



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ**

**ΜΕΛΕΤΗ ΤΟΥ ΜΕΙΟΒΕΝΘΙΚΟΥ
ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΤΟΥ ΑΙΓΑΙΟΥ ΜΕ
ΙΔΙΑΙΤΕΡΗ ΕΜΦΑΣΗ ΣΤΟΥΣ ΝΗΜΑΤΩΔΕΙΣ**

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ
ΔΙΑΤΡΙΒΗ**

**ΝΙΚΟΛΑΟΣ
ΛΑΜΠΑΛΛΑΡΙΟΥ**

ΗΡΑΚΛΕΙΟ - 2001



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

ΜΕΛΕΤΗ ΤΟΥ ΜΕΙΟΒΕΝΘΙΚΟΥ
ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΤΟΥ ΑΙΓΑΙΟΥ ΜΕ
ΙΔΙΑΙΤΕΡΗ ΕΜΦΑΣΗ ΣΤΟΥΣ ΝΗΜΑΤΩΔΕΙΣ

th

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ
ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΝΙΚΟΛΑΟΣ
ΛΑΜΠΑΛΑΡΙΟΥ



ΗΡΑΚΛΕΙΟ - 2001

Η μελέτη αυτή χρηματοδοτήθηκε από το Ινστιτούτο Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης (ΙΘΑΒΙΚ) και πραγματοποιήθηκε στις εγκαταστάσεις του ΙΘΑΒΙΚ και του Τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης, εκτός από ένα μικρό τμήμα το οποίο χρηματοδοτήθηκε από την Ευρωπαϊκή Ένωση και συγκεκριμένα από το Τμήμα Εκπαίδευση και Κινητικότητα Ερευνητών (Training and Mobility of Researchers) κάτω από το Πρόγραμμα BIORESOURCE LSF της Διεύθυνσης DG XII και το οποίο πραγματοποιήθηκε στις εγκαταστάσεις του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας του Λονδίνου

© Νικόλαος Λαμπαδαρίου, Ηράκλειο 2001

Σχέδιο εσώφυλλου, καλλιτεχνική απεικόνιση μειοβενθικών οργανισμών στο φυσικό τους περιβάλλον. Από [Giere, 1993](#)

στον Πατέρα μου

που εκείνο το άδικο και τετριμμένο πρωινό του '93
υπογράμμισε την ματαιότητα αλλά και την αξία όλων αυτών

Επιβλέπων Καθηγητής

Αναστάσιος Ελευθερίου (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Συμβουλευτική Επιτροπή

Αναστάσιος Ελευθερίου (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Νικόλαος Τσιμενίδης (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Μωϋσής Μυλωνάς (Αναπληρωτής Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Εξεταστική Επιτροπή

Αναστάσιος Ελευθερίου (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Νικόλαος Τσιμενίδης (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Αριστείδης Οικονομόπουλος (Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Μωϋσής Μυλωνάς (Αναπληρωτής Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Κυριάκος Κοτζαμπάσης (Αναπληρωτής Καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

Αικατερίνη Δερμών (Επίκουρος Καθηγήτρια Παν/μίου Κρήτης)

**Δρόσος Κουτσούμπας (Επίκουρος Καθηγητής Παν/μίου
Αιγαίου)**

Περιεχόμενα

Περιεχόμενα	I
Πρόλογος	III
Κεφάλαιο 1. Εισαγωγή	1
1.1 Μειοβενθολογία	1
1.1.1 Γενικά-Ιστορικά	1
1.1.2 Μεσόγειος-Αιγαίο	3
1.2 Κυκλοφορία επιφανειακών υδάτων στο Αιγαίο Πέλαγος	5
1.3 Πρωτογενής παραγωγικότητα στο Αιγαίο	7
1.4 Δυναμική μειοβενθικών οργανισμών	10
1.4.1 Εποχικές μεταβολές	10
1.4.2 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα κατανομής	12
1.5 Νηματώδεις	14
1.6 Στόχοι της μελέτης	15
1.7 Έλεγχοι υποθέσεων	16
Κεφάλαιο 2 Υλικά και μέθοδοι	19
2.1 Στρατηγική δειγματοληψίας	19
2.1.1 Σταθμοί δειγματοληψίας	19
2.1.2 Πηγές σφαλμάτων κατά το σχεδιασμό της δειγματοληψίας	23
2.2 Τεχνικές πεδίου	27
2.2.1 Διαδικασία δειγματοληψίας	27
2.2.2 Ο πυρηνοδειγματολήπτης Craib-corer	29
2.2.3 Ο δειγματολήπτης USNEL Box-corer	31
2.2.4 Ο πολυπυρηνοδειγματολήπτης Bowers/Conelly Multi-corer	33
2.3 Εργαστηριακές τεχνικές	33
2.3.1 Διαχωρισμός ιζήματος-πανίδας	33
2.3.2 Κατασκευή μονίμων παρασκευασμάτων	35
2.3.3 Προσδιορισμοί	36
2.3.4 Βιομάζα	37
2.3.5 Λειτουργικοί τύποι	40
2.3.6 Περιβαλλοντικές παράμετροι	42
2.4 Ανάλυση δεδομένων	45
2.4.1 Έλεγχοι υποθέσεων	45
2.4.2 Ανάλυση ποικιλότητας	48
2.4.3 Πολυμεταβλητή ανάλυση	54
2.5 Λογισμικό	62
Κεφάλαιο 3. Μειοβένθος από την υφαλοκρηπίδα της Κρήτης	63
3.1 Περιβαλλοντικές παράμετροι	66
3.1.1 Θερμοκρασία	66
3.1.2 Ίζημα	66
3.1.3 Οργανικός άνθρακας	67
3.1.4 Χλωροφυλλούχες χρωστικές	68
3.2 Κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας της μειοπανίδας	69
3.2.1 Εισαγωγή	69
3.2.2 Εποχικές μεταβολές της αφθονίας των νηματωδών	72
3.2.3 Οριζόντια κατανομή της αφθονίας των νηματωδών	77
3.2.4 Κατακόρυφη κατανομή της αφθονίας των νηματωδών μέσα στο ίζημα	78

3.2.5 Κατανομή της αφθονίας των αρπακτικοειδών κωπηπόδων	79
3.2.6 Κατανομή της αφθονίας των στροβιλιστικών πλατυελμίνθων	81
3.2.7 Κατανομή της αφθονίας διαφόρων άλλων ομάδων	82
3.2.8. Βιομάζα και μέγεθος νηματωδών	83
3.3 Δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών	88
3.3.1. Οριζόντιες μεταβολές	88
3.3.2 Κατακόρυφες μεταβολές μέσα στο ίζημα	93
3.4 Πρότυπα των λειτουργικών τύπων των νηματωδών	95
3.4.1 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα κατανομής των τροφικών τύπων	95
3.5 Πρότυπα ποικιλότητας των νηματωδών	99
3.5.1 Οριζόντια πρότυπα ποικιλότητας	99
3.5.2 Κατακόρυφα πρότυπα κατανομής των ειδών	104
3.6 Επίδραση των φυσικοχημικών παραμέτρων του ιζήματος στη δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών	106
3.6.1 Πολύ-μεταβλητή ανάλυση	106
3.6.2 Συσχετίσεις	116
Κεφάλαιο 4. Μειοβένθος από τη βαθιά θάλασσα	118
4.1 Περιβαλλοντικές παράμετροι	119
4.1.1. Ίζημα	119
4.1.2. Οργανικός άνθρακας	119
4.1.3. Χλωροφυλλούχες χρωστικές	120
4.2 Κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας των νηματωδών	122
4.2.1 Εισαγωγή	122
4.2.2 Οριζόντια και κατακόρυφη κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας των νηματωδών	128
4.2.3 Δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους	134
4.3 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα των «λειτουργικών» τύπων των νηματωδών	142
4.4 Πρότυπα ποικιλότητας από τη μεσοπαλιρροϊκή έως τη βαθύαλη ζώνη του Αιγαίου Πελάγους	148
Κεφάλαιο 5. Συζήτηση	153
5.1. Το μειοβένθος ως στοιχείο της βενθικής πανίδας	153
5.2. Βιοκοινωνικά πρότυπα	155
5.3. Μειοβενθικές αφθονίες	157
5.4. Εποχικές μεταβολές	160
5.5. Κατακόρυφη κατανομή μέσα στο ίζημα	166
5.6. Μορφομετρικά χαρακτηριστικά των νηματωδών στο Αιγαίο Πέλαγος	169
5.7. Λειτουργικοί τύποι	171
5.8. Ποικιλότητα	174
5.9. Παράγοντες που καθορίζουν την πανιδική σύνθεση	180
5.10. Ο πιθανός ρόλος των νηματωδών στο βενθικό οικοσύστημα	186
Συμπεράσματα	189
Περίληψη	192
Abstract	194
Βιβλιογραφία	196

Πρόλογος

Η διατριβή αυτή εκπονήθηκε κατά τη διάρκεια των μεταπτυχιακών μου σπουδών στο Πανεπιστήμιο Κρήτης. Μαζί με την περίοδο του MASTER που προηγήθηκε, την παρένθεση για την εκπόνηση των στρατιωτικών μου υποχρεώσεων και τη συγγραφή της ίδιας της διατριβής, καλύφθηκε ένα διάστημα σχεδόν δέκα ετών. Κοιτάζοντας σήμερα πίσω, για ένα πράγμα είμαι μονάχα σίγουρος, πως αυτά τα δέκα χρόνια αποτέλεσαν ίσως τα πιο σημαντικά χρόνια της ζωής μου. Χρόνια γόνιμα αλλά και δύσκολα, όπου οι χαρές και οι λύπες εναλλάσσονταν πολλές φορές πιο γρήγορα από ότι μπορούσα να παρακολουθήσω. Χρόνια όπου μου δόθηκε η ευκαιρία να εξοικειωθώ με τον επιστημονικό τρόπο σκέψης, τη μεθοδολογία και τη συγγραφή ενός τόσο μεγάλου και πολύπλευρου έργου. Τώρα που όλα αυτά φαίνεται να μένουν πίσω, νομίζω πως γνωρίζω τι έκανε αυτά τα χρόνια τόσο όμορφα. Τα έκανε το πάθος που μας διακατείχε όλους, εμένα προσωπικά και όλους τους αγαπημένους μου φίλους με τους οποίους συμπορευτήκαμε μαζί. Πάθος για να επιτευχθεί ένας σκοπός που στα μάτια μας φάνταζε τόσο ιερός, πάθος να γνωρίσουμε τον κόσμο, να ανακαλύψουμε νέες πτυχές του δυσκολοθεώρητες, πάθος εντέλει για την ίδια τη ζωή. Αυτή την ύστατη στιγμή όπου βρίσκομαι ξανά μπροστά σε ένα νέο σταυροδρόμι, θα ήθελα να ευχηθώ σε όλους όσους ήταν μαζί, να μη χάσουμε ποτέ αυτό το πάθος.

Από το βήμα αυτό θα προσπαθήσω να ευχαριστήσω όλους εκείνους που συνέβαλαν στην προσπάθειά μου αυτή. Καταρχήν θα ήθελα να ευχαριστήσω τον καθηγητή μου κ. **A. Ελευθερίου** που μου έδωσε την ευκαιρία και τη δυνατότητα να δουλέψω μαζί του. Δικαιωματικά κατέχει την πρώτη θέση στη λίστα. Από την πρώτη μας επεισοδιακή συνάντηση, όπου γεμάτος άγχος για το νέο ξεκίνημα τον χαιρέτισα λέγοντάς του «Χαίρετε κ. Λαμπαδαρίου!!!», μέχρι τη σημερινή, επιστημονική πια συνεργασία μας, αποτέλεσε για μένα ένα ανεξάντλητο σχολείο. Πολυπράγμων ο ίδιος, με έναν απίστευτα ακαδημαϊκό χαρακτήρα, αποτέλεσε όλα αυτά τα χρόνια φάρο που φώτιζε τα σκοτεινά μονοπάτια που διάβηκα. Τον ευχαριστώ από τα βάθη της ψυχής μου και εύχομαι όλοι οι φοιτητές του κόσμου να ευτυχίσουν να έχουν έναν τέτοιο καθοδηγητή στην πορεία τους.

Οι ευχαριστίες μου προς τον κ. Ελευθερίου δεν σταματούν όμως εδώ. Ο ίδιος φρόντισε στην πορεία μου να έχω ως δασκάλους μου τους καλύτερους του κόσμου. Τους αναφέρω με τη σειρά που τους γνώρισα. Πρώτα από όλους τον **Dereck Murison**. Μαζί, τότε στην αρχή της διατριβής, βάλαμε τις βάσεις αυτής της εργασίας, τόσο από τη θεωρητική όσο και από την πειραματική πλευρά. Μαζί πήραμε τα πρώτα δείγματα και ήταν αυτός που μου έμαθε πόσο σημαντική είναι η δουλειά στο πεδίο. Τον ευχαριστώ θερμά, έστω και αν χρειάστηκε να με πατήσει στο σβέρκο για να μείνω βυθισμένος κάτω από το νερό, αφού είχα ξεχάσει να πάρω μαζί μου βάρη! Αμέσως μετά την **Melanie Austen**. Πιο κοντά από την άποψη της ηλικίας σε μένα, ήταν αυτή που θυσίασε ώρες ατέλειωτες από τη ζωή της εκεί στο Plymouth, για να με εισάγει στα μυστικά και να μου γνωρίσει τις αθέατες πλευρές της μειοβενθικής έρευνας. Την ευχαριστώ και αυτή θερμά και της ζητώ συγγνώμη για όλους τους μισοκατεστραμμένους νηματώδεις που της έδειξα έχοντας την απαίτηση να μπορέσει να τους προσδιορίσει.

Η διαμονή μου στο Plymouth στάθηκε αφορμή να μαθητεύσω κοντά σε μερικούς ακόμα επιφανείς που οδηγούσαν και οδηγούν ακόμα την παγκόσμια μειοβενθική έρευνα. Ανάμεσά τους οι **Richard Warwick, Bob Clarke, Mick Gee** και **Paul Somerfield**. Τους ευχαριστώ όλους για την πολύτιμη βοήθειά τους σε αυτά τα δύσκολα πρώτα χρόνια. Ιδιαίτερα όμως θα ήθελα να σταθώ και να ευχαριστήσω τον **Richard Warwick**, ο οποίος και εμφύσησε μέσα μου το πρότυπο του πραγματικού και ανιδιοτελούς επιστήμονα. Τι και αν σχεδόν ολόκληρη η παγκόσμια

επιστημονική κοινότητα που εργάζεται σήμερα πάνω στους θαλάσσιους νηματώδεις χρησιμοποιεί σχεδόν αποκλειστικά και μόνο τα βιβλία του; Η γεμάτη θαυμασμό και ανασφάλεια ματιά του μέσα στο μικροσκόπιο κάθε φορά που τον καλούσα για βοήθεια, έκανε το βουνό που είχα να διαβώ μπροστά μου να φαντάζει σαφώς μικρότερο και μέσα στις δυνατότητές μου.

Η περίοδος εκείνη του Plymouth δεν ήταν παρά μονάχα η αρχή. Αργότερα και προσπαθώντας να λύσω τα διάφορα προβλήματα της εργασίας αυτής, μου δόθηκε η ευκαιρία να επισκεφτώ και να μαθητεύσω, για μεγαλύτερα ή μικρότερα χρονικά διαστήματα, κοντά σε όλα σχεδόν τα υπόλοιπα μεγαθήρια της μειοβενθικής έρευνας. Έτσι δίχως να το καταλάβω βρέθηκα στο Netherlands Institute of Marine Research δουλεύοντας κυρίως με τον **Leon Moodley** αλλά έχοντας στο φόντο τους **Carlo Heip, Peter Herman, Jack Middelburg** και **Carlin Soetaert**. Την ίδια περίοδο μου δόθηκε και η ευκαιρία να δουλέψω κοντά στη «μητέρα» των νηματωδών την **Magda Vincx** και το δεξί της χέρι **Ann Vanreusel**, αφού κυριολεκτικά σχεδόν ότι νέο θαλάσσιο είδος περιγράφεται σήμερα περνάει απαραίτητα μέσα από κάποιο από τα κανάλια που έχει πλέξει αυτή και η ομάδα της στο τμήμα Βιολογίας του πανεπιστημίου του Gent. Αργότερα και προς το τέλος της διατριβής μου δόθηκε η ευκαιρία να επισκεφτώ και το τρίτο σημαντικό κέντρο μειοβενθικής έρευνας στην Ευρώπη το οποίο έλειπε από τη συλλογή μου. Πρόκειται για το Μουσείο Φυσικής Ιστορίας του Λονδίνου όπου ο **John Lamshead** θα έλεγα πως κυριολεκτικά έβαλε την τελευταία πινελιά σε αυτόν τον πολύχρωμο πίνακα. Τον ευχαριστώ και αυτόν θερμά καθώς και τους συνεργάτες του **Tim Ferrero, Fred Wanless** και **Nicola Mitchell** τόσο για τη φιλοξενία τους, όσο και για την παρέα τους κατά τη διαμονή μου στο υπέροχο Λονδίνο.

Στο σημείο αυτό θα ήθελα να ευχαριστήσω τα υπόλοιπα μέλη της Τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής. Τον Καθηγητή κ. **N. Τσιμενίδη** για τις χρήσιμες παρατηρήσεις του και τη γενικότερη συμβολή του στην ολοκλήρωση της εργασίας αυτής. Τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ. **M. Μυλωνά** για το συνεχές ενδιαφέρον του, τις εποικοδομητικές συζητήσεις και τις χρήσιμες συμβουλές του κατά τη συγγραφή.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τα μέλη της Επταμελούς Εξεταστικής Επιτροπής, τον Καθηγητή κ. **A. Οικονομόπουλο**, τον αναπληρωτή καθηγητή κ. **K. Κοτζαμπάση**, την Επίκουρο Καθηγήτρια κ. **A. Δερμών** και τέλος τον Επίκουρο Καθηγητή κ. **A. Κουτσούμπα**, τόσο για την προθυμία τους να συμμετάσχουν στην επιτροπή αξιολόγησης όσο και για τις χρήσιμες παρατηρήσεις τους και τη γενικότερη συμβολή στην ολοκλήρωση της εργασίας αυτής.

Το πέρασμα από το «πλατσούρισμα» των ρηχών νερών στην πραγματική κολύμβηση στα βαθιά, το οφείλω κυριολεκτικά στον **Τάσο Τσελεπίδη**. Αυτός με την άσβεστη δίψα του να επισκεφτεί και να μελετήσει όλα τα μεγάλα βάθη της Μεσογείου, με συμπεριέλαβε ευθύς εξαρχής στην ομάδα ωκεανογραφίας του ΙΘΑΒΙΚ δείχνοντάς μου αμέριστη εμπιστοσύνη από τα πρώτα εκείνα χρόνια όπου δεν μπορούσα να προσφέρω και πολλά. Σε αυτόν οφείλω την πολυέξοδη διαμονή μου στο Netherlands Institute of Marine Research καθώς και τον εμπλουτισμό της Διατριβής μου με το κομμάτι για το βαθύαλο οικοσύστημα.

Οι δειγματοληψίες της εργασίας αυτής πραγματοποιήθηκαν σε επίπεδο ομάδας. Θα ήθελα λοιπόν να ευχαριστήσω όλους εκείνους που συμμετείχαν με διάφορους τρόπους στη συλλογή των δειγμάτων και με τους οποίους πολλές φορές θαλασσοδαρθήκαμε άσχημα για να αποκτήσουμε αυτά τα δείγματα, τον **Δημήτρη Ποδάρα**, την **Θάλεια Πολυχρονάκη**, την **Ελένη Χατζηγιάνη** και τον **Φώτη Πανταζόγλου**. Ιδιαίτερα θα ήθελα να ευχαριστήσω τον **Δημήτρη τον Ποδάρα** για τις

ατέλειωτες νύχτες που περάσαμε στο κατάστρωμα περιμένοντας το δείγμα να ανέβει από τα τρίςβαθα της Μεσογείου ακούγοντας Cracker και πίνοντας τσάι (sick).

Η **Κατερίνα Σεβαστού** υπήρξε πολύτιμη φίλη, συνεργάτης, παρέα στις ατέλειωτες ώρες του εργαστηρίου, συζητητής κατά τη συγγραφή, (επι)κριτής τώρα στο τέλος. Την ευχαριστώ θερμά για όλα.

Θα ήθελα εδώ να ευχαριστήσω έναν άνθρωπο που αν και δεν συμμετείχε άμεσα στην εργασία αυτή έβαλε ωστόσο τον πρώτο, πιο στιβαρό και πιο σημαντικό θεμέλιο λίθο της. Τον Καθηγητή μου στη Θεσσαλονίκη, από τα προπτυχιακά χρόνια, **Θανάση Κούκουρα**. Χωρίς περιστροφές, αυτός και το μάθημα του στην Καλάνδρα, με έκαναν να αγαπήσω τη θάλασσα.

Την **Ευγενία Ροΐδου**, αν και δεν τη γνώρισα ποτέ προσωπικά, την ευχαριστώ για την προσοχή και την ακρίβεια με την οποία πήρε τα δείγματα της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης. Αν η ίδια δεν εγκατέλειπε την προσπάθειά της, ίσως και εγώ αυτή τη στιγμή δεν βρισκόμουνα μπροστά σε αυτόν το υπολογιστή. Ίσως. Ελπίζω εκεί που βρίσκεται τώρα να είναι ευτυχισμένη, όπως ελπίζω επίσης, αν ποτέ αυτή η δουλειά πέσει στα χέρια της, να μη θεωρήσει πως σπατάλησα τα δείγματά της.

Τις ιδιαίτερες μου ευχαριστίες θα ήθελα να εκφράσω στο φίλο και συνεργάτη **Γιάννη Καρακάση** για την ανεξάντλητη ανοχή και αντοχή που έδειξε κάθε φορά που τον ενοχλούσα κατά τη διάρκεια της συγγραφής και φυσικά (συμπυκνώνοντας τα όλα...) για την ηρωική του απόφαση να ξαναζήσει την τελική φάση ενός διδακτορικού για... τρίτη (!) φορά.

Η φιλόλογος **Μαρία Μελετάκη** επιμελήθηκε τα γλωσσικά προβλήματα, διωλίζοντας κυριολεκτικά τα κομμάτια που της έδωσα για διόρθωση, συμβάλλοντας έτσι σημαντικά στη βελτίωση της εικόνας του γραπτού κειμένου. Ο **Stephen Roberts** επιμελήθηκε της αγγλικής μετάφρασης. Τους ευχαριστώ και τους δύο.

Στον **Βασίλη Σταυριανό** οφείλω ουσιαστικά την αποπεράτωση της εργασίας αυτής χωρίς περαιτέρω καθυστερήσεις. Χωρίς την ανιδιοτελή του χρηματοδοτική ένεση κατά το τελευταίο διάστημα της συγγραφής ακόμα θα συνέγραφα. Από την πρώτη φορά που τον άφησα κατάπληκτο συλλέγοντας, στα πλαίσια μιας φοιτητικής άσκησης, αγωνιμοποίητες δροσόφυλλες, «παρθένες» μύγες όπως έλεγε ο ίδιος, μέχρι τώρα το τέλος, η βοήθειά, η φιλία καθώς και ο θαυμασμός του με βοήθησαν αφάνταστα στην ολοκλήρωση αυτού του έργου.

Θα ήταν σημαντική παράλειψη να μην ευχαριστήσω τους **Κώστα Γιουβαντσιούδη, Σωτήρη Κυπαρίση** και **Χρήστο Χατζηδημητρίου**. Οι κύριοι αυτοί αν και αντίθετοι πολλές φορές με τις επιλογές μου, βοήθησαν άθελά τους μια και μαζί όλα αυτά τα χρόνια, διαμορφώσαμε τις προσωπικότητές μας.

Ένα μεγάλο ευχαριστώ οφείλω στην οικογένειά μου για την αμέριστη υπομονή και την χωρίς παράπονα, πολύπλευρη υποστήριξη τους όλα αυτά τα χρόνια.

Τέλος θα ήθελα να αναφέρω ονομαστικά και να ευχαριστήσω αυτούς που ανέφερα πρώτους, στην αρχή αυτού του σημειώματος. Πρόκειται για τους αγαπημένους μου φίλους χωρίς τους οποίους τίποτα από όλα αυτά δεν θα είχε νόημα. Επιτρέψτε μου για μία μόνο στιγμή το πρώτο πρόσωπο. **Νίκο Λαζαρίδη, Ιάσμη Στάθη, Αντιγόνη Χατζηαθανασίου, Δημήτρη Βάτσο, μικρή Άρτεμη, Βιβή Πήττα, Γιάννη Καρακάση, Λάμπρο Κοκοκύρη, Μαριάννα Παπαπέτρου, Αντωνία Γιαννακούρου, Κώστα Μπαταργιά** ότι και να πω για σας θα είναι λίγο.

Την τελευταία γραμμή την κράτησα για την **Ζαχαρουλίτσα**. Μικρή **Ζαχαρουλίτσα** σε ευχαριστώ και σου ζητώ συγγνώμη για όλα...

Κεφάλαιο 1. Εισαγωγή

1.1 Μειοβενθολογία

1.1.1. Γενικά-Ιστορικά

Το μειοβένθος αποτελείται από ένα σύνολο μικροσκοπικών ασπόνδυλων οργανισμών που κατοικούν στα διάφορα βενθικά υποστρώματα τόσο των θαλάσσιων όσο και των γλυκών υδάτων. Η κατανομή τους εκτείνεται από τις κοίτες ποταμών που βρίσκονται σε μεγάλο υψόμετρο, μέχρι τα απόκρυφα ιλυώδη υποστρώματα των βαθιών θαλασσών. Η έρευνα γύρω από τη μειοπανίδα ξεκίνησε στις αρχές του 19ου αιώνα, αλλά το ουσιαστικό βάπτισμα το πήρε το 1942, όταν η [Mare](#) στην προσπάθειά της να περιγράψει βενθικά μετάζωα με μέγεθος μικρότερο από αυτό των παραδοσιακά καλούμενων μακροβενθικών οργανισμών, αλλά μεγαλύτερο από εκείνο των μικροβενθικών οργανισμών όπως τα βακτήρια και τα πρωτόζωα, έκανε την εισαγωγή του όρου μειοβένθος (μειοπανίδα).

Οι πρώτες εργασίες αφορούσαν κυρίως μορφολογικές περιγραφές συγκεκριμένων ομάδων όπως τα οπισθοβράγχια [Microhedyllidae](#) της Ανατολικής Μεσογείου από τον [Kowalewsky \(1901\)](#) ή οι νηματώδεις των ακτών της Βόρειας Αμερικής, ([Cobb 1914](#)). Ωστόσο, ήδη από το 1904 ο [Giard](#) μελετώντας τις αμμώδεις ακτές της Βόρειας Γαλλίας, ανακάλυπτε μία μικροπανίδα τόσο πλούσια που, όπως παρατηρεί ο ίδιος, «θα χρειαζόντουσαν χρόνια για να μελετηθεί».

Με την ανάπτυξη πιο αποτελεσματικών μεθόδων δειγματοληψίας το πλήθος των ερευνητών που άρχισε να μελετάει τους μειοβενθικούς οργανισμούς αυξήθηκε σημαντικά. Μέχρι τα μισά περίπου του αιώνα, η προσπάθεια των πρώτων αυτών ερευνητών ήταν επικεντρωμένη κυρίως στη συστηματική, καθώς και στον καθορισμό κάποιων ειδικών χαρακτηριστικών που αφορούσαν τους μικροσκοπικούς αυτούς μειοβενθικούς οργανισμούς. Την περίοδο αυτή, πολύ σημαντικό ρόλο έπαιξαν οι εργασίες του [Remane](#) που θεωρείται σήμερα ο πατέρας της μειοβενθικής έρευνας, ο οποίος μεταξύ άλλων τόνισε ότι η κοινότητα αυτή δε διέφερε μόνο σε ότι αφορούσε την αφθονία και τη σύνθεσή της, αλλά και σε πολλά μορφολογικά και λειτουργικά της χαρακτηριστικά. Ο [Remane](#) μεταξύ άλλων έδωσε εκτεταμένες περιγραφές για την κατανομή των [Gastrotricha \(1927\)](#), [Rotifera \(1929\)](#), [Archianelida \(1932\)](#), [Kinorhyncha \(1936\)](#), και άλλων ταξινομικών ομάδων στα βόρεια παράλια της Γερμανίας.

Την περίοδο 1930-1950, σημαντικό ρόλο έπαιξαν οι εργασίες του Σουηδού [Swedmark \(1964\)](#), ο οποίος ασχολήθηκε με την οικολογία και τη συστηματική της πανίδας (κυρίως των γαστερότριχων), που ζούσε μεταξύ των διαστημάτων της άμμου. Την ίδια περίπου εποχή ο [Nicholls \(1935\)](#), μελετώντας τα κωπήποδα των ακτών της Σκωτίας, εισήγαγε τον όρο μεσοδιαστηματικοί οργανισμοί. Παρόλα αυτά ήταν ο Remane που, συγκρίνοντας την πανίδα άμμων και αδρών ιζημάτων με αυτήν της θαλάσσιας χλωρίδας, περιέγραψε για πρώτη φορά τις μορφολογικές προσαρμογές της πανίδας στα διαφορετικά περιβάλλοντα.

Από το 1950 και μέχρι τα μέσα της δεκαετίας του '60, η μειοβενθική έρευνα κατευθύνθηκε κυρίως σε θέματα (1) περιγραφικής οικολογίας και (2) συστηματικής διαφόρων ταξινομικών ομάδων από διαφορετικούς βιότοπους. Το 1969, ο [McIntyre](#) δημοσίευσε την πρώτη ανασκόπηση γύρω από την οικολογία των μειοβενθικών οργανισμών, ενώ στη δεκαετία του 70 δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση σε θέματα οικοφυσιολογίας και ηθολογίας. Το βασικό ερώτημα που προσπάθησαν να απαντήσουν οι ερευνητές την περίοδο αυτή ήταν: ποιος ακριβώς είναι ο ρόλος του μειοβένθους και πώς τον επιτελεί; Στα πλαίσια της προσπάθειας αυτής, αναπτύχθηκαν διάφορες εργαστηριακές πειραματικές τεχνικές με σκοπό την εκτίμηση της ανάπτυξης, της αναπαραγωγικής ικανότητας καθώς και της μακροζωίας διαφόρων οργανισμών. Σημαντική επίσης προσπάθεια έγινε στον καθορισμό των ειδών που ανέχονται ή απαιτούν χαμηλές συγκεντρώσεις οξυγόνου ή ακόμα και τελείως ανοξικές συνθήκες. Η μελέτη των βιοχημικών μηχανισμών που χρησιμοποιούν οι μειοβενθικοί οργανισμοί για να ανεχθούν αναερόβιες συνθήκες, έδωσε γένεση σε διάφορες θεωρίες που υποστηρίζουν ότι η προέλευση των μεταζώων προέρχεται από ορισμένους αναερόβιους μειοβενθικούς οργανισμούς, μια και στις αρχές του Προκαμβρίου υπήρχε πλήρης έλλειψη οξυγόνου στην ατμόσφαιρα της γης.

Τις τελευταίες δύο δεκαετίες πολύ σημαντικό ρόλο στην οικολογία έπαιξε ο έλεγχος διαφόρων υποθέσεων. Από τη στιγμή που οι ερευνητές κατάλαβαν πως το μειοβένθος αποτελεί ένα έξοχο πειραματικό υλικό, πλήθος μελέτες έγιναν προς αυτή την κατεύθυνση. Οι έρευνες αυτές είχαν σα στόχο την κατανόηση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ μακροπανίδας-μειοπανίδας, του ρόλου της μειοπανίδας ως τροφή για τα ανώτερα τροφικά επίπεδα, καθώς και του τρόπου με τον οποίο οι μειοβενθικοί οργανισμοί επανεπικοινωνούν διαταραγμένες περιοχές. Η επίδραση της ρύπανσης πάνω στους μειοβενθικούς οργανισμούς μελετήθηκε διεξοδικά τόσο στο εργαστήριο όσο και στο πεδίο. Από την άποψη της συστηματικής, ιδιαίτερη έμφαση

την περίοδο αυτή δόθηκε στις φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των διαφόρων ταξινομικών ομάδων. Η ανάπτυξη της ηλεκτρονικής μικροσκοπίας έδειξε για παράδειγμα ότι τα περισσότερα μέλη της τάξης *Macrodasyoidea* (γαστερότριχα) έχουν μονοβλεφαριδωτά επιθηλιακά κύτταρα, κατάσταση η οποία θεωρείται πρωτογενής, με αποτέλεσμα να τεθούν πολλά ερωτηματικά για την άποψη ότι οι πλατυέλμινθες, οι περισσότεροι από τους οποίους έχουν πολυβλεφαριδωτά επιθηλιακά κύτταρα, αποτελούν την πρωτόγονη εκείνη ομάδα, από την οποία προήλθαν τα μετάζωα. Η φυλογενετική αυτή προσέγγιση της συστηματικής των μεταζώων έδειξε ξεκάθαρα ότι η κατανόηση της εξέλιξης των μειοβενθικών οργανισμών, αποτελεί κλειδί για την κατανόηση της εξέλιξης των ασπόνδυλων.

1.1.2 Μεσόγειος-Αιγαίο.

Οι μειοβενθικοί οργανισμοί ήταν γνωστοί στη Μεσόγειο ήδη από το 1845, όταν ο *Dujardin* παρατήρησε νηματώδεις σε θαλάσσια φυτά κοντά στη Toulon. Η ουσιαστική όμως μελέτη της μειοπανίδας ξεκίνησε όταν ο *Filipjev* το 1918/1921 δουλεύοντας με νηματώδεις και ο *Monard* το 1928 δουλεύοντας με κωπήποδα, περιέγραψαν για πρώτη φορά μειοβενθικές συναθροίσεις. Το 1960 ο *Delamare-Deboutteville* έδωσε πολλές πληροφορίες για τη Μεσόγειο, στηριζόμενος στις γνώσεις που ήδη υπήρχαν για τους μεσοδιαστηματικούς οργανισμούς από τον *Remane*.

Τα πρώτα ποσοτικά δεδομένα από τη Μεσόγειο προέρχονται από τον *Bougis* (1946). Μετά το 1946 δημοσιεύονται μια σειρά από εργασίες, οι οποίες αφορούν κυρίως τη Βορειοδυτική περιοχή της Μεσογείου (*Bougis* 1950, *Vitiello & de Coninck* 1968, *Boucher* 1972, 1972/73, *Hulings* 1971a,b, *Soyer* 1971, *Dinet et al.* 1973, *de Bovee & Soyer* 1974, *Guille & Soyer* 1974, *Vitiello & Aissa* 1979, *Vivier* 1978, *Vitiello & Triki* 1978, *Dinet & Vivier* 1979, *Ceccherelli & Cevidalli* 1981, *de Bovee* 1981, *Keller* 1985, 1986, *de Bovee* 1988, *Soetaert & Heip* 1989, *de Bovee et al.* 1990, *Sandulli & de Nicola-Giudici* 1990, *Soetaert et al.* 1991a,b, *Soetaert et al.* 1995, *Soetaert & Heip* 1995, *Albertelli et al.* 1998). Σε ότι αφορά την Ανατολική Μεσόγειο ο αριθμός των εργασιών είναι σαφώς μικρότερος (*Wieser* 1955, 1959, *Zavodnic* 1965, *Ott* 1967, *Marcotte & Coull* 1974, *Gowing & Hulings* 1976,

Vidacovic 1984, 1988, Vidacovic & Zavodnic 1984, Zavodnic & Vidacovic 1985, Zachariadi & Panagiotidis 1993, Thiermann et al. 1994, Danovaro et al. 1995a,b, Lampadariou et al. 1997, Papadopoulou et al. 1998, McArthur et al. 2000).

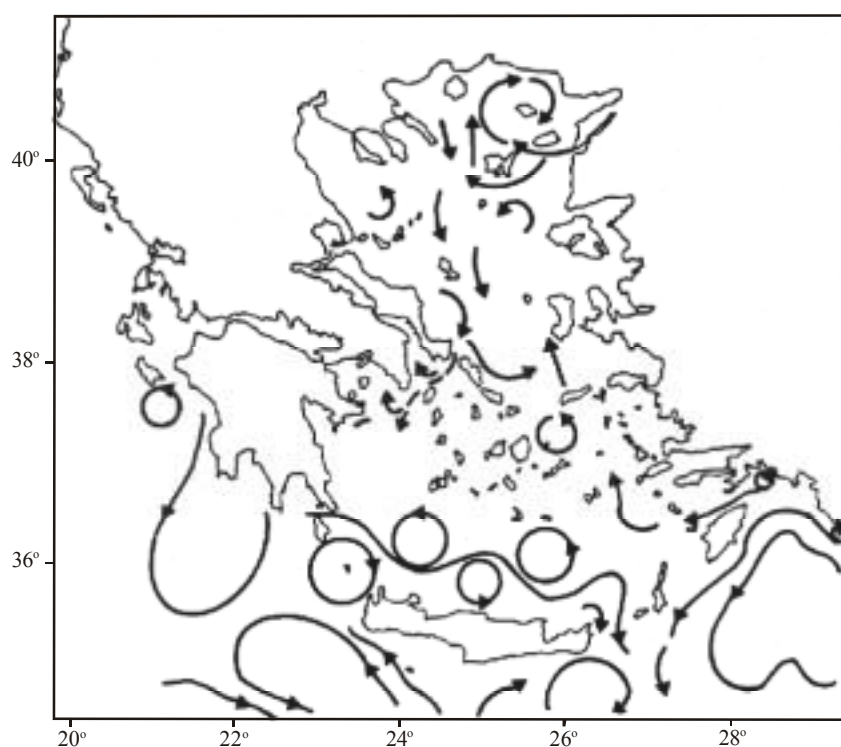
Το μεγαλύτερο μέρος από τις παραπάνω εργασίες προσεγγίζουν τη μειοπανίδα μονάχα στο επίπεδο των κύριων ταξινομικών ομάδων, γεγονός που πρέπει να αποδοθεί στις τεράστιες δυσκολίες που παρουσιάζει η συστηματική των επιμέρους ομάδων. Οι λίγες εργασίες που αναφέρονται στην οικολογία κάποιας συγκεκριμένης ομάδας, προσεγγίζοντάς την στο επίπεδο του είδους ή πολλές φορές μονάχα στο επίπεδο του γένους, αναφέρονται κατά κύριο λόγο στους νηματώδεις, μια και οι νηματώδεις αποτελούν συνήθως το 90% της μειοπανιδικής αφθονίας και κατά δεύτερο λόγο στα κωπήποδα.

Στο Αιγαίο, λίγες μόνο πληροφορίες είναι γνωστές, οι οποίες αφορούν περιοχές της υποπαλιρροϊκής ζώνης. Το 1976 ο Dinet πήρε δείγματα από 6 σταθμούς σε μια διατομή στο Βόρειο Αιγαίο από βάθη που κυμαίνονταν από 130 m έως 1209 m, κατά τη διάρκεια της επιστημονικής αποστολής Polymede II. Άλλες πιο γενικές πληροφορίες είναι γνωστές από τις εργασίες των Kisseleva (1963) και Kisseleva & Tchukhtchin (1965), σχετικά με το μακρο- και μέριβενθος, ενώ μερικά πιο πρόσφατα ποσοτικά δεδομένα είναι γνωστά από τους Zachariadi & Panagiotidis (1993), Zachariadi et al. (1990), Otegui et al. (1993) και Roidou & Eleftheriou (1989). Τέλος, απλή αναφορά στους μειοβενθικούς οργανισμούς γίνεται σε εργασίες που αφορούν όμως το μακροβένθος (Koukouras 1979). Οι περισσότερες από τις παραπάνω πληροφορίες όμως είναι αμφιβόλου χρησιμότητας, εξαιτίας κυρίως της μεθοδολογικής προσέγγισης που επιλέχθηκε και η οποία δεν επιτρέπει να γίνουν εύκολα συγκρίσεις με άλλες μελέτες από άλλες περιοχές. Μόνο κατά την τελευταία δεκαετία και κυρίως μέσα από τις ερευνητικές προσπάθειες του Παν/μίου Κρήτης καθώς και του Ινστιτούτου Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης, έχει αρχίσει μια συστηματική προσπάθεια μελέτης του μειοβένθους στην Ανατολική Μεσόγειο και το Αιγαίο. Οι μελέτες αυτές καλύπτουν ένα μεγάλο εύρος θεμάτων, όπως είναι τα παράκτια οικοσυστήματα (Hummon 1990, Lampadariou 1993), οι λιμνοθάλασσες (McArthur et al. 2000), η ρύπανση (Lampadariou et al. 1997, Papadopoulou et al. 1998), οι υδροθερμικές πηγές (Thiermann et al. 1994) και η βαθιά θάλασσα (Danovaro et al. 1995a,b, 2000, Lampadariou & Tselepides 2000).

Από την παραπάνω βιβλιογραφική ανασκόπηση γίνεται φανερό ότι στη Μεσόγειο και ειδικότερα στο Ανατολικό της τμήμα υπάρχει ένα μεγάλο κενό σε ότι αφορά τις γνώσεις μας γύρω από τους μειοβενθικούς οργανισμούς.

1.2 Κυκλοφορία επιφανειακών υδάτων στο Αιγαίο Πέλαγος

Στο Αιγαίο, υπάρχουν τρεις κύριες λεκάνες. Στο βόρειο τμήμα του, υπάρχει η λεκάνη του όρους Άθως με μέγιστο βάθος 1500 μέτρα. Στο κεντρικό Αιγαίο υπάρχει η λεκάνη της Χίου με μέγιστο βάθος 1100 μέτρα και τέλος η μεγαλύτερη λεκάνη είναι το Κρητικό πέλαγος με βάθη που φτάνουν τα 2500 μέτρα. Και οι τρεις αυτές λεκάνες επικοινωνούν μεταξύ τους, με αποτέλεσμα υδάτινες μάζες να μετακινούνται από τη μία προς την άλλη. Τα υδρογραφικά χαρακτηριστικά καθώς και η επιφανειακή κυκλοφορία των υδάτων του Αιγαίου Πελάγους αλλά και της Ανατολικής Μεσογείου, έχουν γίνει γνωστά από τις κλασικές εργασίες των [Lacombe et al. \(1958\)](#)



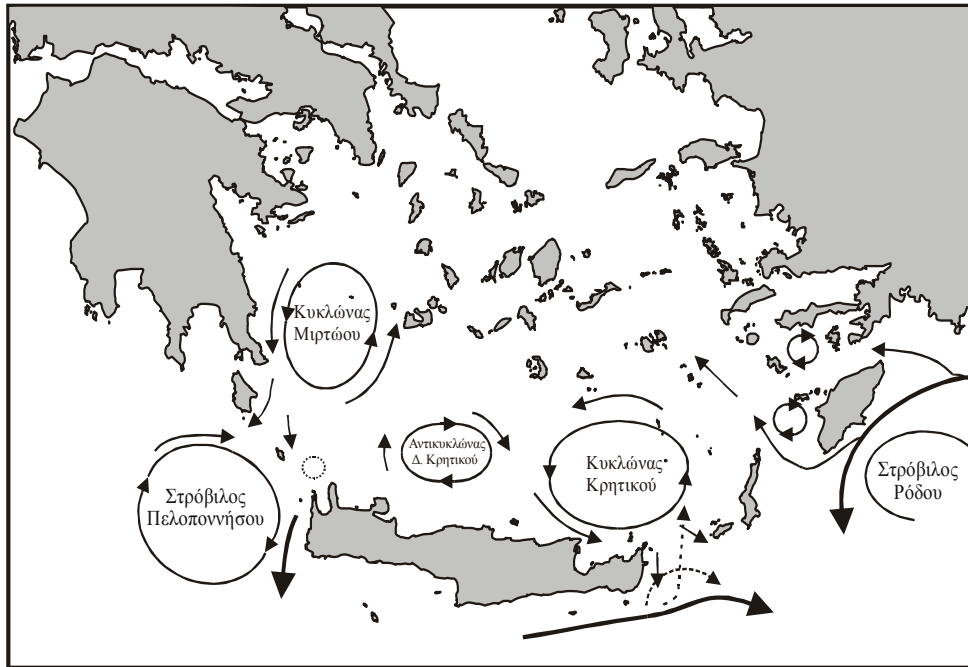
Σχήμα 1.2.1.
Χάρτης κυκλοφορίας των επιφανειακών υδάτων στο Αιγαίο Πέλαγος (τροποποιημένο από [Theocharis et al. 1992](#)).

και [Ovchinnikov \(1966\)](#), ενώ αργότερα οι [Malanotte-Rizzoli & Hecht \(1988\)](#) έδωσαν μια εκτενή σύνοψη της κυκλοφορίας των υδάτων στην Ανατολική Μεσόγειο. Πρόσφατα οι γνώσεις μας για την κεντρική περιοχή της Ανατολικής Μεσογείου αλλά και του Κρητικού Πελάγους βελτιώθηκαν ακόμα περισσότερο, μια και αποτέλεσαν

πεδίο εντατικής έρευνας στα πλαίσια των ερευνητικών προγραμμάτων POEM και PELAGOS (Theocharis et al. 1993).

Στο Βόρειο Αιγαίο, η αλατότητα των επιφανειακών στρωμάτων και η επιφανειακή κυκλοφορία, επηρεάζεται σημαντικά από τα χαμηλής αλατότητας νερά της Μαύρης Θάλασσας, που εισέρχονται μέσα από τα στενά των Δαρδανελίων. Η αλατότητα των νερών αυτών παρουσιάζει έντονη εποχική μεταβλητότητα, με χαμηλότερες τιμές το καλοκαίρι (24-26.2 psu) και υψηλότερες το χειμώνα (πάνω από 35 psu) (Unluata 1986). Η κίνηση των νερών των Δαρδανελίων είναι κυκλωνική (Lacombe et al. 1958, Ovchinnikov 1966).

Μετά την έξοδο τους στο Αιγαίο, τα νερά αυτά στρέφονται βορειοδυτικά και ακολουθούν την ελληνική ακτογραμμή από τη Βόρεια Ελλάδα μέχρι τις ανατολικές ακτές της Εύβοιας. Στη συνέχεια, περνούν από τα στενά Εύβοιας-Ανδρου και εξέρχονται από το Αιγαίο μέσω των στενών των Κυθήρων (Lacombe et al. 1958). Ο προσδιορισμός τους στο Αιγαίο πέλαγος, γίνεται από την εμφάνιση ενός επιφανειακού ή υποεπιφανειακού ελαχίστου αλατότητας κυρίως στις λεκάνες του όρους Άθως και της Χίου. Η ανίχνευση των νερών της Μαύρης Θάλασσας είναι πιο ξεκάθαρη κατά την καλοκαιρινή περίοδο όπου πνέουν οι Ετησίες (μελτέμια). Την περίοδο αυτή η κυκλωνική κυκλοφορία στο Αιγαίο είναι πολύ έντονη. Εξαιτίας της δράσης των Ετησίων, προκαλείται ανάβλυση (upwelling) νερών κυρίως στο ανατολικό Αιγαίο και καταβύθιση νερών στο δυτικό. Τα χαρακτηριστικά του Βορείου Αιγαίου επηρεάζονται επίσης από το θαλάσσιο ρεύμα Asia Minor Current. Το ρεύμα αυτό κινείται δυτικά κατά μήκος των νοτίων ακτών της Τουρκίας, μεταφέροντας από τη θάλασσα της Λεβαντίνης θερμές και με μεγαλύτερες τιμές αλατότητας μάζες νερού. Στην περιοχή της Ρόδου, ένα τμήμα του στρέφεται προς το Βορρά και εισερχόμενο στο Αιγαίο κινείται βορειοανατολικά φτάνοντας μέχρι το βόρειο τμήμα του (Ovchinnikov 1966, Unluata 1986). Στο Σχήμα 1.2.1 φαίνεται ένα γενικευμένο διάγραμμα της επιφανειακής κυκλοφορίας των υδάτων στο Αιγαίο.



Σχήμα 1.2.2. Χάρτης όπου φαίνονται οι θέσεις των στροβίλων καθώς και η βασική κυκλοφορία των υδάτων στο Κρητικό Πέλαγος (τροποποιημένο από [Theoharis et al. 1999](#))

Η λεκάνη του Κρητικού παίζει σημαντικό ρόλο στην όλη κυκλοφορία της Ανατολικής Μεσογείου μια και αποτελεί σημείο, όπου σχηματίζονται ενδιάμεσα ([Georgopoulos et al. 1989](#)) ή βαθιά νερά ([Roether et al. 1996](#)). Η κυκλοφορία των υδάτων στο Κρητικό Πέλαγος ρυθμίζεται κυρίως από την παρουσία δύο στροβίλων ([Σχήμα 1.2.2](#)): ενός κυκλώνα, που καταλαμβάνει την κεντρική και ανατολική λεκάνη και ενός αντικυκλώνα, που καταλαμβάνει την κεντρική δυτική λεκάνη. Οι δύο αυτοί στρόβιλοι έχουν μόνιμο χαρακτήρα, παρουσιάζουν συνήθως μεγαλύτερη ένταση κατά τους καλοκαιρινούς μήνες και εκτείνονται σε βάθος >400 m ([Georgopoulos et al. 2000](#)). Η συνδυασμένη δράση τους έχει σαν αποτέλεσμα να δημιουργείται ένα ρεύμα εκροής νερών του Αιγαίου από τη νοτιοανατολική πλευρά της Κρήτης. Στην αντίθετη βορειοδυτική πλευρά της Κρήτης, υπάρχει επίσης ένας μόνιμος κυκλώνας, ο κυκλώνας του Μυρτώου και δυτικού Κρητικού Πελάγους ([Σχήμα 1.2.2](#)). Ο κυκλώνας αυτός σε συνδυασμό με τον αντικυκλώνα που βρίσκεται Νότια της Πελοποννήσου, έχει σαν αποτέλεσμα να δημιουργείται ένα ισχυρό ρεύμα εκροής από το Αιγαίο προς τη λεκάνη της Λεβαντίνης.

1.3 Πρωτογενής παραγωγικότητα στο Αιγαίο

Η ετήσια πρωτογενής παραγωγικότητα στην Ανατολική Μεσόγειο θεωρείται από τις χαμηλότερες παγκοσμίως, ενώ στο Αιγαίο Πέλαγος στο νότιο τμήμα του

Ευβοϊκού κόλπου έχει βρεθεί η χαμηλότερη τιμή (30 gC/m^2) από ολόκληρη τη Μεσόγειο (Becacos-Kontos 1977). Η τιμή αυτή είναι πράγματι πολύ μικρότερη, αν συγκριθεί με αυτές των περιοχών χαμηλής παραγωγικότητας των ωκεάνιων περιοχών ($50\text{-}70 \text{ gC/m}^2$, Azov 1991), ενώ είναι μία ως δύο τάξεις μικρότερη, αν συγκριθεί με τις τιμές των περιοχών υψηλής παραγωγικότητας, που είναι οι περιοχές όπου έχουμε ανάβλυση (upwelling) υδάτων (π.χ. 1100 gC/m^2 στο Peru, Chavez et al. 1989, ή $150\text{-}730 \text{ gC/m}^2$ στο Cape Blanc και την Καλιφόρνια, Mann & Lazier 1991). Η μικρή αυτή παραγωγικότητα της ανατολικής Μεσογείου, οφείλεται στη χαμηλή εισροή θρεπτικών και στο χαμηλό ρυθμό με τον οποίο αναμιγνύεται η στήλη του νερού (Azov 1991), με αποτέλεσμα να υπάρχει έλλειψη θρεπτικών αλάτων στην επιφάνεια. Για αυτό και θεωρείται πως στη Μεσόγειο, η έλλειψη θρεπτικών αλάτων αποτελεί τον κύριο περιοριστικό παράγοντα, εξαιτίας του οποίου υπάρχει τόσο μικρή πρωτογενής παραγωγικότητα. Επιπλέον, οι Tselepides et al. (1993), αναφέρουν πως η πρωτογενής παραγωγικότητα στις βόρειες ακτές της Κρήτης είναι μικρή ακόμα και κατά τη χειμερινή περίοδο ανάμιξης της στήλης του νερού. Την περίοδο αυτή, εξαιτίας ακριβώς αυτής της ανάμιξης της στήλης, η συγκέντρωση των θρεπτικών αλάτων στην επιφάνεια αυξάνει σημαντικά και έχει ως αποτέλεσμα την αύξηση της παραγωγικότητας των υδάτων. Οι ίδιοι (Tselepides et al. 1993), ισχυρίζονται πως η παραγωγικότητα παραμένει χαμηλή ακόμα και τότε, εξαιτίας της έλλειψης φωσφόρου. Η υπόθεση ότι ο φώσφορος είναι ο κύριος περιοριστικός παράγοντας στην Ανατολική Μεσόγειο, έχει υποστηριχθεί αρχικά από τους Krom et al. (1991), ενώ έχει τεκμηριωθεί αργότερα και από άλλους ερευνητές (Krom et al. 1992, Ignatiades 1992, 1998, Tselepides et al. 1993). Χαρακτηριστικό είναι ότι στις περισσότερες από αυτές τις μελέτες, η συγκέντρωση του φωσφόρου ήταν συνήθως μικρότερη από την ικανότητα ανίχνευσης της αναλυτικής μεθόδου που χρησιμοποιήθηκε. Επιπλέον, σε περιοχές όπως είναι το Κρητικό Πέλαγος, η έλλειψη θρεπτικών είναι ακόμα πιο έντονη μια και δεν υπάρχει η δυνατότητα της χειρσαίας τροφοδοσίας του συστήματος, όπως για παράδειγμα συμβαίνει στη Βόρεια Ελλάδα όπου εκβάλλουν ποταμοί. Σε τέτοιες περιπτώσεις, πολύ σημαντικό ρόλο στην αύξηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας μπορεί να παίζει η ανάμιξη του ιζήματος, εξαιτίας της δράσης ισχυρών ανέμων και καταιγίδων. Έχει βρεθεί για παράδειγμα, πως στις ακτές του Ισραήλ και στα 80 μέτρα βάθος, η αναγέννηση του φωσφόρου από το ίζημα και η επιστροφή του στη στήλη του νερού εξαιτίας της δράσης των ανέμων,

συμβάλει στην αύξηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας κατά 11.7 % (Christensen et al. 1988).

Είναι φανερό, πως όσο πιο μεγάλη είναι η παραγωγικότητα μιας περιοχής στην επιφάνεια, τόσο πιο μεγάλη θα είναι και η ροή του οργανικού άνθρακα προς τα βαθύτερα στρώματα. Η ροή όμως του οργανικού άνθρακα προς τον πυθμένα, τόσο εντός όσο και εκτός της εύρωτης ζώνης, συνδέεται άμεσα με την τροφική αλυσίδα που υπάρχει στο συγκεκριμένο οικοσύστημα. Στη Μεσόγειο, η πελαγική τροφική αλυσίδα έχει προταθεί πως μπορεί να πάρει δύο διαφορετικές μορφές (Thingstad & Rassoulzadegan 1995). Η πρώτη μορφή, είναι μία «κλασική» τροφική αλυσίδα, η οποία παρατηρείται κυρίως κατά τις περιόδους του χειμώνα και της άνοιξης. Στην «κλασική» αυτή τροφική αλυσίδα κυρίαρχοι φυτοπλακτονικοί οργανισμοί είναι τα διάτομα. Τη δεύτερη μορφή της τροφικής αλυσίδας τη συναντάμε κυρίως το καλοκαίρι και το φθινόπωρο. Η δεύτερη αυτή μορφή, κυριαρχείται από πολύ μικρότερους οργανισμούς (πίκο/ούλτρα πρωτόζωα και μεσοζωοπλακτόν), οι οποίοι σχηματίζουν το λεγόμενο μικροβιακό βρόγχο. Όταν κυριαρχεί η πρώτη μορφή της τροφικής αλυσίδας, υπάρχει και αυξημένη ροή οργανικού άνθρακα προς τον πυθμένα (Passow et al. 1994, Kiorboe et al. 1994). Αντίθετα, όταν η τροφική αλυσίδα έχει τη δεύτερη μορφή, υπάρχουν μεγάλες απώλειες οργανικής ύλης, μια και αυτή εγκλωβίζεται εντός του μικροβιακού βρόγχου (Legendre & Le Fevre 1995, Wassmann 1998).

Στο Αιγαίο Πέλαγος, έχει βρεθεί πως τα παράκτια τουλάχιστον οικοσυστήματα, κυριαρχούνται από διάτομα κατά τις περιόδους του χειμώνα και της άνοιξης (Gotsis-Skretas 1990), ενώ μερικές φορές και καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου (Gotsis-Skretas & Friligos 1990, Gotsis-Skretas & Panayotidis 1989, Pagou 1991). Αντίθετα, το καλοκαίρι και το φθινόπωρο, κυρίαρχοι φυτοπλακτονικοί οργανισμοί είναι συνήθως τα δεινομαστιγωτά (Gotsis-Skretas 1990, Gotsis-Skretas & Panayotidis 1989, Pagou 1991). Το ίδιο περίπου πρότυπο ισχύει και για την ανοιχτή θάλασσα (Pagou & Gotsis-Skretas 1989). Πιο συγκεκριμένα, στο Κρητικό Πέλαγος, μελέτες γύρω από τη δομή των φυτοπλακτονικών οργανισμών έχουν δείξει πως υπάρχει κυριαρχία διατόμων, κυρίως κατά το Μάρτιο και Απρίλιο (Ignatiades 1976, Ignatiades et al. 1995). Πράγματι, σε συμφωνία και με την παραπάνω υπόθεση πως υπάρχει δηλαδή αυξημένη ροή οργανικού άνθρακα όταν κυριαρχούν τα διάτομα, έχει βρεθεί πως η ολική ροή μάζας προς τον πυθμένα του Κρητικού είναι πολύ μεγαλύτερη κατά την περίοδο του Μαρτίου-Απριλίου (Wassmann et al. 2000).

Συγκρίνοντας ακόμα τις δύο περιοχές του Αιγαίου μεταξύ τους, βρέθηκε πως η μέση ετήσια ολική ροή μάζας στο Βόρειο Αιγαίο κοντά στον πυθμένα, ήταν πολύ υψηλότερη (1379.42 mg/m²/ημέρα, [Stavrakakis et al. 2000a](#)) από αυτήν του Κρητικού Πελάγους (209 mg/m²/ημέρα, [Stavrakakis et al. 2000b](#)), αποδεικνύοντας έτσι πως το Βόρειο Αιγαίο είναι μια σαφώς πιο πλούσια περιοχή, τουλάχιστον από την άποψη της παραγωγικότητας του συστήματος. Τέλος, έχει υποστηριχθεί πως το Κρητικό Πέλαγος, κατά το μεγαλύτερο διάστημα του έτους, κυριαρχείται από μικρά φυτοπλαγκτονικά κύτταρα καθώς και από έναν καλά εγκατεστημένο μικροβιακό βρόγχο, ο οποίος είναι υπεύθυνος για τη μειωμένη ροή ενέργειας προς τον πυθμένα ([Thingstad & Rassoulzadegan 1995](#), [Wassmann et al. 2000](#)).

1.4. Δυναμική μειοβενθικών οργανισμών

1.4.1 Εποχικές μεταβολές

Οι πληθυσμιακές διακυμάνσεις φυτών και ζώων ανάλογα με την εποχή του χρόνου είναι ο κανόνας στη φύση και τις περισσότερες φορές είναι εύκολα προβλέψιμες. Στους βενθικούς πληθυσμούς, οι εποχικές διακυμάνσεις, σε γενικές γραμμές είναι πιο προβλέψιμες στα παράκτια οικοσυστήματα παρά στα μεγάλα βάθη. Από τους διάφορους αβιοτικούς παράγοντες που μπορεί να παίζουν σημαντικό ρόλο στη δημιουργία εποχικών διακυμάνσεων ίσως στην πρώτη γραμμή να βρίσκονται η θερμοκρασία, καθώς και η διαθεσιμότητα της τροφής. Σε αυτούς τους δύο παράγοντες άλλοτε άμεσα και άλλοτε έμμεσα, αποδίδονται συνήθως οι όποιες μεταβολές παρατηρούνται στις αφθονίες των βενθικών πληθυσμών, τουλάχιστον όσον αφορά τις ρηχές περιοχές.

Όσον αφορά τους μειοβενθικούς πληθυσμούς, οι εποχικές μεταβολές είναι συνηθισμένο φαινόμενο στα μικρά βάθη (βλέπε ανασκοπήσεις των [Hicks & Coull 1983](#), [Heip et al. 1985](#)). Για παράδειγμα, οι αφθονίες των αρπακτικοειδών κωπηπόδων είναι συνήθως μεγαλύτερες κατά τους θερμότερους μήνες του καλοκαιριού. Οι [Hicks & Coull \(1983\)](#), θεωρούν κάτι τέτοιο φυσικό μια και για τους περισσότερους οργανισμούς υπάρχει μια θετική συσχέτιση της θερμοκρασίας, τόσο με το ρυθμό αναπαραγωγής όσο και με το ρυθμό ανάπτυξης ([Heip & Smol 1976](#), [Feller 1980](#), [Palmer & Coull 1980](#)). Το πρόβλημα που υπάρχει ωστόσο, έγκειται στο γεγονός πως χωρίς πειράματα επίδρασης ενός παράγοντα (**manipulative**, βλέπε και Κεφάλαιο 2.1.2), είναι δύσκολο να διαχωρίσει κανείς τους δύο αυτούς παράγοντες μια και συσχετίζονται άμεσα. Για παράδειγμα, πολλοί μειοβενθικοί οργανισμοί είναι

γνωστό πως αφομοιώνουν πλαγκτονικά διάτομα τα οποία εναποτίθενται στο ίζημα (Decho 1986, Rudnick 1989). Μεγάλους όμως ρυθμούς εναπόθεσης διατόμων έχουμε κατά την περίοδο της άνοιξης μετά την «άνθηση» του φυτοπλαγκτού, η οποία λαμβάνει χώρα όταν αρχίζει και αυξάνεται η θερμοκρασία. Αν και οι μειοβενθικοί πληθυσμοί εμφανίζουν μέγιστα κατά τους καλοκαιρινούς μήνες, υπάρχουν και μεμονωμένες περιπτώσεις όπου έχουμε μέγιστα και σε άλλες εποχές του χρόνου (McIntyre & Murison 1973, Bell 1979). Τέτοιου είδους διαφοροποιήσεις έχουν αποδοθεί κυρίως στον ανταγωνισμό (Coull & Vernberg 1975), ή τη θήρευση (Sibert 1979).

Σημαντικές εποχικές μεταβολές στην υποπαλιρροϊκή ζώνη έχουν βρεθεί σε αρκετές μειοβενθικές μελέτες {Stripp 1969 (16-49 m), Soyer 1971 (35 m), de Bovee & Soyer 1974 (35 m), Faubel et al. 1983 (134 m), Rudnick et al. 1985 (7 m), Olafsson & Elmgren 1997 (37 m)}. Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις στη βιβλιογραφία, όπου παρά τον προσεχτικό σχεδιασμό της μελέτης δεν κατέστη δυνατόν να ανακαλυφθούν εποχικές διακυμάνσεις {Juario 1975 (35 m), Warwick & Buchanan 1971 (80 m), Boucher 1980 (19 m)}.

Ο πυθμένας των μεγάλων βαθών σε αντίθεση με τις ρηχές περιοχές, εμφανίζει (τουλάχιστον ως προς τη θερμοκρασία) μια σχετική ομοιομορφία. Στη Μεσόγειο για παράδειγμα, η θερμοκρασία του πυθμένα είναι γύρω στους 10-12 °C. Παρόλα αυτά, γνωρίζουμε σήμερα πως υπάρχει άμεση σύνδεση του πυθμένα, ανεξάρτητα πόσο μακριά βρίσκεται αυτός από την επιφάνεια, και αυτών που διαδραματίζονται στην επιφάνεια. Έτσι, οι μειοβενθικές μελέτες που έχουν γίνει μέχρι στιγμής στα μεγάλα βάθη της Ανατολικής Μεσογείου, έδειξαν πως η μικρή ποσότητα της διαθέσιμης τροφής και κατά επέκταση η χαμηλή παραγωγικότητα, έχουν σα συνέπεια οι μειοβενθικές αφθονίες να είναι 2-10 φορές μικρότερες από άλλες πιο παραγωγικές περιοχές, όπως είναι για παράδειγμα η Δυτική Μεσόγειος (Danovaro & Fabiano 1995). Οι μειωμένες αυτές μειοβενθικές αφθονίες, είναι πολύ πιθανόν να ελέγχουν και τους πληθυσμούς άλλων οργανισμών, οι οποίοι βρίσκονται σε υψηλότερα επίπεδα της τροφικής αλυσίδας (Tselepidis & Eleftheriou 1992). Σήμερα, παρά τον αυξανόμενο αριθμό των εργασιών στη βαθιά θάλασσα, οι γνώσεις μας για την επίδραση των διαφόρων εποχικών μεταβολών που παρατηρούνται στην επιφάνεια στους μειοβενθικούς πληθυσμούς είναι ελάχιστες. Εκτός των άλλων, ένα από τα σημαντικά προβλήματα που παρουσιάζεται στις εργασίες αυτές (Gooday et al. 1996, Pfannkuche 1992, 1993), είναι το γεγονός ότι προσπαθούν να βγάλουν κάποια

συμπεράσματα, συνδυάζοντας δεδομένα από διαφορετικές χρονιές. Κάτι τέτοιο όμως ενέχει τον κίνδυνο εξαγωγής λανθασμένων συμπερασμάτων, μια και είναι γνωστό πως η παραγωγικότητα αλλά και η ροή του οργανικού άνθρακα προς τον πυθμένα, παρουσιάζουν έντονες διαφορές από χρονιά σε χρονιά (Rice et al. 1994).

1.4.2 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα κατανομής

Υπάρχει μια γενική τάση οι αφθονίες των βενθικών οργανισμών, εντός κάποιας στενής γεωγραφικής περιοχής, να μειώνονται συναρτήσει του βάθους. Ο παραπάνω κανόνας έχει βρεθεί πως ισχύει τόσο για τη μεγαπανίδα (Rowe & Haedrich 1979), όσο και για τη μακροπανίδα (Rowe 1971, Rowe et al. 1974). Το ίδιο ισχύει και για τους μειοβενθικούς οργανισμούς (βλέπε τις ανασκοπήσεις των Thiel 1983 και Tietjen 1992), αποτέλεσμα το οποίο έχει παρατηρηθεί σε όλους τους ωκεανούς και θάλασσες του κόσμου, συμπεριλαμβανομένης και της Μεσογείου (de Bovee et al. 1990, Soetaert et al. 1991b, Danovaro et al. 1995a, Danovaro & Fabiano 1995, Lampadariou & Tselepidis 2000). Η μείωση ωστόσο του μειοβένθους, δεν είναι τόσο δραματική όσο είναι για παράδειγμα της μακροπανίδας, και γενικά ο λόγος μειοπανίδα/μακροπανίδα σε μεγάλα βάθη έχει βρεθεί πως είναι 2:1 (de Bovee et al. 1990).

Υπάρχουν όμως και ορισμένες περιπτώσεις στη βιβλιογραφία, όπου ο γενικός κανόνας μείωσης της αφθονίας με το βάθος δεν ισχύει. Οι περιπτώσεις αυτές αφορούν κυρίως υποθαλάσσια φαράγγια, στα οποία έχει βρεθεί πως οι αφθονίες είναι μεγαλύτερες από ότι είναι στα αντίστοιχα βάθη της ευρύτερης περιοχής έξω από τα φαράγγια (de Bovee 1987, Soyer et al. 1987, Soetaert et al. 1991b). Το γεγονός αυτό έχει οδηγήσει στο να αναγνωριστεί η σημασία που έχουν τα υποθαλάσσια αυτά φαράγγια στη μεταφορά της οργανικής ύλης από την υφαλοκρηπίδα προς τα μεγαλύτερα βάθη. Σε ορισμένες μάλιστα περιπτώσεις έχουν βρεθεί στα σημεία αυτά μεγάλες ποσότητες από φυτικά υπολείμματα της *Posidonia oceanica*, τα οποία καθώς συσσωρεύονται εκεί, αποτελούν σημαντική πηγή τροφής για τους βενθικούς πληθυσμούς (Soetaert et al. 1991b). Αντίστοιχα, οι απολήξεις των βαθιών θαλάσσιων λεκανών, μπορούν να θεωρηθούν ως σημεία συσσώρευσης της οργανικής ύλης και στα σημεία αυτά, πιθανόν να έχουμε αυξημένες βιομάζες και αφθονίες βενθικών πληθυσμών.

Οι μειοβενθικοί οργανισμοί επίσης, τείνουν να έχουν διαφορετική κάθετη κατανομή μέσα στο ίζημα. Συνήθως η αφθονία τους είναι πολύ μεγαλύτερη στα

πρώτα εκατοστά του ιζήματος, ενώ ο περιορισμός τους στην επιφάνεια μπορεί να οφείλεται σε διάφορους παράγοντες όπως είναι ο βαθμός διείσδυσης του οξυγόνου μέσα στο ίζημα (McLachlan 1978), η παρουσία βιογενών δομών όπως είναι για παράδειγμα τα ορύγματα από μεγαλύτερους οργανισμούς (Meyers et al. 1987, Escaravage et al. 1989), η παρουσία σωματιδίων τροφής βαθύτερα μέσα στο ίζημα (Montagna et al. 1989), και τέλος η μείωση του διαθέσιμου χώρου εξαιτίας της συμπύκνωσης του ιζήματος (McIntyre 1969). Πιο συγκεκριμένα, όσον αφορά το οξυγόνο, υπάρχουν ορισμένοι μειοβενθικοί οργανισμοί, οι οποίοι εισχωρούνε στα βαθύτερα στρώματα του ιζήματος όπου το οξυγόνο ελαττώνεται σημαντικά ή και απουσιάζει τελείως και όπου το υδρόθειο βρίσκεται σε μεγάλες συγκεντρώσεις. Οι οργανισμοί αυτοί, έχει προταθεί πως αποτελούν μια θειοβιοτική (thiobios) κοινωνία η οποία είτε έχει αυξημένη ικανότητα ανοχής ανοξικών συνθηκών, είτε έχει προσαρμοστεί σε έναν ανοξικό τρόπο ζωής (Fenchel 1969, Fenchel & Riedl 1970, Powell et al. 1979). Ωστόσο, οι Reise & Ax (1979, 1980), αμφιβάλλουν για την ύπαρξη αυτής της βιοκοινωνίας και ισχυρίζονται πως οι οργανισμοί αυτοί, ουσιαστικά είναι συγκεντρωμένοι γύρω από μικρές «νησίδες» οξυγόνου που δημιουργούνται μέσα στο ίζημα από τις δραστηριότητες άλλων οργανισμών (μακροπανίδα που ανοίγει ορύγματα, μικροβιακή δραστηριότητα κτλ.).

Ημερήσιες και εποχικές μεταβολές της κάθετης κατανομής των μειοβενθικών οργανισμών στο ίζημα έχουν επίσης βρεθεί και έχουν αποδοθεί κυρίως σε μεταβολές της θερμοκρασίας. Το καλοκαίρι, οι περισσότεροι μειοβενθικοί οργανισμοί βρίσκονται συγκεντρωμένοι στην επιφάνεια του ιζήματος ενώ το χειμώνα μεταναστεύουν πιο βαθιά μέσα στο ίζημα (Harris 1972).

Στη βαθιά θάλασσα η συγκέντρωση των μειοβενθικών οργανισμών στην επιφάνεια του ιζήματος είναι ακόμα πιο εμφανής. Στις περισσότερες περιπτώσεις το 90 % των οργανισμών βρίσκονται συγκεντρωμένοι στα δύο πρώτα εκατοστά του ιζήματος (Giere 1993), όπου συσσωρεύονται τα φυτοθρύμματα που πέφτουν από τη επιφάνεια. Πιο βαθιά μέσα στο ίζημα, το οξυγόνο φαίνεται να αποκτάει αυξανόμενη σημασία παίζοντας τον κυρίαρχο ρόλο στην κατανομή των οργανισμών, ιδιαίτερα στα ιζήματα με μικρή διάμετρο κόκκων, όπου η διάχυση του βαθύτερα μέσα στο ίζημα είναι πιο δύσκολη.

1.5 Νηματώδεις

Οι νηματώδεις αποτελούν ίσως την πιο άφθονη ομάδα μεταζώων πάνω στον πλανήτη και έχουν μεγάλη οικονομική και ιατρική σημασία για τον άνθρωπο. Ως

παράσιτα ευθύνονται για την ασθένεια εκατοντάδων εκατομμυρίων συνανθρώπων μας σε όλο τον κόσμο και υπάρχει μια εκτίμηση πως περίπου οκτώ δισεκατομμύρια νηματώδεις απολαμβάνουν ζεστασιά, τροφή και στέγη μέσα στο πεπτικό σύστημα των ανθρώπων. Για παράδειγμα, ο νηματώδης *Ascaris lumbricoides* είναι μετά τους ιούς ο δεύτερος πιο μολυσματικός οργανισμός, υπεύθυνος για την ασθένεια της διάρροιας από την οποία υποφέρει περίπου το ένα τέταρτο του παγκόσμιου πληθυσμού (Khan et al. 1990). Οι νηματώδεις που παρασιτούν σε φυτά, προκαλούν τεράστιες καταστροφές στις καλλιέργειες, ενώ αποτελούν σήμερα το αντικείμενο έρευνας σε πολλά πανεπιστήμια του κόσμου. Παρόλα αυτά, αν γυρίσει κανείς πενήντα χρόνια πίσω, θα ανακαλύψει πως μόνο ελάχιστοι, πρωτοπόροι για την εποχή τους ερευνητές, ασχολούνταν με τους παρασιτικούς νηματώδεις των φυτών.

Αν και η σημασία των παρασιτικών νηματωδών έχει πια αναγνωριστεί στις μέρες μας, δε συμβαίνει το ίδιο και με τις ελεύθερες μορφές και πιο ειδικά με τις θαλάσσιες ελεύθερες μορφές. Παραμένουν ακόμα και σήμερα σχετικά ανεξερεύνητες παρά το γεγονός πως είναι εξαιρετικά άφθονες, φθάνοντας τους πληθυσμούς τους να αριθμούνε ακόμα και μερικά εκατομμύρια άτομα ανά m², τόσο στα χερσαία εδάφη όσο και στα θαλάσσια ιζήματα. Συνεχίζουν ακόμα και σήμερα να αγνοούνται πολλές φορές παρά το γεγονός πως βρίσκονται παντού, κατοικώντας σε περιβάλλοντα όπου άλλοι οργανισμοί απουσιάζουν εντελώς, ενώ το μοναδικό περιβάλλον το οποίο δεν έχουν καταφέρει να κατακτήσουν είναι το πελαγικό. Οι ελεύθερες μορφές των νηματωδών είναι μικροί σε μέγεθος και έτσι περνούν σχετικά απαρατήρητοι, με αποτέλεσμα να μην έχουν προσελκύσει κατά το παρελθόν ερασιτέχνες φυσιδίφες για να τους μελετήσουν. Ζουν συνήθως σε περιβάλλοντα, όπως η λάσπη της μεσοπαλιρροϊκής ζώνης, τα οποία δεν έλκουν και ιδιαίτερα τους φυσιολάτρες. Επίσης, πολλά είδη είναι αδύνατον να καλλιεργηθούν στο εργαστήριο, και η βιβλιογραφία που αφορά την ταξινόμιά τους ήταν τουλάχιστον μέχρι πολύ πρόσφατα ελάχιστη και κατακερματισμένη. Το αποτέλεσμα όλων των παραπάνω ήταν ότι οι οικολόγοι πολλές φορές βρέθηκαν στη δυσάρεστη θέση να δουλεύουν με έναν οργανισμό τον οποίο δεν μπορούσαν ούτε καν να ονομάσουν. Σήμερα όμως, ολόκληρη αυτή η εικόνα αρχίζει να αλλάζει. Υπάρχουν για παράδειγμα, διαφορετικοί τομείς της βιολογίας που έχουν στρέψει το ενδιαφέρον τους στους νηματώδεις. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί ο χερσαίος νηματώδης *Caenorhabditis elegans*, ο οποίος αποτελεί έναν από τους καλύτερα μελετημένους οργανισμούς στο εργαστήριο, του οποίου κάθε ένα κύτταρο ξεχωριστά έχει παρατηρηθεί σε όλα τα

στάδια της ανάπτυξής του και του οποίου το γονιδίωμα έχει αποκαλυφθεί στο σύνολό του εδώ και πολύ καιρό (Ruppert & Barnes, 1994).

Οι ελεύθερες μορφές των νηματωδών, μορφολογικά τουλάχιστον, μοιάζουν αρκετά. Είναι όλες μικρές σε μέγεθος (της τάξης των 100 μm), και η δομή τους είναι πολύ απλή. Ουσιαστικά αποτελούνται από δύο ομόκεντρους σωλήνες (σωματικός και πεπτικός) οι οποίοι έχουν διάμετρο μόνο μερικά μm . Παρά την εξωτερική τους όμως ομοιότητα, παίζουν πολύ διαφορετικούς ρόλους και καταλαμβάνουν πολύ διαφορετικές τροφικές θέσεις στο οικοσύστημα. Η διατροφή τους μπορεί να περιλαμβάνει βακτήρια, φύκια ή και τα δύο μαζί. Επίσης, άλλα είδη τρέφονται με οργανικά θρύμματα, ενώ έχουν αναφερθεί και ορισμένα είδη, τα οποία (εν τη απουσία στοματικής κοιλότητας και πεπτικού σωλήνα) πρέπει να απορροφούν με το σώμα τους διαλυμένο οργανικό υλικό. Υπάρχει επίσης και ένας μεγάλος αριθμός ειδών τα οποία είναι άρπαγες ή νεκροφάγοι και τρέφονται με άλλους νηματώδεις, ολιγόχαιτους, πολύχαιτους κτλ. Όλη αυτή η ποικιλομορφία στις διατροφικές συνήθειες αντανακλάται και στην ποικιλομορφία των ειδών. Έτσι, η ποικιλότητα των νηματωδών στα περισσότερα περιβάλλοντα, είναι συνήθως μεγαλύτερη από οποιασδήποτε άλλης ομάδας. Για παράδειγμα, σε μια πρόσφατη ανασκόπηση (Heip *et al.* 1983), βρέθηκαν 753 είδη στη Βόρεια Θάλασσα, ενώ είναι συνηθισμένο φαινόμενο σε ένα απλό δείγμα επιφάνειας 10 cm^2 να βρει κανείς πάνω από 50 διαφορετικά είδη. Τις περισσότερες φορές μάλιστα, τα είδη αυτά ανήκουν σε λίγα σχετικά γένη, γεγονός το οποίο παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον για τη θεωρητική οικολογία, η οποία προσπαθώντας να κατανοήσει και να περιγράψει βιοκοινωνίες, λαμβάνει υπόψη της διαειδικές σχέσεις, όπως είναι η θήρευση και ο ανταγωνισμός.

1.6 Στόχοι της μελέτης

Στο Αιγαίο Πέλαγος έχει γίνει τα τελευταία χρόνια μια εντατική προσπάθεια περιγραφής των διαφόρων βιοτικών συστατικών του βενθικού οικοσυστήματος (μακροπανίδα, μεγαπανίδα κτλ) κατά την οποία όμως έχει αγνοηθεί σχεδόν ολοκληρωτικά το μειοβένθος. Επίσης, στις ελάχιστες εργασίες που αναφέρονται από το Αιγαίο (βλέπε και Παράγραφο 1.1.2), οι νηματώδεις αναφέρονται απλά σαν ένα γενικό στοιχείο του μειοβένθους χωρίς να τους δίνεται κάποια ιδιαίτερη έμφαση. Αυτή η εργασία έρχεται να καλύψει αυτό το κενό εξετάζοντας μειοβενθικά δείγματα, δίνοντας όμως ιδιαίτερη έμφαση στη βιοκοινωνία των νηματωδών, καταρχάς από την ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης, και στη συνέχεια από το βαθύαλο

οικοσύστημα του Κρητικού και του Βορείου Αιγαίου. Πιο συγκεκριμένα οι βασικοί στόχοι αυτής της μελέτης είναι:

1. Η ποσοτική και ποιοτική εκτίμηση της σύνθεσης της μειοβενθικής πανίδας και η διάρθρωση της σε τροφικές ομάδες
2. Ο εντοπισμός των σημαντικότερων περιβαλλοντικών διαβαθμίσεων που καθορίζουν την κατανομή των μειοβενθικών οργανισμών στο χώρο
3. Η εξαγωγή συμπερασμάτων για το ολιγοτροφικό σύστημα της Μεσογείου και η τοποθέτησή του στα υπάρχοντα μοντέλα
4. Η σύγκριση των μειοβενθικών πληθυσμών με αυτούς που έχουν περιγραφεί από άλλες περιοχές της Μεσογείου αλλά και άλλων ωκεανών, για τον εντοπισμό των ομοιοτήτων αλλά και των διαφορών τους

1.7 Έλεγχοι υποθέσεων

Πιο συγκεκριμένα, στα κεφάλαια που ακολουθούν ελέγχθηκαν οι παρακάτω υποθέσεις:

Κεφάλαιο 3.2

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης a κατά την περίοδο της άνοιξης, δεν συσχετίζονται με μια σημαντική αύξηση στην αφθονία διαφόρων μειοβενθικών ομάδων ή τη βιομάζα των νηματωδών της εύφωτης ζώνης
- Μείωση των τιμών της χλωροφύλλης a συναρτήσει του βάθους, δεν συσχετίζεται με μια αντίστοιχη μείωση στην αφθονία διαφόρων μειοβενθικών ομάδων ή τη βιομάζα των νηματωδών της εύφωτης ζώνης
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δε συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των νηματωδών ή των αρπακτικοειδών κοπηπόδων μέσα στο ίζημα της εύφωτης ζώνης

Κεφάλαιο 3.3

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης a κατά την περίοδο της άνοιξης, δεν συσχετίζονται με μεταβολές στις αφθονίες των πιο χαρακτηριστικών ειδών των νηματωδών
- Μεταβολές στις τιμές διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων (τύπος υποστρώματος, ποιότητα και ποσότητα τροφής) δεν συσχετίζονται με μεταβολές στη σύνθεση των ειδών που ζουν κοντά στην επιφάνεια του ιζήματος και των ειδών που ζουν κάτω από αυτήν

Κεφάλαιο 3.4

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης a καθώς και μεταβολές σε διάφορους άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες (τύπος υποστρώματος, ποιότητα τροφής), δεν συσχετίζονται με τη διάρθρωση των νηματωδών σε τροφικούς τύπους.
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών μέσα στο ίζημα

Κεφάλαιο 3.5

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης a καθώς και μεταβολές σε διάφορους άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες (τύπος υποστρώματος, ποιότητα τροφής), δεν συσχετίζονται με την ποικιλότητα των νηματωδών σε τοπική κλίμακα (α -ποικιλότητα)

Κεφάλαιο 3.6

- Διαβαθμίσεις στις τιμές των χλωροφυλλούχων χρωστικών, της κοκκομετρικής σύστασης του ιζήματος και του βάθους των σταθμών, δεν συσχετίζονται με αλλαγές στην κατανομή των ειδών των νηματωδών στο χώρο και στο χρόνο

Κεφάλαιο 4.2

- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα, δεν συσχετίζονται με μια αντίστοιχη αύξηση στην αφθονία ή τη βιομάζα των νηματωδών στο βαθύαλο οικοσύστημα του Βορείου Αιγαίου
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των νηματωδών μέσα στο ίζημα του βαθύαλου οικοσυστήματος
- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα, δεν συσχετίζονται με μια αντίστοιχη μείωση στο μέσο μήκος των νηματωδών στο Βόρειο Αιγαίο

Κεφάλαιο 4.3

- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα καθώς και τα συνεπακόλουθα χαρακτηριστικά του ιζήματος δεν συσχετίζονται με τη διάρθρωση των νηματωδών σε τροφικούς τύπους στο Αιγαίο Πέλαγος
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των «λειτουργικών» τύπων των νηματωδών μέσα στο ίζημα

Κεφάλαιο 4.4

- Η ποικιλότητα των νηματωδών, δεν διαφέρει ανάμεσα στους διαφορετικούς βιότοπους που υπάρχουν στο Αιγαίο Πέλαγος

Κεφάλαιο 2 Υλικά και μέθοδοι

2.1 Στρατηγική δειγματοληψίας

2.1.1. Σταθμοί δειγματοληψίας

Η εργασία που ακολουθεί χωρίζεται ουσιαστικά σε δύο μέρη. Το πρώτο αφορά τη μελέτη του μειοβενθικού οικοσυστήματος της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης και παρουσιάζεται στο Κεφάλαιο 3. Το δεύτερο μέρος ασχολείται με τη βαθιά θάλασσα και αφορά τις χωρικές και χρονικές διακυμάνσεις της βαθυπελαγικής μειοπανίδας σε δύο υποσυστήματα του Αιγαίου Πελάγους, το Βόρειο και το Νότιο. Και τα δύο αυτά Κεφάλαια αποτέλεσαν τμήματα μεγάλων ερευνητικών προγραμμάτων τα οποία εκπονήθηκαν από το Ινστιτούτο θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης. Πιο συγκεκριμένα το Κεφάλαιο 3 ήταν τμήμα του προγράμματος “Food Chains in the Aegean Sea” το οποίο χρηματοδοτήθηκε από το NATO Science for Stability Programme. Το Κεφάλαιο 4 από την άλλη υπήρξε τμήμα του προγράμματος “MATER: Mass transfer and Ecosystem Response” το οποίο χρηματοδοτήθηκε από την Ευρωπαϊκή Ένωση DG XII, μέσα από το MAST III (MAS3-CT96-0051) Mediterranean Targeted Project.

Στο [Σχήμα 2.1.1](#) φαίνεται ο χάρτης δειγματοληψίας από τη διατομή H3 του κόλπου του Ηρακλείου, ενώ στο [Σχήμα 2.1.2](#) φαίνονται οι σταθμοί δειγματοληψίας από το βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους. Οι συντεταγμένες, τα βάθη, οι ημερομηνίες καθώς και ο τύπος του δειγματολήπτη που χρησιμοποιήθηκε σε κάθε δειγματοληψία παρουσιάζονται στον [Πίνακα 2.1.1](#).

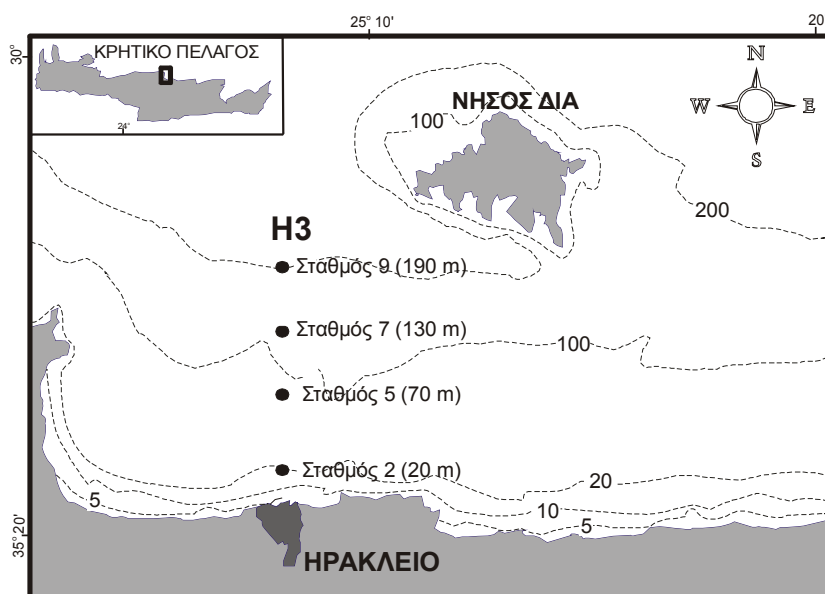
Κόλπος Ηρακλείου (διατομή H3)

Η στρατηγική δειγματοληψίας που ακολουθήθηκε στην περίπτωση του κόλπου του Ηρακλείου ήταν αυτή της κατά μήκος διατομής. Η διατομή που επιλέχθηκε αποτελούνταν συνολικά από τέσσερις σταθμούς με βάθη 20, 70, 130 και 190 μέτρων ([Πίνακας 2.1.1](#)). Η διαβάθμιση των διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων κατά μήκος των σταθμών αυτών ήταν ξεκάθαρη ([Eleftheriou & Smith 1993](#)). Ο κόλπος του Ηρακλείου επιλέχθηκε, εκτός από τον προφανή λόγο της γειννίας του με το Ινστιτούτο Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης καθώς και με το Πανεπιστήμιο Κρήτης, διότι θεωρείται ένα τυπικό θαλάσσιο οικοσύστημα της Ν.Α. Μεσογείου. Αποτελεί μια ανοιχτή θαλάσσια περιοχή, η οποία έχει μήκος περίπου 20 km. Το βάθος του

Πίνακας 2.1.1. Γεωγραφικές συντεταγμένες, βάθος των σταθμών, δειγματολήπτης που χρησιμοποιήθηκε καθώς και ημερομηνίες δειγματοληψίας. (Δειγματολήπτες: CC=Craib-Corer, MC=Multi-Corer, BC=Box-Corer, βλέπε σχετικά και κείμενο για περιγραφή των δειγματοληπτών). Στους μήνες με σκιαγράμμιση υπολογίστηκαν μόνο οι αφθονίες των κύριων ταξινομικών ομάδων, ενώ δεν έγιναν προσδιορισμοί νηματωδών.

Περιοχή	Σταθμός	Γεωγρ. Πλάτος (B)	Γεωγρ. Μήκος (A)	Βάθος	Δειγματολήπτης	Ημερομηνία Δειγματοληψίας											
Κόλπος Ηρακλείου						M. '89	I. '89	I. '89	A. '89	Σ. '89	O. '89	N. '89	Δ. '89	I. '90	M. '90	A. '90	M. '90
	Σταθμός 2			20	CC	M. '89	I. '89	I. '89	A. '89	Σ. '89	O. '89	N. '89	Δ. '89	I. '90	M. '90	A. '90	M. '90
	Σταθμός 5			70	CC	M. '89	I. '89	I. '89	A. '89	Σ. '89	O. '89	N. '89	Δ. '89	I. '90	M. '90	A. '90	M. '90
	Σταθμός 7			130	CC	M. '89	I. '89	I. '89	A. '89	Σ. '89	O. '89	N. '89	Δ. '89	I. '90	M. '90	A. '90	M. '90
	Σταθμός 9			190	CC	M. '89	I. '89	I. '89	A. '89	Σ. '89	O. '89	N. '89	Δ. '89	I. '90	M. '90	A. '90	M. '90
Βόρειο Αιγαίο																	
	N-6	40° 34.70	25° 08.00	153	MC, BC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
	N-8	40° 25.61	25° 09.80	340	MC, BC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
	N-9	40° 18.73	25° 10.12	675	MC, BC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
	N-1	40° 15.00	25° 12.00	1271	MC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
Νότιο Αιγαίο																	
	S-3	36° 00.00	23° 53.60	1194	MC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
	S-2	35° 44.70	25° 06.00	1580	MC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										
	S-1	36° 04.50	25° 17.00	1772	MC	Σεπ. '97	Μάρ. '98										

κόλπου φτάνει μέχρι τα 200 μέτρα και η μετάβαση μέχρι αυτό το βάθος γίνεται ομαλά. Στο κέντρο περίπου του κόλπου και σε απόσταση 11 μίλια από την ακτή

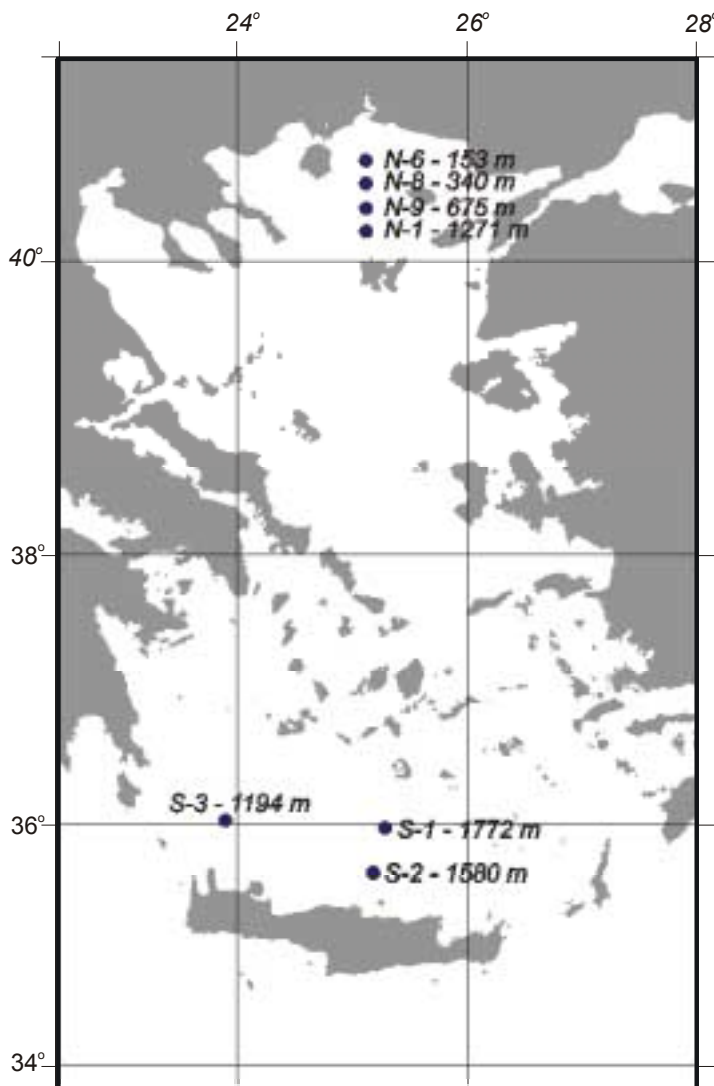


Σχήμα 2.1.1.
Χάρτης σταθμών δειγματοληψίας από τη διατομή H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

βρίσκεται η νήσος Δία. Στην περιοχή αυτή εμφανίζεται μια απότομη ανύψωση του πυθμένα με αποτέλεσμα τη δημιουργία μιας μικρής υποθαλάσσιας κοιλάδας. Το ιζήμα του κόλπου παρουσιάζει αρκετά μεγάλη ομοιομορφία. Η άμμος του αλλάζει σταδιακά, από αδρή και μεσαία που είναι στις παραλίες σε ιλύς στους βαθύτερους σταθμούς. Στη ζώνη μεταξύ 10 και 25 μέτρα εμφανίζονται πολύ συχνά περιοχές που καλύπτονται από βλάστηση με μακροφύκη και αγγειόσπερμα, ενώ λίγο βαθύτερα στη ζώνη από 25 έως 40 μέτρα εμφανίζεται αραιή βλάστηση με το αγγειόσπερμο *Caulerpa prolifera*. Μετά τα 70 μέτρα δεν υπάρχουν κάποια ιδιαίτερα χαρακτηριστικά εκτός ίσως από τα εμφανή σημάδια της βιοδιατάραξης (**bioturbation**) του ιζήματος από οργανισμούς που κατασκευάζουν στοές. Σε βάθη μεγαλύτερα από 50 μέτρα υπάρχει για παράδειγμα κυριαρχία των οφιουροειδών *Amphiura chiajei* και *A. filiformis* ενώ από τα 130 μέτρα και πάνω εμφανίζονται μεγάλοι αριθμοί του κρinoειδούς *Leptometra phalangium* (Eleftheriou & Smith 1993).

Βαθύαλο οικοσύστημα Αιγαίου

Η ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης είναι σχετικά στενή και η κλίση της είναι απότομη (1.5°) (Chronis et al. 2000). Ανατολικά είναι φαρδύτερη από ότι είναι δυτικά, ενώ το όριο της εμφανίζεται ανάμεσα στις ισοβαθείς των 100 και 150 μέτρων. Το Κρητικό Πέλαγος, επικοινωνεί με τις λεκάνες της Λεβαντίνης και του Ιονίου μέσα από τα Ανατολικά και Δυτικά στενά του Κρητικού τόξου. Το μεγαλύτερο βάθος και των δύο αυτών στενών δεν ξεπερνάει τα 700m. Προς τα



Σχήμα 2.1.2. Χάρτης σταθμών δειγματοληψίας από το βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους.

Βόρεια η λεκάνη του Κρητικού συνρορεύει με τη ρηχή (<200m) υφαλοκρηπίδα των Κυκλάδων. Τα μεγαλύτερα βάθη (>1500 m) της λεκάνης εκτείνονται προς το Βόρειο τμήμα της όπου δημιουργούνται μικρές δευτερεύουσες λεκάνες. Σε δύο από αυτές τις δευτερεύουσες λεκάνες βρίσκονταν οι δύο από τους τρεις σταθμούς του Κρητικού

Πελάγους. Συγκεκριμένα, ανάμεσα στους δύο μόνιμους στροβίλους που υπάρχουν εκεί (βλέπε και [Κεφάλαιο 1.2](#)), βρίσκονταν οι σταθμοί S-1 και S-2 με βάθη 1772 m και 1580 m αντίστοιχα. Ο τρίτος σταθμός ήταν τοποθετημένος πιο δυτικά, Νότια της Πελοποννήσου (S-3 βάθος 1194 m) όπου υπάρχει επίσης ένας μόνιμος κυκλώνας, ο κυκλώνας του Μιρτώου και δυτικού Κρητικού Πελάγους. Στην περιοχή αυτή, εξαιτίας της επίδρασης των νερών της Μαύρης Θάλασσας (βλέπε και [Κεφάλαιο 1.2](#)), περιμέναμε ο σταθμός S-3 να έχει εντελώς διαφορετικά χαρακτηριστικά από τους άλλους δύο σταθμούς του Κρητικού Πελάγους.

Η λεκάνη του Βορείου Αιγαίου εκτείνεται από το σύμπλεγμα των Σποράδων στα δυτικά, μέχρι τα ΝΑ όρια της Βορείου Ελλάδος. Επικοινωνεί με τη λεκάνη της Χίου μέσω ενός περάσματος βάθους 400 μέτρων. Η διατομή του Βορείου Αιγαίου αποτελούνταν από 4 σταθμούς (N6, N8, N9 και N1 με βάθη 153, 340, 675 και 1271 m αντίστοιχα). Οι σταθμοί αυτοί κάλυπταν σχεδόν ολόκληρη τη διαβάθμιση της λεκάνης, από την υφαλοκρηπίδα μέχρι σχεδόν το βαθύτερο σημείο της. Ένα άλλο πολύ σημαντικό στοιχείο το οποίο αφορά τη θέση της διατομής αυτής είναι το γεγονός πως στο σημείο αυτό είναι πολύ έντονη η επίδραση των μεγάλων ποταμών της Βορείου Ελλάδος (Εύρος, Στρυμόνας και Νέστος).

2.1.2. Πηγές σφαλμάτων κατά το σχεδιασμό της δειγματοληψίας

Σφάλματα από τη χρήση των δειγματοληπτών

Όπως φαίνεται και στον [Πίνακα 2.1.1](#) ο δειγματολήπτης (για περιγραφή των δειγματοληπτών βλέπε πιο κάτω) που χρησιμοποιήθηκε στις διάφορες δειγματοληψίες δεν ήταν πάντοτε ο ίδιος. Επίσης σε ορισμένες περιπτώσεις στη βαθιά θάλασσα χρησιμοποιήθηκαν περισσότεροι του ενός δειγματολήπτες. Αυτό έγινε μόνο στην περίπτωση που οι καιρικές συνθήκες δεν επέτρεψαν τη χρησιμοποίηση του πολυπυρηνοδειγματολήπτη (MC). Σε αυτές τις περιπτώσεις χρησιμοποιήθηκε αναγκαστικά ο Box-corer (BC) ο οποίος δουλεύει αποτελεσματικά και με κακές καιρικές συνθήκες. Πρόσφατα σε μια αρκετά εκτεταμένη και λεπτομερή συγκριτική μελέτη οι [Bett et al. \(1994\)](#), έδειξαν πως οι αφθονίες του μειοβένθους που συλλέγονται, συμπεριλαμβανομένων και των νηματωδών, μπορεί να διαφέρουν μέχρι και 50 % ανάλογα με το δειγματολήπτη που θα χρησιμοποιηθεί. Προηγούμενα οι [Thiel et al. \(1988/89\)](#), είχαν παρατηρήσει πως πάνω στην επιφάνεια του ιζήματος

υπήρχαν μικρότερες ποσότητες φυτοθρυμμάτων όταν χρησιμοποιούσαν το Box-corer παρά όταν χρησιμοποιούσαν τον πολυ-πυρηνοδειγματολήπτη. Οι ίδιοι απέδωσαν το αποτέλεσμα αυτό στο ωστικό κύμα που δημιουργεί ο Box-corer καθώς χτυπάει την επιφάνεια του ιζήματος. Ωστόσο ο [Thistle \(1983\)](#) και οι [Thistle & Sherman \(1985\)](#), δεν βρήκαν να υπάρχει επίδραση κάποιου ωστικού κύματος στις αφθονίες διαφόρων μειοβενθικών ομάδων. Επιπλέον σήμερα, με τη χρήση υποβρυχίων κινηματογραφήσεων κατά τη διάρκεια πρόσκρουσης των δειγματοληπτών στο έδαφος, έχει δειχθεί πως ακόμα και ο πολυ-πυρηνοδειγματολήπτης δημιουργεί ωστικό κύμα. Οι [Bett et al. \(1994\)](#), κατέληξαν στο συμπέρασμα πως το σφάλμα από τη χρήση διαφορετικών δειγματοληπτών εξαρτάται κατά αρχάς από την ομάδα οργανισμών για την οποία μιλάμε, εξαρτάται επίσης από το αν υπάρχουν στην επιφάνεια του ιζήματος φυτοθρύμματα ή όχι και τέλος εξαρτάται από τον τύπο του ιζήματος. Για αυτό και μέχρι σήμερα, δεν έχει γίνει δυνατόν να καθοριστεί κάποιος διορθωτικός παράγοντας ο οποίος να είναι γενικά αποδεκτός και ο οποίος να μπορεί να εφαρμόζεται σε περίπτωση που χρησιμοποιούνται διαφορετικοί δειγματολήπτες.

Στη μελέτη που ακολουθεί αποφασίστηκε να μην χρησιμοποιηθεί κάποιος διορθωτικός παράγοντας. Η απόφαση αυτή βασίστηκε κυρίως στην εσωτερική ετερογένεια που υπάρχει τόσο μέσα όσο και ανάμεσα στους σταθμούς. Η χρήση κάποιου διορθωτικού παράγοντα σε περιπτώσεις όπου οι αφθονίες του πολυ-πυρηνοδειγματολήπτη δεν θα ήταν αρκετά υψηλότερες από αυτές του Box-corer (φαινόμενο συνηθισμένο στα δείγματά μας), θα αποδεικνύονταν λανθασμένη. Εξάλλου τα περισσότερα δείγματα πάρθηκαν με τη χρήση πυρηνοδειγματολήπτη και η αφαίρεση των λίγων δειγμάτων που πάρθηκαν με Box-corer απλά και μόνο θα μείωνε την ισχύ της στατιστικής ανάλυσης των δειγμάτων.

Ψευδοεπαναληψιμότητα ([pseudoreplication](#))

Στη θεωρία Πιθανοτήτων πρωταρχική είναι η έννοια του πειράματος και με την έννοια πείραμα συνήθως εννοείται οτιδήποτε μπορεί να επαναληφθεί όσες φορές θέλουμε κάτω από τις ίδιες ακριβώς συνθήκες. Σκοπός του πειράματος είναι η λήψη επαναλαμβανόμενων μετρήσεων μιας μεταβλητής ([replicate](#)) ώστε από ένα μικρό δείγμα του πληθυσμού να μπορέσουμε να εξάγουμε συμπεράσματα για τον ίδιο τον πληθυσμό. Υπάρχουν δύο γενικές κατηγορίες πειραμάτων ([Hurlbert 1984](#)):

5. Πειράματα εκτίμησης κάποιας μεταβλητής (**mensurative**): Σε αυτά τα πειράματα ο σκοπός είναι συνήθως να μετρηθεί κάποια μεταβλητή (βιοτική ή αβιοτική) του περιβάλλοντος. Σε τέτοιου είδους πειράματα ο ερευνητής δεν εφαρμόζει κάποιο συγκεκριμένο χειρισμό σε ορισμένες δειγματοληπτικές μονάδες. Για παράδειγμα μπορεί να θέλουμε να μετρήσουμε τον αριθμό των ελαφιών σε ένα δάσος και σε μια πεδινή περιοχή.
6. Πειράματα επίδρασης ενός παράγοντα (**manipulative**): Σε αυτά τα πειράματα συνήθως εφαρμόζεται κάποιος συγκεκριμένος χειρισμός σε κάποιες δειγματοληπτικές μονάδες ώστε να μετρήσουμε το αποτέλεσμα αυτού του χειρισμού. Σε τέτοια πειράματα χρειάζονται τουλάχιστον δύο διαφορετικοί χειρισμοί. Για παράδειγμα μπορεί ο ερευνητής να κάψει ένα αγροτεμάχιο και να αφήσει ένα δεύτερο άκαυτο.

Στη μελέτη αυτή, ειδικά στις δύο περιπτώσεις των διατομών του κόλπου του Ηρακλείου αλλά και του Βορείου Αιγαίου, κανένας χειρισμός δεν εφαρμόστηκε σε κάποιον από τους σταθμούς. Αντίθετα οι διάφορες μετρήσεις (αφθονίες, βιομάζες κτλ.) μετρήθηκαν σε σταθερά σημεία. Ο [Hurlbert \(1984\)](#), ονόμασε αυτά τα πειράματα **συγκριτικά πειράματα εκτίμησης ενός παράγοντα (comparative mensurative experiments)**. Σε τέτοιου είδους πειράματα ιδιαίτερη προσοχή πρέπει να δοθεί στη σωστή επιλογή των μονάδων δειγματοληψίας (**replicates**). Για παράδειγμα αν θέλουμε να μάθουμε τη θερμοκρασία ενός ανθρώπου, θα ήταν σοβαρότατο λάθος να πάρουμε πολλές μετρήσεις από το ίδιο άτομο. Τέτοια λάθη στην επανάληψη των μετρήσεων μας ονομάστηκαν πολύ πετυχημένα από τον [Hurlbert \(1984\)](#), ψευδοεπαναλήψεις (**pseudoreplicates**).

Σχεδιασμός που έχει βασιστεί πάνω σε ψευδοεπαναλήψεις είναι αρκετά διαδεδομένος στην οικολογία. Ο ίδιος ο [Hurlbert \(1984\)](#), σε δύο διαφορετικές βιβλιογραφικές έρευνες βρήκε πως 26 και 48 % των εργασιών που ανασκόπησε περιείχαν το στατιστικό λάθος της ψευδοεπαναληψιμότητας. Ο [Underwood \(1981\)](#) βρήκε πως το ίδιο λάθος υπήρχε στο 78 % των εργασιών. Τέτοιου είδους λάθη ξεκινούν βασικά από το γεγονός πως ο φυσικός χώρος είναι πάντα μεγαλύτερος από το χώρο που βγάζουμε τα συμπεράσματα μας. Για παράδειγμα στη μελέτη αυτή, όπου μελετάται η επίδραση μιας διαβάθμισης (π.χ. βάθος), ο ιδανικός σχεδιασμός θα

ήταν να πάρει κανείς πολλά τυχαία δείγματα από επίσης πολλά τυχαία σημεία κατά μήκος της διαβάθμισης. Αντίθετα, η επιλογή να λαμβάνονται δείγματα από σταθερά σημεία (σταθμοί), μάλλον μας δίνει πληροφορίες για τις διαφορές που υπάρχουν ανάμεσα σε αυτά τα συγκεκριμένα σημεία παρά για τις αλλαγές που παρατηρούνται συνολικά κατά μήκος της διαβάθμισης.

Πέρα όμως από την πιο πάνω ανάλυση, ο σχεδιασμός μιας δειγματοληπτικής στρατηγικής εκτός από τη θεωρία λαμβάνει υπ' όψη της και άλλους παράγοντες, όπως είναι το κόστος. Στη θαλάσσια οικολογία και ειδικότερα σε μελέτες της βαθιάς θάλασσας το κόστος αυξάνει γεωμετρικά κυρίως εξαιτίας του χρόνου απασχόλησης του σκάφους. Σε αυτές τις περιπτώσεις η καλύτερη μέση λύση είναι να επιλέγονται ορισμένα σταθερά σημεία όπου το πλοίο παραμένει ακίνητο όσο χρονικό διάστημα διαρκεί η δειγματοληψία. Αυτού του είδους η δειγματοληπτική στρατηγική έχει υιοθετηθεί από πολυάριθμους ερευνητές σε μειοβενθικές μελέτες (Ivester 1980, Shirayama 1984, Soetaert & Heip 1989, Herman & Dahms 1992, Li & Vincx 1993, Soetaert et al. 1997).

Μια δεύτερη περίπτωση όπου εμφανίζεται η περίπτωση την οποία ο Hurlbert (1984), ονομάζει απλή ψευδοεπαναληψιμότητα είναι η περίπτωση όπου υπάρχει ένα και μόνο ένα δείγμα ανά παράγοντα. Για παράδειγμα, μπορεί να έχουμε μια μεγάλη καμένη και μια επίσης μεγάλη άκαυτη περιοχή. Αν από κάθε μία από τις δύο αυτές περιοχές πάρουμε διάφορες μικρότερες περιοχές 1 m^2 τότε αυτές οι μικρότερες περιοχές δεν αποτελούν επαναληπτικά δείγματα και δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν στην ανάλυση διακύμανσης (ANOVA). Σε αυτή την περίπτωση η μόνη στατιστική μέθοδος που μπορεί να εφαρμοστεί είναι ένα t-test όπου θα συγκρίνουμε τις δύο αρχικές (καμένη και άκαυτη) μεγάλες περιοχές μεταξύ τους. Αυτή η περίπτωση της ψευδοεπαναληψιμότητας εμφανίστηκε στη μελέτη αυτή στους προσδιορισμούς των νηματωδών. Κατά το σχεδιασμό, θεωρήθηκε ως βασική προϋπόθεση ο αριθμός των νηματωδών που θα προσδιορίζονταν από κάθε σταθμό και κάθε εποχή δειγματοληψίας, να πλησιάζει όσο είναι δυνατόν τους 200. Δυστυχώς όμως δεν υπήρχαν πάντα τόσοι νηματώδεις στα δείγματά μας. Έτσι επιλέχθηκε, προκειμένου να αποφύγουμε άλλα προβλήματα στη δειγματοληψία, να αναμειγνύονται τα τρία επαναληπτικά δείγματα και στη συνέχεια να ακολουθεί απλή τυχαία δειγματοληψία μέχρις ότου συμπληρωθεί ο αριθμός των νηματωδών που χρειάζονταν. Ο λόγος που θέλαμε να πλησιάζει ο αριθμός των νηματωδών τους 200 ήταν για να είναι συγκρίσιμα τα αποτελέσματά μας με άλλες βασικές οικολογικές

μελέτες που έγιναν στη Δυτική Μεσόγειο κατά το παρελθόν και όπου ο αριθμός των νηματωδών που προσδιορίστηκε ήταν πάντα κοντά στους 200 (Vitiello 1976, Vivier 1978, Soetaert et al. 1991a).

Άλλες πιθανές πηγές σφαλμάτων

Η μελέτη της εποχικής δυναμικής μέσα στο χρονικό διάστημα ενός μονάχα έτους δεν θα πρέπει να υπερεκτιμηθεί. Ιδιαίτερα όταν πρόκειται για μια ομάδα όπως οι νηματώδεις οι οποίοι δείχνουν τόσο μεγάλη προσαρμοστικότητα. Στην περίπτωση δε της βαθιάς θάλασσας, όπου η δειγματοληπτική στρατηγική περιελάμβανε μονάχα δύο δειγματοληψίες, τα πράγματα γίνονται φυσικά ακόμα χειρότερα. Σε αυτή την περίπτωση οποιαδήποτε αναφορά σε εποχικότητα πρέπει να γίνεται μονάχα αναφορικά και με πολύ μεγάλη προσοχή.

Σφάλματα κατά την εφαρμογή των διαφόρων πρωτοκόλλων είναι επίσης δυνατόν να συμβούν. Ο χειρισμός (εξαγωγή, ξέπλυμα κτλ.) των μειοβενθικών οργανισμών έχει το εξής παράδοξο. Μπορεί κανείς να σπαταλήσει ώρες με ένα κόσκινο στο νεροχύτη ξεπλένοντας ένα δείγμα και μεταφέροντας το από το ένα δοχείο στο άλλο χωρίς όμως να βλέπει τίποτα. Και αυτό διότι οι οργανισμοί αυτοί έχουν μέγεθος μικρότερο από τη διακριτική ικανότητα του ματιού. Ελπίζουμε πως τέτοιου είδους σφάλματα έχουν εντυφώσει στο ελάχιστο δυνατό στη μελέτη αυτή. Σε αυτό συνέβαλε πιστεύουμε η μακροχρόνια εξάσκηση καθώς και ο επαναλαμβανόμενος έλεγχος όλων των σταδίων της πειραματικής διαδικασίας που ακολουθήθηκε.

Τέλος υπάρχει η πιθανότητα να έχουν συμβεί και σφάλματα μεροληψίας κατά τους προσδιορισμούς και τις μετρήσεις της βιομάζας. Κατά τη διαδικασία επιλογής των ατόμων από τα κοίλα τριβλία (**cavity blocks**) (βλέπε Κεφάλαιο 2.3.2) ανακαλύψαμε πως υπήρχε η τάση να επιλέγονται πρώτα (ή τελευταία) τα μεγάλα άτομα. Για να αποφευχθεί αυτό το πρόβλημα σε όλη τη διαδικασία των προσδιορισμών η επιλογή των αντικειμενοφόρων προς προσδιορισμό, γίνονταν με τη χρήση πίνακα τυχαίων αριθμών.

2.2. Τεχνικές πεδίου

2.2.1. Διαδικασία δειγματοληψίας

Για τις δειγματοληψίες χρησιμοποιήθηκαν τα δύο μεγάλα ερευνητικά σκάφη που διαθέτει η χώρα μας. Συγκεκριμένα στον κόλπο του Ηρακλείου χρησιμοποιήθηκε το ερευνητικό σκάφος «Φιλία» (μήκος 26 m, πλάτος 7.15 m, βύθισμα 2.6 m) του Ινστιτούτου Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης (ΙΘΑΒΙΚ). Το «Φιλία» έχει τη δυνατότητα να φιλοξενεί 6 άτομα. Το δειγματοληπτικό πρόγραμμα του «Φιλία» περιελάμβανε 12 μηνιαίες δειγματοληψίες από το Μάιο του '89 έως το Μάιο του '90. Μονάχα το Φεβρουάριο του '90 δεν πραγματοποιήθηκε δειγματοληψία εξαιτίας της ετήσιας συντήρησης του σκάφους.

Στη δειγματοληψία της βαθιάς θάλασσας, χρησιμοποιήθηκε το ερευνητικό σκάφος «Αιγαίο» (μήκος 61.5 m, πλάτος 9.6 m, βύθισμα 2.9 m) του Εθνικού Κέντρου Θαλασσίων Ερευνών (ΕΚΘΕ). Το «Αιγαίο» έχει τη δυνατότητα να φιλοξενεί 21 άτομα. Ένας από τους κύριους λόγους χρησιμοποίησης του «Αιγαίο» ήταν και οι συγκεκριμένες απαιτήσεις που έχει η δειγματοληψία στη βαθιά θάλασσα. Καταρχάς η φύση των δειγματοληπτών. Ο Box-corer για παράδειγμα είναι ένα πολύ μεγάλο και βαρύ όργανο (βάρος περίπου 1 ton), και το «Φιλία» με το μικρό του βίντσι (τόσο σε μήκος όσο και σε δύναμη) αδυνατεί να το χρησιμοποιήσει. Ο δεύτερος πολύ βασικός λόγος ήταν πως οι δειγματοληψίες στη βαθιά θάλασσα έχουν μεγάλο κόστος εξαιτίας του χρόνου που απαιτείται για τη συλλογή των δειγμάτων. Για παράδειγμα, στους βαθύτερους σταθμούς αυτής της μελέτης, μόνο για να κατέβει στον πυθμένα και να ξανά ανέβει ο δειγματολήπτης πάνω στο σκάφος, απαιτούνταν χρονικό διάστημα μεγαλύτερο της μιάμισης ώρας. Το γεγονός αυτό, σε συνδυασμό με τα επαναληπτικά δείγματα (**replicates**) αλλά και τις αποτυχημένες πολλές φορές προσπάθειες, είχε σαν αποτέλεσμα να απαιτείται για την ολοκλήρωση ενός σταθμού περίπου μία ολόκληρη ημέρα (ή νύχτα!). Είναι για παράδειγμα χαρακτηριστικό πως, μια από τις μεγαλύτερες απογοητεύσεις που μπορεί να νιώσει κανείς δουλεύοντας στο πεδίο με κρύο και φουρτούνα, είναι τη στιγμή που καταφθάνει στο κατάστρωμα ο δειγματολήπτης μετά από την πάροδο δύο ωρών ... άδειος και χωρίς δείγμα. Ως συνέπεια των παραπάνω, οι δειγματοληψίες στη βαθιά θάλασσα οργανώνονται συνήθως έτσι, ώστε ταυτόχρονα να διενεργούνται πάνω στο σκάφος πολλές εργασίες μαζί. Αυτό όμως απαιτεί μεγάλα σκάφη τα οποία έχουν τη δυνατότητα να φιλοξενούν πολυάριθμο επιστημονικό

προσωπικό. Το δειγματοληπτικό πρόγραμμα του «Αιγαίο» περιελάμβανε δύο δειγματοληψίες που πραγματοποιήθηκαν το Σεπτέμβριο '97 και Μάρτιο-Απρίλιο '98.

Συνολικά από κάθε σταθμό και κάθε εποχή δειγματοληψίας ελήφθησαν τρία επαναληπτικά δείγματα (**replicates**). Αμέσως μετά την άνοδο των δειγματοληπτών στο κατάστρωμα τα δείγματα μεταφέρονταν στο εργαστήριο του σκάφους για συντήρηση και αποθήκευση. Πρώτα από όλα γίνονταν διαχωρισμός σε κάθετα τμήματα. Οι μειοβενθικοί οργανισμοί ως γνωστόν, ζούνε σε ένα τρισδιάστατο περιβάλλον και έτσι εκτός από την οριζόντια διάσταση υπάρχει και η κατακόρυφη διάσταση μέσα στο ίζημα. Ο διαχωρισμός σε κάθετα τμήματα έγινε ως εξής: 0-2, 2-4, 4-7 και 7-10 cm για τα δείγματα του κόλπου του Ηρακλείου και 0-1, 1-2, 2-4, 4-6, 6-8 και 8-10 cm για τα δείγματα της βαθιάς θάλασσας. Επειδή στις προκαταρκτικές μετρήσεις των αφθονιών μετά τα 7 cm στον κόλπο του Ηρακλείου και μετά τα 6 cm στη βαθιά θάλασσα υπήρχε πολύ μικρό (σχεδόν μηδενικό) ποσοστό των οργανισμών τα δείγματα αυτά δεν αναλύθηκαν στη συνέχεια. Μετά το διαχωρισμό των κάθετων τμημάτων, το ίζημα τοποθετούνταν σε κατάλληλα δοχεία με ετικέτες. Στα δοχεία γινότανε προσθήκη διαλύματος $MgCl_2$ 6 % για διάστημα 15 min με σκοπό την αναισθητοποίηση των οργανισμών. Η αναισθητοποίηση έχει σαν συνέπεια οι οργανισμοί να «χαλαρώνουν» και να αποκολλούνται από τους κόκκους του ιζήματος πάνω στους οποίους συγκρατούνται ισχυρά με τα διάφορα εξαρτήματα τους (τριχίδια, ουρές κτλ.). Αυτό επιτρέπει τον ευκολότερο διαχωρισμό τους αργότερα από το ίζημα. Μετά την πάροδο των 15 min, τα δείγματα στερεώνονταν με διάλυμα φορμόλης 10 %. Επιπλέον, σε κάθε σταθμό λαμβάνονταν ανεξάρτητα δείγματα ιζήματος, για την εργαστηριακή ανάλυση των διάφορων φυσικοχημικών παραμέτρων.

2.2.2. Ο πυρηνοδειγματολήπτης Craib-corer

Για τη συλλογή των δειγμάτων της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου χρησιμοποιήθηκε μία παραλλαγή του γνωστού πυρηνοδειγματολήπτη Craib-corer (**Craib 1965**), ο οποίος κατασκευάστηκε από το ΙΘΑΒΙΚ. Ο δειγματολήπτης αυτός (**Σχήμα 2.2.1**), αποτελείται βασικά από έναν διάφανο πλαστικό σωλήνα (εσωτερική διάμετρος 5.8 cm), ο οποίος εισχωρεί στο ίζημα μηχανικά με την προσθήκη βάρους. Η ταχύτητα όμως εισχώρησης του σωλήνα στο ίζημα είναι πολύ μικρή και ελέγχεται από ένα υδραυλικό πιστόνι. Η μικρή αυτή ταχύτητα εισχώρησης μαζί με τη μικρή ταχύτητα προσέγγισης στο βυθό εξασφαλίζουν τη μικρότερη δυνατή διατάραξη του

πολύ λεπτού επιφανειακού στρώματος του ιζήματος. Από τη χρήση του δειγματολήπτη αυτού λαμβάνονται περίπου 15 cm κυλινδρικού ιζήματος.

Ανάμεσα στα πλεονεκτήματα του συγκεκριμένου δειγματολήπτη, είναι η ακριβής γνώση της επιφάνειας ή του όγκου του ιζήματος που συλλέγεται, η ισότιμη αντιπροσώπευση οργανισμών από όλα τα βάθη καθώς και η συλλογή όλων των οργανισμών που ήταν παρόντες κατά τη στιγμή της δειγματοληψίας (Fleeger et al. 1988). Επίσης το μικρό του βάρος (περίπου 50 kg) το κάνει ιδανικό για χρήση ακόμα



Σχήμα 2.2.1. Ο δειγματολήπτης Craib-core

και από μικρά ερευνητικά σκάφη. Αντίθετα, το μεγαλύτερο του μειονέκτημα είναι πως πρέπει να παραμείνει για κάποιο εύλογο χρονικό διάστημα όρθιο επάνω στο βυθό, μέχρι να εισχωρήσει ο σωλήνας με τη δράση του πιστονιού. Αυτό μπορεί να δημιουργήσει ορισμένα προβλήματα όταν οι καιρικές συνθήκες είναι άσχημες, όταν ο βυθός δεν είναι οριζόντιος, ή ακόμα όταν υπάρχουν ισχυρά θαλάσσια ρεύματα κοντά στο βυθό.

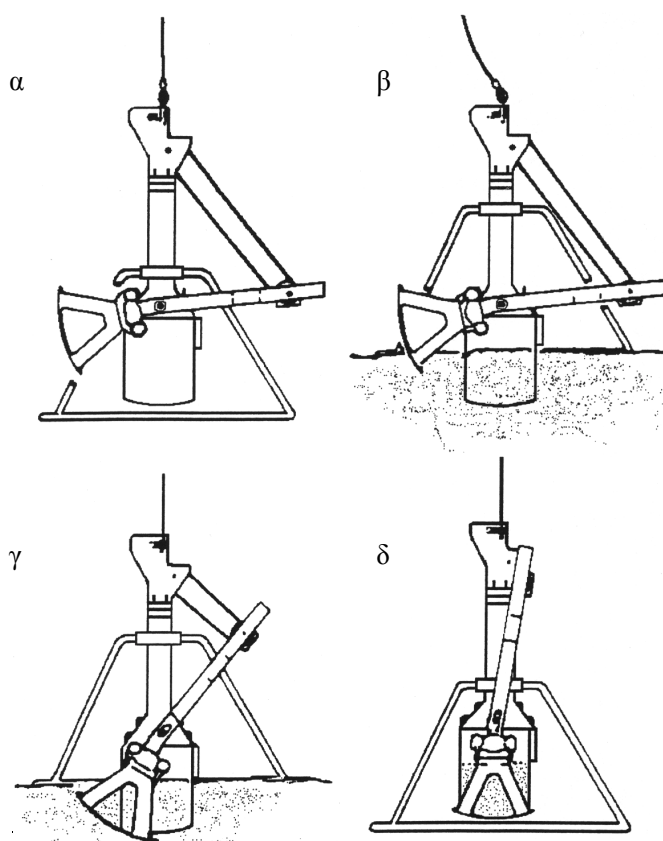
Ένα άλλο από τα βασικά προβλήματα της δειγματοληψίας με πυρηνοδειγματολήπτη είναι η έντονη επίδραση της μωσαϊκότητας, καθώς οι γνώσεις μας γύρω από την κατανομή μικρής κλίμακας των μειοβενθικών οργανισμών είναι ελάχιστες (Findlay 1982, Green 1979). Οι περισσότεροι μειοβενθικοί οργανισμοί εμφανίζουν συναθροιστική χωρική κατανομή (Coull 1988), η οποία είναι άμεσα εξαρτώμενη από την πηγή της τροφής τους (Lee et al. 1977), ή από τις

δραστηριότητες (βιοδιατάραξη) μεγαλύτερων οργανισμών (Hall et al. 1994). Έτσι, μεταβολές στην πυκνότητα των νηματωδών εμφανίζονται κατά κύριο λόγο σε κλίμακα της τάξης των μερικών εκατοστών (Findlay 1981, 1982, Hogue 1982), χωρίς όμως να αποκλείονται μεγαλύτερης κλίμακας (μέτρων ή και χιλιομέτρων) μεταβολές στην πυκνότητα (Fenchel et al. 1967, Ott 1972a, Findlay 1981, Hogue 1982, Li et al. 1997). Για την αποφυγή του προβλήματος αυτού, έγιναν προκαταρκτικές δειγματοληψίες κατά μήκος της διατομής με τη χρήση άλλων οργάνων οι οποίοι χρησιμοποιούνται στη δειγματοληψία της μακροπανίδας και οι οποίοι συλλέγουν πολύ μεγαλύτερες ποσότητες ιζήματος. Από τις δειγματοληψίες αυτές διαπιστώθηκε ότι ο πυρηνοδειγματολήπτης με διάμετρο 5.8 cm δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα τουλάχιστον όσον αφορά την πυκνότητα των νηματωδών.

Μετά την ανάκτηση των δειγμάτων, η διαδικασία ήταν όμοια με αυτήν που περιγράφεται στην παράγραφο 2.2.1.

2.2.3. Ο δειγματολήπτης USNEL Box-corer

Ο δειγματολήπτης αυτός κατασκευάστηκε από το ΙΘΑΒΙΚ εφαρμόζοντας ορισμένες βελτιώσεις στον τρόπο λειτουργίας του. Η αρχική ιδέα αναπτύχθηκε από τους Hessler & Jumars (1974), στο Ινστιτούτο Ωκεανογραφίας του Scripps, σε συνεργασία με το τμήμα ηλεκτρονικών του πολεμικού ναυτικού των Ηνωμένων



Σχήμα 2.2.2. Διάγραμμα όπου φαίνεται ο τρόπος λειτουργίας του Box-corer. α) ο Box-corer έτοιμος για ρήψη, β) τη στιγμή της εισχώρησης στο ίζημα κατά την οποία έχει απελευθερωθεί ο κινητός βραχίονας, γ) τη στιγμή της ανέλκυσης ο βραχίονας αναγκάζεται να εισχωρήσει κάτω από τον κουβά σφραγίζοντας τον, δ) ο κουβάς έχει πλέον σφραγιστεί και ανελκύεται μαζί με το δείγμα.

Πολιτειών (United States Naval Electronic Laboratory, USNEL). Σήμερα θεωρείται ένας από τους πλέον αποτελεσματικούς δειγματολήπτες για τη συλλογή μικρών οργανισμών μια και συλλέγει σχετικά αδιατάρακτα ιζήματα επιφάνειας 0.25 m^2 . Στο [Σχήμα 2.2.2](#) φαίνεται διαγραμματικά ο τρόπος λειτουργίας του. Το δοχείο (κουβάς) το οποίο συλλέγει το ίζημα, είναι στηριγμένο στο κυρίως σώμα με κινητά μέρη έτσι ώστε αν προσγειωθεί σε βυθό με κλίση, αυτό να εισχωρήσει εντελώς κατακόρυφα μέσα στο ίζημα. Μόλις το όργανο πατήσει στο έδαφος και πάψει να στηρίζεται με το βάρος του στο συρματόσχοινο, απελευθερώνεται μια ασφάλεια και έτσι επιτρέπεται η ελεύθερη κίνηση του πλάγιου βραχίονα. Καθώς αυξάνεται πάλι η τάση στο συρματόσχοινο κατά την ανύψωση στο σκάφος, ο πλάγιος βραχίονας αναγκάζεται να εισχωρήσει και αυτός μέσα στο ίζημα κάτω από τον κουβά και να κλείσει έτσι το άνοιγμά του. Κατά την ανύψωση, κλείνουν επίσης δύο θύρες στο πάνω μέρος του κουβά ώστε το περιεχόμενο ίζημα και νερό να μην ξεπλένονται κατά την πορεία του μέσα από τη στήλη του νερού. Οι θύρες αυτές κατά την κάθοδο του δειγματολήπτη παραμένουν ανοιχτές ώστε να επιτρέπεται η ελεύθερη κίνηση του νερού μέσα από τον κουβά. Αυτό συντελεί στη μείωση του ωστικού κύματος που δημιουργείται κατά την κάθοδο.

Η κάθοδος του δειγματολήπτη γίνεται με μια ταχύτητα περίπου 40 m/min μέχρι περίπου 100 m από το βυθό. Από εκεί και κάτω η ταχύτητα καθόδου μειώνεται στα 20 m/min . Η ταχύτητα αυτή από τη μια μειώνει το ωστικό κύμα και από την άλλη επιτρέπει να έχει ο δειγματολήπτης αρκετή ταχύτητα ώστε να εισχωρήσει μέσα στο ίζημα. Η πορεία του δειγματολήπτη προς το βυθό παρακολουθείται με δύο τρόπους. Πρώτον με την ανάρτηση πάνω στο όργανο ενός ηχητικού σηματοδότη (**pinger**). Ο σηματοδότης αυτός εκπέμπει έναν ήχο. Πάνω στο σκάφος όμως φθάνουν δύο σήματα, ένα απευθείας και ένα δεύτερο το οποίο είναι η ανάκλαση του σήματος πάνω στο βυθό. Από τη χρονική υστέρηση που υπάρχει μεταξύ αυτών των δύο σημάτων είναι δυνατόν να υπολογιστεί η ακριβής θέση του οργάνου ως προς το βυθό. Ο δεύτερος τρόπος είναι με την εφαρμογή ενός δυναμόμετρου πάνω στην τροχαλία όπου κυλάει το συρματόσχοινο. Έτσι, μόλις ο δειγματολήπτης πατήσει στο βυθό, παρατηρείται μια απότομη μείωση της ένδειξης στο δυναμόμετρο. Μετά την επιτυχημένη ρήψη, αρχίζει η ανύψωση του δειγματολήπτη. Στην αρχή εφαρμόζεται μικρή ανυψωτική δύναμη (15 m/min) ώστε ο κουβάς να ξεκολλήσει από το ίζημα ομαλά. Διαφορετικά υπάρχει κίνδυνος να σπάσει το συρματόσχοινο μια και συνολικά τη στιγμή εκείνη ασκείται δύναμη πάνω στο σύρμα μερικών δεκάδων τόνων. Μόλις

γίνει η αποκόλληση από το ιζήμα, κάτι που γίνεται αντιληπτό από την απότομη μείωση της ένδειξης στο δυναμόμετρο, αρχίζει η κανονική πια ανύψωση με ταχύτητα 50 m/min. Μετά την άφιξη του δειγματολήπτη στο κατάστρωμα, αφαιρείται ολόκληρος ο κουβάς ώστε να είναι δυνατή η παρατήρηση και ο χειρισμός ολόκληρης της επάνω επιφάνειας του ιζήματος.

Στη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκαν μόνο πετυχημένες ρήψεις. Ως πετυχημένες ρήψεις θεωρήθηκαν εκείνες στις οποίες ανακτήθηκαν δείγματα με κρύο και διαυγές υπερκείμενο νερό και όπου η επιφάνεια του ιζήματος ήταν αδιατάρακτη. Μετά την αξιολόγηση ότι το δείγμα ήταν κατάλληλο για χρήση, ακολουθούσε υποδειγματοληψία με τη χρήση των ίδιων πλαστικών σωλήνων που χρησιμοποιούνταν στις συνηθισμένες δειγματοληψίες με τον πολυπυρηνοδειγματολήπτη.

2.2.4. Ο πολυπυρηνοδειγματολήπτης Bowers/Conelly Multi-corer

Ο πολυπυρηνοδειγματολήπτης ο οποίος κατασκευάστηκε επίσης από το ΙΘΑΒΙΚ βασίστηκε σε ένα αντίστοιχο μοντέλο το οποίο ανέπτυξε η Ένωση Θαλάσσιων Βιολόγων της Σκωτίας (Scottish Marine Biological Association, SMBA). Γενικά ο δειγματολήπτης αυτός ανακτά δείγματα υψηλής ποιότητας, για αυτό και θεωρείται και ο πιο κατάλληλος για μειοβενθικές μελέτες. Η επιτυχία του αυτή στο να συλλέγει αναλλοίωτα δείγματα, έχει τεκμηριωθεί από το γεγονός πως στο επάνω μέρος του ιζήματος βρίσκει κανείς ένα λεπτό νεφελώδες αιώρημα από φυτοθρύμματα. Η τεκμηρίωση αυτή έχει γίνει στον Ατλαντικό ([Thiel et al. 1988/89](#), [Rice et al. 1994](#)), αλλά και στις δικές μας δειγματοληψίες, ιδιαίτερα την άνοιξη στο Βόρειο Αιγαίο. Η γενική του φιλοσοφία είναι ίδια με αυτήν του απλού πυρηνοδειγματολήπτη με τη βασική διαφορά πως αντί για έναν σωλήνα φέρει συνολικά οκτώ. Με αυτόν τον τρόπο, κερδίζεται πολύτιμος χρόνος μια και ο αριθμός των δειγμάτων που χρειάζεται κανείς από έναν σταθμό μπορεί να ξεπερνάει πολλές φορές τα 20 (πανιδικά συν περιβαλλοντικά κτλ.). Οι σωλήνες του πολυπυρηνοδειγματολήπτη είχαν εσωτερική διάμετρο 9 cm. Μετά την ανάκτηση των δειγμάτων η διαδικασία ήταν όμοια με αυτήν που περιγράφεται στην [παράγραφο 2.2.1](#).

2.3. Εργαστηριακές τεχνικές

2.3.1. Διαχωρισμός ιζήματος-πανίδας

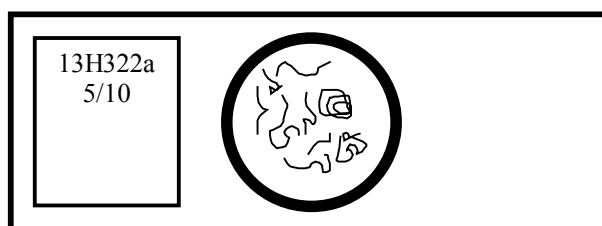
Κατά τη διαδικασία του διαχωρισμού της πανίδας από το ίζημα, χρησιμοποιήθηκαν δύο διαφορετικά κόσκινα το ένα τοποθετημένο πάνω στο άλλο. Ένα 500 μm για το διαχωρισμό της μακροπανίδας και των αδρότερων μερών του ιζήματος και ένα 45 μm (32 μm στην περίπτωση των δειγμάτων της βαθιάς θάλασσας) για την κατακράτηση της μειοπανίδας. Η χρήση του κόσκινου των 32 μm ως κατώτερου ορίου της μειοπανίδας, έχει προταθεί πρόσφατα από ερευνητές που δουλεύουν με τη βαθιά θάλασσα, ως μια προσπάθεια κατακράτησης ακόμα και των μικρότερων οργανισμών (Giere 1993 σελ. 1). Στην αρχή το δείγμα τοποθετούνταν στο πάνω κόσκινο των 500 μm και ξεπλένονταν με άφθονο τρεχούμενο νερό έως ότου να απομακρυνθούν όλα τα μέρη του ιζήματος που ήταν μικρότερα από 45 μm (32 μm). Μετά το ξέπλυμα το δείγμα συγκεντρώνονταν στην άκρη του κόσκινου για μικρό χρονικό διάστημα ώστε να απομακρυνθεί σχεδόν ολόκληρη η ποσότητα του νερού. Στη συνέχεια, οι οργανισμοί διαχωρίζονταν από το ίζημα με μια παραλλαγή της μεθόδου των de Jonge & Bouwman (1977). Συγκεκριμένα, ότι απέμενε από το δείγμα ξεπλένονταν σε ένα δοχείο 50 ml το οποίο περιείχε ένα πολυμερές, το Ludox TM με ειδική πυκνότητα 1.15. Η πυκνότητα αυτή είναι ενδιάμεση από την πυκνότητα των νηματοδών ($d=1.13$, Wieser 1960) και του εναπομείναντος ιζήματος, με αποτέλεσμα οι οργανισμοί να επιπλέουν στο υπερκείμενο ενώ αντίθετα οι κόκκοι του ιζήματος να βυθίζονται. Μετά από την τοποθέτηση στο δοχείο των 50 ml και ισχυρή ανάδευση, το δείγμα παρέμενε στη συνέχεια σε ηρεμία για 1 h ώστε οι οργανισμοί να συγκεντρωθούν στην επιφάνεια. Μετά τη συλλογή των οργανισμών από το υπερκείμενο η όλη διαδικασία επαναλαμβάνονταν άλλες πέντε φορές (Austen & Warwick 1989). Ειδικά για τα δείγματα του σταθμού 2, πριν από τη διαδικασία που περιγράφηκε παραπάνω, προηγούνταν η διαδικασία που είναι γνωστή στη βιβλιογραφία ως **decantation**. Αυτό κρίθηκε αναγκαίο μια και το ίζημα στο σταθμό αυτό ήταν σχεδόν αμμώδες. Πιο συγκεκριμένα, το ίζημα τοποθετούνταν σε κωνική φιάλη όγκου δύο λίτρων μαζί με νερό (1.5-2.0 lt). Στη συνέχεια το άνοιγμα της φιάλης σφραγίζονταν με λαστιχένιο πώμα και το περιεχόμενό της ανακατεύονταν καλά αναποδογυρίζοντας μερικές φορές τη φιάλη. Μετά από μερικά δευτερόλεπτα αφού ο κύριος όγκος του ιζήματος είχε κατακαθίσει, το υπερκείμενο υγρό φιλτράρονταν μέσα από το κόσκινο των 45 μm . Η όλη διαδικασία επαναλαμβάνονταν

3 φορές. Μετά τη διαλογή των οργανισμών ακολουθούσε χρώση με Rose Bengal (0.5 g/l) και τοποθέτηση του δείγματος σε τριβλίο Petri προς καταμέτρηση.

Οι νηματώδεις που επρόκειτο να χρησιμοποιηθούν για την παρασκευή μόνιμων παρασκευασμάτων αφαιρούνταν από το τριβλίο Petri με μια λεπτή εντομολογική βελόνα και μεταφέρονταν σε ειδικό κοίλο γυάλινο τριβλίο (**cavity block**) το οποίο περιείχε κάποιο διάλυμα αφυδάτωσης (βλέπε πιο κάτω παράγραφο 2.3.2). Η διαδικασία αυτή αν και χρονοβόρα κρίθηκε απαραίτητη γιατί με αυτό τον τρόπο το τελικό μόνιμο παρασκεύασμα περιείχε μόνο οργανισμούς και καθόλου λεπτά υπολείμματα του ιζήματος τα οποία θα δυσχέραιναν στη συνέχεια το έργο των προσδιορισμών.

2.3.2. Κατασκευή μόνιμων παρασκευασμάτων

Για τους προσδιορισμούς των νηματωδών, απαιτούνταν η κατασκευή μόνιμων παρασκευασμάτων. Η διαδικασία αυτή περιελάμβανε δύο στάδια. Πρώτον την αφυδάτωση των νηματωδών και δεύτερον την προετοιμασία των αντικειμενοφόρων. Για την αφυδάτωση, οι νηματώδεις μεταφέρονταν σε ένα ειδικό κοίλο γυάλινο τριβλίο (**cavity block**) το οποίο περιείχε το διάλυμα αφυδάτωσης (7 % γλυκερίνη, 5 % άνυδρη αλκοόλη, 90 % γλυκό νερό). Το τριβλίο αυτό παρέμενε για μερικές ημέρες σε έναν ξηραντήρα, έως ότου να εξατμιστεί ολόκληρη η ποσότητα της αλκοόλης και του νερού. Αυτή η διαδικασία είχε σαν αποτέλεσμα να μείνουν τελικά οι νηματώδεις σε καθαρή γλυκερίνη. Στη συνέχεια ακολουθούσε η προπαρασκευή των αντικειμενοφόρων. Αρχικά δημιουργούνταν ένα δαχτυλίδι από καθαρή παραφίνη στο



Σχήμα 2.3.1. Ένα ολοκληρωμένο μόνιμο παρασκεύασμα. Διακρίνονται, στο κέντρο η καλυπτρίδα με το δαχτυλίδι από παραφίνη και τους νηματώδεις αεροστεγώς κλεισμένους καθώς και η ετικέτα με τις πληροφορίες του παρασκευάσματος στο αριστερό άκρο.

κέντρο κάθε αντικειμενοφόρου ως εξής: το άκρο ενός μεταλλικού σωλήνα διαμέτρου 14 mm θερμαίνονταν καλά στη φλόγα ενός εργαστηριακού λύχνου και στη συνέχεια

τοποθετούνταν για 1 sec περίπου επάνω στην επιφάνεια καθαρής παραφίνης. Το άκρο αυτό τοποθετούνταν κατόπιν στο κέντρο της αντικειμενοφόρου για χρονικό διάστημα περίπου 2 sec αφήνοντας έτσι ένα δαχτυλίδι από παραφίνη. Η ιδανική θερμοκρασία θέρμανσης του μεταλλικού σωλήνα, επιτυγχάνονταν μετά από πειραματισμό. Μία μικρή σταγόνα γλυκερίνης τοποθετούνταν στο κέντρο του δαχτυλιδιού και εκεί μέσα τοποθετούνταν περίπου 10-15 νηματώδεις. Κατόπιν τοποθετούνταν επάνω ακριβώς στο δαχτυλίδι παραφίνης η καλυπτρίδα και η αντικειμενοφόρος τοποθετούνταν επάνω σε θερμαινόμενο σώμα μέχρι να λιώσει και πάλι η παραφίνη. Η διαδικασία αυτή γινότανε σε χαμηλότερη θερμοκρασία και αργά, επιτρέποντας έτσι τις τυχόν φυσαλίδες αέρα να δραπετεύσουν. Αμέσως μετά, η αντικειμενοφόρος τοποθετούνταν σε οριζόντια επιφάνεια μέχρι να πήξει και πάλι η παραφίνη σφραγίζοντας με αυτόν τον τρόπο αεροστεγώς τους νηματώδεις. Η προετοιμασία ολοκληρώνονταν αναγράφοντας σε ετικέτα όλες τις πληροφορίες που αφορούσαν το συγκεκριμένο δείγμα (Σχήμα 2.3.1).

2.3.3. Προσδιορισμοί

Οι προσδιορισμοί των νηματωδών γίνανε σε ένα οπτικό μικροσκόπιο τύπου Leica DM LS, με καταδυτικό φακό μεγέθυνσης $\times 100$. Για τον προσδιορισμό των νηματωδών στο επίπεδο του γένους χρησιμοποιήθηκε η κλείδα που αναπτύχθηκε από τους Platt & Warwick (1983), η οποία περιέχει όλα τα παγκοσμίως γνωστά γένη των ελεύθερων μορφών. Η κατάταξη που χρησιμοποιήθηκε, ήταν εκείνη των Platt & Warwick (1988), η οποία είναι μια ελαφρά τροποποίηση του συστήματος του Lorenzen (1981). Για τον προσδιορισμό των νηματωδών στο επίπεδο του είδους χρησιμοποιήθηκε ένας μεγάλος αριθμός ταξινομικών εργασιών οι οποίες αναφέρονται στον κατάλογο The “Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes” (Gerlach & Riemann 1973/1974). Ο κατάλογος αυτός περιέχει ολόκληρη την ταξινομική βιβλιογραφία των θαλάσσιων νηματωδών που έχει δημοσιευτεί μέχρι το 1973. Εκτός όμως από τις εργασίες του καταλόγου αυτού, χρησιμοποιήθηκε επίσης ένας μεγάλος αριθμός εργασιών, οι οποίες δημοσιεύτηκαν από το 1973 μέχρι και σήμερα. Επειδή ο αριθμός των εργασιών αυτών είναι πραγματικά μεγάλος δεν θεωρήθηκε σκόπιμο να συμπεριληφθούν στη βιβλιογραφία.

Εδώ θα πρέπει να επισημανθούν τα μεγάλα κενά που υπάρχουν στην περιγραφή των νηματωδών από την Ανατολική Μεσόγειο. Μέχρι στιγμής, έχουν περιγραφεί

μονάχα 4.000 θαλάσσιοι νηματώδεις, ενώ υπάρχουν εκτιμήσεις πως ο αριθμός των ειδών ανέρχεται στα 1×10^8 (Lamshead 1993). Η μεγαλύτερη πλειοψηφία των περιγραφών αυτών έχουν γίνει από τις ακτές της Βόρειας Ευρώπης και σε μικρότερο βαθμό από τις ακτές της ΒΑ Αμερικής. Το πρόβλημα είναι ακόμα μεγαλύτερο στη βαθιά θάλασσα όπου σε παγκόσμια κλίμακα ο αριθμός των εργασιών, στις οποίες γίνεται περιγραφή της πανίδας των νηματωδών, δεν ξεπερνάει τις 20. Εντύπωση προκαλεί για παράδειγμα το γεγονός πως από τα 136 είδη που βρήκε ο Tietjen (1984) ανοιχτά της Βενεζουέλας, μονάχα τα 2 είχαν περιγραφεί προηγούμενα. Αντίστοιχα, από τα 92 είδη που αναφέρει ο Jensen (1988) από τη Νορβηγική Θάλασσα, μονάχα τα 4 είχαν ήδη περιγραφεί. Κατόπιν αυτού θεωρήθηκε άσκοπο να προσδιοριστούν, τουλάχιστον οι νηματώδεις της βαθιάς θάλασσας, στο επίπεδο του είδους καθώς τα περισσότερα αν όχι σχεδόν όλα τα είδη αναμένονταν να είναι νέα για την επιστήμη. Οι προσδιορισμοί αυτοί έφτασαν, όπου ήταν δυνατόν, μέχρι το επίπεδο του γένους. Στην περίπτωση του κόλπου του Ηρακλείου, οι προσδιορισμοί αν και έγιναν στο επίπεδο του είδους αντιμετώπισαν αν όχι τα ίδια τουλάχιστον παραπλήσια προβλήματα. Συγκεκριμένα, σε πάρα πολλές περιπτώσεις ειδών, το καλό αρσενικό άτομο έλλειπε με αποτέλεσμα να μην είναι δυνατόν να γίνει σύγκριση ή ταυτοποίηση του είδους με είδη που έχουν περιγραφεί έστω και από άλλες περιοχές του κόσμου. Να σημειώσουμε εδώ πως η συστηματική των νηματωδών βασίζεται ως επί το πλείστον στα αρσενικά άτομα. Επίσης πολλά από τα άφθονα είδη, βρέθηκε πως είναι νέα είδη για την επιστήμη. Η προσπάθεια όμως της περιγραφής τους ξέφευγε από τους στόχους της μελέτης αυτής. Εξαιτίας των δύο παραπάνω λόγων τα περισσότερα είδη αναφέρονται στη συνέχεια με αυθαίρετα ονόματα (sp.1, sp.2 κτλ.). Ελπίζουμε όμως πως η λεπτομερής περιγραφή τουλάχιστον των πιο σημαντικών από άποψη αφθονίας ειδών, θα γίνει σε ένα μετέπειτα στάδιο.

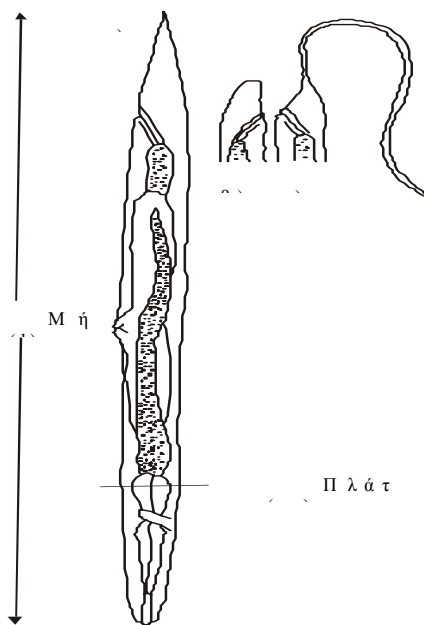
2.3.4. Βιομάζα

Ο όγκος του σώματος οργανισμών όπως οι νηματώδεις, μπορεί να υπολογιστεί από ζωγραφιές, οι οποίες έχουν γίνει με το σωλήνα σχεδιασμού του μικροσκοπίου. Κάτι τέτοιο είναι δυνατόν είτε γιατί το σώμα τους μπορεί να παρομοιαστεί με αυτό γνωστών γεωμετρικών σχημάτων (Andrassy 1956) είτε χρησιμοποιώντας όμοια καθορισμένα τμήματα κατά μήκος του σώματός τους με βάση τον πρώτο νόμο του Simpson (Warwick & Price 1979). Στη μελέτη αυτή, ο υπολογισμός της βιομάζας των

νηματωδών βασίστηκε στην πρώτη μέθοδο. Πιο συγκεκριμένα, η βιομάζα των νηματωδών υπολογίστηκε μετρώντας το μήκος και το μέγιστο πλάτος σε 30 άτομα από κάθε μήνα και κάθε σταθμό του κόλπου του Ηρακλείου και σε 200 άτομα από κάθε σταθμό της βαθιάς θάλασσας, χρησιμοποιώντας την ογκομετρική μέθοδο του [Andrassy \(1956\)](#). Η μέθοδος στηρίζεται στον υπολογισμό του όγκου ενός τυπικού νηματώδη από την εξίσωση (βλέπε και [Σχήμα 2.3.2](#)):

$$V = \frac{w^2 \times l}{16 \times 10^5}$$

όπου: V = ο όγκος του ζώου σε nl
 w = το μέγιστο πλάτος μετρημένο στο μέσον του οισοφάγου σε μm
 l = το μήκος σε μm



Σχήμα 2.3.2. Διάγραμμα όπου φαίνεται που μετρήθηκε το μήκος και το πλάτος των νηματωδών προκειμένου να υπολογιστή η βιομάζα τους. (α): το γενικευμένο σχήμα της ουράς όπως προβλέπεται από την ογκομετρική μέθοδο. (β): στην περίπτωση της αμβλείας ουράς, αυτή προεκτείνεται νοητά με το μάτι, μέχρι το σημείο όπου σχηματίζεται κώνος (γ): στην περίπτωση της νηματοειδούς ουράς η μέτρηση γίνεται μέχρι τη βάση του πολύ λεπτού τμήματος (τροποποιημένο από [Andrassy, 1956](#)).

Όπως φαίνεται καθαρά και από το [Σχήμα 2.3.2](#), ο τύπος της ουράς μπορεί να επηρεάσει το τελικό μήκος του ζώου. Για αυτό το λόγο, στην περίπτωση όπου η ουρά ήταν κανονική ([Σχήμα 2.3.2α](#)), ως ολικό μήκος θεωρούνταν η απόσταση από το άκρο της στοματικής κοιλότητας έως το άκρο της ουράς. Στην περίπτωση όπου η ουρά ήταν αμβλεία ([Σχήμα 2.3.2β](#)), τότε άκρο της ουράς θεωρούνταν το σημείο όπου σχηματίζονταν κώνος μετά από νοητή προέκταση της ουράς προς τα πίσω. Τέλος,

στην περίπτωση που η ουρά είχε νηματοειδή μορφή (Σχήμα 2.3.2γ), η μέτρηση του μήκους σταματούσε εκεί όπου άρχιζε το πολύ λεπτό τμήμα της. Η συμμετοχή του τμήματος αυτού, σύμφωνα με τον Andrassy (1956), στο συνολικό βάρος του ζώου είναι μηδενική.

Ο όγκος των νηματωδών μετατρέπονταν στη συνέχεια σε υγρό βάρος θεωρώντας πως η ειδική πυκνότητα των νηματωδών είναι 1.13 (Wieser 1960). Η μετατροπή του υγρού σε ξηρό βάρος γίνονταν υποθέτοντας πως η σχέση ξηρού προς υγρό βάρος είναι 25 % (Wieser 1960). Αν και η μέθοδος που περιγράφηκε παραπάνω έχει ορισμένα ελαττώματα που αφορούν κυρίως τις πολλές γενικευμένες μετατροπές που χρησιμοποιούνται, έχει ωστόσο και ορισμένα βασικά πλεονεκτήματα. Το μέγεθος

Πίνακας 2.3.1. Ατομικά ξηρά βάρη διαφόρων μειοβενθικών ομάδων από τον κόλπο του Ηρακλείου για μετατροπή τιμών αφθονίας σε τιμές βιομάζας. Όλες οι τιμές είναι σε mg.

	Σταθμός 2	Σταθμός 5	Σταθμός 7	Σταθμός 9
Κωπήποδα	0,89	0,98	1,10	0,91
Στροβιλιστικοί	1,67	1,45	2,00	1,78
Κωπήποδα ναύπλιοι	0,90	0,90	0,90	0,90
Νεμερτίνοι	1,30	1,30	1,30	1,30
Πολύχαιτοι	1,93	2,89	3,82	3,84
Κινόρυγχα	1,44	0,36	0,53	0,28
Οστρακώδη	4,72	4,72	4,72	4,72
Δίθυρα	6,67	6,67	6,67	6,67
Διάφορα	3,45	3,45	3,45	3,45

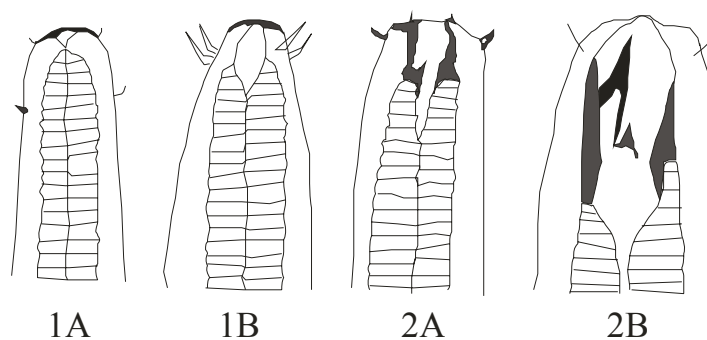
των ζώων είναι πολύ μικρό και για αυτό δεν είναι δυνατόν να τους ζυγίσει κανείς ξεχωριστά. Ο μόνος τρόπος να λάβει κανείς μετρήσεις ξηρού βάρους είναι να χρησιμοποιήσει μερικές δεκάδες ή και εκατοντάδες ζώα μαζί και στη συνέχεια να εξάγει κάποιον μέσο όρο. Έτσι χάνεται όμως πολύτιμη πληροφορία για την εσωτερική ποικιλομορφία που μπορεί να υπάρχει. Ένας τρόπος να ανακτηθεί μερικώς αυτή η χαμένη πληροφορία είναι να ζυγίσει κανείς ομάδες νηματωδών που συγκρατούνται σε κόσκινα με διαφορετικό άνοιγμα ματιού. Υποθέτει κανείς έτσι, ότι οργανισμοί που συγκρατούνται στο ίδιο κόσκινο έχουν και παραπλήσιο βάρος μια και θα πρέπει να έχουν παρόμοιο μέγεθος. Ωστόσο μετά τη μονιμοποίηση τους οι νηματώδεις παίρνουν διάφορα σχήματα (ευθύ, κυρτό, περιελιγμένο), με αποτέλεσμα μεγάλοι σε μήκος νηματώδεις να διαπερνούν τα κόσκινα με μικρό άνοιγμα ματιού. Τέλος ένα άλλο πολύ μεγάλο πλεονέκτημα της ογκομετρικής μεθόδου είναι πως έτσι

μπορούμε να διατηρήσουμε τους οργανισμούς για περαιτέρω ταξινομική μελέτη, ενώ διαφορετικά θα καταστρέφονταν.

Για τον υπολογισμό της βιομάζας των υπολοίπων ομάδων, χρησιμοποιήθηκε είτε η ογκομετρική μέθοδος, όπως αυτή περιγράφεται από τους [Feller & Warwick \(1988\)](#), μετρώντας το μήκος και το μέγιστο πλάτος σε 15 άτομα από κάθε ομάδα και κάθε σταθμό, είτε η απευθείας ζύγιση των οργανισμών σε ένα ηλεκτρονικό ζυγό μεγάλης ευαισθησίας, τύπου Sartorius R-160-P-F1 και ακρίβειας 10 μg . Με τον τρόπο αυτό, υπολογίστηκε για κάθε ομάδα και όλους τους σταθμούς ένα μέσο ξηρό βάρος το οποίο χρησιμοποιήθηκε στη συνέχεια για να υπολογιστεί η συνολική βιομάζα ανά 10 cm^2 επιφάνειας. Στον [Πίνακα 2.3.1](#) φαίνονται συνοπτικά τα αποτελέσματα των δύο μεθόδων καθώς και οι τιμές ξηρού βάρους που χρησιμοποιήθηκαν για να μετατραπουν οι αφθονίες σε τιμές βιομάζας.

2.3.5. Λειτουργικοί τύποι

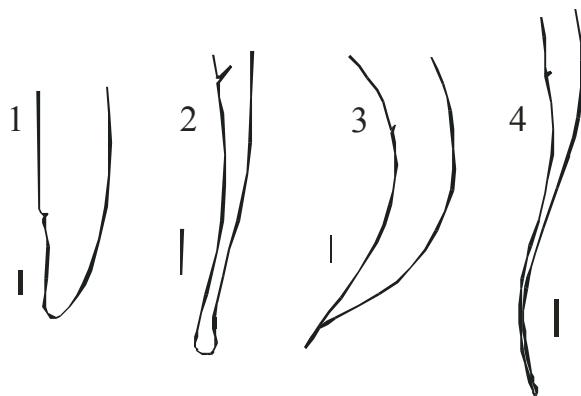
Όλοι οι νηματώδεις που προσδιορίστηκαν, κατατάχθηκαν επίσης σε τροφικούς και ουραίους λειτουργικούς τύπους σύμφωνα με τους [Wieser \(1953\)](#) και [Thistle & Sherman \(1985\)](#) αντίστοιχα.



Σχήμα 2.3.3. Τροφικοί τύποι νηματωδών. 1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (*selective deposit feeders*), 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (*non-selective deposit feeders*), 2A: νηματώδεις που τρέφονται «βόσκοντας» την επιφανίδα η οποία αναπτύσσεται επάνω στο υπόστρωμα (*epistrate feeders*), και 2B: άρπαγες-παμφάγοι (*omnivores-predators*).

Ο [Wieser \(1953\)](#), πρότεινε πως η μορφολογία της στοματικής κοιλότητας μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την κατάταξη των νηματωδών σε τέσσερις τροφικούς τύπους με ίδιες διατροφικές συνήθειες ([Σχήμα 2.3.3](#)): 1A: πολύ μικρή ή καθόλου στοματική κοιλότητα, 1B: μεσαία ως μεγάλη στοματική κοιλότητα χωρίς οπλισμό (δόντια κτλ), 2A: μικρή ως μέτρια κοιλότητα με δόντι, και 2B: μεγάλη στοματική

κοιλότητα με μεγάλο και ισχυρό οπλισμό (δόντια-σιαγώνες κτλ). Η κατάταξη αυτή αποδείχθηκε αρκετά επιτυχημένη και υιοθετήθηκε από πολλούς ερευνητές τόσο σε μελέτες παράκτιων περιοχών (βλέπε αναφορές στους [Heip et al. 1985](#) και [Jensen](#)



Σχήμα 2.3.4. Ουραίοι τύποι νηματώδων. 1: αμβλεία, 2: κωνικοκυλινδρική, 3: κωνική, 4: νηματοειδής ουρά. Η κλίμακα αντιστοιχεί σε 10 μm .

[1987a](#)) όσο και σε μελέτες της βαθιάς θάλασσας ([Rutgers van der Loeff et al. 1986](#)).

Ο ίδιος ο [Wieser \(1953\)](#), πρότεινε τέσσερις διαφορετικούς λειτουργικούς τύπους οι οποίοι αντιστοιχούσαν στις διαφορετικές στοματικές κοιλότητες: 1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (**selective deposit feeders**), 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (**non-selective deposit feeders**), 2A: νηματώδεις που τρέφονται «βόσκοντας» την επιφανίδα η οποία αναπτύσσεται επάνω στο υπόστρωμα (**epistrate feeders**), και 2B: άρπαγες-παμφάγοι (**omnivores-predators**).

Οι [Thistle & Sherman \(1985\)](#) πρότειναν επίσης πως οι νηματώδεις μπορούν να χωριστούν σε ομάδες με κοινά λειτουργικά χαρακτηριστικά με βάση το σχήμα της ουράς, δεχόμενοι βέβαια το γεγονός πως η ουρά παίζει σημαντικό ρόλο στη βιολογία τους. Τέτοιος ρόλος μπορεί να είναι για παράδειγμα η μετακίνηση ([Adams & Tyler 1980](#)) καθώς και η αναπαραγωγή ([Lambshhead](#), προσωπική επικοινωνία). Ωστόσο μόνο σε μία από αυτές τις διαφορετικές ομάδες έχει αναγνωριστεί ο ρόλος της ουράς. Πρόκειται για τους νηματώδεις με πολύ μακριά νηματοειδή ουρά ([Riemann 1974](#)), την οποία χρησιμοποιούν για να παραμένουν μερικώς προσκολλημένοι στο υπόστρωμα (**hemisessile**). Οι νηματώδεις αυτοί χρησιμοποιούν τις ουρές τους σαν άγκυρες και μένουν για μεγάλα διαστήματα έτσι, αγκυροβολημένοι και σε κατάσταση αιώρησης. Οι [Thistle & Sherman \(1985\)](#) πρότειναν πως υπάρχουν 11 διαφορετικές

μορφές της ουράς, αλλά όπως τονίζουν οι [Thistle et al. \(1995\)](#), πολλές από αυτές τις μορφές ουσιαστικά αλληλεπικαλύπτονται. Οι ίδιοι πρότειναν τελικά πως οι 11 αυτές μορφές μπορούν να συγχωνευθούν σε τέσσερις ([Σχήμα 2.3.4](#)): 1: αμβλεία, 2: κωνικοκυλινδρική, 3: κωνική, 4: νηματοειδής ουρά.

2.3.6. Περιβαλλοντικές παράμετροι

Ανάλυση ιζήματος

Για την ανάλυση της κοκκομετρικής σύστασης του ιζήματος, χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος που περιγράφεται από τον [Buchanan \(1984\)](#). Η ανάλυση περιελάμβανε υγρό κοσκίνισμα με απιονισμένο νερό σε κόσκινο $63 \mu\text{m}$ για το διαχωρισμό του κλάσματος της άμμου από αυτό της ιλύος-αργίλου. Στη συνέχεια, το μεν αδρό κλάσμα ξηραίνονταν και κοσκινίζονταν από μία σειρά κόσκινα από -2ϕ (4 mm) έως 4ϕ ($63 \mu\text{m}$) ανά 0.5ϕ (όπου ϕ ο αρνητικός λογάριθμος της διαμέτρου με βάση το 2). Σύμφωνα με τον [King \(1972\)](#), το διάστημα 0.5ϕ είναι ικανοποιητικό ενώ μεγαλύτερα διαστήματα ενδεχομένως παράγουν εσφαλμένα αποτελέσματα. Τα μέρη του ιζήματος που συγκρατούνταν σε κάθε κόσκινο ζυγίζονταν, ενώ το λεπτό κλάσμα (με διάμετρο μικρότερη από $63 \mu\text{m}$) υποβάλλονταν σε ανάλυση με τη χρήση πιπέτας. Η μέθοδος αυτή στηρίζεται στο νόμο του Stokes και βασίζεται στη μέτρηση της καθίζησης των κόκκων του ιζήματος μέσα σε κυλίνδρους που διατηρούνται σε σταθερή θερμοκρασία. Ανά τακτά χρονικά διαστήματα λαμβάνονται $20 \mu\text{l}$ από το αιώρημα σε διάφορα βάθη μέσα στους σωλήνες, τα οποία στη συνέχεια ξηραίνονται και ζυγίζονται.

Η σύσταση του ιζήματος είναι μια πολυδιάστατη μεταβλητή και τα μεγέθη που χρησιμοποιούνται περισσότερο για την περιγραφή του είναι η μέση διάμετρος των κόκκων ($M\Delta$) και το ποσοστό (%) ιλύος, τα οποία δείχνουν πόσο λεπτό ή πόσο αδρό είναι κατά μέσο όρο το ίζημα, ο συντελεστής διαλογής ή ταξινόμησης (σ_1) που είναι ένα μέτρο του βαθμού διασποράς του μεγέθους των κόκκων του και η λοξότητα (Sk_1) που είναι δείκτης του βαθμού ασυμμετρίας.

Ο προσδιορισμός των παραπάνω (εκτός από το ποσοστό ιλύος) γίνεται με τη βοήθεια του γραφήματος του αθροιστικού ποσοστού έναντι της αντίστοιχης τιμής του ϕ ([Folk 1966](#)).

Έτσι, η τιμή της μέσης διαμέτρου ($M\Delta$) υπολογίζεται από τον τύπο:

$$M\Delta = 2^{-\phi_{50}}$$

Ο συντελεστής διαλογής (ταξινόμησης) υπολογίζεται από τον τύπο:

$$\sigma_1 = \frac{\phi_{84} - \phi_{16}}{4} + \frac{\phi_{95} - \phi_5}{6.6}$$

Οι τιμές του σ_1 χαρακτηρίζουν το ίζημα αντιστοίχως ως εξής:

<0.35	Πολύ καλά ταξινομημένο
0.35-0.50	Καλά ταξινομημένο
0.50-0.71	Μετρίως καλά ταξινομημένο
0.71-1.00	Μέτρια ταξινομημένο
1.00-2.00	Ανεπαρκώς ταξινομημένο
2.00-4.00	Πολύ ανεπαρκώς ταξινομημένο
>4.00	Άκρως ανεπαρκώς ταξινομημένο

Καλή ταξινόμηση, αποτελεί ένδειξη ότι ο υδροδυναμισμός (κυματισμός, θαλάσσια ρεύματα κτλ), έχει επεξεργαστεί σε μεγάλο βαθμό το ίζημα ενώ ανεπαρκής ταξινόμηση σημαίνει είτε το αντίθετο είτε πως υπάρχει εναπόθεση νέου ιζήματος.

Ο συντελεστής λοξότητας υπολογίζεται από τον τύπο:

$$Sk_1 = \frac{\phi_{16} + \phi_{84} - 2\phi_{50}}{2(\phi_{84} - \phi_{16})} + \frac{\phi_5 + \phi_{95} - 2\phi_{50}}{2(\phi_{95} - \phi_5)}$$

Κατά την [King \(1972\)](#), ο συντελεστής λοξότητας, είναι ιδιαίτερα χρήσιμος για τη διάγνωση του καθεστώτος καθίζησης. Έτσι περιβάλλοντα υψηλής ενέργειας, όπως είναι για παράδειγμα τα παράκτια, εμφανίζουν αρνητική λοξότητα, λόγω αδυναμίας των λεπτότερων σωματιδίων να καθιζάνουν, ενώ αντίθετα, καλά προστατευμένες περιοχές παρουσιάζουν θετική λοξότητα.

Οργανικός άνθρακας

Η μέτρηση του σωματιδιακού οργανικού άνθρακα μας δίνει μια εικόνα της ποσότητας της τροφής (ζωντανής και νεκρής) που υπάρχει στο σύστημα. Σήμερα η τεχνική αυτή χρησιμοποιείται ευρύτατα στη θαλάσσια βενθική οικολογία ωστόσο, όπως τονίζει ο [Gray \(1981\)](#), οι μετρήσεις του οργανικού άνθρακα μπορεί να δώσουν λανθασμένες πληροφορίες για το παραγωγικό δυναμικό μιας περιοχής αφού μεγάλο μέρος του οργανικού άνθρακα μπορεί να είναι δεσμευμένο με τη μορφή τεμαχίων κάρβουνου (coal), το οποίο δεν είναι βιοδιαθέσιμο στα βακτήρια και κατά συνέπεια και στους υπόλοιπους οργανισμούς της τροφικής αλυσίδας. Η ποσότητα του οργανικού άνθρακα στα ιζήματα μπορεί να κυμανθεί από <0.1 % έως >30 % ([Byers et al. 1978](#))

Στον κόλπο του Ηρακλείου, ο οργανικός άνθρακας υπολογίστηκε με τη μέθοδο των [Walkley & Black \(1934\)](#), όπου το ίζημα οξειδώνεται με την παρουσία ορθοφωσφορικού και χρωμικού οξέως. Στη συνέχεια ακολουθεί τιτλοδότηση με σιδηροθειικό αμμώνιο (0.1 N) και δείκτη N-φαινυλανθρακικό οξύ. Στην περίπτωση των δειγμάτων της βαθιάς θάλασσας, χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος που περιγράφεται από τους [Hedges & Stern \(1984\)](#), με τη χρησιμοποίηση ενός Perkin Elmer CHN 2400 αναλυτή. Και στις δύο περιπτώσεις το αποτέλεσμα εκφράζεται σε mg άνθρακα/ g ιζήματος.

Χλωροφύλλη α και φαιοχρωστικές

Μια καλύτερη μέθοδος εκτίμησης της διαθέσιμης τροφής στο ίζημα είναι η χλωροφύλλη α καθώς και το συνολικό άθροισμα (CPE) της χλωροφύλλη α και των διαφόρων φαιοχρωστικών (φαιοφυτίνη, φαιοφορβίνη) που υπάρχουν στο ίζημα. Οι ποσότητες αυτές και ειδικά το (CPE) έχει βρεθεί πολλές φορές να συσχετίζονται θετικά με τις μειοβενθικές αφθονίες (Pfannkuche et al. 1983, Pfannkuche 1985, Thiel et al. 1987, Soetaert et al. 1991b).

Η χλωροφύλλη α καθώς και οι διάφορες φαιοχρωστικές, προσδιορίστηκαν με τη μέθοδο που περιγράφεται από τους Yentsch & Menzel (1963) και Lorenzen & Jeffrey (1980) χρησιμοποιώντας ένα φθοριόμετρο τύπου TURNER 112. Τα δείγματα ιζήματος που διατηρούνται σε θερμοκρασία $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ξηραίνονται και ζυγίζονται πριν την ανάλυση. Στη συνέχεια ακολουθεί εξαγωγή των χρωστικών με ακετόνη 90 % και κατόπιν ακολουθεί η οξειδωση τους με (0.1N) υδροχλωρικού οξέως. Η μέτρηση τους στο φθοριόμετρο γίνεται χρησιμοποιώντας ως μάρτυρα καθαρή χλωροφύλλη α από το φύκος *Anacystis nidulans* προμηθευμένο από την εταιρία SIGMA.

Από τη διαδικασία αυτή υπολογίζονται δύο τιμές: οι συγκεντρώσεις της χλωροφύλλη α και των φαιοχρωστικών σε $\mu\text{g/g}$ ιζήματος. Μπορούμε όμως να υπολογίσουμε δύο ακόμα τιμές: το άθροισμα των δύο παραπάνω τιμών που εκφράζει το ισοδύναμο χλωροπλαστικών χρωστικών (Chloroplastic Pigment Equivalent) ή CPE, το οποίο μας δίνει μια ένδειξη συνολικής ποσότητας πρόσφατης και παλαιότερης φυτικής βιομάζας (Basford & Eleftheriou 1988) καθώς και το λόγο χλωροφύλλης α/ CPE που αποτελεί ένδειξη της κατάστασης της φυτικής βιομάζας

2.4 Ανάλυση δεδομένων

2.4.1. Έλεγχοι υποθέσεων

Οι διάφοροι έλεγχοι υποθέσεων για την ύπαρξη τυχόν χωρικών ή χρονικών διαφορών γίνανε χρησιμοποιώντας είτε τη δοκιμασία χ^2 είτε τη μέθοδο της ανάλυσης διακύμανσης (ANOVA) με έναν ή με δύο παράγοντες ανάλογα με την περίπτωση, ενώ για τον έλεγχο της ομοιογένειας των διασπορών χρησιμοποιήθηκε το test του Bartlett. Πριν από την ανάλυση, εφαρμόστηκε σε όλα τα δεδομένα αφθονιών $\text{Log}_{10}(\chi+1)$ μετασχηματισμός. Στην περίπτωση που η ANOVA υποδείκνυε την ύπαρξη στατιστικά σημαντικών διαφορών, τότε ακολουθούσε εκ των υστέρων

έλεγχος (a posteriori), με πολλαπλές ζευγαρωτές συγκρίσεις χρησιμοποιώντας τη διαδικασία του Tukey HSD. Όλοι οι παραπάνω έλεγχοι είναι καλά γνωστοί και ευρύτατα χρησιμοποιούμενοι για αυτό και δεν θα συζητηθούν παραπέρα. Στις επόμενες παραγράφους θα παρουσιαστούν όλοι οι υπόλοιποι έλεγχοι (κυρίως μη παραμετρικοί) που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη αυτή και δεν είναι τόσο διαδεδομένοι. Στους περισσότερους μη παραμετρικούς ελέγχους τα ίδια τα δεδομένα δεν χρησιμοποιούνται στην ανάλυση. Αντίθετα χρησιμοποιούνται οι τάξεις των δεδομένων. Τα δεδομένα δηλαδή διατάσσονται συνήθως με αύξουσα σειρά και στη συνέχεια στη μεγαλύτερη τιμή δίνεται η τάξη 1, στη δεύτερη μεγαλύτερη τιμή η τάξη 2 κτλ. Στη συνέχεια, υπολογίζονται συνήθως τα αθροίσματα αυτών των τάξεων ανάλογα με τη μέθοδο που χρησιμοποιείται.

Δοκιμασία των Kruskal-Wallis

Το test των Kruskal-Wallis είναι ένα από τα πιο χρήσιμα και ουσιαστικά, γιατί μπορούμε με αυτό να εξετάσουμε αν k ανεξάρτητα δείγματα είναι ομογενή ή όχι. Στους υπολογισμούς, κάθε μία παρατήρηση μετατρέπεται σε τάξη. Δηλαδή αν τα δείγματα που εξετάζουμε είναι τα A_1, A_2, \dots, A_k , δημιουργούμε το δείγμα $A_1+A_2+\dots+A_k$, το διατάσσουμε σε αύξουσα τάξη και στη συνέχεια υπολογίζουμε τα αθροίσματα των τάξεων. Το test καθορίζει κατά πόσο αυτά τα αθροίσματα είναι τόσο διαφορετικά ώστε να είναι απίθανο να προέρχονται από την ίδια κατανομή. Κατά συνέπεια το test των Kruskal-Wallis είναι ταυτόσημο με την παραμετρική ανάλυση διασποράς για έναν παράγοντα (ANOVA), με τη μόνη διαφορά ότι βασίζεται κυρίως στη διάταξη των παρατηρήσεων των δειγμάτων παρά στις μέσες τιμές.

Δοκιμασία του Friedman

Το test του Friedman είναι μια μη παραμετρική μέθοδο που μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον έλεγχο υποθέσεων σε πειράματα όπου έχουμε την επίδραση δύο τουλάχιστον παραγόντων. Χρησιμοποιείται στην περίπτωση που τα δεδομένα μας δεν πληρούν τις προϋποθέσεις της παραμετρικής ανάλυσης διασποράς με δύο παράγοντες, ότι δηλαδή τα k δείγματα προέρχονται από πληθυσμούς που ακολουθούν την κανονική κατανομή και έχουν ίσες διακυμάνσεις.

Δοκιμασία των Mann-Whitney (U-test)

Η δοκιμασία των Mann-Whitney γνωστή σαν U-test, είναι από τις ισχυρότερες μη παραμετρικές δοκιμασίες και χρησιμοποιείται για τον έλεγχο της ομογένειας δύο δειγμάτων A και B αντί του γνωστού t-test, όταν δηλαδή έχουμε ενδείξεις ότι τα δεδομένα δεν ακολουθούν την κανονική κατανομή. Το μόνο που απαιτεί η μέθοδος είναι τα δεδομένα να είναι διατάξιμα.

Μέθοδος για το συντελεστή συσχέτισης του Pearson (Pearson's Product Moment Correlation Coefficient)

Ο συντελεστής συσχέτισης του Pearson r , υπολογίζει γραμμικές συσχετίσεις ανάμεσα σε κάθε πιθανό ζεύγος των μεταβλητών που θέλουμε να ελέγξουμε. Οι γραμμικές σχέσεις που υπολογίζει είναι της μορφής $y=ax+b$. Υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$r = \frac{\sum xy}{\sqrt{\sum x^2 \sum y^2}}$$

Θα πρέπει όμως να τονίσουμε εδώ, πως η εύρεση συσχέτισης δεν σημαίνει απαραίτητα και σχέση αιτίου αποτελέσματος. Μπορεί να σημαίνει απλά την ύπαρξη κάποιου τρίτου παράγοντα ο οποίος επηρεάζει και τις δύο μεταβλητές μας. Η μέθοδος αυτή εφαρμόστηκε στην περίπτωση που θέλαμε να βρούμε σχέσεις μεταξύ διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων όπου οι γραμμικές σχέσεις είναι αναμενόμενες. Για παράδειγμα σε περιοχές όπου έχουμε μεγάλη επιφανειακή παραγωγικότητα μαζί με την αύξηση της χλωροφύλλης a αναμένει κανείς να βρει και αυξημένες τιμές οργανικού άνθρακα. Αντίθετα στην περίπτωση βιολογικών δεδομένων, όπου οι συναρτήσεις που περιγράφουν τις διάφορες σχέσεις δεν είναι πάντα γραμμικές αλλά κωδωνοειδείς, τότε η μέθοδος αυτή δεν είναι η κατάλληλη αλλά προτιμάται η μέθοδος για το συντελεστή του Spearman που περιγράφεται πιο κάτω.

Μέθοδος για το συντελεστή συσχέτισης του Spearman

Ο μη παραμετρικός συντελεστής συσχέτισης του Spearman, χρησιμοποιείται όταν δεν μπορούμε να είμαστε σίγουροι ότι η δυσδιάστατη μεταβλητή που

εξετάζουμε ακολουθεί την κανονική κατανομή. Και σε αυτήν την περίπτωση όπως και στις άλλες μη παραμετρικές μεθόδους που εξετάσαμε παραπάνω, τα δεδομένα κατατάσσονται και πάλι σε τάξη και στη συνέχεια υπολογίζονται τα αθροίσματα των τάξεων.

2.4.2. Ανάλυση ποικιλότητας

Η ποικιλότητα μιας βιοκοινωνίας καθορίζεται από δύο ευκρινή στοιχεία: α) τον αριθμό των ειδών (**species richness**) και β) τη σχετική αφθονία ειδών δηλαδή την κατανομή του συνολικού αριθμού ατόμων ανάμεσα στα είδη της βιοκοινωνίας ή αλλιώς το βαθμό της ισομερούς κατανομής (**equitability**). Στην οικολογία, οι περισσότερες μελέτες όταν αναφέρονται στην ποικιλότητα αναφέρονται συνήθως στον αριθμό των ειδών. Όμως ο αριθμός των ειδών από μόνος του δεν μας λει και πολλά πράγματα για τη δομή της βιοκοινωνίας μια και ο αριθμός των ατόμων μέσα σε κάθε είδος διαφέρει. Για αυτό το λόγο έχουν αναπτυχθεί διάφοροι δείκτες ποικιλότητας (βλέπε [Magurran 1988](#) για μια εκτενή περιγραφή) οι οποίοι λαμβάνουν υπ' όψιν τους και το βαθμό της ισομερούς κατανομής.

Στη θαλάσσια οικολογία, χρησιμοποιείται σήμερα μια πληθώρα δεικτών ποικιλότητας από τους οποίους άλλοι δίνουν μεγαλύτερο βάρος στον αριθμό των ειδών και άλλοι στο βαθμό της ισομερούς κατανομής. Το γεγονός αυτό έχει σαν αποτέλεσμα, πολλές φορές τα δείγματα να κατατάσσονται διαφορετικά ανάλογα με το δείκτη που χρησιμοποιείται. Για παράδειγμα οι [Lambshead et al. \(1983\)](#), δώσανε ορισμένα παραδείγματα με θαλάσσιους νηματώδεις όπου οι δείκτες που βασιζόνταν στον αριθμό των ειδών (όπως ο δείκτης Shannon), κατέτασσαν τα δείγματα διαφορετικά από ότι οι δείκτες ισομερούς κατανομής (όπως ο δείκτης του Simpson ή του Berger-Parker). Σε πολλές περιπτώσεις, το πρόβλημα αυτό μπορεί να λυθεί χρησιμοποιώντας τις καμπύλες k-dominance ([Lambshead et al. 1983](#)). Στα διαγράμματα αυτά όσο πιο χαμηλά βρίσκεται μια καμπύλη τόσο πιο μεγάλη η ποικιλότητα της. Αν οι καμπύλες δεν τέμνονται, τότε αυτή που είναι υποκείμενη των υπολοίπων θα έχει πάντα τη μεγαλύτερη ποικιλότητα ανεξάρτητα από το δείκτη που θα χρησιμοποιήσουμε. Αν οι καμπύλες τέμνονται σε κάποιο σημείο πρακτικά σημαίνει πως τα δείγματα αυτά δεν μπορούνε να συγκριθούνε με βάση την ποικιλότητα τους διότι τα δείγματα έχουν ουσιαστικά την ίδια ποικιλότητα αλλά διαφορετικές κατανομές. Από τα παραπάνω γίνεται φανερό πως στο ερώτημα, αν

κάποιος δείκτης που στηρίζεται στον αριθμό των ειδών είναι καλύτερος από κάποιον που στηρίζεται στο βαθμό της ισομερούς κατανομής, ουσιαστικά δεν υπάρχει απάντηση.

Η αντίδραση μιας βιοκοινωνίας σε μια μη καταστροφική διατάραξη, πολύ πιθανόν να είναι μια αλλαγή στο βαθμό της ισομερούς κατανομής των ειδών της, καθώς ορισμένα είδη μάλλον θα ωφεληθούν και θα ευδοκιμήσουν ενώ άλλα θα περιέλθουν σε δυσμενείς συνθήκες. Κατά συνέπεια, δείκτες που δίνουν μεγαλύτερο βάρος στο βαθμό ισομερούς κατανομής είναι μάλλον πιο ικανοί να ανακαλύπτουν ήπιες διαταραχές. Από την άλλη, αν κανείς συγκρίνει δύο εντελώς διαφορετικές βιοκοινωνίες μεταξύ τους με διαφορετικά σύνολα ειδών, τότε το γεγονός πως ο βαθμός της ισομερούς κατανομής θα διαφέρει ανάμεσα στις δύο βιοκοινωνίες είναι ουσιαστικά χωρίς νόημα. Έτσι, αν μια διατάραξη είναι αρκετά ισχυρή ώστε να αλλάξει εντελώς τον κατάλογο των ειδών μιας βιοκοινωνίας τότε μας είναι αδύνατον να προβλέψουμε το βαθμό της ισομερούς κατανομής που θα έχει η νέα βιοκοινωνία. Σε αυτήν την περίπτωση οι δείκτες που βασίζονται περισσότερο στον αριθμό των ειδών είναι πολύ πιθανόν να είναι πιο χρήσιμοι. Υπάρχει ένας μεγάλος όγκος εργασιών στη βιβλιογραφία για τα πλεονεκτήματα και τα μειονεκτήματα των διαφόρων δεικτών (Heip et al. 1988), χωρίς ωστόσο να βγαίνει κάποιο χρήσιμο συμπέρασμα. Ή όπως τονίζει και ο Magurran (1988), «Μολονότι η ποικιλότητα είναι ένα από τα κεντρικά θέματα της οικολογίας, υπάρχει ασυμφωνία για το πως πρέπει να μετράται». Όλα τα παραπάνω οδήγησαν τον Hurlbert (1971) να διαπιστώσει πως ο όρος ποικιλότητα είναι πλέον όρος χωρίς περιεχόμενο (non concept).

Στη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκαν συνολικά εννέα δείκτες ποικιλότητας οι οποίοι παρουσιάζονται πιο κάτω. Τρεις από αυτούς δίνουν μεγαλύτερο βάρος στον αριθμό των ειδών και είναι οι: Shannon (H'), Margalef (d), και Rarefaction $ES(x)$. Οι δύο δίνουν μεγαλύτερο βάρος στο βαθμό της ισομερούς κατανομής και είναι οι: Pielou's (J') και Ewens-Caswell (V). Εκτός από τους παραπάνω χρησιμοποιήθηκε ακόμα η σειρά των αριθμών του Hill (N_0 , N_1 , N_2 , και N_{inf}) η οποία θεωρείται ως ένα ενοποιητικό μοντέλο για όλους τους δείκτες ποικιλότητας που έχουν προταθεί (Legendre & Legendre 1983). Χρησιμοποιήθηκαν τέλος και οι καμπύλες k -dominance οι οποίες αποτελούν μια γραφική απεικόνιση της κατανομής των ειδών και των αφθονιών τους.

Ο δείκτης Shannon-Wiener (H') (Shannon & Weaver 1949)

Ο δείκτης αυτός έχει χρησιμοποιηθεί περισσότερο από όλους τους άλλους δείκτες στην ανάλυση των βιοκοινωνιών. Η κατώτερη τιμή που μπορεί να πάρει είναι μηδέν, όταν όλα τα άτομα ανήκουν σε ένα και μοναδικό είδος. Αντίθετα δεν έχει μέγιστη τιμή εκτός από τη θεωρητική περίπτωση όπου όλα τα είδη έχουν ακριβώς τον ίδιο αριθμό ατόμων. Ο δείκτης Shannon-Wiener (H') υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i)(\text{Log}_2 p_i)$$

όπου: S = ο αριθμός των ειδών του δείγματος
p_i = η σχετική πυκνότητα του είδους i

Ο δείκτης αυτός προϋποθέτει ότι τα άτομα του δείγματος συλλέγονται τυχαία από πολύ μεγάλους (άπειρους) πληθυσμούς και ότι όλα τα είδη της βιοκοινωνίας αντιπροσωπεύονται. Επειδή όμως κάτι τέτοιο είναι αδύνατον ενώ συνήθως ο αριθμός των ατόμων στο δείγμα είναι μικρότερος του πραγματικού, ο δείκτης περικλείει υποκειμενική εκτίμηση. Επηρεάζεται δηλαδή πολύ από το μέγεθος του δείγματος. Παρά τα προβλήματα που υπάρχουν από τη χρήση του δείκτη αυτού αποφασίστηκε να χρησιμοποιηθεί μια και έχει εφαρμοστεί σε πολλές παλαιότερες μειοβενθικές μελέτες.

Ο δείκτης Margalef (d) (Margalef 1958)

Ο δείκτης του Margalef είναι επίσης από τους πλέον χρησιμοποιούμενους στη θαλάσσια οικολογία και εκφράζει τον αριθμό των ειδών στο δείγμα. Αν και λαμβάνει υπόψη του το μέγεθος του δείγματος επηρεάζεται αρκετά από αυτό με αποτέλεσμα να παρουσιάζει και αυτός τα ίδια προβλήματα με το δείκτη του Shannon-Wiener (H'). Ο δείκτης του Margalef υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$d = \frac{(S-1)}{\ln(N)}$$

όπου: S = ο αριθμός των ειδών του δείγματος
N = ο αριθμός των ατόμων του δείγματος

Ο δείκτης ES(x) του Hurlbert ([Sanders 1968](#), [Hurlbert 1971](#), [Simberloff 1972](#))

Ο καλύτερος τρόπος να υπολογίζει κανείς τον αριθμό των ειδών μιας βιοκοινωνίας μειώνοντας όμως στο ελάχιστο την επίδραση του μεγέθους του δείγματος είναι με τη μέθοδο **rarefaction** του Hurlbert. Η μέθοδος αυτή προτάθηκε από τον [Sanders \(1968\)](#), αλλά η εξίσωση υπολογισμού διορθώθηκε αργότερα από τον [Hurlbert \(1971\)](#). Απαιτεί αρκετά πολύπλοκους υπολογισμούς όπως είναι η επιλογή τυχαίων δειγμάτων που μπορεί να γίνει με τη χρήση τυχαίων αριθμών από ηλεκτρονικούς υπολογιστές ([Simberloff 1972](#)). Η εξίσωση υπολογισμού είναι:

$$ES(x) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

όπου: $ES(x)$ = ο αναμενόμενος αριθμός ειδών σε ένα δείγμα με n άτομα τα οποία συλλέγονται τυχαία (χωρίς επανατοποθέτηση) από ένα δείγμα το οποίο περιέχει N άτομα και S είδη.

Η βασική ιδέα της μεθόδου είναι να υπολογίσουμε τον αναμενόμενο αριθμό ειδών που περιμένουμε να έχει ένα σύνολο δειγμάτων για ένα συγκεκριμένο μέγεθος δείγματος το οποίο καλείται συνήθως $ES(x)$. Το μέγεθος αυτό είναι πάντα μικρότερο από το μικρότερο δείγμα που έχουμε ανάμεσα στα δείγματα μας. Το αποτέλεσμα της μεθόδου αυτής είναι ένα διάγραμμα όπου κάθε καμπύλη αντιπροσωπεύει συνήθως ένα δείγμα. Η καμπύλη που βρίσκεται πιο ψηλά από όλες, είναι αυτή που εμφανίζει τη μεγαλύτερη ποικιλότητα.

Ο δείκτης της ισομερούς κατανομής Pielou (J) ([Pielou 1969](#))

Οι δείκτες ισομερούς κατανομής περιγράφουν πως κατανέμονται τα άτομα ανάμεσα στα είδη. Ένας τρόπος να εκτιμήσουμε το μέγεθος αυτό είναι χρησιμοποιώντας το δείκτη H' και υπολογίζοντας το λόγο της παρατηρούμενης ποικιλότητας προς τη θεωρητική μέγιστη H_{\max} η οποία όπως προαναφέρθηκε, επιτυγχάνεται όταν όλα τα είδη στη βιοκοινωνία μας έχουν ακριβώς τον ίδιο αριθμό ατόμων. Φυσικά, επειδή στους υπολογισμούς συμμετέχει και ο αριθμός των ειδών που έχουμε στο δείγμα μας, ο δείκτης αυτός εξαρτάται επίσης από το μέγεθος του δείγματος. Ένα άλλο μειονέκτημα του δείκτη αυτού είναι πως είναι πολύ ευαίσθητος

στις αλλαγές του αριθμού (πρόσθεση-αφαίρεση) των πολύ σπάνιων ειδών του δείγματος (Heip et al. 1988). Ο δείκτης J υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$J = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\text{Log}_2 S}$$

όπου H' = ο δείκτης ποικιλότητας του Shannon χρησιμοποιώντας Log_2 .

Ουδέτερο μοντέλο του Caswell (V) (Caswell 1976)

Ο Caswell (1976), πρότεινε ένα ουδέτερο μοντέλο το οποίο υποτίθεται εξαλείφει όλες τις παραμέτρους που παίζουν κάποιο ρόλο στο σχηματισμό μιας βιοκοινωνίας, όπως είναι για παράδειγμα αλληλεπιδράσεις μεταξύ ειδών ή η διαφορετική (differential) απόκριση σε τυχόν αλλαγές του περιβάλλοντος. Το μοντέλο αυτό δημιουργεί μια οικολογικά «ουδέτερη» βιοκοινωνία η οποία έχει τον ίδιο αριθμό ειδών και ατόμων με αυτήν που μελετούμε. Στη συνέχεια υπολογίζει τη θεωρητική ποικιλότητα αυτής της βιοκοινωνίας [$E(H')$] την οποία συγκρίνει με την παρατηρούμενη ποικιλότητα (H'). Η απόκλιση (V) της παρατηρούμενης ποικιλότητας από τη θεωρητική υπολογίζεται στη συνέχεια από την εξίσωση:

$$V = \left[\frac{H' - E(H')}{\sigma[E(H')]} \right]$$

όπου: H' = ο δείκτης ποικιλότητας του Shannon χρησιμοποιώντας φυσικούς
 λογάριθμους (ln)
 $[E(H')]$ = η θεωρητική ποικιλότητα
 $\sigma[E(H')]$ = η τυπική απόκλιση της θεωρητικής ποικιλότητας

Όταν η τιμή του V είναι μηδέν τότε το δείγμα υποτίθεται πως προήλθε από μια «ουδέτερη» βιοκοινωνία. Όταν η τιμή του V δεν είναι μηδέν τότε η βιοκοινωνία μας δεν είναι ουδέτερη. Έτσι θετικές τιμές του V δείχνουν μεγάλο βαθμό ισομερούς κατανομής ενώ αντίθετα αρνητικές τιμές δείχνουν μεγάλη επικράτηση. Στην περίπτωση αυτή ο Caswell (1976), θεωρεί ότι το πρότυπο κατανομής επηρεάζεται από παράγοντες διατάραξης που αποσταθεροποιούν την εσωτερική ισορροπία που επιτυγχάνει η βιοκοινωνία. Για τιμές του V μικρότερες από -2 ή μεγαλύτερες από +2 δεχόμαστε σημαντική απόκλιση του δείκτη V από το μοντέλο ουδετερότητας (Clarke & Warwick 1989, Warwick et al. 1990).

Το μοντέλο ουδετερότητα (V) μαζί με το δείκτη ES(x) του Hurlbert που συζητήθηκε παραπάνω αποτελούν τους δύο δείκτες που δείχνουν μεγάλη ευρωστία (δεν επηρεάζονται) από το συνηθισμένο πρόβλημα του μεγέθους του δείγματος.

Οι σειρές αριθμών του Hill ([Hill 1973](#))

Η σειρά των αριθμών του Hill θεωρείται ως ένα ενοποιητικό μοντέλο για όλους τους δείκτες ποικιλότητας που έχουν προταθεί ([Legendre & Legendre 1983](#)). Η σειρά αυτή υπολογίζει την ποικιλότητα (N) διαφορετικών τάξεων. Έτσι η ποικιλότητα N της τάξης a υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$N_a = \left(\sum_i p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}}$$

όπου: p_i = η αναλογική αφθονία του είδους i στο δείγμα
όταν $a = 0$ το N_a ταυτίζεται με τον αριθμό ειδών (S) στο δείγμα

όταν $a = 1$ το N_a ταυτίζεται με την εκθετική συνάρτηση του δείκτη Shannon (H')

όταν $a = 2$ το N_a ταυτίζεται με τον αντίστροφο του δείκτη του Simpson

Ο [Saila \(1976\)](#), παρατηρεί ότι με τη σειρά των αριθμών του Hill έγινε προφανές ότι υπάρχει μια συνέχεια στους δείκτες ποικιλότητας οι οποίοι σε τελική ανάλυση διαφέρουν ως προς την τάση τους να αγνοούν ή να περικλείουν τα σχετικά σπάνια είδη. Έτσι ο αριθμός N_{inf} της τάξης +άπειρο, λαμβάνει υπόψη του μόνο τα πολύ κοινά είδη. Στο άλλο άκρο ο αριθμός $N_{-\text{inf}}$ της τάξης -άπειρο, λαμβάνει υπόψη του μόνο τα πολύ σπάνια είδη και αγνοεί παντελώς τα άφθονα. Οι υπόλοιποι αριθμοί (N_0 , N_1 και N_2) βρίσκονται ανάμεσα σε αυτό το φάσμα. Όπως παρατηρούν και οι [Heip et al. \(1988\)](#), είναι πολύ χρήσιμο να δίδεται η ποικιλότητα μιας βιοκοινωνίας χρησιμοποιώντας αριθμούς με διαφορετικές τάξεις ιδιαίτερα στην περίπτωση που μας ενδιαφέρει να εκτιμήσουμε το βαθμό της ισομερούς κατανομής.

Γραφική απεικόνιση με τις καμπύλες k-dominance ([Lambshhead et al. 1983](#))

Οι καμπύλες αυτές είναι μια γραφική παράσταση του αθροιστικού αριθμού ατόμων έναντι του αριθμού των ειδών. Η σειρά με την οποία τοποθετούνται οι καμπύλες αυτές στο διάγραμμα είναι προφανές πως είναι ακριβώς αντίθετη με αυτή

των καμπυλών από τη μέθοδο rarefaction του [Hurlbert \(1971\)](#). Έτσι, η καμπύλη που βρίσκεται αυτήν τη φορά κάτω από όλες έχει και τη μεγαλύτερη ποικιλότητα. Το πλεονέκτημα της μεθόδου αυτής είναι πως μπορούμε να συγκρίνουμε τον τρόπο με τον οποίο κατανέμονται τα άτομα ανάμεσα στα είδη δύο δειγμάτων χρησιμοποιώντας κατά κάποιον τρόπο μια ενιαία κλίμακα. Έτσι δεν χάνεται πολύτιμη πληροφορία από την εξαγωγή ενός μοναδικού αριθμού (όπως συμβαίνει με του δείκτες ποικιλότητας) ο οποίος περιγράφει τη βιοκοινωνία.

Η μέθοδος αυτή είναι πολύ χρήσιμη όταν δεν υπάρχει στο δείγμα μας κάποιο είδος το οποίο να εμφανίζει υπερβολικά μεγάλη επικράτηση ([Shaw et al. 1983](#)). Έτσι μπορούμε σε μια γραφική παράσταση να συγκρίνουμε μαζί τα k πιο άφθονα είδη κάθε φορά. Συμπερασματικά λοιπόν, μια βιοκοινωνία έχει μεγαλύτερη επικράτηση αν για όλα τα πιθανά k δυο διαφορετικών δειγμάτων η καμπύλη k -dominance του ενός είναι πάντα μεγαλύτερη ή το πολύ ίση με την k -dominance του άλλου. Επομένως, μια και η επικράτηση έχει την αντίθετη έννοια από την ποικιλότητα καθώς και το βαθμό της ισομερούς κατανομής, μια βιοκοινωνία θα είναι πιο ποικιλόμορφη από μια άλλη αν για όλα τα πιθανά k η καμπύλη k -dominance της συγκεκριμένης βιοκοινωνίας βρίσκεται πάντα κάτω από την καμπύλη της δεύτερης βιοκοινωνίας. Αν όμως οι δύο καμπύλες τέμνονται σε κάποιο σημείο τότε οι δύο βιοκοινωνίες δεν μπορούν να συγκριθούν ως προς την ποικιλότητα τους. Σε αυτήν την περίπτωση οι διάφοροι δείκτες ανάλογα με το αν είναι σταθμισμένοι ως προς τον αριθμό των ειδών ή το βαθμό της ισομερούς κατανομής, θα δώσουν διαφορετικά αποτελέσματα.

2.4.3. Πολυμεταβλητή ανάλυση

Τα πανιδικά δεδομένα έχουν τη μορφή πολυδιάστατων μεταβλητών με αποτέλεσμα, πληροφορία όπως είναι η σύνθεση των ειδών ή η διάρθρωση σε «λειτουργικούς» τύπους, να χάνεται όταν επιχειρείται μια μονοδιάστατη προσέγγιση στα δεδομένα. Έτσι είναι πολύ πιθανόν, βιοκοινωνίες που έχουν πανομοιότυπη σύνθεση ειδών να βρούμε πως διαφέρουν, κάτι που οπωσδήποτε δεν αντικατοπτρίζει την πραγματικότητα. Για να ξεπεραστεί το παραπάνω πρόβλημα έχουν αναπτυχθεί διάφορες τεχνικές πολυμεταβλητής ανάλυσης όπως είναι για παράδειγμα η κατάταξη (**classification**), που οδηγεί στην απεικόνιση με μορφή δενδρογραμμάτων και η διευθέτηση (**ordination**), που οδηγεί σε δυσδιάστατη απεικόνιση καρτεσιανών συντεταγμένων.

Οι περισσότερες από αυτές τις τεχνικές βασίζονται στον υπολογισμό της ομοιότητας με κάποιον τρόπο των δεδομένων αφθονίας ανάμεσα σε διαφορετικά δείγματα. Η ομοιότητα αυτή υπολογίζεται συνήθως με την κατασκευή κάποιας μήτρας ομοιότητας στην οποία συμπεριλαμβάνονται όλα τα υπό εξέταση δείγματα. Στο παρελθόν έχουν προταθεί διάφοροι δείκτες ομοιότητας, ο πιο πολυχρησιμοποιημένος όμως και ο πιο κατάλληλος για θαλάσσια δεδομένα (Field et al. 1982) είναι ο δείκτης ομοιότητας Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957), ο οποίος υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$\delta_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^S |Y_{ij} - Y_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (Y_{ij} + Y_{ik})}$$

όπου: Y_{ij} : η αφθονία του είδους i στο δείγμα j

Y_{ik} : η αφθονία του είδους i στο δείγμα k

S : ο συνολικός αριθμός ειδών

δ_{jk} = η ανομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων j και k αθροισμένη για όλα τα S είδη

$1 - \delta_{jk}$ = ορίζεται ως η ομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων j και k

Συνήθως οι τεχνικές αυτές εκτός από την ομοιότητα υπολογίζουν ταυτόχρονα και την ανομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων η οποία είναι ακριβώς το αντίθετο. Δηλώνει δηλαδή η ανομοιότητα κατά πόσο δύο ή περισσότερα δείγματα διαφέρουν μεταξύ τους με βάση τη δομή της βιοκοινωνίας τους. Οι ανομοιότητες αυτές μετατρέπονται στη συνέχεια σε αποστάσεις και χρησιμοποιούνται συνήθως σε διαγράμματα δύο διαστάσεων, απεικονίζοντας έτσι το πόσο κοντά ή μακριά βρίσκονται τα διάφορα δείγματα μεταξύ τους. Έτσι, δείγματα με μεγάλη ανομοιότητα θα βρίσκονται πολύ απομακρυσμένα πάνω στο διάγραμμα, ενώ δείγματα με μικρή ή μηδενική ανομοιότητα θα βρίσκονται σχεδόν δίπλα το ένα από το άλλο.

Η ομοιότητα ή η ανομοιότητα ανάμεσα στα δείγματα επηρεάζεται αρκετά από τις πιθανές μεγάλες αφθονίες των πολύ κοινών ειδών. Για να ξεπεραστεί το πρόβλημα αυτό εφαρμόζεται συνήθως κάποιος μετασχηματισμός στα δεδομένα έτσι ώστε όλα τα είδη να συμμετέχουν σε έναν βαθμό στον υπολογισμό της ομοιότητας/ανομοιότητας. Και πάλι έχουν προταθεί διάφοροι μετασχηματισμοί, στη μελέτη όμως αυτή χρησιμοποιήθηκε η διπλή τετραγωνική ρίζα ($\sqrt{\sqrt{\cdot}}$). Ο μετασχηματισμός αυτός μειώνει σε μεγάλο βαθμό την επίδραση των πολύ άφθονων ειδών ενώ αντίθετα

αυξάνει τη συμμετοχή των σπανίων και έχει προταθεί πως είναι ο πλέον κατάλληλος για βιολογικά δεδομένα (Field et al. 1982, Clarke & Warwick 1994).

Ανάλυση ομοιότητας (Analysis of similarity, ANOSIM)

To test ANOSIM (Clarke & Green 1988), χρησιμοποιείται για να ελεγχθεί αν υπάρχουν διαφορές μεταξύ διαφόρων ομάδων σταθμών με κοινά είδη. Η ανάγκη χρήσης του test ξεκινάει από το γεγονός πως οι διάφορες πολυμεταβλητές τεχνικές (βλέπε παρακάτω) παράγουν απλά και μόνο κάποια πρότυπα στο χώρο και δεν αποτελούν test σημαντικότητας. Το test ANOSIM είναι ουσιαστικά ένα μη παραμετρικό test το οποίο ελέγχει αν υπάρχουν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα σε ομάδες δειγμάτων και τις συγκρίνει με τις στατιστικά σημαντικές διαφορές που πιθανόν να υπάρχουν ανάμεσα στα δείγματα που βρίσκονται μέσα σε κάθε μία από τις ομάδες αυτές, υπολογίζοντας παράλληλα την τιμή ενός στατιστικού R. Τα δείγματα που υπάρχουν μέσα στις διάφορες ομάδες ανακατεύονται στη συνέχεια σχηματίζοντας νέες ομάδες με διαφορετική σύνθεση δειγμάτων και υπολογίζεται ξανά η τιμή του στατιστικού R. Το test ANOSIM ελέγχει στη συνέχεια αν η τιμή του αρχικού στατιστικού R από τις ομάδες που ορίστηκαν στην αρχή, διαφέρει στατιστικά σημαντικά από τις άλλες τιμές R (Clarke & Warwick 1994). Το μεγαλύτερο πλεονέκτημα του test είναι πως δεν απαιτεί τον ίδιο αριθμό επαναληπτικών δειγμάτων (replicates) μέσα σε κάθε ομάδα. Ουσιαστικά ακόμα και ένα μονάχα δείγμα είναι αρκετό αρκεί η άλλη ομάδα να έχει επαναληπτικά δείγματα.

Κατάταξη (Cluster analysis)

Η κατάταξη έχει το πλεονέκτημα να διακρίνει ομάδες δειγμάτων και να δίνει μια εύκολα αντιληπτή εικόνα των ομάδων αυτών ενώ το σχήμα που προκύπτει (δενδρόγραμμα) παραμένει σε γενικές γραμμές σταθερό ακόμα και μετά την πρόσθεση ή την αφαίρεση δειγμάτων από την ανάλυση. Υπάρχει μια πληθώρα μεθόδων κατάταξης (hierarchical agglomerative methods), στη μελέτη όμως αυτή, χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος ομαδοποίησης του μέσου όρου (average linkage), με την οποία η ομοιότητα μεταξύ δύο ομάδων δειγμάτων ορίζεται ως η μέση ομοιότητα μεταξύ όλων των δυνατών ζευγών δειγμάτων (Field et al. 1982). Η κατάταξη, χρησιμοποιεί τη μήτρα ομοιότητας για να κατατάξει τα δείγματα σε ομάδες έτσι ώστε σε κάθε ομάδα να συνυπάρχουν τα δείγματα με τη μεγαλύτερη ομοιότητα. Στη

συνέχεια, μειώνοντας το επίπεδο ομοιότητας όλο και περισσότερο, ομαδοποιεί μαζί κάποιες από τις ομάδες μέχρι το τελικό σημείο όπου όλες οι ομάδες να ανήκουν σε έναν κλάδο του δενδρογράμματος. Το αποτέλεσμα της μεθόδου είναι ένα διάγραμμα (δενδρόγραμμα) όπου ο άξονας x αντιπροσωπεύει το βαθμό ομοιότητας μεταξύ των ομάδων και στον άξονα y απεικονίζεται ένας πλήρης κατάλογος με όλα τα δείγματα τα οποία συμμετέχουν στην ανάλυση. Η μέθοδος αυτή έχει ωστόσο και ορισμένα μειονεκτήματα. Για παράδειγμα η δημιουργία ομάδων δεν συνεπάγεται αυτομάτως και συγγένεια μεταξύ των δειγμάτων μια και ομάδες δημιουργούνται ούτως ή άλλως. Επίσης η κατάταξη των δειγμάτων στον άξονα y δεν είναι μοναδική με αποτέλεσμα να μην μπορούμε να συμπεράνουμε εύκολα πίες ομάδες ή ποια δείγματα μέσα στις ομάδες είναι πιο κοντινά μεταξύ τους. Τέλος, ο χρήστης πρέπει να αποφασίσει μόνος του που θα ορίσει τη διαχωριστική γραμμή διάκρισης των ομάδων.

Διευθέτηση (Multi-dimensional Scaling, MDS)

Η διευθέτηση είναι μια τεχνική που αναπτύχθηκε κυρίως από τις επιστήμες της ψυχολογίας και της κοινωνιολογίας (Kruskal & Wish 1978), έκτοτε όμως γνώρισε μεγάλη εφαρμογή στις βιολογικές επιστήμες. Σε γενικές γραμμές, η διευθέτηση δημιουργεί ένα διάγραμμα όπου απεικονίζονται τα n δείγματα μας σε έναν καθορισμένο αριθμό διαστάσεων (συνήθως δύο). Όπως και στην περίπτωση της κατάταξης, έτσι και εδώ υπάρχει μια πληθώρα τεχνικών MDS. Στη μελέτη όμως αυτή χρησιμοποιήθηκε η τεχνική **Non-metric Multi-dimensional Scaling, (NMDS)**, η οποία θα αναφέρεται στη συνέχεια απλά σαν MDS. Η μέθοδος αυτή βασίζεται σε έναν αλγόριθμο ο οποίος εκτελεί διαδοχικές δοκιμές και συγκρίσεις των αποστάσεων των δειγμάτων, καλυτερεύοντας συνεχώς τις σχετικές τους θέσεις μέχρις ότου βρεθεί ο καλύτερος δυνατός συνδυασμός ο οποίος να ικανοποιεί τις ανομοιότητες που υπάρχουν μεταξύ των δειγμάτων. Τα βήματα που ακολουθούνται σε γενικές γραμμές από το συγκεκριμένο αλγόριθμο είναι τα εξής: αρχικά τοποθετούνται όλα τα δείγματα πάνω στο δυσδιάστατο διάγραμμα σε τυχαίες θέσεις. Στη συνέχεια ακολουθεί μια μη γραμμική παλινδρόμηση ανάμεσα στις αποστάσεις που υπάρχουν ανάμεσα στα σημεία και τις ανομοιότητες τους. Ακολουθούν δοκιμές και αλλαγές των αρχικών τυχαίων σημείων μέχρι να βρεθεί η καλύτερη δυνατή παλινδρόμηση. Το πόσο πετυχημένη είναι τελικά η απεικόνιση των σημείων μετράται με ένα μέγεθος το οποίο ονομάζεται **stress** (Clarke 1993). Για να είναι επιτυχημένη μια απεικόνιση πρέπει η

τιμή του **stress** να είναι σχετικά μικρή. Έτσι, τιμή **stress** <0.05 δίνει μια σχεδόν άριστη απεικόνιση των δεδομένων χωρίς την παραμικρή πιθανότητα παρερμηνείας. Τιμή **stress** <0.1 δίνει καλή απεικόνιση με πολύ μικρή πιθανότητα να γίνει παρερμηνεία των αποτελεσμάτων ενώ όταν η τιμή του **stress** είναι <0.2 τότε οι απεικονίσεις που δημιουργούνται, αν και μπορούν να βοηθήσουν στην εξαγωγή χρήσιμων συμπερασμάτων, θα πρέπει ωστόσο να χρησιμοποιούνται με προσοχή, ιδιαίτερα αν η τιμή είναι πιο κοντά στο 0.2. Τιμές >0.2 παράγουν απεικονίσεις οι οποίες είναι επικίνδυνο να χρησιμοποιηθούν. Τέλος, τιμές >0.35 ουσιαστικά παράγουν απεικονίσεις όπου τα σημεία είναι τοποθετημένα σχεδόν τυχαία πάνω στο διάγραμμα (Clarke 1993).

Ένα από τα βασικά μειονεκτήματα του αλγόριθμου είναι ότι οι άξονες που παρέχει είναι αυθαίρετοι με αποτέλεσμα το διάγραμμα να μπορεί να περιστραφεί κατά οποιαδήποτε γωνία. Επίσης πολλές φορές εμφανίζεται το φαινόμενο του πετάλου (**horseshoe effect**), όπου τα άκρα μιας διαβάθμιση εξαιτίας της έλλειψης χώρου λυγίζουν με αποτέλεσμα να πλησιάζουν μεταξύ τους όπως ακριβώς και τα άκρα ενός πετάλου. Ένα άλλο σημαντικό πρόβλημα που μπορεί να προκύψει εξαιτίας του αλγόριθμου, είναι στην περίπτωση όπου έχουμε το σχηματισμό δύο σαφώς διακριτών ομάδων. Αν οι δύο αυτές ομάδες δεν έχουν κανένα κοινό είδος τότε ουσιαστικά η μεταξύ τους απόσταση τείνει στο άπειρο. Αποτέλεσμα είναι όλα τα δείγματα μέσα στις δύο αυτές ομάδες να συμπυκνώνονται σε ένα και μοναδικό σημείο. Το πρόβλημα αυτό μπορεί να ξεπεραστεί, αν για παράδειγμα τρέξουμε τον αλγόριθμό ξανά και ξεχωριστά για κάθε μία από τις ομάδες.

Ο αλγόριθμος MDS θεωρείται σήμερα μία από τις πιο χρήσιμες τεχνικές διευθέτησης που υπάρχουν (Kenkel & Orloci 1986, Clarke 1993, Clarke & Warwick 1994). Βασίζεται σε μια σχετικά απλή ιδέα και το πεδίο εφαρμογών του είναι ευρύ. Επειδή χρησιμοποιεί μόνο τις τιμές ανομοιότητας μεταξύ των δειγμάτων διατεταγμένες σε τάξη, η ανοχή του όσον αφορά την ποιότητα των δεδομένων είναι σχετικά μεγάλη. Το μεγαλύτερο του όμως πλεονέκτημα βρίσκεται στο γεγονός πως χρησιμοποιεί ίσως την πιο κατάλληλη πληροφορία που μπορεί κανείς να βρει ανάμεσα σε διαφορετικά δείγματα, το κατά πόσον δηλαδή τα δείγματα αυτά είναι όμοια/ ανόμοια μεταξύ τους. Τέλος, η τεχνική MDS δεν προϋποθέτει κανονικότητα κατανομής και ομοιογένεια διασπορών (Clarke & Green 1988).

Τόσο για την κατασκευή των δενδρογραμμμάτων που αναφέρθηκαν πιο πάνω όσο και για την κατασκευή των διαγραμμμάτων MDS χρησιμοποιήθηκε ο δείκτης ομοιότητας Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957).

Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (Principal Component Analysis, PCA)

Η PCA (Jeffers 1978, Pielou 1984), είναι από τις πιο ισχυρές και απλές τεχνικές μια και χρησιμοποιεί απευθείας τη μήτρα δεδομένων. Έχει χρησιμοποιηθεί ευρέως σε όλα σχεδόν τα πεδία της οικολογίας καθώς και της ταξινομίας. Βασικά, αυτό που κάνει η μέθοδος είναι να απεικονίσει όλα τα είδη (ή τους σταθμούς) σε έναν πολυδιάστατο χώρο όπου κάθε είδος (σταθμός) αποτελεί έναν άξονα. Στη συνέχεια η θέση αυτή των ειδών (σταθμών) προβάλλεται σε δύο (ή τρεις) άξονες και το τελικό αποτέλεσμα είναι ένα δυσδιάστατο διάγραμμα. Με αυτή την έννοια, ο βασικός σκοπός της τεχνικής είναι να περιγράψει μια μήτρα δεδομένων μειώνοντας όμως τις διαστάσεις της. Οι νέοι άξονες είναι πάντα αυτοί οι οποίοι επεξηγούν το μεγαλύτερο δυνατό ποσοστό της διακύμανσης των δεδομένων. Επίσης, οι νέοι αυτοί άξονες επιλέγονται έτσι ώστε να μην υπάρχει συσχέτιση μεταξύ τους. Είναι σχεδιασμένη έτσι ώστε να ανακαλύπτει γραμμικές σχέσεις ανάμεσα στα δεδομένα, για αυτό και στην περίπτωση που έχουμε μη γραμμικές σχέσεις δεν ενδείκνυται. Η κατασκευή της μήτρας μπορεί να γίνει είτε με βάση τη διακύμανση/ συνδιακύμανση (**variance-covariance matrix**) είτε με βάση τις συσχετίσεις (**correlation matrix**). Στη μελέτη αυτή χρησιμοποιήθηκε η μήτρα συσχετίσεων.

Η PCA, χρησιμοποιείται συνήθως στο να γίνεται σύνδεση των περιβαλλοντικών παραμέτρων με τους σταθμούς, μπορεί όμως να χρησιμοποιηθεί και για τη δυσδιάστατη απεικόνιση ειδών. Σε περιπτώσεις όπου οι Ευκλείδειες αποστάσεις δεν είναι κατάλληλες για τη μέτρηση αποστάσεων ανάμεσα σε είδη (σταθμούς) είναι καλύτερα να χρησιμοποιείται κάποια άλλη τεχνική όπως η MDS που αναφέρθηκε προηγούμενα.

Κανονική Ανάλυση Αντιστοιχιών (Canonical Correspondence Analysis, CCA)

Η CCA (Ter Braak 1986), είναι μια νέα σχετικά τεχνική η οποία έχει σαν στόχο τη σύνδεση της συγκεκριμένης δομής μιας βιοκοινωνίας με κάποια γνωστή περιβαλλοντική κλίση. Ουσιαστικά πρόκειται για μια επέκταση της Ανάλυσης Αντιστοιχιών (**Correspondence Analysis**), μια πολύ γνωστή τεχνική η οποία εξάγει

συνεχείς άξονες που εξηγούν τη μεταβλητότητα δεδομένων αφθονίας. Στην Ανάλυση Αντιστοιχιών οι άξονες ερμηνεύονται στη συνέχεια με τη βοήθεια εξωτερικής πληροφορίας όπως για παράδειγμα είναι οι περιβαλλοντικοί παράγοντες. Αυτή η προσέγγιση δύο σταδίων είναι γνωστή και ως Έμμεση Ανάλυση Διαβάθμισης (**Indirect Gradient Analysis**).

Στην CCA, οι άξονες επιλέγονται έτσι ώστε να αντιπροσωπεύουν γνωστούς περιβαλλοντικούς παράγοντες με τον επιπλέον περιορισμό ότι οι άξονες θα πρέπει να συσχετίζονται γραμμικά με τους παράγοντες αυτούς. Το αποτέλεσμα της τεχνικής αυτής είναι η δομή της βιοκοινωνίας να μπορεί να συνδεθεί απευθείας με τις διαβαθμίσεις που πιθανόν να υπάρχουν στο περιβάλλον. Στο τελικό διάγραμμα τα είδη και οι σταθμοί αντιπροσωπεύονται από σημεία ενώ οι περιβαλλοντικοί παράγοντες αντιπροσωπεύονται από διανύσματα. Από ένα διάγραμμα τέτοιου τύπου μπορούμε να καταλάβουμε τον τρόπο με τον οποίο κατανέμονται τα είδη κατά μήκος των διαβαθμίσεων των διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων. Ο αριθμός των αξόνων που μπορούν να εξαχθούν με την CCA είναι όσοι και οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που μετρήθηκαν.

Σύνδεση βιοτικών και αβιοτικών παραμέτρων με το λογισμικό BIO-ENV

Το λογισμικό BIO-ENV (Clarke & Ainsworth 1993), εξετάζει αν υπάρχουν σχέσεις ανάμεσα στα πανιδικά δεδομένα μιας βιοκοινωνίας και τους περιβαλλοντικούς παράγοντες. Πρόκειται για μια σχετικά απλή μέθοδο η οποία όμως τα τελευταία χρόνια έχει φανεί ιδιαίτερα αποτελεσματική σε θαλάσσια δεδομένα. Αρχικά τα δύο σύνολα των βιοτικών και των αβιοτικών δεδομένων δέχονται ανεξάρτητους χειρισμούς (π.χ. μετασχηματισμός δεδομένων). Στη συνέχεια υπολογίζονται ανεξάρτητα οι μήτρες ομοιότητας τόσο των βιοτικών όσο και των αβιοτικών δεδομένων. Για τα βιοτικά δεδομένα όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω χρησιμοποιείται συνήθως ο δείκτης Bray-Curtis ενώ οι αποστάσεις των αβιοτικών παραμέτρων υπολογίζονται γεωμετρικά (Ευκλείδειες αποστάσεις). Η μήτρα ομοιότητας των βιοτικών δεδομένων υπολογίζεται μονάχα μία φορά ενώ η μήτρα των αβιοτικών υπολογίζεται περισσότερες φορές. Για την ακρίβεια υπολογίζεται όσοι ακριβώς είναι και οι πιθανοί συνδυασμοί των παραμέτρων και για κάθε επίπεδο πολυπλοκότητας (δηλαδή αρχικά κατασκευάζονται μήτρες με όλους τους πιθανούς συνδυασμούς 2 παραγόντων, μετά με 3 κτλ.). Κατά τη διαδικασία αυτή υπολογίζεται

έναν συντελεστή συσχέτισης (ρ_w) ανάμεσα στη μήτρα των βιοτικών παραμέτρων και τη μήτρα αβιοτικών παραμέτρων που κατασκευάζεται κάθε φορά. Με αυτήν τη διαδικασία επιλέγεται τελικά ένα υποσύνολο από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους το οποίο δίνει τη μεγαλύτερη συσχέτιση με τη μήτρα των βιοτικών δεδομένων. Αυτό το υποσύνολο είναι και εκείνο το οποίο εξηγεί καλύτερα τη συγκεκριμένη δομή της βιοκοινωνίας.

Το μεγάλο πλεονέκτημα της μεθόδου αυτής είναι ότι δεν συνδέεται άμεσα με τη μέθοδο διευθέτησης που επιλέγεται. Το γεγονός αυτό επιτρέπει τη χρήση ανεξάρτητης τεχνικής απεικόνισης των πανιδικών δεδομένων όπως είναι για παράδειγμα η μέθοδος MDS η οποία είναι από τις πλέον ευέλικτες. Η παραδοχή πως οι ανομοιότητες μεταξύ δειγμάτων, τόσο βιοτικών όσο και αβιοτικών, αντιπροσωπεύονται καλά από Ευκλείδειες αποστάσεις, οδήγησε στην ανάπτυξη της κλασικής Κανονικής Συσχέτισης (**Canonical Correlation**, **Mardia et al. 1979**). Με τον ίδιο τρόπο η Κανονική Ανάλυση Αντιστοιχιών (**Canonical Correspondence Analysis**, CCA) που είδαμε παραπάνω, κάνει την παραδοχή πως οι ανομοιότητες αυτές είναι στην ουσία χ^2 αποστάσεις. Η μέθοδος BIO-ENV αντίθετα παρουσιάζει μεγαλύτερη ευελιξία μια και επιτρέπει ουσιαστικά την εφαρμογή διαφορετικών μεθόδων μέτρησης των ανομοιοτήτων ανάμεσα στα δείγματα ανάλογα με την περίπτωση. Από την άλλη το μεγάλο της μειονέκτημα είναι πως στην αρκετά συνηθισμένη περίπτωση που κάποιες από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους συσχετίζονται μεταξύ τους θα πρέπει αυτές να εξαιρεθούν από την ανάλυση.

Προσδιορισμός των χαρακτηριστικών ειδών με το λογισμικό SIMPER

Για τον προσδιορισμό των χαρακτηριστικών ειδών χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό SIMPER (**Clarke 1993**). Η μέθοδος αυτή, υπολογίζει τη συμμετοχή του κάθε είδους χωριστά στη συνολική μέση ανομοιότητα που υπάρχει μεταξύ δύο ομάδων δειγμάτων καθώς και τη συμμετοχή του κάθε είδους στη συνολική ομοιότητα που υπάρχει μέσα στην κάθε ομάδα. Με τη μέθοδο αυτή επιτυγχάνονται δύο πράγματα. Αφενός χαρακτηρίζονται τα είδη στα οποία οφείλεται ο διαχωρισμός των δειγμάτων σε διακριτές ομάδες και αφετέρου μπορούμε να ξεχωρίσουμε ποια είναι εκείνα τα είδη τα οποία είναι τυπικά στην κάθε ομάδα με την έννοια της μεγάλης συμμετοχής τους στη συνολική ομοιότητα μέσα στην ομάδα.

2.5 Λογισμικό

Για την ανάλυση των δεδομένων χρησιμοποιήθηκε μια σειρά προγραμμάτων και πακέτων λογισμικού σε έναν υπολογιστή Pentium III (600 MHz).

Για τους διάφορους ελέγχους, τα test σημαντικότητας, την Ανάλυση Διακύμανσης, τους μέσους όρους, τα τυπικά σφάλματα καθώς και τις διάφορες συσχετίσεις χρησιμοποιήθηκε κατά κύριο λόγο το στατιστικό πακέτο STATISTICA v4.3, ενώ το στατιστικό πακέτο SYSTAT v5.02, χρησιμοποιήθηκε είτε συμπληρωματικά είτε για έλεγχο των αποτελεσμάτων.

Για την κατάταξη, τη διευθέτηση MDS και PCA, το test ANOSIM, τα λογισμικά SIMPER και BIOENV, χρησιμοποιήθηκε το στατιστικό πακέτο PRIMER v4.0 (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research), το οποίο έχει αναπτυχθεί στο Plymouth Marine Laboratory (Carr 1989). Με το ίδιο στατιστικό πακέτο υπολογίστηκαν επίσης οι περισσότεροι δείκτες ποικιλότητας καθώς και οι καμπύλες k-dominance. Ο δείκτης ποικιλότητας ES(x) του Hurlbert, υπολογίστηκε με το στατιστικό πακέτο Biodiversity Pro, το οποίο έχει αναπτυχθεί από το Μουσείο Φυσικής Ιστορίας του Λονδίνου σε συνεργασία με την Ένωση Θαλάσσιων Βιολόγων της Σκωτίας. Για την Κανονική Ανάλυση Αντιστοιχιών χρησιμοποιήθηκε το στατιστικό πακέτο CANOCO v3.10 (Ter Braak 1987, 1990).

Κεφάλαιο 3. Μειοβένθος από την υφαλοκρηπίδα της Κρήτης

Στη μελέτη αυτή δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση στη βιοκοινωνία των νηματώδων, μια και η ομάδα αυτή, τουλάχιστον από την άποψη της αφθονίας, υπήρξε η πιο σημαντική ανάμεσα στις διάφορες ομάδες των μεταζώων που βρέθηκαν στα δείγματά μας. Όπως φαίνεται και στον Πίνακα 3.1.1, οι νηματώδεις υπήρξαν πάντα η πιο

Πίνακας 3.1.1. Μέση ποσοστιαία (%) συμμετοχή των κύριων ταξινομικών ομάδων σε κάθε σταθμό της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου. μ.τ.: μέση τιμή των τεσσάρων σταθμών. Η κατηγορία διάφορα συμπεριλαμβάνει ομάδες με πολύ μικρές αφθονίες όπως είναι τα Βραδύποδα, Πριαπουλοειδή, Γαστερότριχα κ.α.

	Σταθμός 2	Σταθμός 5	Σταθμός 7	Σταθμός 9	μ.τ.
Νηματώδεις	84,2	88,2	85,1	83,9	85,3
Κωπήποδα	4,1	4,5	8,5	8,1	6,3
Στροβιλιστικοί	4,8	2,2	1,9	2,0	2,7
Κωπήποδα ναύπλιοι	2,1	2,2	1,6	3,3	2,3
Νεμερτίνοι	3,4	0,4	0,3	0,5	1,2
Πολύχαιτοι	0,7	1,2	1,4	0,9	1,1
Κινόρυγχα	0,2	0,7	0,4	0,4	0,4
Οστρακώδη	0,1	0,3	0,3	0,5	0,3
Δίθυρα	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Διάφορα	0,4	0,2	0,6	0,3	0,4

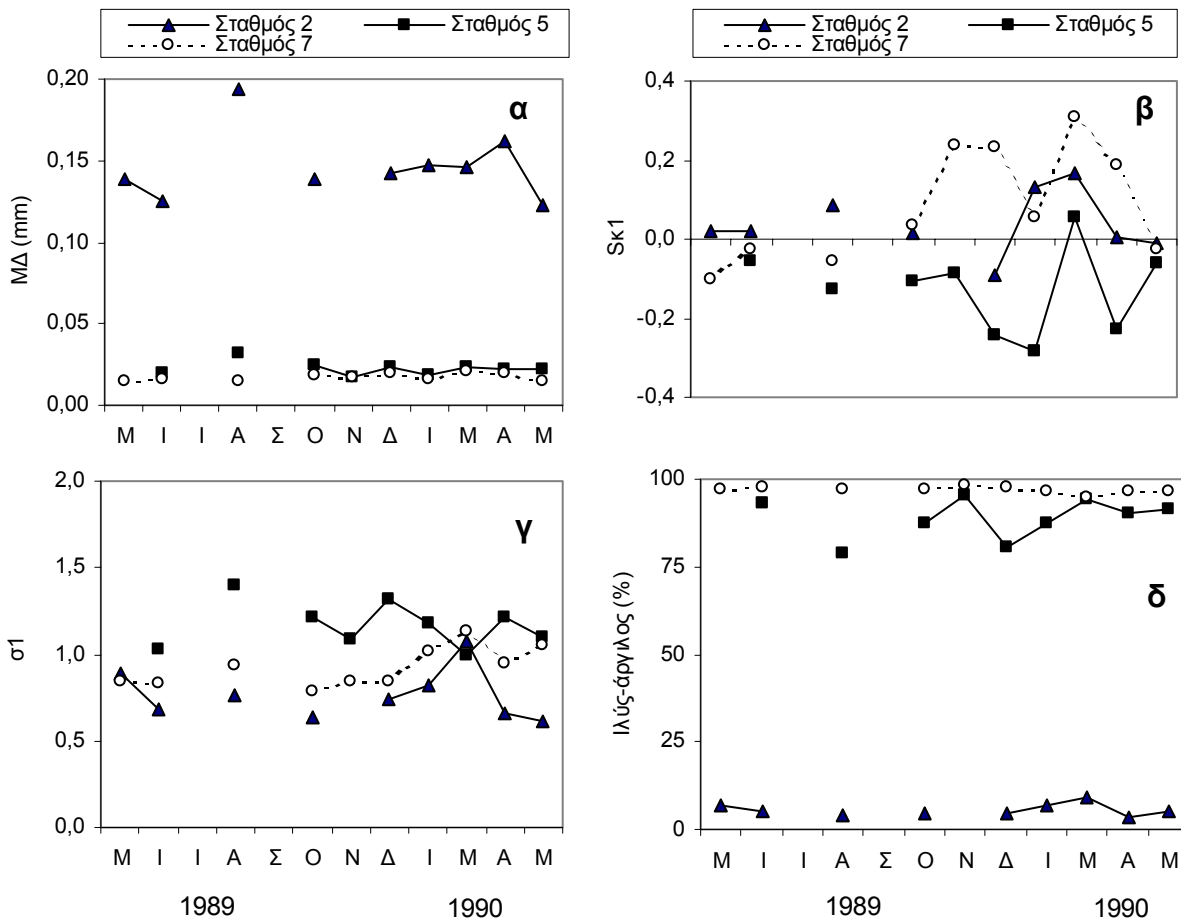
άφθονη ομάδα, σε όλους τους σταθμούς και σε όλους τους μήνες, με μέση ετήσια αφθονία 85%. Στους Πίνακες 3.1.2-3.1.5, βλέπουμε πως το εύρος συμμετοχής τους στη συνολική μειοβενθική αφθονία κυμάνθηκε από 78% το Μάρτιο στο σταθμό 2, έως 95% τον Ιανουάριο και τον Αύγουστο στο σταθμό 5.

Η δεύτερη πιο άφθονη ομάδα ήταν πάντα τα αρπακτικοειδή κωπήποδα (ώριμα άτομα συν ναύπλιοι) με μέση ετήσια αφθονία 9% (Πίνακας 3.1.1). Πιο συγκεκριμένα το ποσοστό συμμετοχής των κωπήποδων (ώριμα άτομα συν ναύπλιοι), κυμάνθηκε μεταξύ 2% τον Αύγουστο και τον Ιανουάριο (σταθμός 5, Πίνακας 3.1.3), και 18% τον Απρίλιο (σταθμός 9, Πίνακας 3.1.5).

Όλες οι υπόλοιπες ομάδες των μειοβενθικών μεταζώων βρέθηκαν μονάχα σε πολύ μικρούς αριθμούς, και για αυτό το λόγο η αναφορά σε αυτές γίνεται μονάχα επιγραμματικά. Ανάμεσα στις ομάδες αυτές συγκαταλέγονται οι στροβιλιστικοί πλατυέλμινθες με μέση ετήσια αφθονία 3%, οι νεμερτίνοι και οι πολύχαιτοι με 1%, τα

Πίνακας 3.1.5. Μέση ποσοστιαία (%) συμμετοχή των κύριων ταξινομικών ομάδων στους διάφορους μήνες του σταθμού 9.

	1989								1990			
	Μάιος	Ιούν.	Ιούλ.	Αύγ.	Σεπ.	Οκτ.	Νοέ.	Δεκ.	Ιαν.	Μάρ.	Απρ.	Μάιος
Νηματώδεις		83	83	81	86	86	81	85	89	86	79	84
Κωπήποδα		8	13	11	6	7	11	8	5	4	9	9
Στραβιλιστικοί		2	1	2	2	2	2	3	2	1	2	2
Κωπήποδα ναύπλιοι		1	1	3	3	3	3	2	1	6	9	3
Νεμερτίνοι		2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Πολύχαιτοι		1	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1
Κινόρυγχα		0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
Οστρακώδη		0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0
Δίθυρα		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Διάφορα		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Σχήμα 3.1.1. Διάγραμμα των διαφόρων χαρακτηριστικών του ιζήματος της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου: α) της μέσης διαμέτρου (ΜΔ), β) του συντελεστή λοξότητας (Sk1), γ) του συντελεστή διαλογής (σ1) και δ) του ποσοστού ιλύος αργίλου.

κινόρρυγα με 0.4% και τα οστρακώδη με μέση ετήσια αφθονία 0.3% (Πίνακες 3.1.1-3.1.5).

3.1 Περιβαλλοντικές παράμετροι

Τα περισσότερα από τα αποτελέσματα που αφορούν τις φυσικοχημικές παραμέτρους του ιζήματος προέρχονται από άλλες ερευνητικές δραστηριότητες του Ινστιτούτου Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης και για αυτό το λόγο παρουσιάζονται εδώ μόνο περιληπτικά. Για μια πιο λεπτομερή αναφορά μπορεί κανείς να ανατρέξει στην τελική έκθεση του ερευνητικού προγράμματος “Food Chains in the Aegean Sea” το οποίο χρηματοδοτήθηκε από το NATO Science for Stability Programme.

3.1.1 Θερμοκρασία

Το εύρος των τιμών θερμοκρασίας του ιζήματος κυμάνθηκε από 20°C στο ρηχότερο σταθμό έως 14°C στο βαθύτερο. Η γενική τάση που υπήρχε ήταν μείωση της μέσης θερμοκρασίας στους βαθύτερους σταθμούς και μικρή εποχικότητα, η οποία υπήρξε πιο εμφανής στους ρηχότερους σταθμούς. Για παράδειγμα, ενώ στο σταθμό 7 το εύρος των τιμών ήταν από 14°C το Φεβρουάριο έως 17°C το Σεπτέμβριο, στο σταθμό 5 το εύρος για το ίδιο διάστημα ήταν από 14 έως 20°C.

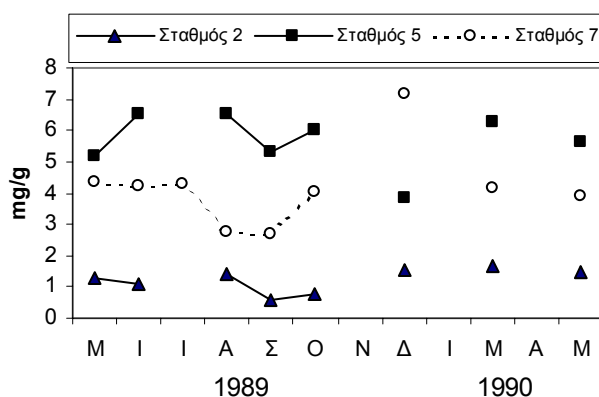
3.1.2 Ίζημα

Όλα τα ιζήματα του σταθμού 2 αποτελούνταν από λεπτόκοκκη άμμο, με μέση διάμετρο κόκκων 0.15 mm ενώ αυτά των άλλων δύο σταθμών (σταθμοί 5 και 7) από ιλύς με μέση διάμετρο κόκκων 0.023 και 0.017 mm αντίστοιχα. Σε γενικές γραμμές υπήρχε μια τάση μείωσης της μέσης διαμέτρου των κόκκων συναρτήσει του βάθους (Σχήμα 3.1.1α) ενώ ακριβώς αντίθετη ήταν η εικόνα που παρουσίασε το ποσοστό ιλύος αργίλου (Σχήμα 3.1.1δ), το οποίο παρουσίασε μια τάση αύξησης συναρτήσει του βάθους. Σε ορισμένες περιπτώσεις (σταθμός 2), φαίνεται να εμφανίζονται κάποιες εποχικές διαφορές, το πιο πιθανό όμως είναι πως αυτές οι διαφορές οφείλονται περισσότερο στην τοπική ετερογένεια του περιβάλλοντος παρά σε εποχικά φαινόμενα. Στο Σχήμα 3.1.1β φαίνονται τα αποτελέσματα του συντελεστή λοξότητας (Sk_1). Οι περισσότερες τιμές του Sk_1 των ρηχών σταθμών είναι αρνητικές, ενώ μόνο στο σταθμό 7 εμφανίζονται σταθερά θετικές τιμές, υποδηλώνοντας έτσι πως μόνο βαθύτερα τα επίπεδα ενέργειας του υδροδυναμισμού είναι χαμηλά. Στο ίδιο συμπέρασμα καταλήγουμε από τις τιμές του συντελεστή διαλογής (σ_1) (Σχήμα

3.1.1γ), οι οποίες δείχνουν ότι τα ιζήματα του σταθμού 2 χαρακτηρίζονται από πολύ φτωχή ταξινόμηση ενώ εκείνα των βαθύτερων σταθμών από φτωχή ταξινόμηση.

3.1.3 Οργανικός άνθρακας

Η κατανομή της συγκέντρωσης του σωματιδιακού οργανικού άνθρακα στα ιζήματα παρουσίασε μικρή εποχικότητα (Σχήμα 3.1.2). Μοναδική εξαίρεση η τιμή του Δεκεμβρίου στο σταθμό 7 όπου μετρήθηκε και η μεγαλύτερη συγκέντρωση (7.2



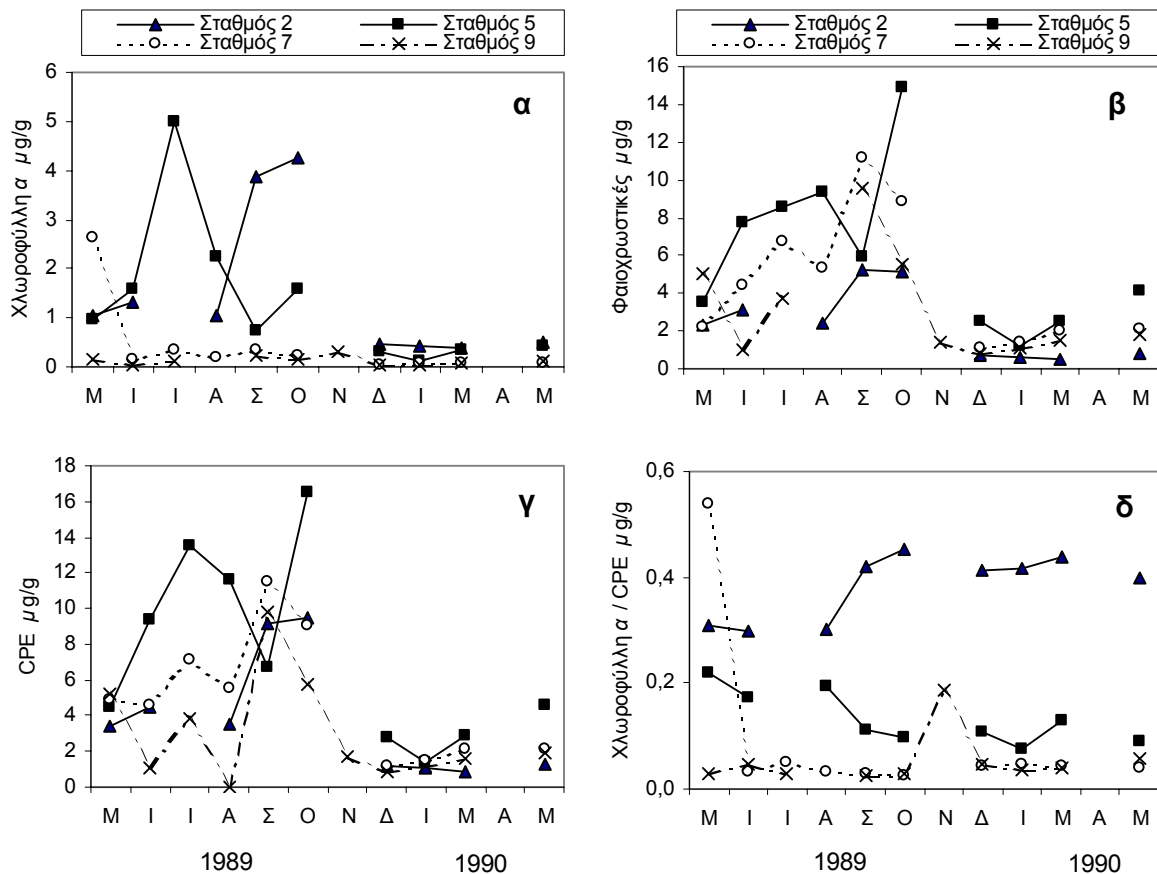
Σχήμα 3.1.2. Διαβάθμιση των τιμών του οργανικού άνθρακα (mg/g) στα 0-6 cm από την επιφάνεια του ιζήματος.

mg/g). Αντίθετα, έντονες διαφορές παρατηρήθηκαν σε σχέση με το βάθος. Ενώ οι περισσότερες τιμές των σταθμών 5 και 7 κυμάνθηκαν μεταξύ 4 και 7 mg/g, με το σταθμό 5 να παίρνει σχεδόν πάντα τις υψηλότερες τιμές, στο σταθμό 2 οι τιμές κυμάνθηκαν γύρω από τα 1 mg/g.

Το πρότυπο αυτό της κατανομής του οργανικού άνθρακα μπορεί να εξηγηθεί με βάση τον υδροδυναμισμό. Ενώ η συσσώρευση της οργανικής ύλης στα ιζήματα προέρχεται κυρίως από την επιφανειακή παραγωγικότητα αλλά και από τα φερτά υλικά, ορισμένη ποσότητα, κυρίως τα λεπτότερα σωματίδια, απομακρύνεται στη συνέχεια με τον υδροδυναμισμό. Στον κόλπο του Ηρακλείου, η ένταση της επίδρασης του υδροδυναμισμού εξασθενεί στη ζώνη των 70 μέτρων (Karakassis 1991), για αυτό και έχουμε απομάκρυνση της οργανικής ύλης από τη ζώνη των 20 μέτρων και συσσώρευση της στη ζώνη των 70 μέτρων. Βαθύτερα στο σταθμό 7 όπου η δράση του κυματισμού δεν φαίνεται να παίζει ρόλο, η συγκέντρωση του οργανικού άνθρακα εξαρτάται κυρίως από την κατακρήμνιση οργανικών σωματιδίων και τη μεταφορά υπολειμμάτων φυτικής και ζωικής προέλευσης από τις ρηχότερες περιοχές.

3.1.4 Χλωροφυλλούχες χρωστικές

Οι τιμές της χλωροφύλλης *a* στην επιφάνεια του ιζήματος (0-2 cm), αν εξαιρέσουμε τους μήνες όπου είχαμε έντονη πρωτογενή παραγωγικότητα, κυμάνθηκαν από 0.05 έως 0.9 $\mu\text{g/g}$ ιζήματος, ενώ συνολικά στα πρώτα 6 cm του ιζήματος το αντίστοιχο εύρος τιμών ήταν από 0.03 έως 0.5 $\mu\text{g/g}$ (Σχήμα 3.1.3α). Στο ίδιο διάγραμμα βλέπουμε πως η έναρξη της ανοιξιάτικης «άνθησης» (bloom) του



Σχήμα 3.1.3. Διαβάθμιση των τιμών α) χλωροφύλλης *a*, β) Φαιοχρωστικών, γ) CPE και δ) του λόγου Χλωροφύλλη *a* / CPE στα 0-6 cm από την επιφάνεια του ιζήματος. Όλες οι μονάδες μέτρησης είναι σε $\mu\text{g/g}$ ιζήματος.

φυτοπλαγκτού το 1989 τοποθετείται προς το τέλος της άνοιξης και αρχές του καλοκαιριού, ενώ την επόμενη χρονιά μέχρι το τέλος της άνοιξης δεν είχε εμφανιστεί ακόμα. Μετά την εμφάνιση του bloom, αυξημένες τιμές χλωροφύλλης *a* είχαμε σχεδόν συνεχόμενα μέχρι το φθινόπωρο κυρίως στους ρηχότερους σταθμούς. Αντίθετα, ο βαθύτερος σταθμός (σταθμός 9), δεν παρουσίασε μεταβολές στη διάρκεια

του χρόνου. Η μέση τιμή της χλωροφύλλης *a*, όσο διήρκεσε η «άνθηση» του φυτοπλαγκτού ήταν 1.6 $\mu\text{g/g}$ ενώ το εύρος ήταν από 0.1 έως 5 $\mu\text{g/g}$.

Το πρότυπο της συγκέντρωσης των φαιοχρωστικών όπως φαίνεται στο [Σχήμα 3.1.3β](#), ήταν παρόμοιο για όλους τους σταθμούς. Πιο συγκεκριμένα, κατά τους καλοκαιρινούς μήνες και μέχρι τον Οκτώβρη είχαμε αυξημένες τιμές με μέση τιμή 6.3 $\mu\text{g/g}$, ενώ κατά τους χειμερινούς μήνες μέχρι την επόμενη άνοιξη η συγκέντρωση των φαιοχρωστικών ήταν σαφώς χαμηλότερη με μέση τιμή 2.3 $\mu\text{g/g}$.

Το άθροισμα των συγκεντρώσεων της χλωροφύλλης *a* και των φαιοχρωστικών (CPE), παρουσίασε ένα πρότυπο κατανομής παρόμοιο με αυτό των φαιοχρωστικών ([Σχήμα 3.1.3γ](#)). Και εδώ είχαμε αυξημένες τιμές κατά τους καλοκαιρινούς μήνες (μέση τιμή 7.9 $\mu\text{g/g}$) ενώ οι συγκεντρώσεις κατά τους χειμερινούς μήνες βρέθηκαν να είναι πολύ μικρότερες (μέση τιμή 2.5 $\mu\text{g/g}$).

Ο λόγος των συγκεντρώσεων χλωροφύλλης *a*/ CPE ([Σχήμα 3.1.3δ](#)), παρουσιάζει μια σχετική σταθερότητα κατά τη διάρκεια του χρόνου, με τους δύο ρηχούς σταθμούς (σταθμοί 2 και 5) να παρουσιάζουν τις μεγαλύτερες τιμές (μέση τιμή 0.38 και 0.13 $\mu\text{g/g}$ αντίστοιχα). Στους δύο βαθύτερους σταθμούς (σταθμοί 7 και 9), οι μέσες τιμές ήταν 0.09 και 0.05 αντίστοιχα.

3.2 Κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας της μειοπανίδας

3.2.1 Εισαγωγή

Τα φυσικά περιβάλλοντα παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλία όσον αφορά τη σταθερότητα των αβιοτικών και βιοτικών παραγόντων. Οι εποχικές αλλαγές του κλίματος, της τροφής κλπ. είναι συνήθως ο κανόνας στη φύση και συνοδεύονται από αντίστοιχες αλλαγές στη δομή των ζωικών και των φυτικών πληθυσμών. Στις βενθικές βιοκοινωνίες, οι εποχικές διακυμάνσεις είναι πιο προφανείς στα μικρά βάθη μια και η βαθιά θάλασσα αποτελεί ένα πιο ομοιογενές και σταθερό περιβάλλον. Από τους διάφορους βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες που είναι υπεύθυνοι για τις εποχικές μεταβολές που παρατηρούνται σε βενθικούς πληθυσμούς, η θερμοκρασία και η τροφή συγκαταλέγονται ανάμεσα στους πιο σημαντικούς που επηρεάζουν τη σύσταση της αφθονίας.

Όσον αφορά το μειοβένθος, εποχικές αλλά και ετήσιες (ανάμεσα σε διαφορετικές χρονιές) μεταβολές, έχουν βρεθεί κυρίως στη μεσοπαλιρροϊκή και υποπαλιρροϊκή ζώνη (βλέπε και τις ανασκοπήσεις των [Hicks & Coull 1983](#), [Heip et al. 1985](#)). Για παράδειγμα, έχει βρεθεί πως τα αρπακτικοειδή κωπήποδα αποκτούν τις

μεγαλύτερες αφθονίες τους κατά τους θερμότερους μήνες του χρόνου. Κάτι τέτοιο είναι αναμενόμενο όπως υποστηρίζουν οι [Hicks & Coull \(1983\)](#), μια και όπως είναι γνωστό, η αναπαραγωγική ικανότητα καθώς και ο ρυθμός ανάπτυξης των περισσότερων ειδών συσχετίζεται θετικά με τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος ([Heip & Smol 1976](#), [Feller 1980](#), [Palmer & Coull 1980](#)). Έτσι, μόνο με προσεκτικά σχεδιασμένα πειράματα στο εργαστήριο είναι δυνατόν να απομονώσει κανείς παράγοντες οι οποίοι συσχετίζονται έντονα μεταξύ τους, όπως είναι για παράδειγμα η θερμοκρασία και η διαθεσιμότητα της τροφής. Στη φύση βέβαια, η πολυπλοκότητα αυτών των συσχετίσεων αυξάνει μια και συμμετέχουν συνήθως περισσότεροι από έναν ή δύο παράγοντες. Η πληθυσμιακή αύξηση των περισσότερων μειοβενθικών ομάδων, έχει βρεθεί πως γίνεται συνήθως κατά τους θερμούς μήνες. Έχουν βρεθεί όμως και παραδείγματα συγκεκριμένων ειδών τα οποία αυξάνουν τους πληθυσμούς τους άλλες εποχές του χρόνου ([McIntyre & Murison 1973](#), [Bell 1979](#)). Τέτοιου είδους αποκλίσεις, έχει προταθεί πως οφείλονται είτε στη θήρευση ([Sibert 1979](#)) είτε στον ανταγωνισμό ([Coull & Vernberg 1975](#)).

Η μέχρι στιγμής προσπάθεια εύρεσης εποχικών προτύπων αύξησης ή μείωσης των πληθυσμών του μειοβένθους στην υποπαλιρροϊκή ζώνη υπήρξε άλλοτε επιτυχής ([Stripp 1969](#), [Soyer 1971](#), [de Bovee & Soyer 1974](#), [Faubel et al. 1983](#), [Rudnick et al. 1985](#)) ενώ αντίθετα σε ορισμένες άλλες περιπτώσεις υπήρξε ανεπιτυχής ([Juarío 1975](#), [Warwick & Buchanan 1971](#), [Boucher 1980](#)).

Οι μελέτες που αναφέρονται σε εποχικές διακυμάνσεις στη Μεσόγειο είναι ελάχιστες και προέρχονται κυρίως από τη Δυτική Μεσόγειο ([Soyer 1971](#), [de Bovee & Soyer 1974](#), [Hulings 1974](#), [de Bovee 1981](#), [Soyer 1980](#), [Dinet 1972](#), [Fava & Volkmann 1975](#), [Notod 1976/78](#), [1977](#), [Dinet et al. 1982](#)). Στη Banyuls, ο [Soyer \(1971\)](#) μελετώντας τις εποχικές μεταβολές της μειοπανίδας στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα και κατωφέρεια της Καταλονίας (35-550 m) για τρία συνεχόμενα χρόνια κατέληξε στο συμπέρασμα πως μετά τα 75 μέτρα ουσιαστικά δεν υπάρχουν εποχικές μεταβολές στις αφθονίες, κυρίως εξαιτίας του γεγονότος πως μετά από αυτό το βάθος δεν έχουμε έντονες διακυμάνσεις της θερμοκρασίας. Στη μειωμένη επίδραση της θερμοκρασίας με την αύξηση του βάθους κατέληξαν έμμεσα και οι [Bodiou & Chardy \(1973\)](#), οι οποίοι μελετώντας τους πληθυσμούς των αρπακτικοειδών κωπηπόδων στη Banyuls, βρήκαν να υπάρχει μια μετάβαση στη δομή τους από τα 10 στα 20 m. Πρώτα από όλα υπήρχε μια μετατόπιση της πληθυσμιακής αύξησης από το καλοκαίρι προς το φθινόπωρο καθώς αυξάνονταν το

βάθος. Και δεύτερον παρατήρησαν πως η δομή της κοινωνίας ήταν πιο σταθερή στα 20 m από ότι στους ρηχότερους σταθμούς. Οι υπόλοιπες μελέτες από τη Μεσόγειο βασισμένες δυστυχώς σε ελλιπή δειγματοληψία αναφέρουν ελάχιστη ή και καθόλου εποχικότητα της μειοπανίδας (Gowing & Hulings 1976, Boucher 1972, Dinet 1972).

Στο Κρητικό Πέλαγος, η «άνθηση» (bloom) του φυτοπλαγκτού δεν είναι πάντα προβλέψιμη. Η περίοδος που λαμβάνει χώρα, συνήθως δεν είναι σταθερή και μεταβάλλεται από χρονιά σε χρονιά. Τις πιο πολλές φορές λαμβάνει χώρα προς το τέλος της άνοιξης αλλά έχουν αναφερθεί και μέγιστα χλωροφύλλης *a* από το τέλος του χειμώνα μέχρι και αργά το καλοκαίρι. Τις χρονιές που καλύπτει αυτή η μελέτη (1989-1990), το bloom έκανε την εμφάνιση του στη στήλη του νερού το μήνα Μάρτιο (Smith προσωπική επαφή) και ήταν αποτέλεσμα κυρίως της απόληξης στη θάλασσα θρεπτικών χερσαίας κυρίως προέλευσης. Ήταν αποτέλεσμα επίσης της κάθετης μίξης της υδάτινης στήλης. Όπως είναι γνωστό, η Μεσόγειος είναι ένα ιδιαίτερα ολιγοτροφικό περιβάλλον παρουσιάζοντας κυρίως έλλειψη σε φωσφόρο. Στο θαλάσσιο περιβάλλον γύρω από την Κρήτη δεν εκβάλλουν ποτάμια με αποτέλεσμα η μοναδική πηγή θρεπτικών να είναι ο χειμώνας με τις βροχοπτώσεις με τις οποίες ξεπλένονται τα διάφορα λιπάσματα που χρησιμοποιούνται ολόκληρο το χρόνο στις χερσαίες καλλιέργειες. Οι Karakassis & Eleftheriou (1997), υποστήριξαν πως στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα του Κρητικού η κυριαρχία ειδών πολυχαϊτών χαρακτηριστικών της βαθιάς θάλασσας μαζί με τις μεγάλες αφθονίες Σιπουνκουλοειδών (τα οποία μπορούν να εκμεταλλευτούν τροφή θαμμένη βαθύτερα μέσα στο ίζημα), υποδηλώνει πως στο περιβάλλον αυτό η τροφή αποτελεί περιοριστικό παράγοντα. Το γεγονός αυτό μας οδηγεί στο συμπέρασμα πως στο Κρητικό η καθίζηση των φυτοθρυμμάτων που ακολουθεί το ανοιξιάτικο bloom του φυτοπλαγκτού πρέπει να είναι η κύρια πηγή τροφής για το βενθικό οικοσύστημα

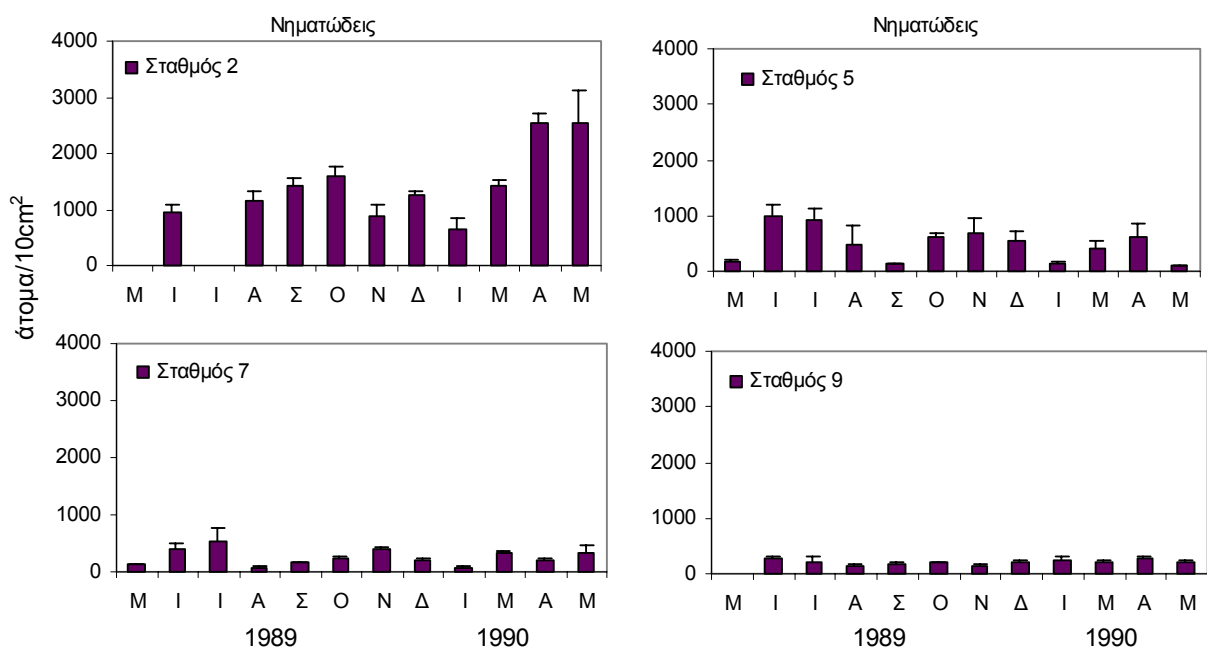
Η κατακρήμνιση αυτή των φυτοθρυμμάτων είναι πολύ πιθανό να επηρεάζει και τη δομή της μειοπανίδας μια και πολλά από τα είδη της τρέφονται είτε με διάτομα, είτε «βόσκουν» την επιχλωρίδα και επιπανίδα (π.χ. βακτήρια) που αναπτύσσεται στην επιφάνεια των κόκκων του ιζήματος (epistrate feeders). Επίσης τα φυτοθρύμματα αυτά είναι πιθανό να γίνουν διαθέσιμα πολύ αργότερα σε οργανισμούς που ζουν βαθύτερα μέσα στο ίζημα με αποτέλεσμα να επηρεάσουν τη δομή τους αργότερα μέσα στο χρόνο.

Οι αφθονίες διαφόρων μειοβενθικών ομάδων καθώς και οι βιομάζες των νηματωδών χρησιμοποιήθηκαν για να ελεγχθούν οι παρακάτω υποθέσεις:

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης *a* κατά την περίοδο της άνοιξης, δεν συσχετίζονται με μια σημαντική αύξηση στην αφθονία διαφόρων μειοβενθικών ομάδων ή τη βιομάζα των νηματωδών της εύφωτης ζώνης
- Μείωση των τιμών της χλωροφύλλης *a* συναρτήσει του βάθους, δεν συσχετίζεται με μια αντίστοιχη μείωση στην αφθονία διαφόρων μειοβενθικών ομάδων ή τη βιομάζα των νηματωδών της εύφωτης ζώνης
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των νηματωδών ή των αρπακτικοειδών κωπηπόδων μέσα στο ίζημα της εύφωτης ζώνης

3.2.2 Εποχικές μεταβολές της αφθονίας των νηματωδών

Οι αφθονίες των νηματωδών για όλους τους μήνες και όλους τους σταθμούς



Σχήμα 3.2.1. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των νηματωδών ανά 10 cm² επιφάνειας για κάθε δειγματοληπτική εποχή.

δειγματοληψίας παρουσιάζονται συγκεντρωτικά στους Πίνακες 3.2.1-3.2.4. Η αφθονία των νηματωδών βρέθηκε να διαφέρει στατιστικά σημαντικά ανάμεσα στους

διάφορους μήνες. Συγκεκριμένα, εποχικές διαφορές βρέθηκαν στους σταθμούς 2, 5 και 7 ενώ στο βαθύτερο σταθμό των 190 μέτρων (σταθμός 9) δεν βρέθηκαν εποχικές διαφορές (Πίνακας 3.2.5). Από τις διαφορές αυτές, οι πιο έντονες διακυμάνσεις βρέθηκαν στο ρηχότερο σταθμό των 20 μέτρων (Σχήμα 3.2.1), όπου παρατηρήθηκε μια αύξηση της αφθονίας στις αρχές της άνοιξης (Μάρτιος-Απρίλιος-Μάιος '90, μέση τιμή 2170 άτομα/10cm²) αλλά και το φθινόπωρο (Σεπτέμβρης-Οκτώβρης, μέση τιμή 1507 άτομα/10cm²). Στους υπόλοιπους μήνες η αφθονία ήταν πολύ μικρότερη με μέση τιμή 983 άτομα/10cm². Στους δύο βαθύτερους σταθμούς των 70 και 130 μέτρων (σταθμοί 5 και 7 αντίστοιχα) όπως φαίνεται και στο Σχήμα 3.2.1, παρατηρήθηκε επίσης μια μικρή αύξηση στις αφθονίες των νηματωδών κυρίως κατά το τέλος της άνοιξης και τις αρχές του καλοκαιριού (Ιούνιος-Ιούλιος). Έτσι, στο σταθμό 5, η μέση αφθονία τους δύο αυτούς μήνες του καλοκαιριού (Ιούνιος-Ιούλιος), ήταν 972 άτομα/10cm², ενώ τον υπόλοιπο χρόνο η μέση μηνιαία αφθονία ήταν 390 άτομα/10cm². Στον σταθμό 7, οι αντίστοιχες τιμές ήταν 468 άτομα/10cm² για τους μήνες Ιούνιο-Ιούλιο και 215 άτομα/10cm² για τον υπόλοιπο χρόνο. Τέλος στο σταθμό 9 όπως προαναφέρθηκε, δεν βρέθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στους διάφορους μήνες και η μέση ετήσια αφθονία ήταν μόνο 203 άτομα/10cm².

Πίνακας 3.2.1. Μέσες τιμές (μ.τ.) και τυπικά σφάλματα (τ.σ.) των κυριότερων ταξινομικών ομάδων (άτομα/10cm²) στον σταθμό 2.

	1989																1990																	
	Μάιος		Ιούν.		Ιούλ.		Αύγ.		Σεπ.		Οκτ.		Νοέ.		Δεκ.		Ιαν.		Μάρ.		Απρ.		Μάιος											
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.								
Νηματώδεις	±		953	±	142	±		1164	±	162	1416	±	149	1598	±	179	890	±	188	1260	±	64	646	±	200	1431	±	88	2533	±	176	2548	±	555
Κωπήποδα	±		34	±	7	±		88	±	10	76	±	10	63	±	7	35	±	18	95	±	19	48	±	13	66	±	28	35	±	2	161	±	16
Στροβιλιστικοί	±		63	±	15	±		138	±	17	137	±	21	57	±	22	60	±	12	29	±	7	35	±	7	78	±	7	75	±	16	143	±	20
Κωπήποδα ναύπλιοι	±		23	±	15	±		45	±	22	28	±	17	4	±	1	1	±	0	6	±	1	14	±	8	28	±	13	143	±	38	63	±	13
Νεμερτίνοι	±		38	±	17	±		20	±	3	61	±	22	75	±	12	28	±	17	50	±	5	58	±	25	202	±	96	20	±	12	33	±	18
Πολύχαιτοι	±		5	±	2	±		12	±	2	23	±	5	15	±	5	11	±	3	10	±	1	8	±	2	8	±	1	20	±	3	9	±	3
Κινόρυγχα	±		2	±	0	±		4	±	2	5	±	2	4	±	1	2	±	1	7	±	0	1	±	1	4	±	1	0	±	0	1	±	1
Οστρακώδη	±		2	±	1	±		3	±	1	2	±	1	1	±	0	0	±	0	2	±	1	0	±	0	0	±	0	3	±	3	4	±	1
Δίθυρα	±		0	±	0	±		1	±	1	2	±	0	3	±	1	0	±	0	6	±	1	0	±	0	0	±	0	1	±	1	1	±	0
Διάφορα	±		6	±	4	±		7	±	3	5	±	2	6	±	3	4	±	3	6	±	2	7	±	5	8	±	4	19	±	5	6	±	3

Πίνακας 3.2.2. Μέσες τιμές (μ.τ.) και τυπικά σφάλματα (τ.σ.) των κυριότερων ταξινομικών ομάδων (άτομα/10cm²) στον σταθμό 5.

	1989																1990																			
	Μάιος		Ιούν.		Ιούλ.		Αύγ.		Σεπ.		Οκτ.		Νοέ.		Δεκ.		Ιαν.		Μάρ.		Απρ.		Μάιος													
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.										
Νηματώδεις	179	±	41	1008	±	193	936	±	183	489	±	322	123	±	25	617	±	56	676	±	287	560	±	156	147	±	21	396	±	134	615	±	231	101	±	16
Κωπήποδα	21	±	3	70	±	1	72	±	32	4	±	1	5	±	2	42	±	5	27	±	10	21	±	9	3	±	1	9	±	2	19	±	2	5	±	1
Στροβιλιστικοί	1	±	0	23	±	8	27	±	5	14	±	10	1	±	1	16	±	5	18	±	9	22	±	1	0	±	0	6	±	1	15	±	5	0	±	0
Κωπήποδα ναύπλιοι	6	±	3	46	±	23	66	±	25	4	±	1	0	±	0	5	±	2	2	±	1	2	±	1	0	±	0	3	±	3	13	±	5	0	±	0
Νεμερτίνοι	0	±	0	8	±	4	4	±	4	1	±	1	0	±	0	5	±	2	3	±	1	3	±	1	0	±	0	3	±	1	2	±	0	0	±	0
Πολύχαιτοι	7	±	3	12	±	2	4	±	2	0	±	0	3	±	1	8	±	4	10	±	6	9	±	4	3	±	1	11	±	5	7	±	3	3	±	1
Κινόρυγχα	3	±	0	9	±	3	10	±	5	2	±	1	1	±	0	5	±	3	3	±	1	1	±	1	1	±	0	3	±	2	10	±	9	0	±	0
Οστρακώδη	1	±	0	2	±	1	8	±	4	1	±	1	0	±	0	3	±	2	0	±	0	1	±	0	0	±	0	1	±	0	0	±	0	0	±	0
Δίθυρα	0	±	0	2	±	2	0	±	0	0	±	0	0	±	0	1	±	1	1	±	1	0	±	0	0	±	0	1	±	1	1	±	0	0	±	0
Διάφορα	1	±	1	4	±	2	2	±	1	0	±	0	0	±	0	3	±	1	2	±	2	2	±	1	0	±	0	2	±	1	0	±	0	0	±	0

Πίνακας 3.2.3. Μέσες τιμές (μ.τ.) και τυπικά σφάλματα (τ.σ.) των κυριοτέρων ταξινομικών ομάδων (άτομα/10cm²) στον σταθμό 7.

	1989														1990									
	Μάιος		Ιούν.		Ιούλ.		Αύγ.		Σεπ.		Οκτ.		Νοέ.		Δεκ.		Ιαν.		Μάρ.		Απρ.		Μάιος	
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.
Νηματώδεις	133 ± 11	409 ± 80	527 ± 245	81 ± 32	171 ± 10	225 ± 26	405 ± 43	207 ± 27	77 ± 7	323 ± 49	206 ± 34	318 ± 142												
Κωπήποδα	21 ± 6	57 ± 13	66 ± 17	4 ± 1	14 ± 1	22 ± 5	23 ± 6	14 ± 2	4 ± 1	22 ± 4	11 ± 3	49 ± 27												
Στροβιλιστικοί	1 ± 0	21 ± 4	8 ± 2	3 ± 0	2 ± 2	6 ± 1	7 ± 2	4 ± 1	0 ± 0	5 ± 1	4 ± 1	6 ± 4												
Κωπήποδα ναύπλιοι	2 ± 1	8 ± 5	18 ± 16	3 ± 1	0 ± 0	4 ± 3	7 ± 2	1 ± 1	0 ± 0	10 ± 4	4 ± 1	0 ± 0												
Νεμερτίνοι	0 ± 0	4 ± 2	3 ± 2	1 ± 0	0 ± 0	2 ± 0	1 ± 1	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	0 ± 0												
Πολύχαιτοι	4 ± 1	8 ± 2	5 ± 1	0 ± 0	4 ± 1	4 ± 1	3 ± 1	4 ± 1	2 ± 0	5 ± 0	2 ± 0	9 ± 5												
Κινόρυγχα	1 ± 0	2 ± 1	4 ± 1	0 ± 0	0 ± 0	2 ± 1	1 ± 1	1 ± 1	0 ± 0	3 ± 1	0 ± 0	0 ± 0												
Οστρακώδη	0 ± 0	1 ± 1	4 ± 3	1 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	1 ± 1	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 1												
Δίθυρα	0 ± 0	1 ± 1	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0												
Διάφορα	1 ± 0	6 ± 1	5 ± 2	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	3 ± 2												

Πίνακας 3.2.4. Μέσες τιμές (μ.τ.) και τυπικά σφάλματα (τ.σ.) των κυριοτέρων ταξινομικών ομάδων (άτομα/10cm²) στον σταθμό 9.

	1989														1990									
	Μάιος		Ιούν.		Ιούλ.		Αύγ.		Σεπ.		Οκτ.		Νοέ.		Δεκ.		Ιαν.		Μάρ.		Απρ.		Μάιος	
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.
Νηματώδεις	±	260 ± 62	206 ± 98	145 ± 27	164 ± 55	200 ± 14	129 ± 44	210 ± 19	243 ± 54	211 ± 15	273 ± 21	195 ± 43												
Κωπήποδα	±	24 ± 11	33 ± 17	20 ± 1	12 ± 4	15 ± 1	18 ± 5	20 ± 6	14 ± 5	11 ± 2	29 ± 3	21 ± 3												
Στροβιλιστικοί	±	8 ± 2	3 ± 3	3 ± 1	4 ± 1	5 ± 1	3 ± 1	7 ± 4	5 ± 2	4 ± 1	5 ± 1	5 ± 0												
Κωπήποδα ναύπλιοι	±	3 ± 1	2 ± 1	5 ± 1	5 ± 2	8 ± 1	4 ± 1	5 ± 1	4 ± 1	16 ± 4	30 ± 5	7 ± 2												
Νεμερτίνοι	±	7 ± 2	0 ± 0	1 ± 1	1 ± 1	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0												
Πολύχαιτοι	±	5 ± 3	2 ± 1	1 ± 0	3 ± 2	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	3 ± 1	2 ± 0	3 ± 1	3 ± 0												
Κινόρυγχα	±	2 ± 1	1 ± 1	1 ± 0	1 ± 1	1 ± 0	1 ± 1	1 ± 0	1 ± 1	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0												
Οστρακώδη	±	1 ± 1	1 ± 1	2 ± 1	0 ± 0	3 ± 1	2 ± 1	1 ± 0	1 ± 0	2 ± 1	2 ± 1	1 ± 0												
Δίθυρα	±	1 ± 1	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0												
Διάφορα	±	2 ± 1	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0												

Πίνακας 3.2.5. Συγκεντρωτικός πίνακας συγκρίσεων στα εποχικά δεδομένα των κύριων ταξινομικών ομάδων. Στα δεδομένα εφαρμόστηκε $\log(\chi+1)$ μετασχηματισμός. Στην στήλη των ομάδων μέσα στις παρενθέσεις αναφέρεται ο αριθμός των σταθμών. Οι μήνες (τα δύο τελευταία ψηφία αναφέρονται στην χρονολογία) με κοινή υπογράμμιση δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά σε στάθμη σημαντικότητας 95%. Στην περίπτωση των Ναυπλίων του σταθμού 7 στις πολλαπλές συγκρίσεις χρησιμοποιήθηκε το κριτήριο ελάχιστης σημαντικής διαφοράς του Fisher (L.S.D.).

Ομάδα	ANOVA-Ένας παράγοντας		Kruskal-Wallis	Πολλαπλές συγκρίσεις-Διαδικασία Tukey (ελάχιστη προς μέγιστη)													
	F	P	P														
Σύνολο μεταζώνων (2)	8,19	<0,001**		Ιαν.90	Νοέ.89	Ιούν.89	Αύγ.89	Δεκ.89	Σεπ.89	Οκτ.89	Μάρ.90	Απρ.90	Μάιος90				
Σύνολο μεταζώνων (5)	5,34	<0,001**		Μάιος90	Σεπ.89	Ιαν.90	Μάιος89	Αύγ.89	Μάρ.90	Νοέ.89	Δεκ.89	Απρ.90	Οκτ.89	Ιούλ.89	Ιούν.89		
Σύνολο μεταζώνων (7)			0,003**	Ετερογενής διακύμανση													
Σύνολο μεταζώνων (9)			0,469	Ετερογενής διακύμανση													
Νηματώδεις (2)	7,35	<0,001**		Ιαν.90	Νοέ.89	Ιούν.89	Αύγ.89	Δεκ.89	Σεπ.89	Μάρ.90	Οκτ.89	Μάιος90	Απρ.90				
Νηματώδεις (5)	4,49	<0,001**		Μάιος90	Σεπ.89	Ιαν.90	Μάιος89	Αύγ.89	Μάρ.90	Νοέ.89	Δεκ.89	Απρ.90	Οκτ.89	Ιούλ.89	Ιούν.89		
Νηματώδεις (7)			0,003**	Ετερογενής διακύμανση													
Νηματώδεις (9)			0,478	Ετερογενής διακύμανση													
Κωπήποδα (2)			0,054	Ετερογενής διακύμανση													
Κωπήποδα (5)	11,69	<0,001**		Ιαν.90	Αύγ.89	Σεπ.89	Μάιος90	Μάρ.90	Δεκ.89	Απρ.90	Μάιος89	Νοέ.89	Οκτ.89	Ιούλ.89	Ιούν.89		
Κωπήποδα (7)	5,52	<0,001**		Αύγ.89	Ιαν.90	Απρ.90	Δεκ.89	Σεπ.89	Μάιος89	Νοέ.89	Οκτ.89	Μάρ.90	Μάιος90	Ιούν.89	Ιούλ.89		
Κωπήποδα (9)			0,250	Ετερογενής διακύμανση													
Ναύπλιοι (2)	4,45	0,002**		Νοέ.89	Οκτ.89	Δεκ.89	Ιαν.90	Ιούν.89	Σεπ.89	Μάρ.90	Αύγ.89	Μάιος90	Απρ.90				
Ναύπλιοι (5)	9,53	<0,001**		Σεπ.89	Ιαν.90	Μάιος90	Μάρ.90	Νοέ.89	Δεκ.89	Αύγ.89	Οκτ.89	Μάιος89	Απρ.90	Ιούν.89	Ιούλ.89		
Ναύπλιοι (7)	2,20	0,04*		Ιαν.90	Μάιος90	Σεπ.89	Δεκ.89	Οκτ.89	Μάιος89	Απρ.90	Αύγ.89	Ιούν.89	Ιούλ.89	Νοέ.89	Μάρ.90		
Ναύπλιοι (9)	7,10	<0,001**		Ιαν.90	Μάιος89	Δεκ.89	Οκτ.89	Αύγ.89	Ιούλ.89	Νοέ.89	Απρ.90	Σεπ.89	Ιαν.90	Μάρ.90			
Στροβιλιστικοί (2)	7,43	<0,001**		Δεκ.89	Ιαν.90	Οκτ.89	Νοέ.89	Ιούν.89	Απρ.90	Μάρ.90	Σεπ.89	Αύγ.89	Μάιος90				
Στροβιλιστικοί (5)	10,21	<0,001**		Μάιος90	Ιαν.90	Μάιος89	Σεπ.89	Μάρ.90	Αύγ.89	Νοέ.89	Απρ.90	Οκτ.89	Ιούν.89	Δεκ.89	Ιούλ.89		
Στροβιλιστικοί (7)			0,023*	Ετερογενής διακύμανση													
Στροβιλιστικοί (9)	1,06	0,434															
Πολύχαιτοι (2)	2,55	0,039*		Ιούν.89	Ιαν.90	Μάρ.90	Μάιος90	Δεκ.89	Νοέ.89	Αύγ.89	Οκτ.89	Απρ.90	Σεπ.89				
Πολύχαιτοι (5)	2,30	0,043*		Αύγ.89	Μάιος90	Σεπ.89	Ιαν.90	Ιούλ.89	Οκτ.89	Μάιος89	Απρ.90	Δεκ.89	Νοέ.89	Μάρ.90	Ιούν.89		
Πολύχαιτοι (7)	4,22	0,002**		Αύγ.89	Ιαν.90	Απρ.90	Νοέ.89	Οκτ.89	Σεπ.89	Μάιος89	Δεκ.89	Ιούλ.89	Μάρ.90	Μάιος90	Ιούν.89		
Πολύχαιτοι (9)	0,87	0,574															

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$

3.2.3 Οριζόντια κατανομή της αφθονίας των νηματωδών

Η βαθμωτική κατανομή της αφθονίας των νηματωδών βρέθηκε να μειώνεται στατιστικά σημαντικά με την αύξηση του βάθους (Πίνακας 3.2.6, Friedman $P < 0.001$). Πιο συγκεκριμένα, στο ρηχότερο σταθμό των 20 μέτρων η μέση αφθονία

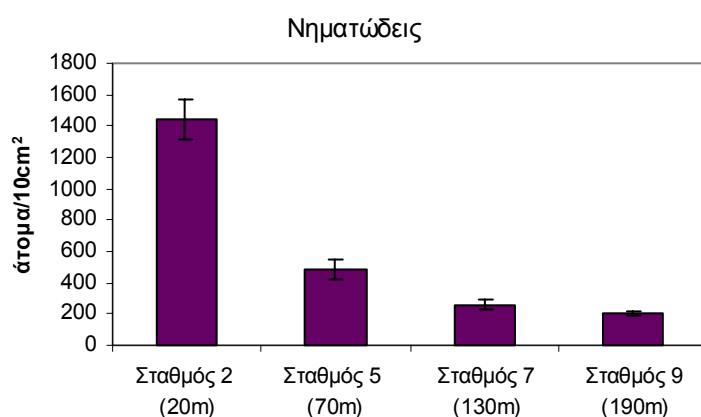
Πίνακας 3.2.6. Συγκεντρωτικός πίνακας συγκρίσεων των κύριων ταξινομικών ομάδων συναρτήσει του βάθους. Στα δεδομένα εφαρμόστηκε $\log(\chi+1)$ μετασχηματισμός. Στις πολλαπλές συγκρίσεις οι σταθμοί με κοινή υπογράμμιση δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά σε στάθμη σημαντικότητας 95%. Κωπ + ναύπ.=Κωπήποδα + ναύπλιοι.

Ομάδα	ANOVA-Δύο παράγοντες		Friedman P	Πολλαπλές συγκρίσεις-Διαδικασία Tukey			
	F	P		Σταθμός 2	Σταθμός 5	Σταθμός 7	Σταθμός 9
Σύνολο μεταζώων			<0,001**	████████	████████	████████	████████
Νηματώδεις			<0,001**	████████	████████	████████	████████
Κωπήποδα	21,12	<0,001**		████████	████████	████████	████████
Κωπ. + ναύπ.	21,92	<0,001**		████████	████████	████████	████████
Στροβιλιστικοί			<0,001**	████████	████████	████████	████████
Πολύχαιτοι			<0,001**	████████	████████	████████	████████

** $P < 0,01$

Πίνακας 3.2.7. Μέσος αριθμός ατόμων ανά 10 cm^2 επιφάνειας των κύριων ταξινομικών ομάδων σε κάθε σταθμό της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

	Σταθμός 2	Σταθμός 5	Σταθμός 7	Σταθμός 9
Νηματώδεις	1444	487	257	203
Κωπήποδα	70	25	26	20
Στροβιλιστικοί	82	12	6	5
Νεμερτίνοι	59	2	1	1
Κωπήποδα ναύπλιοι	35	12	5	8
Πολύχαιτοι	12	7	4	2
Διάφορα	7	1	2	1
Κινόρυγχα	3	4	1	1
Οστρακώδη	2	1	1	1
Δίθυρα	1	0	0	0

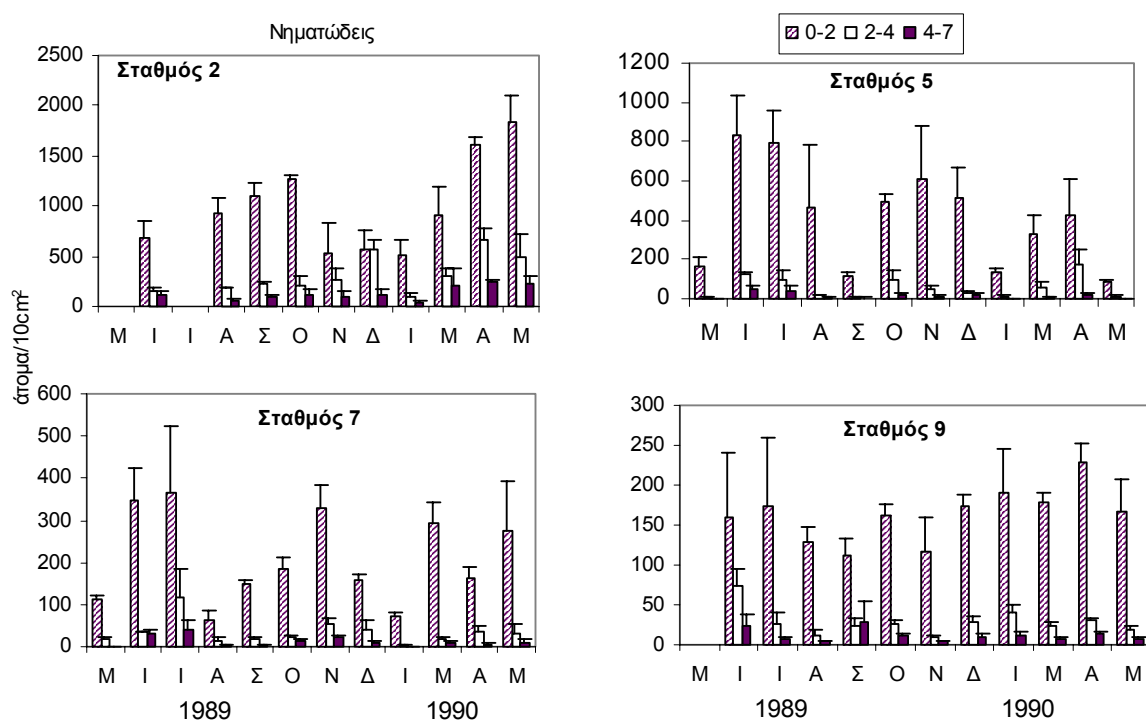


Σχήμα 3.2.2. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των νηματωδών στους διάφορους σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

των νηματωδών βρέθηκε να είναι 1444 άτομα/10cm², στο σταθμό των 70 μέτρων 487 άτομα/10cm², στο σταθμό των 130 μέτρων 257 άτομα/10cm² και τέλος στο σταθμό των 190 μέτρων 203 άτομα/10cm² (Σχήμα 3.2.2, Πίνακας 3.2.7). Η μη-παραμετρική πολλαπλή σύγκριση των σταθμών (δοκιμασία Friedman, Πίνακας 3.2.6) διαχώρισε τους δύο ρηχούς σταθμούς (σταθμοί 2 και 5) μεταξύ τους αλλά και από τους δύο άλλους βαθύτερους, ενώ οι δύο τελευταίοι (σταθμοί 7 και 9) σχημάτισαν μια ομοιογενή ομάδα.

3.2.4 Κατακόρυφη κατανομή της αφθονίας των νηματωδών μέσα στο ιζήμα

Οι νηματώδεις βρέθηκαν να είναι πάντα πιο άφθονοι στα πρώτα δυο εκατοστά του ιζήματος (Σχήμα 3.2.3, Friedman, $P < 0.001$), σε όλους τους μήνες αλλά και όλους τους σταθμούς. Ωστόσο και στο δεύτερο στρώμα (2-4 cm) βρέθηκαν πολλές φορές ιδιαίτερα αυξημένοι αριθμοί, όπως για παράδειγμα στο ρηχότερο σταθμό των 20



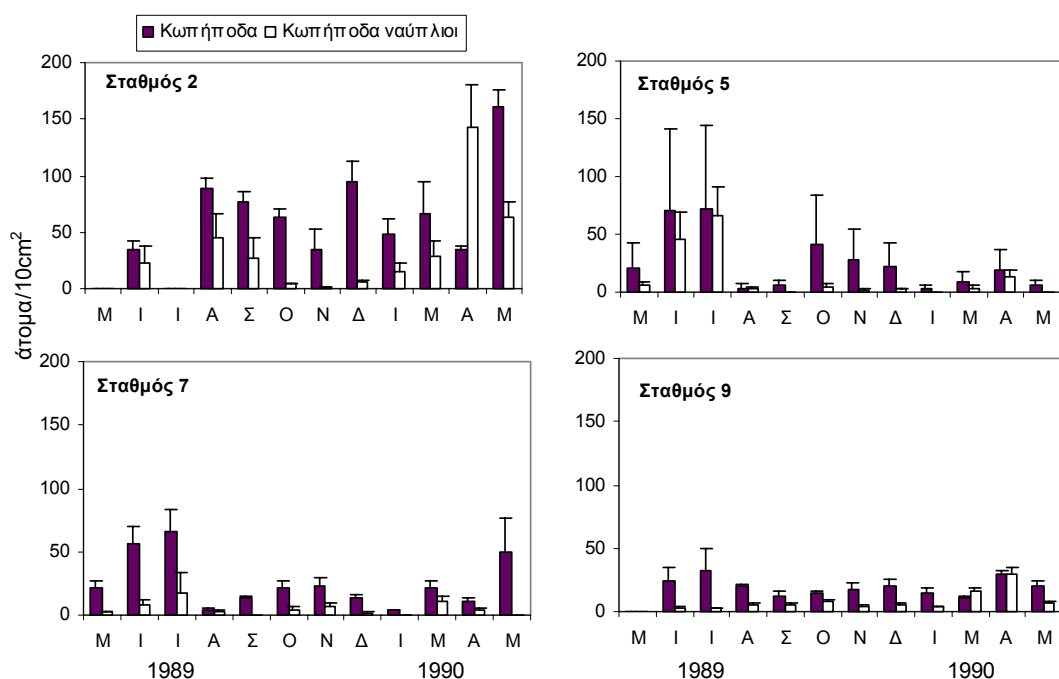
Σχήμα 3.2.3. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των νηματωδών ανά 10 cm² επιφάνειας στα διάφορα στρώματα του ιζήματος. Σημειώστε τη διαφορετική κλίμακα των σταθμών.

μέτρων (σταθμός 2) όπου είχαμε κατά μέσο όρο 668 άτομα/10cm² (ποσοστό 26%) τον Απρίλιο και 575 άτομα/10cm² (ποσοστό 46%) το Δεκέμβριο. Σε γενικές γραμμές

μπορούμε να πούμε πως μόνο στο σταθμό 2 οι νηματώδεις φαίνεται να κατανέμονται πιο ομοιόμορφα μέσα στο ιζήμα. Τα ποσοστά συμμετοχής τους στο σταθμό αυτό, για τα τρία στρώματα του ιζήματος 0-2, 2-4 και 4-7 cm ήταν αντίστοιχα 69%, 22% και 9%. Στους άλλους τρεις σταθμούς, το επιφανειακό στρώμα (0-2 cm) περιείχε ποσοστό μεγαλύτερο από 80% της συνολικής αφθονίας ενώ τα άλλα δύο στρώματα (2-4 και 4-7 cm) περιείχαν κατά μέσο όρο 12% και 4% αντίστοιχα.

3.2.5 Κατανομή της αφθονίας των αρπακτικοειδών κωπηπόδων

Εποχικές διαφορές στις αφθονίες των αρπακτικοειδών κωπηπόδων (ώριμα άτομα συν κωπηποδίτες) βρέθηκαν μόνο στους δύο ενδιάμεσους σταθμούς των 70 και

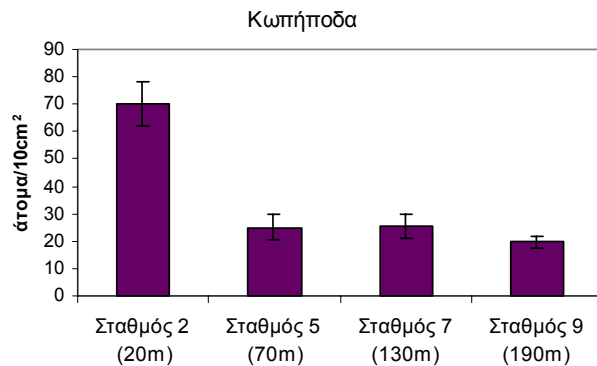


Σχήμα 3.2.4. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των κωπηπόδων ανά 10 cm² επιφάνειας για κάθε δειγματοληπτική εποχή.

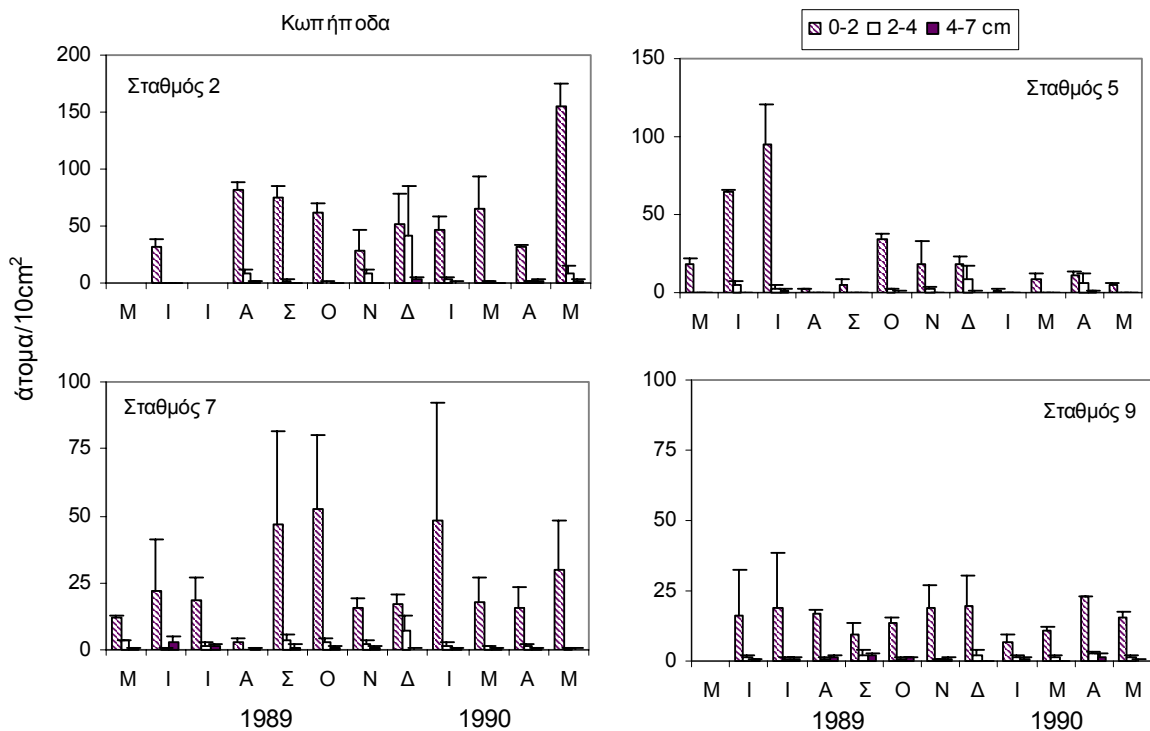
130 μέτρων (ANOVA $P < 0.001$, Πίνακας 3.2.5). Συγκεκριμένα, και στους δύο αυτούς σταθμούς, μεγαλύτερες αφθονίες βρέθηκαν προς το τέλος της άνοιξης και αρχές του καλοκαιριού (Μάιος-Ιούνιος και Ιούλιος) καθώς και το φθινόπωρο (Οκτώβρης-Νοέμβρης και Δεκέμβρης, Σχήμα 3.2.4).

Αντίθετα, οι αφθονίες των ναυπλίων βρέθηκαν να διαφέρουν στατιστικά σημαντικά σε όλους τους σταθμούς (Πίνακας 3.2.5). Όπως φαίνεται και στο Σχήμα

3.2.4, στο σταθμό 2 οι αφθονίες των ναυπλίων ήταν μεγαλύτερες την άνοιξη το καλοκαίρι και το φθινόπωρο και μικρότερες το χειμώνα. Επίσης στο ίδιο σχήμα



Σχήμα 3.2.5. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των κωπηπόδων στους διάφορους σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.



Σχήμα 3.2.6. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των κωπηπόδων ανά 10 cm² επιφάνειας στα διάφορα στρώματα του ιζήματος. Σημειώστε τη διαφορετική κλίμακα των σταθμών.

φαίνεται πως κατά το μήνα Απρίλιο η αναπαραγωγική δραστηριότητα των κωπηπόδων ήταν ιδιαίτερα έντονη μια και κατά το μήνα αυτό οι αφθονίες των ναυπλίων ήταν ιδιαίτερα αυξημένες. Στους τρεις άλλους βαθύτερους σταθμούς, μεγαλύτερες αφθονίες ναυπλίων βρέθηκαν κυρίως τον Ιούνιο και Ιούλιο στους σταθμούς 5 και 7, και τον Απρίλιο στο σταθμό 9. Πιο αναλυτικά, όλες οι αφθονίες των κωπηπόδων παρουσιάζονται στους Πίνακες 3.2.1-3.2.4.

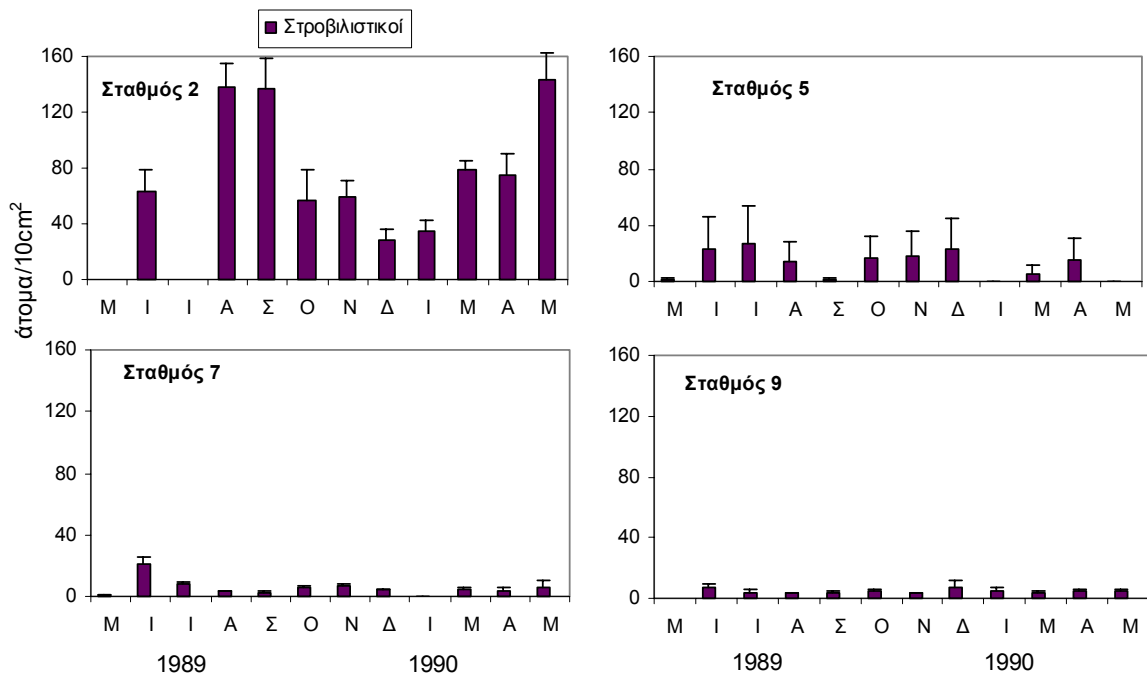
Διαφορές στις αφθονίες των κωπηπόδων βρέθηκαν και συναρτήσεαι του βάθους (ANOVA $P < 0.001$, Πίνακας 3.2.6). Πιο συγκεκριμένα, μεγαλύτερες αφθονίες είχαμε στο σταθμό 2 όπου η μέση ετήσια αφθονία ήταν 70 άτομα/10cm² (Πίνακας 3.2.7, Σχήμα 3.2.5). Στη συνέχεια στον επόμενο σταθμό (σταθμός 5), η μέση ετήσια αφθονία μειώθηκε σε 25 άτομα/10cm² (Πίνακας 3.2.7). Από εκεί και πέρα στους δύο άλλους βαθύτερους σταθμούς η μέση ετήσια αφθονία δεν παρουσίασε άλλες μεταβολές και παρέμεινε ουσιαστικά σταθερή (Σχήμα 3.2.5).

Το κάθετο προφίλ κατανομής των κωπηπόδων μέσα στο ίζημα φαίνεται στο Σχήμα 3.2.6. Σε γενικές γραμμές το επιφανειακό στρώμα (0-2 cm) είχε πάντα τα περισσότερα κωπήποδα ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις (Δεκέμβριος στο σταθμό 2, 5, 7 και Απρίλιος σταθμός 5) είχαμε σημαντικούς αριθμούς και στο δεύτερο στρώμα του ιζήματος (2-4 cm).

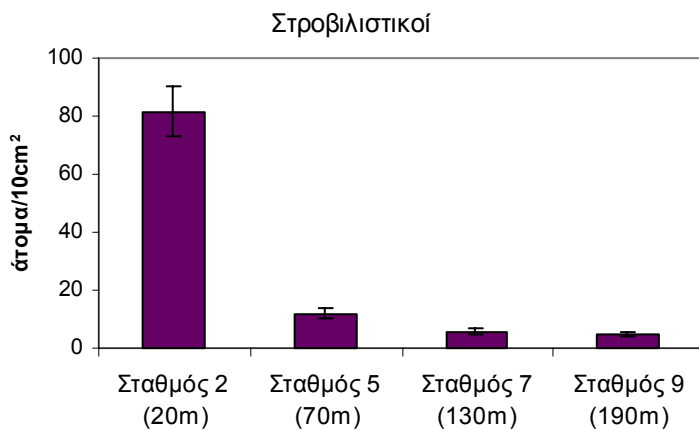
3.2.6 Κατανομή της αφθονίας των στροβιλιστικών πλατυελμίνθων

Εποχικές διαφορές στους στροβιλιστικούς πλατυέλμινθες βρέθηκαν στους σταθμούς 2, 5 και 7 (Πίνακας 3.2.5, ANOVA, $P < 0.001$ για τους σταθμούς 2 και 5, Kruskal-Wallis, $P = 0.02$ για το σταθμό 7). Αντίθετα στο βαθύτερο σταθμό 9 δεν βρέθηκαν εποχικές διαφορές. Στο σταθμό 2 τα αποτελέσματα της ANOVA οφείλονται κυρίως στις μεγαλύτερες αφθονίες που βρέθηκαν την άνοιξη καθώς και το καλοκαίρι (Μάιος '90, και Αύγουστος-Σεπτέμβριος '89, Σχήμα 3.2.7). Στους άλλους δύο σταθμούς ωστόσο θα πρέπει να τονίσουμε πως οι εποχικές διαφορές που έβγαλε η ANOVA δεν οφείλονταν τόσο σε κάποιες αυξημένες αφθονίες αλλά κυρίως στο ότι σε κάποιους μήνες (για παράδειγμα Μάιος και Ιανουάριος στο σταθμό 5, Σχήμα 3.2.7), οι αφθονίες των στροβιλιστικών ήταν είτε πολύ μικρές είτε μηδενικές.

Ως προς το βάθος οι στροβιλιστικοί βρέθηκαν να διαφέρουν μόνο στο σταθμό 2 (Friedman, $P < 0.001$, Πίνακας 3.2.6) όπου η μέση αφθονία ήταν 82 άτομα/10cm² (Πίνακας 3.2.7). Στους άλλους τρεις σταθμούς, η μέση αφθονία μειώθηκε από 12 άτομα/10cm² στο σταθμό 5, σε 6 και 5 άτομα/10cm² στο σταθμό 7 και 9 αντίστοιχα (Πίνακας 3.2.7), χωρίς ωστόσο η μείωση αυτή να είναι στατιστικά σημαντική (Πίνακας 3.2.6, Σχήμα 3.2.8).



Σχήμα 3.2.7. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των στροβιλιστικών ανά 10 cm² επιφάνειας για κάθε δειγματοληπτική εποχή.

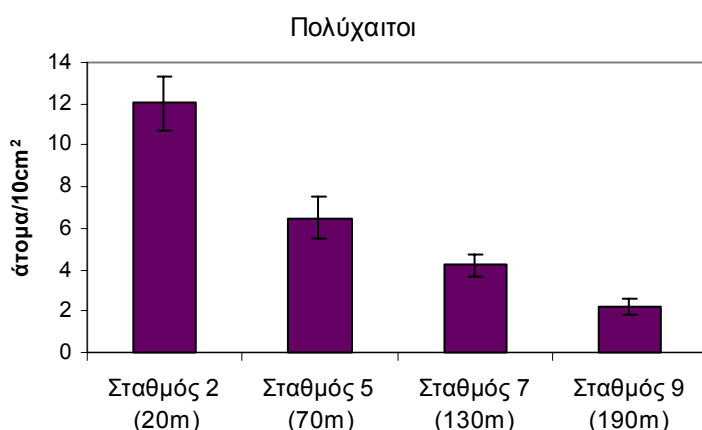


Σχήμα 3.2.8. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των στροβιλιστικών στους διάφορους σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

3.2.7 Κατανομή της αφθονίας διαφόρων άλλων ομάδων

Από τις υπόλοιπες ομάδες, ίσως η πιο σημαντική να ήταν οι πολύχαιτοι (μειοβενθικοί συν τα ανώριμα άτομα των μακροβενθικών πολυχαιτών), οι οποίοι επίσης βρέθηκαν να διαφέρουν στατιστικά σημαντικά τόσο εποχικά (ANOVA $P < 0.05$, Πίνακας 3.2.5), όσο και βαθυμετρικά (Friedman, $P < 0.001$, Πίνακας 3.2.6). Οι αφθονίες των υπολοίπων ομάδων ήταν πολύ χαμηλές με αποτέλεσμα να είναι ιδιαίτερα δύσκολη η διερεύνηση προτύπων κατανομής. Η γενική εικόνα ήταν να υπάρχει σχεδόν σταθερή παρουσία μικρού αριθμού από κινόρυγα, νεμερτίνοους, μειοβενθικά δίθυρα και οστρακάδη σε όλη τη διάρκεια του χρόνου και όλους τους

σταθμούς (Πίνακες 3.2.1-3.2.4). Σχεδόν όλες οι ομάδες εμφάνισαν εποχικές μεταβολές έχοντας μεγαλύτερες αφθονίες κυρίως προς το τέλος της άνοιξης και τις αρχές του καλοκαιριού. Επίσης, ως προς το βάθος η γενική τάση ήταν να μειώνονται σταδιακά οι αφθονίες από το σταθμό 2 προς το βαθύτερο σταθμό 9 (για παράδειγμα πολύχαιτοι, Σχήμα 3.2.9).



Σχήμα 3.2.9.
Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των πολυχαίτων στους διάφορους σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

Τέλος θα πρέπει να αναφερθεί πως σε ορισμένα δείγματα είχαμε και την εμφάνιση ατόμων που ανήκανε στα Βραδύποδα, Πριαπουλοειδή, Γαστερότριχα, Ακάρεα, Ταναϊώδη Ισόποδα και Λορισίφερα. Οι αριθμοί αυτοί υπήρξαν πάντοτε πολύ μικροί, με αποτέλεσμα η συμβολή των παραπάνω ομάδων στις συνολικές αφθονίες να μην ξεπερνάει ποτέ το 0.1%.

3.2.8. Βιομάζα και μέγεθος νηματωδών

Η συνολική μέση ετήσια μειοβενθική βιομάζα μειώνονταν συναρτήσει του βάθους από 0.63 mg/10cm² στο σταθμό 2 σε 0.10 mg/10cm² στο σταθμό 9 (Πίνακες 3.2.8-3.2.11). Οι μεγαλύτερες τιμές για όλους τους σταθμούς, εμφανίζονταν πάντα κατά τους ανοιξιάτικους και τους καλοκαιρινούς μήνες. Έτσι, οι μεγαλύτερες τιμές που παρατηρήθηκαν, ήταν τον Απρίλιο και το Μάιο στο σταθμό 2, όπου η συνολική βιομάζα ήταν 1.06 και 1.07 mg/10cm² αντίστοιχα. Αντίθετα οι μικρότερες τιμές που παρατηρήθηκαν, ήταν τον Ιανουάριο στους σταθμούς 5 και 7, όπου η συνολική μειοβενθική βιομάζα ήταν 0.05 και 0.03 mg/10cm² αντίστοιχα. Το μεγαλύτερο ποσοστό της συνολικής μειοβενθικής βιομάζας αποτελούσαν πάντα οι νηματώδεις, οι οποίοι σε ετήσια βάση, συμμετείχαν με ποσοστό που κυμαίνονταν από 37-58 %.

Μετά τους νηματώδεις, σημαντικότερη ομάδα ήταν τα κωπήποδα, των οποίων το μέσο ετήσιο ποσοστό κυμάνθηκε από 11 έως 19 %. Ειδικά για το ρηχό σταθμό (σταθμός 2), εκτός από τους νηματώδεις και τα κωπήποδα, σημαντική συμβολή στη συνολική μειοβενθική βιομάζα είχαν και οι στροβιλιστικοί πλατυέλμινθες καθώς και οι νεμερτίνοι, των οποίων το μέσο μηνιαίο ποσοστό σε ορισμένες περιπτώσεις έφτασε ακόμα και το 32-33 % (Νοέμβριος για τους στροβιλιστικούς και Μάρτιος για τους νεμερτίνους).

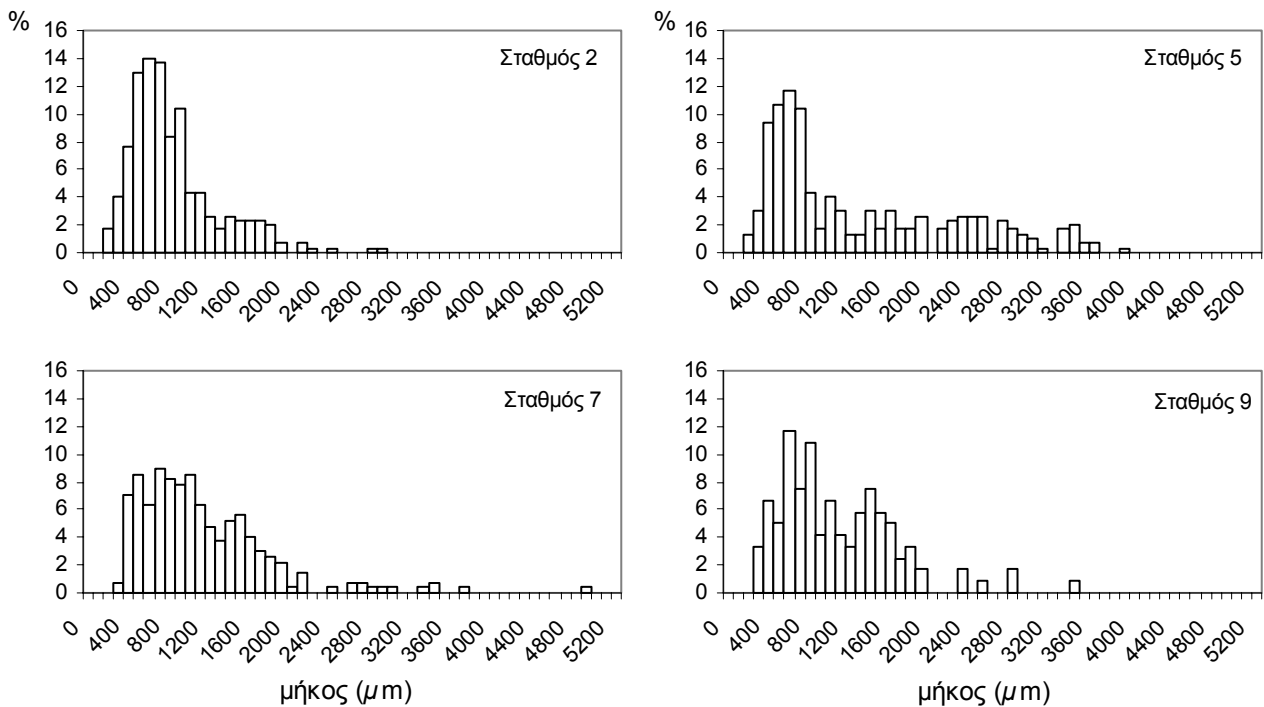
Τα είδη που συνέβαλαν περισσότερο στη συνολική μειοβενθική βιομάζα ήταν τα μεγάλα είδη *Desmodora sp.2*, *Cyartonema n. sp.1*, και *Hopperia sp.1*, των οποίων

Πίνακας 3.2.12. Ποσοστό (%) της συνολικής μειοβενθικής βιομάζας των πιο άφθονων ειδών στην υφαλοκρηπίδα της Κρήτης. Στην πρώτη στήλη φαίνεται σε μg το μέσο ατομικό ξηρό βάρος των διαφόρων ειδών. μ.τ.=μέση τιμή

	1989							1990				μ.τ.
	ξ.β.	Ιούν.	Αύγ.	Σεπ.	Οκτ.	Νοέ.	Δεκ.	Ιαν.	Μάρ.	Απρ.	Μάιος	
Σταθμός 2												
<i>Richtersia coomansi</i>	0,18	8,6	4,7	8,5	8,1	8,8	2,9	3,9	7,6	6,0	1,9	6,1
<i>Richtersia n. sp.6</i>	0,31	3,1	0,5	4,1	14,9	13,9	22,3	1,0	6,5	7,4	7,2	8,1
<i>Molgolaimus turgofrons</i>	0,04	1,5	0,2	0,7	2,3	0,5	1,0	0,4	0,8	1,2	0,9	0,9
<i>Desmodora sp.2</i>	1,07	6,3	3,8	23,8	33,6	0,0	12,3	25,0	3,6	11,7	7,5	12,8
<i>Paracomesoma dubium</i>	0,24	4,7	1,0	0,3	3,5	2,3	3,6	0,9	1,0	4,0	2,9	2,4
<i>Paralongicyatholaimus minutus</i>	0,09	0,1	6,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,7
Σταθμός 5												
<i>Cyartonema n. sp.1</i>	0,40	11,7	24,4	65,7	25,3	25,5	8,7	32,8	16,6	28,8	15,7	25,5
<i>Sabatieria sp.1</i>	0,08	0,9	1,4	4,2	1,5	2,4	3,3	0,2	2,2	2,2	1,3	2,0
<i>Hopperia sp.1</i>	0,68	2,6	5,0	29,7	6,1	5,0	5,5	48,4	4,1	4,5	10,2	12,1

το ατομικό ξηρό βάρος ήταν 1.07, 0.40 και 0.68 μg αντίστοιχα (Πίνακας 3.2.12). Η συμμετοχή τους στη συνολική βιομάζα κυμάνθηκε κατά μέσο όρο στη διάρκεια του χρόνου από 12.1 έως 25.5 %. Αντίθετα, τα πολύ άφθονα αλλά και πολύ μικρότερα είδη *Richtersia coomansi*, *Richtersia n. sp.6*, και *Molgolaimus turgofrons*, συνέβαλαν σε πολύ μικρότερο βαθμό στη συνολική μειοβενθική βιομάζα. Η συνολική συμμετοχή αυτών των ειδών κυμάνθηκε κατά μέσο όρο από 0.9 έως 8.1 %.

Όλα τα ιστογράμματα σχετικών συχνοτήτων του μήκους των νηματωδών εμφανίζουν ασυμμετρία με μια τάση στρέβλωσης προς μεγαλύτερα μήκη (Σχήμα 3.2.10). Το μέσο ατομικό μήκος των νηματωδών κυμάνθηκε από 793.1 μm στο σταθμό 2 έως 1239.3 μm στο σταθμό 5 (Πίνακας 3.2.13). Η αντιπροσωπευτική κλάση μεγέθους για όλους τους σταθμούς ήταν η κλάση 600-700 μm , με την εξαίρεση του σταθμού 7 όπου η αντιπροσωπευτική κλάση ήταν η κλάση 700-800 μm . Στο σταθμό 5, πολύ μεγάλο ποσοστό νηματωδών ήταν μεγαλύτερο από 1000 μm



Σχήμα 3.2.10. Ιστογράμματα σχετικών συχνοτήτων του μήκους των νηματωδών στους διάφορους σταθμούς της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης.

καταλαμβάνοντας σχεδόν ομοιόμορφα όλες τις κλάσεις μέχρι και τα 3600 μm (Σχήμα 3.2.10). Το γεγονός αυτό οφείλεται στη σχεδόν ολοκληρωτική κυριαρχία του είδους *Cyartonema n. sp.1* στο σταθμό αυτό (μέσο ετήσιο ποσοστό 18 %). Χαρακτηριστικό είναι πως από τους νηματώδεις που μετρήθηκαν για τον υπολογισμό της βιομάζας, το μεγαλύτερο άτομο που βρέθηκε είχε μήκος το οποίο άγγιζε σχεδόν τα 5 χιλιοστά (4890 μm) και ανήκε στο συγκεκριμένο είδος.

Πίνακας 3.2.13. Συγκεντρωτικός πίνακας με τα χαρακτηριστικά του μήκους των νηματωδών στο Αιγαίο. * Όλοι οι υπολογισμοί έγιναν με δείγμα περίπου 300 ατόμων από κάθε σταθμό, εκτός από τον γεωμετρικό μέσο, ο οποίος υπολογίστηκε για 100 τυχαία επιλεγμένα άτομα. Όλες οι τιμές είναι σε μm .

	Σταθμός 2	Σταθμός 5	Σταθμός 7	Σταθμός 9
Μέση τιμή	793,8	1239,3	1076,1	1032,1
Αριθμητικός μέσος	675,0	790,0	940,0	915,0
Γεωμετρικός μέσος *	709,2	990,1	928,2	912,1
Τυπικό σφάλμα	25,5	53,7	38,9	52,3
Τυπική απόκλιση	441,2	930,1	639,2	572,7
Ελάχιστο	170,0	160,0	280,0	290,0
Μέγιστο	2830,0	3810,0	4890,0	3340,0

3.3 Δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών

Η σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών χρησιμοποιήθηκε για να ελεγχθούν οι παρακάτω υποθέσεις:

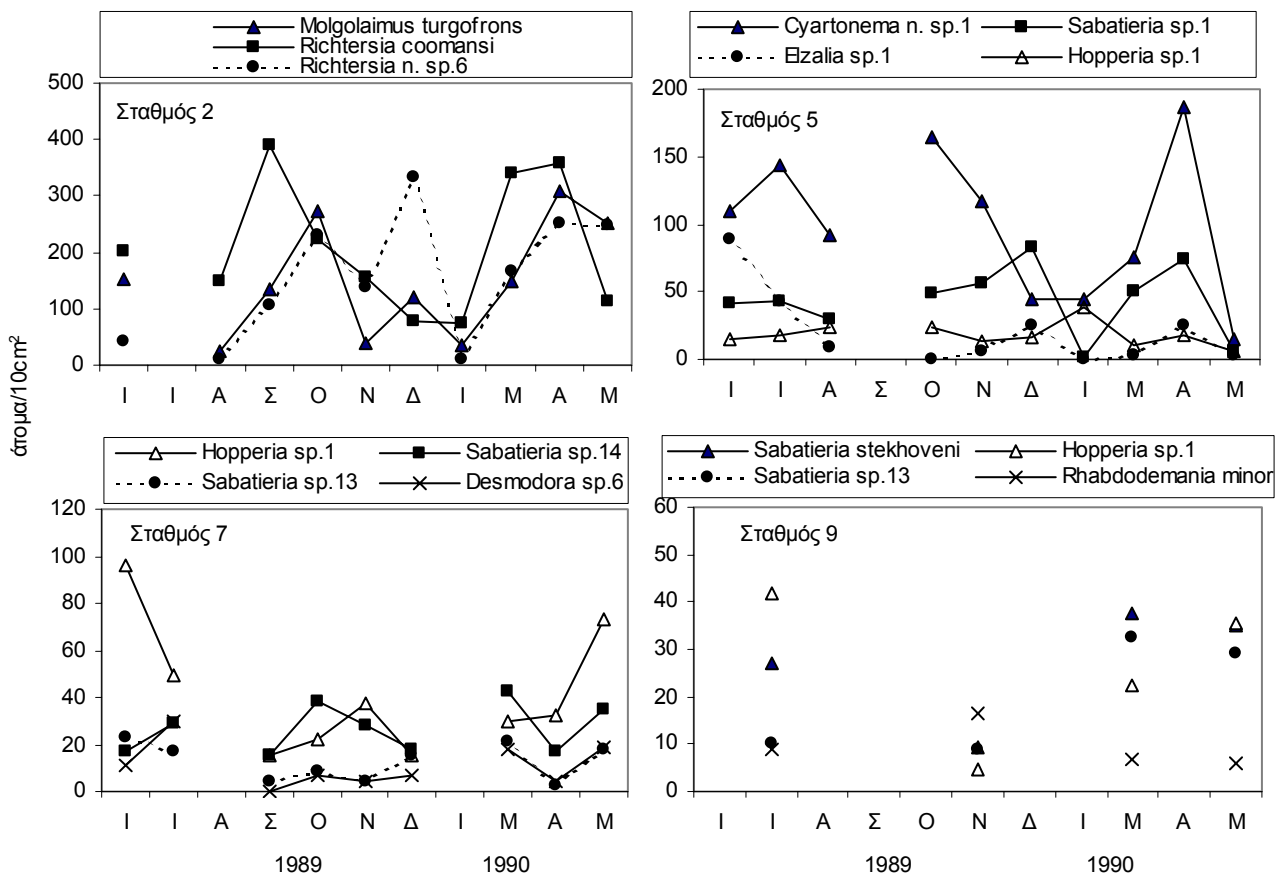
- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης *a* κατά την περίοδο της άνοιξης δεν συσχετίζονται με μεταβολές στις αφθονίες των πιο χαρακτηριστικών ειδών των νηματωδών
- Μεταβολές στις τιμές διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων (τύπος υποστρώματος, ποιότητα και ποσότητα τροφής) δεν συσχετίζονται με μεταβολές στη σύνθεση των ειδών που ζουν κοντά στην επιφάνεια του ιζήματος και των ειδών που ζουν κάτω από αυτήν

3.3.1. Οριζόντιες μεταβολές

Συνολικά, προσδιορίστηκαν 6970 άτομα νηματωδών τα οποία ανήκαν σε 278 είδη, 37 οικογένειες και 119 διαφορετικά γνωστά γένη. Επίσης, 10 άτομα δεν κατέστη δυνατόν να τοποθετηθούν σε κάποιο από τα γνωστά γένη. Στο σύνολο των ατόμων που προσδιορίστηκαν, τα επτά πιο άφθονα είδη, συγκεκριμένα τα μικρά *Ruchtersia coomansi* και *Richtersia n. sp.6* μαζί με τα μεγαλύτερα *Cyartonema n. sp.1*, *Hopperia sp.1*, *Sabatieria sp.1*, *Sabatieria sp.14* και *Molgolaimus turgofrons* αποτέλεσαν το 39% της συνολικής αφθονίας.

Στο ρηχό σταθμό των 20 μέτρων βρέθηκαν συνολικά 154 διαφορετικά είδη τα οποία ανήκαν σε 89 γένη και 32 οικογένειες. Από αυτά τα τρία πιο άφθονα είδη (*Ruchtersia coomansi*, *Molgolaimus turgofrons* και *Richtersia n. sp.6*) είχαν ποσοστό συμμετοχής 14%, 9% και 9% αντίστοιχα, αποτελώντας συνολικά το 32% της συνολικής αφθονίας του συγκεκριμένου σταθμού (Πίνακας 3.3.1). Μια σημαντική ιδιαιτερότητα του σταθμού αυτού ήταν η κατανομή του είδους *Paralongicyatholaimus minutus*, πέμπτου σε σειρά αφθονίας με ποσοστό συμμετοχής 5%. Συγκεκριμένα, και ενώ όλα τα υπόλοιπα άφθονα είδη είχαν μια σταθερή παρουσία μέσα στο χρόνο, το είδος αυτό είχε μέσα στον Αύγουστο μια από τις υψηλότερες τιμές αφθονίας για να εξαφανιστεί στη συνέχεια τελείως όλο τον υπόλοιπο χρόνο (φθινόπωρο-χειμώνα) μέχρι την εκ νέου εμφάνισή του την επόμενη άνοιξη (Πίνακας 3.3.1). Από τα τρία πιο άφθονα είδη του σταθμού, το πρώτο και το

τρίτο (*Richtersia coomansi*, και *Molgolaimus turgofrons*) παρουσίασαν ένα παρόμοιο πρότυπο κατανομής. Συγκεκριμένα, ο πληθυσμός τους παρουσίασε δυο αιχμές, μία το φθινόπωρο κατά τους μήνες Σεπτέμβριο και Οκτώβριο και μία δεύτερη την άνοιξη κατά τους μήνες Μάρτιο και Απρίλιο (Σχήμα 3.3.1). Στις ενδιάμεσες περιόδους οι πληθυσμοί των ειδών αυτών ήταν αρκετά πιο μειωμένοι. Το δεύτερο σε αφθονία είδος (*Richtersia n. sp.6*) κατάφερε να αυξήσει τον πληθυσμό του μόνο προς το τέλος του φθινοπώρου και αφού είχε ήδη αρχίσει η φθίνουσα πορεία του συγγενικού του είδους *Richtersia coomansi*. Αποτέλεσμα ήταν η αιχμή του είδους αυτού να παρουσιαστεί λίγο αργότερα και συγκεκριμένα στην αρχή του χειμώνα κατά το μήνα Δεκέμβριο (Σχήμα 3.3.1). Στη συνέχεια είχαμε και εδώ μια απότομη μείωση κατά τη διάρκεια του χειμώνα για να παρουσιαστεί και πάλι μια σημαντική αύξηση του πληθυσμού φθάνοντας σε μια δεύτερη αιχμή κατά τη διάρκεια της άνοιξης (Μάρτιος-Απρίλιος). Και στις τρεις αυτές περιπτώσεις οι εποχικές αυτές διαφορές, βρέθηκαν να είναι και στατιστικά σημαντικές (χ^2 , $P < 0.001$).



Σχήμα 3.3.1. Διάγραμμα κατανομής των πιο άφθονων ειδών του κάθε σταθμού στη διάρκεια του χρόνου. (Σημειώστε τη διαφορετική κλίμακα των σταθμών).

Πίνακας 3.3.1. Κατανομή των 20 πιο άφθονων ειδών (άτομα/10cm²) του σταθμού 2 κατά την διάρκεια του χρόνου.

Είδη	1989						1990				Σύνολο	%	% Αθροιστικά
	Ιούν.	Αύγ.	Σεπ.	Οκτ.	Νοέ.	Δεκ.	Ιαν.	Μάρ.	Απρ.	Μάιος			
<i>Richtersia coomansi</i>	203	148	389	222	156	77	74	339	359	113	2079	14	14
<i>Richtersia n. sp.6</i>	42	10	107	231	140	334	10	166	253	248	1542	11	25
<i>Molgolaimus turgofrons</i>	153	23	135	272	39	121	36	148	308	251	1485	10	35
<i>Desmodora sp.2</i>	25	20	182	152	0	54	78	27	117	75	728	5	40
<i>Paracomeseoma dubium</i>	82	24	12	71	30	71	12	32	178	128	639	4	45
<i>Paralongicyatholaimus minutus</i>	2	387	0	0	0	0	0	0	62	5	456	3	48
<i>Metachromadora sp.1</i>	2	54	5	39	112	12	10	51	70	37	391	3	51
<i>Promonhystera sp.1</i>	8	17	0	15	19	0	17	32	173	95	375	3	53
<i>Marylinia sp.1</i>	8	16	0	51	0	83	10	29	7	94	296	2	55
<i>Metadesmolaimus sp.5</i>	30	20	2	35	9	82	5	44	5	57	288	2	57
<i>Microlaimus sp.2</i>	6	34	44	38	47	9	16	0	33	47	275	2	59
<i>Cyartonea germanicum</i>	22	10	30	50	10	37	13	17	57	0	245	2	61
<i>Sabatieria elongata</i>	15	0	14	13	3	3	0	38	45	113	243	2	63
<i>Sabatieria pulchra</i>	0	2	7	2	13	0	95	52	0	66	237	2	64
<i>Ptycholaimellus ponticus</i>	39	2	14	2	0	19	11	6	67	52	213	1	66
<i>Richtersia spicana</i>	0	102	0	0	32	18	0	19	33	5	209	1	67
<i>Halanonchus sp.1</i>	37	0	51	13	11	0	5	10	50	19	195	1	69
<i>Viscosia sp.1</i>	17	0	0	13	8	36	0	19	0	98	192	1	70
<i>Metachromadora sp.5</i>	13	4	12	0	0	6	1	16	37	91	179	1	71
<i>Metachromadora sp.8</i>	8	0	16	7	18	0	16	10	50	47	171	1	72

Πίνακας 3.3.2. Κατανομή των 20 πιο άφθονων ειδών (άτομα/10cm²) του σταθμού 5 κατά την διάρκεια του χρόνου.

Είδη	1989						1990				Σύνολο	%	% Αθροιστικά
	Ιούν.	Ιούλ.	Αύγ.	Οκτ.	Νοέ.	Δεκ.	Ιαν.	Μάρ.	Απρ.	Μάιος			
<i>Cyartonea n. sp.1</i>	110	143	92	164	118	44	45	76	186	14	992	18	18
<i>Sabatieria sp.1</i>	42	43	30	49	57	83	1	51	74	6	436	8	26
<i>Eizalia sp.1</i>	88	43	9	0	6	26	0	3	25	3	203	4	29
<i>Hopperia sp.1</i>	14	17	24	23	14	16	39	11	17	6	182	3	33
<i>Ptycholaimellus ponticus</i>	8	59	10	28	57	1	1	0	4	1	169	3	36
<i>Terschellingia longicaudata</i>	27	35	11	8	25	0	14	41	4	2	168	3	39
<i>Pselionema sp.5</i>	1	75	0	9	26	21	3	10	13	4	162	3	42
<i>Metachromadora longilaima</i>	27	50	5	16	12	10	1	10	20	6	158	3	45
<i>Pselionema richardi</i>	49	8	0	8	31	21	2	3	25	1	147	3	47
<i>Dorylaimopsis mediterranea</i>	0	0	25	43	0	15	1	10	42	5	142	3	50
<i>Tricoma sp.1</i>	78	0	0	27	12	5	0	0	4	4	131	2	52
<i>Comesa sp.2</i>	7	2	28	2	15	21	3	27	12	1	120	2	54
<i>Molgolaimus turgofrons</i>	8	16	10	23	12	25	0	17	2	2	117	2	56
<i>Leptolaimus sp.5</i>	11	35	9	7	25	6	1	4	6	2	105	2	58
<i>Minolaimus sp.2</i>	18	8	0	21	6	26	1	7	11	1	100	2	60
<i>Odontophora sp.5</i>	0	19	5	27	6	11	3	19	5	2	97	2	62
<i>Diplopeteloides sp.2</i>	76	0	0	7	0	6	0	0	2	0	91	2	63
<i>Halalaimus sp.1</i>	12	10	14	1	19	5	0	0	17	4	82	1	65
<i>Molgolaimus lazonus</i>	8	8	9	0	19	26	0	3	0	0	74	1	66
<i>Sabatieria sp.10</i>	8	8	19	1	1	6	0	7	13	6	69	1	68

Πίνακας 3.3.3. Κατανομή των 20 πιο άφθονων ειδών (άτομα/10cm²) του σταθμού 7 κατά την διάρκεια του χρόνου.

Είδη	1989						1990			Σύνολο	%	% Αθροιστικά
	Ιούν.	Ιούλ.	Σεπ.	Οκτ.	Νοέ.	Δεκ.	Μάρ.	Απρ.	Μάιος			
Hopperia sp.1	96	49	15	22	37	16	29	33	73	370	13	13
Sabatieria sp.14	17	29	15	38	28	18	42	17	35	240	9	22
Sabatieria sp.13	23	17	4	9	4	15	21	3	18	114	4	26
Desmodora sp.6	11	29	0	7	4	7	18	5	19	100	4	30
Sabatieria stekhoveni	15	14	4	12	5	4	15	17	4	90	3	33
Cyartonea n. sp.1	11	12	6	2	20	0	0	0	16	68	2	35
Setosabatieria hilarula	0	29	9	5	0	1	9	5	6	65	2	38
Molgolaimus lazonus	0	0	10	2	41	5	0	5	0	64	2	40
Rhabdodemanina minor	5	15	24	1	6	2	4	0	7	64	2	42
Pselionema sp.5	17	3	1	5	4	5	6	2	18	62	2	44
Halalaimus sp.1	15	16	0	10	0	5	3	0	13	61	2	47
Elzalia sp.1	19	15	1	4	8	8	4	1	1	61	2	49
Syringolaimus sp.1	6	18	0	8	1	8	6	13	0	61	2	51
Halichoanolaimus sp.1	8	1	4	7	20	3	3	8	0	55	2	53
Desmodora tenuispiculum	7	7	0	1	7	5	20	3	4	53	2	55
Minolaimus sp.2	0	15	9	1	4	4	9	5	6	52	2	57
Pierrickia decasetosa	21	5	0	6	0	0	8	4	0	43	2	58
Parasphaerolaimus paradoxus	3	26	1	4	0	0	3	2	4	43	2	60
Halichoanolaimus dolichurus	3	2	9	6	3	1	3	5	7	41	1	61
Monhystera sp.10	1	19	1	0	11	2	4	1	0	39	1	63

Πίνακας 3.3.4. Κατανομή των 20 πιο άφθονων ειδών (άτομα/10cm²) του σταθμού 9 στους 4 μήνες όπου προσδιορίστηκαν οι νηματώδεις..

Είδη	1989		1990		Σύνολο	%	% Αθροιστικά
	Ιούλ.	Νοέ.	Μάρ.	Μάιος			
Sabatieria stekhoveni	27	9	38	35	109	15	15
Hopperia sp.1	42	5	22	35	105	14	29
Sabatieria sp.13	10	9	33	29	81	11	40
Rhabdodemanina minor	9	16	7	6	38	5	45
Sabatieria sp.2	1	4	7	11	22	3	48
Desmodora sp.6	13	1	3	3	21	3	51
Setosabatieria hilarula	16	1	1	1	18	2	53
Desmodora sp.3	1	9	6	2	17	2	55
Viscosia sp.4	17	0	0	0	17	2	58
Syringolaimus sp.1	8	3	6	0	16	2	60
Pselionema sp.5	0	8	2	2	13	2	62
Amphimonhystrella megastoma	0	0	7	5	12	2	63
Halichoanolaimus dolichurus	1	0	7	3	12	2	65
Sphaerolaimus sp.4	1	4	4	3	12	2	66
Synonchiella sp.1	1	10	0	0	12	2	68
Elzalia sp.1	3	4	3	2	11	2	70
Desmodora tenuispiculum	3	1	5	2	11	1	71
Chromadorella sp.1	0	7	0	2	9	1	72
Halalaimus sp.1	6	0	0	2	8	1	73
Longicyatholaimus sp.2	0	1	4	2	7	1	74

Στο σταθμό 5 των 70 μέτρων, βρέθηκαν συνολικά 128 διαφορετικά είδη τα οποία ανήκαν σε 79 γένη και 29 οικογένειες. Εδώ τα σημαντικά είδη ήταν τελείως διαφορετικά από εκείνα του ρηχότερου σταθμού (Πίνακας 3.3.2). Στο σταθμό αυτό είχαμε μια ισχυρή κυριαρχία ενός μόνο είδους (*Cyartonema n. sp.1*), το οποίο από μόνο του αποτέλεσε το 18% της συνολικής αφθονίας. Σημαντική αλλά σαφώς μικρότερη συμμετοχή είχαν επίσης τα είδη *Sabatieria sp.1*, *Elzalia sp.1* και *Hopperia sp.1* με ποσοστά συμμετοχής 8%, 4% και 3% αντίστοιχα (Πίνακας 3.3.2). Στο Σχήμα 3.3.1 βλέπουμε πως και στο σταθμό αυτό είχαμε έντονη εποχικότητα (χ^2 , $P < 0.001$), με το είδος *Cyartonema .n sp.1*, να εμφανίζει τρία μέγιστα στη διάρκεια του χρόνου, ήτοι το καλοκαίρι (Ιούλιο), το φθινόπωρο (Οκτώβρη) καθώς και την άνοιξη (Απρίλιο). Το είδος *Sabatieria sp.1*, εμφάνισε ένα παρόμοιο πρότυπο με τη διαφορά ότι τα μέγιστα αυτή τη φορά ήταν μονάχα δύο και συγκεκριμένα το μήνα Δεκέμβριο και Απρίλιο. Τα υπόλοιπα είδη (*Elzalia sp.1* και *Hopperia sp.1*), παρουσίασαν μια πιο ομοιόμορφη κατανομή στη διάρκεια του χρόνου με μοναδική εξαίρεση την αύξηση, κατά το μήνα Ιούνιο του καλοκαιριού, της αφθονίας του είδους *Elzalia sp.1* (Σχήμα 3.3.1). Όλες οι παραπάνω εποχικές μεταβολές στις αφθονίες βρέθηκαν να είναι και στατιστικά σημαντικές (χ^2 , $P < 0.001$).

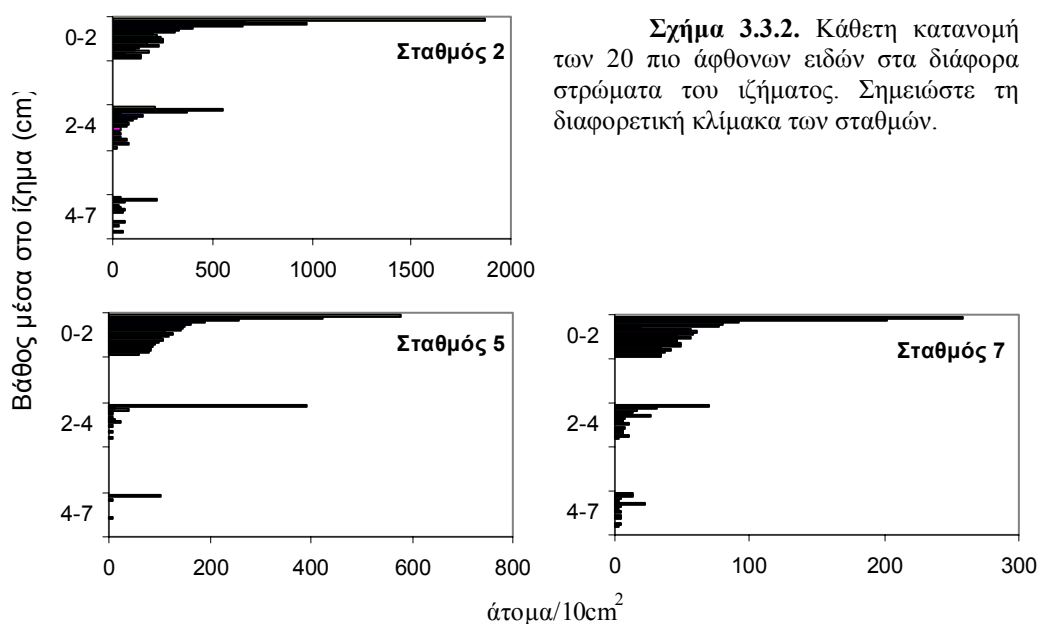
Στο σταθμό 7 των 130 μέτρων, βρέθηκαν συνολικά 163 διαφορετικά είδη τα οποία ανήκαν σε 91 γένη και 30 οικογένειες. Και εδώ είχαμε επίσης μια σχετικά ισχυρή κυριαρχία ενός είδους (*Hopperia sp.1*) με ποσοστό συμμετοχής 13% (Πίνακας 3.3.3). Εξίσου σημαντικά αλλά με μικρότερες αφθονίες ήταν τα είδη *Sabatieria sp.14*, *Sabatieria sp.13* και *Desmodora sp.6* με ποσοστά συμμετοχής 9%, 4% και 4% αντίστοιχα. Τα τέσσερα αυτά είδη αποτέλεσαν συνολικά το 30% της συνολικής αφθονίας του σταθμού. Και εδώ είχαμε έντονη εποχικότητα με το κυρίαρχο είδος *Hopperia sp.1*, να εμφανίζει τις υψηλότερες αφθονίες προς το τέλος της άνοιξης αρχές καλοκαιριού (Μάιος-Ιούνιος), καθώς και κατά το μήνα Νοέμβρη του φθινοπώρου (Σχήμα 3.3.1). Το ίδιο περίπου πρότυπο κατανομής παρουσίασε και το δεύτερο σε αφθονία είδος (*Sabatieria sp.14*), ενώ τα άλλα δύο είδη παρουσίασαν μια πιο ομοιόμορφη κατανομή σε όλη τη διάρκεια του έτους (Σχήμα 3.3.1). Και εδώ σε όλες της περιπτώσεις οι διαφορές αυτές αποδείχτηκαν πως είναι και στατιστικά σημαντικές (χ^2 , $P < 0.001$).

Τέλος στο σταθμό 9 των 190 μέτρων, βρέθηκαν συνολικά 116 διαφορετικά είδη τα οποία ανήκαν σε 67 γένη και 25 οικογένειες. Θα πρέπει όμως να επισημάνουμε

εδώ, πως από το σταθμό αυτό προσδιορίστηκαν οι νηματώδεις από τέσσερις μόνο μήνες, ένας από κάθε εποχή του χρόνου (Πίνακας 3.3.4). Το κύριο χαρακτηριστικό του σταθμού αυτού είναι πως η βασική σύνθεση των πιο άφθονων ειδών είναι παρόμοια με αυτήν του προηγούμενου σταθμού. Έτσι, ανάμεσα στα πιο άφθονα είδη βρίσκονται και πάλι τα είδη *Sabatieria stekhoveni*, *Hopperia sp.1* και *Sabatieria sp.13*, τα οποία και τα τρία μαζί αποτέλεσαν περίπου το 40% της συνολικής αφθονίας. Και εδώ είχαμε έντονη εποχικότητα, αν και είναι πιο δύσκολο να βγουν κάποια συμπεράσματα εξαιτίας του μικρού αριθμού μηνών που αναλύθηκαν. Είναι πάντως χαρακτηριστικό πως οι εποχικές μεταβολές των κοινών με το σταθμό 7 ειδών, για παράδειγμα *Hopperia sp.1* και *Sabatieria stekhoveni*, παρουσίασαν ένα παρόμοιο πρότυπο μεταβολών των αφθονιών τους (Σχήμα 3.3.1).

3.3.2 Κατακόρυφες μεταβολές μέσα στο ίζημα

Όπως ήταν αναμενόμενο, τα περισσότερα είδη και στους τρεις σταθμούς ήταν



πιο άφθονα στο επιφανειακό στρώμα (Σχήμα 3.3.2). Όπως φαίνεται και στον Πίνακα 3.3.5, το ποσοστό αυτό στις περισσότερες περιπτώσεις ήταν πολύ υψηλό ξεπερνώντας το 70-90% της συνολικής αφθονίας των ειδών. Αντίθετα, σπάνιες ήταν οι περιπτώσεις όπου είχαμε είδη με μέγιστη αφθονία σε βαθύτερα στρώματα.

Πίνακας 3.3.5. Ποσοστό συμμετοχής των 50 πιο αφθονων ειδών στα διάφορα στρώματα του ιζήματος. Με την γραμμοσκίαση παρουσιάζεται το μεγαλύτερο ποσοστό.

	Σταθμός 2			Σταθμός 5			Σταθμός 7				
	Βάθος μέσα στο ίζημα (cm)	0-2	2-4	4-7	Βάθος μέσα στο ίζημα (cm)	0-2	2-4	4-7	Βάθος μέσα στο ίζημα (cm)	0-2	2-4
Richtersia coomansi	88	10	2	Cyartonema sp.1	54	37	9	Hopperia sp.1	76	20	4
Molgolaimus turgofrons	46	38	16	Sabatieria sp.1	96	3	1	Sabatieria sp.14	82	13	5
Richtersia n. sp.6	70	26	4	Hopperia sp.1	85	13	2	Sabatieria sp.13	82	14	3
Desmodora sp.2	94	5	0	Terschellingia longicaudata	94	5	1	Sabatieria stekhoveni	83	14	3
Paracomosoma dubium	68	26	6	Dorylaimopsis mediterranea	96	4	0	Desmodora sp.6	85	12	3
Paralongicyatholaimus minutus	67	24	9	Metachromadora longilaima	97	3	1	Cyartonema n. sp.1	28	39	33
Metachromadora sp.1	67	21	12	Pselionema sp.5	95	4	1	Rhabdodemia minor	83	11	7
Metadesmolaimus sp.5	62	23	15	Elzalia sp.1	93	7	0	Molgolaimus lazonus	91	8	1
Sabatieria pulchra	69	26	5	Comesa sp.2	80	18	2	Syringolaimus sp.1	88	8	5
Promonhystera sp.1	76	21	3	Ptycholaimellus ponticus	97	2	1	Setosabatieria hilarula	76	18	6
Microilaimus sp.2	81	14	5	Pselionema richardi	94	5	1	Halichoanolaimus sp.1	98	2	0
Marilynia sp.1	88	10	2	Molgolaimus turgofrons	91	2	7	Elzalia sp.1	81	13	7
Cyartonema germanicum	61	16	23	Tricoma sp.1	98	1	1	Pselionema sp.5	82	12	7
Richtersia spicana	95	3	2	Odontophora sp.5	91	7	2	Minolaimus sp.2	87	12	1
Ptycholaimellus ponticus	64	19	17	Sabatieria sp.10	95	4	1	Halalaimus sp.1	88	12	0
Sabatieria elongata	58	34	7	Leptolaimus sp.5	94	5	1	Halichoanolaimus dolichurus	71	22	8
Halanonchus sp.1	92	5	3	Halalaimus sp.1	93	7	1	Desmodora tenuispiculum	88	7	5
Odontophora sp.3	33	41	26	Minolaimus sp.2	94	5	1	Pierrickia decasetosa	96	2	2
Metachromadora sp.8	86	6	9	Sabatieria sp.14	93	5	1	Terschellingia longicaudata	94	4	2
Viscosia sp.1	88	12	0	Cheironchus sp.1	91	7	1	Terschellingia sp.5	96	4	0
Metachromadora sp.5	21	57	22	Molgolaimus lazonus	100	0	0	Marilynia sp.1	83	17	0
Sabatieria ornata	98	2	0	Sphaerolaimus sp.2	96	4	0	Parasphaerolaimus paradoxus	98	2	0
Leptonemella sp.1	31	35	35	Rhabdodemia minor	92	8	0	Monhystera sp.10	59	22	19
Anticoma stekhoveni	93	7	0	Diplopeltoides sp.2	94	5	1	Mesacanthion sp.1	88	4	8
Gonionchus sp.2	0	77	23	Southerniella sp.1	96	4	0	Sphaerolaimus sp.4	90	5	6
Minolaimus sp.2	55	3	42	Pomponema multipapilatum	91	9	0	Pomponema multipapilatum	95	5	0
Microilaimus sp.4	70	16	14	Diplopeltoides ornatus	96	3	1	Amphimonhystrella megastoma	68	26	6
Hopperia sp.1	68	22	10	Mesacanthion sp.1	98	2	0	Synonchiella sp.1	81	19	0
Viscosia glabra	84	10	6	Oxystomina sp.4	92	8	0	Diplopeltoides sp.2	93	0	7
Dichromadora sp.1	84	7	9	Bolbolaimus sp.1	93	6	1	Chromadorella sp.1	85	11	3
Setosabatieria hilarula	97	3	0	Daptonema sp.5	81	15	4	Pselionema sp.2	76	3	21
Desmodora sp.6	76	18	6	Richtersia spicana	98	2	0	Sabatieria sp.1	81	15	4
Nannolaimus sp.1	34	33	32	Leptolaimoides tubulosus	91	9	0	Halalaimus sp.5	93	3	4
Metalinhomoeus sp.1	69	15	16	Richtersia coomansi	80	7	12	Longicyatholaimus sp.2	100	0	0
Monoposthia mirabilis	85	12	3	Halalaimus sp.5	97	3	0	Oxystomina sp.6	100	0	0
Sabatieria sp.3	88	12	0	Neochromadora sp.2	97	3	0	Spilophorella sp.2	89	7	4
Dichromadora sp.2	92	8	0	Daptonema sp.2	87	13	0	Terschellingia sp.3	100	0	0
Metalinhomoeus longiseta	29	51	20	Actinonema sp.1	94	6	0	Marilynia sp.3	100	0	0
Metadesmolaimus sp.6	87	9	4	Metadesmolaimus sp.3	94	6	0	Sphaerolaimus sp.1	88	12	0
Daptonema sp.6	62	25	13	Terschellingia sp.4	94	6	0	Metalinhomoeus sp.3	96	4	0
Paralinhomoeus sp.1	64	5	31	Desmodora tenuispiculum	95	3	2	Crenopharynx sp.2	100	0	0
Pselionema sp.3	50	32	19	Paramonhystera sp.2	97	3	0	Aegialolaimus sp.3	85	5	11
Metalinhomoeus sp.3	18	63	20	Desmodora sp.6	78	18	4	Sabatieria sp.2	52	42	6
Metachromadora sp.6	73	12	15	Richtersia n. sp.6	81	9	10	Camacolaimus sp.1	72	5	23
Spilophorella sp.1	94	6	0	Viscosia sp.1	82	16	2	Anticoma stekhoveni	74	20	6
Mesacanthion sp.1	76	24	0	Nannolaimus sp.1	63	23	14	Viscosia sp.1	78	16	6
Leptolaimus sp.4	76	18	5	Sabatieria sp.13	87	13	0	Actinonema sp.1	79	21	0
Chromadorita sp.1	100	0	0	Richtersia mediterranea	90	10	0	Oxystomina sp.2	100	0	0
Dasynemoides sp.1	21	55	24	Linhystera problematica	69	25	7	Viscosia sp.4	82	11	6
Dasynemoides sp.2	21	48	30	Monhystera sp.3	93	7	0	Litinium sp.1	43	29	27

Συγκεκριμένα (Πίνακας 3.3.5), μεταξύ των πενήντα πιο αφθονων ειδών, βαθύτερη κατανομή είχαν μόνο 8 είδη στο σταθμό των 20 μέτρων, ενώ στους άλλους δύο σταθμούς όλα τα είδη, με τη μοναδική εξαίρεση του είδους *Cyartonema n. sp.1*, στο σταθμό 7, παρουσίασαν τη μέγιστη αφθονία τους στο επιφανειακό στρώμα του

ιζήματος. Χαρακτηριστικό είναι πως το συγκεκριμένο είδος, το οποίο σημειωτέων απουσίαζε εντελώς από το σταθμό των 20 μέτρων, αν και πιο άφθονο στο επιφανειακό στρώμα του σταθμού 5 είχε ωστόσο μια πιο ομοιόμορφη κατανομή μέσα στο ίζημα παρουσιάζοντας υψηλές αφθονίες και στο υπό-επιφανειακό στρώμα των 2-4 cm (Πίνακας 3.3.5).

3.4 Πρότυπα των λειτουργικών τύπων των νηματωδών

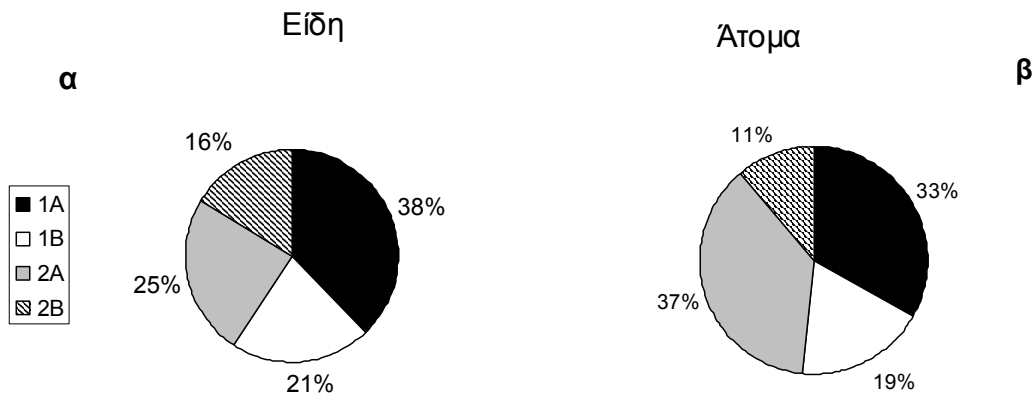
Οι νηματώδεις, αποτελούν μια πολυπληθή και ιδιαίτερα σημαντική ομάδα μεταζώων, αποτελούμενη από μεγάλο αριθμό ειδών πολλά από τα οποία είναι σπάνια. Εξαιτίας της σπανιότητας αυτής η συγκέντρωση οικολογικών πληροφοριών για τα είδη αυτά είναι ιδιαίτερα δύσκολη και πολλές φορές αδύνατη. Μια λύση στο πρόβλημα αυτό είναι να συνδυάσει κανείς τα είδη με κοινά λειτουργικά χαρακτηριστικά, σχηματίζοντας έτσι κοινούς λειτουργικούς τύπους. Λειτουργικοί τύποι, είναι ομάδες ειδών με κοινά μορφολογικά χαρακτηριστικά τα οποία παίζουν (ή πιστεύεται ότι παίζουν) κοινό οικολογικό ρόλο.

Οι λειτουργικοί τύποι των νηματωδών, χρησιμοποιήθηκαν για να ελεγχθούν οι παρακάτω υποθέσεις:

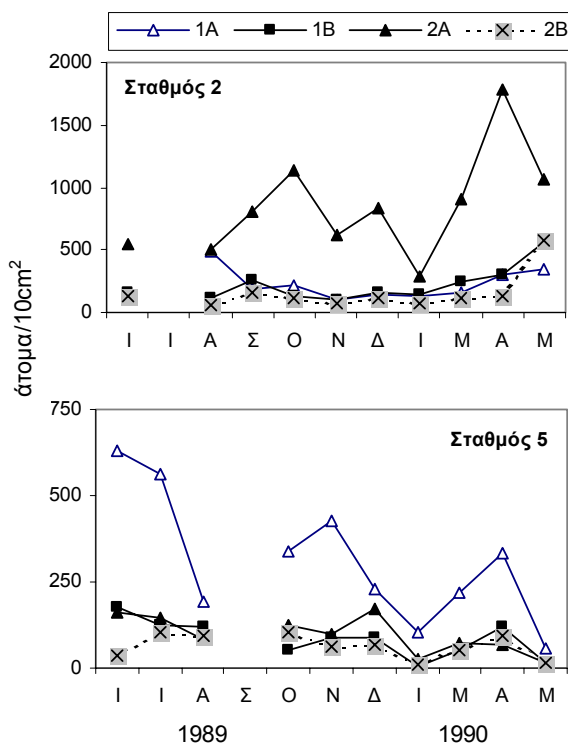
- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης *a* καθώς και μεταβολές σε διάφορους άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες (τύπος υποστρώματος, ποιότητα τροφής), δεν συσχετίζονται με τη διάρθρωση των νηματωδών σε τροφικούς τύπους.
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών μέσα στο ίζημα

3.4.1 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα κατανομής των τροφικών τύπων

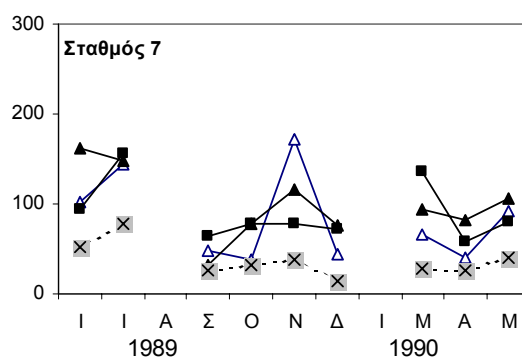
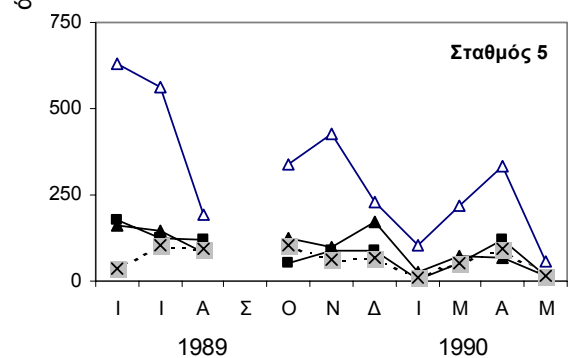
Η κατάταξη σε τροφικούς τύπους σύμφωνα με τη μέθοδο του **Wieser (1953)**, έδειξε ότι στο σύνολο των 264 ειδών που βρέθηκαν στους τρεις κύριους σταθμούς, τα περισσότερα (100 είδη, ποσοστό 38%) ήταν επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (**selective deposit feeders**) αν και τα περισσότερα άτομα που προσδιορίστηκαν (ποσοστό 37%) ήταν άτομα τα οποία τρέφονται «βόσκοντας» την επιπανίδα ή επιγλωρίδα η οποία αναπτύσσεται πάνω στην επιφάνεια των κόκκων του ιζήματος (**epistrate feeders**)



Σχήμα 3.4.1. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών α) στο σύνολο των ειδών (264 είδη) που βρέθηκαν και β) στο σύνολο των ατόμων (6271 άτομα) που προσδιορίστηκαν. (1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 2A: epistrate feeders, 2B: άρπαγες-παμφάγοι).

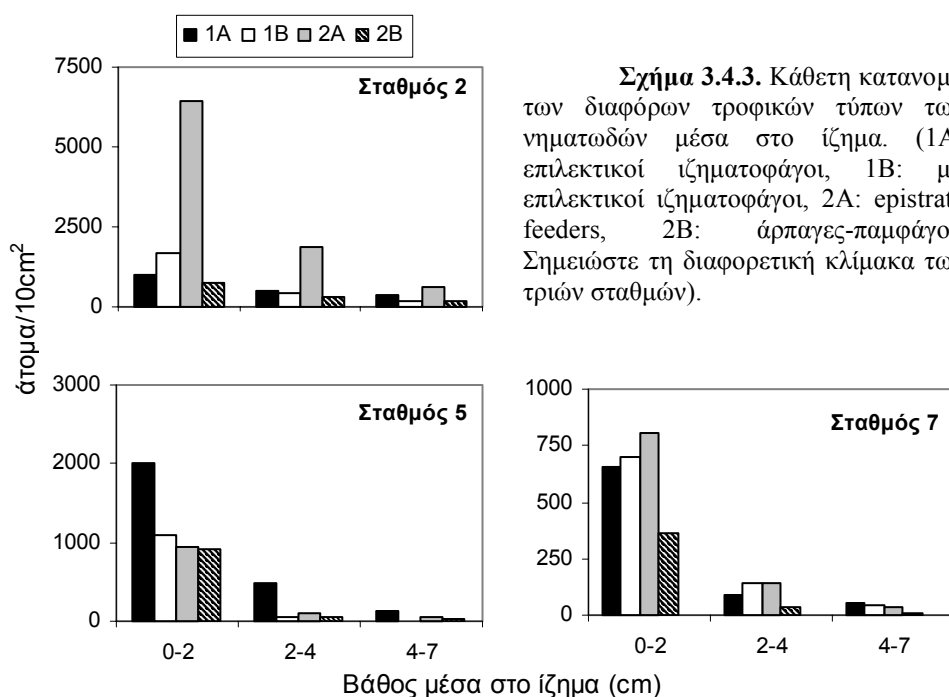


Σχήμα 3.4.2. Κατανομή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών κατά την διάρκεια του χρόνου (1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 2A: epistrate feeders, 2B: άρπαγες-παμφάγοι. Σημειώστε την διαφορετική κλίμακα των τριών σταθμών).



(Σχήμα 3.4.1). Όπως φαίνεται και στο Σχήμα 3.4.1, το ποσοστό των αρπάγων-παμφάγων (**predators-omnivores**) στο σύνολο των ατόμων που προσδιορίστηκαν ήταν επίσης αρκετά υψηλό (11%). Στο σταθμό 2, είχαμε μια σαφή επικράτηση των epistrate feeders (Σχήμα 3.4.2, ANOVA $P < 0.001$), ενώ οι άλλοι τροφικοί τύποι δεν παρουσίασαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους. Στον ενδιάμεσο σταθμό των 70 μέτρων (σταθμός 5) η εικόνα αυτή άλλαξε, με αποτέλεσμα τη μεγαλύτερη αφθονία να έχουν οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (**selective deposit feeders**) (Σχήμα

3.4.2, ANOVA $P<0.001$). Και εδώ οι υπόλοιπες τρεις ομάδες δεν παρουσίασαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους. Τέλος, στο βαθύτερο σταθμό των 130 μέτρων (σταθμός 7) μονάχα η ομάδα των αρπάγων /παμφάγων διέφερε στατιστικά από τις άλλες τρεις (Σχήμα 3.4.2, ANOVA $P<0.001$) έχοντας πάντοτε τις μικρότερες



αφθονίες.

Συγκρίνοντας τους διάφορους μήνες μεταξύ τους βλέπουμε πως σε γενικές γραμμές οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1A) καθώς και οι epistrate feeders (2A) παρουσιάζουν αυξημένες αφθονίες την άνοιξη καθώς και το καλοκαίρι κυρίως στους σταθμούς 2 και 5 (Σχήμα 3.4.2). Ωστόσο και αργότερα το φθινόπωρο οι δύο αυτοί τροφικοί τύποι εμφάνισαν αυξημένες αφθονίες, ιδιαίτερα κατά τους μήνες Οκτώβριο και Νοέμβριο, όπου έκανε την εμφάνισή του το μέγιστο της χλωροφύλλης *a*.

Η κατανομή των διαφόρων τροφικών τύπων βαθύτερα μέσα στο ίζημα, παρέμεινε και στους τρεις σταθμούς παρόμοια με αυτήν του επιφανειακού στρώματος (Σχήμα 3.4.3). Έτσι είχαμε μια σαφή κυριαρχία των epistrate feeders (2A) σε όλα τα στρώματα του σταθμού 2 ενώ στο σταθμό 5 η εικόνα αυτή άλλαξε με τους επιλεκτικούς ιζηματοφάγους (1A) να κυριαρχούν αυτή τη φορά επίσης σε όλα τα στρώματα του ιζήματος. Στο σταθμό 7 από την άλλη δεν βρέθηκαν τέτοιες έντονες διαφορές με αποτέλεσμα οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, οι μη-επιλεκτικοί

ιζηματοφάγοι και οι epistrate feeders (1A, 1B και 2A αντίστοιχα) να παίζουν εξίσου σημαντικό ρόλο και στα τρία διαφορετικά στρώματα του ιζήματος.

Πίνακας 3.5.1. Τιμές των δεικτών ποικιλότητας (στο επίπεδο του είδους) στους τέσσερις σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

	HillN ₀	H'	J'	HillN ₁	HillN ₂	HillN _{inf}	d	V
Σταθμός 2								
Ιούν.	58	4,81	0,821	28	16,4	5,68	10,5	-2,604
Ιούλ.								
Αύγ.	44	4,02	0,736	16,2	7,02	2,84	8,04	-4,128
Σεπ.	54	4,6	0,8	24,3	13,9	5,52	9,73	-2,976
Οκτ.	62	4,64	0,78	25	11,8	4,08	11,1	-4,862
Νοέ.	56	4,7	0,809	26	14,5	5,98	10	-2,604
Δεκ.	45	4,27	0,778	19,3	10,5	3,83	8,12	-2,57
Ιαν.	55	5,07	0,876	33,5	24,9	8,39	9,89	0,179
Μάρ.	54	4,44	0,771	21,7	11,4	4,92	9,66	-3,958
Απρ.	51	4,49	0,791	22,4	13,6	6,18	9,08	-2,599
Μάιος	67	5,27	0,869	38,6	27,1	9,07	12	-1,072
Σταθμός 5								
Ιούν.	58	4,46	0,762	22,1	8,15	3	10,3	-4,779
Ιούλ.	53	3,96	0,691	15,5	5,16	2,32	9,5	-7,053
Αύγ.	50	4,82	0,854	28,3	15,8	4,53	9,73	-2,085
Σεπ.								
Οκτ.	50	4,11	0,729	17,3	6,1	2,54	9,12	-5,499
Νοέ.	52	3,92	0,687	15,1	4,99	2,28	9,34	-7,062
Δεκ.	67	4,98	0,821	31,6	15,4	4,84	12	-3,7
Ιαν.	34	2,74	0,539	6,69	3,04	1,82	6,17	-7,342
Μάρ.	38	3,61	0,689	12,2	5,4	2,47	6,89	-4,277
Απρ.	49	3,94	0,702	15,4	5,63	2,47	8,7	-5,466
Μάιος	47	3,94	0,71	15,4	5,67	2,46	8,4	-4,984
Σταθμός 7								
Ιούν.	60	4,92	0,833	30,3	14,3	4,17	11,4	-4,19
Ιούλ.	69	5,3	0,867	39,3	24,2	6,73	12,3	-1,307
Αύγ.								
Σεπ.	40	4,63	0,871	24,8	20,2	7,63	8,12	-0,927
Οκτ.	62	5,17	0,869	36,1	22,9	6,92	11,9	-2,82
Νοέ.	57	4,8	0,824	27,9	16,2	6,13	10,2	-2,228
Δεκ.	73	5,47	0,883	44,2	30,6	9,62	13,6	-2,087
Ιαν.								
Μάρ.	61	5,2	0,878	36,9	25,8	7,64	11,4	-1,223
Απρ.	61	5,13	0,865	35,1	22,3	6,48	11,5	-2,002
Μάιος	37	4,38	0,841	20,9	13,8	4,92	7,42	-1,396
Σταθμός 9								
Ιούν.								
Ιούλ.	46	4,4	0,796	21,1	12,4	4,84	8,67	-0,312
Αύγ.								
Σεπ.								
Οκτ.								
Νοέ.	50	4,91	0,87	30,1	23,9	9,06	9,73	-0,13
Δεκ.								
Ιαν.								
Μάρ.	57	4,82	0,827	28,3	16,3	6,6	10,6	-0,308
Απρ.								
Μάιος	55	4,53	0,784	23,2	12,3	5,42	10,5	-0,607

3.5 Πρότυπα ποικιλότητας των νηματωδών

Η ανάλυση ποικιλότητας των νηματωδών χρησιμοποιήθηκε για να ελεγχθεί η παρακάτω υπόθεση:

- Αυξημένες τιμές χλωροφύλλης a καθώς και μεταβολές σε διάφορους άλλους περιβαλλοντικούς παράγοντες (τύπος υποστρώματος, ποιότητα τροφής) δεν συσχετίζονται με τη ποικιλότητα των νηματωδών σε τοπική κλίμακα (α -ποικιλότητα)

3.5.1 Οριζόντια πρότυπα ποικιλότητας

Οι διάφοροι δείκτες ποικιλότητας, οι οποίοι υπολογίστηκαν με βάση το είδος στους διάφορους σταθμούς, φαίνονται στον Πίνακα 3.5.1. Πριν όμως από οποιαδήποτε διερεύνηση για το αν η ποικιλότητα των νηματωδών διαφέρει ανάμεσα στους σταθμούς, έγινε έλεγχος για την ύπαρξη εποχικών μεταβολών της ποικιλότητας κατά τη διάρκεια του έτους. Ο έλεγχος αυτός έγινε με test καλής προσαρμογής χρησιμοποιώντας τη δοκιμασία χ^2 . Κατά την εφαρμογή της διαδικασίας αυτής, έγινε η υπόθεση πως η ποικιλότητα στη διάρκεια του έτους δεν αλλάζει και πως η θεωρητική αναλογία των ειδών από μήνα σε μήνα είναι ίση με 1:1:1:1...κτλ. Τα αποτελέσματα

Πίνακας 3.5.2. Test προσαρμογής με την δοκιμασία χ^2 για την εύρεση εποχικών διαφορών ανάμεσα στους διάφορους δείκτες ποικιλότητας των τριών σταθμών της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

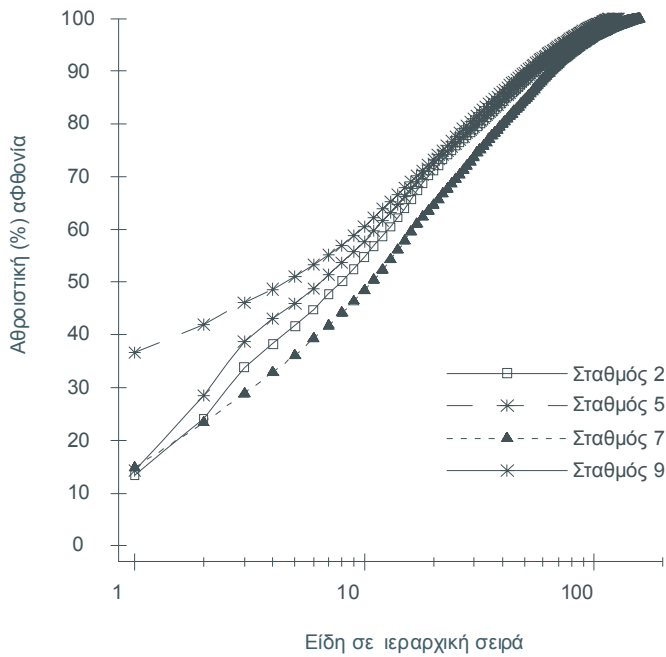
	Hill N_0	H'	J'	Hill N_1	Hill N_2	Hill N_{inf}	d
Σταθμός 2					*		
Σταθμός 5				*	*		
Σταθμός 7	*						
Σταθμός 9							

* $P < 0,05$

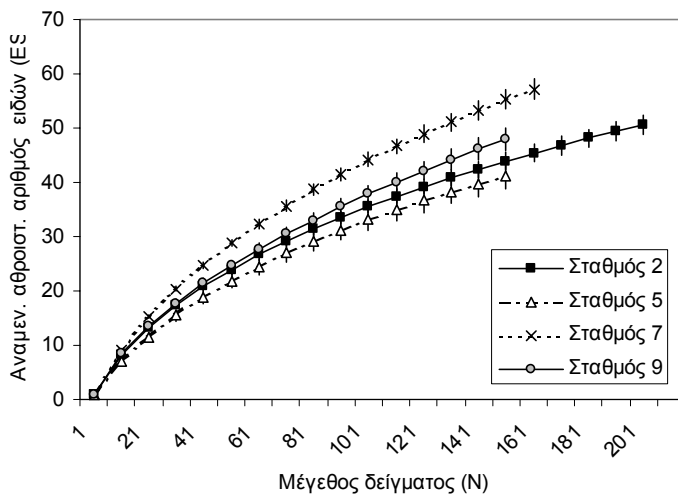
της δοκιμασίας χ^2 φαίνονται στον Πίνακα 3.5.2. Σε γενικές γραμμές μπορούμε να πούμε πως σε κανέναν από τους τέσσερις σταθμούς δεν παρατηρούνται εποχικές μεταβολές στην ποικιλότητα με ορισμένες εξαιρέσεις οι οποίες εμφανίστηκαν όλες στο επίπεδο σημαντικότητας 95%. Πιο συγκεκριμένα, στο σταθμό των 130 μέτρων (σταθμός 7), μόνο ο συνολικός αριθμός ειδών (Hill N_0) παρουσίασε απόκλιση από το πρότυπο της ισοδύναμης κατανομής κυρίως λόγω του αυξημένου αριθμού ειδών που

παρατηρήθηκαν το μήνα Δεκέμβριο (Πίνακας 3.5.1) αλλά και του πολύ μικρού αριθμού ειδών που παρατηρήθηκαν το μήνα Μάιο. Ωστόσο, θα πρέπει να τονισθεί το γεγονός πως ειδικά το δείγμα του μήνα Μαΐου, ήταν από τα μικρότερα αυτής της μελέτης (μικρότερο από 150 άτομα) με αποτέλεσμα η εικόνα που μας έδωσε να αποτελεί ίσως υποεκτίμηση της πραγματικής. Άλλες αποκλίσεις από τη θεωρητική αναλογία παρουσίασαν ο δείκτης Hill N_2 για το σταθμό των 20 μέτρων καθώς και οι αριθμοί Hill N_1 και Hill N_2 για το σταθμό των 70 μέτρων. Όλοι οι υπόλοιποι δείκτες ποικιλότητας, τόσο αυτοί που είναι σταθμισμένοι με βάση τον αριθμό των ειδών όσο και αυτοί που είναι σταθμισμένοι με βάση το βαθμό της ισομερούς κατανομής, έδειξαν πως η ποικιλότητα δεν εμφανίζει εποχικές μεταβολές.

Ο δείκτης V του Caswell, βρέθηκε να παίρνει αρνητικές τιμές σχεδόν στο σύνολο των περιπτώσεων (Πίνακας 3.5.1), με μία μόνο εξαίρεση το μήνα Ιανουάριο στο σταθμό των 20 μέτρων. Επίσης στους περισσότερους μήνες και των τριών σταθμών βρέθηκε να είναι στατιστικά σημαντικά μικρότερος ($V < -2$) από τα όρια που προβλέπει το ουδέτερο μοντέλο. Στο σταθμό των 20 μέτρων η υψηλότερη και μοναδική θετική τιμή του δείκτη V συνδέεται άμεσα με μια απότομη μείωση στο συνολικό αριθμό των νηματωδών κατά το μήνα Ιανουάριο (Σχήμα 3.2.1). Σύμφωνα με τους Lamshead & Platt (1988), σε μια τέτοια περίπτωση όπου υπάρχει δηλαδή κάποια εμφανής διατάραξη, θα περίμενε κανείς ακριβώς την αντίθετη απόδοση από το μοντέλο. Ωστόσο, το αποτέλεσμα στη συγκεκριμένη περίπτωση μπορεί να δικαιολογηθεί, αν υιοθετήσουμε την άποψη πως στο σταθμό των 20 μέτρων υπάρχει έντονη βιολογική πίεση σε όλη τη διάρκεια του χρόνου εξαιτίας της έντονης επικράτησης τριών μόνο ειδών (*Richtersia coomansi*, *Molgolaimus turgofrons*, και *Richtersia n. sp.6*). Τα είδη αυτά, προφανώς ασκούν κάποιου είδους πίεση στους πληθυσμούς των υπόλοιπων ειδών και μόνο κατά το μήνα Ιανουάριο, όπου οι πληθυσμοί και των τριών ειδών μειώνονται στο ελάχιστο (Σχήμα 3.3.1), επιτυγχάνεται κάποιου είδους ισορροπίας. Στη συνέχεια, καθώς οι πληθυσμοί των τριών ειδών αυξάνονται και πάλι η γνώριμη κατάσταση «ανισορροπίας» επανέρχεται. Στο σταθμό των 70 μέτρων η μοναδική φορά που η τιμή του δείκτη V πλησιάζει την ουδετερότητα είναι κατά το μήνα Αύγουστο όπου και ο πληθυσμός του μοναδικού επικρατούντος είδους υπόκειται σε μία σημαντική μείωση. Στο βαθύτερο σταθμό των 130 μέτρων ο δείκτης V εισέρχεται αρκετές φορές εντός της ζώνης ουδετερότητας, ωστόσο οι αυξομειώσεις αυτές του δείκτη δεν είναι εύκολο να εξηγηθούν μια και



Σχήμα 3.5.1. Διάγραμμα καμπυλών k-dominance των διαφόρων σταθμών.

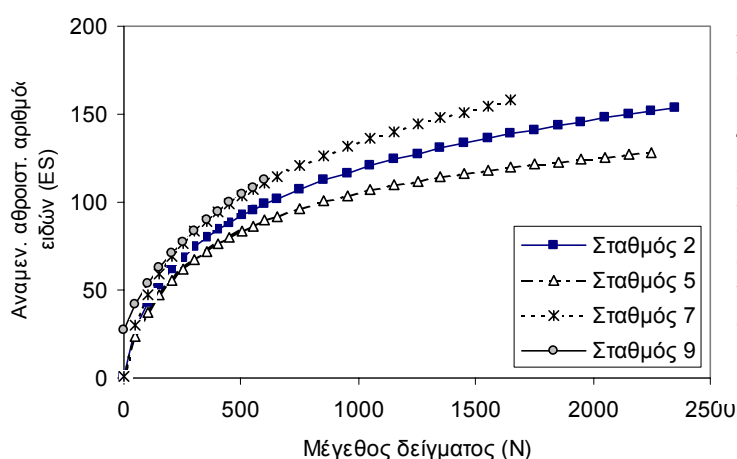


Σχήμα 3.5.2. Διάγραμμα σύνθετων καμπυλών του αναμενόμενου αριθμού ειδών για τους τέσσερις σταθμούς της διατομής Η3 του κόλπου του Ηρακλείου. Οι καμπύλες δημιουργήθηκαν υπολογίζοντας τις μέσες τιμές καθώς και τα τυπικά σφάλματα όλων των τιμών από κάθε διαφορετικό μέγεθος δείγματος ES(1), ES(11), ES(21)...κτλ.

στην περίπτωση του σταθμού αυτού τα επικρατούντα είδη είναι περισσότερα, με αποτέλεσμα να αυξάνεται και η πολυπλοκότητα των μεταξύ τους αλληλεπιδράσεων.

Πριν την οποιαδήποτε σύγκριση των διαφόρων δεικτών ποικιλότητας ως προς το βάθος εξετάστηκε αν μια τέτοια σύγκριση είναι εφικτή κατασκευάζοντας τις καμπύλες k-dominance. Σύμφωνα με τους [Lambshhead et al. \(1983\)](#), δύο βιοκοινωνίες μπορούν να συγκριθούν μόνο όταν οι καμπύλες αυτές δεν τέμνονται. Σε αντίθετη περίπτωση, οποιαδήποτε σύγκριση ως προς τους δείκτες ποικιλότητας δεν έχει νόημα, μια και τα δείγματα ουσιαστικά εμφανίζουν την ίδια ποικιλότητα, απλά έχουν διαφορετική κατανομή των ειδών τους. Τα αποτελέσματα της μεθόδου αυτής φαίνονται στο [Σχήμα 3.5.1](#). Επειδή η καμπύλη του σταθμού 5 δεν τέμνεται με τις καμπύλες των άλλων σταθμών, συμπεραίνουμε πως μια τέτοια σύγκριση είναι εφικτή.

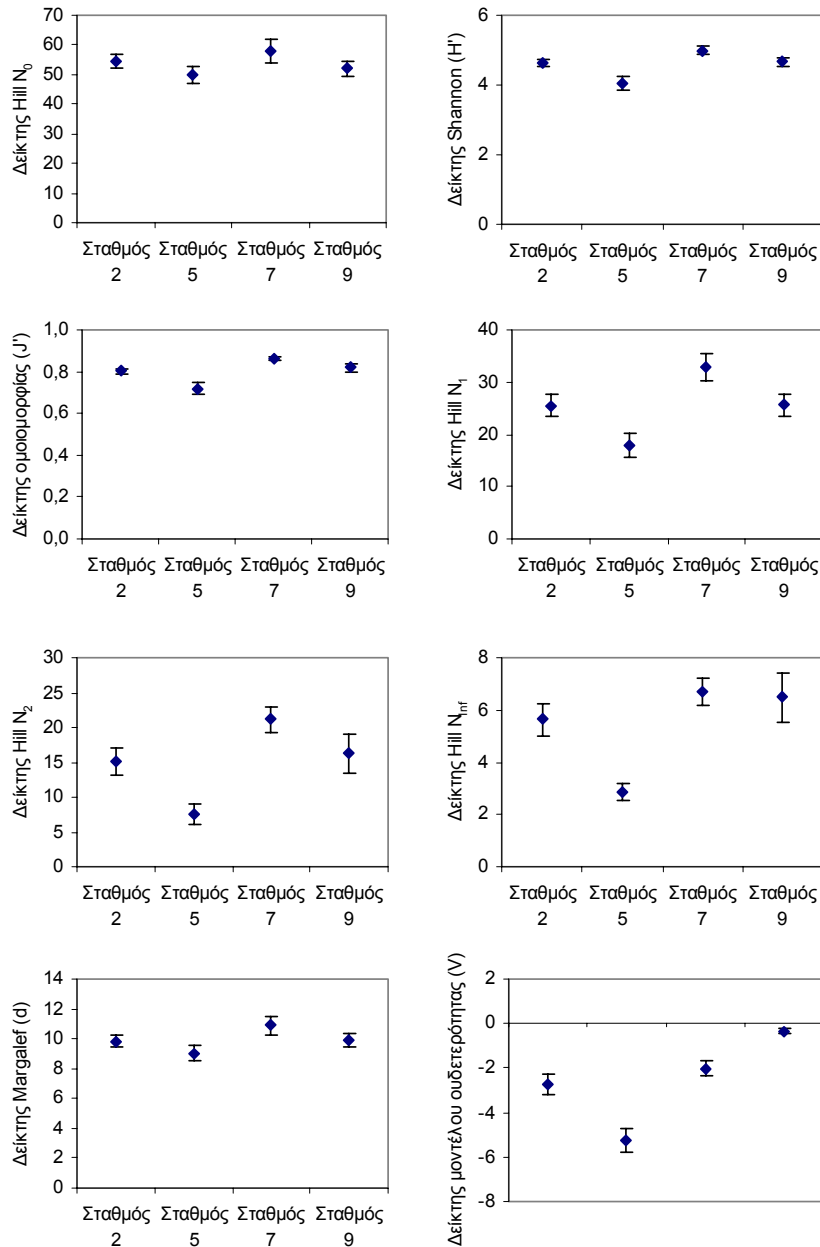
Επίσης το γεγονός πως η καμπύλη του σταθμού 5 βρίσκεται πάνω από τις άλλες καμπύλες, μας δίνει μια πρώτη ένδειξη πως ο σταθμός αυτός εμφανίζει και τη μικρότερη ποικιλότητα. Οι άλλες τρεις καμπύλες τέμνονται με αποτέλεσμα να είναι δύσκολη η εξαγωγή συμπερασμάτων για το πρότυπο ποικιλότητας που ακολουθούν



Σχήμα 3.5.3. Διάγραμμα σύνθετων καμπυλών του αναμενόμενου αριθμού ειδών για τους τέσσερις σταθμούς της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου. Οι καμπύλες αυτές δημιουργήθηκαν ενώνοντας όλα τα μηνιαία δείγματα από κάθε σταθμό σε ένα «υπέρ-δείγμα».

οι σταθμοί.

Στη συνέχεια και εφόσον δεν διαπιστώθηκαν εποχικές μεταβολές στους περισσότερους δείκτες ποικιλότητας, διερευνήθηκε αν υπάρχουν μεταβολές συναρτήσει του βάθους. Αρχικά κατασκευάστηκαν σύνθετες καμπύλες του αναμενόμενου αριθμού ειδών από κάθε σταθμό. Οι καμπύλες αυτές δημιουργήθηκαν με δύο διαφορετικούς τρόπους. Πρώτον, υπολογίζοντας τις μέσες τιμές καθώς και τα τυπικά σφάλματα για κάθε θεωρητικό δείγμα, [ES(1), ES(11), ES(21)...] το οποίο αυξάνονταν κάθε φορά κατά 10 άτομα. Τα αποτελέσματα αυτής της μεθόδου φαίνονται στο [Σχήμα 3.5.2](#). Ο δεύτερος τρόπος κατασκευής των καμπυλών έγινε υπό την προϋπόθεση της μη εποχικής μεταβολής των δεικτών ποικιλότητας. Έτσι, αποδεχόμενοι τη μη εποχικότητα, όλα τα δείγματα όλων των μηνών από κάθε βάθος ενοποιήθηκαν δημιουργώντας με αυτό τον τρόπο για κάθε σταθμό ένα «υπέρ-δείγμα» αποτελούμενο κατά μέσο όρο με περισσότερα από 2000 άτομα ([Σχήμα 3.5.3](#)). Και οι δύο τρόποι κατασκευής των καμπυλών του αναμενόμενου αριθμού ειδών έδωσαν παρόμοια αποτελέσματα ([Σχήμα 3.5.2](#) και [Σχήμα 3.5.3](#)).



Σχήμα 3.5.4.
Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των διαφόρων δεικτών ποικιλότητας στη διατομή H3 του κόλπου του Ηρακλείου.

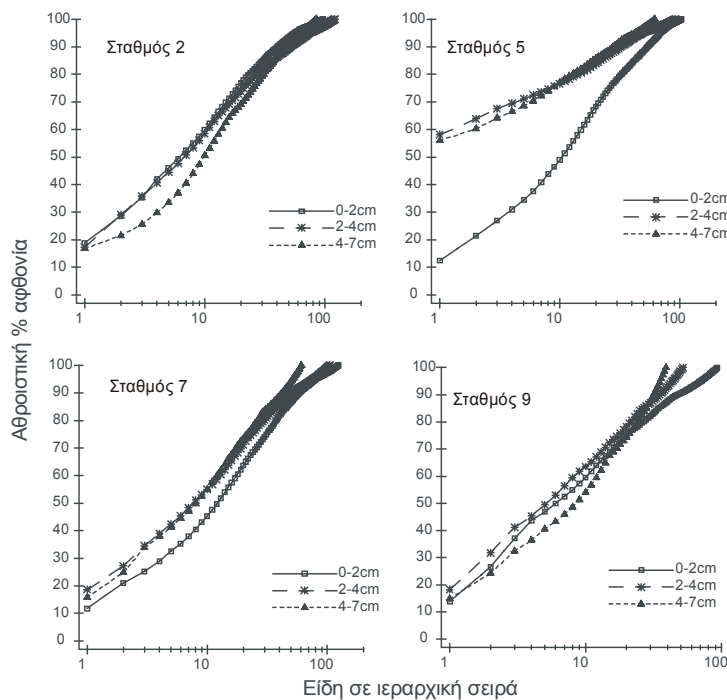
Σε κάθε περίπτωση ο σταθμός 7 παρουσίασε τη μεγαλύτερη ποικιλότητα ενώ αντίθετα ο σταθμός 5 παρουσίασε τη μικρότερη ποικιλότητα. Ειδικότερα για το βαθύτερο σταθμό των 190 μέτρων (σταθμός 9), θα πρέπει να παρατηρήσουμε πως αν και το μέγεθος του συνολικού δείγματος ήταν κατά πολύ μικρότερο των υπολοίπων (περίπου 700 άτομα) ο αριθμός των ειδών στο σημείο τομής των 651 ατόμων [ES(651)], έδειξε πως ο αριθμός των ειδών είναι και στατιστικά σημαντικά μικρότερος από αυτόν του σταθμού 7 (ANOVA $P=0.001$).

Οι γραφικές παραστάσεις των υπόλοιπων δεικτών φαίνονται στο [Σχήμα 3.5.4](#). Όλοι οι δείκτες με την εξαίρεση του δείκτη d (ANOVA $P>0.05$) επιβεβαίωσαν το αποτέλεσμα των [Σχημάτων 3.5.2](#) και [3.5.3](#) (ANOVA $P<0.001$ για τους δείκτες H' , Hill N_{inf} , και Kruskal-Wallis: $P<0.001$ για το δείκτη J'). Ποιο συγκεκριμένα, στις πολλαπλές συγκρίσεις που ακολούθησαν την ANOVA και για όλους τους δείκτες, ο

σταθμός 5 έδειξε πως είχε πάντα τη μικρότερη ποικιλότητα ενώ οι υπόλοιποι σταθμοί συνήθως δεν ήταν δυνατόν να διαχωριστούν μεταξύ τους.

3.5.2 Κατακόρυφα πρότυπα κατανομής των ειδών

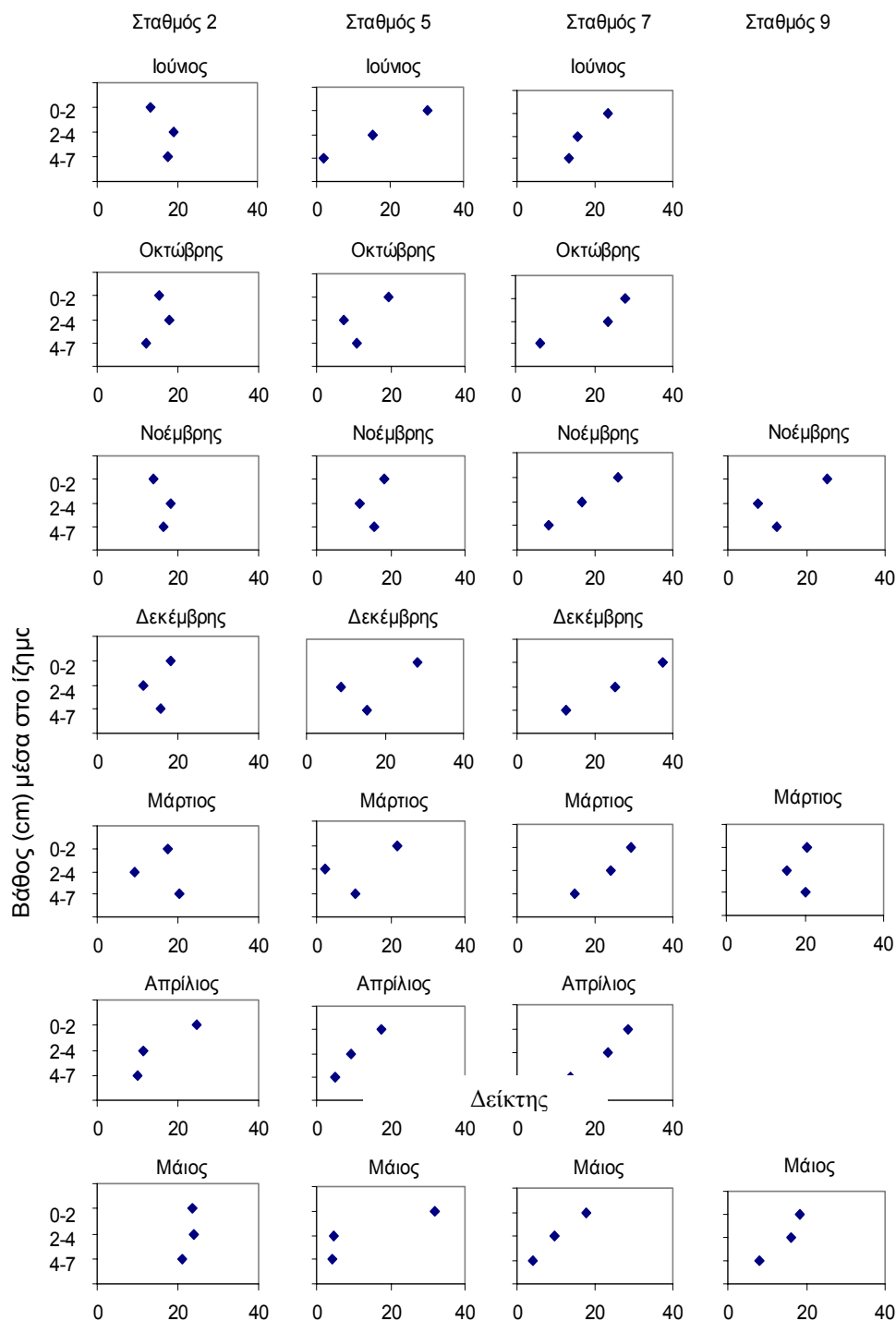
Στο **Σχήμα 3.5.5**, φαίνονται οι καμπύλες k-dominance των τριών στρωμάτων του ιζήματος στους διάφορους σταθμούς. Στην περίπτωση των σταθμών 2 και 9 οι



Σχήμα 3.5.5.
Διάγραμμα καμπυλών k-dominance των διαφόρων στρωμάτων του ιζήματος.

καμπύλες τέμνονται με αποτέλεσμα να μην μπορεί να γίνει κάποια σύγκριση. Στους άλλους δύο όμως σταθμούς (σταθμοί 5 και 7), η καμπύλη του επιφανειακού στρώματος δεν τέμνεται με τις άλλες δύο και βρίσκεται κάτω από αυτές οδηγώντας μας στο συμπέρασμα πως το επιφανειακό στρώμα του ιζήματος έχει περισσότερα είδη. Στη συνέχεια και προκειμένου να μελετηθεί η μεταβολή της ποικιλότητας συναρτήσει του βάθους μέσα στο ίζημα χρησιμοποιήθηκε ο δείκτης ποικιλότητας Hill N_1 (Hill, 1973), όπως προτείνεται από τους Heip et al. (1988). Το πλεονέκτημα του συγκεκριμένου δείκτη είναι ότι συνοψίζει σε έναν αριθμό τη δομή της βιοκοινωνίας λαμβάνοντας υπόψη του τόσο τα πιο άφθονα όσο και τα πιο σπάνια είδη. Στο **Σχήμα 3.5.6** φαίνεται αναλυτικά η μεταβολή του δείκτη ποικιλότητας Hill N_1 συναρτήσει του βάθους μέσα στο ίζημα. Όπως αναφέρθηκε και παραπάνω, στο σταθμό 2 δεν παρατηρείται κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο με αποτέλεσμα περισσότερα είδη να εμφανίζονται είτε στο επιφανειακό (0-2 cm) είτε στο υπό-επιφανειακό στρώμα (2-4

cm). Αντίθετα, στο σταθμό των 130 μέτρων (σταθμός 7) σε όλες τους μήνες η τιμή του δείκτη ποικιλότητας N_1 μειώνεται συναρτήσει του βάθους μέσα στο ίζημα. Το ίδιο πρότυπο παρατηρούμε και στους σταθμούς 5 και 9 για τους μήνες του καλοκαιριού και της άνοιξης, ενώ στους μήνες του φθινοπώρου καθώς και του χειμώνα, τη μικρότερη ποικιλότητα την έχει πάντα το υπό-επιφανειακό στρώμα (2-4 cm). Οι υπόλοιποι δείκτες ποικιλότητας, που δεν παρουσιάζονται εδώ, έδωσαν παρόμοια αποτελέσματα με το δείκτη ποικιλότητας N_1 .



Σχήμα 3.5.6. Διάγραμμα όπου απεικονίζονται οι μεταβολές του δείκτη ποικιλότητας Hill N_1 στα διάφορα στρώματα του ιζήματος. Απεικονίζονται μόνο οι μήνες όπου υπήρχαν δείγματα και για τους τρεις κύριους σταθμούς.

3.6 Επίδραση των φυσικοχημικών παραμέτρων του ιζήματος στη δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών

Διάφορες αριθμητικές τεχνικές στη μαθηματική επεξεργασία των δεδομένων, χρησιμοποιήθηκαν για να ελεγχθεί η παρακάτω υπόθεση:

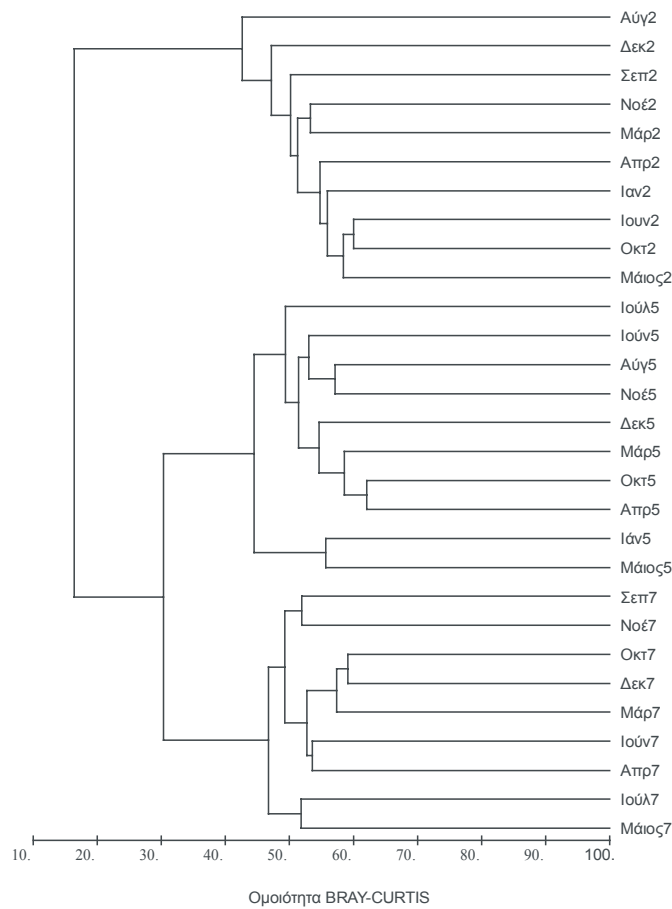
- Διαβαθμίσεις στις τιμές των χλωροφυλλούχων χρωστικών, της κοκκομετρικής σύστασης του ιζήματος και του βάθους των σταθμών, δεν συσχετίζονται με αλλαγές στην κατανομή των ειδών των νηματωδών στο χώρο και στο χρόνο

3.6.1 Πολύ-μεταβλητή ανάλυση

Η πολύ-μεταβλητή ανάλυση που ακολουθεί, στηρίχθηκε κυρίως στους τρεις σταθμούς (σταθμοί 2, 5 και 7) από όπου υπήρχαν διαθέσιμα πανιδικά δεδομένα για όλη τη διάρκεια του χρόνου. Για τον τέταρτο και βαθύτερο σταθμό, πανιδικά δεδομένα υπήρχαν μόνο από τέσσερις μήνες (ένας μήνας από κάθε εποχή) για αυτό και η αναφορά σε αυτόν γίνεται μονάχα επιγραμματικά με σκοπό να διερευνηθούν οι τάσεις κατανομής της πανίδας.

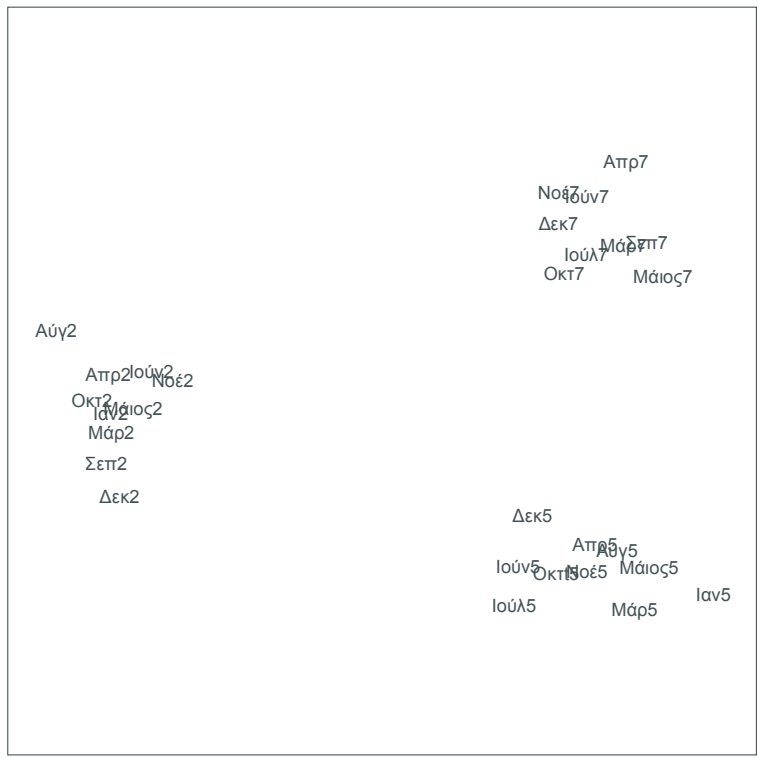
Με βάση το δένδρογραμμα πανιδικής ομοιότητας μεταξύ των τριών σταθμών καθώς και όλων των μηνών δειγματοληψίας (Σχήμα 3.6.1), βλέπουμε πως στο επίπεδο σημαντικότητας 45% σχηματίζονται τρεις διακριτές ομάδες. Οι ομάδες αυτές ομαδοποιούνται με βάση τη βαθυμετρία ενώ όσον αφορά την εποχικότητα δεν φαίνεται να προκύπτει κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο.

Τα αποτελέσματα της διευθέτησης που προέκυψαν από την εφαρμογή της μεθόδου MDS φαίνονται στο Σχήμα 3.6.2. Και εδώ φαίνεται ξεκάθαρα πως σχηματίζονται τρεις διακριτές ομάδες, οι οποίες ομαδοποιούνται με βάση τη βαθυμετρία. Η διακριτότητα των ομάδων επιβεβαιώνεται και από τα αποτελέσματα του test ANOSIM (Πίνακας 3.6.1) όπου φαίνεται πως και οι τρεις διακριτές ομάδες διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ($P < 0.001$). Εισάγοντας στην ανάλυση τον τέταρτο σταθμό (σταθμός 9), παίρνουμε το διάγραμμα διευθέτησης που φαίνεται στο Σχήμα 3.6.3. Πάλι σχηματίζονται οι τρεις διακριτές ομάδες των σταθμών 2, 5 και 7 ενώ ο σταθμός 9 αν και δείχνει μεγάλη συγγένεια με τον κοντινό του σταθμό 7 με τον οποίο ουσιαστικά ομαδοποιείται μαζί, διαφέρει ωστόσο στατιστικά σημαντικά από αυτόν (ANOSIM, $P = 0.01$).



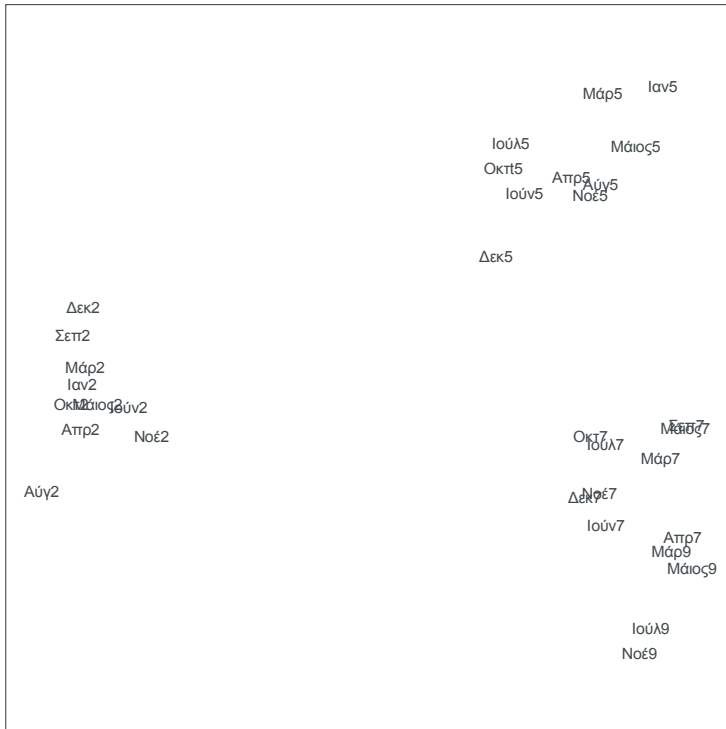
Σχήμα 3.6.1. Δενδρόγραμμα σταθμών και μηνών δειγματοληψίας με την μέθοδο κατάταξης Bray-Curtis. Ο αριθμός μετά το όνομα του μήνα αναφέρεται στον αριθμό του σταθμού.

Νηματώδεις Stress = 0,08



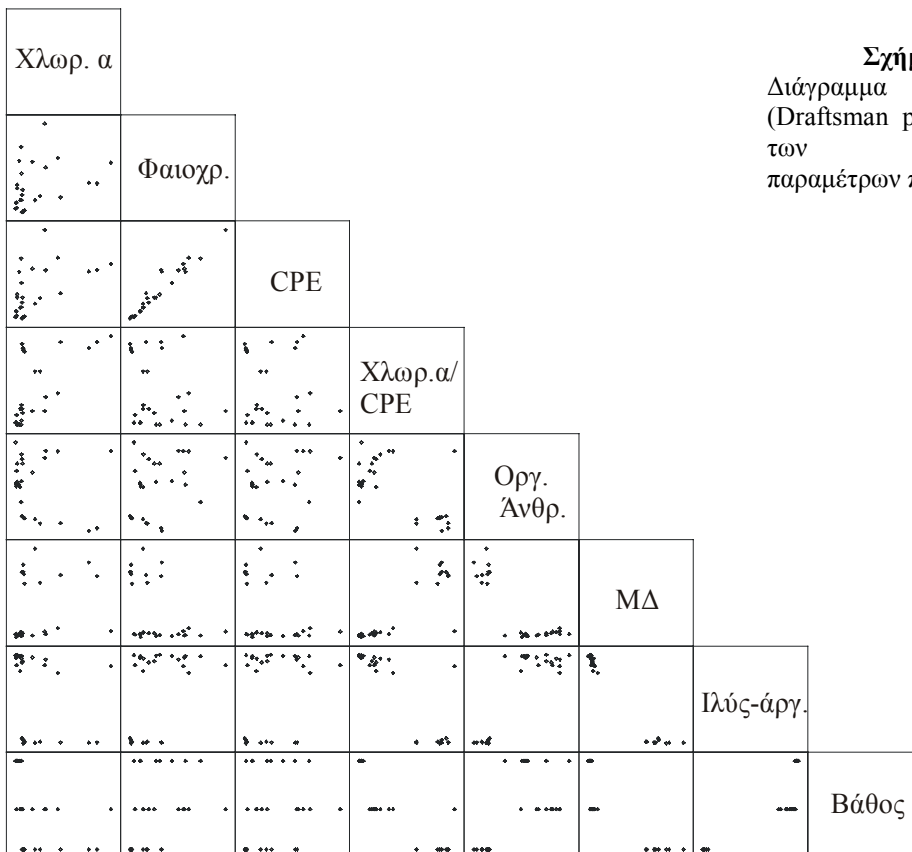
Σχήμα 3.6.2. Διάγραμμα MDS των τριών κύριων σταθμών και όλων των μηνών δειγματοληψίας. Στα δεδομένα εφαρμόστηκε $\sqrt{\quad}$ μετασχηματισμός. Ο αριθμός μετά το όνομα του μήνα αναφέρεται στον αριθμό του σταθμού.

Νηματοδείς, Stress = 0.09



Σχήμα 3.6.3.

Διάγραμμα MDS όλων των σταθμών και όλων των μηνών δειγματοληψίας. Στα δεδομένα εφαρμόστηκε $\sqrt{\lambda}$ μετασχηματισμός. Ο αριθμός μετά το όνομα του μήνα αναφέρεται στον αριθμό του σταθμού.



Σχήμα 3.6.4.

Διάγραμμα συσχετίσεων (Draftsman plot) μεταξύ όλων των περιβαλλοντικών παραμέτρων που μετρήθηκαν.

Η μέση ποσοστιαία (%) ανομοιότητα Bray-Curtis μεταξύ των διαφόρων σταθμών, βρέθηκε να είναι μεγαλύτερη όταν δεν εφαρμόστηκε κάποιος μετασχηματισμός στα δεδομένα (80.4-94.4), συγκρινόμενη με τη μέση τιμή όπου

Πίνακας 3.6.1. Αποτελέσματα του test ANOSIM μεταξύ των διαφόρων ομάδων οι οποίες σχηματίζονται με βάση το δένδρογραμμα πανδικής ομοιότητας. Φαίνονται η τιμές του στατιστικού (R) καθώς και του επιπέδου σημαντικότητας (P) για τους διάφορους μετασχηματισμούς που εφαρμόστηκαν.

Συγκρίσεις	Είδος μετασχηματισμού					
	Κανένας		$\sqrt{\quad}$		$\sqrt{\sqrt{\quad}}$	
	R	P	R	P	R	P
Σταθμός 2 # Σταθμός 5	0,999	<0,001**	1,000	<0,001**	1,000	<0,001**
Σταθμός 2 # Σταθμός 7	1,000	<0,001**	1,000	<0,001**	1,000	<0,001**
Σταθμός 5 # Σταθμός 7	0,877	<0,001**	0,955	<0,001**	0,980	<0,001**

** $P < 0,01$

εφαρμόστηκε μετασχηματισμός διπλής τετραγωνικής ρίζας (66.4-82.5). Το γεγονός αυτό αποτελεί μια ένδειξη πως η κατανομή των πιο άφθονων και επικρατούντων ειδών επηρεάζεται σαφώς από τον παράγοντα «σταθμός» βάση του οποίου έγινε και η ομαδοποίηση. Για αυτό το λόγο, η ανάλυση με το πρόγραμμα SIMPER που ακολουθεί, έγινε χωρίς να εφαρμοστεί κάποιος μετασχηματισμός στα δεδομένα. Τα αποτελέσματα φαίνονται στον Πίνακα 3.6.2. Η βασική διαφοροποίηση του σταθμού 2 από τους άλλους δύο, οφείλεται κυρίως στη σημαντική μείωση της αφθονίας όλων των επικρατούντων ειδών του σταθμού αυτού καθώς αυξάνεται το βάθος. Επίσης, σημαντικό ρόλο στο διαχωρισμό του ενδιάμεσου σταθμού 5 από το βαθύτερο σταθμό 7 είναι η εμφάνιση δύο νέων ειδών τα οποία σημειωτέων απουσιάζουν εντελώς από το σταθμό 2. Πρόκειται για τα είδη *Cyartonomia n. sp.1* και *Sabatieria sp.1*, τα οποία στη συνέχεια αντικαθίστανται στον ακόμα βαθύτερο σταθμό 7 από τα είδη *Hopperia sp.1* και *Sabatieria sp.14*.

Σύμφωνα με τα κριτήρια που θέσανε οι Clarke & Ainsworth (1993), οι περιβαλλοντικοί παράγοντες CPE καθώς και οι φαιοχρωστικές (Σχήμα 3.6.4) παρουσίασαν ισχυρή συσχέτιση μεταξύ τους ενώ ορισμένοι άλλοι όπως οι χλωροφύλλη a , ο λόγος χλωροφύλλης a/b φαιοχρωστικών η μέση διάμετρος καθώς και το βάθος συσχετίζονται μεν αλλά όχι τόσο ισχυρά. Λόγο της συσχέτισης αυτής οι φαιοχρωστικές δεν συμπεριλήφθηκαν στην ανάλυση BIOENV μια και αντιπροσωπεύονται ικανοποιητικά από τον παράγοντα CPE, ενώ οι υπόλοιποι

Πίνακας 3.6.2. Αποτελέσματα από την ανάλυση SIMPER στα μη μετασχηματισμένα δεδομένα αφθονίας των νηματωδών όπου φαίνεται η συμμετοχή του κάθε είδους στην μέση τιμή ανομοιότητας του δείκτη Bray-Curtis. Ως κατώφλι χρησιμοποιήθηκε το 70%, δηλαδή στον παρακάτω πίνακα συμπεριλαμβάνονται τα είδη τα οποία συνολικά επεξηγούν το 70% της ανομοιότητας του δείκτη Bray-Curtis.

Συγκρίσεις	Μέση αφθονία (άτομα/10cm ²)		Δείκτης ανομοιότητας Bray-Curtis	% συμμετοχή στον δείκτη ανομοιότητας Bray-Curtis	Αθροιστικό %
	Σταθμός 5	Σταθμός 2			
Richtersia coomansi	5	208	10,81	11,56	11,56
Richtersia n. sp.6	2	154	7,45	7,97	19,53
Molgolaimus turgofrons	12	149	6,53	6,98	26,51
Cyartonema n. sp.1	99	0	5,3	5,67	32,18
Desmodora sp.2	0	73	3,76	4,02	36,2
Paracomescima dubius	1	64	2,99	3,2	39,4
Paralongicyatholaimus minutus	1	46	2,68	2,87	42,27
Sabatieria sp.1	44	0	2,33	2,49	44,77
Metachromadora sp.1	2	39	2,08	2,23	47
Promonhystera sp.1	0	38	1,57	1,68	48,68
Metadesmolaimus sp.5	0	29	1,53	1,64	50,32
Sabatieria elongata	0	24	1,5	1,6	51,92
Microlaimus sp.2	0	28	1,48	1,58	53,49
Marylinia sp.1	2	30	1,43	1,53	55,02
Richtersia spicana	6	21	1,29	1,37	56,4
Cyartonema germanicum	3	25	1,23	1,31	57,71
Ptycholaimellus ponticus	17	21	1,18	1,26	58,97
Sabatieria elongata	0	24	0,99	1,06	60,03
Halanonchus sp.1	1	20	0,97	1,04	61,08
Eizalia sp.1	20	1	0,96	1,02	62,1
Hopperia sp.1	18	3	0,93	0,99	63,09
Odontophora exharena	0	16	0,89	0,95	64,05
Viscosia sp.1	2	19	0,86	0,92	64,96
Sabatieria ornata	0	16	0,83	0,89	65,85
Terschellingia longicaudata	17	3	0,83	0,89	66,74
Pselionema sp.5	16	0	0,82	0,88	67,62
Metachromadora sp.8	0	17	0,81	0,87	68,49
Metachromadora longilaima	16	0	0,8	0,86	69,35
	Σταθμός 7	Σταθμός 2			
Richtersia coomansi	1	208	12,56	13,17	13,17
Richtersia n. sp.6	1	154	8,57	8,98	22,15
Molgolaimus turgofrons	1	149	8,02	8,41	30,56
Desmodora sp.2	1	73	4,25	4,46	35,02
Paracomescima dubius	0	64	3,42	3,59	38,61
Paralongicyatholaimus minutus	0	46	3,07	3,22	41,82
Metachromadora sp.1	0	39	2,47	2,59	44,42
Hopperia sp.1	41	3	2,46	2,58	47
Sabatieria pulchra	0	24	1,76	1,85	48,85
Promonhystera sp.1	0	38	1,76	1,84	50,69
Sabatieria sp.14	27	2	1,69	1,77	52,46
Metadesmolaimus sp.5	1	29	1,68	1,76	54,22
Microlaimus sp.2	1	28	1,65	1,73	55,96
Marylinia sp.1	4	30	1,5	1,58	57,53
Cyartonema germanicum	0	25	1,48	1,55	59,08
Richtersia spicana	0	21	1,38	1,45	60,53
Ptycholaimellus ponticus	0	21	1,13	1,19	61,72
Halanonchus sp.1	0	20	1,13	1,19	62,9
Sabatieria elongata	0	24	1,11	1,16	64,06

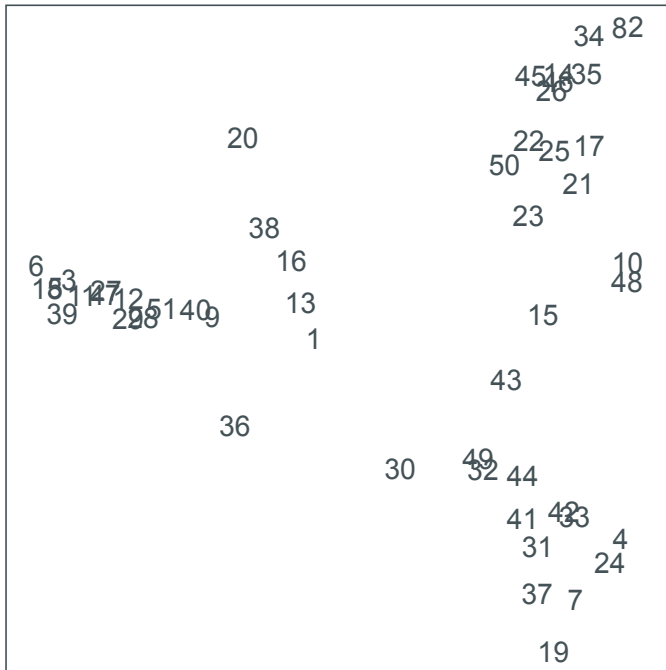
Πίνακας 3.6.2. (συνέχεια)

Odontophora exharena	0	16	1,03	1,08	65,14
Desmodora sp.6	11	9	1,02	1,07	66,21
Viscosia sp.1	2	19	0,97	1,02	67,23
Sabatieria ornata	0	16	0,94	0,99	68,21
Metachromadora sp.8	0	17	0,92	0,96	69,17
	<i>Σταθμός 7</i>	<i>Σταθμός 5</i>			
Cyartonema n. sp.1	8	99	10,73	13,34	13,34
Sabatieria sp.1	2	44	4,81	5,98	19,32
Hopperia sp.1	41	18	3,49	4,34	23,66
Sabatieria sp.14	27	6	2,97	3,69	27,35
Elzalia sp.1	7	20	1,93	2,4	29,75
Terschellingia longicaudata	3	17	1,87	2,32	32,07
Dorylaimopsis mediterranea	1	14	1,75	2,17	34,25
Metachromadora longilaima	0	16	1,7	2,11	36,36
Ptycholaimellus ponticus	0	17	1,69	2,11	38,47
Pselionema sp.5	7	16	1,55	1,93	40,4
Sabatieria sp.13	13	3	1,5	1,87	42,27
Comesa sp.2	0	12	1,5	1,87	44,13
Pselionema richardi	1	15	1,48	1,84	45,97
Sabatieria stekhoveni	10	0	1,4	1,74	47,71
Molgolaimus lazonus	7	7	1,31	1,62	49,34
Molgolaimus turgofrons	1	12	1,29	1,6	50,94
Desmodora sp.6	11	1	1,29	1,6	52,54
Tricoma sp.1	0	13	1,28	1,6	54,14
Odontophora sp.5	0	10	1,19	1,48	55,62
Leptolaimus sp.5	0	11	1,12	1,39	57
Diploeltoides sp.2	3	9	1,05	1,31	58,31
Rhabdodemia minor	7	7	1,03	1,29	59,59
Minolaimus sp.2	6	10	1,03	1,28	60,87
Halalaimus sp.1	7	8	0,98	1,22	62,09
Syringolaimus sp.1	7	1	0,92	1,14	63,23
Setosabatieria hilarula	7	1	0,9	1,12	64,36
Sabatieria sp.10	0	7	0,89	1,11	65,47
Halichoanolaimus sp.1	6	1	0,77	0,96	66,43
Desmodora tenuispiculum	6	2	0,71	0,88	67,31
Pompronema multipapilatum	3	6	0,69	0,86	68,17
Halichoanolaimus dolichurus	5	0	0,68	0,84	69,01
Sphaerolaimus sp.2	0	6	0,66	0,83	69,84

Πίνακας 3.6.3. Αποτελέσματα της ανάλυσης BIOENV. $k=0$ αριθμός των παραγόντων που συνδυάστηκαν κάθε φορά.

k	Καλύτερος συνδυασμός
Νηματώδεις	
1	ΜΔ 0,715
2	ΜΔ, Βάθος 0,838
3	ΜΔ, Ιλύς-άργιλος, Βάθος 0,83
4	Χλωρ.α/CPE, ΜΔ, Ιλύς-άργ., Βάθος 0,842

παράγοντες διατηρήθηκαν μια και η αφαίρεσή τους από την ανάλυση θα μείωνε δραματικά τον αριθμό των περιβαλλοντικών παραγόντων. Σε όλους τους παράγοντες,



Σχήμα 3.6.5. Διάγραμμα διευθέτησης στα μη μετασχηματισμένα δεδομένα αφθονιών των ειδών με την μέθοδο PCA. Μόνο τα είδη των οποίων η αφθονία ξεπερνούσε το 4% σε οποιοδήποτε σταθμό ή μήνα συμμετείχαν στην ανάλυση. (Τα είδη που αντιστοιχούν στα διάφορα νούμερα παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.6.4)

με την εξαίρεση του βάθους, εφαρμόστηκε ο $\text{Log}_{10}(x+1)$ μετασχηματισμός. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης BIOENV παρουσιάζονται στον Πίνακας 3.6.3. Την καλύτερη συσχέτιση με τα δεδομένα αφθονίας των νηματωδών ($R=0.842$) έδωσε ο συνδυασμός τεσσάρων περιβαλλοντικών παραγόντων, αυτών του λόγου της χλωροφύλλης a/CPE , της μέσης διαμέτρου των κόκκων, του ποσοστού ιλύος αργίλου καθώς και του βάθους.

Μια καλύτερη μέθοδος προσέγγισης του προβλήματος της αλληλοσυσχέτισης διαφόρων περιβαλλοντικών παραγόντων, με σκοπό τη χρησιμοποίηση όσο το δυνατόν περισσότερων από αυτούς, είναι αυτή της Κανονικής Ανάλυσης Αντιστοιχιών (CCA). Πριν την εφαρμογή της μεθόδου, εφαρμόστηκε μια προκαταρκτική Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (PCA), με σκοπό την οπτικοποίηση της μεταβλητότητας των ειδών ή ομάδων ειδών με τη μέθοδο της διευθέτησης. Τα αποτελέσματα της Ανάλυσης Κύριων Συνιστωσών (PCA) στα μη μετασχηματισμένα δεδομένα αφθονιών των ειδών και των τριών σταθμών φαίνονται στο Σχήμα 3.6.5. Τα είδη τα οποία αντιστοιχούν στα απεικονιζόμενα νούμερα παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.6.4. Οι δύο πρώτοι άξονες, εξηγούν πολύ μικρό ποσοστό (33.6 και 13.2% αντίστοιχα) της συνολικής διακύμανσης των ειδών. Βλέπουμε ωστόσο πως

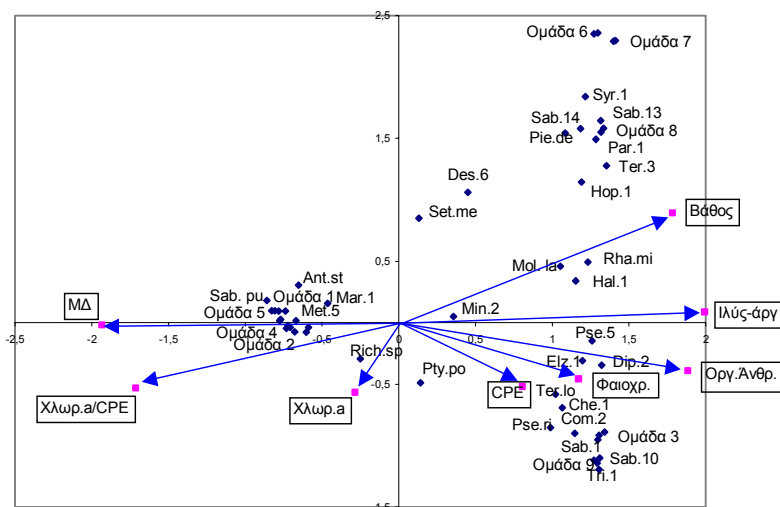
Πίνακας 3.6.4. Αντιστοιχία αριθμών και ειδών από το διάγραμμα διευθέτησης με την μέθοδο PCA το οποίο απεικονίζεται στο Σχήμα 3.6.5.

Αριθμός	Είδος	Αριθμός	Είδος
1	= <i>Paralongicyatholaimus minutus</i>	27	= <i>Promonhystera</i> sp.1
2	= <i>Cyartonema</i> n. sp.1	28	= <i>Marilynia</i> sp.1
3	= <i>Richtersia coomansi</i>	29	= <i>Metadesmolaimus</i> sp.5
4	= <i>Hopperia</i> sp.1	30	= <i>Desmodora</i> sp.6
5	= <i>Richtersia</i> n. sp.6	31	= <i>Syngolaimus</i> sp.1
6	= <i>Molgolaimus</i> sp.1	32	= <i>Terschellingia</i> sp.5
7	= <i>Sabatieria</i> sp.14	33	= <i>Desmodora tenuispiculum</i>
8	= <i>Sabatieria</i> sp.1	34	= <i>Metachromadora longilaima</i>
9	= <i>Sabatieria pulchra</i>	35	= <i>Sabatieria</i> sp.10
10	= <i>Rhabdodemania minor</i>	36	= <i>Setosabatieria hilarula</i>
11	= <i>Desmodora</i> sp.2	37	= <i>Halichoanolaimus dolichurus</i>
12	= <i>Metachromadora</i> sp.1	38	= <i>Minolaimus</i> sp.2
13	= <i>Sabatieria ornata</i>	39	= <i>Microlaimus</i> sp.2
14	= <i>Terschellingia longicaudata</i>	40	= <i>Gonionchus</i> sp.2
15	= <i>Molgolaimus lazonus</i>	41	= <i>Pierrickia decasetosus</i>
16	= <i>Richtersia spicana</i>	42	= <i>Halichoanolaimus</i> sp.1
17	= <i>Elzalia</i> sp.1	43	= <i>Terschellingia</i> sp.3
18	= <i>Paracomesoma dubium</i>	44	= <i>Parasphaerolaimus paradoxus</i>
19	= <i>Sabatieria stekhoveni</i>	45	= <i>Pselionema richardi</i>
20	= <i>Ptycholaimellus ponticus</i>	46	= <i>Odontophora</i> sp.5
21	= <i>Pselionema</i> sp.5	47	= <i>Sabatieria elongata</i>
22	= <i>Tricoma</i> sp.1	48	= <i>Halalaimus</i> sp.1
23	= <i>Diplopetoides</i> sp.2	49	= <i>Oxystomina</i> sp.6
24	= <i>Sabatieria</i> sp.13	50	= <i>Cheironchus</i> sp.1
25	= <i>Dorylaimopsis mediterranea</i>	51	= <i>Anticoma stekhoveni</i>
26	= <i>Comesa</i> sp.2		

διακρίνονται τρεις βασικές ομάδες ειδών οι οποίες συμπίπτουν αρκετά καλά με την κατανομή των πιο άφθονων ειδών στους διάφορους σταθμούς (Πίνακες 3.3.1-3.3.3). Συγκεκριμένα στο Σχήμα 3.6.5, βλέπουμε πως στο αριστερό άκρο του άξονα 1 της PCA ομαδοποιούνται πολύ κοντά το ένα στο άλλο και τα επτά πιο άφθονα είδη του σταθμού 2 (Πίνακας 3.3.1). Τα είδη αυτά που είναι τα *Richtersia coomansi*, *Molgolaimus turgofrons*, *Richtersia* n. sp.6, *Paracomesoma dubium*, *Paralongicyatholaimus minutus*, *Desmodora* sp.2 και *Metachromadora* sp.1, αντιστοιχούν στα νούμερα 3,6,5,18,1,11 και 12 αντίστοιχα (Πίνακας 3.6.4). Από τα επτά πιο άφθονα είδη του σταθμού 5 (*Cyartonema* n. sp.1, *Sabatieria* sp.1, *Elzalia* sp.1, *Hopperia* sp.1, *Ptycholaimellus ponticus*, *Terschellingia longicaudata* και *Pselionema* sp.5 νούμερα 2,8,17,4,20,14 και 21 αντίστοιχα), επίσης σχεδόν όλα ομαδοποιούνται πολύ κοντά μεταξύ τους στο επάνω δεξί τμήμα του διαγράμματος, με την εξαίρεση δύο ειδών. Πρόκειται για τα είδη *Hopperia* sp.1 (No 4), το οποίο βρίσκεται μαζί με τα είδη της τρίτης ομάδας, γεγονός το οποίο εξηγείται μια και το

είδος αυτό αποτελεί το πιο άφθονο είδος του σταθμού 7. Το δεύτερο είδος το οποίο δεν ομαδοποιείται με τα υπόλοιπα του σταθμού 5 είναι το είδος *Ptycholaimellus ponticus* (No 20), το οποίο αν και βρίσκεται πιο κοντά στα είδη του σταθμού 2 δεν συγκαταλέγεται ωστόσο ανάμεσα στα άφθονα του σταθμού αυτού. Τέλος από τα επτά πιο άφθονα είδη του σταθμού 7 (*Hopperia sp.1*, *Sabatieria sp.14*, *Sabatieria sp.13*, *Desmodora sp.6*, *Sabatieria stekhoveni*, *Cyartonema n. sp.1*, και *Setosabatieria hilarula* που αντιστοιχούν στα νούμερα 4,7,24,30,19,2,και 36) πάλι μόνο δύο είδη δεν ομαδοποιούνται μαζί. Πρόκειται για τα είδη *Cyartonema n. sp.1* (No 2) και

Σχήμα 3.6.6. Διάγραμμα (είδη και περιβαλλοντικοί παράγοντες) διευθέτησης με την μέθοδο CCA. Παρουσιάζονται μόνο τα είδη τα οποία είχαν ποσοστό συμμετοχής πάνω από 4% σε οποιοδήποτε σταθμό ή μήνα δειγματοληψίας. Τα ονόματα των ειδών παρουσιάζονται συνήθως με τα τρία πρώτα γράμματα του γένους και τον αριθμό (ή τα δύο πρώτα γράμματα) του είδους. Σημειώστε πως η κλίμακα των αξόνων είναι αυτή που αντιστοιχεί στα είδη. Η κλίμακα των περιβαλλοντικών παραγόντων έχει πολλαπλασιαστεί με τον παράγοντα 2.



Τα παρακάτω είδη βρίσκονται πολύ κοντά το ένα με το άλλο για αυτό και αναφέρονται σαν ομάδες.

Ομάδα 1= *Desmodora sp.2*, *Promonhystera sp.1*, *Sabatieria ornata*

Ομάδα 2=*Paralongicyatholaimus minutus*, *Molgolaimus turgofrons*, *Microlaimus sp.2*

Ομάδα 3=*Cyartonema n. sp.1*, *Dorylaimopsis mediterranea*,

Ομάδα 4=*Richtersia coomansi*, *Richtersia n. sp.6*, *Paracomescuma dubium*,

Ομάδα 5= *Sabatieria ornata*, *Gonionchus sp.2*,

Ομάδα 6= *Sabatieria stekhoveni*, *Halichoanolaimus dolichurus*,

Ομάδα 7= *Terschellingia sp.5*, *Oxystomina sp.6*,

Ομάδα 8= *Desmodora tenuispiculum*, *Halichoanolaimus sp.1*

Ομάδα 9= *Metachromadora longilaima*, *Odontophora sp.5*

Setosabatieria hilarula (No 36). Από αυτά το πρώτο ομαδοποιείται με τα υπόλοιπα είδη του σταθμού 5 μια και αποτελεί το πιο άφθονο είδος του συγκεκριμένου σταθμού, ενώ το δεύτερο ομαδοποιείται πιο κοντά στα είδη του σταθμού 2 χωρίς όμως να συγκαταλέγεται ανάμεσα στα άφθονα του σταθμού αυτού.

Στη συνέχεια εφαρμόστηκε η μέθοδος της Κανονικής Ανάλυσης Αντιστοιχιών (Σχήμα 3.6.6), η οποία έδειξε πως τα διανύσματα των περιβαλλοντικών παραμέτρων συμπίπτουν αρκετά καλά με τους τέσσερις πρώτους Κανονικούς Άξονες, δείχνοντας έτσι την καλή τους συσχέτιση με το διάγραμμα διευθέτησης των ειδών. Για

παράδειγμα οι ιδιοτιμές των τεσσάρων πρώτων Κανονικών Αξόνων είναι 0.79, 0.42, 0.32 και 0.11 αντίστοιχα. Στον Πίνακας 3.6.5 φαίνονται οι Κανονικοί Συντελεστές με τους οποίους καθορίζονται οι δύο πρώτοι άξονες καθώς και οι συσχετίσεις των περιβαλλοντικών παραγόντων με αυτούς τους άξονες (intra-set correlations). Από τις συσχετίσεις αυτές φαίνεται καθαρά πως ο πιο σημαντικός άξονας κατανομής των ειδών είναι ο πρώτος άξονας, ο οποίος αντιπροσωπεύει την ισοδύναμη διαβάθμιση τριών παραγόντων ταυτόχρονα, του ποσοστού ιλύος αργίλου (99%), της μέσης διαμέτρου των κόκκων (-96%) καθώς και του οργανικού άνθρακα (94%). Εκτός όμως από τους τρεις αυτούς παράγοντες επίσης σημαντικό ρόλο φαίνεται να παίζει και το βάθος. Ο δεύτερος άξονας από την άλλη αντιπροσωπεύει κυρίως τη διαβάθμιση του βάθους. Αυτό φαίνεται και από διάγραμμα διευθέτησης της CCA (Σχήμα 3.6.6), όπου οι περιβαλλοντικοί παράγοντες αντιπροσωπεύονται από

Πίνακας 3.6.5. Κανονική Ανάλυση Αντιστοιχιών: Κανονικοί Συντελεστές (canonical coefficients) και Συσχετίσεις (intra-set correlations) των περιβαλλοντικών παραγόντων με τους δύο πρώτους άξονες της CCA.

	Κανονικοί Συντελεστές		Συσχετίσεις	
	Άξονας 1	Άξονας 2	Άξονας 1	Άξονας 2
Χλωρ.α	19	0	-14	-28
Φαιοχρ.	33	-15	58	-23
CPE	-42	8	40	-26
Χλωρ.α/CPE	-25	-7	-85	-26
Οργ.Ανθρ.	15	3	94	-19
ΜΔ	9	8	-96	-10
Ιλύς-άργ.	66	-209	99	43
Βάθος	-10	239	89	44

διανύσματα και μπορούν να ερμηνευτούν ως εξής: κάθε διάνυσμα αντιπροσωπεύει έναν άξονα στο διάγραμμα και η σχέση ενός τυχαίου είδους με τον άξονα αυτό μπορεί να βρεθεί από την προβολή του συγκεκριμένου είδους πάνω σε αυτόν τον άξονα. Και σε αυτό το διάγραμμα διευθέτησης των ειδών της CCA όπως και στο αντίστοιχο διάγραμμα της PCA (Σχήμα 3.6.5), βλέπουμε πως τα είδη ομαδοποιούνται γενικά σε τρεις ομάδες.

Η κάθε μία από τις τρεις ομάδες ειδών έχει σαν πυρήνα όλα τα κυρίαρχα είδη των τριών σταθμών όπως αυτά εμφανίζονται στους Πίνακες 3.3.1, 3.3.2 και 3.3.3. Στο αριστερό τμήμα του διαγράμματος εμφανίζονται σε ένα σύννεφο όλα τα σημαντικά είδη του σταθμού 2. Στο δεξί και κάτω τμήμα του διαγράμματος έχουμε ένα δεύτερο σύννεφο με όλα τα κυρίαρχα είδη του σταθμού 5 ενώ στο δεξί και πάνω τμήμα είναι

μαζεμένα σχεδόν όλα τα σημαντικά είδη του σταθμού 7. Ο διαχωρισμός των ειδών του σταθμού 2 από τους άλλους δύο είναι σαφής πάνω στον πρώτο άξονα και γίνεται με βάση την κοκκομετρία. Πιο συγκεκριμένα όλα τα άφθονα είδη του ρηχού σταθμού των 20 μέτρων (*Ruchtersia coomansi*, *Molgolaimus turgofrons* και *Richtersia n. sp.6*) φαίνεται να προτιμούν περιβάλλον με μεγαλύτερη μέση διάμετρο κόκκων καθώς και περιβάλλον με χαμηλό ποσοστό ιλύος αργίλου. Τα κυρίαρχα είδη των άλλων δύο σταθμών δεν μπορούν να διαχωριστούν μεταξύ τους ούτε με βάση το διάνυσμα της μέσης διαμέτρου αλλά ούτε και με βάση το δεύτερο σημαντικότερο περιβαλλοντικό παράγοντα που αντιπροσωπεύει το διάνυσμα του ποσοστού ιλύος αργίλου. Αντίθετα φαίνεται πως τα δύο κυρίαρχα είδη των βαθύτερων σταθμών (*Cyartonema n. sp.1*, σταθμός 5 και *Hopperia sp.1* σταθμός 7) διαχωρίζονται κυρίως με βάση το διάνυσμα του βάθους με το πρώτο να προτιμάει ενδιάμεσα ενώ το δεύτερο μεγαλύτερα βάθη. Το ίδιο ακριβώς πρότυπο κατανομής παρατηρούμε και για τα άλλα άφθονα είδη των δύο βαθύτερων σταθμών (*Sabatieria sp.1*, *Comesa sp.2* του σταθμού 5 και *Sabatieria sp.14*, *Sabatieria sp.13* του σταθμού 7) τα οποία ομαδοποιούνται πολύ κοντά στα αντίστοιχα κυρίαρχα είδη.

3.6.2 Συσχετίσεις

Στον Πίνακα 3.6.6 δίνονται οι τιμές του συντελεστή συσχέτισης R του Spearman μεταξύ των διαφόρων περιβαλλοντικών παραμέτρων των χαρακτηριστικότερων ειδών των τριών σταθμών, των τεσσάρων τροφικών τύπων, καθώς και των διαφόρων δεικτών ποικιλότητας. Μεταξύ των διαφόρων φυσικοχημικών παραμέτρων όπως είδαμε και στο Σχήμα 3.6.4, υπάρχει κυρίως έντονη συσχέτιση ανάμεσα στις φαιοχρωστικές και CPE. Όσον αφορά τα είδη, τα περισσότερα από τα χαρακτηριστικά είδη του ρηχότερου σταθμού των 20 μέτρων (σταθμός 2), εμφάνισαν θετική συσχέτιση με το λόγο χλωροφύλλης/CPE και τη μέση διάμετρο των κόκκων, ενώ αντίθετα εμφάνισαν αρνητική συσχέτιση με το ποσοστό του οργανικού άνθρακα, το ποσοστό ιλύος-αργίλου, το συντελεστή διαλογής σ_1 καθώς και το βάθος. Εντελώς αντίθετη ήταν η εικόνα που παρουσίασαν τα χαρακτηριστικότερα είδη του βαθύτερου σταθμού των 130 μέτρων (σταθμός 7). Τα περισσότερα παρουσίασαν αρνητική συσχέτιση με το λόγο χλωροφύλλης/ CPE και τη μέση διάμετρο των κόκκων, και θετική συσχέτιση με το βάθος και το ποσοστό ιλύος-αργίλου, ενώ δεν παρουσίασαν καμία συσχέτιση με το ποσοστό του οργανικού

άνθρακα και το συντελεστή διαλογής σ_1 όπως συνέβη με τα είδη του σταθμού 2. Τέλος τα περισσότερα είδη του σταθμού 5 παρουσίασαν θετική συσχέτιση με το ποσοστό του οργανικού άνθρακα στο ίζημα. Οι διάφοροι τροφικοί τύποι, σχεδόν στο σύνολό τους, παρουσίασαν θετική συσχέτιση με το λόγο χλωροφύλλης/ CPE και τη μέση διάμετρο των κόκκων, ενώ αντίθετα παρουσίασαν αρνητική συσχέτιση με το ποσοστό του οργανικού άνθρακα και το βάθος. Από τους διάφορους δείκτες ποικιλότητας μόνο ο δείκτης (V) του μοντέλου ουδετερότητας παρουσίασε αρνητική συσχέτιση με το ποσοστό του οργανικού άνθρακα στο ίζημα. Αντίθετα, όλοι οι δείκτες ποικιλότητας παρουσίασαν ισχυρή συσχέτιση με το συντελεστή λοξότητας (Sk_1) του ιζήματος. Τέλος η αφθονία των νηματωδών δεν παρουσίασε καμία συσχέτιση με καμία από τις φυσικοχημικές παραμέτρους που μετρήθηκαν.

Πίνακας 3.6.6. Συντελεστής συσχέτισης R του Spearman μεταξύ των περιβαλλοντικών παραγόντων των πιο άφθονων ειδών, των διαφόρων τροφικών τύπων καθώς και των διαφόρων δεικτών ποικιλότητας.

	Χλωρ.α	Φαιοχρ.	CPE	Χλωρ.α/ CPE	Οργ. Ανθρ.	ΜΔ	Ιλύς-άργ.	σ_1	Sk1	Βάθος
Σταθμός 2										
Molgolaimus turgofrons				0,69**	-0,66**	0,70**	-0,76**	-0,57**		-0,66**
Richtersia coomansi	0,37*			0,75**	-0,74**	0,84**	-0,82**	-0,52**		-0,70**
Richtersia n. sp.6		-0,37*		0,70**	-0,65**	0,69**	-0,75**	-0,56**		-0,63**
Paracomosoma dubium		-0,38*		0,59**	-0,60**	0,65**	-0,70**	-0,58**		-0,59**
Paralongicyatholaimus minutus						0,43*				
Σταθμός 5										
Sabatieria sp.1					0,52**	-0,42*	0,39*	0,67**	-0,53**	
Comesa sp.2					0,42*			0,56**		
Elzalia sp.1					0,45*					
Σταθμός 5 & 7										
Cyartonea n. sp.1		0,53**	0,50**		0,64**	-0,44*	0,42*	0,66**	-0,52**	
Hopperia sp.1				-0,60**		-0,58**	0,58**			0,69**
Σταθμός 7										
Sabatieria sp.14	-0,40*			-0,61**		-0,53**	0,53**			0,77**
Sabatieria sp.13				-0,65**		-0,51**	0,55**			0,73**
Desmodora sp.6										
Τροφικοί τύποι										
1A	0,42*									
1B				0,56**	-0,49**	0,54**	-0,59**	-0,43*		-0,48**
2A		-0,37*		0,75**	-0,72**	0,81**	-0,83**	-0,61**		-0,69**
2B				0,47**	-0,38*	0,40*	-0,49**			-0,46*
Δείκτες ποικιλότητας										
HillN ₀										
H'									0,52**	
J'									0,52**	
HillN ₁									0,51**	
HillN ₂									0,55**	
HillN _{inf}								-0,47**	0,57**	
d									0,38*	
V					-0,36*			-0,41*	0,51**	

Απεικονίζονται μόνο οι στατιστικά σημαντικές σχέσεις. $P < 0,05$:* $P < 0,01$:**

Κεφάλαιο 4. Μειοβένθος από τη βαθιά θάλασσα

Η βαθιά θάλασσα, αν και αποτελεί τον μεγαλύτερο βιότοπο του πλανήτη μας παραμένει παρόλα αυτά σχετικά ανεξερεύνητη. Το γεγονός αυτό οφείλεται κυρίως στις τεχνικές δυσκολίες που παρουσιάζει η προσέγγιση της βαθιάς θάλασσας καθώς επίσης και στο μεγάλο οικονομικό κόστος της συλλογής δειγμάτων από τα μεγάλα βάθη. Οφείλεται επίσης στο γεγονός πως, στις πρωταρχικές τουλάχιστον εξερευνήσεις της βαθιάς θάλασσας, χρησιμοποιήθηκαν τελείως ακατάλληλες τεχνικές δειγματοληψίας, με αποτέλεσμα το μεγαλύτερο μέρος της πανίδας να μην συλλέγεται. Το γεγονός αυτό είχε σαν αποτέλεσμα, μέχρι τις αρχές της δεκαετίας του '60, να επικρατεί η λανθασμένη άποψη πως η βαθιά θάλασσα αποτελεί μια πραγματική έρημο, όπου επικρατούν οι πολύ σκληρές και τελείως αφιλόξενες συνθήκες του ολοκληρωτικού σκότους, των ιδιαίτερα χαμηλών θερμοκρασιών και της τεράστιας πίεσης. Στο περιβάλλον αυτό, πίστευαν, πως μόνο μικρός αριθμός οργανισμών μπορούσε να επιβιώσει.

Για πρώτη φορά στις αρχές της δεκαετίας του '60, οι Hessler και Sanders, χρησιμοποίησαν σε μια σειρά από οικολογικές μελέτες της βαθιάς θάλασσας, μια επιβενθική δράγα με ιδιαίτερα μικρό άνοιγμα ματιού για τα δεδομένα της εποχής. Το αποτέλεσμα ήταν να μείνουν έκθαμβοι μπροστά στην πληθώρα καθώς και την ποικιλομορφία των μικρών σε μέγεθος οργανισμών που συνέλεξαν. Παρόλα αυτά, ακόμα και μετά την εισαγωγή του Box corer, ο οποίος κόβει ένα κομμάτι ιζήματος από το βυθό και το ανεβάζει στην επιφάνεια αδιατάρακτο, το μέγεθος του κόσκινου που προτιμούσαν οι ερευνητές για το κοσκίνισμα αυτών των δειγμάτων ήταν με άνοιγμα ματιού 500 μm με αποτέλεσμα σχεδόν το σύνολο της μειοπανίδας να διαφεύγει. Πρώτος ο Wieser (1960), χρησιμοποίησε κόσκινα με κατάλληλο μέγεθος ματιού και συλλέγοντας επιτέλους πληροφορίες για τη μειοπανίδα της βαθιάς θάλασσας έκανε την υπόθεση της μείωσης της αφθονίας της συναρτήσει του βάθους. Το σημείο αυτό υπήρξε ουσιαστικά το ξεκίνημα μιας τεράστιας προσπάθειας συλλογής πληροφοριών για τη μειοπανίδα της βαθιάς θάλασσας γενικότερα και των νηματωδών ειδικότερα.

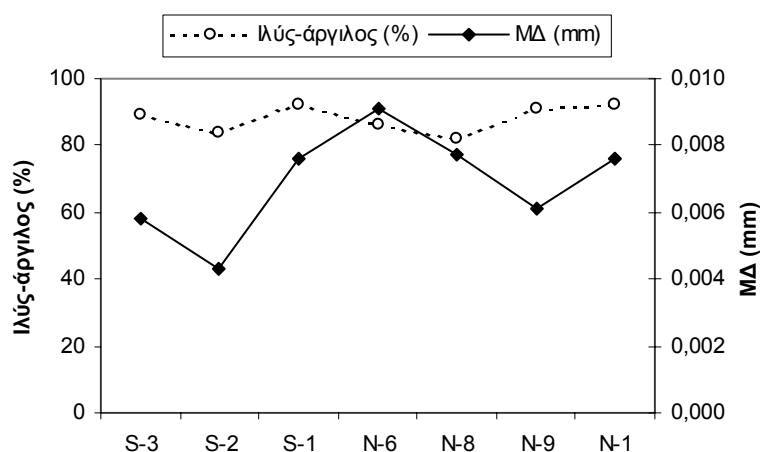
Στις μέρες μας, παρά το γεγονός της χρησιμοποίησης ολοένα και πιο πολύπλοκων συσκευών και μεθόδων για τη συλλογή πληροφοριών από τη βαθιά θάλασσα, οι γνώσεις που έχουμε για τη βαθυπελαγική μειοπανίδα είναι σποραδικές και προέρχονται κυρίως από περιοχές όπου έτυχε να έχουν τη βάση τους ερευνητές

τους οποίους ενδιέφερε το συγκεκριμένο αντικείμενο. Για παράδειγμα, έχει υπολογιστεί πως από το σύνολο ολόκληρης της βαθιάς θάλασσας, έχουν συλλεχθεί για μειοβενθικές μελέτες, περίπου 21.5 m² πυθμένα, σε αντίθεση με τα 2 km² τα οποία έχουν συλλεχθεί για τη μελέτη της μακροπανίδας. Τα νούμερα αυτά φαντάζουν απίστευτα μικρά αν αναλογιστεί κανείς πως η μισή από τη επιφάνεια της γης αποτελείται από βαθιά θάλασσα με βάθος το οποίο ξεπερνάει το ένα χιλιόμετρο.

4.1 Περιβαλλοντικές παράμετροι

4.1.1. Ίζημα

Οι δύο περιοχές, όσον αφορά τα χαρακτηριστικά του ιζήματος, βρέθηκαν να μοιάζουν αρκετά (Σχήμα 4.1.1). Αν και η μεγαλύτερη μέση διάμετρος (ΜΔ) βρέθηκε στο ρηχότερο σταθμό του Βορείου Αιγαίου, όλα τα ιζήματα χαρακτηρίζονται από πολύ λεπτόκοκκο ίζημα το οποίο αποτελούνταν κυρίως από ιλύς και άργιλο (ποσοστό

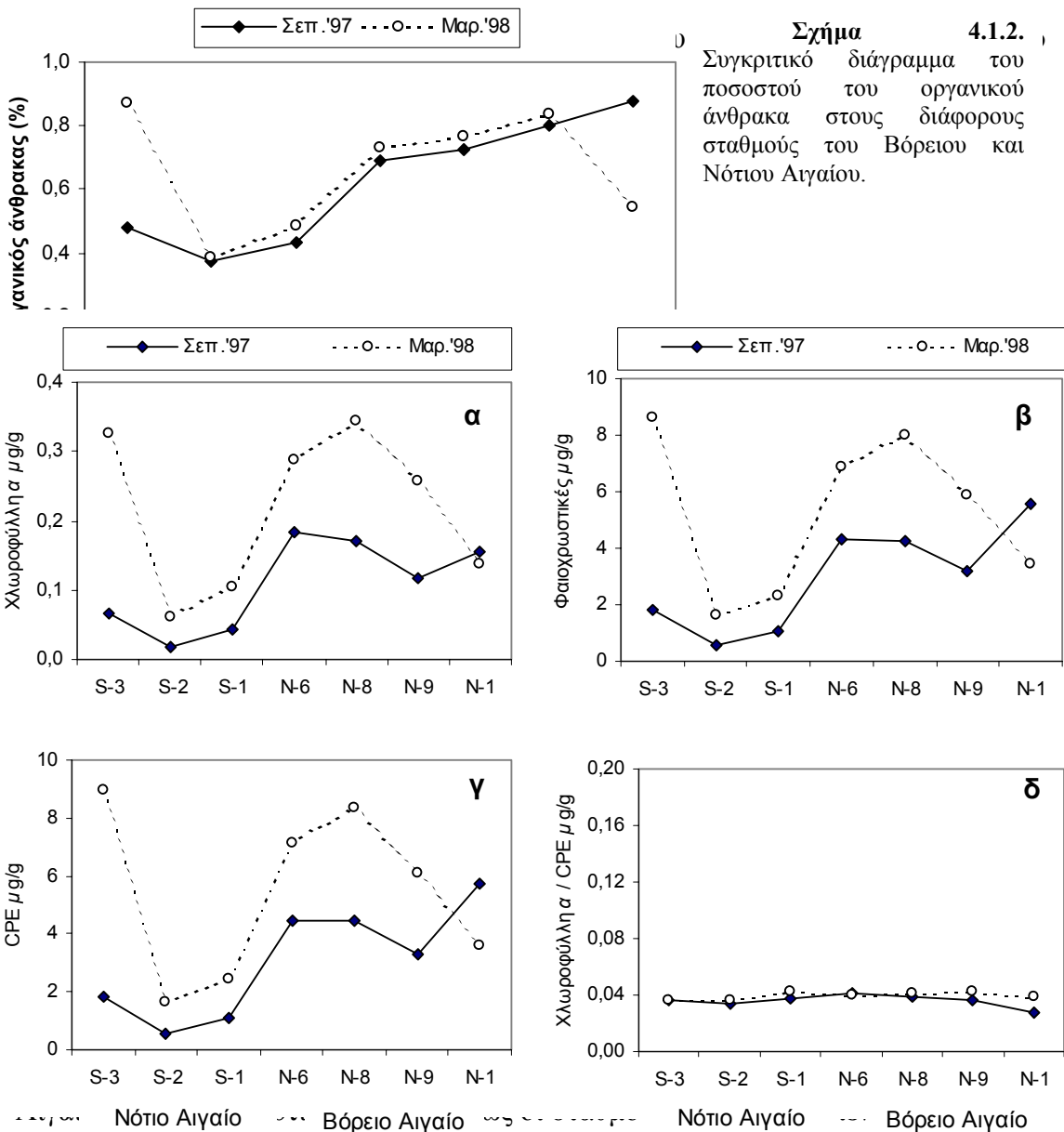


Σχήμα 4.1.1.
Συγκριτικό διάγραμμα των ιζηματολογικών χαρακτηριστικών του Βόρειου και Νότιου Αιγαίου. ΜΔ: μέση διάμετρος.

από 82-92%) με μέση διάμετρο κόκκων η οποία κυμάνθηκε από 0.0043 έως 0.0091 mm.

4.1.2. Οργανικός άνθρακας

Το ποσοστό του οργανικού άνθρακα εκφρασμένο ως η μέση τιμή από τα πρώτα 0-6 cm του ιζήματος στους διάφορους σταθμούς του Βόρειου και Νοτίου Αιγαίου φαίνεται στο Σχήμα 4.1.2. Σε γενικές γραμμές στο Βόρειο Αιγαίο είχαμε μεγαλύτερες τιμές οργανικού άνθρακα (0.075 και 0.050 % στο Βόρειο και Νότιο Αιγαίο



Σχήμα 4.1.3. Διαβάθμιση των τιμών α) χλωροφύλλης α, β) φαιοχρωστικών, γ) αθροίσματος χλωροφύλλης α και φαιοχρωστικών (CPE) και δ) του λόγου χλωροφύλλης α / CPE. Ο βαθύτερος σταθμός της διατομής (N-1), εμφάνισε ιδιαίτερα αυξημένες τιμές.

Την υπόθεση πως η εισροή του οργανικού άνθρακα στα ιζήματα του Βόρειου Αιγαίου είναι μεγαλύτερη από ότι στο Νότιο ενισχύουν και τα πρότυπα κατανομής των συγκεντρώσεων των φαιοχρωστικών καθώς και του αθροίσματος των συγκεντρώσεων της χλωροφύλλης *a* και των φαιοχρωστικών (CPE). Και στις δύο περιπτώσεις (Σχήμα 4.1.3β και 4.1.3γ αντίστοιχα), το πρότυπο κατανομής των συγκεντρώσεων αυτών βρέθηκε να είναι πανομοιότυπο με αυτό της χλωροφύλλης *a*. Αντίθετα, ο λόγος των συγκεντρώσεων χλωροφύλλης *a*/ CPE (Σχήμα 4.1.3δ), παρουσίασε τόσο χωρική όσο και εποχική σταθερότητα.

Η χωρική διαφοροποίηση που παρατηρείται ανάμεσα στο Βόρειο και στο Νότιο Αιγαίο στις συγκεντρώσεις των χλωροφυλλούχων χρωστικών, είναι σε γενικές γραμμές σύμφωνη με την υπόθεση πως η εισροή οργανικού άνθρακα στα μεγάλα βάθη εξαρτάται κυρίως από την επιφανειακή παραγωγικότητα. Επίσης η απουσία κάποιου συγκεκριμένου προτύπου στις συγκεντρώσεις του οργανικού άνθρακα (βλέπε κεφάλαιο 4.1.2), υποδηλώνει έμμεσα πως η ποσότητα καθώς και η ποιότητα των οργανικών σωματιδίων που καταλήγουν στο βυθό εξαρτώνται τόσο από τη συνολική επιφανειακή παραγωγικότητα του συστήματος όσο και από την τοπική υδροδυναμική του. Από την άλλη, οι ιδιαίτερα αυξημένες τιμές που παρατηρήθηκαν στο σταθμό S-3 στη λεκάνη του Κρητικού Πελάγους (1194 m), καθώς και στο σταθμό N-1 το Μάρτιο '98 στη λεκάνη της Λήμνου (1271 m), δείχνουν ξεκάθαρα πως οι απομονωμένες βαθιές λεκάνες, ανεξάρτητα από την τοπική παραγωγικότητα του συστήματος, λειτουργούν ως «φυσικές» ιζηματοπαγίδες, όπου η οργανική ύλη έχει την τάση να συσσωρεύεται.

4.2 Κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας των νηματώδων

4.2.1 Εισαγωγή

Οι νηματώδεις αποτελούν την πιο άφθονη ομάδα μεταζώων στη βαθιά θάλασσα και η σχετική τους αφθονία, έχει βρεθεί πως αυξάνει δυσανάλογα με την αύξηση του βάθους (Thiel 1975). Η Μεσόγειος (Soetaert et al. 1991b) και το Αιγαίο Πέλαγος (Dinet 1976, Lampadariou & Tselepidis 2000) δεν αποτελούν εξαίρεση, και για αυτό το λόγο στην παρούσα μελέτη δόθηκε κυρίως έμφαση στην ομάδα των νηματώδων. Στον Πίνακα 4.2.1 φαίνονται οι σχετικές αφθονίες των κυριοτέρων ταξινομικών ομάδων. Οι νηματώδεις υπήρξαν πάντα η πιο άφθονη ομάδα με μέση σχετική αφθονία 91.2 % στο Νότιο και 89.5 % στο Βόρειο Αιγαίο. Δεύτερη πιο άφθονη ομάδα υπήρξαν πάντα τα αρπακτικοειδή κωπήποδα (ώριμα άτομα συν ναύπλιοι) με

μέση σχετική αφθονία 5.8 % στο Νότιο και 6 % στο Βόρειο Αιγαίο. Από τις υπόλοιπες ομάδες, μονάχα οι πολύχαιτοι και οι στροβιλιστικοί πλατυέλμινθες στο Βόρειο Αιγαίο είχαν κάποια σχετική σπουδαιότητα όσον αφορά τη συμμετοχή τους στη συνολική μειοβενθική αφθονία. Στον Πίνακα 4.2.2 παρουσιάζονται όλες οι αφθονίες των διαφόρων ομάδων συνοπτικά.

Μέχρι το πολύ πρόσφατο παρελθόν κυριαρχούσε ανάμεσα στους θαλάσσιους βιολόγους η ισχυρή πεποίθηση πως οι βενθικές κοινότητες των αχανών ωκεάνιων πυθμένων, υπόκεινται στον ισχυρά περιοριστικό παράγοντα της μικρής ποσότητας της παρεχόμενης τροφής.

Πίνακας 4.2.1. Μέση ποσοστιαία (%) συμμετοχή των κύριων ταξινομικών ομάδων στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους. μ.τ.: μέση τιμή από τις δύο εποχές δειγματοληψίας.

	Σεπτέμβρης '97							Μάρτιος '98							μ.τ.	
	Νότιο Αιγαίο				Βόρειο Αιγαίο			Νότιο Αιγαίο				Βόρειο Αιγαίο			Νοτίου Αιγαίου	Βορείου Αιγαίου
	S-3	S-2	S-1	N-6	N-8	N-9	N-1	S-3	S-2	S-1	N-6	N-8	N-9	N-1		
Νηματώδεις	89,4	93,3	90,7	85,8	87,6	88,1	91,1	91,9	90,7	91,0	90,8	87,7	90,3	94,4	91,2	89,5
Κωπήποδα	3,9	3,8	3,4	6,4	3,3	3,4	2,4	2,8	3,4	3,7	3,5	3,9	3,0	2,7	3,5	3,6
Κωπήποδα ναύπλιοι	3,3	0,5	2,6	2,8	3,7	2,4	2,9	2,4	2,4	2,6	1,9	2,8	2,5	0,8	2,3	2,5
Πολύχαιτοι	1,1	1,0	1,0	2,1	2,6	2,5	1,0	0,8	1,2	1,2	2,1	3,2	2,5	1,0	1,0	2,1
Στροβιλιστικοί	1,3	0,4	1,4	1,4	1,3	2,6	1,5	0,6	0,9	0,8	0,8	1,2	1,1	0,4	0,9	1,3
Διάφορα	0,2	0,9	0,5	0,4	0,4	0,3	0,2	0,2	1,1	0,4	0,1	0,2	0,2	0,1	0,5	0,2
Κινόρυγχα	0,1	0,0	0,2	0,6	0,7	0,2	0,4	0,0	0,1	0,2	0,4	0,7	0,2	0,3	0,1	0,4
Νεμερτίνοι	0,4	0,0	0,1	0,2	0,1	0,3	0,2	1,2	0,2	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,1
Οστρακώδη	0,4	0,0	0,0	0,2	0,3	0,1	0,1	0,2	0,1	0,0	0,2	0,2	0,1	0,0	0,1	0,2
Δίθυρα	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1

Πίνακας 4.2.2. Μέσες τιμές (μ.τ.) και τυπικά σφάλματα (τ.σ.) των κυριότερων ταξινομικών ομάδων (άτομα/10cm²) στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους από τις δύο διαφορετικές εποχές δειγματοληψίας.

	Σεπτέμβρης '97																				
	Νότιο Αιγαίο						Βόρειο Αιγαίο														
	S-3		S-2		S-1		N-6		N-8		N-9		N-1								
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.					
Νηματώδεις	227	+	21,5	136	+	14,7	144	+	33,8	721	+	112,7	1077	+	77,1	815	+	17,3	1140	+	145,9
Κωπήποδα	10	+	1,7	6	+	1,9	5	+	1,0	54	+	10,3	40	+	9,6	31	+	3,7	30	+	2,7
Κωπήποδα ναύπλιοι	8	+	2,0	1	+	0,8	4	+	0,9	23	+	5,3	45	+	13,8	23	+	7,8	36	+	3,0
Πολύχαιτοι	3	+	1,0	1	+	0,3	2	+	0,2	18	+	3,2	32	+	6,3	23	+	0,4	12	+	2,0
Στροβιλιστικοί	3	+	0,5	1	+	0,1	2	+	0,1	12	+	3,9	16	+	3,0	24	+	1,9	19	+	1,6
Διάφορα	1	+	0,1	1	+	0,8	1	+	0,3	4	+	0,3	5	+	2,0	3	+	0,5	3	+	1,2
Κινόρυγχα	0	+	0,1	0	+	0,1	0	+	0,1	5	+	0,7	8	+	2,3	2	+	0,9	5	+	1,7
Νεμερτίνοι	1	+	0,2	0	+	0,0	0	+	0,1	2	+	0,5	2	+	0,5	3	+	0,6	3	+	1,1
Οστρακώδη	1	+	0,4	0	+	0,1	0	+	0,1	2	+	0,3	4	+	0,5	1	+	0,7	2	+	0,8
Δίθυρα	0	+	0,0	0	+	0,0	0	+	0,0	0	+	0,2	1	+	0,2	0	+	0,2	1	+	0,6

	Μάρτιος '98																				
	Νότιο Αιγαίο						Βόρειο Αιγαίο														
	S-3		S-2		S-1		N-6		N-8		N-9		N-1								
	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.	μ.τ.	τ.σ.					
Νηματώδεις	318	+	52,7	116	+	14,6	171	+	34,8	1012	+	37,1	867	+	308,0	841	+	46,3	1145	+	88,5
Κωπήποδα	10	+	3,0	4	+	1,2	7	+	0,6	39	+	2,5	38	+	7,8	28	+	1,9	33	+	2,9
Κωπήποδα ναύπλιοι	8	+	1,5	3	+	0,9	5	+	0,2	21	+	3,2	28	+	8,1	23	+	7,1	10	+	1,6
Πολύχαιτοι	3	+	0,6	2	+	0,3	2	+	0,4	23	+	3,0	32	+	11,6	23	+	2,3	13	+	1,4
Στροβιλιστικοί	2	+	0,7	1	+	0,1	2	+	0,3	9	+	1,6	11	+	5,2	10	+	1,1	5	+	0,7
Διάφορα	1	+	0,3	1	+	0,7	1	+	0,4	1	+	0,5	2	+	0,7	2	+	0,5	1	+	0,5
Κινόρυγχα	0	+	0,1	0	+	0,1	0	+	0,2	4	+	0,9	7	+	2,2	2	+	0,7	3	+	0,4
Νεμερτίνοι	4	+	4,1	0	+	0,1	0	+	0,1	0	+	0,4	1	+	0,2	1	+	0,2	1	+	0,9
Οστρακώδη	1	+	0,2	0	+	0,1	0	+	0,1	3	+	0,9	2	+	0,7	1	+	0,2	0	+	0,2
Δίθυρα	0	+	0,0	0	+	0,0	0	+	0,0	2	+	0,5	1	+	0,4	1	+	0,3	1	+	0,5

Η περιεκτικότητα των ωκεάνιων ιζημάτων σε οργανικό άνθρακα, βρέθηκε πολλές φορές να μην ξεπερνάει το επίπεδο του 1% (Gage & Tyler 1991). Ως συνέπεια, η εικόνα που υπήρχε για τη ροή του οργανικού άνθρακα από την επιφάνεια προς τον πυθμένα ήταν εκείνη μιας αραιής βροχής από σωματίδια οργανικής ύλης, μη βιοδιαθέσιμης ως επί το πλείστον, γνωστή και ως «θαλάσσιο χιόνι». Στις μέρες μας όμως, η ισχυρή διασύνδεση της επιφάνειας των ωκεανών με τον πυθμένα που βρίσκεται από κάτω έχει πλέον τεκμηριωθεί (Graf 1992). Για παράδειγμα, έχει βρεθεί πως σε περιοχές όπου εμφανίζονται bloom του φυτοπλαγκτού, μεγάλες ποσότητες της παραγόμενης οργανικής ύλης, βυθίζονται μέσα από τη στήλη του νερού τόσο γρήγορα, με αποτέλεσμα να καθιζάνουν στον πυθμένα ο οποίος βρίσκεται χιλιάδες μέτρα πιο κάτω μέσα σε διάστημα ελάχιστων μόνο εβδομάδων (Deuser et al. 1981, Lampitt 1985, Deuser et al. 1990, Honjo & Manganini 1993).

Εκτιμήσεις από το ΒΑ Ατλαντικό υποθέτουν πως ακόμα και μέχρι 3% της ανοιξιότικης πρωτογενούς παραγωγικότητας, μπορεί να καταλήξει στο πυθμένα στα 4.500 μέτρα (Thiel et al. 1988/89). Στη Δυτική Μεσόγειο και σε βάθος 1.000 μέτρων, η αντίστοιχη τιμή για τον κόλπο της Λυών είναι 10% της ανοιξιότικης πρωτογενούς παραγωγικότητας ενώ η αντίστοιχη εκτίμηση για την Ανατολική Μεσόγειο και για το ίδιο βάθος είναι 3%. Η παρουσία μετρήσιμης ποσότητας χλωροφύλλης *a* στα βιογενή θρύμματα που κατακρημνίζονται, ενισχύει την υπόθεση πως η επιφανειακή παραγωγικότητα, αποτελεί αφενός την κύρια πηγή οργανικού άνθρακα και αφετέρου, πως η οργανική ύλη αυτής της μορφής καταλήγει τελικά στον πυθμένα σχεδόν αναλλοίωτη (Billett et al. 1983, Lampitt 1985). Έκτοτε, έχουν γίνει προσπάθειες σε περιοχές με διαφορετικές τιμές πρωτογενούς παραγωγικότητας, ώστε να εκτιμηθεί η επίδραση της πλούσιας αυτής οργανικής ύλης στις διάφορες βενθικές κοινότητες συμπεριλαμβανομένης και της μειοπανίδας (Bett et al. 1994, Vincx et al. 1994 για το Β Ατλαντικό και Soetaert et al. 1991b, Danovaro et al. 1995a για τη Μεσόγειο). Από τις μελέτες αυτές, έχει βρεθεί πως κυρίως τα βακτήρια αλλά και ορισμένα πρωτόζωα αποκρίνονται θετικά στην κατακρήμιση αυτών των βιογενών θρυμμάτων αποικίζοντας τα ταχύτατα, με αποτέλεσμα να παρατηρείται μια αύξηση τόσο στην αφθονία τους όσο και στη βιομάζα τους (Turley et al. 1988, Pfannkuche 1992). Για παράδειγμα, έχει παρατηρηθεί πως λίγες μόνο βδομάδες μετά το εποχικό bloom του φυτοπλαγκτού, υπήρχε μια θετική απόκριση των πληθυσμών των Τρηματοφόρων (Foraminifera) τόσο στο Β Ατλαντικό (Gooday 1988, Gooday & Lamshead 1989, Pfannkuche 1992) όσο και στον Αρκτικό Ωκεανό (Pfannkuche & Thiel 1987). Η

γρήγορη αυτή απόκριση των πρωτόζωων, προτάθηκε πως οφείλεται αφενός στη μικρή διάρκεια της αναπαραγωγικής τους γενιάς και αφετέρου στην πιθανή ενεργοποίηση κυτταρικών μορφών τους οι οποίες βρίσκονται σε κάποιου είδους λανθάνουσας κατάστασης (Soltwedel et al. 1996).

Οι νηματώδεις, επίσης θα περίμενε κανείς να είναι σε θέση να εκμεταλλευτούν άμεσα ή έμμεσα την πλούσια αυτή πηγή τροφής, μια και τρέφονται ως επί το πλείστον με βακτήρια, φύκη καθώς και σωματιδιακό οργανικό υλικό (Heip et al. 1985, Jensen 1987a, Giere 1993, Soltwedel & Thiel 1995). Ωστόσο, τα μέχρι στιγμής αποτελέσματα οδηγούν σε διφορούμενα συμπεράσματα. Για παράδειγμα, στο Δυτικό Ειρηνικό, ο Shirayama (1984) βρήκε πως η αφθονία και η βιομάζα των νηματωδών συσχετίζεται θετικά με αυξημένες τιμές χλωροφύλλης *a* στην επιφάνεια. Στη Μεσόγειο, οι Soetaert & Heip (1989), παρατήρησαν πως υπάρχει θετική συσχέτιση ανάμεσα στο μέσο μέγεθος των νηματωδών και των συγκεντρώσεων CPE. Με παρόμοιο τρόπο, οι Vanreusel et al. (1995) και Soltwedel et al. (1996), παρατήρησαν πως σε περιοχές όπου έχουμε μεγαλύτερη απόθεση βιογενών θρυμμάτων, τα οποία προέρχονται από έντονη επιφανειακή παραγωγικότητα, το μέσο μήκος των νηματωδών αυξάνει. Αντίθετα, σε μια προηγούμενη μελέτη, ο Shirayama (1983), κατέληξε στο συμπέρασμα πως η διαθεσιμότητα της τροφής δεν αποτελεί ρυθμιστικό παράγοντα για το μέγεθος των νηματωδών. Παρόμοια, οι Pfannkuche (1992) και Gooday et al. (1996), δεν μπόρεσαν να βρουν κάποια σχέση ανάμεσα στην αυξημένη ποσότητα τροφής και την αφθονία ή τη βιομάζα των νηματωδών στο ίζημα.

Κατά την ερευνητική αποστολή του σκάφους Meteor (Meteor 25/1) το 1993 στην ανατολική Μεσόγειο, παρατηρήθηκαν για πρώτη φορά αυξημένες ποσότητες χλωροφύλλης *a* στις δύο βαθιές υποθαλάσσιες τάφρους που βρίσκονται Νότια της Κρήτης (Boetius et al. 1996). Το γεγονός αυτό, επιβεβαιώθηκε αργότερα από το ερευνητικό πρόγραμμα MATER, όπου παρατηρήθηκαν ιδιαίτερα αυξημένες ποσότητες χλωροφύλλης *a* στο σταθμό S3 του Κρητικού Πελάγους. Επίσης, κατά τη διάρκεια του ίδιου προγράμματος, βρέθηκε πως στο Βόρειο Αιγαίο, υπήρχαν συνολικά πολύ μεγαλύτερες ποσότητες οργανικής ύλης από ότι υπήρχαν στο Νότιο (Tselepidis et al. 2000b). Και στις δύο περιπτώσεις, η οργανική ύλη που κατέληξε τελικά στο βυθό χαρακτηρίστηκε ως φρέσκο και βιοδιαθέσιμο οργανικό υλικό (Boetius et al. 1996, Tselepidis et al. 2000b).

Στο Αιγαίο Πέλαγος, το bloom του φυτοπλαγκτού κατά τη χειμερινή περίοδο οφείλεται κυρίως σε διάτομα, όπως είναι τα *Thalassiothrix*, *Chaetoceros*, *Nitzschia*

και *Bacteriastrum* (Ignatiades et al. 1995). Τα διάτομα αυτά, συνήθως κολλάνε μεταξύ τους δημιουργώντας με αυτόν τον τρόπο συσσωματώματα τα οποία λόγω βάρους καθιζάνουν τελικά γρήγορα στον πυθμένα. Η διεργασία αυτή ίσως εξηγεί εν μέρη την ύπαρξη μεγάλων ποσοτήτων φυτοθρυμμάτων που βρέθηκαν τόσο στο σταθμό S3 του Νοτίου Αιγαίου όσο και στο βαθύτερο σταθμό N1 του Βορείου Αιγαίου. Υπάρχουν βέβαια και περιπτώσεις (κυρίως καλοκαίρι-φθινόπωρο), όπου το bloom οφείλεται κυρίως στα δινομαστιγωτά. Σε αυτήν την περίπτωση τα πράγματα δεν είναι τόσο απλά, μια και τα δινομαστιγωτά δεν δημιουργούν συσσωματώματα, με αποτέλεσμα η άφιξή τους στον πυθμένα και σε μεγάλα βάθη να γίνεται καθυστερημένα. Παρόλα αυτά γνωρίζουμε σήμερα πως ολόκληρες περιοχές θαλάσσιου πυθμένα μπορεί να είναι καλυμμένες με ένα παχύ στρώμα φυτοθρυμμάτων το οποίο προέρχεται από bloom διατόμων (θάλασσα των Σαργασών: Deuser et al. 1981, λεκάνη του Παναμά: Honjo 1982, διάφορες περιοχές του Ατλαντικού: Hecker 1990, Thiel et al. 1988/89). Υποβρύχιες φωτογραφίες του θαλάσσιου πυθμένα, έχουν δείξει τη μεγάλη σημασία τέτοιων φυτοθρυμμάτων για τους ιζηματοφάγους οργανισμούς της βαθιάς θάλασσας. Έχει βρεθεί για παράδειγμα πολλές φορές, πως σε περιοχές όπου υπάρχει κάλυψη του θαλάσσιου πυθμένα από ένα πλούσιο στρώμα φυτοθρυμμάτων εμφανίζονται ξαφνικά ορισμένες περιοχές ή αυλάκια όπου φαίνεται πολύ καθαρά το υποκείμενο ίζημα. Είναι προφανές πως στις περιπτώσεις αυτές, τα φυτοθρύμματα έχουν φαγωθεί κυριολεκτικά από οργανισμούς που ανήκουν κυρίως στη μεγαπανίδα. Τέτοιοι οργανισμοί είναι για παράδειγμα τα Εχιουροειδή ή τα Εχινόδερμα (κυρίως αχινοί και ολοθούρια). Οι φωτογραφίες αυτές, οδήγησαν τους Smith et al. (1993), να διατυπώσουν την υπόθεση πως οι οργανισμοί αυτοί πρέπει να αφαιρούν αυτό το πλούσιο σε οργανικό υλικό επιλεκτικά από το ίζημα. Κάτι ανάλογο φαίνεται πως συμβαίνει και στο Βόρειο Αιγαίο, όπου η αφθονία της μεγαπανίδας βρέθηκε να είναι μια τάξη μεγέθους μεγαλύτερη από ότι στο Νότιο Αιγαίο (Smith et al. 2000). Επίσης ανάμεσα στα επικρατούντα είδη, υπήρχε τουλάχιστον ένα είδος, το οποίο ανήκει στα Εχινόδερμα, το *Spatangus purpureus*, το οποίο τρέφεται ακριβώς με αυτόν τον τρόπο.

Πειράματα κατανάλωσης οξυγόνου, έδειξαν πως στα φυτοθρύμματα αυτά, αναπτύσσεται έντονη μικροβιακή δραστηριότητα, η οποία μπορεί να είναι και πέντε φορές μεγαλύτερη από το υποκείμενο ίζημα, υποδηλώνοντας έτσι πως το υλικό αυτό αποτελείται κυρίως από ασταθή και ευμετάβλητα (*labile*) συστατικά, τα οποία μπορούν να αποικοδομηθούν σχετικά εύκολα. Τα ασταθή και ευμετάβλητα (κυρίως

πρωτεΐνες και λιπίδια) αυτά συστατικά της οργανικής ύλης, μπορεί να είναι σημαντική τροφική πηγή για τους νηματώδεις, είτε εξαιτίας της μικροβιακής πανίδας που αναπτύσσεται εξαιτίας τους, είτε από μόνα τους. Και πράγματι, στο Νότιο Αιγαίο έχει βρεθεί πως υπάρχει θετική συσχέτιση ανάμεσα στην αφθονία των μειοβενθικών οργανισμών και τη συγκέντρωση πρωτεϊνών και λιπιδίων μέσα στο ίζημα (Danovaro et al. 1995a). Όλα τα παραπάνω, οδηγούν στο συμπέρασμα πως τα φυτοθρύμματα που φτάνουν στον ωκεάνιο πυθμένα και τα οποία προέρχονται από την επιφανειακή παραγωγικότητα, πιθανόν να επηρεάζουν τη δομή της βιοκοινωνίας των νηματωδών.

Έτσι, οι αφθονίες και οι βιομάζες των νηματωδών χρησιμοποιήθηκαν για να ελεγχθούν οι παρακάτω υποθέσεις:

- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα, δεν συσχετίζονται με μια αντίστοιχη αύξηση στην αφθονία ή τη βιομάζα των νηματωδών στο βαθύαλο οικοσύστημα του Βορείου Αιγαίου
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των νηματωδών μέσα στο ίζημα του βαθύαλου οικοσυστήματος
- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα, δεν συσχετίζονται με μια αντίστοιχη μείωση στο μέσο μήκος των νηματωδών στο Βόρειο Αιγαίο

4.2.2 Οριζόντια και κατακόρυφη κατανομή της αφθονίας και της βιομάζας των νηματωδών

Οι νηματώδεις δεν βρέθηκαν να διαφέρουν στατιστικά σημαντικά ανάμεσα στις δύο εποχές δειγματοληψίας (Σεπτέμβρης '97 και Μάρτιος '98), σε καμιά από τις δύο περιοχές του Αιγαίου Πελάγους (ANOVA $P=0.554$). Ουσιαστικά, εκτός από τους στροβιλιστικούς πλατυέλμινθες, καμιά ομάδα δεν βρέθηκε να διαφέρει ανάμεσα στις δύο εποχές δειγματοληψίας (Πίνακας 4.2.3). Αντίθετα μεταξύ των δυο περιοχών βρέθηκαν έντονες διαφορές τόσο ανάμεσα στις αφθονίες των νηματωδών όσο και ανάμεσα στις αφθονίες των υπολοίπων ομάδων (Πίνακας 4.2.3). Ειδικά για τους νηματώδεις, οι αφθονίες στο Β. Αιγαίο ήταν πάντα μεγαλύτερες (ANOVA $P<0.000$, Σχήμα 4.2.1). Πιο συγκεκριμένα ενώ στο Νότιο Αιγαίο η μέση τιμή των νηματωδών

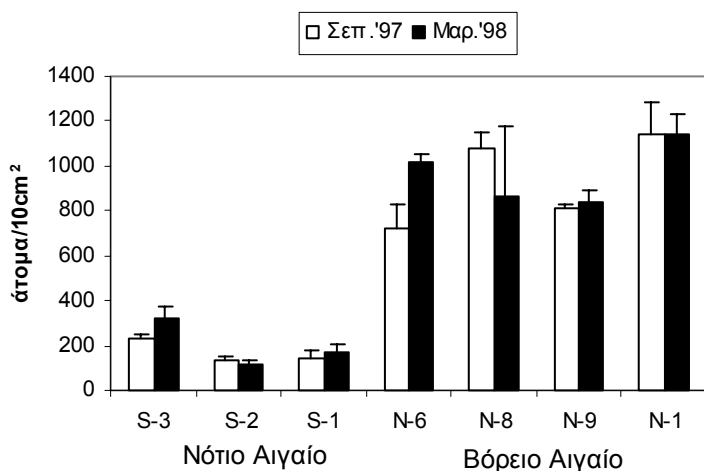
ήταν 186 άτομα/10cm² στο Βόρειο Αιγαίο η αντίστοιχη μέση τιμή ήταν 952 άτομα/10cm². Από τους σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου, πιο μεγάλες αφθονίες εμφάνισε ο σταθμός S-3 διαφέροντας ταυτόχρονα στατιστικά σημαντικά από τους άλλους δύο (ANOVA $P=0.03$) με μέση αφθονία 273 άτομα/10cm². Οι άλλοι δύο σταθμοί, S-1 και S-2, δεν διέφεραν σημαντικά μεταξύ τους και είχαν μέσες αφθονίες 158 και 126 άτομα/10cm² αντίστοιχα. Στο Βόρειο Αιγαίο αντίθετα δεν βρέθηκαν

Πίνακας 4.2.3. Συγκεντρωτικός πίνακας συγκρίσεων των κύριων ταξινομικών ομάδων τόσο ανάμεσα στις δυο εποχές δειγματοληψίας όσο και ανάμεσα στις δύο υπο-περιοχές του Αιγαίου Πελάγους.

Ομάδα	Σύγκριση Σεπ.'97 και Μαρ'98			Σύγκριση Β. και Ν. Αιγαίου	
	ANOVA-Δύο παράγοντες		Friedman	ANOVA-Ένας παράγοντας	
	F	P	P	F	P
Σύνολο μεταζώων			0,827	246,22	<0,000**
Νηματώδεις	0,36	0,554		222,41	<0,000**
Κωπήποδα	0,24	0,631		217,98	<0,000**
Κωπήποδα ναύπλιοι	0,44	0,511		64,99	<0,000**
Στροβιλιστικοί	19,49	<0,000**		105,32	<0,000**
Πολύχαιτοι	0,43	0,515		293,20	<0,000**

** $P < 0.01$

στατιστικά σημαντικές διαφορές στις αφθονίες των τεσσάρων σταθμών. Οι μέσες



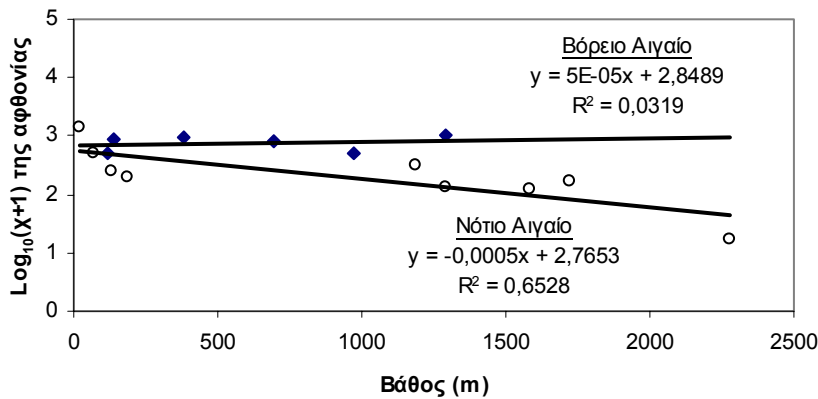
Σχήμα 4.2.1. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των νηματωδών ανά 10 cm² επιφάνειας στο βαθύθαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους.

αφθονίες των τεσσάρων σταθμών N-6, N-8, N-9 και N-1 ήταν 886, 972, 828 και 1142 άτομα/10cm² αντίστοιχα.

Η σχέση του αριθμού των νηματωδών συναρτήσει του βάθους φαίνεται στο **Σχήμα 4.2.2**. Προκειμένου η εικόνα να είναι πιο πλήρης στην ανάλυση

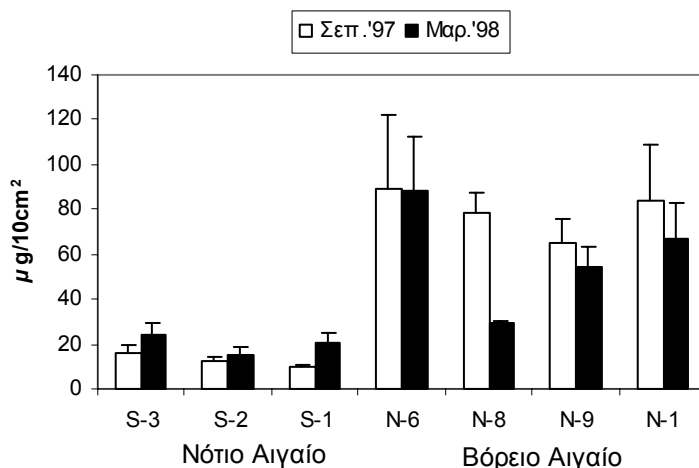
παλινδρόμησης συμπεριλήφθηκαν εκτός από τους σταθμούς αυτής της μελέτης και οι σταθμοί της διατομής H3 του κόλπου του Ηρακλείου (βλέπε Κεφάλαιο 3) μια και από το Νότιο Αιγαίο δεν υπήρχαν άλλα διαθέσιμα δεδομένα από την ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα. Στο Νότιο Αιγαίο, η αφθονία των νηματωδών μειώνεται γραμμικά συναρτήσει του βάθους ($P=0.008$) ενώ στο Βόρειο Αιγαίο φαίνεται πως η τάση είναι ακριβώς αντίθετη. Ωστόσο η αύξηση αυτή στην αφθονία συναρτήσει του βάθους στο Βόρειο Αιγαίο δεν είναι στατιστικά σημαντική.

Η συνολική βιομάζα των νηματωδών εκφρασμένη ανά 10 cm^2 καθώς και το μέσο ξηρό βάρος των νηματωδών φαίνονται στα Σχήματα 4.2.3 και 4.2.4 αντίστοιχα.



Σχήμα 4.2.2. Διάγραμμα όπου απεικονίζεται η σχέση της μέσης αφθονίας των νηματωδών και του βάθους στις δύο υποπεριοχές του Αιγαίου Πελάγους.

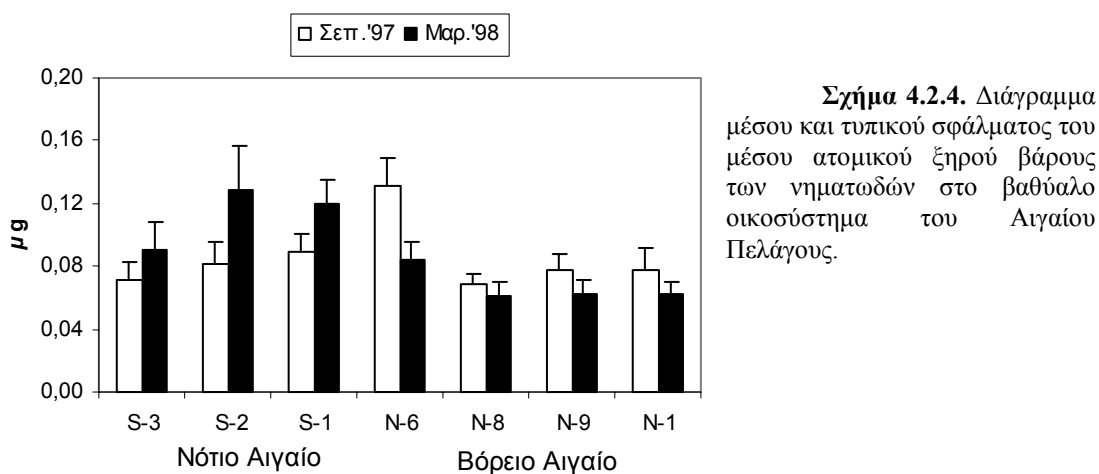
Η βιομάζα στο Βόρειο Αιγαίο, όπως ήταν εξάλλου αναμενόμενο λόγω της μεγάλης διαφοράς στις αφθονίες, ήταν κατά πολύ μεγαλύτερη από αυτήν του Νοτίου Αιγαίου (μέση τιμή 0.07 και $0.02 \text{ mg}/10\text{cm}^2$ στο Βόρειο και Νότιο Αιγαίο αντίστοιχα). Το μέσο ατομικό ξηρό βάρος των νηματωδών ωστόσο, παρουσίασε ένα μη αναμενόμενο πρότυπο, εμφανίζοντας στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στους σταθμούς



Σχήμα 4.2.3. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος της βιομάζας των νηματωδών ανά 10 cm^2 επιφάνειας στο βαθύταλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους.

(Friedman $P < 0.001$). Πιο συγκεκριμένα, οι πολλαπλές συγκρίσεις έδωσαν δύο ομάδες σταθμών. Από τη μία είχαμε τους δύο βαθύτερους σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου (S-2 και S-1) μαζί με το ρηχότερο σταθμό του Βορείου Αιγαίου (N-6) στους οποίους οι νηματώδεις είχαν μεγαλύτερο μέσο ατομικό βάρος ($0.11 \mu\text{g}$). Στους υπόλοιπους σταθμούς του Βορείου και στο σταθμό S-3 του Νοτίου, το μέσο ατομικό βάρος των νηματωδών ήταν $0.07 \mu\text{g}$.

Όλα τα ιστογράμματα σχετικών συχνοτήτων του μήκους των νηματωδών εμφανίζουν ασυμμετρία με μια τάση στρέβλωσης προς τα μεγαλύτερα μήκη (Σχήμα

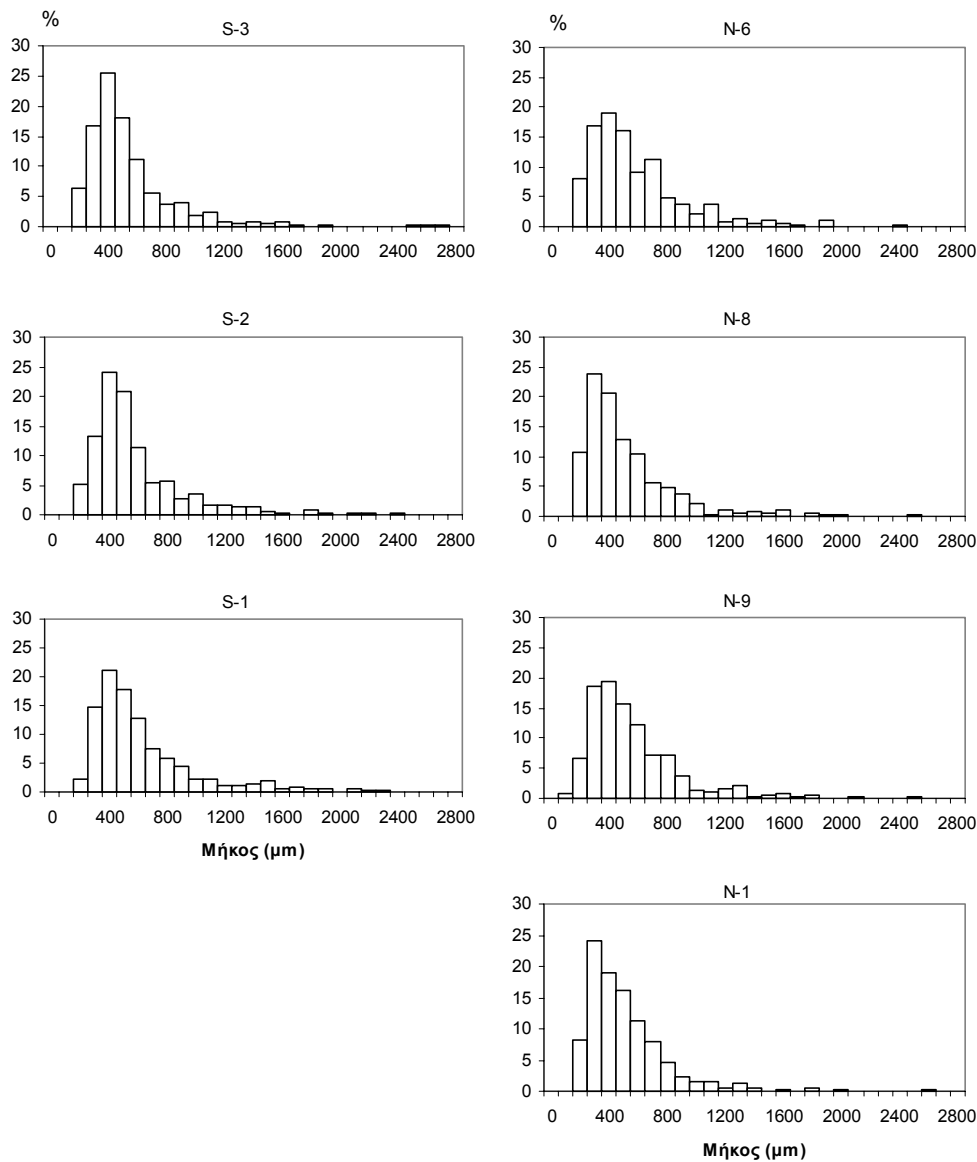


4.2.5, Πίνακας 4.2.4). Το μέσο ατομικό μήκος των νηματωδών κυμάνθηκε από $460.5 \mu\text{m}$ στο σταθμό N-1 έως $575.9 \mu\text{m}$ στο σταθμό S-1. Ο γεωμετρικός μέσος βρέθηκε να είναι αρκετά μικρότερος (εύρος από $403.2 \mu\text{m}$ στο σταθμό N-1 έως $494.6 \mu\text{m}$ στο σταθμό S-1) ωστόσο παρέμεινε αρκετά υψηλότερος από τον αριθμητικό μέσο (εύρος

Πίνακας 4.2.4. Συγκεντρωτικός πίνακας με τα χαρακτηριστικά του μήκους των νηματωδών στο Αιγαίο. * Όλοι οι υπολογισμοί στηρίχθηκαν σε δείγμα 400 ατόμων εκτός από τον γεωμετρικό μέσο ο οποίος υπολογίστηκε για 100 τυχαία επιλεγμένα άτομα. Όλες οι τιμές είναι σε μm .

	S-3	S-2	S-1	N-6	N-8	N-9	N-1
Μέση τιμή	496,2	527,6	575,9	525,9	466,3	506,2	460,5
Αριθμητικός μέσος	403,9	427,4	455,8	451,0	373,3	437,3	388,6
Γεωμετρικός μέσος *	439,3	489,7	494,6	470,0	414,3	428,6	403,2
Τυπικό σφάλμα	16,6	16,4	18,2	16,5	15,9	15,9	14,3
Τυπική απόκλιση	331,2	327,3	364,3	329,1	317,3	318,5	285,2
Ελάχιστο	110,4	129,3	133,2	123,5	102,5	85,5	131,5
Μέγιστο	2666,5	2390,7	2227,4	2311,8	2439,6	2414,4	2509,3

από $373.3 \mu\text{m}$ στο σταθμό N-8 έως $455.8 \mu\text{m}$ στο σταθμό S-1). Στο Νότιο Αιγαίο η αντιπροσωπευτική κλάση μεγέθους ήταν $400-500 \mu\text{m}$ ενώ στο Βόρειο Αιγαίο ήταν

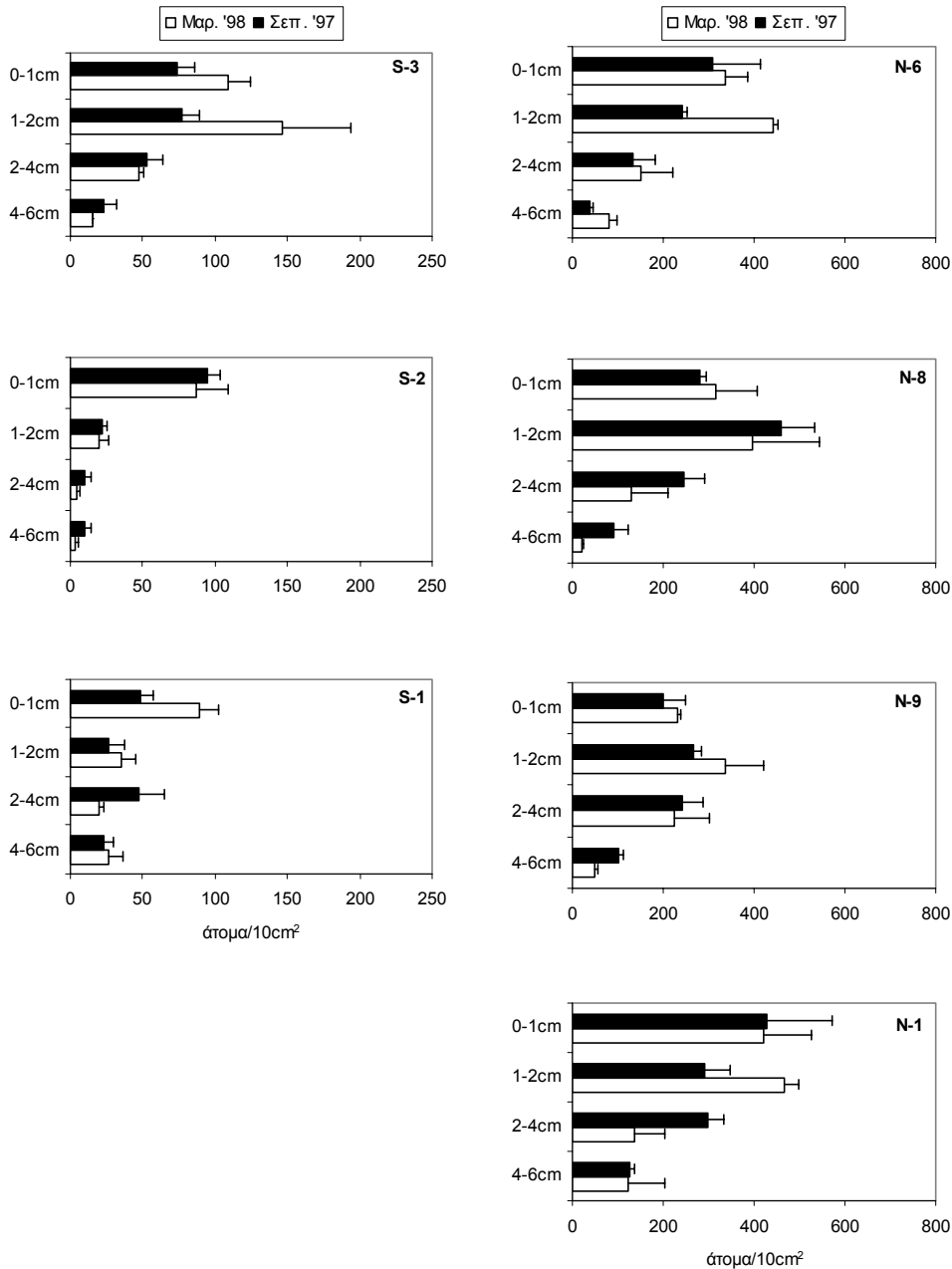


Σχήμα 4.2.5. Ιστόγραμμα σχετικών συχνοτήτων του μήκους των νηματωδών στους διάφορους σταθμούς του Αιγαίου.

400-500 μm στους σταθμούς N-6 και N-9 και 300-400 μm στους σταθμούς N-8 και N-1. Το μέσο μήκος των νηματωδών βρέθηκε να αυξάνεται στο Νότιο Αιγαίο συναρτήσει του βάθους (ANOVA $P < 0.001$), από 496.2 μm στο σταθμό S-3 σε 575.9 μm στο σταθμό S-1 (Πίνακας 4.2.4). Στο Βόρειο Αιγαίο η εικόνα ήταν αντίθετη (ANOVA $P = 0.001$) με το ρηχότερο σταθμό N-6 να εμφανίζει το μεγαλύτερο μέσο μήκος (525.9 μm) ενώ οι άλλοι τρεις βαθύτεροι σταθμοί δεν διέφεραν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους. Τέλος, η σύγκριση των δύο περιοχών μεταξύ τους έδειξε πως στο Νότιο Αιγαίο το μέσο μήκος των νηματωδών (533.2 μm) είναι στατιστικά σημαντικά μεγαλύτερο (t -test $P < 0.001$) από αυτό του Βορείου Αιγαίου (489.8 μm).

Το κάθετο προφίλ κατανομής των νηματωδών μέσα στο ίζημα φαίνεται στο Σχήμα 4.2.6. Οι περισσότεροι νηματώδεις ήταν πάντα συγκεντρωμένοι στο πρώτο ή

στα δύο πρώτα εκατοστά του ιζήματος. Σε όλους τους σταθμούς η μείωση της αφθονίας συναρτήσε του βάθους μέσα στο ιζήμα, βρέθηκε να είναι στατιστικά σημαντική (ANOVA-δύο παράγοντες $P < 0.01$ για τους σταθμούς N-6, N-8, N-9, S-1 και Friedman $P < 0.01$ για τους σταθμούς N-1 S-2, S-3).



Σχήμα 4.2.6. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος του αριθμού των νηματωδών ανά 10 cm² επιφάνειας στα διάφορα στρώματα του ιζήματος στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους. Σημειώστε την διαφορετική κλίμακα μεταξύ Βορείου και Νοτίου Αιγαίου.

4.2.3 Δομή της βιοκοινωνίας των νηματώδων στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους

Όπως αναφέρθηκε και στο Κεφάλαιο 2, από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97 προσδιορίστηκαν οι νηματώδεις από όλα τα κάθετα τμήματα (0-6 cm), ενώ από τη δειγματοληψία του Μαρτίου '98, έγιναν προσδιορισμοί μόνο από το επιφανειακό τμήμα (0-1 cm). Συνολικά προσδιορίστηκαν 2047 άτομα, τα οποία ανήκαν σε 32 οικογένειες και 114 γνωστά γένη. Επίσης, βρέθηκαν άλλα 16 άτομα, τα οποία ανήκαν σε 11 άγνωστα γένη. Από το σύνολο των 125 διαφορετικών γενών, τα 61 είχαν ποσοστό συμμετοχής μεγαλύτερο από 1% σε κάποιον από τους επτά σταθμούς της μελέτης (Πίνακας 4.2.5). Δεκαεννέα γένη (*Acantholaimus*, *Monhystera*, *Halalaimus*, *Amphimonhystrella*, *Daptonema*, *Sphaerolaimus*, *Molgolaimus*, *Longicyatholaimus*, *Minolaimus*, *Diplopeltoides*, *Cyartonema*, *Leptolaimus*, *Leptolaimoides*, *Pselionema*, *Oxystomina*, *Metalinhomoeus*, *Tricoma*, *Viscosia*, και *Procamacolaimus*) βρέθηκαν σε όλους ενώ αντίθετα 49 γένη βρέθηκαν μονάχα σε έναν από τους επτά σταθμούς. Επίσης 44 από τα 125 γένη βρέθηκαν μονάχα στο Νότιο Αιγαίο ενώ 21 μονάχα στο Βόρειο. Η συνολική ποσοστιαία συμμετοχή των γενών, τα οποία παρουσιάζονται στον Πίνακα 4.2.5, ήταν από 89.4% στο σταθμό N-9 έως 96.4 στο σταθμό S-3.

Στο Σχήμα 4.2.7 φαίνεται το δενδρόγραμμα πανιδικής ομοιότητας των νηματώδων από το 0-1 cm του ιζήματος και από τους δύο μήνες δειγματοληψίας. Στο επίπεδο σημαντικότητας 52%, σχηματίζονται τέσσερις διακριτές ομάδες οι οποίες ομαδοποιούνται κυρίως με βάση τη χωρική τοποθέτηση των σταθμών παρά με βάση την εποχικότητα. Οι δύο μεγαλύτερες ομάδες που σχηματίζονται, αποτελούνται από τους περισσότερους σταθμούς του Βορείου και του Νοτίου Αιγαίου αντίστοιχα. Από εκεί και πέρα τα δύο δείγματα του Σεπτεμβρίου και Μαρτίου του σταθμού N-9 στο Βόρειο Αιγαίο σχηματίζουν μια δική τους ξεχωριστή ομάδα, ενώ το ίδιο συμβαίνει και με τα δείγματα του Σεπτεμβρίου του σταθμού S-3 καθώς και του Μαρτίου του σταθμού N-8 τα οποία σχηματίζουν την τέταρτη ομάδα. Το διάγραμμα διευθέτησης που προέκυψε από την εφαρμογή της μεθόδου MDS φαίνεται στο Σχήμα 4.2.8. Η διακριτότητα των ομάδων επιβεβαιώνεται από το test ANOSIM (Πίνακας 4.2.6, $P < 0.001$), όπου βλέπουμε πως εφαρμόζοντας διάφορους μετασχηματισμούς στα δεδομένα η βασική ομάδα των σταθμών του Νοτίου Αιγαίου (ομάδα 1) διαφέρει από αυτήν του Βορείου (ομάδα 3).

Πίνακας 4.2.5. Ποσοστιαία (%) συμμετοχή των πιο άφθονων γενών στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου Πελάγους. Παρουσιάζονται μονάχα τα γένη τα οποία είχαν ποσοστιαία συμμετοχή $\geq 1\%$ σε κάποιον από τους επτά σταθμούς. Τα δεδομένα αφορούν την δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97 και αφορούν τα πρώτα 0-6 cm του ιζήματος. μ.τ.: μέση τιμή των επτά σταθμών.

	Νότιο Αιγαίο				Βόρειο Αιγαίο			μ.τ.
	S-3	S-2	S-1	N-6	N-8	N-9	N-1	
Acantholaimus	13,2	4,4	4,9	0,4	1,0	2,6	17,8	6,3
Actinonema	-	-	-	1,3	1,3	0,4	-	1,0
Aegialoalaimus	1,0	1,1	0,8	-	1,2	1,0	0,5	0,9
Amphimonhystrella	1,1	5,9	1,3	7,6	3,0	1,6	1,5	3,1
Anoplostoma	-	0,9	-	1,3	0,3	-	-	0,8
Chromadora	-	-	-	1,0	-	-	-	1,0
Chromadorella	1,3	-	-	4,3	0,8	-	-	2,1
Cobbia	1,0	-	0,4	-	-	-	-	0,7
Cyartonema	0,5	0,9	4,1	1,3	0,7	1,2	2,7	1,7
Daptonema	0,3	5,9	2,7	6,5	3,3	6,4	1,6	3,8
Desmodora	2,0	0,2	-	0,9	3,5	-	-	1,6
Desmoscolex	1,6	5,4	0,7	-	1,8	0,4	-	2,0
Desmoscolexidae	-	-	-	1,7	1,2	0,4	-	1,1
Diplopeltoides	1,5	2,6	4,2	1,4	2,6	0,4	0,6	1,9
Diplopeltula	2,1	-	-	0,4	0,9	-	0,5	1,0
Elzalia	0,3	-	-	3,3	1,4	6,2	-	2,8
Endeolophos	4,9	0,2	0,4	0,5	-	0,2	-	1,3
Epsilonema	-	1,8	-	-	-	-	-	1,8
Eubostrichus	-	-	-	-	1,3	-	-	1,3
Gnomoxyalla	1,0	-	-	-	-	-	-	1,0
Greeffiella	1,9	-	-	0,4	0,3	0,2	0,4	0,6
Halalaimus	9,0	10,0	4,7	4,3	7,4	10,0	13,9	8,5
Halichoanolaimus	-	-	0,7	0,9	1,0	0,6	1,5	0,9
Hopperia	-	-	-	2,5	4,8	0,3	2,0	2,4
Leptolaimoides	1,2	0,5	3,1	0,9	0,3	0,7	3,1	1,4
Leptolaimus	2,8	4,1	1,8	1,2	3,5	0,8	1,7	2,3
Longicyatholaimus	2,0	2,0	5,9	0,9	0,8	0,4	0,2	1,7
Marylinia	0,9	1,8	0,6	1,3	0,9	0,6	-	1,0
Metachromadora	-	-	0,4	-	2,4	0,6	0,4	1,0
Metacyatholaimus	-	-	0,2	-	1,0	2,5	1,3	1,2
Metadesmolaimus	-	0,9	1,5	1,7	2,1	5,4	1,5	2,2
Metalinhomoeus	1,1	0,2	0,7	1,1	0,4	2,4	1,2	1,0
Metasphaerolaimus	-	1,7	4,7	1,6	1,2	1,6	0,5	1,9
Microlaimus	0,3	2,1	1,9	-	-	-	0,4	1,2
Minolaimus	0,3	2,4	4,8	1,1	0,3	5,5	4,1	2,7
Molgolaimus	1,1	5,7	6,3	2,9	5,1	0,5	2,3	3,4
Monhystera	5,4	8,8	9,2	3,2	7,8	14,0	4,2	7,5
Nanolaimus	-	-	-	-	1,6	0,4	-	1,0
Neochromadora	1,0	-	-	-	0,4	-	-	0,7
Oxystomina	2,5	2,1	2,5	1,5	0,9	0,7	1,2	1,6
Paracanthonchus	-	-	0,2	0,9	0,7	1,2	0,4	0,7
Paralinhomoeus	-	1,5	-	-	0,4	0,7	0,6	0,8
Paralongicyatholaimus	-	3,0	-	-	0,7	1,1	-	1,6
Parasphaerolaimus	-	-	-	1,8	-	-	-	1,8
Pierrickia	-	-	-	-	-	-	1,0	1,0
Procamacolaimus	0,6	0,2	0,8	1,6	1,6	0,5	0,4	0,8

Πίνακας 4.2.5. Συνέχεια

	Νότιο Αιγαίο				Βόρειο Αιγαίο			μ.τ.
	S-3	S-2	S-1	N-6	N-8	N-9	N-1	
Prochromadorella	1,7	0,4	-	-	0,4	0,2	-	0,7
Pselionema	1,3	1,5	1,4	2,9	0,5	2,9	0,8	1,6
Quatricoma	0,6	0,3	1,7	-	2,9	1,6	1,6	1,4
Richtersia	6,4	2,2	0,4	0,8	1,5	1,3	-	2,1
Sabatieria	14,5	-	-	17,7	5,6	1,5	4,4	8,7
Setosabatieria	-	-	-	2,0	0,5	-	6,5	3,0
Sphaerolaimus	2,3	3,0	1,5	6,4	6,2	5,0	4,4	4,1
Spilophorella	0,7	-	0,4	1,5	1,0	1,7	1,0	1,0
Synonchiella	-	-	0,4	-	1,1	0,6	-	0,7
Syringolaimus	3,3	6,9	13,4	-	0,3	-	2,3	5,2
Thalassoalaimus	0,8	0,4	1,6	0,1	0,3	-	2,1	0,9
Theristus	-	-	0,4	0,4	0,4	-	1,8	0,8
Tricoma	2,3	1,8	1,7	0,4	1,4	1,7	0,8	1,4
Viscosia	0,5	1,8	1,1	1,6	0,6	1,4	1,5	1,2
Wieseria	-	-	-	0,9	1,5	-	-	1,2

Πίνακας 4.2.6. Αποτελέσματα του test ANOSIM μεταξύ των διαφόρων ομάδων οι οποίες σχηματίζονται με βάση το δενδρόγραμμα πανιδικής ομοιότητας. Φαίνονται η τιμές του στατιστικού (R) καθώς και του επιπέδου σημαντικότητας (P) για τους διάφορους μετασχηματισμούς που εφαρμόστηκαν. Ομάδα 1: 2S1, 2S2, 3S1, 3S2, 3S3. Ομάδα 2: 2S3, 3N8. Ομάδα 3: 2N1, 2N6, 2N8, 3N1, 3N6. Ομάδα 4: 2N9, 3N9.

Συγκρίσεις	Είδος μετασχηματισμού					
	Κανένας		$\sqrt{\quad}$		$\sqrt{\sqrt{\quad}}$	
	R	P	R	P	R	P
Ομάδα 1 # Ομάδα 2	0,836	0,048*	0,982	0,048*	0,982	0,048*
Ομάδα 1 # Ομάδα 3	0,988	0,008**	0,896	0,008**	0,668	0,008**
Ομάδα 1 # Ομάδα 4	1,000	0,048*	1,000	0,048*	0,945	0,048*
Ομάδα 2 # Ομάδα 3	0,327	0,238	0,582	0,095	0,745	0,048*
Ομάδα 2 # Ομάδα 4	-0,250	1,000	0,750	0,333	1,000	0,333
Ομάδα 3 # Ομάδα 4	0,273	0,286	0,436	0,143	0,545	0,048*

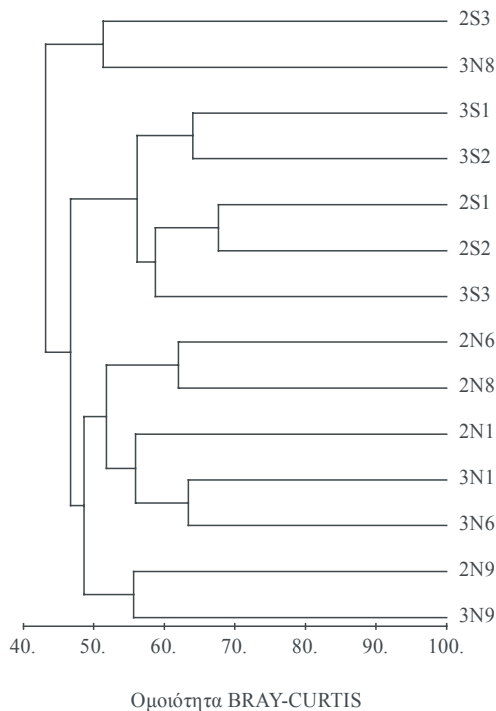
* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$

Το δενδρόγραμμα πανιδικής ομοιότητας του Σεπτεμβρίου, από τα 0-6 cm του ιζήματος, φαίνεται στο Σχήμα 4.2.9, ενώ το αντίστοιχο διάγραμμα διευθέτησης με τη μέθοδο MDS φαίνεται στο Σχήμα 4.2.10. Και εδώ οι σταθμοί του Νοτίου Αιγαίου σχηματίζουν μια ξεχωριστή ομάδα, ενώ όλοι οι σταθμοί του Βορείου Αιγαίου ομαδοποιούνται επίσης μαζί σε μια δεύτερη ξεχωριστή ομάδα (ANOSIM $P=0.029$).

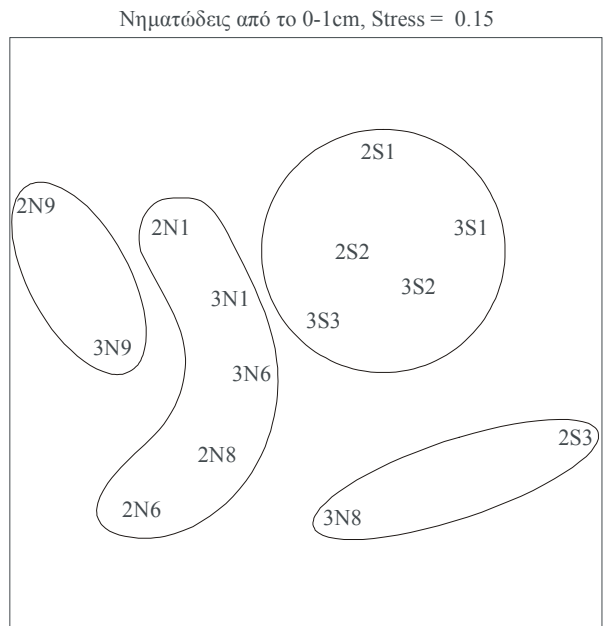
Η ποσοστιαία συμμετοχή των επιμέρους γενών στη συνολική ανομοιότητα του δείκτη Bray-Curtis μεταξύ των διαφόρων ομάδων σταθμών αναλύθηκε με το πρόγραμμα SIMPER (Πίνακας 4.2.7). Όσον αφορά τη διαφοροποίηση ανάμεσα στο Βόρειο και Νότιο Αιγαίο με τη χρησιμοποίηση των αφθονιών ολόκληρης της στήλης του ιζήματος (0-6cm) από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου'97 (βλέπε και Σχήμα 4.2.9), τα γένη *Halalaimus*, *Sabatieria*, και *Monhystera*, ήταν αυτά που συμμετείχαν περισσότερο στη δημιουργία της ανομοιότητας μεταξύ των δύο περιοχών.

Πίνακας 4.2.7. Αποτελέσματα από την ανάλυση SIMPER στα μη μετασχηματισμένα δεδομένων αφθονίας των νηματωδών όπου φαίνεται η συμμετοχή του κάθε είδους στην μέση τιμή ανομοιότητας του δείκτη Bray-Curtis. Ως κατώφλι χρησιμοποιήθηκε το 70%, δηλαδή στον παρακάτω πίνακα συμπεριλαμβάνονται τα είδη τα οποία συνολικά επεξηγούν το 70% της ανομοιότητας του δείκτη Bray-Curtis. Στο δεύτερο τμήμα του Πίνακα αναφέρονται μόνο οι δύο βασικές ομάδες του Β. και Ν. Αιγαίου (βλέπε και Σχήματα 4.2.7 και 4.2.8).

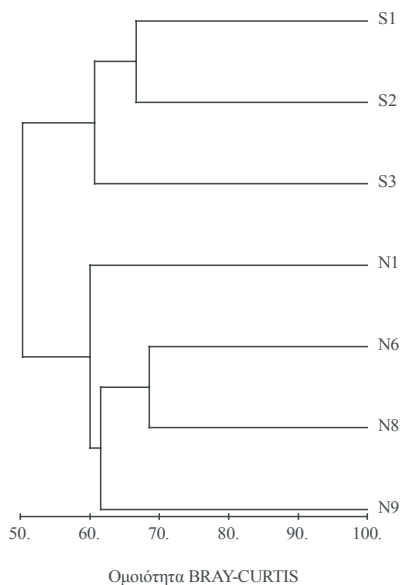
Συγκρίσεις	Μέση αφθονία (άτομα/10cm ²)		Δείκτης ανομοιότητας Bray- Curtis	% συμμετοχή στον δείκτη ανομοιότητας Bray-Curtis	Αθροιστικό %
	Βόρειο Αιγαίο	Νότιο Αιγαίο			
<i>Σεπτέμβρης '97 (0-6cm)</i>					
Halalaimus	87,78	13,63	6,33	8,19	8,19
Sabatieria	62,3	11,01	5,42	7,01	15,2
Monhystera	67,28	12,52	5	6,46	21,66
Acantholaimus	59,46	14,35	4,44	5,74	27,4
Sphaerolaimus	51,03	3,85	4,29	5,55	32,94
Daptonema	38,45	4,26	3,33	4,3	37,25
Amphimonhystrella	29,33	4,14	2,46	3,18	40,43
Elzalia	22,35	0,26	2,25	2,91	43,33
Metadesmolaimus	24,03	1,13	2,14	2,77	46,1
Hopperia	23,79	0	2,05	2,65	48,75
Minolaimus	25,75	3,67	2,03	2,62	51,37
Setosabatieria	23,43	0	1,93	2,49	53,87
Molgolaimus	26,54	6,46	1,84	2,38	56,24
Pselionema	14,79	2,35	1,26	1,63	57,87
Quatricoma	15,51	1,43	1,25	1,61	59,48
Leptolaimus	18,22	4,82	1,11	1,43	60,91
Syringolaimus	7,56	12,07	1,1	1,42	62,34
Chromadorella	9,82	0,97	1,03	1,34	63,68
Spilophorella	11,7	0,71	1,03	1,33	65
Metacyatholaimus	11,35	0,09	1,01	1,3	66,3
Cyartonema	14,43	2,84	0,99	1,28	67,59
Metalinhomoeus	11,57	1,31	0,97	1,25	68,84
<i>Σεπτέμβρης '97 και Μάρτιος '98 (0-1cm)</i>					
	Βόρειο Αιγαίο	Νότιο Αιγαίο			
Halalaimus	52.61	8.34	9.86	13.28	13.28
Molgolaimus	27.09	5.77	4.84	6.52	19.80
Daptonema	20.71	3.10	4.28	5.77	25.57
Acantholaimus	12.75	6.83	2.57	3.46	29.02
Pselionema	13.24	2.20	2.56	3.45	32.48
Sabatieria	11.25	1.48	2.41	3.25	35.73
Monhystera	13.39	5.15	2.26	3.04	38.77
Metadesmolaimus	11.39	1.12	2.24	3.01	41.78
Chromadorella	8.52	.39	2.16	2.91	44.69
Sphaerolaimus	10.84	2.40	2.01	2.71	47.40
Tricoma	10.13	1.75	1.96	2.64	50.04
Leptolaimus	9.85	3.27	1.83	2.46	52.50
Richtersia	7.74	1.20	1.61	2.17	54.67
Elzalia	5.68	.22	1.27	1.72	56.38
Minolaimus	5.04	3.06	1.18	1.59	57.98
Amphimonhystrella	8.01	3.65	1.18	1.59	59.57
Quatricoma	5.94	.97	1.18	1.58	61.15
Desmodora	4.59	.38	1.12	1.51	62.67
Nanolaimus	4.04	.44	1.09	1.47	64.14
Desmoscolex	4.15	.00	1.09	1.47	65.60
Aegialoalaimus	5.01	1.13	1.09	1.47	67.07
Spilophorella	5.25	.55	1.09	1.46	68.53
Theristus	5.01	.16	1.02	1.37	69.90



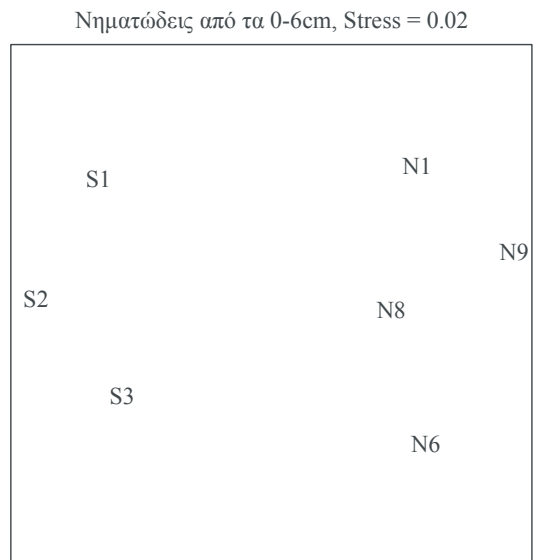
Σχήμα 4.2.7. Δενδρόγραμμα πανιδικής ομοιότητας των σταθμών του βαθύαλου οικοσυστήματος του Αιγαίου. Τα πανιδικά δεδομένα προέρχονται από το πρώτο 0-1cm του ιζήματος. Ο αριθμός πριν από το σταθμό αναφέρεται στο μήνα δειγματοληψία και είναι 2 για το Σεπ '97 και 3 για το Μαρ '98.



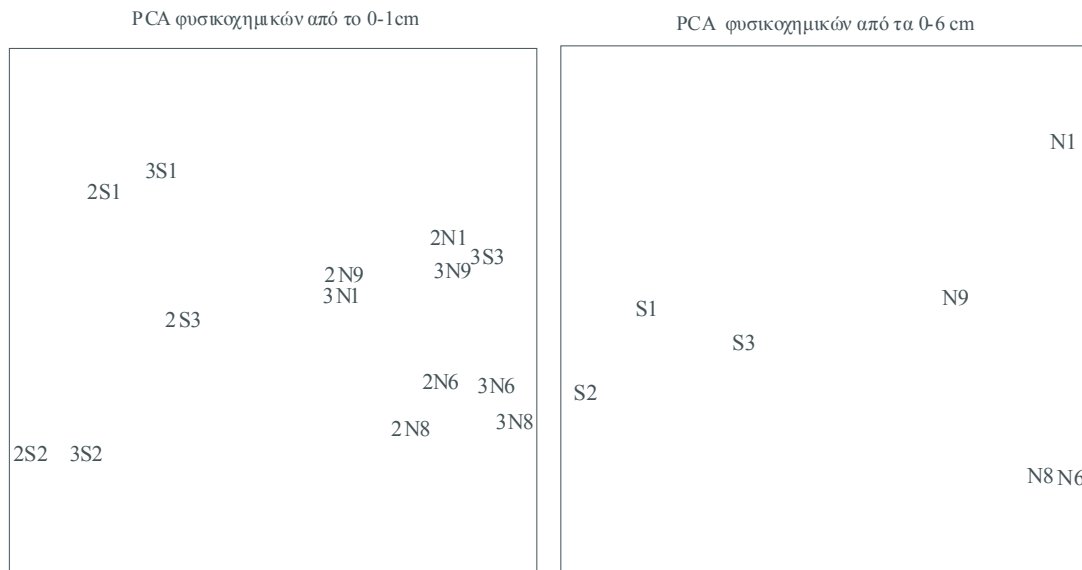
Σχήμα 4.2.8. Διάγραμμα MDS των σταθμών του βαθύαλου οικοσυστήματος του Αιγαίου. Τα πανιδικά δεδομένα προέρχονται από το πρώτο 0-1cm του ιζήματος. Ο αριθμός πριν από το σταθμό αναφέρεται στο μήνα δειγματοληψία και είναι 2 για το Σεπ '97 και 3 για το Μαρ '98.



Σχήμα 4.2.9. Δενδρόγραμμα πανιδικής ομοιότητας των σταθμών του βαθύαλου οικοσυστήματος του Αιγαίου. Τα πανιδικά δεδομένα προέρχονται από τα πρώτα 0-6 cm του ιζήματος και αναφέρονται στη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97.



Σχήμα 4.2.10. Διάγραμμα MDS των σταθμών του βαθύαλου οικοσυστήματος του Αιγαίου. Τα πανιδικά δεδομένα προέρχονται από τα πρώτα 0-6 cm του ιζήματος και αναφέρονται στη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97.



Σχήμα 4.2.11. Διάγραμμα PCA όλων των περιβαλλοντικών παραμέτρων από το 0-1 cm του ιζήματος. Ο αριθμός πριν από το σταθμό δηλώνει το μήνα δειγματοληψίας και είναι 2 για το Σεπτέμβριο '97 και 3 για το Μάρτιο '98. Σε όλες τις παραμέτρους εκτός από το βάθος εφαρμόστηκε $\text{Log}_{10}(x+1)$ μετασχηματισμός.

Σχήμα 4.2.12. Διάγραμμα PCA όλων των περιβαλλοντικών παραμέτρων από τα 0-6 cm της δειγματοληψίας του Σεπτεμβρίου '97. Σε όλες τις παραμέτρους εκτός από το βάθος εφαρμόστηκε $\text{Log}_{10}(x+1)$ μετασχηματισμός.

Σημαντικά γένη τα οποία βρέθηκαν να είναι χαρακτηριστικά για το Νότιο Αιγαίο ήταν τα *Monhystera*, *Halalaimus*, *Syringolaimus*, *Acantholaimus* και *Molgolaimus*. Στο Βόρειο Αιγαίο από την άλλη, εκτός από τα δύο *Monhystera*, και *Halalaimus* που ήταν σημαντικά και στο Νότιο Αιγαίο, άλλα σημαντικά γένη ήταν τα *Sphaerolaimus*, *Sabatieria* και *Daptonema*. Όλα τα παραπάνω γένη είχαν ποσοστό συμμετοχής στο δείκτη Bray-Curtis μεγαλύτερη από 5%. Όσον αφορά το πρώτο εκατοστό του ιζήματος (0-1 cm, βλέπε και Σχήμα 4.2.7), από όπου υπήρχαν πανιδικά δεδομένα αφθονίας και από τις δύο εποχές (Σεπτέμβρης '97 και Μάρτιος '98), τα γένη που βρέθηκαν να είναι κυρίως υπεύθυνα στη δημιουργία της ανομοιότητας μεταξύ των δύο περιοχών ήταν τα *Halalaimus*, *Molgolaimus* και *Daptonema*. Τα σημαντικότερα γένη του Νοτίου Αιγαίου από το πρώτο εκατοστό του ιζήματος ήταν τα *Halalaimus*, *Molgolaimus*, *Acantholaimus*, *Monhystera*, *Amphimonhystera* και *Leptolaimus*. Όλα τα γένη αυτά είχαν συμμετοχή στο δείκτη Bray-Curtis μεγαλύτερη από 5%. Στο Βόρειο Αιγαίο τα σημαντικά γένη με συμμετοχή στο δείκτη Bray-Curtis μεγαλύτερη από 5% ήταν τα *Halalaimus*, *Molgolaimus*, *Acantholaimus*, *Daptonema*, *Pselionema*, *Sabatieria* και *Sphaerolaimus*.

Στα Σχήματα 4.2.11 και 4.2.12 φαίνονται τα διαγράμματα που προέκυψαν από την Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (PCA), όλων των περιβαλλοντικών παραμέτρων από το 0-1 cm των δύο δειγματοληψιών του Σεπτεμβρίου '97 και Μαρτίου '98 καθώς και από τα 0-6 cm της δειγματοληψίας του Σεπτεμβρίου '97. Η μεταβλητότητα που εξηγούν οι δύο πρώτοι άξονες της PCA είναι: PC1=59.3, PC2=78.3 για το Σχήμα 4.2.11 και PC1=61.2 και PC2=80.9 για το Σχήμα 4.2.12. Βλέπουμε πως και τα δύο διαγράμματα μοιάζουν αρκετά με τα διαγράμματα διευθέτησης που προέκυψαν εφαρμόζοντας τη μέθοδο MDS χρησιμοποιώντας τα πανιδικά δεδομένα (Σχήματα 4.2.7 και 4.2.8 αντίστοιχα). Οι σταθμοί ομαδοποιούνται κατά μήκος του πρώτου άξονα κυρίως, με βάση τοπογραφικά κριτήρια αλλά και το βάθος των σταθμών. Επίσης σημαντικό ρόλο στη διευθέτηση των σταθμών έχει και η εποχή δειγματοληψίας. Βλέπουμε χαρακτηριστικά πως στο Σχήμα 4.2.11, στις περισσότερες περιπτώσεις οι ίδιοι σταθμοί ομαδοποιούνται μαζί ανεξάρτητα αν προέρχονται από διαφορετικές εποχές δειγματοληψίας. Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε πως υπάρχει ένας σαφής διαχωρισμός των σταθμών ανάμεσα στο Βόρειο και το Νότιο

Πίνακας 4.2.8. Μέθοδος για τον συντελεστή Spearman (ρ) ανάμεσα στην μήτρα με τις Ευκλείδειες αποστάσεις των περιβαλλοντικών παραμέτρων και την μήτρα ομοιότητας Bray Curtis των πανιδικών δεδομένων. Στους περιβαλλοντικούς παράγοντες εφαρμόστηκε $\text{Log}_{10}(\chi+1)$, ενώ στα πανιδικά δεδομένα $\sqrt{\chi}$ μετασχηματισμός.

	ρ	P
Κύριες ταξινομικές ομάδες	-0,577	0,981
Νηματοώδεις		
Γένη	0,621	0,007**
Τροφικοί τύποι νηματοωδών	0,51	0,029*

** $: P < 0.01$, * $: P < 0.05$

Πίνακας 4.2.9. Αποτελέσματα της ανάλυσης BIOENV. k =ο αριθμός των παραγόντων που συνδυάστηκαν κάθε φορά.

k	Καλύτερος συνδυασμός
1	Οργ. άνθρ. 0,82
2	Οργ. άνθρ., Βάθος 0,87
3	Χλωρ.α, Οργ. άνθρ., Βάθος 0,86
4	Χλωρ.α, Οργ. άνθρ., ΜΔ, Βάθος 0,79

Αιγαίο, ο οποίος οφείλεται στα ιδιαίτερα φυσικοχημικά χαρακτηριστικά της κάθε περιοχής. Επίσης βλέπουμε πως υπάρχει τουλάχιστον για την περίοδο που κάλυψε αυτή η μελέτη, μια διαχρονικότητα όσον αφορά τις σχέσεις των σταθμών μεταξύ τους μια και ενώ παρατηρήθηκαν εποχικές μεταβολές η συνολική ισορροπία ανάμεσα στις δύο περιοχές παρέμεινε σχετικά αμετάβλητη.

Πριν από τη διερεύνηση για το ποιες από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους που μετρήθηκαν εξηγούν καλύτερα την κατανομή της πανίδας ελέγχθηκε αν υπάρχει καταρχάς συσχέτιση ανάμεσα στα πανιδικά και φυσικοχημικά δεδομένα. Έτσι

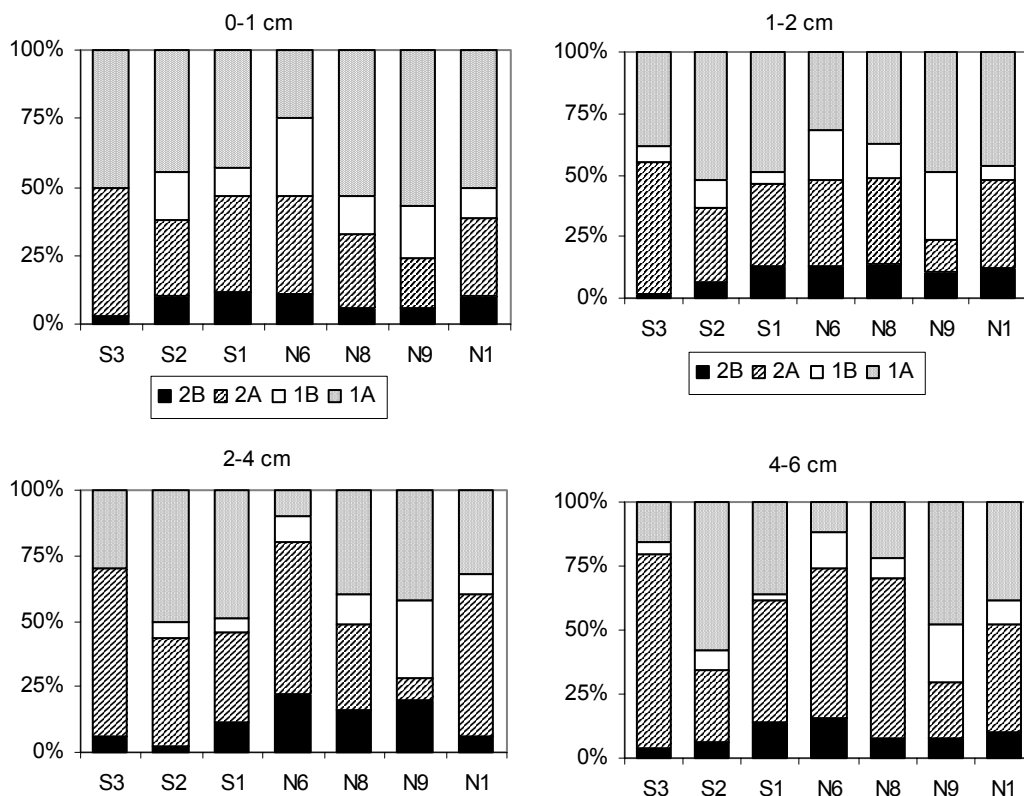
χρησιμοποιώντας τη μέθοδο για το συντελεστή του Spearman, φάνηκε πως υπάρχει συσχέτιση μεταξύ των περιβαλλοντικών παραμέτρων του ιζήματος και των διαφόρων πανιδικών δεδομένων (Πίνακας 4.2.8). Η σύγκριση έγινε ανάμεσα στη μήτρα με τις Ευκλείδειες αποστάσεις των φυσικοχημικών και τη μήτρα του δείκτη ομοιότητας Bray-Curtis από τα διάφορα πανιδικά δεδομένα. Επίσης σύμφωνα με τα κριτήρια που θέσανε οι Clarke & Ainsworth (1993), και προκειμένου να διαπιστωθεί αν υπάρχουν συσχετίσεις μεταξύ των διαφόρων περιβαλλοντικών παραμέτρων εφαρμόστηκε η μέθοδος για το συντελεστή συσχέτισης του Pearson (Pearson product-moment correlation). Τα αποτελέσματα της μεθόδου αυτής έδειξαν πως υπάρχει ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της χλωροφύλλης a των φαιοχρωστικών και του CPE ($\rho > 0.9$). Για αυτό το λόγο στη μέθοδο BIOENV που ακολουθεί δεν συμπεριλήφθηκαν οι φαιοχρωστικές και το CPE. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης BIOENV φαίνονται στον Πίνακα 4.2.9. Την καλύτερη συσχέτιση ($R=0.87$) έδωσε ο συνδυασμός δύο περιβαλλοντικών παραμέτρων, αυτών του οργανικού άνθρακα και του βάθους. Με μία ακόμα παράμετρο, βλέπουμε πως στις δύο παραπάνω προστίθεται και η χλωροφύλλη χωρίς όμως να μειώνεται ουσιαστικά ο συντελεστής συσχέτισης ($R=0.86$). Και οι δυο αυτές τιμές είναι αρκετά υψηλές και μας δείχνουν πως τα δεδομένα των νηματοδών εξηγούνται αρκετά καλά από τις περιβαλλοντικές παραμέτρους που μετρήθηκαν στη μελέτη αυτή. Μας δείχνουν επίσης πως οι βασικότεροι παράγοντες που καθορίζουν την κατανομή των νηματοδών είναι η τροφή καθώς και το βάθος των σταθμών.

4.3 Οριζόντια και κατακόρυφα πρότυπα των «λειτουργικών» τύπων των νηματωδών

Η διάρθρωση (βλέπε και Κεφάλαιο 3.4) των νηματωδών σε διαφορετικούς «λειτουργικούς» τύπους (τροφικούς, ουραίους και συνδυασμός των δύο) χρησιμοποιήθηκαν για να ελεγχθούν οι παρακάτω υποθέσεις:

- Αυξημένες τιμές ροής οργανικού άνθρακα καθώς και τα συνεπακόλουθα χαρακτηριστικά του ιζήματος, δεν συσχετίζονται με τη διάρθρωση των νηματωδών σε τροφικούς τύπους στο Αιγαίο Πέλαγος
- Η βιοδιατάραξη (**bioturbation**) του ιζήματος από μεγαλύτερους οργανισμούς, δεν συσχετίζεται με την κάθετη κατανομή των «λειτουργικών» τύπων των νηματωδών μέσα στο ιζήμα

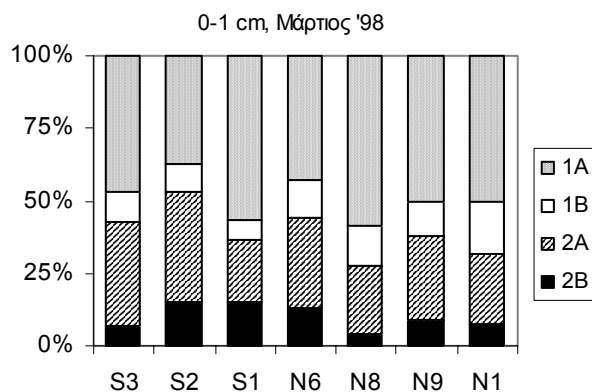
Η ανάλυση των τροφικών τύπων των νηματωδών σύμφωνα με τη μέθοδο κατάταξης του [Wieser \(1953\)](#), έδειξε πως δεν υπάρχει κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο κατανομής ανάμεσα στο Βόρειο και το Νότιο Αιγαίο ([Σχήμα 4.3.1](#)). Σε κανένα στρώμα του ιζήματος δεν βρέθηκε να διαφέρουν τα ποσοστά των διαφόρων τροφικών τύπων ανάμεσα στο Νότιο και στο Βόρειο Αιγαίο (t-Test, $P > 0.05$) στη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97. Αντίθετα στη δειγματοληψία του Μαρτίου '98 βρέθηκαν διαφορές στους μη επιλεκτικούς ιζηματοφάγους (1B) ([Σχήμα 4.3.2](#), t-Test, $P = 0.03$ με ποσοστά 9.1% στο Νότιο έναντι 14.1% στο Βόρειο Αιγαίο). Κατά τα άλλα μπορούμε να πούμε πως σε γενικές γραμμές στα πρώτα δύο τμήματα του ιζήματος (0-1 και 1-2 cm) κυριάρχησαν οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1A) με μέση ποσοστιαία συμμετοχή 46.0 και 43.6% στο Νότιο και Βόρειο Αιγαίο αντίστοιχα, ενώ δεύτερη αλλά εξίσου σημαντική ομάδα ήταν οι **epistrate feeders** (2A) με ποσοστά συμμετοχής 37.6 και 28.6% επίσης στο Νότιο και Βόρειο Αιγαίο αντίστοιχα. Από την άλλη, στα δύο βαθύτερα στρώματα του ιζήματος (2-4 και 4-6 cm) η εικόνα αντιστρέφεται. Αυτή τη φορά, πιο άφθονοι ήταν οι **epistrate feeders** (2A) με ποσοστά συμμετοχής 48.7 και 42.1% για το Νότιο και Βόρειο Αιγαίο, ενώ οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1A) ήταν δεύτεροι με αντίστοιχα ποσοστά συμμετοχής 39.8 και 30.4%. Οι μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1B) καθώς και οι άρπαγες-παμφάγοι (2B) επίσης δεν παρουσίασαν κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο κατανομής, έχοντας μέση ποσοστιαία συμμετοχή πάντα μικρότερη από 20%. Όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω στο [Σχήμα 4.3.2](#) φαίνεται



Σχήμα 4.3.1. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών στα διάφορα στρώματα του ιζήματος από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97. (1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 2A: epistrate feeders, 2B: άρπαγες-παμφάγοι).

η ποσοστιαία συμμετοχή των τροφικών τύπων από το πρώτο εκατοστό του ιζήματος (0-1 cm) από τη δειγματοληψία του Μαρτίου'98. Και εδώ βλέπουμε πως δεν εμφανίζεται κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο κατανομής και η εικόνα είναι παρόμοια με αυτήν από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου'97 (Σχήμα 4.3.1), υποδηλώνοντας έτσι πως δεν υπάρχουν ουσιαστικά εποχικές διαφορές μεταξύ των δύο δειγματοληψιών, τουλάχιστον όσον αφορά τους τροφικούς τύπους. Και εδώ όπως και στη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου, έχουμε τους επιλεκτικούς ιζηματοφάγους (1A) να αποτελούν το μεγαλύτερο ποσοστό με μέση ποσοστιαία συμμετοχή 46.8 και 50.6% στο Νότιο και Βόρειο Αιγαίο αντίστοιχα.

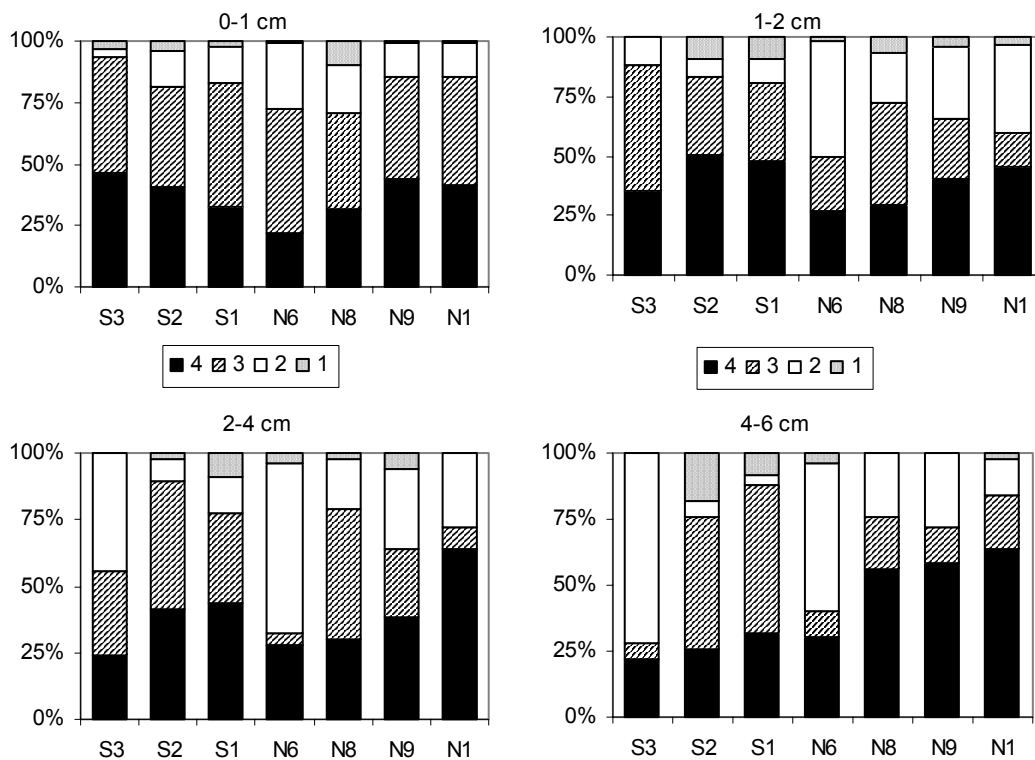
Οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1A) εξαιτίας της μικρής τους στοματικής κοιλότητας είναι από τη φύση τους αναγκασμένοι να τρέφονται με περιορισμένης διαμέτρου σωματίδια ή διαλυμένο οργανικό υλικό. Παρατηρήσεις σε νηματώδεις που ζούνε κοντά σε παράκτιες περιοχές (Romeyn & Bouwman 1983), έχουν δείξει πως οι



Σχήμα 4.3.2. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων τροφικών τύπων των νηματωδών στο 0-1 cm του ιζήματος από τη δειγματοληψία του Μαρτίου '98. (1A: επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 1B: μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι, 2A: epistrate feeders, 2B: άρπαγες-παμφάγοι).

νηματώδεις αυτού του τύπου τρέφονται κυρίως με βακτήρια, τα οποία καταπίνονται με διαρκείς αναρροφητικές κινήσεις του οισοφάγου τους. Το γεγονός πως οι (1A) κυριαρχούν στα επιφανειακά ιζήματα τόσο του Βορείου όσο και του Νοτίου Αιγαίου σημαίνει πως τα μικρού μεγέθους σωματίδια με τα οποία τρέφονται είναι τουλάχιστον άφθονα. Σε αντίθετη περίπτωση, όπως για παράδειγμα στο Βορειοδυτικό Ατλαντικό (Thistle et al. 1995), όπου λαμβάνουν χώρα συχνά βενθικές «καταιγίδες», τα σωματίδια αυτά ξεπλένονται από την επιφάνεια του ιζήματος με αποτέλεσμα η αφθονία των επιλεκτικών ιζηματοφάγων να είναι περιορισμένη. Επίσης το γεγονός της αύξησης των μη επιλεκτικών ιζηματοφάγων (1B) κατά το Μάρτιο '98 στο Βόρειο Αιγαίο μπορεί να είναι ενδεικτικό της εισόδου στο σύστημα άφθονης τροφής εξαιτίας του ανοιξιάτικου bloom. Η επιλογή της τροφής από τους οργανισμούς αυτούς είναι περισσότερο μια διαδικασία που αφορά κυρίως τη δυνατότητα χώνευσης παρά τη δυνατότητα κατάποσης. Άτομα του γένους *Theristus* (μέγεθος στοματικής κοιλότητας 10 μm), έχουν βρεθεί να τρέφονται με διάτομα με διάμετρο 24 μm και μήκος μέχρι και 220 μm (Boucher 1973). Η ικανότητα των νηματωδών αυτών να μεγαλώνουν, κατά τη διαδικασία της τροφοληψίας, τη στοματική τους κοιλότητα προφανώς διευρύνει και το φάσμα της τροφής τους.

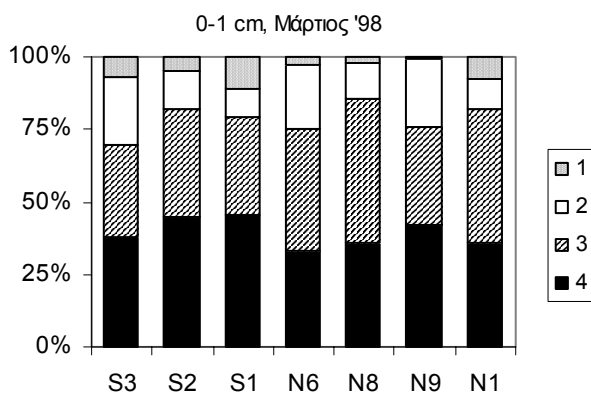
Η κατάταξη των νηματωδών σε ουραίους τύπους στα διάφορα στρώματα του ιζήματος από τις δύο δειγματοληψίες (Σεπτέμβριος '97 και Μάρτιος '98) φαίνεται στα Σχήματα 4.3.3 και 4.3.4 αντίστοιχα. Εδώ σε αντίθεση με τους τροφικούς τύπους βρέθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές (t-Test, $P < 0.05$). Συγκεκριμένα στο δεύτερο στρώμα του ιζήματος (1-2 cm) ο τύπος (2) (κωνικοκυλινδρική ουρά) βρέθηκε να είναι μεγαλύτερος στο Βόρειο (34.1%) έναντι του Νοτίου Αιγαίου (9.9%). Επίσης στο βαθύτερο στρώμα του ιζήματος (4-6 cm) ο ουραίος τύπος (4)



Σχήμα 4.3.3. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων ουραίων τύπων των νηματωδών στα διάφορα στρώματα του ιζήματος από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97. (1: αμβλεία, 2: κωνικο-κυλινδρική, 3: κωνική, 4: νηματοειδής ουρά).

(νηματοειδής ουρά) βρέθηκε να είναι επίσης πιο άφθονος στο Βόρειο (52.0%) από ότι στο Νότιο Αιγαίο (26.7%). Σε όλες τις άλλες περιπτώσεις οι διάφοροι ουραίοι τύποι δεν βρέθηκαν να διαφέρουν στατιστικά σημαντικά με αποτέλεσμα εκτός από ορισμένες εξαιρέσεις οι δύο περιοχές να εμφανίζονται αρκετά ομοιογενείς. Για παράδειγμα (Σχήμα 4.3.3), ο σταθμός N-6 (2-4 cm) στο Βόρειο Αιγαίο φαίνεται να χαρακτηρίζεται από πολύ μεγάλο ποσοστό νηματωδών με κωνικοκυλινδρική ουρά (τύπος 2) και το ίδιο συμβαίνει και στο σταθμό S-3 (4-6 cm) στο Νότιο Αιγαίο. Η ομοιότητα αυτή ωστόσο δεν είναι εύκολο να εξηγηθεί μια και οι δύο σταθμοί διαφέρουν ουσιαστικά μεταξύ τους τόσο ως προς τα χαρακτηριστικά του ιζήματος όσο και ως προς τη βαθυμετρία. Από την άλλη ο σταθμός S-3 του Νοτίου Αιγαίου ήταν ο σταθμός όπου είχαμε τις μεγάλες ποσότητες εισροής χλωροφύλλης *a* κατά το Μάρτιο '98 (Σχήμα 4.1.3). Από αυτήν την άποψη μπορούμε ίσως να πούμε πως ο σταθμός S-3, αν και βρίσκεται γεωγραφικά πολύ πιο μακριά από τους σταθμούς του Βορείου Αιγαίου μοιάζει ωστόσο πολύ περισσότερο με αυτούς από ότι μοιάζει με τους γειτονικούς του σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου. Τέλος συγκρίνοντας τις δύο

εποχικές δειγματοληψίες μεταξύ τους βλέπουμε πως δεν υπάρχουν ουσιαστικές διαφορές μεταξύ τους μια και το διάγραμμα του Σχήματος 4.3.4 από τη δειγματοληψία του Μαρτίου, είναι πανομοιότυπο με αυτό του Σχήματος 4.3.3 (0-1 cm) από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου.

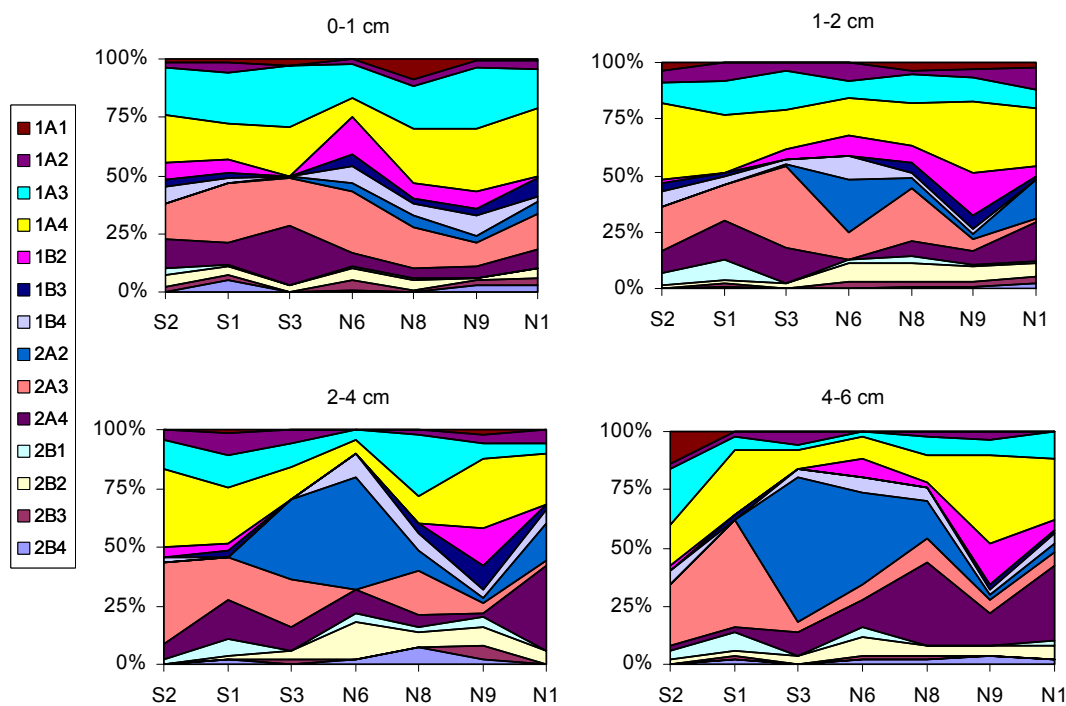


Σχήμα 4.3.4. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων ουραίων τύπων των νηματωδών στο 0-1 cm του ιζήματος από τη δειγματοληψία του Μαρτίου '98. (1: αμβλεία, 2: κωνικο-κυλινδρική, 3: κωνική, 4: νηματοειδής ουρά).

Το γεγονός της εμφάνισης διαφορών στους ουραίους τύπους δείχνει πως πέρα από την αποδεκτή κατάταξη σε τροφικούς τύπους ίσως μπορούμε να εξάγουμε επιπλέον οικολογικές πληροφορίες χρησιμοποιώντας και άλλα στοιχεία από τη φυσική τους ιστορία. Το ερώτημα βέβαια που πρέπει να απαντηθεί πρώτα είναι αν είναι δυνατόν να εξάγουμε συμπεράσματα για τον τρόπο μετακίνησης των νηματωδών από το σχήμα της ουράς τους (βλέπε Adams & Tayler 1980 καθώς και αναφορές εκεί μέσα). Σήμερα οι πληροφορίες που έχουμε και αφορούν τη φυσική ιστορία των νηματωδών είναι ελάχιστες, κυρίως λόγω έλλειψης πειραματικών παρατηρήσεων. Ειδικότερα, όσον αφορά το σχήμα της ουράς τους, η μόνη ίσως έγκυρη πληροφορία που μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε είναι αυτή που αναφέρουν οι Thistle & Sherman (1985), ότι σε περιοχές υψηλής ενέργειας οι οργανισμοί που είναι μερικώς προσκολλημένοι στο υπόστρωμα (**hemisessile**), έχουν σίγουρα κάποιο πλεονέκτημα απέναντι στους υπόλοιπους. Τέτοιοι οργανισμοί είναι οι νηματώδεις που έχουν νηματοειδή ουρά (τύπος 4) και οι οποίοι όπως είδαμε αυξάνονται στατιστικά σημαντικά στο βαθύτερο στρώμα του ιζήματος στο Βόρειο Αιγαίο.

Ο συνδυασμός των δύο μορφολογικών τύπων (τροφικών και ουραίων) έχει επίσης ενδιαφέρον μια και όπως φάνηκε πιο πάνω υπάρχει οικολογική πληροφορία στους ουραίους τύπους. Το ενδιαφέρον αυτό έγκειται στο ότι, όπως παρατήρησαν και οι Thistle et al. (1995), δεν υπάρχουν τύποι ουράς οι οποίοι να είναι χαρακτηριστικοί

για κάποιο συγκεκριμένο τροφικό τύπο. Συνδυάζοντας λοιπόν τους τροφικούς και τους ουραίους τύπους των νηματωδών του Αιγαίου παίρνουμε 14 διαφορετικούς «λειτουργικούς» τύπους (Σχήμα 4.3.5). Στο επιφανειακό στρώμα του ιζήματος (0-1



Σχήμα 4.3.5. Ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων «λειτουργικών» τύπων των νηματωδών στα διάφορα στρώματα του ιζήματος από τη δειγματοληψία του Σεπτεμβρίου '97. Στη λεζάντα τα δύο πρώτα στοιχεία αναφέρονται στον τροφικό τύπο και το τελευταίο νούμερο στον ουραίο τύπο. π.χ. 1A1= επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι (1A) με αμβλεία ουρά (1). Βλέπε Σχήμα 4.3.1 για επεξήγηση των τροφικών τύπων και Σχήμα 4.3.3 για επεξήγηση των ουραίων τύπων. Παρατηρήστε πως αυτή τη φορά στο χ άξονα οι σταθμοί τοποθετήθηκαν με βάση την ομοιότητα τους για εύκολη απεικόνιση και όχι με βάση τη βαθυμετρία όπως συνήθως.

cm), δεν υπάρχουν ουσιαστικές διαφορές μεταξύ του Νοτίου και Βορείου Αιγαίου. Από κει κάτω όμως αρχίζουν να διαφαίνονται κάποιες σημαντικές διαφορές. Πιο συγκεκριμένα στο δεύτερο στρώμα του ιζήματος (1-2 cm) και στο Βόρειο Αιγαίο αρχίζει μια μείωση των **epistrate feeders** με κωνική ουρά (2A3) ενώ από την άλλη αρχίζει να υπάρχει μια μικρή αύξηση, κυρίως στο σταθμό N-6, των **epistrate feeders** με κωνικοκυλινδρική ουρά (2A2). Στα βαθύτερα στρώματα του ιζήματος η επικράτηση των **epistrate feeders** με κωνικοκυλινδρική ουρά (2A2) σταθεροποιείται στο σταθμό S-3 του Νοτίου και στους δύο ρηχότερους σταθμούς του Βορείου Αιγαίου (N-6 και N-8). Τέλος στο βαθύτερο στρώμα του Βορείου Αιγαίου (4-6 cm), αρχίζουν να εμφανίζονται μεγάλες αφθονίες και οι **epistrate feeders** με νηματοειδής

ουρά (2A4). Όλοι οι υπόλοιποι «λειτουργικοί» τύποι αντιπροσωπεύονται με σχεδόν σταθερά ποσοστά τόσο στις δύο περιοχές του Αιγαίου όσο και στα διάφορα στρώματα του ιζήματος.

4.4 Πρότυπα ποικιλότητας από τη μεσοπαλιρροϊκή έως τη βαθύαλη ζώνη του Αιγαίου Πελάγους.

Οι νηματώδεις θεωρούνται σήμερα η πιο άφθονη ομάδα οργανισμών και υπάρχουν εκτιμήσεις πως αποτελούν το 80% (Bongers 1988) ή το 90% (Jairajpuri & Ahmad 1992) όλων των μεταζώων. Ο Lamshead (1993), έχει μάλιστα εκτιμήσει πως ο αριθμός των ειδών των νηματωδών στη βαθιά θάλασσα μπορεί να ανέρχεται στο απίστευτο 1×10^8 . Σήμερα έχουν περιγραφεί μόλις 20.000 είδη νηματωδών (ελεύθερες μορφές συν παρασιτικές) ενώ ο αριθμός των ελεύθερων θαλάσσιων ειδών είναι περίπου 4.000 (Gerlach 1980). Από τα παραπάνω γίνεται φανερό πως αν η εκτίμηση του Lamshead (1993) για την ύπαρξη εκατό εκατομμυρίων ειδών πλησιάζει έστω και λίγο την πραγματικότητα, τότε σήμερα γνωρίζουμε μόνο ένα μικρό απειροελάχιστο αυτής της τόσο πλούσιας και επιτυχημένης πανίδας. Έχοντας τα παραπάνω νούμερα στο μυαλό μας, αν μπορούμε να είμαστε για κάτι σίγουροι είναι πως οι νηματώδεις τουλάχιστον δεν κινδυνεύουν με εξαφάνιση. Η ποικιλότητα τους είναι τόσο μεγάλη και η ικανότητα τους να εκμεταλλεύονται ακραία περιβάλλοντα τόσο πετυχημένη, που μάλλον θα είναι από τις τελευταίες ομάδες που πρόκειται να εξαφανιστούν από αυτόν τον πλανήτη. Το ενδιαφέρον μας επομένως όσον αφορά τη βιοποικιλότητα τους έγκειται περισσότερο στο τι μπορούμε να μάθουμε για την ίδια τη φύση και τον τρόπο με τον οποίο οι διάφορες διεργασίες της καθορίζουν το σχηματισμό βιοκοινωνιών με συγκεκριμένη δομή.

Υπάρχει μια μακρά παράδοση στη θαλάσσια οικολογία να χωρίζεται το περιβάλλον σε ζώνες (εδώ αναφέρονται ως βιότοποι) στις οποίες ζουν χαρακτηριστικοί πληθυσμοί και βιοκοινωνίες που διαφέρουν σημαντικά από τις βιοκοινωνίες και τους πληθυσμούς άλλων περιοχών. Ο διαχωρισμός αυτός έχει πρακτική σημασία και γίνεται για να καταστεί δυνατή η σύγκριση της βιοποικιλότητας ανάμεσα σε διαφορετικούς βιότοπους (Sanders 1968). Η βενθική ενότητα των θαλασσών χωρίζεται συνήθως σε βιότοπους με κριτήριο είτε το βάθος είτε το γεωγραφικό πλάτος. Λογικό είναι, μια και το θαλάσσιο περιβάλλον παρουσιάζει αρκετά μεγάλη ομοιογένεια, ο οποιοσδήποτε διαχωρισμός του σε ζώνες ή βιότοπους να είναι ως ένα βαθμό αυθαίρετος. Στην ανάλυση ποικιλότητας που ακολουθεί, τα δείγματα που χρησιμοποιήθηκαν χωρίστηκαν σε έξι συνολικά

βιότοπους ως εξής: 1) μεσοπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου Αιγαίου (**MN**), 2) ρηχή υποπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου Αιγαίου (**PYN**), 3) υποπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου Αιγαίου (**YN**), 4) βαθύαλη ζώνη Νοτίου Αιγαίου (**BN**), 5) υποπαλιρροϊκή ζώνη Βορείου Αιγαίου (**YB**), 6) βαθύαλη ζώνη Βορείου Αιγαίου (**BB**). Δεδομένα από τη μεσοπαλιρροϊκή ή τη ρηχή υποπαλιρροϊκή ζώνη του Βορείου Αιγαίου δεν υπήρχανε. Στη θαλάσσια ορολογία, ως μεσοπαλιρροϊκή ζώνη χαρακτηρίζεται η ζώνη η οποία αναδύεται ή βυθίζεται διαδοχικά εξαιτίας της δράσης των παλιρροιών. Σε περιοχές όπως η Μεσόγειος, όπου το ύψος της παλίρροιας είναι πολύ μικρό, το όριο της μεσοπαλιρροϊκής ζώνης αντιστοιχεί στο ανώτατο και το κατώτερο επίπεδο που φτάνει η θάλασσα με τον κυματισμό. Υποπαλιρροϊκή ζώνη χαρακτηρίζεται ως η ζώνη από το κατώτερο επίπεδο της θάλασσας έως το βάθος των 200 μέτρων όπου και είναι το όριο εμφάνισης των φανερόγαμων φυτών. Βαθύαλη ζώνη χαρακτηρίζεται ως η ζώνη με βάθος από 200 m έως 2 km (η ζώνη αυτή αντιστοιχεί περίπου στο όριο της ηπειρωτικής υφαλοκρηπίδας). Από εκεί και κάτω υπάρχουν ακόμα η αβυσσική ζώνη (2 έως 6 km) και η αδαία ζώνη (>6 km). Όμως, οι δύο αυτές ζώνες δεν υπάρχουν στο Αιγαίο Πέλαγος. Στην ανάλυση που ακολουθεί, η υποπαλιρροϊκή ζώνη χωρίστηκε επιπλέον σε δύο διαφορετικές ζώνες. Στη ρηχή υποπαλιρροϊκή (από το κατώτερο επίπεδο της θάλασσας έως 5 m βάθος) και την υποπαλιρροϊκή ζώνη (από 5 έως 200 m βάθος). Ο διαχωρισμός αυτός έγινε κυρίως για πρακτικούς λόγους μια και ανάμεσα στα δείγματα υπήρχαν πολλά τα οποία προέρχονταν από βάθος ενός μέτρου.

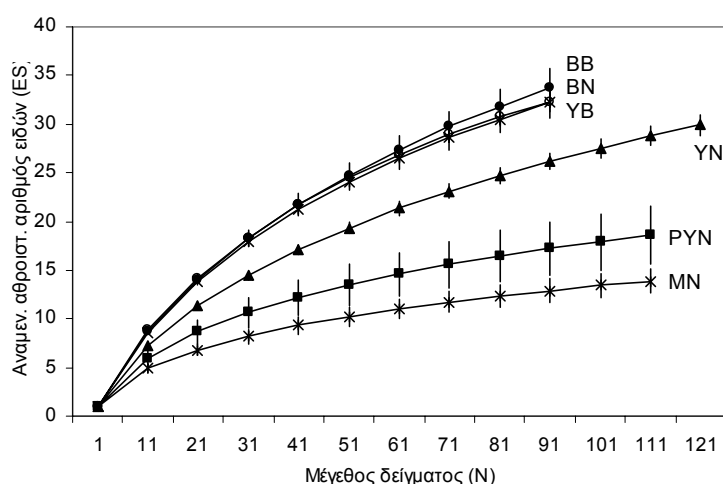
Η ανάλυση ποικιλότητας των νηματωδών που ακολουθεί, χρησιμοποιήθηκε για να ελεγχθεί η παρακάτω υπόθεση:

- Η ποικιλότητα των νηματωδών δεν διαφέρει ανάμεσα στους διαφορετικούς βιότοπους που υπάρχουν στο Αιγαίο Πέλαγος

Οι σύνθετες καμπύλες του αναμενόμενου αριθμού ειδών κάθε βιοτόπου φαίνονται στο **Σχήμα 4.4.1**. Σε γενικές γραμμές, το πρότυπο που παρατηρείται είναι μια σταδιακή αύξηση της ποικιλότητας καθώς προχωρούμε προς τους βιότοπους με μεγαλύτερο βάθος. Έτσι παρατηρούμε πως τη μικρότερη ποικιλότητα εμφάνισαν οι σταθμοί της μεσοπαλιρροϊκής ζώνης (0 μέτρα), ενώ αντίθετα τη μεγαλύτερη οι σταθμοί της βαθύαλης ζώνης (200-2000 μέτρα). Η εφαρμογή της ANOVA έδειξε πως υπάρχουν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στους διάφορους βιότοπους για όλους τους δείκτες που χρησιμοποιήθηκαν (**Πίνακας 4.4.1**, **Σχήμα 4.4.2**). Πιο

συγκεκριμένα, από τους διάφορους δείκτες ποικιλότητας που είναι σταθμισμένοι με βάση τον αριθμό των ειδών (Σχήμα 4.4.2) βλέπουμε πως οι αριθμοί του Hill (N_1 , N_2 και N_{Inf}) δίνουν ως ομάδα σταθμών με τη μεγαλύτερη ποικιλότητα αυτήν της βαθύαλης ζώνης στην οποία όμως συμπεριλαμβάνονται και οι σταθμοί της υποπαλιρροϊκής ζώνης του Βορείου Αιγαίου. Ο δείκτης H' από την άλλη καθώς και ο συνολικός αριθμός γενών (Hill N_0), ουσιαστικά δίνουν δύο ομάδες βιοτόπων. Από τη μια έχουμε τους σταθμούς της υποπαλιρροϊκής και της βαθύαλης ζώνης τόσο του Βορείου όσο και του Νοτίου Αιγαίου μαζί. Οι σταθμοί αυτοί παρουσιάζουν τη μεγαλύτερη ποικιλότητα. Από την άλλη έχουμε τους σταθμούς της μεσοπαλιρροϊκής και της ρηχής υποπαλιρροϊκής ζώνης του Νοτίου Αιγαίου οι οποίοι σχηματίζουν επίσης μια ομάδα με μικρότερη ποικιλότητα.

Από τους δύο δείκτες που είναι σταθμισμένοι με βάση το βαθμό της ισομερούς κατανομής (equitability), ο δείκτης J έδειξε το ίδιο πρότυπο με τους δείκτες H' και Hill N_0 . Οι τιμές του δείκτη V του Caswell, με την εξαίρεση της υποπαλιρροϊκής



Σχήμα 4.4.1. Διάγραμμα σύνθετων καμπυλών του αναμενόμενου αθροιστικού αριθμού γενών στους διάφορους βιότοπους του Αιγαίου Πελάγους. Οι καμπύλες δημιουργήθηκαν υπολογίζοντας τις μέσες τιμές καθώς και τα τυπικά σφάλματα όλων των τιμών από κάθε διαφορετικό μέγεθος δείγματος ES(1), ES(11), ES(21)...κτλ. (MN = Μεσοπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου Αιγαίου, PYN = Ρηχή Υποπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου, YN = Υποπαλιρροϊκή ζώνη Νοτίου, YB = Υποπαλιρροϊκή ζώνη Βορείου, BN = Βαθύαλη ζώνη Νοτίου, BB = Βαθύαλη ζώνη Βορείου).

ζώνης του Νοτίου Αιγαίου, ήταν όλες μέσα στα όρια που προβλέπει το μοντέλο ουδετερότητας. Ο δείκτης V ήταν επίσης ο μοναδικός δείκτης ο οποίος αν και έδειξε πως υπάρχουν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στους βιότοπους (ANOVA $P=0.003$), δεν μπόρεσε ωστόσο στον εκ των υστέρων έλεγχο (Tukey) να διαχωρίσει σαφώς τη βαθύαλη ζώνη από τις υπόλοιπες. Η αναποτελεσματικότητα αυτή του V μπορεί ίσως να εξηγηθεί από το γεγονός πως είναι πιο κατάλληλος για την περιγραφή τοπικών κυρίως φαινομένων. Το γεγονός πως σε μια σειρά από περιπτώσεις όπου είχαμε ανθρωπογενείς ή φυσικές διαταραχές ο δείκτης V αποδείχτηκε ιδιαίτερα

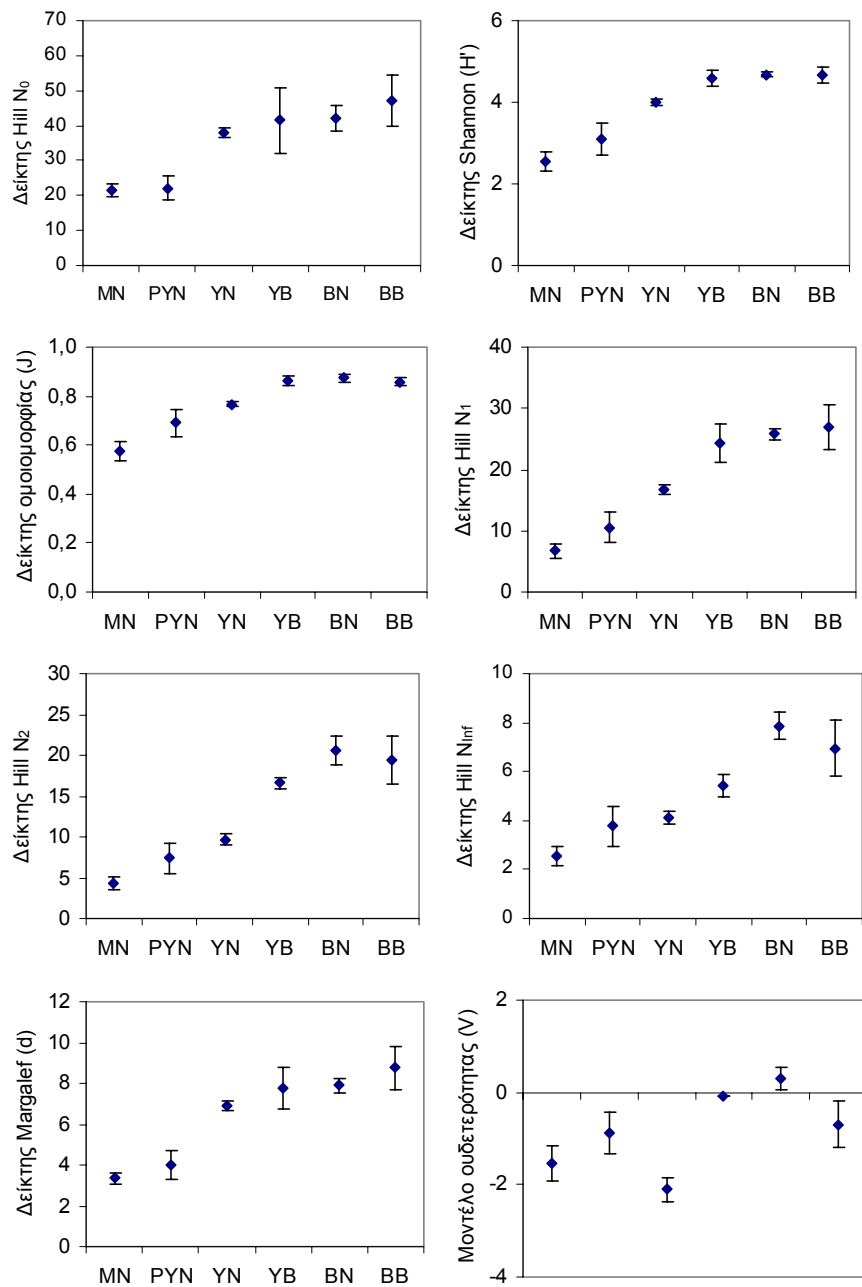
αποτελεσματικός (Platt & Lamshead 1985, Paterson et al. 1995) αποδεικνύει την καταλληλότητα του κυρίως για τη διερεύνηση τοπικού χαρακτήρα διεργασιών. Το συμπέρασμα αυτό μπορεί να επεκταθεί γενικά για τους δείκτες που είναι σταθμισμένοι με βάση το βαθμό της ισομερούς κατανομής (Shaw et al. 1983). Έτσι, ο δείκτης V μπορεί τελικά να μην είναι ο πιο κατάλληλος όταν πρόκειται να συγκριθεί η ποικιλότητα ανάμεσα σε δείγματα με πολύ έντονες οικολογικές διαφορές. Όπως για παράδειγμα στη συγκεκριμένη περίπτωση όπου τα δείγματα μας προέρχονται είτε από εντελώς διαφορετικούς βιότοπους, είτε από μεγάλες και πολύ απομακρυσμένες μεταξύ τους γεωγραφικές περιοχές.

Το τελικό συμπέρασμα από την παραπάνω ανάλυση και από όλους τους δείκτες ποικιλότητας είναι, πως στο Αιγαίο Πέλαγος, η ποικιλότητα των νηματωδών αυξάνεται με την αύξηση του βάθους, φτάνοντας σε μια μέγιστη τιμή στην ζώνη του βαθύαλου οικοσυστήματος.

Πίνακας 4.4.1. Συγκεντρωτικός πίνακας συγκρίσεων των διαφόρων δεικτών ποικιλότητας. Στις πολλαπλές συγκρίσεις οι βιότοποι με κοινή υπογράμμιση δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά σε στάθμη σημαντικότητας 95%. Για επεξήγηση των βιοτόπων βλέπε Σχήμα 4.4.1.

	ANOVA-Ένας παράγοντας		Kruskal-Wallis P	Πολλαπλές συγκρίσεις- Διαδικασία Tukey					
	F	P		MN	PYN	YN	YB	BN	BB
HillN ₀	11,6	<0,000**	<0,000**	—————					
H'				—————					
HillN ₁	18,8	<0,000**		—————					
HillN ₂	18,6	<0,000**		—————					
HillN _{inf}	10,7	<0,000**		—————					
d	18,4	<0,000**		—————					
J'				MN	PYN	YN	BB	YB	BN
			<0,000**	—————					

** P<0,01

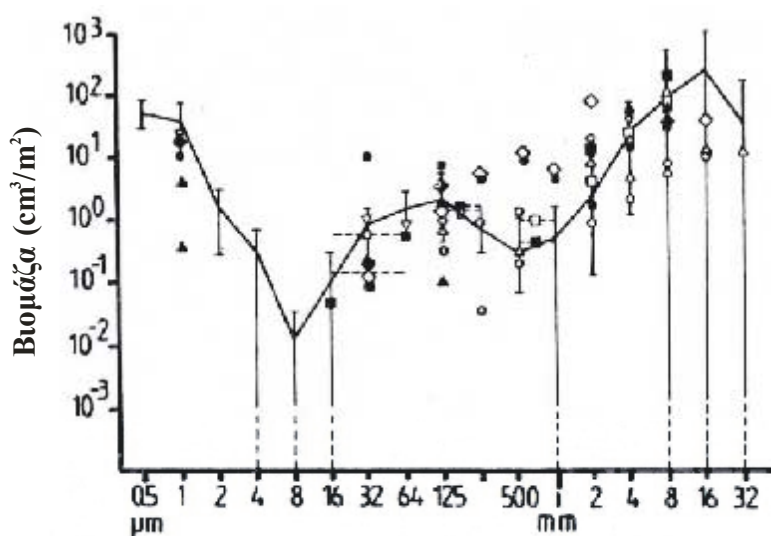


Σχήμα 4.4.2. Διάγραμμα μέσου και τυπικού σφάλματος των δεικτών ποικιλότητας στους διάφορους βιότοπους του Αιγαίου Πελάγους. Για τον ορισμό των βιοτόπων βλέπε τη λεζάντα του Σχήματος 4.4.1.

Κεφάλαιο 5. Συζήτηση

5.1. Το μειοβένθος ως στοιχείο της βενθικής πανίδας

Η ύπαρξη του μειοβένθους ως ξεχωριστή οντότητα της θαλάσσιας πανίδας, δεν αποτελεί απλά και μόνο μια μεθοδολογική αυθαιρεσία. Αντίθετα, προσεχτική ανάλυση του συνόλου της βενθικής πανίδας από διαφορετικές περιοχές του κόσμου, έχουν επιβεβαιώσει πως το μειοβένθος διαχωρίζεται σαφώς από τη μακροπανίδα καθώς και από τη μικροπανίδα (Σχήμα 5.1.1, Schwinghamer 1981, 1983). Ο παραπάνω διαχωρισμός έχει επιβεβαιωθεί όχι μονάχα βασιζόμενος στο μέγεθος των οργανισμών αυτών, αλλά και στη βιομάζα καθώς και στο μεταβολισμό τους (Gerlach



Σχήμα 5.1.1.
Διάγραμμα ανάλυσης του μεγέθους του συνόλου της βενθικής πανίδας. (Τροποποιημένο από Schwinghamer 1981)

Μέγεθος που ισοδυναμεί με σφαίρα αντίστοιχης διαμέτρου

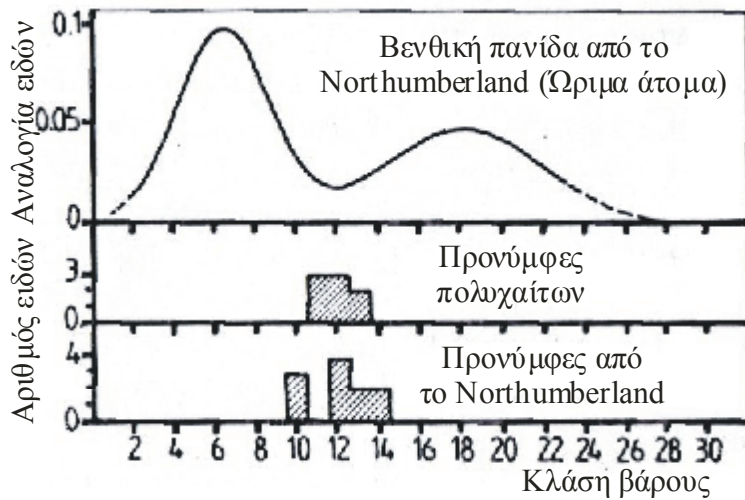
et al. 1985, Warwick et al 1986). Γιατί όμως υπάρχει αυτός ο διαχωρισμός, ενώ δεν υπάρχει αντίθετα μια συνέχεια μεταξύ του μειοβένθους και της μακροπανίδας; Ο ίδιος ο Schwinghamer (1981), αποδίδει το γεγονός αυτό στη σχέση που πρέπει να υπάρχει μεταξύ του μεγέθους του σώματος και του μεγέθους των κόκκων του ιζήματος. Οι οργανισμοί θα πρέπει είτε να είναι πολύ μικροί ώστε να μπορούν να ζήσουν ανάμεσα στους κόκκους, είτε αρκετά μεγάλοι και ισχυροί, ώστε να μπορούν να τους εκτοπίζουν. Γι' αυτό, κάποιο ενδιάμεσο μέγεθος δεν είναι πλεονεκτικό. Το πρόβλημα ωστόσο με την άποψη του Schwinghamer είναι, πως ο διαχωρισμός του μειοβένθους από τα άλλα στοιχεία της βενθικής πανίδας, ισχύει τόσο στα αμμώδη όσο και στα ιλυώδη ιζήματα. Ισχύει δηλαδή σε περιβάλλοντα όπου οι κόκκοι του ιζήματος έχουν διαφορά στο μέγεθος, της τάξης του 10^3 .

Σύμφωνα με τον Warwick (1989), την απάντηση πρέπει να την αναζητήσει κανείς στη βιολογία καθώς και στην εξέλιξη των δύο ομάδων. Σύμφωνα με την αρχή της ανταγωνιστικής εκτόπισης, ο ανταγωνισμός με τα άλλα στοιχεία της βενθικής πανίδας αναγκαστικά έχει οδηγήσει στη μείωση του μεγέθους του μειοβένθους. Δεν είναι όμως μόνο το μέγεθος, γιατί εκτός από αυτό, υπάρχουν και άλλα βασικά χαρακτηριστικά που διαχωρίζουν το μειοβένθος από τη μακροπανίδα. Τα χαρακτηριστικά αυτά παρουσιάζονται στον Πίνακα 5.1.1. Εκτός όμως από το σαφή διαχωρισμό που υπάρχει μεταξύ μειοπανίδας και μακροπανίδας, διαφορά υπάρχει και με την αμέσως μικρότερη ομάδα οργανισμών. Εκεί όμως, τα πράγματα απλοποιούνται κάπως μια και ο διαχωρισμός του μειοβένθους από τα πολύ μικρότερα

Πίνακας 5.1.1. Διαφορές μεταξύ μειοβένθους και μακροβένθους (Warwick 1984).

Κατηγορία οργανισμών	Βάρος < 45 μg	Βάρος > 45 μg
Ανάπτυξη	Άμεσα βενθική	Με πλαγκτονικά στάδια
Αποίκηση	Κυρίως ως ώριμα άτομα	Με πλαγκτονικές μορφές
Διάρκεια γενιάς	Μικρότερη από 1 χρόνο	Μεγαλύτερη από 1 χρόνο
Αναπαραγωγή	Μία μόνο φορά κατά την διάρκεια της ζωής τους	Πολλές φορές κατά την διάρκεια της ζωής τους
Ανάπτυξη	Επιτυγχάνουν ένα ασυμπτωτικό μέγεθος	Μεγαλώνουν συνεχώς για όλη την διάρκεια της ζωής τους
Διατροφή	Συχνά επιλέγουν συγκεκριμένα σωματίδια	Συχνά έχουν μη επιλεκτική διατροφική συμπεριφορά
Μετακίνηση	Μετακινούνται ελεύθερα	Εμφανίζουν επίσης προσκόλληση

πρωτόζωα (που απαρτίζουν τη μικροπανίδα), μπορεί να βασιστεί στο γεγονός πως τα τελευταία είναι σχεδόν στο σύνολό τους προσκολλημένα στο υπόστρωμα (**hapt sessile**), ενώ αντίθετα οι μειοβενθικοί οργανισμοί έχουν αυτόνομη κίνηση. Από την ανάλυση του Πίνακα 5.1.1, φαίνεται πως οι ομάδες προέκυψαν εξαιτίας εξελικτικών διεργασιών, με αποτέλεσμα σήμερα να καταλαμβάνουν διαφορετικούς οικολογικούς θώκους αποφεύγοντας έτσι τον ανταγωνισμό. Ο ισχυρισμός αυτός γίνεται φανερός αν εξετάσει κανείς την αναπαραγωγική τους στρατηγική. Οι προνύμφες της μακροπανίδας, έχοντας παραπλήσιο μέγεθος με τους μειοβενθικούς οργανισμούς, αποφεύγουν τον ανταγωνισμό μαζί τους αποικίζοντας ως μεροπλαγκτόν την πελαγική ενότητα. Εγκαθίστανται δε στη βενθική ενότητα, μόνο αν αποκτήσουν μέγεθος τέτοιο ώστε να μην είναι δυνατόν να αποτελέσουν λεία για το μειοβένθος. Σύμφωνα με τον Warwick, αν η παραπάνω υπόθεση είναι αληθής, τότε θα πρέπει οι προνύμφες της μακροπανίδας να έχουν ενδιάμεσο μέγεθος, κάτι που όπως έχει δείξει ο ίδιος ισχύει (Σχήμα 5.1.2).



Σχήμα 5.1.2. Διάγραμμα όπου απεικονίζεται η σχέση μεγέθους της βενθικής πανίδας και των διαφόρων πλαγκτονικών μορφών της μακροπανίδας (Τροποποιημένο από Warwick 1989).

Ο διαχωρισμός με βάση το μέγεθος που υφίσταται μεταξύ μειοπανίδας και μακροπανίδας και ο οποίος προέρχεται από οικολογικές καθώς και εξελικτικές διεργασίες, θα περίμενε κανείς να έχει ως αποτέλεσμα να υπάρχουν ελάχιστες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των δύο αυτών ομάδων. Η πραγματικότητα όμως είναι διαφορετική. Αλληλεπιδράσεις υπάρχουν έντονες, ιδιαίτερα μεταξύ της μόνιμης και της παροδικής μειοπανίδας που ανήκουν στην ίδια κλάση μεγέθους (Coull & Bell 1979, Bell & Coull 1980, Reise 1985, Watzin 1986), και οι οποίες έχουν σαν αποτέλεσμα οι δύο ομάδες να βρίσκονται συνεχώς σε μία κατάσταση δυναμικής ισορροπίας.

5.2. Βιοκοινωνικά πρότυπα

Η κατάταξη των μακροβενθικών οργανισμών σε συναθροίσεις, ανάλογα με τα χαρακτηριστικά είδη είναι μια παλιά ιδέα (Petersen 1913), και έχει επηρεάσει σημαντικά τη βενθική οικολογία στη Μεσόγειο (Peres 1967). Η όλη συζήτηση προέρχεται από τη διαφωνία των οικολόγων για το: (1) αν υπάρχει (ή δεν υπάρχει) ασυνέχεια στη κατανομή των οργανισμών στο χώρο και (2) για το αν τα είδη οργανώνονται (ή δεν οργανώνονται) σε διακριτές ομάδες που αντιστοιχούν σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες (Krebs 1985). Στην ουσία, πρόκειται για μια διαμάχη μεταξύ των οπαδών της οργανισμικής (organismic) σχολής και αυτών της ατομικιστικής σχολής (individualistic), η οποία έχει ξεκινήσει στις αρχές του αιώνα (McIntosh 1995). Σε γενικές γραμμές, οι οπαδοί της πρώτης σχολής διατυπώνουν την άποψη πως οι βιοκοινωνίες μπορούν να θεωρηθούν ως «υπεροργανισμοί» και

υπάρχουν στη φύση ως διακριτές οικολογικές μονάδες. Αντίθετα, οι οπαδοί της δεύτερης σχολής, αντιμετωπίζουν τη βιοκοινωνία ως μια συλλογή διαφορετικών πληθυσμών με παρόμοιες οικολογικές απαιτήσεις, των οποίων όμως η διάκριση είναι υποκειμενική. Στη Μεσόγειο, παρά το γεγονός πως η άποψη των διακριτών βιοκοινωνιών έχει δεχθεί έντονη κριτική (Petersen 1985) και υποχωρεί σχεδόν παντού, κάνουν την εμφάνιση τους ακόμα και στις μέρες μας εργασίες που χρησιμοποιούν αυτή τη μέθοδο περιγραφής των βενθικών οικοσυστημάτων (Simbura et al. 1995, Zenetos 1996).

Ολόκληρη η παραπάνω συζήτηση αφορά κυρίως τη μακροπανίδα, έχει όμως ενδιαφέρον να εξετάσουμε αν το μειοβένθος μπορεί να ενταχθεί κατά κάποιον τρόπο στα παραπάνω συστήματα. Το πλεονέκτημα του μειοβένθους είναι, όπως πίστευε ο Remane (1933), ότι αποτελείται από πιο στενόκοικα είδη και για αυτό το λόγο θα μπορούσε ενδεχομένως να χρησιμοποιηθεί καλύτερα για το χαρακτηρισμό βιοκοινωνιών. Ο ίδιος έκανε και την πρώτη προσπάθεια προς αυτήν την κατεύθυνση, προσδιορίζοντας ταυτόχρονα το μειοβένθος και το μακροβένθος στον κόλπο του Κιέλου, όπου αναγνώρισε έξι συνολικά διαφορετικές βιοκοινωνίες, τις οποίες διαχώρισε με βάση τη σύσταση του ιζήματος. Οι τέσσερις από αυτές, χαρακτηρίζονταν καθαρά από μειοβενθικούς οργανισμούς (ένα γαστερότριχο, ένα υδρόζωο, έναν στροβιλιστικό και ένα κωπήποδο), ενώ οι άλλες δύο από μακροβενθικούς οργανισμούς. Η δουλειά του Remane ωστόσο, ήτανε ποιοτική μια και πραγματοποίησε τις δειγματοληψίες του με μια επιβενθική δράγα η οποία κινούνταν πάνω σε έλκηθρο. Αντίθετα ο Wieser (1960), δουλεύοντας στον κόλπο Buzzards στη Βόρεια Αμερική και πραγματοποιώντας αυστηρά ποσοτικές δειγματοληψίες, βρήκε πως υπήρχαν τρεις διαφορετικές βιοκοινωνίες με χαρακτηριστικά είδη νηματώδεις, οι οποίες διαχωρίζονταν επίσης με βάση τη σύσταση του ιζήματος. Ο ίδιος έκανε την υπόθεση πως οι βιοκοινωνίες αυτές, πιθανόν να ήταν ισοδύναμες με βιοκοινωνίες μακροπανίδας που είχαν περιγραφεί από την ίδια περιοχή παλαιότερα (Sanders 1958).

Η κατανομή των μακροβενθικών οργανισμών στο χώρο δεν είναι ομοιογενής και εμφανίζουν μεγάλη μωσαϊκότητα, η οποία εξαρτάται από τις ιδιαίτερες προτιμήσεις των διαφόρων ειδών αλλά και από την ανθεκτικότητα ή την προσαρμοστικότητά τους στις διάφορες περιβαλλοντικές μεταβολές. Αυτό γίνεται ιδιαίτερα φανερό στις περιοχές όπου έχουμε τη δράση των παλιρροιών. Στις περιοχές αυτές είναι πιο εύκολο να ανακαλύψει κανείς τις διάφορες ζωνώσεις που

δημιουργούνται, επειδή τα φαινόμενα είναι συνήθως πιο έντονα. Ζωνώσεις δημιουργούνται φυσικά και σε περιοχές όπου δεν υπάρχουν παλίρροιες, αλλά είναι πιο δύσκολο να ανακαλυφθούν. Για τους μειοβενθικούς οργανισμούς όμως που το μικροσκοπικό τους μέγεθος τους κάνει ευάλωτους ακόμα και στις παραμικρές αλλαγές του περιβάλλοντος, η έννοια της βιοκοινωνίας αποδυναμώνεται ακόμα περισσότερο. Αποδυναμώνεται, διότι οι μειοβενθικοί οργανισμοί είναι τόσο στενά συνδεδεμένοι με τα μικροπεριβάλλοντα που δημιουργούνται μέσα στο ίζημα, που η λήψη μεγάλων δειγμάτων, όπως στην περίπτωση του κόλπου του Κίελου, έχει ως αποτέλεσμα, είδη από διαφορετικά περιβάλλοντα να εμφανίζονται σα να προέρχονται από ένα κοινό περιβάλλον. Θα μπορούσε βέβαια κανείς να ισχυριστεί πως σε ένα αμμώδες υπόστρωμα δημιουργούνται τελείως διαφορετικά μικροπεριβάλλοντα από ότι σε ένα ιλυώδες και επομένως, είναι δυνατόν να συγκρίνει κανείς μεγαλύτερου εύρους περιβάλλοντα. Κάτι τέτοιο έχει γίνει με επιτυχία σε ορισμένες περιπτώσεις ([Gerlach 1958](#), για νηματώδεις), αλλά για τις περισσότερες μειοβενθικές ομάδες δεν μπορεί να εφαρμοστεί, γεγονός το οποίο έχει τεκμηριωθεί από τον [Noodt \(1957\)](#), ο οποίος μελετώντας τα κωπήποδα της μεσοπαλιρροϊκής ζώνης, βρήκε πως τα περισσότερα είδη του ήταν, αντίθετα από ότι αναμενόταν, ευρύοικα. Τουλάχιστον έτσι πίστευε ο ίδιος, μια και όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω, υπάρχει μεγάλη δυσκολία στο να αναγνωριστούν τα μικροπεριβάλλοντα που είναι υπεύθυνα για την κατανομή τόσο μικρών οργανισμών στο χώρο. Από τα παραπάνω βγαίνει το συμπέρασμα πως ο χαρακτηρισμός μειοβενθικών βιοκοινωνιών είναι μάλλον ανέφικτος και στην περίπτωση που πρέπει να εφαρμοστεί αυτό θα πρέπει να γίνεται με ιδιαίτερη προσοχή.

5.3. Μειοβενθικές αφθονίες

Στην Ανατολική Μεσόγειο οι πρώτες ποσοτικές πληροφορίες για τις αφθονίες του μειοβένθους προέρχονται από τον [Dinet \(1976\)](#), ο οποίος συλλέγοντας δείγματα από τη τάφρο του Βορείου Αιγαίου (6 σταθμοί με βάθη από 130 έως 1209 μέτρα), βρήκε μεγαλύτερες αφθονίες από αντίστοιχα βάθη της Β.Δ. Μεσογείου. Τη διαφορά αυτή την απέδωσε στα πλούσια σε θρεπτικά άλατα νερά της Μαύρης Θάλασσας. Αργότερα οι [Roidou & Eleftheriou \(1989\)](#), παίρνοντας δείγματα από δύο σταθμούς του Βορείου και πέντε σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου (βάθη από 30 έως 1000 μέτρα), βρήκαν επίσης αυξημένες τιμές αφθονίας παρότι πραγματοποίησαν τις δειγματοληψίες τους με δειγματολήπτη Smith-McIntyre ο οποίος γενικά δε θεωρείται κατάλληλος για μειοβενθικές μελέτες. Οι [Roidou & Eleftheriou \(1989\)](#), βρήκαν

ακόμα πως οι αφθονίες στο Βόρειο Αιγαίο ήταν αρκετά υψηλότερες από αυτές του Νοτίου. Τέλος, πιο πρόσφατα οι [Danovaro et al. \(2000\)](#), δουλεύοντας σε μια διατομή στο κρητικό με βάθη από 40 έως 1540 μέτρα βρήκαν πως ενώ στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα του Κρητικού οι αφθονίες ήταν υψηλές και συγκρίσιμες με αυτές από άλλες πιο παραγωγικές περιοχές της Μεσογείου, οι αφθονίες του βαθύαλου οικοσυστήματος και πιο συγκεκριμένα, σε βάθη μεγαλύτερα από 700 μέτρα, ήταν 5-10 φορές μικρότερες από τις αφθονίες που έχουν βρεθεί ([Soetaert et al. 1991b](#), [Thiel 1975](#)) σε αντίστοιχα βάθη της Δυτικής Μεσογείου. Αντίθετα, οι αφθονίες αυτές που βρήκαν οι [Danovaro et al. \(2000\)](#) ήταν συγκρίσιμες με τις αφθονίες που έχουν βρεθεί από την αβυσσική και την αδαία ζώνη ([Dinet & Vivier 1977](#), [Shirayama 1984](#), [Sibuet et al. 1984](#), [Pfanckuche 1985](#)), σε διάφορες περιοχές του κόσμου. Οι μικρές τιμές αφθονίας που βρήκαν οι [Danovaro et al. \(2000\)](#), στο βαθύαλο οικοσύστημα του Κρητικού, φαίνεται πως είναι ο κανόνας στην Ανατολική Μεσόγειο μια και έχουν βρεθεί και σε άλλες oligοτροφικές περιοχές της Μεσογείου ([Danovaro et al. 1995a,b](#)).

Οι μειοβενθικές αφθονίες που βρέθηκαν στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης στη μελέτη αυτή, ήταν υψηλές και παραπλήσιες με αυτές που έχουν βρεθεί από άλλες πιο παραγωγικές περιοχές της Μεσογείου ([Soyer 1985](#), [de Bovee et al 1990](#)). Σε γενικές γραμμές φαίνεται πως συνολικά στη Μεσόγειο υπάρχει μια γενική τάση, ανεξάρτητα με την παραγωγικότητα του συστήματος, σε μικρά βάθη (περίπου μέχρι τα 20-30 μέτρα της υποπαλιρροϊκής ζώνης), οι συνολικές μειοβενθικές αφθονίες να είναι της τάξης του 10^3 άτομα/10cm² ([Vitiello 1968](#), [Boucher 1972](#), [de Bovee & Soyer 1974](#), [de Bovee 1981](#)), ενώ πιο βαθιά και μέχρι τα όρια τουλάχιστον της εύφωτης ζώνης οι αφθονίες να είναι της τάξης του 10^1 - 10^2 άτομα/10cm² δηλαδή μία τάξη μεγέθους μικρότερες ([Guille & Soyer 1968](#), [Soyer 1971](#), [Dinet 1976](#), [Vivier 1978](#)). Ο ίδιος κανόνας φαίνεται να ισχύει και στο Βόρειο Αιγαίο, όπως έδειξαν οι εργασίες του [Dinet \(1976\)](#) καθώς και των [Roidou & Eleftheriou \(1989\)](#). Αντίθετα, από τα αποτελέσματα της μελέτης αυτής, φαίνεται πως ο ρηχός σταθμός της λεκάνης της Λήμνου ξεφεύγει από τον παραπάνω κανόνα. Εκεί οι αφθονίες ήταν ιδιαίτερα αυξημένες (της τάξης του 10^3 άτομα/10cm²), γεγονός το οποίο θα πρέπει να αποδοθεί στη συσσώρευση της οργανικής ύλης στη λεκάνη αυτή. Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνεται ακόμα βαθύτερα μέσα στη λεκάνη και πέρα από τα όρια της εύφωτης ζώνης, όπου οι αφθονίες παραμένουν ουσιαστικά σταθερές (πάντα της τάξης του 10^3 άτομα/10cm²). Αντίθετα, στο Κρητικό οι σταθμοί του βαθύαλου οικοσυστήματος

έχουν συνολικές αφθονίες πολύ μικρότερες και ανάλογες με αυτές που έχουν βρεθεί και στις προηγούμενες μελέτες που γίνανε στην περιοχή αυτή (Danovaro et al. 1995a,b, Danovaro et al. 2000).

Η σχέση της συνολικής αφθονίας του μειοβένθους (ή και διαφόρων ομάδων ξεχωριστά) συναρτήσει του βάθους έχει μελετηθεί διεξοδικά. Ο Thiel (1983) ανακεφαλαίωσε όλα τα διαθέσιμα δεδομένα μέχρι το 1980 ενώ ο Tietjen (1992), έκανε το ίδιο συμπεριλαμβάνοντας τα δεδομένα που δημοσιεύτηκαν την επόμενη δεκαετία. Και οι δύο συμπεράναν πως η μείωση της αφθονίας συναρτήσει του βάθους αποτελεί ένα γενικό χαρακτηριστικό του μειοβένθους που το συναντάει κανείς σε όλες τις θάλασσες και όλους τους τύπους των ιζημάτων. Το ίδιο φαίνεται να συμβαίνει γενικά και στη Μεσόγειο (Soetaert et al. 1991b, de Bovee et al. 1990), ενώ πιο συγκεκριμένα για το Κρητικό Πέλαγος έχει βρεθεί πως η μείωση της αφθονίας μέχρι τα 700 μέτρα βάθος είναι πολύ πιο απότομη από ότι είναι αλλού στη Μεσόγειο (Danovaro et al. 2000). Στη μελέτη αυτή το γενικό αυτό πρότυπο έχει επιβεβαιωθεί και για τους σταθμούς του Κόλπου του Ηρακλείου αλλά και για το Κρητικό Πέλαγος γενικότερα (βλέπε και Lampadariou & Tselepides 2000). Αντίθετα, στο Βόρειο Αιγαίο οι αφθονίες ουσιαστικά παρέμειναν σταθερές, από το επίπεδο της υφαλοκρηπίδας μέχρι το βαθύτερο σημείο της λεκάνης. Τέτοια αντικρουόμενα πρότυπα κατανομής της αφθονίας συναρτήσει του βάθους έχουν βρεθεί και σε άλλες στενές γεωγραφικές περιοχές του κόσμου, όπως για παράδειγμα στη Μαυριτανία, στο Μαρόκο, στο Γιβραλτάρ, στο Βισκαϊκό κόλπο καθώς και σε ορισμένες αβυσσικές πεδιάδες του Ατλαντικού (Vincx et al. 1994). Σε όλες τις παραπάνω περιπτώσεις η έλλειψη κάποιας σχέσης μεταξύ αφθονίας και βάθους, αποδόθηκε είτε στην αυξημένη επιφανειακή παραγωγικότητα είτε σε συγκεκριμένα υδροδυναμικά φαινόμενα. Ειδικότερα για τον προσδιορισμό της τροφής στο βενθικό περιβάλλον, θα πρέπει να πούμε πως έχουν γίνει κατά καιρούς διάφορες προσπάθειες υπολογισμού της. Έτσι, κατά καιρούς έχουν χρησιμοποιηθεί εκτός από την ποσότητα των φυτοθρυμμάτων στο ίζημα (Pfannkuche et al. 1983, Pfannkuche 1985, Thiel et al. 1988/89, Alongi & Pichon 1988), και η περιεκτικότητα του ιζήματος σε CaCO_3 (Shirayama 1984), η συγκέντρωση οργανικού υλικού σε κατάλληλα τοποθετημένες ιζηματοπαγίδες (Tietjen 1989), η ποσότητα οργανικής ύλης που έχει θαφτεί όμως μέσα στο ίζημα (Sibuet et al. 1989), καθώς και ο ρυθμός ανοργανοποίησης του οργανικού άνθρακα ως επακόλουθο της κατανάλωσης οξυγόνου κατά τη διαδικασία του καταβολισμού των βενθικών οργανισμών (Moodley et al. 1998).

Στο Αιγαίο Πέλαγος, όπως φάνηκε καθαρά από τα διαγράμματα του οργανικού άνθρακα και των χλωροφυλλούχων χρωστικών αλλά και από τα δεδομένα των ιζηματοπαγίδων (Stavrakakis et al. 2000a,b), καθώς και από τις μετρήσεις παραγωγής CO₂ ως επακόλουθο του βενθικού αναπνευστικού μεταβολισμού (Moodley προσωπική επικοινωνία), οι κατά πολύ μεγαλύτερες αφθονίες που βρέθηκαν κατά μήκος ολόκληρης της διατομής στο Βόρειο Αιγαίο αλλά και στο σταθμό S3 του Νοτίου Αιγαίου οφείλονται καθαρά στη μεγαλύτερη ροή του οργανικού άνθρακα προς τον πυθμένα στα σημεία αυτά.

5.4. Εποχικές μεταβολές

Στα μικρά βάθη, υπάρχει άμεση σύνδεση των βενθικών πληθυσμών με τη διαθέσιμη τροφή η οποία αυξομειώνεται συνεχώς με την εναλλαγή των εποχών (Graf 1992). Εξαιτίας ακριβώς αυτής της εναλλαγής, δημιουργείται μια ολόκληρη αλυσίδα συμβάντων που αλλάζουν ολόκληρη τη δυναμική του συστήματος. Έτσι, μια αύξηση στη θερμοκρασία την άνοιξη, ακολουθείται από την «άνθηση» του φυτοπλαγκτού με επακόλουθα τη σημαντική αύξηση της μικροβιακής βιομάζας και τη μεγαλύτερη κατανάλωση οξυγόνου (Graf et al. 1982, Meyer-Reil 1983). Παρόλα αυτά, οι ενδείξεις για μια αντίστοιχη απόκριση του μειοβένθους τόσο στα μικρά βάθη (Fleeger et al. 1989, Danovaro 1996) όσο και στη βαθιά θάλασσα (βλέπε Κεφάλαιο 4.2.1) είναι περιορισμένες. Από την ανασκόπηση της βιβλιογραφίας γίνεται φανερό πως μονάχα οι πολύ μικρού μεγέθους οργανισμοί (βακτήρια και πρωτόζωα) είναι σε θέση να εκμεταλλευτούν άμεσα την ξαφνική αύξηση της τροφής στο σύστημα. Η ανικανότητα αυτή των μεταζώων να εκμεταλλευτούν γρήγορα μια απότομη αύξηση στην τροφή, αποδόθηκε κυρίως στο μικρότερο ρυθμό αύξησης του σώματος τους καθώς και στις μεγαλύτερες ενεργειακές τους απαιτήσεις για την παραγωγή αυγών κατά την αναπαραγωγή (Graf 1992, Eckelbarger 1994). Επιπλέον, η αντίδραση των βακτηρίων καθώς και των πρωτόζωων πιθανόν να είναι τόσο άμεση και αποτελεσματική ώστε να μένει πολύ λίγη τροφή διαθέσιμη στα μετάζωα (Graf 1992).

Η μελέτη αυτή σχεδιάστηκε έτσι, ώστε να εκτιμηθούν οι μεταβολές των μειοβενθικών πληθυσμών συναρτήσει των αλλαγών στη διαθεσιμότητα της τροφής σε διάφορα βάθη. Όπως αναφέρθηκε και αλλού, η μελέτη της εποχικής δυναμικής κατά τη διάρκεια ενός μονάχα έτους δεν θα πρέπει να υπερεκτιμηθεί. Στη δε περίπτωση της βαθιάς θάλασσας, όπου οι δειγματοληψίες που πραγματοποιήθηκαν ήταν μονάχα δύο, τα όποια συμπεράσματα θα πρέπει να εξαχθούν με ιδιαίτερη προσοχή. Οι περισσότεροι παράγοντες που χρησιμοποιήθηκαν για να εκτιμηθεί η ποσότητα της

τροφής στο σύστημα (όπως η χλωροφύλλη a και το CPE), έδειξαν πως υπήρχε έντονη εποχικότητα, με τις μεγαλύτερες τιμές να εμφανίζονται προς το τέλος της άνοιξης και αρχές του καλοκαιριού. Οι διαφορές αυτές ήταν πολύ πιο έντονες στους ρηχότερους σταθμούς της ηπειρωτικής υφαλοκρηπίδας τόσο του Κρητικού όσο και του Βορείου Αιγαίου, ενώ απαλύνονταν στους βαθύτερους σταθμούς. Στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης και μέχρι τα 130 μέτρα βάθος, όλες οι κύριες μειοβενθικές ομάδες παρουσίασαν εποχικές μεταβολές, είτε στη συνολική αφθονία, είτε στη βιομάζα, είτε στην αφθονία συγκεκριμένων ειδών. Αντίθετα πιο βαθιά και κάτω από τα 130 μέτρα καμία από τις μειοβενθικές ομάδες που μελετήθηκαν δεν παρουσίασε εποχικές μεταβολές. Το ίδιο συνέβη και στο Βόρειο Αιγαίο, όπου ο ρηχότερος σταθμός της διατομής είχε βάθος μεγαλύτερο από 130 μέτρα (συγκεκριμένα 153 μέτρα), και όπου καμία ομάδα δεν παρουσίασε εποχικές μεταβολές. Επιπλέον, ούτε οι βαθύτεροι σταθμοί του Βορείου Αιγαίου παρουσίασαν εποχικές μεταβολές.

Στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης η αφθονία των νηματωδών παρουσίασε μια σημαντική αύξηση το Σεπτέμβριο και Οκτώβριο, δύο περίπου μήνες μετά τη σημαντική αύξηση της τροφής στο ίζημα, ενώ την επόμενη άνοιξη η αφθονία τους αυξήθηκε ξανά, πριν όμως γίνει αντιληπτή οποιαδήποτε αύξηση στην ποσότητα της τροφής. Το ίδιο συνέβη και σε όλες τις υπόλοιπες, βασικές μειοβενθικές ομάδες. Η διπλή αυτή αύξηση της αφθονίας το φθινόπωρο και την άνοιξη, παρατηρήθηκε στους τρεις ρηχότερους σταθμούς (όπως αναφέρθηκε και πριν, ρηχότεροι από 130 μέτρα βάθος) του Κρητικού, ενώ τις πιο έντονες αυξομειώσεις τις είχαμε στο ρηχότερο σταθμό (σταθμός 2, 20 m). Η αύξηση των νηματωδών όσο και των υπόλοιπων ομάδων τη δεύτερη άνοιξη, πριν καν αρχίσει η «άνθηση» του φυτοπλαγκτού δεν είναι εύκολο να εξηγηθεί. Η θερμοκρασία είναι μάλλον απίθανο να ευθύνεται μια και στο διάστημα αυτό, η αύξηση που παρατηρείται είναι σχετικά μικρή (από τους 14 °C στους 16 °C), ενώ η μέγιστη θερμοκρασία επιτυγχάνεται πολύ αργότερα, κατά τον Οκτώβρη (20 °C). Εάν η τροφή αποτελούσε περιοριστικό παράγοντα για τους νηματώδεις, θα περίμενε κανείς να υπάρχει μια υστέρηση από τη στιγμή που αρχίζει να αυξάνεται το φυτοπλαγκτόν μέχρι την αύξηση της αφθονίας τους, όπως ακριβώς συνέβη το φθινόπωρο. Αντίθετα, στην περίπτωση της δεύτερης άνοιξης (1990), η αύξηση της αφθονίας των νηματωδών αλλά και των υπολοίπων ομάδων, ενώ ακόμα το φυτοπλαγκτόν βρισκόταν σε χαμηλές συγκεντρώσεις στο ίζημα, ξεκάθαρα δείχνει πως η τροφή δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα. Επιπλέον η εξαγωγή συμπερασμάτων είναι αρκετά δύσκολη, αν αναλογιστεί κανείς

πως οι γνώσεις που έχουμε σήμερα για τον τρόπο που επιδρά η θερμοκρασία στη σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών είναι ελάχιστες, ενώ όσον αφορά τη διαθεσιμότητα της τροφής είναι σχεδόν μηδενικές (Heip et al. 1985). Προς το τέλος του φθινοπώρου και κατά τη διάρκεια του χειμώνα οι αφθονίες των νηματωδών αλλά και των υπολοίπων ομάδων μειώθηκαν σημαντικά. Κάτι τέτοιο επιβεβαιώνει ξανά την υπόθεση πως η διαθέσιμη τροφή αποτελεί σημαντικό παράγοντα, όπως ακριβώς συνέβη και το προηγούμενο καλοκαίρι. Την περίοδο αυτή, όλοι οι παράγοντες με τους οποίους εκτιμήθηκε η τροφή στο ίζημα (χλωροφύλλη α, φαιοχρωστικές και CPE), εμφάνισαν τις μικρότερες τιμές. Συμπερασματικά θα μπορούσαμε να πούμε πως, όπως συμβαίνει με τις περισσότερες μελέτες πεδίου, έτσι και εδώ τα αποτελέσματα είναι κατά κάποιον τρόπο διφορούμενα, τονίζοντας την ανάγκη ελέγχου των διαφόρων υποθέσεων με τον προσεχτικό σχεδιασμό και την εκτέλεση κατάλληλων πειραμάτων.

Η μελέτη των νηματωδών στο επίπεδο του είδους, έδειξε καθαρά πως, τόσο η ικανότητα εισχώρησής τους βαθύτερα μέσα στο ίζημα όσο και ο τρόπος τροφοληψίας, παίζουν σημαντικό ρόλο στην απόκριση των ειδών στις διάφορες εποχικές μεταβολές. Στους τρεις σταθμούς της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης, όλα τα άφθονα είδη των νηματωδών παρουσίασαν διαφορετικά πρότυπα κατανομής κατά τη διάρκεια ενός έτους. Έτσι, άλλα είδη είχαν ένα μέγιστο κατά τη διάρκεια ενός έτους ενώ άλλα είχαν δύο ή και περισσότερα. Ετήσιες διακυμάνσεις συγκεκριμένων ειδών νηματωδών έχουν παρατηρηθεί σε πολλές μελέτες, αν και στις περισσότερες περιπτώσεις η συχνότητα των δειγματοληψιών δεν ήταν η ενδεδειγμένη. Χαρακτηριστικό ίσως παράδειγμα αποτελεί η εργασία των Skoolmun & Gerlach (1971), οι οποίοι μελετώντας τους νηματώδεις στις ακτές της Γερμανίας παρατήρησαν πως υπήρχαν δύο μέγιστα κατά τη διάρκεια ενός έτους, ένα προς το τέλος της άνοιξης (Μάιος-Ιούνιος) και ένα δεύτερο το φθινόπωρο (Οκτώβρης). Κοιτώντας όμως προσεχτικά τις αφθονίες των επιμέρους ειδών, παρατήρησαν πως τα πιο άφθονα είδη είχαν όλα διαφορετικά πρότυπα κατανομής. Έτσι, το είδος *Hypodontolaimus setosus* είχε τη μέγιστη αφθονία του το καλοκαίρι ενώ τα είδη *Tripyloides marinus*, *Sabatieria vulgaris* και *Chromadorita tentabunda* είχαν μέγιστες αφθονίες το χειμώνα ή την άνοιξη. Ακόμα, δύο είδη του γένους *Theristus* μαζί με το είδος *Enoploides spiculohamatus*, εμφάνισαν περισσότερα μέγιστα κατά τη διάρκεια του χρόνου. Τέλος υπήρχαν και δύο είδη (*Viscosia viscosia* και *Oncholaimus brachycercus*) τα οποία είχαν δύο μέγιστα αλλά και δύο γενιές κατά τη διάρκεια ενός

έτους. Ένα άλλο είδος του γένους *Oncholaimus* του οποίου ο κύκλος ζωής μελετήθηκε επί σειρά ετών (Smol et al. 1980), βρέθηκε να έχει έναν αρκετά παράξενο και πολύπλοκο κύκλο ζωής, δίνοντας είτε δύο γενιές κατά τη διάρκεια ενός έτους είτε δύο γενιές κατά τη διάρκεια τριών ετών. Πιο συγκεκριμένα, κατά τη χειμερινή περίοδο υπήρχαν συνήθως νεαρά άτομα τα οποία ανήκαν σε δύο διαφορετικές γενιές. Τα μεγαλύτερα από αυτά μεταμορφώνονταν σε ώριμα άτομα την άνοιξη και παρήγαγαν μια νέα γενιά αργά το καλοκαίρι, η οποία διαχειμάζε ως μικρά νεαρά άτομα τον επόμενο χειμώνα. Τα μικρά νεαρά άτομα μεταμορφώνονταν σε ώριμα άτομα το καλοκαίρι και οι απόγονοι τους διαχειμάζαν ως μεγάλα ανώριμα άτομα τον επόμενο χειμώνα.

Εκτός από τα παραπάνω χαρακτηριστικά παραδείγματα υπάρχουν και πολλά άλλα (Heip et al. 1985), από τα οποία φαίνεται πως ο κύκλος ζωής των νηματώδων καλύπτει μια πληθώρα περιπτώσεων. Στις περισσότερες περιπτώσεις οι βασικοί παράγοντες που καθορίζουν αυτές τις αυξομειώσεις στις αφθονίες των ειδών, είναι η θερμοκρασία και η τροφή. Καθώς οι νηματώδεις ανήκουν σε διαφορετικούς τροφικούς τύπους, είναι αναμενόμενο να περιμένει κανείς συσχετίσεις με την ύπαρξη ή όχι συγκεκριμένων σωματιδίων τροφής στο ίζημα. Από τους διάφορους τροφικούς τύπους, αυτοί που αναμένει κανείς να εκμεταλλευτούν πρώτοι μια ξαφνική εναπόθεση φυτοθρυμμάτων, είναι οι **epistrate feeders** (2A) που ζουν κοντά στην επιφάνεια. Αυτό έχει επιβεβαιωθεί από τον Rudnick (1989), ο οποίος χρησιμοποιώντας ραδιενεργό υλικό, έκανε την υπόθεση πως οι μειοβενθικοί οργανισμοί αντιδρούν με δύο διαφορετικούς τρόπους στην απότομη και μεγάλη εναπόθεση φυτοθρυμμάτων. Πρώτον, με άμεση αφομοίωση από τους οργανισμούς που ζουν κοντά στην επιφάνεια (επιβενθικά κωπήποδα, μικροί σε μέγεθος νηματώδεις), και δεύτερον με έμμεση αφομοίωση από τους οργανισμούς που ζουν πιο βαθιά μέσα στο ίζημα (μεγάλοι νηματώδεις, μεσοδιαστηματικά κωπήποδα), οι οποίοι προτιμούν μια πιο σταθερή πηγή τροφής όπως είναι το παλαιότερο οργανικό υλικό, το οποίο έχει θαφτεί μέσα στο ίζημα. Τα αποτελέσματα από τους δύο ρηχότερους σταθμούς του Κρητικού Πελάγους, ενισχύουν την πρώτη υπόθεση του Rudnick, μια και οι **epistrate feeders** καθώς και οι επιλεκτικοί ίζηματοφάγοι ήταν αυτοί που αύξησαν τις αφθονίες τους, ακολουθώντας ουσιαστικά την ποσότητα της τροφής στο ίζημα. Η αύξηση των επιλεκτικών ίζηματοφάγων, πιθανόν να οφείλεται στην αντίστοιχη αύξηση των βακτηρίων καθώς και των μικρών πρωτόζωων που παρατηρείται μετά την «άνθηση» του φυτοπλαγκτού.

Εποχικές μεταβολές στους τροφικούς τύπους των νηματωδών έχουν βρεθεί και από άλλους ερευνητές. Για παράδειγμα ο [Tietjen \(1969\)](#), μελετώντας τους νηματώδεις δύο εκβολικών περιοχών στη Νέα Αγγλία, βρήκε πως οι μεγάλες ανοιξιάτικες αφθονίες οφείλονταν στην αύξηση των **epistrate feeders**. Παρόμοια, οι [Hopper & Meyers \(1967\)](#), μελετώντας τους νηματώδεις σε μια υποθαλάσσια περιοχή της Φλόριντας, βρήκαν πως το καλοκαίρι υπήρχε μια αύξηση σε διάφορα είδη των **epistrate feeders**. Τέλος οι [Olafsson & Elmgren \(1997\)](#), βρήκαν πως κατά τη διάρκεια ενός έτους στη Βαλτική Θάλασσα, οι **epistrate feeders** καθώς και οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι αυξήθηκαν σημαντικά δύο μήνες μετά την εμφάνιση του ανοιξιάτικου bloom του φυτοπλαγκτού. Αντίθετα ο [Juario \(1975\)](#), μελετώντας τους νηματώδεις στον κόλπο της Βόρειας Γερμανίας κατά τη διάρκεια ενός χρόνου, δεν βρήκε απολύτως καμιά διαφορά στους τροφικούς τύπους. Η κατάταξη των νηματωδών σε τροφικούς τύπους από τον [Wieser \(1953\)](#), αποτελεί μονάχα μια χοντρική προσέγγιση της διατροφικής συμπεριφοράς τους ([Bouwman et al. 1984](#), [Jensen 1987a](#)). Και αυτό διότι μερικά είδη βρίσκονται στο μεταίχμιο δύο κατηγοριών. Για παράδειγμα το είδος *Microlaimus sp.6*, έχοντας ένα μικροσκοπικό δόντι στη στοματική κοιλότητα, θα μπορούσε να θεωρηθεί είτε ως **epistrate feeder** (2A), είτε ως επιλεκτικός ιζηματοφάγος (1A). Γίνεται φανερό πως μέσα σε κάθε ομάδα μπορεί να υπάρχουν διάφορες υποομάδες. Για παράδειγμα, μέσα στην ομάδα των επιλεκτικών ιζηματοφάγων θα μπορούσε να υπάρχουν ξεχωριστές ομάδες που τρέφονται είτε με πρωτόζωα, είτε με βακτήρια ή ακόμα και με διαλυμένο οργανικό υλικό. Ωστόσο, η διαφορετική απόκριση των τροφικών τύπων του [Wieser](#), μας λειπει πως ένα τέτοιο σύστημα κατάταξης μπορεί να έχει κάποια χρησιμότητα και πως ο προσδιορισμός των νηματωδών, τουλάχιστον στο επίπεδο του γένους μαζί με την κατάταξη τους σε τροφικούς τύπους, μπορεί να μας βοηθήσει να κατανοήσουμε καλύτερα τις πληθυσμιακές διακυμάνσεις που παρατηρούνται εξαιτίας των διαφόρων περιβαλλοντικών αλλαγών.

Όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω σε βάθη μεγαλύτερα από 130 μέτρα, με την εξαίρεση των στροβιλιστικών πλατυελμίνθων στο βαθύαλο οικοσύστημα και των ναυπλίων στην υφαλοκρηπίδα του Κρητικού, δεν βρέθηκαν εποχικές διακυμάνσεις στις υπόλοιπες μειοβενθικές ομάδες. Το γεγονός αυτό, βρίσκεται σε συμφωνία με τα βιβλιογραφικά δεδομένα, αφού για καμιά ομάδα μειοβενθικών μεταζώων της βαθιάς θάλασσας δεν έχει βρεθεί κάποια αντίστοιχη εποχική διακύμανση η οποία να οφείλεται στις αυξομειώσεις της επιφανειακής παραγωγικότητας ανάλογα με την

εποχή του χρόνου (Gooday 1988, Graf 1992, Pfanckuche 1993). Αντίθετα, τέτοιες διακυμάνσεις έχουν βρεθεί μόνο για την ομάδα των τρηματοφόρων (Godday 1988, Pfanckuche 1993). Σε μια πρόσφατη μελέτη στην ίδια περίπου περιοχή του Κρητικού Πελάγους, οι Danovaro et al. (2000) μελετώντας το μειοβένθος σε μια διατομή με βάθη από 40 έως 1540 μέτρα βρήκαν επίσης πως υπήρχαν εποχικές μεταβολές μόνο στους σταθμούς της υφαλοκρηπίδας (μέχρι τα 200 μέτρα). Αντίθετα, οι βαθύτεροι σταθμοί τους δεν παρουσίασαν στατιστικά σημαντικές εποχικές μεταβολές. Ωστόσο, όπως παρατήρησαν οι ίδιοι, μια μικρή αύξηση των αφθονιών υπήρχε σε όλους τους βαθύτατους σταθμούς από το Φεβρουάριο έως το Μάιο. Ο Φεβρουάριος ήταν ο μήνας με τις μεγαλύτερες συγκεντρώσεις φαιοχρωστικών και οι Danovaro et al. (2000), κατέληξαν πως υπήρχε μια υστέρηση δύο περίπου μηνών από την άφιξη της τροφής μέχρι την απόκριση του μειοβένθους. Καθώς όμως οι δειγματοληψίες που πραγματοποιήσαν κατά τη διάρκεια ενός ολόκληρου έτους ήταν μονάχα τέσσερις, είναι πολύ απίθανο να εντόπισαν την πραγματική αντίδραση του μειοβένθους στην οποιαδήποτε εισροή τροφής. Οι Gooday et al. (1996), έκαναν την υπόθεση πως αυτή η έλλειψη απόκρισης της μειοπανίδας σε αυξημένη εισροή φυτοθρυμμάτων μπορεί να είναι μόνο φαινομενική, μια και ολόκληρη η επιπλέον ενέργεια που πιθανόν να προσλαμβάνεται από τα μετάζωα, μπορεί να καταναλώνεται για την αναπαραγωγική τους διαδικασία (παραγωγή γαμετών κτλ). Υπάρχουν ορισμένα παραδείγματα στη βιβλιογραφία που επιβεβαιώνουν την παραπάνω υπόθεση. Για παράδειγμα οι Thiel et al. (1988/89), παρατήρησαν πως οι ναύπλιοι των κωπηπόδων παρουσίασαν μεγαλύτερες αφθονίες σε περιοχές του ιζήματος που ήταν πιο πλούσιες σε φυτοθρύμματα παρά σε διπλανές περιοχές με σκέτη άμμο. Παρόμοια, οι Fleeger & Shirley (1990) παρατήρησαν πως η αναπαραγωγή δύο σημαντικών ειδών κωπηπόδων στη Βόρεια Θάλασσα, ήταν σημαντικά μεγαλύτερη κατά την περίοδο εναπόθεσης μεγάλων ποσοτήτων φυτοθρυμμάτων στο ίζημα. Κάτι τέτοιο φαίνεται να επιβεβαιώνεται και από τη μελέτη αυτή, αφού η μόνη ομάδα που παρουσίασε στατιστικά σημαντική εποχικότητα μετά τα 130 μέτρα, ήταν οι ναύπλιοι των κωπηπόδων (Πίνακας 3.2.5) κατά την περίοδο της άνοιξης. Παραμένει έτσι ανοιχτό το ερώτημα, γιατί οι αφθονίες των μειοβενθικών μεταζώων δεν αποκρίνονται θετικά στις όποιες εποχικές μεταβολές της επιφανειακής παραγωγικότητας, ενώ αντίθετα παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές μεταξύ περιοχών με διαφορετική εισροή τροφής στο ίζημα (π.χ. Βόρειο και Νότιο Αιγαίο). Ίσως η απάντηση να βρίσκεται στην κατανόηση της βιολογίας και οικολογίας των ειδών. Στο σταθμό 9 αν και

προσδιορίστηκαν νηματώδεις μονάχα από τέσσερις μήνες (ένας μήνας από κάθε εποχή), τρία από τα τέσσερα πιο άφθονα είδη παρουσίασαν εποχικές μεταβολές, αυξάνοντας τις αφθονίες τους προς το τέλος της άνοιξης (Σχήμα 3.3.1, χ^2 , $P < 0.001$). Το γεγονός αυτό μας δείχνει ξεκάθαρα πως ενώ οι νηματώδεις ως σύνολο φαίνεται να μην επηρεάζονται από μια αύξηση της τροφής στο σύστημα κατά την περίοδο της άνοιξης, τα επιμέρους είδη σαφώς και επηρεάζονται αντιδρώντας μάλιστα με διαφορετικό τρόπο το καθένα.

5.5. Κατακόρυφη κατανομή μέσα στο ίζημα.

Αν κάνει κανείς μια κάθετη τομή σε μια στήλη ιζήματος, θα βρει πως οι περισσότεροι μειοβενθικοί οργανισμοί βρίσκονται συγκεντρωμένοι στα πρώτα εκατοστά. Μετά τα πρώτα εκατοστά, ο αριθμός των οργανισμών μειώνεται συνήθως εκθετικά. Αυτό το πρότυπο κάθετης κατανομής του μειοβένθους, αποτελεί σε γενικές γραμμές τον κανόνα και οφείλεται κυρίως στη μεγαλύτερη παροχή οξυγόνου καθώς και σωματιδίων τροφής στο επιφανειακό στρώμα του ιζήματος. Ένας άλλος λόγος που οι οργανισμοί μειώνονται βαθύτερα μέσα στο ίζημα είναι εξαιτίας της συμπύκνωσης του ιζήματος. Όσο πιο λεπτόκοκκο είναι το ίζημα τόσο πιο μεγάλος είναι ο βαθμός συμπύκνωσής του και τόσο πιο μικροί είναι οι χώροι που απομένουν για τα ζώα. Σημαντικό ρόλο παίζει επίσης και η ύπαρξη ή όχι μακροβενθικών οργανισμών μια και αυτοί, με τη βιοδιατάραξη (αναμόχλευση) που προκαλούν στο ίζημα, ευθύνονται για τη βαθύτερη εισχώρηση μέσα στο ίζημα του οξυγόνου και της τροφής, αλλά και για τη δημιουργία χώρων κατάλληλων να κατοικηθούν από τους μικρότερους μειοβενθικούς οργανισμούς (κατασκευή ορυγμάτων κτλ.). Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις, όπου ορισμένοι οργανισμοί όχι μόνο εισχωρούν αρκετά βαθιά μέσα στο ίζημα, αλλά πολλές φορές εμφανίζουν τις μέγιστες αφθονίες τους αρκετά βαθύτερα από την επιφάνεια. Οι περιπτώσεις αυτές αφορούν συνήθως οργανισμούς που προτιμούν (ή έχουν την ικανότητα) να κατοικούν κοντά ή αρκετά πιο κάτω από τη διεπιφάνεια (interface) οξυγόνου/ υδρόθειου (Giere et al. 1991, Ott et al. 1991).

Στη μελέτη αυτή, τόσο στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα της Κρήτης όσο και στο βαθύαλο οικοσύστημα του Αιγαίου, οι περισσότεροι οργανισμοί βρίσκονταν πάντα στο πρώτο ή στα πρώτα δύο εκατοστά του ιζήματος, γεγονός το οποίο επιβεβαιώνεται από αντίστοιχα αποτελέσματα από άλλες περιοχές (Heip et al. 1985, Shirayama 1984, Soetaert et al. 1991b). Στο βαθύτερο στρώμα του ιζήματος (4-7 cm) μόνο οι νηματώδεις παρουσίασαν σε ορισμένες περιπτώσεις μεγάλες αφθονίες, αποτέλεσμα αναμενόμενο μια και οι νηματώδεις θεωρούνται οι οργανισμοί με τη μεγαλύτερη

ικανότητα εισχώρησης στο ίζημα (Heip et al. 1985). Στο Κρητικό Πέλαγος, το οξυγόνο δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για τους οργανισμούς, μια και έχει βρεθεί από προηγούμενες μελέτες, πως το ίζημα οξυγονώνεται καλά μέχρι τα 10-12 cm βάθος (Tselepidis & Eleftheriou 1992), γεγονός το οποίο έχει επιβεβαιωθεί και στη μελέτη αυτή στους σταθμούς 5 και 7, όπου μετρήθηκε το Eh και όπου μέχρι τα 20 cm όλες οι τιμές ήταν θετικές. Αντίθετα, φαίνεται πως ο κύριος παράγοντας που ρυθμίζει την κατακόρυφη κατανομή των οργανισμών στο ίζημα είναι η τροφή καθώς και ο βαθμός συμπύκνωσης του ιζήματος. Κάτι τέτοιο φαίνεται από την προσεχτική ανάλυση της κατακόρυφης κατανομής των ειδών των νηματωδών. Μόνο στο σταθμό 2 των 20 μέτρων, όπου το ίζημα είχε τη μεγαλύτερη μέση διάμετρο κόκκων και το μικρότερο ποσοστό ιλύος-αργίλου, βρέθηκαν κάποια είδη (συνολικά 8 ανάμεσα στα 50 πιο άφθονα), τα οποία είχαν μέγιστη αφθονία όχι στην επιφάνεια αλλά βαθύτερα μέσα στο ίζημα. Αντίθετα, στους άλλους σταθμούς, το σύνολο των ειδών (με μία μόνο εξαίρεση στο σταθμό 7) ήταν πάντα συγκεντρωμένο στο επιφανειακό στρώμα. Ο ρόλος του διαθέσιμου χώρου αλλά και της τροφής φαίνεται και από το Σχήμα 3.2.3, όπου βλέπουμε πως μόνο στο σταθμό 2 υπάρχει κάποια εποχικότητα στην κατακόρυφη κατανομή των νηματωδών. Συγκεκριμένα, και ενώ ο γενικός κανόνας είναι να υπάρχει μια εκθετική μείωση των νηματωδών μετά το πρώτο στρώμα του ιζήματος, κατά την περίοδο του χειμώνα στο σταθμό 2 η εκθετική αυτή μείωση δεν υφίσταται, με αποτέλεσμα το δεύτερο στρώμα να έχει παρόμοιες αφθονίες με το πρώτο. Κάτι ανάλογο δεν παρατηρήθηκε στους άλλους σταθμούς όπου, όπως αναφέρθηκε και πιο πάνω, το ίζημα ήταν πολύ πιο λεπτόκοκκο και συμπαγές. Αντίστοιχες εποχικές μεταβολές στην κατακόρυφη κατανομή του μειοβένθους έχουν βρεθεί και από άλλους ερευνητές (Platt 1977, Blome 1983), στις περισσότερες όμως περιπτώσεις συσχετίστηκαν με τη μεταβολή του βάθους όπου βρίσκονταν το σημείο αλλαγής του οξειδοαναγωγικού δυναμικού (redox potential discontinuity layer). Αν και υπάρχουν και περιπτώσεις στη βιβλιογραφία (Tietjen 1969), όπου ενώ παρατηρήθηκε μια εμφανής εποχικότητα στην κατανομή των οργανισμών (βαθύτερη διείσδυση κατά το φθινόπωρο), αυτή δεν συσχετιζόταν με το σημείο αλλαγής του οξειδοαναγωγικού δυναμικού μια και αυτό παρέμεινε σταθερό καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου.

Ένα άλλο χαρακτηριστικό, το οποίο λαμβάνεται όλο και περισσότερο υπόψη, είναι η ποιότητα της τροφής και κατά πόσο αυτή είναι πραγματικά διαθέσιμη στους οργανισμούς (Dinet & Khripounof 1980, Alongi & Pichon 1988). Στο Αιγαίο

Πέλαγος, τα χαρακτηριστικά του ιζήματος δεν αλλάζουν σημαντικά με το βάθος, τουλάχιστον στα πρώτα 5-6 cm που ζουν οι οργανισμοί. Όπως αναφέρθηκε πιο πάνω, μέχρι τα 10 cm δεν υπάρχει σημείο αλλαγής του οξειδοαναγωγικού δυναμικού (Tselepidis & Eleftheriou 1992), ενώ οι διάφορες χλωροφυλλούχες χρωστικές δεν μειώνονται σημαντικά βαθύτερα μέσα στο ίζημα (Danovaro et al. 1995b, Tselepidis et al. 2000b). Έτσι, σε ορισμένες εργασίες έχει γίνει κάποια προσπάθεια να εκτιμηθεί η ποιότητα της τροφής, υπολογίζοντας ταυτόχρονα και τη βακτηριακή βιομάζα (Aller & Aller 1986, Tietjen et al. 1989). Σε άλλες περιπτώσεις, η προσπάθεια επικεντρώθηκε στον υπολογισμό των ευμετάβλητων (*labile*) συστατικών της οργανικής ύλης, όπως είναι οι πρωτεΐνες, τα λιπίδια και οι υδατάνθρακες (Dinet & Khrpounof 1980, Thiel et al. 1987, Danovaro et al. 1993, Danovaro et al. 1995a). Και πράγματι σε ορισμένες από αυτές τις περιπτώσεις βρέθηκε πως οι μειοβενθικές αφθονίες τόσο κατακόρυφα μέσα στο ίζημα όσο και οριζόντια συσχετιζόνταν θετικά με ορισμένα από αυτά τα συστατικά. Πιο συγκεκριμένα, οι Danovaro et al. (1995a), μελετώντας την κατακόρυφη κατανομή του μειοβένθους σε τρεις σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου, βρήκαν πως η μείωση της αφθονίας συναρτηθεί του βάθους μέσα στο ίζημα, συσχετιζόνταν με τις συγκεντρώσεις των πρωτεϊνών και των λιπιδίων ενώ αντίθετα, δεν συσχετιζόνταν με τη βακτηριακή βιομάζα ή το συνολικό οργανικό άνθρακα. Επομένως, τα ευμετάβλητα (*labile*) συστατικά της οργανικής ύλης τα οποία χαρακτηρίζονται ως άμεσα διαθέσιμα στους οργανισμούς, πιθανόν, να παίζουν σημαντικό ρόλο στην κατακόρυφη αλλά και στην οριζόντια κατανομή των οργανισμών.

5.6. Μορφομετρικά χαρακτηριστικά των νηματωδών στο Αιγαίο Πέλαγος.

Ο Thiel (1975), εισήγαγε την ιδέα πως η διαθεσιμότητα της τροφής στη βαθιά θάλασσα επηρεάζει το ατομικό μέγεθος των οργανισμών. Ο ίδιος θεώρησε προφανές, πως σε περιοχές με πολύ μικρή εισροή τροφής, ευνοούνται οργανισμοί με μικρότερο μέγεθος, με αποτέλεσμα να παρατηρείται το φαινόμενο του νανισμού. Η ιδέα αυτή βασίστηκε αρχικά στη γενική παρατήρηση πως η μειοπανίδα αποκτάει αυξανόμενη σημασία στα βενθικά οικοσυστήματα σε σχέση με τη μακροπανίδα καθώς αυξάνεται το βάθος. Πέρα όμως από τη γενική αυτή θεώρηση, φαίνεται πως η άποψη αυτή ισχύει τόσο για το σύνολο της βενθικής πανίδας, όσο και για τη μειοπανίδα και τη μακροπανίδα χωριστά (Pfannkuche 1985), ενώ ισχύει επίσης και για συγκεκριμένες ομάδες οργανισμών (Jensen 1988). Πράγματι, ορισμένα ερευνητικά δεδομένα ήρθαν

να ενισχύσουν την άποψη αυτή του Thiel. Δουλεύοντας για παράδειγμα στο ΒΑ Ατλαντικό, ο Pfannkuche (1985) βρήκε πως με την αύξηση του βάθους υπήρχε και μια αντίστοιχη αύξηση στην αφθονία των νηματωδών που ανήκαν στη μικρότερη κλάση μεγέθους (42-65 μm) και μια αντίστοιχη μείωση των νηματωδών που ανήκαν στις μεγαλύτερες κλάσεις μεγέθους (>150 μm). Συγκρίσιμα με τα παραπάνω αποτελέσματα βρήκαν και οι Soetaert & Heip (1989), δουλεύοντας σε μια διατομή στη Μεσόγειο, όπου διαπίστωσαν πως το μήκος των νηματωδών μειώνονταν με την αύξηση του βάθους, μείωση η οποία ήταν ανάλογη, με την αντίστοιχη μείωση της διαθέσιμης τροφής στους βαθύτερους σταθμούς. Οι Soltwedel et al. (1996), δουλεύοντας με δείγματα από την ηπειρωτική κατωφέρεια έως την αβυσσική ζώνη του ΒΑ Ατλαντικού, βρήκαν επίσης πως ο κύριος παράγοντας που καθόριζε το μέσο μέγεθος των νηματωδών, ήταν η ποσότητα της τροφής στο σύστημα. Έτσι, εξετάζοντας την επαναληψιμότητα μεταξύ των δειγμάτων τους, βρήκαν πως ενώ γενικά υπήρχε μια σχετική ομοιομορφία, το μήνα Αύγουστο, όπου και η συγκέντρωση της χλωροφύλλης στο βυθό ήταν η μέγιστη, το μέσο μήκος ανάμεσα στα επαναληπτικά (replicate) δείγματα διέφερε σημαντικά. Οι ίδιοι απέδωσαν το γεγονός στην αναπαραγωγική δραστηριότητα των νηματωδών, η οποία όπως πρότειναν, περιορίζεται στα συγκεκριμένα σημεία όπου παρατηρείται αυξημένη ποσότητα φυτοθρυμμάτων. Όπως είναι γνωστόν (Thiel et al. 1988/89), τα φυτοθρύμματα δεν καλύπτουν ομοιόμορφα το βυθό αλλά με έναν τρόπο που εμφανίζει έντονη μωσαϊκότητα. Αντίθετα, ο Shirayama (1983) δουλεύοντας στο Δυτικό Ειρηνικό, βρήκε πως υπήρχε μεν μια γενική μείωση στο μέγεθος των μειοβενθικών οργανισμών με την αύξηση του βάθους, ωστόσο ειδικά για τους νηματώδεις το πρότυπο που παρατήρησε ήταν ακριβώς το αντίθετο. Ο Shirayama απέδωσε αυτό το παράξενο κατά τον ίδιο αποτέλεσμα στην αναπαραγωγική στρατηγική που πιθανόν να ακολουθούν οι νηματώδεις στη βαθιά θάλασσα, στρατηγική η οποία για κάποιον λόγο, απαιτεί η ηλικιακή δομή του πληθυσμού τους να είναι τέτοια, ώστε τα ώριμα άτομα να αφθονούν ενώ τα ανώριμα να σπανίζουν.

Στο Αιγαίο Πέλαγος, φαίνεται πως οι λόγοι που οδηγούν στη διαφοροποίηση της βιοκοινωνίας των νηματωδών ως προς το συνολικό τους μήκος, είναι διαφορετικοί στο Βόρειο από ότι είναι στο Νότιο Αιγαίο. Καταρχάς, συνολικά στο Αιγαίο Πέλαγος, φαίνεται πως ισχύει η γενική πρόταση του Thiel (1975) ότι δηλαδή υπάρχει μια μείωση στο μήκος όσο αυξάνεται το βάθος. Έτσι, ενώ στους σταθμούς της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης η χαρακτηριστική κλάση μεγέθους για όλους τους

σταθμούς ήταν η κλάση μεγέθους 600-700 μm , στο βαθύαλο οικοσύστημα υπάρχει μια μετατόπιση προς τα κάτω, με αποτέλεσμα η χαρακτηριστική κλάση να είναι πια η κλάση με μήκος 300-400 μm . Επίσης στους ρηχούς σταθμούς της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης, υπάρχει ένα μεγάλο ποσοστό νηματωδών, το οποίο εκτείνεται σχεδόν ομοιόμορφα μέχρι τις κλάσεις των 2500 μm , ενώ στο βαθύαλο οικοσύστημα, ομοιόμορφη αντιπροσώπευση υπάρχει μόνο μέχρι τις κλάσεις των 1200 μm . Η παραπάνω υπόθεση, ότι υπάρχει δηλαδή μια μείωση στο μέσο μήκος των νηματωδών με την αύξηση του βάθους, φαίνεται ακόμα πιο καθαρά στην διατομή του Βορείου Αιγαίου. Πράγματι, ο ρηχότερος σταθμός της διατομής στο Βόρειο Αιγαίο είχε και το μεγαλύτερο μέσο μήκος νηματωδών, το οποίο διέφερε στατιστικά από τους υπόλοιπους. Επίσης, ενώ στο σταθμό N-6 η χαρακτηριστική κλάση μεγέθους ήταν η κλάση με μέσο μήκος 400-500 μm , στους βαθύτερους σταθμούς υπάρχει μια μετατόπιση με αποτέλεσμα η πιο άφθονη κλάση να είναι πια η κλάση με μέσο μήκος 300-400 μm . Εδώ θα πρέπει ίσως να γίνει η παρατήρηση πως, το ότι στο σταθμό N-9 η κλάση 400-500 μm είναι η πιο άφθονη δεν παίζει και πολύ μεγάλη σημασία, αφενός γιατί στο σταθμό αυτό η προηγούμενη κλάση έχει σχεδόν ισοδύναμα ποσοστά, κάτι που δεν συμβαίνει στους άλλους σταθμούς, και αφετέρου διότι αυτός είναι και ο μοναδικός σταθμός όπου βρέθηκαν οι μικρότεροι σε μέγεθος νηματώδεις επιβεβαιώνοντας έτσι την υπόθεση της μείωσης στο μέσο μήκος. Στο Νότιο Αιγαίο ωστόσο τα πράγματα δεν είναι τόσο ξεκάθαρα μια και ο ρηχότερος σταθμός του βαθύαλου οικοσυστήματος είχε και το μικρότερο μέσο μήκος. Η άποψη που εξέφρασαν οι [Soltwedel et al. \(1996\)](#), ότι δηλαδή σε σημεία με μεγάλες ποσότητες φυτοθρυμμάτων παρατηρείται μεγαλύτερη αναπαραγωγική προσπάθεια, δείχνει αρκετά ελκυστική, αφού όπως είδαμε ο σταθμός S-3 δέχεται κατά καιρούς μεγάλες ποσότητες φυτοθρυμμάτων, δεν φαίνεται ωστόσο να ισχύει. Για παράδειγμα, δεν παρατηρήθηκε κάποια ιδιαίτερη διαφοροποίηση στα ποσοστά ενηλίκων-ανώριμων ατόμων στο σταθμό αυτό, γεγονός το οποίο θα φανέρωνε κάποια αυξημένη αναπαραγωγική προσπάθεια. Επίσης, όπως φάνηκε από την ανάλυση του διαγράμματος των σχετικών συχνοτήτων των μηκών, η δομή της βιοκοινωνίας στους τρεις τουλάχιστον σταθμούς του βαθύαλου οικοσυστήματος του Νοτίου Αιγαίου, μοιάζει να είναι πανομοιότυπη. Όχι όμως μόνο από την άποψη των σχετικών συχνοτήτων αλλά και από την άποψη της δομής της βιοκοινωνίας μια και όπως φάνηκε αλλού, υπάρχουν μεγάλες ομοιότητες τόσο ως προς τη σύνθεση της βιοκοινωνίας (ποικιλότητα-χαρακτηριστικά γέννη) όσο και ως προς τα μορφολογικά

τους χαρακτηριστικά (ίδια ποσοστά ατόμων με νηματοειδή τύπου ουράς κτλ.). Τίθεται επομένως το ερώτημα, γιατί το μέσο μήκος στο σταθμό S-3 είναι μικρότερο από τους άλλους δύο σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου; Αν εξετάσει κανείς πολύ προσεχτικά τους αριθμούς των ατόμων μέσα σε κάθε κλάση μεγέθους, θα παρατηρήσει πως η μόνη εμφανής διαφορά βρίσκεται κυρίως στα άτομα των ενδιάμεσων κλάσεων με μέγεθος κοντά στα 1000 μm , των οποίων τα ποσοστά είναι αρκετά μεγαλύτερα όχι μόνο στους δύο βαθύτερους σταθμούς του Νοτίου Αιγαίου αλλά και στο ρηχότερο σταθμό N-6 του Βορείου. Έτσι εξηγείται πως οι σταθμοί αυτοί εμφανίζουν και το μεγαλύτερο συνολικό μέσο μήκος.

Ο ρυθμός λοιπόν εναπόθεσης της τροφής, καθώς και η μωσαϊκότητα με την οποία αυτή εναποτίθεται στην επιφάνεια του ιζήματος, μπορούν να καθορίσουν τη σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών και κατά επέκταση και το μέσο μήκος τους. Από ότι φάνηκε όμως ειδικά στο Νότιο Αιγαίο, απαιτείται μια πιο λεπτομερή προσέγγιση, ίσως της αναπαραγωγικής στρατηγικής των νηματωδών στο επίπεδο όμως του είδους, ώστε να κατανοήσουμε ποια ακριβώς είδη και κάτω από ποιες συνθήκες εμφανίζουν μια αύξηση ή μείωση στο μέσο μήκος του σώματος τους.

5.7. Λειτουργικοί τύποι

Οι πληροφορίες που υπάρχουν σήμερα για τη βιολογία των νηματωδών, τουλάχιστον για τις μορφές που ζουν ελεύθερα, είναι ελάχιστες, με αποτέλεσμα η μελέτη της οικολογίας τους, χρησιμοποιώντας την προσέγγιση των «λειτουργικών τύπων», να είναι συχνό φαινόμενο. Βασικό στοιχείο της προσέγγισης αυτής είναι η παραδοχή πως είδη τα οποία έχουν αποκτήσει μέσα από την εξελικτική διαδικασία παρόμοιες προσαρμογές, πρέπει να έχουν και παρόμοια οικολογία (Jumars & Fauchald 1977). Ο κλασικός διαχωρισμός των νηματωδών σε τροφικούς τύπους από τον Wieser (1953), αν και έχει δεχθεί ορισμένες κριτικές καθώς και τροποποιήσεις (Riemann & Schrage 1978, Jensen 1987a, Romeyn & Bouwman 1983), έχει αποδειχθεί στην ουσία πολύ αποτελεσματικός και χρησιμοποιείται ακόμα και σήμερα με ιδιαίτερη επιτυχία. Στον κόλπο του Ηρακλείου, οι τροφικοί τύποι αποδείχθηκαν ιδιαίτερα χρήσιμο εργαλείο για την κατανόηση της σύνθεσης της βιοκοινωνίας των νηματωδών καθώς και της κατανομής τους, τόσο στις διάφορες εποχές όσο και κατά μήκος της διατομής. Έτσι, γίνεται κατανοητή η επικράτηση αλλά και η σημαντική αύξηση συγχρόνως των επιλεκτικών ιζηματοφάγων (1A) καθώς και των epistrate feeders (2A), στις περιόδους όπου παρατηρούνται μεγάλες συγκεντρώσεις χλωροφύλλης. Ακόμα, το γεγονός της σαφούς επικράτησης των επιλεκτικών

ιζηματοφάγων (1A) μόνο στο σταθμό 5, επιβεβαιώνει για άλλη μια φορά την άποψη πως στο σημείο αυτό συγκεντρώνονται τα λεπτότερα σωματίδια του ιζήματος (οργανικά και ανόργανα), τα οποία ξεπλένονται από αλλού εξαιτίας της κυματικής δράσης. Ως γνωστόν, οι νηματώδεις που ανήκουν σε αυτή την κατηγορία έχουν μικροσκοπική στοματική κοιλότητα και τρέφονται μόνο με πολύ μικρά σωματίδια τροφής.

Στο βαθύαλο οικοσύστημα αντίθετα, η ανάλυση των τροφικών τύπων δεν αποδείχθηκε τόσο ισχυρή. Οι δύο κύριες περιοχές που διερευνήθηκαν (Βόρειο και Νότιο Αιγαίο), αν και εμφάνισαν σημαντικές διαφορές σχεδόν σε όλα τα βιοτικά και αβιοτικά τους χαρακτηριστικά, παρουσίασαν αξιοπερίεργη ομοιότητα ως προς τη σύνθεση των τροφικών τύπων της πανίδας. Το γεγονός αυτό ξεκάθαρα μας δείχνει πως απέχουμε ακόμα πολύ από την πλήρη κατανόηση της διατροφικής συμπεριφοράς αυτών των οργανισμών. Οι μέχρι στιγμής μελέτες που έχουν γίνει πάνω στη διατροφική συμπεριφορά ορισμένων ειδών, θα έλεγε κανείς πως περισσότερο μας δίνουν πληροφορίες για την ικανότητα τους να χειρίζονται τα διάφορα σωματίδια της τροφής παρά για τις διατροφικές τους προτιμήσεις. Εύλογα οι [Yeates et al. \(1993\)](#), λαμβάνοντας υπόψη τους πως τα περισσότερα είδη έχουν μάλλον οπορτουμιστική διατροφική συμπεριφορά, πρότειναν πως η συνήθειες κάθε συγκεκριμένου είδους δεν θα πρέπει να εξετάζονται γενικά, αλλά πάντα σε συνάρτηση με το συγκεκριμένο περιβάλλον στο οποίο αυτό ζει. Κάτι τέτοιο όμως είναι μάλλον ανέφικτο προς το παρόν, καθώς η καλλιέργεια και η διατήρηση νηματωδών στο εργαστήριο, εκτός ελαχίστων εξαιρέσεων, είναι σχεδόν αδύνατη.

Ένα άλλο πολύ αδύνατο σημείο στην κατανόηση του ρόλου που πιθανόν να παίζουν οι νηματώδεις στο βενθικό οικοσύστημα, είναι και η σχέση που μπορεί να έχουν, από διατροφική άποψη, με το διαλυμένο οργανικό υλικό (ΔΟΥ). Ο [Jensen \(1986, 1987a,b\)](#) για παράδειγμα, βρήκε πως ο λόγος του σωματικού όγκου προς την επιδερμική επιφάνεια των νηματωδών που ζούσαν κάτω από ανοξικές συνθήκες, ήταν πολύ μικρότερος των νηματωδών που ζούσαν σε καλά οξυγονωμένο περιβάλλον, αποδίδοντας το γεγονός στην πιθανή αφομοίωση ΔΟΥ διαμέσου της επιδερμίδας. Την πειραματική απόδειξη πως οι μειοβενθικοί οργανισμοί γενικά μπορούν να αφομοιώσουν οργανικό υλικό έδωσε ο [Montagna \(1984\)](#), ενώ οι [Chia & Warwick \(1969\)](#), [Lopez et al. \(1979\)](#), [Riemann et al. \(1990\)](#), έδειξαν πως την ικανότητα αυτή την έχουν και συγκεκριμένα είδη νηματωδών. Με τα παραπάνω μπορεί να σχετίζεται και η παρατήρηση των [Riemann & Schrage \(1988\)](#) πως το είδος *Adoncholaimus*

thalassophygas, δείχνει να προτιμάει σημεία όπου υπάρχει CO₂, υποδηλώνοντας έτσι πως ορισμένοι νηματώδεις μπορεί να επιβιώνουν σε ανοξικές συνθήκες χρησιμοποιώντας παράγωγα που προέρχονται από αναερόβια ζύμωση. Την υπόθεση αυτή, ενισχύει η ανακάλυψη της καρβονικής ανυδράσης στον πεπτικό σωλήνα ενός άλλου νηματώδους από τους Jennings & Colam (1970), επιβεβαιώνοντας έτσι την παρατήρηση των Chia & Warwick (1969), πως η αφομοίωση του ΔΟΥ γίνεται κυρίως μέσα από το έντερο.

Η ανάλυση των νηματωδών, κατατάσσοντάς τους σε ουραίους τύπους, έδωσε παρόμοια αποτελέσματα με την ανάλυση των τροφικών τους τύπων. Σε ορισμένες μάλιστα περιπτώσεις, η χρήση της μεθόδου αυτής, αποδείχθηκε αρκετά πιο αποτελεσματική, δίνοντας σημαντικές πληροφορίες για το πρότυπο κατανομής των νηματωδών στο χώρο. Μένει βέβαια να αποδειχθεί κατά πόσον είναι δυνατόν να γίνει η σύνδεση του σχήματος της ουράς με συγκεκριμένους τρόπους μετακίνησης (Adams & Tyler 1980). Μέχρι όμως να αποκτήσουμε τέτοιου είδους πληροφορίες, κάθε προσπάθεια να εξηγηθούν τυχόν διαφορές στα παρατηρούμενα πρότυπα κατανομής θα πρέπει να γίνεται με ιδιαίτερη προσοχή. Εκτός ίσως από τη μοναδική περίπτωση που υπέδειξαν οι Thistle & Sherman (1985), η οποία επιβεβαιώθηκε και στο Βόρειο Αιγαίο ότι δηλαδή η υιοθέτηση ενός τρόπου ζωής όπου οι οργανισμοί είναι μερικώς προσκολλημένοι στο υπόστρωμα (*hemisessile*), δίνει κάποιο πλεονέκτημα σε περιοχές υψηλής ενέργειας.

Ο συνδυασμός των δύο μεθόδων, σε τελική ανάλυση, ίσως δεν είναι πιο αποτελεσματικός από ότι είναι οι δύο μέθοδοι χωριστά. Παρουσιάζει όμως κάποιο ενδιαφέρον μια και αναδεικνύει κάποιες επιπλέον πληροφορίες καθώς και ερωτήματα. Για παράδειγμα, παρατηρείται η παντελής απουσία νηματωδών 1B και 2A με αμβλεία ουρά. Νηματώδεις ειδικά του τύπου 2A με αμβλεία ουρά (π.χ. *Comesa*, *Pontonema*) είναι γνωστό πως υπάρχουν σε άλλου είδους περιβάλλοντα. Το γεγονός ότι απουσιάζουν αυτές οι μορφές από τα δείγματά μας, οπωσδήποτε δημιουργεί κάποια ερωτήματα του τύπου: «απουσιάζουν αυτές οι μορφές από τη βαθιά θάλασσα ή υπάρχουν στη βαθιά θάλασσα αλλά απουσιάζουν από τα δείγματά μας;» Οι απαντήσεις, αν φυσικά υπάρχουν, είναι φανερό πως σχετίζονται τόσο με την οικολογία όσο και με την εξέλιξη των νηματωδών στη βαθιά θάλασσα. Τέλος, λαμβάνοντας υπόψη τη μεγάλη ποικιλομορφία που παρουσιάζουν οι νηματώδεις σε κάθε επίπεδο προσέγγισής τους, είναι σχεδόν βέβαιο πως η κατάταξή τους στους τέσσερις τροφικούς τύπους καθώς και στους τέσσερις ουραίους τύπους, υποεκτιμά τη

διάρθρωσή τους σε λειτουργικές ομάδες. Επομένως, όπως πολύ σωστά επισημαίνουν οι [Thistle & Sherman \(1985\)](#), ίσως το επόμενο βήμα θα πρέπει να είναι η χρήση ενός συστήματος κατάταξης σε τροφικούς τύπους με βάση όμως τους ουραίους τύπους, συνδέοντας έτσι τον τρόπο διαβίωσης των νηματωδών (βλέπε μετακίνηση) με τις διατροφικές τους συνήθειες.

5.8. Ποικιλότητα

Διάφορες θεωρίες έχουν διατυπωθεί για να εξηγήσουν τη διαβάθμιση της ποικιλότητας των βιοκοινωνιών που παρατηρείται στη φύση. Πολύ μεγάλη ώθηση, στην ανάπτυξη αυτών των θεωριών, έδωσε η πρόσφατη και αναπάντεχη ανακάλυψη ([Hessler & Sanders 1967](#)), της μεγάλης ποικιλότητας στη βαθιά θάλασσα. Η ανακάλυψη αυτή καθώς και το εύλογο ερώτημα «Πως είναι δυνατόν να συνυπάρχουν τόσα πολλά είδη σε ένα τόσο αφιλόξενο περιβάλλον όπως είναι η βαθιά θάλασσα;», αποτέλεσε πεδίο έντονων αμφισβητήσεων και αντιπαραθέσεων. Αποτέλεσμα ήταν να χρησιμοποιηθούν ένα πλήθος υποθέσεων για να εξηγήσουν την αύξηση της ποικιλότητας με το βάθος. Έτσι προέκυψαν οι θεωρίες της σταθερότητας του χρόνου ([stability-time hypothesis](#)) ([Sanders 1968](#)), της βιολογικής διατάραξης ([biological disturbance](#)) ([Dayton & Hessler 1972](#)), της εξειδίκευσης των μικροβιοτόπων ([microhabitat specialization](#)) ([Grassle & Sanders 1973](#), [Jumars 1975, 1976](#)), του συνδυασμού θήρευσης, ανταγωνισμού και παραγωγικότητας ([Rex 1976](#)), της δυναμικής ισορροπίας ([Huston 1979](#)) και τέλος, της δυναμικής και ετερογενούς κατανομής ([patch dynamics](#)) ([Grassle & Morse-Porteous 1987](#), [Grassle 1989](#)). Η συζήτηση και η αντιπαραθέση που ακολούθησε την διατύπωση όλων αυτών των θεωριών, είχε ως επακόλουθο στο μεγαλύτερο χρονικό διάστημα του αιώνα που μας πέρασε, να κυριαρχεί ανάμεσα στους οικολόγους η πεποίθηση, πως η βασική αρχή με την οποία καθορίζεται η δομή μιας βιοκοινωνίας είναι η *Αρχή της Ισορροπίας* ([equilibrium](#)). Η αρχή αυτή προβλέπει πως κάτω από κανονικές συνθήκες τα είδη μιας βιοκοινωνίας βρίσκονται σε κατάσταση δυναμικής και ανταγωνιστικής ισορροπίας. Μια τέτοια «ισορροπημένη» βιοκοινωνία έχει μεγαλύτερη ποικιλότητα από άλλες που βρίσκονται κάτω από την επίδραση κάποιας διατάραξης και κάθε νέα διατάραξη προκαλεί μείωση της ποικιλότητας. Η θεωρία της σταθερότητας του χρόνου ([stability-time hypothesis](#)) του [Sanders \(1968\)](#), περιγράφει με σαφήνεια τις βασικές αρχές που διέπουν την *Αρχή της Ισορροπίας*. Στην κλασική του εργασία, όπου συνέκρινε την ποικιλότητα βενθικών βιοκοινωνιών, ο [Sanders](#) πρότεινε πως η σταθερότητα των περιβαλλοντικών συνθηκών στη βαθιά θάλασσα για μεγάλο

χρονικό διάστημα (τόσο γεωλογικό όσο και εξελικτικό), οδήγησε στη μεγάλη εξειδίκευση ειδών τα οποία κάτω από άλλες συνθήκες ανταγωνίζονται μεταξύ τους για την ίδια πηγή τροφής. Αντίθετα, όταν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι λιγότερο προβλέψιμες (όπως συμβαίνει στα ρηχά οικοσυστήματα), ευνοούνται οργανισμοί που είναι προσαρμοσμένοι σε ένα ευρύτερο φάσμα φυσικών συνθηκών. Αποτέλεσμα αυτού είναι να αποκλείονται είδη που στηρίζουν την ύπαρξή τους στην εξειδίκευση και στις λεπτές ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις.

Τις τελευταίες όμως δύο δεκαετίες, ήρθαν στο φως αρκετές περιπτώσεις όπου η *Αρχή της Ισορροπίας* δεν ήταν σε θέση να εξηγήσει τα παρατηρούμενα πρότυπα ποικιλότητας. Αποτέλεσμα αυτών των παρατηρήσεων ήταν να αναπτυχθεί μια νέα αρχή, η *Αρχή της Αστάθειας (non-equilibrium)*, η οποία σιγά-σιγά άρχισε να κερδίζει έδαφος ανάμεσα στους οικολόγους. Επακόλουθο της αρχής αυτής είναι πως η ικανότητα πρόβλεψης της ποικιλότητας μιας βιοκοινωνίας, με βάση τις συνθήκες του περιβάλλοντος, είναι πολύ μικρότερη, μια και αυτές είναι κατά κάποιον τρόπο απρόβλεπτες. Μια πολύ σημαντική εργασία, που οδήγησε στην εγκατάλειψη της *Αρχής της Ισορροπίας* και την υιοθέτηση της *Αρχής της Αστάθειας*, ήταν η εργασία του [Connell \(1978\)](#), ο οποίος προσπάθησε να ελέγξει ποια από τις δύο υποθέσεις ισχύει, χρησιμοποιώντας δεδομένα από δύο διαφορετικά περιβάλλοντα, τα οποία είχαν μεγάλη ποικιλότητα ειδών (τροπικά δάση και κοραλλιογενείς υφάλους). Ο [Connell](#) ονόμασε τη θεωρία του, *Θεωρία της Ενδιάμεσης Διατάραξης (Intermediate Disturbance Hypothesis)*. Η θεωρία αυτή υποστηρίζει πως, περιβάλλοντα με μεγάλη σταθερότητα όπως και περιβάλλοντα με μεγάλο βαθμό διατάραξης, έχουν πάντα μικρότερη ποικιλότητα, ενώ αντίθετα περιβάλλοντα όπου υπάρχουν διαταράξεις μικρότερου (ενδιάμεσες) μεγέθους αλλά και μικρότερης συχνότητας έχουν μεγαλύτερη ποικιλότητα. Η βασική ιδέα της θεωρίας είναι πως η ύπαρξη αυτών των μετρίων (τόσο από άποψη έντασης όσο και από άποψη συχνότητας) διαταράξεων σε ένα περιβάλλον, δεν είναι αρκετές ώστε να δημιουργηθεί ισχυρή κυριαρχία κάποιων πολύ ανθεκτικών ειδών. Από την άλλη, εμποδίζουν ουσιαστικά την ανταγωνιστική εκτόπιση η οποία δεν προλαβαίνει να δράσει, επιτρέποντας έτσι ανταγωνιστικά είδη να συνυπάρχουν.

Ένα κεντρικό πρόβλημα στις μελέτες ανάλυσης της ποικιλότητας είναι η αναγνώριση των παραγόντων που συμβάλουν στη δημιουργία περιβαλλοντικής ετερογένειας. Σε περιβάλλοντα από διαφορετικά γεωγραφικά πλάτη είναι ίσως πιο εύκολο να αναγνωριστούν οι παράγοντες αυτοί, σε αντίθεση με πιο στενές

γεωγραφικές περιοχές, όπως είναι η περίπτωση του κόλπου του Ηρακλείου. Για παράδειγμα, όπως φάνηκε από τα ιζηματολογικά χαρακτηριστικά (κυρίως από τη ΜΔ καθώς και το ποσοστό ιλύος-αργίλου), οι σταθμοί της υφαλοκρηπίδας της Κρήτης εμφάνισαν μεγάλη ετερογένεια μεταξύ τους. Ωστόσο, κανένας από τους δείκτες ποικιλότητας δεν έδειξε να συσχετίζεται με τον τύπο του υποστρώματος, γεγονός το οποίο βρίσκεται, σε γενικές γραμμές, σε συμφωνία με τα βιβλιογραφικά δεδομένα (Wieser 1960, Ward 1973, Heip & Decraemer 1974).

Οι νηματώδεις είναι γνωστό πως είναι πιο ευαίσθητοι από τα κωπήποδα ή τη μακροπανίδα σε μικρές αλλαγές στη σύσταση του ιζήματος (Govaere et al. 1980), επειδή έχουν μεγαλύτερο βαθμό εξειδίκευσης όσον αφορά την εκμετάλλευση της τροφής. Ωστόσο, είναι γνωστό πως οι διάφορες πληθυσμιακές διαφοροποιήσεις που παρατηρούνται συνολικά σε μια θαλάσσια λεκάνη, είναι πολύ μικρότερες από αυτές που παρατηρούνται σε μικρότερη κλίμακα της τάξης των μερικών εκατοστών, εκτός και αν υπάρχει κάποια ισχυρή περιβαλλοντική κλίση (Heip et al. 1985). Έτσι, η διάμετρος των κόκκων παίζει σημαντικό ρόλο μόνο στην περίπτωση που υπάρχει μια ισχυρή κλίση της μορφής από χοντρή άμμος προς λασπώδες υπόστρωμα. Αρνητική συσχέτιση της ποικιλότητας των νηματωδών με το ποσοστό ιλύος-αργίλου έχει βρει ο Tietjen (1980), γεγονός όμως το οποίο δεν επιβεβαιώθηκε από άλλες μελέτες (Boucher & Goubault 1990, Grelet 1984). Αντί των βασικών (ΜΔ και ιλύς-άργιλος) χαρακτηριστικών του ιζήματος, ο Rhoads (1974), προτείνει το συντελεστή ταξινόμησης (σ_1) ως δείκτη περιβαλλοντικής ετερογένειας, με την έννοια ότι ανεπαρκής ταξινόμηση σημαίνει και μεγαλύτερη διατάραξη. Στην περίπτωση του κόλπου του Ηρακλείου, όλοι οι σταθμοί είχαν ιζήματα ανεπαρκώς έως μέτρια ταξινομημένα, με το σταθμό 5 να έχει το χειρότερο βαθμό ταξινόμησης από όλους. Έτσι υποδηλώνεται πως στον σταθμό αυτό έχουμε μεγαλύτερη εναπόθεση νέου ιζήματος, εξαιτίας προφανώς της κυματικής δράσης, αφού είναι γνωστό πως στον κόλπο του Ηρακλείου δεν εκβάλλουν ποτάμια. Στο ίδιο συμπέρασμα καταλήγουμε εξετάζοντας και το συντελεστή λοξότητας (Sk_1), ο οποίος είχε αρνητικές τιμές μόνο στο σταθμό 5, επιβεβαιώνοντας έτσι την υπόθεση πως η διατάραξη στο σταθμό αυτό είναι μεγαλύτερη. Σύμφωνα με την King (1972), ορισμένα περιβάλλοντα εμφανίζουν αρνητική λοξότητα λόγω αδυναμίας των λεπτότερων σωματιδίων να καθιζάνουν. Από τα παραπάνω φαίνεται πως στη ζώνη των 70 μέτρων καταλήγει ολόκληρη η ενέργεια του υδροδυναμισμού του κόλπου. Το αποτέλεσμα της ενέργειας αυτής είναι να συσσωρεύονται, αφενός στο σημείο αυτό τα λεπτότερα σωματίδια και αφετέρου να

είναι συχνό το φαινόμενο της επανα-αιώρησης τους στη στήλη του νερού με τελικό αποτέλεσμα, η διατάραξη του συγκεκριμένου σημείου να είναι πολύ μεγαλύτερη από ότι είναι ρηχότερα ή βαθύτερα στη λεκάνη. Η υπόθεση αυτή επιβεβαιώνεται και από το γεγονός πως ο συντελεστής λοξότητας, ήταν ουσιαστικά και ο μόνος περιβαλλοντικός παράγοντας που συσχετιζόνταν θετικά με όλους τους δείκτες ποικιλότητας που υπολογίστηκαν. Από τους διάφορους δείκτες, χρήσιμες πληροφορίες μπορεί να εξάγει κανείς και από το μοντέλο ουδετερότητας. Το μεγαλύτερο μέρος των δειγμάτων που εξετάστηκαν, βρίσκονταν εντός της ζώνης ουδετερότητας που προβλέπει το μοντέλο, με εξαίρεση των δειγμάτων του σταθμού 5, όπου οι περισσότερες τιμές ήταν μικρότερες από -2 . Σύμφωνα με τη θεωρία του ουδέτερου μοντέλου, αυτό σημαίνει πως στο συγκεκριμένο σταθμό υπάρχει αυξημένος ανταγωνισμός ή θήρευση. Κάτι τέτοιο δεν φαίνεται από την ανάλυση των τροφικών τύπων των νηματωδών μια και οι θηρευτές στο σταθμό 5, όπως εξάλλου και στους άλλους σταθμούς, έχουν σχετικά μικρές αφθονίες. Η πίεση που προκαλείται από τη θήρευση μπορεί βέβαια να προέρχεται και από μεγαλύτερους οργανισμούς. Και πράγματι στη ζώνη αυτή του κόλπου του Ηρακλείου, οι [Eleftheriou & Smith \(1993\)](#) καθώς και οι [Karakassis & Eleftheriou \(1997\)](#), βρήκαν πως ανάμεσα στα πιο κοινά είδη υπήρχαν σε μεγάλες αφθονίες δύο είδη Σιπουνκουλοειδών. Πρόκειται για το είδος *Onchnesoma steenstrupi* καθώς και ένα είδος το οποίο δεν έχει προσδιορισθεί. Καθώς οι οργανισμοί αυτοί είναι μη επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι και σε συνδυασμό με το γεγονός πως μετά τα 100 μέτρα η αφθονία τους μειώνεται σημαντικά, είναι σχεδόν βέβαιο πως ασκούν κάποια ιδιαίτερη περιβαλλοντική πίεση στους μειοβενθικούς πληθυσμούς στο σημείο όπου βρίσκεται ο σταθμός 5. Όλα τα παραπάνω εξηγούν ίσως τη μικρότερη ποικιλότητα που είχε ο σταθμός 5 σε αντίθεση με τους άλλους σταθμούς που δεν παρουσίασαν καμία διαφορά μεταξύ τους ως προς την ποικιλότητα.

Προηγούμενες μελέτες έχουν δείξει πως υπάρχει μια σαφή, κάθετη ζώνωση των νηματωδών μέσα στο ίζημα, τόσο ποιοτική όσο και ποσοτική ([Boucher 1972](#), [Jensen 1987b](#)). Όσον αφορά την ποικιλότητα, αυτή έχει βρεθεί άλλοτε να αυξάνεται και άλλοτε να μειώνεται με το βάθος μέσα στο ίζημα ([Ott 1972b](#), [Boucher 1980](#), [Boucher & Gourbault 1990](#), [Steyaert et al. 1999](#)). Στις περισσότερες από αυτές τις περιπτώσεις, η αυξομείωση της ποικιλότητας συνδέθηκε είτε με τα συγκεκριμένα ιζηματολογικά χαρακτηριστικά (μέση διάμετρος, ποσοστό ιλύος-αργίλου, ποσοστό οργανικού άνθρακα), είτε με το βαθμό οξυγόνωσης του ιζήματος. Γενικά θεωρείται

πως ιζήματα με μεγαλύτερη διάμετρο κόκκων παρέχουν και μεγαλύτερη ποικιλία βιοτόπων ενώ επιτρέπουν, λόγω αυξημένου χώρου μεταξύ των κόκκων, την ευκολότερη διείσδυση των διαφόρων συστατικών (τροφή, οξυγόνο κτλ.) μέσα στο ιζήμα. Επακόλουθο αυτής της κατάστασης είναι η ποικιλότητα να παίρνει ψηλές τιμές και στα βαθύτερα στρώματα του ιζήματος. Κάτι τέτοιο φαίνεται να ισχύει και στον κόλπο του Ηρακλείου αφού μονάχα στο σταθμό 2, όπου η μέση διάμετρος ήταν κατά πολύ μεγαλύτερη των υπολοίπων σταθμών, η ποικιλότητα συνέχισε να έχει ψηλές τιμές και στα δύο βαθύτερα στρώματα του ιζήματος. Αντίθετα στους άλλους τρεις σταθμούς, η ποικιλότητα μειωνόταν σημαντικά με το βάθος και η μείωση αυτή φαίνεται πως συσχετίζεται με τη διαθεσιμότητα του οξυγόνου στο ιζήμα. Όπως αναφέρθηκε και σε προηγούμενη παράγραφο, στον κόλπο του Ηρακλείου, το οξυγόνο δεν φαίνεται να απουσιάζει από το ιζήμα τουλάχιστον μέχρι τα 20 cm βάθος. Ωστόσο, βαθύτερα μέσα στο ιζήμα η συγκέντρωσή του μειώνεται μια και το οξειδοαναγωγικό δυναμικό μειώνεται επίσης από 300-400 mV στην επιφάνεια σε 0-100 mV στα 5 cm βάθος. Η μείωση αυτή φαίνεται να επηρεάζει αρνητικά ορισμένα είδη τα οποία ενώ στο σταθμό 2 είναι παρόντα στο βαθύτερο στρώμα του ιζήματος, στους άλλους δύο σταθμούς βρίσκονται περιορισμένα κυρίως στην επιφάνεια ενώ απουσιάζουν εντελώς από το βαθύτερο στρώμα. Επίσης στο σταθμό 2 υπάρχουν αρκετά είδη (είδη του γένους *Metalinhomoeus*, *Dasynemoides*, *Odontophora*, *Leptonemella* κ.α.), τα οποία αποκτούν μεγαλύτερη σημασία στα βαθύτερα στρώματα του ιζήματος, συντελώντας έτσι στη μεγάλη ποικιλότητα που παρατηρείται στα πιο βαθιά στρώματα του ιζήματος. Αντίθετα, στους βαθύτερους σταθμούς σχεδόν κανένα είδος δεν φαίνεται να παίζει κάποιον σημαντικό ρόλο βαθύτερα μέσα στο ιζήμα αφού σχεδόν όλα βρίσκονται συγκεντρωμένα στην επιφάνεια του ιζήματος.

Η σχέση μεταξύ βάθους και ποικιλότητας συνολικά στο Αιγαίο Πέλαγος βρέθηκε να μην είναι γραμμική και να συσχετίζεται άμεσα, τόσο με τη βαθυμετρία των σταθμών όσο και με την πρωτογενή παραγωγικότητα του συστήματος. Σε γενικές γραμμές υπάρχει μια αύξηση της ποικιλότητας, μέχρι τουλάχιστον το βαθύαλο οικοσύστημα, όπου παρατηρήθηκε και η μέγιστη ποικιλότητα, ενώ περιοχές της ίδιας ζώνης έχουν μεγαλύτερη ποικιλότητα όταν και η παραγωγικότητα του συστήματος είναι αυξημένη. Αυτή η μη γραμμική αύξηση της ποικιλότητας με το βάθος έχει ενδιαφέρον μια και έχει παρατηρηθεί και από άλλους ερευνητές, πιο συγκεκριμένα έχει παρατηρηθεί πως η σχέση είναι παραβολική, τόσο για το μειοβένθος (Dinet & Vivier 1979, Boucher & Lamshead 1995), όσο και για το μακροβένθος (Rex 1976,

1983, Gray 1974, Huston 1979). Εκτός όμως από τους νηματώδεις φαίνεται πως και άλλες ομάδες του μειοβένθους εμφανίζουν παρόμοιο πρότυπο αύξησης της ποικιλότητας με το βάθος, όπως έχουν δείξει για παράδειγμα οι Coull (1972) και Thistle (1978) για τα κωπήποδα. Η μακροπανίδα ωστόσο του Αιγαίου Πελάγους φαίνεται πως ξεφεύγει από τον παραπάνω κανόνα. Όπως έχουν δείξει οι Tselepidis (1992) και οι Karakassis & Eleftheriou (1997), η ποικιλότητα της μακροπανίδας μειώνεται με το βάθος, γεγονός το οποίο απέδωσαν στη μείωση της τροφής με την αύξηση του βάθους. Φαίνεται λοιπόν πως στο Αιγαίο υπάρχει μια σημαντική διαφοροποίηση στην απόκριση της ποικιλότητας των δύο ομάδων με το βάθος αν και η παραβολική αύξηση της ποικιλότητας της μειοπανίδας δεν φαίνεται ξεκάθαρα αφού δεν υπάρχουν βάθη που να αντιπροσωπεύουν την αβυσσική και την αδαία ζώνη. Οι Dinet & Vivier (1979), παρατήρησαν πως υπήρχε ένα μέγιστο στην ποικιλότητα των νηματωδών στα 4.000 μέτρα ενώ οι Boucher & Lamshead (1995), βρήκαν πως το μέγιστο εμφανιζόταν στη βαθύαλη ζώνη στα 2.000 μέτρα περίπου, ενώ από εκεί και κάτω η ποικιλότητα μειωνόταν. Τα αποτελέσματα για τη μακροπανίδα δεν είναι τόσο ξεκάθαρα και το μέγιστο φαίνεται πως δεν είναι σταθερό αφού μεταβάλλεται ανάλογα με την μελέτη. Σε κάθε όμως περίπτωση βρίσκεται και αυτό κοντά στη βαθύαλη ζώνη. Οι μηχανισμοί που ενεργούν και καθορίζουν αυτή τη σχέση ποικιλότητας-βάθους δεν είναι πολύ ξεκάθαροι. Το πιο πιθανό είναι πως διαφορετικοί παράγοντες ευθύνονται κάθε φορά, ανάλογα με την ομάδα οργανισμών και την τοποθεσία που γίνεται η μελέτη. Ίσως το μόνο που μπορούμε να πούμε με βεβαιότητα είναι πως όλα αυτά τα παραδείγματα διέπονται από την Αρχή της Αστάθειας που περιγράφηκε παραπάνω, καθώς υπάρχουν έντονες αλληλεπιδράσεις τόσο της τοπικής παραγωγικότητας όσο και των διαφόρων φυσικών διαταράξεων, όπως ακριβώς περιγράφονται από τον Huston (1979). Για παράδειγμα ο Rex (1976), αναγνώρισε ως παράγοντα που προκαλούσε διατάραξη στα δεδομένα του στο ΒΔ Ατλαντικό, την ενδοπληθυσμιακή θήρευση. Αντίθετα οι Paterson et al. (1995), δουλεύοντας στην ίδια περιοχή του Ατλαντικού, αναγνώρισαν ως παράγοντα διατάραξης τα ισχυρά ρεύματα που δρούσαν κοντά στον πυθμένα. Στο Αιγαίο Πέλαγος δεν είναι ξεκάθαρο ποιος παράγοντας είναι υπεύθυνος για την πρόκληση φυσικής διατάραξης στο βαθύαλο οικοσύστημα. Η ενδοπληθυσμιακή θήρευση είναι μάλλον απίθανο να ευθύνεται μια και οι άρπαγες στα μεγάλα βάθη του Αιγαίου είτε σπανίζουν είτε έχουν πολύ μικρές αφθονίες. Επίσης, ισχυρά ρεύματα ικανά να προκαλέσουν διατάραξη δεν υπάρχουν κοντά στον πυθμένα. Αντίθετα, η παραγωγικότητα πιθανότατα να παίζει σημαντικό

ρόλο μια και όπως είδαμε ακόμα και στο Νότιο Αιγαίο, το οποίο χαρακτηρίζεται ακραία oligotροφικό, μπορεί να έχουμε μαζική κατακρήμνιση μεγάλων ποσοτήτων φυτοθρυμμάτων, ποσότητες οι οποίες ξεπερνούν σε μέγεθος ακόμα και αυτές των πολύ παραγωγικών περιοχών.

5.9. Παράγοντες που καθορίζουν την πανιδική σύνθεση.

Όλες οι μαθηματικές τεχνικές που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση των αποτελεσμάτων της παρούσας εργασίας, έδειξαν ξεκάθαρα πως στον κόλπο του Ηρακλείου υπάρχει μια σταδιακή αλλαγή στη σύνθεση της πανίδας από το ρηχότερο σταθμό προς το βαθύτερο, αλλαγή η οποία συσχετίζεται με τις παρατηρούμενες μεταβολές στα χαρακτηριστικά του υποστρώματος. Έτσι, ενώ τα ιζήματα του κόλπου είναι αδρά και καλύτερα ταξινομημένα σε μικρά βάθη, υποδηλώνοντας κατά επέκταση πως πρόκειται για συστήματα μεγαλύτερης ενέργειας, σταδιακά μεταβάλλονται σε ένα πιο σταθερό περιβάλλον, καθώς το μέγεθος των κόκκων μειώνεται σημαντικά, ενώ αντίθετα, το ποσοστό ιλύος-αργίλου αυξάνεται σημαντικά. Αμφότερες οι μειοβενθικές αφθονίες και η σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών φαίνεται να βρίσκονται σε στενή σύνδεση με τα χαρακτηριστικά αυτά, ακολουθώντας κατά κάποιον τρόπο τις παρατηρούμενες μεταβολές. Το βάθος φαίνεται πως παίζει κεντρικό ρόλο στο παραπάνω σύστημα ενώ γενικότερα στη θαλάσσια έρευνα, θεωρείται πως είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που καθορίζουν τη σύνθεση των βενθικών βιοκοινωνιών, γεγονός το οποίο έχει επιβεβαιωθεί σε όλα τα μήκη και πλάτη των ωκεανών. Η παρούσα εργασία δεν αποτελεί εξαίρεση καθώς, μέσα στο διάστημα των 20 έως 190 μέτρων που καλύπτει, όλα τα φυσικοχημικά καθώς και τα βιολογικά χαρακτηριστικά του ιζήματος μεταβάλλονται σημαντικά. Έτσι το βάθος, δικαιολογημένα βρέθηκε να είναι ανάμεσα στους παράγοντες που ανέδειξαν ως υπεύθυνους για τις παρατηρούμενες μεταβολές οι διάφορες πολυμεταβλητές αναλύσεις που χρησιμοποιήθηκαν. Βέβαια στην περίπτωση του κόλπου του Ηρακλείου, όπου το εύρος των βαθών ανάμεσα στους σταθμούς δεν ήταν ιδιαίτερα μεγάλο, είναι ίσως αναμενόμενο να μην παίζει το ίδιο τον κυρίαρχο ρόλο αλλά άλλοι παράγοντες που συσχετίζονται άμεσα μαζί του. Έτσι εξηγείται μάλλον το γεγονός πως η CCA ανέδειξε ως σημαντικότερους παράγοντες το ποσοστό ιλύος-αργίλου καθώς και τη ΜΔ, παράγοντες οι οποίοι στα παράκτια τουλάχιστον οικοσυστήματα εξαρτώνται άμεσα από το βάθος. Ο σταθμός 2 όπως είδαμε, είχε το πιο αμμώδες ίζημα και η πανίδα του διαχωριζόταν ξεκάθαρα από αυτή των υπολοίπων σταθμών με βάση το ποσοστό ιλύος-αργίλου. Τρία από τα πιο άφθονα

γένη του σταθμού αυτού (*Molgolaimus*, *Paracomesoma* και *Desmodora*), ανήκουν σε οικογένειες που είναι τυπικές για αυτού του είδους το υπόστρωμα (Heip et al. 1982). Αντίθετα, τα δύο είδη του γένους *Richtersia* που συγκαταλέγονται επίσης ανάμεσα στα πιο άφθονα του σταθμού 2, έχουν αναφερθεί κυρίως από μεγαλύτερα βάθη (Soetaert et al. 1995). Αξιοσημείωτο είναι πάντως το γεγονός, πως από τα πενήντα πιο σημαντικά είδη του σταθμού 2, σχεδόν τα μισά βρέθηκαν να συσχετίζονται θετικά (ή αρνητικά) με τα διάφορα χαρακτηριστικά του ιζήματος και την τροφή ταυτόχρονα. Το γεγονός αυτό, εξηγεί ίσως εν μέρη τη μεγάλη αφθονία των **epistrate feeders** στο σταθμό αυτό. Σύμφωνα με τον Wieser (1953), ο τροφικός αυτός τύπος τρέφεται με διάτομα, τα οποία τα διατρυπάει ή τα καταπίνει ολόκληρα, τρέφεται επίσης με μικροβιακές αποικίες οι οποίες επικαλύπτουν τα όστρακα των τρηματοφόρων, καθώς και με συσσωματώματα βακτηρίων και άλλων οργανικών σωματιδίων τα οποία είναι κολλημένα επάνω στους κόκκους του ιζήματος. Όλα τα παραπάνω στοιχεία ευνοούνται από τη φύση του ιζήματος στο σταθμό 2. Μετά τα 70 μέτρα το ιζημα γίνεται πιο ομοιογενές, γεγονός το οποίο αντανακλάται και στα αποτελέσματα της CCA. Έτσι, οι επόμενοι σταθμοί (σταθμοί 5 και 7) δεν μπορούν να διαχωριστούν με βάση τον άξονα 1 της CCA αλλά μόνο με βάση τον άξονα 2, ο οποίος συσχετίζεται κυρίως με το βάθος χωρίς όμως αυτή η συσχέτιση να είναι ιδιαίτερα καλή. Η ομοιότητα των δύο αυτών σταθμών φαίνεται εξάλλου και από το γεγονός πως ανάμεσα στα άφθονα γένη τους υπάρχουν αρκετά τα οποία είναι κοινά (*Hopperia*, *Cyartonema* και *Sabatieria*).

Παρόμοια αποτελέσματα, όπου τα ιζηματολογικά χαρακτηριστικά καθορίζουν τη σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών, έχουν βρεθεί από τους Gerlach (1953, 1958), Ward (1973), Lorenzen (1974) και Juario (1975). Από όλες αυτές τις εργασίες, ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζουν οι μελέτες του Gerlach, ο οποίος περιγράφοντας διάφορους πληθυσμούς νηματωδών από τις ακτές της Γερμανίας, παρατήρησε πως η σύνθεσή τους δεν καθοριζόταν μόνο από το μέγεθος των κόκκων του ιζήματος αλλά από το συνδυασμό τριών διαφορετικών παραγόντων: της έκθεσης στον υδροδυναμισμό, της ΜΔ καθώς και της περιεκτικότητας σε οργανικό άνθρακα. Έτσι, μέσα από τις μελέτες αυτές, επιβεβαιώθηκε για μία ακόμα φορά η στενή σχέση που έχουν οι νηματώδεις με τα μικροπεριβάλλοντα που δημιουργούνται από την αλληλεπίδραση των φυσικών και χημικών παραγόντων μιας συγκεκριμένης τοποθεσίας. Παρόλη όμως την ευαισθησία που δείχνουν οι νηματώδεις ακόμα και στις πολύ μικρές μεταβολές του περιβάλλοντος, η ανασκόπηση της βιβλιογραφίας

δείχνει πως παρόμοια περιβάλλοντα, με μια πιο ευρεία έννοια, από το Βόρειο Ατλαντικό, τη Μεσόγειο, τη Βόρεια Θάλασσα, τη Βαλτική αλλά και την Ανταρκτική εμφανίζουν αξιοσημείωτη ομοιότητα τουλάχιστον ως προς τη σύνθεση των βασικών τους γενών και ειδών. Ή όπως αλλιώς αναφέρεται το φαινόμενο αυτό στην βιβλιογραφία, οι περιοχές αυτές χαρακτηρίζονται από «παράλληλες βιοκοινωνίες». Για παράδειγμα, το γένος *Sabatieria*, το οποίο ήταν ένα από τα κυρίαρχα γένη στην εργασία αυτή, έχει βρεθεί πως κυριαρχεί επίσης και στα ιλυώδη υποστρώματα της Βαλτικής (Gerlach 1958), της Βόρειας Θάλασσας (Warwick & Buchanan 1970, Ward 1973, Lorenzen 1974, Juario 1975), της Μεσογείου (Boucher 1972/73), του Βορείου Ατλαντικού (Wieser 1960) αλλά και της Ανταρκτικής (Vanhove et al. 1999), αποδεικνύοντας έτσι πως η θεωρία του Thorson (1957), για την ύπαρξη «παράλληλων βενθικών βιοκοινωνιών» ή αλλιώς «ισοκοινοτήτων», βρίσκει εφαρμογή και στους πληθυσμούς των νηματωδών.

Εκτός όμως από τα χαρακτηριστικά του ιζήματος σημαντικό ρόλο στη σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών, όπως φάνηκε τόσο από την CCA όσο και από την τεχνική BIOENV, παίζει και η τροφή εκφρασμένη είτε ως οργανικός άνθρακας είτε ως ο λόγος της χλωροφύλλης *a*/ CPE. Ο οργανικός άνθρακας έχει χρησιμοποιηθεί σε πολλές μελέτες ως μία εκτίμηση της ποσότητας της τροφής που είναι διαθέσιμη στους βενθικούς οργανισμούς, παρουσιάζει όμως το πρόβλημα πως ένα μεγάλο ποσοστό του, συνήθως άγνωστο, είναι ανενεργό. Αποτελείται δηλαδή από συστατικά μη διαθέσιμα (**refractory**) στους βενθικούς οργανισμούς, για αυτό και σε πολλές μελέτες έχει βρεθεί πως δεν συσχετίζεται με τις διάφορες μεταβλητές της πανίδας (βιομάζα, αφθονία, ποικιλότητα κτλ.). Οι Grant & Hargrave (1987) εκτιμούν για παράδειγμα, ότι ο μη διαθέσιμος οργανικός άνθρακας μπορεί να φτάσει ακόμα και το 51%. Η ιδιαιτερότητα αυτή του οργανικού άνθρακα αντανακλάται στη μελέτη αυτή, με το γεγονός πως, ενώ βρέθηκε να συσχετίζεται με αρκετές από τις πανιδικές μεταβλητές μόνο η CCA τον ανέδειξε ως σημαντικό παράγοντα για τον καθορισμό της σύνθεσης της βιοκοινωνίας των νηματωδών, κάτι που δεν έγινε με την τεχνική BIOENV. Αντίθετα, η χλωροφύλλη ή το Ισοδύναμο των Χλωροπλαστικών Χρωστικών (CPE) θεωρείται πως αποτελεί μια καλύτερη εκτίμηση της ποσότητας της τροφής (Barnes & Hughes 1982). Στη μελέτη αυτή έντονη συσχέτιση με τις διάφορες πανιδικές μεταβλητές παρουσίασε ο λόγος της χλωροφύλλης *a*/ CPE, ο οποίος αποτελεί μια ένδειξη της κατάστασης της φυτικής βιομάζας. Το γεγονός πως όλα τα άφθονα είδη του σταθμού 2, τα οποία ανήκουν στην ομάδα των **epistrate feeders**, συσχετίζονταν

θετικά με το λόγο της χλωροφύλλης a/CPE , μας δείχνει πως η βασική τους τροφή αποτελείται μάλλον από διάφορους μικροοργανισμούς (βακτήρια, μικροβιακές αποικίες) που αναπτύσσονται επάνω στα φυτικά κύτταρα παρά από διάτομα. Όπως είναι γνωστό τα διάτομα περιέχουν κυρίως άλλους χλωροπλάστες, όπως είναι για παράδειγμα η φυκοξανθίνη και η χλωροφύλλη c (van den Hoek et al. 1995). Τίθεται όμως το ερώτημα γιατί υπάρχει συσχέτιση με το λόγο της χλωροφύλλης a/CPE και όχι απευθείας με τη χλωροφύλλη a ; Όπως είδαμε, από όλα τα άφθονα είδη μόνο το είδος *Richtersia coomansi* παρουσίασε θετική συσχέτιση με τη χλωροφύλλη a . Η απάντηση πιθανόν να βρίσκεται στην ταχύτητα με την οποία αποικοδομούνται τα μόρια της χλωροφύλλης προς φαιοχρωστικές. Έτσι, όταν ο λόγος παίρνει μικρές τιμές, σημαίνει πως το μεγαλύτερο μέρος της χλωροφύλλης a έχει ήδη καταναλωθεί ή διασπαστεί προς φαιοχρωστικές, με αποτέλεσμα και η πανίδα που φέρει να είναι πιο φτωχή. Κάτι τέτοιο συμβαίνει πιο έντονα στους σταθμούς που έχουν μεγαλύτερο βάθος, μια και εκεί η χλωροφύλλη καλείται να διανύσει μεγαλύτερη απόσταση μέχρι να καταλήξει στο βυθό (Barnes & Hughes 1982). Δυστυχώς οι γνώσεις μας σχετικά με τις διατροφικές συνήθειες των νηματωδών είναι ακόμα ελάχιστες μια και πολύ λίγες μελέτες έχουν γίνει προς αυτή την κατεύθυνση (Jensen 1982, 1987a, Romeyn & Bouwman 1983, Nehring 1992, Moens & Vincx 1997). Σχεδόν κανένα από τα άφθονα είδη ή ακόμα και γένη της παρούσας εργασίας δεν συγκαταλέγονται, εκτός ελαχίστων εξαιρέσεων (*Leptolaimus*, *Microlaimus*), ανάμεσα στα είδη ή γένη που έχουν μελετηθεί από άλλους ερευνητές ως προς τη διατροφική τους συμπεριφορά. Εξάλλου, όπως έχουν δείξει οι Pinckney & Sandulli (1990), η απευθείας συσχέτιση των οργανισμών με την οποιαδήποτε πηγή τροφής σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή, δεν είναι η καλύτερη μέθοδος για την εύρεση των σχέσεων που μπορεί να υπάρχουν σε ένα δυναμικό περιβάλλον το οποίο χαρακτηρίζεται από έντονη μωσαϊκότητα. Η άποψη τους αυτή στηρίχτηκε πάνω στη βασική θεωρία που είναι γνωστή για τις σχέσεις θηρευτή-θηράματος (εννοώντας ως θήραμα οποιαδήποτε μορφή τροφής) και η οποία, σε γενικές γραμμές, υποστηρίζει πως σε ένα δυναμικό και μη σταθερό σύστημα, ο λόγος των θηρευτών προς τα θηράματά τους μπορεί να πάρει οποιαδήποτε τιμή εξαρτώμενη άμεσα από την υστέρηση που μπορεί να υπάρξει στην επίτευξη των μέγιστων συγκεντρώσεων στους πληθυσμούς, τόσο των θηρευτών όσο και των θηραμάτων. Οι ίδιοι προτείνουν αντίθετα, τη μέθοδο της χωρικής αυτοσυσχέτισης (spatial autocorrelation) σε πολύ μικρή κλίμακα, ως την κατάλληλη μέθοδο για τέτοιου είδους μελέτες, βασική ιδέα της οποίας είναι η τρισδιάστατη

απεικόνιση στο χώρο και στο χρόνο της ακριβούς κατανομής, τόσο των υπό μελέτη οργανισμών όσο και της τροφής τους. Με την άποψη πως τέτοιου είδους μελέτες είναι καλύτερα να γίνονται σε πολύ μικρή κλίμακα, συμφωνούν και οι [Moens & Vincx \(1997\)](#) καθώς τα διάφορα μωσαϊκά σε ένα ετερογενές περιβάλλον μπορούν να εκτείνονται σε μέγεθος από όσο περίπου είναι ένας κόκκος της άμμου καλυμμένος με μια αποικία βακτηρίων ([Gray 1966a,b](#), [Gray & Johnson 1970](#)), έως πολλά τετραγωνικά μέτρα, καλυμμένα με αποθέσεις φυτικών υπολειμμάτων. Ένας μέσος νηματώδης μπορεί να χρειαστεί από μερικά δευτερόλεπτα έως μερικά λεπτά για να μετακινηθεί μεταξύ δύο σημείων με πλούσια τροφή, τα οποία απέχουν μεταξύ τους 1 cm, προκαλώντας έτσι μια ελάχιστη υστέρηση από τη δημιουργία ενός τροφικού σημείου και την αποίκιση του από τους καταναλωτές. Αντίθετα, μια μεγαλύτερη απόσταση μεταξύ δύο τροφικών σημείων μπορεί να είναι αδύνατον να καλυφθεί για ώρες. Η μελέτη αυτή όπως σχεδιάστηκε (χρησιμοποιώντας προφανώς τη μεγάλη κλίμακα), σίγουρα δεν είναι η καταλληλότερη για την εύρεση σχέσεων μεταξύ συγκεκριμένων ειδών ή γενών και των πιθανών τροφικών πηγών τους, για αυτό και εγείρεται η ανάγκη για προσεχτικά σχεδιασμένες μελέτες προς αυτή την κατεύθυνση στο μέλλον.

Όσον αφορά τους σταθμούς της βαθιάς θάλασσας, από ότι φάνηκε από όλες τις πολυμεταβλητές αναλύσεις που χρησιμοποιήθηκαν, συμπεριλαμβανομένης και της CCA η οποία δεν παρουσιάζεται εδώ, υπάρχει ένας σαφής διαχωρισμός μεταξύ Βορείου και Νοτίου Αιγαίου σε όλα τα επίπεδα. Τίθεται όμως το ερώτημα τι προκαλεί αυτόν το διαχωρισμό; Από όλους τους παράγοντες που μετρήθηκαν στη μελέτη αυτή, τις πιο μεγάλες διαφορές μεταξύ των δύο περιοχών παρουσιάζουν, αφενός οι μεγάλες διαφορές στις αφθονίες της πανίδας και αφετέρου το βάθος, καθώς οι σταθμοί του Νοτίου Αιγαίου είχαν πολύ μεγαλύτερο βάθος από τους αντίστοιχους του Βορείου. Οι διαφορές στις αφθονίες ωστόσο, δεν είναι πιθανόν να ευθύνονται για τα παρατηρούμενα πρότυπα, μια και στις περισσότερες τεχνικές χρησιμοποιήθηκε η διπλή τετραγωνική ρίζα ($\sqrt{\sqrt{\quad}}$) για το μετασχηματισμό των δεδομένων, μετασχηματισμός ο οποίος είναι αρκετά «βαρύς» με αποτέλεσμα να εξομαλύνει σε μεγάλο βαθμό τις μεγάλες ανισότητες μεταξύ των άφθονων και των σπάνιων ειδών. Το βάθος από την άλλη, βρέθηκε να είναι ανάμεσα στους σημαντικούς παράγοντες όπως φάνηκε από την τεχνική BIOENV. Μια διερεύνηση όμως με την CCA έδειξε πως η συσχέτιση του βάθους, αλλά και των υπολοίπων περιβαλλοντικών μεταβλητών

που χρησιμοποιήθηκαν, με τους δύο πρώτους άξονες εξηγούν πολύ μικρό ποσοστό της μεταβλητότητας των δεδομένων, αφού οι ιδιοτιμές των δύο πρώτων αξόνων ήταν 0.16 και 0.14 αντίστοιχα. Οι αντίστοιχες τιμές για παράδειγμα στην υφαλοκρηπίδα της Κρήτης ήταν 0.79 και 0.42. Μια επιπλέον παράμετρος που δείχνει τη δυσκολία που υπάρχει για την εξήγηση των παρατηρούμενων προτύπων, είναι και η ομοιότητα που υπάρχει ανάμεσα στις πανίδες των δύο περιοχών. Είδαμε για παράδειγμα πως οι πανίδες των δύο περιοχών εμφανίζουν αρκετές ομοιότητες, έχοντας ουσιαστικά τα ίδια άφθονα γένη (*Halalaimus*, *Molgolaimus*, *Acantholaimus*, *Monhystera*). Εκτός όμως από την ομοιότητα στη σύνθεση της πανίδας, ομοιότητες βρέθηκαν και στους τροφικούς τύπους των δύο περιοχών με τη μοναδική εξαίρεση την περίοδο της άνοιξης. Η εξαίρεση όμως αυτή ήταν αναμενόμενη, μια και όπως είδαμε στο Βόρειο Αιγαίο η εισροή οργανικού άνθρακα στο σύστημα την περίοδο αυτή είναι πολύ μεγαλύτερη. Για άλλη μια φορά, η χρήση πολυμεταβλητής ανάλυσης απεδείχθη πολύ πιο ισχυρή από ότι οι μονομεταβλητές αναλύσεις παρά την ανικανότητα της να εξηγήσει πλήρως τα δεδομένα. Ίσως αυτό να οφείλεται στο γεγονός πως, εκτός από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες που ελήφθησαν υπόψη, να υπάρχουν και άλλοι πολύ πιο σημαντικοί οι οποίοι να καθορίζουν τα παρατηρούμενα πρότυπα. Ένας τέτοιος παράγοντας θα μπορούσε για παράδειγμα να είναι η ταχύτητα των θαλάσσιων ρευμάτων που κινούνται κοντά στο βυθό. Τέλος, ο προσδιορισμός των νηματωδών στο επίπεδο του είδους ίσως μας έδινε μια πιο λεπτομερή και πλήρη εικόνα, λαμβάνοντας υπόψη και το ότι τα περισσότερα γένη έχουν στην ουσία κοσμοπολίτικη κατανομή.

5.10. Ο πιθανός ρόλος των νηματωδών στο βενθικό οικοσύστημα.

Η άποψη πως οι νηματώδεις πρέπει να παίζουν σημαντικό ρόλο στο θαλάσσιο οικοσύστημα, έχει διατυπωθεί πολλές φορές από διάφορους ερευνητές που έχουν ασχοληθεί κατά καιρούς μαζί τους. Άποψη η οποία προέρχεται κυρίως από την πραγματικά τεράστια αφθονία τους, η οποία αγγίζει τα επίπεδα των δεκάδων εκατομμυρίων ανά τετραγωνικό μέτρο στις εκβολές και στη μεσοπαλιρροϊκή ζώνη, τα μερικά εκατομμύρια ανά τετραγωνικό μέτρο στις ρηχές υποπαλιρροϊκές περιοχές, και τέλος, τις μερικές εκατοντάδες χιλιάδες ανά τετραγωνικό μέτρο στη βαθιά θάλασσα. Το ότι οι νηματώδεις είναι ευρέως διαδεδομένοι οργανισμοί είχε διαπιστωθεί από πολύ παλιά, σχεδόν από τις αρχές του εικοστού αιώνα όπως φαίνεται από το παρακάτω πολύ γνωστό απόφθεγμα του N.A. Cobb, ενός από τους πρώτους και πιο σημαντικούς ερευνητές που δούλεψαν με αυτούς τους οργανισμούς: “If all the matter

in the universe except the nematodes were swept away, our world would still be dimly recognizable, and if, as disembodied spirits, we could investigate it, we should find its mountains, hills, vales, rivers, lakes and oceans represented by a thin film of nematodes...” Είναι προφανές λοιπόν πως η τεράστια εξάπλωση των νηματώδων στο βενθικό οικοσύστημα, τους καθιστά έναν από τους σημαντικότερους παράγοντες του συστήματος αυτού. Ποιος είναι όμως ο ακριβής ρόλος τους και πως τον επιτυγχάνουν; Θα πρέπει καταρχάς να βρίσκονται σε άμεση σύνδεση με την κοντινή τους μακροπανίδα, με την οποία μοιράζονται ουσιαστικά το ίδιο περιβάλλον. Οι διάφορες όμως αλληλεπιδράσεις που μπορεί να υπάρχουν μεταξύ μακροπανίδας και μειοπανίδας δεν έχουν ακόμα τεκμηριωθεί πλήρως. Για παράδειγμα, στο στομαχικό περιεχόμενο διαφόρων θηρευτών (Mare 1942, McIntyre & Murison 1973), έχουν βρεθεί πολλές φορές ομάδες μειοβενθικών οργανισμών χωρίς όμως να έχει τεκμηριωθεί η διατροφική τους αξία. Οι Gerlach & Schrage (1969), έδειξαν πως η γαρίδα *Crangon crangon*, μπορεί να επιβιώσει για μεγάλα διαστήματα σε ενυδρεία, έχοντας ως αποκλειστική τροφή νηματώδεις, δεν κατάφεραν όμως να παρατηρήσουν κάποια σημαντική αύξηση στο μέγεθός της. Το γεγονός αυτό, είχε σαν αποτέλεσμα να συμπεράνουν πως οι νηματώδεις αποτελούν απλά και μόνο συμπληρωματική τροφή ή χρησιμοποιούνται ως κύρια τροφή, μόνο όταν υπάρχει έλλειψη της συνηθισμένης τροφής. Εκτός όμως από τη μακροπανίδα, οι νηματώδεις έχει παρατηρηθεί πως αποτελούν τροφή και για άλλες ομάδες οργανισμών όπως είναι για παράδειγμα τα ψάρια (McIntyre 1969) ή τα παραθαλάσσια πουλιά (Platt & Warwick 1980). Σε καμία όμως περίπτωση δεν έχει αναγνωριστεί πλήρως η σημασία τους στη δίαιτα των οργανισμών αυτών. Από την άλλη όμως, θα ήταν εύλογο να αναρωτηθούμε πώς η διαδικασία της εξέλιξης δεν έχει δημιουργήσει κάποιον οργανισμό ο οποίος να είναι σε θέση να εκμεταλλευτεί πλήρως αυτή την πλούσια πηγή τροφής. Επομένως, το πιο πιθανό είναι πως κάποιος τέτοιος ρόλος σίγουρα υπάρχει και πως οι νηματώδεις αποτελούν σημαντική πηγή τροφής για πολλούς οργανισμούς που ανήκουν σε ανώτερα τροφικά επίπεδα, κάτι το οποίο θα φανεί με την περαιτέρω έρευνα στο πεδίο αυτό.

Εκτός όμως από τον καθαρά ενεργειακό ρόλο που μπορεί να παίζουν στη βενθική τροφική αλυσίδα, οι νηματώδεις συμμετέχουν έμμεσα και στην αποικοδόμηση των διαφόρων οργανικών συστατικών που καταλήγουν στο βυθό των ωκεανών. Ως γνωστόν, η αποικοδόμηση των συστατικών αυτών διενεργείται από τη βακτηριακή χλωρίδα του ιζήματος. Ο Gerlach (1978), καθώς και οι Tenore et al.

(1977), έδειξαν πως η δραστηριότητα αυτή των βακτηρίων ενισχύεται με δύο τρόπους από τους νηματώδεις. Πρώτον, με την κινητική τους δραστηριότητα και την αναμόχλευση του ιζήματος, συντελούν στην καλύτερη ανταλλαγή των διαφόρων μεταβολιτών καθώς και στην τροφοδοσία των βακτηρίων με τα απαραίτητα θρεπτικά. Δεύτερον, με το να τρέφονται οι ίδιοι με τα βακτήρια αυτά διατηρούνε τους πληθυσμούς τους συνεχώς στην εκθετική φάση της αύξησής τους, συμβάλλοντας έτσι στη μέγιστη απόδοση των βακτηρίων. Κατά συνέπεια, έστω και έμμεσα, οι νηματώδεις πρέπει να παίζουν σημαντικό ρόλο στην ανακύκλωση των θρεπτικών στα ρηχά οικοσυστήματα αυξάνοντας έτσι την παραγωγικότητα των συστημάτων αυτών. Η σημασία τους για τη δομή του ιζήματος έχει επίσης προταθεί (Cullen 1973), καθώς οι τεράστιες ποσότητες βλέννας που εκκρίνουν είναι φυσικό να αλλοιώνουν τα χαρακτηριστικά του υποστρώματος μέσα στο οποίο κινούνται, προσδίδοντάς του πιθανότατα μεγαλύτερη σταθερότητα.

Συμπερασματικά θα μπορούσαμε να πούμε πως αν και οι νηματώδεις έχουν αναγνωριστεί στις δύο τελευταίες δεκαετίες πως αποτελούν ίσως τη σημαντικότερη, από οικολογική τουλάχιστον άποψη, ομάδα όλων των θαλάσσιων ιζημάτων, δεν είμαστε ακόμα σε θέση να εκτιμήσουμε τον πραγματικό τους ρόλο στο οικοσύστημα. Έτσι, θα πρέπει να γίνει ακόμα αρκετή δουλειά στο μέλλον, τόσο επάνω στην οικολογία τους όσο και επάνω στη συστηματική τους, ώστε να αναγνωριστεί η σπουδαιότητα τους, όπως για παράδειγμα συμβαίνει σήμερα με πολλές άλλες πλαγκτονικές ομάδες.

Συμπεράσματα

1. Επιβεβαιώθηκε ότι το ίζημα στην πλειονότητα των σταθμών χαρακτηρίζεται ως ιλυοαργιλώδες με εξαίρεση το σταθμό των 20 μέτρων όπου εκτός της ιλύος παρατηρήθηκαν σημαντικά ποσοστά άμμου. Στο σταθμό των 70 μέτρων οι αρνητικές τιμές του συντελεστή λοξότητας δείχνουν συγκριτικά πως στο σημείο αυτό υπάρχει μεγαλύτερη φυσική διατάραξη. Ο έντονος υδροδυναμισμός που λαμβάνει χώρα ρηχότερα τείνει να απομακρύνει οργανικά μερίδια και λεπτότερα συστατικά του ιζήματος τα οποία φαίνεται πως συσσωρεύονται στη ζώνη των 70 μέτρων όπου όμως επανα-αιωρούνται συχνά.

2. Αρκετές από τις βιοτικές και αβιοτικές παραμέτρους αλληλοσυσχετίζονται ισχυρά με αποτέλεσμα τη δημιουργία μιας έντονης διαβάθμισης από τους ρηχότερους προς τους βαθύτερους σταθμούς. Η διαβάθμιση αυτή εκφράζεται από την προοδευτική μείωση των συγκεντρώσεων στο ίζημα των χλωροφυλλούχων χρωστικών της μειοβενθικής βιομάζας και της πυκνότητας των ατόμων.

3. Η παρούσα μελέτη επιβεβαιώνει την άποψη ότι, το Νότιο Αιγαίο αποτελεί μια από τις πιο oligοτροφικές περιοχές της Μεσογείου ενώ η παραγωγικότητα του Βορείου Αιγαίου είναι σαφώς μεγαλύτερη επηρεαζόμενη από τις εκροές των ποταμών της Μακεδονίας καθώς και από την επίδραση της Μαύρης Θάλασσας.

4. Οι νηματώδεις αποτελούν την πιο άφθονη μειοβενθική ομάδα και στο Αιγαίο Πέλαγος από το ανώτερο όριο της ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα μέχρι και τα βαθύτερα σημεία των βαθιών υποθαλάσσιων λεκανών. Δεύτερη πιο άφθονη ομάδα είναι τα αρπακτικοειδή κωπήποδα, ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις σημαντική συμμετοχή στις μειοβενθικές αφθονίες έχει και η τρίτη πιο άφθονη ομάδα που είναι οι στροβιλιστικοί πλατυέλμινθες.

5. Η αφθονία των περισσότερων μειοβενθικών ομάδων συμπεριλαμβανομένης της αφθονίας αλλά και της βιομάζας των νηματωδών, αυξάνεται κατά τις περιόδους της άνοιξης και του φθινοπώρου όπου παρατηρείται μια σημαντική αύξηση της διαθέσιμης τροφής στο οικοσύστημα. Η αύξηση αυτή παρατηρείται μέχρι το βάθος των 130 μέτρων περίπου, ενώ από κει και κάτω τόσο οι αφθονίες όσο και οι βιομάζες του μειοβένθους παραμένουν ουσιαστικά σταθερές καθ' όλη τη διάρκεια του έτους.

6. Επιβεβαιώνεται πως και στο Νότιο Αιγαίο, η πυκνότητα του μειοβένθους μειώνεται γραμμικά με το βάθος δείχνοντας ισχυρή εξάρτηση από την ποσότητα της τροφής που φθάνει στον πυθμένα. Αντίθετα, στο Βόρειο Αιγαίο, όπου δεν παρατηρήθηκε κάποια σημαντική μεταβολή στην ποσότητα της τροφής από την υφαλοκρηπίδα μέχρι και το βαθύτερο σημείο της λεκάνης που μελετήθηκε, η πυκνότητα του μειοβένθους παραμένει αμετάβλητη.

7. Η πλειονότητα των μειοβενθικών οργανισμών βρέθηκε να είναι συγκεντρωμένη στα πρώτα εκατοστά του ιζήματος όπου η συγκέντρωση του οξυγόνου καθώς και η ποσότητα των διαφόρων σωματιδίων τροφής ήταν αυξημένες.

Στις περιπτώσεις όμως εκείνες, όπου η σύσταση του ιζήματος επέτρεπε τη βαθύτερη διάχυση του οξυγόνου μέσα στο ίζημα, βρέθηκε πως και η κατανομή των οργανισμών επεκτείνονταν αρκετά βαθύτερα μέσα στο ίζημα.

8. Επιβεβαιώνεται πως η σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών, επηρεάζεται έντονα από τα ιδιαίτερα ιζηματολογικά χαρακτηριστικά των διαφόρων σταθμών. Έτσι βρέθηκε πως σε σταθμούς με διαφορετικά χαρακτηριστικά κυριαρχούνε και διαφορετικά είδη.

9. Τα περισσότερα άφθονα είδη παρουσίασαν διαφορετικά εποχικά πρότυπα κατανομής με ένα, δύο ή και περισσότερα πληθυσμιακά μέγιστα κατά τη διάρκεια του χρόνου.

10. Τα περισσότερα είδη ήταν επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι οργανισμοί ενώ αντίθετα τα περισσότερα άτομα ήταν **epistrate feeders**.

11. Η ποικιλότητα των νηματωδών σε τοπική κλίμακα, βρέθηκε να είναι μικρότερη σε σημεία όπου η φυσική διατάραξη (κυματισμός, θήρευση κτλ) του οικοσυστήματος ήταν μεγαλύτερη. Η ποικιλότητα των νηματωδών στους διάφορους βιότοπους του Αιγαίου, βρέθηκε να αυξάνεται με την αύξηση του βάθους και να παίρνει τη μέγιστη τιμή στα βαθύτερα σημεία του Αιγαίου Πελάγους.

12. Από την ανάλυση των δειγμάτων πανίδας προέκυψαν συνολικά 278 είδη νηματωδών αριθμός ιδιαίτερα μεγάλος συγκρινόμενος με αυτόν άλλων ομάδων. Από αυτά, τα είδη *Richtersia n. sp.6* και *Cyartonema n. sp.1*, ήταν ανάμεσα στα πέντε πιο άφθονα είδη της ηπειρωτικής υφαλοκρηπίδας του Κρητικού Πελάγους και αποτελούν νέα είδη για την επιστήμη.

13. Η εργασία αυτή έθεσε τις βάσεις για τη μελέτη των μειοβενθικών βιοκοινωνιών στην Ανατολική Μεσόγειο από την άποψη της συστηματικής και της γενικής οικολογίας. Είναι σημαντική ωστόσο για το μέλλον, τόσο από θεωρητική όσο και από πρακτική άποψη, η προσέγγιση των οργανισμών αυτών και από διαφορετικές σκοπιές και ιδιαίτερα από την πλευρά της μοριακής βιολογίας με σκοπό την κατανόηση των σχέσεων που υπάρχουν ανάμεσα στα είδη.

Περίληψη

Για την περιγραφή του μειοβενθικού οικοσυστήματος του Αιγαίου ελήφθησαν μηνιαία δείγματα πανίδας από μια διατομή της ηπειρωτικής υφαλοκρηπίδας του Κρητικού Πελάγους και από δύο διαφορετικές εποχές (άνοιξη – φθινόπωρο) από επιλεγμένους σταθμούς του βαθύαλου οικοσυστήματος του Βορείου και Νοτίου Αιγαίου. Για τη συλλογή των δειγμάτων χρησιμοποιήθηκε ανάλογα με την περίπτωση ο πυρηνοδειγματολήπτης Craib-corer, ο πολυπυρηνοδειγματολήπτης Multi-corer ή ο Box-corer. Τα βάθη των σταθμών κυμαίνονταν από 20 μέχρι 1772 μέτρα και μετρήθηκε επίσης και το οξειδοαναγωγικό δυναμικό, η θερμοκρασία του ιζήματος ενώ στο εργαστήριο έγιναν αναλύσεις χλωροφυλλούχων χρωστικών, οργανικού άνθρακα και κοκκομετρικής σύστασης του ιζήματος.

Για την ανάλυση των πανιδικών δεδομένων χρησιμοποιήθηκαν μια σειρά από τεχνικές μαθηματικής επεξεργασίας: κατάταξη (με το δείκτη ομοιότητας Bray-Curtis), διευθέτηση (MDS), Ανάλυση Κύριων Συνιστωσών (PCA) και Κανονική Ανάλυση Αντιστοιχιών (CCA) ενώ για τον προσδιορισμό των χαρακτηριστικών ειδών χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό SIMPER. Η εκτίμηση της ποικιλότητας βασίστηκε σε μια σειρά δεικτών ποικιλότητας σταθμισμένων τόσο για τον αριθμό των ειδών όσο και για το βαθμό της ισομερούς κατανομής.

Το σύνολο σχεδόν των σταθμών δειγματοληψίας περιελάμβανε κυρίως ιλυώδεις υπόστρωμα ενώ μόνο στους πολύ ρηχούς σταθμούς παρατηρήθηκαν σημαντικά ποσοστά άμμου. Οι νηματώδεις αποτέλεσαν την πιο άφθονη ομάδα, με αφθονίες οι οποίες κυμάνθηκαν από 78% της συνολικής μειοβενθικής αφθονίας κατά το μήνα Μάρτιο έως 95% το μήνα Αύγουστο. Τα αρπακτικοειδή κωπήποδα αποτέλεσαν τη δεύτερη πιο σημαντική ομάδα με αφθονίες οι οποίες κυμάνθηκαν από 2% το μήνα Αύγουστο έως 18% το μήνα Απρίλιο.

Στο Αιγαίο Πέλαγος η πρωτογενής παραγωγικότητα βρέθηκε να είναι πολύ μικρή, ενώ πιο συγκεκριμένα το Νότιο Αιγαίο έδειξε πως αποτελεί μια από τις πιο ολιγοτροφικές περιοχές του κόσμου. Μετά την έναρξη της ανοιξιάτικης «άνθησης» του φυτοπλαγκτού, παρατηρήθηκε μια σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης *a* στο ιζήμα (μέση τιμή 1.6 $\mu\text{g/g}$). Η τιμή αυτή παρέμεινε σταθερή για ολόκληρη την περίοδο της άνοιξης και του καλοκαιριού ενώ αργότερα κατά την περίοδο του φθινοπώρου και του χειμώνα μειώθηκε πάλι σημαντικά (0.2 $\mu\text{g/g}$).

Οι περισσότερες μειοβενθικές ομάδες, συμπεριλαμβανομένων και των νηματωδών, εμφάνισαν σημαντικές εποχικές μεταβολές στην εύφωτη ζώνη,

αυξάνοντας τους πληθυσμούς τους κατά τις περιόδους της άνοιξης και του φθινοπώρου ενώ στους βαθύτερους σταθμούς καμία ομάδα δεν παρουσίασε εποχικές μεταβολές. Έτσι οι νηματώδεις παρουσίασαν δύο μέγιστα στην πυκνότητά τους, ένα την άνοιξη και ένα δεύτερο το φθινόπωρο (Απρίλιος – Μάιος και Σεπτέμβριος – Οκτώβρης αντίστοιχα). Στους ρηχότερους σταθμούς της ηπειρωτικής υφαλοκρηπίδας, οι **epistrate feeders** και οι επιλεκτικοί ιζηματοφάγοι ήταν οι πιο άφθονοι τροφικοί τύποι, αυξομειώνοντας την πυκνότητά τους επίσης σύμφωνα με το παραπάνω πρότυπο. Αντίθετα, στους βαθύτερους σταθμούς δεν παρατηρήθηκαν εποχικές μεταβολές στους διάφορους τροφικούς τύπους. Ορισμένα είδη νηματωδών παρουσίασαν ισχυρή κυριαρχία αντιπροσωπεύοντας ως και το 18 % του πληθυσμού. Τα περισσότερα είδη νηματωδών παρουσίασαν διαφορετικά εποχικά πρότυπα κατανομής με ένα, δύο ή και περισσότερα πληθυσμιακά μέγιστα κατά τη διάρκεια του χρόνου. Η σύνθεση της βιοκοινωνίας των νηματωδών εμφάνισε ένα σταδιακά μεταβαλλόμενο πρότυπο κατανομής το οποίο ήταν στενά συνδεδεμένο με τη μεταβολή του βάθους επηρεαζόμενο κυρίως από τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του ιζήματος και τη συνολική παραγωγικότητα του συστήματος.

Από την ανάλυση ποικιλότητας των νηματωδών βρέθηκε πως σε τοπική κλίμακα η ποικιλότητα είναι μικρότερη στο σταθμό των 70 μέτρων όπου η φυσική διατάραξη (κυματισμός, θήρευση κτλ) του οικοσυστήματος είναι μεγαλύτερη. Παρόμοια, η ποικιλότητα των νηματωδών στους διάφορους βιότοπους του Αιγαίου, βρέθηκε να αυξάνεται με την αύξηση του βάθους και να παίρνει τη μέγιστη τιμή στα βαθύτερα σημεία του Αιγαίου Πελάγους.

Abstract

In order to describe the meiobenthic ecosystem of the Aegean, samples were taken monthly along a continental shelf transect and during two different seasons (Spring-Autumn) at selected deep-sea stations from the North and South Aegean Sea. Samples were taken by means of a Craib-corer, a Multicorer or a Box-corer, depending on the circumstances. Stations varied in depth from 20 to 1772 m. Additional sediment samples were taken for chloroplastic pigments, particulate organic carbon determination, redox potential, temperature measurements and sediment grain size analysis.

For the faunal data analysis several numerical techniques were employed namely: classification (using Bray-Curtis similarity index), MDS ordination, Principal Component Analysis (PCA) and Canonical Correspondence Analysis (CCA) while the characteristic species were detected using the program SIMPER. The diversity estimations were based on various diversity indices which were weighted either for the number of species or for equitability.

Almost all the sampling stations were characterized by silty substrate, whereas only at the very shallow stations significant proportions of sand were detected. Nematodes were the most dominant group, ranging from 78% of total meiofaunal abundance in March to 95% in August. Harpacticoid copepods were the second most abundant group ranging from 2% in August to 18% in April.

In the Aegean Sea the average productivity of the system was considered to be very low whereas the south Aegean appeared to be one of the most oligotrophic areas in the world. After the onset of the spring bloom a marked increase in sedimentary chlorophyll *a* values (on average 1.6 $\mu\text{g/g}$) was observed. These values remained stable throughout the spring and summer period while during autumn and winter they dropped again to levels of 0.2 $\mu\text{g/g}$.

Most meiobenthic taxa displayed significant seasonal changes within the euphotic zone with abundances rising during spring and autumn, while in deeper stations no seasonal variability was evident in terms of abundance. Total nematode abundance was significantly different between sampling periods, with highest numbers occurring in late spring and autumn (April-May and September-October), following the spring and autumn phytoplankton blooms. Along the continental shelf transect, epistrate feeders and selective deposit feeders were more abundant at the two shallower stations, displaying significantly higher abundances during late spring and

autumn after the phytoplankton blooms. On the contrary, at the deeper stations no significant differences were displayed between feeding modes and sampling periods. Individual nematode species displayed various distributional patterns with peak abundances occurring once or several times during the year. Among the most dominant species, some represented as much as 18% of the total nematode abundance. The nematode community structure displayed a gradual transition with increasing depth being mostly influenced by the sedimentary characteristics of the environment as well as the overall productivity of the system.

Diversity analyses on a local scale indicated that species diversity and equitability are lowest at the intermediate station (70 m) where physical disturbance was highest. Likewise, diversity analyses on a wider regional scale revealed that diversity is higher at sites of higher productivity and that nematode diversity in the Eastern Mediterranean is positively correlated to increasing water depth.

Βιβλιογραφία

- Adams PJM, Tyler S (1980) Hopping locomotion in a nematode: functional anatomy of the caudal gland apparatus of *Theristus caudasaliens* sp. n. *Journal of Morphology* 164:265-285
- Albertelli G, Covazzi Harrigue A, Danovaro R, Fabiano M, Frascchetti S, Pusceddu A (1998) Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurian Sea, NW Mediterranean): role of food availability. *Journal of Sea Research* 42:11-26
- Aller JY, Aller RC (1986) Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic. *Deep-Sea Res* 33:755-790
- Alongi DM, Pichon M (1988) Bathyal meiobenthos of the western Coral sea: distribution and abundance in relation to microbial standing stocks and environmental factors. *Deep-Sea Res* 35:491-503
- Andrassy I (1956) Die Rauminhalts und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematodes). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 2:1-15
- Austen MC, Warwick RM (1989) Comparison of univariate and multivariate aspects of estuarine meiobenthic community structure. *Estuar Coast Shelf Sci* 29:23-42
- Azov Y (1991) Eastern Mediterranean - a marine desert? *Mar Poll Bull* 23:225-232
- Barnes RSK, Hughes RN (1982) An introduction to marine ecology. Blackwell Science Publications, Oxford
- Basford DJ, Eleftheriou A (1988) The benthic environment of the North Sea (56° to 61° N). *J Mar Biol Assoc UK* 68:125-141
- Becacos-Kontos T (1977) Primary production and environmental factors in an ologotrophic biome in the Aegean Sea. *Mar Biol* 42:93-98
- Bell SS (1979) Short- and long-term variation in a high marsh meiofauna community. *Estuar Coast Mar Sci* 9:331-350
- Bell SS, Coull BC (1980) Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna-meiofauna interactions. In: Tenore KR, Coull BC (eds) *Marine benthic dynamics*. University of South Carolina Press, Columbia SC, vol. 11, p 179-192
- Bett BJ, Vanreusel A, Vincx M, Soltwedel T, Pfannkuche O, Lamshead PJD, Gooday AJ, Ferrero T, Dinet A (1994) Sampler bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos. *Mar Ecol Prog Ser* 104:197-203
- Billett DSM, Lampitt RS, Rice AL, Mantoura RFC (1983) Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature* 302:520-522
- Blome D (1983) Nematode-ecology of a sandy beach on the North Sea island Sylt. *Mikrofauna des Meeresbodens* 88:517-590
- Bodiou JY, Chardy P (1973) Analyse en composantes principales du cycle annuel d'un peuplement de copepodes harpacticoides des sables infralittoraux de Banyuls-sur-Mer. *Mar Biol* 20:27-34
- Boetius A, Scheibe S, Tselepidis A, Thiel H (1996) Microbial biomass and activities in deep sea sediments of the Eastern Mediterranean: trenches are benthic hotspots. *Deep-Sea Res* 43:1439-1460

- Bongers T (1988) *De Nematoden Van Nederland Koninklijke Nederlandse. Natuurhistorische Vereniging, Utrecht*
- Boucher G (1972) Distribution quantitative et qualitative des nematodes d'une station de vase terrigene cotiere de Banyuls-Sur-Mer. *Cah Biol Mar* 13:457-474
- Boucher G (1972/73) Premieres donnees ecologiques sur les nematodes libres marins d'une station de vase cotiere de Banyuls. *Vie Milieu* 23:69-100
- Boucher G (1973) Nematodes libres marins des iles hautes de Polynesie. I. Comesomatidae et Axonolaimidae. *Cahiers du Pacifique* 17:205-231
- Boucher G (1980) Facteurs d'equilibre d'un peuplement de Nematodes des sables sublittoraux. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Serie A* 114:1-81
- Boucher G, Gourbault N (1990) Sublittoral meiofauna and diversity of nematode assemblages off Guadeloupe Islands (French West Indies). *Bull Mar Sci* 47:448-463
- Boucher G, Lamshead PJD (1995) Ecological biodiversity of marine nematodes in samples from temperate, tropical and deep sea regions. *Conserv Biol* 9:1594-1604
- Bougis P (1946) Analyse quantitative de la microflore d' une vase marine a Banyuls-sur-Mer. *C r hebdomadaire Seances Acad Sci Paris* 222:1122-1124
- Bougis P (1950) Methode pour l' etude quantitative de la microfaune des fonds marins (meiobenthos). *Vie Milieu* 1:23-38
- Bouwman LA, Romeyn K, Kremer DR, van Es FB (1984) Occurrence and feeding biology of some nematode species in estuarine communities. *Cah Biol Mar* 25:287-303
- Bray RJ, Curtis JT (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol Monogr* 27:325-349
- Buchanan JB (1984) Sediment analysis. In: Holme NA, McIntyre AD (eds) *Methods for the study of Marine Benthos*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 41-65
- Byers SC, Mills EL, Stewart PL (1978) A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia* 58:43-47
- Carr M (1989) Practical notes for using the computer programs for the training workshop on the statistical treatment and interpretation of marine community data. *FAO/UNEP/MED POL*, Athens
- Caswell H (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecol Monogr* 46:327-354
- Ceccherelli VU, Cevidalli F (1981) Preliminary observations on the meiobenthos of the "Sacca di Scarvadari" (Po Delta) with particular reference to Nematodes and Copepods. *Quaderni del Laboratorio de Tecnologia della Pesca* 3:265-285
- Chavez FP, Barber RT, Sanderson MP (1989) The potential primary production of the Peruvian upwelling ecosystem 1953-1984. In: Pauly D, Muck P, Mendo J, Tsukayama I (eds) *The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions*. Proceedings of the ICLARM Conference, p 50-63
- Chia FS, Warwick RM (1969) Assimilation of labelled glucose from seawater by marine nematodes. *Nature* 224:720-721
- Christensen JP, Goldsmith V, Walline P, Schneller A, El Sayed SZ (1988) Sedimentary nutrient regeneration on the oligotrophic Eastern Mediterranean continental shelf. In: Minas HJ, Nival P (eds) *Oceanographie pelagique mediterraneenne*. *Oceanologica Acta*, p 219-234

- Chronis G, Lykousis V, Anagnostou C, Karageorgis A, Stravarakakis S, Poulos S (2000) Sedimentological processes in the southern margin of the Cretan Sea (NE Mediterranean). *Prog Oceanog* 46:143-162
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18:117-143
- Clarke KR, Green RH (1988) Statistical design and analysis for a "biological effects" study. *Mar Ecol Prog Ser* 46:213-226
- Clarke KR, Warwick RM (1989) Report on the training workshop on the statistical treatment and interpretation of marine community data. Part II. FAO/UNEP/MED POL, Athens
- Clarke KR, Ainsworth M (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar Ecol Prog Ser* 92:205-219
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Mar Biol* 118:167-176
- Cobb NA (1914) North American free-living fresh-water nematodes (Contribution to a science on Nematology II). *Transactions of the American Microscopical Society* 33:35-99
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310
- Coull BC (1972) Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Mar Biol* 14:48-51
- Coull BC (1988) Ecology of the marine meiofauna. In: Higgins RP, Thiel H (eds) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, p 18-38
- Coull BC, Vernberg WB (1975) Reproductive periodicity of meiobenthic copepods: seasonal or continuous? *Mar Biol* 32:289-293
- Coull BC, Bell SS (1979) Perspectives of marine meiofaunal ecology. In: Livingston KJ (ed) *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems*. Plenum Press, New York, p 189-216
- Craib JS (1965) A sampler for taking short undisturbed marine cores. *J Conseil Perm Intern l'Explor Mer* 30:34-39
- Cullen DJ (1973) Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos. *Nature* 242:323-324
- Danovaro R (1996) Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Mar Biol* 127:1-13
- Danovaro R, Fabiano M (1995) Meiofaunal abundance and distribution in bathyal sediments of the Mediterranean Sea: An overview. *Biol Mar Medit* 2:217-225
- Danovaro R, Fabiano M, Della Croce N (1993) Labile organic matter and microbial biomasses in deep-sea sediments (Eastern Mediterranean Sea). *Deep-Sea Res* 40:953-965
- Danovaro R, Della Croce N, Eleftheriou A, Fabiano M, Papadopoulou N, Smith C, Tselepidis A (1995a) Meiofauna of the deep Eastern Mediterranean Sea: distribution and abundance in relation to bacterial biomass, organic matter composition and other environmental factors. *Prog Oceanog* 36:329-341
- Danovaro R, Fabiano M, Albertelli G, Della Croce N (1995b) Vertical distribution of meiobenthos in bathyal sediments of the eastern Mediterranean Sea: Relationship with labile organic matter and bacterial biomasses. *PSZN I: Mar Ecol* 16:103-116
- Danovaro R, Tselepidis A, Otegui A, Della Croce N (2000) Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan Sea (NE

- Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Prog Oceanog* 46:367-400
- Dayton PK, Hessler RR (1972) Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res* 19:199-208
- de Bovee F (1981) *Ecologie et dynamique des Nematodes d' une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer)*. These Doct Etat, Univ P et M Curie, Paris
- de Bovee F (1987) Dynamique des nematodes profonds. Structures quantitatives et dimensionnelles. In: CIESM, Coll Intern Oceanil. Perpignan, p 69
- de Bovee F (1988) Dynamique des peuplements meiobenthiques sublittoraux. II. Le peuplement des nematodes libres marins. *Vie Milieu* 38:115-122
- de Bovee F, Soyer J (1974) Cycle annuel quantitatif du meiobenthos des vases terrigenes cotieres. Distribution verticale. *Vie Milieu* 24:141-157
- de Bovee F, Guidi LD, Soyer J (1990) Quantitative distribution of deep-sea meiobenthos in the northwestern Mediterranean (Gulf of Lions). *Cont Shelf Res* 10:1123-1145
- de Jonge VN, Bouwman LA (1977) A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the Colloidal silica Ludox-TM. *Mar Biol* 42:143-148
- Decho AW (1986) Water-cover influence on diatom ingestion rates by meiobenthic copepods. *Mar Ecol Prog Ser* 33:139-146
- Delamare-Deboutteville C (1960) *Biologie des eaux souterraines littorales et continentales*. Herman, Paris
- Deuser WG, Ross EH, Anderson RF (1981) Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Res* 28:495-505
- Deuser WG, Muller Karger FE, Evans RH, Brown OB, Esaias WE, Feldman GC (1990) Surface-ocean colour and deep-ocean carbon flux: How close a connection? *Deep-Sea Res* 37:1331-1343
- Dinet A (1972) Etude ecologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de copepodes harpacticoides psammiques. *Tethys* 4:95-112
- Dinet A (1976) Etude quantitative du meiobenthos dans le secteur nord de la mer Egee. *Acta Adriatica* 18:83-88
- Dinet A, Vivier M (1979) Le meiobenthos abyssal du golfe de Gascogne. II. Les peuplements de nematodes et leur diversite specifique. *Cah Biol Mar* 20:109-123
- Dinet A, Khripounoff A (1980) Quantitative rates between meiobenthos and sedimentary organic matter in abyssal zones. In: Daumas R (ed) *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*. Marseille, Bouches du Rhone (France), 25 April, 1979 p 319-324
- Dinet A, Laubier L, Soyer J, Vitiello P (1973) Resultats biologiques de la campagne Polymede. II. Le meiobenthos abyssal. *Rapp Comm int Mer Medit* 21:701-704
- Dinet A, Nodot C, Vitiello P, Vivier MH (1982) Impact d'un effluent thermique sur une communaute de copepodes harpacticoides benthiques. *Tethys* 10:355-363
- Dujardin F (1845) *Histoire naturelle de Helminthes ou vers intestinaux*. Roret Ed, Paris
- Eckelbarger KL (1994) Diversity of metazoan ovaries and vitallogenic mechanisms: implications for life history theory. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107:193-218
- Eleftheriou A, Smith CJ (1993) Preliminary investigations of the benthic ecosystem from the Aegean shelf (Eastern mediterranean). In: Della Croce N (ed) *Symposium*

- Mediterranean Seas 2000. Istituto Scienze Ambientali Marine-Sant Margherita Ligure, p 105-117
- Escaravage V, Garcia ME, Castel J (1989) The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay France). In: Ros JD (ed) Topics in marine Biology. Scienta Marina, vol. 53, p 551-559
- Faubel A, Hartwig E, Thiel H (1983) On the ecology of the benthos of sublittoral sediments, Fladen Ground, North Sea. I. Meiofauna standing stock and estimation of production. Meteor Forschungs Ergebnisse 36:35-48
- Fava G, Volkmann B (1975) *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida) species from the lagoon of Venice. I. Seasonal fluctuations and ecology. Mar Biol 30:151-165
- Feller RJ (1980) Development of the sand-dwelling meiobenthic harpacticoid copepod *Huntemannia jadensis* Poppe in the laboratory. J Exp Mar Biol Ecol 46:1-15
- Feller RJ, Warwick RM (1988) Energetics. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, p 181-196
- Fenchel T (1969) The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. Ophelia 6:1-182
- Fenchel T, Riedl R (1970) The sulfide system: A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. Mar Biol 7:255-268
- Fenchel T, Jansson BO, von Thun W (1967) Vertical and horizontal distribution of the metazoan microfauna and of some physical factors in a sandy beach in the northern part of the Oresund. Ophelia 4:227-243
- Field JG, Clake KR, Warwick RM (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Mar Ecol Prog Ser 8:37-52
- Filipjev L (1918-1921) Free-living marine nematodes of the Sebastopol Area. Israel program for scientific translations, Jerusalem part 1 and part 2
- Findlay SEG (1981) Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud- and sandflat. Estuar Coast Shelf Sci 12:471-484
- Findlay SEG (1982) Influence of sampling scale on apparent distribution of meiofauna on sand flat. Estuaries 5:322-324
- Fleeger JW, Shirley TC (1990) Meiofaunal responses to sedimentation from an Alaskan spring bloom. II. Harpacticoid population dynamics. Mar Ecol Prog Ser 59:239-247
- Fleeger JW, Thistle D, Thiel H (1988) Sampling equipment. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, p 115-125
- Fleeger JW, Shirley TC, Ziemann DA (1989) Meiofaunal responses to sedimentation from an Alaskan spring bloom. I. Major taxa. Mar Ecol Prog Ser 51:131-145
- Folk RL (1966) A review of grain-size parameters. Sedimentology 6:73-93
- Gage JD, Tyler PA (1991) Deep sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press
- Georgopoulos D, Theoharis A, Zodiatis G (1989) Intermediate water formation in the Cretan Sea (S Aegean Sea). Oceanol Acta 12:353-359
- Georgopoulos D, Chronis G, Zervakis V, Lykousis V, Poulos S, Iona A (2000) Hydrology and circulation in the southern Cretan Sea during the CINCS experiment (May 1994-September 1995). Prog Oceanog 46:89-112
- Gerlach SA (1953) Die biozonotische Gliederung der Nematodenbesiedlung an den deutschen Küsten. Z Morph Okol Tiere 41:411-512

- Gerlach SA (1958) Die nematodenfauna der sublitoralen region in der Kieler Bucht. Kieler Meeresforschungen 14:64-90
- Gerlach SA (1978) Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* 33:55-69
- Gerlach SA (1980) Development of Marine Nematode Taxonomy up to 1979. *Veroff Inst Meeresforsch Bremerh* 18:249-255
- Gerlach SA, Schrage M (1969) Freilebende Nematoden als Nahrung der Sandgarnele *Crangon crangon*. *Oecologia* 2:362-375
- Gerlach SA, Riemann F (1973/74) Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida. *Veroeffentlichungen des Instituts fuer Meeresforschung in Bremerhaven, Suppl 4 Part 1 (1973) and Part 2 (1974)*
- Gerlach SA, Hahn AE, Schrage M (1985) Size spectra of benthic biomass and metabolism. *Mar Ecol Prog Ser* 26:161-173
- Giard A (1904) Sur une faunule caracteristique des sables a Diatomees d' Ambleteuse. *Compte Rendu des Seances de la Societe de Biologie Paris* 56:107-165
- Giere O (1993) Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin
- Giere O, Conway NM, Gastrock G, Schmidt C (1991) "Regulation" of gutless annelid ecology by endosymbiotic bacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 68:287-299
- Gooday AJ (1988) A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep-sea. *Nature* 332:70-73
- Gooday AJ, Lamshead PJD (1989) Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response. *Mar Ecol Prog Ser* 58:53-67
- Gooday AJ, Pfannkuche O, Lamshead PJD (1996) An apparent lack of response by metazoan meiofauna to phytodetritus deposition to the bathyal north-eastern Atlantic. *J Mar Biol Assoc UK* 76:297-310
- Gotsis-Skretas O (1990) Seasonal variability of phytoplankton and chlorophyll *a* in the Pagasitikos Gulf. In: Friligos N (ed) *Oceanographic study of Pagasitikos Gulf*. National Centre for Marine Research, Technical Report 1990, Athens, p 115-145
- Gotsis-Skretas O, Panayotidis P (1989) Study of the composition and abundance of phytoplankton and concentration of chlorophyll *a*. In: *Oceanographic study of the Amvrakikos Gulf Part 4 - Biological Oceanography*. National Centre for Marine Research, Technical Report 1989, Athens, p 2-21
- Gotsis-Skretas O, Friligos N (1990) Contribution to eutrophication and phytoplankton ecology in the Thermaikos Gulf. *Thalassographica* 13:1-2
- Govaere JC, van Damme D, Heip C, de Coninck LAP (1980) Benthic communities in the southern Bight of the North Sea and their use in ecological monitoring. *Helgolander Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen* 33:507-521
- Gowing MM, Hulings NC (1976) A spatial study of the meiofauna on a sewage-polluted lebanese sand beach. *Acta Adriatica* 18:341-363
- Graf G (1992) Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 30:149-190
- Graf G, Bengtson W, Diesner U, Schulz R, Theede H (1982) Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: processes and budget. *Mar Biol* 67:201-220
- Grant J, Hargrave BT (1987) Benthic metabolism and the quality of sediment organic carbon. *Biol Oceanogr* 4:243-264

- Grassle JF (1989) Species diversity in deep sea communities. *Trends Ecol Evol* 4:12-15
- Grassle JF, Sanders HL (1973) Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Res* 20:643-659
- Grassle JF, Morse-Porteous LS (1987) Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep-Sea Res* 34:1911-1950
- Gray JS (1966a) Factors controlling the localizations of populations of *Protodrilus symbioticus* Giard. *J Anim Ecol* 35:435-442
- Gray JS (1966b) The attractive factor of intertidal sands to *Protodrilus symbioticus* Giard. *J Mar Biol Assoc UK* 46:627-645
- Gray JS (1974) Animal-sediment relationships. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 12:223-261
- Gray JS (1981) *The ecology of marine sediments*. Cambridge University Press, London
- Gray JS, Johnson RM (1970) The bacteria of a sandy beach as an ecological factor affecting the interstitial gastrotrich *Turbanella hyalina* Schultze. *J Exp Mar Biol Ecol* 4:119-133
- Green RH (1979) *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. Wiley J & Sons, New York
- Grelet Y (1984) Peuplements meiobenthiques et structure de la nematofaune du golfe d'Aqaba (Mer Rouge-Jordanie). These doct 3e cycle, Univ Aix, Marseille II, p 140
- Guille A (1968) Contribution a l'etude comparee des biomasses du macrobenthos et du meiobenthos des substrats meubles au large de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu* 22:15
- Guille A, Soyer J (1974) Bionomie benthique du plateau continental de la cote catalane Francaise. 8. Macrofaune et meiofaune rapports quantitatifs et biocenotiques. *Vie Milieu* 24:301-320
- Hall SJ, Raffaelli D, Thrush SF (1994) Patchiness and distribution in shallow water benthic assemblages. In: Giller PS, Hildrew AG, Raffaelli DG (eds) *Aquatic ecology, scale pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 333-375
- Harris RP (1972) Seasonal changes in the meiofauna population of an intertidal sand beach. *J Mar Biol Assoc UK* 52:389-404
- Hecker B (1990) Photographic evidence for the rapid flux of particles to the sea floor and their transport down the continental slope. *Deep-Sea Res* 37:1773-1782
- Hedges JJ, Stern JH (1984) Carbon and nitrogen determination of carbonate-containing solids. *Limnol Oceanogr* 29:657-663
- Heip C, Decraemer W (1974) The diversity of nematode communities in the southern North Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 54:251-255
- Heip C, Smol N (1976) Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water Harpacticoids (Crustacea, Copepoda). *Mar Biol* 35:327-334
- Heip C, Vincx M, Smol N, Vranken G (1982) The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helminth Abstracts Ser B, Plant Nematology* 51:1-31
- Heip C, Herman R, Vincx M (1983) Subtidal meiofauna of the North Sea: a review. *Biol Jb Dodonaea* 51:116-170
- Heip C, Vincx M, Vranken G (1985) The ecology of marine nematodes. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 23:399-489

- Heip C, Herman PJ, Soetaert K (1988) Data processing evaluation and analysis. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, p 197-231
- Herman RL, Dahms HU (1992) Meiofauna communities along a depth transect off Halley Bay (Weddell Sea Antarctica). *Polar Biol* 12:313-320
- Hessler RR, Sanders HL (1967) Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Res* 14:65-78
- Hessler RR, Jumars PA (1974) Abyssal community analysis from replicate Box Cores in the central north Pacific. *Deep-Sea Res* 21:185-209
- Hicks GRF, Coull BC (1983) The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 21:67-175
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a notation and its consequences. *Ecology* 54:427-431
- Hogue EW (1982) Sediment disturbance and the spatial distributions of shallow water meiobenthic nematodes on the open Oregon coast. *J Mar Res* 40:551-573
- Honjo S (1982) Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science* 4575:883-884
- Honjo S, Manganini SJ (1993) Annual biogenic particle fluxes to the interior of the North Atlantic Ocean studied at 34 degree N 21 degree W and 48 degree N 21 degree W. In: Ducklow HW, Harris RP (eds) JGOFS: The North Atlantic bloom experiment. vol. 40, p 587-607
- Hopper BE, Meyers SP (1967) Population studies on benthic nematodes within a tropical seagrass. *Mar Biol* 1:85-96
- Hulings NC (1971a) A comparative study of the sand beach meiofauna of Lebanon, Tunisia, and Marocco. *Thalassia Jugoslavica* 7:117-122
- Hulings NC (1971b) A quantitative study of the sand beach meiofauna in Tunisia. Preliminary report. *Bull Inst Oceanogr Peche, Salammbu* 2:237-256
- Hulings NC (1974) A temporal study of Lebanese sand beach meiofauna. *Cah Biol Mar* 15:319-335
- Hummon WD (1990) Marine Gastrotricha of Greece a preliminary report. In: Proceedings of the 5th International Congress on the Zoogeography and Ecology of Greece and Adjacent Regions. Iraklion, Crete, 16-20 April p 7
- Hurlbert SH (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-586
- Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol Monogr* 54:187-211
- Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:81-101
- Ignatiades L (1976) The standing stock of diatoms and dinoflagellates in the oligotrophic waters of southern Aegean Sea. *Int Revue Ges Hydrobiol* 61:193-199
- Ignatiades L (1992) A possible method for evaluating oligotrophy and eutrophication based on nutrient concentration scales. *Mar Poll Bull* 24:238-243
- Ignatiades L (1998) The productive and optical status of the oligotrophic waters of southern Aegean Sea (Cretan Sea), Eastern Mediterranean. *Journal of Plankton Research* 20:985-995
- Ignatiades L, Georgopoulos D, Karydis M (1995) Description of the phytoplanktonic community of the oligotrophic waters of the SE Aegean Sea (Mediterranean. *PSZN I: Mar Ecol* 16:13-26
- Ivester MS (1980) The distribution of meiobenthic copepods along a sediment gradient: factor and niche analyses. *Bull Mar Sci* 30:634-645

- Jairajpuri MS, Ahmad W (1992) Dorylaimida. Free-living predaceous and plant-parasitic nematodes. Oxford & IBH Publishing, New Delhi
- Jeffers JNR (1978) An introduction to systems analysis with ecological applications. Arnold, London
- Jennings JB, Colam JB (1970) Gut structure, digestive physiology and food storage in *Pontonema vulgaris* (Nematoda: Enoplida). *Journal of Zoology* 161:211-221
- Jensen P (1982) Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Nematologica* 28:71-76
- Jensen P (1986) Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects. *Mar Biol* 92:489-503
- Jensen P (1987a) Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar Ecol Prog Ser* 35:187-196
- Jensen P (1987b) Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia* 71:564-567
- Jensen P (1988) Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Deep-Sea Res* 35:1173-1184
- Juario JV (1975) Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veroff Inst Meeresforsch Bremerh* 15:283-337
- Jumars PA (1975) Environmental grain and polychaete species diversity in a bathyal community. *Mar Biol* 30:253-266
- Jumars PA (1976) Deep-sea species diversity: does it have a characteristic scale? *J Mar Res* 34:217-246
- Jumars PA, Fauchald K (1977) Between-community contrasts in successful polychaete feeding strategies. In: Coull BA (ed) *Ecology of marine benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, p 1-20
- Karakassis I (1991) Contribution to the study of the benthic ecosystem of the continental shelf of Crete. PhD Thesis, Biology Department, University of Crete, Heraklion, p 195
- Karakassis I, Eleftheriou A (1997) The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities. *Mar Ecol Prog Ser* 160:185-196
- Keller M (1985) Distribution quantitative de la meiofaune dans l'aire d'epandage de l'egout de Marseille. *Mar Biol* 89:293-302
- Keller M (1986) Structure des peuplements meiobenthiques dans le secteur pollue par le rejet en mer de l'egout de Marseille. *Ann Inst oceanogr Paris* 62:13-36
- Kenkel NC, Orloci L (1986) Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to some ecological studies: some new results. *Ecology* 67:919-928
- Khan MU, Alam AN, Rahman N, Shahidullah M, Begum T (1990) Impact of acute diarrhoea on parasite loads. *Trop Med Parasitol* 41:163-164
- King CAM (1972) *Beaches and Coasts*. Edward Arnold Ltd, London
- Kiorboe T, Lundsgaard C, Olesen M, Hansen JL (1994) Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: a field experiment to test coagulation theory. *J Mar Res* 52:297-323
- Kisseleva MI (1963) The qualitative and quantitative distribution of the benthos in the Aegean Sea. *Akad H Ussr* 16:192-200
- Kiseleva MI, Tchukhtchin VD (1965) Certain data on the quantitative development of the marco and meribenthos in the eastern part of the mediterranean sea. *Izv Akad Nauk CCCP Okean K* 192:324-335

- Koukouras A (1979) Bionomic study of the macrofauna of the mediolittoral soft substratum in Strymonikos and Thermaikos gulfs. PhD Thesis, Zoology Department, University of Thessaloniki
- Kowalewsky A (1901) Les Hedyliedes edutes anatomiques. Memoires de l'Academie des Science St Petersburg (Sciences Mathematiques Physique Naturelle) 12:1-32
- Krebs CJ (1985) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row Publisher, New York
- Krom MD, Kress N, Brenner S, Gordon LI (1991) Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnol Oceanogr* 36:424-432
- Krom MD, Brennen S, Kress N, Neori A, Gordon S (1992) Nutrient dynamic and new production in a warm-core eddy from the Eastern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res* 39:467-480
- Kruskal JB, Wish M (1978) Multidimensional scaling. Sage Publications, California, Beverly Hills
- Lacombe H, Tchernia P, Benoist G (1958) Contribution a l' etude hydrologique de la mer Egee en periode d' ete. *Bull Inf COEC* 8:454-468
- Lamshead PJD (1993) Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis* 19:5-24
- Lamshead PJD, Platt HM (1988) Analysing disturbance with the Ewens/Caswell neutral model: theoretical review and practical assessment. *Mar Ecol Prog Ser* 43:31-41
- Lamshead PJD, Platt HM, Shaw KM (1983) Detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of Natural History* 17:859-874
- Lampadariou N (1993) Meiobenthos of the littoral zone from the Gulf of Heraklion with a special emphasis on nematodes. MSc Thesis, Biology Department, University of Crete, Heraklion, p 62
- Lampadariou N, Tselepides A (2000) Deep-sea meiofauna from the Aegean Sea (eastern Mediterranean): spatial variability. In: Proceedings of the 6th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries. Chios, 23-26 May p 270-274
- Lampadariou N, Austen MC, Robertson N, Vlachonis G (1997) Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion harbour, Greece. *Vie Milieu* 47:9-24
- Lampitt RS (1985) Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res* 32:885-897
- Lee JJ, Tietjen JH, Mastropaolo C, Rubin H (1977) Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgolander Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen* 30:272-282
- Legendre L, Legendre P (1983) Numerical ecology. Elsevier Scientific Publishing Co, Amsterdam
- Legendre L, Le Fevre J (1995) Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic Microbial Ecology* 9:69-77
- Li J, Vincx M (1993) The temporal variation of intertidal nematodes in the Westerschelde. I. The importance of an estuarine gradient. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27:319-326
- Li J, Vincx M, Herman PMJ, Heip C (1997) Monitoring meiobenthos using cm-, m- and km-scales in the Southern Bight of the North Sea. *Mar Environ Res* 43:265-278.
- Lopez G, Riemann F, Schrage M (1979) Feeding biology of the brackish-water Oncholaimid nematode *Adoncholaimus thalassophygas*. *Mar Biol* 54:311-318

- Lorenzen S (1974) Die nematodenfauna der sublitoralen region den deutschen Bucht, insbesondere im Titan-Abwassergebiet bei Helgoland. Veroff Inst Meeresforsch Bremerh 14:305-327
- Lorenzen S (1981) Outline of a Phylogenetic System of the Free-Living Nematodes. Veroeffentlichungen des Instituts fuer Meeresforschung in Bremerhaven, suppl. 7, Bremen
- Lorenzen C, Jeffrey J (1980) Determination of chlorophyll in sea water. Technical Papers in Marine Science, vol. 35, UNESCO
- Magurran AE (1988) Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, Sydney, London
- Malanotte-Rizzoli P, Hecht A (1988) Large-scale properties of the Eastern Mediterranean: a review. Oceanol Acta 11:323-335
- Mann KH, Lazier JRN (1991) Dynamics of marine ecosystems biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Boston
- Marcotte BM, Coull BC (1974) Pollution diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). Vie Milieu 24:281-300
- Mardia KV, Kent JT, Bibby JM (1979) Multivariate Analysis. Academic Press, London
- Mare MF (1942) A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. J Mar Biol Assoc UK 25:517-554
- Margalef DR (1958) Information theory in ecology. Gen Syst 3:36-71
- McArthur VE, Koutsoubas D, Lampadariou N, Dounas C (2000) The meiofaunal community structure of a Mediterranean lagoon (Gialova lagoon, Ionian Sea). Helgol Mar Res 54:7-17
- McIntosh RP (1995) H.A. Gleason's "Individualistic concept" and theory of animal communities: a continuing controversy. Biol Rev 70:317-357
- McIntyre AD (1969) Ecology of marine meiobenthos. Biol Rev 44:245-290
- McIntyre AD, Murison DJ (1973) The meiofauna of a flatfish nursery ground. J Mar Biol Assoc UK 53:93-118
- McLachlan A (1978) A quantitative analysis of the meiofauna and the chemistry of the Redox Potential Discontinuity Zone in a sheltered sandy beach. Estuar Coast Mar Sci 7:275-290
- Meyer-Reil LA (1983) Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Kiel bight. II. Analysis of benthic bacterial populations. Mar Biol 77:247-256
- Meyers MB, Fossing H, Powell EN (1987) Microdistribution of interstitial meiofauna, oxygen and sulfide gradients, and the tubes of macro-infauna. Mar Ecol Prog Ser 35:223-241
- Moens T, Vincx M (1997) Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. J Mar Biol Assoc UK 77:211-227
- Monard A (1928) Les harpacticoides marins de Banyuls. Arch Zool exp gen 67:259-443
- Montagna PA (1984) Competition for dissolved glucose between meiobenthos and sediment microbes. J Exp Mar Biol Ecol 76:177-190
- Montagna PA, Bauer JE, Hardin D, Spies RB (1989) Vertical distribution of microbial and meiofaunal populations in sediments of a natural coastal hydrocarbon seep. J Mar Res 47:657-680
- Moodley L, Heip CHR, Middelburg JJ (1998) Benthic activity in sediments of the northwestern Adriatic Sea: sediment oxygen consumption, macro- and meiofauna dynamics. Journal of Sea Research 40:263-280

- Nehring S (1992) Die Vegetarier unter den freilebenden Nematoden. 1. Die Aufwuchsfresser. *Mikrokosmos* 81:135-140
- Nicholls AG (1935) Copepods from the interstitial fauna of a sandy beach. *J Mar Biol Assoc UK* 20:379-405
- Nodot C (1976/78) Cycles biologiques de quelques especes de copepodes harpacticoides psammiques. *Tethys* 8:241-248
- Nodot C (1977) Cycles biologiques du meiobenthos des sables fins infralittoraux. Analyse in situ et etude experimentale des effets du facteur thermique. These Doc 3e cycle, Univ Aix, Marseille
- Noodt W (1957) Zur Okologie der Harpacticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meereskuste und der angrenzenden Brackgewasser. *Z Morph Okol Tiere* 46:149-242
- Olafsson E, Elmgren R (1997) Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to phytoplankton sedimentation in the Baltic Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 45:149-164
- Otegui A, Papadopoulou KN, Karakassis I (1993) Preliminary study of the meiofauna communities of Iraklion harbour and the effects of organic pollution. In: Proceedings of the 4th National Symposium in Oceanography and Fisheries. Rhodes, Greece, 26-29 April p 246-249
- Ott J (1967) Vertikalverteilung von Nematoden in Bestanden nordadriatischer Sargassocean. *Helgolander Wissenschaftlichen Meeresuntersuchungen* 15:412-428
- Ott JA (1972a) Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sandflat. *Int Revue Ges Hydrobiol* 57:645-663
- Ott J (1972b) Studies on the diversity of the nematode fauna in intertidal sediments. In: Battaglia A (ed) Fifth European Marine Biology Symposium, Padua and London, p 275-285
- Ott JA, Novak R, Schiemer F, Hentschel U, Nebelsick M, Polz M (1991) Tackling the sulfide gradient: a novel strategy involving marine nematodes and chemoautotrophic Ectosymbionts. *PSZN I: Mar Ecol* 12:261-279
- Ovchinnikov IM (1966) Circulation in the surface and intermediate layers of the Mediterranean. *Oceanology* 6:48-59
- Pagou K (1991) Phytoplankton pigments and communities. In: Catsiki AV (ed) Pollution research and monitoring programme in the Saronikos Gulf. National Centre for Marine Research, Technical Report IV (1987-1990), Athens, p 184-217
- Pagou K, Gotsis-Skretas O (1989) Phytoplankton. In: Boussoulengas A, Catsiki AV (eds) Pollution research and monitoring programme in the Aegean and Ionian Seas. National Centre for Marine Research, Technical Report (1986-1987), Athens, p 128-156
- Palmer MA, Coull BC (1980) The prediction of development rate and the effect of temperature for the meiobenthic copepod, *Microarthridion littorale* (Poppe). *J Exp Mar Biol Ecol* 48:73-83
- Papadopoulou KN, Karakassis I, Otegui A (1998) Harbour meiofaunal communities and organic enrichment effects. *Fresenius Environmental Bulletin* 7:34-41
- Passow U, Alldredge A, Logan B (1994) The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep-Sea Res* 41:335-357
- Paterson GLJ, Lamshead PJD, Gage JD (1995) Bathymetric patterns of polychaete diversity in the Rockall Trough, north-east Atlantic. *Deep-Sea Res* 42:1199-1214
- Peres JM (1967) The Mediterranean benthos. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 5:449-533

- Petersen CGJ (1913) Valuation of the sea. II. Animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. Rep Dan Biol Stn 21:1-44
- Petersen GH (1985) The Eastern Mediterranean shelf ecosystem in global connection including some biological and geological implications. In: Moraitou-Apostolopoulou M, Kiortsis V (eds) Mediterranean marine ecosystems. Plenum Press, New York, p 147-162
- Pfannkuche O (1985) The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabight and abyssal plain (NE Atlantic): population structure, distribution, standing stocks. Oceanol Acta 8:343-353
- Pfannkuche O (1992) Organic carbon flux through the benthic community in the temperate abyssal north-east Atlantic. In: Rowe G, Pariente V (eds) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 183-198
- Pfannkuche O (1993) Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station 47 °N 20 °W. Deep-Sea Res 40:135-149
- Pfannkuche O, Thiel H (1987) Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard Shelf and in the Nansen Basin. Polar Basin 7:253-266
- Pfannkuche O, Theeg R, Thiel H (1983) Benthos activity, abundance and biomass under an area of low upwelling of Morocco, Northwest Africa. Meteor Forschungs Ergebnisse 36:85-96
- Pielou EC (1969) An introduction to Mathematical Ecology. Wiley, New York
- Pielou EC (1984) The interpretation of Ecological Data. Wiley, New York
- Pinckney J, Sandulli R (1990) Spatial autocorrelation analysis of meiofaunal and microalgal populations on an intertidal sandflat: scale linkage between consumers and resources. Estuar Coast Shelf Sci 30:341-353
- Platt HM (1977) Vertical and horizontal distribution of free-living marine nematodes from Strangford Lough, Northern Ireland. Cah Biol Mar 18:261-273
- Platt HM, Warwick RM (1980) The significance of free-living Nematodes to the littoral ecosystem. In: Price JH, Irvine DEG, Farnham WF (eds) The shore environment, vol 2, Ecosystems. Academic Press, London and New York, vol. 17, p 729-759
- Platt HM, Warwick RM (1983) Freelifving marine nematodes. Part I. British Enoplids. Synopses of the British Fauna (New Series), vol. 28, Cambridge University Press
- Platt HM, Lamshead PJD (1985) Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity. Mar Ecol Prog Ser 24:75-81
- Platt HM, Warwick RM (1988) Freelifving marine nematodes. Part II. British Chromadorids. Synopses of the British Fauna (New Series), vol. 38, The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association
- Powell EN, Crenshaw MA, Rieger RM (1979) Adaptations to sulfide in the meiofauna of the sulfide system. I. 35S-Sulfide accumulation and the presence of a sulfide detoxification system. J Exp Mar Biol Ecol 37:57-76
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Ecological Studies, vol. 54, Springer Berlin Heidelberg, New York
- Reise K, Ax P (1979) A meiofaunal "Thiobios" limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist. Mar Biol 54:225-237
- Reise K, Ax P (1980) Statment on the thiobios-hypothesis. Mar Biol 58:31-32
- Remane A (1927) Gastrotricha. In: Grimpe W (ed) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Part VIId. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, p 1-56
- Remane A (1929) Rotatoria. In: Grimpe W (ed) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Part VIIe. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, p 1-156

- Remane A (1932) Archianelida. In: Grimpe W (ed) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Part VIa. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, p 1-36
- Remane A (1933) Verteilung und organization der benthonischen mikrofauna der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 21:161-221
- Remane A (1936) *Monobryozoon ambulans*, ein eigenartiges Bryozoon des Meeresandes. Zoologischer Anzeiger 113:161-167
- Rex MA (1976) Biological accommodation in the deep-sea, comparative evidence on the importance of predation and productivity. Deep-Sea Res 23:975-987
- Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 12:263-300
- Rice AL, Thurston MH, Bett BJ (1994) The IOSDL DEEPSEAS programme: Introduction and photographic evidence for the presence and absence of a seasonal input of phytodetritus at contrasting abyssal sites in the northeastern Atlantic. Deep-Sea Res 41:1305-1320
- Riemann F (1974) On hemisessile nematodes with flagelliform tail living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments. Mikrofauna des Meeresbodens 40:249-261
- Riemann F, Schrage M (1978) The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. Oecologia 34:75-78**
- Riemann F, Schrage M (1988) Carbon dioxide as an attractant for the free-living marine nematode *Adoncholaimus thalassophygas*. Mar Biol 98:81-85
- Riemann F, Ernst W, Ernst R (1990) Acetate uptake from ambient water by the free-living marine nematode *Adoncholaimus thalassophygas*. Mar Biol 104:453-457
- Roether W, Manc BB, Klein B, Bregant D, Georgopoulos D, Beitzel V, Kocacevic V, Luchetta A (1996) Recent changes in eastern Mediterranean Deep Waters. Science 271:333-335
- Roidou E, Eleftheriou A (1989) The meiofauna of the north eastern Mediterranean sea. Preliminary observations from the Aegean and Cretan Sea. In: 7th International Meiofauna Conference. Vienna, August
- Romeyn K, Bouwman LA (1983) Food selection and consumption by estuarine nematodes. Hydrobiological Bulletin 17:103-109
- Rowe GT (1971) Benthic biomass and surface productivity. In: Costlow JD (ed) Fertility of the Sea. Gordon Gordon Breach, New York, p 442-454
- Rowe GT, Haedrich RL (1979) The biota and biological processes of the continental slope. In: Doyle LJ, Pilkey OH (eds) Geology of continental slopes. SEPM Special Publications, Tulsa, vol. 27, p 49-59
- Rowe GT, Polloni PT, Horner SG (1974) Benthic biomass estimates from the northwestern Atlantic Ocean and the northern Gulf of Mexico. Deep-Sea Res 21:641-650
- Rudnick DT (1989) Time lags between the deposition and meiobenthic assimilation of phytodetritus. Mar Ecol Prog Ser 50:231-240
- Rudnick DT, Elmgren R, Frithsen JB (1985) Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. Oecologia 67:157-168
- Rutgers van der Loeff MM, Lavaleye MSS (1986) Sediment fauna and the dispersal of radionuclides at the NE Atlantic dumpsite for low-level radioactive waste. Netherlands Institute of Sea Research, Texel

- Saila SB (1976) Sedimentation and food resources: Animal- sediment relationships. In: Stanley DJ, Swift DJP (eds) Marine sediment transport and environmental management. Wiley J & Sons, New York, p 43-77
- Sanders HL (1958) Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol Oceanogr* 3:245-258
- Sanders HL (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102:243-282
- Sandulli RM, de Nicola-Giudici M (1990) Pollution effects on the structure of meiofaunal communities in the Bay of Naples. *Mar Poll Bull* 21:144-153
- Schwinghamer P (1981) Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can J Fish Aquat Sci* 38:1255-1263
- Schwinghamer P (1983) Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: a benthic example. *Mar Ecol Prog Ser* 13:151-166
- Shannon CE, Weaver N (1949) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana
- Shaw KM, Lamshead PJD, Platt HM (1983) Detection of pollution-induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes. *Mar Ecol Prog Ser* 11:195-202
- Shirayama Y (1983) Size structure of deep-sea meio- and macrobenthos in the western Pacific. *Int Revue Ges Hydrobiol* 68:799-810
- Shirayama Y (1984) The abundance of deep sea meiobenthos in the western Pacific in relation to environmental factors. *Oceanol Acta* 7:113-121
- Sibert JR (1979) Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo Estuary: 2. Meiofauna available as food to juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *J Fish Res Bd Can* 36:497-503
- Sibuet M, Monniot C, Desbruyeres D, Dinet A, Khripounoff A, Rowe G, Segonzac M (1984) Peuplements benthiques et caractéristiques trophiques du milieu dans la plaine abyssale de Demerara. *Oceanol Acta* 7:345-358
- Sibuet M, Lamberti CE, Chesselet R, Laubfer L (1989) Density of the major size groups of benthic fauna and trophic input in deep basins of the Atlantic Ocean. *J Mar Res* 47:851-867
- Simberloff D (1972) Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106:414-418
- Simbura N, Zenetos A, Thessalou-Legaki M, Pancucci MA, Nikolaidou A (1995) Benthic communities of the infralittoral in the N. Sporades (Aegean Sea): a variety of biotopes encountered and analysed. *PSZN I: Mar Ecol* 16:283-306
- Skoolmun P, Gerlach SA (1971) Jahreszeitliche fluktuationen der Nematofauna im Bezeitenbereich des Weser Astuars (Deutsche Bucht). *Veroff Inst Meeresforsch Bremerh* 13:119-138
- Smith CJ, Papadopoulou KN, Catalano B, Tselepides A (2000) Megafaunal communities of the N. Aegean Sea. In: Proceedings of the 6th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries. Chios, 23-26 May p 280-284
- Smith KLJ, Kaufmann RS, Wakefield WW (1993) Mobile megafaunal activity monitored with a time-lapse camera in the abyssal North Pacific. *Deep-Sea Res* 40:2307-2324
- Smol N, Heip C, Govaert M (1980) The life cycle of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda) in its habitat. *Ann Soc r Zool Belg* 110:87-103
- Soetaert K, Heip C (1989) The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Deep-Sea Res* 36:93-102

- Soetaert K, Heip C (1995) Nematode assemblages of deep-sea and shelf break sites in the North Atlantic and Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 125:171-183
- Soetaert K, Heip C, Vincx M (1991a) Diversity of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Mar Ecol Prog Ser* 75:275-282
- Soetaert K, Heip C, Vincx M (1991b) The meiobenthos along a Mediterranean Deep-sea transect off Calvi (Corsica) and in Adjacent Canyon. *PSZN I: Mar Ecol* 12:227-242
- Soetaert K, Vincx M, Heip C (1995) Nematode community structure along a Mediterranean shelf-slope gradient. *PSZN I: Mar Ecol* 16:189-206
- Soetaert K, Vanaverbeke J, Heip C, Herman PM, Middelburg JJ, Sandee A, Duineveld G (1997) Nematode distribution in ocean margin sediments of the Goban Spur (northeast Atlantic) in relation to sediment geochemistry. *Deep-Sea Res* 44:1671-1683
- Soltwedel T, Thiel H (1995) Biogenic sediment compounds in relation to marine meiofaunal abundances. *Int Revue Ges Hydrobiol* 80:297-311
- Soltwedel T, Pfannkuche O, Thiel H (1996) The size structure of deep-sea meiobenthos in the north-eastern Atlantic: Nematode size spectra in relation to environmental variables. *J Mar Biol Assoc UK* 76:327-344
- Soyer J (1971) Bionomie benthique du plateau continental de la cote catalane francaise. V. Densites et biomasses du meiobenthos. *Vie Milieu* 12:351-424
- Soyer J (1980) Cycle biologique d'un copepode harpacticoide des vases terrigenes cotieres de Banyuls-sur-Mer: *Cletodes pusillus* (Sars). *Vie Milieu* 30:35-44
- Soyer J (1985) Mediterranean sea meiobenthos. In: Moraitou-Apostolopoulou M, Kiortsis V (eds) *Mediterranean marine ecosystems*. Plenum Press, New York, p 85-108
- Soyer J, de Bovee F, Guidi L (1987) Repartition quantitative du meiobenthos dans le bassin occidental. In: CIESM, *Mediterranean Coll Intern Oceanil*. Perpignan, p 67
- Stavrakakis S, Kaburi G, Krasakopoulou E (2000a) Total mass flux on the MNT-1 site (MATER programme). In: *Proceedings of the 6th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries*. Chios, 23-26 May p 244-248
- Stavrakakis S, Chronis G, Tselepides A, Heussner S, Monaco A, Abassi A (2000b) Downward fluxes of settling particles in the deep Cretan Sea (NE Mediterranean). *Prog Oceanog* 46:217-240
- Steyaert M, Garner N, van Gansbeke D, Vincx M (1999) Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *J Mar Biol Assoc UK* 79:253-264
- Stripp K (1969) Jahreszeitliche Fluktuationen von Makrofauna und Meiofauna in der Helgolander Bucht. *Veroff Inst Meeresforsch Bremerh* 12:65-94
- Swedmark B (1964) The interstitial fauna of marine sand. *Biol Rev* 39:1-42
- Tenore KR, Tietjen JH, Lee JJ (1977) Effect of meiofauna on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incica*. *J Fish Res Bd Can* 34:563-567
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179
- Ter Braak CJF (1987) CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial], [detrended], [canonical], correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Institute of Applied Computer Science, Wageningen: Agricultural Mathematics Group TNO
- Ter Braak CJF (1990) Update notes: CANOCO version 3.10. Institute of Applied Computer Science, Wageningen: Agricultural Mathematics Group TNO

- Theocharis A, Georgopoulos D, Lascaratos A, Nittis K (1993) Water masses and circulation in the central region of the eastern Mediterranean: eastern Ionian, south Aegean and northwest Levantine 1986-1987. *Deep-Sea Res* 40:1121-1142
- Theocharis A, Balopoulos E, Kioroglou S, Kontoyiannis H, Iona A (1999) A synthesis of the circulation and hydrography of the south Aegean Sea and the straits of the Cretan Arc (March 1994-January 1995). *Prog Oceanog* 44:469-509
- Thiel H (1975) The size structure of deep-sea benthos. *Int Revue Ges Hydrobiol* 60:575-606
- Thiel H (1983) Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In: Rowe GT (ed) *Deep-Sea Biology*. New York, Wiley, p 167-230
- Thiel H, Pfannkuche O, Theeg R, Schriever G (1987) Benthic metabolism and standing stock in the central and northern Red Sea. *PSZN I: Mar Ecol* 8:1-20
- Thiel H, Pfannkuche O, Schriever G, Lochte K, Gooday AJ, Hemleben C, Mantoura RFC, Turley CM, Patching JW, Riemann F (1988/89) Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biol Oceanogr* 6:203-239
- Thiermann F, Windoffer R, Giere O (1994) Selected meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece): Ecological and ultrastructural aspects. *Vie Milieu* 44:215-226
- Thingstad TF, Rassoulzadegan F (1995) Nutrient limitation microbial food webs and "biological C-pumps": suggested interactions in a P-limited Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 117:299-306
- Thistle D (1978) Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Deep-Sea Res* 36:377-397
- Thistle D (1983) The role of biologically produced habitat heterogeneity in deep-sea diversity maintenance. *Deep-Sea Res* 30:1235-1245
- Thistle D, Sherman KM (1985) The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. *Deep-Sea Res* 32:1077-1088
- Thistle D, Lambshead PJD, Sherman KM (1995) Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Vie Milieu* 45:107-115
- Thorson G (1957) Bottom communities. *Geol Soc Amer* 67:461-534
- Tietjen JH (1969) The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* 2:251-291
- Tietjen JH (1980) Population structure and species composition of the free-living nematodes inhabiting sands of the New York Bight Apex. *Estuar Coast Mar Sci* 10:61-73
- Tietjen JH (1984) Distribution and species diversity of deep-sea nematodes in the Venezuela Basin. *Deep-Sea Res* 31:119-132
- Tietjen JH (1989) Ecology of deep-sea nematodes from the Puerto Rico Trench area and Hatteras Abyssal Plain. *Deep-Sea Res* 36:1579-1594
- Tietjen JH (1992) Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep sea. In: Rowe GT, Pariente V (eds) *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. Kluwer Academic Publishers, p 45-62
- Tselepidis A (1992) Ecological study of the bathyal ecosystem of the Aegean Sea. PhD Thesis, Biology Department, University of Crete, Heraklion
- Tselepidis A, Eleftheriou A (1992) South Aegean (Eastern Mediterranean) continental slope benthos: macrofaunal-environmental relationships. In: Rowe G, Pariente V (eds) *Deep-Sea food chains and the global carbon cycle*. Kluwer Acad. Publ., p 139-156

- Tselepides A, Zivanovic S, Dafnomili E (1993) Vertical distribution of chloroplastic pigments and nutrients along a transect in the Cretan Sea: ecological implications. In: Proceedings of the 4th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries. Rhodes, 26-29 April p 77-80
- Tselepides A, Polychronaki T, Marrale D, Akoumianaki I, Dell Anno A, Pusceddu A, Danovaro R (2000a) Organic matter composition of the continental shelf and bathyal sediments of the Cretan Sea. *Prog Oceanog* 46:311-344
- Tselepides A, Akoumianaki I, Polychronaki T (2000b) Organic matter variability in sediments of the Aegean Sea. In: Proceedings of the 6th Hellenic Symposium on Oceanography and Fisheries. Chios, 23-26 May p 265-269
- Turley CM, Lochte K, Patterson DJ (1988) A barophilic flagellate isolated from 4500 m in the mid-North Atlantic. *Deep-Sea Res* 35:1079-1092
- Underwood AJ (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 19:513-605
- Unluata U (1986) A review of the physical oceanography of the Levantine and the Aegean basins of the Eastern Mediterranean in relation to monitoring and control of pollution. Middle East Technical University, Technical Report
- van den Hoek C, Mann DG, Jahns HM (1995) *Algae. An introduction to phycology.* Cambridge University Press, Cambridge
- Vanhove S, Arntz W, Vincx M (1999) Comparative study of the nematode communities on the southeastern Wedell Sea shelf and slope (Antarctica). *Mar Ecol Prog Ser* 181:237-256
- Vanreusel A, Vincx M, Bett BJ, Rice AL (1995) Nematode biomass spectra at two abyssal sites in the NE Atlantic with a contrasting food supply. *Int Revue Ges Hydrobiol* 80:287-296
- Vidacovic J (1984) Sea bottom meiofauna in the area of Rovinj (the Northern Adriatic Sea, Yugoslavia). *Thalassia Jugoslavica* 20:1-11
- Vidacovic J (1988) Meio- and nematofauna from Rasa Bay (North Adriatic Sea, Yugoslavia). *Vie Milieu* 38:213-220
- Vidacovic J, Zavodnik D (1984) Benthos of the Po river mouth-subject to stress conditions? In: CIESM, 7e Journ Etud Poll. p 205-209
- Vincx M, Bett BJ, Dinet A, Ferrero T, Gooday AJ, Lamshead PJD, Pfannkuche O, Soltwedel T, Vanreusel A (1994) Meiobenthos of the Deep Northeast Atlantic. *Advances in Marine Biology* 30:1-88
- Vitiello P (1968) Variation de la densite du microbenthos sur une aire restreinte. *Recl Trav Stn mar Endoume* 59:261-270
- Vitiello P (1976) Peuplements de nematodes marins des fonds envases de Provence. II. Fonds detritiques envases et vases bathyales. *Annales de l' Institut Oceanographique Masson* 52:283-311
- Vitiello P, de Coninck LAP (1968) *Peresiana annulata* n. gen., n. sp., type interessant de Desmoscolecida. *Rapp Comm int Mer Medit* 19:201-204
- Vitiello P, Triki S (1978) Donnees ecologiques sur la meiofaune interstitielle du bas des plages du Golfe de Tunis. *Arch Inst Pasteur Tunis* 55:383
- Vitiello P, Aissa P (1979) Observations sur la meiofaune d' une lagune sud-mediterraneenne. *Rapp Comm int Mer Medit* 25/26:1-137
- Vivier MH (1978) Influence d'un deversement industriel profond sur la nematofaune (Canyon de Cassidaigne Mediterranee). *Tethys* 8:307-321
- Walkley A, Black IA (1934) An examination of the Degtjareff Method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37:29-38

- Ward AR (1973) Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the nematode population. *Mar Biol* 22:53-66
- Warwick RM (1984) Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia* 61:32-41
- Warwick RM (1989) The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations. *Zool J Linn Soc* 96:229-241
- Warwick RM, Buchanan JB (1970) The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the Nematode population. *J Mar Biol Assoc UK* 50:129-146
- Warwick RM, Buchanan JB (1971) The meiofauna off the coast of Northumberland. II. Seasonal stability of the nematode population. *J Mar Biol Assoc UK* 51:355-362
- Warwick RM, Price R (1979) Ecological and metabolic studies on Free-living Nematodes from an Estuarine mud-flat. *Estuar Coast Mar Sci* 9:257-271
- Warwick RM, Collins NR, Gee JM, George CL (1986) Species size distributions of benthic and pelagic Metazoa: evidence for interaction? *Mar Ecol Prog Ser* 34:63-68
- Warwick RM, Platt HM, Clarke KR, Agard J, Gobin J (1990) Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda. *J Exp Mar Biol Ecol* 138:119-142
- Wassmann P (1998) Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia* 363:29-57
- Wassmann P, Ypma JE, Tselepidis A (2000) Vertical flux of faecal pellets and microplankton on the shelf of the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean Sea). *Prog Oceanogr* 46:241-258
- Watzin MC (1986) Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *J Exp Mar Biol Ecol* 98:65-113
- Wieser W (1953) Die Beziehung zwischen Mundhohlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv für Zoologi* 4:439-484
- Wieser W (1955) Eine sammlung mariner nematoden aus Piraeus (Griechenland). *Osterreichische Zoologische Zeitschrift* 6:597-631
- Wieser W (1959) Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besondere Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int Revue Ges Hydrobiol* 44:137-180
- Wieser W (1960) Benthic studies in Buzzards bay. II. The meiofauna. *Limnol Oceanogr* 5:121-137
- Yeates GW, Bongers T, de Goede RGM, Freckman DW, Georgieva SS (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera: an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25:315-331
- Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res* 10:221-231
- Zachariadi T, Panagiotidis P (1993) Meiobenthos from Thermaikos gulf. Preliminary results. In: *Proceedings of the 4th National Symposium in Oceanography and Fisheries*. Rhodes, Greece, 26-29 April p 242-245
- Zachariadi T, Panagiotidis P, Gialamas B (1990) Comparison of meiofauna from natural and disturbed sediments under in situ experimental conditions. Preliminary results. In: *Proceedings of the 3th National Symposium on Oceanography and Fisheries*. Athens, 14-17 May p 530-536
- Zavodnik D (1965) Sur l' etude des peuplements du systeme phytal. In: *Methodes quantitatives d'etude du benthos et echelle dimensionnelle des benthontes*. *Comm int Explor sci Mer Medit*, p 19-21

- Zavodnik D, Vidacovic J (1985) Report on bottom fauna in two Northern Adriatic areas presumed to be influenced by inputs. In: Fish Rep/FAO Rapp Peches, p 263-279
- Zenetos A (1996) Classification and interpretation of the established Mediterranean biocoenoses based solely on bivalve molluscs. J Mar Biol Assoc UK 76:403-416