Učinci hipoksije na pridnenu makrofaunu

Thür, Edi

Undergraduate thesis / Završni rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:226:949656

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

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

Repository / Repozitorij:

Repository of University Department of Marine Studies

SVEUČILIŠTE U SPLITU

SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA

PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I EKOLOGIJA MORA

Edi Thür

UČINCI HIPOKSIJE NA PRIDNENU MAKROFAUNU

Završni rad

Split, rujan 2018.

SVEUČILIŠTE U SPLITU

SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA

PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I EKOLOGIJA MORA

UČINCI HIPOKSIJE NA PRIDNENU MAKROFAUNU

Završni rad

Predmet: Ekologija pridnenih životnih zajednica

Mentor:

Doc. dr. sc. Mirela Petrić

Student:

Edi Thür

Split, rujan 2018.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Splitu
Sveučilišni odjel za studije mora
Preddiplomski studij Biologija i ekologija mora

Završni rad

UČINCI HIPOKSIJE NA PRIDNENU MAKROFAUNU

Edi Thür

Sažetak

Hipoksija je stanje smanjene koncentracije kisika na nekom području. Poznato je da 21% svih plinova u atmosferi čini kisik, ali koncentracija otopljenog kisika u morskoj vodi znatno je niža i iznosi otprilike 1% te varira lokalno, ovisno o prisutnosti fotosintetskih organizama i relativnoj udaljenosti od površine. Smanjenje kisika je fenomen koji se pojavljuje u vodenim sredinama i dovodi do točke gdje postaje štetno za vodene organizme koji žive u tim područjima. Hipoksija dovodi do smanjene reprodukcije riba te konačno njihove velike smrtnosti. Hipoksija je najčešće posljedica eutrofikacije, unosa dodatnih nutrijenata, te cvjetanja fitoplanktona. Da bi se prethodno oštećeni ekosustav vratio u ravnotežu, prvenstveno treba riješiti problem eutrofikacije i pronaći načine kako smanjiti unos dodatnih nutrijenata.

(27 stranica, 8 slika, 3 tablice, 46 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: kisik, hipoksija, ekosustav, eutrofikacija, makrobentos

Mentor: Doc. dr. sc. Mirela Petrić

Ocjenjivači: 1. Doc. dr. sc. Zvjezdana Popović Perković
2. Doc. dr. sc. Mirela Petrić
3. Doc. dr. sc. Željka Trumbić

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Split
Department of Marine Studies
Undergraduate study Marine Biology and Ecology

BSc Thesis

EFFECTS OF HYPOXIA ON BENTHIC MACROFAUNA

Edi Thür

Abstract

Hypoxia is a condition of reduced oxygen concetration in some area. It is known that 21% of all gases in the atmosphere is oxygen, but the concentration of dissolved oxygen in seawater is considerably lover and is about 1% and varies locally, depending on the presence of photosynthetic organisms and the relative distance from the surface. Oxygen depletion is a phenomenon that occurs in aquatic media and leads to a place where it becomes harmful for aquatic organisms living in those areas. Hypoxia leads to reduced fish reproduction and finally their high mortality. Hypoxia is most likely a result of eutrophication, additional entry of nutrients and phytoplankton blooms. To restore previously damaged ecosystem to equilibrium, the problem of eutrophication must be solved and we must find ways of how to reduce the intake of additional nutrients.

(27 pages, 8 figures, 3 tables, 46 references, original in: Croatian)

Keywords: oxygen, hypoxia, ecosystem, eutrophication, macrobenthos

Supervisor: Mirela Petrić, PhD / Assistant Professor

Reviewers: 1. Zvjezdana Popović Perković, PhD / Assistant Professor
2. Mirela Petrić, PhD / Assistant Professor
3. Željka Trumbić, PhD / Assistant Professor

SADRŽAJ:

1. UVOD 1
1.1. Mjerenje kisika 5
2. RAZRADA TEME 7
2.1.Odgovori faune na hipoksiju 7
2.1.1.Odgovor na razini jedinke 7
2.1.2. Odgovor na razini zajednice 16
2.2. Hipoksija i procesi u sedimentu 20
2.3. Procesi oporavka nakon hipoksije 20
3. ZAKLJUČCI 23
4. LITERATURA 24

1. UVOD

Hipoksija je rastući globalni problem kojeg je 1957. godine Margaretha Brongersma-Sanders (1957) dokumentirala diljem svijeta. Hipoksija je fenomen smanjene koncentracije kisika u vodenom stupcu, i to smanjene na razinu koja više ne podržava fiziološke potrebe organizama, dok anoksija predstavlja potpuno odsutsvo kisika u okolišu. Hipoksija i anoksija uglavnom su povezane s dnom mora i oceana, ali zona minimalnog kisika (engl. *oxygen minimum zone* - OMZ) može se očitovati i u srednje dubokim vodenim stupcima, što je tipično za otvorene oceane, ali zabilježeno i za obalna područja (Diaz i Rosenberg, 1995).

Hipoksični i anoksični okoliši nisu nedavni fenomeni jer postoje i stariji zapisi koji su pratili koncentracije kisika koje su se mijenjale tijekom godina kada su se obnavljali antički bazeni. Neki od hipoksičnih i anoksičnih sustava i događaja koje je Brongersma-Sanders (1957) opisala izgledaju kao ponavljajuće dugoročne situacije koje se odvijaju na određenom području (primjerice u Crnom moru). Brongersma-Sanders nije spomenula mnoge europske sustave koji su trenutačno poznati kao oni koje pogađa hipoksija i anoksija iako postoje podatci koji sežu sve do prijelaza stoljeća, primjerice za Baltičko more i tjesnac Skagerrak (tjesnac između Skandinavije i Jyllanda, koji povezuje Sjeverno more s tjesnacem Kattegatom i Baltičkim morem) (Rosenberg, 1976).

Iako su hipoksična i anoksična područja postojala tijekom geološkog vremena, čini se da se danas njihova pojava u plitkim obalnim i estuarijskim područjima naglo povećava, i to prvenstveno djelovanjem čovjeka (Slika 1). Smatra se da je hipoksija oblik antropogene degradacije okoliša, a tipično se pojavljuje tijekom ljetnih mjeseci kao posljedica ispiranja hranjiva s kopna, cvatnji algi, visoke respiracije bentosa i stratifikacije vodenog stupca (Seitz i sur., 2009). Posljedice mnogih ljudskih aktivnosti mnogo su se puta manifestirale kao problem slabog otpuštanja kisika na dnu. Čini se da je količina kisika koja je inače dostupna u estuarijskim i obalnim ekosustavima sada pogotovo ugrožena eutrofikacijom (procesom obogaćivanja morskog okoliša hranjivima) koja je posljedica djelovanja čovjeka. Područje hipoksičnih i anoksičnih pridnenih slojeva čak se povećava unutar sustava koji su u prošlosti označeni kao ranjivi na promjene koncentracije otopljenog kisika. Tijekom proteklih dvadeset godina područje sjeverozapadnog dijela Crnog mora, najvećeg anoksičnog sustava na Zemlji koje je već prije bilo pod jakim utjecajem hipoksije i anoksije, drastično se povećalo. Slična hipoksična i anoksična pridnena voda pojavljivala se u Baltičkom moru i zaljevu Chesapeake na istočnoj obali Sjedinjenih Američkih Država u Atlanskom oceanu. Eutrofikacija djeluje

kao faktor pojačavanja hipoksije i anoksije, a kada je povezana s nepovoljnim meteorološkim i hidrodinamičkim uvjetima, hipoksija se povećava u učestalosti i ozbiljnosti. Zabilježeni su mnogi ekosustavi kod kojih je zabilježena značajna hipoksija, a povećano vrijeme izlaganja niskim koncentracijama ili daljnjem smanjenju kisika može dovesti do stalnih promjena u pridnenim zajednicama te privremenog ili trajnog kolapsa ribljeg fonda (Tablica 1) (Diaz i Rosenberg, 1995).



Slika 1. Estuarijska i obalna područja (crveno) zabilježene hipoksije diljem svijeta (https://gulfhypoxia.net/about-hypoxia).

Tablica 1. Razine hipoksije izmjerene tijekom masovnog pomora pridnenih životnih zajednica (Diaz i Rosenberg, 1995).

Područje	Kritična koncentracija kisika
Gullmarsfjord - švedska zapadna obala	0,8 – 0,2 ml/l
Sjeverno more, Danska - Njemačka	0,7 ml/l
Zaljev Kiel, Njemačka	1,0 ml/l
Kattegat, Švedska - Danska	1,0 – 0,9 ml/l
Louisiana - Teksas, kontinentalni šelf	1,4 ml/l

Ako se koncentracije otopljenog kisika čak i malo smanje, katastrofalni događaji mogu obuzeti pogođene ekosustave i izmijeniti produktivnost i abundanciju ribljih vrsta koje su važne za ribarstvo. Teško je reći kada će i pri kojoj niskoj razini otopljenog kisika doći do trajnih oštećenja u ekosustavima pogođenim hipoksijom, ali do danas ne postoji niti jedan veliki ekosustav koji se oporavio nakon razvoja fatalne hipoksije ili anoksije. Jedina iznimka mogu biti mali ekosustavi u kojima su koncentracije otopljenog kisika prestale opadati i

oporavak je započeo naseljavanjem organizama iz susjednih područja koja tada nisu bila pogođena hipoksijom (Rosenberg, 1976).

Pojava širenja hipoksije i anoksije dalje dovodi do značajnih strukturalnih promjena u pridnenim zajednicama i direktno utječe na povezivanje bentosa i pelagijala. Vraćanje ekosustava u ravnotežu i ukidanje trenda povećanja anoksičnih i hipoksičnih uvjeta rezultirat će prvenstveno u rješavanju velikog globalnog problema obalne eutrofikacije i pronalaženja načina kako smanjiti unos dodatnih hranjivih tvari u estuarijska i obalna područja. Ne postoji niti jedan drugi ekološki parametar od takve važnosti za obalne morske ekosustave koji se tako dramatično promijeni u tako kratkom razdoblju kao koncentracija otopljenog kisika. Čak i ako bentoski beskralježnjaci i ribe mogu učinkovito obraditi i iskoristiti višak unesenog organskog ugljika koji dolazi do dobro „prozračenog“ dna, utjecaj hipoksije se širi i u pliće vode te može posredno uvelike naštetiti i ribljem fondu. Ukoliko se ne poduzmu nikakve mjere smanjivanja ili zaustavljanja primarnog uzroka niske koncentracije otopljenog kisika i razgradnje produkata primarne proizvodnje povezane s eutrofikacijom, tada će produktivnost obalnih i estuarijskih područja biti trajno promijenjena. Ukoliko bi unos dodatnih hranjivih tvari u more bio značajno smanjen, a nakon toga uslijedilo povećanje koncentracije otopljenog kisika u hipoksičnim ili anoksičnim pridnenim vodama, to bi moglo rezultirati brzim povratcima prijašnjih vrsta koje su tamo obitavale i vraćanjem ekosustava u ravnotežu u roku od deset godina (Rosenberg, 1976).

Kisik je ključni element u mnogim metaboličkim procesima kod riba i beskralježnjaka. Iako koncentracija otopljenog kisika u morima može biti daleko niža nego njegova stopa zasićenosti, respiracija kod mnogih beskralježnjaka ne predstavlja značajni problem sve do pojava ekstremno niskih koncentracija otopljenog kisika, na primjer za mnoge pridnene beskralježnjake ta koncentracija je oko 2 ml/l (Herried, 1980; Rosenberg i sur., 1991). Nadalje, u Tihom i Indijskom oceanu prirodno su zabilježene niže koncentracije otopljenog kisika i veća područja su izložena vodi koja sadrži manjak otopljenog kisika nego u Atlanskom oceanu. U nedostatku kisika mikrobi mogu iskoristiti i druge komponente kao što su elektroni akceptori, primjerice NO_3^-, MnO_4^-, FeOH, SO_4^{2-} i CO_2 koji se reduciraju u N_2, Mn^{2+}, Fe^{2+}, HS^- i CH_4 (Diaz i Rosenberg, 1995).

Sumpor u sastavu sumporovodika (H_2S) zbog svog širokog areala i učestalosti te visoke toksičnosti prema mnogostaničnim životinjama najvažnija je reducirana komponenta koja pokreće bakterijski metabolizam u anoksičnom sedimentu. Paralelni učinci hipoksije i sumporovodika koji utječu na morske organizme teško su razdvojivi (Vismann, 1991). Budući da hipoksija i sumporovodik u pravilu dolaze zajedno i negativno utječu na morske

organizme, vjerojatnije je da su njihovi učinci adirajući. Neki pridneni organizmi izraziti su stanovnici morskog okoliša gdje dominira sumpor u anoksičnim sedimentima (Fenchel i Riedl, 1970) i prozirne sumporne bakterije koje se često nađu u mikrogradijentima kisika i sumporovodika (Jørgensen i Revsbech, 1985). Obogaćenje organskog sedimenta događa se kroz vertikalnu i horizontalnu akumulaciju organskog ugljika. Pri dnu, gdje je akumulacija najizraženija, koncentracije otopljenog kisika mogu biti smanjene do vrlo niskih vrijednosti. To se događa prvenstveno u zatvorenijim morima ili gdje stratifikacija vodenog stupca uzrokuje stagnirajuće uvjete. U takvim područjima veća potražnja za kisikom može biti u pridnenoj vodi nego u sedimentima (Rydberg i sur., 1990).

Hipoksija je često sezonski povezana s vrhuncem godišnjeg temperaturnog ciklusa koji se javlja oko kolovoza na sjevernoj polutci (Rosenberg, 1980). Povećani unos hranjivih tvari antropogenim djelovanjem na mnoga obalna područja tijekom proteklih nekoliko desetljeća smatran je glavnim uzrokom opadajućeg trenda koncentracije otopljenog kisika u pridnenim vodama (Turner i Rabalais, 1994). Primjerice, u Jadranskom moru hipoksija je postigla trenutno stanje postupno tijekom razdoblja od otprilike 20 godina kao direktni rezultat koji je proizašao iz fitoplanktonskih cvatnji što su povećale sedimentaciju organske tvari (Justić, 1987). Ova „novostečena“ primarna proizvodnja lokalno je povećala protok organskog ugljika na samom dnu (Justić i sur., 1993), ali i uvjetovala povećanu potražnju za kisikom, prvenstveno kroz bakterijske, a onda i druge mnogostanične respiratorne procese (Graf i sur., 1982). U slučaju stratificiranog vodenog stupca, gradijent opadanja koncentracije otopljenog kisika rezultirat će postavljanjem hipoksičnih uvjeta u samom vodenom stupcu te dnu. Prije smrti uzrokovane smanjenjem koncentracije kisika mnoge će životinje pokazati različite načine tolerancije na to smanjenje, kao što su promijenjeni načini ponašanja, smanjenje aktivnosti reprodukcije i hranjenja te, konačno, promjene u fiziološkim funkcijama. Nedostatak kisika, vrlo vjerojatno, može biti najraširenij antropogeno inducirani štetni učinak u morskom okolišu koji uzrokuje veliku smrtnost pridnene makrofaune. Globalno zagrijavanje, koje je polako već započelo, može samo dodatno ubrzati ove efekte i povećati područja koja su pogođena smanjenom koncentracijom otopljenog kisika (Diaz i Rosenberg, 1995).

1.1. Mjerenje kisika

Terminologija okoliša koji sadrži manjak kisika razlikuje se kod geologa, fiziologa, kemičara i ekologa. Hipoksija i anoksija pojmovi su koji su najčešće korišteni u literaturama koje se dotiču ekologije i fiziologije. Hipoksija započinje pri koncentraciji kisika od 2,0 ml/l i seže sve do koncentracije od 0,0 ml/l kada započinje anoksija. Približni ekvivalentni podatci za usporedbu s drugim jedinicama kisika (pri 20 psu (engl. *partical salinity units*), 25^{o}C, 1013 hPa) su: 1 ml/l = 1,4 mgl/1 = 1,4 ppm = 23,9 mmHg = 23,9 torr = 3,18 kPa = 45,7 mM = 89,3 mg/l = 4,3% 0_2 vol. = 14% zasićenosti zraka. Za plitka estuarijska i morska staništa normalna otopljena koncentracija kisika varira između 8 i 10 ml/l (100% zasićenosti) do 2,0 ml/l. Usporedbe radi, koncentracija je kisika u atmosferi otprilike 200 ml/l. Kada se govori o koncentraciji kisika kao stupnju zasićenosti, onda se smatra da je zasićenost kisikom 100%. Saturacija mora ovisi prvenstveno o temperaturi, salinitetu i tlaku (Diaz i Rosenberg, 1995).

Mjerenje otopljenog kisika teško je izvedivo zbog vrlo reaktivne prirode kisika i još uvijek se temelji na Winklerovoj metodi (Winkler, 1888). Ova metoda i danas stoji kao najvažnija metoda unatoč malim izmjenama u odnosu na izvornu metodu određivanja otopljenog kisika prema Winkleru te donosi mnoga poboljšanja u načinu uzorkovanja i povećava točnost mjerenja koncentracije otopljenog kisika u volumenu morske vode. Polarografski senzori za kisik omogućili su „*in situ*“ mjerenje koncentracije otopljenog kisika. Mikroelektrode i ostale senzorne tehnologije u povojima razvijaju se veoma brzo, a te bi metode uzorkovanja otopljenog kisika trebale učiniti puno preciznijima i pouzdanijima. Zbog odnosa između hipoksije, primarne proizvodnje i temperature vode postoji mogućnost korištenja satelitskih senzora kojima bi se moglo predvidjeti razvijaju li se povoljni uvjeti za stvaranje hipoksije. Postoji poveznica između površinske koncentracije klorofila i područja s pridnenom vodom koja je bila pogođena hiposkijom. Ovakve vrste mjerenja, kojima bi se mogle identificirati potencijalne hipoksične „vruće točke“ diljem svijeta, čine se obećavajućima, ali se moraju kritički dodatno procijeniti. Ostale tehnike koje se temelje na senzornom detektiranju prisutnosti hipoksije i anoksije pozivaju se na korištenje kamera koje bi snimale profil sedimenta i tako omogućile „*in situ*“ vertikalne presjeke sedimenta. Kamere koje snimaju profil sedimenta i površinske kamere već su bile korištene za mapiranje veličine hipoksičnih dna u nekoliko ekoloških sustava (Diaz i Rosenberg, 1995).

Većina istraživanja hipoksije i anoksije vodenog stupca su pokazala nagle opadajuće gradijente otopljenog kisika i hranjivih tvari unutar pridnenog graničnog sloja. Unutar tog sloja turbulencija i vrtložna difuzija osiguravaju energiju za njihovo miješanje. Na granici

morske vode i sedimenta na morskom dnu postoji tanki difuzni granični sloj, milimetar debljine, kroz koji je molekularna difuzija glavni transportni mehanizam za otopljene tvari. Pored potreba vodenog stupca, potrebe biološke i kemijske prirode pridnenih organizama ubrzavaju potrošnju kisika unutar ovih graničnih slojeva. Primjer jakog vertikalnog gradijenta kisika nalazi se u Limfjordu u Danskoj gdje su koncentracije kisika bile 6,0, 2,9 i 0,4 ml/l i to 0,5, 0,3-0,2 i 0,05 m iznad dna. Ako bi se eventualni učinci na faunu mogli povezati s prevladavajućim koncentracijama kisika, tada bi se njegova koncentracija morala precizno mjeriti u mikrostaništima u kojima žive životinje (Diaz i Rosenberg, 1995).

Mjerenje količine otopljenog kisika u blizini dna najbolje bi se moglo postići „*in situ*“ uporabom senzora za kisik. Štoviše, dugotrajno kontinuirano bilježenje koncentracije otopljenog kisika neophodno je za procjenu učinaka hipoksije na pridnenu faunu. Kontinuirano snimanje pouzdanim senzorima poželjno je za mjerenje u intervalima jer se u mnogim staništima pojavljuju periodičke i aperiodičke oscilacije koncentracije otopljenog kisika (Sanford i sur., 1990). Mjerenje razine otopljenog kisika u jednoj točki može biti vrlo pogrešno nahođenje prilikom interpretacije bioloških učinaka u plitkim, dobro izmiješanim sustavima koji su podložni dnevnim ciklusima. Često se mjerenja trebaju vršiti noću tijekom vremena najniže koncentracije otopljenog kisika (Summers i Engle, 1993). Čak i kada se hipoksične i anoksične vodene mase, koje se razvijaju u dubljim vodama čine privremeno stabilnima, valovi i vjetrovi mogu dovesti do aperiodičkih upada vode s niskom koncentracijom otopljenog kisika u okolna staništa s normalnom koncentracijom otopljenog kisika (Sanford i sur., 1990). Ekološki učinci hipoksije i anoksije na dno izgledaju kao funkcija amplitude i vremenske varijacije u koncentracijama otopljenog kisika kao i u apsolutnim koncentracijama kisika. Dnevni i poludnevni valovi proizvedeni vulkanskom aktivnošću (730-800 m) u istočnom Pacifiku zapravo su vodene mase koje su izložile pridnene zajednice periodičnim izmjenama niskih razina otopljenog kisika (od 0,08 do 0,16 ml/l) više nego stalnim hipoksičnim uvjetima. Čak i ova mala razlika u koncentraciji otopljenog kisika bila je dovoljna da izazove snažan odgovor morske faune (Levin i sur., 1991). U većini studija, međutim, opseg vremenskih i prostornih promjena u hipoksiji nije poznat. Kad povijest izlaganja hipoksijom nije poznata, promjene unutar faune ne bi se trebale pripisivati samo koncentraciji otopljenog kisika u tom području (Rosenberg i sur., 1992).

2. RAZRADA TEME

2.1. Odgovori faune na hipoksiju

Fauna je skupni naziv za sve životinjske vrste koje obitavaju na nekom području, točnije u nekoj životnoj sredini. Tako postoje i različite vrste fauna kao na primjer morska fauna, kopnena fauna, fauna spilja itd. U ovom poglavlju proučavat ćemo različite odgovore pridnene morske faune na stanje hipoksije te široku paletu odgovora koje brojne pridnene vrste daju na utjecaj manjka otopljenog kisika upravo zbog vrlo velike različitosti u njihovim životnim stilovima, građi, metaboličkim procesima te, konačno, o potrebi za kisikom koji im pomaže učinkovito održavati homeostazu.

Hipoksija je općenito povezana sa smanjenjem bentičke infaune zbog tzv. hipoksičnog stresa. Hipoksični stres se može pojaviti na različitim fiziološkim razinama (npr. promjena metaboličke stope), individualnim razinama (npr. rast, fekunditet, smrtnost), populacijskim razinama (npr. imigracija, emigracija, abundancija) i naposljetku na razini zajednici (npr. izmjena sastava vrsta) (Seitz i sur., 2009). Nažalost, kod organizama ne postoji dugoročni fiziološki mehanizam za preživljavanje kronične dugotrajne hipoksije, no kratkoročna hipoksija se može preživiti kombiniranjem određenih bihevioralnih i fizioloških prilagodbi (Diaz i Rosenberg, 1995).

2.1.1. Odgovor na razini jedinke

Mnoge vrste morske makrobentoske faune pripadaju sljedećim taksonomskim skupinama: razredu mnogočetinaša (Polychaeta) iz koljena kolutićavaca (Annelida), koljenu mekušaca (Mollusca), koljenu bodljikaša (Echinodermata) i potkoljenu rakova (Crustacea) iz koljena člankonožaca (Arthropoda). Dokazano je da ove taksonomske skupine pokazuju različite pragove tolerancije na hipoksiju (Tablica 2). Mnogobrojne studije iz obalnih područja Skandinavije (Gray i sur., 1998), Jadranskog mora (Stachowitsch, 1992), Japana (Tsutsumi, 1987), Sjedinjenih Američkih Država (Harper i sur., 1991), Crnog mora (Bacesco, 1963) i obalnih „*upwelling*“ zona Perua (Rosenberg i sur., 1983; Levin i sur., 1991) te Kalifornije (Mullins i sur., 1985) pokazuju da su u pravilu mnogočetinaši (Polychaeta)

najotporniji organizmi kada je u pitanju stanje hipoksije, a slijede ih razred školjkaša (Bivalvia) iz koljena mekušaca (Mollusca).

Tablica 2. Primjeri vrsta koje su otporne na ozbiljnu i umjerenu hipoksiju te vrsta koje su osjetljive na hipoksiju (Diaz i Rosenberg, 1995).

Vrste otporne na ozbiljnu hipoksiju	Vrste otporne na umjerenu hipoksiju	Vrste osjetljive na hipoksiju
školjkaš *Artica islandica*	polihet *Capitella capitata*	račić *Diastylis rathkei*
školjkaš *Astarte borealis*	školjkaš *Abra alba*	rak *Nephrops norvegicus*
školjkaš *Corbula gibba*	školjkaš *Abra nitida*	ježinac *Echinarachinus parma*
zmijača *Ophiura albida*	zmijača *Amphiura filiformis*	ježinac *Brissopsis lyrifera*
valjčar *Halicryptus spinulosus*	zmijača *A. chiajei*	račić *Ampelisca agassizi*
polihet *Malacoceros fuliginosus*	polihet *Streblospio benedicti*	polihet *Ampharete grubei*
moruzgva *Metridium senile*	polihet *Mediomastus ambiseta*	školjkaš *Macoma calcarea*
potkovnjak *Phoronis mülleri*	školjkaš *Mercenaria mercenaria*	amfipod *Gammarus tigrinus*
polihet *Ophiodromus flexuosus*	školjkaš *Spisula solidissima*	školjkaš *Spisula solida*
polihet *Pseudopolydora pulchra*	polihet *Lumbrinereis verrilli*	zvjezdača *Asterias forbesii*
polihet *Paraprionospio pinnata*	polihet *Scoloplos armiger*	kozica *Crangon crangon*
polihet *Loimia medusa*	polihet *Asychis elongata*	rak *Carcinus maenas*
školjkaš *Modiola phaseolina*	polihet *Nereis diversicolor*	polihet *Magelona phyllisae*
polihet *Nephtys hombergi*	polihet *Pectinaria koreni*	polihet *Nereis pelagica*
moruzgva *Calliactis parasitica*	polihet *Nereis micromma*	
polihet *Streblospio benedicti*		
polihet *Goniadella gracilis*		
školjkaš *Astarte castanea*		
školjkaš *Mytilus edulis*		
rak *Munida quadrispina*		
polihet *Heteromastus filiformis*		
polihet *Arenicola marina*		
izopod *Saduria entomon*		
polihet *Magelona* sp.		

Neke od vrsta opetovano su pronađene u područjima pogođenim hipoksijom kao što su mnogočetinaši *Heteromastus filiformis* (Slika 2A), *Streblospio benedicti* (Slika 2B), *Paraprionospio pinnata* (Slika 2C) te školjkaši *Corbulla gibba* (Slika 3A) i *Arctica islandica* (Slika 3B), za razliku od rakova i bodljikaša koji nisu bili pronađeni u takvim jako pogođenim područjima. Međutim, prema nekim istraživanjima navodi se kako jedna vrsta izopodnih rakova iz razreda viših rakova (Malacostraca) ipak može preživjeti u hipoksičnim uvjetima veoma dugo, a to je *Saduria entomon* (Hagerman i Szaniawska, 1988) (Slika 4).



Slika 2. Mnogočetinaši *Heteromastus filiformis* (**A**), *Streblospio benedicti* (**B**), *Paraprionospio pinnata* (**C**) koji dobro podnose hipoksične uvjete okoliša (izvori: https://www.beachexplorer.org/arten/heteromastus-filiformis/steckbrief; http://www.invertebase.org/portal/taxa/index.php?taxon=86341; http://v3.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=370469).



Slika 3. Školjkaši *Corbulla gibba* (**A**) i *Arctica islandica* (**B**) koje dobro podnose hipoksične uvjete okoliša (izvori: http://www.idscaro.net/sci/04_med/class/fam5/species/corb_gibba1.htm; https://en.wikipedia.org/wiki/Arctica_islandica).



Slika 4. Izopodni račić *Saduria entomon* je jedna od rijetkih vrsta koja dugo može preživjeti u iznimnim hipoksičnim uvjetima (izvor:https://en.wikipedia.org/wiki/Saduria_entomon).

Neke od ostalih taksonomskih skupina koje su također tolerantne na hipoksiju su moruzgve (Actinaria) iz koljena Cnidaria (žarnjaci) (npr. vrste *Cerianthus* spp. i *Epizoanthus erinaceus*) u Jadranskom moru i danskim fjordovima te koljeno Phoronida (potkovnjaci) u švedskim fjordovima (Diaz i Rosenberg, 1995).

Veliki dio onoga što znamo o ponašanju i fiziološkim prilagodbama na hipoksiju kod pridnenih životnih zajednica naučili smo od vrsta koje žive u području mediolitorala. Ti organizmi se na dnevnoj bazi podvrgavaju hipoksiji tijekom oseke kad bivaju izronjeni iz vode. Mehanizmi prilagodbe koje su oni usavršili odnose se isključivo na kratkotrajno izlaganje hipoksiji, ali isto tako im omogućavaju da nastanjuju staništa koja doživljavaju periodičnu hipoksiju ili su trajno povezani s nižim koncentracijama otopljenog kisika (Diaz i Rosenberg, 1995). Kod višestaničnih organizama prijelaz promjena na anaerobni metabolizam tijekom značajne hipoksije i anoksije je energetski manje učinkovit od aerobnog i naposljetku takav način života je energetski mnogo skuplji za upotpunjavanje životnog ciklusa (Herried, 1980).

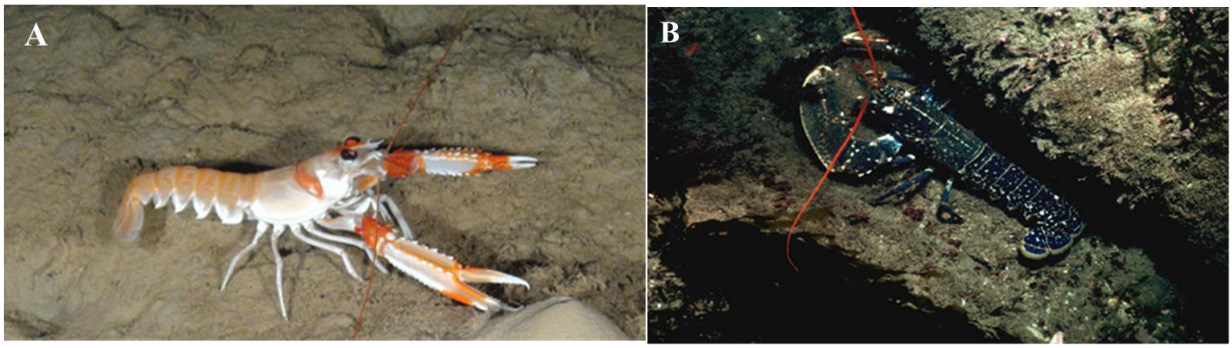
Prvi odgovor na smanjenje koncentracije otopljenog kisika jest povećanje stope respiracije. Pokretna fauna tada počinje bježati što dalje od hipoksičnih područja, dok sedentarna te nepokretna fauna započinje s nizom subletalnih odgovora, ovisno već o jačini hipoksije. Nadalje, hranjenje prestaje te se smanjuju sve aktivnosti koje nisu povezane s respiracijom. Karakterističan odgovor organizama infaune je smanjenje protoka vode kroz njihove inhalacijske sifone. Rezultat tog smanjenja protoka vode je akumulacija reduciranih spojeva u sedimentima zbog čega ti organizmi migriraju bliže površini sedimenta. Tako iscrpljeni organizmi koji leže na površini sedimenta predstavljaju lak plijen za pelagične predatore. Mortaliteti se prvo uočavaju kod osjetljivijih taksona kao što su rakovi i bodljikaši, no ako se hipoksija nastavi ili pojača može doći do pomora inače otpornih vrsta (Diaz i Rosenberg, 1995).

Mnoge vrste epifaune i infaune slično reagiraju na smanjenu koncentraciju otopljenog kisika ispoljavajući slična ponašanja (Tablica 3) (Diaz i Rosenberg, 1995). Iako su pronađene neke zajedničke veze između taksona i tolerancije na hipoksiju, detaljnija ispitivanja nekih rodova pokazala su značajne različitosti. Tako značajno veću toleranciju na hipoksiju u prisutnosti sulfida pokazuje mnogočetinaš *Nereis diversicolor* u odnosu na *N. virens*, pa je tako u krvi *N. diversicolor* veća sulfidna oksidacijska aktivnost što za posljedicu naposljetku imao učinak na distribuciju i abundanciju ovih dviju vrsta (Vismann, 1990).

Tablica 3. Vrste odgovora pridnenih organizama prilikom smanjenja koncentracije otopljenog kisika. Koncentracije kisika su izražene u ml/l ili u stupnju zasićenosti (%) (Diaz i Rosenberg, 1995).

Odgovori na hipoksiju	Kisik	Vrsta
Izbjegavanje		
Povećanje respiracije ili aktivnosti	50 – 60%	ribe gobidi
	~ 2 ml/l	kozice *Penaeus aztecus, P. setiferus*
Pokretna fauna migrira	1,5 ml/l	ribe
	1,5 ml/l	rakovi *Callinectes sapidus* i *Squilla empusa*
	2,0 ml/l	kozica *Penaeus aztecus*
	1,5 ml/l	kozica *Penaeus setiferus*
Infauna migrira	0,8 ml	polihet *Paraprionospio pinnata*
Fauna u nemogućnosti napuštanja započinje niz subletalnih odgovora		
Usporavanje metabolizma	~1 ml/l	rak *Carcinus maenas*
	~1 ml/l	moruzgve *Bunodosoma cavernata* i *Metridium senile*
Povećanje površine tijela	60 – 70%	trp *Holothuria forskali*
Prestanak intraspecifične agresije	0,2 ml/l	rak *Munida quadrispina*
	0,4 ml/l	polihet *Streblospio benedicti*
Prestanak hranjenja	0,7 ml/l	polihet *Loimia medusa*
	0,8 ml/l	polihet *Capitella* sp.
	20%	škamp *Nephrops norvegicus*
Smanjenje aktivnosti koje nisu povezane s respiracijom	0,7 ml/l	moruzgva *Metridium senile*
	0,7 ml/l	polihet *Streblospio benedicti*
Prestanak ukopavanja u sediment	0,8 ml/l	polihet *Capitella* sp.
Evisceracija	< 0,6 ml/l	trp *Holothuria forskali*
Plitka distribucija u sedimentu	< 0,6 ml/l	polihet *Scoloplos armiger*
Pokretanje, ali sa centralnim diskom na dnu	1,4 ml/l	zmijača *Ophiura albida*
	< 2,4 ml/l	polihet *Malacoceros fuliginosus*
	< 0,5 ml/l	kozica *Penaeus japonicus*
	0,1 – 0,9 ml/l	moruzgva *Ceriantheopsis americana*
	0,7 ml/l	ježinac *Echinocardium cordatum*
	0,7 – 0,8 ml/l	zmijača *Amphiura filiformis*
Napuštanje cijevi ili rupa	0,5 ml/l	zmijača *Amphiura chiaje*
	0,5 ml/l	zmijača *Microphipholis atra*
	0,7 ml/l	polihet *Pectinaria koreni*
	0,7 ml/l	školjkaš *Mysella bidentata*
	25%	škamp *Nephrops norvegicus*
	10 %	poliheti *Nereis diversicolor* i *N. virens*
Odlaženje u vodeni stupac		
Grupiranje i preplitanje	< 0,5 ml/l	polihet *Malacoceros fuliginosus*
Izduljivanje sifona	0,1 – 0,7 ml/l	školjkaši *Mya arenaria, Abra alba* i *Cerastoderma edule*
Izgradnja više cijevi	30%	amfipodni rak *Corophium volutator*
Strukture za penjanje	0,1 – 0,7 ml/l	puž *Hydrobia ulvae*
Nepokretno stajanje na vrhovima krakova	0,5 – 0,6 ml/l	zmijača *Ophiura albida*
Izduljivanje udova	20%	škamp *Nephrops norvegicus*
Prelazak na anaeroban metabolizam		
Fakultativna anaerobioza		većina poliheta, moruzgve *Bunodosoma cavernata* i *Metridium senile*

Također je primjećeno da tijekom uzastopne smanjene koncentracije kisika zmijača *Amphiura filiformis* napušta svoje stanište i pronalazi je se na površinama sedimenta prije srodne *A. chiajei* (Rosenberg i sur., 1991). Veća tolerancija na smanjenu koncentraciju kisika koje je prikazivala *A. chiajei* pripisuje se nižoj stopi respiracije u odnosu na *A. filiformis*. Također, škamp *Nephrops norvegicus* iz reda Decapoda, koji obitava u rupama na muljevitim dnima, odoljeva zasićenosti kisikom u vrijednosti od 12% samo nekoliko dana (Baden i sur., 1990b). Još jedna vrsta iz reda Decapoda, hlap *Homarus gammarus*, koji živi u rupama stijena gdje bi koncentracije otopljenog kisika trebale biti više, može preživjeti u uvjetima gdje je koncentracija otopljenog kisika između 0,5 i 1,0 ml/l (8-15% zasićenost) nekoliko tjedana (Rosenberg i sur., 1991). Fascinantno je kako je *H. gammarus* koji bi trebao biti slabije prilagođen hipoksiji, malo tolerantniji u odnosu na *N. norvegicus* koji bi trebao doživjeti niske koncentracije otopljenog kisika na sezonskoj skali u svome staništu (Slika 5). Naposljetku, vrste istih rodova mogu pokazivati drugačije razine smrtnosti i načine ponašanja u istim hipoksičnim uvjetima (Diaz i Rosenberg, 1995).



Slika 5. Škamp *Nephrops norvegicus* (**A**) i hlap *Hommarus gammarus* (**B**) na svojim staništima (izvori: http://fishsizematters.eu/en/species/norway-lobster/ i https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1171).

Neke vrste školjkaša (npr. *Mya arenaria, Cerastoderma edule* i *Abra alba*) odgovaraju na hipoksiju tako da izdužuju svoje sifone u vodeni stupac, i to oko 20 do 30 cm iznad sedimenta gdje je veća koncentracija kisika. Također im se povećava aktivnost pumpanja vode kroz sifone. Zanimljivo je i ponašanje amfipodnog račića *Corophium volutator* koji na pad kisika odgovara izgradnjom cijevi od blata koje vire iznad površine sedimenta. S druge strane, odgovor kozica *Penaeus setiferus* i *P. aztecus* u prvom redu uključuje povećanje aktivnosti kao što su pokreti stapkastih očiju i pomicanje antena, a tek onda bijeg iz hipoksičnog područja. Kod kozica koje ne uspijevaju pobjeći, zabilježeni su mnogobrojni

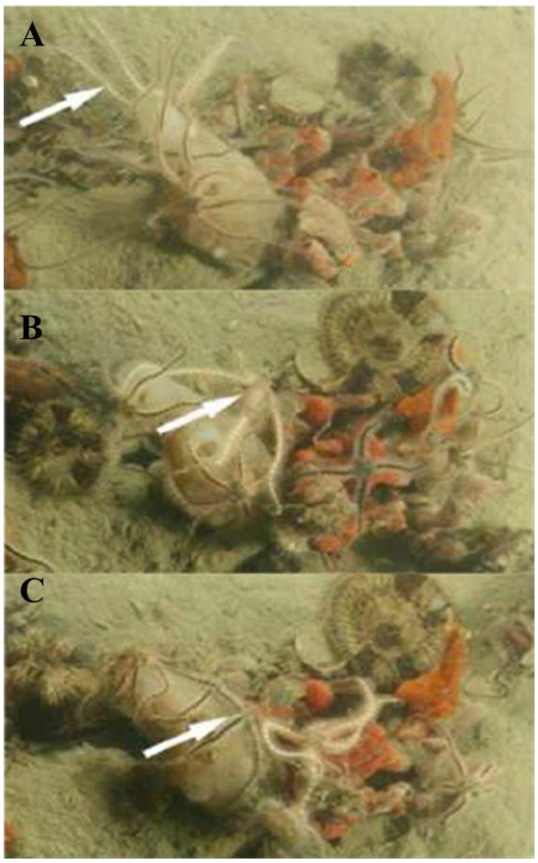
pokreti abdomena koji naposljetku dovode do očite iscrpljenosti koja jedinku čini veoma podložnoj predaciji (Diaz i Rosenberg, 1995).

Tijekom stanja hipoksije, pri koncentracijama otopljenog kisika između 0,5 i 0,6 ml/l (7-10% zasićenost), zabilježeno je kako zmijača *Ophiura albida* nepomično stoji na vršcima svojih krakova. U obližnjim pridnenim područjima, gdje je koncentracija otopljenog kisika bila 1,4 ml/l (24% zasićenost, pri 15^{o}C) zmijače su bile pokretne, a njihovi centralni diskovi su normalno bili okrenuti prema površini sedimenta. Očito je niska koncentracija kisika okidač za ponašanje izdizanja na krakovima (Baden i sur., 1990a). Nadalje, u laboratorijskim uvjetima i prilikom pokusa dokazano je da *O. albida* ima isto držanje prilikom koncentracija otopljenog kisika u vrijednosti od 1,35 ml/l što upućuje da sve koncentracije otopljenog kisika u vrijednostima manjim od 1,4 ml/l uzrokuju ponašanje izdizanja tijela na krakovima (Slika 6). U studenome 1977. godine ozbiljna hipoksija pogodila je sjeverni Jadran te uzrokovala masovan pomor bentosa. Ronioci su pronašli milijune ljuštura uginulih školjkaša kao i mrtve jastoge koji su se nalazili izvan svojih jazbina na najispupčenijim dijelovima morskog dna (Stefanon i Boldrin, 1981). Organizmi infaune su migrirali iz sedimenta te se nakupili na jednu hrpu koja se tako izdignula nekoliko centimetara od površine dna. U toj hrpi su zmijače *Amphiura chiajei* i *Ophiura texturata* snimljene kako stoje na vršcima krakova. Zanimljivo je da su zvjezdača *Astropecten bispinosus* i zmijača *Ophiothrix quinqemaculata* bile okrenute naopako na površini sedimenta. Tijekom razdoblja promatranja površina sedimenta postajala je sve crnja osim spomenute hrpe oganizama. To govori kako je koncentracija otopljenog kisika bila nešto viša samo nekoliko centimetara iznad ravnog morskog dna te da su se ovakvim načinom ponašanja organizmi pokušali izdignuti iznad hipoksičnog sloja (Diaz i Rosenberg, 1995).

Neke vrste trpova (razred Holothuroidea) u uvjetima hipoksije počinju usisavati vodu čime povećavaju svoju površinu i tako dobivaju veću površinu za veći unos kisika. Njihov veliki celom omogućava pohranu kisika što pruža jedinkama šansu da se udalje od područja pogođenog hipoksijom. Također, kada se nađu u području koje je pogođeno značajnijom hipoksijom, trpovi počinju izbacivati vlastiti probavni sustav (evisceracija) kako bi usporili metaboličke procese (Astall i Jones, 1991).

Eksperimentalnim istraživanjima je utvrđeno kako hipoksija utječe na rast juvenilnih jedinki zmijače *A. filiformis* i školjkaša *A. alba*. Pri 10% zasićenosti kisika, rast se smanjio za 44% kod *A. filiformis* i za 61% kod *A. alba*. Isto je zabilježeno i za polihete roda *Capitella* kod kojih je smanjenje kisika s 5,4 ml/l na 1,5 ml/l dovelo do smanjenja rasta jedinki, i to za

36% po danu. Zanimljivo je kako se ovo zabilježilo samo kod jedinki težih od 1,6 mg, dok jedinke ispod te težine nisu imale smanjenju stopu rasta (Diaz i Rosenberg, 1995).



Slika 6. Tri stadija odgovora zvjezdače *Ophiothrix quinquemaculata* na smanjenje koncentracije otopljenog kisika: normalno suspenzijsko filtriranje čestica s kracima koji su malo produljeni (**A**), izdizanje tijela na krakovima s centralnim diskom koji je izdignut iznad supstrata (**B**) i držeći se na podlozi (**C**) (izvor: https://www.researchgate.net/figure/Three-stages-of-behavioral-responses-of-the-brittle-star-Ophiothrix-quinquemaculata).

Kod nekih poliheta je zabilježen i prestanak hranjena prilikom eksperimentalnog izlaganja hipoksiji. Tako polihet *Loimia medusa*, u razdoblju od 20 sati nakon stupanja hipoksije, prestaje s hranjenjem iako nastavlja pumpati vodu kroz cijev. No, nakon 42 do 122 sata započinje se opet hraniti. Tijekom 14 dana izlaganja hipoksije sve aktivnosti, poput navodnjavanja cijevi, izbacivanja torakalne regije iz cijevi te pomicanje tentakula i branhija, polako prestaju i čak 25% poliheta izlazi iz cijevi. U anoksičnim uvjetima, *L. medusa* će u roku od 24 sata prestati sa svim aktivnostima i evakuirati iz svoje cijevi (Diaz i Rosenberg, 1995).

Moruzgva *Metridium senile* je poznata po svojoj otpornosti na hipoksične i čak anoksične uvjete. Tijekom dugotrajne anoksije, ova moruzgva prvo započinje s povlačenjem tentakula i smanjivanjem tijela, zatim prestaje sa svim aktivnostima da bi se nakon 10 dana u potpunosti odvojila od podloge. U slučaju da se koncentracija kisika poveća, prije ovog zadnjeg čina odvajanja od podloge, čak 60% moruzgvi se oporavi (Diaz i Rosenberg, 1995).

Škamp *N. norvegicus* pri zasićenosti kisika od 25% napušta rupe u kojima obitava, dok je pri zasićenosti od 20% zabilježeno ponašanje izduljivanja udova kako bi se što više podigao od sedimenta, ali je zabilježen i prestanak hranjenja. Podaci iz ulova škampa također potvrđuju gore eksperimentalno zabilježeno ponašanje, jer se pokazalo kako se ulov povećao tijekom događaja umjerene hipoksije u zaljevu Kattegat. Drugi veći rakovi kao *Squilla empusa* i *Callinectes sapidus* pak bježe iz dubljeg hipoksičnog područja u pliće vode s normalnom koncentracijom kisika (Diaz i Rosenberg, 1995).

Odgovori koji utječu na ponašanje organizama prilikom predacije imaju velik utjecaj na distribuciju i aktivnost organizama. Međutim, složene interakcije između kompeticijskih vrsta te načine na koje razine kisika utječu na iste treba još dodatno istraživati. Znanstvena studija koja je proučavala interakcije između izopodnog račića *S. entomon* koji za plijen ima amfipodne račiće *Corophium volutator* i *Bathyporeia pilosa* pružila je neka nova saznanja o povezanosti predacije i koncentracije kisika u određenom području. Naime, predacija već gore spomenutih vrsta značajno se smanjila u područjima s niskom zasićenosti kisikom (otprilike 17%) i pri zasićenosti od 35% (Sandberg, 1994). Ovi rezultati pokazuju postojanje praga zasićenosti otopljenog kisika gdje učinkovitost predacije vrste *S. entomon* opada ovisno o ponašanju njenog plijena (Diaz i Rosenberg, 1995).

Uz pojačavanje ili ravnomjerno djelovanje hipoksije, organizmi reagiraju promjenom metabolizma. Tijekom anoksije većina mnogočetinaša ima sposobnost biti fakultativnim anaerobima. Kako se anaerobni uvjeti približavaju površini sedimenta, populacije anaerobnih mikroba počinju rasti, što nažalost dovodi do smanjenja kvalitete staništa. Jednom kada je hipoksija uspostavljena, veličina utjecaja na stukturu infaune i protok energije je povezan sa složenim interakcijama niza bioloških i fizičkih parametara. Najvažnija je interakcija između trajanja hipoksije i temperature. Naime, kako se temperatura povećava, ozbiljnost i jakost hipoksije raste, a usporedno s tim stopa tolerancije na hipoksiju opada. Kada se nešto ovakvo dogodi, to ubrzava promjene u fauni čak i ako dugotrajnost hipoksije opada (Diaz i Rosenberg, 1995).

2.1.2. Odgovor na razini zajednice

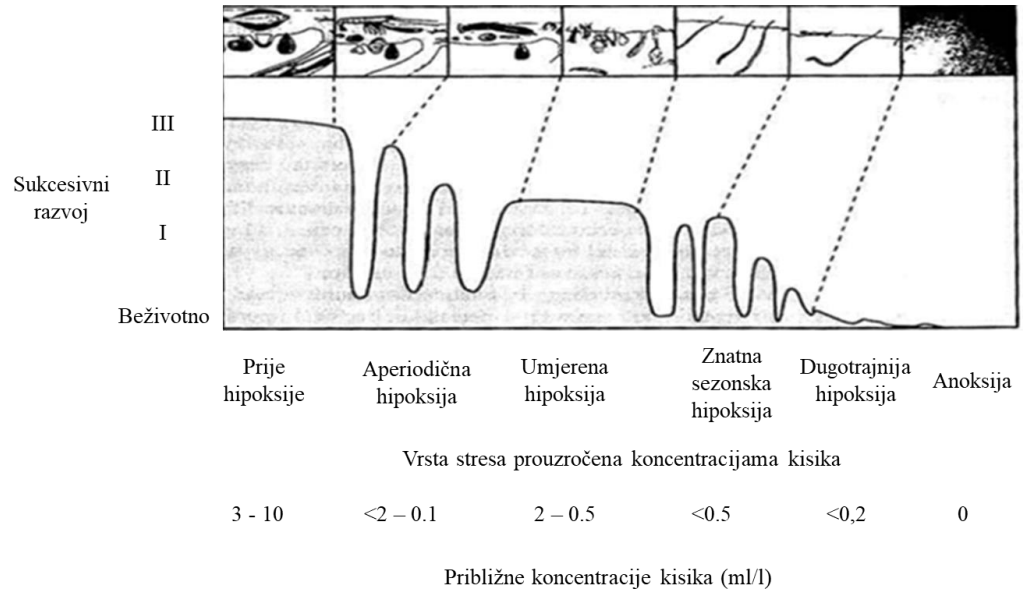
Na razini zajednice, promjene koje nastaju uslijed uvjeta smanjene koncentracije kisika ovise o tome koliko su organizmi izloženi kritičnoj razini kisika, vremenskom trajanju hipoksije, prostornom opsegu izloženosti, otpornosti karakterističnoj za pojedinačnu vrstu i brojnim uvjetima okoliša (npr. temperatura) (Seitz i sur., 2009). Početni razvoj pridnene hipoksije sastoji se od kombinacija procesa koji se odvijaju u vodenom stupcu, kao što su izolacija vodenih masa čime se onemogući njihovo međusobno miješanje te naknadno snižavanje koncentracije otopljenog kisika. U estuarijskim i plićim obalnim vodama, fizičke sile stratificiraju vodeni stupac odvajajući pridnenu vodu i tako onemogućuju njezino miješanje s površinskim vodama koje su bogate kisikom. Jednom kada je hipoksija uspostavljena, pridneni procesi sinergistički reagiraju na ubrzano opadanje kisika što ovisi o kombinaciji čimbenika kao što su temperatura te količina i kvaliteta organske tvari. Sedimentna biološka i kemijska potražnja za kisikom uzrokuje da diskontinuitet redoks potencijala (engl. *redox potential discontinuity* - RPD) nastane pliće. Kako se RPD zona približava površini sedimenta, reducirani spojevi pomiču se unutar vodenog stupca. Jedan od glavnih reduciranih spojeva koji fauni izaziva stres je sumporovodik. Hipoksični i anoksični uvjeti također mogu pospješiti recikliranje hranjivih tvari iz sedimenta, što podupire povećanu primarnu proizvodnju koja naposljetku vodi do povećane potražnje kisika u vodenom stupcu i na dnu (Diaz i Rosenberg, 1995).

Pridnena staništa koja doživljavaju uzastopnu ponavljajuću hipoksiju dijele set sličnih značajki koje se odnose na interakciju s dinamikom kisika i odgovor faune. Raspoloživost kisikom utječe na strukturu i funkciju mnogobrojnih pridnenih zajednica tako da direktno utječe na metaboličke procese, a indirektno na procese u samom vodenom stupcu. Sezonska hipoksija pretežito je ljetno-jesenska pojava, stoga uklanjanje ili smanjenje aktivnosti makrobentosa, koja bi tad trebala biti na vrhuncu, dovodi do povećanja organske tvari na površini sedimenta i povećanja važnosti mikrobnih organizama u ciklusima kruženja energije i remineralizaciji ugljika. Anaerobni metabolizam je manje učinkovit od aerobnog jer organsku tvar ne upotrebljava tako brzo. Tijekom hipoksije, energija od uginule makrofaune i novostvorene nataložene organske tvari se prenosi na mikrofaunu. Ovaj prijenos pridnene energije na mikrobe će i dalje favorizirati rekolonizaciju makrobentosa ako je riječ o kratkoročnoj hipoksiji. No, kako se trajanje hipoksije produžuje, veća količina organskog ugljika će biti remineralizirana od strane mikroba i manje energije će biti dostupno kako bi se

podržala pridnena rekolonizacija prilikom uspostavljanja normalnih uvjeta (Diaz i Rosenberg, 1995).

Hipoksija je važan čimbenik prilikom strukturiranja pridnene zajednice i njihovog funkcioniranja. Stupanj tolerancije prema hipoksiji i anoksiji je veoma važan za određene vrste, posebice za održavanje dubokomorskih populacija koje doživljavaju produljenu hipoksiju u ljetno-jesenskom razdoblju. Uklanjanje funkcionalno važnih vrsta iz tih zajednica može imati velike učinke na geokemijske i biološke procese (Rosenberg i Diaz, 1993; Llansó i Diaz, 1994). Utvrđeno je kako su gradijenti kisika povezani s gradijentima organskih tvari i kada hipoksija smanji ili ukloni bentos početni proces njihovog oporavka slijedi tzv. Pearson-Rosenbergov model obogaćivanja i distribucije. Izlaganjem dugotrajnijoj hipoksiji dolazi do masovnog pomora makrofaunalnih zajednica. Ta vremenska varijabilnost sastava zajednica se povećava, a protok energije kroz te zajednice poprima brži ritam. Velike jedinke i dugoživuće vrste bivaju uklonjene, a populacije se okreću prema mlađim, manjim i kratkoživućim jedinkama koje posjeduju oportunističke načine života (Pearson i Rosenberg, 1978).

Učinci sezonske hipoksije na strukture pridnenih zajednica dosljedne su od ekosustava do ekosustava i ovise o učestalosti i ozbiljnosti, točnije jakosti hipoksije. Na Slici 7 prikazan je konceptualni model interakcije hipoksije i sukcesivnog razvoja zajednica. Neposredno prije izlaganja hipoksiji, zajednice su prošle kroz prirodne procese godišnjih varijacija. U okolišima u kojima je tek započela aperiodička hipoksija, zajednice nisu navikle na niske koncentracije kisika, stoga je smrtnost jedinki i uklanjanje određenih vrsta poprilično značajna, i to posebno u razvijenijim zajednicama. Godišnje kolebanje unutar uznapredovalih zajednica se značajno povećava, dok se kod slabije razvijenih zajednica ta kolebanja ne mogu sa sigurnošću pripisati hipoksiji jer kod tih zajednica već postoji visoka stopa prirodnih kolebanja. Aperiodička hipoksija je preteča stvaranja zajednica koje će biti otporne na hipoksije. Povećani energetski troškovi za održavanje populacija u uvjetima niskih koncentracija otopljenog kisika dovodi do uklanjanja osjetljivih vrsta, tako da do sljedećeg puta kad nastupi hipoksija, ta je zajednica već prošla određene strukturalne i organizacijske promjene (Rhoads i Germano, 1986).



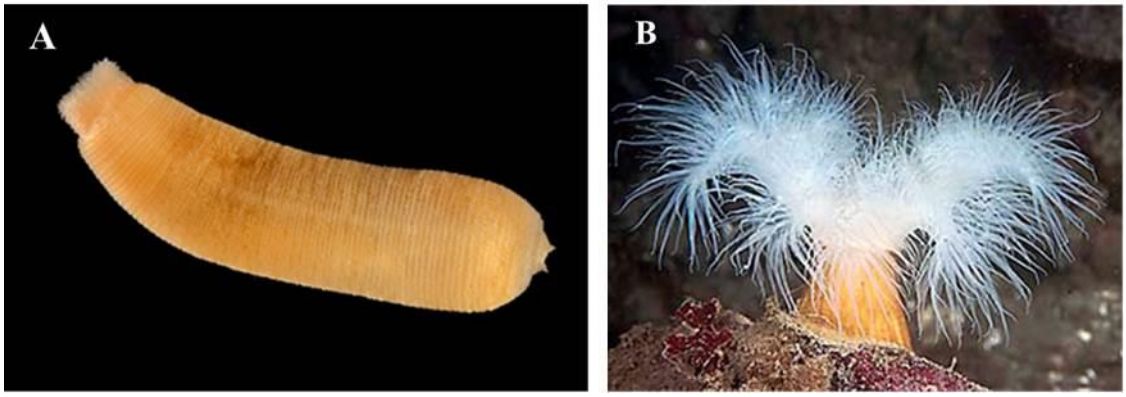
Slika 7. Opći utjecaj progresivno povećane hipoksije na niz promjena u pridnenim zajednicama i njihovu raznovrsnost. Stadij I je pionirska ili oportunistička zajednica, stadij II je zajednica u prijelazu, a stadij III zrela zajednica. Vremenska skala je relativna, s intervalom za sustavno ovisan progresivan pad ekosustava (prema Rhoads i Germano, 1986).

Zajednice koje se nalaze u okolišima koje pogađa periodička hipoksija, koja traje od nekoliko dana do nekoliko tjedana, već je uvjetovana stresom te pokazuje male promjene tijekom ili neposredno nakon hipoksičnih uvjeta. Prilikom sezonske hipoksije koja može trajati i nekoliko mjeseci, unatoč činjenici da su zajednice već pripremljene na hipoksične uvjete, može doći do velike stope smrtnosti i gotovo stopostotne eliminacije makrofaune. Tad opet dolazi do značajnih kolebanja svih čimbenika zajednice. U okolišima sa stalnim hipoksičnim uvjetima, prisutne su isključivo zajednice u ranom sukcesivnom stadiju. Raznolikost, abundancija i biomasa ovih zajednica se smanjuje kako se povećava hipoksija do stanja nastajanja stabilne anoksije koju karakterizira odsutnost makrofaune. Djelomične iznimke od ovakvog tipa opadanja brojnosti zajednice su tzv. zone s minimalnom koncentracijom kisika (engl. *oxygen minimum zone* - OMZ) koje se nalaze na samom dnu. Te zone imaju stabilnu hipoksiju, često su povezane s proizvodnjom velikih količina organske tvari koja omogućava razvoj stabilne faune niske raznolikosti, ali visoke abundancije i biomase (Diaz i Rosenberg, 1995).

Dugotrajna stalna hipoksija ili anoksija dovodi do usporenog rasta i slabog reproduktivnog uspjeha, što za posljedicu ima neuspješnu rekolonizaciju i nastanak staništa koja su ostala bez makrofaune i vrlo vjerojatno svakog oblika mnogostaničnog života. Jedine

su iznimke u odnosu na ovakva staništa zone smanjene koncentracije kisika i visoko eutrofičke zone gdje kruži velika količina dostupne organske tvari. Ova kombinacija hipoksije i dostatne organske tvari stvara jedinstveno stanište u estuarijskim i obalnim područjima koja podržavaju zajednice s malom raznolikošću, ali visokim protokom energije (Diaz i Rosenberg, 1995).

U okolišima stalne anoksije nema makrofaune jer očito ne postoje dugoročni mehanizmi za preživljavanje jedinki. Iako postoje neke vrste kao što je valjčar *Halicryptus spinulosus* i moruzgva *Metridium senile* (Slika 8) koje donekle mogu izdržati dugotrajnije periode anoksije, čak i one ne mogu preživjeti te drastične uvjete kako bi uspjele završiti svoj životni ciklus (Diaz i Rosenberg, 1995).



Slika 8. Valjčar *Halicryptus spinulosus* (**A**) i moruzgva *Metridium senile* (**B**) (izvori: https://artfakta.artdatabanken.se/taxon/233496 i http://www.boydski.com/diving/photos/Anemomes/metridiumsenile.htm).

Mortalitet koji je uzrokovan hipoksijom se može prepoznati prema vremenskom pomaku opadanja populacije. Naime, svaka populacija ima periode rasta i opadanja, pri čemu periodi rasta prirodno slijede period novačenja koji se podudara s dostupnošću organske tvari u okolišu. Prirodni mortaliteti su uglavnom posljedica predacije ili nedostatka resursa. Hipoksija u biti pomakne razdoblje u kojem se prirodni mortaliteti javljaju, a često se pojavljuju i dodatni mortaliteti u slučaju kada se populacije još u potpunosti nisu prilagodile sezonskoj hipoksiji (Diaz i Rosenberg, 1995).

2.2. Hipoksija i procesi u sedimentu

Prolaz otopljenog kisika u dublje muljevite sedimente putem molekularne difuzije je ograničeno na samo nekoliko milimetara. Bioturbacija infaune, kao što je bušenje i ukopavanje u sediment te izgradnja cijevi, utječe na ispiranje sedimenta i raspodjelu otopljenog kisika unutar dubljih dijelova sedimenta. Za primjer imamo jednu vrstu račića *Callianassa subterranea* iz reda Decapoda koja postiže efekt obogaćivanja kisikom izbušenog dijela sedimenta. Tijekom tromjesečnog vremenskog razdoblja bioturbacijska aktivnost spomenute vrste *C. subterranea* je povećala redoks potencijal. Većina infaune prestaje ili znatno mijenja svoju bioturbacijsku aktivnost prilikom hipoksije. Prestanak hranjenja, napuštanje sedimenta i smanjenja vertikalne raspodjele neke su od infaunalnih bihevioralnih odgovora na hipoksiju koji izmjenjuju procese koji se odvijaju u sedimentnu (Diaz i Rosenberg, 1995).

Bioturbacija u područjima koja su zahvaćena niskom koncentracijom otopljenog kisika je ograničena ili odsutna. Schaffner i sur. (1992) su anoksiji i hipoksiji pripisali odsutnost bioturbacije u Himmerfjärdu na švedskoj istočnoj obali, pri čemu je slojevit sediment glavni pokazatelj nedostatka bioturbacije. Hipoksija utječe na izmjenu protoka energije te kruženje dušika i fosfora između pridnenog i pelagičkog staništa. Nitrifikacijski i denitrifikacijski procesi u sedimentima zahtijevaju podudaranje oksičnih i anoksičnih staništa, bentički organizmi bušači pomoću bioturbacije i ispiranja sedimenta pospješuju nitrifikacijske i denitrifikacijske procese u sedimentu. Prestankom aktivnosti bušača, opada kisik u sedimentu i tako se smanjuje brzina denitrifikacije, a povećava se protok dušika u vodeni stupac. Usporedno s time, anoksični sedimenti otpuštaju više fosfora u vodeni stupac nego oksični sediment čime se povećava primarna proizvodnja ali i potražnja za kisikom prilikom raspadanja nove organske tvari. Na ovakav način se stvara ubrzani sustav koji produžuje hipoksiju i može dovesti do anoksije (Diaz i Rosenberg, 1995).

2.3. Procesi oporavka nakon hipoksije

Oporavak pridnenih zajednica nakon hipoksije prvenstveno ovisi o interakciji između ozbiljnosti te dugotrajnosti hipoksije te složenosti zahvaćenih zajednica. Otpornost zajednica prema hipoksiji ovisi o pojedinačnim vrstama od kojih svaka ima zasebni životni ciklus, razdoblje razmnožavanja i načine rasprostranjenja ličinki (Boesch i Rosenberg, 1981).

Ozbiljnost i dugotrajnost hipoksije ovisi o hidrodinamičkim procesima i procesima miješanja vodenih masa u vodenom stupcu. Jednom kada hipoksija smanji populaciju pridnenih zajednica ili iste u potpunosti iskorijeni, tada oporavak pogođenih zajednica slijedi Pearson-Rosenbergov model obogaćivanja i distribucije. Često su staništa koja su pod utjecajem hipoksije direktno pod utjecajem eutrofikacije budući da je propadanje organske tvari glavni faktor u pokretanju hipoksije. Općenito, sedimenti obogaćeni organskom tvari imaju pliće zone diskontinuiteta redoks potencijala što upućuje na niske koncentracije kisika unutar samih sedimenata (Revsbech i Jørgensen, 1986).

Jedan od najboljih primjera oporavka pridnene zajednice prilikom uspostavljanja normalnih koncentracija kisika (tzv. normoksični uvjeti) je područje Saltkällefjorda u Švedskoj. Desetljećima je ovo područje bilo jako obogaćeno hranjivim tvarima, a prilikom smanjenja obogaćenja istoga, dna pri dubinama od 20 do 40 metara, koja su prethodno bila beživotna, tada su nastanili oportunisti popraćeni prijelaznim vrstama i u konačnici je došlo do pojave razvijenijih zajednica. Cjelokupan proces oporavka ovog područja trajao je između pet i osam godina. Jedan od razloga za ovako dugotrajan proces oporavka pogođenog staništa sigurno je i dugotrajna akumulacija organskih tvari u sedimentu koji se prvotno treba oksidirati prije rekolonizacije dugoživućih stabilnih zajednica (Diaz i Rosenberg, 1995).

Oporavak zajednica epifaune u sjevernom Jadranu bio je vrlo spor proces nakon hipoksije koja je zahvatila to područje 1983. godine. U razdoblju od tri godine istraživanja pogođenog područja, Stachowitsch (1991) je procijenio da se oporavilo prvo 15%, zatim 49% te konačno još dodatnih 36% prvenstvene biomase, ali je također primijetio da su prva tri koraka rekolonizacije odigrale sasvim različite vrste koje su prethodno sačinjavale zajednicu koja je bila eliminirana dolaskom hipoksije.

Nadalje, na šelfu New Jerseya, pridnene zajednice na dubini od 25 metara doživjele su visoku stopu smrtnosti uzrokovanu hipoksijom koja je bila popraćena s nekoliko neobičnih događaja. Prvo je to područje zahvatila jaka fitoplanktonska cvatnja u ljeto 1976. godine, a vremensko razdoblje bez obilja vjetrova te konačno promjena vodenih struja su uzrokovale pojavu velikog bazena površine 8000 km^2 koji je sačinjavao vodu hipoksičnih i anoksičnih karakteristika i koji se ondje nalazio gotovo dva mjeseca (Falkowski i sur., 1980). Populacije poliheta *Goniadella gracilis* i školjkaša *Astarte castanea* neke su od rijetkih vrsta koje su tad preživjele hipoksiju. Nakon hipoksičnog stresa, pogođeno područje vrlo je brzo bilo rekolonizirano pelagičnim ličinkama prethodno dominantnih vrsta, kao ježinca *Echinarachnius parma* i školjkaša *Spisula solidissima*, koje su se zajedno s ostalim organizmima kao što su *Spiophanes bombyx* te porodica Ampharetidae iz razreda Polychaeta,

postavile oportunistički. Nakon godinu dana, abundancija spomenutih oportunista je opala, premda se i dalje neke od prethodno dominantnih vrsta nisu vratile na pogođeno stanište. Pridnene zajednice obalnih dijelova koje su doticale vodene mase pogođene hipoksijom, s druge strane nisu doživjele takve drastične događaje. Pokretne vrste uspjele su izbjeći hipoksiju dok su školjkaš *S. solidissima* i ostali mnogočetinaši doživjeli nisku stopu smrtnosti koja je iznosila manje od 10%. Jedina iznimka bila je populacija ježinca *E. parma* čija je smrtnost bila jako velika i to otprilike 90% (Garlo i sur., 1979).

U zaljevu Kiel na jugozapadu Baltika, Arntz je 1981. godine otkrio da se rekolonizacija tog područja odigrala strahovito brzo, točnije odmah nakon uspostavljanja normalnih uvjeta nakon hipoksije. Početni kolonizatori kao što su školjkaš *Abra alba*, poliheti *Harmothoe sarsi* i *Pectinaria koreni*, valjčar *Halicryptus spinulosus* i rak *Diastylis rathkei* okarakterizirani su kao brzorastući organizmi s visokom stopom fekunditeta.

U plićim vodama je zabilježen brži oporavak nakon hipoksije, vjerojatno jer je riječ o zajednicama koje su prilagođene na uvjete takvog stresnog okoliša i koje imaju značajno novačenje veoma brzo nakon hipoksije. U plitkim vodama, kolonizacija posthipoksičnih staništa je ubrzana, a samim staništem dominiraju oportunističke vrste. Primjerice, u Tomoe Cove u Japanu oportunistička vrsta poliheta *Capitella capitata* u vrlo je velikom broju, odmah nakon pojave normalnih koncentracija otopljenog kisika, kolonizirala područja pogođena hipoksijom (Tsutsumi, 1987).

U plitkom makrotajdalnom zaljevu rijeke Somme u Francuskoj hipoksija i anoksija prvotno su se javile 1982. godine popraćene visokom stopom smrtnosti pridnenih zajednica i padom školjkarstva. Smrtnost povezana s anoksijom ponovno se očitovala u nadolazećim godinama (1983., 1985. i 1989.) i bila je pripisana fitoplanktonskim cvatnjama koje su bile popraćene dolaskom dodatnih hranjivih tvari iz same rijeke Somme i nanosa zemlje. Godine 1982. hipoksija i nadolazeća anoksija razvile su se nakon iznimno vrućih ljetnih perioda s visokim riječnim tokovima (50% iznad prosjeka). Populacije školjkaša *Cerastoderma edule* nisu se oporavile nakon prethodno navedenih događaja sve do 1987. godine. Dvije godine nakon ozbiljne anoksije oportunistički polihet *Pygospio elegans* bio je dominantna vrsta na dnu, ali su njegove brojke počele opadati čim se *C. edule* vratila. Uz promjenu sastava pridnenog životnog područja, smrtnost školjkaša uzrokovana anoksijom dovela je do toga da njezini glavni predatori, ptice oštrigari *Haematopus ostralegus* i obični galeb *Larus canus*, promijene plijen. Ipak, fluktuacija populacije ovih ptica nije se mogla dovesti u vezu s ugibanjem školjkaša kao rezultat ove oportunističke strategije ishrane (Desperz i sur., 1992).

3. ZAKLJUČCI

Hipoksija i anoksija u morskim ekosustavima su odavna poznati fenomeni, no njihova pojava u plitkim obalnim i estuarijskim područjima je sve češća, što je vrlo vjerojatno posljedica antropogene eutrofikacije. Eutrofikacija u korelaciji s meteorološkim i hidrodinamičkim uvjetima, povećava učestalost i jačinu hipoksije.

Hipoksija može biti periodični, aperiodični, najčešće sezonski događaj na određenom području, a djeluje na razne metaboličke procese kod bentičkih organizama i naposljetku dovodi do značajnih strukturalnih promjena u pridnenim zajednicama. Najznačajnija promjena je smanjenje bentičke infaune uslijed hipoksičnog stresa koji se pojavljuje na fiziološkoj i individualnojim razini, na razini populacije te na razini zajednici.

Bentos nema fiziološki mehanizam za preživljavanje kronične dugotrajne hipoksije, no kratkoročna hipoksija se uspješno preživljava sinergijom određenih bihevioralnih i fizioloških prilagodbi.

Na razini zajednice, promjene uslijed nastale hipoksije ovise o tome koliko su organizmi izloženi kritičnoj razini kisika, vremenskom trajanju hipoksije, prostornom opsegu izloženosti, o čimbenicima okoliša te o otpornosti karakterističnoj za pojedinačnu vrstu.

Oporavak pridnenih zajednica nakon hipoksije ovisi o tome koliko je ozbiljna i dugotrajna bila hipoksija, ali i o složenosti pogođenih zajednica. Otpornost zajednica u prvom redu ovisi o samim vrstama, odnosno njihovom životnom ciklusu, razdoblju razmnožavanja i načinu rasprostranjenja ličinki.

4. LITERATURA

Arntz W. 1981. Zonation and dynamics of macrobenthos biomass in an area stressed by oxygen deficiency. U: Barrett GW, Rosenberg R (ur.), Stress effects on natural ecosystems. Chichester: John Wiley, str. 215-225.

Astall CM, Jones MB. 1991. Respiration and biometry in the sea cucumber *Holothuria forskali*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 71: 73-81.

Bacesco M. 1963. Contribution a la biocoenologie de la Mer Noire l' étage périazoique et le faciés dreissenifère leur caractéristiques. Conseil Permanent International pour l' Exploration de la Mer, 17: 107-122.

Baden SP, Loo LO, Pihl L, Rosenberg R. 1990a. Effects of eutrophication on benthic communities including fish – Swedish west coast. Ambio, 19:113-122.

Baden SP, Pihl L, Rosenberg R. 1990b. Effects of oxygen depletion on the ecology, blood physiology and fishery of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. Marine Ecology Progress Series, 67: 141-55.

Boesch DF, Rosenberg R. 1981.Response to stress in marine benthic communities. U: Barret GW i Rosenberg R (ur.), Stress effects on natural ecosystems. John Wiley, Chichester, str. 179-200.

Brongersma-Sanders M. 1957. Mass mortality in the sea. U: Hedgpeth JW (ur.), Treatise on marine ecology and paleoecology. Waverly Press, Baltimore, str. 941-1010.

Desprez M, Rybarczyk H, Wilson JG, Ducrotoy JP, Sueur F, Olivesi R, Elkaim B. 1992. Biological impact of eutrophication in the Bay of Somme and the induction and impact of anoxia. Netherlands Journal of Sea Research, 30: 149-159.

Diaz RJ, Rosenberg R. 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. U: Ansell AD, Gibson RN, Margaret Barnes (ur.), Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 1995. UCL Press, London, str. 245-303.

Falkowski PG, Hopkins TS, Walsh JJ. 1980. An analysis of factors affecting oxygen depletion in the New York Bight. Journal of Marine Research, 38: 479-506.

Fenchel TM, Riedl RJ. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. Marine Biology, 7: 255-268.

Garlo EV, Milstein CB, Jahn AE. 1979. Impact of hypoxic conditions in the vicinity of Little Egg Inlet, New Jersey in summer 1976. Estuarine and Coastal Marine Science, 8: 421-432.

Graf G, Bengtsson W, Diesner U, Schultz R, Theede H. 1982. Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: progress and budget. Marine Biology, 67: 201-208.

Gray JS, Aschan M, Carr MR, Clarke KR, Green RH, Pearson TH, Rosenberg R, Warwick RM, Bayne BL. 1988. Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. Marine Ecology Progress Series, 46: 151-165.

Hagerman L, Szaniawska A. 1988. Respiration, ventilation and circulation under hypoxia in the glacial relict isopod *Saduria* (*Mesidothea*) *entomon*. Marine Ecology Progress Series, 47: 55-63.

Harper DE, McKinney LD, Nance JM, Salzer RB. 1991. Recovery responses of two benthic assemblages following an acute hypoxic event on the Texas continental shelf, northwestern Gulf of Mexico. U: Tyson RV, Pearson TH (ur.), Modern and ancient continental shelf anoxia. Geological Society (Special Publication 58), London, str. 49-64.

Herried CF. 1980. Hypoxia in invertebrates. Comparative Biochemistry and Physiology, 67A: 311-320.

Jørgensen N, Revsbech NP. 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. Limnology and Oceanography, 30: 111-122.

Justić D. 1987. Long-term eutrophication of the Northern Adriatic Sea. Marine Pollution Bulletin, 18: 281-284.

Justić D, Rabalais NN, Turner RE, Wiseman WJ. 1993. Seasonal coupling between riverborne nutrients, net productivity, and hypoxia. Marine Pollution Bulletin, 26: 184-189.

Levin LA, Huggett CL, Wishner KF. 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. Journal of Marine Research, 49: 763-800.

Llansó RJ, Diaz RJ. 1994. Tolerance to dissolved oxygen by the tubicolous polychaete *Loimia medusa*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 74: 143-148.

Mullins HT, Thompson JN, McDougall K, Vercoutere TL. 1985. Oxygen-minimum zone edge effects: evidence from the central California coastal upwelling system. Geology, 13: 491-494.

Pearson TH, Rosenberg R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. U: Harold Barnes (ur.), Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 16. Aberdeen University Press, Aberdeen, str. 229-311.

Revsbech NP, Jørgensen BB. 1986. Microelectrodes: their use in microbial ecology. U: Marshall KC (ur.), Advances in Microbial Ecology. Springer, Boston str. 293-352.

Rhoads DC, Germano JD. 1986. Interpreting long-term changes in benthic community structure: a new protocol. Hydrobiologica, 142: 291-308.

Rosenberg R. 1976. Benthic faunal dynamics during succession following pollution abatement in a Swedish estuary. Oikos, 27: 414-427.

Rosenberg R. 1980. Effects of oxygen deficiency on benthic macrofauna in fjords. U: Freeland HJ, Farmer DM i Levings CD (ur.), Fjord oceanography, Plenum Press, New York, str. 499-514.

Rosenberg R, Diaz RJ. 1993. Sulphur bacteria (*Beggiatoa* spp.) mats indicate hypoxic conditions in the Inner Stockholm Archipelago. Ambio, 22: 32-36.

Rosenberg R, Arntz WE, Chuman de Flores E, Flores LA, Carbajal G, Finger I, Tarazona J. 1983. Benthos biomass and oxygen deficiency in the upwelling system off Peru. Journal of Marine Research, 41: 263-279.

Rosenberg R, Hellman B, Johansson B. 1991. Hypoxic tolerance of marine benthic fauna. Marine Ecology Progress Series, 79: 127-131.

Rosenberg R, Loo LO, Möller P. 1992. Hypoxia, salinity and temperature as structuring factors for marine benthic communities in a eutrophic area. Netherlands Journal of Sea Research, 30: 121-129.

Rydberg L, Edler L, Floderus S, Granéli W. 1990. Interaction between supply of nutrients, primary production, sedimentation and oxygen consumption in SE Kattegat. Ambio, 19: 134-141.

Sandberg E. 1994. Does short-term oxygen depletion affect predator-prey relationships in zoo-benthos? Experiments with the isopod *Saduria entomon*. Marine Ecology Progress Series, 103: 73-80.

Sanford LP, Sellner KG, Breitburg DL. 1990. Covariability of dissolved oxygen with physical processes in the summertime Chesapeake Bay. Journal of Marine Research, 48: 567-590.

Schaffner LC, Jonsson P, Diaz RJ, Rosenberg R, Gapcynski P. 1992. Benthic communities and bioturbation history of estuarine and coastal systems: effects of hypoxia and anoxia. Science of the Total Environment, (Suppl. 1992): 1001-1016.

Seitz RD, Dauer DM, Llansó, Long WC. 2009. Broad-scale effects of hypoxia on benthic community structure in Chesapeake Bay, USA. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 381: S4-S12.

Stachowitsch M. 1991. Anoxia in the Northern Adriatic Sea: rapid death, slow recovery. U: Tyson RV i Pearson TH (ur.), Modern and ancient continental shelf anoxia, Geological Society (Special Publication 58), London, str. 119-129.

Stachowitsch M. 1992. Benthic communities: eutrophication's „memory mode“. U: Vollenwieder RA, Marchetti R, Viviani R (ur.), Marine coastal eutrophication, Elsevier, Amsterdam, str. 1017-1028.

Stefanon A, Boldrin A. 1981. The oxygen crisis of the Northern Adriatic Sea waters in late fall 1977 and its effects on benthic communities. U: Blanchard J (ur.), Proceedings of the 6th Symposium of the Conféderation Mondiale des Activitiés Subaquatique. Natural Enivronmental Research Concuil, Swindon, str. 167-175.

Summers JK, Engle VD. 1993. Evaluation of sampling strategies to characterize dissolved oxygen conditions in northern Gulf of Mexico estuaries. Environmental Monitoring and Assessment, 24: 219-229.

Tsutsumi H. 1987. Population dynamics of *Capitella capitata* (Polychaeta: Capitellidae) in an organically polluted cove. Marine Ecology Progress Series, 36: 139-149.

Turner RE, Rablais NN. 1994. Coastal eutrophication near the Mississippi river delta. Nature, 368: 619-621.

Vismann B. 1990. Sulfide detoxification and tolerance in *Nereis* (*Hediste*) *diversicolor* and *Nereis* (*Neanthes*) *virens* (Annelida: Polychaeta). Marine Ecology Progress Series, 59: 229-238.

Vismann B. 1991. Sulfide tolerance: physiological mechanisms and ecological implications. Ophelia, 34: 1-27.

Winkler L. 1888. The determination of dissolved oxygen in water. Berichte der Deutschen Chemischer gesellschaft, 21: 28-43.