

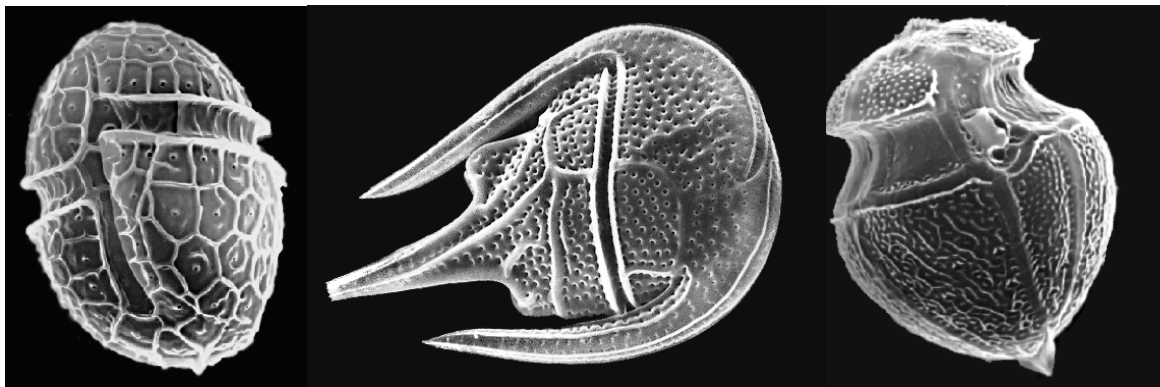
**Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας  
Ελληνικό Κέντρο Θαλασσίων Ερευνών (ΕΛΚΕΘΕ)**

**Διδρυματικό πρόγραμμα μεταπτυχιακών σπουδών  
“Περιβαλλοντική Βιολογία - Διαχείριση χερσαίων και θαλάσσιων οικοσυστημάτων”**

**Μεταπτυχιακή διατριβή**

**«Μελέτη της εαρινής δυναμικής και παραγωγικότητας του  
φυτοπλαγκτού σε σχέση με φυσικοχημικούς παράγοντες σε ένα  
παράκτιο oligotroφικό οικοσύστημα»**

**Ιωάννης Πεσματζόγλου**



**Επιβλέποντες Ερευνητές: Αναστάσιος Τσελεπίδης, Στέλλα Ψαρρά  
Επιβλέπων Καθηγητής: Κυριάκος Κοτζαμπάσης**

**Ηράκλειο,  
Σεπτέμβριος 2006**

**Πανεπιστήμιο Κρήτης, Τμήμα Βιολογίας  
Ελληνικό Κέντρο Θαλασσιών Ερευνών (ΕΛΚΕΘΕ)**

**Διϋδρυσματικό πρόγραμμα μεταπτυχιακών σπουδών  
“Περιβαλλοντική Βιολογία - Διαχείριση χερσαίων και θαλάσσιων οικοσυστημάτων”**

**Μεταπτυχιακή διατριβή**

**«Μελέτη της εαρινής δυναμικής και παραγωγικότητας του  
φυτοπλαγκτού σε σχέση με φυσικοχημικούς παράγοντες σε ένα  
παράκτιο ολιγοτροφικό οικοσύστημα»**

**Ιωάννης Πεσματζόγλου**

**Επιβλέποντες Ερευνητές: Αναστάσιος Τσελεπίδης, Στέλλα Ψαρρά  
Επιβλέπων Καθηγητής: Κυριάκος Κοτζαμπάσης**

**Ηράκλειο,  
Σεπτέμβριος 2006**

## Πρόλογος

*“Τα προβλήματα κυλάνε μακριά με το νερό  
όπως η νύχτα φεύγει με τα όνειρα”*

Αλεξάντερ Σοκούρωφ

(από την ταινία “Πατέρας και Γιος”)

Ωραίος (και ευεργετικός για τους πάσχοντες από χρόνια αϋπνία) ο ρώσικος κινηματογράφος, η ποιητική του όμως ματιά συχνά απέχει πολλές φορές από την πεζή πραγματικότητα. Όταν ο Σοκούρωφ έβαζε τον πατέρα να συμβουλεύει με αυτά τα όμορφα λόγια το νεαρό του γιο να ξεορκίζει τις δυσκολίες και τις αναποδιές της ζωής με το τρεχούμενο νερό, δεν είχε οπωσδήποτε στο μυαλό του ότι το νερό, πέρα από καθαρτήριο μέσο και αιώνιο σύμβολο της ρευστότητας και της ελαφρότητας των πραγμάτων, μπορεί να αποτελέσει και αντικείμενο επιστημονικής έρευνας για κάποιους διεστραμμένους τύπους όπως οι θαλάσσιοι βιολόγοι! Κι εκεί ακριβώς, τα προβλήματα όχι απλώς φεύγουν, αλλά έρχονται ...κατά κύματα. Κάπως έτσι προέκυψε και η περιπέτεια αυτής της εργασίας. Μια και είναι ακόμα νωρίς για εξωραϊσμούς (κάτσε να κλείσω τα εβδομήντα και βλέπουμε), μπορώ απλώς να πω ότι, παρόλη τη ταλαιπωρία, το τρέξιμο, τις δυσκολίες και τις ιδιαίτερες (σχεδόν σουρεαλιστικές) συνθήκες υπό τις οποίες πραγματοποιήθηκε, το όλο εγχείρημα ήταν αναμφίβολα μια πολύ διδακτική (ως προς τον τρόπο δουλειάς στο πεδίο και το εργαστήριο) και σε κάποιες περιπτώσεις διασκεδαστική εμπειρία. Τελικά, αυτό που μένει ως αίσθηση είναι ότι η όλη διαδικασία αποτέλεσε ένα καλό μέτρημα των δυνάμεων και των αντοχών μου.

Από ευχαριστίες άλλο τίποτα. Λίγα πράγματα θα είχα καταφέρει μόνος μου, για αντικειμενικούς καταρχήν λόγους. Η εργασία αυτή μπόρεσε να περάσει από την ιδέα στη πράξη καθαρά χάρη σε μια σύμπτωση. Και αυτή ήταν η γνωριμία μου με το Δημήτρη Ασπιρτάκη, ένας από τους σπάνιους στις μέρες μας ανθρώπους που προσφέρουν απλόχερα τη βοήθεια τους (και τον προσωπικό τους κόπο) απλώς και μόνο για το κέφι τους κι επειδή έτυχε να συμπαθήσουν κάποιον, χωρίς να ζητούν κάποιο συγκεκριμένο αντάλλαγμα ή ανταπόδοση. Παραχώρησε το σκάφος του και με συνόδευσε ως καπετάνιος σε όλες τις δειγματοληψίες, μεσολάβησε στη διεύθυνση της εταιρείας “Θησέας” (την οποία θέλω επίσης να ευχαριστήσω) για τη χρήση των εγκαταστάσεών της στην ακτή και έδωσε λύση σε κάθε είδους τεχνικό πρόβλημα. Και ανάμεσα σ’ όλα αυτά, τα γλέντια και οι εκδρομές στις οποίες πήρα μέρος μαζί με την τρελοπαρέα του ήταν οι ιδανικές παρενθέσεις στο πανικό των δειγματοληψιών. Μαζί με το Δημήτρη, θέλω να ευχαριστήσω τον Άρη

και όλα τα υπόλοιπα παιδιά που κατά καιρούς αγγάρευε (εν ώρα εργασίας μάλιστα) για να βοηθήσουν.

Πολλοί ήταν και εκείνοι από το ΕΛΚΕΘΕ που προσέφεραν τη βοήθειά τους. Ιδιαίτερα θέλω να ευχαριστήσω το Γιώργο Τσερπέ για τη καθοδήγησή του στα γενικευμένα γραμμικά μοντέλα, τον Γιάννη Χαραλάμπους για τις γενικότερες συμβουλές του στο στατιστικό κομμάτι, τις εργαζόμενες στο χημείο Χιονάτη Ζίναπονις και Ελένη Δαφνομήλη για τη βοήθειά τους στις χημικές αναλύσεις, και τον επιβλέποντά μου Τάσο Τσελεπίδη για την υλική και ηθική υποστήριξη.

Ο εθελοντισμός είναι της μόδας, δε νομίζω όμως ότι η ολυμπιακή προπαγάνδα είχε οποιαδήποτε επίδραση στην απόφαση τριών αγαπημένων μου συμφοιτητριών, της Αλεξάνδρας Καββαδία, της Γλυκερίας Φραγκιουδάκη και της Ισιδώρας Κατάρα να θυσιάσουν από μία Κυριακή η καθεμία για να δώσουν ένα χέρι στον ταλαίπωρο φίλο τους. Φυσικά η στήριξή τους δεν περιορίστηκε σ' αυτό, όπως και όλων των υπόλοιπων φίλων (λίγων και ...πολύ καλών) που έκανα στη Κρήτη αυτά τα τρία χρόνια. Δε γνωρίζεις κάθε μέρα άτομα όπως η χουάν, η σενιόρα, η Μαριάννα και μερικοί ακόμα εκλεκτοί. Χωρίς τη φιλία τους και τα όσα ζήσαμε μαζί, η τριετής παρουσία μου στην Κρήτη θα ήταν απλώς μια ...τρύπα στο νερό!

Και μια που μιλάμε για εκλεκτούς, last but not least θέλω να ευχαριστήσω την επιβλέπουσά μου στο ΕΛΚΕΘΕ Στέλλα Ψαρρά, και όχι μόνο για τα τετριμμένα (όχι όμως και αυτονόητα) που σχετίζονται με την εκπαιδευτική βοήθεια, την καθοδήγηση και τα εφόδια που μου προσέφερε για να τα βγάλω πέρα με τη συγκεκριμένη εργασία. Πάνω απ' όλα, από την πλευρά της βρήκα άφθονη υπομονή, κατανόηση, ενθάρρυνση και καλή διάθεση που με βοήθησαν να ξεπεράσω τις όποιες απογοητεύσεις και να ολοκληρώσω τη προσπάθεια αυτή. Στο διάστημα που συνεργαστήκαμε, είχα την ευκαιρία να γνωρίσω έναν πολύ ενδιαφέροντα και πολυδιάστατο άνθρωπο, από εκείνους που με την παρουσία τους κάνουν τον ακαδημαϊκό και ερευνητικό χώρο λιγότερο τυποποιημένο και πληκτικό.

Το μπαμπά μου και τη μαμά μου τους ευχαριστώ (ελπίζω) κάθε μέρα.

That's all folks! Ήρθε η ώρα να παραδώσω το ταπεινό αυτό γραπτό στον αδιαπέραστο κονιορτό της πανεπιστημιακής βιβλιοθήκης. Αιωνία του η μνήμη...

# ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Περίληψη.....	1
Abstract.....	2
<b>1 Εισαγωγή.....</b>	<b>3</b>
1.1 Στοιχεία οικολογίας του φυτοπλαγκτού.....	4
1.2 Δυναμική του φυτοπλαγκτού στα εύκρατα oligοτροφικά οικοσυστήματα: κύκλοι διαδοχής και συνακόλουθες μεταβολές στα τροφικά πλέγματα.....	5
1.3 Ο ρόλος του φυσικοχημικού περιβάλλοντος στον έλεγχο του φυτοπλαγκτού.....	8
1.4 Στόχοι της εργασίας.....	11
<b>2 Υλικά και μέθοδοι.....</b>	<b>13</b>
2.1 Περιοχή μελέτης.....	14
2.2 Δειγματοληπτική στρατηγική.....	15
2.3 Μέτρηση φυσικών παραμέτρων .....	16
2.4 Χημικές αναλύσεις.....	17
2.5 Μικροσκοπική ανάλυση φυτοπλαγκτού.....	17
2.6 Μέτρηση πρωτογενούς παραγωγικότητας.....	18
2.6.1 Παρασκευή ραδιοϊσοτόπου.....	18
2.6.2 Πειραματική διαδικασία.....	19
2.6.3 Υπολογισμοί.....	19
2.7 Επεξεργασία δεδομένων φωτός – υπολογισμός του συντελεστή απόσβεσης.....	21
2.8 Ανάλυση δεδομένων.....	23
2.8.1 Γενικευμένα Γραμμικά Μοντέλα (GLM) .....	24
2.8.2 Πολυμεταβλητές αναλύσεις.....	25
<b>3 Αποτελέσματα.....</b>	<b>31</b>
3.1 Έλεγχος του oligοτροφικού χαρακτήρα του συστήματος.....	32
3.2 Μεταβολές φυσικών και χημικών παραμέτρων.....	33
3.3 Μεταβολές χλωροφύλλης και παραγωγικότητας.....	36
3.4 Βιοκοινοτικές μεταβολές φυτοπλαγκτού.....	38
3.5 Σχέση της πρωτογενούς παραγωγικότητας με φυσικοχημικούς παράγοντες.....	42
3.6 Σχέση της βιοκοινοτικής δομής του φυτοπλαγκτού με φυσικοχημικούς παράγοντες.....	46
3.6.1 Ανάλυση BIO-ENV.....	47
3.6.2 Διακριτική ανάλυση.....	50
<b>4 Συζήτηση – συμπεράσματα.....</b>	<b>53</b>
<b>Βιβλιογραφία.....</b>	<b>63</b>
Παράρτημα I.....	69
Παράρτημα II.....	70

## Περίληψη

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκε η απόκριση της βιοκοινοτικής δομής και της παραγωγικότητας του φυτοπλαγκτού στις έντονες φυσικοχημικές μεταβολές που σημειώνονται κατά την εαρινή περίοδο σε ένα παράκτιο oligοτροφικό μεσογειακό οικοσύστημα. Για το σκοπό αυτό διενεργήθηκε μια σειρά δειγματοληψιών από το Φεβρουάριο έως τον Ιούνιο 2005 σε ένα ρηχό παράκτιο σταθμό στον Κόλπο του Ηρακλείου (Κρητικό Πέλαγος), που περιλάμβαναν την καταγραφή βασικών φυσικοχημικών και βιολογικών παραμέτρων, βιοκοινοτικές αναλύσεις καθώς και επιτόπια πειράματα μέτρησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας σε διάφορα βάθη της εύφωτης ζώνης. Η αναμενόμενη εαρινή έξαρση των διατόμων (αρχές - μέσα Μάρτη) και η ακόλουθη διαδοχή τους από τα δινομαστιγωτά συνέπεσαν με μια δραστική και ταχεία μείωση στα επίπεδα των θρεπτικών (ανόργανου αζώτου και φωσφόρου) και προηγήθηκαν της διαμόρφωσης του εποχικού θερμοκλινούς. Καταγράφηκε επίσης ένα δεύτερο επεισόδιο άνθισης διατόμων σε συνθήκες προχωρημένης στρωμάτωσης της στήλης (μέσα Ιουνίου), το οποίο περιορίστηκε στο επιφανειακό στρώμα (πάνω από το θερμοκλινές) και πιθανότατα οφείλεται σε κάποιο εξωγενή, επιφανειακό παλμό θρεπτικών. Από τα αποτελέσματα της στατιστικής ανάλυσης των δεδομένων φαίνεται ότι οι ίδιοι φυσικοχημικοί παράγοντες (θερμοκρασία, ηλιακή ακτινοβολία, φωσφορικά) που παίζουν σημαντικό ρόλο στην ερμηνεία των διακυμάνσεων της παραγωγικότητας, σχετίζονται επίσης με τις μεταβολές της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας. Το γεγονός αυτό αποτελεί σοβαρή ένδειξη για ισχυρό έλεγχο του φυτοπλαγκτού από το αβιοτικό περιβάλλον (*bottom-up control*) τόσο σε λειτουργικό όσο και σε δομικό επίπεδο.

## **Abstract**

In the present study we examined the response of phytoplankton productivity and community structure to the physicochemical changes that take place during spring in a mediterranean oligotrophic coastal ecosystem. Field sampling was conducted from February to June 2005 in a shallow coastal station in the Gulf of Heraklion (Cretan Sea). Sampling included measurements of basic environmental and biological parameters of the water column, collection of water samples for phytoplankton community analysis and in situ primary production measurements at several different depths of the euphotic zone. As expected, we observed a spring diatom bloom (early – mid March), followed by increasing numbers of dinoflagellates. The course of phytoplankton succession coincided with a rapid decline of nutrients (inorganic nitrogen and phosphorus) and preceded the formation of seasonal thermocline. After column stabilization (mid June), a second diatom burst was recorded exclusively in the surface layer (above the thermocline), probably triggered by an exogenous, superficial nutrient pulse. Statistical analysis of the data suggested that temperature, irradiance and phosphate had an important effect on the variations of primary productivity and were also highly related to the community pattern. This is a strong indication of a powerful bottom-up control of phytoplankton both in functional and in structural terms.

# *Εισαγωγή*



## 1.1 Στοιχεία οικολογίας του φυτοπλαγκτού

Ο όρος φυτοπλαγκτό αναφέρεται σε μια ευρεία ομάδα φωτοσυνθετικών οργανισμών, προκαρυωτικών και ευκαρυωτικών, που αιωρούνται ελεύθερα στο νερό. Πολλοί από αυτούς έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς και προσαρμογές πλευστότητας, ενώ άλλοι εμφανίζουν μια περιορισμένη κολυμβητική δραστηριότητα. Υφίστανται στη πλειοψηφία τους σε μονοκύτταρες και σπανιότερα σε απλές πολυκύτταρες μορφές, καλύπτοντας ένα μεγάλο εύρος μεγεθών και ρυθμών αύξησης. Από τα μικροσκοπικά κυανοφύκη μέχρι τα μεγαλύτερα διάτομα και δινομαστιγωτά καταγράφεται μια διαφορά τουλάχιστον 5 τάξεων μεγέθους (Malone, 1980), ενώ οι ρυθμοί αύξησης ποικίλουν από μερικούς πολλαπλασιασμούς την ημέρα οι ταχύτεροι μέχρι ένα διπλασιασμό ανά εβδομάδα ή δέκα μέρες οι βραδύτεροι (Erpley, 1972).

Αποτελεί πλέον κοινό τόπο στις σύγχρονες οικολογικές θεωρήσεις ότι *“οι μεικτοί πληθυσμοί ή βιοκοινωνίες σε σταθερή κατάσταση είναι η εξαίρεση στη φύση. Κατά κανόνα υπάρχει μια συνεχής αλλαγή στη δομή τους, η οποία διαρκώς αναπροσαρμόζεται σε ένα μεταβαλλόμενο περιβάλλον”* (Margalef, 1963). Η δυναμική του φυτοπλαγκτού μιας θαλάσσιας περιοχής διαμορφώνεται από τη διαρκή αλληλεπίδραση ανάμεσα στις διακυμάνσεις των περιβαλλοντικών συνθηκών και τις ιδιότητες των εν λόγω οργανισμών. Τα περισσότερα είδη εξαρτώνται από τους θεμελιώδεις οικολογικούς παράγοντες που επηρεάζουν όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, δηλαδή φως, θερμοκρασία και παροχή των βασικών ανόργανων θρεπτικών, ενώ κάποια είδη (μειζότροφα) εμφανίζουν σύνθετες διατροφικές στρατηγικές.

Χαρακτηριστικό στοιχείο της οικολογίας του φυτοπλαγκτού αποτελούν οι παροδικές πληθυσμιακές εξάρσεις (“ανθίσεις”) ενός ή περισσότερων taxa, εποχικού ή μη χαρακτήρα. Αυτές οι επεισοδιακές συσσωρεύσεις βιομάζας εκδηλώνονται όταν συντρέχουν στον ίδιο χώρο και χρόνο οι προϋποθέσεις αύξησης, σε συνδυασμό με την ελαχιστοποίηση των διαφόρων παραγόντων απώλειας, όπως η καταβύθιση και η βόσκηση από ετερότροφους πλαγκτονικούς οργανισμούς. Τέτοιου είδους εξάρσεις εντάσσονται σε μια ευρύτερη ακολουθία αλλαγών στη σχετική επικράτηση των διαφόρων ειδών και ομάδων του φυτοπλαγκτού που ονομάζεται διαδοχή του φυτοπλαγκτού. Αν και ταχύτατη με απόλυτους όρους, η διαδοχή του φυτοπλαγκτού στην επιφάνεια των υδάτων εμφανίζει πολλές αναλογίες με τις διαδοχικές αλλαγές άλλων φυτών σε εντελώς διαφορετικά ενδιαιτήματα, αν ληφθούν υπόψη τα σχετικά μεγέθη και οι χρόνοι γενιάς των οργανισμών (Harris, 1986).

Το φαινόμενο των εποχικών κύκλων και της διαδοχής του φυτοπλαγκτού έχει μελετηθεί διεξοδικά σε μια μεγάλη ποικιλία ωκεάνιων, παράκτιων και λιμναίων οικοσυστημάτων, με καρπό την αναλυτική περιγραφή των βασικών οικολογικών γνωρισμάτων και παραλλαγών αυτού, αλλά και τη συνεχιζόμενη διαμάχη ως προς τη φύση των οικολογικών παραγόντων που το ελέγχουν

(Margalef, 1958, 1963, 1967; Smayda, 1980; Harris, 1986). Παρά τον αναμφίβολα καθοριστικό ρόλο του περιβάλλοντος, σε κάθε περίπτωση αναγνωρίζεται η ύπαρξη ενός ισχυρού στοιχείου αυτογενούς ελέγχου, αφού οι πληθυσμιακές αποκρίσεις στις μεταβολές των συνθηκών δεν είναι τυχαίες, αλλά περιορίζονται από τη φύση των οργανισμών που είναι πάντοτε παρόντες, ανεξαρτήτως των εκάστοτε διακυμάνσεων. Υπάρχει δηλαδή μια δεξαμενή ειδών που τροφοδοτεί τους διάφορους κύκλους και που, κατά την δόκιμη ορολογία του Margalef, εξασφαλίζει τη μεταφορά δομικής πληροφορίας (“*communication of structure*”) στο χρόνο. Αυτός ο “δομικός σκελετός” της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας συνίσταται από μια ποικιλία ομορτουμιστικών ειδών, που αυξάνονται μόνο υπό συγκεκριμένες συνθήκες και για σύντομες περιόδους, γεμίζοντας τους κενούς θώκους που προκύπτουν από τις περιβαλλοντικές αλλαγές και διαμορφώνοντας το χαρακτηριστικό πρότυπο διαδοχής του φυτοπλαγκτού.

## **1.2 Δυναμική του φυτοπλαγκτού στα εύκρατα oligοτροφικά οικοσυστήματα: κύκλοι διαδοχής και συνακόλουθες μεταβολές στα τροφικά πλέγματα.**

Στα εύκρατα oligοτροφικά οικοσυστήματα, δύο ισχυρά περιβαλλοντικά σήματα εποχικού χαρακτήρα, η διακύμανση της ηλιακής ακτινοβολίας και οι μεταβολές στη διαθεσιμότητα θρεπτικών στο επιφανειακό στρώμα, συνδυάζονται επιφέροντας έντονες εποχικές αλλαγές στην παραγωγικότητα, αφθονία και σύνθεση του φυτοπλαγκτού (Harris, 1986). Οι αλλαγές αυτές αντικατοπτρίζονται παράλληλα στη ροή ενέργειας και τη δομή των τροφικών πλεγμάτων.

Κάθε διαδοχή ξεκινά υπό περιβαλλοντικές συνθήκες ικανές να υποστηρίξουν ισχυρή αύξηση της συνολικής φυτοπλαγκτονικής βιομάζας (ή αφθονίας) μέσω νέας παραγωγής. Αυτή βασίζεται στην αξιοποίηση των αποθεμάτων θρεπτικών που μεταφέρονται στην εύρωτη ζώνη από μεγαλύτερα βάθη μετά από μια μακρά ή και σύντομη περίοδο έντονης κατακόρυφης ανάμειξης. Μόλις αποκατασταθούν ηπιότερες συνθήκες ανάδευσης στην επιφάνεια και εφόσον υπάρχει επάρκεια φωτός, την παροδική αφθονία πόρων εκμεταλλεύονται είδη *r*-στρατηγικής, κυρίως διάτομα μικρού μεγέθους (*Chaetoceros*, *Pseudonitzschia*, *Leptocylindrus*, *Skeletonema* κ.α.) και ίσως κάποια πολύ μικρά μαστιγωτά (Margalef, 1958). Πρόκειται για τα πλέον ομορτουμιστικά στοιχεία της βιοκοινωνίας, με κοινά χαρακτηριστικά τον υψηλό ενδογενή ρυθμό αύξησης (1-2 διαιρέσεις την ημέρα) και την υψηλή αναλογία κυτταρικής επιφάνειας προς όγκο. Τυπικό παράδειγμα αυτής της πρώτης φάσης της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής είναι η εαρινή άνθιση των διατόμων (*spring diatom bloom*), που παρατηρείται σε όλους τους τύπους των εύκρατων οικοσυστημάτων, με μεγάλες βέβαια διαβαθμίσεις ως προς την ένταση (ανάλογα με το βαθμό ευτροφισμού) και διαφοροποιήσεις ως προς το χρόνο εμφάνισης, τη διάρκεια, τα κυρίαρχα taxa κ.τ.λ. (βλ. ενδεικτικά Domingues *et al.*, 2005; Larsen *et al.*, 2004; Herbland *et al.*, 1998;

Broekhuizen *et al.*, 1998 ; Brunet *et al.*, 1996).

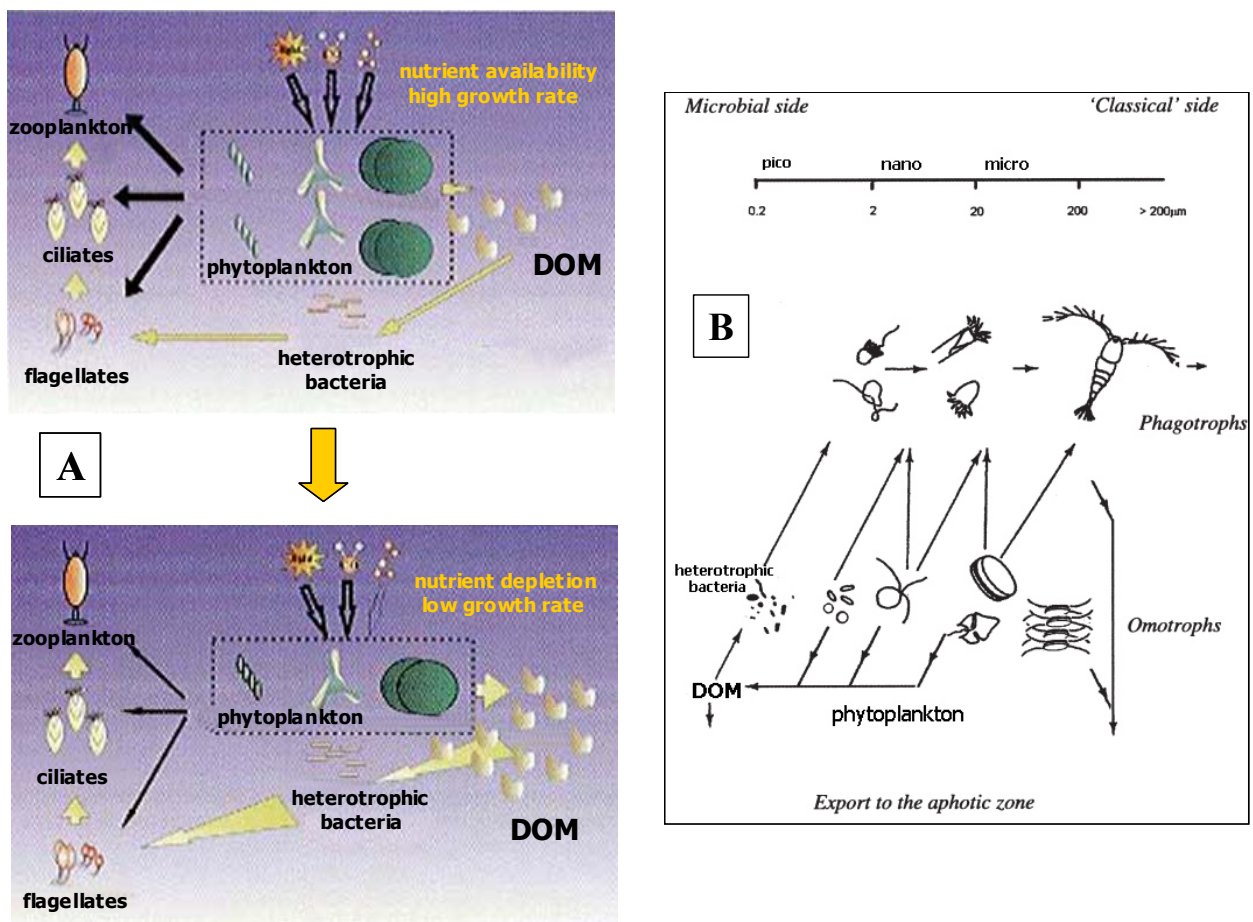
Στα ολιγοτροφικά οικοσυστήματα, η γρήγορη και εκτεταμένη αύξηση των διατόμων επιφέρει αναπόφευκτα τη δραστική μείωση των θρεπτικών στο επιφανειακό στρώμα. Ο περιορισμός των διαθέσιμων πόρων και η προοδευτική σταθεροποίηση της στήλης (περαιτέρω εξασθένηση της ανεμογενούς επιφανειακής ανάδευσης, αποκατάσταση εποχικού θερμοκλινούς κτλ) προωθούν την εξέλιξη της διαδοχής. Το συγκριτικό πλεονέκτημα περιέρχεται πλέον σε είδη με δυνατότητα ενεργητικής μετακίνησης (κολυμβητικές μορφές) και με μικρότερο ενδογενή ρυθμό αύξησης (*K*-στρατηγική), προσαρμοσμένα να αντεπεξέλθουν στις ιδιαίτερες προκλήσεις μιας στήλης στρωματοποιημένης και φτωχής σε θρεπτικά (Margalef, 1978). Τέτοιες ιδιότητες διαθέτουν τα δινομαστιγωτά σχετικά μεγάλου μεγέθους (*Ceratium*, *Protoperdinium*, *Gymnodinium*, *Dinophysis*, *Prorocentrum* κ.α.), η επικράτηση των οποίων εις βάρος των διατόμων (συνήθως μετά από μια σειρά ενδιάμεσων καταστάσεων) σηματοδοτεί και το τελικό στάδιο διαδοχής (Margalef, 1958). Στην πορεία αυτή, και για όσο βέβαια διαρκούν οι ευνοϊκές συνθήκες φωτός, μετεωρολογικά γεγονότα (καταιγίδες, ισχυροί άνεμοι κτλ) που προκαλούν νέα ανάμειξη μπορούν ανά πάσα στιγμή να εμπλουτίσουν ξανά την εύρωτη ζώνη με θρεπτικά, επαναφέροντας τη διαδοχή στην αρχική της φάση.

Αν και η διαδοχή του φυτοπλαγκτού αφορά κυρίως στις έντονες μεταβολές του νανο- και μικροφυτοπλαγκτού (2-20 και >20  $\mu\text{m}$  αντίστοιχα) τις οποίες περιγράψαμε, δεν πρέπει να παραβλέπουμε το γεγονός ότι στα ολιγοτροφικά οικοσυστήματα, το ποσοτικά επικρατέστερο και σχετικά σταθερότερο κλάσμα των πρωτογενών παραγωγών είναι το αυτότροφο πικοπλαγκτό (<2  $\mu\text{m}$ ) (Fogg, 1986; Hagstrom 1988; Ignatiades *et al.*, 2002). Πρόκειται για ένα μεικτό πληθυσμό πολύ μικρών φωτο-αυτότροφων, προκαρυωτικών ως επί το πλείστον κυττάρων (κυανοβακτήρια, προχλωροφύκη), άρτια προσαρμοσμένων σε συνθήκες χαμηλής συγκέντρωσης αλλά υψηλού ρυθμού ανακύκλωσης θρεπτικών. Συνεπώς, με την υποχώρηση της άνθισης αναμένεται και η αποκατάσταση του πικοπλαγκτού ως κυρίαρχης (σε βιομάζα και παραγωγικότητα) ομάδας της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας (Harris, 1986; Fenchel, 1988).

Η παραπάνω αλληλουχία των βιοκοινοτικών μεταβολών του φυτοπλαγκτού σχετίζεται με συγκεκριμένες και σαφείς τάσεις σε μια σειρά σημαντικών οικολογικών παραμέτρων. Η βιοποικιλότητα του φυτοπλαγκτού αγγίζει την ελάχιστη τιμή της σε περιόδους άνθισης, ως συνέπεια της επικράτησης ενός μικρού αριθμού ειδών, και αυξάνεται στη συνέχεια κατά την εξέλιξη της διαδοχής. Παράλληλα, η βόσκηση καθίσταται περισσότερο αποτελεσματική και επιλεκτική (στενότερη σύνδεση παραγωγής και κατανάλωσης) και μειώνεται η ροή ενέργειας ανά μονάδα βιομάζας (Margalef, 1958, 1963). Σε επίπεδο φυσιολογίας των πρωτογενών παραγωγών, ο έντονος περιορισμός των θρεπτικών ήδη από την αρχική φάση της διαδοχής οδηγεί σε μερική αποσύζευξη (*decoupling*) φωτοσύνθεσης και κυτταρικής αύξησης (Berman-Frank & Dubinsky,

1999), με την πλειονότητα των φωτοσυνθετικών προϊόντων (>60%) να απελευθερώνονται από το φυτοπλαγκτό με τη μορφή διαλυμένης οργανικής ύλης (*dissolved organic matter*, DOM). Ως γνωστόν, ένα μέρος της DOM στη συνέχεια επανέρχεται σε σωματιδιακή μορφή και διοχετεύεται σε ανώτερα τροφικά επίπεδα μέσω της δράσης των βακτηρίων και των μικρών ετερότροφων μαστιγοτών (βλ. ενδεικτικά Azam *et al.*, 1983; Fenchel, 1988; Sherr & Sherr, 1994).

Με όρους οικολογίας επομένως, η πρόοδος της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής σηματοδοτεί την εκτροπή της ροής ενέργειας και άνθρακα από την κλασική οδό της βόσκησης προς το μικροβιακό βρόχο (**εικόνα 1A**), ή αλλιώς τη μετατόπιση του κέντρο βάρους του “μεταβολισμού” του οικοσυστήματος από τη νέα παραγωγή προς την αναγεννώμενη (Berman-Frank & Dubinsky, 1999; Thingstad & Rassoulzadegan, 1995, 1999). Μετά από κάθε νέο επεισόδιο άνθισης, το ολιγοτροφικό οικοσύστημα μεταπίπτει και πάλι (μέσω της διαδοχής του φυτοπλαγκτού) στην τυπική του κατάσταση: ένα πολυεπίπεδο τροφικό δίκτυο (**εικόνα 1B**), θεμελιωμένο πάνω στη ροή άνθρακα και την ταχεία ανακύκλωση θρεπτικών μέσω του μικροβιακού πλέγματος, και δομημένο (ως προς τις τροφικές σχέσεις) με βάση την επιλεκτική κατά μέγεθος (*size-selective*) βόσκηση και θήρευση (Fenchel, 1988; Legendre & Rassoulzadegan, 1995).



**Εικόνα 1:** α) Μεταβολές στη ροή ενέργειας και άνθρακα στην εύρωτη ζώνη κατά την πρόοδο της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής σ' ένα ολιγοτροφικό οικοσύστημα (τροποποίηση από Berman-Frank & Dubinsky, 1999), β) Σχηματική αναπαράσταση του τυπικού τροφικού δικτύου σ' ένα ολιγοτροφικό οικοσύστημα (τροποποίηση από Fenchel, 1988).

### 1.3 Ο ρόλος του φυσικοχημικού περιβάλλοντος στον έλεγχο του φυτοπλαγκτού.

Εξετάζοντας την έννοια του περιοριστικού παράγοντα και το ρόλο των θρεπτικών σε ένα ολιγοτροφικό οικοσύστημα, οι Thingstad & Sakshaug (1990) διατείνονται ότι το φυτοπλαγκτό μπορεί να περιορίζεται από τη συγκέντρωση των θρεπτικών, αλλά ο βαθμός αυτού του περιορισμού ελέγχεται από πολλούς άλλους παράγοντες που ασκούν τη δράση τους διαμέσου των ποικίλων αλληλεπιδράσεων του συστήματος. Στο μοντέλο τους, ο “κάτωθεν” περιορισμός του ρυθμού αύξησης του φυτοπλαγκτού από την έλλειψη θρεπτικών ελέγχεται “άνωθεν” μέσω της βόσκησης και της ανακύκλωσης, “πλαγίως” μέσω του ανταγωνισμού και εξωγενώς μέσω των φυσικών διαδικασιών ανάμειξης. Με τη λογική αυτή, θα ήταν μάταιη και ενδεχομένως παραπλανητική οποιαδήποτε τακτική διχοτόμησης και μονομερούς εξέτασης του ελέγχου που ασκείται από μία εξ’ αυτών των κατευθύνσεων. Ο έλεγχος είναι μια ιδιότητα του συστήματος ως συνόλου και μόνο ως τέτοια μπορεί να γίνει πραγματικά κατανοητός.

Μολονότι μια τέτοια ολιστική θεώρηση αποτελεί αναμφίβολα την ιδανική οικολογική προσέγγιση, σπανίως είναι εφικτή στην πράξη σε πειραματικό επίπεδο. Στην περίπτωση μάλιστα του φυτοπλαγκτού, νομιμοποιούμαστε ως ένα βαθμό να στρέψουμε την προσοχή μας περισσότερο στο ρόλο των φυσικοχημικών συνθηκών, αφού ασχολούμαστε με οργανισμούς που:

α) Διαβιούν σε ένα ρευστό, εξαιρετικά ευμετάβλητο περιβάλλον, οι συχνές διακυμάνσεις του οποίου δεν επιτρέπουν την αποκατάσταση συνθηκών ισορροπίας (*steady state*) για χρονικό διάστημα ικανό ώστε να καταστούν σημαντικοί παράγοντες, όπως ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός και άλλες βιοτικές αλληλεπιδράσεις (Harris, 1986).

β) Παρά τις όποιες προσαρμογές τους για, μερικό έστω, έλεγχο της θέσης τους στη στήλη (ρύθμιση της ενδοκυττάριας πυκνότητας και μορφολογικές προσαρμογές τα διάτομα, ενεργητική μετακίνηση τα μαστιγωτά), η πρόσβασή τους στους απαραίτητους πόρους και κυρίως στο φως εξαρτάται σχεδόν αποκλειστικά από τις κινήσεις των υδάτινων μαζών και τις σχετιζόμενες με αυτές φυσικές διεργασίες (Margalef, 1978).

Όπως έχει ήδη διαφανεί από τα προηγούμενα (βλ. ενότητα 1.2), κυρίαρχος παράγοντας για τον έλεγχο τόσο της έναρξης (άνθισης) όσο και της προόδου της διαδοχής του φυτοπλαγκτού είναι ο βαθμός κάθετης ανάμειξης της στήλης (Margalef, 1978). Αυτός καθορίζει, σε συνδυασμό με τον εποχικό κύκλο του φωτός, τη μέση ηλιακή ακτινοβολία στην οποία εκτίθεται το φυτοπλαγκτό της επιφανειακής ζώνης ανάμειξης. Όταν η μέση προσλαμβανόμενη ακτινοβολία παραμένει για ένα ικανό χρονικό διάστημα (μερικούς χρόνους γενιάς) σε επίπεδα τέτοια ώστε η φωτοσυνθετική παραγωγή να υπερβαίνει το σύνολο των απωλειών (αναπνοή, θήρευση, καταβύθιση κ.α.), τότε σημειώνεται αύξηση του φυτοπλαγκτού (Smetacek & Passow, 1990). Αυτό συμβαίνει σε συνθήκες ήπιας επιφανειακής ανάδευσης και υψηλής ημερήσιας προσπίπτουσας ακτινοβολίας, όπου ακόμη

και παθητικά (μη κολυμβητικά) κύτταρα παραμένουν τον περισσότερο χρόνο εντός των ορίων της εύρωτης ζώνης. Η ισχυρή κάθετη ανάμειξη εμπλουτίζει την επιφάνεια με θρεπτικά αλλά και παρασύρει αρκετά βαθιά μεγάλο μέρος του πληθυσμού, παρατείνοντας την παραμονή εκτός εύρωτης ζώνης. Τέλος, η στρωματοποίηση της στήλης αποτρέπει την ανανέωση των θρεπτικών από μεγαλύτερα βάθη και εντείνει τις απώλειες λόγω καταβύθισης, ευνοώντας έτσι τις κολυμβητικές μορφές.

Τον παραπάνω μηχανισμό διατύπωσε σε μαθηματική μορφή ο Sverdrup (1953), το μοντέλο του οποίου για τον υπολογισμό του κρίσιμου βάθους ανάμειξης (όπου η παραγωγή ισούται με τις απώλειες) αποτελεί το πιο διαδεδομένο και μακροβιότερο μοντέλο ελέγχου του φυτοπλαγκτού (εν προκειμένω της έναρξης της άνθισης) από το φυσικό περιβάλλον. Παρά τις σημαντικές αδυναμίες και τις εξωπραγματικές για φυσικά συστήματα παραδοχές του (Smetacek & Passow, 1990), η γενική λογική του είναι στέρεα και οι προβλέψεις του σε αρκετές περιπτώσεις (μετά από κατάλληλη τροποποίηση των παραμέτρων του ή άλλες βελτιώσεις) συμφωνούν ικανοποιητικά με τα πειραματικά δεδομένα από ποικίλα συστήματα (Nelson & Smith, 1991; Mei *et al.*, 2002).

Έχει επίσης προταθεί ότι η τυρβώδης ανάμειξη μπορεί υπό προϋποθέσεις να επισπεύσει την υποχώρηση της άνθισης των διατόμων και τη μετάβαση στο επόμενο στάδιο διαδοχής. Σε ευτροφικά παράκτια οικοσυστήματα με πολύ υψηλές πυκνότητες διατόμων σε περίοδο άνθισης, η εκ νέου παροδική ενίσχυση της ανάμειξης επιταχύνει τη συγκόλληση των διατόμων και τη κατακρήμνισή τους με τη μορφή συσσωμάτων (*marine snow*), προωθώντας έτσι την εξέλιξη της διαδοχής (Tiselius & Kuylenstierna, 1996).

Ο βαθμός ανάμειξης της στήλης σε ένα οικοσύστημα μπορεί να επηρεάζεται από μια πληθώρα φυσικών φαινομένων, όπως οι τοπικές μετεωρολογικές συνθήκες (άνεμοι), η υδρογραφία (αναβλύσεις, ρεύματα, ποτάμιες εισροές κ.τ.λ.), αλλά και ατμοσφαιρικές ή ωκεανογραφικές διεργασίες μεγαλύτερης κλίμακας. Αυτός είναι και ο λόγος που σε ένα μεγάλο αριθμό εργασιών διαπιστώνεται συσχέτιση της δυναμικής και της δομής του φυτοπλαγκτού με ένα ευρύ φάσμα φυσικών διεργασιών, όπως:

α) η ταχύτητα του ανέμου (Χαραλάμπους *et al.*, 2006)

β) η μέσης κλίμακας κατακόρυφη ωκεάνια κίνηση, κοινό χαρακτηριστικό των δινών και των ασταθών μετώπων (Rodriguez *et al.*, 2001)

γ) η κατακόρυφη μεταφορά (*convection*) που συνδέεται με το σχηματισμό πυκνού βαθιού νερού, κάτι που παρατηρήθηκε στη νότιο Αδριατική (Gacic *et al.*, 2002)

δ) οι ωκεάνιες διεργασίες μέσης κλίμακας σε συνδυασμό με υψηλόσυχνες ατμοσφαιρικές διακυμάνσεις στη βορειοδυτική Μεσόγειο (Levy *et al.*, 2000)

ε) οι ισχυρές επεισοδιακές εισροές γλυκού νερού και οι καταγίδες σε ένα φιορδ με σταθερή στρωμάτωση αλατότητας (Goebel, 2005).



Πλην της κάθετης ανάμειξης και της εισερχόμενης ηλιακής ακτινοβολίας, οι συγκεντρώσεις και η αναλογία των ανόργανων θρεπτικών, η θερμοκρασία και η αλατότητα συμπληρώνουν την προφανή ομάδα των περιβαλλοντικών παραμέτρων που επηρεάζουν την παραγωγικότητα και τη δυναμική του φυτοπλαγκτού, ενώ δεν αποκλείεται και πιθανός ρόλος άλλων, λιγότερο αυτονόητων, ή έμμεσα επιδρώντων παραγόντων (Harrison & Turpin, 1982). Ο καθένας από αυτούς τους περιβαλλοντικούς παράγοντες εμφανίζει διακυμάνσεις σε διάφορες κλίμακες χρόνου, οι οποίες επενεργούν σε έναν ή περισσότερους φυσιολογικούς μηχανισμούς των κυττάρων, προκαλώντας λειτουργικές αποκρίσεις και προσαρμογές σε αντίστοιχες κάθε φορά χρονικές κλίμακες (Harris, 1986). Χωρίς να υπεισέλθουμε σε βιοχημικές λεπτομέρειες, μπορούμε επιγραμματικά να αναφέρουμε ότι:

α) Η ανάμειξη της στήλης επιδρά (εμμέσως) στο συνολικό ενεργειακό ισοζύγιο των πρωτογενών παραγωγών, δηλαδή τη συνισταμένη πολλών μεταβολικών αλλά και οικολογικών διαδικασιών.

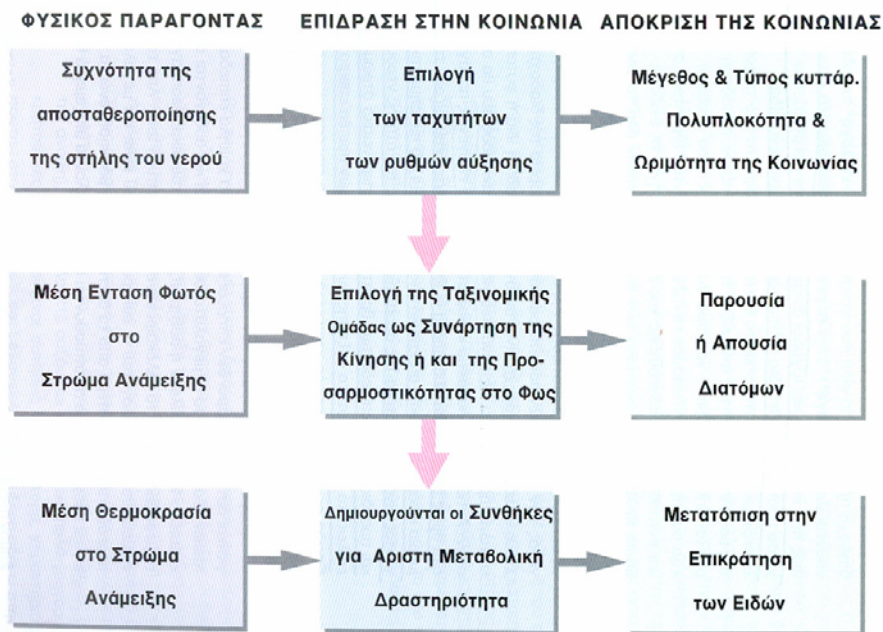
β) Η ηλιακή ακτινοβολία επηρεάζει το φωτοσυνθετικό μηχανισμό, επάγοντας λεπτές ρυθμίσεις και ποικίλες αποκρίσεις (φωτοπροσαρμογή των ενδοκυτταρικών επιπέδων χρωστικών, φωτοενεργοποίηση, φωτοπροστασία, φωτοαναστολή; MacIntyre *et al.*, 2000; Falkowski & Raven, 1997).

γ) Τα θρεπτικά επιδρούν μέσω των μεμβρανικών μηχανισμών ενεργητικής μεταφοράς και των μεταβολικών διεργασιών σύζευξης με τη φωτοσύνθεση και την κυτταρική αύξηση (Harris, 1986; Legendre & Rassoulzadegan, 1995).

δ) Η θερμοκρασία, και ενδεχομένως η αλατότητα, καθορίζουν το μέγιστο (ενδογενή) ρυθμό αύξησης σε συνθήκες κορεσμού, μέσω της επίδρασης στο ρυθμό της φωτοσύνθεσης, της πρόσληψης θρεπτικών, της αναπνοής και άλλων μεταβολικών διαδικασιών. Αν και οι περισσότεροι φυτοπλαγκτονικοί οργανισμοί είναι αρκετά ευρύθερμοι (και ευρύαλοι), το επίπεδο της θερμοκρασίας μπορεί να αποβεί κρίσιμο για τη σύνθεση της βιοκοινωνίας τόσο σε πειραματικές όσο και σε φυσικές συνθήκες υψηλής αφθονίας και έντονου ανταγωνισμού (Harrison & Turpin, 1982; Levasseur *et al.*, 1984).

Πρέπει τέλος να τονιστεί ότι η εκτίμηση της σχετικής σημασίας και της ακριβούς επίδρασης του κάθε επιμέρους περιβαλλοντικού παράγοντα στη δομή και δυναμική του φυτοπλαγκτού παρουσιάζει ιδιαίτερη δυσκολία, λόγω και της έντονης μεταξύ τους αλληλεπίδρασης. Για παράδειγμα, η ακτινοβολία σχετίζεται με τη θερμοκρασία και οι δυο τους με τη στρωμάτωση της στήλης. Μια ενδιαφέρουσα άποψη διαμορφώθηκε από τους Levasseur *et al.* (1984), μετά από αναλυτική μελέτη ενός εκβολικού συστήματος με διαρκή αφθονία θρεπτικών, και από τους Harrison & Turpin (1982), μετά από ανασκόπηση των αποτελεσμάτων διαφόρων πειραμάτων σε ελεγχόμενα πειραματικά έγκλειστα. Στις εργασίες αυτές προτείνεται μια ιεραρχική μορφή ελέγχου

της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής από το φυσικοχημικό περιβάλλον. Οι επιμέρους παράγοντες χωρίζονται σε ομάδες, κάθε μια από τις οποίες επιδρά σε διαφορετικό δομικό επίπεδο της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας (**εικ. 2**).



**Εικόνα 2:** Ιεραρχικός έλεγχος της διαδοχής του φυτοπλαγκτού από το φυσικοχημικό περιβάλλον (προσαρμογή από Levasseur et al., 1984)

## 1.4 Στόχοι της εργασίας

Η μεγάλη πλειοψηφία των παράκτιων μελετών της παραγωγικότητας και δυναμικής του φυτοπλαγκτού έχουν διεξαχθεί σε οικοσυστήματα που υπόκεινται σε έντονες ανθρωπογενείς διαταραχές ή που παρουσιάζουν αυξημένο ενδιαφέρον εξαιτίας κάποιων ιδιαίτερων υδροδυναμικών χαρακτηριστικών, όπως για παράδειγμα περιοχές αναβλύσεων, μεταβατικά και εκβολικά συστήματα, κλειστές λεκάνες με ισχυρές εισροές γλυκών υδάτων κ.α. Τέτοιου είδους περιβάλλοντα ρέπουν κατά κανόνα προς τον ευτροφισμό και οπωσδήποτε διαφέρουν σημαντικά ως προς τις φυσικοχημικές συνθήκες, τη δεξαμενή ειδών και τη διαδοχή του φυτοπλαγκτού από ένα ολιγοτροφικό παράκτιο οικοσύστημα χωρίς έντονες χερσογενείς επιδράσεις. Τέτοια συστήματα υπάρχουν κατά πάσα πιθανότητα αρκετά στην ισχυρά ολιγοτροφική περιοχή της Ανατολικής Μεσογείου και ειδικότερα στις ακτές των νησιών του Νοτίου Αιγαίου (της Κρήτης συμπεριλαμβανομένης).

Σύμφωνα με όσα προηγήθηκαν (βλ. ενότητες 1.2 & 1.3), θα είχε εξαιρετικό ενδιαφέρον η μελέτη της δυναμικής και παραγωγικότητας του φυτοπλαγκτού σε σχέση με τις φυσικοχημικές συνθήκες σε ένα περιβάλλον που συνδυάζει τα σχεδόν πελαγικά επίπεδα θρεπτικών με: α) τον παράκτιο χαρακτήρα (έντονος υδροδυναμισμός εξαιτίας της επίδρασης της παράκτιας



μορφολογίας, υψηλότερη μεταβλητότητα και χαμηλότερη προβλεψιμότητα λόγω μεγαλύτερης πιθανότητας εξωγενών επιδράσεων), β) το μικρό βάθος (τόσο ώστε η εύρωτη ζώνη να εκτείνεται σχεδόν σε όλη τη στήλη, γεγονός που *αμβλύνει την επίδραση της κάθετης ανάμειξης*) και γ) το μεσογειακό κλίμα (υψηλή ηλιοφάνεια και γενικά ήπιες συνθήκες κατά την εαρινή περίοδο). Στο πλαίσιο της παρούσας εργασίας, εντοπίστηκε μια παράκτια περιοχή η οποία αναμενόταν (με βάση τις διαθέσιμες ενδείξεις) να πληροί τα παραπάνω χαρακτηριστικά. Στην περιοχή αυτή επιλέχθηκε ένας σταθμός πλησίον της ακτής με βάθος <60 m, στον οποίο διενεργήθηκε μια σειρά δειγματοληψιών και επιτόπιων μετρήσεων κατά τη διάρκεια της εαρινής περιόδου με τον εξής διττό στόχο:

α) Την καταγραφή (με όσο το δυνατόν μεγαλύτερη συχνότητα) της δομής, αφθονίας και παραγωγικότητας του φυτοπλαγκτού και παράλληλα των μεταβολών μιας σειράς καιρίων φυσικοχημικών παραμέτρων, με σκοπό: *i) την επιβεβαίωση του ολιγοτροφικού χαρακτήρα του συστήματος, ii) την αντιπαραβολή του όποιου προτύπου τυχόν αναδειχθεί με το τυπικό πρότυπο της εαρινής φυτοπλαγκτονικής διαδοχής στα εύκρατα πελαγικά οικοσυστήματα. Ουσιαστικά, πρόκειται για τον έλεγχο της εξής υποθέσεως: ένα ολιγοτροφικό παράκτιο σύστημα θα εμφανίζει πρότυπο φυτοπλαγκτονικής διαδοχής ανάλογο με εκείνο ενός πελαγικού οικοσυστήματος, πιθανόν με κάποιες διαφορές οφειλόμενες στο μικρό βάθος ή άλλες ιδιαιτερότητες του παράκτιου περιβάλλοντος.*

β) Τη διερεύνηση, με τη βοήθεια κατάλληλων στατιστικών αναλύσεων, του ρόλου του αβιοτικού περιβάλλοντος στις παρατηρούμενες μεταβολές του φυτοπλαγκτού. Πιο συγκεκριμένα, η αναλυτική στρατηγική που εφαρμόστηκε σκόπευε στην ανάδειξη κρίσιμων φυσικοχημικών παραμέτρων που εξηγούν (ερμηνεύουν) τις διακυμάνσεις της δομής και παραγωγικότητας του φυτοπλαγκτού. Η μελέτη πραγματοποιήθηκε κατά τη διάρκεια της άνοιξης, ακριβώς γιατί τότε αναμένεται να μεγιστοποιηθεί το εύρος και η συχνότητα των διακυμάνσεων των εξεταζόμενων παραμέτρων, γεγονός που διευκολύνει την ανίχνευση πιθανών συσχετίσεων.

Στο δεύτερο σκέλος του παραπάνω στόχου εντάσσεται και ο έλεγχος της υπόθεσης του περιοριστικού ρόλου του φωσφόρου, που αποτελεί ως γνωστόν κεντρικό ζήτημα της οικολογίας της Ανατολικής Μεσογείου τις τελευταίες δύο δεκαετίες (βλ. ενδεικτικά Krom *et al.*, 1991; Zohary & Robarts, 1998; Thingstad *et al.*, 2005).

## *Υλικά και μέθοδοι*

## 2.1. Περιοχή μελέτης

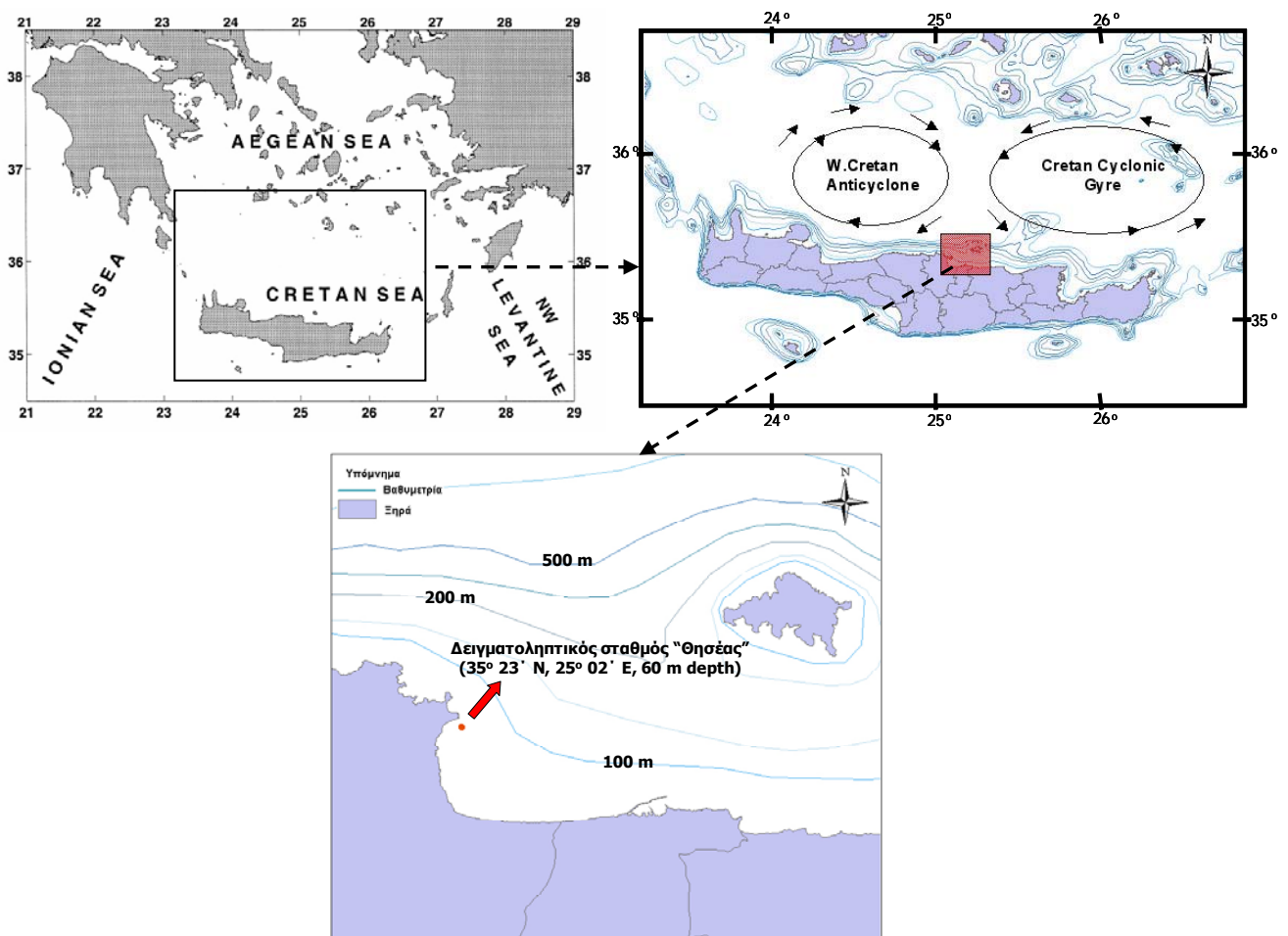
Το Κρητικό Πέλαγος είναι το νοτιότερο, βαθύτερο (με βάθη που στα ανατολικά ξεπερνούν τα 2000 m) και μεγαλύτερο σε όγκο τμήμα του Αιγαίου Πελάγους. Περιστοιχίζεται από το κατά πολύ ρηχότερο (<200 m) πλάτωμα των Κυκλάδων στα βόρεια και τη βόρεια ακτογραμμή της Κρήτης στα νότια, ενώ συνδέεται με τη Λεβαντίνη και το Ιόνιο μέσω των ανατολικών και δυτικών στενών του Κρητικού Τόξου αντίστοιχα (**εικόνα 1Α**). Οι υδρογραφικές μελέτες που έχουν γίνει στην περιοχή μέχρι σήμερα συνηγορούν ότι το Κρητικό Πέλαγος διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη θερμοαλατική κυκλοφορία του ευρύτερου χώρου της Ανατολικής Μεσογείου, χάρη στην έντονη υδροδυναμική του δραστηριότητα και τις διαδικασίες σχηματισμού πυκνών βαθέων υδάτινων μαζών (Theocharis *et al.*, 1993; Roether *et al.*, 1996).

Βασικό και σχετικά σταθερό στοιχείο της κυκλοφορίας του κεντρικού Κρητικού Πελάγους (**εικόνα 1Β**) είναι ένα μέσης κλίμακας διπολικό γεωστροφικό σύστημα, αποτελούμενο από ένα αντικυκλώνα στη δυτική πλευρά και ένα κυκλώνα στην ανατολική (Theocharis *et al.*, 1999). Οι δύο αυτές δίνες φθάνουν σε βάθος >400 m και παρατηρούνται καθ' όλη τη διάρκεια του έτους, με κάποιες εποχικές διακυμάνσεις στην ένταση (μέγιστη το καλοκαίρι και ελάχιστη το χειμώνα) και μικρές μόνο μεταβολές ως προς τη θέση τους. Η συνδυασμένη δράση του κυκλώνα και του αντικυκλώνα του κεντρικού Κρητικού Πελάγους παράγει μια καθαρή ροή νότιας κατεύθυνσης, προς τη κεντρική βόρεια ακτή της Κρήτης και τον κόλπο του Ηρακλείου (Georgopoulos *et al.*, 2000; Tselepides *et al.*, 2000).

Η περιοχή μελέτης εντοπίζεται στο βορειοδυτικό άκρο του κόλπου του Ηρακλείου, κοντά στο ακρωτήρι Παναγίτσα (**εικόνα 1Γ**). Ένας σημαντικός όγκος δεδομένων σχετικά με τα φυσικοχημικά και βιολογικά χαρακτηριστικά της υδάτινης στήλης στην ευρύτερη πελαγική περιοχή που περιστοιχίζει την κεντρική βόρεια ακτογραμμή της Κρήτης και τον κόλπο του Ηρακλείου, συγκεντρώθηκε στο πλαίσιο του προγράμματος CINCS (Pelagic–benthic Coupling IN the oligotrophic Cretan Sea) (Tselepides *et al.*, 2000; Georgopoulos *et al.*, 2000; Psarra *et al.*, 2000; Van Wambeke *et al.*, 2000). Όσον αφορά στο εσωτερικό του κόλπου του Ηρακλείου, οι αναλυτικότερες μέχρι σήμερα πληροφορίες σχετικά με τον υδροδυναμισμό, τη γεωλογία και βασικές περιβαλλοντικές παραμέτρους συλλέχθηκαν στο πλαίσιο του προγράμματος “Ωκεανογραφική και Περιβαλλοντική Μελέτη της θαλάσσιας περιοχής του κόλπου του Ηρακλείου” (Ντούνας και Παπαδοπούλου, 1993).

Σύμφωνα με τα πορίσματα της μελέτης αυτής, η γενικότερη θαλάσσια περιοχή του κόλπου μπορεί ανεπιφύλακτα να χαρακτηριστεί ως ολιγοτροφική, αφού οι συγκεντρώσεις θρεπτικών αλάτων και χλωροφυλλών διατηρούνται σε γενικές γραμμές σε χαμηλά επίπεδα καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου και είναι μάλιστα συγκρίσιμες με αντίστοιχες περιοχών ανοικτής θάλασσας. Στο εσωτερικό

του κόλπου, και ιδίως κοντά στις ακτές, η Βόρεια – Νότια συνιστώσα της ρευματικής κίνησης είναι σχεδόν αμελητέα. Λόγω του προσανατολισμού της ακτογραμμής, η ροή παρατηρείται πρωτίστως κατά τη διεύθυνση Ανατολή – Δύση, με ρεύματα σχετικά μικρής έντασης και χωρίς κάποια εμφανή εποχική μεταβλητότητα. Έντονη εποχικότητα επιδεικνύει αντίθετα το τοπικό πεδίο ανέμων, το οποίο πάντως δε μπορεί να συνδεθεί άμεσα με την κυκλοφορία στον κόλπο του Ηρακλείου. Όσον αφορά στα γεωλογικά χαρακτηριστικά του πυθμένα, η κατανομή των επιφανειακών ιζημάτων παρουσιάζει την κλασική διαβάθμιση από αδρά ιζήματα κοντά στην ακτή προς λεπτότερα στα βαθύτερα, όπως συνήθως συμβαίνει στα μεσογειακά παράκτια συστήματα με εκτεθειμένες στην κυματική δράση ακτές. Ο σταθμός δειγματοληψίας (**εικόνα 1Γ**) βρίσκεται πάνω από πυθμένα μαλακού υποστρώματος, στη ζώνη της ιλύος (50-100% ιλύς, 0-50% άμμος).



**Εικόνα 1:** α) Το Κρητικό Πέλαγος και οι γειτονικές θάλασσες, β) Η κεντρική περιοχή του Κρητικού Πελάγους με τα κύρια στοιχεία κυκλοφορίας (από Theocharis et al., 1999), γ) Η θέση δειγματοληψίας στον κόλπο του Ηρακλείου.

## 2.2. Δειγματοληπτική στρατηγική

Διενεργήθηκαν οκτώ συνολικά δειγματοληψίες από τα τέλη Φεβρουαρίου μέχρι τα μέσα Ιουνίου 2005 (**πίνακας 1**) σε σταθμό βάθους 60 m και απόστασης από την ακτή περίπου 200 m (**εικ. 1Γ**). Σε κάθε δειγματοληψία καταγράφηκαν βασικές φυσικές παράμετροι της υδάτινης

στήλης, μετρήθηκε η ημερήσια προσπίπτουσα ηλιακή ακτινοβολία, έγινε συλλογή δειγμάτων νερού με φιάλες Niskin<sup>®</sup> 5 l από πέντε διαφορετικά βάθη της εύφωτης ζώνης για χημικές και βιοκοινοτικές αναλύσεις και τέλος εκτελέστηκε επιτόπιο (*in situ*) πείραμα μέτρησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Εξάιρεση αποτελεί η πρώτη, δοκιμαστικού χαρακτήρα δειγματοληψία (*TEST*), η οποία περιορίστηκε σε καταγραφή των φυσικών παραμέτρων και σε συλλογή δειγμάτων για μικροσκοπική ανάλυση του φυτοπλαγκτού. Για τις δειγματοληψίες χρησιμοποιήθηκε ειδικά εξοπλισμένο φουσκωτό σκάφος (OLYMPIC 525) με κινητήρα MARINER 100 ίππων.

**Πίνακας 1:** Κωδικά ονόματα και ημερομηνίες δειγματοληψιών, με τα αντίστοιχα βάθη συλλογής δειγμάτων.

Κωδικός δειγματοληψίας	Ημερομηνία	Δειγματοληπτικά βάθη (m)
TEST	24/2/05	5,10,20,40
THE 1	6/3/05	2,5,10,20,40
THE 2	20/3/05	2,5,10,20,40
THE 3	27/3/05	2,5,10,20,40
THE 4	9/4/05	2,5,10,20,40
THE 5	24/4/05	2,5,10,20,40
THE 6	14/5/05	2,5,10,20,40
THE 7	18/6/05	2,5,10,20,40

Ο συνολικός αριθμός, η συχνότητα και οι συγκεκριμένες ημερομηνίες των δειγματοληψιών προέκυψαν από τις υπάρχουσες τεχνικές, οικονομικές και επιχειρησιακές δυνατότητες, σε συνδυασμό με μετεωρολογικά κριτήρια και πληροφορίες από προγενέστερες μελέτες του φυτοπλαγκτού και της πρωτογενούς παραγωγικότητας στην ευρύτερη

περιοχή. Σε γενικές γραμμές, στις περισσότερες περιπτώσεις προτιμήθηκαν, για ευνόητους λόγους, ημέρες με αίθριο καιρό και άπνοια ή ασθενείς ανέμους, ενώ μεγαλύτερη δειγματοληπτική συχνότητα (ανά 7-15 μέρες) τηρήθηκε κατά το δίμηνο Μαρτίου – Απριλίου, περίοδο κατά την οποία, σύμφωνα με προηγούμενα αποτελέσματα (Psarra *et al.*, 2000), αναμενόταν η εμφάνιση της ανοιξιάτικης φυτοπλαγκτονικής άνθισης.

### 2.3. Μέτρηση φυσικών παραμέτρων

Ελήφθησαν κατακόρυφα προφίλ (0-50 m) θερμοκρασίας, αλατότητας, φθορισμού και ακτινοβολίας PAR (*Photosynthetically Available Radiation, 400 – 700 nm*) με σύστημα CTD (*Conductivity – Temperature – Depth profiler*) τύπου SBE-19 (Sea-Bird Electronics), το οποίο διαθέτει προσαρτημένο συλλέκτη ακτινοβολίας PAR. Η συλλογή δεδομένων γινόταν ανά 1 m βάθους, τόσο κατά την κάθοδο όσο και κατά την άνοδο της συσκευής. Η επεξεργασία των δεδομένων του CTD για την κατασκευή των προφίλ έγινε με το λογισμικό SBE Data Processing. Επιπλέον, σε κάθε δειγματοληψία καταγραφόταν καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας (με συχνότητα 1 min) η προσπίπτουσα (επιφανειακή) ακτινοβολία PAR με φωτόμετρο επιφανείας (PAR sensor JYP-1000), τοποθετημένο σε ελεύθερο από σκιάσεις σημείο της ακτής πλησίον του σταθμού δειγματοληψίας.

## 2.4. Χημικές αναλύσεις

Οι χημικές αναλύσεις περιλάμβαναν τον προσδιορισμό των συγκεντρώσεων των βασικών θρεπτικών αλάτων (φωσφορικών, νιτρικών, νιτρωδών, αμμωνιακών και πυριτικών) καθώς και της χλωροφύλλης-*a* και των φαιοχρωστικών.

Για τη μέτρηση των θρεπτικών αλάτων, ελήφθησαν δείγματα νερού σε φιάλες πολυαιθυλενίου 100 ml και αποθηκεύτηκαν στους  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Για την διεξαγωγή των εργαστηριακών αναλύσεων, τα δείγματα πρώτα ξεπάγωναν σε υδατόλουτρο  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  και στη συνέχεια φιλτράρονταν υπό χαμηλή πίεση ( $<100\text{ mmHg}$ ) με Whatman GF/F φίλτρο ( $\varnothing\ 47\text{ mm}$ ) για την απομάκρυνση των αιωρούμενων σωματιδίων και την αποφυγή φωτομετρικών σφαλμάτων λόγω σκέδασης. Τα νιτρικά ( $\text{NO}_3^-$ ), νιτρώδη ( $\text{NO}_2^-$ ), φωσφορικά ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) και πυριτικά  $[\text{Si}(\text{OH})_4]$  προσδιορίστηκαν με τις standard μεθόδους που περιγράφονται από τους Strickland & Parsons (1972), ενώ τα αμμωνιακά ( $\text{NH}_4^+$ ) με τη βελτιωμένη μέθοδο των Ivancic & Degobbis (1984).

Η χλωροφύλλη-*a* (chl-*a*) και οι φαιοχρωστικές αναλύθηκαν σε 2 κλάσματα μεγέθους, το πικοπλαγκτό ( $0.2 - 2.0\ \mu\text{m}$ ) και το άθροισμα νανο- και μικροπλαγκτού ( $>2.0\ \mu\text{m}$ ). Για το σκοπό αυτό, δείγματα νερού όγκου 0,5 και 0,75 l διηθούνταν υπό χαμηλή πίεση ( $< 100\text{ mmHg}$ ) με πολυκαρβονικά φίλτρα (Millipore<sup>®</sup>,  $\varnothing\ 47\text{ mm}$ ) μεγέθους πόρων 0.2 και 2.0  $\mu\text{m}$  αντίστοιχα. Από τη δειγματοληψία *THE4* και έπειτα μετρήθηκε ένα επιπλέον κλάσμα ( $>10\ \mu\text{m}$ ), με διήθηση 1 l νερού με πολυκαρβονικό φίλτρο αντιστοίχου μεγέθους πόρου. Σε κάθε περίπτωση, τα φίλτρα εγκλείονταν στη συνέχεια σε φύλλο αλουμινίου και αποθηκεύονταν αμέσως στο σκοτάδι στους  $-22\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν με την φθορισμομετρική μέθοδο (Yentsch & Menzel, 1963) μετά από εκχύλιση σε ακετόνη 90% και με χρήση φθορισμομέτρου TURNER 112.

## 2.5. Μικροσκοπική ανάλυση φυτοπλαγκτού

Πραγματοποιήθηκε ποσοτική και ποιοτική ανάλυση του φυτοπλαγκτού με τη μέθοδο του ανάστροφου μικροσκοπίου (Utermöhl, 1958). Τα δείγματα συντηρούνταν σε φιάλη πολυαιθυλενίου με άμεση προσθήκη αλκαλικού διαλύματος Lugol και αποθήκευση στο σκοτάδι στους  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Για τη μικροσκοπική παρατήρηση, χρησιμοποιούνταν υποδείγματα 100 ml από κάθε δείγμα μετά από χρόνο καθίζησης 48 h. Οι αναλύσεις (καταμέτρηση των φυτοπλαγκτονικών κυττάρων και αναγνώριση μέχρι της κατώτερης δυνατής κατά περίπτωση ταξινομικής βαθμίδας) επικεντρώθηκαν αποκλειστικά στις ομάδες των διατόμων, των δινομαστιγιωτών ( $> 5\ \mu\text{m}$ ) και των κοκκολιθοφόρων ( $> 5\ \mu\text{m}$ ), που στα συγκεκριμένα δείγματα αντιπροσώπευαν το μεγαλύτερο μέρος του νανο- ( $2 - 20\ \mu\text{m}$ ) και σχεδόν το σύνολο του μικρο-φυτοπλαγκτού ( $20 - 200\ \mu\text{m}$ ). Αν και πολυάριθμα σε ορισμένες περιπτώσεις, εξαιρέθηκαν τα κύτταρα των υπολοίπων ομάδων μαστιγιωτών που, κυρίως λόγω μικρού μεγέθους (στη συντριπτική τους πλειοψηφία  $< 5\ \mu\text{m}$ ), ήταν αδύνατο να

αναγνωριστούν και να ποσοτικοποιηθούν με ακρίβεια με τη μέθοδο αυτή.

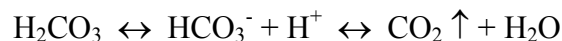
Η βιοποικιλότητα προσδιορίστηκε με το δείκτη ταξινομικής ποικιλότητας (*taxonomic diversity index*, Δ) ο οποίος υπερέρχει σε πληροφορία του δείκτη Shannon, καθώς ενσωματώνει ως επιπλέον στοιχείο και την ταξινομική απόσταση των διαφόρων taxa (Warwick & Clarke, 1995).

## 2.6. Μέτρηση πρωτογενούς παραγωγικότητας

Η πρωτογενής παραγωγικότητα (*Primary Productivity*, PP) μετρήθηκε με επιτόπια (*in situ*) πειράματα προσδιορισμού του ρυθμού φωτοσυνθετικής δέσμευσης CO<sub>2</sub> με την μέθοδο του ραδιοϊσοτόπου <sup>14</sup>C (Strickland & Parsons, 1972, τροποποίηση από Steemann – Nielsen, 1952). Γενικά, οι αλλαγές της συγκέντρωσης του ανόργανου άνθρακα σε ένα δείγμα νερού υπό την επίδραση των διαφόρων βιολογικών διεργασιών (φωτοσύνθεση, αναπνοή κ.τ.λ.) είναι πολύ μικρές. Με την προσθήκη όμως ραδιενεργού άνθρακα (με τη μορφή ανθρακικού νατρίου), η πρόσληψη CO<sub>2</sub> από το φυτοπλαγκτό μπορεί να υπολογιστεί με βαθμό ευαισθησίας που αγγίζει το 0,01 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> και υπερβαίνει κατά πολύ εκείνον της μεθόδου των μεταβολών του διαλυμένου οξυγόνου (περίπου 2 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>). Για το λόγο αυτό, η μέθοδος του ραδιοϊσοτόπου <sup>14</sup>C είναι η μόνη κατάλληλη για την εκτίμηση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε ολιγοτροφικά υδάτινα περιβάλλοντα (π.χ. ανοικτά ωκεάνια ύδατα) και, παρά τις αμφιβολίες που υπεισέρχονται ως προς την ερμηνεία των αποτελεσμάτων (βλ. παρατήρηση 1), θεωρείται γενικά αποδεκτό ότι με την εν λόγω τεχνική λαμβάνονται μετρήσεις που προσεγγίζουν ικανοποιητικά την καθαρή φωτοσύνθεση (= ολική φωτοσύνθεση - αναπνοή - φωτοαναπνοή - έκκριση οργανικού άνθρακα) (Strickland & Parsons, 1972).

### 2.6.1. Παρασκευή ραδιοϊσοτόπου

Το προστιθέμενο στα δείγματα διάλυμα ραδιοϊσοτόπου <sup>14</sup>C παρασκευάζεται από αρχικό (stock) διάλυμα NAH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub> ειδικής ενεργότητας 50-60 mCi mmol<sup>-1</sup> (Amersham®, UK). 1 ml του stock διαλύματος, ολικής ενεργότητας 1 mCi, αραιώνεται σε 200 ml απιονισμένου και αποστειρωμένου νερού, με παράλληλη προσθήκη 0,2 – 0,5 g NaOH για τη δημιουργία αλκαλικού περιβάλλοντος (pH ~ 9) και την αποφυγή απωλειών ραδιενεργού άνθρακα με τη μορφή CO<sub>2</sub>:



← αύξηση pH      μείωση pH →

Το αραιωμένο αυτό διάλυμα διαμοιράζεται κατόπιν ισομερώς σε 200 περίπου ειδικά κρυογενικά σωληνάκια πολυπροπυλενίου και χωρητικότητας 2 ml (ανά σωληνάκι δηλαδή προστίθεται 1 ml αραιωμένου διαλύματος, που αντιστοιχεί σε ραδιενεργή δόση 5 μCi). Τα σωληνάκια κλείνονται αεροστεγώς και αποθηκεύονται αμέσως στους -20 °C μέχρι την ημέρα του πειράματος, όπου λίγο πριν τον εμβολιασμό των δειγμάτων αφήνονται να αποψυχθούν ομαλά σε



θερμοκρασία δωματίου. Όλα τα υλικά και σκεύη που χρησιμοποιούνται για την παρασκευή του θυγατρικού ραδιενεργού διαλύματος έχουν προηγουμένως καθαριστεί με 1N HCl, ξεπλυθεί με απιονισμένο νερό και αποστειρωθεί (125 °C, 15 min).

### 2.6.2. Πειραματική διαδικασία

5 δείγματα από κάθε δειγματοληπτικό βάθος τοποθετούνταν σε ισάριθμες πολυκαρβονικές φιάλες (Nalgene<sup>®</sup>) χωρητικότητας 250 ml, μία εκ των οποίων (dark) έφερε αδιαφανή επίστρωση και χρησιμοποιούταν στους υπολογισμούς για τη διόρθωση των αποτελεσμάτων ως προς τη μη φωτοσυνθετική πρόσληψη ραδιενεργού άνθρακα. Πριν από κάθε πείραμα, οι φιάλες αυτές παρέμεναν εμβαπτισμένες για τουλάχιστον 24 h σε 1N HCl και ακολούθως ξεπλένονταν με απιονισμένο νερό.

Το περιεχόμενο σε κάθε φιάλη δείγμα εμβολιαζόταν με 1 ml διαλύματος ραδιοϊσοτόπου (5  $\mu\text{Ci}$   $\text{NAH}^{14}\text{CO}_3$ , βλ. παρατήρηση 2), κλεινόταν αεροστεγώς, αναδεύονταν ισχυρά και τοποθετούνταν στο σκοτάδι μέχρι το πέρας του εμβολιασμού και των υπολοίπων δειγμάτων. Στη συνέχεια τα δείγματα αιωρούνταν *in situ* με τη βοήθεια πλωτήρα στα αντίστοιχα βάθη τους και επώαζονταν για διάστημα περίπου 3 h (βλ. παρατήρηση 2) κατά τη διάρκεια της μέγιστης ημερήσιας ηλιακής ακτινοβολίας, δηλαδή περίπου γύρω από τη μεσουράνηση.

Μετά το πέρας της επώασης, τα δείγματα υποβάλλονταν αμέσως σε φιλτράρισμα με πολυκαρβονικά φίλτρα (Millipore<sup>®</sup>,  $\varnothing$  47 mm) μεγέθους πόρων 0.2  $\mu\text{m}$  (2 δείγματα και 1 dark ανά βάθος) και 2.0  $\mu\text{m}$  (2 δείγματα ανά βάθος) υπό χαμηλή πίεση (< 100 mmHg). Από τη δειγματοληψία THE4 κ έπειτα, 1 δείγμα ανά βάθος διηθούνταν με φίλτρο πόρου 10.0  $\mu\text{m}$  (αντί για 2.0  $\mu\text{m}$ ), ώστε να υπάρχει πλήρης αντιστοιχία (ως προς τα κλάσματα μεγέθους) των μετρήσεων της πρωτογενούς παραγωγικότητας με εκείνες της χλωροφύλλης (βλ. ενότητα 2.4).

Με την ολοκλήρωση των διηθήσεων, το κάθε φίλτρο εμβαπτιζόταν σε 1 ml HCl 0,1N εντός ειδικών πολυαιθυλενικών φιαλιδίων χωρητικότητας 5 ml (Packard<sup>®</sup>), που παρέμεναν σε απαγωγό με ανοικτό το πώμα για τουλάχιστον 24 h, προκειμένου να απομακρυνθεί με τη μορφή  $\text{CO}_2$  το υπολειπόμενο (ανόργανο) ραδιοϊσότοπο  $^{14}\text{C}$  (Niemi *et al.*, 1983). Τέλος, το κάθε φιαλίδιο πληρωνόταν με 4 ml μείγματος σπινθηρισμού BSC (Amersham<sup>®</sup>, UK), πωματιζόταν, αναδεύονταν ισχυρά και εισαγόταν για μέτρηση του ραδιενεργού σήματος (*counts per minute, cpm*) σε μετρητή υγρού σπινθηρισμού (*Liquid Scintillation Counter*) τύπου Packard Tri-Carb 4000. Κάθε δείγμα υποβλήθηκε σε 4 κύκλους μέτρησης, με διάρκεια κάθε μέτρησης 10 min.

### 2.6.3. Υπολογισμοί

Η πρωτογενής παραγωγικότητα (PP, σε  $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) κάθε δείγματος υπολογίζεται βάσει της ακόλουθης σχέσης (Strickland & Parsons, 1972):



$$PP = \frac{(CPM_{sample} - CPM_{dark}) \times 1,05 \times W}{T \times H} \quad (2.1)$$

$CPM_{sample}$ : η μετρούμενη ραδιενέργεια στο δείγμα (cpm)

$CPM_{dark}$ : η μετρούμενη ραδιενέργεια στο αντίστοιχο dark (cpm)

$T$ : το συνολικό ποσό ραδιοϊσοτόπου που εισάγεται σε κάθε δείγμα (cpm)

$W$ : συγκέντρωση ανόργανου άνθρακα (συνήθως υπολογίζεται από την αλατότητα και το pH με τη βοήθεια κατάλληλων τύπων. Εδώ θεωρείται  $\sim 21.300 \text{ mg m}^{-3}$ , σύμφωνα με τους Robinson & Williams, 1989).

$H$ : διάρκεια επώασης (hours)

Βλέπουμε λοιπόν ότι το κλάσμα του προστιθέμενου ραδιενεργού άνθρακα που προσέλαβε το φυτοπλαγκτό, προσαυξημένο κατά 1,05 (για διόρθωση της ελαφρά επιλεκτικής δέσμευσης του  $^{12}\text{CO}_2$  έναντι του  $^{14}\text{CO}_2$ ), θεωρείται ότι εκφράζει το κλάσμα του συνολικού διαθέσιμου ανόργανου άνθρακα που δεσμεύτηκε κατά τη διάρκεια της επώασης.

### Παρατηρήσεις

1. Σε γενικές γραμμές, η τεχνική αυτή παρέχει μια εκτίμηση μεταξύ ολικής και καθαρής φωτοσυνθετικής δραστηριότητας για τους εξής κυρίως λόγους (Lederman, 1983):

α) Κατά τη διάρκεια της επώασης, η αναλογία  $^{14}\text{C} / ^{12}\text{C}$  στον αποβαλλόμενο μέσω αναπνοής, φωτοαναπνοής και έκκρισης άνθρακα ξεκινάει από μια πολύ χαμηλή τιμή και αυξάνεται συνεχώς. Για να σταθεροποιηθεί, απαιτείται ιδιαίτερα μεγάλος χρόνος επώασης, προκειμένου να αποκατασταθεί μια σταθερή ενδοκυττάρια αναλογία των δύο ισοτόπων.

β) Οι επιμέρους ρυθμοί ροής άνθρακα (φωτοσύνθεση, αναπνοή, φωτοαναπνοή, έκκριση), μεταβάλλονται έντονα κατά τη διάρκεια της ημέρας, ανάλογα με τη διαθεσιμότητα του φωτός και άλλους παράγοντες. Αυτό σημαίνει ότι οι εκτιμήσεις της πρωτογενούς παραγωγικότητας επηρεάζονται σημαντικά από τη διάρκεια και την ώρα της επώασης. Κατά συνέπεια, μόνο οι επώσεις διάρκειας 24 h (ή κατάλληλοι συνδυασμοί επώασεων διαφορετικής χρονικής διάρκειας) παρέχουν μια πραγματικά αξιόπιστη εκτίμηση της καθαρής πρωτογενούς παραγωγικότητας.

2. Επειδή η διεξαγωγή πλήρων ημερονύχτιων επώασεων είναι στις περισσότερες περιπτώσεις τεχνικά ανέφικτη, συνήθως επιλέγεται μια χρονική διάρκεια σύντομη αλλά και επαρκής για τη λήψη ικανοποιητικού ραδιενεργού σήματος πάνω στα φίλτρα. Επίσης, η κατάλληλη ποσότητα του προστιθέμενου ραδιοϊσοτόπου εξαρτάται από το αναμενόμενο φωτοσυνθετικό δυναμικό του εξεταζόμενου περιβάλλοντος και φυσικά από την διάρκεια επώασης. Στην παρούσα μελέτη, οι σχετικές επιλογές βασίστηκαν σε προκαταρκτικούς ελέγχους και κυρίως σε στοιχεία από προηγούμενες μετρήσεις πρωτογενούς παραγωγικότητας στο χώρο του Νοτίου Αιγαίου (Ignatiades, 1998; Gotsis-Skretas *et al.*, 1999; Psarra *et al.*, 2000; Ignatiades *et al.*, 2002).

## 2.7. Επεξεργασία δεδομένων φωτός – υπολογισμός του συντελεστή απόσβεσης

Είναι γνωστό ότι εξαιτίας των φαινομένων της απορρόφησης και της σκέδασης, το επίπεδο της φωτεινής ακτινοβολίας (*irradiance*, βλ. παρατήρηση 1) στην υδάτινη στήλη μειώνεται συνεχώς με το βάθος. Μολονότι αρκετά σύνθετη ως διαδικασία, αφού ελέγχεται από την πολύπλοκη αλληλεπίδραση παραγόντων που καθορίζονται κατά κύριο λόγο από τη σύσταση του υγρού μέσου αλλά και από τα χαρακτηριστικά της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, η εξασθένιση της φωτεινής ακτινοβολίας με το βάθος προσεγγίζεται στις περισσότερες περιπτώσεις ικανοποιητικά από την ακόλουθη εκθετική σχέση (Kirk, 1994):

$$I(z) = I(0) e^{-Kz} \quad (2.2) \quad \text{ή} \quad \ln I(z) = -Kz + \ln I(0) \quad (2.3)$$

όπου  $I(z)$  και  $I(0)$  οι τιμές της φωτεινής ακτινοβολίας σε βάθος  $z$  m και ακριβώς κάτω από την επιφάνεια αντίστοιχα (βλ. παρατήρηση 2), και  $K$  ο συντελεστής κατακόρυφης απόσβεσης του φωτός (*vertical attenuation coefficient*). Η σχέση αυτή ισχύει για μονοχρωματική ακτινοβολία και η τιμή του  $K$  ανά μήκος κύματος καθορίζεται από το φάσμα απορρόφησης του υγρού μέσου. Εντούτοις, μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την εκτίμηση της συνολικής ακτινοβολίας PAR ανά βάθος, εφόσον προσδιοριστεί ο αντίστοιχος συντελεστής απόσβεσης  $K_{PAR}$ , που ουσιαστικά αντιπροσωπεύει το σταθμισμένο μέσο  $K$  στη περιοχή 400-700 nm (Smith, 1968). Παρόλο που η παράμετρος αυτή στην πραγματικότητα δεν είναι σταθερή με το βάθος (βλ. παρατήρηση 3), η παραδοχή μιας ενιαίας τιμής για ένα ορισμένο εύρος βαθών (π.χ. εύφωτη ζώνη) δεν εισάγει σοβαρά σφάλματα στους υπολογισμούς και αποτελεί πάγια τακτική σε μελέτες παραγωγικότητας για την εκτίμηση της ποσότητας φωτός που είναι διαθέσιμο για φωτοσύνθεση (Kirk, 1994).

Στην παρούσα εργασία, οι μετρήσεις της ακτινοβολίας PAR της στήλης (βλ. ενότητα 2.3) αξιοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό του  $K_{PAR}$  για κάθε ημέρα δειγματοληψίας. Γνωρίζοντας την τιμή του συντελεστή απόσβεσης κι έχοντας καταγράψει αναλυτικά (ανά 1 min) το προσπίπτον φως με το φωτόμετρο επιφανείας, είμαστε σε θέση να υπολογίσουμε τη μέση ακτινοβολία PAR ανά δειγματοληπτικό βάθος για οποιοδήποτε χρονικό διάστημα της ημέρας δειγματοληψίας μας ενδιαφέρει (π.χ. κατά τη διάρκεια των *in situ* επωάσεων). Από την τιμή του  $K_{PAR}$  εκτιμάται επίσης το βάθος της εύφωτης ζώνης  $Z_{eu}$  ( $= 4,6 / K_{PAR}$ ; Kirk, 1994).

Ο προσδιορισμός του  $K_{PAR}$  έγινε με τη βοήθεια του λογισμικού Origin<sup>®</sup> με δύο διαφορετικούς τρόπους (μοντέλα προσαρμογής):

α) Με απλή γραμμική παλινδρόμηση στη γραμμική σχέση 2.3.

β) Με μη γραμμική προσαρμογή ελαχίστων τετραγώνων (*Nonlinear Least Squares Fitting*, NLSF) στην εκθετική σχέση 2.2. Η μέθοδος μη γραμμικής παλινδρόμησης που χρησιμοποιήθηκε βασίζεται στον αλγόριθμο των Levenberg – Marquardt και παρουσιάζεται αναλυτικά από τους Press *et al.* (1992). Επιγραμματικά, ο χρήστης ορίζει το μοντέλο προσαρμογής (στην προκειμένη

περίπτωση τη σχέση 2.2) και κάποιες αρχικές τιμές για τις παραμέτρους του και στη συνέχεια το λογισμικό εκτελεί (βάσει του παραπάνω αλγορίθμου) τον απαραίτητο αριθμό υπολογιστικών κύκλων (*iterations*), προκειμένου να υπολογίσει τις τιμές των παραμέτρων που ταιριάζουν καλύτερα στα πειραματικά δεδομένα (βλ. παρατήρηση 4). Βασικό πλεονέκτημα της μεθόδου αυτής είναι η ευελιξία της, αφού παρέχει τη δυνατότητα να ορίσουμε εμείς την τιμή της παραμέτρου  $I(0)$  (γνωστή από τις μετρήσεις του φωτομέτρου επιφανείας), επιτυγχάνοντας έτσι τον ακριβέστερο προσδιορισμό του  $K_{PAR}$  (βλ. παρατήρηση 5).

Και στις δύο περιπτώσεις, κάθε φορά που πειραματικά σημεία βρίσκονταν εκτός των ορίων του διαστήματος εμπιστοσύνης (95%) του μοντέλου, αυτά αποκλείονταν ως ακραία (*outliers*) και επαναλαμβανόταν η διαδικασία. Η αξιολόγηση των αποτελεσμάτων των δύο μοντέλων έγινε με το  $\chi^2$  τεστ προσαρμογής (*chi-square goodness of fit*), το οποίο επιβεβαίωσε την καλύτερη προσαρμογή του NLSF μοντέλου στις πραγματικές μετρήσεις.

### Παρατηρήσεις

1. Η χρήση του όρου φωτεινή ακτινοβολία γίνεται κατά αντιστοιχία με τον αγγλικό όρο *irradiance* και σημαίνει το ρυθμό φωτονιακής ροής ανά μονάδα επιφανείας ( $\mu\text{mol photons s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ). Ειδικότερα, όλες οι μετρήσεις αφορούν αποκλειστικά στην περιοχή του φάσματος που αξιοποιείται από το φωτοσυνθετικό μηχανισμό (*Photosynthetically Available Radiation, PAR*) και όχι στο σύνολο της ηλιακής ακτινοβολίας (βλ. ενότητα 2.3).

2. Ο όρος  $I(0)$  αντιπροσωπεύει την εισερχόμενη στην υδάτινη στήλη ακτινοβολία, δηλαδή ισούται με την προσπίπτουσα μείον την ανακλώμενη στην επιφάνεια ακτινοβολία. Στην προκειμένη περίπτωση, επειδή οι δειγματοληψίες και οι επωάσεις έγιναν κοντά στις μεσημβρινές ώρες (γωνία πρόσπτωσης του άμεσου ηλιακού φωτός ως προς την κατακόρυφο  $< 50^\circ$ ), η ανακλασιμότητα της επιφάνειας της θάλασσας μπορεί να θεωρηθεί αμελητέα ( $< 5\%$ ), ανεξαρτήτως της κυματικής κατάστασης (Kirk, 1994). Επομένως, μπορούμε χωρίς σημαντικό σφάλμα να χρησιμοποιήσουμε απευθείας τις μετρήσεις του επιφανειακού φωτομέτρου ως τιμές εισερχόμενης ακτινοβολίας  $I(0)$ .

3. Η μεταβολή του  $K_{PAR}$  με το βάθος οφείλεται στους εξής παράγοντες (Kirk, 1994):

α) Καθώς η ηλιακή ακτινοβολία εισχωρεί στο νερό, αλλάζει η φασματική της σύσταση και συγκεκριμένα αυξάνεται προοδευτικά η σχετική συμμετοχή των μηκών κύματος που απορροφώνται ασθενέστερα. Θα ήταν επομένως αναμενόμενο ο συντελεστής  $K_{PAR}$  να έχει υψηλότερη τιμή στα πρώτα μέτρα και να μειώνεται σε μεγαλύτερα βάθη.

β) Λόγω της σκέδασης, όσο περισσότερο εισχωρεί η ηλιακή ακτινοβολία στο νερό τόσο πιο διάχυτη καθίσταται, γεγονός που τείνει να αυξήσει το ρυθμό εξασθένησης ανεξαρτήτως μήκους κύματος. Παρατηρούμε ότι η τάση αυτή είναι αντίστροφη σε σχέση με την προηγούμενη, αν και λιγότερο ισχυρή συνήθως (με εξαίρεση τα πολύ θολά νερά).

γ) Σπανίως η στήλη είναι ομοιογενής ως προς την κατακόρυφη κατανομή των συστατικών της.

Σε γενικές γραμμές, σε καθαρά (ολιγοτροφικά) νερά, η γραφική παράσταση του λογαρίθμου της ακτινοβολίας PAR ως προς το βάθος (σχέση 2.3) είναι κατά κανόνα διφασική, με μεγαλύτερη κλίση ( $K_{PAR}$ ) στο ανώτερο επιφανειακό στρώμα (<10 m).

4. Εφόσον και σε αυτή τη περίπτωση μιλάμε για μέθοδο ελαχίστων τετραγώνων, ως βέλτιστη προσαρμογή ορίζεται η ελαχιστοποίηση του αθροίσματος των τετραγώνων των αποκλίσεων μεταξύ θεωρητικής καμπύλης και πειραματικών σημείων, όπως δηλαδή και στην απλή γραμμική παλινδρόμηση.

5. Όπως ήδη αναφέρθηκε, στόχος της ανάλυσης ήταν η εκτίμηση του συντελεστή  $K_{PAR}$ , ο οποίος μπορεί να θεωρηθεί ιδιότητα της στήλης και σχετικά αμετάβλητος στην κλίμακα χρόνου της δειγματοληψίας και του *in situ* πειράματος. Αντίθετα, οι τιμές της παραμέτρου  $I(0)$  που δίνουν τα μοντέλα είναι απλώς ενδεικτικές της προσπίπτουσας ακτινοβολίας τη στιγμή της πόντισης του CTD. Αυτές οι τιμές είναι σε όλες τις περιπτώσεις υποεκτιμημένες, αφού ο διφασικός χαρακτήρας της στήλης (υψηλότερος ρυθμός απόσβεσης του φωτός κοντά στην επιφάνεια) δεν λαμβάνεται υπόψη από τα μοντέλα και οι περισσότερες μετρήσεις προέρχονται από βάθη >10 m. Εισάγοντας την πραγματική τιμή της παραμέτρου  $I(0)$  στο μοντέλο (κάτι που δε μπορούμε να κάνουμε στη γραμμική παλινδρόμηση παρά μόνο στο προτεινόμενο NLSF μοντέλο), περιορίζουμε σημαντικά τα σφάλματα που οφείλονται στη μεταβολή του  $K_{PAR}$  με το βάθος.

## 2.8. Ανάλυση δεδομένων

Χρησιμοποιήθηκε η ανάλυση διακύμανσης ως προς δύο παράγοντες (*two-factor ANOVA, no replication, type-III sum of squares*; Zar, 1999) για τον έλεγχο στατιστικά σημαντικών μεταβολών των διαφόρων παραμέτρων (παραγωγικότητα και αφθονία φυτοπλαγκτού, συγκεντρώσεις θρεπτικών και χλωροφύλλης κ.α.) ως προς το χρόνο και το βάθος. Οι *post hoc* έλεγχοι για τη σύγκριση των επιμέρους ομάδων της ANOVA έγιναν με τη μέθοδο LSD (*least significant difference*). Οι μεταβολές της θερμοκρασίας και της αλατότητας αποτυπώθηκαν αναλυτικά σε 2 διαστάσεις (κατασκευή contour ως προς χρόνο και βάθος) με τη μέθοδο Krigid (Legendre, 1993). Η σχέση της πρωτογενούς παραγωγικότητας με τις περιβαλλοντικές παραμέτρους διερευνήθηκε με τη βοήθεια ενός γενικευμένου γραμμικού μοντέλου (*generalized linear model, GLM*; McCullach & Nelder, 1989). Η ανάλυση και αντιπαραβολή των βιοκοινοτικών και περιβαλλοντικών δεδομένων προσεγγίστηκε με συνδυασμό πολυμεταβλητών μεθόδων (Hierarchical clustering, non-metric MDS, PCA, ANOSIM, SIMPER, BIO-ENV), σύμφωνα με τις υποδείξεις και την προτεινόμενη στρατηγική των Clark & Warwick (1994). Για την ανάδειξη πιθανών συσχετίσεων της σύνθεσης της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας με αβιοτικούς παράγοντες εφαρμόστηκε και η Διακριτική Ανάλυση (*Discriminant Analysis, DA*; Legendre & Legendre, 1998), συμπληρωματικά της BIO-

ENV.

Για τη διεξαγωγή των παραπάνω αναλύσεων χρησιμοποιήθηκαν τα λογισμικά S-Plus, Statgraphics-plus, Primer και Surfer.

### 2.8.1. Γενικευμένα Γραμμικά Μοντέλα (GLM)

Η προκαταρκτική εξέταση των δεδομένων (διαγράμματα διασποράς, έλεγχοι κανονικότητας κ.τ.λ) κατέδειξε ότι η πολλαπλή παλινδρόμηση (*multiple regression*, MR) ήταν ανεπαρκής για την ανάλυση των διακυμάνσεων της πρωτογενούς παραγωγικότητας (PP) και την ανάδειξη φυσικοχημικών παραμέτρων που ως ένα βαθμό εξηγούν τις διακυμάνσεις αυτές. Για το λόγο αυτό κρίθηκε απαραίτητη η κατασκευή ενός γενικευμένου γραμμικού μοντέλου (GLM). Τα GLM διαθέτουν μια σειρά χαρακτηριστικών που τους προσδίδουν μεγαλύτερη ευελιξία, γενικότητα και προσαρμοστικότητα σε οικολογικά και ωκεανογραφικά δεδομένα σε σχέση με την MR (γραμμική ή μη):

α) Η εξαρτημένη μεταβλητή (*response variable*) μπορεί να ακολουθεί οποιαδήποτε από τις κατανομές της εκθετικής οικογένειας κατανομών (κανονική, δίνουμική, Poisson,  $\gamma$ -κατανομή κ.α.) και όχι κατ' ανάγκη την κανονική.

β) Οι εκτιμώμενες τιμές της εξαρτημένης μεταβλητής προκύπτουν από ένα γραμμικό συνδυασμό (άθροισμα) των ανεξάρτητων, προβλεπτικών μεταβλητών (*explanatory or predictor variables*) μέσω μιας ορισμένης συνδετικής συνάρτησης (*link function*).

γ) Η προσαρμογή του GLM στα δεδομένα γίνεται με τη μέθοδο των μέγιστων πιθανοτήτων (*maximum likelihood method*), η οποία υπερτερεί της μεθόδου των ελαχίστων τετραγώνων σε γενικότητα και φάσμα εφαρμογών.

δ) Στο μοντέλο μπορούν να ενσωματωθούν οποιουδήποτε είδους προβλεπτικές μεταβλητές (συνεχείς, κατηγορικές, δυαδικές κ.α.) με ή χωρίς αλληλεπίδραση, ενώ οι επιμέρους όροι του γραμμικού αθροίσματος μπορούν να περιλαμβάνουν και μη γραμμικές σχέσεις (π.χ. πολυωνυμικές συναρτήσεις). Σε περίπτωση που δε στοιχειοθετείται (από τα διαγράμματα διασποράς, από τη θεωρία ή με κάποιο κατάλληλο μετασχηματισμό) μια συγκεκριμένη σχέση μεταξύ της εξαρτημένης και κάποιας από τις προβλεπτικές μεταβλητές, η μεταβλητή αυτή μπορεί να εισαχθεί στο μοντέλο μέσω μιας μη παραμετρικής “συνάρτησης ομαλοποίησης” (*non-parametric smoothing function*, βλ. παρατήρηση 1). Η εισαγωγή ενός ή περισσότερων μη παραμετρικών όρων μετατρέπει το μοντέλο σε γενικευμένο προσθετικό μοντέλο (*generalized additive model*, GAM; Hastie & Tibshirani, 1990).

Μετά από προκαταρκτικούς ελέγχους διαφόρων κατανομών και συνδετικών συναρτήσεων, η  $\gamma$ -κατανομή και η λογαριθμική ( $\log_e$ ) συνδετική συνάρτηση κρίθηκαν καταλληλότερες για το μοντέλο της PP σε σχέση με τους εξεταζόμενους φυσικοχημικούς παράγοντες, αφού ο συνδυασμός αυτός

έδωσε την καλύτερη προσαρμογή στα δεδομένα και τη χαμηλότερη υπολειπόμενη διακύμανση (*residual deviance*). Από το σύνολο των προβλεπτικών μεταβλητών που εξετάστηκαν, η επιλογή αυτών που συμπεριλήφθηκαν στο τελικό μοντέλο έγινε με βάση το στατιστικό κριτήριο Akaike (*Akaike Information Criterion*, AIC; Chambers & Hastie, 1992). Το κριτήριο αυτό λαμβάνει ταυτόχρονα υπόψη τη σχετική ερμηνευτική δύναμη αλλά και τους βαθμούς ελευθερίας κάθε μεταβλητής (βλ. παρατήρηση 2). Εφαρμόστηκε η διαδικασία της σταδιακής ανάδρομης επιλογής (*backward stepwise selection*): ξεκινώντας από το πλήρες μοντέλο (με όλες τις προβλεπτικές μεταβλητές), αποκλείεται σε κάθε στάδιο η μεταβλητή εκείνη, χωρίς την οποία το εναπομένον μοντέλο δίνει τη χαμηλότερη τιμή AIC (μικρότερη τιμή του κριτηρίου AIC παραπέμπει σε καλύτερα προσαρμοσμένο μοντέλο).

Ο διαγνωστικός έλεγχος του τελικού μοντέλου για τυχόν αποκλίσεις από τις παραδοχές αυτού ή άλλες ανωμαλίες στα δεδομένα, πραγματοποιήθηκε με γραφική ανάλυση των υπολοίπων και των παρατηρήσεων (πραγματικών τιμών) ως προς τις προβλεπόμενες από το μοντέλο τιμές.

### 2.8.2. Πολυμεταβλητές αναλύσεις

Υπάρχει μια πληθώρα πολυμεταβλητών στατιστικών μεθόδων ταξιθέτησης (*ordination*), ομαδοποίησης (*clustering*), ελέγχου διαφορών κ.α. με οικολογικές εφαρμογές. Διεξοδική περιγραφή των μεθόδων που χρησιμοποιήθηκαν και της γενικότερης αναλυτικής στρατηγικής που τηρήθηκε περιλαμβάνεται στους Clark & Warwick (1994). Η στρατηγική αυτή βασίζεται στην κατ' αρχήν ανεξάρτητη διερεύνηση και περιγραφή των βιοκοινοτικών και φυσικοχημικών μεταβολών των δειγμάτων. Σε επόμενη φάση, τα παρατηρούμενα πρότυπα αντιδιαστέλλονται με στόχο να προσδιοριστεί ο βαθμός στον οποίο το αβιοτικό περιβάλλον (και συγκεκριμένοι παράγοντες αυτού) σχετίζεται με τις μεταβολές της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας.

#### **A) Βιοκοινοτικά δεδομένα**

Η φύση των βιοκοινοτικών δεδομένων απαιτεί συνήθως την ανάλυση τους με μη-παραμετρικές πολυμεταβλητές μεθόδους (βλ. παρατήρηση 3). Σε μια μελέτη με αντικείμενο τις μεταβολές της δομής του φυτοπλαγκτού, είναι προφανώς προαπαιτούμενο να καταδειχθεί ότι υπάρχουν πράγματι στατιστικά σημαντικές μεταβολές προς ερμηνεία. Για το λόγο αυτό, σε πρώτη φάση ελέγχθηκαν στατιστικά οι διαφορές του βιοκοινοτικού προφίλ των δειγμάτων, τόσο ως προς το χρόνο όσο και ως προς το βάθος, με τη μη-παραμετρική δοκιμή ANOSIM (*analysis of similarities*; βλ. παρατήρηση 4). Ακολούθησε η γραφική απεικόνιση των σχέσεων μεταξύ των δειγμάτων με μη-μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (*non-metric multidimensional scaling*, MDS), μέθοδο ταξιθέτησης η οποία επιχειρεί να τοποθετήσει τα δείγματα σε ένα πεδίο (συνήθως δύο διαστάσεων) κατά τέτοιο τρόπο ώστε η ιεραρχική (αύξουσα) σειρά των αποστάσεων ανάμεσα στα δείγματα να αντιστοιχεί πλήρως στην αύξουσα σειρά του βαθμού της μεταξύ τους ομοιότητας (βλ.



παρατήρηση 5). Τα αποτελέσματα της MDS ελέγχονται, επιβεβαιώνονται και μερικές φορές συμπληρώνονται αν συνδυαστούν με εκείνα μιας ανάλυσης ομαδοποίησης (*cluster analysis*). Για το λόγο αυτό, πραγματοποιήθηκε και ανάλυση ομαδοποίησης του τύπου *hierarchical agglomerative clustering with group-average link* (βλ. παρατήρηση 6). Τέλος, χρησιμοποιήθηκε η ανάλυση SIMPER (*similarity percentages*; βλ. παρατήρηση 7) για να εντοπιστούν τα χαρακτηριστικά taxa που συμβάλλουν αποφασιστικά στο πρότυπο ομαδοποίησης που αναδείχθηκε με το συνδυασμό MDS και clustering.

Όλες οι παραπάνω βιοκοινοτικές αναλύσεις βασίζονται σε κάποιο κατάλληλο δείκτη ομοιότητας, ο οποίος προσδιορίζεται για όλα τα δυνατά ζεύγη δειγμάτων και αποτυπώνεται στον πίνακα ομοιοτήτων (*similarity matrix*). Για λόγους συγκρισιμότητας, σε όλες τις περιπτώσεις υπολογίστηκε ο συντελεστής ομοιότητας Bray-Curtis (βλ. παρατήρηση 8) σε δεδομένα αφθονίας που προηγουμένως είχαν υποβληθεί σε μετασχηματισμό τετραγωνικής ρίζας ( $\sqrt{y}$ ). Οι τιμές ομοιότητας που υπολογίζονται από τα αρχικά δεδομένα (χωρίς κανένα μετασχηματισμό) καθορίζονται σχεδόν αποκλειστικά από ένα μικρό αριθμό κυρίαρχων ειδών, αποτυγχάνοντας έτσι να αποτυπώσουν με επαρκή ευαισθησία όλο το φάσμα της βιοκοινωνίας. Η τετραγωνική ρίζα είναι μια ήπια μορφή μετασχηματισμού που περιορίζει ελαφρά τη βαρύτητα των ιδιαίτερα άφθονων ειδών, επιτρέποντας σε είδη μέσης ή και χαμηλής αφθονίας να παίξουν κάποιο ρόλο στον καθορισμό των επιπέδων ομοιότητας.

## **B) Περιβαλλοντικά δεδομένα**

Τα περιβαλλοντικά δεδομένα διαφέρουν σημαντικά στη μορφή τους από τα βιοκοινοτικά, γεγονός που επιβάλλει και διαφορετικού τύπου επεξεργασία. Οι αβιοτικές μεταβλητές είναι σχετικά λίγες σε αριθμό, κατά κανόνα συνεχείς, χωρίς συχνή εμφάνιση μηδενικών τιμών, ενώ ένα ακόμη σημαντικό στοιχείο είναι οι ποικίλες κλίμακες μέτρησης (αφού συνήθως αντιπροσωπεύονται διαφορετικού τύπου φυσικοχημικά μεγέθη). Με βάση αυτά τα χαρακτηριστικά, ο πιο ενδεδειγμένος δείκτης ανομοιότητας είναι η Ευκλείδεια απόσταση (*Euclidean distance*), αφού προηγουμένως αρθεί η διαφορά κλίμακας με κανονικοποίηση (*normalization*) των δεδομένων. Μετά από προκαταρκτική εξέταση των διαγραμμάτων διασποράς για όλα τα δυνατά ζεύγη μεταβλητών (*draftsman plots*), κρίθηκε επίσης σκόπιμος ο λογαριθμικός μετασχηματισμός των δεδομένων ( $\log(x+1)$ ) πριν την εφαρμογή της κανονικοποίησης (βλ. παρατήρηση 9).

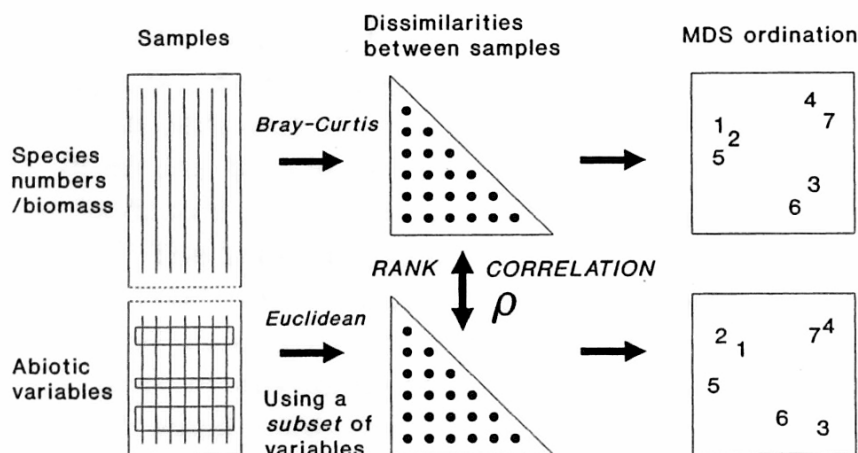
Αφού ολοκληρωθεί αυτή η αρχική επεξεργασία και υπολογιστούν οι ευκλείδειες αποστάσεις, μπορεί όπως και προηγουμένως να πραγματοποιηθεί η δοκιμή ANOSIM και να αποτυπωθούν γραφικά οι σχέσεις των δειγμάτων (ως προς τις φυσικοχημικές παραμέτρους αυτή τη φορά) είτε με MDS είτε με ανάλυση κυρίων συνιστωσών (*principal component analysis*, PCA). Η PCA είναι λιγότερο ευέλικτη από την MDS και ακατάλληλη για βιοκοινοτικά δεδομένα (βλ. παρατήρηση 10). Όταν όμως η φύση των δεδομένων επιτρέπει την εφαρμογή της, υπερέχει της MDS σε ερμηνευτική

δύναμη, αφού παρέχει τη δυνατότητα ερμηνείας των αξόνων στο διάγραμμα ταξιθέτησης.

### Γ) Συσχέτιση των βιοκοινοτικών μεταβολών με περιβαλλοντικές παραμέτρους

Σκοπός του συγκεκριμένου αναλυτικού σταδίου είναι η εύρεση, από το σύνολο των εξεταζόμενων φυσικοχημικών παραμέτρων, του συνδυασμού εκείνου μεταβλητών ο οποίος εξηγεί στο μεγαλύτερο βαθμό το πρότυπο των βιοκοινοτικών μεταβολών. Εφαρμόστηκαν δύο εναλλακτικές προσεγγίσεις, η ανάλυση BIO-ENV (*biota-environment matching*) και η διακριτική ανάλυση (DA).

Η μέθοδος BIO-ENV (εικ. 2) περιγράφεται λεπτομερώς από τους Clarke & Ainsworth (1993). Βασίζεται στην υπόθεση ότι ζεύγη δειγμάτων τα οποία είναι παρόμοια ως προς μια ομάδα αβιοτικών μεταβλητών αναμένεται να έχουν και παραπλήσια σύνθεση σε είδη, εφόσον στην ομάδα αυτή έχουν περιληφθεί οι κρίσιμες για τη δομή της βιοκοινωνίας μεταβλητές (και μόνο αυτές). Επομένως, η ταξιθέτηση των δειγμάτων σύμφωνα με αυτές τις αβιοτικές παραμέτρους θα πρέπει να παρουσιάζει στενή συγγένεια με την ταξιθέτηση των δειγμάτων βάσει της βιοκοινοτικής δομής. Με την ίδια λογική, η παράβλεψη κάποιας καθοριστικής μεταβλητής ή, αντίστροφα, η ενσωμάτωση κάποιας άλλης χωρίς ουσιαστική επίδραση στη δομή της βιοκοινωνίας, θα υποβαθμίσουν την ομοιότητα των δύο ταξιθετήσεων. Η αναλυτική διαδικασία συνίσταται στη δοκιμή ποικίλων συνδυασμών αβιοτικών μεταβλητών, ώστε να βρεθεί εκείνος που ταιριάζει καλύτερα στο βιοκοινοτικό πρότυπο. Για κάθε συνδυασμό αβιοτικών παραμέτρων που ελέγχεται, κατασκευάζεται ο πίνακας ανομοιότητας (ευκλείδειες αποστάσεις) των δειγμάτων, ο οποίος στη συνέχεια συγκρίνεται με τον βιοτικό πίνακα ανομοιότητας (Bray-Curtis) των δειγμάτων. Ως μέτρο της μεταξύ τους αντιστοιχίας χρησιμοποιείται κάποιος κατάλληλος ιεραρχικός συντελεστής συσχέτισης (*rank correlation coefficient*), με προτιμότερο το σταθμισμένο (αρμονικό) συντελεστή Spearman ( $\rho_w$ ).



Εικόνα 2: Διαγραμματική απεικόνιση της ανάλυσης BIO-ENV (από Clarke & Ainsworth, 1993).



Από την άλλη πλευρά, η διακριτική ανάλυση (DA) ξεκινά από μια προκαθορισμένη ομαδοποίηση των δειγμάτων και επιχειρεί να προσδιορίσει τον βαθμό στον οποίο η ομαδοποίηση αυτή προβλέπεται (ή ερμηνεύεται) από μια ορισμένη σειρά ανεξάρτητων μεταβλητών (predictors). Στην προκειμένη περίπτωση, χρησιμοποιούνται οι ομάδες που προέκυψαν από την ανάλυση (cluster, MDS) των βιοκοινοτικών δεδομένων, με προβλεπτικές μεταβλητές τους φυσικοχημικούς παράγοντες που μετρήσαμε.

Μεταξύ ομάδων και προβλεπτικών μεταβλητών διαμορφώνεται ένα γραμμικό μοντέλο από  $n-1$  (όπου  $n$  ο αριθμός των ομάδων) διακριτικές συναρτήσεις (*discriminant functions*). Οι διακριτικές συναρτήσεις  $F$  είναι σταθμισμένοι γραμμικοί συνδυασμοί των προβλεπτικών μεταβλητών  $X$  ( $F = w_1X_1 + w_2X_2 + w_3X_3 + \dots + w_kX_k + c$ , όπου  $c$  το υπόλοιπο), οι συντελεστές  $w$  των οποίων υπολογίζονται έτσι ώστε το παραγόμενο μοντέλο να έχει τη μέγιστη δυνατή ικανότητα διάκρισης μεταξύ των ομάδων, με βάση ασφαλώς το δεδομένο σετ μεταβλητών (βλ. παρατήρηση 11). Το διακριτικό μοντέλο είναι προβλεπτικό, δεδομένου ότι μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την πρόβλεψη της ομάδας στην οποία ανήκει ένα δείγμα, εφόσον βέβαια είναι γνωστές οι τιμές των προβλεπτικών μεταβλητών. Στην παρούσα μελέτη όμως, αυτό που κυρίως ενδιαφέρει είναι ο ερμηνευτικός του χαρακτήρας: από τις τιμές των αντίστοιχων συντελεστών ( $w$ ) στις διακριτικές συναρτήσεις, έχουμε τη δυνατότητα να εκτιμήσουμε τη σχετική συνεισφορά και βαρύτητα της κάθε προβλεπτικής μεταβλητής στη διάκριση μεταξύ των ομάδων.

Μας δίνεται δηλαδή η ευκαιρία να αξιολογήσουμε τη σχετική σημασία του κάθε αβιοτικού παράγοντα στην ερμηνεία του παρατηρούμενου βιοκοινοτικού προτύπου, αφού η διακριτική ανάλυση θα μπορούσε χωρίς πρόβλημα να τρέξει για το σύνολο των αβιοτικών παραγόντων που εξετάσαμε. Κάτι τέτοιο όμως είναι πιθανό να εισάγει στο διακριτικό μοντέλο σημαντικό θόρυβο, δυσχεραίνοντας την ερμηνεία και την ανίχνευση των πραγματικά σημαντικών μεταβλητών. Η υποψία αυτή επαληθεύτηκε από τις προκαταρκτικές δοκιμές, γι' αυτό και η διακριτική ανάλυση εκτελέστηκε σε συνδυασμό με μια ρουτίνα ανάδρομης σταδιακής επιλογής (*backward stepwise selection*) βασισμένη στο κριτήριο Wilk's  $\Lambda$  (η δυνατότητα αυτή παρέχεται στο λογισμικό Statgraphics-plus). Με τον τρόπο αυτό, στο τελικό μοντέλο ενσωματώθηκαν μόνο μεταβλητές με σημαντική διακριτική ικανότητα.

### Παρατηρήσεις

1. Βασική αρχή της διαδικασίας ομαλοποίησης (*smoothing*) είναι η προσαρμογή της καμπύλης κατά τόπους σε χωριστές ομάδες σημείων (*local fit*), σε αντίθεση με τις παραμετρικές μεθόδους παλινδρόμησης όπου μία και μοναδική σειρά παραμέτρων χρησιμοποιείται για την προσαρμογή μιας ορισμένης συνάρτησης στην πλήρη σειρά των δεδομένων. Το γεγονός αυτό χαρίζει στις μεθόδους ομαλοποίησης μεγάλη προσαρμοστική ευελιξία και τις καθιστά ιδιαίτερα χρήσιμες σε

περιπτώσεις που η μορφή της σχέσης των δύο μεταβλητών ποικίλλει κατά μήκος της τετμημένης (Legendre & Legendre, 1998). Ένας από τους συνηθέστερους τύπους ομαλοποίησης, που χρησιμοποιήθηκε και στην προκειμένη περίπτωση, είναι το πολυωνυμικό κυβικό spline (*polynomial cubic spline*). Το εύρος τιμών της προβλεπτικής μεταβλητής διαιρείται σε ένα αριθμό ίσων διαστημάτων και ένα πολυώνυμο τρίτου βαθμού προσαρμόζεται στα σημεία κάθε διαστήματος.

2. Μεταξύ δύο μεταβλητών με την ίδια ερμηνευτική δύναμη (*partial R<sup>2</sup>*), στατιστικά σημαντικότερη θεωρείται εκείνη με τους λιγότερους βαθμούς ελευθερίας.

3. Οι βιοκοινοτικές μελέτες δίνουν κατά κανόνα μια μεγάλη μήτρα δεδομένων με υψηλή αναλογία (>>1) αριθμού μεταβλητών (*taxa*) προς αριθμό δειγμάτων και μεγάλη συχνότητα εμφάνισης μηδενικών τιμών, καθιστώντας ακατάλληλη την όποια προσέγγιση τους με παραμετρικές μεθόδους (π.χ. MANOVA).

4. Η ANOSIM είναι μια πολυπαραγοντική μη-παραμετρική δοκιμή με μηδενική υπόθεση την απουσία στατιστικά σημαντικών διαφορών ως προς μια σειρά παραμέτρων (π.χ. αφθονίες ειδών) μεταξύ διαφόρων ομάδων δειγμάτων. Πρέπει να τονιστεί ότι εφαρμόζεται μόνο σε *a priori* ομαδοποιήσεις, καθοριζόμενες ήδη από το δειγματοληπτικό σχεδιασμό (π.χ. στην προκειμένη περίπτωση, τα δείγματα ομαδοποιούνται *a priori* ως προς δύο παράγοντες, το χρόνο και το βάθος συλλογής) και όχι σε ομάδες που προκύπτουν εκ των υστέρων από την ανάλυση των δεδομένων (π.χ. clustering). Το στατιστικό της ANOSIM λαμβάνει υπόψη τη διαφορά της μέσης ομοιότητας των δειγμάτων εντός και μεταξύ των ομάδων (κατ' αναλογία με την ANOVA) και υπολογίζεται για όλες τις δυνατές αντιμεταθέσεις των δειγμάτων μεταξύ των ομάδων. Αν οι τυχαίες αυτές αντιμεταθέσεις δίνουν τιμές του στατιστικού παραπλήσιες με την πραγματική, τότε δεν μπορεί να στοιχειοθετηθεί στατιστικά ότι οι ομάδες διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τις εξεταζόμενες παραμέτρους.

5. Αυτό σημαίνει ότι το κάθε δείγμα-σημείο στο διάγραμμα ταξιθέτησης θα πρέπει να τοποθετηθεί κοντύτερα στο πιο όμοιο με αυτό δείγμα, το επόμενο πλησιέστερο θα πρέπει να είναι το δεύτερο πιο όμοιο δείγμα κ.ο.κ. Ο αλγόριθμος της MDS είναι μια επαναληπτική διαδικασία που αναπροσαρμόζει σε κάθε υπολογιστικό κύκλο τις θέσεις των δειγμάτων, επιδιώκοντας να εκπληρώσει αυτή τη συνθήκη σε όσο το δυνατόν μεγαλύτερο βαθμό για όλα τα δείγματα ταυτόχρονα. Ο βαθμός απόκλισης της τελικής διάταξης των δειγμάτων από τη παραπάνω συνθήκη αποδίδεται με ένα κατάλληλο συντελεστή (*stress coefficient*), χαμηλές τιμές του οποίου (<0,1) εξασφαλίζουν ότι έχει επιτευχθεί μια απλή και αξιόπιστη γραφική αναπαράσταση των σχέσεων των επιμέρους δειγμάτων ως προς μια ορισμένη σειρά παραμέτρων (πχ αφθονίες ειδών).

6. Η κατασκευή του δενδρογράμματος στον τύπο αυτό clustering ξεκινά από τα μέγιστα επίπεδα ομοιότητας, ενώνοντας αρχικά τα επιμέρους δείγματα σε ομάδες, που με τη σειρά τους

σχηματίζουν μεγαλύτερα σύνολα σε χαμηλότερα επίπεδα ομοιότητας. Ο βαθμός ομοιότητας μεταξύ των διαφόρων ομάδων (*clusters*) υπολογίζεται με τη μέθοδο του group-average link, που δίνει την πλέον ισόρροπη (ως προς τον αριθμό των clusters και τα επίπεδα ομοιότητας αυτών) τελική μορφή δενδρογράμματος.

**7.** Η ανάλυση SIMPER υπολογίζει τη μέση ανομοιότητα μεταξύ των ομάδων (ανά δύο) και τη μέση ομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων κάθε ομάδας, και στη συνέχεια τις επιμερίζει στα διάφορα taxa. Από τα αποτελέσματα της ανάλυσης αυτής, μπορούμε να κρίνουμε την ομοιογένεια της κάθε ομάδας και επιπλέον να εντοπίσουμε τεκμηριωμένα τα πιο χαρακτηριστικά της taxa, καθώς και εκείνα που πρωτίστως τη διαφοροποιούν από κάθε μια από τις υπόλοιπες.

**8.** Η βασική ιδιότητα του συντελεστή Bray-Curtis που τον καθιστά ιδιαίτερα κατάλληλο για βιοκοινοτικές αναλύσεις είναι ότι η τιμή του δεν επηρεάζεται από τα από κοινού απόντα είδη (*joint absences*), δηλαδή η απουσία ενός ή περισσότερων ειδών από αμφότερα τα δείγματα δεν συνιστά κριτήριο ομοιότητας.

**9.** Με την κανονικοποίηση (αφαίρεση της μέσης τιμής από κάθε τιμή της μεταβλητής και κατόπιν διαίρεση με την τυπική απόκλιση), όλες οι μεταβλητές ανάγονται στην ίδια (αδιάστατη) κλίμακα, με την προϋπόθεση ότι η κατανομή τους προσεγγίζει την κανονική. Για το λόγο αυτό, οι τιμές κάποιων μεταβλητών χρειάζονται συχνά κάποιο κατάλληλο μετασχηματισμό προτού κανονικοποιηθούν.

**10.** Η PCA μπορεί να τρέξει μόνο με βάση τις ευκλείδειες αποστάσεις ως μέτρο ανομοιότητας, ενώ μια άλλη προϋπόθεση είναι ο σχετικά μικρός αριθμός των μεταβλητών (παραπλήσιος με τον αριθμό των δειγμάτων).

**11.** Με υπολογιστικούς όρους, αυτό μεταφράζεται σε μεγιστοποίηση της διακύμανσης μεταξύ των ομάδων (between groups) και ελαχιστοποίηση της διακύμανσης εντός των ομάδων (within groups).

## *Αποτελέσματα*

### 3.1 Έλεγχος του ολιγοτροφικού χαρακτήρα του συστήματος

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, η επιλογή της θέσης δειγματοληψίας έγινε με βασικό γνώμονα τον ολιγοτροφικό χαρακτήρα της περιοχής, στον οποίο συνέτειναν προκαταρκτικές παρατηρήσεις καθώς και προγενέστερα στοιχεία από μετρήσεις στον ευρύτερο χώρο του κόλπου του Ηρακλείου (Psarra *et al.*, 2000; Tselepidis *et al.*, 2000, 1993; Ντούνας & Παπαδοπούλου, 1993; Tselepidis, 1992). Δεδομένου όμως ότι για πρώτη φορά στην παρούσα μελέτη έγιναν αναλυτικές μετρήσεις φυσικοχημικών και βιολογικών παραμέτρων σε τόσο μικρή απόσταση από την ακτή (~ 200 m), ο υποτιθέμενος ολιγοτροφισμός της περιοχής έπρεπε να επαληθευτεί και στην πράξη.

Στον **πίνακα 2** αναγράφονται οι ολικοί μέσοι όροι και τα εύρη τιμών βασικών παραμέτρων με τις οποίες εκτιμάται ο βαθμός ευτροφισμού ενός συστήματος. Σε γενικές γραμμές, οι τιμές της πρωτογενούς παραγωγικότητας (*PP*), της χλωροφύλλης-*a* (*Chla*) και των κύριων ανόργανων θρεπτικών κυμάνθηκαν σε ιδιαίτερα χαμηλά επίπεδα, παραπλήσια εκείνων που έχουν βρεθεί σε προηγούμενες μετρήσεις στα ανοικτά του Κόλπου του Ηρακλείου (Psarra *et al.*, 2000; Tselepidis *et al.*, 2000), σε πελαγικούς σταθμούς του Κρητικού Πελάγους και των στενών του Κρητικού τόξου (Tselepidis *et al.*, 2000; Gotsis-Skretas *et al.*, 1999), καθώς και σε άλλες περιοχές της Ανατολικής Μεσογείου (π.χ. Λεβαντίνη) χαρακτηριζόμενες ως ακραία ολιγοτροφικές (Krom *et al.*, 1991; Zohary & Robarts, 1998). Ακόμα κι αν λάβουμε υπόψη μόνο τις τιμές παραγωγικότητας και χλωροφύλλης, το σύστημά μας κατατάσσεται και πάλι σαφώς στην κατηγορία των ολιγοτροφικών, σύμφωνα με την κλίμακα τροφικής κατάστασης που προτείνει για το Αιγαίο η Ignatiades (2005).

**Πίνακας 2:** Μέσοι όροι, τυπικές αποκλίσεις και εύρη τιμών βασικών παραμέτρων για το σύνολο των δειγματοληψιών

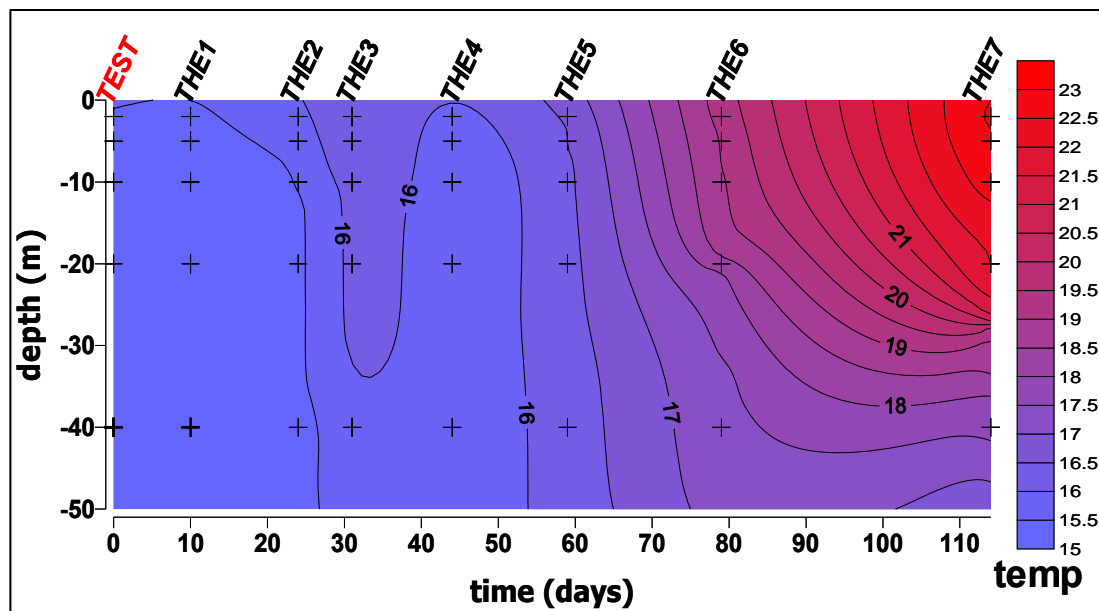
	mean	SD	min	max
<b>PP</b> (mgC m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup> )	0,30	0,16	0,06	0,70
<b>Chla</b> (μg/l)	0,17	0,08	0,07	0,36
<b>NO<sub>3</sub></b> (μM)	0,40	0,36	0,03	1,80
<b>NH<sub>4</sub></b> (μM)	0,13	0,10	0,02	0,49
<b>PO<sub>4</sub></b> (μM)	0,05	0,04	0,00	0,16
<b>Si(OH)<sub>4</sub></b> (μM)	1,36	0,26	0,80	2,22
<b>K<sub>PAR</sub></b>	0,082	0,014	0,066	0,108

Οι τιμές του συντελεστή απόσβεσης της PAR ακτινοβολίας ( $K_{PAR}$ ), αν και χαμηλές κατά γενική παραδοχή, βρέθηκαν αρκετά υψηλότερες από εκείνες που έχουν υπολογιστεί σε πελαγικούς σταθμούς του Κρητικού Πελάγους (Ignatiades, 1998; Ignatiades *et al.*, 2002). Όπως

αναμενόταν, ο  $K_{PAR}$  εμφανίζει ισχυρή συσχέτιση με τη μέση *Chla* της στήλης ( $r = 0,94$ ,  $P < 0,01$ ). Δεδομένων όμως των πολύ χαμηλών τιμών της τελευταίας, η διαφορά στα επίπεδα του  $K_{PAR}$  δε μπορεί να αποδοθεί σε αυξημένη απορρόφηση από φυτοχρωστικές. Πιθανότερη εκδοχή είναι η ενισχυμένη σκέδαση λόγω της εντονότερης παρουσίας αιωρούμενου σωματιδιακού υλικού στο παράκτιο σύστημα.

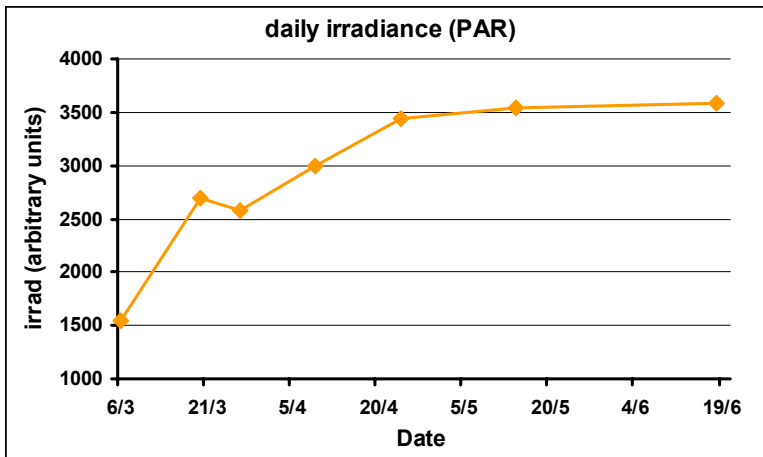
### 3.2 Μεταβολές φυσικών και χημικών παραμέτρων

Η θερμοκρασία της στήλης (0-50 m) κατά τη δειγματοληπτική περίοδο κυμάνθηκε έντονα (15,3 - 23,1 °C), γεγονός αναμενόμενο για την εποχή, ενώ περιορισμένη ήταν η διακύμανση της αλατότητας τόσο με το χρόνο όσο και με το βάθος (38,79 – 39,11 PSU). Οι υψηλές τιμές (τυπικές για το επιφανειακό στρώμα στο Κρητικό Πέλαγος) και κυρίως η χαμηλή (για παράκτιο οικοσύστημα) μεταβλητότητα της αλατότητας υποδεικνύουν την απουσία σημαντικών επιδράσεων από εισροές γλυκού νερού στο σημείο δειγματοληψίας. Για την παρακολούθηση της στρωματοποίησης της στήλης επομένως, θα βασιστούμε αποκλειστικά στη θερμοκρασία, οι διαβαθμίσεις της οποίας στην προκειμένη περίπτωση καθορίζουν απολύτως και τις διαβαθμίσεις της πυκνότητας. Στην **εικόνα 5** παρουσιάζονται οι μεταβολές της θερμοκρασίας σε δύο διαστάσεις (χρόνος – βάθος) από την πρώτη μέχρι και την τελευταία δειγματοληψία.

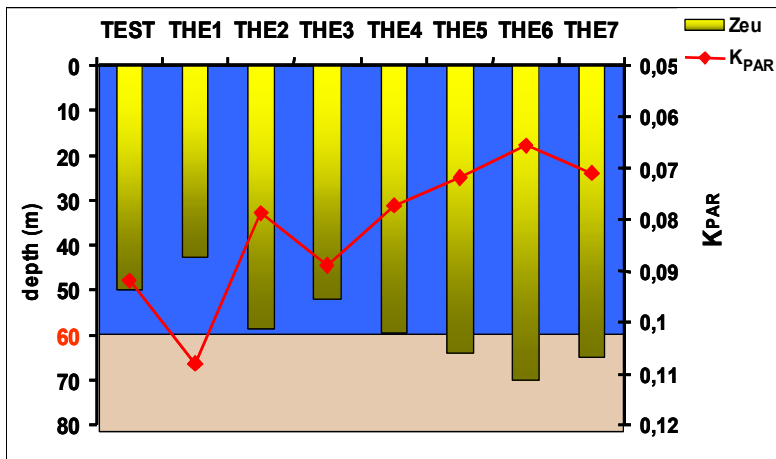


**Εικόνα 5:** Μεταβολές της θερμοκρασίας σε δύο διαστάσεις (χρόνος – βάθος, Krigid method). Ως μέρα 0 ορίστηκε η ημερομηνία της δοκιμαστικής πρώτης δειγματοληψίας (TEST).

Είναι εμφανής η προοδευτική θέρμανση της στήλης, η οποία πάντως παρέμεινε πλήρως ομογενοποιημένη μέχρι τα τέλη Απριλίου (THE5). Από τα μέσα Μαΐου (THE6) άρχισε η αποκατάσταση του εποχιακού θερμοκλινούς, η οποία οδήγησε σε μια σαφώς στρωματοποιημένη στήλη στα μέσα Ιουνίου (THE7), με θερμοκρασιακή διαβάθμιση 4 °C μεταξύ 20 και 40 m, και με κατώτερο όριο της επιφανειακής ζώνης ανάμειξης τα 30 m. Το όριο αυτό θεωρείται ότι συμπίπτει με το βάθος όπου η μεταβολή της πυκνότητας υπερβαίνει τις 0,2 μονάδες ανά μέτρο ( $\Delta density \geq 0,2 \text{ unit m}^{-1}$ ; Levasseur *et al.*, 1984). Παρατηρούμε λοιπόν ότι μόνο η τελευταία δειγματοληψία έγινε σε συνθήκες στρωμάτωσης, όπου και πάλι μόνο το μεγαλύτερο δειγματοληπτικό βάθος (40 m) ήταν κάτω από τη ζώνη ανάμειξης και απομονωμένο από τα υπόλοιπα.



**Εικόνα 6:** Ολική ημερήσια επιφανειακή ακτινοβολία (PAR) τις ημέρες των δειγματοληψιών



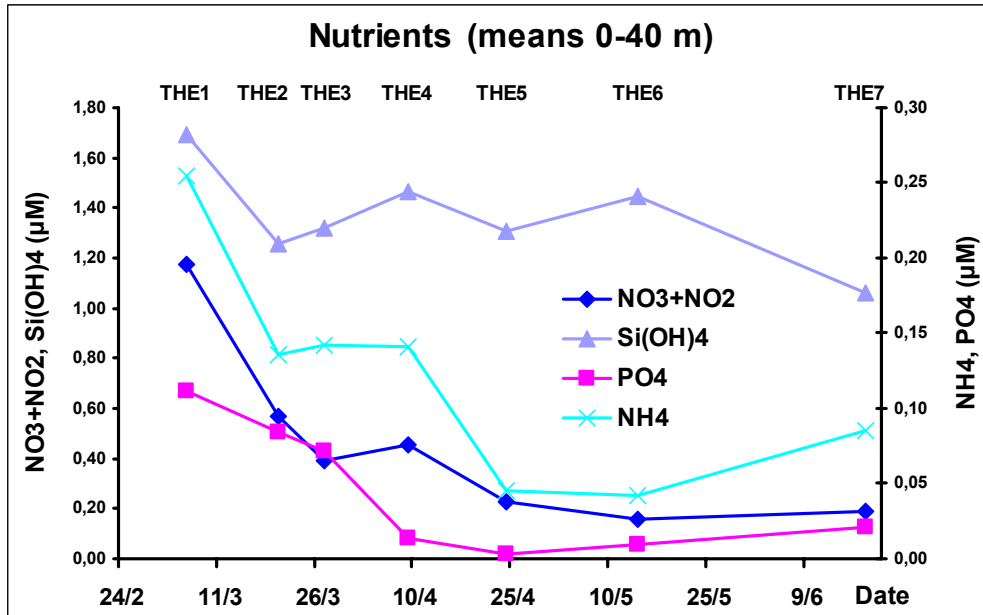
**Εικόνα 7:** Διακύμανση του συντελεστή απόσβεσης  $K_{PAR}$  και σχηματική αναπαράσταση της θεωρητικής έκτασης της εύρωτης ζώνης (Zeu) σε σχέση με το βάθος της υδάτινης στήλης (μπλε χρώμα). Με καφέ χρώμα αναπαρίσταται ο θαλάσσιος πυθμένας.

ακτινοβολίας. Από τα δεδομένα φωτός προσδιορίστηκαν επίσης ο συντελεστής απόσβεσης  $K_{PAR}$  και το βάθος της εύρωτης ζώνης Zeu (εικόνα 7). Παρατηρούμε ότι σε όλες τις περιπτώσεις, η εύρωτη ζώνη καταλάμβανε το μεγαλύτερο μέρος ή ακόμη και το σύνολο της υδάτινης στήλης. Αυτό σημαίνει ότι ακόμη και υπό την επίδραση έντονης κατακόρυφης ανάμειξης, οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί είχαν τη δυνατότητα να παραμένουν σε ευνοϊκές συνθήκες φωτός και να διατηρούν θετικό ισοζύγιο φωτοσύνθεσης – αναπνοής.

Οι συγκεντρώσεις των βασικών ανόργανων θρεπτικών ακολούθησαν ξεκάθαρα πτωτική πορεία. Στην εικόνα 8 παρουσιάζονται οι μεταβολές τους με το χρόνο σε επίπεδο μέσων όρων στήλης (0-40 m). Κοινά στοιχεία των επιμέρους προτύπων είναι οι μέγιστες τιμές κατά την πρώτη δειγματοληψία (THE1) και η ισχυρή μείωση μεταξύ THE1 και THE2. Με εξαίρεση τα πυριτικά που στη συνέχεια έδειξαν μια σχετική σταθεροποίηση, τα επίπεδα των υπολοίπων συνέχισαν να υποχωρούν δραστικά. Έτσι, από τη THE4 (αρχές Απριλίου) και μέχρι το τέλος της

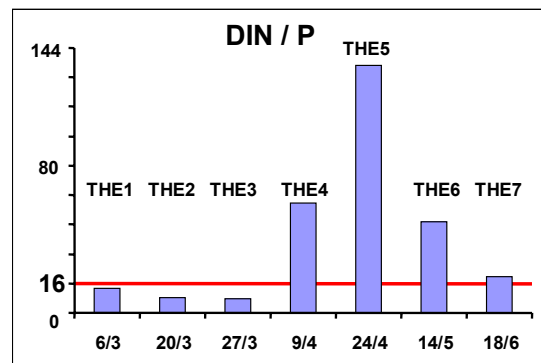
Ομοίως με τη θερμοκρασία, και η ολική ημερήσια PAR ακτινοβολία επέδειξε την αναμενόμενη για την εαρινή περίοδο σταδιακή αύξηση (εικόνα 6), αποτέλεσμα του εποχικού κύκλου του φωτός στις εύκρατες περιοχές. Οι αποκλίσεις από το κανονικό εποχικό πρότυπο μεταβολής της ημερήσιας ακτινοβολίας (κωδωνοειδής καμπύλη με κορυφή στο θερινό ηλιοστάσιο; Kirk, 1994) οφείλονται προφανώς στην επίδραση των καιρικών συνθηκών και κυρίως των επικρατούντων συνθηκών νέφωσης κατά τις ημέρες της μέτρησης. Στο παράρτημα I δίνονται οι αναλυτικές καμπύλες διακύμανσης της επιφανειακής ακτινοβολίας PAR για κάθε μέρα δειγματοληψίας, με ολοκλήρωση των οποίων υπολογίστηκαν οι αντίστοιχες τιμές ολικής ημερήσιας

δειγματοληπτικής περιόδου καταγράφηκε έντονη έλλειψη θρεπτικών, με κύριο χαρακτηριστικό τις πρακτικά μη ανιχνεύσιμες τιμές φωσφορικών ( $<0,03 \mu\text{M}$ ), ενώ σε αρκετά χαμηλές συγκεντρώσεις ( $<0,3 \mu\text{M}$  από τη *THE5* κι έπειτα) κυμάνθηκε και το ολικό ανόργανο άζωτο ( $DIN = NO_3 + NO_2 + NH_4$ ). Ο λόγος του ολικού ανόργανου αζώτου προς τα φωσφορικά ( $DIN / P$ ) εμφάνισε μεικτή εικόνα, αφού ήταν χαμηλότερος της τιμής Redfield (= 16) στην αρχή και υψηλότερος από τη *THE4* κι έπειτα, μετά δηλαδή από τη δραστική μείωση του φωσφόρου.



**Εικόνα 8:** Συγκεντρωτικό γράφημα της χρονικής διακύμανσης των βασικών ανόργανων θρεπτικών (μέσοι όροι 0-40 m).

Η ανάλυση διακύμανσης ως προς δύο παράγοντες (*two-factor ANOVA*) έδειξε ότι οι μεταβολές με το χρόνο είναι στατιστικά σημαντικές ( $P < 0,01$ ) για όλα τα θρεπτικά (βλ. **παράρτημα II**). Σύμφωνα με τους post hoc ελέγχους (*95% LSD method*), οι τιμές της πρώτης δειγματοληψίας (*THE1*) διαχωρίζονται από αυτές όλων των επόμενων (και στα 4 θρεπτικά). Στα φωσφορικά και νιτρικά(-ώδη) μάλιστα, οι υπόλοιποι μέσοι όροι ομαδοποιούνται κατά τρόπο που συμφωνεί με την προηγούμενη περιγραφή, δηλαδή την ύπαρξη μιας φάσης μείωσης ακολουθούμενη από μια φάση σταθεροποίησης σε πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις.



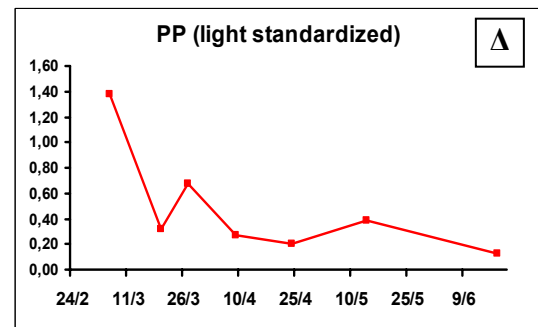
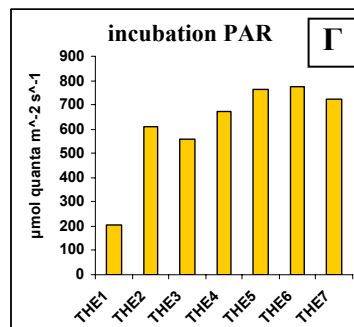
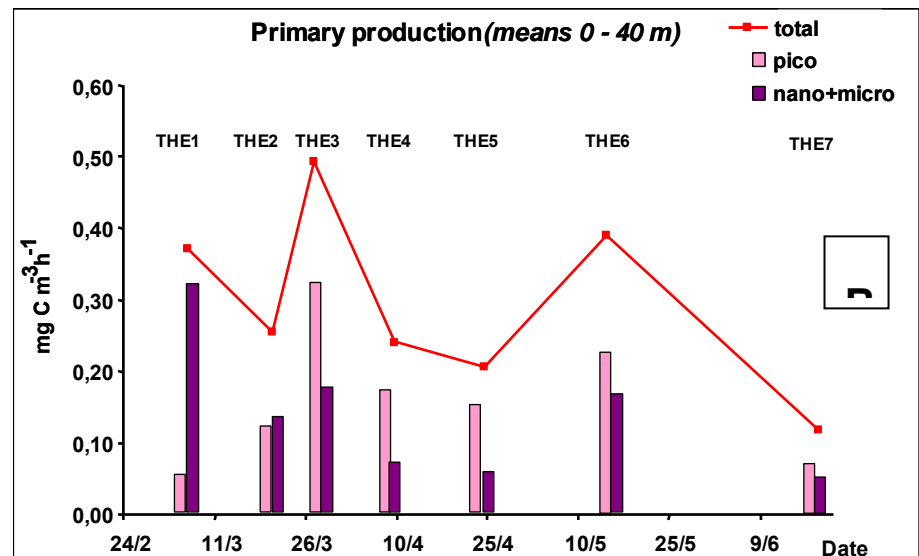
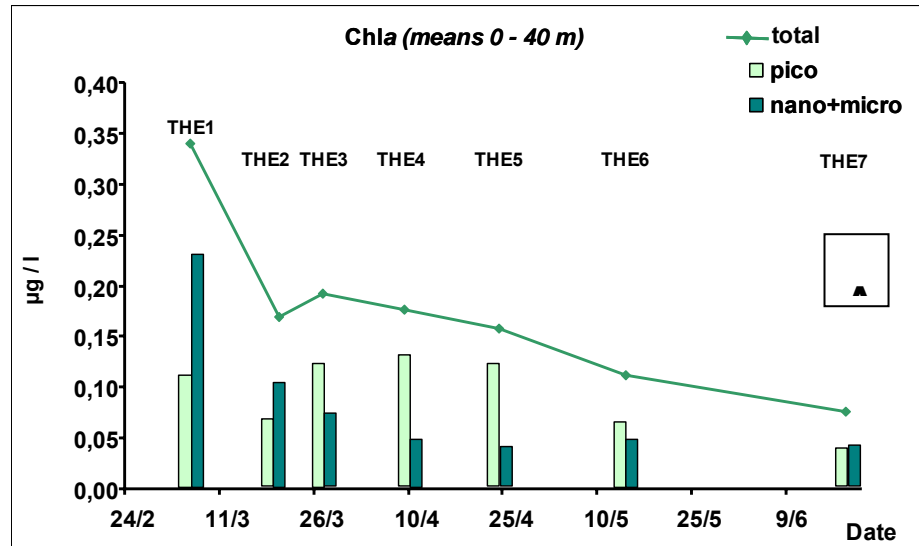
**Εικόνα 9:** Χρονική διακύμανση του λόγου  $DIN / P$  (μέσοι όροι 0-40 m).

Από την άλλη πλευρά, μόνο τα πυριτικά εμφάνισαν στατιστικά σημαντική διαφοροποίηση με το βάθος, με τις επιφανειακές τιμές (2 m) συστηματικά μεγαλύτερες από όλες τις υπόλοιπες.



### 3.3 Μεταβολές χλωροφύλλης και παραγωγικότητας

Οι τιμές της χλωροφύλλης-α (μέσοι όροι 0–40 m) ξεκίνησαν από ένα σαφές μέγιστο στην πρώτη δειγματοληψία (THE1) και στη συνέχεια μειώνονταν σταθερά (εικόνα 10Α). Εκ πρώτης όψεως, η εικόνα δεν είναι τόσο ξεκάθαρη στη χρονική διακύμανση της πρωτογενούς παραγωγικότητας (PP), όπου η συνολικά διαφαινόμενη πτωτική τάση επισκιάζεται ως ένα βαθμό από έντονες ενδιάμεσες αυξομειώσεις (εικόνα 10Β). Προτού αποδώσουμε στις διακυμάνσεις αυτές κάποια συγκεκριμένη οικολογική σημασία, θα πρέπει να αποκλείσουμε την πιθανότητα να αντικατοπτρίζουν απλώς σημαντικές διαφορές στις επικρατούσες συνθήκες φωτός κατά τη διάρκεια των πειραμάτων (εικόνα 10Γ). Πράγματι, παρατηρούμε ότι η μέση ακτινοβολία PAR της στήλης (0-40 m) κατά τη διάρκεια της *in situ* επώασης ήταν σχεδόν 4 φορές χαμηλότερη στην πρώτη δειγματοληψία σε σχέση με επόμενες (THE5, THE6), διαφορά πρωτίστως οφειλόμενη σε πειραματικές συνθήκες (καθυστερημένη επώαση,

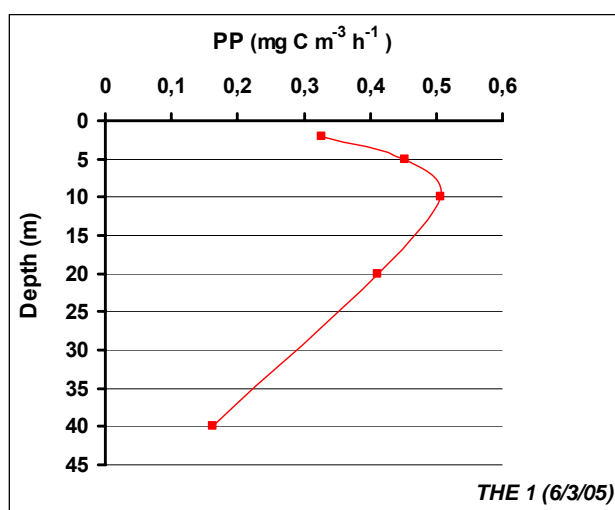


**Εικόνα 10:** α), β) Χρονική διακύμανση χλωροφύλλης-α, πρωτογενούς παραγωγικότητας, και επιμέρους κλασμάτων αυτών (μέσοι όροι 0-40 m), γ) Μέση PAR ακτινοβολία (0-40 m) κατά τη διάρκεια των *in situ* επωάσεων, δ) Κανονικοποιημένη ως προς το φως μέση πρωτογενής παραγωγικότητα.

παροδική νέφωση) κι όχι τόσο στον κανονικό εποχικό κύκλο του φωτός (βλ. **παράρτημα Ι**). Σε γενικές γραμμές, με μια αδρή κανονικοποίηση των τιμών PP ως προς το φως σε επίπεδο μέσων όρων (αναγωγή δηλαδή των μέσων τιμών PP στην ίδια μέση τιμή ακτινοβολίας επώασης), η διακύμανση της παραγωγικότητας με το χρόνο εξομαλύνεται αρκετά και πλησιάζει σημαντικά το αντίστοιχο πρότυπο μεταβολής της χλωροφύλλης (**εικόνα 10Δ**).

Η σχετική συνεισφορά των επιμέρους κλασμάτων μεγέθους μεταβλήθηκε με το χρόνο έντονα αλλά κατά απολύτως αντίστοιχο τρόπο και στις δύο παραμέτρους (**εικόνα 10Α, Β**). Συγκεκριμένα, η συμμετοχή του πικο-φυτοπλαγκτού (0.2 – 2.0  $\mu\text{m}$ ) κυμάνθηκε από 32,5% μέχρι 75,7% στη chl<sub>a</sub> κι από 14,2% έως 72,5% στην PP, με χαμηλότερες τιμές στην δειγματοληψία *THE1* (αρχές Μαρτίου) και υψηλότερες στη *THE5* (τέλη Απριλίου). Αυτό σημαίνει ότι την αρχική επικράτηση των μεγαλύτερων κλασμάτων (νανο- + μικρο-φυτοπλαγκτό) διαδέχθηκε η κυριαρχία του πικο-φυτοπλαγκτού (από τη *THE3* κι έπειτα), η οποία συνέπεσε με τη δραστική ελάττωση των ανόργανων θρεπτικών (βλ. ενότητα 3.2 και εικόνα 8).

Όλες οι παραπάνω μεταβολές της πρωτογενούς παραγωγικότητας και της chl<sub>a</sub> (ολικών τιμών και κλασμάτων) με το χρόνο είναι στατιστικά σημαντικές (*two-factor ANOVA*,  $P < 0,01$ ; βλ. **παράρτημα ΙΙ**). Η παραγωγικότητα (και τα επιμέρους κλάσματα αυτής) μεταβάλλεται σημαντικά και με το βάθος ( $P < 0,05$ ), επιδεικνύοντας το αναμενόμενο πρότυπο κατακόρυφης κατανομής που έχει παρατηρηθεί και σε προηγούμενες μελέτες στο Κρητικό (Psarra *et al.*, 2000; Gotsis-Skretas *et al.*, 1999; Ignatiades *et al.*, 1998). Αυτό χαρακτηρίζεται από τη συστηματική εμφάνιση ενός υποεπιφανειακού μέγιστου στα 5-10 m, σε επίπεδο ακτινοβολίας δηλαδή 30-40% της επιφανειακής (**εικόνα 11**). Ακόμη πιο επιφανειακά, τα υψηλά επίπεδα ακτινοβολίας προκαλούν φωτοαναστολή



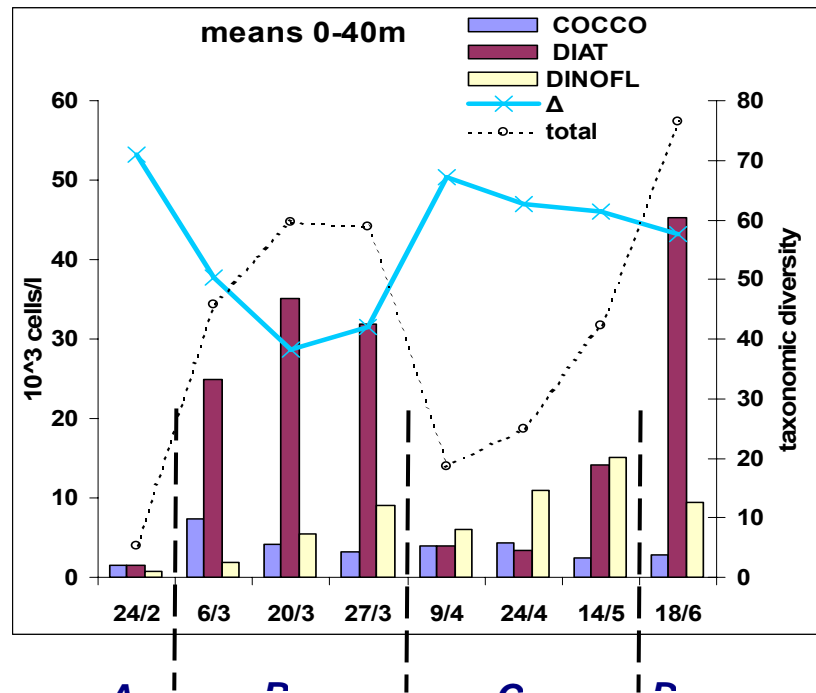
**Εικόνα 11:** Ενδεικτικό κατακόρυφο προφίλ της πρωτογενούς παραγωγικότητας

(Falkowski & Raven, 1997), ενώ σε μεγαλύτερα βάθη η μείωση οφείλεται προφανώς σε φωτοπεριορισμό. Από την άλλη πλευρά, η κατακόρυφη κατανομή της χλωροφύλλης-*a* δεν ακολουθεί κάποιο συγκεκριμένο πρότυπο και φαίνεται σχετικά ομοιογενής, με μια ελαφρά τάση αύξησης με το βάθος η οποία όμως μόνο στην περίπτωση του κλάσματος του πικο είναι στατιστικά σημαντική ( $P < 0,05$ ; βλ. **παράρτημα ΙΙ**).

### 3.4 Βιοκοινοτικές μεταβολές φυτοπλαγκτού

Η δυναμική του φυτοπλαγκτού κατά την περίοδο της δειγματοληψίας επέδειξε ένα ευδιάκριτο πρότυπο. Το πρότυπο αυτό αποτυπώνεται σε πρώτο επίπεδο στις χρονικές μεταβολές της μέσης αφθονίας (0-40 m) των βασικών φυτοπλαγκτονικών ομάδων (εικόνα 12), και παράλληλα επιβεβαιώνεται και ενισχύεται σε αναλυτικότερο επίπεδο (taxa) με τη πολυμεταβλητή ανάλυση των αλλαγών της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας (εικόνα 13).

Συνολικά αναγνωρίστηκαν 178 taxa κατανεμημένα σε 3 ευρύτερες ταξινομικές ομάδες (73 διάτομα, 85 δινομαστιγωτά, 20 κοκκολιθοφόρα), ενώ από τις μετρήσεις και την ανάλυση εξαιρέθηκαν τα πυριτιομαστιγωτά (εξαιτίας του πολύ μικρού αριθμού και της σποραδικής τους εμφάνισης), καθώς και τα κύτταρα μεγέθους  $<7$   $\mu\text{m}$  (κυρίως μικρά μαστιγωτά) που δε μπορούσαν να ποσοτικοποιηθούν με ακρίβεια με το ανάστροφο μικροσκόπιο.



**Εικόνα 12:** Χρονική διακύμανση της αφθονίας των κύριων ομάδων φυτοπλαγκτού και του δείκτη ταξινομικής ποικιλότητας  $\Delta$  (μέσοι όροι 0-40 m)

Η συνολική μέση αφθονία κυμάνθηκε έντονα ( $3,9 \times 10^3 - 5,7 \times 10^4$  cells / l) αλλά εντός των ορίων που έχουν προηγουμένως αναφερθεί για το Νότιο Αιγαίο (Ignatiades, 1976; Psarra *et al.*, 2000; Ignatiades *et al.*, 2002). Συνοπτικά, η δειγματοληπτική περίοδος φαίνεται να χωρίζεται σε τέσσερις διαδοχικές φάσεις ως προς την αφθονία, τη βιοποικιλότητα και τη δομή του φυτοπλαγκτού σε επίπεδο βασικών ταξινομικών ομάδων (εικόνα 12):

**Φάση A:** χαμηλή αφθονία, σχετικά ισομερής αντιπροσώπευση των φυτοπλαγκτονικών ομάδων, υψηλή βιοποικιλότητα (*TEST*, τέλη Φλεβάρη). Πιθανόν στη φάση αυτή το σύστημα να βρίσκεται ακόμα κοντά στην συνήθη χειμερινή του εικόνα, τουλάχιστον σε επίπεδο ολικής αφθονίας.

**Φάση B:** έξαρση διατόμων, που αυξάνουν τον αριθμό τους τουλάχιστον κατά 20 φορές, φθάνοντας σε μέση αφθονία και ποσοστιαία συμμετοχή της τάξεως των  $3,5 \times 10^4$  cells / l και 78,7% αντίστοιχα (*THE1 - THE3*, αρχές - τέλη Μαρτίου). Η κατακόρυφη αυτή αλλά και παροδική (όπως αποδεικνύεται στη συνέχεια) αύξηση των διατόμων συμπίπτει με το ελάχιστο της βιοποικιλότητας

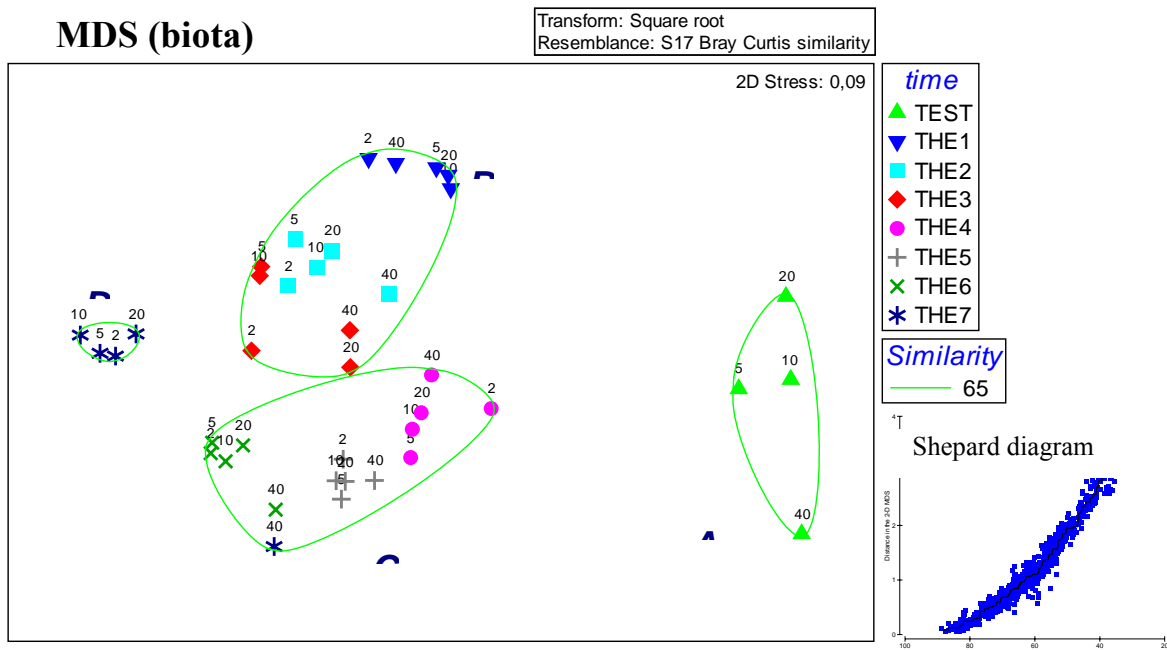
και αναμφίβολα πληροί τα χαρακτηριστικά της εαρινής άνθισης. Αξιοσημείωτη επίσης είναι η αύξηση της αφθονίας και των υπολοίπων ομάδων (κοκκολιθοφόρα x4.5, *THE1*; δινομαστιγωτά x6.5, *THE3*) η οποία επισκιάζεται ως ένα βαθμό από την έντονη επικράτηση των διατόμων.

**Φάση C:** πρόοδος της διαδοχής, με άνοδο της βιοποικιλότητας και ραγδαία μείωση των διατόμων (σε επίπεδα σχεδόν παραπλήσια με εκείνα προ άνθισης), σχετική σταθερότητα των κοκκολιθοφόρων και επικράτηση των δινομαστιγωτών, τα οποία αυξάνουν σημαντικά τη σχετική τους συμμετοχή (58,4% μέγιστο, *THE5*) αλλά όχι ιδιαίτερα την απόλυτη αφθονία τους (*THE4* – *THE6*, αρχές Απριλίου – μέσα Μαΐου). Στο τέλος αυτής της φάσης (*THE6*) παρατηρείται αύξηση των διατόμων σχεδόν στο επίπεδο αφθονίας των δινομαστιγωτών.

**Φάση D:** νέο επεισόδιο έξαρσης διατόμων, τα οποία μάλιστα φθάνουν σε ακόμη υψηλότερη τιμή μέσης αφθονίας ( $4,5 \times 10^4$  cells / l; *THE7*, μέσα Ιουνίου).

Οι μεταβολές της αφθονίας (ολικής και επιμέρους ομάδων) και της ταξινομικής ποικιλότητας του φυτοπλαγκτού με το χρόνο είναι στατιστικά σημαντικές (*two-factor ANOVA*,  $P < 0,01$ ; βλ. **παράρτημα II**). Αντίθετα, μόνο τα δινομαστιγωτά εμφανίζουν στατιστικά σημαντική ( $P < 0,05$ ) διαφοροποίηση με το βάθος, γεγονός που ίσως σχετίζεται με τη δυνατότητα ενεργητικής μετακίνησης και επιλεκτικής ρύθμισης της θέσης τους στη υδάτινη στήλη (Margalef, 1978). Η κατακόρυφη κατανομή της ολικής αφθονίας παρουσιάζει σε αρκετές περιπτώσεις υπο-επιφανειακό μέγιστο στα 5 m, αλλά είναι στατιστικά σημαντική μόνο σε επίπεδο 10% ( $P = 0,06$ ).

Με την βοήθεια της πολυμεταβλητής ανάλυσης των βιοκοινοτικών δεδομένων, το παραπάνω πρότυπο επαληθεύεται και συμπληρώνεται με περαιτέρω λεπτομέρειες ως προς τη σύνθεση και τις μεταβολές της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας. Στην **εικόνα 13** παρουσιάζεται το διάγραμμα ταξινόησης σε δύο διαστάσεις (*2D ordination plot*) του συνόλου των δειγμάτων (βάθος – χρόνος) με τη μέθοδο της μη-μετρικής πολυδιάστατης κλιμάκωσης (*non-metric MDS*). Οι σημειωμένες ομάδες δεν είναι αυθαίρετες αλλά αποτέλεσμα της υπέρθεσης των αποτελεσμάτων της αντίστοιχης ανάλυσης ομαδοποίησης (*cluster analysis*) για ορισμένο βαθμό ομοιότητας. Το κεντρικό στοιχείο που αναδεικνύεται από το συνδυασμό των δύο αναλύσεων είναι ότι το πρότυπο διάταξης και ομαδοποίησης (σε 65% επίπεδο ομοιότητας) των δειγμάτων αποτυπώνει με σχεδόν απόλυτη ακρίβεια τα στάδια των μεταβολών του φυτοπλαγκτού που περιγράψαμε προηγουμένως. Μοναδική εξαίρεση αποτελεί το βαθύ δείγμα τη τελευταίας δειγματοληψίας (*THE7-40m*). Η απομόνωσή του εξαιτίας του εποχικού θερμοκλινούς (βλ. ενότητα 3.2) είναι πιθανότατα η αιτία της σημαντικής διαφοροποίησης των βιοκοινοτικών του χαρακτηριστικών σε σχέση με τα πιο επιφανειακά δείγματα, με αποτέλεσμα την κατάταξή του στην ομάδα που αντιστοιχεί στην προηγούμενη χρονικά φάση (φάση C).



**Εικόνα 13:** Ταξιθέτηση των δειγμάτων ως προς τη βιοκοινοτική τους δομή με μη-μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση. Απεικονίζονται επίσης τα αποτελέσματα της αντίστοιχης ανάλυσης ομαδοποίησης (hierarchical agglomerative clustering, group-average link) σε επίπεδο ομοιότητας 65%, καθώς και το διαγνωστικό διάγραμμα Shepard (διάγραμμα διασποράς των αποστάσεων των σημείων στο πεδίο ταξιθέτησης ως προς το βαθμό ανομοιότητας μεταξύ των σημείων). Οι αριθμητικοί δείκτες στο πεδίο ταξιθέτησης αναφέρονται στα βάθη των δειγμάτων.

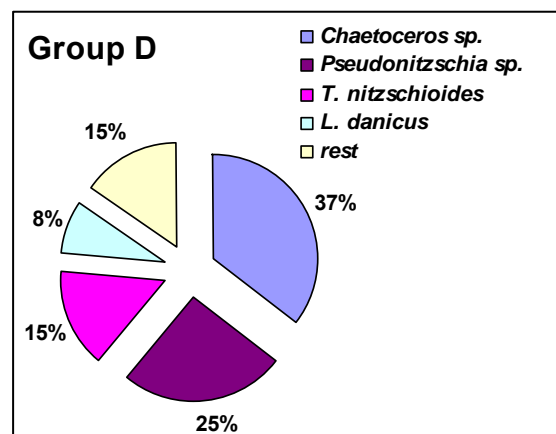
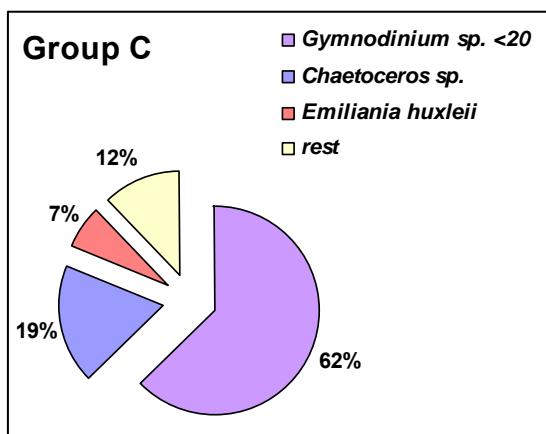
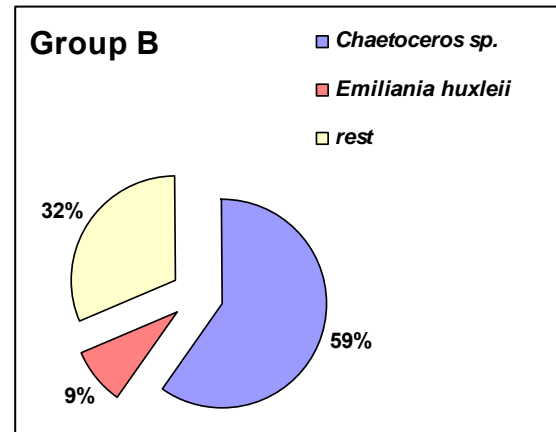
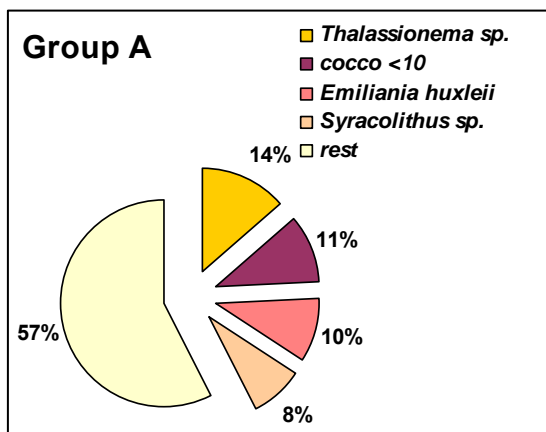
Πρέπει να τονιστεί ότι όλα τα βασικά διαγνωστικά κριτήρια της MDS (Clarke & Warwick, 1994) συνηγορούν στην σχεδόν απόλυτα επιτυχή και αξιόπιστη αναπαράσταση των σχέσεων των δειγμάτων στις δύο διαστάσεις του πεδίου ταξιθέτησης (stress < 0.1, χαμηλός βαθμός διασποράς του διαγράμματος Shepard, συμφωνία της διάταξης των δειγμάτων με τις ομάδες της cluster σε διάφορους βαθμούς ομοιότητας). Είναι εμφανές ότι στην ομοιότητα και άρα τη διάταξη των δειγμάτων βαρύνει περισσότερο ο χρονικός παράγοντας, αφού τα πιο πολλά τοποθετούνται πλησιέστερα (ή ανάμεσα) σε δείγματα του ίδιου χρόνου και όχι του ίδιου βάθους. Εντούτοις, η ανάλυση ομοιοτήτων ως προς δύο παράγοντες (2-way crossed ANOSIM, no replication; Clarke & Warwick, 1994) έδειξε ότι οι βιοκοινοτικές μεταβολές του φυτοπλαγκτού είναι στατιστικά σημαντικές τόσο με το χρόνο (Rho = 0,835,  $P < 0,01$ ) όσο και με το βάθος (Rho = 0,227,  $P < 0,01$ ).

Περαιτέρω πληροφορίες σχετικά με τα ιδιαίτερα γνωρίσματα της βιοκοινοτικής δομής του φυτοπλαγκτού σε κάθε μία από τις φάσεις που περιγράψαμε δίνει η ανάλυση SIMPER, η οποία αναδεικνύει τα χαρακτηριστικά εκείνα taxa που καθορίζουν το πρότυπο ομαδοποίησης σε μια πολυμεταβλητή ανάλυση (πίνακας 3). Ένα από τα στοιχεία που προέκυψαν είναι ότι τα χαρακτηριστικά taxa κάθε ομάδας (φάσης), δηλαδή εκείνα που συμβάλλουν περισσότερο στην ομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων της και στη διαφοροποίηση αυτών από τα υπόλοιπα δείγματα, είναι ουσιαστικά και τα επικρατέστερα από πλευράς αφθονίας (εικόνα 14). Οι δύο εξάρσεις διατόμων που καταγράφηκαν διαφέρουν ποιοτικά μεταξύ τους, αφού η πρώτη (ομάδα B) χαρακτηρίζεται σχεδόν αποκλειστικά από την αύξηση του γένους *Chaetoceros sp.* (με σημαντική

επίσης παρουσία του κοκκολιθοφόρου *Emiliana huxleyi*), ενώ η δεύτερη (ομάδα Δ) διαμοιράζεται μεταξύ του ίδιου και τριών επιπλέον taxa (*Pseudonitzschia sp.*, *Thalassionema nitzschioides* και *Leptocylindrus danicus*), με συνέπεια το σχετικά υψηλότερο επίπεδο βιοποικιλότητας (εικόνα 12). Ενδιάμεσα, η φάση επικράτησης των δινομαστιγωτών χαρακτηρίζεται πρωτίστως από την παρουσία των μικρών *Gymnodinium sp.* (<20 μm).

**Πίνακας 3:** Συνοπτικά αποτελέσματα της ανάλυσης SIMPER (Bray-Curtis similarity). Παρουσιάζονται τα χαρακτηριστικά taxa με σειρά μειούμενης σχετικής συνεισφοράς στην ομοιότητα μεταξύ των δειγμάτων κάθε ομάδας, μέχρι της συμπλήρωσης 30-40% αθροιστικής συνεισφοράς.

Ομάδες (φάσεις)	Μέση ομοιότητα δειγμάτων (%)	Χαρακτηριστικά taxa
A	68,9	<i>Thalassionema sp.</i> , <i>Emiliana huxleyi</i> , <i>cocco</i> <10, <i>Syracolithus sp.</i>
B	71,4	<i>Chaetoceros sp.</i> , <i>Emiliana huxleyi</i>
C	71,9	<i>Gymnodinium sp.</i> <20, <i>Chaetoceros sp.</i> , <i>Emiliana huxleyi</i>
D	85,0	<i>Chaetoceros sp.</i> , <i>Pseudonitzschia sp.</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Leptocylindrus danicus</i>



**Εικόνα 14:** Ποσοστιαία συμμετοχή των χαρακτηριστικών taxa της κάθε ομάδας στη μέση συνολική αφθονία της

Κλείνοντας την περιγραφή των βιοκοινοτικών μεταβολών του φυτοπλαγκτού, αξίζει να σημειωθεί ότι η πρώτη άνθιση των διατόμων και η ακόλουθη επικράτηση των δινομαστιγωτών συγχρονίστηκαν σε μεγάλο βαθμό με τη σταδιακή μείωση και την ακόλουθη σταθεροποίηση των θρεπτικών (ιδιαίτερα του φωσφόρου) σε χαμηλά επίπεδα (βλ. ενότητα 3.2 και εικόνα 8). Αντίθετα, η νέα έξαρση των διατόμων στο τέλος της περιόδου μελέτης (*THE7*), όπως και η μικρότερης έκτασης αύξησή τους στην αμέσως προηγούμενη δειγματοληψία (*THE6*), δεν έδειξαν εκ πρώτης όψεως να σχετίζονται με κάποια καταγεγραμμένη αντίστοιχη διακύμανση των θρεπτικών.

### 3.5 Σχέση της πρωτογενούς παραγωγικότητας με φυσικοχημικούς παράγοντες

Η συνεισφορά και η σχετική σημασία μιας σειράς φυσικοχημικών παραμέτρων στις μεταβολές της πρωτογενούς παραγωγικότητας (PP) διερευνήθηκαν με τη βοήθεια ενός γενικευμένου γραμμικού μοντέλου (*generalized linear model*, GLM). Οι βασικές αρχές της μεθόδου και ο τρόπος εφαρμογής της στη συγκεκριμένη μελέτη αναλύονται στην ενότητα 2.8.1. Συνολικά εξετάστηκαν 10 πιθανές προβλεπτικές μεταβλητές: θερμοκρασία, αλατότητα, ηλιακή ακτινοβολία, νιτρικά ( $NO_3$ ), νιτρώδη ( $NO_2$ ), αμμωνιακά ( $NH_4$ ), φωσφορικά ( $PO_4$ ), πυριτικά ( $Si(OH)_4$ ), χλωροφύλλη-*a* (*chl<sub>a</sub>*) και ο λόγος ολικού ανόργανου αζώτου προς φώσφορο (DIN/P). Οι τιμές ακτινοβολίας που εισάγονται στο μοντέλο αντιπροσωπεύουν τη μέση ακτινοβολία PAR κατά το χρονικό διάστημα της επώασης κάθε δείγματος, στο αντίστοιχο βάθος.

Για λόγους που έχουν ήδη αναλυθεί, για την εξαρτημένη μεταβλητή (PP) επιλέχθηκαν η  $\gamma$ -κατανομή και η λογαριθμική ( $\log_e$ ) συνδετική συνάρτηση. Η επιλογή των σχέσεων με τις οποίες εισήχθησαν οι προβλεπτικές μεταβλητές έγινε με γνώμονα την καλύτερη δυνατή προσαρμογή του μοντέλου στα δεδομένα με τους λιγότερους δυνατούς βαθμούς ελευθερίας. Η εισαγωγή μη παραμετρικών όρων (*smoothers*) αυξάνει την ευελιξία και είναι απαραίτητη για την επιτυχή αναπαράσταση πολύπλοκων, μη μονοτονικών σχέσεων με την εξαρτημένη μεταβλητή (όπως π.χ. η σχέση θερμοκρασίας – PP ή ακτινοβολίας – PP), όμως είναι και ιδιαίτερα απαιτητική σε βαθμούς ελευθερίας, μειώνοντας έτσι την στατιστική ισχύ του μοντέλου.

Για κάθε μεταβλητή λήφθηκαν υπόψη η μορφή του διαγράμματος διασποράς με την PP και πιθανά γνωστά πρότυπα ως προς τη μορφή της μεταξύ τους σχέσης, ενώ όπου αυτά δεν αρκούσαν έγινε καθαρά εμπειρική επιλογή μετά από προκαταρκτικές δοκιμές. Κατόπιν τούτων, η χρήση smoother κρίθηκε απαραίτητη για 4 προβλεπτικές μεταβλητές (θερμοκρασία, ακτινοβολία, αλατότητα, DIN/P). Συγκεκριμένα, χρησιμοποιήθηκε το πολυωνυμικό κυβικό *spline* (bs) με 3 βαθμούς ελευθερίας για την ακτινοβολία και 4 για όλες τις υπόλοιπες μεταβλητές. Από την άλλη πλευρά, η παραδοχή απλών θετικών γραμμικών σχέσεων για τα θρεπτικά και την χλωροφύλλη αποδείχτηκε στην πράξη ικανοποιητική, γεγονός αναμενόμενο σ' ένα σύστημα ολιγοτροφικό, μακριά από καταστάσεις κορεσμού.



Στον **πίνακα 4** αποτυπώνεται η ανάδρομη σταδιακή επιλογή (*backward stepwise selection*) των μεταβλητών που συμπεριλήφθηκαν στο τελικό μοντέλο με βάση το στατιστικό κριτήριο *Akaike* (βλ. ενότητα 2.8.1). Σε κάθε στάδιο αποκλείεται η μεταβλητή εκείνη που αφαιρούμενη από το μοντέλο οδηγεί στην μικρότερη τιμή του κριτηρίου, εφόσον βέβαια αυτή είναι χαμηλότερη από την αρχική τιμή του σταδίου. Όπως φαίνεται, αποκλείστηκαν με τη σειρά οι μεταβλητές *bs(DIN/P, 4)*, *bs(Salinity, 4)*,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$  και  $\text{Si(OH)}_4$ , ενώ δευτερογενώς αφαιρέθηκε από το μοντέλο και η  $\text{NH}_4$ , αφού η συνεισφορά της στην εξήγηση της συνολικής διακύμανσης της PP ήταν εξαιρετικά μικρή ( $<0,1\%$ ) και στατιστικά μη σημαντική ακόμη και σε επίπεδο  $10\%$  ( $P > 0,1$ ).

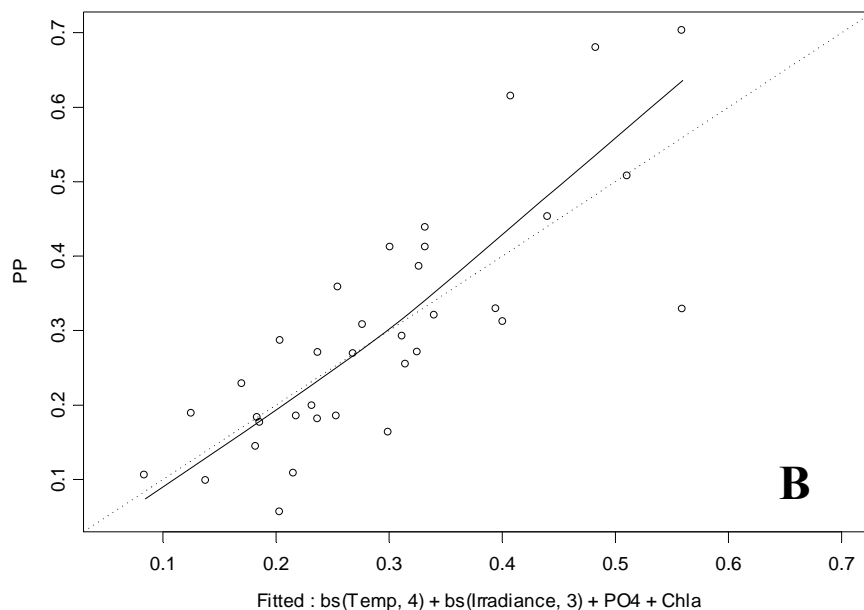
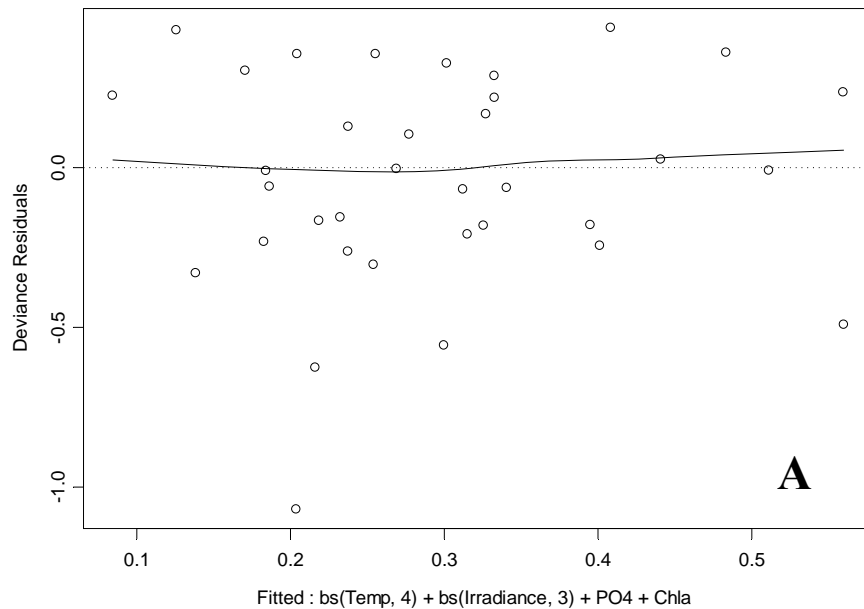
**Πίνακας 4:** Τιμές του κριτηρίου *Akaike* ανά στάδιο της ανάδρομης σταδιακής επιλογής. Χαμηλές τιμές του κριτηρίου υποδεικνύουν καλύτερο βαθμό προσαρμογής του μοντέλου.

	d.f.	Stage 1	Stage 2	Stage 3	Stage 4	Stage 5	Stage 6
<b>initial Akaike value</b> (all variables of the stage)	-	<b>10.185</b>	<b>8.939</b>	<b>7.814</b>	<b>7.456</b>	<b>7.079</b>	<b>6.707</b>
<b>(-) bs(Irradiance, 3)</b>	3	10.243	9.294	8.087	7.739	7.406	6.990
<b>(-) bs(Temperature, 4)</b>	4	9.691	8.351	7.785	7.683	8.273	7.941
<b>(-) bs(Salinity, 4)</b>	4	9.042	7.773				
<b>(-) NO3</b>	1	9.862	8.585	7.459	7.102		
<b>(-) NO2</b>	1	9.860	8.574	7.445			
<b>(-) NH4</b>	1	10.049	8.813	7.723	7.373	7.245	6.845
<b>(-) PO4</b>	1	10.016	9.317	8.451	8.089	7.697	7.266
<b>(-) Si(OH)4</b>	1	9.931	8.657	7.492	7.154	6.765	
<b>(-) bs(DIN/P, 4)</b>	4	8.871					
<b>(-) Chla</b>	1	10.592	9.294	8.779	8.444	8.088	7.727

Κατά συνέπεια, το τελικό γενικευμένο γραμμικό μοντέλο της πρωτογενούς παραγωγικότητας ως προς τους φυσικοχημικούς παράγοντες περιλαμβάνει τις εξής τέσσερις προβλεπτικές μεταβλητές: θερμοκρασία, ακτινοβολία *PAR*, φωσφορικά και χλωροφύλλη-*a*. Από την ανάλυση της διακύμανσης (**πίνακας 5**) προκύπτει ότι όλες οι μεταβλητές έχουν στατιστικά σημαντική επίδραση ( $P < 0,05$ ), ενώ το μοντέλο ερμηνεύει συνολικά το 61,29% της διακύμανσης της PP. Σημαντικότερη από πλευράς ερμηνευτικής δύναμης αναδεικνύεται η θερμοκρασία, χωρίς όμως μεγάλη διαφορά από τις υπόλοιπες. Οι γραφικές παραστάσεις των υπολοίπων (*deviance residuals*) και των παρατηρούμενων τιμών ως προς τις εκτιμώμενες (*observed vs fitted*) αποτελούν τα κύρια διαγνωστικά κριτήρια του μοντέλου και στην προκειμένη περίπτωση υποδεικνύουν την άρτια προσαρμογή του στη διαθέσιμη σειρά δεδομένων (**εικόνα 15**).

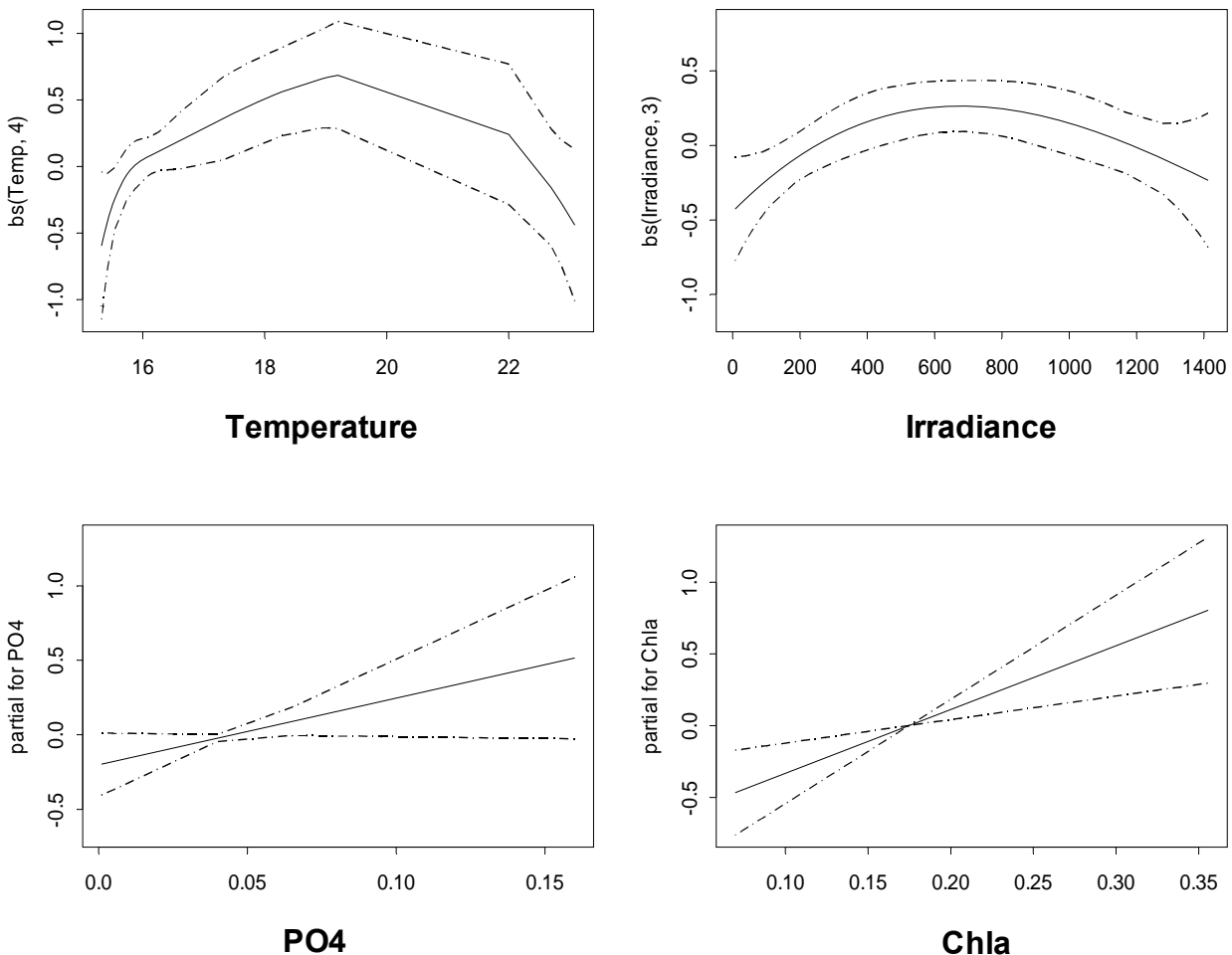
**Πίνακας 5:** Ανάλυση της διακύμανσης του GLM της πρωτογενούς παραγωγικότητας ως προς κρίσιμους φυσικοχημικούς παράγοντες

Source of variation	d.f.	Deviance	Resid. Deviance	% explication	Res. d.f.	F	P
NULL			10,059		34		
<b>bs(Temperature, 4)</b>	4	2,163	7,896	<b>21,50</b>	30	4,217	<b>0,0096</b>
<b>bs(Irradiance, 3)</b>	3	1,492	6,404	<b>14,83</b>	27	3,877	<b>0,0210</b>
<b>PO4</b>	1	1,294	5,11	<b>12,86</b>	26	10,094	<b>0,0039</b>
<b>Chla</b>	1	1,217	3,893	<b>12,10</b>	25	9,488	<b>0,0050</b>
<b>Total expl</b>				<b>61,29</b>			



**Εικόνα 15:** Διαγνωστικά διαγράμματα του GLM της πρωτογενούς παραγωγικότητας: **α)** Υπόλοιπα διακύμανσης (deviance residuals) ως προς τις προβλεπόμενες τιμές PP, **β)** Παρατηρούμενες ως προς προβλεπόμενες τιμές PP. Η προσαρμοσμένη γραμμή και στις δύο περιπτώσεις αναπαριστά ένα τοπικά σταθμισμένο smoother.

Η μεγαλύτερη αξία των γενικευμένων γραμμικών μοντέλων έγκειται στις πληροφορίες που παρέχουν σχετικά με τη φύση των επιδράσεων των εξεταζόμενων παραγόντων επί της εξαρτημένης μεταβλητής. Στην **εικόνα 16** παρουσιάζονται οι επιδράσεις των προβλεπτικών μεταβλητών στην πρωτογενή παραγωγικότητα σύμφωνα με το προτεινόμενο GLM. Στα επιμέρους διαγράμματα παριστάνεται η συνεισφορά των τιμών καθενός από τους κρίσιμους (σύμφωνα με το μοντέλο) φυσικοχημικούς παράγοντες (άξονας x) στις εκτιμώμενες τιμές PP (άξονας y). Αρνητικές τιμές στον άξονα y σημαίνουν ότι για τα αντίστοιχα επίπεδα της προβλεπτικής μεταβλητής, το μοντέλο εκτιμά τιμές PP κατώτερες από τον συνολικό εκτιμώμενο μέσο όρο. Με άλλα λόγια, τιμές μικρότερες του μηδενός επί του y άξονα υποδεικνύουν αρνητική επίδραση του αντίστοιχου παράγοντα στην πρωτογενή παραγωγικότητα, ενώ αντίστροφα θετικές τιμές δείχνουν και θετική επίδραση.



**Εικόνα 16:** Επιδράσεις των σημαντικών φυσικοχημικών παραμέτρων στην πρωτογενή παραγωγικότητα σύμφωνα με το προτεινόμενο GLM. Οι εκτιμώμενες τιμές της εξαρτημένης μεταβλητής (άξονας y) έχουν αναχθεί σε μέσο όρο μηδέν. Οι διακεκομμένες γραμμές ορίζουν διάστημα 2 τυπικών σφαλμάτων γύρω από τη προσαρμοσμένη γραμμή.

Υπό αυτό το πρίσμα, από τα παραπάνω γραφήματα μπορούμε να αντλήσουμε μια σειρά χρήσιμων πληροφοριών. Η επίδραση της θερμοκρασίας στην παραγωγικότητα είναι θετική σε ένα

αρκετά μεγάλο εύρος (16 – 22 °C) και βέλτιστη περίπου στους 19 °C. Τα άριστα επίπεδα ακτινοβολίας κυμαίνονται περίπου στα 700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , τιμή που συνήθως αντιπροσωπεύει το 30-40% της επιφανειακής. Όπως έχουμε ήδη αναφέρει (βλ. ενότητα 3.3), αυτά τα επίπεδα φωτός σημειώνονται πράγματι στα υποεπιφανειακά εκείνα βάθη όπου καταγράφηκαν τα μέγιστα παραγωγικότητας σ' αυτήν αλλά και σε άλλες μελέτες στο Νότιο Αιγαίο. Ένα επιπλέον χαρακτηριστικό της προσαρμοσμένης καμπύλης στη σχέση ακτινοβολίας – προβλεπόμενης παραγωγής είναι ότι στη μορφή της αποτυπώνονται τα φαινόμενα του φωτοπεριορισμού και της φωτοαναστολής, η ανασταλτική επίδραση των οποίων προβλέπεται εντονότερη (τιμές  $y < 0$ ) σε τιμές μικρότερες των 300 και μεγαλύτερες των 1100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  αντίστοιχα. Σε γενικές γραμμές, αυτή η συμφωνία των προβλέψεων του GLM με το παρατηρούμενο πρότυπο κατακόρυφης κατανομής της παραγωγικότητας αποτελεί μια ακόμη ένδειξη επιτυχούς προσαρμογής για το προτεινόμενο μοντέλο.

### **3.6 Σχέση της βιοκοινοτικής δομής του φυτοπλαγκτού με φυσικοχημικούς παράγοντες.**

Για την διερεύνηση της επίδρασης του φυσικοχημικού περιβάλλοντος στη σύνθεση της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας ακολουθήθηκαν δύο διαφορετικές προσεγγίσεις, η ανάλυση BIO-ENV (*biota-environment matching*) και η διακριτική ανάλυση. Από τα βιοκοινοτικά δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν στις αναλύσεις της παρούσας ενότητας εξαιρέθηκαν τα δείγματα της πρώτης δοκιμαστικής δειγματοληψίας (*TEST*), για τα οποία δεν υπήρχαν μετρήσεις θρεπτικών, χλωροφύλλης και προσπίπτουσας ακτινοβολίας (βλ. ενότητα 2.2). Οι περιβαλλοντικές παράμετροι που εξετάστηκαν είναι οι ίδιες με εκείνες που ελέγχθηκαν στην περίπτωση της πρωτογενούς παραγωγικότητας (βλ. ενότητα 3.5), με μόνη διαφορά τις τιμές του φωτός, που αυτή τη φορά αντιπροσωπεύουν τη μέση ημερήσια ακτινοβολία (στο αντίστοιχο βάθος του κάθε δείγματος) κατά την αμέσως προηγούμενη της δειγματοληψίας μέρα. Η επιλογή αυτή είναι αυθαίρετη και έγινε με αποκλειστικό κριτήριο τη διαθεσιμότητα των δεδομένων φωτός. Στην πραγματικότητα, θα μπορούσε να αποτελέσει το αντικείμενο μιας ξεχωριστής μελέτης η εύρεση της χρονικής κλίμακας των διακυμάνσεων του φωτός που είναι περισσότερο συμβατή με την κλίμακα των αποκρίσεων του φυτοπλαγκτού σε επίπεδο βιοκοινωνίας. Σε κάθε περίπτωση, η μέση ημερήσια ακτινοβολία που χρησιμοποιήθηκε εν προκειμένω αποτελεί παράμετρο ικανή να προκαλέσει βιοκοινοτικές αποκρίσεις, τουλάχιστον όσον αφορά στα είδη φυτοπλαγκτού με τους υψηλότερους ρυθμούς αύξησης (π.χ. μικρά διάτομα).

### 3.6.1. Ανάλυση BIO-ENV

Στον **πίνακα 6** παρατίθενται ανά επίπεδο (αριθμό συνδυαζόμενων μεταβλητών) οι συνδυασμοί των διαθέσιμων φυσικοχημικών παραγόντων με τον υψηλότερο βαθμό συσχέτισης ( $\rho_w$ ) με τα βιοκοινοτικά δεδομένα. Όπως παρατηρούμε, σε επίπεδο μεμονωμένων μεταβλητών ( $k = 1$ ) τη μεγαλύτερη συγγένεια με το βιοκοινοτικό πρότυπο εμφανίζει η θερμοκρασία. Ο βαθμός συσχέτισης ενισχύεται σε επίπεδο ζεύγους ( $k = 2$ ) με την προσθήκη των φωσφορικών και τελικά φθάνει στη μέγιστη τιμή του ( $\rho_w = 0,83$ ) με την ενσωμάτωση μιας ακόμα μεταβλητής στο προηγούμενο ζεύγος (chl<sub>a</sub>). Ο βέλτιστος συνδυασμός 4 μεταβλητών προκύπτει με την ένταξη των νιτρικών στην προηγούμενη τριάδα, η οποία όμως έχει ως συνέπεια την οριακή μείωση του βαθμού συσχέτισης ( $\rho_w = 0,81$ ).

**Πίνακας 6:** Βέλτιστοι συνδυασμοί φυσικοχημικών μεταβλητών σε διάφορα επίπεδα. Rank correlation coefficient: weighted Spearman ( $\rho_w$ ),  $k$ : αριθμός συνδυαζόμενων μεταβλητών ανά επίπεδο.

$k$	Best variable combinations ( $\rho_w$ )
1	Temp (0,52)    Chla (0,50)    PO4 (0,47)
2	Temp, PO4 (0,77)    Temp, Chla (0,67)    Chla, PO4 (0,62)
3	<b>Temp, PO4, Chla (0,83)</b> Temp, Chla, NO3 (0,78)    Temp, PO4, Si(OH)4 (0,73)
4	Temp, PO4, Chla, NO3 (0,81)    Temp, PO4, Chla, Si(OH)4 (0,78)
5	Temp, PO4, Chla, NO3, Si(OH)4 (0,79)

Είναι λοιπόν προφανές ότι η δομή των αποτελεσμάτων της BIO-ENV επιδεικνύει ένα σταθερό ιεραρχικό πρότυπο, σύμφωνα με το οποίο ο βέλτιστος συνδυασμός μεταβλητών σε σε ένα ορισμένο επίπεδο είναι πάντοτε υποσύνολο του βέλτιστου συνδυασμού στο αμέσως επόμενο επίπεδο. Αυτό το απλό ιεραρχικό σχήμα εμφανίζεται σε αρκετές περιπτώσεις στην ανάλυση BIO-ENV (χωρίς να αποτελεί εγγενές στοιχείο ή όρο της αναλυτικής διαδικασίας) και δίνει τη δυνατότητα μιας άμεσης και ξεκάθαρης ερμηνείας των αποτελεσμάτων. Για το σκοπό αυτό, πρέπει να έχουμε υπόψη δύο ακόμη βασικά στοιχεία:  $\alpha$ ) ότι ακόμη και μικρές μεταβολές της τιμής του  $\rho_w$  (μέχρι επιπέδου δεύτερου δεκαδικού ψηφίου) έχουν ερμηνευτική σημασία και μπορεί να παρέχουν κρίσιμες πληροφορίες και  $\beta$ ) ότι ο συντελεστής συσχέτισης έχει πάντα την τάση να μειώνεται σε περίπτωση ενσωμάτωσης μη σημαντικών (ως προς την εξήγηση του βιοκοινοτικού προτύπου) μεταβλητών (Clarke & Ainsworth, 1993).

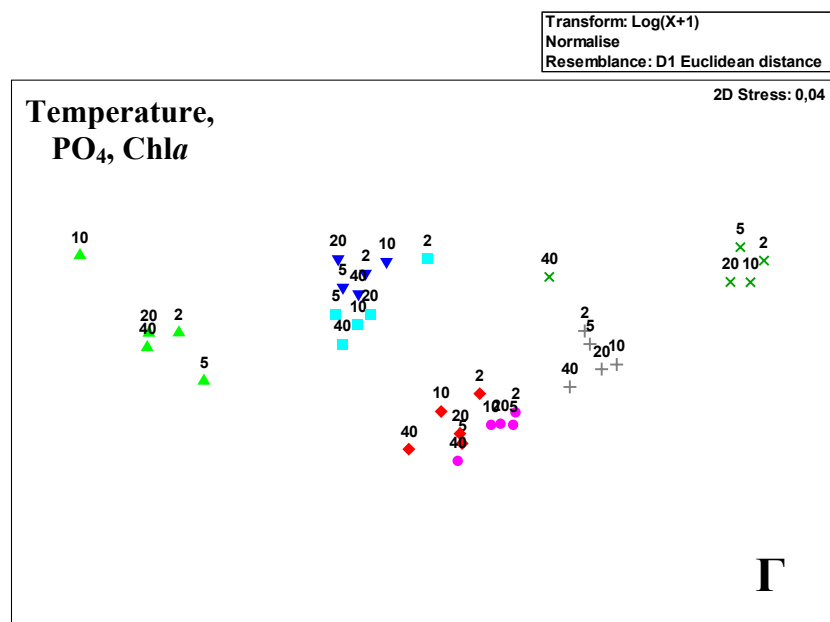
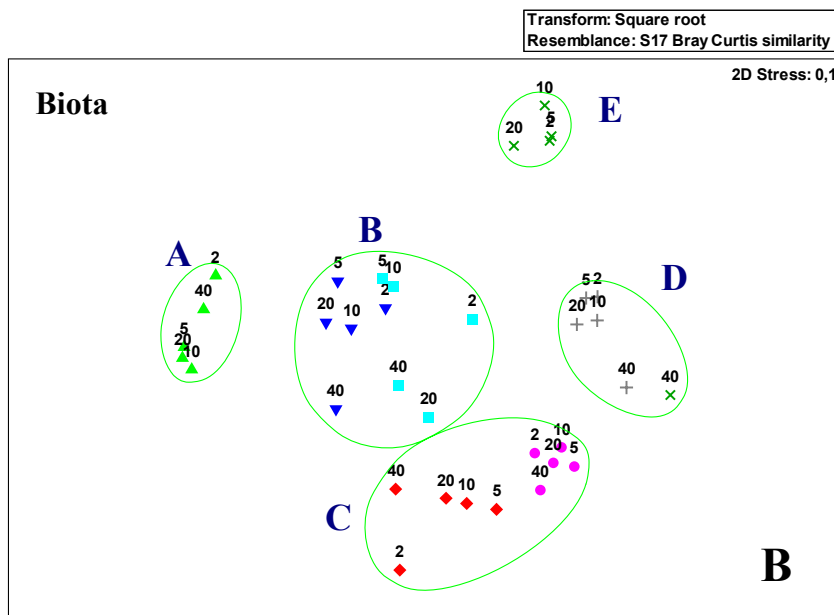
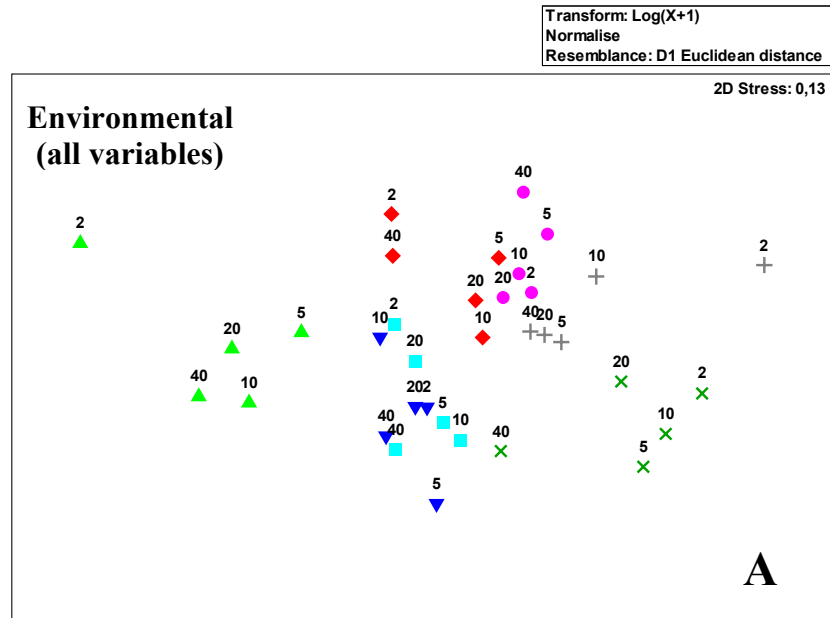
Με βάση τα παραπάνω, είναι σαφές ότι απλώς και μόνο η παρουσία μιας περιβαλλοντικής παραμέτρου σε ένα συνδυασμό με υψηλό βαθμό συσχέτισης με τα βιοκοινοτικά δεδομένα δεν

αποτελεί κριτήριο για την εκτίμηση της σημασίας της παραμέτρου αυτής στην εξήγηση του βιοκοινοτικού προτύπου. Μόνο παρακολουθώντας αναλυτικά το σταδιακό “χτίσιμο” των βέλτιστων συνδυασμών μεταβλητών από επίπεδο σε επίπεδο και τις συνακόλουθες μεταβολές του συντελεστή συσχέτισης μπορούμε με σχετική ασφάλεια να αναγνωρίσουμε τις παραμέτρους εκείνες που πράγματι επιδρούν στη σύνθεση της βιοκοινωνίας και άρα συμβάλλουν στην ερμηνεία των μεταβολών της.

Σε περιπτώσεις σαν και τη συγκεκριμένη, όταν δηλαδή τα αποτελέσματα εμφανίζουν την απλή ιεραρχική δομή που περιγράψαμε, τα πράγματα απλουστεύονται αρκετά και η αποκρυπτογράφηση του αποτελέσματος της BIO-ENV μπορεί να βασιστεί στο εξής απλό κριτήριο: *Σημαντική για την εξήγηση του βιοκοινοτικού προτύπου είναι κάθε μεταβλητή της οποίας η πρώτη εμφάνιση στο βέλτιστο συνδυασμό μεταβλητών κάποιου επιπέδου συνοδεύεται από αύξηση της τιμής του συντελεστή συσχέτισης*. Ακολουθώντας τη λογική αυτή, μπορούμε άφοβα να αποκλείσουμε τα νιτρικά παρά την παρουσία τους στο συνδυασμό με τη δεύτερη μεγαλύτερη τιμή (ανεξαρτήτως επιπέδου) του συντελεστή συσχέτισης, αφού η ενσωμάτωσή της στο συνδυασμό αυτό επέφερε μείωση (έστω και πολύ μικρή) του  $\rho_w$ . Συμπερασματικά λοιπόν, *η ανάλυση BIO-ENV ανέδειξε ως κρίσιμες για τις βιοκοινοτικές μεταβολές φυσικοχημικές παραμέτρους τη θερμοκρασία, τα φωσφορικά και τη χλωροφύλλη*.

Η ερμηνευτική δύναμη των επιλεγμένων με βάση την BIO-ENV κρίσιμων περιβαλλοντικών μεταβλητών αποτυπώνεται ποιοτικά στο βαθμό που η ταξιθέτηση των δειγμάτων βάσει των μεταβλητών αυτών (**εικόνα 17Γ**) συγκλίνει με το πρότυπο της ταξιθέτησής τους ως προς τα βιοκοινοτικά δεδομένα (**εικόνα 17Β**). Τέτοιου είδους συγκρίσεις είναι προφανώς ευκολότερες αν χρησιμοποιηθούν συμβατές τεχνικές ταξιθέτησης για τις χωριστές βιοκοινοτικές και περιβαλλοντικές αναλύσεις. Επομένως, παρότι η PCA είναι η συνήθης μέθοδος επιλογής για την αναπαράσταση αβιοτικών δεδομένων (βλ. ενότητα 2.8.2), προτιμήθηκε η χρήση της μη-μετρικής πολυδιάστατης κλιμάκωσης (MDS), με χειρισμούς βέβαια κατάλληλους για συνεχείς περιβαλλοντικές μεταβλητές (μετασχηματισμός και κανονικοποίηση των δεδομένων, χρήση ευκλείδειων αποστάσεων). Η μη-μετρική MDS εφαρμόστηκε τόσο στην πλήρη σειρά των φυσικοχημικών παραμέτρων (**εικόνα 17Α**), όσο και στο βέλτιστο συνδυασμό που προέκυψε από τη BIO-ENV (**εικόνα 17Γ**), παράγοντας ταξιθετήσεις άμεσα συγκρίσιμες με την MDS των βιοκοινοτικών δεδομένων (**εικόνα 17Β**).

Αντιπαραβάλλοντας λοιπόν τις μορφές των παραπάνω ταξιθετήσεων, παρατηρούμε πολύ εύκολα ότι η απόκλιση μεταξύ βιοτικού και αβιοτικού προτύπου περιορίζεται σε σημαντικό βαθμό, όταν το δεύτερο βασίζεται αποκλειστικά στις επιλεγμένες βάσει της BIO-ENV κρίσιμες φυσικοχημικές μεταβλητές.



**Εικόνα 17:** Μη μετρική MDS των δειγμάτων με βάση: **α)** Το σύνολο των εξεταζόμενων φυσικοχημικών μεταβλητών, **β)** Τα βιοκοινοτικά δεδομένα (σημειώνονται οι ομάδες σε επίπεδο ομοιότητας 70% από cluster analysis) και **γ)** Τις σημαντικές για τη δομή της βιοκοινωνίας μεταβλητές που προσδιορίστηκαν από την BIO-ENV. Από τις αναλύσεις εξαιρέθηκαν τα δεδομένα της δειγματοληψίας TEST.



### 3.6.2. Διακριτική ανάλυση

Από τη πολυμεταβλητή ανάλυση (συνδυασμό MDS και clustering) των βιοκοινοτικών δεδομένων (χωρίς τη δειγματοληψία *TEST*), καθορίστηκαν 5 ομάδες δειγμάτων σε επίπεδο ομοιότητας 70% (εικόνα 17B). Σ' αυτές τις ομάδες πραγματοποιήθηκε διακριτική ανάλυση (DA) με προβλεπτικές μεταβλητές τις φυσικοχημικές παραμέτρους που μετρήσαμε. Για τη μείωση του θορύβου και τη διευκόλυνση της ερμηνείας των αποτελεσμάτων, αποκλείστηκαν σε πρώτη φάση (με ανάδρομη σταδιακή επιλογή βάσει του στατιστικού Wilk's  $\Lambda$ ) οι μεταβλητές εκείνες που εμφανίζουν τη μικρότερη διακύμανση μεταξύ των εν λόγω ομάδων, οι οποίες προφανώς είναι απίθανο να συνεισφέρουν σημαντικά στη μεταξύ τους διάκριση. Έτσι, οι παράμετροι που τελικά εισήχθησαν στη διακριτική ανάλυση ως δυνάμει σημαντικές προβλεπτικές μεταβλητές των παραπάνω βιοκοινοτικών ομάδων ήταν η θερμοκρασία, η ακτινοβολία, η chl<sub>a</sub>, τα φωσφορικά και τα νιτρικά.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα (πίνακας 7), το διακριτικό μοντέλο περιγράφεται επαρκώς από τις δύο πρώτες διακριτικές συναρτήσεις, οι οποίες είναι στατιστικά σημαντικές (Wilk's  $\Lambda$  test,  $P < 0,01$ ) και εξηγούν αθροιστικά σχεδόν το σύνολο (98,36%) της ετερογένειας (διακύμανσης) μεταξύ των ομάδων. Ενδεικτική της καλής προσαρμογής του μοντέλου στα δεδομένα είναι και η απολύτως επιτυχής *a posteriori* κατάταξη των δειγμάτων στις επιμέρους ομάδες με βάση τις διακριτικές συναρτήσεις (πίνακας 8). Εισάγοντας δηλαδή τις τιμές των παραπάνω φυσικοχημικών μεταβλητών στις διακριτικές συναρτήσεις, μπορεί να προβλεφθεί σωστά η ομάδα στην οποία ανήκει το κάθε δείγμα με βάση τα βιοκοινοτικά του χαρακτηριστικά. Η διάταξη των ομάδων σε δύο διαστάσεις, αντίστοιχες προς τις δύο πρώτες διακριτικές συναρτήσεις, παρουσιάζεται στην **εικόνα 18**.

**Πίνακας 7:** Αποτελέσματα της διακριτικής ανάλυσης για τις δύο πρώτες διακριτικές συναρτήσεις

<b>Statistics</b>	<b>Function 1</b>	<b>Function 2</b>
<b>Eigenvalue</b>	97,94	15,13
<b>% explication</b>	85,20	13,16
<b>Canonical correlation</b>	0,99	0,97
<b>P (Wilk's <math>\Lambda</math> test)</b>	0,00	0,00
<b>Variables</b>	<b>standardized coefficients</b>	
<b>Temperature</b>	-1,752	0,602
<b>Irradiance</b>	1,354	-0,353
<b>Chl<sub>a</sub></b>	0,715	0,543
<b>PO<sub>4</sub></b>	-0,099	0,782
<b>NO<sub>3</sub></b>	-0,378	0,573

Η σχετική συνεισφορά των επιμέρους προβλεπτικών μεταβλητών στην διάκριση μεταξύ των βιοκοινοτικών ομάδων εκτιμάται με βάση τους αντίστοιχους συντελεστές (*standardized coefficients*) στις διακριτικές συναρτήσεις (πίνακας 7). Στην πρώτη συνάρτηση, που εξηγεί και το συντριπτικά μεγαλύτερο ποσοστό της διακύμανσης και διαχωρίζει κυρίως τις

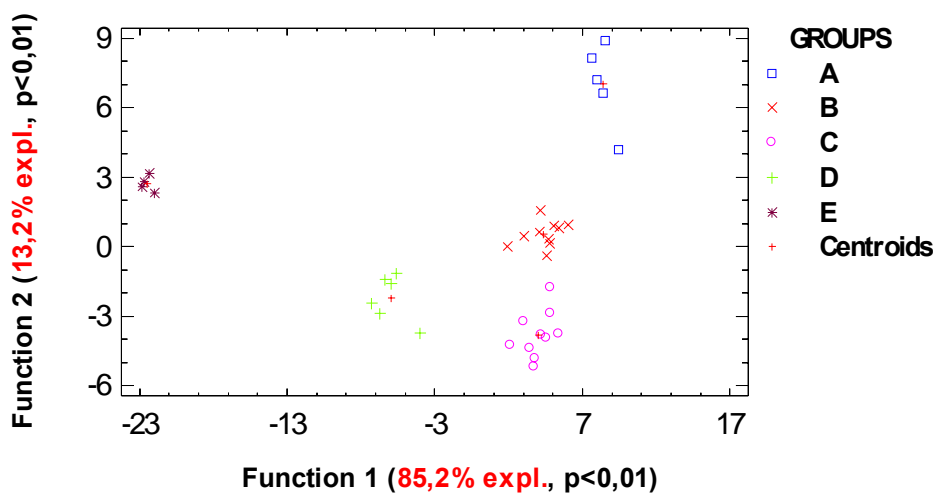
ομάδες D και E από τις υπόλοιπες (εικόνα 18), τη μεγαλύτερη διαγνωστική βαρύτητα έχουν η θερμοκρασία και η ακτινοβολία και κατά δεύτερο ρόλο η χλωροφύλλη. Στην δεύτερη συνάρτηση η εικόνα φαίνεται πιο μοιρασμένη, με το φώσφορο πάντως να έχει το προβάδισμα σε διαγνωστική βαρύτητα ως προς τις υπόλοιπες μεταβλητές. Αυτό επιβεβαιώνεται και από τη διάταξη των ομάδων (εικόνα 18), αφού κατά μήκος του αντίστοιχου άξονα (τεταγμένη) διαχωρίζονται κυρίως οι ομάδες A (*THE1*), B (*THE2 & THE3*) και C (*THE4 & THE5*). Ανατρέχοντας στο διάγραμμα μεταβολής των θρεπτικών (εικόνα 8), παρατηρούμε χαρακτηριστικά ότι οι ομάδες αυτές αντιστοιχούν σε σαφώς διαφορετικά επίπεδα φωσφόρου, καλύπτοντας χρονικά τη φάση ραγδαίας μείωσης του τελευταίου.

**Πίνακας 8:** Πίνακας κατάταξης (classification table) της διακριτικής ανάλυσης. Δείχνει τα αποτελέσματα της χρήσης των διακριτικών συναρτήσεων για την κατάταξη των δειγμάτων στις επιμέρους ομάδες

Actual GROUPS	Group Size	Predicted GROUPS				
		A	B	C	D	E
A	5	5 (100 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
B	10	0 (0 %)	10 (100 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
C	10	0 (0 %)	0 (0 %)	10 (100 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
D	6	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	6 (100 %)	0 (0 %)
E	4	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	4 (100 %)

Percent of cases correctly classified: 100,00%

**Plot of Discriminant Functions**



**Εικόνα 18:** Διάταξη των ομάδων της DA σε δύο άξονες. Στον τεταγμένη αντιστοιχούν οι τιμές της πρώτης διακριτικής συνάρτησης και στην τεταγμένη οι τιμές της δεύτερης.

Συμπερασματικά, τα αποτελέσματα της διακριτικής ανάλυσης συμφωνούν με εκείνα της BIO-ENV με εξαίρεση το ρόλο της ακτινοβολίας, ο οποίος φαίνεται πολύ πιο σημαντικός στην περίπτωση της DA. Οι δύο αναλύσεις λοιπόν θα μπορούσαν να θεωρηθούν συμπληρωματικές, με την DA να αναδεικνύει το ρόλο ενός ακόμα παράγοντα, και επίσης να εισάγει το επιπρόσθετο στοιχείο της σχετικής συνεισφοράς των επιμέρους παραγόντων στην ερμηνεία του παρατηρούμενου βιοκοινοτικού προτύπου.

*Συζήτηση – Συμπεράσματα*

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκε η εαρινή δυναμική και παραγωγικότητα του φυτοπλαγκτού σ' ένα παράκτιο oligοτροφικό οικοσύστημα σε σχέση με τις μεταβολές μιας σειράς φυσικοχημικών παραγόντων. Η συζήτηση των αποτελεσμάτων θα κινηθεί σε δύο επίπεδα, κατ' αντιστοιχία με τους δύο βασικούς στόχους της μελέτης που προσδιορίστηκαν στην ενότητα 1.4:

α) Τη σύνθεση των φυσικοχημικών και βιοκοινοτικών μεταβολών, προκειμένου να αποσαφηνιστεί εμπειρικά το παρατηρούμενο πρότυπο φυτοπλαγκτονικής διαδοχής.

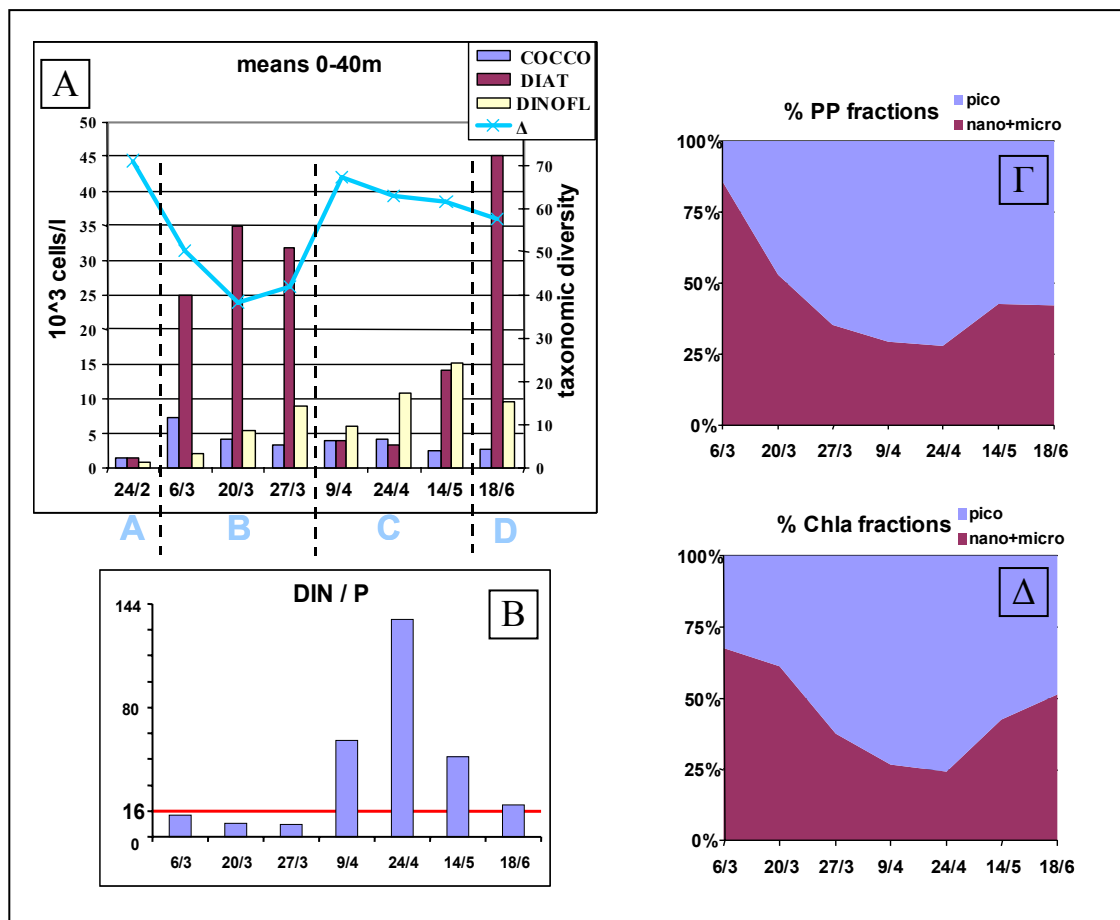
β) Την αξιολόγηση και αντιπαραβολή των αποτελεσμάτων των διαφόρων στατιστικών αναλύσεων που εφαρμόστηκαν (GLM, BIO-ENV, DA) για την ανάδειξη των σημαντικών, ως προς τις διακυμάνσεις της παραγωγικότητας και της δομής του φυτοπλαγκτού, φυσικοχημικών παραμέτρων.

### Φυτοπλαγκτονική διαδοχή και φυσικοχημικές μεταβολές κατά την περίοδο μελέτης

Η εικόνα της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής από τέλη Φεβρουαρίου (*TEST*) μέχρι τέλη Απριλίου (*THE5*), διάστημα κατά το οποίο τηρήθηκε και η μεγαλύτερη δειγματοληπτική συχνότητα, ακολούθησε το τυπικό πρότυπο της έναρξης και υποχώρησης της εαρινής άνθισης των διατόμων, όπως αυτή εκδηλώνεται σ' ένα εύκρατο oligοτροφικό οικοσύστημα (Margalef, 1958, 1963, 1967; Smayda, 1980). Όπως ήταν αναμενόμενο, τη φάση ραγδαίας αύξησης και κυριαρχίας των διατόμων (πρωτίστως του γένους *Chaetoceros*), διαδέχθηκε η επικράτηση των δινομαστιγωτών (**εικόνα 19Α**), παράλληλα με μια σειρά από άλλες προβλεπόμενες μεταβολές, όπως η επάνοδος της βιοποικιλότητας στα προ της άνθισης επίπεδα (**εικόνα 19Α**) και η αποκατάσταση της σχετικής υπεροχής του κλάσματος του πικοπλαγκτού στη συνολική παραγωγικότητα (**εικόνα 19Γ**) και χλωροφύλλη (**εικόνα 19Δ**). Η απουσία ενός ξεκάθਾਰου ενδιάμεσου σταδίου μεγαλύτερων διατόμων πριν την επικράτηση των κολυμβητικών μορφών (Margalef, 1958) μπορεί απλώς να οφείλεται σε αδυναμία καταγραφής του με τη δεδομένη συχνότητα δειγματοληψιών. Ενδέχεται όμως και να αντικατοπτρίζει την έντονα δυναμική και μεταβλητή κατάσταση του συστήματος, με ταχείες μεταβολές που επισκιάζουν τις όποιες πιθανές μεταβατικές φάσεις.

Η πρόοδος της φυτοπλαγκτονικής διαδοχής έλαβε χώρα υπό καθεστώς επάρκειας φωτός (**εικόνα 7**) και συνέπεσε με την έντονη μείωση των θρεπτικών (ιδιαίτερα των φωσφορικών; **εικόνα 8**), όπως άλλωστε αναμενόταν δεδομένου του oligοτροφικού χαρακτήρα του υπό μελέτη συστήματος. Αντίθετα, σε ευτροφικά νερά (π.χ. εκβολικά συστήματα), καθοριστικότερος είναι ο ενεργειακός περιορισμός λόγω της ταχύτατης απορρόφησης του φωτός στο επιφανειακό στρώμα (Harris, 1986; Levasseur *et al.*, 1984). Σημαντική ένδειξη για πιθανό ρόλο του δραστικού περιορισμού του φωσφόρου στην προώθηση της διαδοχής των διατόμων από τα δινομαστιγωτά αποτελεί η διακύμανση του λόγου του ολικού ανόργανου αζώτου προς τα φωσφορικά (**εικόνα 19Β**). Οι τιμές DIN/P εμφανίζουν ισχυρή θετική συσχέτιση με τη σχετική (%) αφθονία των

δινωμαστιγωτών ( $r = 0,88$ ,  $P < 0,01$ ) και υπερβαίνουν την τιμή Redfield (=16) αποκλειστικά στη φάση επικράτησης των τελευταίων (φάση C).



**Εικόνα 29:** Χρονική μεταβολή της βιοποικιλότητας και των βασικών ταξινομικών ομάδων του φυτοπλαγκτού (α) σε αντιπαράβολή με το λόγο DIN / P (β) και με την % ανά κλάσμα πρωτογενή παραγωγικότητα (γ) και χλωροφύλλη (δ).

Συμπερασματικά, η διαδοχή του φυτοπλαγκτού κατά το πρώτο αυτό διάστημα της δειγματοληπτικής περιόδου εξελίχθηκε σύμφωνα με το αναμενόμενο σχήμα, με μια όμως ειδοποιό διαφορά σε σχέση με ένα αντίστοιχο πελαγικό οικοσύστημα. Συγκεκριμένα, η δραστική μείωση των θρεπτικών και η συνακόλουθη πρόοδος της διαδοχής στη φυτοπλαγκτονική βιοκοινωνία προηγήθηκαν σαφώς της στρωμάτωσης της στήλης, αφού η αποκατάσταση του εποχικού θερμοκλινούς δεν άρχισε παρά μετά τα μέσα Μαΐου (εικόνα 5).

Αυτή η βασική διαφοροποίηση είναι φυσική απόρροια του μικρού βάθους του δειγματοληπτικού σταθμού, το οποίο ουσιαστικά εξαλείφει την ανασταλτική επίδραση της βαθιάς ανάμειξης στη δυνατότητα πληθυσμιακής αύξησης του φυτοπλαγκτού (Harris, 1986), αλλά και συγχρόνως ακυρώνει τη δυνατότητα ανανέωσης των θρεπτικών από βαθύτερα στρώματα. Με την εποχική αύξηση της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας (εικόνα 6), η εύρωτη ζώνη γρήγορα κάλυψε το μεγαλύτερο μέρος ή και το σύνολο της υδάτινης στήλης, κατάσταση που διατηρήθηκε καθ' όλη τη διάρκεια της δειγματοληπτικής περιόδου (εικόνα 7). Αυτό επέτρεψε την αύξηση του φυτοπλαγκτού (διάτομα) ανεξαρτήτως συνθηκών ανάμειξης και την κατανάλωση των θρεπτικών σε

όλη την έκταση της στήλης. Σε μια ολιγοτροφική εύφωτη ζώνη χωρίς τη δυνατότητα εμπλουτισμού από μεγαλύτερα βάθη, είναι απολύτως φυσικό να επέλθει στη συνέχεια γρήγορη εξάντληση των θρεπτικών και πρόοδος της διαδοχής, χωρίς να απαιτείται προηγούμενη στρωμάτωση της στήλης. Η όποια είσοδος νέων θρεπτικών στη στήλη από την ανάδευση του μαλακού υποστρώματος του πυθμένα (βλ. ενότητα 2.1) ήταν προφανώς αδύνατο να αντισταθμίσει τους υψηλούς ρυθμούς κατανάλωσης ανόργανου αζώτου και φωσφόρου, ενδεχομένως όμως να ήταν αρκετή για την αποτελεσματική αναπλήρωση των αποθεμάτων πυριτίου, τα οποία έτσι δεν επέδειξαν τόσο έντονη μείωση (**εικόνα 8**).

Ομοίως και στα πελαγικά οικοσυστήματα, η έναρξη της άνθισης παρατηρείται πριν την διαμόρφωση ενός σταθερού εποχικού θερμοκλινούς (αρκεί η προσωρινή θερμική σταθεροποίηση του αμέσως επιφανειακού στρώματος; Smetacek & Passow, 1990; Bodungen *et al.*, 1981). Στη συνέχεια όμως, η έλλειψη των θρεπτικών και η πρόοδος της διαδοχής κατά κανόνα συνδέονται με την στρωμάτωση της στήλης (Harris, 1986).

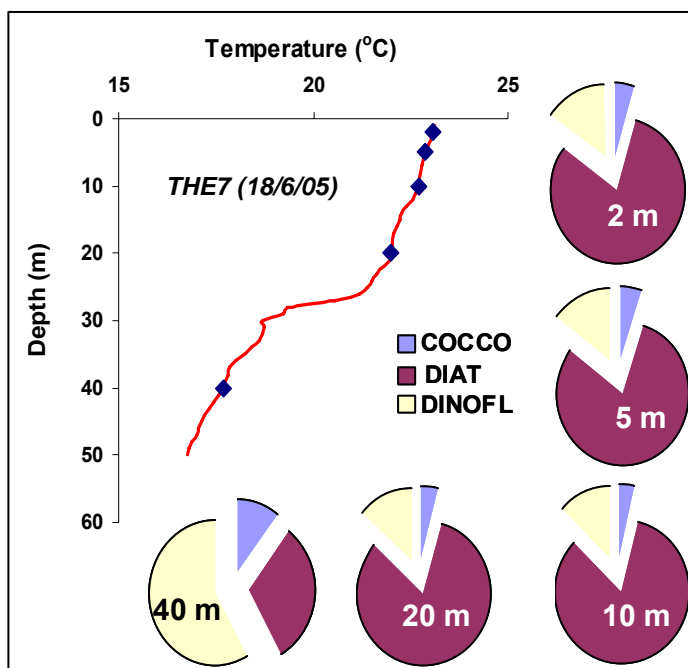
Όσον αφορά στο ρόλο του βάθους στα παράκτια συστήματα, οι περισσότερες αναφορές προέρχονται από ευτροφικά ή μεταβατικά περιβάλλοντα (Brunet *et al.*, 1996). Οι Perry and Dilke (1986) έδειξαν ότι το βάθος της υδάτινης στήλης είναι το κύριο στοιχείο για την εξέλιξη της άνθισης του φυτοπλαγκτού σε ρηχές περιοχές. Σε τυρβώδη και θολά παράκτια νερά, η αύξηση του φυτοπλαγκτού εξαρτάται ισχυρά από την αναλογία ανάμεσα στο βάθος της στήλης και το πάχος της εύφωτης ζώνης (Cole *et al.*, 1992; Fichez *et al.*, 1992), παράγοντες των οποίων οι διακυμάνσεις θεωρούνται σε μεγάλο βαθμό υπεύθυνες για τη χωροχρονική διαφοροποίηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας σε παράκτιες περιοχές (Joint & Pomroy, 1993).

Το τελευταίο διάστημα της δειγματοληπτικής περιόδου (αρχές Μαΐου με μέσα Ιουνίου), είναι ενδεικτικό της έντονης μεταβλητότητας και χαμηλής προβλεψιμότητας του παράκτιου περιβάλλοντος. Η αναμενόμενη και ομαλή μέχρι εκείνο το σημείο (με βάση το εποχικό πρότυπο) εξέλιξη της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας διακόπηκε από μια νέα αύξηση των διατόμων, που καταγράφηκε για πρώτη φορά στη δειγματοληψία *THE6* (4-πλασιασμός σε σχέση με τη *THE5*) και κορυφώθηκε μ' ένα ξεκάθαρο δεύτερο επεισόδιο έξαρσης στην τελευταία δειγματοληψία (*THE7*) (**εικόνες 12, 14 & 19**). Με δεδομένη την εξάντληση των χειμερινών αποθεμάτων (**εικόνα 8**), η επαναφορά της διαδοχής σε προηγούμενο στάδιο με καινούριο πολλαπλασιασμό οπορτουμιστικών οργανισμών, απαιτητικών σε θρεπτικά, δεν θα μπορούσε να υποστηριχθεί χωρίς κάποιο νέο εμπλουτισμό της εύφωτης ζώνης (Harris, 1986). Τα νέα αποθέματα θρεπτικών προφανώς καταναλώθηκαν πολύ γρήγορα, χωρίς να γίνει δυνατή η καταγραφή τους (**εικόνα 8**), λόγω της χαμηλής συχνότητας δειγματοληψιών στο συγκεκριμένο χρονικό διάστημα. Με άλλα λόγια, η κλίμακα των πειραματικών μετρήσεων επέτρεψε την αποτύπωση των (σχετικά βραδύτερων) αποκρίσεων του φυτοπλαγκτού σε επίπεδο βιοκοινοτικής δομής, όχι όμως και την ανίχνευση των



ταχέων διακυμάνσεων των θρεπτικών που πιθανότατα προηγήθηκαν, προκαλώντας τις παραπάνω αποκρίσεις. Αφού και στις δύο όψιμες δειγματοληψίες (*THE6* & *THE7*) μετρήθηκαν πολύ χαμηλά επίπεδα θρεπτικών (**εικόνα 8**), είναι εύλογο να υποθέσουμε ότι οι αντίστοιχες καταγεγραμμένες αυξήσεις των διατόμων αποτελούν ανεξάρτητα (πολύ διαφορετικής έκτασης βέβαια) περιστατικά, οφειλόμενα σε δύο διαφορετικούς παλμούς (εισροές) θρεπτικών.

Η δεύτερη έξαρση των διατόμων (*THE7*) έλαβε χώρα σε συνθήκες σταθερής στρωμάτωσης της στήλης (**εικόνες 5 & 20**) και αποτέλεσε αμιγώς επιφανειακό φαινόμενο, περιορισμένο αποκλειστικά πάνω από το εποχικό θερμοκλινές (**εικόνα 20**). Η δομή του φυτοπλαγκτού κάτω από το θερμοκλινές (40 m) διαφέρει ριζικά σε σχέση με την επιφάνεια και εμφανίζει πολύ μεγαλύτερη ομοιότητα με τα δείγματα προηγούμενων δειγματοληψιών, όπως αποδεικνύουν οι διάφορες πολυπαραγοντικές αναλύσεις (**εικόνες 13 & 17**). Βλέπουμε λοιπόν ότι το θερμοκλινές στην περίπτωση αυτή οριοθετεί δύο έντονα διαφορετικές καταστάσεις της φυτοπλαγκτονικής βιοκοινωνίας, απέχουσες λίγα μόνο μέτρα στο χώρο αλλά 1-2 μήνες στο χρόνο. Η κατακόρυφη απομόνωση που επιφέρει η επιφανειακή στρωμάτωση της στήλης, σε συνδυασμό με την έντονη κατακόρυφη διαβάθμιση μιας σειράς κίριων οικολογικών παραγόντων, προκαλούν συχνά τέτοια ιδιόμορφα πρότυπα χωροχρονικής κατανομής των πληθυσμών του φυτοπλαγκτού (Harris, 1986).



**Εικόνα 19:** Κατακόρυφο θερμοκρασιακό προφίλ (μετρήσεις ανά 1m) και σχετική συμμετοχή των βασικών ταξινομικών ομάδων του φυτοπλαγκτού ανά δειγματοληπτικό βάθος στην δειγματοληψία *THE7*.

Σύμφωνα με τις παρατηρήσεις αυτές, η δεύτερη έξαρση των διατόμων δε μπορεί να οφείλεται σε εμπλουτισμό της εύφωτης ζώνης μέσω ανάμειξης (οι πιθανότητες του οποίου ήταν ούτως ή άλλως ελάχιστες λόγω της επίδρασης του μικρού βάθους της υδάτινης στήλης). Το γεγονός αυτό προκρίνει εναλλακτικά το σενάριο της επιφανειακής εισροής θρεπτικών, χειρσογενούς ή ατμοσφαιρικής προέλευσης. Σε κάθε περίπτωση πάντως, τα χαρακτηριστικά της εισροής αυτής, όπως το είδος και η ποσότητα των θρεπτικών που εισήγαγε στο σύστημα, παραμένουν άγνωστα. Κατά συνέπεια, τα διαφορετικά ποιοτικά γνωρίσματα της δεύτερης άνθισης

των διατόμων σε σχέση με την πρώτη (**εικόνα 14**) θα μπορούσαν ως ένα βαθμό να αποδοθούν στην ενδεχομένως διαφορετική αρχική τροφική κατάσταση του συστήματος, ως προς τις συγκεντρώσεις, τις αναλογίες ή τους ρυθμούς παροχής θρεπτικών. Ταυτόχρονα όμως, δεν πρέπει να παραγνωριστεί

το γεγονός ότι οι δύο εξάρσεις διαμορφώνονται σε έντονα διαφορετικές θερμοκρασιακές συνθήκες, με τη μέση θερμοκρασία του επιφανειακού στρώματος (0-40 m) στη δειγματοληψία *THE7* υψηλότερη κατά 5,5 °C. Δεδομένου του κύριου ρόλου της θερμοκρασίας στην έκβαση του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών φυτοπλαγκτού (Levasseur et al., 1984; Goldman & Mann, 1980), η διαφορά αυτή είναι σημαντική και ικανή να εξηγήσει τα διαφορετικά ποιοτικά χαρακτηριστικά των δύο εξάρσεων. Ακολουθώντας τη λογική του ιεραρχικού ελέγχου των Levasseur et al. (1984) και Harrison & Turpin (1982), θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι από τη στιγμή που πληρούνται οι πρωταρχικές προϋποθέσεις για την εκδήλωση μιας άνθισης διατόμων (κατ' αρχήν επάρκεια φωτός και στη συνέχεια διαθεσιμότητα θρεπτικών), η θερμοκρασία συμβάλλει στην επιλογή των ειδών εκείνων που εμφανίζουν βέλτιστη μεταβολική δραστηριότητα (μέγιστο ρυθμό αύξησης) στις δεδομένες ή σε παραπλήσιες θερμοκρασιακές συνθήκες.

Στο σημείο αυτό, πρέπει να επισημάνουμε ότι η ερμηνεία όλων των παραπάνω μεταβολών του φυτοπλαγκτού ενέχει σε μεγάλο βαθμό την επιφύλαξη των επιδράσεων των οριζόντιων υδατικών κινήσεων (*advection*), καθώς επίσης και όλων εκείνων των φυσικοχημικών παραγόντων που επενεργούν στη δυναμική του φυτοπλαγκτού σε χωρική και χρονική κλίμακα διαφορετική από αυτή που κατορθώσαμε να καλύψουμε με τη συγκεκριμένη δειγματοληπτική προσπάθεια και με τις συγκεκριμένες πειραματικές μεθόδους. Από τη στιγμή που οι μετρήσεις έγιναν σε ένα μόνο σταθμό (σε διάφορα βάθη της στήλης), δεν μπορούμε να αποκλείσουμε το ενδεχόμενο πολλές από τις παρατηρούμενες διακυμάνσεις των διαφόρων παραμέτρων να οφείλονται σε οριζόντιες υδατικές κινήσεις και άρα στην τυχαία επίδραση γειτονικών υδάτινων μαζών, αντιπροσωπεύοντας έτσι μια σειρά από τυχαία και ασύνδετα στιγμιότυπα της χωρικής ετερογένειας του συστήματος.

Σε περίπτωση που τέτοιου είδους επιδράσεις ήταν στην πράξη κυρίαρχες, και με δεδομένη την έντονη χωρική ετερογένεια του παράκτιου περιβάλλοντος, τα πρότυπα μεταβολής όλων των επιμέρους παραμέτρων θα ήταν χαοτικά, ασυνάρτητα και ανεπίδεκτα τεκμηριωμένων (στατιστικά και εμπειρικά) ερμηνειών και συσχετίσεων. Τα παραπάνω αποτελέσματα όμως απέχουν πολύ από μια τέτοια κατάσταση, αποδεικνύοντας ότι το υπό μελέτη σύστημα διαθέτει αξιοσημείωτη κατακόρυφη δομή, και μάλιστα σε χρονική κλίμακα αρκετά συμβατή με εκείνη της παρούσας μελέτης. Μελετώντας λοιπόν το συγκεκριμένο παράκτιο οικοσύστημα σε μία διάσταση και για περιορισμένο χρονικό διάστημα, προσπαθήσαμε εν μέρει να διαλευκάνουμε το πρότυπο της εαρινής δυναμικής του φυτοπλαγκτού (και τους φυσικοχημικούς παράγοντες που το επηρεάζουν) κάτω από μια σειρά συγκεκριμένων συνθηκών (μικρό βάθος υδάτινης στήλης, εγγύτητα στην ακτή, ολιγοτροφισμός).

*Συμπερασματικά, στο συνολικό πρότυπο των βιοκοινοτικών μεταβολών του φυτοπλαγκτού που παρατηρήθηκε στο πλαίσιο αυτής της μελέτης, διαφαίνονται ως ένα βαθμό τα τυπικά χαρακτηριστικά της εαρινής άνθισης, όπως αυτή εκδηλώνεται σ' ένα εύκρατο πελαγικό περιβάλλον. Συγχρόνως όμως,*

καθίσταται σαφές ότι στην τελική διαμόρφωση της εαρινής δυναμικής του φυτοπλαγκτού σ' ένα ρηχό και ολιγοτροφικό παράκτιο οικοσύστημα, καθοριστικό ρόλο έχουν το μικρό βάθος και η επιπρόσθετη μεταβλητότητα που εισάγουν οι συχνές εξωγενείς επιδράσεις.

### **Ο ρόλος των φυσικοχημικών παραγόντων στην παραγωγικότητα και βιοκοινωνική δομή του φυτοπλαγκτού.**

Εξετάζοντας συνολικά τα αποτελέσματα του γενικευμένου γραμμικού μοντέλου (GLM), της ανάλυσης BIO-ENV και της διακριτικής ανάλυσης (DA), διαπιστώνουμε ότι οι παράγοντες που σχετίζονται περισσότερο με το βιοκοινωνικό πρότυπο είναι οι ίδιοι με εκείνους που ερμηνεύουν ένα σημαντικό ποσοστό της διακύμανσης της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Πρόκειται (με σειρά σχετικής ερμηνευτικής δύναμης τόσο στην παραγωγικότητα όσο και στη βιοκοινωνία) για την τριάδα θερμοκρασίας, ακτινοβολίας και φωσφορικών. Αυτή η αξιοσημείωτη σύγκλιση των αποτελεσμάτων τριών εντελώς διαφορετικών (ως προς τις αρχές και τη δομή τους) αναλυτικών εργαλείων έχει ιδιαίτερη αξία τόσο ως μέσο επαλήθευσης και κριτήριο αξιοπιστίας των επιμέρους αναλύσεων όσο και αυτή καθ' εαυτή ως πληροφορία με σημαντικές οικολογικές προεκτάσεις.

Δεδομένου ότι η παραγωγικότητα αποτελεί έναν αμιγώς λειτουργικό χαρακτήρα, οι τιμές του οποίου επηρεάζονται άμεσα από τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν κατά τη διάρκεια της μέτρησης, η προσπάθεια εύρεσης μιας σειράς φυσικοχημικών παραμέτρων που εξηγούν και καθορίζουν τις διακυμάνσεις της αποτελεί μια εύλογη, σχεδόν αυτονόητη προσέγγιση. Πράγματι, οι παράγοντες που αναδείχθηκαν από το GLM σημαντικοί για τις μεταβολές της παραγωγικότητας, ήταν ακριβώς οι προβλεπόμενοι με βάση τη φυσιολογία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και της αναπνοής, ενώ εξίσου σύμφωνες με τις αρχές της φυσιολογίας ήταν οι προβλέψεις του μοντέλου και ως προς τη μορφή της σχέσης του κάθε επιμέρους παράγοντα με την εξαρτημένη μεταβλητή (**εικόνα 16**). Η ύπαρξη μιας βέλτιστης θερμοκρασίας, όπου μεγιστοποιείται ο ενδογενής ρυθμός αύξησης, αποτελεί το βασικό χαρακτηριστικό της επίδρασης της θερμοκρασίας στο φυτοπλαγκτό, μέσω των αλλαγών που αυτή επιφέρει στο φωτοσυνθετικό και αναπνευστικό ρυθμό (Erphey, 1972; Goldman & Carpenter, 1974). Αναμενόμενη είναι και η μορφή της καμπύλης της παραγωγικότητας με την ακτινοβολία, όπου αποτυπώνονται τα φαινόμενα του φωτοπεριορισμού και της φωτοαναστολής (Falkowski & Raven, 1997).

Στην περίπτωση των βιοκοινωνικών δεδομένων, η αντίστοιχη προσέγγιση για τον εντοπισμό φυσικοχημικών παραγόντων που επηρεάζουν τη δομή της βιοκοινωνίας έχει μια βασική εγγενή αδυναμία. Συγκεκριμένα, η βιοκοινωνική δομή είναι ένας σύνθετος, πολυμεταβλητός χαρακτήρας, με επιρροές όχι μόνο από το περιβάλλον αλλά και από πλήθος βιοτικών επιδράσεων, κυρίως όμως με εντελώς διαφορετική (πολύ πιο αργή σε σχέση με την παραγωγικότητα) χρονική κλίμακα απόκρισης στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Συνεπώς, η ανάλυση των βιοκοινωνικών δεδομένων σε

σχέση με τις αντίστοιχες φυσικοχημικές μετρήσεις είναι σ' ένα βαθμό προβληματική. Στην περίπτωση των θρεπτικών για παράδειγμα, η παρατηρούμενη βιοκοινωνία είναι αποτέλεσμα της συγκέντρωσης των θρεπτικών όχι εκείνης της χρονικής στιγμής αλλά κάποιας προηγούμενης, με συνέπεια να είναι συχνό το φαινόμενο της εμφάνισης τεχνητά αρνητικών συσχετίσεων (Margalef, 1967). Παρά την σημαντική αυτή αδυναμία, τα αποτελέσματα στην προκειμένη περίπτωση δείχνουν ένα ξεκάθαρο πρότυπο: οι ίδιοι φυσικοχημικοί παράγοντες που επηρεάζουν ένα λειτουργικό (άρα εξ' ορισμού ελεγχόμενο από το περιβάλλον) χαρακτήρα όπως η παραγωγικότητα, φαίνεται να σχετίζονται σημαντικά και με τις μεταβολές της βιοκοινωνίας. Μετά τις παραπάνω επισημάνσεις, το γεγονός αυτό αποκτά ακόμα μεγαλύτερη σημασία και μπορεί να θεωρηθεί σοβαρή ένδειξη του ισχυρού ελέγχου της φυτοπλακτονικής βιοκοινωνίας από το αβιοτικό περιβάλλον (*bottom – up control*).

Η υπόθεση του περιοριστικού ρόλου του φωσφόρου στο υπό μελέτη σύστημα φαίνεται να επιβεβαιώνεται, αφού μόνο τα φωσφορικά από όλα τα θρεπτικά εμφανίζονται συστηματικά σε όλες τις αναλύσεις ως σημαντικός παράγοντας για τις μεταβολές της παραγωγικότητας και βιοκοινωνίας, ενώ επίσης η υποχώρηση της έξαρσης των διατόμων και η διαδοχή τους από τα δινομαστιγωτά συμπίπτουν όπως είδαμε με κατακόρυφη αύξηση του λόγου DIN / P (**εικόνα 18**). Γενικότερα, από την εμπειρική ανάλυση του προτύπου διαδοχής του φυτοπλακτού αναδεικνύεται η σημασία (σε διάφορα επίπεδα ελέγχου) όχι μόνο των φωσφορικών αλλά και της ακτινοβολίας και της θερμοκρασίας. Με άλλα λόγια, *τα πορίσματα της στατιστικής ανάλυσης επιβεβαιώνουν τις εμπειρικές παρατηρήσεις ως προς τους φυσικοχημικούς παράγοντες που επηρεάζουν τη δυναμική και την παραγωγικότητα του φυτοπλακτού στο υπό μελέτη παράκτιο σύστημα*. Σε κάθε περίπτωση όμως, πρέπει να έχουμε υπόψη ότι με προσεγγίσεις αυτού του είδους, που βασίζονται αποκλειστικά σε δεδομένα πεδίου, δεν μπορούμε να στοιχειοθετήσουμε σχέση αιτίου και αιτιατού μεταξύ των φυσικοχημικών παραμέτρων και των βιολογικών χαρακτηριστικών που αυτές “ερμηνεύουν” (Clarke & Warwick, 1994).

Κλείνοντας, πρέπει να αναφερθεί ότι σημαντικό ρόλο ως προβλεπτική μεταβλητή είχε σε όλες τις αναλύσεις και η χλωροφύλλη-*a*. Δεδομένου ότι η τελευταία δεν αποτελεί παράμετρο του φυσικοχημικού περιβάλλοντος αλλά βιολογικό χαρακτήρα, η ενσωμάτωσή της ως ανεξάρτητης μεταβλητής στις αναλύσεις έγινε κατά συνθήκη και θεωρήθηκε σκόπιμη διότι διαπιστώθηκε ότι η παρουσία της υποβοηθά σημαντικά την καλύτερη προσαρμογή των μοντέλων στα δεδομένα. Ως βασικό άλλωστε λειτουργικό στοιχείο του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, η χλωροφύλλη-*a* στην εύφωτη ζώνη δικαιολογείται να σχετίζεται έντονα με τις τιμές της πρωτογενούς παραγωγικότητας (**εικόνες 10A & 10Δ**), και πιθανότατα και με το βιοκοινοτικό πρότυπο του φυτοπλακτού. Ένα άλλο ενδιαφέρον στοιχείο που ανέκυψε από τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης είναι ο έντονος ετεροχρονισμός των μεγίστων χλωροφύλλης-*a* και ολικής αφθονίας του φυτοπλακτού (**εικόνες**

**10A & 12).** Ανάλογο φαινόμενο, αλλά σε μικρότερο βαθμό, έχει παρατηρηθεί και σε προηγούμενη μελέτη στο Κρητικό Πέλαγος (Psarra et al., 2000).

Σε γενικές γραμμές, η αποσύζευξη (*decoupling*) χλωροφύλλης-*a* και αφθονίας μπορεί ως ένα βαθμό να αποδοθεί στην έντονη διακύμανση του λόγου άνθρακας : χλωροφύλλη-*a* στο φυτοπλαγκτό, ο οποίος ποικίλει από 12 μέχρι >200 g g<sup>-1</sup> και υπόκειται σε αυστηρή ρύθμιση ανάλογα με την ένταση της ακτινοβολίας (φωτοεγκλιματισμός), τη διαθεσιμότητα θρεπτικών και τη θερμοκρασία (Taylor et al., 1997; Geider et al., 1997). Στα επιφανειακά στρώματα μάλιστα, ο παραπάνω λόγος εμφανίζει έντονη ημερονύχτια διακύμανση (με ελάχιστες τιμές κατά την μεσημβρία), με αποτέλεσμα η καταγραφόμενη συγκέντρωση της χλωροφύλλης-*a* να εξαρτάται σημαντικά από την ώρα δειγματοληψίας (Nittis et al., 2002). Στην προκειμένη περίπτωση πάντως, φαίνεται ότι η έντονη ασυμφωνία μεταξύ χλωροφύλλης-*a* και αφθονίας οφείλεται κατά κύριο λόγο στο γεγονός ότι δε λαμβάνεται υπόψη η αφθονία των μικρών φυτοπλαγκτονικών κυττάρων (< 7 μm), ενώ άγνωστο είναι επίσης το ποσοστό των ετερότροφων μαστιγωτών. Είναι άλλωστε χαρακτηριστικό ότι η συσχέτιση των δύο παραμέτρων βελτιώνεται θεαματικά όταν η αφθονία δεν συγκρίνεται με την ολική χλωροφύλλη-*a* ( $r = 0,10$  ,  $P = 0,56$ ) αλλά με τη χλωροφύλλη του κλάσματος >10 μm ( $r = 0,57$  ,  $P < 0,01$ ), το οποίο ουσιαστικά περιλαμβάνει μόνο τις υπό εξέταση ομάδες.

### Σύνοψη βασικών συμπερασμάτων

- ❖ Το πρότυπο των βιοκοινοτικών μεταβολών του φυτοπλαγκτού που παρατηρήθηκε στο πλαίσιο της παρούσας μελέτης εμφάνισε χαρακτηριστικά διαδοχής τυπικά του φαινομένου της εαρινής άνθισης σ' ένα εύκρατο ολιγοτροφικό πελαγικό οικοσύστημα.
- ❖ Υπό την επίδραση του μικρού βάθους της υδάτινης στήλης, η τυπική ακολουθία γεγονότων μεταξύ των φυσικοχημικών μεταβολών της στήλης και των βιοκοινοτικών αλλαγών του φυτοπλαγκτού ανατράπηκε εξ' ολοκλήρου: η δραστική μείωση των θρεπτικών και η συνακόλουθη πρόοδος της διαδοχής στη φυτοπλαγκτονική βιοκοινωνία προηγήθηκαν σαφώς της στρωμάτωσης της στήλης.
- ❖ Στην τελική διαμόρφωση της εαρινής δυναμικής του φυτοπλαγκτού σ' ένα ρηχό και ολιγοτροφικό παράκτιο οικοσύστημα, καθοριστικό ρόλο φαίνεται ότι παίζουν η επίδραση του μικρού βάθους και η επιπρόσθετη μεταβλητότητα που εισάγουν οι συχνές (λόγω της εγγύτητας στην ακτή) εξωγενείς επιδράσεις.

- ❖ Οι ίδιοι φυσικοχημικοί παράγοντες που εξηγούν σημαντικό ποσοστό των διακυμάνσεων της πρωτογενούς παραγωγικότητας (>60%) σχετίζονται σε σημαντικό βαθμό με τις βιοκοινοτικές μεταβολές του φυτοπλαγκτού, γεγονός που αποτελεί σοβαρή ένδειξη για ισχυρό έλεγχο της φυτοπλαγκτονικής δυναμικής και παραγωγικότητας από το αβιοτικό περιβάλλον (*bottom-up control*) στο εν λόγω οικοσύστημα.
- ❖ Σημαντικοί ως προς τις διακυμάνσεις της παραγωγικότητας και της δομής του φυτοπλαγκτού φυσικοχημικοί παράγοντες αναδείχθηκαν (με σειρά ερμηνευτικής δύναμης) η θερμοκρασία, η ηλιακή ακτινοβολία PAR και η συγκέντρωση των φωσφορικών.
- ❖ Τα πορίσματα της στατιστικής ανάλυσης επιβεβαιώνουν τις εμπειρικές παρατηρήσεις ως προς τους φυσικοχημικούς παράγοντες που επηρεάζουν τη δυναμική και την παραγωγικότητα του φυτοπλαγκτού στο υπό μελέτη παράκτιο σύστημα.
- ❖ Η υπόθεση του περιοριστικού ρόλου του φωσφόρου στο υπό μελέτη σύστημα φαίνεται να επιβεβαιώνεται, αφού: **α)** μόνο τα φωσφορικά από όλα τα θρεπτικά εμφανίζονται συστηματικά σε όλες τις αναλύσεις ως σημαντικός παράγοντας για τις μεταβολές της παραγωγικότητας και βιοκοινωνίας και **β)** η υποχώρηση της έξαρσης των διατόμων και η διαδοχή τους από τα δινομαστιγωτά συμπίπτουν με κατακόρυφη αύξηση του λόγου DIN / P.

## **BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ**

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, T. F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10, 257–263.
- Berman-Frank, I., & Dubinsky, Z. (1999). Balanced growth in aquatic plants: myth or reality? *Bioscience*, 49(1), 29-37.
- Bodungen, B. Von, Brockel, K. Von, Smetacek, V., & Zeitzschel, B. (1981). Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.*, 5, 49-60.
- Broekhuizen, N., Hadfield, M., & Taylor, A.H. (1998). Seasonal photoadaptation and diatom dynamics in temperate waters. *Marine Ecology Progress Series*, 175, 227-239.
- Brunet, C., Brylinski, J. M., Bodineau, L., Thoumelin, G., Bentley, D., & Hilde, D. (1996). Phytoplankton dynamics during the spring bloom in the South-eastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 469–483.
- Chambers, J.M., & Hastie, T.J. (1992). *Statistical models in S*. Chapman and Hall, London, 608 pp.
- Clarke, K.R., & Warwick, R.M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Clarke, K.R., & Ainsworth, M. (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 205-219.
- Cole, J.J., Caraco, N.F., & Peierls, B.J. (1992). Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid, freshwater, tidal estuary? *Limnology and Oceanography*, 37, 1608–1617.
- David M. Nelson, D.M., & Smith, W.O. (1991). Sverdrup revisited: Critical depths, maximum chlorophyll levels, and the control of Southern Ocean productivity by the irradiance-mixing regime. *Limnology and Oceanography*, 36(8), 1650-1661.
- Domingues, R.B, Barbosa, A., & Galvao, H. (2005). Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 249-260.
- Eppley, R.W. (1972). Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 70, 1063-1085.
- Falkowski, P.G., & Raven, J.A. (1997). *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science, USA, 375 pp.
- Fenchel, T. (1988). Marine plankton food chains. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, 19, 19-38.
- Fichez, R., Jickells, T.D., & Edmunds, H.M. (1992). Algal blooms in high turbidity, a result of the conflicting consequences of turbulence on nutrient cycling in a shallow water estuary.



*Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35, 577–592.

- Fogg, G.E., (1986). Picoplankton. *Proceedings of the Royal Society of London*, 228(B), 1-30.
- Gacic, M., Civitarese, G., Misericchi, S., Cardin, V., Crise, A., & Mauri, E. (2002). The open-ocean convection in the Southern Adriatic: a controlling mechanism of the spring phytoplankton bloom. *Continental Shelf Research*, 22, 1897–1908.
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L., & Kana, T.M. (1997). A dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*: carbon ratio to light, nutrient limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 148, 187-200.
- 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). *Progress in Oceanography*, 46, 89-112.
- Goebel, N.L., Wing, S.R., & Boyd, P.W. (2005). A mechanism for onset of diatom blooms in a fjord with persistent salinity stratification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 546-560.
- Goldman, J.C., & Carpenter, E.J. (1974). A kinetic approach to the effect of temperature and algal growth. *Limnology and Oceanography*, 19, 756-766.
- Goldman, J.C., & Mann, R. (1980). Temperature influenced variations in speciation and chemical composition of marine phytoplankton in outdoor mass cultures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 46, 29-40.
- Gotsis-Skretas, O., Pagou, K., Moraitou-Apostolopoulou, M. & Ignatiades, L. (1999). Seasonal horizontal and vertical variability in primary production and standing stocks of phytoplankton and zooplankton in the Cretan Sea and the Straits of the Cretan Arc (March 1994– January 1995). *Progress in Oceanography*, 44, 625– 649.
- Hagstrom, A., Azam, F., Andersson, A., Wilkner, J., & Rassoulzadegan, F. (1988). Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Marine Ecology Progress Series*, 49, 171-178.
- Harris, G.P. (1986). *Phytoplankton Ecology: structure, function and fluctuation*. Chapman and Hall, New York, 384 pp.
- Harrison, P.J., & Turpin, D.H. (1982). The manipulation of physical, chemical and biological factors to select species from natural phytoplankton communities. In G.D. Grice & M.R. Reeve (eds.), *Marine Mesocosms*. Springer, New York, pp 275-289.
- Hastie, T. & Tibshirani, R. (1990). *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London, 335 pp.
- Herbland, A, Delmas, D, Laborde, P., Sautour, B., & Artigas, F (1998). Phytoplankton spring bloom of the Gironde plume waters in the Bay of Biscay: early phosphorus limitation and food-web consequences. *Oceanologica Acta*, 21(2), 279-291.

- Ignatiades, L. (1976). The standing stock of diatoms and dinoflagellates in the oligotrophic waters of Southern Aegean Sea. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 61, 193–199.
- 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. (2005). Scaling the trophic status of the Aegean Sea, eastern Mediterranean. *Journal of Sea Research*, 54, 51–57.
- Ignatiades, L., Psarra, S., Zervakis, V., Pagou, K., Souvermezoglou, E., Assimakopoulou, G., & Gotsis-Skretas, O. (2002). Phytoplankton size-based dynamics in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Journal of Marine Systems*, 36, 11–28.
- Ivancic, I., & Degobbis, D. (1984). An optimal manual procedure for ammonia analysis in natural waters by the indophenol blue method. *Water Research*, 18(9), 1143–1147.
- Joint, I., & Pomroy, A. (1993). Phytoplankton biomass and production in the Southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 99, 169–182.
- Kirk, J.T.O. (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, UK, 509 pp.
- Krom, M.D., Kress, N., Brennen, S., & Gordon, L.I. (1991). Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 36, 424–432.
- Larsen, A., Fonnes Flaten, G.A., Sanda, R.A., Castberg, T., Thyrhaug, R., Erga, S.R., Jacquet, S., & Bratbak, G. (2004). Spring phytoplankton bloom dynamics in Norwegian coastal waters: Microbial community succession and diversity. *Limnology and Oceanography*, 49(1), 180–190.
- Lederman, T.C. (1983). Primary production. In: A.G. Macdonald & I.G. Priede (eds.), *Experimental Biology at Sea*. Academic Press, London, UK, pp. 279–310.
- Legendre, L., & Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41, 153–172.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, 853 pp.
- Levasseur, M., Therriault, J.-C., & Legendre, L. (1984). Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Marine Ecology Progress Series*, 19, 211–222.
- Levy, M., Memery, L., & Madec, G. (2000). Combined effects of mesoscale processes and atmospheric high-frequency variability on the spring bloom in the MEDOC area. *Deep-Sea Research I*, 47, 27–53.
- MacIntyre, H.L., Kana, T.M., & Geider, R.J. (2000). The effect of water motion on short-term rates of photosynthesis by marine phytoplankton. *Trends in plant science*, 5(1), 12–17.

- Malone, T.C. (1980). Algal size. In I. Morris (ed.), *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Blackwell, Oxford, pp 433-463.
- Margalef, R. (1958). Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In A.A. Buzzati-Traverso (ed.), *Perspectives in Marine Biology*. University California Press, Berkeley, pp. 323-349.
- Margalef, R. (1963). Succession in marine populations. In R. Vira (ed.), *Advancing Frontiers of Plant Sciences 2*. Institute for Advanced Science Culture, New Delhi, India, pp. 137-188.
- Margalef, R. (1967). Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 5, 257-289.
- Margalef, R. (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives to an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1, 493-509.
- McCullagh, P., & Nelder, J.A. (1989). *Generalized Linear Models*. Chapman & Hall, London, 509 pp.
- Mei, Z.P., Legendre, L., Gratton, Y., Tremblay, J.E., LeBlanc, B., Mundy, C.J, Klein, B., Gosselin, M., Larouche, P., Papakyriakou, T.N., Lovejoy, C., & von Quillfeldt, C.H. (2002). Physical control of spring–summer phytoplankton dynamics in the North Water, April–July 1998. *Deep-Sea Research II*, 49, 4959–4982.
- Niemi, M., Kuparinen, J., Uusi-Rauva, A., & Korhonen, K. (1983). Preparation of algal samples for liquid scintillation counting. *Hydrobiologia*, 106, 149-156.
- Nittis, K., Zervakis, V., Papageorgiou, e, & Perivoliotis, L. (2002). Atmospheric and oceanic observations from the Poseidon buoy network: initial results. *The Global Atmosphere and Ocean System*, 8 (2–3), 87–99.
- Perry, R.I., & Dilke, B.R. (1986). The importance of bathymetry to seasonal plankton blooms in Hecate Strait, B. C. In J. Bowman, C.M. Yentsch, & W.T. Peterson (eds.), *Tidal Mixing and Plankton Dynamics. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies, Volume 17*. Springer-Verlag, Berlin, pp 278–296.
- Press, W.H., Flannery, B.P., Teukolsky, S.A., & Vetterling, W.T. (1992). *Numerical Recipes in C, The Art of Scientific Computing*. Cambridge University Press, New York, 1020 pp.
- Psarra, S., Tselepides, A., & Ignatiades, L. (2000). Primary productivity in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean): seasonal and interannual variability. *Progress in Oceanography*, 46, 187-204.
- Robinson, C., & Williams, P.J. (1989). Evidence for physical control of O<sub>2</sub> and TCO<sub>2</sub> in the outflow of the Rhone estuary. *Water pollution Research Report*, 13, 387-394.
- Rodriguez, J., Tintore, J, Allen, J.T., Blance, J.M., Gomis, D., Reul, A., Ruiz, J., Rodriguez, V., Echevarria, F., & Jimenez-Gomez, F. (2001). Mesoscale vertical motion and the size structure

of phytoplankton in the ocean. *Nature*, 410, 360-363.

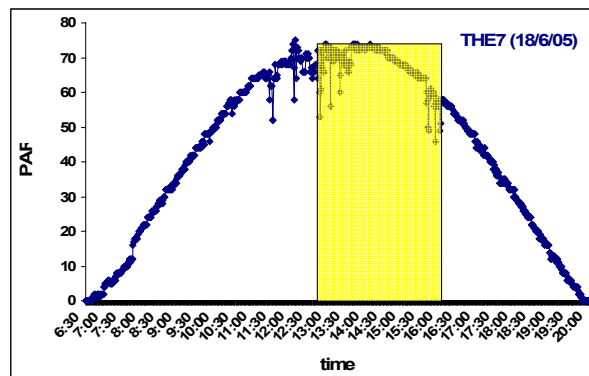
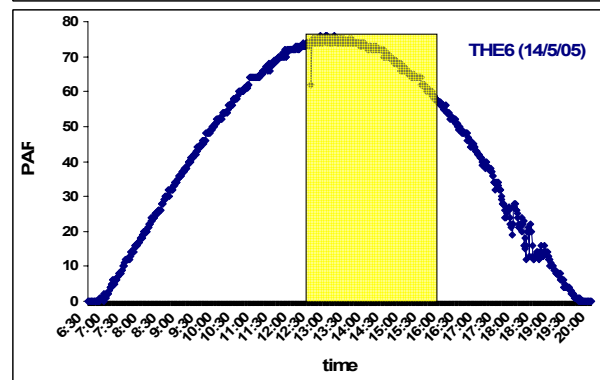
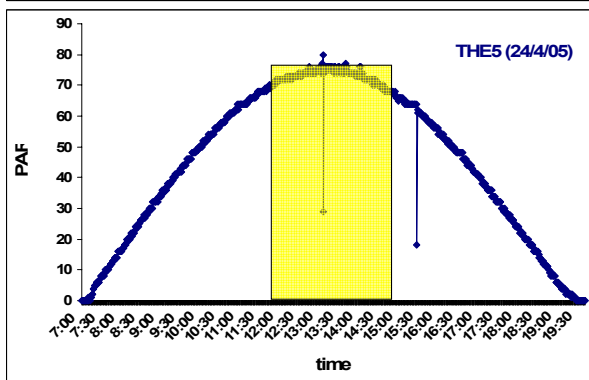
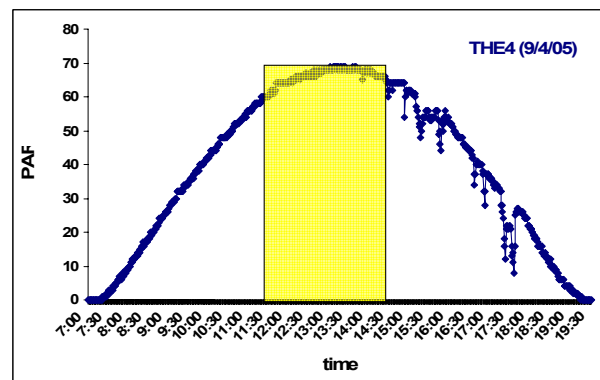
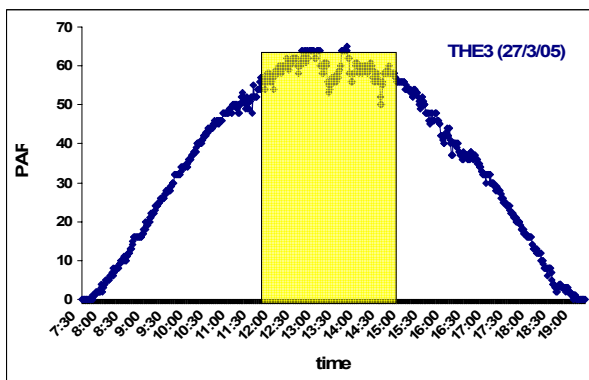
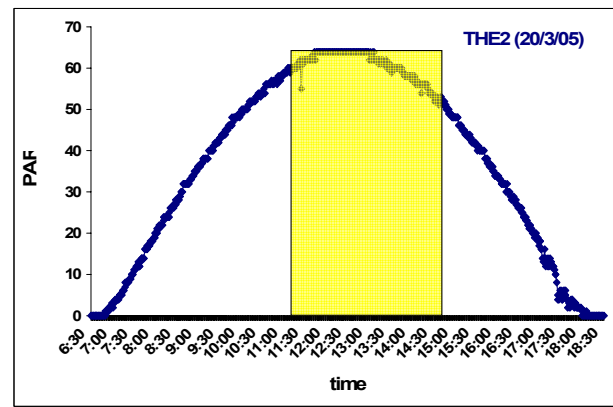
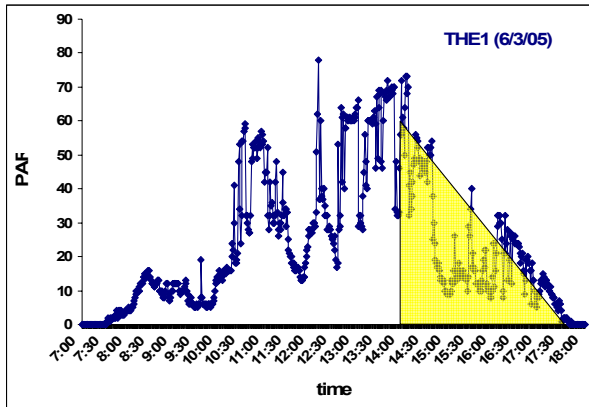
- Roether, W., Manca, B.B., Klein, B., Bregant, D., Georgopoulos, D., Beitzel, V., Kovačević, V., Luchetta, A. (1996). Recent changes in Eastern Mediterranean Deep Waters. *Science*, 271, 333-335.
- Smayda, T. (1980). Phytoplankton species succession. In I. Morris (ed), *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. Blackwell, Oxford, pp 493-570.
- Smetacek, V., & Passow, U. (1990). Spring bloom initiation and Sverdrup's critical depth model. *Limnology and Oceanography*, 35(1), 228-234.
- Smith, R.C. (1968). The optical characterization of natural waters by means of an "extinction coefficient". *Limnology and Oceanography*, 13, 423-429.
- Stemann Nielsen, E. (1952). The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 18, 117-140.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 167, 310 pages.
- Sverdrup, H.U. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer*, 18, 287-295.
- Taylor, A.H., Geider, R.J., & Gilbert, F.J.H. (1997). Seasonal and latitudinal dependencies of phytoplankton carbon-to-chlorophyll *a* ratios: results of a modelling study. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 51-66.
- 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). *Progress in Oceanography*, 44, 469-509.
- 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 Research*, 40, 1142-1142.
- Thingstad, T. F. & Rassoulzadegan, F. (1995). Nutrient limitations, microbial food webs, and 'biological C pumps': suggested interactions in a P limited Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 117, 299–306.
- Thingstad, T. F., & Sakshaug, E. (1990). Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems: Theory and terminology. *Marine Ecology Progress Series*, 63, 261–272.
- Thingstad, T.F., Krom, M.D., Mantoura, R.F.C., Flaten, G.A.F., Groom, S., Herut, B., Kress, N., Law, C.S., Pasternak, A., Pitta, P., Psarra, S., Rassoulzadegan, F., Tanaka, T., Tselepidis, A., Wassmann, P., Woodward, E.M.S., Wexels Riser, C., Zodiatis, G., & Zohary, T. (2005). Nature of Phosphorus Limitation in the Ultraoligotrophic Eastern Mediterranean. *Science*, 309, 1068-

1071.

- Thingstad, T.F., & Rassoulzadegan, F. (1999). Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography*, 44, 271–286.
- Tiselius, P., & Kuylenstierna, M. (1996). Growth and decline of a diatom spring bloom: phytoplankton species composition, formation of marine snow and the role of heterotrophic dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, 18(2), 133-155.
- Tselepides, A. (1992). *Ecological study of the bathyal ecosystem of the Aegean Sea*. PhD Thesis, University of Crete, 266 pp.
- Tselepides, A., Zervakis, V., Polychronaki, T., Danovaro, R., & Chronis, G. (2000). Distribution of nutrients and particulate organic matter in relation to the prevailing hydrographic features of the Cretan Sea (NE Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 46, 113–142.
- 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 national symposium on oceanography and fisheries*, Rhodes Island (Greece), 26–29 April 1993 (pp. 77–80).
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung der Theoretische angewandten Limnologie*, 9, 1–38.
- Van Wambeke, F., Christaki, U., Bianchi, M., Psarra, S., Tselepides, A. (2000). Heterotrophic bacterial production in the south Aegean Sea (NE Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 46, 205-216.
- Warwick, R.M., & Clarke, K.R. (1995). New ‘biodiversity’ measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301–305.
- Yentsch, C.S., & Menzel, D.H. (1963). A method for the determination of plankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, 10, 221-231.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, USA, 663 pp.
- Zohary, T., & Robarts, R.D. (1998). Experimental study of microbial P limitation in the eastern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 43, 387–395.
- Ντούνας, Κ., & Παπαδοπούλου, Κ. (1993). *Ωκεανογραφική και Περιβαλλοντική Μελέτη της θαλάσσιας περιοχής του κόλπου του Ηρακλείου*. Τεχνική Έκθεση, Ινστιτούτο Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης.
- Χαραλάμπους, Ε., Πολυκάρπου, Π., Πέννας, Π., & Μουστάκα-Γούνη, Μ. (2006). Επίδραση της ταχύτητας του ανέμου στη δυναμική του φυτοπλαγκτού στον Όρμο της Θεσσαλονίκης. 8<sup>ο</sup> Πανελλήνιο Συμπόσιο Ωκεανογραφίας και Αλιείας, Θεσσαλονίκη, 4-8 Ιουνίου 2006.

## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι

Συνολική ημερήσια διακύμανση (με συχνότητα μέτρησης 1 min) της επιφανειακής PAR ακτινοβολίας για κάθε μέρα δειγματοληψίας. Με κίτρινο πλαίσιο σημειώνεται το χρονικό διάστημα της επώασης στα πειράματα μέτρησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Οι μονάδες ακτινοβολίας στον κάθετο άξονα εκφράζουν το ηλεκτρικό σήμα (mV) του φωτοσυλλέκτη.



## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙ

Αποτελέσματα της ανάλυσης διακύμανσης ως προς δύο παράγοντες (χρόνος-βάθος), καθώς και του *post-hoc* ελέγχου της ομοιογένειας των μέσων όρων (95% LSD test).

Variables	Factor	Df	F-ratio	P-value	Homogenous Groups
PO <sub>4</sub>	Time	6	51,56	0,0000	THE4 -THE7; THE2,THE3; THE1
	Depth	4	0,36	0,8343	
NH <sub>4</sub>	Time	6	3,90	0,0074	THE2 - THE7, THE1
	Depth	4	1,27	0,3098	
Si(OH) <sub>4</sub>	Time	6	7,82	0,0001	THE2, THE7; THE2, THE3, THE5, THE6; THE3 - THE6; THE1
	Depth	4	4,46	0,0078	5m, 10m, 20m, 40m; 2m
NO <sub>3</sub>	Time	6	20,44	0,0000	THE5-THE7; THE3, THE5, THE7; THE2 - THE4, THE1
	Depth	4	2,18	0,1019	

Variables	Factor	Df	F-ratio	P-value	Homogenous Groups
PP	Time	6	10,19	0,0000	THE5, THE7; THE2, THE4, THE5; THE1, THE6; THE3, THE6
	Depth	4	5,23	0,0036	2m, 20m, 40m; 2m, 5m, 20m; 5m, 10m
PPpico	Time	6	14,28	0,0000	THE1, THE2, THE7; THE2, THE4, THE5; THE4, THE6; THE3
	Depth	4	3,52	0,0191	2m, 5m, 20m, 40m; 10m
PPnano+micro	Time	6	14,15	0,0000	THE4, THE5, THE7; THE2, THE4; THE2, THE3, THE6; THE1
	Depth	4	4,07	0,0117	20m, 40m; 2m, 5m, 10m, 20m

<b>Variables</b>	<b>Factor</b>	<b>Df</b>	<b>F-ratio</b>	<b>P-value</b>	<b>Homogenous Groups</b>
Chla	Time	6	61,98	0,0000	THE6, THE7; THE2, THE4, THE5; THE2, THE4; THE3, THE4; THE1
	Depth	4	2,17	0,1026	
Chlapico	Time	6	22,24	0,0000	THE7; THE2, THE6; THE1, THE3, THE4; THE5
	Depth	4	4,04	0,0121	2m, 5m, 10m, 20m; 40m
Chlanano+micro	Time	6	95,34	0,0000	THE4 -THE7; THE3; THE2; THE1
	Depth	4	0,83	0,5183	

<b>Variables</b>	<b>Factor</b>	<b>Df</b>	<b>F-ratio</b>	<b>P-value</b>	<b>Homogenous Groups</b>
Total abundance	Time	7	8,80	0,0000	TEST, THE4, THE5; THE1, THE5, THE6; THE1, THE2, THE3, THE6; THE2, THE3, THE7
	Depth	4	2,56	0,0612	
DIAT	Time	7	8,01	0,0000	TEST, THE4, THE5, THE6; THE4, THE6; THE6, THE1; THE1, THE2, THE3; THE2, THE3; THE7
	Depth	4	1,93	0,1348	
DINO	Time	7	46,21	0,0000	TEST THE1, THE2 THE4, THE3 THE5 THE7, THE6
	Depth	4	6,02	0,0013	20m 40m, 10m 20m, 2m 5m 10m
COCCO	Time	7	13,24	0,0000	TEST, THE6, THE7; THE3, THE6, THE7; THE3, THE4, THE7; THE2, THE3 - THE5
	Depth	4	0,72	0,5871	
Taxonomic diversity	Time	7	12,45	0,0000	THE2, THE3; THE1, THE3; THE1, THE7; THE5-THE7; THE4 - THE6; TEST, THE4, THE5
	Depth	4	1,33	0,2845	