über feste mikroskopische, anorganische Formen in den erdigen und derben Mineralien. Berieht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich Preussichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 84–85.

Eilertsen, HCHR, Sandberg, S, Tollefsen, H (1995) Photoperiodic control of diatom spore growth: a theory to explain the onset of phytoplankton blooms. Marine Ecology Progress Series. 116:303–307.

Eker-Develi, E, Berthon, J-F, Canuti, E, Slabakova, N, Moncheva, S, Shtereva, G, Dzhurova, B (2012) Phytoplankton taxonomy based on CHEMTAX and microscopy in the northwestern Black Sea. Journal of Marine Systems. 94:18–32.

Falkowski, P (2012) Ocean Science: The power of plankton. Nature. 483:S17–S20.

Falkowski, PG, Katz, ME, Knoll, AH, Quigg, A, Raven, JA, Schofield, O, Taylor, FJR (2004) The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. Science. 305:354–360.

Fiksdahl, A, Withers, N, Guillard, RRL, Liaaen-Jenson, S (1984) Carotenoids in the Raphidophyceae - a chemosystematic contribution. Comparative Biochemistry and Physiology A Comparative Physiology. 78:265–271.

Findlay, HS, Yool, A, Nodale, M, Pitchford, JW (2006) Modelling of autumn plankton bloom dynamics. Journal of Plankton Research. 28:209–220.

Finkel, ZV, Beardall, J, Flynn, KJ, Quigg, A, Rees, TAV, Raven, JA (2010) Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. Journal of Plankton Research. 32:119–137.

Flombaum, P, Gallegos, JL, Gordillo, RA, Rincón, J, Zabala, LL, Jiao, N, Karl, DM, Li, WKW, Lomas, MW, Veneziano, D, Vera, CS, Vrugt, JA, Martiny, AC (2013) Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria Prochlorococcus and Synechococcus. Proceedings of the National Academy of Sciences. 110:9824–9829.

Frada, M, Probert, I, Allen, MJ, Wilson, WH, de Vargas, C (2008) The "Cheshire Cat" escape strategy of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* in response to viral infection. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 105:15944–15949.

Frada, M, Percopo, I, Young, JR, Zingone, A, Vargas, Cd, Probert, I (2009) First observations of heterococcolithophore–holococcolithophore life cycle combinations in the family Pontosphaeraceae (Calcihaptophycideae, Haptophyta). Marine Micropaleontology. 71:20–27.

Fresnel, J (1994) A heteromorphic life cycle in two coastal coccolithophorids, *Hymenomonas lacuna* and *Hymenomonas coronata* (Prymnesiophyceae). Canadian Journal of Botany. 72:1455–1462.

Fresnel, J, Probert, I (2005) The ultrastructure and life cycle of the coastal coccolithophorid *Ochrosphaera neapolitana* (Prymnesiophyceae). European Journal of Phycology. 40:105–122.

Frka, S, Gašparović, B, Marić, D, Godrijan, J, Djakovac, T, Vojvodić, V, Dautović, J, Kozarac, Z (2011) Phytoplankton driven distribution of dissolved and particulate lipids in a semi-enclosed temperate sea (Mediterranean): Spring to summer situation. Estuarine Coastal and Shelf Science. 93:290-304.

Fujiwara, S, Tsuzuki, M, Kawachi, M, Minaka, N, Inouye, I (2001) Molecular phylogeny of the Haptophyta based on the *rbc*L gene and sequence variation in the spacer region of the rubisco operon. Journal of Phycology. 37:121–129.

Gačić, M, Poulain, P-M, Zore-Armanda, M, Barale, V (2001) Owerview. U: Cushman-Roisin, B, Gačić, M, Poulain, P-M, Artegiani, A, (ed.) Physical oceanography of the Adriatic Sea: Past, present and future. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, p. 1–42.

Gašparović, B, Djakovac, T, Tepić, N, Degobbis, D (2011) Relationships between surface-active organic substances, chlorophyll a and nutrients in the northern Adriatic Sea. Continental Shelf Research. 31:1149-1160.

Gašparović, B, Frka, S, Koch, BP, Zhu, ZY, Bracher, A, Lechtenfeld, OJ, Neogi, SB, Lara, RJ, Kattner, G (2014) Factors influencing particulate lipid production in the East Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 89:56-67.

Gayral, P, Fresnel, J (1983) Description, sexualité et cycle de développement d'une nouvelle coccolithophoracée (Prymnesiophyceae): *Pleurochrysis pseudoroscoffensis* sp. nov. Protistologica. 19:245–261.

Gebühr, C, Wiltshire, K, Aberle, N, van Beusekom, J, Gerdts, G (2009) Influence of nutrients, temperature, light and salinity on the occurrence of *Paralia sulcata* at Helgoland Roads, North Sea. Aquatic Biology. 7:185–197.

Geisen, M, Billard, C, Broerse, A, Cros, L, Probert, I, Young, J (2002) Life-cycle associations involving pairs of holococcolithophorid species: intraspecific variation or cryptic speciation? European Journal of Phycology. 37:531–550.

Godrijan, J, Marić, D, Tomažić, I, Precali, R, Pfannkuchen, M (2013) Seasonal phytoplankton dynamics in the coastal waters of the north-eastern Adriatic Sea. Journal of Sea Research. 77:32-44.

Goericke, R, Montoya, JP (1998) Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll a in the field-variations of pigment ratios under nutrient– and light–limited growth. Marine Ecology Progress Series. 169:97–112.

Gómez, F, Gorsky, G (2003) Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean. Journal of Plankton Research. 25:323–339.

Green, JC, Jordan, RW (1994) Sytematic history and taxonomy. U: Green, JC, Leadbeater, BSC, (ed.) The Haptophyte Algae. Clarendon Press, Oxford, p. 1–22.

Green, JC, Course, PA, Tarran, GA (1996) The life-cycle of *Emiliania huxleyi*: A brief review and a study of relative ploidy levels analysed by flow cytometry. Journal of Marine Systems. 9:33–44.

Haeckel, E (1889) Naturtiche Schopfungs-Geschichte, Achte Auftage. Georg Reimer, Berlin,

Haeckel, E (1894) Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen, Erster Theil des Entwurfs einer systematisehen Stammesgeschichte. Georg Reimer, Berlin, 400.

Hagino, K, Okada, H, Matsuoka, H (2000) Spatial dynamics of coccolithophore assemblages in the Equatorial Western-Central Pacific Ocean. Marine Micropaleontology. 39:53–72.

Hagino, K, Takano, Y, Horiguchi, T (2009) Pseudo-cryptic speciation in *Braarudosphaera bigelowii* (Gran and Braarud) Deflandre. Marine Micropaleontology. 72:210–221.

Hagino, K, Bendif, EM, Young, JR, Kogame, K, Probert, I, Takano, Y, Horiguchi, T, de Vargas, C, Okada, H (2011) New evidence for morphological and genetic variation in the cosmopolitan coccolithophore *Emiliania huxleyi* (prymnesiophyceae) from the cox1b-atp4 genes. Journal of Phycology. 47:1164–1176.

Haidar, AT, Thierstein, HR (2001) Coccolithophore dynamics off Bermuda (N. Atlantic). Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 48:1925–1956.

Hardin, G (1960) The competitive exclusion principle. Science. 131:1292–1297.

Harris, GP (1980) Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanism, methods, models, and management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 37:877–900.

Head, RN, Crawford, DW, Egge, JK, Harris, RP, Kristiansen, S, Lesley, DJ, Marañón, E, Pond, D, Purdie, DA (1998) The hydrography and biology of a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in the northern North Sea. Journal of Sea Research. 39:255–266.

Hernández-Becerril, DU, Viličić, D, Bosak, S, Djakovac, T (2010) Morphology and ecology of the diatom *Chaetoceros vixvisibilis* (Chaetocerotales, Bacillariophyceae) from the Adriatic Sea. Journal of Plankton Research. 32:1513–1525.

Horner, RA (2002) A Taxonomic Guide To Some Common Marine Phytoplankton. Biopress Limited, Bristol, 195.

Hulburt, EM (1970) Competition for nutrients by marine phytoplankton in oceanic, castal, and estuarine regions. Ecology. 51:475–484.

Hustedt, F (1930) Die Kieselalgen. Deutschlands, Österrreichs und der Schweiz under Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete. 1. Teil. Akademische Verlaggesellschaft, Leipzig, 920.

Hutchinson, EG (1967) A Treatise on Limnology. I. Introduction to lake Biology and Limnoplankton. John Wiley and Sons, New York, 1115.

Hutchinson, GE (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 22:415–427.

Hutchinson, GE (1961) The paradox of the plankton. The American Naturalist. 95:137–145

Huxley, TH (1868) On some organisms living at great depths in the North Atlantic Ocean. Quarterly Journal of Microscopical Science. 32:203–212.

Irigoien, X, Meyer, B, Harris, R, Harbour, D (2004) Using HPLC pigment analysis to investigate phytoplankton taxonomy: the importance of knowing your species. Helgoland Marine Research. 58:77–82.

Ivančić, I, Radić, T, Lyons, DM, Fuks, D, Precali, R, Kraus, R (2009) Alkaline phosphatase activity in relation to nutrient status in the northern Adriatic Sea. Marine Ecology Progress Series. 378:27–35.

Ivančić, I, Godrijan, J, Pfannkuchen, M, Marić, D, Gašparović, B, Djakovac, T, Najdek, M (2012) Survival mechanisms of phytoplankton in conditions of stratification-induced deprivation of orthophosphate: Northern adriatic case study. Limnology and Oceanography. 57:1721-1731.

Ivančič, I, Degobbis, D (1984) An optimal manual procedure for ammonia analysis in natural waters by the indophenol blue method. Water Research. 18:1143–1147.

Jeffrey, SW, Wright, SW (1994) Photosynthetic pigments in the Haptophyta. U: Green, JC, Leadbeater, BSC, (ed.) The Haptophyte Algae. Clarendon Press, Oxford, p. 111–132.

Jeffrey, SW, Wright, SW, Zapata, M (2012) Microalgal classes and their signature pigments. U: Roy, S, Llewellyn, CA, Egeland, ES, Johnsen, G, (ed.) Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography. Cambridge University Press, Cambridge, p. 3–77.

Kamptner, E (1941) Die Coccolithineen der Sudwestkuste von Istrien. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 51:54–149.

Karentz, D, Smayda, TJ (1984) Temperature and seasonal occurrence patterns of 30 dominant phytoplankton species in Narragansett Bay over a 22-year period (1959–1980). Marine Ecology Progress Series. 18:277–293.

Keeling, PJ (2004) Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. American Journal of Botany. 91:1481–1493.

Kinkel, H, Baumann, KH, Čepek, M (2000) Coccolithophores in the equatorial Atlantic Ocean: response to seasonal and Late Quaternary surface water variability. Marine Micropaleontology. 39:87–112.

Kleijne, A (1991) Holococcolithophorids from the Indian Ocean, Red Sea, Mediterranean Sea and North Atlantic Ocean. Marine Micropaleontology. 17:1–76.

Kleijne, A (1992) Extant Rhabdosphaeraceae (coccolithophorids, class Prymnesiophyceae) from the Indian Ocean, Red Sea, Mediterranean Sea and North Atlantic Ocean. Scripta Geologica. 100:1–63.

Kuzmić, M, Janeković, I, Book, JW, Martin, PJ, Doyle, JD (2006) Modeling the northern Adriatic double-gyre response to intense bora wind: A revisit. Journal of Geophysical Research: Oceans. 111:n/a-n/a.

Latasa, M (2007) Improving estimations of phytoplankton class abundances using CHEMTAX. Marine Ecology Progress Series. 329:13–21.

Legendre, L (1990) The significance of microalgal bloom for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. Journal of Plankton Research. 12:681–699.

Lohmann, H (1902) Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrat zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. Archiv für Protistenkunde. 1:89–165.

Longhurst, A (1998) Ecological Geography of the Sea. Academic Press, San Diego, CA,

Lucas, LV, Koseff, JR, Cloern, JE, Monismith, SG, Thompson, JK (1999) Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. I: The local production-loss balance. Marine Ecology Progress Series. 187:1–15.

Lunven, M, Guillaud, JF, Youénou, A, Crassous, MP, Berric, R, Le Gall, E, Kérouel, R, Labry, C, Aminot, A (2005) Nutrient and phytoplankton distribution in the Loire River plume (Bay of Biscay, France) resolved by a new Fine Scale Sampler. Estuarine Coastal and Shelf Science. 65:94–108.

MacIntyre, HL, Cullen, JJ (2005) Using cultures to investigate the physiological ecology of microalgae. U: Andersen, RA, ed Algal Culturing Techniques. Elsevier Academic Press, Burlington, MA, USA, p. 287-326.

Mackey, MD, Mackey, DJ, Higgins, HW, Wright, SW (1996) CHEMTAX - a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. Marine Ecology Progress Series. 144:265–283.

Malinverno, E, Ziveri, P, Corselli, C (2003) Coccolithophorid distribution in the Ionian Sea and its relationship to eastern Mediterranean circulation during late fall to early winter 1997. Journal of Geophysical Research C: Oceans. 108:PBE 16-11 - 16-16.

Malinverno, E, Triantaphyllou, MV, Stavrakakis, S, Ziveri, P, Lykousis, V (2009) Seasonal and spatial variability of coccolithophore export production at the South-Western margin of Crete (Eastern Mediterranean). Marine Micropaleontology. 71:131–147.

Mangoni, O, Modigh, M, Mozetic, P, Bergamasco, A, Rivaro, P, Saggiomo, V (2008) Structure and photosynthetic properties of phytoplankton assemblages in a highly dynamic system, the Northern Adriatic Sea. Estuarine Coastal and Shelf Science. 77:633–644.

Margalef, R (1967) Some concepts relative to the organization of plankton. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. 5:257–289.

Margalef, R (1975) External factors and ecosystem stability. Schweizerische Zeitschrift fur Hydrologie. 37:102–107.

Margalef, R (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta. 1:493–509.

Margalef, R (1997) Turbulence and marine life. Scientia Marina. 61:109–123.

Marić, D, Ljubešić, Z, Godrijan, J, Viličić, D, Ujević, I, Precali, R (2011) Blooms of the potentially toxic diatom *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle in coastal waters of the northern Adriatic Sea (Croatia). Estuarine Coastal and Shelf Science. 92:323–331.

Marić, D, Kraus, R, Godrijan, J, Supić, N, 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.

McIntyre, A, Bé, AWH (1967) Modern coccolithophoridae of the atlantic ocean - I. Placoliths and cyrtoliths. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts. 14:561–597.

Medlin, LK, Sáez, AG, Young, JR (2008) A molecular clock for coccolithophores and implications for selectivity of phytoplankton extinctions across the K/T boundary. Marine Micropaleontology. 67:69–86.

Medlin, LK, Barker, GLA, Campbell, L, Green, JC, Hayes, PK, Marie, D, Wrieden, S, Vaulot, D (1996) Genetic characterisation of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). Journal of Marine Systems. 9:13–31.

Monti, M, Minocci, M, Milani, L, Fonda Umani, S (2012) Seasonal and interannual dynamics of microzooplankton abundances in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic Sea, Italy). Estuarine, Coastal and Shelf Science.

Montsant, A, Allen, AE, Coesel, S, Martino, AD, Falciatore, A, Mangogna, M, Siaut, M, Heijde, M, Jabbari, K, Maheswari, U, Rayko, E, Vardi, A, Apt, KE, Berges, JA, Chiovitti, A, Davis, AK, Thamatrakoln, K, Hadi, MZ, Lane, TW, Lippmeier, JC, Martinez, D, Parker, MS, Pazour, GJ, Saito, MA, Rokhsar, DS, Armbrust, EV, Bowler, C (2007) Identification and comparative genomic analysis of signaling and regulatory components in the diatom *Thalassiosira pseudonana*. Journal of Phycology. 43:585–604.

Mozetič, P (1993) The role of different phytoplankton size classes in biomass and production in the southern part of the Gulf of TriesteUniversity of Zagreb, Zagreb. 94.

Mozetič, P, Umani, SF, Cataletto, B, Malej, A (1998) Seasonal and inter-annual plankton variability in the Gulf of Trieste (northern Adriatic). ICES Journal of Marine Science. 55:711–722.

Mozetič, P, Francé, J, Kogovšek, T, Talaber, I, Malej, A (2012) Plankton trends and community changes in a coastal sea (northern Adriatic): Bottom-up vs. top-down control in relation to environmental drivers. Estuarine, Coastal and Shelf Science.

Not, F, Siano, R, Kooistra, WHCF, Simon, N, Vaulot, D, Probert, I (2012) Chapter One - Diversity and Ecology of Eukaryotic Marine Phytoplankton. U: Gwenaël, P, ed Advances in Botanical Research. vol. Volume 64. Academic Press, p. 1–53.

Not, F, Valentin, K, Romari, K, Lovejoy, C, Massana, R, Töbe, K, Vaulot, D, Medlin, LK (2007) Picobiliphytes: A marine picoplanktonic algal group with unknown affinities to other eukaryotes. Science. 315:253–255.

Okada, H, Honjo, S (1973) The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts. 20:355–374.

Okada, H, McIntyre, A (1977) Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic Oceans. Micropaleontology. 2:1–55.

Oren, A (2004) A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 54:1895–1902.

Orlić, M (1987) Oscillations of the inertia period on the Adriatic Sea shelf. Continental Shelf Research. 7:577–598.

Paasche, E (2001) A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions. Phycologia. 40:503–529.

Pannard, A, Claquin, P, Klein, C, Le Roy, B, Véron, B (2008) Short-term variability of the phytoplankton community in coastal ecosystem in response to physical and chemical conditions' changes. Estuarine Coastal and Shelf Science. 80:212–224.

Parke, M, Adams, I (1960) The motile (*Crystallolithus hyalinus* Gaarder & Markali) and non-motile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schiller. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 39:263–274.

Parsons, TR, Maita, Y, Lalli, CM (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press Toronto, 173.

Perch-Nielsen, K, b, : (1971) Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Coccolithen und verwandten Formen aus dem Eozän von Dänmark. Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs, København, 76.

Perty, M (1852) Zur Kenntniss kleinster Lebensformen. Jent & Reinart, Bern, 228

Phlips, E, Badylak, S, Christman, M, Lasi, M (2010) Climatic Trends and Temporal Patterns of Phytoplankton Composition, Abundance, and Succession in the Indian River Lagoon, Florida, USA. Estuaries and Coasts. 33:498–512.

Platt, T, Denman, KL (1980) Patchiness in phytoplankton distribution. U: Morris, I, ed The Physiological Ecology of Phytoplankton. University of California Press, Berkeley, p. 413–431.

Poulain, P-M, Cushman-Roisin, B (2001) Circulation. U: Cushman-Roisin, B, Gačić, M, Poulain, P-M, Artegiani, A, (ed.) Physical oceanography of the Adriatic Sea: Past, present and future. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 67–109.

Poulain, P-M, Raicich, F (2001) Forcings. U: Cushman-Roisin, B, Gačić, M, Poulain, P-M, Artegiani, A, (ed.) Physical oceanography of the Adriatic Sea: Past, present and future. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 45–65.

Poulain, P-M, Kourafalou, VH, Cushman-Roisin, B (2001) Northern Adriatic Sea. U: Cushman-Roisin, B, Gačić, M, Poulain, P-M, Artegiani, A, (ed.) Physical oceanography of the Adriatic Sea: Past, present and future. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 143–165.

Puškarić, S, Fowler, SW, Miquel, JC (1992) Temporal changes in particulate flux in the northern Adriatic Sea. Estuarine Coastal and Shelf Science. 35:267–287.

Raffi, I, Backman, J, Fornaciari, E, Pälike, H, Rio, D, Lourens, L, Hilgen, F (2006) A review of calcareous nannofossil astrobiochronology encompassing the past 25 million years. Quaternary Science Reviews. 25:3113–3137.

Raicich, F (1996) On the fresh balance of the Adriatic Sea. Journal of Marine Systems. 9:305–319.

Redfield, AC, Ketchum, BH, Richards, FA (1963) The influence of organisms on the composition of seawater. U: Hill, MN, ed The sea. vol. 2. Interscience, New York, p. 27–77.

Reinhardt, P (1971) Synopsis der Gattungen und Arten der mesozoischen Coccolithen und anderer kalkiger Nannofossilien. Teil III. Freiberger Forschh, 41.

Revelante, N (1985/1986) A catalogue of phytoplankton reported from the Rovinj area of the Northern Adriatic. Thalassia Jugoslavia. 21/22:139-169.

Revelante, N, Gilmartin, M (1976) Temporal succession of phytoplankton in the northern Adriatic. Journal of Sea Research. 10:377–396.

Revelante, N, Gilmartin, M (1983) The phytoplankton of the Adriatic Sea: community structure and characteristics. Thalassia Jugoslavia. 19:303–318.

Reynolds, C, Dokulil, M, Padisák, J (2000) Understanding the assembly of phytoplankton in relation to the trophic spectrum: where are we now? Hydrobiologia. 424:147–152.

Reynolds, CS (1993) Scales of disturbance and their role in plankton ecology. Hydrobiologia. 249:157–171.

Rigual-Hernández, AS, Bárcena, MA, Sierro, FJ, Flores, JA, Hernández-Almeida, I, Sanchez-Vidal, A, Palanques, A, Heussner, S (2010) Seasonal to interannual variability and geographic distribution of the silicoflagellate fluxes in the Western Mediterranean. Marine Micropaleontology. 77:46–57.

Russo, A, Maccaferri, S, Djakovac, T, Precali, R, Degobbis, D, Deserti, M, Paschini, E, Lyons, DM (2005) Meteorological and oceanographic conditions in the northern Adriatic Sea during the period June 1999–July 2002: Influence on the mucilage phenomenon. Science of the Total Environment. 353:24–38.

Sáez, AG, Probert, I, Geisen, M, Quinn, P, Young, JR, Medlin, LK (2003) Pseudo-cryptic speciation in coccolithophores. Proceedings of the National Academy of Sciences. 100:7163–7168.

Santini, M (1995) Ekološke značajke kokolitoforida (nanofitoplankton) i njihova uloga u primarnoj proizvodnji sjevernog JadranaSveučilište u Zagrebu, Zagreb. 81.

Schiller, J (1913) Vorlauflge Ergebnisse der Phytoplankton-untersuchungen auf den Fahrten S. M. S. "Naiade" in der Adria. Aus den Sitzungsberichten der Kaisserl Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathem-naturw. 122:1–11.

Schiller, J (1925a) Die plantonischen Vegetationen des Adriatischen Meeres. A. Die Coccolithophoriden-Vegetation in der Jahren 19911-14. Archiv für Protistenkunde. 51:1–130.

Schiller, J (1925b) Die plantonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. B. Chrysomonadina, Heterokontae, Cryptomonadina, Eugleninae, Volvocales. 1. Systematischer. Archiv für Protistenkunde. 53:59–123.

Schiller, J (1930) Coccolithineae. Akad. Verlag, Leipzig, 273.

Schiller, J (1937) Dinoflagellatae (Peridineae). Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 590.

Schmidt, O (1870) Über Coccolithen und Rhabdolithen. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Abt. 1. 62:669–682.

Schwarz, EHL (1894) Coccoliths. Annals and Magazine of Natural History. 14:342–346.

Shon, D-H, Shin, K-S, Jang, P-G, Kim, Y-O, Chang, M, Kim, W-S (2008) Effect of thermal stratification and mixing on phytoplankton community structure in the Western Channel of the Korea Strait. Ocean and Polar Research. 30:261–275.

Sieburth, JM, Smetacek, V, Lenz, J (1978) Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnology and Oceanography. 23:1256–1263.

Silva, A, Palma, S, Moita, MT (2008) Coccolithophores in the upwelling waters of Portugal: Four years of weekly distribution in Lisbon bay. Continental Shelf Research. 28:2601–2613.

Silva, PC, Throndsen, J, Eikrem, W (2007) Revisiting the nomenclature of Haptophytes. Phycologia. 46:471–475.

Simon, N, Cras, A-L, Foulon, E, Lemée, R (2009) Diversity and evolution of marine phytoplankton. Comptes Rendus Biologies. 332:159–170.

Smayda, T (1980) Phytoplankton species succession. U: Morris, I, ed The physiological ecology of phytoplankton. vol. 7. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 493–570.

Smayda, TJ (2002) Adaptive ecology, growth strategies and the global bloom expansion of dinoflagellates. Journal of Oceanography. 58:281–294.

Supić, N, Orlić, M (1999) Seasonal and interannual variability of the northern Adriatic surface fluxes. Journal of Marine Systems. 20:205–229.

Sverdrup, HU (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. ICES Journal of Marine Science. 18:287–295.

Takano, Y, Hagino, K, Tanaka, Y, Horiguchi, T, Okada, H (2006) Phylogenetic affinities of an enigmatic nannoplankton, *Braarudosphaera bigelowii* based on the SSU rDNA sequences. Marine Micropaleontology. 60:145–156.

Tilman, D (1977) Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. Ecology. 58:338–348.

Tilman, D, Kilham, SS, Kilham, P (1982) Phytoplankton Community ecology: The role of limiting nutrients. Annual Review of Ecology and Systematics. 13:349–372.

Tomas, CR (1997) Identifying marine phytoplankton. Academic Press, San Diego, 858.

Totti, C, Civitarese, G, Acri, F, Barletta, D, Candelari, G, Paschini, E, Solazzi, A (2000) Seasonal variability of phytoplankton populations in the middle Adriatic sub-basin. Journal of Plankton Research. 22:1735–1756.

Townsend, DW, Keller, MD, Holligan, PM, Ackleson, SG, Balch, WM (1994) Blooms of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* with respect to hydrography in the Gulf of Maine. Continental Shelf Research. 14:979–1000.

Triantaphyllou, MV, Dimiza, MD (2003) Verification of the Algirosphaera robusta-Sphaerocalyptra quadridentata (cocolithophores) life-cycle association. Journal of Micropalaeontology. 22:107–111.

Tyrell, T, Merico, A (2004) *Emiliania huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them. U: Thierstein, HR, Young, JR, (ed.) Coccolithophores: from molecular processes to global impact. Springer-Verlag, Berlin, p. 75–98.

Uitz, J, Claustre, H, Griffiths, FB, Ras, J, Garcia, N, Sandroni, V (2009) A phytoplankton class-specific primary production model applied to the Kerguelen Islands region (Southern Ocean). Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 56:541–560.

Utermöhl, H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen des Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 9:1–38.

Van der Wal, P, Kempers, RS, Veldhuis, MJW (1995) Production and downward flux of organic matter and calcite in a North Sea bloom of the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. Marine Ecology Progress Series. 126:247–265.

Vandermeer, J, Stone, L, Blasius, B (2001) Categories of chaos and fractal basin boundaries in forced predator-prey models. Chaos, Solitons & Fractals. 12:265–276.

Varela, M, Prego, R, Pazos, Y (2008) Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass, primary production and community structure in the Pontevedra Ria (NW Iberian Peninsula): oceanographic periods and possible response to environmental changes. Marine Biology. 154:483–499.

Veldhuis, MJW, Kraay, GW (1990) Vertical distribution and pigment composition of a picoplanktonic prochlorophyte in the subtropical North Atlantic: a combined study of HPLC-analysis of pigments and flow cytometry Marine Ecology Progress Series. 68:121–127.

Vilibić, I, Supić, N (2005) Dense water generation on a shelf: the case of the Adriatic Sea. Ocean Dynamics. 55:403–415.

Viličić, D, Marasović, I, Mioković, D (2002) Checklist of phytoplankton in the eastern Adriatic Sea. Acta Botanica Croatica. 61:57–91.

Viličić, D, Bosak, S, Burić, Z, Caput-Mihalić, K (2007) Phytoplankton seasonality and composition along the coastal NE Adriatic Sea during the extremely low Po River discharge in 2006. Acta Botanica Croatica. 66:101–115.

Viličić, D, Djakovac, T, Burić, Z, Bosak, S (2009a) Composition and annual cycle of phytoplankton assemblages in the northeastern Adriatic Sea. Botanica Marina. 52:291–305.

Viličić, D, Kuzmić, M, Bosak, S, Šilović, T, Hrustić, E, Burić, Z (2009b) Distribution of phytoplankton along the thermohaline gradient in the north-eastern Adriatic channel; winter aspect. Oceanologia. 51:495–513.

Wallich, GC (1861) Remarks on some novel phases of organic life, and on the boring powers of minute annelids, at great depths in the sea. Annals and Magazine of Natural History. 8:52–58

Wallich, GC (1877) Observations on the coccosphere. Annals and Magazine of Natural History. 19:342–350.

Weithoff, G, Walz, N, Gaedke, U (2001) The intermediate disturbance hypotesis - species diversity or functional diversity? Journal of Plankton Research. 23:1147–1155.

Wendler, J, Willems, H (2002) Distribution pattern of calcareous dinoflagellate cysts across the Cretaceous–Tertiary boundary (Fish Clay, Stevns Klint, Denmark): Implications for our understanding of species-selective extinction. GSA Special Papers. 356:265–275

Wetz, MS, Wheeler, PA (2003) Production and partitioning of organic matter during simulated phytoplankton blooms. Limnology and Oceanography. 48:1808–1817.

Winter, A, Reiss, Z, Luz, B (1979) Distribution of living coccolithophore assemblages in the Gulf of Elat ('Aqaba). Marine Micropaleontology. 4:197–223.

Young, JR (1994) Variation in *Emiliania huxley*i coccolith morphology in samples from the Norwegian EHUX experiment, 1992. Sarsia. 79:417–425.

Young, JR, Bown, PR (1991) An ontogenetic sequence of coccoliths from the Late Jurassic Kimmeridge Clay of England. Palaeontology. 34:843–850.

Young, JR, Westbroek, P (1991) Genotypic variation in the coccolithophorid species *Emiliania huxleyi*. Marine Micropaleontology. 18:5–23.

Young, JR, Bown, PR (1997) Cenozoic calcareous nannoplankton classification. Journal of Nannoplankton Research. 19:36–47.

Young, JR, Jordan, RW, Cros, L (1998) Notes on nannoplankton systematics and life-cycles: *Ceratolithus cristatus*, *Neosphaera coccolithomorpha* and *Umbilicosphaera sibogae*. Journal of Nannoplankton Research. 20:89–99.

Young, JR, Davis, SA, Bown, PR, Mann, S (1999) Coccolith ultrastructure and biomineralisation. Journal of Structural Biology. 126:195–215.

Young, JR, Didymus, JM, Brown, PR, Prins, B, Mann, S (1992) Crystal assembly and phylogenetic evolution in heterococcoliths. Nature. 356:516–518.

Young, JR, Geisen, M, Cros, L, Kleijne, A, Probert, I, Sprengel, C, Ostergaard, JB (2003) A guide to extant coccolithophore taxonomy. Journal of Nannoplankton Research. Special Issue, 1:124.

8. ŽIVOTOPIS I POPIS OBJAVLJENIH RADOVA

„All you have to do is play one note. But it needs to be the right note.“ - Herbie Hancock

8. Životopis i popis objavljenih radova

8.1. Životopis

Jelena Godrijan rođena je 19. veljače 1982. godine u Zagrebu gdje je i završila osnovnu i srednju školu, te je 2000. godine upisala studij biologije na Sveučilištu u Zagrebu. Diplomirala 2005. godine s diplomskim radom „Nanofitoplankton Rogozničkog jezera“ pod vodstvom prof. dr. sc. Damira Viličića.

Od 2006. godine zaposlena je kao stručni suradnik u Laboratoriju za procese u ekosustavu mora u Centru za istraživanje mora Instituta Ruđer Bošković u Rovinju. Poslijediplomski studij smjera Oceanologije upisala je 2007. godine na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu. Od 2009. godine zaposlena je u statusu znanstvenog novaka na projektu „Mehanizam dugoročnih promjena u ekosustavu sjevernog Jadrana. Doktorski rad „Značaj, bioraznolikost i dinamika kokolitoforida u obalnom području istočnog dijela sjevernog Jadrana“ je izradila pod vodstvom dr.sc. Roberta Precalija.

Aktivno je radila na brojnim domaćim i stranim projektima. Član je The International Nannoplankton Association, Phycological Society of America, British Phycological Society i Hrvatskog biološkog društva. Koautor je 16 znanstvenih radova koje citira Current Contents, jedne uredničke knjige te brojnih sažetka u zbornicima znanstvenih skupova. Glavno područje interesa joj je ekologija, fiziologija i taksonomija morskog fitoplanktona.

8.2. Popis objavljenih radova

Originalni znanstveni radovi koje citira current contents:

1. Imešek, M., Pleše, B., Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Klautau, M., Ćetković, H. (2014). Integrative taxonomy of four *Clathrina* species of the Adriatic Sea, with the first formal description of *Clathrina rubra* Sarà, 1958. Organisms Diversity and Evolution: 14, 21–29.
2. Gašparović, B., Godrijan, J., Frka, S., Tomažić, I., Penezić, A., Marić, D., Djakovac, T., Ivančić, I., Paliaga, P., Lyons, D., Precali, R., Tepić, N. (2013) Adaptation of marine

plankton to environmental stress by glycolipid accumulation. Marine environmental research: 92, 120–132.

3. Orlić, S., Najdek, M., Supić, N., Ivančić, I., Fuks, D., Blažina, M., Šilović, T., Paliaga, P., Godrijan, J., Marić, D. (2013) Structure and variability of microbial community at transect crossing a double gyre structure (north-eastern Adriatic Sea). Aquatic microbial ecology: 69, 193–203.

4. Viličić, D., Kuzmić, M., Tomažić, I., Ljubešić, Z., Bosak, S., Precali, R., Djakovac, T., Marić, D., Godrijan, J. (2013). Northern Adriatic phytoplankton response to short Po River discharge pulses during summer stratified conditions. Marine Ecology an Evolutionary Perspective: 34, 451–466.

5. Marić, D., Frka, S., Godrijan, J., Tomažić, I., Penezić, A., Djakovac, T., Vojvodić, V., Precali, R., Gašparović, B. (2013) Organic matter production during late summer-winter period in a temperate sea, Continental shelf research: 55, 52–65.

6. Godrijan, J., Marić, D., Tomažić, I., Precali, R., Pfannkuchen, M. (2012) Seasonal phytoplankton dynamics in the coastal waters of the north-eastern Adriatic Sea. Journal of sea research: 74, 1–13.

7. Ivančić, I., Godrijan, J., Pfannkuchen, M., Marić, D., Gašparović, B., Djakovac, T., Najdek, M., (2012) Survival mechanisms of phytoplankton in conditions of stratification induced deprivation of orthophosphate: Northern Adriatic case study. Limnology and oceanography: 57, 1721–1731.

8. Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Iveša, Lj., Kružić, P., Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Dello Iacovo, E., Fattorusso, E., Forino, M., Tartaglione, L., Godrijan, M. (2012) Toxin producing *Ostreopsis* cf. *ovata* are likely to bloom undetected along coastal areas. Environmental science & technology: 46, 5574–5582.

9. Godrijan, J., Marić, D., Imešek, M., Janeković, I., Schweikert, M., Pfannkuchen, M. (2012) Diversity, occurrence, and habitats of the diatom genus *Bacteriastrum* (Bacillariophyta) in the northern Adriatic Sea, with the description of *B. jadranum* sp. nov. Botanica marina: 55, 415–426.

10. Fuks, D., Ivančić, I., Najdek, M., Lučić, D., Njire, J., Godrijan, J., Marić, D., Šilović, T., Paliaga, P., Blažina, M., Precali, R., Orlić, S. (2012) Changes in the planktonic community

structure related to trophic conditions: the case study of the northern Adriatic Sea. Journal of marine systems: 96/97, 95–102.

11. Marić, D., Kraus, R., Godrijan, J., Supić, N., Đakovac, 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.

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

13. Frka, S., Gašparović, B., Marić, D., Godrijan, J., Djakovac, T., Vojvodić, V., Dautović, J., Kozarac, Z. (2011) Phytoplankton driven distribution of dissolved and particulate lipids in a semi-enclosed temperate sea (Mediterranean): Spring to summer situation. Estuarine, Coastal and Shelf Science: 93, 290–304.

14. Marić, D., Ljubešić, Z., Godrijan, J., Viličić, D., Ujević, I., Precali, R. (2011): Blooms of the potentially toxic diatom *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle in coastal waters of the northern Adriatic Sea (Croatia). Estuarine, Coastal and Shelf Science: 92, 323–331.

15. Pletikapić, G., Mišić Radić, T., Hozić Zimmermann, A., Svetličić, V., Pfannkuchen, M., Marić, D., Godrijan, J., Žutić, V. (2011): AFM imaging of extracellular polymer release by marine diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reiman & J.C. Lewin. Journal of molecular recognition: 24, 436–445.

16. Pfannkuchen, M., Marić, D., Godrijan, J., Fritz, G., Brummer, F., Jaklin, A., Hamer, B., Batel, R (2009): Sponges (Porifera) and eukaryotic, unicellular plankton. A case study on *Aplysina aerophoba*, Nardo 1886 in the Northern Adriatic. Journal of experimental marine biology and ecology: 382, 40–46.

Uredničke knjige:

1. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Zrinka; Godrijan, Jelena; Marić Pfannkuchen, Daniela (ur.). Zagreb: Croatian Botanical Society, 2014 (zbornik)

Sažetci u zbornicima skupova s domaćom ili međunarodnom recenzijom:

1. Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Ivančić, I., Precali, R., Pfannkuchen, M. (2014): Marine diatoms overcoming the phosphorus limitation: the Northern Adriatic case study. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Z., Godrijan, J. & Marić Pfannkuchen, D. (eds). Zagreb: Croatian Botanical Society, 26 (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).
2. Marić Pfannkuchen, D., Godrijan, J., Pfannkuchen, M., Ljubešić, Z., Polović, D., Precali, R. (2014): Are the potentially toxic *Pseudo-nitzschia* populations found in the Adriatic geographically and genetically isolated. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Z., Godrijan, J. & Marić Pfannkuchen, D. (Eds.). Zagreb: Croatian Botanical Society, 39 (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).
3. Mejdandžić, M., Ljubešić, Z., Ivanković, T., Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Hrenović, J. (2014): Colonization of diatoms and bacteria on artificial substrates in the marine environment. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Z., Godrijan, J. & Marić Pfannkuchen, D. (eds). Zagreb: Croatian Botanical Society, 40 (predavanje,međunarodna recenzija,sažetak).
4. Nenadović, T., Ljubešić, Z., Šarčević, T., Čižmek, H., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Pfannkuchen, M. (2014): Development of periphytic diatoms on artificial substrates in the eastern Adriatic Sea. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Z., Godrijan, J. & Marić Pfannkuchen, D. (Eds.). Zagreb: Croatian Botanical Society, 44 (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).
5. Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Kusber, W.-H. Zimmermann, J., Dröge, G., Enke, N., Abarca, N., Jahn, R. (2014): Diatom species from the northern Adriatic: Life cell cultures, voucher material and DNA-Banks. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting. Ljubešić, Z., Godrijan, J. & Marić Pfannkuchen, D. (Eds.). Zagreb: Croatian Botanical Society, 48 (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).
6. Polović, D., Ljubešić, Z., Marić Pfannkuchen, D., Godrijan, J., Pfannkuchen, M., Bosak, S., Viličić, D., (2014): Potentially toxic diatom genus *Pseudo-nitzschia* in the eastern Adriatic sea. Abstract book of the 8th Central European Diatom Meeting / Ljubešić, Z., Godrijan, J. &

Marić Pfannkuchen, D. (Eds.). Zagreb: Croatian Botanical Society, 50 (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

7. Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Droege, G., Kusber, W.H., Zimmermann, J., Enke, N., Abarca, N., Jahn, R. (2013): Access to the planktonic biodiversity of the northern Adriatic. BioSyst. EU 2013 Global systematics! Abstract book. Kroh, A., Berning, B., Haring, E., Harzhauser, M., Sattmann, H., Walochnik, J., Zimmermann, D., Zuschin, M., (Eds.). - Vienna, Austria, 164–165. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

8. Wolf, L., Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić Pfannkuchen, D., Brümmer, F. (2013): Integrative taxonomy of marine organisms: A case study of diatoms and porifera. 3rd International Workshop "Research in Shallow Marine and Fresh Water Systems". Bremen, Njemačka. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

9. Marić, D., Godrijan, J., Kraus, R., Precali, R. (2011): Phytoplankton response to climatic and anthropogenic influence in the northern Adriatic during last four decades. 46th European Marine Biology Symposium Book of Abstracts. Travizi, A., Iveša, Lj., Fafanđel, M.(eds.) Rovinj, 40. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

10. Marić, D., Godrijan, J., Ljubešić, Z., Pfannkuchen, M. (2011): Morphology, phylogeny and diversity of the diatom genus Pseudo-nitzschia in the northern Adriatic Sea. 46th European Marine Biology Symposium Book of Abstracts. Travizi, A., Iveša, Lj., Fafanđel, M. (eds.) Rovinj, 88. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

11. Godrijan, J., Bosak, S., Šilović, T., Marić, D., Pfannkuchen, M., Precali, R. (2011): Phytoplankton community dynamics in the coastal north-eastern Adriatic Sea. 46th European Marine Biology Symposium Book of Abstracts. Travizi, A., Iveša, Lj., Fafanđel, M. (eds.) Rovinj, 27. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

12. Godrijan, J., Young, J., Marić, D., Pfannkuchen, M. (2011): Coccolithophorida: Species diversity in the Northern Adriatic. 46th European Marine Biology Symposium Book of Abstracts. Travizi, A., Iveša, Lj., Fafanđel, M. (Eds.). Rovinj, 79. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

13. Imešek, M., Pleše, B., Pfannkuchen, M., Godrijan, J., Marić, D., Ćetković, H. (2011): Sponges of the genus *Clathrina* from the northeastern Adriatic. 46th European Marine

Biology Symposium Book of Abstracts. Travizi, A., Iveša, Lj., Fafanđel, M. (eds.) Rovinj, 81. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

14. Marić, D., Godrijan, J., Kraus, R., Precali, R. (2010): Fluctuations in the abundance and composition of microphytoplankton off shore Rovinj (the northern Adriatic Sea) in the period 1972-2009. Variazioni temporali e tendenze nelle caratteristiche meteorologiche ed oceanografiche dell'Adriatico settentrionale: la situazione nel Golfo di Trieste, Giani, M. (Ed.). Trst, 25. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

15. Godrijan, J., Marić, D., Pfannkuchen, M., Đakovac, T., Degobbis, D., Precali, R. (2010): Phytoplankton community structure and succession along the eastern part of the northern Adriatic Sea. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 39. CIESM-39th Congress, 367. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

16. Marić, D., Godrijan, J., Pfannkuchen, M., Đakovac, T., Precali, R. (2010): Diversity and abundance patterns of phytoplankton in coastal waters of the northern Adriatic. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 39. CIESM-39th Congress, 387. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

17. Marić, D., Godrijan, J., Ljubešić Z., Precali R. (2010): About the dangers of taking a closer look. The toxic species *Pseudo-nitzschia calliantha* discovered in the northern Adriatic. Abstract of the 4th Central European Diatom Meeting (4th CE-DIATOM), Kusber, W-H. &Jahn, R. (Eds.): Botanic Garden and Botanic Museum Berlin-Dahlem, 37. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

18. Pfannkuchen, M., Marić, D., Godrijan, J., Precali, R., Jahn, R., Gemeinholzer, B., Zimmermann, J., Batel, R. (2010): A regularly occurring domination of *Skeletonema* sp. in the winter phytoplankton of the northern Adriatic Sea. How to resolve the species? Abstract of the 4th Central European Diatom Meeting (4th CE-DIATOM), Kusber, W.-H. and Jahn, R. (Eds.): Botanic Garden and Botanic Museum Berlin-Dahlem, 37. (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

19. Young, J. R., Hagino, K., Bown, P. R., Godrijan, J. (2010) Coastal coccolithophores and K/T boundary. INA13 Abstract Volume. 118 (predavanje, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

20. Godrijan, J., Marić, D., Pfannkuchen, M., Bosak, S., Đakovac, T., Degobbis, D., Precali, R. (2009): Coccolithophorid observation in the coastal Northern Adriatic Sea. Proceeding of abstracts of the 10th Croatian Biological Congress, 14th-20th September 2009 Osijek, V. Besendorfer, et al. (Eds.). Zagreb, 218–219. (predavanje, domaća recenzija, sažetak, znanstveni).

21. Marić, D., Godrijan, J., Pfannkuchen, M., Burić, Z., Jahn, R., Precali, R. (2009): Winter bloom of *Skeletonema costatum* 2009. Do we know what is actually blooming? Proceeding of abstracts of the 10th Croatian Biological Congress, 14th-20th September 2009 Osijek, V. Besendorfer, et al. (Eds.). Zagreb, 226–227. (predavanje, domaća recenzija, sažetak, znanstveni).

22. Pfannkuchen, M., Marić, D., Godrijan, J., Fritz, G., Brümmer, F., Jaklin, A., Hamer, B., Batel, R. (2009): How do sponges live? Recent insights from *Aplysina aerophoba* Nardo 1886. Proceeding of abstracts of the 10th Croatian Biological Congress, 14th-20th September 2009 Osijek, V. Besendorfer, et al. (Eds.). Zagreb, 162. (predavanje, domaća recenzija, sažetak, znanstveni).

23. Burić, Z., Bosak, S., Marić, D., Godrijan, J., Viličić, D., Kralj, K., Peharec, P. (2008): Taxonomical study of *Pseudo-nitzschia* species in the eastern Adriatic Sea. 20th International Diatom Symposium, Abstract Book, Jasprica, N., Car, A., Čalić, M. (Eds.). Dubrovnik: University of Dubrovnik, 115. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

24. Godrijan, J., Burić, Z., Marić, D., Bosak, S., Peharec, P., Đakovac, T. (2008): *Pseudo-nitzschia* and *Chaetoceros* bloom in the coastal waters of Istrian peninsula, Northern Adriatic Sea. 20th International Diatom Symposium Abstract Book, Jasprica, N., Car, A., Čalić, M. (Eds.). Dubrovnik: University of Dubrovnik, 137. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

25. Marić, D., Burić, Z., Godrijan, J., Bosak, S., Đakovac, T., Peharec, P. (2008): The occurrence of potentially toxic *Pseudo-nitzschia calliantha* in the coastal waters of the Northern Adriatic Sea. 20th International Diatom Symposium Abstract Book , Jasprica, N., Car, A., Čalić, M. (Eds.): University of Dubrovnik, 182. (poster, međunarodna recenzija, sažetak, znanstveni).

26. Kraus, R., Smodlaka, N., Degobbis, D., Precali, R., Đakovac, T., Godrijan, J., Marić, D. (2007): Phytoplankton in the northern Adriatic Sea from 1972 to 2006. Chapman Conference

on Long Time-Series Observations in Coastal Ecosystems: Comparative Analyses of Phytoplankton Dynamics on Regional to Global Scales, Cloern, J. E. and Smodlaka, N. (Eds.). Rovinj, 44–45. (predavanje,međunarodna recenzija,sažetak,znanstveni).

27. Godrijan, J., Burić, Z., Kralj, K., Gligora, M., Caput, K., Acs, E., Kiss, K., Ciglenečki, I. (2006): Taxonomical study of phytoplanktonic diatoms in the marine lake (Rogoznica, eastern Adriatic coast). Proceedings of the 2nd Croatian Congress on Microscopy with International Participation Gajović, S. (ur.). Zagreb: Croatian Society for Electron Microscopy, 209–210 (poster, domaća recenzija, sažetak, znanstveni).