

Wpływ czynników środowiskowych oraz antropogenicznych na występowanie zespołu bielenia rafy koralowej oraz chorób koralowców

MICHAŁ SCHULZ, ALEKSANDRA ŁOŚ, PATRYCJA SKOWRONEK, ANETA STRACHECKA

Zakład Biologii Środowiskowej i Apidologii, Instytut Biologicznych Podstaw Produkcji Zwierzęcej,
Wydział Biologii, Nauk o Zwierzętach i Biogospodarki, Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie,
ul. Akademicka 13, Lublin, 20-950

Otrzymano 25.04.2018

Zaakceptowano 21.05.2018

Schulz M., Łoś A., Skowronek P., Strachecka A.

Influence of environmental and anthropogenic agents on the occurrence of coral reef bleaching syndrome and coral diseases

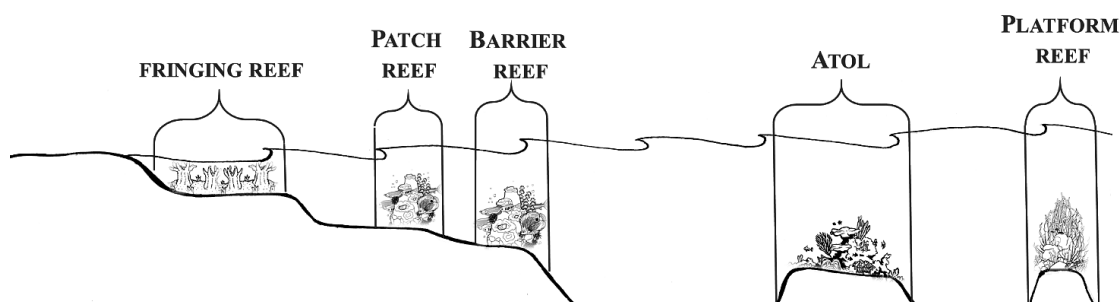
Summary

Coral reefs are the most productive ecosystems on Earth. They ensure the conservation of biodiversity and are a live habitat for 25% of all marine organisms. The main relationship on the coral reef is the symbiosis between corals and algae from the genus *Symbiodinium* (commonly called zooxanthellae). The authors of this publication have characterized and described the factors limiting the occurrence of coral reefs, including: water temperature, salinity, access to sunlight, contamination, physicochemical and hydromechanical parameters of water. Moreover anthropogenic threats to coral reefs have been specified, including diving tourism, ecological disasters (e.g. oil spills) and the development of marine aquaristics. Rapid changes in the basic living conditions are dangerous for corals and their symbionts and may cause the unsuitability of the new environment resulting in diseases such as coral bleaching. Corals bleaching is a disease associated with the break of the coral and algae relationship which results in a coral reef death on a global scale. Awareness of these negative factors, often related to human activity, may allow us to better understand the ecological processes that are the basis of reef functioning and might enable us to prevent and oppose to the changes and ecological recessions of coral reefs.

Keywords: coral reef, coral bleaching, *Symbiodinium*, zooxanthellae

Rafy koralowe są to rozległe, podwodne ekosystemy przyrównywane – z powodu ich wysokiego stopnia złożoności i bioróżnorodności – do środowiska lasów deszczowych. Te największe struktury biologiczne na Ziemi budowane są poprzez nagromadzanie się obumarłych szkieletów organizmów rafotwórczych, głównie koralowców (*Anthozoa*) oraz małży (*Bivalvia*). W zależności od sposobu ich uformowania i głębokości, na jakiej się znajdują, dzieli się je na kilka typów (fringing reef, patch reef, barrier reef, atol, bank or platform reef), różniących się panującymi na nich warunkami środowiskowymi (ryc. 1) (119). Pomimo że

powierzchnie raf koralowych zajmują mniej niż 0,1% powierzchni mórz i oceanów, szacuje się, że są środowiskiem do życia dla ponad 25% wszystkich gatunków organizmów występujących w wodach słonych (87, 118). Mają także wpływ na atmosferę, oceany, klimat i wytwarzają dobra wyceniane na miliardy dolarów rocznie (14, 59). Oprócz tego mają wartości kulturowe, historyczne, naukowe (84). Rafy koralowe tworzą



Ryc. 1. Schematyczne przedstawienie różnych typów raf koralowych

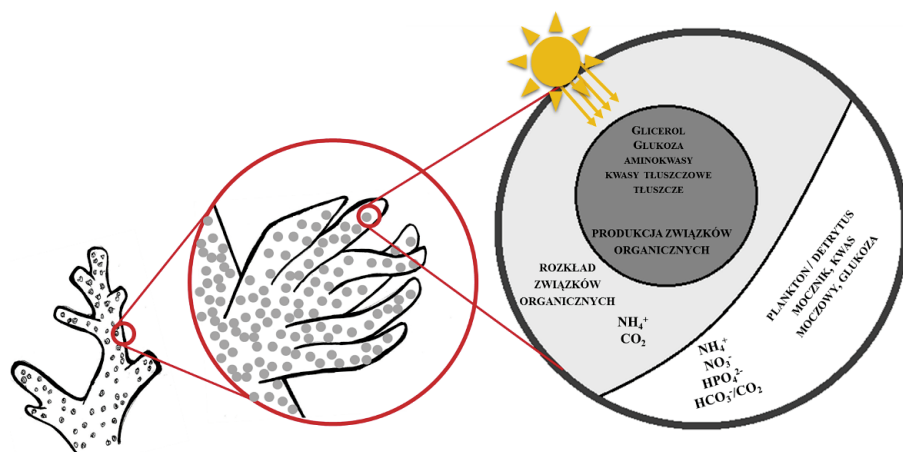
się w miejscach, w których woda nie oferuje dużej dostępności związków pokarmowych, a pomimo tego są najbardziej produktywnymi ekosystemami na Ziemi. Zapewniają pożywienie dla ludzi, a także dla niezliczonej liczby gatunków zwierząt (102, 131). Rify koralowe ulegają niszczeniu z powodu katastrof naturalnych, takich jak huragany, trzęsienia ziemi lub tsunami (72, 122, 134). Niestety, w obecnych czasach coraz częściej obserwuje się postępujący zanik raf koralowych z powodu bezpośredniej lub pośredniej ludzkiej działalności. Sytuacja wymaga szybkiej reakcji i zwiększenia wysiłków w zakresie postępowania z niszczeniem tego ekosystemu w oparciu o lepsze zrozumienie procesów ekologicznych, które leżą u podstaw funkcjonowania rafy. Uwzględnianie znaczenia działalności człowieka w kształtowaniu ekosystemów rafowych stanowi podstawę zapobiegania oraz przeciwdziałania się zmianom i ekologicznym recesjom (12).

Koralowiec i glon – niezwykła relacja

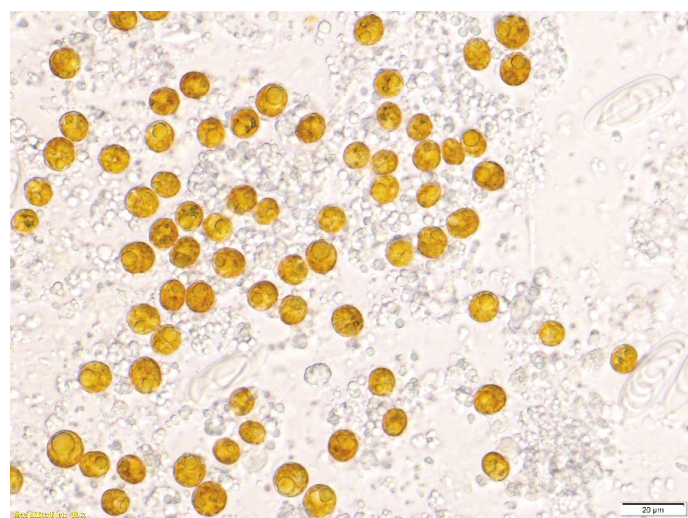
Koralowce porastające płytkie wody raf koralowych mogą odżywiać się w dwojaki sposób: na drodze wchłaniania związków odżywczych bezpośrednio przez tkanki oraz pozyskując plankton z wody (heterotrofia) lub na drodze współpracy z symbiotycznymi glonami (autotrofia) (ryc. 2). Energia pozyskana na drodze heterotroficznej jest włączana w tkanki i pozostaje w organizmie na dłużej, natomiast energia pozyskana na drodze autotroficznej magazynowana jest głównie w lipidach i szybko zużywana przez organizm (7).

Symbioza i mutualizm pomiędzy organizmami z różnych, nieraz bardzo odległych od siebie taksonów to powszechne zjawisko na rafie koralowej. Jako przykład może posłużyć współpraca ryb z rodzaju *Amphiprion* z różnymi gatunkami ukwiałów (114, 115). Koralowce madreporowe, z których zbudowana jest rafa koralowa, są organizmami holobiontycznymi, oznacza to, że tworzą je całe wspólnoty żywych organizmów, które razem budują zdrowego koralowca (116). Koralowce zamieszkujące rify koralowe można podzielić na dwie, nietaksonomiczne grupy: koralowce twarde, które podczas procesu kalcyfikacji tworzą swój szkielet zbudowany z węglanu wapnia lub aragonitu (CaCO_3) oraz koralowce miękkie, których tkanki nie wytwarzają trwałego szkieletu (60). W obrębie jednego koralowca, zarówno w nim, na jego powierzchni, jak i w bezpośredniej bliskości, żyją organizmy symbiotyczne, takie jak: glony, bakterie, gąbki (*Porifera*), stułbiopławy (*Hydrozoa*) – bez których istnienie koralowca nie byłoby możliwe (16, 85).

Podstawowym mutualizmem na rafie, gdzie obydwie strony czerpią zyski z kooperacji, jest współpraca koralowców z glonami typu bruzdnic (*Dinoflagellata*) z ro-

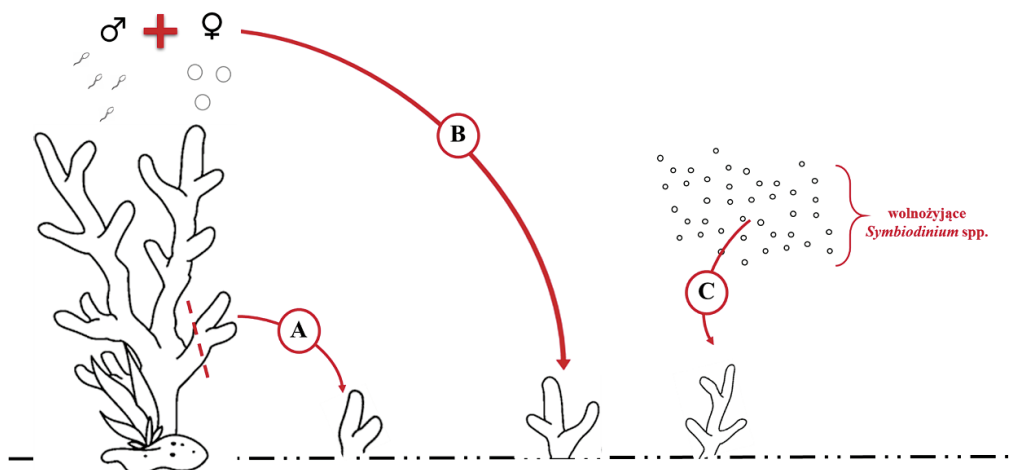


Ryc. 2. Schemat wymiany substancji pomiędzy koralowcem a glonami *Symbiodinium* spp.



Ryc. 3. Zdjęcie *Symbiodinium* spp. wykonane mikroskopem Olympus BX 61

dzaju *Symbiodinium* spp. (ryc. 3). Zasadlają one tkankę endodermalną parzydełkowców (*Cnidaria*), takich jak: koralowce (*Anthozoa*), krążkopławy (*Scyphozoa*), ukwiały (*Actiniaria*), ślimaki nagoskrzelne (*Nudipleura*), orzęski (*Ciliata*), otwornice (*Foraminifera*), gąbki ukwiałki (*Zoanthids*) oraz wchodzi w endosymbiozę z niektórymi morskimi małżami z rodziny przydaczni (*Tridacnidae*) (47). Tego typu bruzdnice, nawiązujące relacje o charakterze mutualistycznym z organizmami morskimi, określane są nietaksonomicznym terminem „zooksantelle”. Nazwa *zooksanthellum* po raz pierwszy została użyta przez Brandta w 1881 r. Oznaczył on tym terminem niewielkie, symbiotyczne mikroorganizmy zamieszkujące tkanki zwierząt bezkręgowych. Słowo to pochodzi od greckiego słowa *zoon* oznaczającego zwierzę i *xanth* oznaczającego kolor żółty, odnoszący się do właściwej barwy tego glona (120). Większość koralowców rafotwórczych żyje w relacji mutualistycznej z *Symbiodinium* spp. Glony zamieszkujące tkanki koralowca żywią się zbędnymi produktami przemiany materii powstającymi w jego komórkach. Są to fosforany i związki azotowe. Glon uzyskuje ochronę i substancje konieczne do przeprowadzania fotosyntezy, natomiast



Ryc. 4. Sposoby nabywania zooxantelli przez koralowce: A – poprzez rozmnażanie bezpłciowe, zooxantelle są przekazywane bezpośrednio w polipach lub fragmentach koralowca, które następnie tworzą nowego osobnika, B – bezpośrednio (wertykalnie) od osobników rodzicielskich, C – pośrednio (horyzontalnie) wprost ze środowiska

koralowiec dzięki tej współpracy uzyskuje korzyść w postaci zamiany jego metabolitów w tlen i pokarm (110). Fotosynteza u *Symbiodinium* spp. przebiega z wykorzystaniem przez glona następujących barwników fotosyntetycznych: chlorofilu a, c, β -karotenu, perydyniny, neoperydyniny, dinoksantyny, neodinoksantyny, diadinoksantyny. Tym barwnikom glony zawdzięczają swoją żółtobrazową barwę (63, 128). Dodatkową korzyścią z posiadania zooxantelli przez koralowca jest to, że zwiększają one tempo jego kalcyfikacji. Toksyny zawarte w komórkach *Symbiodinium* spp. otwierają kanały jonowe Ca^{2+} zlokalizowane w ektodermie – tkance odpowiedzialnej za proces kalcyfikacji. W reakcji $\text{Ca}^{2+} + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}^+$ koralowiec wydziela powstały proton do swojej jamy chłono-trawiennej, w której wpływa on pozytywnie na trawienie, poprawiając asymilację związków pokarmowych. Ma to znaczenie w wodach ubogich w związki pokarmowe, w jakich występują rafy koralowe (81).

Rodzaj *Symbiodinium* spp. jest genetycznie zróżnicowany i został podzielony na osiem nietaksonomicznych grup (kłądów): od A do H. Klady dzielą się dodatkowo na podgrupy, oznaczone cyframi, np. C1, C2 itd. *Symbiodinium* spp. przynależne do kłądów A, B, C i D najczęściej wchodzi w relacje symbiotyczną lub mutualistyczną z organizmami z królestwa zwierząt, natomiast klady C, D, F, G i H z otwornicami. W ślimakach nagoskrzelnych glony z rodzaju *Symbiodinium* pomagają młodym osobnikom w zdobyciu ich pierwszego pożywienia (20). W koralowcach najczęściej występuje kład C (99, 122). Niestety, ta grupa *Symbiodinium* spp. wykazuje też bardzo dużą wrażliwość na niekorzystne warunki termiczne (64). Z uwagi na to, że większość gatunków *Symbiodinium* spp. wygląda niemalże jednakowo, do ich udanej i pewnej identyfikacji gatunkowej niezbędne jest zastosowanie analizy molekularnej DNA. W ostatnich latach część gatunków *Symbiodinium* spp. zmieniła swoją przynależność systematyczną (73).

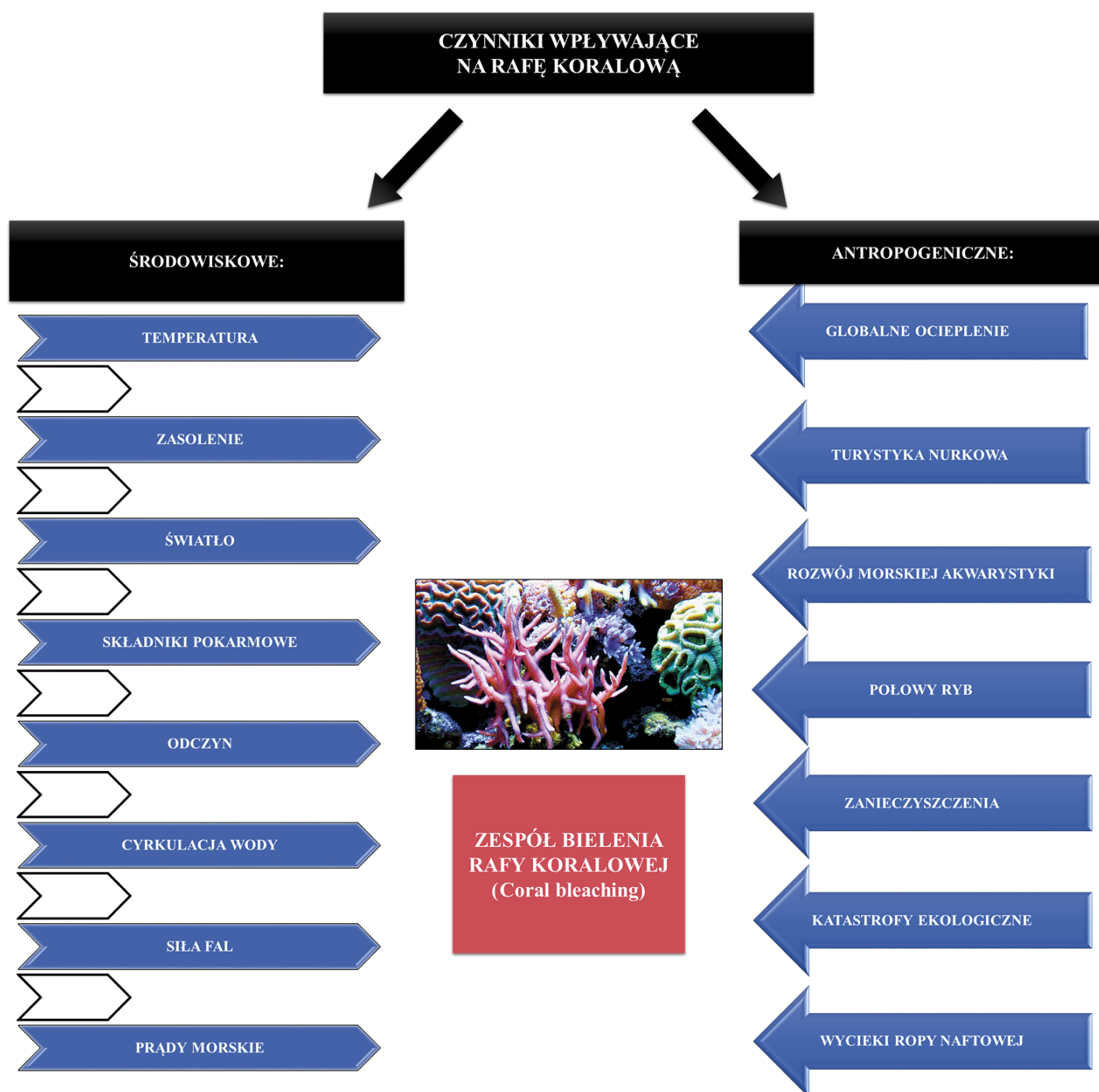
Badania sekwencji rybosomalnego DNA (18S rDNA) wskazują, że *Symbiodinium* spp. są zróżnicowaną, ale wywodzącą się od jednego, wspólnego przodka grupą organizmów. Ponadto porównanie różnych gatunków *Symbiodinium* ujawniło, że w obrębie tego rodzaju różnorodność genetyczna jest równoważna z różnicami taksonomicznymi na poziomie rzędu obserwowanymi w innych grupach bruzdnic (46, 113).

Koralowiec może nabyć symbiotyczne zooxantelle na kilka sposobów (ryc. 4).

W przypadku, gdy rozmnaża się bezpłciowo, zooxantelle w młodym osobniku są bezpośrednio przekazywane w polipach lub fragmentach koralowca, które następnie tworzą nowego osobnika. Podczas rozmnażania płciowego zooxantelle są przekazywane nowemu koralowcowi na dwa sposoby: bezpośredni (wertykalny) od osobników rodzicielskich lub pośredni (horyzontalny) wprost ze środowiska. Sposób nabycia własnych zooxantelli przez koralowca jest zależny od jego gatunku (53). Zooxantelle mogą być przenoszone z jednego miejsca na drugie przez morskie kręgowce, w szczególności papugoryby – *Sparisoma viride*, analogicznie do sytuacji przenoszenia pyłku przez pszczoły. Powoduje to zwiększenie tempa wymiany glonów między koralowcami na duże odległości, sprzyja zachowaniu bioróżnorodności *Symbiodinium* spp., a tym samym umożliwia koralowcom skuteczniejszą wymianę ich dotychczasowych konsorcjów zooxantelli na inne, bardziej dopasowane do ich aktualnych potrzeb (21). Dorosłe koralowce, które utraciły swoje zooxantelle, mogą je nabyć wtórnie ze środowiska, co zostało potwierdzone doświadczalnie (68). Niektóre koralowce, np. z rodzaju *Pocillopora* preferują jeden określony gatunek *Symbiodinium* spp., długoterminowo, nawet jeśli aktualne warunki wskazują, na zasadność wymiany glonów na te z innego gatunku. Jest to swego rodzaju długoterminowa strategia przetrwania (82).

Warunki limitujące istnienie rafy koralowej

Występowanie raf koralowych, porastanych przez koralowce i ich symbionty jest limitowane przez czynniki środowiskowe, takie jak: temperatura wody, zasolenie, dostęp do światła słonecznego, dostępność składników pokarmowych w wodzie, występowanie osadów wpływających na klarowność wody, zanieczyszczenie wody i jej parametry fizykochemiczne (w tym odczyn pH), dostępność składników odżywczych, cyrkulacja oraz inne czynniki hydromechaniczne, takie jak siła fal



Ryc. 5. Wykaz czynników wpływających na rafę koralową

i lokalne prądy morskie (69) (ryc. 5). Na każdej z nich żyją koralowce, jednak ich skład gatunkowy, a co za tym idzie, również skład konsorcjów symbiotycznych glonów, jest różny. Nagła zmiana podstawowych warunków życiowych niesie ze sobą niebezpieczeństwo nieprzystosowania się koralowców i ich symbiontów do nowego środowiska oraz masowego wymierania (131).

Jak wykazały badania prowadzone w prawie 1000 miejscach występowania koralowych podmorskich struktur, minimalna temperatura wody, poniżej której życie koralowców rafotwórczych nie jest możliwe, wynosi 16°C, zaś temperatura maksymalna 34°C (69). Niektóre koralowce mogą poradzić sobie z temperaturami poniżej 15°C i powyżej 40°C, jednak tylko

przez krótki czas (NOAA. Historical Maps and Charts. National Ocean Service Website. <https://oceanservice.noaa.gov/podcast/july17/nop08-historical-maps-charts.html>, accessed on 8/13/17). W koralowcach narażonych na okresowe wahania temperatury wody liczba zooxantelli jest mniejsza blisko o 50% w porównaniu do koralowców przebywających w stabilnych warunkach temperaturowych (28). Najlepszy wzrost i warunki dla symbiozy z zooxantellami koralowce twarde uzyskują w temperaturze wody od 27°C do 29°C (49). Temperatura wody na rafie waha się w zależności od jej położenia geograficznego, głębokości, na jakiej się znajduje i pory roku. W lecie temperatura wody jest wyższa w zatokach i lagunach, w zimie jest

odwrotnie (93). Globalne ocieplenie powoduje wzrost temperatury habitatów wodnych i lądowych (13, 25). Jak pokazują wyniki badań, średnia temperatura oceanów na świecie stale rośnie (68). W ostatnim stuleciu temperatura wody na rafach koralowych wzrosła o 1°C (55). Wzrost temperatury wody o 1°C powoduje negatywne relacje w symbiozie glon–koralowiec (71). Masowe ginięcie koralowców na rafach koralowych spowodowane w głównej mierze przez wzrost temperatury wody w powierzchniowej warstwie oceanu (Sea Surface Temperature, SST) jest związane z globalnym ociepleniem klimatu o podłożu głównie antropogenicznym (8, 56, 133). Również prognozy temperaturowe na przyszłość nie są korzystne dla morskich ekosystemów. Prognozuje się dalsze ocieplenie klimatu o 2°C już w 2050 r. oraz wzrost stężenia dwutlenku węgla do 500 ppm (57). Koralowce są zagrożone wyginieciem z powodu wzrastającej temperatury wód, ratunkiem dla nich może być zasiedlanie wyższych szerokości geograficznych. Ekspansja w poszukiwaniu nieco chłodniejszej wody niesie jednak ze sobą również zagrożenia. Jednym z nich jest zmniejszenie genetycznej różnorodności *Symbiodinium* spp. bytujących w takich koralowcach. Jest to najprawdopodobniej spowodowane lokalną selekcją tych glonów zmuszonych do dostosowania się do nowych warunków termicznych (48). Do niedawna sądzono, że tylko koralowce posiadające wiele różnych gatunków symbiotycznych glonów w swoich komórkach mogą skutecznie adaptować się do zmiennych warunków termicznych. Najnowsze badania pokazują jednak, że koralowce posiadające tylko jeden typ zooxantelli również mogą skutecznie reagować na zmiany temperatury wody. Odkrycie jest szczególnie istotne z uwagi na fakt, że wiele gatunków koralowców posiada tylko jeden typ zooxantelli w swoich tkankach i daje nadzieję na zachowanie wielu gatunków, nawet mimo następujących zmian środowiskowych (126).

Zakwaszenie oceanów (ocean acidification – OA) uważane jest za drugi, po globalnym wzroście temperatury, najważniejszy czynnik powodujący wymieranie koralowców. Rafy koralowe były jednym z pierwszych ekosystemów rozpoznanych jako bardzo wrażliwe na zakwaszenie wody (70). Zakwaszenie oceanów jest ściśle powiązane z działalnością człowieka i efektem cieplarnianym (34). W ostatnich dekadach notowana była zwiększona emisja gazów cieplarnianych, w tym dwutlenku węgla (9), a także – związanych głównie z rolnictwem oraz spalaniem paliw kopalnych – wydzielanie do atmosfery reaktywnych związków siarki i azotu (odpowiednio, $0,8 \times 10^{12}$ mol i $2,7 \times 10^{12}$ mol rocznie), kwasu azotowego (V) HNO_3 , kwasu siarkowego (VI) H_2SO_4 i amoniaku (NH_3). Związki te trafiając do wody, rozpuszczają się, powodując obniżenie poziomu pH (32, 135). Atmosferyczny dwutlenek węgla jest wchłaniany przez oceany na drodze dyfuzji. Z dwutlenku węgla w połączeniu z wodą morską powstaje jon kwasu węglowego HCO_3^- . Zachodzące reakcje powodują dodatkowo obniżenie ilości jonów

węglanowych potrzebnych morskim organizmom do procesów kalcyfikacji, czyli budowania twardego szkieletu. Obniżenie zawartości jonów węglanowych prowadzi również do zmniejszenia wysycenia wody innymi formami węglanu wapnia, takimi jak aragonit i kalcyt, które są niezbędne do budowy szkieletu i utrzymania homeostazy koralowca. Odpowiedzią koralowców na zakwaszenie środowiska wodnego jest utrata symbiotycznych zooxantelli, obniżenie tempa procesów metabolicznych w komórkach koralowca – w tym zaburzenia mitochondrialnego łańcucha transportu elektronów prowadzącego do obniżenia możliwości wytwarzania ATP i NADPH^+ , a także zwiększenie poziomu trójglicerydów i dehydrogenazy acetylokoenzymu A (acetyl-CoA), co może wskazywać na wzrost rozkładu lipidów, a tym samym zużycia energii. Większość zapotrzebowania na energię w koralowcach jest zaspokajana przez fotosyntetyczne endosymbionty. Heterotrofia gospodarza może częściowo w niektórych przypadkach zaspokoić jego zapotrzebowanie na energię. Jednak zaburzenia w tlenowej aktywności metabolicznej spowodowane zmianami w mitochondrialnym metabolizmie mogą osłabić żywotność komórek gospodarza niezależnie od troficznego źródła węgla organicznego dostarczanego do cyklu Krebsa. W przypadku odżywiania heterotroficznego, supresja metaboliczna z powodu kwasicy prawdopodobnie będzie miała długoterminowe skutki dla koralowców (65, 136). W ekosystemach linii brzegowej, jakimi zazwyczaj są rafy koralowe, woda może być bardziej zasadowa lub kwaśna, w zależności od równowagi pomiędzy napływem przybrzeżnej zakwaszonej wody bogatej w dwutlenek węgla, wody oceanicznej o odczynie zasadowym oraz okresowymi wahaniami poziomu materii organicznej. Gwałtowne zmiany pH są szczególnie niekorzystne dla koralowców i ich symbiontów (34). Zakwaszenie wód zawsze przekłada się na zwiększenie poziomu stresu u koralowców, zerwanie symbiozy z zooxantellami i przyspieszenie wymierania raf koralowych (57).

Minimalne zasolenie wody umożliwiające przeżycie koralowcom, wyrażone w jednostkach zasolenia praktycznego PSU wynosi 23,3, zaś maksymalne – 41,8 (69). Koralowiec w niesprzyjających warunkach zasolenia traci swoje symbionty oraz zmienia ich skład gatunkowy. Gwałtowna zmiana zasolenia wody może skutkować brakiem szans na przystosowanie się koralowca do nowych warunków i jego śmiercią (66). Niektóre badania wskazują na korelację stopnia zasolenia wody z odpornością na warunki termiczne u koralowców (40).

Do wytworzenia rafy koralowej niezbędna jest również duża ilość światła. Jest to związane z procesami fotosyntezy zachodzącymi w symbiotycznych bruzdnicach, które warunkują przetrwanie koralowców. Ilość oraz możliwości penetracyjne światła są związane z dwoma czynnikami: szerokością geograficzną, na jakiej znajduje się rafa koralowa oraz odległością od wybrzeża. Otwarte oceaniczne atole zlokalizowane

w strefie równikowej są najlepiej nasłonecznione, podczas gdy rafy umiejscowione w mętnych wodach z daleka od równika, często cierpią z powodu niewystarczającej ilości światła (69). Rafy zlokalizowane w najodpowiedniejszych miejscach mają dostęp do widma promieniowania powodującego aktywną fotosyntezę (photosynthetically active radiation; PAR) – 400-700 nm (35). Dostępność światła słonecznego dla raf koralowych ograniczana jest przez wzmożoną w ostatnich latach obecność w wodzie zawieszonych cząstek i ich sedymentację na powierzchni koralowca. Niewielkie cząsteczki zawiesiny podduszają organizmy rafowe oraz ograniczają możliwości fotosyntezy przez zooxantelle w koralowcach, powodując ich stres z niedożywienia (109). Sedymentacja pochodzenia antropogenicznego jest szczególnie groźna z uwagi na swoją gwałtowność, a przez to brak możliwości aklimatyzacji organizmów do nowych warunków (45, 62).

Rafy koralowe są zlokalizowane w wodach ubogich w związki pokarmowe, jednak koralowce są w stanie przeżyć w takich warunkach, zarówno z uwagi na symbiotyczne zooxantelle, jak i na fakt, że woda jest ciągle filtrowana przez niezliczoną ilość gąbek, małży, żachw (*Ascidacea*) i wieloszczetów (*Polychaeta*), które następnie wydzielają swoje produkty przemiany materii do wody, używając ją (88, 106).

Obecność ludzi w okolicach raf koralowych prowadzi do gwałtownego wzrostu zawartości związków pokarmowych w wodzie, głównie związków azotu i fosforu. Rafy koralowe zlokalizowane niedaleko stref zurbanizowanych oraz terenów rolniczych są w największym stopniu narażone na eutrofizację. Wzrost żyzności wód rafowych wpływa niekorzystnie na koralowce i jest ściśle powiązany z ich masowym wymieraniem. Negatywne oddziaływanie rozpuszczonych w wodzie związków organicznych i nieorganicznych objawia się: zmniejszeniem sukcesu reprodukcyjnego, zaburzeniami wzrostu szkieletu i jego wewnętrznej struktury (gęstości) oraz deformacją kształtu koralowca (linear extension), a przede wszystkim utratą symbiotycznych zooxantelli przez koralowca, a także bieleniem (27).

Szeroka rozpiętość warunków środowiskowych, w których koralowce są w stanie nawiązać symbiotyczne relacje z glonami, świadczy o ich dużych zdolnościach przystosowawczych (69). W strefach najlepszego wzrostu koralowców, zlokalizowanych głównie u wybrzeży Australii i w rejonach równoleżnikowych bioróżnorodność koralowców jest znacznie większa niż w rejonach chłodniejszych, z mniejszym dostępem do odpowiedniej jakości światła słonecznego. Powoduje to występowanie w korzystniejszych warunkach koralowców wymagających doskonałej jakości wody oraz światła, takich jak gatunki z rodzaju *Acropora* spp., które są przy okazji najbardziej rafotwórcze (129). Kombinacja takich czynników, jak: światło, zasolenie i temperatura wody powoduje efekt synergistyczny. Tolerancja temperaturowa u koralowców rafotwórczych jest ściśle powiązana z zasoleniem wody i natężeniem światła

słonecznego. W przypadku, gdy koralowiec narażony jest na zmniejszone zasolenie wody, jego zdolności okresowego przetrwania wysokich temperatur maleją. Narażenie na dużą intensywność światła powoduje u koralowców zmniejszoną tolerancję na podniesioną temperaturę (23, 54). Przeżycie rafy koralowej jest możliwe w różnych morskich habitatach, jednak podstawą dla jej funkcjonowania są zawsze stabilne warunki środowiskowe. Koralowce, szczególnie te rafotwórcze, są niezwykle wrażliwe na okresowe wahania parametrów wody i nagle naruszenie delikatnego ekosystemu oceanu lub morza skutkuje ich masowym wymieraniem (43).

Biały kolor śmierci

Największym obecnie zagrożeniem dla raf koralowych na całym świecie jest zjawisko zwane bieleniem koralowców (coral bleaching). Pierwsze doniesienia o chorobie, powodującej degenerację żywej tkanki i oddzielanie się jej od twardego szkieletu pojawiły się w połowie lat 80. XX wieku (42). Od tego czasu regularnie obserwowane jest bielenie raf koralowych, skala tego zjawiska zwiększa się. Przed tą datą obumieranie raf koralowych było prawie nieznane. Najnowsze doniesienia wskazują na przyspieszanie tempa bielenia raf koralowych nawet pięciokrotnie. Co roku obserwowany jest wzrost pojawiania się martwych koralowców o 4% więcej niż w roku poprzednim (58).

Bielenie koralowców jest chorobą polegającą na utracie relacji między gospodarzem (koralowcem) a symbiontem (glonem), spowodowaną niekorzystnymi i gwałtownymi zmianami środowiskowymi, zazwyczaj anomaliami temperaturowymi (39). Pod wpływem stresu endosymbionty *Symbiodinium* spp. zostają wydalone z tkanek gospodarza (8). Podczas bielenia koralowiec traci swój naturalny kolor – zazwyczaj koralowce rafotwórcze przybierają barwy od niebieskiej, zielonej przez różne odcienie żółtego aż do różowej – i staje się całkowicie biały lub bardzo wyblakły. Barwa koralowca jest zależna od jego gatunku, kondycji oraz aktualnych warunków środowiskowych (92, 123). Badania dowodzą, że koralowce o ciemniejszej pigmentacji są bardziej narażone na stres temperaturowy, a temperatura ich kolonii może być nawet o 1,5°C wyższa niż temperatura otaczającej je wody (37). Na niebezpieczny wzrost temperatury w kolonii ma też wpływ przepływ wody. Im jest mniejszy, tym temperatura koralowca jest większa (80, NOAA. Historical Maps and Charts. National Ocean Service Website. <https://oceanservice.noaa.gov/podcast/july17/nop08-historical-maps-charts.html>, accessed on 8/13/17). Bielenie koralowca nie zawsze prowadzi do jego śmierci. Koralowce na stres środowiskowy mogą reagować na cztery sposoby: nie ulec bieleniu i przeżyć (mniej niż 10% przypadków), nie zbieleć i nie przeżyć (więcej niż 20% przypadków), zbieleć i żyć oraz zbieleć i nie przeżyć (75). Morfologia koralowca ma również wpływ na jego szanse przeżycia przy ekspozycji na wysoką temperaturę. Koralowce posiadające budowę z licznymi rozgałęzieniami, np.

z rodzaju *Pocillopora*, są bardziej narażone na bielenie od koralowców posiadających zwartą strukturę, np. z rodzaju *Favia*. Wiąże się to najprawdopodobniej z większą powierzchnią styku z wodą rozgałęzionego koralowca i w związku z tym z większą ekspozycją na niekorzystne czynniki środowiskowe jego tkanek zamieszkanych przez zooxantelle (79, 86).

W związku z zakrojonymi na szeroką skalę badaniami nad bieleniem koralowców, pojawiły się teorie próbujące wyjaśnić istotę tego zjawiska. Jedną z teorii jest tzw. adaptacyjne bielenie (adaptive bleaching hypothesis, ABH). Zakłada ona, że podczas gwałtownie zmieniających się warunków środowiskowych koralowiec traci swoje zooxantelle, jednak w międzyczasie zastępuje je innymi, bardziej dostosowanymi do aktualnej sytuacji, w jakiej się znalazł. Teoria ta zakłada ponadto, że różne gatunki zooxantelli zamieszkujące jeden koralowiec reagują inaczej na wybrane czynniki środowiskowe, a w szczególności na temperaturę (38).

Bielenie koralowców może być też spowodowane występowaniem chorób grzybiczych, bakteryjnych (78), infekcji wirusowych lub pasożytów (29). Grzyby, podobnie jak zooxantelle wchodzą w relację symbiotyczne z gospodarzem (koralowcem) i biorą udział m.in. w procesach budowy tkanki. Jako czynniki patogenne koralowców spotykane są dosyć rzadko, występują częściej u ichtiofauny (101). Dla koralowców są patogenami oportunistycznymi, atakują osłabione osobniki (74, 100). Jednym z najbardziej rozpowszechnionych rodzajów patogennego grzyba jest *Aspergillus*. Grzyby z tego rodzaju są odpowiedzialne za epidemię aspergillozy i masowe wymieranie gorgonii (*Octocorallia*: *Gorgonacea*) w wielu regionach świata (16, 41). Gatunkiem odpowiedzialnym za większość zniszczeń na rafie jest *Aspergillus sydowii*. Jest to gatunek tolerujący szeroką rozpiętość warunków środowiskowych, o dużych zdolnościach przystosowawczych. Objawy występujące u zainfekowanych koralowców to m.in. podrażnienia, ubytki, zsinienie i defekty tkanki (2). Aspergillozy mogą powodować znaczne straty, doprowadzając do wymarcia ponad połowy koralowców z zakażonego obszaru (67). Inne, izolowane zarówno z chorych, jak i zdrowych koralowców, grzyby to m.in.: *Scolecobasidium* sp., *Curvularia lunata*, *Cladosporium* sp. i różne gatunki drożdży (102). Na obszarach występowania papugoryb z gatunku *Sparisoma viride* pojawiają się prawdopodobnie grzybicze infekcje, które powodują zespół nagłego wyniszczenia koralowca (rapid wasting syndrome, RWS) (17).

Bakteriozy koralowców są oprócz niewłaściwych warunków środowiskowych przyczyną ich bielenia. Oprócz bielenia, bakteriozy zazwyczaj powodują charakterystyczne, łatwe do identyfikacji objawy, często w postaci kolorowych nacieków na tkance. Wiele chorób wywoływanych przez bakterie nosi nazwę przyjętą od powodowanych przez nie zmian (103).

Jedną z nich jest choroba czarnego pasma (black band disease, BBD). Jest spowodowana przez konsorcjum

bakterii, w skład którego wchodzi gatunki z gromady sinic (*Cyanobacteria*), głównie *Phormidium corallyticum*, proteobakterie, takie jak *Desulfovibrio* spp. oraz bakterie redukujące siarczyny. Choroba czarnego pasma może być powodowana przez inne niż wymienione gatunki bakterii i skład konsorcjum patogenów w każdym przypadku może być inny, jednak brak dowodów, że choroba ta wywoływana jest przez bakterie występujące na lądzie, w wodzie słodkiej lub u człowieka. Choroba objawia się występowaniem czarnej martwiczej opaski o szerokości ok. 1 cm na zdrowej tkance. Opaska pojawia się na podstawie koralowca i rozprzestrzenia z szybkością od kilku do kilkunastu milimetrów dziennie, pozostawiając za sobą obumarłą tkankę (24, 105).

Podobną do BBD jest choroba białego pasma (white band disease, WBD). Chorobę wywołują α -proteobakterie, odpowiedzialne również za choroby innych morskich organizmów, np. ostryg. Przebieg jest bliźniaczy podobny do choroby czarnego pasma. Gatunkiem bakterii, podejrzewanym o wywoływanie tej choroby jest *Vibrio carchariae* wraz z innymi gatunkami z bakteryjnego konsorcjum koralowca (5). Jest to luminescencyjna bakteria Gram-ujemna, występująca w wielu morskich organizmach kręgowych i bezkręgowych. Jest uważana za bakterię oportunistyczną, która przy defekcie immunologicznym gospodarza może być patogenna (119). Choroba występuje w postaci białego nekrotycznego pasma o szerokości od kilku milimetrów do jednego centymetra. Pasek porusza się po koralowcu ruchem pionowym od podstawy w górę (97). Istnieją dwa typy choroby białego pasma. Typ I ma łagodniejszy przebieg, w którym podczas przesuwania się pasma tkanka zostaje na szkieletcie i nie dochodzi do jej oderwania, chociaż koralowiec jest jaśniejszy w tych miejscach (77). W typie II, który może być mylony z bieleniem koralowców, tkanka odchodzi od szkieletu (107). Choroba białego pasma spowodowała zniszczenie prawie wszystkich koralowców z gatunku *Acropora palmata* na terenie Wysp Dziewiczych Stanów Zjednoczonych (42).

Ostatnią z grupy pasmowych infekcji jest choroba czerwonego pasma (red band disease, RBD). Jest spowodowana szkodliwą działalnością cyjanobakterii, które tworzą wyraźną czerwoną opaskę na koralowcu. Po przejściu opaski pozostaje martwa tkanka na szkieletcie. Wywołują ją dwa patogenne gatunki bakterii z rodzaju *Oscillatoria*. Przesuwanie się czerwonego pasma po koralowcu następuje w nieco inny sposób niż w przypadku choroby czarnego pasma. Choroba atakuje zarówno koralowce twarde, jak i np. gorgonie (104, <http://www.aaus.org>).

Inną bakteriozą jest biała ospa, powodowana przez bakterię *Serratia marcescens*. Objawia się występowaniem nieregularnych, nekrotycznych plam na powierzchni koralowca. Bakteria powodująca tę chorobę występuje także u ludzi, stąd podejrzenie, że przyczyną jej pojawienia się na rafie koralowej mogły być zanieczyszczenia pochodzenia antropogenicznego (124).

Biała ospa potrafi zniszczyć prawie całą lokalną populację koralowców, straty przy tej chorobie dochodzą do 90% (125). Ubytki tkanki wynoszą przeciętnie ok. 2,5 cm² dziennie. Zniszczenie średniej wielkości koralowca następuje w ciągu kilkunastu dni (96).

Niekorzystne warunki środowiskowe są podstawową przyczyną takich chorób, jak syndrom ciemnych plam (dark spot syndrome, DSS). Jest to punktowa martwica tkanki koralowca. Podejrzewa się, że spowodowana jest bakteriami z rodzaju *Corynebacterium*, *Acinetobacter*, *Oscillatoria*, *Vibrio* i *Parvularcula* (15).

Istnieje kilkanaście gatunków pasożytów, powodujących choroby tkanki koralowców. Wśród tych chorób wyróżnić można zespół erozji szkieletu (skeletal eroding band, SEB). Choroba ta, podobna do choroby czarnego pasma, powodowana jest przez pasożytniczego orzęska z gatunku *Halofolliculina corallasia*. Pasożyt ten podczas swojego podziału komórkowego powoduje, że komórka potomna doprowadza do powstania zewnętrznego szkieletu ochronnego, wwierca się w twardy szkielet koralowca, doprowadzając do obumarcia polipów. Jest to pierwsza znana choroba koralowców wywołana przez pierwotniaka. Pierwotniak podczas swojej szkodliwej działalności umożliwia niszczytelką działalność innym patogenom, potęgując efekt chorobotwórczy (4, 94, 132).

Turystyka a rafy koralowe

Rozwój turystyki, szczególnie nurkowej, zagraża rafom koralowym. W chętnie odwiedzanych lokalizacjach notuje się ponad 250 000 nurkowych turystów rocznie na zaledwie 12 km odcinku rafy (136). Przez brak odpowiednich szkoleń nurkowych z zakresu zachowania się na rafie koralowej prowadzonych dla turystów, a także chęć pozyskania jak największej ich liczby przez kraje, w obrębie których występuje rafa, koralowce są narażone na nieustanny kontakt z człowiekiem, co wywołuje u nich stres (83). Każde dotknięcie koralowca skutkuje u niego niepotrzebną i marnującą energię reakcją obronną (3). Koralowce są też mechanicznie niszczone przez dotykanie, łamanie i nanoszenie szkodliwych osadów, ograniczających dostęp do światła słonecznego. Około 15% rekreacyjnych nurków uszkadza koralowce. Większość przypadków złamania koralowca jest niezamierzonych i powstaje w wyniku uderzenia płetwami (95%), jednak zdarzają się przypadki celowych uszkodzeń. Płeć nurka odgrywa znaczącą rolę w jego zachowaniu się pod wodą. Mężczyźni powodują kilkakrotnie więcej uszkodzeń koralowców (średnio 1,4 uszkodzenia na 15 minut nurkowania) niż kobiety (średnio 0,3 uszkodzenia na 15 minut nurkowania). Większość uszkodzeń koralowców powstaje w ciągu pierwszych kilku minut nurkowania (112). Uszkodzeniom ulegają najczęściej koralowce o rozgałęzionej budowie (branching corals), szczególnie cenne dla środowiska rafowego. Topografia tworów rafowych nie ma szczególnego wpływu na ilość i rodzaj powstałych uszkodzeń, większe znaczenie ma skład

gatunkowy fauny bentonicznej będącej w miejscu częstych odwiedzin nurków (110). Badania wskazują również na znacznie zwiększoną częstotliwość uszkodzeń spowodowaną przez nurków posiadających podwodny sprzęt nagrywający (0,4 kontakty na minutę) w porównaniu z tymi bez aparatów i kamer (0,1 kontaktów na minutę). Osoby nurkujące z brzegu powodują więcej uszkodzeń niż te z łodzi (odpowiednio – 0,5 i 0,2 kontaktów na minutę). Nurkowanie w nocy powoduje ponad dwa razy więcej uszkodzeń rafy niż nurkowanie w dzień (odpowiednio, 1 i 0,4 uszkodzeń na minutę). Nie bez znaczenia jest postawa lidera (przewodnika nurków) wobec osób dotykających rafy. W przypadku upomnienia niewłaściwie postępującego nurka, liczba kontaktów pozostałych uczestników nurkowania z rafą drastycznie spada niemal do zera (10). Do największych i najszybciej powstających uszkodzeń rafy dochodzi w miejscach nowo otwartych dla nurków – mają oni w takich lokalizacjach największy wpływ na ekosystem (51). Liczba osób uprawiających nurkowanie bezpośrednio przekłada się na liczbę martwych koralowców oraz ich obumieranie (127).

Rafy koralowe niszczone są również przez zdeptywanie. W miejscach umożliwiających stąpanie (reef walking) stwierdzono znacząco więcej zniszczonych kolonii koralowców, uszkodzeń, złamań oraz procentowego udziału nagich skał (nieporośniętych koralowcami). Koralowców było również po prostu mniej i były mniejszych rozmiarów, przez co walory estetyczne rafy ulegały znacznemu pogorszeniu (50). Zniszczenia spowodowane nurkowaniem i chodzeniem po rafach dotyczą nie tylko koralowce, ale także gorgonie (*Gorgonacea*), gąbki, ryby oraz inne organizmy rafowe (22, 50). Stres wywołany mechanicznym niszczeniem koralowców może powodować ubytek zooxantelli, co z kolei wpływa na dalsze pogorszenie się kondycji koralowca (33). Z obecnością turystów związane jest też stosowanie przez nich związków chemicznych, obecnych m.in. w kremach i olejkach do opalania, które po przedostaniu się do wody wykazują szkodliwe działanie wobec koralowców i ich symbiontów (29).

Handel koralowcami

Prawie wszystkie gatunki koralowców twardych (rafotwórczych) i przydaczni objęte są ochroną gatunkową w krajach występowania i Konwencją Waszyngtońską (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora – CITES), którą Polska podpisała w 1989 r. Handel tymi organizmami jest regulowany międzynarodowymi normami i objęty restrykcjami, jednak pomimo tego odnotowuje się niszczący wpływ obrotu gatunkami chronionymi na rafę oraz stały ok. 15% roczny wzrost ilości sprzedawanych oraz kupowanych koralowców (19). Obecna sytuacja jest spowodowana rozwojem akwaryстики morskiej i chęcią utrzymywania organizmów rafowych w domowych akwariach przez coraz większą liczbę osób, a co za tym idzie – wzrostem popytu na koralowce i inne morskie

zwierzęta. Ponieważ organizmy rafowe, głównie ryby, niechętnie rozmnażają się w warunkach sztucznych, muszą być zatem eksportowane z naturalnego środowiska. W związku z tym prawie tysiąc gatunków ryb oraz setki gatunków koralowców jest wywożonych do sklepów akwarystycznych na całym świecie. Wartość światowego handlu koralowcami i innymi organizmami jest szacowana na blisko miliard dolarów rocznie (18, 90). Większość koralowców nie przeżywa transportu z powodu stresu i niewłaściwych warunków przewozu (31). Rozwiązaniem problemu może być nowy trend tworzenia sztucznych raf (11, 26, 117) oraz hodowle koralowców, zarówno w krajach występowania raf koralowych (6), jak i sztucznie utrzymywane akwakultury w wielu krajach świata, niemających dostępu do oceanów (75). Nieustanne poszukiwanie sposobów na odnowienie wybrakowanych i zniszczonych raf koralowych pokazuje, że wymierne korzyści przynosi tworzenie „szkółek” dla koralowców, w których są one utrzymywane w warunkach sztucznych lub pół-sztucznych, a następnie po rozmnożeniu przesiedlane z powrotem na rafę (1, 61).

Inne, antropogeniczne zagrożenia

Również inne aspekty działalności człowieka, niezwiązane z rafami koralowymi mogą dotyczyć bezpośrednio delikatnej współpracy koralowca z zooksantellami. Rozwinięte połowy ryb (30), w tym rekinów powodują negatywne skutki dla raf koralowych (108). Również antropogeniczna miejscowa fragmentacja habitatu raf koralowych negatywnie oddziałuje na holobiont koralowca (91).

Katastrofy ekologiczne o podłożu antropogenicznym to nagle, odczuwalne na dużym obszarze i powodujące drastyczne zmiany w środowisku zdarzenia losowe spowodowane przez człowieka. Do takich zdarzeń można zaliczyć wycieki ropy naftowej. Rafy szczególnie na to narażone znajdują się w krajach Zatoki Perskiej: Iraku, Iranie, Kuwejcie, Arabii Saudyjskiej, Zjednoczonych Emiratach Arabskich, Katarze oraz Omanie. Kilkakrotne wycieki ropy spowodowały w tych miejscach nieodwracalne skutki dla ekosystemu rafy koralowej, polegające na zmniejszeniu bioróżnorodności koralowców, upośledzeniu ich mechanizmów odpornościowych, zniszczeniu tkanek, utracie symbiotycznych zooksantelli, a w rezultacie wymieraniu (95). Inne objawy zanieczyszczenia wody ropą naftową to: ponadnormatywne wydzielanie śluzu przez koralowca powodujące zwiększenie tempa namnażania się szkodliwych bakterii, utrata żywotności kolonii, zniszczenia w obrębie układu rozrodczego, skrócenie długości życia koralowca, anomalie w zachowaniu (76). Podobne objawy spowodowane są zanieczyszczeniem oceanów ściekami. Ścieki składają się z zanieczyszczeń organicznych i plastików. Badania wykazały, że 93% obszarów, na których znajdują się rafy koralowe, jest położonych w miejscach, gdzie ścieki spływają prosto do wody (130).

Rafy koralowe podlegają takim samym destrukcyjnym procesom, jak i inne ekosystemy będące pod wpływem człowieka i tak jak one będą się adaptować aż do określonej granicy wytrzymałości, jednak po przekroczeniu tej, niejasno nakreślonej granicy, rafy koralowe, a wraz z nimi całe ich bogactwo, przepadną. Jako gatunek odpowiedzialny za wiele niekorzystnych zmian dotyczących koralowce nie możemy do tego dopuścić i konieczne są kroki zmierzające do ograniczenia antropogenicznych zmian w środowisku raf koralowych.

Piśmiennictwo

1. *Abelson A.*: Artificial reefs vs coral transplantation as restoration tools for mitigating coral reef deterioration: benefits, concerns, and proposed guidelines. *Bull. Mar. Sci.* 2006, 151-159.
2. *Alker A. P., Smith G. W., Kim K.*: Characterization of *Aspergillus sydowii* (Thom et Church), a fungal pathogen of Caribbean sea fan corals. *Hydrobiologia* 2001, 460, 105-111.
3. *Anderson L. E., Loomis D. K.*: Scuba diver specialization and behavior norms at coral reefs. *Coast Manage* 2011, 478-491.
4. *Antonius A.*: *Halofolliculina corallasia*, a new coral-killing ciliate on Indo-Pacific reefs. *Coral Reefs* 1999, 18, 300-300.
5. *Aronson R. B., Precht W. F.*: White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs, [w:] *The Ecology and Etiology of Newly Emerging Marine Diseases*. Springer, Dordrecht 2001, s. 25-38.
6. *Azuma T., Tan J. J. R., Zarate J., Altamirano J., Gatus J., Sotto F.*: A preliminary study on the diagnosis of coral reef healthiness and establishment of coral replenishment technology, [w:] *Resource Enhancement and Sustainable Aquaculture Practices in Southeast Asia: Challenges in Responsible Production of Aquatic Species: Proceedings of the International Workshop on Resource Enhancement and Sustainable Aquaculture Practices in Southeast Asia 2014 (RESA)*. Aquaculture Department, Southeast Asian Fisheries Development Center 2015, s. 335.
7. *Bachar A., Achituv Y., Pasternak Z., Dubinsky Z.*: Autotrophy versus heterotrophy: the origin of carbon determines its fate in a symbiotic sea anemone. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007, 349, 295-298.
8. *Bair A. H., Bhagooli R., Ralph P. J., Takahashi S.*: Coral bleaching: the role of the host. *Trends Ecol. Evol.* 2009, 24, 16-20.
9. *Ballantyne A. P., Alden C. B., Miller J. B., Tans P. P., White J. W. C.*: Increase in observed net carbon dioxide uptake by land and oceans during the past 50 years. *Nature* 2012, 488, 70-72.
10. *Barker N. H., Roberts C. M.*: Scuba diver behaviour and the management of diving impacts on coral reefs. *Biol Conserv.* 2004, 120, 481-489.
11. *Belhassen Y., Rousseau M., Tynyakov J., Shashar N.*: Evaluating the attractiveness and effectiveness of artificial coral reefs as a recreational ecosystem service. *J. Environ. Manage.* 2017, 203, 448-456.
12. *Bellwood D. R., Hughes T. P., Folke C., Nyström M.*: Confronting the coral reef crisis. *Nature* 2004, 429, 827-833.
13. *Bereiter B., Severinghaus J., Shackleton S., Baggenstos D., Kawamura K.*: Mean ocean temperature change over the last glacial transition based on heavy noble gases in the atmosphere, [w:] *EGU General Assembly Conference Abstracts* 2017, 19, 5247.
14. *Berg H., Öhman M. C., Tröng S., Lindén O.*: Environmental economics of coral reef destruction in Sri Lanka. *Ambio.* 1998, 627-634.
15. *Borger J. L.*: Dark spot syndrome: a scleractinian coral disease or a general stress response? *Coral Reefs* 2005, 24, 139-144.
16. *Bourne D. G., Garren M., Work T. M., Rosenberg E., Smith G. W., Harvell C. D.*: Microbial disease and the coral holobiont. *Trends Microbiol.* 2009, 17, 554-562.
17. *Bruckner A., Bruckner R.*: Rapid-wasting disease: pathogen or predator? *Science* 1998, 279, 2019-2025.
18. *Bruckner A. W.*: New threat to coral reefs: trade in coral organisms. *Issues Sci. Technol.* 2000, 17, 63-68.
19. *Bruckner A. W.*: Tracking the trade in ornamental coral reef organisms: the importance of CITES and its limitations. *Aquarium Sci. Conserv.* 2001, 3, 79-94.
20. *Burghardt I., Stemmer K., Wägele H.*: Symbiosis between Symbiodinium (Dinophyceae) and various taxa of Nudibranchia (Mollusca: Gastropoda), with analyses of long-term retention. *Org. Divers. Evol.* 2008, 8, 66-76.
21. *Castro-Sanguino C., Sánchez J. A.*: Dispersal of Symbiodinium by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. *Biol. Letters* 2012, 8, 282-286.

22. Chadwick-Furman N. E.: Effects of SCUBA diving on coral reef invertebrates in the US Virgin Islands: implications for the management of diving. Proc. of the 6th International Conference on Coelenterate Biology 1995, 91, 1-5.
23. Coles S. L., Jokiel P. L.: Synergistic effects of temperature, salinity and light on the hermatypic coral *Montipora verrucosa*. Mar. Biol. 1978, 49, 187-195.
24. Cooney R. P., Pantos O., Le Tissier M. D., Barer M. R., Bythell J. C.: Characterization of the bacterial consortium associated with black band disease in coral using molecular microbiological techniques. Environ. Microbiol. 2002, 4, 401-413.
25. Crowley T. J.: Causes of climate change over the past 1000 years. Science 2000, 289, 270-277.
26. Cummings K., Zuke A., De Stasio B., Krumholz J.: Coral growth assessment on an established artificial reef in Antigua. Ecol. Res. 2015, 33, 90-95.
27. D'Angelo C., Wiedenmann J.: Impacts of nutrient enrichment on coral reefs: new perspectives and implications for coastal management and reef survival. Curr. Opin. Env. Sust. 2014, 82-93.
28. D'Croz L., Maté J. L.: Experimental responses to elevated water temperature in genotypes of the reef coral *Pocillopora damicornis* from upwelling and non-upwelling environments in Panama. Coral Reefs 2004, 23, 473-483.
29. Danovaro R., Bongiorno L., Corinaldesi C., Giovannelli D., Damiani E., Astolfi P., Pusceddu A.: Sunscreens cause coral bleaching by promoting viral infections. Environ. Health. Persp. 2008, 116, 441.
30. Darling E. S., D'agata S.: Coral Reefs: Fishing for Sustainability. Curr. Biol. 2017, 27, 65-68.
31. Dee L. E., Horii S. S., Thornhill D. J.: Conservation and management of ornamental coral reef wildlife: Successes, shortcomings, and future directions. Biol. Conserv. 2014, 225-237.
32. Doney S. C., Mahowald N., Lima I., Feely R. A., Mackenzie F. T., Lamarque J. F., Rasch P. J.: Impact of anthropogenic atmospheric nitrogen and sulfur deposition on ocean acidification and the inorganic carbon system. PNAS 2007, 104, 14580-14585.
33. Douglas A. E.: Coral bleaching – how and why? Mar. Pollut. Bull. 2003, 46, 385-392.
34. Duarte C. M., Hendriks I. E., Moore T. S., Olsen Y. S., Steckbauer A., Ramajo L., McCulloch M.: Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. Estuaries and Coasts 2013, 36, 221-236.
35. Dunne R., Brown B.: The influence of solar radiation on bleaching of shallow water reef corals in the Andaman Sea, 1993-1998. Coral Reefs 2001, 20, 201-210.
36. Eiw S. Von., Zhang Q., Manichev V., Murali N., Gross J., Feldman L. C., Falkowski P. G.: Biological control of aragonite formation in stony corals. Science 2017, 356, 933-938.
37. Fabricius K. E.: Effects of irradiance, flow, and colony pigmentation on the temperature microenvironment around corals: implications for coral bleaching? Limnol. Oceanogr. 2006, 51, 30-37.
38. Fautin D. G., Buddemeier R. W.: Adaptive bleaching: a general phenomenon. Hydrobiol. 2004, 530, 459-467.
39. Fitt W. K., Brown B. E., Warner M. E., Dunne R. P.: Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. Coral Reefs 2001, 20, 51-65.
40. Gegner H. M., Ziegler M., Rädicker N., Buitrago-López C., Aranda M., Voolstra C. R.: High salinity conveys thermotolerance in the coral model *Aiptasia*. Biol. Open. 2017, 6, 1943-1948.
41. Geiser D. M., Taylor J. W., Ritchie K. B., Smith G. W.: Cause of sea fan death in the West Indies. Nature 1998, 394, 137.
42. Gladfelter W. B.: Population structure of *Acropora palmata* on the windward forereef, Buck Island Reef National Monument: seasonal and catastrophic changes 1988-1989. Ecological studies of Buck Island Reef National Monument, St. Croix, US Virgin Islands: a quantitative assessment of selected components of the coral reef ecosystem and establishment of long term monitoring sites. NPS Coral Reef Assessment Program 1991.
43. Glynn P. W.: Widespread coral mortality and the 1982-83 El Niño warming event. Environ. Conserv. 1984, 11, 133-146.
44. Glynn P. W., Colgan M. W.: Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Niño and coral reef development in the eastern Pacific. Am. Zool. 1992, 32, 707-718.
45. Goff J. R.: A chronology of natural and anthropogenic influences on coastal sedimentation, New Zealand. Mar. Geol. 1997, 138, 105-117.
46. Goodson M. S., Whitehead L. F., Douglas A. E.: Symbiotic dinoflagellates in marine Cnidaria: diversity and function. Hydrobiol. 2001, 461, 79-82.
47. Gordon B. R., Leggat W.: Symbiodinium – invertebrate symbioses and the role of metabolomics. Mar. Drugs 2010, 8, 2546-2568.
48. Grupstra C. G., Coma R., Ribes M., Leydet K. P., Parkinson J. E., McDonald K., Coffroth M. A.: Evidence for coral range expansion accompanied by reduced diversity of Symbiodinium genotypes. Coral Reefs 2017, 1-5.
49. Guan Y., Hohn S., Merico A.: Suitable environmental ranges for potential coral reef habitats in the tropical ocean. PLoS one 2015, 10, e0128831.
50. Hawkins J. P., Roberts C. M.: Effects of recreational SCUBA diving on coral reefs: trampling on reef-flat communities. J. Appl. Ecol. 1993, 25-30.
51. Hawkins J. P., Roberts C. M.: Effects of recreational SCUBA diving on fore-reef slope communities of coral reefs. Biol. Conserv. 1992, 62, 171-178.
52. Hawkins J. P., Roberts C. M., Van 'T Hof T., De Meyer K., Tratalos J., Aldam C.: Effects of recreational SCUBA diving on Caribbean coral and fish communities. Biol. Conserv. 1999, 13, 888-897.
53. Hirose M., Kinzie R., Hidaka M.: Timing and process of entry of zooxanthellae into oocytes of hermatypic corals. Coral Reef 2001, 20, 273-280.
54. Hoegh-Guldberg O.: Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. Mar. Freshwater. Res. 1999, 50, 839-866.
55. Hoegh-Guldberg O., Bruno J. F.: The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science 2010, 328, 1523-1528.
56. Hoegh-Guldberg O., Mumby P. J., Hooten A. J., Steneck R. S., Greenfield P., Gomez E., Knowlton N.: Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science 2007, 318, 1737-1742.
57. Hoegh-Guldberg O., Smith G. J.: The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stylophora pistillata* Esper and *Seriatopora hystrix* Dana. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1989, 129, 279-303.
58. Hughes T. P., Anderson K. D., Connolly S. R., Heron S. F., Kerry J. T., Lough J. M., Claar D. C.: Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. Science 2018, 359, 80-83.
59. Hughes T. P., Barnes M. L., Bellwood D. R., Cinner J. E., Cumming G. S., Jackson J. B., Palumbi S. R.: Coral reefs in the Anthropocene. Nature 2017, 546, 82-90.
60. Inoue S., Kayanne H., Yamamoto S., Kurihara H.: Spatial community shift from hard to soft corals in acidified water. Nat. Clim. Change 2013, 3, 683-687.
61. Jaap W. C.: Coral reef restoration. Ecol. End. 2000, 15, 345-364.
62. Jaffe B. E., Smith R. E., Foxgrover A. C.: Anthropogenic influence on sedimentation and intertidal mudflat change in San Pablo Bay, California: 1856-1983. Estuar. Coast Shelf Sci. 2007, 73, 175-187.
63. Jeffrey S. W., Haxo F. T.: Photosynthetic pigments of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae) from corals and clams. Biol. Bull. 1968, 135, 149-165.
64. Jones A. M., Berkelmans R., van Oppen M. J., Mieog J. C., Sinclair W.: A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: field evidence of acclimatization. Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2008, 275, 1359-1365.
65. Kaniewska P., Campbell P. R., Kline D. I., Rodriguez-Lanetty M., Miller D. J., Dove S., Hoegh-Guldberg O.: Major cellular and physiological impacts of ocean acidification on a reef building coral. PLoS one 2012, 4, e34659.
66. Keshavmurthy S., Meng P. J., Wang J. T., Kuo C. Y., Yang S. Y., Hsu C. M., Chen C. A.: Can resistant coral – Symbiodinium associations enable coral communities to survive climate change? A study of a site exposed to long-term hot water input. PeerJ. 2014, 2, e327.
67. Kim K., Harvell C. D.: The rise and fall of a six-year coral-fungal epizootic. Am. Nat. 2004, 164, 52-S63.
68. Kinzie R. A., Takayama M., Santos S. R., Coffroth M. A.: The adaptive bleaching hypothesis: experimental tests of critical assumptions. Biol. Bull. 2001, 200, 51-58.
69. Kleypas J. A., McManus J. W., Meñez L. A.: Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? Am. Zoo. 1999, 39, 146-159.
70. Kleypas J. A., Yates K. K.: Coral reefs and ocean acidification. Oceanography 2009, 22, 108-117.
71. Knowlton N.: The future of coral reefs. PNAS 2001, 98, 10, 5419-5425.
72. Kumaraguru A. K., Jayakumar K., Wilson J. J., Ramakritinan C. M.: Impact of the tsunami of 26 December 2004 on the coral reef environment of Gulf of Mannar and Palk Bay in the southeast coast of India. Curr. Sci. India 2005, 1729-1741.
73. LaJeunesse T. C.: Investigating the biodiversity, ecology, and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus Symbiodinium using the ITS region: in search of a "species" level marker. J. Phycol. 2001, 37, 866-880.
74. Le Campion-Alsumard T., Golubic S., Priess K.: Fungi in corals: symbiosis or disease? Interaction between polyps and fungi causes pearl-like. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995, 117, 137-147.
75. Leal M. C., Ferrier Pagès C., Petersen D., Osinga R.: Coral aquaculture: applying scientific knowledge to ex situ production. Rev. Aquacult. 2016, 8, 136-153.
76. Loya Y., Rinkevich B.: Effects of oil pollution on coral reef communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1980, 167-180.
77. Major Reef-Building Coral Diseases. NOAA's Coral Reef Information System 2014.

78. McClanahan T. R.: The relationship between bleaching and mortality of common corals. *Mar. Biol.* 2004, 144, 1239-1245.
79. McClanahan T. R., Maina J., Moothien-Pilla, R., Baker A. C.: Effects of geography, taxa, water flow, and temperature variation on coral bleaching intensity in Mauritius. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005, 131-142.
80. McClanahan T. R., McLaughlin S. M., Davy J. E., Wilson W. H., Peters E. C., Price K. L., Maina J.: Observations of a new source of coral mortality along the Kenyan coast. *Hydrobiol.* 2004, 530, 469-479.
81. McConnaughey T. A.: Zooxanthellae that open calcium channels: implications for reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2012, 277-287.
82. McGinley M. P., Aschaffenburg M. D., Pettay D. T., Smith R. T., LaJeunesse T. C., Warner M. E.: Symbiodinium spp. in colonies of eastern Pacific Pocillopora spp. are highly stable despite the prevalence of low-abundance background populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2012, 1-7.
83. Medio D., Ormond R. F. G., Pearson M.: Effect of briefings on rates of damage to corals by SCUBA divers. *Biol. Conserv.* 1997, 79, 91-95.
84. Moberg F., Folke C.: Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecol. Econ.* 1999, 29, 215-233.
85. Montano S., Fattorini S., Parravicini V., Berumen M. L., Galli P., Maggioni D., Strona G.: Corals hosting symbiotic hydrozoans are less susceptible to predation and disease. *Proc. R. Soc. B.* 2017, 284.
86. Montano S., Seveso D., Galli P., Obura D. O.: Assessing coral bleaching and recovery with a colour reference card in Watamu Marine Park, Kenya. *Hydrobiol.* 2010, 655, 99-108.
87. Mulhall M.: Saving the Rainforest of the Sea: an analysis of international efforts to conserve coral reefs. *Duke Envtl. L. & Pol'y F.* 2008, 19, 321.
88. Muscatine L., Porter J. W.: Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Biosci.* 1977, 27, 454-460.
89. Nakamura T., Van Woesik R.: Water-flow rates and passive diffusion partially explain differential survival of corals during the 1998 bleaching event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001, 212, 301-304.
90. Norström A. V., Nyström M., Joffray J. B., Folke C., Graham N. A., Moberg F., Williams G. J.: Guiding coral reef futures in the Anthropocene. *Front. Ecol. Environ.* 2016, 14, 490-498.
91. Nyström M., Folke C., Moberg F.: Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends Ecol. Evol.* 2000, 15, 413-417.
92. Oswald F., Schmitt F., Leutenegger A., Ivanchenko S., D'angelo C., Salih A., Matz M. V.: Contributions of host and symbiont pigments to the coloration of reef corals. *The FEBS Journal* 2007, 274, 1102-1122.
93. Ouillon S., Douillet P., Fichez R., Panché J. Y.: Enhancement of regional variations in salinity and temperature in a coral reef lagoon, New Caledonia. *C. R. Geosci.* 2005, 337, 1509-1517.
94. Page C. A., Willis B. L.: Epidemiology of skeletal eroding band on the Great Barrier Reef and the role of injury in the initiation of this widespread coral disease. *Coral Reefs* 2008, 27, 257-272.
95. Pashaei R., Gholizadeh M., Hanifi A.: The effects of oil spills on ecosystem at the Persian Gulf. *Int. J. Rev. Life Sci.* 2015, 5, 82-89.
96. Patterson K. L., Porter J. W., Ritchie K. B., Polson S. W., Mueller E., Peters E. C., Smith G. W.: The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2002, 99, 8725-8730.
97. Peters E. C.: Diseases of coral reef organisms, [w:] *Coral Reefs in the Anthropocene*. Springer, Dordrecht 2015, s. 147-178.
98. Peters E. C., Oprandy J. J., Yevich P. P.: Possible causal agent of "white band disease" in Caribbean acroporid corals. *J. Invertebr. Pathol.* 1983, 41, 394-396.
99. Pochon X., Gates R. D.: A new Symbiodinium clade (Dinophyceae) from soritid Foraminifera in Hawaii. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010, 56, 492-497.
100. Raghukumar C. (ed.): *Biology of marine fungi* (Vol. 53), Springer Science & Business Media, Berlin 2012.
101. Ramaiah N.: A review on fungal diseases of algae, marine fishes, shrimps and corals. *Indian J. Mar. Sci.* 2006, 35, 380-387.
102. Reaka-Kudla M. L., Wilson D. E., Wilson E. O.: *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press, Washington DC 1996.
103. Richardson L. L.: Coral diseases: what is really known? *Trends Ecol. Evol.* 1998, 13, 438-443.
104. Richardson L. L.: Red band disease: A new cyanobacterial infestation of corals. *American Academy of Underwater Sciences* 1992 (<http://www.aaus.org>).
105. Richardson L. L., Kuta K. G.: Ecological physiology of the black band disease cyanobacterium *Phormidium corallyticum*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003, 43, 287-298.
106. Richter C., Wunsch M., Rasheed M., Koëtter I., Badran M. I.: Endoscopic exploration of Red Sea coral reefs reveals dense populations of cavity-dwelling sponges. *Nature* 2001, 413, 726-730.
107. Ritchie K. B., Smith G. W.: Type II white-band disease. *Rev. De Biol. Tropic.* 1998, 46, 199-203.
108. Roff G., Doropoulos C., Rogers A., Bozec Y. M., Krueck N. C., Aurellado E., Mumby P. J.: The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends Ecol. Evol.* 2016, 31, 395-407.
109. Rogers C. S.: Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990, 185-202.
110. Rosenberg E., Gophna U.: *Beneficial Microorganisms in Multicellular Life Forms*. Springer Science & Business Media, Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2011.
111. Roupheal A. B., Inglis G. J.: Impacts of recreational scuba diving at sites with different reef topographies. *Biol. Conserv.* 1997, 82, 329-336.
112. Roupheal A. B., Inglis G. J.: "Take only photographs and leave only footprints": An experimental study of the impacts of underwater photographers on coral reef dive sites. *Biol. Conserv.* 2001, 100, 281-287.
113. Rowan R., Powers D. A.: Ribosomal RNA sequences and the diversity of symbiotic dinoflagellates (Zooxanthellae). *PNAS* 1992, 89, 3639-3643.
114. Schmitt R. J., Holbrook S. J.: Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecol. Lett.* 2003, 6, 898-902.
115. Scott A., Rushworth K. J. W., Dalton S. J., Smith S. D.: Subtropical anemonefish *Amphiprion latezonatus*. *Mar. Biodivers.* 2016, 46, 327-328.
116. Shnit-Orland M., Sivan A., Kushmaro A.: Antibacterial activity of *Pseudoalteromonas* in the coral holobiont. *Microb. Ecol.* 2012, 64, 851-859.
117. Silva R., Mendoza E., Mariño-Tapia I., Martínez M. L., Escalante E.: An artificial reef improves coastal protection and provides a base for coral recovery. *J. Coastal Res.* 2016, 1, 467-471.
118. Spalding M. D., Grenfell A. M.: New estimates of global and regional coral reef areas. *Coral Reefs* 1997, 16, 225-230.
119. Spalding M., Ravilious C., Green E. P.: *World atlas of coral reefs*. Univ. of California Press 2001.
120. Stambler N.: *Zooxanthellae: the yellow symbionts inside animals*, [w:] *Coral Reefs. An Ecosystem in Transition*. Springer, Netherlands 2011, s. 87-106.
121. Stat M., Morris E., Gates R. D.: Functional diversity in coral-dinoflagellate symbiosis. *PNAS* 2008, 105, 9256-9261.
122. Stoddart D. R.: Catastrophic damage to coral reef communities by earthquake. *Nature* 1972, 239, 51-52.
123. Strychar K. B., Coates M., Sammarco P. W., Piva T. J., Scott P. T.: Loss of Symbiodinium from bleached soft corals *Sarcophyton ehrenbergi*, *Sinularia* sp. and *Xenia* sp. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2005, 320, 159-177.
124. Sutherland K. P., Porter J. W., Turner J. W., Thomas B. J., Looney E. E., Luna T. P., Lipp E. K.: Human sewage identified as likely source of white pox disease of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Environ. Microbiol.* 2010, 12, 1122-1131.
125. Sutherland K. P., Ritchie K. B.: White pox disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*, [w:] *Coral health and disease*. 2004, Springer, Berlin, Heidelberg, s. 289-300.
126. Torda G., Donelson J. M., Aranda M., Barshis D. J., Bay L., Berumen M. L., Miller D. J.: Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nat. Clim. Change* 2017, 7, 627-636.
127. Tratalos J. A., Austin T. J.: Impacts of recreational SCUBA diving on coral communities of the Caribbean island of Grand Cayman. *Biol. Conserv.* 2001, 102, 67-75.
128. Venn A. A., Wilson M. A., Trapido-Rosenthal H. G., Keely B. J., Douglas A. E.: The impact of coral bleaching on the pigment profile of the symbiotic alga, *Symbiodinium*. *Plant Cell Environ.* 2006, 29, 2133-2142.
129. Wallace C. C., Muir P. R.: Biodiversity of the Indian Ocean from the perspective of staghorn corals (*Acropora* spp.). *Indian J. Mar. Sci.* 2005, 34, 42-49.
130. Wear S. L., Thurber R. V.: Sewage pollution: mitigation is key for coral reef stewardship. *Ann. Ny. Acad. Sci.* 2015, 1355, 15-30.
131. Wilkinson C.: *Status of coral reefs of the world: 2002*. Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia 2002.
132. Winkler R., Antonius A., Abigail Renegar D.: The skeleton eroding band disease on coral reefs of Aqaba, Red Sea. *Marine Ecol.* 2004, 25, 129-144.
133. Winter A., Appeldoorn R. S., Bruckner A., Williams Jr E. H., Goenaga C.: Sea surface temperatures and coral reef bleaching off La Parguera, Puerto Rico (northeastern Caribbean Sea). *Coral Reefs* 1998, 17, 377-382.
134. Woodley J., Chornesky E., Cliffo P., Jackson J., Kaufman L., Knowlton N., Rylaarsdz K. W.: Hurricane Allen's impact on a Jamaican coral reef. *Science* 1981, 214, 13.
135. Wootton J. T., Pfister C. A., Forester J. D.: Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. *PNAS* 2008, 105, 18848-18853.
136. Zakai D., Chadwick-Furman N. E.: Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biol. Conserv.* 2002, 105, 179-187.

Adres autora: dr hab. Aneta Strachecka, ul. Akademicka 13, 20-950 Lublin; e-mail: aneta.strachecka@up.lublin.pl