ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ ΣΧΟΛΗ ΘΕΤΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

Δυναμική του άνθρακα και των θρεπτικών

σε υγιείς και υποβαθμισμένους λειμώνες

Posidonia oceanica

Ευγενία Θ. Αποστολάκη

Διδακτορική Διατριβή

Δεκέμβριος 2008

Δυναμική του άνθρακα και των θρεπτικών σε υγιείς και υποβαθμισμένους λειμώνες

Posidonia oceanica

Ευγενία Θ. Αποστολάκη

Διδακτορική Διατριβή

Τμήμα Βιολογίας, Πανεπιστήμιο Κρήτης (ΠΚ)

Ινστιτούτο Ωκεανογραφίας, Ελληνικό Κέντρο Θαλασσίων Ερευνών (ΕΛΚΕΘΕ)

Ηράκλειο, Δεκέμβριος 2008

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή:

Αναπλ. Καθ. Ιωάννης Καρακάσης, ΠΚ (επιβλέπων)

Καθ. Μαρουδιώ Κεντούρη, ΠΚ

Δρ. Παναγιώτης Παναγιωτίδης, ΕΛΚΕΘΕ

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ	2
ΠΡΟΛΟΓΟΣ	4
ПЕРІЛНѰН	9
ABSTRACT	.12
1. ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ	.14
1.1 ΣΚΟΠΟΣ ΚΑΙ ΣΤΟΧΟΙ	.25
2. Επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην αποσύνθεση των θρυμμάτων	του
θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica	.27
3. Οι ιχθυοκαλλιέργειες αυξάνουν την απώλεια μάζας και θρεπτικών του θαλάσσ	100
φανερόγαμου Posidonia oceanica	.49
4. Ανισορροπία στο μεταβολισμό των κοινοτήτων του θαλάσσιου φανερόγαμ	lov
Posidonia oceanica	.81
5. Η σύνθεση του ιζήματος κάτω από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας μειώνει	τη
βιομάζα και την παραγωγή του θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica1	107
6. ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ	125
7. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	139
8. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ1	142

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Αν και η διδακτορική διατριβή είναι μάλλον μια μοναχική εμπειρία, γράφοντας τον πρόλογο συνειδητοποίησα ότι η διατριβή αυτή δεν θα είχε ποτέ ολοκληρωθεί χωρίς τη σημαντική συμβολή πολλών συναδέλφων και φίλων.

Πρώτον από όλους θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντά μου Αναπλ. Καθ. Γιάννη Καρακάση. Δίνοντάς μου την ευκαιρία να συμμετέχω στο ευρωπαϊκό πρόγραμμα MedVeg, αποτέλεσε το έναυσμα να γνωρίσω και να αγαπήσω τα θαλάσσια φανερόγαμα. Στα τρία αυτά χρόνια εκπόνησης της διατριβής, ο κ. Καρακάσης με καθοδήγησε, με βοήθησε, με συμβούλεψε, με παρηγόρησε, με ηρέμησε, με κατσάδιασε και γενικώς έκανε ότι κάνει ένας σωστός επιβλέπων!

Ένα μεγάλο ευχαριστώ οφείλω στην Καθ. Μαρουδιώ Κεντούρη, μέλος της τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής, για την αμέριστη συμπαράσταση και την άμεση ανταπόκριση όποτε την χρειάστηκα και για τις διορθώσεις της επί του κειμένου, οι οποίες αδιαμφισβήτητα βελτίωσαν κατά πολύ τη διατριβή. Ευχαριστώ ιδιαιτέρως και τον Δρ. Παναγιώτη Παναγιωτίδη, επίσης μέλος της τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής, οι παρατηρήσεις του οποίου συνέβαλαν στη βελτίωση της διατριβής. Θερμές ευχαριστίες αξίζουν στα υπόλοιπα μέλη της επταμελούς Εξεταστικής Επιτροπής, Επικ. Καθ. Κωσταντία Λύκα, Επικ. Καθ. Μιχάλη Παυλίδη, Επικ. Καθ. Μαρία Θεσσαλού-Λεγάκη και Καθ. Κυριάκο Κοτζαμπάση, για τις εύστοχες παρατηρήσεις και διορθώσεις τους, οι οποίες βελτίωσαν την τελική μορφή της διατριβής.

Μεγάλη ευγνωμοσύνη χρωστώ στη Ass. Prof. Marianne Holmer (University of Southern Denmark) για τις πολύτιμες συμβουλές, την αμέριστη υποστήριξη, την άμεση ανταπόκρισή της σε κάθε ερώτημά μου και την απρόσμενη εμψύχωσή της με το γνωστό σκανδιναβικό (διακριτικό) τρόπο σε εκείνο το ταβερνάκι στο Ηράκλειο.

Την ευχαριστώ ιδιαιτέρως και γιατί δέχτηκε να συμμετέχει στην Εξεταστική Επιτροπή, συμβάλλοντας στον εκσυγχρονισμό του τρόπου εξέτασης των υποψήφιων διδακτόρων του Τμήματος Βιολογίας...

Μεγάλη ευγνωμοσύνη οφείλω επίσης στη Dr Núria Marbà (UIB-IMEDEA), η οποία συνέβαλε καθοριστικά στο σχεδιασμό των πειραμάτων και στην ανάλυση και την ερμηνεία των αποτελεσμάτων. Η τρίμηνη παραμονή μου στο IMEDEA στη Πάλμα της Μαγιόρκας υπό την επίβλεψή της άλλαξε ριζικά τον τρόπο με τον οποίο αντιμετώπιζα τα αποτελέσματά μου και την ευχαριστώ εκ βαθέων.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Δρ. Μανώλη Τσαπάκη, ο οποίος με παρότρυνε να παρακολουθήσω το PhD σεμινάριο 'Population and community dynamics of aquatic plants and their interactions with the environment' στη Δανία το 2003, σεμινάριο το οποίο με έκανε να συνειδητοποιήσω την επιθυμία μου να ασχοληθώ με την έρευνα των θαλάσσιων φανερόγαμων. Τον ευχαριστώ επίσης για τις συζητήσεις, τις ιδέες, τις παντός τύπου συμβουλές και την εκτέλεση του προγράμματος ΙΒΙΣ, μέρος του οποίου αποτέλεσε η διδακτορική μου διατριβή.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τον Νάσο Κουρούμπαλη, τον Βαγγέλη Πεφάνη-Βασιλάτο, τον Βασίλη Στασινό, τον Σωτήρη Κυπαρίσση και τον Μιχάλη Κανακάκη για την πολύτιμη βοήθεια στη συλλογή των δειγμάτων. Στις δειγματοληψίες επίσης κατά καιρούς βοήθησαν οι: Ναυσικά Παπαγεωργίου, Ιωάννα Καλατζή, Κατερίνα Σεβαστού, Ειρήνη Μητσοτάκη, Χρήστος Κόλιας, Νίκος, Φάνης Νικολουδάκης, Δημήτρης Κουρούμπαλης, Μαρία Σαλωμίδη, Γιώργος Μαρής, Χρυσή Φραγκιαδάκη, Ζαχάρης Γρηγοράκης και Santi Dilliberto, τους οποίους ευχαριστώ θερμά.

Ιδιαίτερη ευγνωμοσύνη οφείλω στον Miguel Angel Mateo για την βοήθεια του στον πειραματικό σχεδιασμό της αποσύνθεσης των θρυμμάτων *P. oceanica*, στην Ελένη Δαφνομήλη για την μέτρηση της συγκέντρωσης του άνθρακα και του αζώτου στους

βλαστούς, το καθιζάνον υλικό και το ίζημα, στον Στέλιο Ηλιάκη για τη μέτρηση της συγκέντρωσης του DOC, στην Μαριέττα Ανθούλα, την Γιούλα Ζαχιώτη, την Αφροδίτη Ανδρόνη, την Εύα Κρασσακοπούλου και την Αλέκα Παυλίδου για τη μέτρηση της συγκέντρωσης του DON και DOP, στον Matthieu Delefosse για τη μέτρηση της συγκέντρωσης του CO₂, στην Κατερίνα Γιαμαλάκη για τη βοήθειά της στην μέτρηση της συγκέντρωσης του DIN και DIP, στην Μαργαρίτα Καγιώργη για τη μέτρηση της συγκέντρωσης του DIN και DIP, στην Μαργαρίτα Καγιώργη για τη μέτρηση της συγκέντρωσης της χλωροφύλλης στους βλαστούς, στην Rocio Santiago για τη βοήθειά της στην μέτρηση της παραγωγής του οριζόντιου ριζώματος, στην Marta Pérez για τις συμβουλές της στη μέτρηση των ταμιευμάτων στους βλαστούς, στην Ε. Díaz-Almela για τις μετρήσεις της πυκνότητας των κορυφών των ριζωμάτων, στην Titti Vizzini για τη συμβολή της στο πείραμα εμπλουτισμού με δ¹⁵N και στη Σάσα Τζεδάκη για το γρήγορο και συνεχή 'ανεφοδιασμό' με τη σχετική βιβλιογραφία από όλες τις βιβλιοθήκες του κόσμου.

Πολύτιμη βοήθεια ποικίλης φύσεως καθόλη τη διάρκεια της διατριβής μου έδωσαν απλόχερα οι συνάδελφοι στο ΕΛΚΕΘΕ: Snezana Zivanovic, Wanda Πλαΐτη, Μανώλης Κυριακάκης, Βαγγέλης Λιάπης, Κώστας Χριστοδούλου, Μάνος Πέττας, Λεωνίδας, Μοσχούλα Λειβαδάρα, Βούλα Πολυμενάκου, Νίκος Σέκερης, Γρηγόρης Ρουσσάκης, Δημήτρης Σακελλαρίου και Θάνος Νταλιάνης, τους οποίους ευχαριστώ ιδιαιτέρως.

Αδύνατη θα ήταν η διεξαγωγή πολλών πειραμάτων χωρίς τις αμερικάνικες XXL hefty zip bags που μου έμαθε η φιλενάδα μου Ιωάννα και μου έφερε ο Αποστόλης, οι οποίες πραγματικά μας έσωσαν πολλάκις- thanks you guys!- και χωρίς τη Μεταλλοβιομηχανική, που μου επέτρεψε να θερμοκολλήσω τις σακούλες.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω την Τατιάνα μέσα από την καρδιά μου για όλες τις στιγμές που μοιραστήκαμε τον ένα χρόνο που διήρκεσαν οι δειγματοληψίες. Για τα συνεχή

Minoan εν πλω ('όχι, Γιώργη!'), τις μαγικές νύχτες στο Μαύρο Λιθάρι 'resort' στην Ανάβυσσο, ιδιαίτερα κατά τη δειγματοληψία του Ιουνίου με τις κατσαρίδες να μας κρατάν συντροφιά, τις ατελείωτες ώρες scratching των φύλλων *Posidonia* μετά κουβεντούλας και 'κοινωνικών παρατηρήσεων', τις spooky χειμερινές βραδιές στην Παλιά Φώκαια, το βάρβαρο ΠΟΛΥ πρωινό ξύπνημα, τη χρήση του φλογοβόλου για τα δείγματα του DOC (που δεν υπήρχε περίπτωση να χειριστώ εγώ!), την εποπτεία των καταδύσεων, το 'κοπάνημα' στο σκάφος σε ώρες θαλασσοταραχής αλλά και τις βουτιές από τα φουσκωτά. Αν δεν ήταν μέλος της αγκαλιάς στο τέλος κάθε δειγματοληψίας όλα θα ήταν αλλιώς!

Ένα τεράστιο ευχαριστώ ανήκει και στο άλλο μέλος της αγκαλιάς αυτής, στον Ιούλιο. Αν και συχνά-πυκνά με εκνεύριζε με αυτές τις ανατολίτικες ρίζες που έτρωγε, χωρίς αυτόν οι δειγματοληψίες θα ήταν αδύνατες. Τον ευχαριστώ ολόψυχα για την διακριτική του στάση, το φιλότιμό του, την υπομονή του, την εργατικότητά του, την πρωτοβουλία του, την προνοητικότητά του, τη σοβαρότητά του και για τις πολλές φορές που μας ξελάσπωσε ('αυτό το θέλετε;;;'). Χίλια ευχαριστώ για την αποχαιρετιστήρια βόλτα στο ναό του Ποσειδώνα τον Ιούνη του 2007, πριγκηπέσα! Νοσταλγώ και ευχαριστώ όλη εκείνη την υπέροχη παρέα των ταλαίπωρων PhD students (Laura, Arantxa, Neus, Maria Sanchez, Anna, Amaya, Itzi, Inez, David, Fede, Humberto, Sebas, Paloma, Pau, Alexandra, Sergio, Pedro, Alvaro, Elena, Michaela, Lucia) που με καλοδέχτηκαν, με διασκέδασαν, με πηγαινο-έφερναν στο ΙΜΕDΕΑ, με πότισαν και με τάισαν τους τρεις θαυμάσιους μήνες που πέρασα στην Πάλμα.

Χίλια ευχαριστώ χρωστώ στους γονείς μου Θοδωρή και Λένα (ιδιαιτέρως στη μαμά μου για τη φιλολογική επιμέλεια του κειμένου), στην αδερφή μου Εμμανουέλα και στους φίλους μου Νίκο, Ιωάννα, Αριστέα, Βιβή, Κωσταντίνο, Βέρα, Ντένια, Αγνή, Γιώργο, που άντεξαν την ανασφάλεια, το άγχος και την γκρίνια μου όλα αυτά τα

χρόνια που έτρεχα πανικόβλητη από το ένα μέρος στο άλλο, που με εμψύχωσαν, με κάλμαραν και μου έδωσαν θάρρος.

Η διατριβή αποτέλεσε μέρος του έργου ΙΒΙΣ (03ΕΔ600). Το έργο αυτό συγχρηματοδοτήθηκε από την Ευρωπαϊκή Ένωση – Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο (75% της Δημόσιας Δαπάνης), το Υπουργείο Ανάπτυξης – Γενική Γραμματεία Έρευνας και Τεχνολογίας (25% της Δημόσιας Δαπάνης) και την ΚΑΣΤΕΛΛΟΡΙΖΟ Ιχθυοκαλλιέργειες Α.Ε., στο πλαίσιο του Μέτρου 8.3 του Ε.Π. Ανταγωνιστικότητα – Γ΄ Κοινοτικό Πλαίσιο Στήριξης.

Ευχαριστίες οφείλω στο ΥΠΕΠΘ για τη χορήγηση τρίμηνης υποτροφίας ERASMUS στο Mediterranean Institute for Advanced Studies (IMEDEA)/ University of Balearic Islands (UIB) της Ισπανίας και στο IMEDEA για την υποστήριξη και τη χρήση των εγκαταστάσεών του.

Ευχαριστώ πολύ όλους για όλα, Ευγενία Ηράκλειο, 11.12.08

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στη δυναμική του άνθρακα και των θρεπτικών (αζώτου και φωσφόρου) του ενδημικού Μεσογειακού θαλάσσιου φανερόγαμου *Posidonia oceanica* (L.) Delile μελετήθηκε στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος), προκειμένου να διερευνηθούν αλλαγές στο μέγεθος και στην πορεία της παραγωγής και της αφομοίωσης θρεπτικών στο λειμώνα, σε σχέση με το οργανικό του φορτίο. Επιλέχθηκαν δυο σταθμοί δειγματοληψίας κατά μήκος της κατεύθυνσης των κύριων ρευμάτων της περιοχής· ένας κατά το δυνατόν πλησιέστερος στους κλωβούς, ο οποίος καλείται 'cages' (περίπου 20 m από την άκρη των κλωβών, στα 16 m βάθος) και ένας σταθμός μάρτυρας, ο οποίος ονομάζεται 'control' (περίπου 1 km από την άκρη των κλωβών, στα 14.5 m βάθος). Πραγματοποιήθηκαν διμηνιαίες δειγματοληψίες επί 14 μήνες (δηλ. 8 δειγματοληψίες, από τον Απρίλιο 2006 ως τον Ιούνιο 2007).

Η συγκέντρωση του διαλυτού ανόργανου αζώτου και του φωσφόρου στη στήλη του νερού στο σταθμό cages δε διέφερε σημαντικά από αυτή του σταθμού control. Η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό ήταν, αντίστοιχα και κατά μέσο όρο, διπλάσια και τριπλάσια, στο σταθμό cages από αυτήν στο σταθμό control και σχετίστηκε θετικά με την εισροή και την δεξαμενή αζώτου και φωσφόρου, αντίστοιχα, στο ίζημα. Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν, αντίστοιχα, στο ίζημα. Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν, αντίστοιχα, 4, 3 και 4 φορές υψηλότερες στο σταθμό cages από αυτήν στο σταθμό control, οδηγώντας σε συσσώρευση των στοιχείων αυτών στο σταθμό cages, όπου η συγκέντρωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στο ίζημα ήταν αντίστοιχα αυξημένη κατά 14, 9 και 1.4 φορές, σε σχέση με το σταθμό control. Σε ετήσια κλίμακα, η υποβαθμισμένη κοινότητα παρουσίασε πρόσληψη (-7724 mmol C m⁻² yr⁻¹) διαλυτού ανόργανου άνθρακα (DIC) ενώ η υγιής παρουσίασε απελευθέρωση (1842 mmol C m⁻² yr⁻¹) DIC. Το θρεπτικό φορτίο στο σταθμό cages

προκάλεσε αύξηση της απελευθέρωσης του διαλυτού οργανικού άνθρακα (DOC) κατά 158%, του διαλυτού οργανικού αζώτου (DON) κατά 1639%, του διαλυτού ανόργανου αζώτου με τη μορφή αμμωνίας (NH₄) κατά 122% και νιτρικών (NO₃) κατά 26%, ετησίως, σε σύγκριση με το σταθμό control, και μετέτρεψε το λειμώνα από αποθήκη (-0.3 mmol DOP m⁻² yr⁻¹, -7 mmol DIP m⁻² yr⁻¹) σε πηγή (3 mmol DOP m^{-2} yr⁻¹, 20 mmol DIP m^{-2} yr⁻¹) για το διαλυτό οργανικό (DOP) και ανόργανο (DIP) φώσφορο. Η αυξημένη διαθεσιμότητα του φωσφόρου στο σταθμό cages, λόγω της απελευθέρωσής του από το ίζημα κατά τη διάρκεια της ανοργανοποίησης και της αυξημένης καθίζησης και συσσώρευσής του στο ίζημα και στο μεσοδιαστηματικό νερό, σε συνδυασμό με τον περιορισμό των βλαστών από το συγκεκριμένο στοιχείο οδήγησαν στην συσσώρευση του P στους ιστούς του φυτού στο σταθμό cages. Η βιομάζα μειώθηκε κατά 64%, η παραγωγή κατά 66%, η αφομοίωση των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου κατά 66%, 56% και 58%, αντίστοιχα, η φυλλοβολία κατά 81% και η απώλεια των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου μέσω της φυλλοβολίας κατά 82%, 74% και 72%, αντίστοιγα, στο σταθμό cages. Υψηλότεροι ρυθμοί αποσύνθεσης, λιγότερη αποσυντεθείσα μάζα, χαμηλότερος ρυθμός εξαγωγής θρυμμάτων και μικρότερη ταφή μετρήθηκαν στο σταθμό cages από ό,τι στο σταθμό control. Μεγαλύτερη εξαγωγή φύλλων και απώλεια των στοιχείων μέσω αυτού του μονοπατιού, οι οποίες αντιστοιχούν στην απώλεια μέρους της παραγωγής και αφομοίωσης των στοιχείων στα φύλλα λόγω θήρευσης ή/και μηχανικής αποκόλλησης φύλλων, παρατηρήθηκε στο σταθμό cages από ό,τι στο σταθμό control. Η καθαρή παραγωγή και η αναπνοή του οικοσυστήματος του λειμώνα μειώθηκαν κατά 60% και 34%, αντίστοιγα στο σταθμό cages. Σε ετήσια βάση, ο λειμώνας P. oceanica στο σταθμό control αποθήκευσε 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.05 g P m⁻² yr⁻¹ των υλικών που παρήχθησαν ετησίως, πέρα από την εξαγωγή και την απώλεια, και ως

εκ τούτου ήταν μια καθαρή αποθήκη άνθρακα και θρεπτικών. Αντιθέτως, ο υποβαθμισμένος λειμώνας ήταν μια καθαρή πηγή άνθρακα και θρεπτικών, απελευθερώνοντας 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.04 g P m⁻² yr⁻¹, ετησίως, υποδεικνύοντας ότι ο λειμώνας κάτω από το ιχθυοτροφείο αποκλίνει από τη μεταβολική ισορροπία και πιθανώς εξαρτάται από αλλόχθονες πηγές.

ABSTRACT

Fish farming impact on carbon and nutrient (nitrogen and phosphorus) dynamics of the endemic Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile was assessed in Sounion Attica (Aegean Sea, Greece) in order to detect changes in the magnitude and fate of production and nutrient incorporation with organic loading of the meadow. Two stations were selected along the direction of main currents; one (called 'cages') as close to the fish cages as possible (about 20 m away from the edge of the cages) at 16 m depth and one (called 'control') located about 1 km away from the cages at 14.5 m depth. The site was visited on bi-monthly basis for 14 months (i.e. 8 sampling events, from April 2006 to June 2007).

Concentration of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus in the water column were not significantly different between cages and control stations. Ammonium and phosphate concentration in the pore water was 2 and 3 times, respectively, higher under the cages than at the control station and was positively correlated to nitrogen and phosphorus, respectively, input and pool in the sediment. Carbon, nitrogen and phosphorus sedimentation was 4, 3 and 4, respectively, times higher at the cages station, resulting in accumulation of these elements under the cages, where concentration of carbon, nitrogen and phosphorus was 14, 9 and 1.4 times, respectively, higher than those at the control station. On annual basis, the impacted meadow took up (-7724 mmol C m⁻² yr⁻¹) dissolved inorganic carbon (DIC) whereas the pristine one released (1842 mmol C m⁻² yr⁻¹) DIC. Organic loading induced DOC release by 158%, DON by 1639%, NH₄ by 122% and NO₃ by 26%, in respect to the pristine community, and shifted the meadow from a typical sink (-0.3 mmol DOP m⁻² yr⁻¹) for dissolved organic (DOP) and inorganic (DIP) phosphorus under the fish cages.

Release of phosphorus from the impacted meadow and increased phosphorus input and pool in the sediment, in combination with the fact that phosphorus limited seagrass growth, resulted in accumulation of phosphorus in seagrass tissue under the cages. Biomass decreased by 64%, production by 66%, carbon, nitrogen and phosphorus incorporation by 66%, 56% and 58%, respectively, shedding by 81% and loss of carbon, nitrogen and phosphorus through shedding by 82%, 74% and 72%, respectively, under the cages. Steeper decay rates, less decomposed mass, lower litter export and less burial were recorded under the cages rather than the control station. Higher export and loss of elements through this path, representing grazing and mechanical breakage of leaves, were measured at the cages than those at the control station. Net community production and respiration decreased by 60% and 34%, respectively, under the cages. On annual basis, P. oceanica meadow at the control station produced 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹ and 0.05 g P m⁻² yr⁻¹ in excess of consumption and loss and was therefore a net sink for these elements. On the contrary, the impacted meadow was a net source of carbon and nutrients, by releasing 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ and 0.04 g P m⁻² yr⁻¹, annually, implying divergence from metabolic balance of seagrass meadow with organic loading and possible dependence on allochthonous nutrient inputs.

1. ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Τα θαλάσσια φανερόγαμα αποτελούν λιγότερο από 0.02% των ειδών των αγγειοσπέρμων και αντιπροσωπεύονται από εξαιρετικά μικρό αριθμό ειδών (περίπου 60 είδη) σε σχέση με άλλες ομάδες θαλάσσιων οργανισμών (Hemminga & Duarte 2000). Η εξέταση σχετικών απολιθωμάτων υποδεικνύει ότι χερσαία αγγειόσπερμα εποίκισαν το θαλάσσιο περιβάλλον περίπου πριν από 100 εκατομμύρια χρόνια (Den Hartog 1970). Εξελικτικά, τα αγγειόσπερμα αυτά προσαρμόστηκαν αναπτύσσοντας φύλλα ανθεκτικά σε περιβάλλον υψηλής ενέργειας, υδρόφιλη υποβρύχια γονιμοποίηση καθώς και εκτενές σύστημα μεταφοράς οξυγόνου προς τα υπόγεια μέρη του φυτού σε περίπτωση ανοξικών ιζημάτων (Hemminga & Duarte 2000). Σήμερα, καλύπτουν παγκοσμίως όλες τις παράκτιες περιοχές πλην αυτών της Ανταρκτικής (Short et al. 2001).

Τα θαλάσσια φανερόγαμα σχηματίζουν εκτενείς λειμώνες συνήθως μεταξύ 1 και 40 m βάθους (Hemminga & Duarte 2000). Το κατώτερο όριο εξάπλωσής τους προσδιορίζεται από την απαίτησή τους σε φως, προκειμένου να επιτευχθεί υγιής ανάπτυξη, απαίτηση η οποία είναι σημαντικά μεγαλύτερη από την αντίστοιχη απαίτηση άλλων αυτότροφων θαλάσσιων οργανισμών (Duarte 1995) και αντιστοιχεί κατά μέσο όρο στο 11%, περίπου, της ηλιακής ακτινοβολίας (Duarte 1991). Τα περισσότερα είδη είναι ευρύαλα και, μολονότι ορισμένα είδη μπορούν να εξαπλωθούν πάνω σε βραχώδεις ακτές (Den Hartog 1970), συνήθως εποικίζουν ιζήματα αμμώδη έως λασπώδη. Τα ιζήματα αυτά ποικίλλουν ως προς τη διαθεσιμότητα του οξυγόνου, από καλά οξυγονωμένα έως μερικώς ανοξικά (Terrados et al. 1999), και περιέχουν συνήθως λιγότερο από 6% του ξηρού βάρους σε οργανικό υλικό (Hemminga & Duarte 2000). Οι συγκεντρώσεις της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό (pore water) εντός του λειμώνα είναι 28 και

34 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερες από ό,τι αυτές στη στήλη του νερού, ενώ αυτή των νιτρικών είναι περίπου όμοια (Hemminga 1998), πιθανότατα λόγω των συνήθων ανοξικών συνθηκών του ιζήματος, οι οποίες περιορίζουν την οξείδωση της παραγόμενης -μέσω της ανοργανοποίησης- αμμωνίας (Hemminga & Duarte 2000). Το κυρίαρχο είδος θαλάσσιου φανερόγαμου στη Μεσόγειο είναι η *Posidonia*

oceanica (L.) Delile, η οποία ανήκει στην οικογένεια Posidoniaceae (Den Hartog 1970), και αποτελεί το μοναδικό αντιπρόσωπο του γένους στη Μεσόγειο, καθώς τα άλλα οκτώ είδη της οικογένειας απαντώνται μόνο στην Νότια Αυστραλία (Short et al. 2001). Η P. oceanica, ενδημικό είδος της Μεσογείου, προστατεύεται από την Οδηγία για τα Ενδιαιτήματα της Ευρωπαϊκής Ένωσης, καθώς προσφέρει πεδία ωοτοκίας και προστασίας για τα νεαρά στάδια πολλών ειδών ψαριών, «φιλοξενεί» πολλά και σπάνια είδη ασπόνδυλων, αποτελώντας ενδιαίτημα αξιοσημείωτης βιοποικιλότητας, και σταθεροποιεί το υπόστρωμα στις παράκτιες περιοχές (Hemminga & Duarte 2000). Η P. oceanica σχηματίζει εκτενείς λειμώνες, οι οποίοι καλύπτουν συνολικά 50.000 km^2 μεταξύ 1 και 40 m βάθους (Bethoux & Copin-Montegu 1986) και αποτελούν το 1-2 % της επιφάνειας της Μεσογείου (Pasqualini et al. 1998). Η χωρική κατανομή των βλαστών εντός του λειμώνα επιδεικνύει υψηλή μεταβλητότητα, εξαιτίας της φυσικής ετερογένειας του λειμώνα (Panayotidis et al. 1981), γεγονός που οδηγεί στο σγηματισμό άλλοτε αραιών (150-300 shoots m^{-2}) και άλλοτε πολύ πυκνών (> 700 shoots m⁻²) λειμώνων (Gobert et al. 2006). Η *P. oceanica* είναι είδος μακρόβιο (4-30 yr) με μεγάλη (70-350 d) διάρκεια ζωής φύλλων (Hemminga et al. 1999), στενόαλο και ευρύθερμο, και καταλαμβάνει συνήθως χονδρόκοκκα αμμώδη ιζήματα, μολονότι μπορεί να εξαπλωθεί και σε βράχια (Gobert et al. 2006).

Κάθε βλαστός της *P. oceanica* αποτελείται από φύλλα, ρίζωμα και ρίζες. Τα φύλλα λειτουργούν ως παγίδες ανόργανου και οργανικού υλικού (Dauby et al. 1995, Gacia

et al. 1999, Gacia et al. 2002). Το ρίζωμα αποτελείται από ένα οριζόντιο τμήμα, το οποίο βοηθά στην εποίκιση νέων περιοχών (Marba & Duarte 1998), και ένα κατακόρυφο, το οποίο συμβάλλει στην αποφυγή ταφής του βλαστού (Cabaco et al. 2008). Οι ρίζες συντελούν στην πρόσληψη θρεπτικών από το μεσοδιαστηματικό νερό (Lepoint et al. 2002) και στην αγκυροβόληση του φυτού στο ίζημα (Hemminga 1998). Καθώς η θερμοκρασία του νερού και η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας στη Μεσόγειο μεταβάλλονται εποχικά, προκαλείται αντίστοιχη εποχική διακύμανση στη βιομάζα και την παραγωγικότητα της *P. oceanica*, με μέγιστο στις αρχές του καλοκαιριού και ελάχιστο το φθινόπωρο (Alcoverro et al. 1998). Σε ετήσια βάση, οι βλαστοί παρουσιάζουν μεγάλη (2112 g m⁻²) βιομάζα και υψηλή (960 g m⁻² yr⁻¹) παραγωγικότητα (Duarte & Chiscano 1999) αλλά ιδιαίτερα αργή (0.8 cm² shoot⁻¹ d⁻¹) αύξηση (Alcoverro et al. 1995) και μικρή (0.02-0.44 ln shoots yr⁻¹) στρατολόγηση (Marba et al. 1996), γεγονός που καθιστά τους λειμώνες ιδιαίτερα εύθραυστους και ευάλωτους απέναντι στις ποικίλες διαταραχές του οικοσυστήματος (Catsiki & Panayotidis 1992).

Τα θαλάσσια φανερόγαμα έχουν ιδιαίτερα υψηλές απαιτήσεις σε θρεπτικά (κυρίως άζωτο και φώσφορο) προκειμένου να υποστηρίζουν την υψηλή ετήσια παραγωγή τους (Hemminga et al. 1991), η οποία τα καθιστά μεταξύ των πιο παραγωγικών παράκτιων οικοσυστημάτων (Duarte & Chiscano 1999), αν και συχνά εξαπλώνονται σε ιδιαίτερα ολιγότροφες περιοχές, όπως στη Μεσόγειο (Romero et al. 2006). Προκειμένου να αντεπεξέλθουν στις υψηλές αυτές απαιτήσεις, τα θαλάσσια φανερόγαμα έχουν αναπτύξει πληθώρα στρατηγικών που τους επιτρέπει να αφομοιώνουν θρεπτικά. Έτσι, τα θαλάσσια φανερόγαμα μπορούν να προσλάβουν απευθείας θρεπτικά από τη στήλη του νερού και το μεσοδιαστηματικό νερό μέσω των φύλλων και των ριζών, αντίστοιχα (Touchette & Burkholder 2000). Έχει δειχθεί ότι η

απευθείας πρόσληψη αζώτου και φωσφόρου από τη στήλη του νερού ή/και το μεσοδιαστηματικό νερό αντιστοιχεί στο 60% του αζώτου και το 41% του φωσφόρου που έχει αφομοιωθεί στους βλαστούς *P. oceanica* (Alcoverro et al. 2000). Λέγεται συχνά ότι ο ρυθμός πρόσληψης του αζώτου και φωσφόρου από τις ρίζες υπερτερεί του ρυθμού πρόσληψης από τα φύλλα (Touchette & Burkholder 2000), λόγω των ιδιαίτερα υψηλότερων συγκεντρώσεων στο μεσοδιαστηματικό νερό από αυτές στη στήλη του νερού (Short 1987, Hemminga 1998). Αντίθετα, όμως, σε άλλες μελέτες υποστηρίζεται ότι ο ρυθμός πρόσληψης αζώτου (Iizumi & Hattori 1982, Hemminga et al. 1991, Pedersen & Borum 1992, 1993, Hemminga et al. 1994, Stapel et al. 1996, Lee & Dunton 1999, Lepoint et al. 2002) και φωσφόρου (McRoy et al. 1972, Penhale & Thayer 1980, Brix & Lyngby 1985, Perez-Llorens et al. 1993, Stapel et al. 1996, Gras et al. 2003) από τα φύλλα συνεισφέρει σημαντικά στη συνολική πρόσληψη του φυτού, λόγω της υψηλότερης συγγένειας πρόσληψης των θρεπτικών από τα φύλλα και του περιορισμού της πρόσληψής τους από τις ρίζες λόγω της διάχυσης (Touchette & Burkholder 2000). Το παραπάνω γεγονός αντανακλά μια προσαρμογή των θαλάσσιων φανερόγαμων σε ολιγότροφα περιβάλλοντα (Burkholder et al. 1994), εκεί όπου τα επίπεδα του διαλυτού ανόργανου αζώτου και φωσφόρου στη στήλη του νερού και το ίζημα μπορούν να είναι εξίσου χαμηλά. Θα πρέπει όμως να σημειωθεί ότι η σχετική συνεισφορά των φύλλων και των ριζών στην πρόσληψη των θρεπτικών από τη στήλη και το μεσοδιαστηματικό νερό, αντίστοιχα, εξαρτάται από την αντίστοιχη συγκέντρωση των θρεπτικών αλλά και από το είδος του φυτού. Για παράδειγμα, πλεόνασμα αμμωνίας και φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό οδήγησε στη μείωση του ρυθμού πρόσληψης των θρεπτικών αυτών από τα φύλλα, ενώ πλεόνασμα αυτών των θρεπτικών στη στήλη δεν επηρέασε το ρυθμό πρόσληψης των ριζών της Ruppia maritima (Thursby & Harlin 1984). Αντιθέτως, πλεόνασμα των

θρεπτικών αυτών στη στήλη του νερού μείωσε το ρυθμό πρόσληψης των ριζών της Zostera marina (Thursby & Harlin 1982). Επίσης, τα θαλάσσια φανερόγαμα μπορούν να επαναχρησιμοποιήσουν τις εσωτερικές δεξαμενές, δηλ. να μεταφέρουν θρεπτικά από τα γηραιότερα στα νεότερα φύλλα (Stapel & Hemminga 1997, Alcoverro et al. 2000) ή/και να τα μεταφέρουν από άλλα μέρη (ρίζες και ριζώματα) του φυτού (Marba et al. 2002b). Ακόμη, τα θαλάσσια φανερόγαμα μπορούν να ενεργοποιήσουν τα θρεπτικά που είναι αποθηκευμένα στα φύλλα (Alcoverro et al. 1999). Τέλος, πηγή αζώτου αποτελεί η δέσμευσή του σε αέρια μορφή από τη φυλλόσφαιρα και κυρίως τη ριζόσφαιρα, ιδιαίτερα σε τροπικές περιοχές, όπου έχει υπολογιστεί ότι κυμαίνεται μεταξύ 2.7 και 15 g N m⁻² yr⁻¹, ενώ σε εύκρατες περιοχές κυμαίνεται μεταξύ 0.1 και 2.5 g N m⁻² yr⁻¹ (Romero et al. 2006).

Οι λειμώνες θαλάσσιων φανερόγαμων συγκαταλέγονται ανάμεσα στα πιο δυναμικά παράκτια οικοσυστήματα (Barron et al. 2004), όπου ο άνθρακας και τα θρεπτικά (κυρίως άζωτο και φώσφορος) εισάγονται, εξάγονται και χάνονται διαρκώς (Cebrian et al. 1997), καθιστώντας τα θαλάσσια φανερόγαμα παίκτες-κλειδιά στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002). Πληθώρα βιογεωχημικών διαδικασιών κατευθύνει τη πορεία της ύλης εντός του οικοσυστήματος του λειμώνα καθώς και προς τα γειτονικά οικοσυστήματα. Τα θρεπτικά εισάγονται στο λειμώνα από γειτονικά οικοσυστήματα, με τη μορφή διαλυτών ανόργανων αλάτων άμεσα διαθέσιμων για τα φύλλα (Romero et al. 2006). Ο ρυθμός πρόσληψης των θρεπτικών επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από το είδος και τις περιβαλλοντικές συνθήκες, αλλά και από το διαχωριστικό στρώμα διάχυσης και την ύπαρξη επιφύτων (Koch et al. 2006), τα οποία επίφυτα επίσης συνεισφέρουν στην εισαγωγή θρεπτικών σικοσύστημα (Lepoint et al. 2004). Ομοίως, διαλυτά ανόργανα άλατα απελευθερώνονται από τα ίδια τα φύλλα, μέσω της ανοργανοποίησης του διαλυτού

οργανικού υλικού που αποβάλλεται από τα γηραιά φύλλα (Velimirov 1986, Ziegler et al. 2004) και της in situ αποσύνθεσης των θρυμμάτων των φύλλων (Romero et al. 2006). Έχει υπολογιστεί ότι σε λειμώνες *P. oceanica* η αποσύνθεση αυτή μπορεί να συνεισφέρει το 45-46% του αζώτου και 44-46% του φωσφόρου που αφομοιώνονται από τα φύλλα (Mateo & Romero 1997). Σημαντική πηγή θρεπτικών αποτελεί επίσης η ανοργανοποίηση οργανικού αζώτου και φωσφόρου που έχουν καταβυθιστεί από την υπερκείμενη στήλη του νερού (Gacia et al. 1999) ή είναι αποθηκευμένα στο ίζημα (Christensen et al. 2000), η διαθεσιμότητα των οποίων εξαρτάται κατά πολύ από την απονιτροποίηση και τη δέσμευση αερίου αζώτου (Risgaard-Petersen et al. 1998) καθώς και από τη σύνδεση του φωσφόρου με οργανικές και ανθρακικές ενώσεις στο ίζημα (Jensen et al. 1998), αντίστοιχα. Για παράδειγμα σε λειμώνες P. oceanica έχει υπολογιστεί ότι 13.4 g N m⁻² yr⁻¹ και 2.01 g P m⁻² yr⁻¹ καταβυθίζονται στο ίζημα (Gacia et al. 2002), μέρος των οποίων αποσυντίθεται απελευθερώνοντας θρεπτικά στο μεσοδιαστηματικό νερό (Hemminga & Duarte 2000). Τα θρεπτικά αυτά με τη σειρά τους προσλαμβάνονται από τις ρίζες (Short 1987) ή, μετά από τη διάχυσή τους στην υπερκείμενη στήλη του νερού, προσλαμβάνονται από τα φύλλα.

Τα θρεπτικά εξάγονται και χάνονται από το λειμώνα μέσω μιας σειράς διαδικασιών. Στη περίπτωση της *P. oceanica*, έχει υπολογιστεί ότι το 1.9-37.3% της παραγωγής εξάγεται μέσω της θήρευσης επί των φύλλων (Cebrian & Duarte 1998) και το 6-14% μέσω της εξαγωγής θρυμμάτων (Mateo & Romero 1997). Για το ίδιο είδος, έχει εκτιμηθεί ότι το 1.9% της παραγωγής χάνεται μέσω της αποβολής διαλυτού οργανικού υλικού από τα γηραιά φύλλα (Velimirov 1986) και το 85% μέσω της φυλλοβολίας (Cebrian & Duarte 2001).

Οι κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων (δηλ. το σύνολο των φυτικών και ζωικών βενθικών οργανισμών που διαβιούν σε ιζήματα που καλύπτονται από

θαλάσσια φανερόγαμα) παράγουν συνήθως περισσότερη οργανική ύλη μέσω της φωτοσύνθεσης των θαλάσσιων φανερόγαμων από αυτή που καταναλώνουν μέσω της αναπνοής και της ανοργανοποίησης, γεγονός που καθιστά τις κοινότητες αυτές αυτότροφες (Hemminga & Duarte 2000). Αντίθετα, οι βενθικές κοινότητες (δηλ. το σύνολο των φυτικών και ζωικών βενθικών οργανισμών που διαβιούν σε ιζήματα γυμνά από θαλάσσια φανερόγαμα ή μακροφύκη) είναι συνήθως ετερότροφες, με την αναπνοή και την ανοργανοποίηση να υπερτερούν έναντι της φωτοσύνθεσης. Η ετεροτροφία υπογρεώνει τις κοινότητες αυτές να εισάγουν αλλόχθονο οργανικό υλικό ώστε να αντισταθμίσουν τον σχετικά υψηλό ρυθμό κατανάλωσης οργανικής ύλης (Hemminga & Duarte 2000). Από την άλλη, η αυτοτροφία των κοινοτήτων των θαλάσσιων φανερόγαμων υποδηλώνει ότι σημαντικό μέρος της καθαρής παραγωγής (Net Community Production, NCP) παράγεται σε περίσσεια. Η περίσσεια αυτή καθιστά τις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων σημαντικές αποθήκες (sinks) για τον άνθρακα και τα θρεπτικά (Gacia et al. 2002). Έχει υπολογιστεί ότι η NCP των κοινοτήτων των θαλάσσιων φανερόγαμων είναι ίση με 1211 g C m⁻² y⁻¹ (Duarte et al. 2005). Σημαντικό μέρος της καθαρής παραγωγής των κοινοτήτων αυτών εξάγεται (24.3% της NCP) στα γειτονικά οικοσυστήματα ή/και θάβεται (15.9% της NCP) στο ίζημα των λειμώνων (Duarte & Cebrian 1996), όπου μπορεί να παραμένει δεσμευμένη ως και χιλιάδες χρόνια (Mateo & Romero 1997, Mateo et al. 1997). Η ιδιότητα αποθήκευσης της περίσσειας της παραγωγής καθιστά τα θαλάσσια φανερόγαμα σημαντικούς τροφικούς κρίκους μεταξύ της πελαγικής και βενθικής παράκτιας και ανοιχτής θάλασσας (Duarte et al. 2005) και τους προσδίδει σημαντικό ρόλο στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002).

Ο ρόλος αυτός αναμένεται να είναι περισσότερο σημαντικός στις μέρες μας, επειδή το θρεπτικό φορτίο στην παράκτια ζώνη έχει αυξηθεί σημαντικά (Nixon 1995). Τα

θαλάσσια φανερόγαμα αποκρίνονται αρκετές φορές θετικά σε πειράματα εμπλουτισμού, γιατί εξαπλώνονται συχνά σε ιδιαίτερα ολιγότροφες περιοχές (π.χ. Μεσόγειος), όπου συνήθως περιορίζονται από τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών (Romero et al. 2006), και γιατί έχουν υψηλές απαιτήσεις σε θρεπτικά, καθώς είναι πολύ παραγωγικά οικοσυστήματα (Duarte & Chiscano 1999), όπως έχει προαναφερθεί. Η αύξηση των θρεπτικών έχει συχνά οδηγήσει σε ενίσχυση του ρυθμού αύξησης και φωτοσυνθετικής απόδοσης και σε αύξηση του μήκους των φύλλων, της βιομάζας και της πυκνότητας των βλαστών (Touchette & Burkholder 2000). Από την άλλη, η υπέρμετρη αύξηση των θρεπτικών στην παράκτια ζώνη στις μέρες μας (Nixon 1995) έχει συχνά οδηγήσει σε μείωση της φωτοσυνθετικής απόδοσης, της βιομάζας και της πυκνότητας των βλαστών (Ralph et al. 2006), προκαλώντας εκτενή απώλεια των λειμώνων (Burkholder et al. 2007, Duarte et al. 2008), μεταξύ των οποίων συγκαταλέγονται και οι λειμώνες P. oceanica (Marbà et al. 2005). Η σχέση μεταξύ της αύξησης των θρεπτικών στο περιβάλλον και της απόκρισης των θαλάσσιων φανερόγαμων φαίνεται να είναι ιδιαίτερα περίπλοκη. Πιθανώς η σχέση αυτή εξαρτάται από τις απόλυτες συγκεντρώσεις των θρεπτικών αλλά και από το ρυθμό με τον οποίο αυτά προσθέτονται στο περιβάλλον, αλλά και από το ρυθμό ανανέωσης των υδάτων που δέχονται τα θρεπτικά αυτά (Ralph et al. 2006).

Οι εκροές από ιχθυοτροφεία αποτελούν χαρακτηριστικό παράδειγμα εκροής οργανικού υλικού και θρεπτικών στο περιβάλλον. Η παραγωγή των ιχθυοτροφείων έχει αυξηθεί εκθετικά κατά τη διάρκεια των τελευταίων δυο δεκαετιών στη Μεσόγειο (UNEP 2002), καταλήγοντας σε εκροή 12-18 x 10³ T yr⁻¹ σε άζωτο και 0.5-3 x 10³ T yr⁻¹ σε φώσφορο (Karakassis et al. 2005). Η εκροή αυτή έχει ως αποτέλεσμα τη μικρή συνήθως αύξηση των θρεπτικών και του φυτοπλαγκτού (Pitta et al. 2006),

εντοπισμένη χωρικά κυρίως κοντά στους κλωβούς και περιορισμένη χρονικά στη διάρκεια του ταΐσματος (Karakassis et al. 2001). Αντίθετα, η συνεχής ροή περιττωμάτων και υπολειμμάτων τροφής από τους κλωβούς προς το βένθος επάγει την αύξηση του οργανικού υλικού (Hall et al. 1990), τη συσσώρευση ενώσεων αζώτου και φωσφόρου (Holby & Hall 1991, Hall et al. 1992), την αύξηση της βακτηριακής δραστηριότητας (La Rosa et al. 2001), την δημιουργία τροποποιημένων βενθικών κοινοτήτων, οι οποίες χαρακτηρίζονται συνήθως από χαμηλή ποικιλότητα, αφθονία και βιομάζα (Karakassis et al. 2000), και την επέκταση ταχέως αυξανόμενων μακροφυκών, όπως είναι για παράδειγμα η *Caulerpa racemosa*, σε βάρος αργά αναπτυσσόμενων ανώτερων θαλάσσιων φυτών, όπως είναι η *P. oceanica* (Argyrou et al. 1999).

Ποικίλες έρευνες έχουν αναφέρει εκτεταμένη απώλεια βλαστών *P. oceanica* από τη λειτουργία των ιχθυοτροφείων (Pergent-Martini et al. 2006), μέσω της μείωσης της διαθεσιμότητας του φωτός κάτω από τους κλωβούς (Ruiz et al. 2001), της αύξησης των εισροών οργανικού υλικού και θρεπτικών στο ίζημα (Cancemi et al. 2003, Apostolaki et al. 2007, Holmer et al. 2007, Diaz-Almela et al. 2008, Holmer et al. 2008), του ανταγωνισμού με τους αυξημένους φυτοπλαγκτονικούς και επιφυτικούς οργανισμούς (Delgado et al. 1997), της αυξημένης βόσκησης (Holmer et al. 2003) και της εισβολής υδρόθειου στις ρίζες του φυτού (Frederiksen et al. 2007), ακόμα και μετά την παύση λειτουργίας του ιχθυοτροφείου (Delgado et al. 1999).

Η αύξηση της ανοργανοποίησης (Holmer & Frederiksen 2007) και της βακτηριακής δραστηριότητας (Danovaro et al. 2003) κάτω από τους κλωβούς λόγω της συσσώρευσης οργανικού υλικού και θρεπτικών στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό (Lopez et al. 1998) μπορούν να επηρεάσουν την *in situ* αποσύνθεση των βλαστών *P. oceanica*. Καθώς η αποσύνθεση αυτή αποτελεί την κύρια οδό

ανακύκλωσης των θρεπτικών στα θαλάσσια φανερόγαμα (Romero et al. 2006), η μεταβολή στον ρυθμό της μπορεί πιθανώς να προκαλέσει ταχύτερη ανακύκλωση του οργανικού υλικού και να μεταβάλει τη ροή των θρεπτικών προς τους βλαστούς. Προς το παρόν, όμως, η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην αποσύνθεση των θρυμμάτων των φύλλων της *P. oceanica* δεν έχει ακόμα μελετηθεί. Προς τούτο, μελετήθηκε η επίδραση των αυξημένων εκροών θρεπτικών και οργανικού υλικού στο ρυθμό αποσύνθεσης των φύλλων *P. oceanica*, καθώς και στο ρυθμό απώλειας του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου μέσω της αποσύνθεσης των φύλλων (Κεφάλαιο 2).

Η αύξηση των θρεπτικών στη στήλη του νερού (Karakassis et al. 2001) και το μεσοδιαστηματικό νερό (Cancemi et al. 2003) κάτω από τους κλωβούς μπορούν πιθανώς να μεταβάλουν το ρυθμό πρόσληψης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου από τους βλαστούς και επομένως την παραγωγή και την αφομοίωση των στοιχείων αυτών στους βλαστούς. Η μεταβολή αυτή με τη σειρά της πιθανώς να τροποποιήσει το ποσοστό της παραγωγής που εισάγεται, εξάγεται ή χάνεται, αλλοιώνοντας την πορεία της ύλης εντός του οικοσυστήματος του λειμώνα καθώς και προς τα γειτονικά οικοσυστήματα. Πάρ' όλα αυτά, η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στο ισοζύγιο εισαγωγής, εξαγωγής και απώλειας άνθρακα και θρεπτικών στα θαλάσσια φανερόγαμα δεν έχει ακόμα διερευνηθεί. Ως εκ τούτου, μελετήθηκε η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στο μέγεθος και την πορεία της παραγωγής και του αζώτου και του φωσφόρου σε βλαστούς Γ. Οι άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου σε

Οι σημαντικές επιπτώσεις των εκροών του ιχθυοτροφείου σε επίπεδο βλαστού συνεπάγονται υποβάθμιση ολόκληρης της κοινότητας *P. oceanica*. Πιθανώς, οι υποβαθμισμένες κοινότητες *P. oceanica* παράγουν λιγότερη οργανική ύλη, λόγω της

μείωσης της φωτοσυνθετικής ικανότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων που εξαπλώνονται κάτω από ιχθυοτροφεία (Ruiz et al. 2001), από αυτή που καταναλώνουν, λόγω της αύξησης της ανοργανοποίησης κάτω από τους κλωβούς (Holmer & Frederiksen 2007). Με αυτό τον τρόπο, μπορεί οι υποβαθμισμένες κοινότητες να στραφούν σταδιακά από την αυτοτροφία στην ετεροτροφία (Gacia et al. 2005, Calleja et al. 2006). Οι ετερότροφες κοινότητες P. oceanica αδυνατούν να παράγουν πλεόνασμα οργανικής ύλης (Gacia et al. 2002) και υποχρεούνται να εισάγουν αλλόχθονο οργανικό υλικό από γειτονικά οικοσυστήματα, όπως παρατηρείται στις βενθικές κοινότητες. Η στροφή αυτή πιθανώς να μετατρέψει τις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων από αποθήκες σε πηγές (sources) για τον άνθρακα και τα θρεπτικά. Παρόλα αυτά η επίδραση των εκροών οργανικού υλικού και θρεπτικών στον μεταβολισμού και τη ροή του άνθρακα και των θρεπτικών σε κοινότητες θαλάσσιων φανερόγαμων, σε σύγκριση με αυτή σε βενθικές κοινότητες δεν έχει ποτέ διερευνηθεί. Για το λόγο αυτό, συγκρίθηκε ο μεταβολισμός και η ροή του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου σε μια υποβαθμισμένη και μια υγιή κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων με τις αντίστοιχες τιμές σε παρακείμενες υποβαθμισμένες και υγιείς βενθικές κοινότητες (Κεφάλαιο 4).

Το γεγονός ότι η εκροή οργανικού υλικού και θρεπτικών επηρεάζει κυρίως τα ιζήματα (Apostolaki et al. 2007) και ότι οι πηγές θρεπτικών στο καθιζάνον υλικό, το ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό είναι στενά συνδεδεμένες μεταξύ τους στους λειμώνες των θαλάσσιων φανερόγαμων (Hemminga & Duarte 2000) μπορεί να βοηθήσει στην κατανόηση του τρόπου με τον οποίο το οργανικό φορτίο επηρεάζει την υγεία της *P. oceanica*, τόσο σε επίπεδο βλαστού όσο και σε επίπεδο κοινότητας. Για το λόγο αυτό, μελετήθηκε η εποχική διακύμανση της καθίζησης και των δεξαμενών του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στο ίζημα και το

μεσοδιαστηματικό νερό. Η μελέτη των πηγών των θρεπτικών στο καθιζάνον υλικό, το ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό είναι πιθανόν να δείξει τη σχέση μεταξύ αυτών και της βιομάζας και της παραγωγής των φύλλων των βλαστών, αλλά και μεταξύ αυτών και της καθαρής παραγωγής της κοινότητας *P. oceanica* (Κεφάλαιο 5).

Η υποβάθμιση των λειμώνων *P. oceanica* λόγω του οργανικού φορτίου πιθανώς να αλλοιώσει τα αγαθά και τις υπηρεσίες που οι λειμώνες προσφέρουν, όπως είναι η πρωτογενής παραγωγικότητα, η οξυγόνωση της στήλης και του μεσοδιαστηματικού νερού, τα πεδία ωοτοκίας και ωρίμανσης για πολλά είδη ψαριών και μαλάκιων (συμπεριλαμβανομένων ειδών ψαριών εμπορικής σημασίας και σπάνιων ειδών ασπόνδυλων τα οποία χρήζουν προστασίας και διατήρησης) και η σταθεροποίηση των αμμωδών ακτών στην παραλιακή ζώνη (Hemminga & Duarte 2000). Τελικά, η υποβάθμιση αυτή πιθανότατα να αλλοιώσει το ρόλο κλειδί που οι λειμώνες έχουν ως αποθήκες στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002). Παρά ταύτα, η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών, ή οποιασδήποτε άλλης ανθρώπινης δραστηριότητας η οποία προκαλεί οργανικό εμπλουτισμό, στη δυναμική του άνθρακα και θρεπτικών σε λειμώνες *P. oceanica* δεν έχει ακόμα διερευνηθεί.

1.1 ΣΚΟΠΟΣ ΚΑΙ ΣΤΟΧΟΙ

Σκοπός της διδακτορικής διατριβής είναι η μελέτη της δυναμικής του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου σε υγιείς λειμώνες του ενδημικού Μεσογειακού θαλάσσιου φανερόγαμου *Posidonia oceanica* και η σύγκριση αυτής με τη δυναμική υποβαθμισμένων λειμώνων εξ αιτίας της ανθρώπινης δραστηριότητας στην παράκτια ζώνη. Προς τούτο πραγματοποιήθηκαν εποχικές δειγματοληψίες σε ένα λειμώνα *P. oceanica*, ο οποίος εκτείνεται κάτω από ένα ιχθυοτροφείο στο Σούνιο Αττικής.

Επιμέρους στόχοι της παρούσας διατριβής είναι η μελέτη της επίδρασης των αυξημένων θρεπτικών και οργανικού υλικού που εκρέουν από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας σε ένα λειμώνα *P. oceanica*:

- στο ρυθμό αποσύνθεσης και απώλειας του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου που έχουν αποθηκευθεί στα θρύμματα των φύλλων (Κεφάλαιο 2),
- στο εποχικό ισοζύγιο εισαγωγής, εξαγωγής και απώλειας του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου (Κεφάλαιο 3),
- στην εποχική διακύμανση του μεταβολισμού της κοινότητας και της ροής του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου μεταξύ του ιζήματος και της υπερκείμενης στήλης του νερού (Κεφάλαιο 4) και
- στην εποχική διακύμανση της καθίζησης και των δεξαμενών του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό (Κεφάλαιο 5).

Η απάντηση στα ερωτήματα των επιμέρους αυτών στόχων συμβάλλει στη απόκτηση μιας πιο ολοκληρωμένης εικόνας για τον τρόπο με τον οποίο το οργανικό φορτίο που εισέρχεται στους λειμώνες *P. oceanica* επηρεάζει τη βιομάζα και την παραγωγή των βλαστών, καθώς και το μεταβολισμό ολόκληρης της κοινότητας. Ως εκ τούτου, η απάντηση στα παραπάνω ερωτήματα δίνει μια πληρέστερη εικόνα για την επίδραση του οργανικού φορτίου στην πορεία της παραγωγής του λειμώνα προς τα γειτονικά οικοσυστήματα καθώς και το ρόλο που ο λειμώνας κατέχει ως αποθήκη του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στη παγκόσμια ανακύκλωση των στοιχείων.

Επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην αποσύνθεση των θρυμμάτων του θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica¹.

2.1 ПЕРІЛНΨН

Η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην αποσύνθεση και την απώλεια άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου που ήταν αποθηκευμένα στα θρύμματα μελετήθηκαν σε ένα λειμώνα του φυτού Posidonia oceanica στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος), επωάζοντας in situ γηραιά φύλλα, τα οποία συλλέχθηκαν κοντά (σταθμός: 'cages') και μακριά (σταθμός: 'control') από τους κλωβούς και ποντίστηκαν σε διασταυρούμενο σχεδιασμό προέλευσης/ σταθμού. Ο ρυθμός αποσύνθεσης και απώλειας άνθρακα και αζώτου ήταν αυξημένος κάτω από τους κλωβούς, ενώ αυτός του φωσφόρου ήταν λιγότερο εμφανής. Η αποσύνθεση συσχετίστηκε θετικά με τη συγκέντρωση των θρεπτικών στους ιστούς των φύλλων και το μεσοδιαστηματικό νερό, το οργανικό υλικό στο ίζημα και την προέλευση των θρυμμάτων του φυτού. Τα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό control αποσυντέθηκαν γρηγορότερα κάτω από τους κλωβούς από αυτά που συλλέχθηκαν από το σταθμό cages, καθώς τα πρώτα αποτέλεσαν καλύτερης ποιότητας υπόστρωμα για τους αποικοδομητές, ιδιαίτερα κάτω από τους κλωβούς, όπου η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό και το ίζημα ήταν μεγαλύτερη. Ο μικρότερος ρυθμός αποσύνθεσης κάτω από τους κλωβούς των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν από το σταθμό cages υποδηλώνει ότι οι ιστοί των φύλλων κάτω από τους κλωβούς συσσωρεύουν χημικές ενώσεις, πιθανώς ως άμυνα έναντι της υψηλής θηρευτικής πίεσης, γεγονός που με τη σειρά του μειώνει το ρυθμό αποσύνθεσης των θρυμμάτων.

¹ Δεδομένα από κεφάλαιο αυτό έχουν γίνει δεκτά για δημοσίευση: Apostolaki ET, Marbà N, Holmer M, Karakassis I (2008). Fish farming impact on decomposition of *Posidonia oceanica* litter. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, doi: 10.1016/j.jembe.2008.10.022.

2.2 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Το θαλάσσιο φανερόγαμο Posidonia oceanica (L.) Delile είναι το κυρίαρχο είδος ανώτερου φυτού στη Μεσόγειο, όπου εκτείνεται μέχρι τα 40 m βάθος και καλύπτει 50.000 km² (Bethoux & Copin-Montegu 1986), αντιπροσωπεύοντας το 1-2% της επιφάνειας της Μεσογείου (Pasqualini et al. 1998). Οι λειμώνες *P. oceanica* συγκαταλέγονται μεταξύ των πιο παραγωγικών θαλάσσιων αγγειοσπέρμων (Pergent et al. 1994) με 876 g m⁻² y⁻¹ μέση ετήσια παραγωγή φύλλων (Duarte & Chiscano 1999), το μεγαλύτερο μέρος της οποίας (> 85%) χάνεται μέσω της φυλλοβολίας (Cebrian & Duarte 2001). Η *in situ* αποσύνθεση των θρυμμάτων των φύλλων αποτελεί την κύρια οδό ανακύκλωσης των θρεπτικών στους λειμώνες των θαλάσσιων φανερόγαμων (Romero et al. 2006). Έχει υπολογιστεί ότι 45-46% του αζώτου και 44-46% του φωσφόρου, που αφομοιώνονται στα φύλλα, προέρχεται από την αποσύνθεση των φύλλων (Mateo & Romero 1997), υποβοηθώντας με αυτόν τον τρόπο την *P. oceanica* να αντεπεξέλθει στις υψηλές απαιτήσεις της σε θρεπτικά (Hemminga et al. 1991) στην ολιγοτροφική θάλασσα της Μεσογείου.

Ο ρυθμός αποσύνθεσης των θρυμμάτων των φύλλων εξαρτάται από τη βιοχημική σύσταση αυτών, όπως είναι η συγκέντρωση του αζώτου και του φωσφόρου και οι λόγοι C/N και C/P (Enriquez et al. 1993), και από τις φυσικο-χημικές παραμέτρους του περιβάλλοντος, όπως είναι η θερμοκρασία (Romero et al. 1992). Η αποσύνθεση των φύλλων της *P. oceanica* αναμένεται να μεταβάλλεται σε σχέση με το αυξημένο φορτίο θρεπτικών στις παράκτιες περιοχές λόγω ποικίλων ανθρώπινων δραστηριοτήτων, όπως είναι για παράδειγμα οι ιχθυοκαλλιέργειες (Κεφάλαιο 1). Οι εκροές από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας επιβαρύνουν σημαντικά τους λειμώνες *P. oceanica* (Pergent-Martini et al. 2006). Περισσότερες πληροφορίες για την

επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στους λειμώνες *P. oceanica* μπορούν να βρεθούν στο Κεφάλαιο 1.

Οι λειμώνες που βρίσκονται κοντά σε κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας, παρόλο που υποβαθμίζονται ταχέως, δεν σχηματίζουν μεγάλες δεξαμενές θρυμμάτων, λόγω της μειωμένης παραγωγής και φυλλοβολίας (Ενότητα 3.4). Επίσης, οι μικρές δεξαμενές θρυμμάτων πιθανώς αντανακλούν αύξηση του ρυθμού αποσύνθεσης, ως συνέπεια του εμπλουτισμού των θρυμμάτων σε θρεπτικά και της αυξημένης μικροβιακής δραστηριότητας. Έχει δειχθεί ότι η συσσώρευση οργανικού υλικού στο ίζημα αυξάνει την ανοργανοποίηση και διεγείρει τη βακτηριακή δραστηριότητα (Danovaro et al. 2003), ενώ οι αυξημένες συγκεντρώσεις θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό μπορεί να αυξήσουν ακόμα περισσότερο το δυναμικό των βακτηρίων, αναγκαίων για την αποσύνθεση του οργανικού υλικού (Lopez et al. 1998), προκαλώντας ταχύτερη ανακύκλωση του οργανικού υλικού. Προς το παρόν, όμως, η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην αποσύνθεση των θρυμμάτων των φύλλων της *P. oceanica* δεν έχει ακόμα μελετηθεί.

Σκοπός του συγκεκριμένου κεφαλαίου είναι η μελέτη της επίδρασης των αυξημένων θρεπτικών και του οργανικού υλικού στο ρυθμό αποσύνθεσης και απώλειας του άνθρακα και των θρεπτικών σε ένα λειμώνα *P. oceanica*. Τα αυξημένα θρεπτικά και το οργανικό υλικό εκρέουν από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας, ενώ ο ρυθμός αποσύνθεσης η απώλεια του άνθρακα και των θρεπτικών ανιχνεύονται σε αυτά που έχουν αποθηκευθεί στα θρύμματα. Για το λόγο αυτό, μετρήθηκε ο ρυθμός αποσύνθεσης και η αλλαγή της συγκέντρωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου σε θρύμματα φύλλων *P. oceanica* κάτω και μακριά από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας με την επώαση *in situ* γηραιών φύλλων. Επίσης, διερευνήθηκε αν οι αβιοτικοί παράγοντες, όπως είναι η συγκέντρωση των θρεπτικών στη στήλη του

νερού και στο μεσοδιαστηματικό νερό καθώς και το οργανικό υλικό στο ίζημα, επηρεάζουν το ρυθμό αποσύνθεσης των θρυμμάτων των φύλλων. Τέλος, εξετάστηκε αν ο ρυθμός αποσύνθεσης και απώλειας του άνθρακα και των θρεπτικών, που έχουν αποθηκευθεί στα θρύμματα, εξαρτώνται από την προέλευση (δηλ. από υγιείς ή υποβαθμισμένους λειμώνες) των φύλλων.

2.3 ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε ένα λειμώνα *P. oceanica*, ο οποίος εκτείνεται κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος, Εικ. 2.1). Η περιοχή δειγματοληψίας βρίσκεται σε ένα στενό πέρασμα με 5.5 cm sec⁻¹ μέση ταχύτητα ρεύματος βυθού (Holmer et al. 2007) και χαρακτηρίζεται από χονρόκοκκο ίζημα με μέση διάμετρο πόρων 0.45-0.90 mm και ποσοστό σε ιλύάργιλο 4.63-4.83% (Apostolaki et al. 2007).



Εικ. 2.1. Χάρτης απεικόνισης της περιοχής και των σταθμών δειγματοληψίας.

Fig. 2.1. Map showing the study site and sampling stations.

Το ιχθυοτροφείο λειτουργεί για 10 χρόνια με 400 Τ μέση ετήσια παραγωγή σε τσιπούρα (Sparus aurata) και λαβράκι (Dicentrarchus labrax).

Επιλέχθηκαν δυο σταθμοί δειγματοληψίας κατά μήκος της κατεύθυνσης των κύριων ρευμάτων της περιοχής: ένας κατά το δυνατόν πλησιέστερος στους κλωβούς, ο οποίος θα καλείται στο εξής 'cages' (περίπου 20 m από την άκρη των κλωβών, στα 16 m βάθος) και ένας σταθμός μάρτυρας, ο οποίος θα ονομάζεται στο εξής 'control' (περίπου 1 km από την άκρη των κλωβών, στα 14.5 m βάθος).

Τον Ιούνιο του 2006, δύτες συνέλεξαν με το χέρι το γηραιότερο ζωντανό φύλλο από μια σειρά βλαστών και από τους δυο σταθμούς. Συγκεκριμένο βάρος (10 g FW) φύλλων από τον κάθε σταθμό κλείστηκε σε μια διάτρητη σακούλα (με πόρους διαμέτρου 1 mm). Σχηματίστηκε, έτσι, ένα σύνολο από 30 σακούλες με φύλλα από το σταθμό cages και 30 σακούλες με φύλλα από το σταθμό control. Στη συνέχεια 15 σακούλες που περιείχαν φύλλα από το σταθμό cages και 15 που περιείχαν φύλλα από το σταθμό control ποντίστηκαν στον πυθμένα του σταθμού cages. Αντίστοιχα, 15 σακούλες που περιείγαν φύλλα από το σταθμό cages και 15 που περιείγαν φύλλα από το σταθμό control ποντίστηκαν στον πυθμένα του σταθμού control. Από τον Ιούλιο μέχρι τον Δεκέμβριο του 2006, σε πέντε διαδοχικές φάσεις (δηλ. τον 1° , το 2° τον 3° , τον 4° και τον 6° μήνα) μετά από την αρχική πόντιση, οι σακούλες συλλέχτηκαν σε τριάδες από τον κάθε σταθμό. Με αυτόν τον τρόπο, το πείραμα αποτελούσαν τέσσερις πειραματικοί χειρισμοί (δηλ. σταθμός/προέλευση φύλλων: cages/cages, control/control, cages/control and control/cages), or $\sigma \pi \delta \tau \rho \epsilon \psi \alpha \nu \nu \alpha$ μελετήσουμε αν ο ρυθμός αποσύνθεσης εξαρτιόταν από την προέλευση των θρυμμάτων ή/και την τοποθεσία που αυτά αποσυνθέτονταν.

Επιπλέον, δείγματα από τη στήλη του νερού, το μεσοδιαστηματικό νερό και το ίζημα συλλέχθηκαν από δύτες σε διμηνιαία βάση (δηλ. τον Ιούνιο, Αύγουστο, Οκτώβριο

και Δεκέμβριο 2006). Δείγματα από τη στήλη του νερού (τρεις επαναλήψεις, 300 ml έκαστο) ακριβώς πάνω από το λειμώνα συλλέχθηκαν σε κάθε σταθμό χρησιμοποιώντας σύριγγες, οι οποίες είχαν προπλυθεί με οξύ. Επίσης, δείγματα από το μεσοδιαστηματικό νερό (τρεις επαναλήψεις, 60 ml έκαστο) συλλέχθηκαν από κάθε σταθμό χρησιμοποιώντας σύριγγες, οι οποίες είχαν προπλυθεί με οξύ και οι οποίες έφεραν ένα διάτρητο σωληνάκι ικανό να συλλέγει δείγμα μέσα στο ίζημα, σε βάθος έως 10 cm. Δείγματα ιζήματος (τρεις επαναλήψεις) συλλέχθηκαν με τη βοήθεια πυρηνοληπτών ιζήματος plexiglas (διαμέτρου 4.5 cm), με σκοπό τη μέτρηση της συγκέντρωσης του επιφανειακού (0-2 cm) οργανικού υλικού.

Στο εργαστήριο, τα θρύμματα των φύλλων που συλλέχθηκαν σε κάθε δειγματοληψία αποξηράνθηκαν στους 70 °C για 48h και ζυγίστηκαν. Μέρος κάθε δείγματος κονιορτοποιήθηκε και χρησιμοποιήθηκε για την μέτρηση της συγκέντρωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου. Ο ολικός οργανικός άνθρακας και το ολικό οργανικό άζωτο μετρήθηκαν χρησιμοποιώντας ένα Perkin Elmer 2400 CHN Analyzer (Hedges & Stern 1984). Ο ολικός φώσφορος στα θρύμματα των φύλλων προσδιορίστηκε ως φώσφορος συνδεδεμένος με μολυβδαίνιο με τη βοήθεια φασματοφωτόμετρου (Strickland & Parsons 1972), αφού προηγουμένως ο ιστός είχε επωαστεί με υδροχλωρικό οξύ (Burton & Riley 1956).

Η συγκέντρωση του οξυγόνου στη στήλη του νερού μετρήθηκε αμέσως μετά τη συλλογή του δείγματος, με τη μέθοδο τιτλοδότησης Winkler. Το υπόλοιπο δείγμα νερού διηθήθηκε χρησιμοποιώντας φίλτρα υαλοβάμβακα (Whatman GF/F) και καταψύχθηκε. Τα δείγματα νερού χρησιμοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης των νιτρωδών, νιτρικών και φωσφορικών (Strickland & Parsons 1972) καθώς και της αμμωνίας (Ivancic & Deggobis 1984). Τα δείγματα του μεσοδιαστηματικού νερού διηθήθηκαν και αναλύθηκαν για αμμωνία και φωσφορικά,

όπως προαναφέρθηκε. Το οργανικό υλικό του ιζήματος (loss on ignition, LOI) μετρήθηκε ως απώλεια βάρους ξηρού δείγματος μετά από καύση στους 550 °C για 2h (Kristensen & Andersen 1987).

Ο ρυθμός αποσύνθεσης των φύλλων k (d⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Romero et al. (1992), με βάση την εξίσωση:

$$Wt = Wo e^{-kt}$$
,

όπου *Wt* και *Wo* είναι το βάρος ανά σακούλα (g DW detritus mass bag⁻¹) των θρυμμάτων από την αρχή του πειράματος ως τη χρονική στιγμή *t* της συλλογής (σε ημέρες) και το βάρος ανά σακούλα στην αρχή του πειράματος, αντίστοιχα. Ο μέσος ρυθμός αποσύνθεσης για όλη τη διάρκεια της πειραματικής περιόδου υπολογίστηκε από την κλίση της γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ του ln(Wt/Wo) και του χρονικού διαστήματος από την αρχή του πειράματος. Ομοίως, η απώλεια του ταμιεύματος των στοιχείων *ke* (d⁻¹) υπολογίστηκε εφαρμόζοντας γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ του ln(Et/Eo) και του χρόνου σε κάθε στιγμή συλλογής δειγμάτων, όπου *Et* και *Eo* είναι τα ταμιεύματα των στοιχείων ανά σακούλα (g C bag⁻¹, g N bag⁻¹, g P bag⁻¹) των θρυμμάτων από την αρχή του πειράματος ως τη χρονική στιγμή *t* της συλλογής (σε ημέρες) και τα ταμιεύματα ανά σακούλα στην αρχή του πειράματος, αντίστοιχα, τα οποία υπολογίστηκαν πολλαπλασιάζοντας το βάρος των θρυμμάτων με τη αντίστοιχη συγκέντρωση του κάθε στοιχείου.

Η Ανάλυση Διασποράς (Analysis of Variance, ANOVA) χρησιμοποιήθηκε για να ανιχνευθούν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των σταθμών στο θρεπτικό περιεχόμενο των γηραιών φύλλων, που χρησιμοποιήθηκαν για την επώαση, στη συγκέντρωση των θρεπτικών της στήλης του νερού και του μεσοδιαστηματικού νερού και στο οργανικό υλικό του ιζήματος. Οι διαφορές στο ρυθμό αποσύνθεσης των θρυμμάτων ίδιας προέλευσης και σταθμού πόντισης εξετάστηκαν

χρησιμοποιώντας Ανάλυση Συνδιασποράς (Analysis of Covariance, ANCOVA), όπου ο λόγος του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος χρησιμοποιήθηκε ως η εξαρτημένη μεταβλητή, ο σταθμός χρησιμοποιήθηκε ως η ανεξάρτητη μεταβλητή και ο χρόνος χρησιμοποιήθηκε ως συν-μεταβλητή. Οι διαφορές στο ρυθμό αποσύνθεσης μεταξύ των σταθμών και της προέλευσης των θρυμμάτων εξετάστηκαν με 2-way ANCOVA), όπου ο λόγος του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος χρησιμοποιήθηκε ως η εξαρτημένη μεταβλητή, ο σταθμός και η προέλευση χρησιμοποιήθηκαν ως οι ανεξάρτητες μεταβλητές και ο χρόνος χρησιμοποιήθηκε ως συν-μεταβλητή. Οι πιθανές σχέσεις μεταξύ της απώλειας βάρους, εκφρασμένης ως ο λόγος του τελικού προς το αρχικό βάρος, και κάθε χημικής μεταβλητής σε κάθε δειγματοληψία εξετάστηκαν χρησιμοποιώντας γραμμική παλινδρόμηση.

2.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Η συγκέντρωση του οξυγόνου και των νιτρωδών, νιτρικών, αμμωνίας και φωσφορικών στη στήλη του νερού και της αμμωνίας στο μεσοδιαστηματικό νερό (Πιν. 2.1) δεν παρουσίασαν στατιστικά σημαντική διαφορά μεταξύ των σταθμών (ANOVA, p > 0.05). Αντιθέτως, η συγκέντρωση των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό και το οργανικό υλικό στο ίζημα διέφεραν σημαντικά μεταξύ των σταθμών (ANOVA, p < 0.05) και ήταν 3 και 1.5 φορές μεγαλύτερα, αντίστοιχα, κοντά από ό,τι μακριά από τους κλωβούς. Ο ρυθμός αποσύνθεσης των θρυμμάτων, εκφρασμένος ως ο λόγος του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος, σε κάθε δειγματοληψία, δεν συσχετίστηκε με καμία παράμετρο της στήλης του νερού ενώ συσχετίστηκε θετικά τόσο με τη συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών

Πίνακας 2.1. Μέση τιμή των χημικών παραμέτρων στη στήλη του νερού, το μεσοδιαστηματικό νερό και το ίζημα καθόλη τη διάρκεια της μελέτης (n = 3 για κάθε δειγματοληψία) και για το σύνολο της μελέτης (n = 4, ±STDEV). Δίνεται η τιμή p για τη γραμμική παλινδρόμηση της κάθε χημικής παραμέτρου με την απώλεια βάρους για όλη τη διάρκεια της μελέτης στους σταθμούς 'S: ca | O: ca' και 'S: con | O: con' (S: σταθμός, O: προέλευση, ca: cages, con: control, pw: μεσοδιαστηματικό νερό).

Table 2.1. Average values of chemical variables in the water, pore water and sediments throughout the study period (n = 3 for each sampling) and for the entire period ($n=4, \pm SE$). The *p* value of their linear regressions with weight loss for the entire period at 'S: ca | O: ca' and 'S: con | O: con' is given (S: station, O: origin, ca: cages, con: control, pw: pore water).

		NO ₂ (μΜ)	NO ₃ (μΜ)	$NH_4 (\mu M)$	PO₄ (μM)	Ο ₂ (μΜ)	pw NH₄ (µM)	pw PO₄ (µM)	LOI (%)
cages	June	0.03	1.46	0.64	0.21	233.33	2.78	2.05	4.53
0	Aug	0.01	0.49	1.77	0.23	233.33	-	3.96	3.64
	Oct	0.01	0.03	1.73	0.34	227.75	11.55	4.01	3.66
	Dec	0.00	0.32	0.83	0.14	248.67	5.72	3.33	4.29
	Average (± stdev)	0.01 (± 0.01)	0.49 (± 0.51)	1.24 (± 0.64)	0.23 (± 0.13)	235.77 (± 10.84)	6.68 (± 5.04)	3.34 (± 1.18)	4.03 (± 0.86)
control	June	0.00	0.93	2.17	0.83	240.50	5.57	0.74	1.84
	Aug	0.00	0.16	1.58	0.23	216.83	-	1.59	3.01
	Oct	0.00	0.30	0.73	0.08	234.67	4.26	1.66	3.20
	Dec	0.06	0.15	1.06	0.41	269.75	1.23	0.83	3.01
	Average (± stdev)	0.01 (± 0.03)	0.38 (± 0.42)	1.39 (± 0.72)	0.39 (± 0.38)	240.44 (± 22.72)	3.69 (± 3.01)	1.21 (± 0.47)	2.77 (± 1.03)
p - value		ns	ns	ns	ns	ns	< 0.05	< 0.05	< 0.05

(Πιν. 2.1). Η αρχική συγκέντρωση του αζώτου και του φωσφόρου στα γηραιά φύλλα ήταν υψηλότερη (ANOVA, p < 0.05) και οι λόγοι C/N και C/P ήταν χαμηλότεροι (ANOVA, p < 0.05) στο σταθμό cages σε σύγκριση με τις αντίστοιχες τιμές στο σταθμό control (Εικ. 2.2).





Fig. 2.2. Initial nitrogen and phosphorus concentration and C/N and C/P ratios in senescent *P*. *oceanica* leaves collected from cage and control stations.

Η απώλεια βάρους κατά την αποσύνθεση των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν κάτω από τους κλωβούς ήταν εμφανής στο σταθμό cages, όπου 36% του αρχικού ξηρού βάρους είχε χαθεί μετά από 180 ημέρες επώασης (Πιν. 2.2). Όσον αφορά στα θρύμματα τα οποία προέρχονταν από το σταθμό control, λιγότερο βάρος σε σχέση με το αρχικό (33%) είχε χαθεί μέσα σε 180 ημέρες επώασης στον ίδιο σταθμό. Η απώλεια βάρους των θρυμμάτων ήταν ταχύτερη όταν αυτά τοποθετήθηκαν κοντά
παρά μακριά από τους κλωβούς, ανεξαρτήτως προελεύσεως των θρυμμάτων (Εικ. 2.3) και ήταν μέγιστη στα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό control (Πιν. 2.2).

Πίνακας 2.2. Αποτελέσματα γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ του λόγου του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος των θρυμμάτων με το χρόνο (W: βάρος, C, N, P: ταμίευμα άνθρακα, αζώτου, φωσφόρου, στην αρχή (0) και στο χρόνο t του πειράματος). **Table 2.2.** Results of linear regression analysis between remaining relative to initial weight of seagrass detritus with time (W: weight, C, N, P: carbon, nitrogen, phosphorus stock, at the beginning (0) and time t of the experiment).

			Slope ± STDEV			
	Station	Origin	(Decay rate, d⁻¹)	Intercept ± STDEV	R^2	p - value
W _t /W _o	cages cages control control	cages control cages control	0.0036 ± 0.0008 0.0043 ± 0.0007 0.0020 ± 0.0006 0.0033 ± 0.0006	0.1519 ± 0.0742 0.022 ± 0.0664 0.0528 ± 0.0581 -0.006 ± 0.0586	0.7634 0.9144 0.6938 0.7334	< 0.01 < 0.01 < 0.05 < 0.01
Ct/Co	cages cages control control	cages control cages control	$\begin{array}{rrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrrr$	0.1683 ± 0.0512 0.0684 ± 0.0513 0.0433 ± 0.0398 -0.02 ± 0.0514	0.9007 0.9897 0.8865 0.8796	< 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001
N _t /N _o	cages cages control control	cages control cages control	0.0044 ± 0.0010 0.0062 ± 0.0007 0.0037 ± 0.0008 0.0043 ± 0.0017	0.1799 ± 0.1009 0.1244 ± 0.0642 0.1002 ± 0.0755 0.0775 ± 0.1624	0.6885 0.9372 0.702 0.4872	< 0.01 < 0.001 < 0.01 ns
P _t /P₀	cages cages control control	cages control cages control	0.0030 ± 0.0012 0.0023 ± 0.0012 0.0047 ± 0.0007 0.0056 ± 0.0010	$\begin{array}{r} 0.2108 \pm 0.1170 \\ 0.1342 \pm 0.1110 \\ -0.091 \pm 0.0596 \\ -0.172 \pm 0.0934 \end{array}$	0.5296 0.6704 0.7789 0.5032	< 0.05 ns < 0.001 < 0.01

Ο χαμηλότερος ρυθμός αποσύνθεσης μετρήθηκε στα θρύμματα που συλλέχθηκαν κάτω από τους κλωβούς και ποντίστηκαν μακριά από αυτούς (Πιν. 2.2, 2.3). Η συγκέντρωση του άνθρακα και του αζώτου στα θρύμματα που συλλέχθηκαν από τους σταθμούς cages και control μειώθηκε με το χρόνο επώασης των θρυμμάτων στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα (Εικ. 2.4). Παρά ταύτα η μείωση αυτή δεν διέφερε στατιστικά μεταξύ των σταθμών (Πιν. 2.3).



Εικ. 2.3. Γραμμική προσαρμογή της σχετικής απώλειας βάρους (ln W_t/W_o) των επωαζόμενων θρυμμάτων *P. oceanica* σε σχέση με το χρόνο σε όλες τις πειραματικές συνθήκες (S: σταθμός, O: προέλευση, ca: cages, con: control).

Fig. 2.3. Linear fit of relative weight loss ($\ln W_t/W_o$) of incubated *P. oceanica* leaf detritus with time for all experimental conditions (S: station, O: origin, ca: cages, con: control).

Η απώλεια άνθρακα και αζώτου μετά από έξι μήνες επώασης ήταν αυξημένη κάτω από τους κλωβούς (Εικ. 2.5). Η συγκέντρωση του φωσφόρου στα θρύμματα που προέρχονταν από το σταθμό control μειώθηκε επίσης με το χρόνο επώασης στον ίδιο σταθμό, ενώ αυτή των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν και ποντίστηκαν στο σταθμό cages αυξήθηκε ελαφρά (Εικ. 2.4, 2.5).



Εικ. 2.4. Συγκέντρωση άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου και λόγοι C/N και C/P των επωαζόμενων θρυμμάτων *P. oceanica* σε σχέση με το χρόνο σε όλες τις πειραματικές συνθήκες (S: σταθμός, O: προέλευση, ca: cages, con: control).

Fig. 2.4. Carbon, nitrogen and phosphorus concentration and C/N and C/P ratios of incubated *P. oceanica* leaf detritus with time for all experimental conditions (S: station, O: origin, ca: cages, con: control).

Ως εκ τούτου, οι λόγοι C/N και C/P μειώθηκαν κάτω από τους κλωβούς ενώ αυξήθηκαν μακριά από αυτούς, καθώς η επώαση προχωρούσε (Εικ. 2.4). Η συγκέντρωση του φωσφόρου και οι λόγοι C/N και C/P των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν κοντά και μακριά από τους κλωβούς διέφεραν σημαντικά μεταξύ των δυο σταθμών (Πιν. 2.2).



Εικ. 2.5. Μέσος ρυθμός αποσύνθεσης και απώλειας του ταμιεύματος άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στα θρύμματα *P. oceanica* σε 180 ημέρες για όλες τις πειραματικές συνθήκες [S: σταθμός, O: προέλευση, ca: cages, con: control. Οι γραμμές σφάλματος αντιστοιχούν στην τυπική απόκλιση του μέσου όρου (n = 6 δειγματοληπτικά σημεία)].

Fig. 2.5. Average decomposition rate and loss in carbon, nitrogen and phosphorus stocks in *P. oceanica* leaf detritus for 180 days for all experimental conditions [S: station, O: origin, ca: cages, con: control. Error bars indicate the standard error of the mean (n = 6 sampling points)].

Η προέλευση των θρυμμάτων επηρέασε σημαντικά το ρυθμό αποσύνθεσης και απώλειας του ταμιεύματος άνθρακα, ενώ ο σταθμός επηρέασε αυτή του ταμιεύματος φωσφόρου (Πιν. 2.4).

2.5 ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Οι ρυθμοί αποσύνθεσης, εκφρασμένοι ως απώλεια βάρους και στους δυο σταθμούς κυμαίνονται εντός του εύρους των τιμών που έχουν μετρηθεί σε άλλους λειμώνες *P. oceanica* παρόμοιου βάθους: οι Pergent et al. (1994) μέτρησαν 43% απώλεια βάρους μετά από 170 ημέρες στα 20 m βάθος, οι Mateo and Romero (1996) μέτρησαν 40%

απώλεια βάρους μετά από 117 ημέρες στα 13 m βάθος και οι Mateo and Romero (1997) μέτρησαν 92% απώλεια βάρους μετά από 180 ημέρες στα 13 m βάθος.

Πίνακας 2.3. Αποτελέσματα ANOVA για τις συγκεντρώσεις και τους λόγους των στοιχείων και ANCOVA για το λόγο του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος των θρυμμάτων σε κάθε δειγματοληψία μεταξύ των 'S: ca | O: ca' and 'S: con | O: con' (S: σταθμός, O: προέλευση, ca: cages, con: control).

Table 2.3. ANOVA results for elemental concentrations and ratios and ANCOVA results for remaining to initial weight ratio for each sampling retrieval between 'S: ca | O: ca' and 'S: con | O: con' (S: station, O: origin, ca: cages, con: control).

df	MS F		p-value	
1	8.5128	3.9438	ns	
1	0.0206	1.0142	ns	
1	0.0066	171.6827	< 0.0001	
1	330.3431	4.5486	< 0.05	
1	20665716	70.7023	< 0.0001	
1	0.1111	4.2940	< 0.05	
	1 1 1 1 1 1 1	1 8.5128 1 0.0206 1 0.0066 1 330.3431 1 20665716 1 0.1111	1 8.5128 3.9438 1 0.0206 1.0142 1 0.0066 171.6827 1 330.3431 4.5486 1 20665716 70.7023 1 0.1111 4.2940	

Οι ρυθμοί απώλειας βάρους και αποθεμάτων των στοιχείων ποίκιλλαν σημαντικά μεταξύ των πειραματικών συνθηκών (Πιν. 2.1), υποδηλώνοντας ότι η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στο περιβάλλον και/ή το θρεπτικό περιεχόμενο στους ιστούς των φύλλων επηρέασαν την αποσύνθεση των θρυμμάτων. Οι ρυθμοί αποσύνθεσης και απώλειας του ταμιεύματος του άνθρακα και του αζώτου των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν και επωάστηκαν στο σταθμό cages ήταν μεγαλύτεροι από αυτούς των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν και επωάστηκαν και επωάστηκαν στο σταθμό control (Πιν. 2.1),

καταδεικνύοντας ότι οι ρυθμοί απώλειας μάζας, άνθρακα και αζώτου περιορίζονται σε μεγάλο βαθμό από την περιοχή στην οποία αυτά αποσυντίθενται. Παρόλα αυτά, δεν παρατηρήθηκε αύξηση στις συγκεντρώσεις των θρεπτικών στο σταθμό cages σε σχέση με αυτές στο σταθμό control, με αποτέλεσμα να μην παρατηρηθεί συσχέτιση μεταξύ αυτών και των ρυθμών αποσύνθεσης. Αδυναμία μέτρησης αυξημένης διαθεσιμότητας θρεπτικών πλησίον των κλωβών έχει δειχθεί και στο παρελθόν και έχει αποδοθεί στην ταχεία διάλυση αυτών (Pitta et al. 2006) και τη μεταφορά τους σε ανώτερα τροφικά επίπεδα μέσω της θήρευσης του φυτοπλαγκτού (Pitta et al. 2008), διαδικασίες οι οποίες συνήθως δεν επιτρέπουν την ανίχνευση σημάτων ευτροφισμού στη στήλη του νερού κοντά στους κλωβούς.

Πίνακας 2.4. Αποτελέσματα 2-way ANCOVA για το λόγο του εναπομείναντος προς το αρχικό βάρος και το ταμίευμα των στοιχείων, μεταξύ διαφορετικών σταθμών και προέλευσης των θρυμμάτων.

Table 2.4. 2-way ANCOVA results for remaining relative to initial weight and element stocks,

 between different stations and origins.

	Factor	df	MS	F	p-value
W _t /W _o	station	1	0.0019	0.0825	ns
	origin	1	0.2610	11.3447	< 0.01
	station x origin	1	0.0032	0.1391	ns
C_t/C_o	station	1	0.0197	1.4879	ns
	origin	1	0.1786	13.4810	< 0.001
	station x origin	1	0.0025	0.1851	ns
N _t /N _o	station	1	0.0063	0.1184	ns
	origin	1	0.0937	1.7750	ns
	station x origin	1	0.0763	1.4447	ns
P _t /P _o	station	1	1.9812	40.4932	< 0.001
	origin	1	0.0377	0.7699	ns
	station x origin	1	0.0007	0.0149	ns

Από την άλλη μεριά, ο ρυθμός αποσύνθεσης συσχετίστηκε με το οργανικό υλικό του ιζήματος, το οποίο ήταν 1.5 φορά περισσότερο κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς. Το οργανικό υλικό καταβυθίζεται και συσσωρεύεται στο ίζημα κάτω από τους κλωβούς (Holmer et al. 2007), όπου επάγει τη βακτηριακή δραστηριότητα (Albertelli et al. 1999). Οι Danovaro et al. (2003) μέτρησαν 10-πλάσια ενζυμική δραστηριότητα ενώ οι La Rosa et al. (2001) ανέφεραν 3-πλάσια βακτηριακή βιομάζα σε ιζήματα *P. oceanica* κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας σε σχέση με τους αντίστοιχους σταθμούς μάρτυρες στην Κύπρο και την Ιταλία. Φαίνεται ότι η αυξημένη μικροβιακή δραστηριότητα κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας (Holmer & Frederiksen 2007) επάγει την αποσύνθεση των θαλάσσιων φανερόγαμων, καθώς η τελευταία επιτυγχάνεται κυρίως μέσω της δράσης των βακτηρίων (Harrison 1989).

Το αυξημένο οργανικό υλικό στο ίζημα σχετίζεται με αυξημένα επίπεδα θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό (Holmer & Kristensen 1996), τα οποία στην παρούσα έρευνα συσχετίστηκαν θετικά με το ρυθμό αποσύνθεσης των θρυμμάτων. Ο ρυθμός αποσύνθεσης κάτω από τους κλωβούς πιθανότατα επιταχύνθηκε ως αποτέλεσμα της αύξησης της συγκέντρωσης της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό, η οποία συγκέντρωση ήταν διπλάσια στο σταθμό cages και τριπλάσια στο σταθμό control, υποδηλώνοντας αυξημένη ανοργανοποίηση (Holmer & Kristensen 1992). Λόγω του υψηλού λόγου C:N:P των θρυμμάτων, τα βακτήρια απαιτούν επιπρόσθετες πηγές αζώτου και φωσφόρου (Goldman et al. 1987), συνήθως στη μορφή ανόργανων διαλυτών θρεπτικών. Έχει δειχθεί ότι η εξωενζυματική βακτηριακή δραστηριότητα αυξάνεται μετά από προσθήκη θρεπτικών σε λειμώνες P. oceanica (Lopez et al. 1998), υποδεικνύοντας ότι τα θρεπτικά στο μεσοδιαστηματικό νερό μπορούν να επιταχύνουν τη βακτηριακή αύξηση και να επηρεάσουν τον ρυθμό αποσύνθεσης (Lopez et al. 1995).

Η προαναφερθείσα αυξημένη διαθεσιμότητα θρεπτικών αντικατοπτρίστηκε στο θρεπτικό περιεχόμενο των ιστών των φύλλων κάτω από τους κλωβούς (Ενότητα 3.4), το οποίο παρουσίασε αύξηση κατά 11% και 25% σε άζωτο και φώσφορο, αντίστοιχα. Η συσχέτιση μεταξύ του θρεπτικού περιεχομένου των ιστών και της αποσύνθεσης έχει επαρκώς τεκμηριωθεί (Harrison 1989, Enriquez et al. 1993, Perez et al. 2001). Ο ρυθμός αποσύνθεσης φύλλων *Cymodocea nodosa* σε μια περιοχή πλούσια σε θρεπτικά ήταν επίσης 1.6 φορές μεγαλύτερος από αυτόν σε μια φτωχή σε θρεπτικά περιοχή στην BA Ισπανία (Perez et al. 2001). Φαίνεται ότι οι αποικοδομητές που βρίσκονται στο ίζημα, οι οποίοι περιορίζονται συνήθως από τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών (Goldman et al. 1987), προμηθεύτηκαν υποστρώματα υψηλού θρεπτικού περιεχομένου, γεγονός που ενίσχυσε την αύξησή τους (Enriquez et al. 1993) και οδήγησε σε γρηγορότερο ρυθμό αποσύνθεσης κάτω από τους κλωβούς.

Αυτός ο ρυθμός αποσύνθεσης συσχετίστηκε με την προέλευση των θρυμμάτων των φύλλων, ανεξαρτήτως του σταθμού επώασης, και ήταν μέγιστος για τα θρύμματα που προέρχονταν από το σταθμό control. Σε μια παρόμοια μελέτη με διασταυρούμενο σχεδιασμό, ο ρυθμός αποσύνθεσης θρυμμάτων *C. nodosa* συσχετίστηκε επίσης με την προέλευση και όχι με το σταθμό επώασης, αλλά ήταν μέγιστος για τα θρύμματα που προέρχονταν από μια περιοχή πλούσια σε θρεπτικά, τα οποία είχαν υψηλότερο θρεπτικό περιεχόμενο στους ιστούς τους (Perez et al. 2001). Στην παρούσα μελέτη, ο μέγιστος ρυθμός αποσύνθεσης μετρήθηκε στα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό control και επωάστηκαν στο σταθμό cages (47% του βάρους των θρυμμάτων είχε χαθεί μετά από 180 μέρες επώασης), ενώ ο ελάχιστος ρυθμός (22% του βάρους των θρυμμάτων είχε χαθεί μετά από 180 μέρες επώασης) μετρήθηκε στα θρύμματα του αντίστροφου συνδυασμού προέλευσης/ επώασης. Παρομοίως, μετά από 180 μέρες, η μέγιστη απώλεια του ταμιεύματος του άνθρακα (67%) και του αζώτου (55%)

μέσω της αποσύνθεσης παρατηρήθηκε στα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό control και επωάστηκαν στο σταθμό cages. Φαίνεται ότι τα φυτά που βρίσκονται κάτω από τους κλωβούς συσσωρεύουν αμυντικές χημικές ενώσεις στους ιστούς τους, γεγονός που μπορεί να μειώσει την ποιότητά τους ως υποστρώματα για τα βακτήρια, καταλήγοντας σε μικρότερο ρυθμό αποσύνθεσης (Enriquez et al. 1993) κάτω από τους κλωβούς σε σχέση με αυτόν μακριά από αυτούς. Έχει δειχθεί ότι η Ρ. oceanica απωθεί τους θηρευτές, επειδή παράγει σύμπλοκα φαινόλης, όπως είναι τα φλαβονοειδή (Verges et al. 2007). Τα φλαβονοειδή αυξήθηκαν σε βλαστούς P. oceanica που εξαπλώνονταν κάτω από το ιχθυοτροφείο, πιθανότατα λόγω της αυξημένης θηρευτικής πίεσης που επιδέγονταν οι βλαστοί κάτω από τους κλωβούς (Cannac et al. 2006). Υψηλή θηρευτική πίεση στα φύλλα P. oceanica ήταν επίσης εμφανής στην παρούσα μελέτη, όπου παρατηρήθηκε (αδημοσίευτα δεδομένα) μεγάλη πυκνότητα αχινών (Paracentrotus lividus), ενώ το ποσοστό φύλλων με κομμένα άκρα, ενδεικτικό της θηρευτικής πίεσης (Pergent-Martini et al. 2005), ήταν σχεδόν διπλάσιο κάτω από τους κλωβούς (49%) από αυτό που βρισκόταν μακριά από αυτούς (25%). Η ύπαρξη αμυντικών χημικών ενώσεων στα θρύμματα που συλλέχθηκαν κάτω από

τους κλωβούς και η μικρή διαθεσιμότητα σε θρεπτικά στο μεσοδιαστηματικό νερό και το ίζημα στο σταθμό control πιθανόν αιτιολογούν τον μικρό ρυθμό αποσύνθεσης που μετρήθηκε στα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό cages και επωάστηκαν στο σταθμό control. Αντιθέτως, τα θρύμματα που συλλέχθηκαν από το σταθμό control, αν και είχαν σχετικά μικρότερο θρεπτικό περιεχόμενο, αποτέλεσαν καλύτερο υπόστρωμα για τους αποικοδομητές, ιδιαίτερα κάτω από τους κλωβούς, όπου οι αυξημένες συγκεντρώσεις θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό και το ίζημα οδήγησαν σε ταχύτερη αποσύνθεση.

Από την άλλη μεριά, η απώλεια του ταμιεύματος του φωσφόρου ήταν χαμηλότερη στο σταθμό cages, όπου μόνο 29% και 19% του αρχικού ταμιεύματος των θρυμμάτων που είχαν συλλεχθεί, αντίστοιχα, από τους σταθμούς cages και control χάθηκε μετά από 180 ημέρες επώασης. Σε αντίθεση με το άζωτο, το οποίο απελευθερώνεται κυρίως σε διαλυτή μορφή από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας (Hall et al. 1992), ο φώσφορος απελευθερώνεται κυρίως σε σωματιδιακή μορφή (Holby & Hall 1991), γεγονός που οδηγεί στην κατακρήμνιση (Holmer et al. 2007) και συσσώρευσή του (Apostolaki et al. 2007) στο ίζημα. Η αυξημένη απόθεση του φωσφόρου προκάλεσε την αύξησή του στα θρύμματα, κάτω από τους κλωβούς (τα θρύμματα που συλλέχθηκαν από τους σταθμούς cages και control ήταν 1.1 και 1.5 φορά εμπλουτισμένα σε φώσφορο, αντίστοιχα, 180 ημέρες από την αρχή της επώασης), πιθανότατα μέσω της αυξημένης διαθεσιμότητάς του φωσφόρου, λόγω της ανοργανοποίησης ή της απελευθέρωσής του από πηγές στις οποίες ήταν δεσμευμένος μέσα στο ίζημα (Jensen et al. 1998). Από την άλλη μεριά, η συγκέντρωση του φωσφόρου στους ιστούς των θρυμμάτων που συλλέχθηκαν από τους σταθμούς cages και control και επωάστηκαν στο σταθμό control ήταν 1.5 και 1.3 φορά μικρότερος, αντίστοιχα, μετά από 180 ημέρες. Αν και η αποσύνθεση συνεχιζόταν, εντούτοις ο συνεχής εμπλουτισμός των θρυμμάτων σε φώσφορο κάτω από τους κλωβούς πιθανόν συσκότισε την αναλογία του φωσφόρου, ο οποίος είχε χαθεί κατά την αποσύνθεση. Στη διεθνή βιβλιογραφία υποστηρίζεται ότι η δυναμική του άνθρακα και των θρεπτικών κατά την αποσύνθεση των θρυμμάτων των θαλάσσιων φανερόγαμων είναι ιδιαίτερα πολύπλοκη και πιθανόν παρουσιάζει ποικίλα πρότυπα (Romero et al. 2006). Είναι, ίσως, αναμενόμενο η δυναμική των στοιχείων να ποικίλλει ακόμα περισσότερο υπό συνθήκες ευτροφισμού, οι οποίες επηρεάζουν σαφώς την αποσύνθεση. Η απουσία κοινού προτύπου μεταξύ των αποθεμάτων των στοιχείων κατά την διάρκεια

της αποσύνθεσης (δηλ. μείωση αυτού του άνθρακα και αζώτου και αύξηση αυτού του φωσφόρου) μπορεί να αντιστραφεί, αν χρησιμοποιήσουμε τους λόγους C/N και C/P, καθώς οι τελευταίοι καταδεικνύουν ότι οι αποικοδομητές περιορίζονται από τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών έναντι αυτής του άνθρακα. Και οι δυο λόγοι στα θρύμματα μειώθηκαν κάτω από τους κλωβούς, υποδηλώνοντας εμπλουτισμό των θρυμμάτων σε άζωτο και φώσφορο με την επώαση, ενώ αυξήθηκαν μακριά από τους κλωβούς, όπου η αποσύνθεση ήταν μικρότερη. Το παραπάνω αποτέλεσμα βρίσκεται σε συμφωνία με την αρνητική συσχέτιση μεταξύ του ρυθμού αποσύνθεσης και των λόγων C/N και C/P, η οποία έχει αναφερθεί για πληθώρα φωτοσυνθετικών οργανισμών συμπεριλαμβανομένων και των θαλάσσιων φανερόγαμων (Enriquez et al. 1993). Οι αποικοδομητές στον υγιή λειμώνα φαίνεται να περιορίζονται από το θρεπτικό περιεχόμενο των θρυμμάτων, ενώ εμφάνισαν μεγαλύτερη δραστηριότητα κάτω από τους κλωβούς, εκεί όπου τα θρύμματα ήταν εμπλουτισμένα σε θρεπτικά. Οι εκροές από το ιχθυοτροφείο επιτάχυναν την αποσύνθεση των θρυμμάτων Ρ. oceanica κάτω από τους κλωβούς, μέσω της αυξημένης διαθεσιμότητας θρεπτικών στους ιστούς των φύλλων και το μεσοδιαστηματικό νερό καθώς και του οργανικού υλικού στο ίζημα. Ωστόσο ο ταχύτερος ρυθμός αποσύνθεσης μειώνει την πιθανότητα μεταφοράς των θρυμμάτων από τη δράση των κυμάτων και των ρευμάτων και συνακόλουθα- οδηγεί σε μείωση του ρυθμού εξαγωγής τους (Perez et al. 2001), γεγονός που μπορεί να επηρεάσει γειτονικά οικοσυστήματα. Είναι γνωστό ότι τα γειτονικά οικοσυστήματα εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από τα θρύμματα που εξάγονται από λειμώνες P. oceanica (Mateo et al. 2003). Επιπλέον, ο υψηλός ρυθμός αποσύνθεσης μπορεί να επιταχύνει την ανακύκλωση του οργανικού υλικού, το οποίο με τη σειρά του μειώνει την ικανότητα των λειμώνων να αποθηκεύουν άνθρακα και θρεπτικά (Gacia et al. 2002). Πράγματι, ο συγκεκριμένος λειμώνας κάτω από τους

κλωβούς ήταν μια καθαρή πηγή άνθρακα και θρεπτικών απελευθερώνοντας 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ and 0.04 g P m⁻² yr⁻¹ (Ενότητα 3.4). Συμπερασματικά, οι εκροές από το ιχθυοτροφείο επιταχύνουν την αναγέννηση των θρεπτικών μέσω της επιτάχυνσης της αποσύνθεσης αλλά ταυτόχρονα μειώνουν την ικανότητα του λειμώνα να αφομοιώσει τα θρεπτικά αυτά, με αποτέλεσμα να αλλοιώνεται το ισοζύγιο των θρεπτικών εντός του λειμώνα (Ενότητα 3.4). Με δεδομένο τον κρίσιμο ρόλο των λειμώνων στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Hemminga & Duarte 2000) καθώς και την αυξανόμενη απαίτηση σε ιχθυοκαλλιέργειες, αειφόρα ιχθυοτροφεία θα πρέπει να εγκαθιδρύονται κατά μήκος των Μεσογειακών ακτών λαμβάνοντας τα κατάλληλα μέτρα, ώστε να διασφαλιστεί η ύπαρξη υγιών λειμώνων *P. oceanica* παράλληλα με την αναγκαία παραγωγή ψαριών.

3. Οι ιχθυοκαλλιέργειες αυξάνουν την απώλεια μάζας και θρεπτικών του θαλάσσιου φανερόγαμου *Posidonia oceanica*².

3.1 ПЕРІЛНҰН

Η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στο εποχικό ισοζύγιο μάζας, άνθρακα και θρεπτικών (αζώτου και φωσφόρου) του ενδημικού Μεσογειακού θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica (L.) Delile μελετήθηκε στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος), προκειμένου να διερευνηθούν αλλαγές στο μέγεθος και την πορεία της παραγωγής και της αφομοίωσης θρεπτικών στο λειμώνα σε σχέση με το οργανικό του φορτίο. Η συγκέντρωση του φωσφόρου στα φύλλα, τα ριζώματα και τις ρίζες ήταν αυξημένη στο σταθμό cages καθόλη τη διάρκεια της μελέτης. Η βιομάζα και το ταμίευμα του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου μειώθηκε κατά 64%, 64%, 61% και 48%, αντίστοιχα, στο σταθμό cages σε σχέση με το σταθμό control. Η παραγωγή και η αφομοίωση των στοιχείων (C, N, P) μειώθηκε κατά 66%, 66%, 56% και 58%, αντίστοιχα, στο σταθμό cages σε σχέση με το σταθμό control. Η φυλλοβολία και η απώλεια στοιχείων (C, N, P) μέσω αυτής μειώθηκε κατά 81%, 82%, 74% και 72%, αντίστοιχα, στο σταθμό cages σε σχέση με το σταθμό μάρτυρα. Υψηλότεροι ρυθμοί αποσύνθεσης, λιγότερη αποσυντεθείσα μάζα, γαμηλότερος ρυθμός εξαγωγής θρυμμάτων και μικρότερη ταφή μετρήθηκαν κάτω από τους κλωβούς. Στο σταθμό control παράχθηκαν επιπλέον, 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.05 g P m⁻² yr⁻¹, παρά την εξαγωγή και την απώλεια. Αντιθέτως, κάτω από τους κλωβούς 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.04 g $P~m^{-2}~yr^{-1}$ απελευθερώθηκαν από το λειμώνα. Το οργανικό φορτίο από τις εκροές της

² Δεδομένα από το κεφάλαιο αυτό έχουν γίνει δεκτά για δημοσίευση: Apostolaki ET, Marbà N, Holmer M, Karakassis I (2009). Fish farming enhances mass and nutrient loss in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Estuarine, Coastal and Shelf Science, doi: 10.1016/j.ecss.2008.11.014.

ιχθυοκαλλιέργειας μετέτρεψε το λειμώνα από τυπική αποθήκη σε πηγή άνθρακα και θρεπτικών.

3.2 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι λειμώνες θαλάσσιων φανερόγαμων συγκαταλέγονται ανάμεσα στα πιο παραγωγικά (Duarte & Chiscano 1999) και δυναμικά παράκτια οικοσυστήματα όπου ο άνθρακας και τα θρεπτικά, κυρίως το άζωτο και ο φώσφορος εισάγονται μέσω της παραγωγής, εξάγονται μέσω της βόσκησης και της μηγανικής αποκόλλησης των φύλλων και χάνονται μέσω της φυλλοβολίας. Παρά την αδιάκοπη ανταλλαγή άνθρακα και θρεπτικών μεταξύ του λειμώνα και του οικοσυστήματος, το ποσοστό κάθε μονοπατιού (εισαγωγή, εξαγωγή, απώλεια) στην συνολική παραγωγή για ένα δεδομένο είδος φυτού μπορεί να διαφέρει ανάλογα με την εποχή (Cebriàn et al. 1997) ή την ηλικία του λειμώνα. Η δέσμευση και συσσώρευση αζώτου (Pedersen et al. 1997), οι δεξαμενές θρυμμάτων (Cebriàn et al. 2000, Pérez et al. 2001) και η εισαγωγή οργανικού υλικού (Barrón et al. 2004) αυξήθηκαν με την αύξηση της πυκνότητας των βλαστών σε λειμώνες Cymodocea nodosa, υπονοώντας ότι γηραιότεροι και επομένως πυκνότεροι λειμώνες αποτελούν μεγαλύτερου μεγέθους δεξαμενές για τον οργανικό άνθρακα και τα θρεπτικά. Είναι επομένως αναμενόμενο ότι η αντίστροφη τάση στην πυκνότητα των βλαστών, δηλ. η μείωση, η οποία αναφέρεται διεθνώς στις μελέτες των τελευταίων δεκαετιών (Burkholder et al. 2007, Duarte et al. 2008) κυρίως λόγω του ευτροφισμού (Duarte 2002), μπορεί να τροποποιήσει το ποσοστό της παραγωγής που εισάγεται, εξάγεται ή χάνεται. Η απώλεια των λειμώνων μπορεί να αλλοιώσει την ικανότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων στην αποθήκευση του πλεονάσματος άνθρακα και θρεπτικών πέρα από τις απαιτήσεις τους σε θρεπτικά (Gacia et al. 2002), ικανότητα η οποία συνήθως

εξυπηρετεί στην υποστήριξη της υψηλής παραγωγικότητάς τους. Παρόλα αυτά η πορεία της παραγωγής υποβαθμισμένων και επομένως αραιότερων λειμώνων δεν έχει ακόμα μελετηθεί.

Το κυρίαρχο είδος θαλάσσιου φανερόγαμου στη Μεσόγειο είναι η Posidonia oceanica (L.) Delile (Κεφάλαιο 1). Η P. oceanica έχει δείξει σημάδια υποβάθμισης (Marbà et al. 2005), καθώς ποικίλες έρευνες έχουν αναφέρει εκτεταμένη απώλεια λειμώνων λόγω της ανθρώπινης δραστηριότητας στην παράκτια ζώνη, όπως είναι για παράδειγμα οι ιχθυοκαλλιέργειες (Κεφάλαιο 1). Οι εκροές από ιχθυοτροφεία μπορούν πιθανότατα να τροποποιήσουν τη δυναμική της μάζας και των στοιχείων στους λειμώνες θαλάσσιων φανερόγαμων. Η αυξημένη συγκέντρωση θρεπτικών στη στήλη του νερού (Karakassis et al. 2001) και το μεσοδιαστηματικό νερό (Cancemi et al. 2003) μπορούν να αλλάξουν το ρυθμό πρόσληψης των θρεπτικών από τα φυτά. Η ενισχυμένη θήρευση κοντά στους κλωβούς (Ruiz et al. 2001) μπορεί να αλλοιώσει το ρυθμό εξαγωγής των φύλλων και των αποθηκευμένων σε αυτά στοιχείων. Επίσης, η ιγθυοκαλλιεργητική δραστηριότητα μπορεί να επηρεάσει την απώλεια μάζας και στοιχείων μέσω της αποβολής διαλυτού οργανικού υλικού από τα γηραιά φύλλα, η οποία αντιπροσωπεύει ένα μικρό μέρος της συνολικής απώλειας στους λειμώνες (Velimirov 1986, Ziegler et al. 2004), αλλά και μέσω της φυλλοβολίας, η οποία, αν και διαφέρει μεταξύ των ειδών και της εποχής, αποτελεί ένα μεγάλο μέρος της απώλειας στους λειμώνες (Romero et al. 2006). Η μεγάλη διαθεσιμότητα θρεπτικών μπορεί ενδεγομένως να μεταβάλει τα ταμιεύματα των στοιχείων και την εξαγωγή θρυμμάτων (Pérez et al. 2001) και να τροποποιήσει τις ογκώδεις αποθέσεις που αυτά συχνά σχηματίζουν στην υπερ-παραλιακή ζώνη (Mateo et al. 2003), αποθέσεις ιδιαίτερης οικολογικής σημασίας. Η αύξηση της ανοργανοποίησης κάτω από τους κλωβούς (Holmer & Frederiksen 2007) λόγω της συσσώρευσης οργανικού υλικού και

θρεπτικών στο ίζημα μπορούν να επηρεάσουν την *in situ* αποσύνθεση των υπέργειων και υπόγειων μερών των φυτών, να αλλάξουν την ικανότητα αποθήκευσης των φυτών και να τροποποιήσουν το ρυθμό αναγέννησης των θρεπτικών (Heilskov et al. 2006). Συνεπώς, οι εκροές από ιχθυοτροφεία πιθανόν αλλοιώνουν την ανακύκλωση άνθρακα και θρεπτικών εντός του λειμώνα, η οποία υπό κανονικές συνθήκες εξυπηρετεί την ύπαρξη, αύξηση, αντικατάσταση απωλειών και παροχή ενέργειας στους λειμώνες (Romero et al. 2006). Πάρ' όλα αυτά, η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών (ή οποιασδήποτε άλλης ανθρώπινης δραστηριότητας η οποία προκαλεί οργανικό εμπλουτισμό) στο ισοζύγιο εισαγωγής, εξαγωγής και απώλειας άνθρακα και θρεπτικών σε λειμώνες *P. oceanica* δεν έχει ακόμα διερευνηθεί.

Ο στόχος του συγκεκριμένου κεφαλαίου είναι η ποσοτικοποίηση της επίδρασης των ιχθυοκαλλιεργειών στο μέγεθος και την πορεία της παραγωγής και της αφομοίωσης θρεπτικών σε λειμώνες θαλάσσιων φανερόγαμων. Αναφέρεται η εποχική διακύμανση της συγκέντρωσης του άνθρακα και των θρεπτικών σε υγιείς και υποβαθμισμένους λειμώνες. Συγκρίνεται επίσης η εποχική τάση της βιομάζας και των ρυθμών εισαγωγής, εξαγωγής και απώλειας, καθώς επίσης και το ετήσιο ισοζύγιο άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου σε υγιείς λειμώνες με τις αντίστοιχες τιμές σε υποβαθμισμένους λειμώνες.

3.3 ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε ένα λειμώνα *P. oceanica*, ο οποίος εκτείνεται κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας στο Σούνιο Αττικής. Δεδομένα για το φυσικό περιβάλλον παρατίθενται στην Ενότητα 2.3 της παρούσας διατριβής. Οι σταθμοί δειγματοληψίας (cages και control) έχουν επίσης αναφερθεί στην Ενότητα

2.3. Πραγματοποιήθηκαν διμηνιαίες δειγματοληψίες επί 14 μήνες και συγκεκριμένα από τον Απρίλιο 2006 ως τον Ιούνιο 2007 έγιναν 8 δειγματοληψίες.

Η πυκνότητα των βλαστών (shoot m⁻²) μετρήθηκε με τη βοήθεια δυτών σε κάθε σταθμό και δειγματοληψία, εκτός από τις δειγματοληψίες του Απριλίου 2006 και Ιουνίου 2007, με τη χρησιμοποίηση 12 πλαισίων (3 πλαίσια στην δειγματοληψία του Ιουνίου 2006) 40 cm x 40 cm (Panayotidis et al. 1981), τα οποία τοποθετήθηκαν σε τυχαία σημεία του λειμώνα. Επίσης, σε κάθε δειγματοληψία και σε κάθε σταθμό, 3 δεσμίδες (επαναλήψεις) βλαστών *P. oceanica*, καθεμία από τις οποίες αποτελούταν από 8-15 βλαστούς, τρυπήθηκαν με μια υποδερμική βελόνα ακριβώς πάνω από την κορυφή του κολεού, σύμφωνα με μια τροποποίηση της μεθόδου Zieman (Alcoverro et al. 2000). Οι σεσημασμένοι βλαστοί (μαζί με τα υπόγεια μέρη τους) συλλέχθηκαν με τη χρήση πυρηνολήπτη, ο οποίος εισχωρούσε περίπου 20 cm μέσα στο ίζημα στην επομένη δειγματοληψία, οπότε 3 νέες δεσμίδες τρυπήθηκαν. Στο τέλος της μελέτης (Ιούνιος 2007) δύτες συνέλεξαν από κάθε σταθμό κομμάτια οριζόντιου ριζώματος (δυο και τρεις επαναλήψεις από τους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα), αποτελούμενων από την κορυφή του ριζώματος και τουλάχιστον 5 κατακόρυφους βλαστούς.

Στο εργαστήριο, τα επίφυτα απομακρύνθηκαν ελαφρά με τη χρήση λεπίδας και οι βλαστοί *P. oceanica* διαχωρίστηκαν σε ιστό φύλλων, ρίζες και ριζώματα. Ακολούθως ο ιστός φύλλων διαχωρίστηκε σε 'νέο', όπως ονομάστηκε ο ιστός φύλλων που παράχθηκε κατά τη διάρκεια της περιόδου σήμανσης και 'παλαιό', όπως ονομάστηκε ο ιστός φύλλων που παράχθηκε πριν από την περίοδο σήμανσης. Η ακολουθία του μήκους του μεσογονάτιου διαστήματος κατά μήκος του οριζόντιου ριζώματος μετρήθηκε σύμφωνα με τους Duarte et al. (1994), γεγονός που επέτρεψε την εκτίμηση του ετήσιου ρυθμού επιμήκυνσης του οριζόντιου ριζώματος ανά κορυφή

ριζώματος. Ο ιστός των φυτών αποξηράνθηκε στους 70° C για 48 h και ζυγίστηκε. Μέρος του ιστού ('νέα' και 'παλαιά' φύλλα, ρίζες και ριζώματα) κονιορτοποιήθηκε και χρησιμοποιήθηκε για την μέτρηση της συγκέντρωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, σύμφωνα με τη μεθοδολογία που αναφέρεται στην Ενότητα 2.3. Η βιομάζα (Biomass B_i , g m⁻²) κάθε μέρους του φυτού (δηλ. φύλλα, ρίζες, ριζώματα) υπολογίστηκε ως το γινόμενο του ξηρού βάρους ανά βλαστό με την πυκνότητα των βλαστών (d_i, shoots m⁻²) σε κάθε δειγματοληψία (i). Το ταμίευμα των στοιχείων (Standing stock *EB_i*, g element m⁻²) για κάθε μέρος του φυτού και δειγματοληψία υπολογίστηκε ως:

$$EB_i = B_i * C_i$$

όπου B_i είναι η βιομάζα και C_i η αντίστοιχη συγκέντρωση κάθε στοιχείου (ως % dw). Ο ρυθμός παραγωγής φύλλων (Leaf production rate LP_i , g m⁻² d⁻¹) σε κάθε δειγματοληψία υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Alcoverro et al. (2000) ως:

$$LP_i = 1/t_i * NLB_i * d_{i;i-1},$$

όπου *NLB_i* είναι το ξηρό βάρος των 'νέων' φύλλων ανά βλαστό στο μεσοδιάστημα δυο διαδοχικών δειγματοληψιών *i*, d_{i;i-1} είναι η μέση πυκνότητα στην αρχή και το τέλος του μεσοδιαστήματος δυο διαδοχικών δειγματοληψιών και *t* η διάρκεια του μεσοδιαστήματος δυο διαδοχικών δειγματοληψιών σε ημέρες. Ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής του οριζόντιου ριζώματος (Horizontal rhizome production rate, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Duarte et al.(1994) ως το γινόμενο του ετήσιου ρυθμού επιμήκυνσης του οριζόντιου ριζώματος ανά κορυφή ριζώματος (cm apex⁻¹ y⁻¹) με το ξηρό βάρος του οριζόντιου ριζώματος ανά cm και την πυκνότητα των κορυφών ριζώματος σε κάθε σταθμό. Η πυκνότητα των κορυφών ριζώματος υπολογίστηκε βάσει μετρήσεων που πραγματοποιήθηκαν στους ίδιους σταθμούς τον Ιούνιο 2003 (Díaz-Almela, μη δημοσιευμένα δεδομένα). Ομοίως, ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής του κατακόρυφου ριζώματος (Vertical rhizome production rate, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε ως το γινόμενο του ετήσιου ρυθμού επιμήκυνσης του κατακόρυφου ριζώματος (cm shoot⁻¹ y⁻¹) με το ξηρό βάρος του κατακόρυφου ριζώματος ανά cm και τη μέση πυκνότητα των βλαστών καθόλη της διάρκεια της μελέτης. Ο ετήσιος ρυθμός επιμήκυνσης του κατακόρυφου ριζώματος υπολογίστηκε βάσει μετρήσεων που πραγματοποιήθηκαν στους ίδιους σταθμούς τον Ιούνιο 2003 (Marba et al. 2006b). Ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής ριζών (Root production, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε πολλαπλασιάζοντας τη μέγιστη βιομάζα που μετρήθηκε κατά τη διάρκεια της παρούσας μελέτης με το ρυθμό ανανέωσης των ριζών (0.13 y⁻¹) ρυθμός ο οποίος έχει υπολογιστεί για τη *P. oceanica* (Duarte et al. 1998). Ο ρυθμός της ολικής ετήσιας υπόγειας παραγωγής (Below ground production *BP*, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε προσθέτοντας τους ρυθμούς ετήσιας παραγωγής οριζόντιου και κατακόρυφου ριζώματος με αυτόν των ριζών. Ο ρυθμός αφομοίωσης στοιχείων (Element leaf incorporation rate *ELI*_i, g element m⁻² d⁻¹) στα 'νέα' φύλλα για κάθε μεσοδιάστημα υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Alcoverro et al. (2000) ως:

$$ELI_i = LP_i * C_i$$

όπου LP_i και C_i είναι ο ρυθμός παραγωγής φύλλων και η συγκέντρωση του αντίστοιχου στοιχείου (ως % dw) των 'νέων' φύλλων, αντιστοίχως. Ο ετήσιος ρυθμός αφομοίωσης στοιχείων στα ριζώματα (και τις ρίζες) [Element rhizome (or root) incorporation rate ERI_i , g element m⁻² yr⁻¹] υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Alcoverro et al. (2000) ως:

$$ERI_i = RP_i * C_i,$$

όπου *RP_i* είναι ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής ριζώματος (και ριζών) και *C_i* η μέση συγκέντρωση του αντίστοιχου στοιχείου (ως % dw) κατά τη διάρκεια της μελέτης.

Ο αριθμός των φύλλων ανά βλαστό που αποβλήθηκαν με τη φυλλοβολία σε κάθε μεσοδιάστημα ($S_{\Delta t}$) υπολογίστηκε από τον αριθμό φύλλων που μετρήθηκαν ανά βλαστό στην αρχή (N_t) και το τέλος (N_{t+1}) του μεσοδιαστήματος και τον αριθμό φύλλων ανά βλαστό που παράχθηκαν κατά τη διάρκεια του συγκεκριμένου μεσοδιαστήματος ($NP_{\Delta t}$) σύμφωνα με τους Cebrian et al. (1997):

$$S_{\Delta t} = N_t + NP_{\Delta t} - N_{t+1}$$

Ο ρυθμός φυλλοβολίας (Leaf shedding rate LS_i , g m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε ως:

$$LS_i = 1/t_i * S_{\Delta t} * OLB_i * d_{i;i-1},$$

όπου OLB_i είναι το ξηρό βάρος του παλαιότερου φύλλου ανά βλαστό που υπήρχε κατά το μεσοδιάστημα *i*, d_{i;i-1} είναι η μέση πυκνότητα στην αρχή και το τέλος του μεσοδιαστήματος δυο διαδοχικών δειγματοληψιών και *t* η διάρκεια του μεσοδιαστήματος δυο διαδοχικών δειγματοληψιών σε ημέρες. Ο ρυθμός απώλειας των στοιχείων μέσω της φυλλοβολίας (Element leaf shedding rate *ES_i*, g element m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Cebrian et al. (1997) ως:

$$ES_i = LS_i * C_i$$

όπου LS_i είναι ο ρυθμός φυλλοβολίας και C_i η συγκέντρωση του αντίστοιχου στοιχείου (ως % dw) των 'παλαιών' φύλλων.

Ο ρυθμός εξαγωγής φύλλων (Leaf residual loss rate RL_i , g m⁻² d⁻¹) αντιστοιχεί στον ρυθμό απώλειας των φύλλων μέσω της θήρευσης ή/και της μηχανικής τους αποκόλλησης (Cebriàn et al. 1997), υποθέτοντας ότι το ποσοστό αυτό της παραγωγής εξάγεται εξ ολοκλήρου. Ο ρυθμός εξαγωγής φύλλων υπολογίστηκε ως:

$$RL_i = LP_i - LS_i - \Delta LB_i$$

όπου *LP_i*, *LS_i* και Δ*LB_i* είναι αντίστοιχα ο ρυθμός παραγωγής φύλλων, ο ρυθμός φυλλοβολίας και η διαφορά στη βιομάζα στο μεσοδιάστημα δυο διαδοχικών δειγματοληψιών διαιρούμενη με το χρόνο σε ημέρες. Ο ρυθμός εξαγωγής των

στοιχείων (Element leaf residual loss rate ERL_i , g element m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Cebrian et al. (1997) ως:

$$ERL_i = RL_i * C_i$$
,

όπου RL_i και C_i είναι αντίστοιχα ο ρυθμός εξαγωγής φύλλων και η συγκέντρωση του αντίστοιχου στοιχείου (ως % dw) στα φύλλα.

Ο ρυθμός αποσύνθεσης των φύλλων *P. oceanica k*, όπως αυτός υπολογίστηκε στην Ενότητα 2.3, χρησιμοποιήθηκε προκειμένου να υπολογιστεί η ποσότητα των φύλλων που μετατράπηκαν σε θρύμματα σε κάθε σταθμό, κατά τη διάρκεια της μελέτης. Η μάζα των φύλλων που αποσυντέθηκε (Leaf decomposition rate *LD*, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Cebrian et al. (1997) ως:

$$LD = LS^{-k}$$
,

όπου *LS* και *k* είναι ο ετήσιος ρυθμός φυλλοβολίας και αποσύνθεσης φύλλων, αντίστοιχα. Η απώλεια στοιχείων μέσω της αποσύνθεσης των φύλλων (Element leaf decomposition rate *ELD*, g m⁻² y⁻¹) υπολογίστηκε σύμφωνα με την ακόλουθη εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

$$ELD = ES^{-ke}$$
,

όπου *ES* είναι ο ετήσιος ρυθμός απώλειας στοιχείων μέσω της φυλλοβολίας και k_e ο ρυθμός της αποσύνθεσης των φύλλων, όπως αυτός υπολογίστηκε στην Ενότητα 2.3. Καθώς η θήρευση των υπόγειων τμημάτων των βλαστών θεωρείται αμελητέα (Cebriàn et al. 1997), η διαφορά μεταξύ της ετήσιας παραγωγής των ριζωμάτων (ή των ριζών) και της διαφοράς της βιομάζας των ριζωμάτων (ή των ριζών) κατά τη διάρκεια του έτους διαιρούμενης με το χρόνο θα μπορούσε να μετατραπεί σε θρύμματα ή να ταφεί στο ίζημα. Η μάζα των ριζωμάτων (και των ριζών) που αποσυντέθηκε [Rhizome (or root) decomposition rate *RD*, g m⁻² d⁻¹] υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Cebrian et al. (1997) ως:

$RD = (RP - \Delta RB)^{-kr}$,

όπου *RP*, Δ*RB* και k_r είναι αντίστοιχα ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής, η διαφορά της βιομάζας κατά τη διάρκεια του έτους διαιρούμενης με το χρόνο και ο ρυθμός αποσύνθεσης του ριζώματος (και των ριζών). Ο ρυθμός αποσύνθεσης των ριζωμάτων και των ριζών *P. oceanica* (0.00015 d⁻¹) προήλθε από τον Mateo (1995), ενώ ο ρυθμός της απώλειας των στοιχείων μέσω της αποικοδόμησης των ριζωμάτων (και των ριζών) [Element rhizome (or root) decomposition rate *ERD*, g m⁻² d⁻¹] υπολογίστηκε σύμφωνα με την ακόλουθη εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

ERD = RD * C,

όπου D είναι ο ετήσιος ρυθμός αποσύνθεσης και C η μέση συγκέντρωση του αντίστοιχου στοιχείου (ως % dw) στα ριζώματα (και τις ρίζες) κατά τη διάρκεια του έτους.

Ο ετήσιος ρυθμός εξαγωγής θρυμμάτων (Litter export rate *LE*, g m⁻² yr⁻¹) και απώλειας στοιχείων μέσω αυτής (Element litter export rate g element m⁻² yr⁻¹) υπολογίστηκαν έμμεσα, καθώς κατά τη διάρκεια της παρούσας μελέτης δεν μετρήθηκε η δεξαμενή θρυμμάτων στους δυο σταθμούς δειγματοληψίας (Romero et al. 1992). Για το λόγο αυτό, χρησιμοποιήθηκαν τα ποσοστά της παραγωγής φύλλων (6%) και αφομοίωσης στοιχείων (5%, 3% και 2% για C, N και P αντίστοιχα) που εξήχθησαν ως θρύμματα από ένα άλλο λειμώνα *P. oceanica* meadow (Mateo & Romero 1997), ο οποίος εκτείνονταν σε παρόμοιο βάθος (13 m).

Η ταφή της παραγωγής φύλλων (Leaf burial *LB*, g m⁻² yr⁻¹) υπολογίστηκε από την εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

$$LB = LS - LD - LE$$
,

όπου LS, LD και LE είναι ο ετήσιος ρυθμός φυλλοβολίας, αποσύνθεσης φύλλων και εξαγωγής θρυμμάτων φύλλων, αντίστοιχα. Ο ρυθμός της απώλειας των στοιχείων μέσω της ταφής της παραγωγής των φύλλων (Element leaf burial *ELB*, g m⁻² yr⁻¹) υπολογίστηκε από την εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

$$ELB = ELS - ELD - ELE$$
,

όπου ELS, ELD και ELE αντιπροσωπεύουν τον ετήσιο ρυθμό απώλειας στοιχείων μέσω της φυλλοβολίας, της αποσύνθεσης των φύλλων και της εξαγωγής θρυμμάτων των φύλλων, αντίστοιχα. Η ταφή μέρους της παραγωγής ριζώματος (και ριζών)[(Rhizome (or root) burial *RB*, g m⁻² yr⁻¹) υπολογίστηκε από την εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

$$RB = RP - RD - \Delta RB$$
,

όπου *RP*, *RD* και Δ*RB* είναι ο ετήσιος ρυθμός παραγωγής και αποσύνθεσης και η διαφορά της βιομάζας μεταξύ της πρώτης και της τελευταίας δειγματοληψίας διαιρούμενης δια το χρόνο, αντίστοιχα, των ριζωμάτων (και των ριζών). Ο ρυθμός της απώλειας των στοιχείων μέσω της ταφής της παραγωγής των ριζωμάτων (και των ριζών) [Element rhizome (or root) burial *ERB*, g m⁻² yr⁻¹] υπολογίστηκε από την εξίσωση (Cebrian et al. 1997):

$$ERB = ERI - ERD - \Delta ERB$$
,

όπου ER, RD και ΔERB είναι ο ετήσιος ρυθμός αφομοίωσης στοιχείων και απώλειας μέσω της αποσύνθεσης και η διαφορά στο ταμίευμα του αντίστοιχου στοιχείου μεταξύ της πρώτης και της τελευταίας δειγματοληψίας διαιρούμενης δια το χρόνο, αντίστοιχα, των ριζωμάτων (και των ριζών).

Η αφομοίωση των στοιχείων (ELI_i', g element m⁻² d⁻¹) μέσω διαφόρων διαδικασιών πλην της αύξησης (π.χ. εμπλουτισμός παλαιότερων ιστών με στοιχεία) υπολογίστηκε ως:

$$ELI_i' = ELI_i - ELS_i - ERL_i - \Delta ELB_i$$
,

όπου *ELI_i*, *ELS_i*, *ERL_i* και Δ*ELB_i* είναι ο ρυθμός αφομοίωσης, απώλειας μέσω φυλλοβολίας και εξαγωγής των στοιχείων και η διαφορά στο ταμίευμα του αντίστοιχου στοιχείου στο μεσοδιάστημα μεταξύ δυο διαδοχικών δειγματοληψιών διαιρούμενης δια το χρόνο, αντίστοιχα . Ο ρυθμός πρόσληψης στοιχείων (Element uptake rate *ELU_i*, g element m⁻² d⁻¹) σε κάθε δειγματοληψία υπολογίστηκε ως:

$$ELU_i = ELI_i + ELI_i',$$

όπου *ELI*_i και *ELI*_i' είναι η αφομοίωση μέσω της αύξησης και αυτής μέσω διάφορων διαδικασιών πλην της αύξησης, αντίστοιχα.

Ο ετήσιος ρυθμός ανανέωσης των φύλλων (Annual leaf turnover, yr⁻¹) υπολογίστηκε πολλαπλασιάζοντας το λόγο του ρυθμού παραγωγής φύλλων προς τη βιομάζα των φύλλων σε κάθε δειγματοληψία (d⁻¹) με 365 ημέρες. Ο λόγος του ρυθμού αφομοίωσης των στοιχειών προς το ταμίευμα του αντίστοιχου στοιχείου στα φύλλα έδωσε το ρυθμό ανανέωσης του κάθε στοιχείου στα φύλλα για κάθε δειγματοληψία. Ο ρυθμός ανανέωσης του ριζώματος (yr⁻¹) υπολογίστηκε διαιρώντας τον ετήσιο ρυθμό αύξησης του ριζώματος με τη μέση βιομάζα του ριζώματος κατά τη διάρκεια του έτους. Ο ρυθμός ανανέωσης των στοιχείων του ριζώματος προήλθε από τη διαίρεση του ετήσιου ρυθμού αφομοίωσης στοιχείων στο ρίζωμα με το μέσο ταμίευμα του αντίστοιχου στοιχείου στο ρίζωμα κατά τη διάρκεια του έτους.

Οι πιθανές στατιστικά σημαντικές διαφορές στην πυκνότητα, τη συγκέντρωση και τους λόγους των στοιχείων, τη βιομάζα και τα ταμιεύματα των στοιχείων στους βλαστούς και τους ρυθμούς στα φύλλα μεταξύ των δυο σταθμών εξετάστηκαν χρησιμοποιώντας Wilcoxon ranked sign test, το οποίο εφαρμόστηκε κατά ζεύγη στις μέσες τιμές της κάθε παραμέτρου για κάθε δειγματοληψία. Η πιθανή διαφορά στο ρυθμό παραγωγής και αφομοίωσης στοιχείων στο οριζόντιο ρίζωμα μεταξύ των σταθμών εξετάστηκε με Ανάλυση Διασποράς (Analysis of Variance, ANOVA).

3.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Η συγκέντρωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου (C, N and P) σε κάθε μέρος του βλαστού (δηλ. φύλλα, ριζώματα, ρίζες) διέφερε μεταξύ των σταθμών.





Fig. 3.1. Carbon, nitrogen and phosphorus concentration and C/N and C/P ratios of seagrass modules, at each sampling interval and station.

Η συγκέντρωσή τους στα φύλλα αυξήθηκε κατά τη διάρκεια του χειμώνα και μειώθηκε από την άνοιξη προς το καλοκαίρι και στους δύο σταθμούς (Εικ. 3.1).

Πίνακας 3.1. Αποτελέσματα Wilcoxon και ANOVA για τη βιομάζα, τα ταμιεύματα των στοιχείων και τους ρυθμούς, μεταξύ των σταθμών cages και control.

 Table 3.1. Statistical test (Wilcoxon and ANOVA) results on seagrass biomass, element

 standing stock and rates, between different cages and control station.

Variable	Leaves	Rhizomes	Roots
Diamaga	< 0.05	< 0.05	< 0.05
	< 0.05	< 0.05	< 0.05
C standing stock	< 0.05	< 0.05	< 0.05
N standing stock	< 0.05	< 0.05	< 0.05
P standing stock	< 0.05	ns	ns
Production rate	< 0.05	< 0.001*	-
C uptake rate	< 0.05	-	-
N uptake rate	ns	-	-
P uptake rate	< 0.05	-	-
C incorporation rate	< 0.05	< 0.001*	-
N incorporation rate	< 0.05	< 0.001*	-
P incorporation rate	< 0.05	< 0.001*	-
Shedding rate	< 0.05	-	-
C loss rate through shedding	< 0.05	-	-
N loss rate through shedding	< 0.05	-	-
P loss rate through shedding	ns	-	-
Residual loss rate	ns	-	-
C Residual loss rate	ns	-	-
N Residual loss rate	ns	-	-
P Residual loss rate	ns	-	-

* at horizontal rhizome

Μέγιστη τιμή των στοιχείων παρατηρήθηκε επίσης το χειμώνα στα ριζώματα και των δυο σταθμών. Στην περίπτωση των ριζών, το άζωτο και ο φώσφορος αυξήθηκαν από το φθινόπωρο προς τις αρχές της άνοιξης, ενώ ο άνθρακας έδειξε το αντίστροφο πρότυπο και στους δυο σταθμούς. Συνεπώς, οι λόγοι C/N και C/P σε όλα τα μέρη του βλαστού αυξήθηκαν κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και της άνοιξης και στους δυο

σταθμούς (Εικ. 3.1). Το εποχικό πρότυπο του άνθρακα και του αζώτου, και ως εκ τούτου του λόγου C/N, σε όλα τα μέρη του βλαστού δε διέφερε σημαντικά μεταξύ των σταθμών (Wilcoxon paired test, p > 0.05). Αντιθέτως, η συγκέντρωση του φωσφόρου στα φύλλα, τα ριζώματα και τις ρίζες στο σταθμό cages ήταν, αντίστοιχα, 1.4, 1.6 και 1.4 φορές μεγαλύτερη και ο λόγος C/P, αντίστοιχα, 0.7, 0.5 και 0.6 φορές μικρότερος από τις αντίστοιχες τιμές στο σταθμό control (Wilcoxon paired test, p < 0.05).

Η πυκνότητα των βλαστών (shoot m⁻²) στο σταθμό control ήταν σημαντικά μεγαλύτερη (Wilcoxon paired test, p < 0.05), υπερδιπλάσια από την αντίστοιχη στο σταθμό cages καθόλη τη διάρκεια της μελέτης (Εικ. 3.2).



Εικ. 3.2. Πυκνότητα των βλαστών σε κάθε δειγματοληψία, κοντά και μακριά από τους κλωβούς.

Fig. 3.2. Shoot density at each sampling interval, under and away from the fish cages.

Η βιομάζα των φύλλων μεγιστοποιήθηκε το καλοκαίρι, ενώ εμφάνισε ελάχιστες τιμές το φθινόπωρο-χειμώνα και στους δυο σταθμούς (Εικ. 3.3). Όμως, η βιομάζα των φύλλων στο σταθμό control (166 g m⁻² κατά μέσο όρο) ήταν σημαντικά μεγαλύτερη από αυτή στο σταθμό cages καθόλη τη διάρκεια της μελέτης (Πιν. 3.1). Κατά μέσο

όρο, η βιομάζα των ριζωμάτων και των ριζών στο σταθμό control (Εικ. 3.3) ήταν στατιστικά υψηλότερη από αυτή στο σταθμό cages (Πιν. 3.1).



Εικ. 3.3. Εποχική διακύμανση βιομάζας φύλλων, ριζωμάτων και ριζών, στους δύο σταθμούς.Fig. 3.3. Seasonal dynamics of leaf, rhizome and root biomass, at both stations.

Τα ταμιεύματα του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου (Εικ. 3.4) στα φύλλα του σταθμού control κυμάνθηκαν σημαντικά ανάλογα με την εποχή (μέγιστες και ελάχιστες τιμές παρατηρήθηκαν το καλοκαίρι και το φθινόπωρο, αντίστοιχα) και



Εικ. 3.4. Εποχική διακύμανση των αποθεμάτων σε στοιχεία για κάθε μέρος του βλαστού, και στους δυο σταθμούς.

Fig. 3.4. Seasonal dynamics of element standing stock for each seagrass module, at both stations.

ήταν σημαντικά υψηλότερα από τα ταμιεύματα στα φύλλα του σταθμού cages (Πιν. 3.1). Η εποχική διακύμανση των αποθεμάτων σε άζωτο διέφερε από αυτήν των αποθεμάτων σε φώσφορο στα φύλλα στο σταθμό cages· το άζωτο έδειξε μέγιστο και ελάχιστο την άνοιξη και το καλοκαίρι, αντίστοιχα, ενώ ο φώσφορος έδειξε μέγιστο το χειμώνα και ελάχιστο την άνοιξη. Το ταμίευμα του άνθρακα και του αζώτου (Εικ. 3.4), αλλά όχι του φωσφόρου (Πιν. 3.1), στα ριζώματα και τις ρίζες αυξήθηκε σημαντικά σε σχέση με την απόσταση από τους κλωβούς.

Η παραγωγή των φύλλων κυμάνθηκε μεταξύ 0.25 και 0.98 g m⁻² d⁻¹ στο σταθμό cages,



Εικ. 3.5. Εποχική διακύμανση του ρυθμού παραγωγής, εξαγωγής και φυλλοβολίας των φύλλων, και στους δυο σταθμούς.

Fig. 3.5. Seasonal variation of leaf production, residual loss and shedding rate, at both stations.

ενώ κυμάνθηκε μεταξύ σημαντικά υψηλότερων τιμών (0.69 και 1.82 g m⁻² d⁻¹) στο σταθμό control (Εικ. 3.5, Πιν. 3.1). Παρομοίως, ο ρυθμός πρόσληψης των στοιχείων στα φύλλα (εκτός από τον ρυθμό πρόσληψης αζώτου), ρυθμός ο οποίος ήταν υψηλότερος την άνοιξη και το καλοκαίρι (Εικ. 3.6), βρέθηκε σημαντικά μεγαλύτερος μακριά από ό,τι κοντά στους κλωβούς (Πιν. 3.1). Ο ρυθμός αφομοίωσης των στοιχείων στα φύλλα (δηλ. η κατανομή των στοιχείων στην παραγωγή των φύλλων) ήταν επίσης σημαντικά μεγαλύτερος στο σταθμό control από αυτόν στο σταθμό cages (Πιν. 3.1).

Kατά τη διάρκεια της μελέτης, τα φύλλα στο σταθμό cages αφομοίωσαν κατά μέσο όρο 90 mg C m⁻² d⁻¹, 6 mg N m⁻² d⁻¹ και 2 mg P m⁻² d⁻¹, ενώ τα φύλλα στο σταθμό control αφομοίωσαν 270 mg C m⁻² d⁻¹, 13 mg N m⁻² d⁻¹ και 6 mg P m⁻² d⁻¹. Οι ετήσιοι ρυθμοί παραγωγής και αφομοίωσης άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στο οριζόντιο ρίζωμα (Πιν. 3.2) ήταν σημαντικά μεγαλύτεροι (Πιν. 3.1) στο σταθμό control από αυτούς στο σταθμό cages, όπως και οι ετήσιοι ρυθμοί παραγωγής και αφομοίωσης άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στα ριζώματα. Στο σταθμό control ήταν έξι, έξι, πέντε και τέσσερις φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτεροι από αυτούς στο σταθμό cages (Πιν. 3.2). Επίσης, οι ετήσιοι ρυθμοί παραγωγής και αφομοίωσης στοιχείων ήταν σχεδόν διπλάσιοι στο σταθμό control από αυτούς στο σταθμό cages (Πιν. 3.2).

Ο ρυθμός φυλλοβολίας παρουσίασε μέγιστο κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου και στους δυο σταθμούς (Εικ. 3.5). Οι ρυθμοί φυλλοβολίας καθώς και η απώλεια άνθρακα και αζώτου μέσω της φυλλοβολίας (Εικ. 3.6) ήταν σημαντικά μειωμένοι στο σταθμό cages (Πιν. 3.1). Ο ρυθμός εξαγωγής των φύλλων (Εικ. 3.5) και των στοιχείων μέσω αυτής (Εικ. 3.6) ήταν αυξημένοι, αν και όχι σημαντικά (Πιν. 3.1), στο σταθμό cages, ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού και του φθινοπώρου.



Εικ. 3.6. Εποχική διακύμανση του ρυθμού πρόσληψης, εξαγωγής και της απώλειας μέσω της φυλλοβολίας του άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στα φύλλα, και στους δυο σταθμούς.

Fig. 3.6. Seasonal dynamics of uptake, residual loss rate and loss through shedding of carbon, nitrogen and phosphorus in the leaves, at both stations.

Σε ετήσια κλίμακα, ένα μικρότερο μέρος της μάζας των φύλλων που αποβλήθηκε μέσω της φυλλοβολίας αποσυντέθηκε (18.1 και 109.8 g m⁻² yr⁻¹, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα), εξάχθηκε ως θρύμματα (6.0 and 17.7 g m⁻² yr⁻¹, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) και θάφτηκε (6.0 και 17.7 g m⁻² yr⁻¹, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) και θάφτηκε (6.0 και 17.7 g m⁻² yr⁻¹, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) και θάφτηκε (6.0 και 17.7 g m⁻² yr⁻¹, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) κοντά από ό,τι μακριά από το σταθμό cages (Πιν. 3.2). Παρομοίως, το μέρος της υπόγειας παραγωγής που αποσυντέθηκε και θάφτηκε στο ίζημα ήταν μικρότερο στο σταθμό cages από αυτό στο σταθμό control (Πιν. 3.2). Ο απόλυτος ρυθμός απώλειας στοιχείων μέσω της αποσύνθεσης, της εξαγωγής θρυμμάτων και της ταφής στο ίζημα ήταν χαμηλότερος στο σταθμό cages από αυτούς στο σταθμό control, για κάθε μέρος του βλαστού (Πιν. 3.2).

3.5 ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Το ιχθυοτροφείο επηρέασε τη δομή, την παραγωγή και την πορεία της παραγωγής του λειμώνα *Posidonia oceanica*, καθώς και τη δυναμική των θρεπτικών. Οι συγκεντρώσεις του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου σε κάθε μέρος του φυτού έδειξαν εποχική διακύμανση, σημειώνοντας συσσώρευση θρεπτικών κατά τη διάρκεια του χειμώνα και στους δύο σταθμούς, όπως έχει παρατηρηθεί στα Μεσογειακά είδη φυτών [*P. oceanica* (Alcoverro et al. 2000), *Zostera marina* (Pedersen & Borum 1993), *Z. noltii* (Perez-Llorens & Niell 1993), *Cymodosea nodosa* (Perez & Romero 1994)]. Σε αντίθεση με τον άνθρακα και το άζωτο, ο φώσφορος αυξήθηκε σε όλα τα μέρη του φυτού στο σταθμό cages σε σύγκριση με τη συγκέντρωσή του στα μέρη του φυτού στο σταθμό control. Αύξηση της συγκέντρωσης του P έχει αναφερθεί και σε άλλες περιπτώσεις στη Μεσόγειο (Delgado et al. 1999, Pérez et al. 2008), αποδεικνύοντας μεγαλύτερες εισροές θρεπτικών κοντά παρά μακριά από τους κλωβούς. Αν και σημαντικές ποσότητες

θρεπτικών απελευθερώνονται από τους κλωβούς στο γύρω περιβάλλον (Sarà 2007), είναι συχνά δύσκολο να μετρηθούν οι ποσότητες αυτές λόγω της ταχείας διάλυσης (Pitta et al. 2006) και μεταφοράς τους σε ανώτερα τροφικά επίπεδα μέσω της θήρευσης (Pitta et al. 2008). Αντιθέτως, ένα μεγάλο ποσοστό (23%) του αζώτου (Hall et al. 1992) και ένα ακόμα μεγαλύτερο (59-66%) του φωσφόρου (Holby & Hall 1991) απελευθερώνονται από τους κλωβούς σε σωματιδιακή μορφή, τα οποία βυθίζονται ταχύτατα και συσσωρεύονται στο ίζημα κάτω από τους κλωβούς (Holmer et al. 2008). Πράγματι, οι εισροές του αζώτου και του φωσφόρου κάτω από τους κλωβούς ήταν 3 και 4 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερες από αυτές στο σταθμό μάρτυρα (Ενότητα 5.4). Όμως, παρά το αυξημένο φορτίο σε Ν και Ρ στο ίζημα κοντά στους κλωβούς, οι ιστοί P. oceanica έδειξαν μόνο εμπλουτισμό σε P. Είναι γνωστό ότι η αύξηση της βενθικής βλάστησης στη Μεσόγειο περιορίζεται συνήθως από τον φώσφορο, ιδιαίτερα όταν αυτή καταλαμβάνει ιζήματα πλούσια σε καρβονικά (Duarte et al. 2000). Όντως, η συγκέντρωση του φωσφόρου στο control (κατά μέσο όρο 0.05% DW) ήταν κάτω από το όριο (0.2% DW), γεγονός που φανερώνει περιορισμό από τον φώσφορο (Duarte 1990), υποδηλώνοντας με αυτόν τον τρόπο ότι ο συγκεκριμένος λειμώνας Ρ. oceanica περιοριζόταν από το φώσφορο. Αντιθέτως, η συγκέντρωση του αζώτου στα φύλλα στο σταθμό control (κατά μέσο όρο 1.5 % DW) έδειξε ότι η αύξηση της P. oceanica δεν περιοριζόταν από το άζωτο, καθώς το όριο που καταδεικνύει περιορισμό από το συγκεκριμένο στοιχείο είναι 1.8 % DW (Duarte 1990). Φαίνεται ότι η αυξημένη καθίζηση του φωσφόρου κοντά στους κλωβούς και ο περιορισμός της αύξησης των βλαστών P. oceanica από το ίδιο στοιχείο, όπως φαίνεται από την συγκέντρωση του P στα φύλλα των βλαστών στο σταθμό control, οδήγησαν στην συσσώρευση του Ρ στους ιστούς του φυτού κάτω από τους κλωβούς,

Πίνακας 3.2. Μέση τιμή βιομάζας και ταμιεύματος στοιχείων (g m⁻² \pm STDEV), ετήσιοι ρυθμοί (g m⁻² yr⁻¹ \pm STDEV) και ρυθμοί ανανέωσης (yr⁻¹) για κάθε

μέρος του βλαστού και σταθμό.

Table 3.2. Average biomass and element standing stock (g $m^{-2} \pm STDEV$), annual rates (g $m^{-2} yr^{-1} \pm STDEV$) and turnover (yr⁻¹) for each seagrass module and

station.

	Biomass		С		Ν		Р	
	cages	control	cages	control	cages	control	cages	control
Leaf								
Biomass / Element standing stock	38.046 ± 1.883	166.620 ± 76.562	12.701 ± 0.755	56.413 ± 26.994	0.656 ± 0.178	2.603 ± 1.485	0.030 ± 0.002	0.098 ± 0.039
Production / Element incorporation	100.531 \pm 10.512	295.751 ± 37.403	34.320 ± 4.322	99.660 ± 16.784	2.138 ± 0.659	4.831 <u>+</u> 1.186	0.088 ± 0.009	0.207 ± 0.031
Uptake	-	-	30.772 ± 12.866	103.288 ± 36.667	1.250 ± 1.735	3.869 ± 2.890	0.055 0.048	0.175 ± 0.077
Shedding / Element loss through shedding	67.435 ± 76.357	352.993 ± 333.450	20.630 ± 23.244	116.229 ± 105.029	0.745 <u>+</u> 0.821	2.834 ± 2.101	0.043 ± 0.048	0.153 ± 0.107
Residual loss (grazing and mechanical breakage)	97.992 ± 202.594	20.874 ± 313.819	30.984 ± 63.160	4.534 ± 103.385	1.069 ± 1.917	$0.000 \ \pm \ 0.000$	0.067 ± 0.137	0.003 ± 0.179
Turnover	2.654 ± 0.204	2.049 ± 0.736	2.712 ± 0.261	2.029 ± 0.716	3.243 ± 0.571	2.338 ± 1.073	2.920 ± 0.300	$2.307 \ \pm \ 0.723$
Rhizome Biomass / Element standing stock Production / Element incorporation Production / Element incorporation (horizontal rhizome) Production / Element incorporation (vertical rhizome) Turnover	$\begin{array}{r} 99.361 \pm \ 70.300 \\ 9.514 \\ 5.267 \pm \ 2.521 \\ 4.247 \\ 0.096 \end{array}$	$\begin{array}{r} 255.021 \pm 239.070 \\ 55.470 \\ 27.513 \pm 12.930 \\ 27.957 \\ 0.218 \end{array}$	$\begin{array}{r} 35.870 \pm 24.795 \\ 3.479 \\ 1.926 \pm 0.922 \\ 1.553 \\ 0.097 \end{array}$	$\begin{array}{r} 94.547 \pm 92.083 \\ 20.223 \\ 10.030 \pm 4.714 \\ 10.192 \\ 0.214 \end{array}$	$\begin{array}{r} 1.139 \pm 0.719 \\ 0.115 \\ 0.064 \pm 0.031 \\ 0.051 \\ 0.101 \end{array}$	$\begin{array}{c} 2.325 \pm 2.095 \\ 0.590 \\ 0.293 \pm 0.137 \\ 0.297 \\ 0.254 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.065 \pm 0.044 \\ 0.006 \\ 0.004 \pm 0.002 \\ 0.003 \\ 0.098 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.095 \pm 0.089 \\ 0.023 \\ 0.011 \pm 0.005 \\ 0.012 \\ 0.240 \end{array}$
Root Biomass / Element standing stock Production / Element incorporation	50.714 ± 22.783 12.039	96.468 ± 58.789 25.810	20.117 ± 9.189 4.673	39.328 ± 24.171 10.636	0.514 ± 0.328 0.139	$\begin{array}{r} 0.960 \pm \ 0.596 \\ 0.289 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.023 \pm 0.008 \\ 0.006 \end{array}$	$\begin{array}{r} 0.031 \pm \ 0.016 \\ 0.009 \end{array}$

ως αποτέλεσμα της αυξημένης διαθεσιμότητάς του εξαιτίας της λειτουργίας του ιχθυοτροφείου.

Η λειτουργία του ιχθυοτροφείου επηρέασε τη δομή του λειμώνα, όπως φαίνεται από την μείωση της πυκνότητας των βλαστών κατά 50% καθώς και της υπέργειας και υπόγειας βιομάζας κατά 77% και 57%, αντίστοιχα. Απώλεια έκτασης των λειμώνων P. oceanica λόγω της λειτουργίας ιχθυοτροφείων έχει αναφερθεί και σε άλλες μελέτες [Μινόρκα, Ισπανία (Delgado et al. 1999), Κορσική, Γαλλία και Σαρδηνία, Ιταλία (Pergent et al. 1999), Μούρθια (Ruiz et al. 2001) και Αλικάντε (Diaz-Almela et al. 2008), Ισπανία, Μάλτα (Dimech et al. 2002), Κύπρο και Σικελία, Ιταλία (Holmer et al. 2003, Diaz-Almela et al. 2008) και Ελλάδα (Diaz-Almela et al. 2008)]. Έχει δειχθεί ότι η απώλεια αυτή σχετίζεται με τις αυξημένες εισροές οργανικού υλικού και θρεπτικών από το ιχθυοτροφείο (Pergent-Martini et al. 2006), εισροές οι οποίες επάγουν τις μικροβιακές διαδικασίες, με αποτέλεσμα να αυξάνεται η παραγωγή υδρόθειου (Frederiksen et al. 2007) και η θνησιμότητα των λειμώνων (Diaz-Almela et al. 2008). Ο λόγος της υπέργειας προς την υπόγεια βιομάζα στο σταθμό cages ήταν μικρότερος κατά 50% του αντίστοιχου λόγου στο σταθμό control, υποδεικνύοντας ότι η κατανομή της βιομάζας προς τα υπόγεια τμήματα του βλαστού μειώθηκε κάτω από τους κλωβούς, πιθανότατα λόγω της συσσώρευσης οργανικού υλικού (Pérez et al. 2008) και της αύξησης του υδρόθειου (Kilminster et al. 2008) στο ίζημα. Ενώ το εποχικό πρότυπο της βιομάζας και του ταμιεύματος των στοιχείων των φύλλων στο σταθμό control ήταν το αναμενόμενο, με μέγιστο το καλοκαίρι και ελάγιστο το φθινόπωρο, (Alcoverro et al. 1995), το πρότυπο αυτό διαταράχτηκε κάτω από τους κλωβούς. Εκεί, η βιομάζα των φύλλων έδειξε αμελητέα διακύμανση σε σχέση με την εποχή, ενώ το μέγιστο για το άζωτο και τον φώσφορο παρατηρήθηκε την άνοιξη και το καλοκαίρι, αντίστοιχα. Η συνεχής απελευθέρωση των θρεπτικών από το
ιχθυοτροφείο, η οποία παρέχει σταθερά θρεπτικά στους βλαστούς και ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, όταν η παραγωγή και οι συνακόλουθες εκροές είναι μέγιστες, πιθανόν να μπορεί να αντισταθμίσει τον περιορισμό του φυτού από θρεπτικά (Alcoverro et al. 1997), σε συνεχή αλλά μικρή αφομοίωση και αποθήκευση, όπως φαίνεται από την συσσώρευση του φωσφόρου στους ιστούς των βλαστών κάτω από τους κλωβούς.

Παράλληλα με τη βιομάζα, ο ρυθμός παραγωγής φύλλων σημείωσε μέγιστο και ελάχιστο το καλοκαίρι και το φθινόπωρο, αντίστοιχα, ενώ ήταν κατά μέσο όρο τρεις φορές υψηλότερος στο σταθμό control σε σχέση με αυτόν στο σταθμό cages. Ενίσχυση του ρυθμού αύξησης των φύλλων με την απομάκρυνση από τους κλωβούς έχει αναφερθεί και για άλλους λειμώνες P. oceanica (Pergent et al. 1999, Ruiz et al. 2001). Ο ρυθμός παραγωγής του οριζόντιου ριζώματος έμοιαζε με το πρότυπο αύξησης του κατακόρυφου ριζώματος που μετρήθηκε στη συγκεκριμένη περιοχή (Marba et al. 2006b), όντας πολύ μειωμένος κάτω από τους κλωβούς, όπως έχει ήδη αναφερθεί αλλού (Delgado et al. 1999, Pergent et al. 1999, Cancemi et al. 2003). Παρομοίως, ο ρυθμός παραγωγής των ριζών ήταν σχεδόν διπλάσιος στο σταθμό control από αυτόν στο σταθμό cages. Ο ρυθμός παραγωγής ριζών ίσως να υπερεκτιμήθηκε, καθώς υπολογίστηκε με την ίδια τιμή ετήσιου ρυθμού ανανέωσης και στους δυο σταθμούς, τιμή η οποία προήλθε από υγιείς λειμώνες P. oceanica. Όμως, η παραγωγή ριζών μπορεί να τροποποιήσει λίγο την ολική παραγωγή των βλαστών P. oceanica, καθώς συνήθως αντιστοιχεί σε ένα μικρό ποσοστό (1.6%) της ολικής παραγωγής (Duarte et al. 1998).

Ο μεγαλύτερος ρυθμός ανανέωσης και η μικρότερη διάρκεια ζωής (μέση τιμή 257 d⁻¹ και 526 d⁻¹ στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) των φύλλων κάτω από τους κλωβούς φανερώνουν μικρότερο χρόνο παραμονής των θρεπτικών στα φύλλα

(Hemminga et al. 1999), υποδηλώνοντας ότι τα φυτά θα πρέπει να προσλάβουν αποτελεσματικά θρεπτικά, ώστε να αντεπεξέλθουν στην εκτεταμένη απώλεια. Όμως, ο ρυθμός πρόσληψης των στοιχείων στα φύλλα στο σταθμό cages ήταν μειωμένος κατά το ένα τρίτο, όταν αποτιμήθηκε ανά μονάδα επιφάνειας, αυτού που μετρήθηκε στο σταθμό control. Η αφομοίωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στο σταθμό cages μειώθηκε (Πιν. 3.2) κατά 77%, 75% και 70%, αντίστοιχα, στα φύλλα, κατά 83%, 80% και 72%, αντίστοιχα, στα ριζώματα και κατά 56%, 52% και 34%, αντίστοιχα, στις ρίζες, σε σχέση με τις αντίστοιχες τιμές στο σταθμό control. Η παραπάνω μείωση υποδεικνύει ότι τα οργανικά απόβλητα από το ιχθυοτροφείο επηρέασαν επιβλαβώς την αύξηση και την αφομοίωση των στοιχείων μέσω μιας αλυσιδωτής αντίδρασης (Ralph et al. 2006). Με σκοπό να παράσχει ενέργεια και σκελετούς άνθρακα, στοιχεία απαραίτητα για την αφομοίωση των θρεπτικών στους ιστούς των φυτών μετά από αύξηση των τελευταίων στο περιβάλλον, η φωτοσύνθεση συνήθως επάγεται (Agawin et al. 1996) και τα ταμιεύματα υδατανθράκων συχνά κινητοποιούνται (Invers et al. 2004). Όμως οι εκροές από το ιχθυοτροφείο προκαλούν μείωση της φωτοσυνθετικής ικανότητας (Ruiz et al. 2001) και της συνολικής ποσότητας των αποθεμάτων υδατανθράκων (Delgado et al. 1999) των βλαστών, γεγονός που υποδηλώνει ότι οι συγκεκριμένες πηγές άνθρακα δεν μπορούν να αντισταθμίσουν την αυξημένη ζήτηση σε άνθρακα οδηγώντας τελικά σε μειωμένη αφομοίωση, παρά τη συσσώρευση θρεπτικών στους ιστούς των φυτών.

Οι πηγές θρυμμάτων ήταν 5 φορές μεγαλύτερες στο σταθμό control, όπου 353.0 g m⁻² yr⁻¹ χάθηκαν μέσω της φυλλοβολίας, από ότι στο σταθμό cages, όπου 67.4 g m⁻² yr⁻¹ χάθηκαν. Ο μέγιστος ρυθμός φυλλοβολίας μετρήθηκε το φθινόπωρο, σε συμφωνία με το πρότυπο αύξησης της *P. oceanica* (Cebriàn et al. 1997). Η μάζα και τα στοιχεία που αποβάλλονται υποστηρίζουν σημαντικό μέρος της δευτερογενούς παραγωγής των

θρυμματοφάγων οργανισμών, οι οποίοι αφθονούν συνήθως στους λειμώνες Ρ. oceanica (Pergent et al. 1994, Cebrian & Duarte 2001, Vizzini et al. 2002). Ο ρυθμός φυλλοβολίας και απώλειας άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου μέσω αυτής (Πιν. 3.3) ήταν 5, 6 και 4 φορές, αντίστοιχα, μικρότερος στο σταθμό cages παρά στο σταθμό control. Παρόλα αυτά, το μερίδιο που καταλάμβανε η φυλλοβολία στην παραγωγή των βλαστών στο σταθμό control ήταν ιδιαίτερα υψηλό, υπονοώντας ότι η παραγωγή θα μπορούσε να είχε υποεκτιμηθεί. Η μέθοδος Zieman, αν και αξιόπιστη και συχνά χρησιμοποιούμενη, πιθανόν να οδήγησε σε υποεκτίμηση της παραγωγής, καθώς δεν συνεκτιμά την παραγωγή νέων βλαστών και την απώλεια σεσημασμένων φύλλων λόγω θήρευσης ή/και μηχανικής αποκόλλησής τους κατά το διάστημα της περιόδου σήμανσης. Για το λόγο αυτό, σε περιόδους που η πυκνότητα των βλαστών μειώθηκε μεταξύ διαδοχικών δειγματοληψιών, προσθέσαμε την παραγωγή που είχε αποβληθεί μέσω της φυλλοβολίας στην παραγωγή της αντίστοιχης δειγματοληψίας. Παραστήσαμε γραφικά την επιμήκυνση κάθε ενήλικου φύλλου με την ηλικιακή κλάση του φύλλου σε κάθε δειγματοληψία και σταθμό, με σκοπό την παρογή εξίσωσης γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ επιμήκυνσης και ηλικιακής κλάσης του φύλλου. Βάσει του αριθμού των φύλλων ανά βλαστό και αυτού των φύλλων που χάθηκαν μέσω της φυλλοβολίας σε κάθε δειγματοληψία, υπολογίσαμε την ηλικιακή κλάση κάθε φύλλου που χάθηκε. Χρησιμοποιώντας τους συντελεστές της παλινδρόμησης, μαζί με ένα συντελεστή μετατροπής του μήκους φύλλου σε βάρος, τη μέση πυκνότητα των βλαστών μεταξύ δυο διαδοχικών δειγματοληψιών και το χρόνο, υπολογίσαμε το βάρος και επομένως την παραγωγή κάθε ηλικιακής κλάσης φύλλου που χάθηκε μεταξύ διαδοχικών δειγματοληψιών. Πάρ' όλα αυτά, η παραγωγή που χάθηκε μεταξύ διαδοχικών δειγματοληψιών ήταν μηδαμινή (λιγότερο από 1% της

παραγωγής των φύλλων) σε σχέση με την παραγωγή που μετρήθηκε σε κάθε δειγματοληψία.

Ο ρυθμός αποσύνθεσης ήταν σημαντικά μεγαλύτερος στο σταθμό cages (Ενότητα 2.4). Η αύξηση του θρεπτικού περιεχομένου των ιστών και της διαθεσιμότητας των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό και η συσσώρευση οργανικού υλικού στο ίζημα στο σταθμό cages επιτάχυνε την ανακύκλωση του οργανικού υλικού (Ενότητα 2.4), αλλά η ολική δεξαμενή θρυμμάτων φύλλων ήταν μικρότερη λόγω της μικρότερης παραγωγής και φυλλοβολίας στο σταθμό cages, οδηγώντας σε λιγότερη αποσυντεθείσα μάζα (27% και 31% της μάζας των φύλλων που χάθηκε αποσυντέθηκε στους σταθμούς cages και control, αντίστοιγα, Πιν. 3.2). Παρομοίως, η αποσύνθεση των υπόγειων μερών των βλαστών ήταν λιγότερη στο σταθμό cages, όπου 4.4 και 11.4 g m⁻² yr⁻¹ ριζωμάτων και ριζών, αντίστοιχα, αποσυντέθηκαν, σε σχέση με το σταθμό control, όπου 25.7 και 24.7 g m⁻² yr⁻¹, αντίστοιχα, αποσυντέθηκαν. Αν και η υπόγεια μάζα που αποσυντέθηκε υπολογίστηκε γρησιμοποιώντας τον ρυθμό αποσύνθεσης που προήλθε από άλλες μετρήσεις, θα πρέπει να θεωρηθεί ενδεικτική της πραγματικής τιμής, καθώς η συγκέντρωση των θρεπτικών- που χρησιμοποιήθηκε για να υπολογιστεί η αποσυντεθείσα μάζα- στους υπόγειους ιστούς, έναν από τους κυριότερους παράγοντες που επηρεάζουν το ρυθμό αποσύνθεσης (Enríquez et al. 1993), ήταν παρόμοια και στους δυο σταθμούς. Συνολικά, 31% της παραγωγής των βλαστών αποσυντέθηκε στο σταθμό cages, ποσοστό χαμηλότερο αυτού που καταλάμβανε η αποσύνθεση στο σταθμό control (49% της παραγωγής των βλαστών), ενώ η απώλεια άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου ήταν πέντε, τρεις και δυο φορές μικρότερη στο σταθμό cages, αντίστοιχα. Λιγότερο βάρος θρυμμάτων ανά μονάδα επιφάνειας αναφέρθηκε επίσης για βλαστούς C. nodosa που διαβιούσαν σε περιβάλλον πλούσιο σε θρεπτικά σε σύγκριση με

βλαστούς που εξαπλώνονταν σε περιβάλλον φτωχό σε θρεπτικά λόγω της μικρότερης υπόγειας παραγωγής και της μεγαλύτερης αποσύνθεσης (Pérez et al. 2001).

Η εξαγωγή θρυμμάτων φύλλων και η απώλεια του άνθρακα μέσω αυτής ήταν τριπλάσιες στο σταθμό control σε σχέση με αυτές στο σταθμό cages (Πιν. 3.2), ενώ αυτή του αζώτου και του φωσφόρου διπλάσιες. Μείωση στην εξαγωγή θρυμμάτων με την αύξηση της διαθεσιμότητας των θρεπτικών έχει επίσης δειχθεί σε λειμώνες C. nodosa (Pérez et al. 2001). Όπως γνωρίζομε, η ταχύτερη αποσύνθεση μειώνει την πιθανότητα να εξαχθούν τα θρύμματα με τη δράση των κυμάτων και των ρευμάτων και επομένως οδηγεί σε μικρότερους ρυθμούς εξαγωγής (Pérez et al. 2001). Ενώ η βραδύτερη αποσύνθεση που σημειώθηκε στο σταθμό control επέτρεψε να εξαχθούν περισσότερη από την αποβληθείσα μάζα και τα συνδεδεμένα με αυτή στοιχεία, η ταχύτερη αποσύνθεση στο σταθμό cages μείωσε την πιθανότητα εξαγωγής θρυμμάτων στα γειτονικά οικοσυστήματα. Με βάση την υπόθεση ότι οι υδροδυναμικές συνθήκες, οι οποίες επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την εξαγωγή θρυμμάτων (Pérez et al. 2001), είναι σχετικά ομοιογενείς στην περιοχή μελέτης, η χρήση της ίδιας δημοσιευμένης εκτίμησης για την εξαγωγή θρυμμάτων (ποσοστό εξαγωγής σε σχέση με την ετήσια παραγωγή) και για τους δυο σταθμούς, ελπίζομε ότι δεν μας οδήγησε σε λανθασμένες εκτιμήσεις.

Ένα σημαντικό μέρος (42% και 75% στο σταθμό cages και control, αντίστοιχα, Πιν. 3.2) της παραγωγής των φύλλων που αποβλήθηκαν με τη φυλλοβολία διέφυγαν την αποσύνθεση ή/και την εξαγωγή ως θρύμματα και θάφτηκαν στο ίζημα και στους δυο σταθμούς. Ο μικρότερος ρυθμός ανανέωσης των φύλλων που μετρήθηκε στο σταθμό control σε σχέση με το αντίστοιχο στο σταθμό cages υποδηλώνει ότι ένα μεγαλύτερο μέρος της παραγωγής των φύλλων διέφυγε της θήρευσης και της αποσύνθεσης και θάφτηκε στο ίζημα στον πρώτο και όχι στον τελευταίο σταθμό. Συνολικά, η ταφή

αντιστοιχούσε σε 35% και 60% της παραγωγής των βλαστών στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα. Ομοίως, 39%, 22% και 27% της αφομοίωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, θάφτηκαν στο ίζημα κάτω από τους κλωβούς, ενώ 67%, 40% και 54% της αφομοίωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα μακριά από τους κλωβούς.

Ο ρυθμός εξαγωγής των φύλλων και η απώλεια των στοιχείων μέσω αυτού του μονοπατιού ήταν επίσης αυξημένη, οι οποίοι αντιστοιχούν στην απώλεια μέρους της παραγωγής των φύλλων λόγω θήρευσης ή/και μηγανικής αποκόλλησης φύλλων, ήταν αυξημένοι στο σταθμό cages σε σχέση με αυτούς στο σταθμό control. Η υπερβόσκηση των άκρων των φύλλων έχει θεωρηθεί υπαίτια για την μειωμένη παραγωγή των βλαστών κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας (Ruiz et al. 2001). Το ποσοστό των φύλλων με κομμένα άκρα, το οποίο θεωρείται ενδεικτικό της θηρευτικής πίεσης (Pergent-Martini et al. 2005), ήταν σχεδόν διπλάσιο στο σταθμό cages (49%) από αυτόν στο σταθμό control (25%). Επίσης, η πυκνότητα των αχινών Paracentrotus lividus, οι οποίοι τρέφονται από τα φύλλα και τα επίφυτα της P. oceanica ήταν περισσότερο από διπλάσια στο σταθμό cages από αυτήν στο σταθμό control (50 $\kappa\alpha$ 20 individuals m⁻², $\alpha\nu\tau$ iστοιχα) τον Ιούνιο 2003 (Pérez et al. 2003). Μεγάλη πυκνότητα αχινών κάτω από τους κλωβούς παρατηρήθηκε επίσης κατά τη διάρκεια της παρούσας μελέτης (data not shown). Επιπλέον, οι βλαστοί κάτω από τους κλωβούς είναι περισσότερο ευπαθείς στα έντονα ρεύματα που κυριαρχούν στην περιοχή από αυτούς του σταθμού control λόγω της δομής του κάθε λειμώνα. Κοντύτεροι (11 cm μέσο μήκος κατά τη διάρκεια της μελέτης) και αραιότεροι (145 shoots m^{-2} μέση πυκνότητα κατά τη διάρκεια της μελέτης) βλαστοί κάτω από τους κλωβούς μειώνουν τη δράση των κυμάτων και των ρευμάτων λιγότερο (Koch et al. 2006) από ότι μακρύτεροι (17 cm μέσο μήκος κατά τη διάρκεια της μελέτης) και πυκνότεροι (312 shoots m⁻² μέση πυκνότητα κατά τη διάρκεια της μελέτης) βλαστοί στο σταθμό control. Τα παραπάνω αποτελέσματα υποδηλώνουν ότι η θήρευση και η μηχανική αποκόλληση των φύλλων αποτελούν την κύρια πορεία της παραγωγής φύλλων στο σταθμό cages. Επομένως, φαίνεται ότι η εισροή οργανικών αποβλήτων στο σύστημα θα αντικαταστήσει τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών (bottom-up) με τη θήρευση (top-down) στο ρόλο που η πρώτη έχει ως ρυθμιστικός παράγοντας ελέγχου της κοινότητας των λειμώνων.

Οι εκροές από τους κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας αλλοίωσαν το ισοζύγιο άνθρακα και θρεπτικών στο λειμώνα *P. oceanica* (Πιν. 3.3). Στο σταθμό cages, η ετήσια εισαγωγή και απώλεια (μέσω της φυλλοβολίας) άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου ήταν μικρότερες ενώ η εξαγωγή (μέσω της θήρευσης ή/και της μηχανικής αποκόλλησης των φύλλων) ήταν μεγαλύτερη από τις αντίστοιχες τιμές στο σταθμό control. Ο υπολογισμός του ισοζυγίου μάζας των στοιχείων φανέρωσε ότι ο λειμώνας *P. oceanica* στο σταθμό control παρήγαγε άνθρακα και θρεπτικά επιπλέον της κατανάλωσης και της απώλειας, σε συμφωνία με τα αποτελέσματα που έχουν αναφερθεί από άλλους υγιείς λειμώνες (Gacia et al. 2002). Σε ετήσια βάση, ο λειμώνας *P. oceanica* στο σταθμό control αποθήκευσε 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.05 g P m⁻² yr⁻¹ των υλικών που παρήχθησαν ετησίως (Πιν. 3.3), πέρα από την εξαγωγή και την απώλεια και ως εκ τούτου ήταν μια καθαρή αποθήκη άνθρακα και θρεπτικών. Αντιθέτως, ο υποβαθμισμένος λειμώνας ήταν μια καθαρή πηγή άνθρακα και θρεπτικών, απελευθερώνοντας 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.04 g P m⁻² yr⁻¹, ετησίως.

Τα προαναφερθέντα αποτελέσματα υποδεικνύουν ότι ο υποβαθμισμένος λειμώνας εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από αλλόχθονες εισροές, ώστε να διατηρήσει την ύπαρξή του και να αντισταθμίσει τις εκτεταμένες απώλειες που υφίσταται λόγω του

οργανικού φορτίου από τη λειτουργία του ιχθυοτροφείου. Επομένως, ενώ οι ώριμοι λειμώνες λειτουργούν ως καθαρές αποθήκες αφομοίωσης για το οργανικό υλικό (Cebriàn et al. 2000), αραιοί υποβαθμισμένοι λειμώνες λειτουργούν ως πηγές για τον άνθρακα και τα θρεπτικά.

Πιν. 3.3. Ετήσιο ισοζύγιο (σε g m⁻² yr⁻¹) του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στους υποβαθμισμένους και υγιείς βλαστούς. Το πλεόνασμα της παραγωγής ισούται με την εισαγωγή (μέσω της παραγωγής) πλην της εξαγωγής (μέσω της θήρευσης και τη μηχανικής αποκόλλησης των φύλλων) και της απώλειας (μέσω της φυλλοβολίας).

Table 3.3. Carbon, nitrogen and phosphorus annual budget (g $m^{-2} yr^{-1}$) in impacted and pristine seagrass shoots. Production excess equals import (through production) minus export (through grazing and mechanical breakage of leaves) and loss (through shedding).

		С		Ν		Р	
		cages	control	cages	control	cages	control
Import		38.923	134.147	1.504	4.748	0.067	0.206
Export		30.984	4.534	1.069	0.000	0.067	0.003
Loss		20.630	116.229	0.745	2.834	0.043	0.153
	Litter export	2.124	6.526	0.072	0.171	0.002	0.005
	Decomposition	9.914	52.440	0.389	1.269	0.026	0.051
	Burial	16.715	88.024	0.537	2.269	0.027	0.130
Production excess		-12.692	13.383	-0.310	1.914	-0.043	0.050

Οι υποβαθμισμένοι λειμώνες ανταποκρίνονται στον οργανικό εμπλουτισμό λόγω της λειτουργίας του ιχθυοτροφείου με μειωμένη αύξηση και αποθήκευση και αυξημένη εξαγωγή, καταλήγοντας στην απελευθέρωση άνθρακα και θρεπτικών και στην περαιτέρω αύξηση της διαθεσιμότητας των θρεπτικών στην παράκτια ζώνη. Φαίνεται ότι οι ιχθυοκαλλιέργειες και οι λειμώνες συμμετέχουν σε ένα φαύλο κύκλο, όπου θρεπτικά προσθέτονται συνεχώς στο σύστημα μέχρι ολοκληρωτικής εξαφάνισης του λειμώνα.

Το οργανικό φορτίο από τη λειτουργία του ιχθυοτροφείου τροποποιεί το μέγεθος και την πορεία της παραγωγής και της αφομοίωσης των θρεπτικών στους βλαστούς, καταλήγοντας σε εκτεταμένη απώλεια των λειμώνων των θαλάσσιων φανερόγαμων. Η απώλεια ενός λειμώνα δεν προκαλεί μόνο την απώλεια των αγαθών και των υπηρεσιών που αυτό προσφέρει, όπως είναι η πρωτογενής παραγωγικότητα, η οζυγόνωση της στήλης και του μεσοδιαστηματικού νερού, τα πεδία ωοτοκίας και ωρίμανσης για πολλά είδη ψαριών και μαλάκιων (συμπεριλαμβανομένων ειδών ψαριών εμπορικής σημασίας και σπάνιων ειδών ασπόνδυλων τα οποία χρήζουν προστασίας και διατήρησης) και η σταθεροποίηση των αμμωδών ακτών στην παραλιακή ζώνη (Hemminga & Duarte 2000), αλλά επίσης μεταμορφώνει τους λειμώνες σε πηγές για τον άνθρακα, το άζωτο και το φώσφορο, αλλοιώνοντας το ρόλο κλειδί που αυτοί έχουν ως δεξαμενές στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002).

4. Ανισορροπία στο μεταβολισμό των κοινοτήτων του θαλάσσιου φανερόγαμου *Posidonia oceanica³*.

4.1 ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η επίδραση της επιβάρυνσης σε θρεπτικά από τις εκροές ιχθυοκαλλιεργειών στην εποχική διακύμανση του μεταβολισμού και της ροής του άνθρακα και των θρεπτικών (αζώτου και

³ Δεδομένα από το κεφάλαιο αυτό έχουν υποβληθεί για δημοσίευση: Apostolaki ET, Holmer M, Marbà N, Karakassis I. Metabolic imbalance in Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) communities.

φωσφόρου) διερευνήθηκαν σε μια υποβαθμισμένη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων (Posidonia oceanica) και μια παρακείμενη βενθική κοινότητα και συγκρίθηκαν με το μεταβολισμό και τη ροή που μετρήθηκαν σε αντίστοιχες υγιείς κοινότητες στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος). Οι εκροές από το ιχθυοτροφείο προκάλεσαν αύξηση της απελευθέρωσης του DOC κατά 204%, του DON κατά 1639%, της NH₄ κατά 122% και των NO₃ κατά 26% από την υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων, σε σχέση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα, ενώ μετέτρεψε τη κοινότητα από αποθήκη σε πηγή για τον DOP και τον DIP. Η υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα αποκρίθηκε στην επιβάρυνση σε θρεπτικά με αύξηση της απελευθέρωσης του DOC κατά 208% και του DIP κατά 42%, σε σχέση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα, ενώ λειτούργησε ως πηγή για το DON, την NH₄ τα NO₃ και τον DOP, σε αντίθεση με την υγιή κοινότητα, η οποία λειτούργησε ω_{ζ} αποθήκη για αυτές τις ενώσεις. Η καθαρή παραγωγή (Net community production, NCP), η αναπνοή (respiration, R) και η μεικτή πρωτογενής παραγωγή (gross primary production, GPP) στην υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων ήταν μειωμένη κατά 60%, 34% και 44%, αντίστοιγα, σε σχέση με τις αντίστοιγες τιμές στην υγιή κοινότητα. Ο λόγος GPP: R μειώθηκε κατά 15% στην υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων και κατά 35% στην υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα, σε σχέση με τις τιμές στις αντίστοιχες υγιείς κοινότητες, υποδηλώνοντας απόκλιση από τη μεταβολική ισορροπία και εξάρτηση από αλλόχθονες πηγές λόγω της επιβάρυνσης των κοινοτήτων σε θρεπτικά.

4.2 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι κοινότητες θαλάσσιων φανερόγαμων (δηλ. το σύνολο των φυτικών και ζωικών βενθικών οργανισμών που διαβιούν σε ιζήματα που καλύπτονται από θαλάσσια φανερόγαμα) είναι οικοσυστήματα έντονου μεταβολισμού (Barron et al. 2004), συχνά αυτότροφα (Gattuso et al. 1998). Αντίθετα, οι βενθικές κοινότητες (δηλ. το σύνολο των φυτικών και ζωικών βενθικών οργανισμών που διαβιούν σε ιζήματα γυμνά από

θαλάσσια φανερόγαμα ή μακροφύκη) της υποπαραλιακής ζώνης είναι συνήθως ετερότροφες (Hemminga & Duarte 2000). Έχει υπολογιστεί ότι η καθαρή παραγωγή των κοινοτήτων των θαλάσσιων φανερόγαμων ισούται με 1211 g C m⁻² y⁻¹, ενώ αυτή των βενθικών κοινοτήτων ισούται με -15 g C m⁻² y⁻¹ (Duarte et al. 2005). Η καθαρή παραγωγή ήταν 60 φορές μεγαλύτερη σε μια κοινότητα Posidonia oceanica (Barron et al. 2006), ενώ η μεικτή παραγωγή ήταν 2 φορές υψηλότερη σε μια κοινότητα Cymodocea nodosa (Santos et al. 2004), 5 σε μια κοινότητα Zostera noltii (Santos et al. 2004) και 2 σε μια κοινότητα Halodule wrightii (Stutes et al. 2007) σε σχέση με τις αντίστοιχες τιμές σε παρακείμενες βενθικές κοινότητες. Ως εκ τούτου, έχει παρατηρηθεί εισροή διαλυτού ανόργανου άνθρακα στις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων σε αντίθεση με την εκροή στις γυμνές κοινότητες (Barron et al. 2006). Ο διαλυτός ανόργανος φώσφορος συνήθως προσλαμβάνεται και συνδέεται με οργανικές και ανθρακικές ενώσεις στα ιζήματα των θαλάσσιων φανερόγαμων (Jensen et al. 1998), καθιστώντας τις κοινότητες αυτές αποθήκες για το φώσφορο (Barron & Duarte 2008, Deborde et al. 2008). Αντίθετα, οι βενθικές κοινότητες προσλαμβάνουν συνήθως το στοιχείο αυτό, λειτουργώντας ως πηγές. Το διαλυτό ανόργανο άζωτο παρουσιάζει ιδιαίτερα περίπλοκη δυναμική στις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων και στις βενθικές κοινότητες, όπου η νιτροποίηση, η απονιτροποίηση και η δέσμευση αέριου αζώτου τροποποιούν συνεχώς τις πηγές αζώτου, και είτε προσλαμβάνεται είτε απελευθερώνεται από το ίζημα ως νιτρικά ή αμμωνία (Risgaard-Petersen et al. 1998, Ziegler & Benner 1999b, Barron & Duarte 2008). Oi κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων είναι συνήθως, αλλά όχι πάντα (Santos et al. 2004), καθαρές πηγές για το διαλυτό οργανικό άνθρακα και τα θρεπτικά (Velimirov 1986, Ziegler & Benner 1999a, Santos et al. 2004, Barron & Duarte 2008), ενώ οι παρακείμενες βενθικές κοινότητες ποικίλλουν μεταξύ πηγών και αποθηκών για το διαλυτό οργανικό υλικό.

Η καθαρή παραγωγή στις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων είτε αποθηκεύεται στο ίζημα είτε εξάγεται στα γειτονικά οικοσυστήματα (Duarte & Cebrian 1996) καθιστώντας τα θαλάσσια φανερόγαμα σημαντικούς τροφικούς κρίκους μεταξύ της πελαγικής και βενθικής παράκτιας και ανοιχτής θάλασσας (Duarte et al. 2005) καθώς και παίκτες κλειδιά στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002). Ο ρόλος τους στην ανακύκλωση των θρεπτικών αναμένεται να είναι περισσότερο σημαντικός στις μέρες μας, επειδή το θρεπτικό φορτίο στην παράκτια ζώνη έχει αυξηθεί δραματικά, λόγω της αστικοποίησης και της εντατικοποίησης των αγροτικών δραστηριοτήτων (Nixon 1995), και έχει οδηγήσει σε εκτενή απώλεια των λειμώνων (Κεφάλαιο 1). Είναι αναμενόμενο ότι οι υποβαθμισμένοι λειμώνες δεν θα μπορούν να καλύψουν τις απαιτήσεις τους σε θρεπτικά (Ενότητα 3.4) ή να ανταποκριθούν στη δευτερογενή παραγωγή, με αποτέλεσμα να στραφούν προς την ετεροτροφία (Gacia et al. 2005, Calleja et al. 2006), γεγονός που θα μειώσει τα αγαθά και θα γειροτερεύσει τις υπηρεσίες που αυτοί προσφέρουν (Hemminga & Duarte 2000). Παρόλα αυτά η επίδραση του φορτίου θρεπτικών στην εποχική διακύμανση του μεταβολισμού και της ροής του άνθρακα και των θρεπτικών σε κοινότητες θαλάσσιων φανερόγαμων, σε σύγκριση με αυτή σε βενθικές κοινότητες δεν έχει ποτέ διερευνηθεί.

Ο σκοπός του συγκεκριμένου κεφαλαίου είναι η μελέτη του μεταβολισμού σε μια κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων και σε μια παρακείμενη βενθική κοινότητα σε σχέση με το θρεπτικό φορτίο των κοινοτήτων. Για το λόγο αυτό, μελετήθηκε μια κοινότητα *Posidonia oceanica*, η οποία έχει υποβαθμιστεί από τις εκροές ενός ιχθυοτροφείου (Ενότητα 3.4), και μια υγιής κοινότητα *P. oceanica*, χρησιμοποιώντας

επωάσεις *in situ*. Αναφέρεται η εποχική διακύμανση της καθαρής παραγωγής, της αναπνοής, της μεικτής παραγωγής και της ροής του διαλυτού ανόργανου και οργανικού άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στην υποβαθμισμένη και την υγιή κοινότητα. Συγκρίνεται ο μεταβολισμός και η ροή άνθρακα και θρεπτικών στην υποβαθμισμένη και την υγιή κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων με τις αντίστοιχες τιμές σε παρακείμενες υποβαθμισμένες και υγιείς βενθικές κοινότητες. Τέλος, αναφέρεται το ετήσιο ισοζύγιο του μεταβολισμού, του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στις υποβαθμισμένες και τις υγιείς κοινότητες.

4.3 ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Μελετήθηκαν μια κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων *Posidonia oceanica* (impacted vegetated community) και μια παρακείμενη βενθική κοινότητα (impacted unvegetated community), υποβαθμισμένες και οι δυο από τις εκροές ενός ιχθυοτροφείου. Επίσης, μελετήθηκε μια υγιής κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων *P. oceanica* (pristine vegetated community) και μια υγιής βενθική (pristine unvegetated community) και μια υγιής βενθική (pristine unvegetated community) κοινότητα. Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν στο Σούνιο Αττικής, σε διμηνιαία βάση για ένα έτος (δηλ. 7 δειγματοληψίες, από τον Απρίλιο 2006 ως τον Απρίλιο 2007). Περισσότερες πληροφορίες για την περιοχή δειγματοληψίας και τα χαρακτηριστικά του ιχθυοτροφείου έχουν αναφερθεί στην Ενότητα 2.3.

Ο μεταβολισμός της κάθε κοινότητας μελετήθηκε χρησιμοποιώντας in situ βενθικούς θαλάμους, οι οποίοι ποντίστηκαν από δύτες (τρεις επαναλήψεις). Τον κάθε θάλαμο αποτελούσαν ένας κύλινδρος PVC, ο οποίος εισχωρούσε περίπου 20 cm εντός του ιζήματος, μια πλαστική σακούλα πολυαιθυλενίου αδιαπέραστη από αέρια (Hansen et al. 2000) και μια θύρα δειγματοληψίας για τη συλλογή δειγμάτων νερού. Δείγματα νερού συλλέγονταν το πρωί αμέσως μετά την πόντιση του θαλάμου (πρώτο δείγμα),

λίγο πριν από το ηλιοβασίλεμα (δεύτερο δείγμα) και αμέσως μετά την ανατολή του ηλίου της επόμενης ημέρας (τρίτο δείγμα), με τη χρήση σύριγγας 100-ml προπλυμένης με οξύ. Τα δείγματα νερού επεξεργάστηκαν όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.3. Προκειμένου να υπολογιστεί ο όγκος κάθε θαλάμου, 5ml πυκνού διαλύματος φωσφορικού άλατος (0.25M KH₂PO₄) προστέθηκαν σε κάθε θάλαμο στο τέλος κάθε πειράματος και αφέθηκαν να αναμειχθούν για 5 min. Ακολούθως, συλλέχθηκε το τελικό δείγμα νερού, το οποίο χρησιμοποιήθηκε για τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης του διαλυτού ανόργανου φωσφόρου. Ο όγκος υπολογίστηκε ως η διαφορά στη συγκέντρωση των φωσφόρου μεταξύ του πυκνού διαλύματος και του τελικού δείγματος νερού και ήταν κατά μέσο όρο 5 l.

Στο εργαστήριο, τα δείγματα νερού χρησιμοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης του διαλυτού οξυγόνου, του διαλυτού ανόργανου αζώτου [DIN, ως νιτρικά (NO₃) και αμμωνία (NH₄)] και φωσφόρου (DIP), σύμφωνα με τη μεθοδολογία που παρατίθεται στην Ενότητα 2.3. Επίσης, τα δείγματα χρησιμοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό του διοξειδίου του άνθρακα (DIC) (Hall & Aller 1992), του διαλυτού οργανικού άνθρακα (DOC) (Sugimura & Suzuki 1988) και του ολικού διαλυτού αζώτου (TDN) και φωσφόρου (TDP) (Raimbault et al. 1999). Το διαλυτό οργανικό άζωτο (DON) και ο φώσφορος (DOP) υπολογίστηκαν από τη διαφορά μεταξύ των TDN και DIN και μεταξύ των TDP και DIP, αντίστοιχα.

Η καθαρή παραγωγή (Net community production NCP, mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στην συγκέντρωση του οξυγόνου μεταξύ του δεύτερου και του πρώτου δείγματος, διαιρούμενη με τη διάρκεια της επώασης (σε h), και διορθώθηκε για το συνολικό μήκος της ημέρας. Η αναπνοή (Respiration R, mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στην συγκέντρωση του οξυγόνου μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, διαιρούμενη με τη διάρκεια της επώασης (σε h), και

διορθώθηκε για 24 h. Η μεικτή παραγωγή (Gross primary production GPP, mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε αθροίζοντας τις NCP και R. Οι μονάδες οξυγόνου μετατράπηκαν σε μονάδες άνθρακα με υποθετικό συντελεστή φωτοσύνθεσης και αναπνοής 1.2 και 1.1, αντίστοιχα (Oviatt et al. 1986). Η ροή του DIC στο φως και το σκοτάδι (mmol m⁻² h⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στη συγκέντρωση μεταξύ του δεύτερου και του πρώτου και μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, αντίστοιχα, διαιρούμενη με την διάρκεια της αντίστοιχης επώασης (σε h). Η ημερήσια ροή του άνθρακα και των θρεπτικών (mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στη συγκέντρωση μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, αντίστοιχα, διαιρούμενη μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, αντίστοιχα, διαιρούμενη μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, διαιρομένη τη διάρκεια της βλαστών (mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στη συγκέντρωση μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, διαιρούμενη με τη διάρκεια της βλαστών (mmol m⁻² d⁻¹) υπολογίστηκε από τη διαφορά στη συγκέντρωση μεταξύ του τρίτου και του δεύτερου δείγματος, διαιρούμενη με τη διάρκεια της επώασης (σε h) και διορθωμένη για 24 ώρες. Οι εκτιμήσεις της πυκνότητας των βλαστών (shoot m⁻²) προήλθαν από την Ενότητα 3.4.

Οι διαφορές στον μεταβολισμό της κοινότητας και τις ροές του άνθρακα και των θρεπτικών σε σχέση με το θρεπτικό φορτίο, το είδος της κοινότητας και την εποχή εξετάστηκαν με 3-way Ανάλυση Διασποράς (ANOVA). Στην περίπτωση στατιστικά σημαντικών διαφορών (p < 0.05) μεταξύ των εποχών, το Tukey's post hoc test χρησιμοποιήθηκε για να δείξει ποιες εποχές ήταν διαφορετικές μεταξύ τους όσον αφορά στο μεταβολισμό και τις ροές των στοιχείων. Γραμμική παλινδρόμηση χρησιμοποιήθηκε για να δείξει πιθανή συσχέτιση της καθαρής παραγωγής, της αναπνοής και της μεικτής παραγωγής με την πυκνότητα των βλαστών σε κάθε εποχή.

4.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Η συγκέντρωση του διαλυμένου οξυγόνου στη στήλη του νερού κυμάνθηκε ανάλογα με τη εποχή μεταξύ 221 και 256 μΜ και μεταξύ 213 και 262 μΜ στις υποβαθμισμένες και τις υγιείς κοινότητες, αντίστοιχα (Πιν. 4.1). Ο διαλυτός ανόργανος άνθρακας ήταν κατά μέσο όρο 2360 και 2364 μΜ, ενώ ο διαλυτός οργανικός άνθρακας ήταν 90 μΜ

και 95 μΜ, στις υποβαθμισμένες και υγιείς κοινότητες, αντίστοιχα. Το ολικό διαλυτό άζωτο ήταν κατά μέσο όρο 8.02 και 11.10 και ο φώσφορος 0.28 και 0.28 μΜ, στις υποβαθμισμένες και υγιείς κοινότητες, αντίστοιχα. Το διαλυτό οργανικό άζωτο ήταν ίσο, κατά μέσο όρο, με 6 και 8 μΜ και ο φώσφορος με 0.09 και 0.07 μΜ, στις υποβαθμισμένες και υγιείς κοινότητες, αντίστοιχα. Η μέση τιμή του διαλυτού ανόργανου αζώτου ήταν 0.81 και 0.79 μΜ ως NO₃ και 0.99 και 1.13 μΜ ως NH₄, και αυτή του φωσφόρου 0.23 και 0.28 μΜ, στις υποβαθμισμένες και υγιείς κοινότητες, αντίστοιχα (Πιν. 4.1).

Η καθαρή παραγωγή, η αναπνοή και η μεικτή παραγωγή διέφεραν σημαντικά με το θρεπτικό φορτίο, το είδος της κοινότητας και την εποχή (Πιν. 4.2). Η NCP αυξήθηκε σημαντικά κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού ενώ μειώθηκε κατά το φθινόπωρο και το χειμώνα (Πιν. 4.2). Η NCP της υγιούς φυτικής κοινότητας, η οποία κυμάνθηκε μεταξύ 22 και 53 mmol C m⁻² d⁻¹ (Πιν. 4.3), ήταν υψηλότερη καθόλη τη διάρκεια της μελέτης από αυτήν της υποβαθμισμένης κοινότητας (Εικ. 4.1), της οποίας η τιμή κυμάνθηκε μεταξύ 0.4 και 25 mmol C m⁻² d⁻¹. Η NCP της υγιούς βενθικής κοινότητας ήταν επίσης αυξημένη σε σχέση με την αντίστοιχη υποβαθμισμένη κοινότητα (Εικ. 4.1).

Πίνακας 4.1. Αρχικές συγκεντρώσεις στη στήλη του νερού (σε μM ± STDEV) του διαλυτού οξυγόνου, του διαλυτού οργανικού και ανόργανου άνθρακα και του ολικού, οργανικού και ανόργανου διαλυτού αζώτου και φωσφόρου, στις υποβαθμισμένες και τις υγιείς κοινότητες.

Table 4.1. Initial concentrations in the water column (in $\mu M \pm STDEV$) of dissolved oxygen, dissolved organic and inorganic carbon and total, organic and

inorganic dissolved nitrogen and phosphorus in impacted and pristine communities, at each sampling point.

		April 2006	June 2006	August 2006	October 2006	December 2006	February 2007	April 2007
impacted	DO	-	235.50 ± 10.12	220.75 ± 30.63	232.96 ± 6.88	248.83 ± 1.37	256.21 ± 6.18	253.79 ± 4.12
communities	DIC	2428.82 ± 42.96	2560.68 ± 27.25	2233.12 ± 20.24	2520.53 ± 49.76	2075.33 ± 78.68	2399.79 ± 31.99	2297.97 ± 49.72
	DOC	82.25 ± 2.60	96.67 ± 4.73	95.35 ± 4.94	88.85 ± 4.06	82.18 ± 6.22	78.99 ± 11.55	104.21 ± 6.81
	TDN	8.28 ± 0.28	5.47 ± 0.72	8.54 ± 4.65	9.15 ± 1.87	7.21 ± 4.31	5.94 ± 2.98	11.59 ± 4.54
	DON	5.68 ± 1.31	3.21 ± 0.95	5.92 ± 4.90	6.81 ± 1.88	5.77 ± 4.36	4.26 ± 3.29	7.21 ± 5.15
	NO3	2.29 ± 1.09	1.57 ± 0.41	0.41 ± 0.12	0.31 ± 0.28	0.41 ± 0.14	0.60 ± 0.46	0.06 ± 0.09
	NH4	0.30 ± 0.19	0.72 ± 0.23	2.22 ± 0.56	2.03 ± 0.61	1.03 ± 0.34	0.55 ± 0.18	0.09 ± 0.02
	TDP	0.38 ± 0.02	0.13 ± 0.04	0.33 ± 0.02	0.29 ± 0.08	0.20 ± 0.05	0.25 ± 0.28	0.41 ± 0.18
	DOP	0.32 ± 0.04	0.00 ± 0.01	0.11 ± 0.02	0.00 ± 0.01	0.07 ± 0.05	0.11 ± 0.25	0.01 ± 0.01
	DIP	0.06 ± 0.04	0.24 ± 0.09	0.23 ± 0.00	0.36 ± 0.14	0.13 ± 0.03	0.18 ± 0.04	0.40 ± 0.21
pristine	DO	-	242.00 ± 14.20	213.13 ± 13.74	239.33 ± 6.94	261.63 ± 36.02	243.96 ± 9.37	256.79 ± 11.07
communities	DIC	2499.26 ± 74.73	2553.59 ± 30.69	2300.22 ± 47.30	2512.86 ± 46.13	2130.81 ± 111.85	2314.47 ± 59.06	2238.21 ± 41.34
	DOC	83.73 ± 2.20	108.67 ± 14.67	98.42 ± 2.16	77.78 ± 2.66	86.75 ± 9.72	115.33 ± 38.45	97.19 ± 19.24
	TDN	10.90 ± 2.99	14.79 ± 7.68	8.76 ± 3.68	14.47 ± 1.90	8.22 ± 3.81	7.90 ± 2.61	12.65 ± 4.52
	DON	8.51 ± 2.33	11.63 ± 7.95	6.22 ± 4.01	12.50 ± 1.70	6.63 ± 3.82	3.56 ± 3.01	6.76 ± 1.63
	NO3	2.46 ± 0.53	0.82 ± 0.32	0.52 ± 0.43	0.57 ± 0.29	0.26 ± 0.20	0.60 ± 0.00	0.28 ± 0.29
	NH4	0.35 ± 0.15	2.35 ± 1.24	1.82 ± 0.51	1.40 ± 0.54	1.34 ± 0.41	0.56 ± 0.11	0.11 ± 0.03
	TDP	0.40 ± 0.10	0.44 ± 0.20	0.25 ± 0.18	0.22 ± 0.02	0.26 ± 0.07	0.11 ± 0.01	0.30 ± 0.19
	DOP	0.24 ± 0.09	0.01 ± 0.02	0.06 ± 0.16	0.10 ± 0.02	0.00 ± 0.00	0.02 ± 0.02	0.05 ± 0.04
	DIP	0.16 ± 0.19	0.64 ± 0.45	0.23 ± 0.00	0.12 ± 0.03	0.46 ± 0.09	0.11 ± 0.04	0.25 ± 0.16
1								



Εικ. 4.1. Καθαρή παραγωγή (NCP), αναπνοή (R) και μεικτή παραγωγή (GPP) (σε mmol m⁻² d⁻¹) στην υποβαθμισμένη και την υγιή κοινότητα των θαλάσσιων φανερογάμων και τη βενθική κοινότητα, σε κάθε δειγματοληψία.

Fig. 4.1. Net community production (NCP), respiration (R) and gross primary production (GPP) (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities at each sampling point.

Πίνακας 4.2. Αποτελέσματα ANOVA για τον μεταβολισμό και τη ροή των στοιχείων, μεταξύ των υποβαθμισμένων και υγιών κοινοτήτων των θαλάσσιων φανερόγαμων και των βενθικών κοινοτήτων κατά τη διάρκεια των εποχών. Αποτελέσματα Tukey's post hoc test μόνο για τις παραμέτρους που σημείωσαν στατιστικά σημαντικές διαφορές με το χρόνο.

 Table 4.2. ANOVA results for community metabolism and carbon and nutrient fluxes,

 between impacted and pristine vegetated and unvegetated communities during seasons.

 Tukey's post hoc analysis results are shown only for ANOVA tests where time was found to

 induce significant differences in parameters studied.

	Nutrient loading	Community type	Time
NCP R GPP TDN TDP DOC DON DOP NO ₃ NH₄	< 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.005 ns < 0.001 ns ns < 0.001	< 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.05 ns < 0.001 ns ns < 0.001 ns s	< 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 < 0.001 ns
DIP	< 0.001	ns	< 0.001

	Apr 06	Jun 06	Aug 06	Oct 06	Dec 06	Feb 07	Apr 07
Apr 06 Jun 06	DOP						
Aug 06	NO ₃ , DIP	DIC, DOP, DIP					
Oct 06	DOP, NO ₃ DIP	, NCP, R, GPP, DIP	NCP, R, GPP, DOP				
Dec 06	DIC, DOP	r, gpp, Dic	r, gpp, Dip	DIC, DIP			
Feb 07	DIC, DOC, DOP	r, gpp, DIC, DOC, DIP	R, DOC	NCP, DIC, DOC, NO ₃			
Apr 07	DOP	DIP	DOC	GPP, DOC	GPP		

Η R της υγιούς κοινότητας θαλάσσιων φανερόγαμων και της υγιούς βενθικής κοινότητας ήταν κατά μέσο όρο 1.5 φορά μεγαλύτερη κατά τη διάρκεια της μελέτης, σε σύγκριση με αυτήν στις αντίστοιχες υποβαθμισμένες κοινότητες (Εικ. 4.1), και στατιστικά αυξημένη κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού (Πιν. 4.2). Η GPP της υγιούς φυτικής κοινότητας παρουσίασε μέγιστο τον Ιούνιο και τον Αύγουστο 2006 (Πιν. 4.2) και ήταν 2 φορές μεγαλύτερη από αυτήν της αντίστοιχης υποβαθμισμένης κοινότητας (Εικ. 4.1). Η GPP της βενθικής κοινότητας κυμάνθηκε σε χαμηλότερες τιμές και ήταν κατά μέσο όρο 17 mmol C m⁻² d⁻¹ στην υποβαθμισμένη και 40 mmol C m⁻² d⁻¹ στην υγιή κοινότητα.

Η γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ NCP, R και GPP και πυκνότητας των βλαστών στην κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων έδειξε ότι ο μεταβολισμός της κοινότητας σχετίστηκε θετικά με τον αριθμό των βλαστών (Εικ. 4.2).

Η ροή του διαλυτού ανόργανου άνθρακα έδειξε όμοιο πρότυπο μεταξύ των κοινοτήτων, καθώς σημειώθηκε πρόσληψη στο φως και απελευθέρωση στο σκοτάδι, ανεξάρτητα από το θρεπτικό φορτίο της κοινότητας (Εικ. 4.3). Σε ετήσια κλίμακα, οι υποβαθμισμένες κοινότητες παρουσίασαν πρόσληψη DIC ενώ οι υγιείς κοινότητες παρουσίασαν απελευθέρωση DIC (Εικ. 4.3, Πιν. 4.3). Ο DIC παρουσίασε σημαντική διαφορά με το θρεπτικό φορτίο και την εποχή, σημειώνοντας πρόσληψη κυρίως το καλοκαίρι και το φθινόπωρο και απελευθέρωση το χειμώνα (Πιν. 4.2).



Εικ. 4.2. Συσχέτιση της καθαρής παραγωγής (NCP), της αναπνοής (R) και της μεικτής παραγωγής (GPP) (σε mmol m⁻² d⁻¹) με την πυκνότητα των βλαστών (σε shoots m⁻²). Δίνεται η τάση (trendline) της γραμμικής παλινδρόμησης για τις κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων.

Fig. 4.2. Relationship between net community production (NCP), respiration (R) and gross primary production (GPP) (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) and shoot density (in shoots m^{-2}). Solid lines represent the fitted linear regression for vegetated communities.



Εικ. 4.3. Ροή διαλυτού ανόργανου άνθρακα (DIC) στο φως και το σκοτάδι (σε mmol m⁻² h⁻¹) στις υπό μελέτη κοινότητες, σε κάθε δειγματοληψία. Δίνεται επίσης η καθαρή ροή DIC (σε mmol m⁻² d⁻¹) στα αντίστοιχα χρονικά διαστήματα. Οι θετικές τιμές δηλώνουν απελευθέρωση και οι αρνητικές πρόσληψη του C από τις κοινότητες (imp: impacted, pri: pristine. Η διακεκομμένη γραμμή αντιπροσωπεύει τον δευτερεύοντα άξονα των x).

Fig. 4.3. Dissolved inorganic (DIC) carbon flux during light and dark (in mmol $m^{-2} h^{-1}$) in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities at each sampling point. Net DIC fluxes (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) in corresponding time points are also given. Positive values indicate C release and negative ones uptake by the communities (imp: impacted, pri: pristine. Dashed line represents the secondary x axis).

Σε ετήσια βάση, η επιβάρυνση των κοινοτήτων σε θρεπτικά είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση της απελευθέρωσης του DOC κατά 204% από την κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων και κατά 208% από τη βενθική κοινότητα, σε σύγκριση με τις αντίστοιχες υγιείς κοινότητες (Εικ. 4.4, Πιν. 4.3). Ο DOC διέφερε σημαντικά με το είδος της κοινότητας και την εποχή, οπότε απελευθερωνόταν κυρίως κατά το καλοκαίρι και το φθινόπωρο και προσλαμβανόταν το χειμώνα (Πιν. 4.2).



Εικ. 4.4. Καθαρή ροή διαλυτού οργανικού (DOC) άνθρακα (σε mmol m⁻² d⁻¹) στις υπό μελέτη κοινότητες, σε κάθε δειγματοληψία. Οι θετικές τιμές δηλώνουν απελευθέρωση και οι αρνητικές πρόσληψη του C από τις κοινότητες (imp: impacted, pri: pristine).

Fig. 4.4. Net dissolved organic carbon (DOC) flux (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities at each sampling point. Positive values indicate C release and negative ones uptake by the communities (imp: impacted, pri: pristine).

Η υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων παρουσίασε αύξηση της απελευθέρωσης TDN κατά 93%, του DON κατά 1639%, της NH₄ κατά 122% και των NO₃ κατά 26% ετησίως, σε σχέση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα (Πιν. 4.3). Σε ετήσια βάση, η επιβάρυνση της βενθικής κοινότητας σε θρεπτικά είχε ως αποτέλεσμα **Πίνακας 4.3.** Ελάχιστη, μέγιστη και μέση τιμή (± STDEV) της καθαρής παραγωγής, της αναπνοής, της μεικτής παραγωγής, του διαλυτού ανόργανου και οργανικού άνθρακα και του ολικού, οργανικού και ανόργανου αζώτου και φωσφόρου (σε mmol m⁻² d⁻¹), στις υπό μελέτη κοινότητες.

Table 4.3. Minimum, maximum and average (\pm STDEV) of net community production, respiration, gross primary production, dissolved inorganic and organic carbon and total, organic and inorganic dissolved nitrogen and phosphorus (in mmol m⁻² d⁻¹), in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities.

		Vegetated community		Unvegetated community		
		impacted	pristine	impacted	pristine	
		0.050	00 500	40.070	0.504	
	Min	0.352	22.532	-10.372	-2.584	
	Max	25.240	53.211	4.480	16.375	
	Mean ± STDEV	13.226 ± 10.266	32.803 ± 11.450	-0.891 ± 5.419	3.475 ± 6.784	
R (mmol C m⁻² d⁻¹)	Min	9.579	28.107	1.702	2.289	
	Max	51.725	117.306	16.484	24.472	
	Mean ± STDEV	37.946 ± 16.472	57.860 ± 31.606	8.212 ± 5.690	9.168 ± 9.242	
GPP (mmol C m ⁻² d ⁻¹)	Min	12.216	58.748	-5.685	1.142	
	Max	76.965	176.712	17.893	40.847	
	Mean ± STDEV	51.172 ± 25.744	91.696 ± 43.583	7.321 ± 9.907	12.643 ± 14.952	
DIC (mmol C m ⁻² d ⁻¹)	Min	-41.206	-38.743	-62.234	-49.364	
	Max	-0.815	54.232	9.851	115.240	
	Mean ± STDEV	-21.163 ± 14.546	5.047 ± 35.835	-27.675 ± 33.667	8.655 ± 65.599	
DOC (mmol C m ⁻² d ⁻¹)	Min	1.169	-17.371	-2.932	-3.395	
	Max	15.438	12.553	5.323	5.558	
	Mean ± STDEV	5.869 ± 5.553	2.275 ± 10.288	1.966 ± 3.212	0.638 ± 2.886	
TDN (mmol N m ⁻² d ⁻¹)	Min	-0.231	-1.167	-0.183	-1.533	
	Max	5.092	4.239	1.968	1.286	
	Mean ± STDEV	1.475 ± 2.082	0.107 ± 2.085	0.752 ± 0.824	-0.493 ± 1.077	
DON (mmol N m ⁻² d ⁻¹)	Min	-0.758	-2.008	-0.278	-1.518	
	Max	5.192	4.023	1.152	1.663	
	Mean ± STDEV	1.143 ± 2.286	0.066 ± 2.097	0.709 ± 0.576	-0.187 ± 1.229	
NO ₃ (mmol N m ⁻² d ⁻¹)	Min	-0.238	-0.138	-0.195	-0.172	
	Max	0.742	0.283	0.190	0.039	
	Mean ± STDEV	0.027 ± 0.358	0.022 ± 0.155	0.001 ± 0.143	-0.082 ± 0.070	
NH₄ (mmol N m⁻² d⁻¹)	Min	0.007	-0.075	-0.012	-0.416	
	Max	0.499	0.714	0.941	0.066	
	Mean ± STDEV	0.224 ± 0.200	0.101 ± 0.305	0.235 ± 0.365	-0.097 ± 0.178	
TDP (mmol P m ⁻² d ⁻¹)	Min	-0.029	-0.093	0.010	-0.066	
	Max	0.105	0.084	0.047	0.119	
	Mean ± STDEV	0.061 ± 0.061	-0.002 ± 0.058	0.027 ± 0.019	0.015 ± 0.077	
DOP (mmol P m ⁻² d ⁻¹)	Min	-0.030	-0.023	-0.025	-0.037	
	Max	0.044	0.007	0.043	0.019	
0 4	Mean ± STDEV	0.008 ± 0.032	-0.001 ± 0.011	0.006 ± 0.028	-0.006 ± 0.018	
DIP (mmol P m ⁻² d ⁻¹)	Min	0.031	-0.227	-0.013	-0.067	
	Max	0.100	0.115	0.112	0.113	
	Mean ± S IDEV	0.055 ± 0.031	-0.019 ± 0.118	0.036 ± 0.055	0.025 ± 0.066	



Εικ. 4.5. Καθαρή ροή ολικού (TDN), οργανικού (DON) και ανόργανου (NO₃ and NH₄) διαλυτού αζώτου (σε mmol m⁻² d⁻¹) στις υπό μελέτη κοινότητες, σε κάθε δειγματοληψία. Οι θετικές τιμές δηλώνουν απελευθέρωση και οι αρνητικές πρόσληψη του N από τις κοινότητες (imp: impacted, pri: pristine).

Fig. 4.5. Net total (TDN), organic (DON) and inorganic (NO₃ and NH₄) dissolved nitrogen flux (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities at each sampling point. Positive values indicate N release and negative ones uptake by the communities (imp: impacted, pri: pristine).

την απελευθέρωση TDN, DON, NH₄, και NO₃, σε αντίθεση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα, η οποία προσέλαβε TDN, DON, NH₄, και NO₃ (Εικ. 4.5, Πιν. 4.3). Το TDN διέφερε σημαντικά ανάλογα με το θρεπτικό φορτίο, το είδος της κοινότητας και την εποχή, εμφανίζοντας υψηλότερες τιμές το καλοκαίρι. Το DON διέφερε ανάλογα με το θρεπτικό φορτίο και την εποχή, σημειώνοντας ομοίως υψηλότερες τιμές το καλοκαίρι. Τα NO₃ διέφεραν ανάλογα με το είδος της κοινότητας και την εποχή, δείχνοντας μέγιστη απελευθέρωση το φθινόπωρο και πρόσληψη την άνοιξη, ενώ η NH₄ ανάλογα με το θρεπτικό φορτίο (Πιν. 4.2).

Οι εκρόες από το ιχθυοτροφείο προκάλεσαν την απελευθέρωση του φωσφόρου με τη μορφή του TDP, DOP και DIP από την υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων, σε αντίθεση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα, η οποία παρουσίασε πρόσληψη των ενώσεων αυτών, ετησίως (Εικ. 4.6, Πιν. 4.3). Η υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα αποκρίθηκε στην επιβάρυνση σε θρεπτικά με αύξηση της απελευθέρωσης του TDP κατά 79% και του DIP κατά 42%, σε σχέση με την αντίστοιχη υγιή κοινότητα, και λειτούργησε ως πηγή για τον DOP, σε αντίθεση με την υγιή κοινότητα, η οποία λειτούργησε ως αποθήκη για αυτήν την ένωση (Εικ. 4.6, Πιν. 4.3). Ο TDP και DIP διέφεραν σημαντικά ανάλογα με το θρεπτικό φορτίο (Πιν. 4.2). Όλες οι ενώσεις του φωσφόρου (TDP, DOP και DIP) διέφεραν επίσης σημαντικά ανάλογα με την εποχή, σημειώνοντας απελευθέρωση κυρίως το καλοκαίρι και πρόσληψη το χειμώνα (Πιν. 4.2).



Εικ. 4.6. Καθαρή ροή ολικού (TDP), οργανικού (DOP) και ανόργανου (DIP) διαλυτού φωσφόρου (σε mmol m⁻² d⁻¹) στις υπό μελέτη κοινότητες, σε κάθε δειγματοληψία. Οι θετικές τιμές δηλώνουν απελευθέρωση και οι αρνητικές πρόσληψη του P από τις κοινότητες (imp: impacted, pri: pristine).

Fig. 4.6. Net total (TDP), organic (DOP) and inorganic (DIP) dissolved phosphorus flux (in mmol $m^{-2} d^{-1}$) in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities at each sampling point. Positive values indicate P release and negative ones uptake by the communities (imp: impacted, pri: pristine).

4.5 ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η εποχική διακύμανση στον μεταβολισμό της κοινότητας και τη ροή του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου διέφεραν σημαντικά μεταξύ των κοινοτήτων, σε

σχέση με την παρουσία/ απουσία των θαλάσσιων φανερόγαμων και το θρεπτικό φορτίο. Ο μεταβολισμός της υγιούς κοινότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων έδειξε το αναμενόμενο εποχικό πρότυπο με μέγιστο το καλοκαίρι και ελάχιστο το φθινόπωρο (Alcoverro et al. 1995). Η καθαρή παραγωγή της κοινότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων ήταν σημαντικά (Πιν. 4.2) αυξημένη κατά 9 φορές, η αναπνοή κατά 6 φορές και η μεικτή παραγωγή κατά 7 φορές, σε σχέση με τις αντίστοιχες τιμές στην υγιή βενθική κοινότητα (Πιν. 4.4). Ομοίως, οι Barron et al. (2006) δήλωσαν 60, 15 και 18 φορές υψηλότερες NCP, R και GPP, αντίστοιγα, σε ένα λειμώνα P. oceanica σε σχέση με τις τιμές που βρέθηκαν σε παρακείμενη βενθική κοινότητα. Οι κοινότητες των θαλάσσιων φανερόγαμων επιδεικνύουν έντονο μεταβολισμό (Barron et al. 2004), λόγω της υψηλής παραγωγής (Duarte & Cebrian 1996, Duarte & Chiscano 1999), η οποία ενισχύεται αφενός από τις πλούσιες κοινότητες επιφύτων και μακροφυκών που σχηματίζονται στα συγκεκριμένα ενδιαιτήματα, και αφετέρου λόγω της υψηλής αναπνοής, η οποία προκαλείται από τις αυξημένες οργανικές εισροές στα ιζήματα και την απελευθέρωση οργανικού υλικού και οξυγόνου από τη ριζόσφαιρα (Hemminga & Duarte 2000).

Το θρεπτικό φορτίο από τις εκροές του ιχθυοτροφείου μείωσε την καθαρή παραγωγή κατά 60% στην κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων. Στροφή προς την ετεροτροφία παρατηρήθηκε στην υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα, όπου η NCP μειώθηκε κατά 126% σε σχέση με αυτήν της αντίστοιχης υγιούς κοινότητας (Πιν. 4.4). Παρομοίως, η NCP μειώθηκε σχεδόν κατά 58%, λόγω οργανικών εισροών, σε ένα υποβαθμισμένο λειμώνα *P. oceanica*, στη Μαγιόρκα Ισπανίας, σε σχέση με αυτήν ενός υγιούς λειμώνα, ενώ η NCP της παρακείμενης υποβαθμισμένης βενθικής κοινότητας (Holmer et al. 2004). Το θρεπτικό φορτίο δεν οδήγησε σε αλλαγή του οικοσυστήματος στην

κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων, αλλά μείωσε σημαντικά την παραγωγή του λειμώνα, καθιστώντας τη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων ανεπαρκή ως προς την υποστήριξη των απαιτήσεων της σε θρεπτικά (Ενότητα 3.4) και τις ανάγκες της δευτερογενούς παραγωγής (Vizzini et al. 2002).

Μείωση της αναπνοής σε σχέση με το θρεπτικό φορτίο παρατηρήθηκε και στα δυο είδη κοινότητας όμως, ήταν ιδιαίτερα μεγάλη στην υποβαθμισμένη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων, όπου μετρήθηκε μείωση 34%, σε σύγκριση με την μείωση κατά 10% που μετρήθηκε στην υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα (Πιν. 4.4). Αύξηση της αναπνοής με την αύξηση της πυκνότητας των βλαστών έχει αναφερθεί σε λειμώνες θαλάσσιων φανερόγαμων (Barron et al. 2004) και έχει συσχετιστεί με αλλαγές στις συνθήκες του ιζήματος, όπως είναι η αύξηση του ρυθμού αναγωγής των θειικών (Holmer & Nielsen 1997). Είναι επομένως αναμενόμενο ότι η αντίστροφη τάση στην πυκνότητα των βλαστών θα μειώσει την αναπνοή της κοινότητας. Πράγματι, μείωση 50% στην πυκνότητα των βλαστών στην υποβαθμισμένη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων, η οποία μετρήθηκε κατά μέσο όρο στο σύνολο της συγκεκριμένης μελέτης (Ενότητα 3.4), συνοδεύτηκε από μείωση κατά 34% στην R, υποδηλώνοντας απόκλιση από τη μεταβολική ισορροπία με το θρεπτικό φορτίο.

Η μεικτή παραγωγή μειώθηκε κατά 44% και 42% σε σχέση με το θρεπτικό φορτίο, στη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων και στη βενθική κοινότητα, αντίστοιχα (Πιν. 4.4). Οι μειωμένες NCP και R της υποβαθμισμένης κοινότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων οδήγησαν σε λόγο GPP προς R σχεδόν ίσο (1.4) με αυτόν που μετρήθηκε στην υγιή βενθική κοινότητα (1.3). Με το θρεπτικό εμπλουτισμό, ο λόγος GPP: R μειώθηκε περισσότερο (35%) στη βενθική από ότι στη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων (15%). Κατά συνέπεια ο θρεπτικός εμπλουτισμός έχει μεγαλύτερη αρνητική επίδραση στη βενθική κοινότητα, καθώς προκαλεί ανισόρροπο

μεταβολισμό (GPP < R), ετεροτροφικές συνθήκες (GPP: R = 0.9 στην υποβαθμισμένη βενθική κοινότητα) και επομένως εξάρτηση από αλλόχθονες εισροές οργανικού υλικού (Hemminga & Duarte 2000). Ως εκ τούτου, η ανάγκη προστασίας των κοινοτήτων των θαλάσσιων φανερόγαμων από έντονο θρεπτικό εμπλουτισμό καθίσταται περισσότερο προφανής καθώς η υγιής κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων βρίσκεται σε μεταβολική ισορροπία (GPP: R = 1.6) και άρα είναι ικανή να υποστηρίξει τη ροή τροφικής ενέργειας προς την πελαγική και βενθική παράκτια αλλά και στην ανοιχτή θάλασσα (Duarte et al. 2005).

Πίνακας 4.4. Ετήσιο ισοζύγιο μεταβολισμού (NCP, R, GPP), άνθρακα (DIC, DOC), αζώτου (NO₃, NH₄, DON) και φωσφόρου (DIP, DOP) (σε mmol m⁻² yr⁻¹), στην υποβαθμισμένη και την υγιή κοινότητα των θαλάσσιων φανερογάμων και τη βενθική κοινότητα.

Table 4.4. Annual metabolic (NCP, R, GPP) and carbon (DIC, DOC), nitrogen (NO₃, NH₄, DON) and phosphorus (DIP, DOP) budget (in mmol $m^{-2} yr^{-1}$), in impacted and pristine vegetated and unvegetated communities.

	Vegetated co	ommunity	Unvegetated community		
	impacted pristine		impacted	pristine	
NCP (mmol C m ⁻² yr ⁻¹)	4828	11973	-325	1268	
R (mmol C m⁻² yr⁻¹)	13850	21119	2997	3346	
GPP (mmol C m ⁻² yr ⁻¹)	18678	33469	2672	4615	
DIC (mmol C m ⁻² yr ⁻¹)	-7724	1842	-10101	3159	
DOC (mmol C m ⁻² yr ⁻¹)	2142	830	718	233	
NO ₃ (mmol N m ⁻² yr ⁻¹)	10	8	0.5	-30	
NH ₄ (mmol N m ⁻² yr ⁻¹)	82	37	86	-35	
DON (mmol N m ⁻² yr ⁻¹)	417	24	259	-68	
DIP (mmol P m ⁻² yr ⁻¹)	20	-7	13	9	
DOP (mmol P m ⁻² yr ⁻¹)	3	-0.3	2	-2	

Η εισροή DIC από τις υποβαθμισμένες κοινότητες αντανακλά την πρόσληψη του διοξειδίου του άνθρακα από τα θαλάσσια φανερόγαμα και το μικροφυτοβένθος κατά τη φωτοσύνθεση και την απελευθέρωσή του κατά την αναπνοή (Marba et al. 2006a). Πάρ' όλα αυτά, η εισροή DIC στις υποβαθμισμένες κοινότητες δεν μπορεί να αποδοθεί μόνο στη φωτοσύνθεση, καθώς έχει αποδειχθεί ότι το ανθρωπογενές θρεπτικό φορτίο μειώνει τη φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών (Ralph et al. 2006), όπως εξάλλου φάνηκε από την παρατηρούμενη μείωση της GPP στην παρούσα μελέτη. Πιθανώς, η κατανάλωση του DIC μπορεί να αποδοθεί στα χημειοαυτότροφα βακτήρια όπως είναι τα *Beggiatoa* (Thomsen & Kristensen 1997), βακτήρια τα οποία συνήθως σχηματίζουν εκτεταμένους τάπητες σε υποβαθμισμένα ιζήματα (Holmer & Kristensen 1992).

Η εκροή διαλυτού οργανικού άνθρακα ήταν μεγαλύτερη στην υγιή κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων, η οποία σε ετήσια βάση απελευθέρωσε 4 φορές περισσότερο DOC (Πιν. 4.4) από ό,τι η αντίστοιχη βενθική κοινότητα, φανερώνοντας ότι το περισσότερο DOC απελευθερώνεται από τους υγιείς βλαστούς και τα επίφυτα, το αποσυντιθέμενο φυτικό υλικό και το αποσυντιθέμενο αλλόχθονο υλικό του ιζήματος εντός του λειμώνα (Barron & Duarte 2008). Και οι δυο υποβαθμισμένες κοινότητες ανταποκρίθηκαν στο θρεπτικό φορτίο με απελευθέρωση DOC, DON και DOP, η οποία μπορεί να οδηγήσει σε αύξηση της δραστηριότητας των βακτηρίων (Ziegler & Benner 1999a). Τα βακτήρια αυτά με τη σειρά τους μπορούν να ανταγωνιστούν τα θαλάσσια φανερόγαμα στην πρόσληψη θρεπτικών και να επάγουν την ανοργανοποίηση και την ανακύκλωση των θρεπτικών, μειώνοντας την ικανότητα των βλαστών να αποθηκεύσουν άνθρακα και θρεπτικών στο λειμώνα (Ενότητα 3.4).

Οι υποβαθμισμένες κοινότητες αποκρίθηκαν στο θρεπτικό φορτίο με απελευθέρωση διαλυτού ανόργανου αζώτου (DIN), με τη μορφή NH4 και NO3, αν και η ροή του αζώτου αντιπροσωπεύει το συνολικό αποτέλεσμα της νιτροποίησης, της απονιτροποίησης και της σύζευξής τους στο χρόνο και το χώρο, καθώς ο συγκεκριμένος πειραματικός σχεδιασμός δεν επιτρέπει τη διάκριση μεταξύ των συγκεκριμένων διαδικασιών. Η εκροή αζώτου και φωσφόρου από το ιχθυοτροφείο προς τις υποβαθμισμένες κοινότητες ήταν 3 και 4 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερη από ό,τι στις υγιείς κοινότητες (Ενότητα 5.4), οδηγώντας στην συσσώρευση σωματιδιακού οργανικού υλικού στο ίζημα. Το συσσωρευμένο οργανικό υλικό κάτω από τους κλωβούς (Ενότητα 5.4) αύξησε την ανοργανοποίηση (Holmer et al. 2007) και οδήγησε στην εκροή DIN. Επίσης, ο ταχύς ρυθμός ανοργανοποίησης των γηραιών φύλλων, ο οποίος μετρήθηκε στην υποβαθμισμένη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων (Ενότητα 2.4), λόγω του αυξημένου θρεπτικού περιεχομένου στους ιστούς των γηραιών αυτών φύλλων, την αυξημένη διαθεσιμότητα θρεπτικών στη στήλη του νερού και το μεσοδιαστηματικό νερό καθώς και το αυξημένο οργανικό υλικό στο ίζημα (Ενότητα 2.4) πιθανόν προκάλεσαν την αύξηση της ανοργανοποίησης (Pedersen et al. 1999) και οδήγησαν σε μεγαλύτερη εκροή NH₄. Τέλος, η απελευθέρωση ΝΗ4 από τις υποβαθμισμένες κοινότητες θα μπορούσε να αποδοθεί και στην αναγωγή των NO3 σε NH4, αναγωγή η οποία είναι ενισχυμένη σε οργανικώς εμπλουτισμένα ιζήματα, όπως είναι αυτά που βρίσκονται κάτω από τους κλωβούς (Christensen et al. 2000).

Η υγιής κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων παρουσίασε καθαρή πρόσληψη DIP (-7 mmol P m⁻² yr⁻¹), σε αντίθεση με την αντίστοιχη βενθική κοινότητα, η οποία απελευθέρωσε 9 mmol P m⁻² yr⁻¹. Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνει την άποψη ότι ο φώσφορος είναι το σύνηθες θρεπτικό σε έλλειψη στα ιζήματα λειμώνων θαλάσσιων

φανερόγαμων (Udy et al. 1999), στα οποία βρίσκεται συχνά συνδεδεμένος με οργανικές και ανθρακικές πηγές (Jensen et al. 1998), καθιστώντας τους λειμώνες αποθήκες για το συγκεκριμένο στοιχείο (Marba et al. 2006a). Έχει αποδειχτεί ότι κάτω από συνθήκες ευτροφισμού, οι λειμώνες μπορούν να λειτουργήσουν ως πηγές για τον DIP (Heijs et al. 2000, Perez et al. 2001). Πράγματι, στη συγκεκριμένη μελέτη, και οι δυο υποβαθμισμένες κοινότητες ανταποκρίθηκαν στο θρεπτικό φορτίο απελευθερώνοντας φώσφορο (Πιν. 4.4). Ο υψηλός ρυθμός αναγωγής των θειικών ενώσεων σε υδρόθειο στα υποβαθμισμένα ιζήματα οδήγησε στην συσσώρευση υδρόθειου (Holmer & Frederiksen 2007). Το υδρόθειο ανταγωνίζεται επιτυχώς τις φωσφορικές ενώσεις στη σύνδεση με τον οξειδωμένο σίδηρο, με αποτέλεσμα το υδρόθειο να ενώνεται με το σίδηρο και να προκαλεί την απελευθέρωση του φωσφόρου από το ίζημα (Heijs et al. 2000).

Το θρεπτικό φορτίο επηρέασε αρνητικά το μεταβολισμό και τη ροή του άνθρακα και των θρεπτικών στη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων, καταλήγοντας σε αύξηση της απελευθέρωσης των DOC, DON, NO₃ και NH₄ και μετατροπή της κοινότητας από αποθήκη σε πηγή για τον DOP και τον DIP. Φαίνεται ότι η υποβαθμισμένη κοινότητα ανταποκρίθηκε στο φορτίο αυτό απελευθερώνοντας θρεπτικά με αποτέλεσμα να αυξήσει ακόμα περισσότερο τη διαθεσιμότητα των τελευταίων στο περιβάλλον. Ακόμα χειρότερα, ο εμπλουτισμός σε θρεπτικά μετέτρεψε την βενθική κοινότητα από αποθήκη σε πηγή για τους DON, DOP, NO₃ και NH₄ και από αυτότροφη σε ετερότροφη, υποδηλώνοντας με αυτόν τον τρόπο εξάρτηση από αλλόχθονες πηγές θρεπτικών και υποδεικνύοντας τη μοίρα της κοινότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων κάτω από τη συνεχή επίδραση του θρεπτικού φορτίου, επίδραση η οποία οδηγεί σε απώλεια των λειμώνων (Burkholder et al. 2007). Το θρεπτικό φορτίο τελικά θα αλλοιώσει μια συνήθως ισορροπημένη αυτότροφη

κοινότητα (Hemminga & Duarte 2000), η οποία έχει καίριο ρόλο στη ροή της τροφικής ενέργειας μεταξύ της βενθικής και πελαγικής παράκτιας και ανοιχτής θάλασσας (Duarte et al. 2005) και του παγκόσμιου κύκλου άνθρακα και θρεπτικών (Duarte 2002), σε μια ετερότροφη κοινότητα, η οποία θα απελευθερώνει θρεπτικά στο γύρω υποβαθμισμένο περιβάλλον και ταυτόχρονα θα εξαρτάται από αυτό για την πρόσληψη θρεπτικών (Perez et al. 2001).

Η σύνθεση του ιζήματος κάτω από τους κλωβούς
 ιχθυοκαλλιέργειας μειώνει τη βιομάζα και την παραγωγή του
 θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica⁴.

5.1 ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην εποχική διακύμανση της καθίζησης και των δεξαμενών στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό σε λειμώνες του Μεσογειακού θαλάσσιου φανερόγαμου Posidonia oceanica μελετήθηκαν στο Σούνιο Αττικής (Αιγαίο Πέλαγος), με σκοπό να ερευνηθεί αν η σύνθεση του ιζήματος κάτω από τους κλωβούς επηρεάζει τη βιομάζα και την παραγωγή του λειμώνα. Η ολική καθίζηση ήταν ενισχυμένη κατά 61% στο σταθμό cages σε σχέση με αυτήν στο σταθμό control. Η καθίζηση άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου ήταν 4, 3 και 4 φορές, αντίστοιχα, υψηλότερη κάτω από τους κλωβούς. Η καθίζηση άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου σχετίστηκε θετικά με τη συγκέντρωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, στο ίζημα, καταλήγοντας σε εμπλουτισμένα ιζήματα σε άνθρακα, άζωτο και φώσφορο κατά 14, 9 και 1.4 φορές, αντίστοιχα, κάτω από τους κλωβούς σε σχέση με το σταθμό control. Η αμμωνία και τα φωσφορικά στο μεσοδιαστηματικό νερό ήταν 2 και 3 φορές, αντίστοιχα, περισσότερα κάτω από ότι μακριά από τους κλωβούς και συσχετίστηκαν θετικά με τις εισροές και τις δεξαμενές αζώτου και φωσφόρου στο ίζημα, αντίστοιχα. Η συγκέντρωση των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίστηκε θετικά με τη συγκέντρωση του φωσφόρου στα φύλλα, τα ριζώματα και τις ρίζες των βλαστών. Η βιομάζα των βλαστών σχετίστηκε αρνητικά με τη

⁴ Δεδομένα από το κεφάλαιο αυτό έχουν υποβληθεί για δημοσίευση: Apostolaki ET, Holmer M, Marbà N, Karakassis I. Sediment composition under fish cages reduces standing crop and production in Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows.

συγκέντρωση των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό, ενώ η παραγωγή των φύλλων *P*. *oceanica* και η παραγωγή της κοινότητας του λειμώνα σχετίστηκε με την ολική καθίζηση.

5.2 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Τα θαλάσσια φανερόγαμα είναι μακρόφυτα με ρίζες, τα οποία αλληλεπιδρούν διαρκώς με το περιβάλλον που τα φιλοξενεί, το ίζημα. Από τη μια μεριά, τα φυτά αυτά εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από το ίζημα, το οποίο εξυπηρετεί στην αγκυροβόληση και την πρόσληψη των θρεπτικών μέσω των ριζών (Touchette & Burkholder 2000), ενώ περιορίζει συχνά την αύξηση των φυτών και την εξάπλωση του λειμώνα, όντας συνήθως καλά οξυγονωμένο με περιεχόμενο σε οργανικό υλικό λιγότερο από 6% του ξηρού βάρους (Hemminga & Duarte 2000). Από την άλλη μεριά, τα φυτά τροποποιούν συνεχώς το ίζημα καθώς αυξάνουν την εισροή οργανικού υλικού μέσω των θρυμμάτων που παράγουν (Mateo et al. 1997), της δέσμευσης των αιωρούμενων σωματιδίων (de Boer 2007) και της μείωσης της επαναιώρησης (Gacia & Duarte 2001). Τα υγιή μεσογειακά ιζήματα που έχουν εποικιστεί από το θαλάσσιο φανερόγαμο Posidonia oceanica (L.) Delile χαρακτηρίζονται από φτωχή καθίζηση θρεπτικών (Gacia et al. 2002) με μικρή, κυρίως αερόβια, ανοργανοποίηση (Barron et al. 2006). Η ανοργανοποίηση αυτή του οργανικού υλικού, που έχει καθιζάνει από τη στήλη του νερού στο υποκείμενο ίζημα, είναι η κύρια δεξαμενή αμμωνίας και φωσφορικών για το μεσοδιαστηματικό νερό (Hemminga & Duarte 2000), στοιχεία τα οποία με τη σειρά τους προσλαμβάνονται από τις ρίζες του φυτού (Short 1987). Επομένως, η καθίζηση και οι πηγές στο ίζημα, από τη μια μεριά, και οι πηγές στο μεσοδιαστηματικό νερό, από την άλλη, είναι στενά συνδεδεμένες μεταξύ τους στους λειμώνες των θαλάσσιων φανερόγαμων. Άρα είναι αναμενόμενο ότι η αύξηση στις πρώτες πιθανόν να αλλάξει το μέγεθος στις δεύτερες.
οι οποίες με τη σειρά τους ίσως διαφοροποιήσουν την αύξηση των τρίτων (Fourqurean et al. 1992). Η μελέτη της σύνθεσης του ιζήματος, επομένως, μπορεί να βοηθήσει στην κατανόηση του τρόπου με τον οποίο το οργανικό φορτίο επηρεάζει την υγεία των λειμώνων.

Οι υπερβολικές εισροές οργανικού υλικού προκαλούν ανοξικές συνθήκες στο ίζημα και επάγουν τον ρυθμό αναγωγής των θειικών ενώσεων σε υδρόθειο, προκαλώντας την εισχώρηση του υδρόθειου στις ρίζες και τελικά το θάνατο του φυτού (Borum et al. 2005, Frederiksen et al. 2007, Frederiksen et al. 2008). Τα ιχθυοτροφεία, η παραγωγή και ο αριθμός των οποίων έχει αυξηθεί εκθετικά κατά τη διάρκεια των τελευταίων δυο δεκαετιών στη Μεσόγειο (UNEP 2002), αποτελούν χαρακτηριστικό παράδειγμα εισροής οργανικού υλικού στο περιβάλλον (Κεφάλαιο 1). Οι εκροές από το ιγθυοτροφείο επηρεάζουν κυρίως τα ιζήματα κάτω από τους κλωβούς μέσω της αυξημένης καθίζησης (Holmer et al. 2007) και συσσώρευσης (Apostolaki et al. 2007, Holmer & Frederiksen 2007) οργανικού υλικού και θρεπτικών, τα οποία με τη σειρά τους οδηγούν σε αύξηση του ρυθμού αναγωγής των θειικών (Holmer & Frederiksen 2007) και της συγκέντρωσης των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό (Cancemi et al. 2003). Οι λειμώνες P. oceanica έχουν υποβαθμιστεί σε μεγάλο βαθμό όταν συνυπάρχουν με ιχθυοτροφεία (Pergent-Martini et al. 2006, Holmer et al. 2008), σημειώνοντας χαμηλή βιομάζα και παραγωγή (Marba et al. 2006b) και υψηλή θνησιμότητα (Diaz-Almela et al. 2008).

Η παρούσα μελέτη στοχεύει στην ποσοτικοποίηση της επίδρασης των εκροών από ένα ιχθυοτροφείο στην καθίζηση και τις πηγές θρεπτικών στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό. Αναφέρεται η εποχική διακύμανση της ολικής καθίζησης και της καθίζησης του άνθρακα και των θρεπτικών (άζωτο και φώσφορος) και υπολογίζεται το ετήσιο ισοζύγιο άνθρακα και θρεπτικών που καθιζάνει σε

υποβαθμισμένα και υγιή ιζήματα θαλάσσιων φανερόγαμων. Επίσης, συγκρίνεται το περιεχόμενο του ιζήματος σε άνθρακα, άζωτο και φώσφορο και η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών του μεσοδιαστηματικού νερού σε υποβαθμισμένα ιζήματα με τις αντίστοιχες τιμές σε υγιή ιζήματα, κατά τη διάρκεια ενός έτους. Τέλος, μελετάται η σχέση ανάμεσα στην παραγωγή φύλλων P. oceanica και την καθαρή παραγωγή της κοινότητας του θαλάσσιου φανερόγαμου με την ολική καθίζηση, ανάμεσα στην καθίζηση του κάθε στοιχείου με την συγκέντρωση αυτού στο ίζημα, ανάμεσα στη συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών του μεσοδιαστηματικού νερού με τη συγκέντρωση αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, στο καθιζάνον υλικό, στο ίζημα και τους ιστούς των φυτών καθώς και ανάμεσα στη συγκέντρωση των θρεπτικών του μεσοδιαστηματικού νερού με τη βιομάζα των φυτών.

5.3 ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε ένα λειμώνα *P. oceanica*, ο οποίος εκτείνεται κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας στο Σούνιο Αττικής. Οι σταθμοί και η συχνότητα δειγματοληψίας είναι ταυτόσημοι με την Ενότητα 3.3.

Βενθικές ιζηματοπαγίδες (5 επαναλήψεις) ποντίστηκαν από δύτες για 48 ώρες, όπως περιγράφεται στους Gacia et al. (1999), σε κάθε δειγματοληψία. Οι παγίδες αποτελούνταν από 20-ml φιαλιδίων φυγοκέντρησης (διαμέτρου 16 mm) με λόγο δυο διαστάσεων (aspect ratio) ίσο με 5, ώστε να αποφευχθεί η εσωτερική επαναιώρηση. Δείγματα επιφανειακού (0-2 cm) ιζήματος (3 επαναλήψεις) και μεσοδιαστηματικού νερού (3 επαναλήψεις) συλλέχθηκαν όπως περιγράφεται στην Ενότητα 2.3.

Στο εργαστήριο, το περιεχόμενο κάθε παγίδας διηθήθηκε χρησιμοποιώντας προζυγισμένα και καμένα φίλτρα υαλοβάμβακα (Whatman GF/F). Κάθε φίλτρο

αποξηράνθηκε στους 60 °C μέχρι να αποκτήσει σταθερό βάρος. Τα φίλτρα και τα δείγματα του ιζήματος χρησιμοποιήθηκαν για τον προσδιορισμό του οργανικού άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου, σύμφωνα με τη μεθοδολογία που αναφέρεται στην Ενότητα 2.3.

Τα δείγματα του μεσοδιαστηματικού νερού, μετά από επεξεργασία, χρησιμοποιήθηκαν προκειμένου να προσδιοριστεί η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών, σύμφωνα με την προαναφερθείσα μεθοδολογία (Ενότητα 2.3).

Ο ρυθμός της ολικής καθίζησης (sedimentation) και αυτός της καθίζησης των στοιχείων υπολογίστηκε σύμφωνα με τους Gacia et al. (1999). Εκτιμήσεις της βιομάζας, του θρεπτικού περιεχομένου των φύλλων, των ριζωμάτων και των ριζών και της παραγωγής των φύλλων των βλαστών προήλθαν από την Ενότητα 3.4 και της καθαρής παραγωγής της κοινότητας των θαλάσσιων φανερόγαμων από την Ενότητα 4.4.

Οι πιθανές διαφορές στο ρυθμό της ολικής καθίζησης και σε αυτόν της καθίζησης των στοιχείων και στις πηγές άνθρακα και θρεπτικών στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό μεταξύ των σταθμών cages και control εξετάστηκαν με 2-way Analysis of Variance (ANOVA). Στην περίπτωση στατιστικά σημαντικών διαφορών (p < 0.05) μεταξύ των εποχών, το Tukey's post hoc test χρησιμοποιήθηκε για να δείξει ποιες εποχές ήταν διαφορετικές μεταξύ τους. Γραμμική παλινδρόμηση χρησιμοποιήθηκε για να δείξει πιθανή συσχέτιση της παραγωγής φύλλων και της καθάζηση του κάθε στοιχείου με την συγκέντρωση αυτού στο ίζημα, ανάμεσα στη συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών του μεσοδιαστηματικού νερού με τη συγκέντρωση αξώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, στο καθιζάνον υλικό, στο

ίζημα και τους ιστούς των φυτών καθώς και ανάμεσα στη συγκέντρωση των θρεπτικών του μεσοδιαστηματικού νερού με τη βιομάζα των φυτών.

5.4 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Η ολική καθίζηση παρουσίασε στατιστικά σημαντική αύξηση (Πιν. 5.1) κάτω από τους κλωβούς καθόλη τη διάρκεια της παρούσας μελέτης (Εικ. 5.1), κυμαινόμενη μεταξύ 3249.71 και 8189.26 mg m⁻² d⁻¹ και μεταξύ 1494.87 και 3639.67 mg m⁻² d⁻¹ στο σταθμό cages και control, αντίστοιχα (Πιν. 5.2).



Εικ.5.1. Εποχική διακύμανση της ολικής καθίζησης και της καθίζησης των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στους δύο σταθμούς.

Fig. 5.1. Seasonal variation of total, carbon, nitrogen and phosphorus sedimentation at cages and control stations.

Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν επίσης σημαντικά μεγαλύτερη (Πιν. 5.1) κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς (Εικ. 5.1),

κυμαινόμενη μεταξύ 208.21 και 97.04 mg m⁻² d⁻¹, μεταξύ 19.98 και 6.84 mg m⁻² d⁻¹ και μεταξύ 1.96 και 0.52 mg m⁻² d⁻¹ στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα (Πιν. 5.2). Το Tukey's post hoc test έδειξε ότι η ολική καθίζηση και η καθίζηση των επιμέρους στοιχείων σημείωσαν τη μέγιστη τιμή τους την άνοιξη και το καλοκαίρι, ενώ μειώθηκαν το χειμώνα.

Πίνακας 5.1. Αποτελέσματα ΑΝΟVΑ για την ολική καθίζηση και τη συγκέντρωση των στοιχείων στο καθιζάνον υλικό, το ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό μεταξύ των σταθμών και των εποχών.

 Table 5.1. ANOVA results for sedimentation, sediment and pore water nutrients between

 different stations and seasons.

	Source of variability	df	MS	F	p-value
Total sedimentation	Station	1	65004584	91.33	< 0.0001
	Time	6	14687730	20.64	< 0.0001
C sedimentation	Station	1	646764	209.22	< 0.0001
	Time	6	88424	28.60	< 0.0001
N sedimentation	Station	1	3195	143.03	< 0.0001
	Time	6	142.28	6.37	< 0.0001
P sedimentation	Station	1	22.96	44.82	< 0.0001
	Time	6	1.46	2.84	< 0.05
Sediment C	Station	1	982.83	560.52	< 0.0001
	Time	6	12.58	7.18	< 0.0001
Sediment N	Station	1	1.84	74.35	< 0.0001
	Time	6	0.06	2.42	< 0.05
Sediment P	Station	1	0.0039	128.20	< 0.0001
	Time	6	0.0001	2.67	< 0.05
Pore water NH ₄	Station	1	83.39	5.41	< 0.05
	Time	4	26.76	1.73	ns
Pore water PO ₄	Station	1	34.85	34.87	< 0.0001
	Time	5	2.37	2.37	ns

Η συγκέντρωση του άνθρακα στο ίζημα αυξήθηκε σημαντικά (Πιν. 5.1) στο σταθμό cages (Εικ. 5.2), όπου ήταν κατά μέσο όρο 5.06%, σε αντίθεση με αυτήν στο σταθμό control, όπου ήταν 0.37%.

Πίνακας 5.2. Ελάχιστη, μέγιστη, μέση (±STDEV) και ετήσια τιμή της ολικής καθίζησης και της καθίζησης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στους σταθμούς cages και control.

Table 5.2. Minimum, maximum, mean (±STDEV) and annual total, carbon, nitrogen and phosphorus sedimentation rates at cages and control station.

		cages	control
Sedimentation	Min (mg m ⁻² d ⁻¹)	3249.71	1494.87
	Max (mg m⁻² d⁻¹)	8189.26	3639.67
	Mean (mg m ⁻² d ⁻¹) ± STDEV	4021.51 ± 1032.35	2491.44 ± 675.02
	Annual (g m ⁻² yr ⁻¹)	1467.85	909.38
C sedimentation	Min (mg m ⁻² d ⁻¹)	97.29	10.42
	Max (mg m ⁻² d ⁻¹)	541.29	135.15
	Mean (mg m ⁻² d ⁻¹) ± STDEV	208.21 ± 97.04	47.64 ± 25.17
	Annual (g m ⁻² yr ⁻¹)	75.99	17.39
N sedimentation	Min (mg m ⁻² d ⁻¹)	15.19	3.54
	Max (mg m ⁻² d ⁻¹)	29.62	12.20
	Mean (mg m ⁻² d ⁻¹) ± STDEV	19.98 ± 5.11	6.84 ± 2.51
	Annual (g m ⁻² yr ⁻¹)	7.29	2.50
P sedimentation	Min (mg m ⁻² d ⁻¹)	1.21	0.18
	Max (mg m ⁻² d ⁻¹)	2.97	1.87
	Mean (mg m ⁻² d ⁻¹) ± STDEV	1.96 ± 0.73	0.52 ± 0.24
	Annual (g m ⁻² yr ⁻¹)	0.72	0.19

Οι ελάχιστες τιμές μετρήθηκαν τον Απρίλιο και το Φεβρουάριο ενώ οι μέγιστες τον Αύγουστο και το Δεκέμβρη (Tukey's post hoc test). Η συγκέντρωση του αζώτου και του φωσφόρου κυμάνθηκαν σημαντικά μόνο μεταξύ των σταθμών και όχι μεταξύ των εποχών (Πιν. 5.1), όντας κατά μέσο όρο 9 και 1.4 φορές, αντίστοιχα, υψηλότερη στο σταθμό cages από αυτήν στο σταθμό control (Εικ. 5.2).





Fig. 5.2. Seasonal variation of carbon, nitrogen and phosphorus concentration in the sediment at cages and control stations.

Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου συσχετίστηκαν θετικά με τη συγκέντρωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, στο ίζημα (Εικ. 5.3).



Εικ. 5.3. Γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ της καθίζησης και της συγκέντρωσης στο ίζημα των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου. Δίνεται επίσης η τιμή *p* για κάθε παλινδρόμηση.

Fig. 5.3. Linear regression between carbon, nitrogen and phosphorus sedimentation and carbon, nitrogen and phosphorus concentrations in the sediment, respectively. Significance levels (*p* values) are also given.

Η παραγωγή των φύλλων και η καθαρή παραγωγή της κοινότητας της *P. oceanica* μειώθηκαν σημαντικά (p < 0.05) με την αύξηση της ολικής καθίζησης (Εικ. 5.4).



Εικ. 5.4. Γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ της παραγωγής φύλλων και της καθαρής παραγωγής της κοινότητας *P. oceanica* και της ολικής καθίζησης. Δίνεται επίσης η τιμή *p* για κάθε παλινδρόμηση.

Fig. 5.4. Linear regression between leaf production and net community production with sedimentation. Significance levels (*p* values) are also given.

Η συγκέντρωση των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό παρουσίασε στατιστικά σημαντική αύξηση στο σταθμό cages (Πιν. 5.1). Η αμμωνία κυμάνθηκε μεταξύ 2.59 και 14.72 μΜ στο σταθμό cages (Εικ. 5.5), ενώ κυμάνθηκε μεταξύ σημαντικά χαμηλότερων τιμών στο σταθμό control (1.23 και 4.26 μΜ). Τα φωσφορικά

κυμάνθηκαν μεταξύ 2.05 και 4.57 μM στο σταθμό cages και μεταξύ 0.74 και 1.66 μM στο σταθμό control (Εικ. 5.5).



Εικ. 5.5. Εποχική διακύμανση της συγκέντρωσης της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό στους δυο σταθμούς.

Fig. 5.5. Seasonal variation of ammonium and phosphorus concentration in the pore water at cages and control stations.

Η συγκέντρωση της αμμωνίας στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίστηκε θετικά με την καθίζηση και τη συγκέντρωση του αζώτου στο ίζημα, ενώ δεν σχετίστηκε με τη συγκέντρωσή του στα φύλλα, τις ρίζες ή τα ριζώματα των βλαστών *P. oceanica* (Πιν. 5.3).

Η συγκέντρωση των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίστηκε θετικά με την καθίζηση και τη συγκέντρωση του φωσφόρου στο ίζημα, τα φύλλα, τις ρίζες και τα ριζώματα των βλαστών *P. oceanica* (Πιν. 5.3). Η συγκέντρωση τόσο της αμμωνίας όσο και των φωσφορικών σχετίστηκε αρνητικά με τη βιομάζα των βλαστών *P. oceanica* (Πιν. 5.3). Πίνακας 5.3. Συντελεστές και τιμές *p* της γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ των θρεπτικών (αμμωνία και φωσφορικά) του μεσοδιαστηματικού νερού και της δεξαμενής του αντίστοιχου στοιχείου (άζωτο και φώσφορος, αντίστοιχα) στην καθίζηση, το ίζημα και τους ιστούς των βλαστών. Δίνονται επίσης τα αποτελέσματα της γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ των θρεπτικών του μεσοδιαστηματικού νερού και της βιομάζας των βλαστών.

Table 5.3. Linear regression coefficients and significance level between pore water nutrients (ammonium and phosphate) and corresponding nutrient pool (nitrogen and phosphorus) in the sedimentation rate, sediment and seagrass tissue. Linear regression results between pore water nutrients and seagrass standing crop are also given.

	Slope	Intercept	R ²	p - value
NH₄ (μM)				
N sedimentation (mg m ⁻² d ⁻¹)	0.1712	1.8901	0.1602	0.0156
Sediment N (%)	9.1346	3.0981	0.1513	0.0190
Leaf N (%)	1.3792	2.0809	0.0604	ns
Rhizome N (%)	-1.4569	5.8732	0.0307	ns
Root N (%)	0.1830	4.0077	0.0015	ns
Standing crop (g m ⁻²)	-0.0103	5.5880	0.1146	0.0435
ΡΟ4 (μΜ)				
P sedimentation (mg m ⁻² d ⁻¹)	0.5130	1.7900	0.1226	0.0363
Sediment P (%)	133.9496	-0.7587	0.2046	0.0056
Leaf P (%)	30.7614	0.4004	0.1516	0.0189
Rhizome P (%)	30.7526	0.7218	0.2671	0.0012
Root P (%)	73.1153	-0.6464	0.4026	0.0000
Standing crop (g m ⁻²)	-0.0066	3.2580	0.3087	0.0004

5.5 ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών στην καθίζηση και τις δεξαμενές στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό ήταν εμφανείς στο λειμώνα που μελετήθηκε. Η ολική καθίζηση ήταν χαμηλότερη τον Δεκέμβριο, ενώ σημείωσε αύξηση από τον Απρίλιο

ως τον Οκτώβριο, όταν η παραγωγή του ιχθυοτροφείου και συνεπώς οι εκροές από τους κλωβούς είναι μεγαλύτερες (Karakassis et al. 1998). Σε ετήσια βάση, βρέθηκε κατά 61% μεγαλύτερη κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς. Σχετικές έρευνες έχουν αναφέρει, ομοίως, μεγαλύτερη καθίζηση, προερχόμενη από την εκροή αποβλήτων του ιχθυοτροφείου (Sara et al. 2004, Holmer & Frederiksen 2007, Holmer et al. 2007), όπου κατά τη διάρκεια της εκροής μεγαλύτερα σωματίδια αποθέτονται στο ίζημα κάτω από τους κλωβούς (Holmer et al. 2007), ενώ μικρότερα διασκορπίζονται σε μεγαλύτερες αποστάσεις (Tsapakis et al. 2006). Μετά την καθίζηση, τα σωματίδια πιθανώς να επαναιωρήθηκαν ορμητικά, καθώς τα υποβαθμισμένα λιβάδια κάτω από τους κλωβούς -αποτελούμενα από κοντούς και αραιούς βλαστούς (Ενότητα 3.4)- είχαν περιορισμένη ικανότητα να αντικρούσουν τη δράση κυμάτων και ρευμάτων (Koch et al. 2006) καθώς και να μειώσουν την επαναιώρηση (Gacia & Duarte 2001). Πράγματι, η μείωση της κάλυψης ενός λειμώνα κατά 25-50% έχει δειχθεί ότι συνοδεύεται από επαναιώρηση παρόμοιου μεγέθους με αυτή γυμνών ιζημάτων (Ralph et al. 2006). Η αυξημένη επαναιώρηση μπορεί να οδηγήσει σε αυξημένη θολερότητα και επομένως μειωμένη διαθεσιμότητα φωτός κάτω από τους κλωβούς (Delgado et al. 1999), η οποία με τη σειρά της μπορεί να μειώσει τη φωτοσυνθετική ικανότητα του φυτού (Ruiz et al. 2001) και τις αποθηκευμένες πηγές θρεπτικών (Delgado et al. 1999) του λειμώνα.

Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν 4, 3 και 4 φορές υψηλότερες κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς. Παρομοίως, οι Holmer et al. (2007) ανέφεραν αύξηση στην καθίζηση των C, N και P σε ιχθυοτροφεία στη Μεσόγειο. Η αύξηση στην καθίζηση των C, N και P στην παρούσα μελέτη είχε ως αποτέλεσμα τη συσσώρευση των στοιχείων αυτών κάτω από τους κλωβούς, όπου η συγκέντρωση των C, N και P στο ίζημα ήταν αυξημένη κατά 14, 9 και 1.4 φορές,

αντίστοιχα, σε σχέση με το σταθμό control. Εμπλουτισμένα σε C, N και P ιζήματα σε λειμώνες *P. oceanica* κάτω από κλωβούς έχουν αναφερθεί και στο παρελθόν (Pergent et al. 1999, Ruiz et al. 2001, Cancemi et al. 2003, Holmer et al. 2004, Apostolaki et al. 2007, Holmer et al. 2008) και έχουν συσχετιστεί με την αυξημένη καθίζηση κάτω από το ιχθυοτροφείο. Η συσσώρευση οργανικού υλικού μειώνει το οξειδο-αναγωγικό δυναμικό (Karakassis et al. 1998) και προκαλεί ανοξία, η οποία με τη σειρά της μειώνει το περιεχόμενο των ιστών των φυτών σε οξυγόνο και επάγει την εισβολή υδρόθειου στις ρίζες (Borum et al. 2005), το οποίο με τη σειρά του είναι τοξικό για το φυτό, καθώς έχει συσχετιστεί θετικά με το θάνατο βλαστών κάτω από τους κλωβούς (Frederiksen et al. 2007).

Αν και η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό δεν έδειξε καθαρό εποχικό πρότυπο, όπως έχει αναφερθεί στο παρελθόν (Cancemi et al. 2003), ήταν κατά μέσο όρο 2 και 3 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερη κοντά στους κλωβούς από αυτή που ήταν μακριά από αυτούς. Η συγκέντρωση της αμμωνίας σχετίστηκε θετικά με την εισροή και την δεξαμενή αζώτου στο ίζημα, ενώ η συγκέντρωση των φωσφορικών σχετίστηκε με την εισροή και την δεξαμενή φωσφόρου στο ίζημα, επαληθεύοντας την άποψη ότι τα θρεπτικά στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίζονται με τις δεξαμενές του οργανικού υλικού στο ίζημα (Holmer & Kristensen 1996) και υποδηλώνουν αυξημένη ανοργανοποίηση (Holmer & Kristensen 1992), η οποία συχνά μετριέται κάτω από τους κλωβούς (Holmer & Frederiksen 2007).

Αν και η συγκέντρωση της αμμωνίας στο μεσοδιαστηματικό νερό ήταν αυξημένη κάτω από τους κλωβούς, εντούτοις δεν σχετίστηκε με τη συγκέντρωση του αζώτου στους ιστούς των βλαστών *P. oceanica*. Η συγκέντρωση του αζώτου στα μέρη του βλαστού (δηλ. φύλλα, ρίζες, ριζώματα) δεν έδειξε σημαντική διαφοροποίηση μεταξύ

των σταθμών (Ενότητα 3.4), υποδεικνύοντας πιθανό κορεσμό των βλαστών ως προς αυτό το στοιχείο (Duarte 1990). Από την άλλη μεριά, η συγκέντρωση των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίστηκε θετικά με τη συγκέντρωση του φωσφόρου στα φύλλα, τις ρίζες και τα ριζώματα, φανερώνοντας περιορισμό των βλαστών από το στοιχείο αυτό (Duarte et al. 2000), όπως έχει συχνά αναφερθεί για τους λειμώνες *P. oceanica* (Alcoverro et al. 1997). Η αυξημένη εισροή και δεξαμενή φωσφόρου στο ίζημα και η απελευθέρωση φωσφορικών από τα υποβαθμισμένα ιζήματα (Ενότητα 4.4), λόγω της δέσμευσης του υδρόθειου, που παράχθηκε εξαιτίας της αυξημένης ανοργανοποίησης κάτω από τους κλωβούς (Holmer & Frederiksen 2007), με τον οξειδωμένο σίδηρο (Heijs et al. 2000), αύξησε την συγκέντρωση των φωσφορικών, οδηγώντας στην συσσώρευση του φωσφόρου στους ιστούς των βλαστών κάτω από το ιχθυοτροφείο (Ενότητα 3.4).

Παρόλο που η συγκέντρωση των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό συσχετίστηκε θετικά με τις εισροές και τις δεξαμενές των στοιχείων αυτών στο ίζημα και τους ιστούς των βλαστών, σχετίστηκε αρνητικά με τη βιομάζα των βλαστών *P. oceanica*. Η πρόσληψη θρεπτικών από τις ρίζες θεωρείται ότι υπερισχύει της πρόσληψης θρεπτικών από τα φύλλα (Short 1987, Touchette & Burkholder 2000), επειδή οι συγκεντρώσεις των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό είναι συνήθως μεγαλύτερες από αυτές στο υπερκείμενο νερό, καθιστώντας τις δεξαμενές του μεσοδιαστηματικού νερού κύριες πηγές θρεπτικών ιδιαίτερα στους εύκρατους λειμώνες (McGlathery et al. 2001). Συνεπώς, τα θρεπτικά του μεσοδιαστηματικού νερού σχετίζονται συνήθως θετικά με τη βιομάζα των βλαστών (Fourqurean et al. 1992). Όμως, παρά την αυξημένη συγκέντρωση θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό κάτω από τους κλωβούς καθόλη τη διάρκεια της μελέτης, η βιομάζα κατά 50% κάτω από

τους κλωβούς (Ενότητα 3.4). Η βιομάζα και η κατανομή της προς τα υπόγεια μέρη του βλαστού μειώθηκαν πιθανώς λόγω της αύξησης του οργανικού υλικού (Perez et al. 2008) και του υδρόθειου (Kilminster et al. 2008) στο ίζημα, φανερώνοντας εκτεταμένη αδυναμία του υποβαθμισμένου λειμώνα να αφομοιώσει αυτά τα θρεπτικά. Πράγματι, αν και οι βλαστοί *P. oceanica* περιορίζονταν από τον φώσφορο και αποταμίευσαν την περίσσειά του, ο ρυθμός αφομοίωσης των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου παρουσίασε πτώση κατά 66%, 56% και 58%, αντίστοιχα, κάτω από τους κλωβούς (Ενότητα 3.4).

Η ολική καθίζηση σχετίστηκε αρνητικά με την παραγωγή φύλλων των βλαστών Ρ. oceanica, παραγωγή η οποία μειώθηκε κατά 66% κάτω από τους κλωβούς κατά τη διάρκεια της μελέτης (Ενότητα 3.4). Εκθετική αύξηση της θνησιμότητας των βλαστών P. oceanica με την εισροή οργανικού υλικού έχει αναφερθεί κάτω από κλωβούς ιχθυοκαλλιέργειας, όπου η στρατολόγηση δεν στάθηκε δυνατόν να αντισταθμίσει την αυξημένη θνησιμότητα. Η θνησιμότητα αυτή βρέθηκε να είναι 40 φορές μεγαλύτερη κάτω από τους κλωβούς, προκαλώντας ταχεία μείωση του λειμώνα μέσα στα πρώτα 100 m από την άκρη των κλωβών (Diaz-Almela et al. 2008). Η εκροή οργανικού υλικού από το ιχθυοτροφείο επηρέασε όλη την κοινότητα του λειμώνα, η καθαρή παραγωγή της οποίας σχετίστηκε αρνητικά με την ολική καθίζηση. Εκτός από τις καταστροφικές συνέπειες στους βλαστούς P. oceanica, η καθαρή παραγωγή μειώθηκε κατά 60% κάτω από τους κλωβούς (Ενότητα 4.4), υποδηλώνοντας ότι η επίδραση των ιχθυοκαλλιεργειών είναι εξαιρετικά επιβαρυντική τόσο σε επίπεδο βλαστού όσο και σε επίπεδο ολόκληρης της κοινότητας. Η μικρότερη καθαρή παραγωγή είχε ως αποτέλεσμα λιγότερη ταφή στο ίζημα και εξαγωγή θρυμμάτων σε γειτονικά οικοσυστήματα (Ενότητα 3.4), καθιστώντας τους υποβαθμισμένους λειμώνες ανεπαρκείς στην τροφική σύνδεση της βενθικής και

πελαγικής παράκτιας και ανοιχτής θάλασσας (Duarte et al. 2005), αλλά και ομοίως ανεπαρκείς στην συνεισφορά τους στον παγκόσμιο κύκλο άνθρακα και θρεπτικών (Duarte 2002).

Το ιχθυοτροφείο επηρέασε καθαρά τον υπό μελέτη λειμώνα, μέσω της αυξημένης καθίζησης και των αυξημένων θρεπτικών στο ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό. Η μελέτη της σύνθεσης του ιζήματος, λόγω των ανοξικών συνθηκών και του παραγόμενου, μέσω της ανοργανοποίησης υδρόθειου, βοήθησε στην κατανόηση του τρόπου με τον οποίο το οργανικό φορτίο μειώνει τη βιομάζα και την παραγωγή των βλαστών μέσα από τη λειτουργία του ιχθυοτροφείου. Γνωρίζομε ότι το θαλάσσιο φανερόγαμο *P. oceanica* είναι ένα αργά αυξανόμενο φυτό ιδιαίτερης σημασίας για τη Μεσόγειο (Hemminga & Duarte 2000), η ολοκληρωτική ανάκαμψη του οποίου απαιτεί αιώνες (Marba et al. 2002a). Από τη άλλη μεριά, η αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού καθιστά τα προϊόντα ιχθυοκαλλιέργειας απαραίτητα συστατικά της ανθρώπινης διατροφής. Είναι επομένως εύλογο να δώσουμε έμφαση στην ανάγκη αειφόρων ιχθυοτροφείων κατά μήκος των Μεσογειακών ακτών, προκειμένου να προστατευτούν οι λειμώνες *P. oceanica* και να γίνει δυνατή η αναγκαία παραγωγή ψαριών.

6. ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Οι συγκεντρώσεις του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στα φύλλα, τα ριζώματα και τις ρίζες των υγιών βλαστών P. oceanica έδειξαν εποχική διακύμανση (Εικ. 3.1), σημειώνοντας συσσώρευση θρεπτικών κατά τη διάρκεια του γειμώνα όπως έχει δειχθεί και σε άλλους υγιείς λειμώνες (Alcoverro et al. 2000). Ο μεταβολισμός του υγιούς λειμώνα P. oceanica σημείωσε εποχικότητα, με μέγιστο και ελάχιστο το καλοκαίρι και το φθινόπωρο αντίστοιχα, όπως έχει βρεθεί και σε άλλες περιοχές της Μεσογείου (Alcoverro et al. 1995), καθώς και υψηλή ένταση, όπως έχουν δείξει και οι Barron et al. (2004). Σε ετήσια βάση η καθαρή παραγωγή, η αναπνοή και η μεικτή παραγωγή του υγιούς λειμώνα ήταν σημαντικά αυξημένες κατά 9, 6 και 7 φορές, αντίστοιχα, σε σχέση με τις αντίστοιχες τιμές σε παρακείμενο γυμνό ίζημα (Πιν. 4.4). Το γεγονός αυτό οφείλεται στην υψηλή παραγωγή των λειμώνων (Duarte & Cebrian 1996, Duarte & Chiscano 1999), η οποία ενισχύεται και από τις πλούσιες κοινότητες επιφύτων και μακροφυκών, που σχηματίζονται στα συγκεκριμένα ενδιαιτήματα, και στην έντονη αναπνοή, η οποία προκαλείται από τις αυξημένες οργανικές εισροές στα ιζήματα καθώς και την απελευθέρωση οργανικού υλικού και οξυγόνου από τη ριζόσφαιρα (Hemminga & Duarte 2000).

Η δράση του ιχθυοτροφείου επηρέασε το μεταβολισμό του λειμώνα *Posidonia oceanica* και τη δυναμική του άνθρακα και των θρεπτικών, μέσω ποικίλων βιογεωχημικών διεργασιών στη στήλη του νερού και το ίζημα.

Αν και σημαντικές ποσότητες θρεπτικών απελευθερώνονται από τους κλωβούς στη στήλη του νερού (Sarà 2007), είναι συχνά δύσκολο αυτές να μετρηθούν λόγω της ταχείας διάλυσης (Pitta et al. 2006) και μεταφοράς τους σε ανώτερα τροφικά επίπεδα μέσω της θήρευσης (Pitta et al. 2008). Έτσι, κατά μέσο όρο, η συγκέντρωση του διαλυτού ανόργανου αζώτου (0.81 και 0.79 μΜ ως NO₃ και 0.99 και 1.13 μΜ ως NH₄,

στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) και φωσφόρου (0.23 και 0.28 μM, στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) στη στήλη του νερού δεν ήταν σημαντικά διαφορετικές μεταξύ των σταθμών (Πιν. 4.1).

Αντιθέτως, η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό ήταν κατά μέσο όρο 2 και 3 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερη κοντά από ό,τι μακριά από τους κλωβούς (Εικ. 5.5) και συσγετίστηκε θετικά με την εισροή και την δεξαμενή αζώτου και φωσφόρου, αντίστοιχα, στο ίζημα (Πιν. 5.3). Η θετική αυτή συσχέτιση επαλήθευσε την άποψη ότι τα θρεπτικά στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίζονται με τις δεξαμενές του οργανικού υλικού στο ίζημα (Holmer & Kristensen 1996) και υποδηλώνουν αυξημένη ανοργανοποίηση (Holmer & Kristensen 1992), η οποία συχνά μετριέται κάτω από τους κλωβούς (Holmer & Frederiksen 2007).

Πράγματι, η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν 4, 3 και 4 φορές υψηλότερες κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς (Εικ. 5.1), οδηγώντας σε συσσώρευση (Holmer et al. 2008) των στοιχείων αυτών κάτω από τους κλωβούς (Εικ. 5.3), όπου η συγκέντρωση των C, N και P στο ίζημα ήταν αυξημένη κατά 14, 9 και 1.4 φορές, αντίστοιχα, σε σχέση με το σταθμό control (Εικ. 5.2).

Η απελευθέρωση αυτή του φωσφόρου από το ίζημα κατά τη διάρκεια της ανοργανοποίησης (Πιν. 4.4) σε συνδυασμό με την αυξημένη καθίζηση (Εικ. 5.1) και τη συσσώρευσή του στο ίζημα (Εικ. 5.2) και στο μεσοδιαστηματικό νερό (Εικ. 5.5) αύξησαν τη διαθεσιμότητα του συγκεκριμένου στοιχείου κάτω από τους κλωβούς (Apostolaki et al. 2007, Holmer et al. 2008). Από την άλλη μεριά, η συγκέντρωση του Ρ στα φύλλα (κατά μέσο όρο 0.05% DW) στο σταθμό control (Εικ. 3.1) ήταν κάτω από το όριο (0.2% DW), γεγονός που φανερώνει περιορισμό από τον φώσφορο (Duarte 1990, Alcoverro et al. 1997, Duarte et al. 2000). Η αυξημένη διαθεσιμότητα

του φωσφόρου και ο περιορισμός των βλαστών από το συγκεκριμένο στοιχείο οδήγησαν στην συσσώρευση του Ρ στους ιστούς του φυτού κάτω από τους κλωβούς (Εικ. 3.1).

Παρόλο που η συγκέντρωση των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό σχετίστηκε θετικά με τις εισροές και τις δεξαμενές των στοιχείων αυτών στο ίζημα και τους ιστούς των βλαστών, σχετίστηκε αρνητικά με τη βιομάζα των βλαστών P. oceanica (Πιν. 5.3). Η πρόσληψη θρεπτικών από τις ρίζες θεωρείται ότι υπερισχύει αυτής από τα φύλλα (Short 1987, Touchette & Burkholder 2000), επειδή οι συγκεντρώσεις των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό είναι συνήθως μεγαλύτερες από αυτές στο υπερκείμενο νερό, καθιστώντας τις δεξαμενές του μεσοδιαστηματικού νερού ως κύριες πηγές θρεπτικών, ιδιαίτερα στους λειμώνες των εύκρατων περιοχών (McGlathery et al. 2001). Συνεπώς, τα θρεπτικά αυτά σχετίζονται συνήθως θετικά με τη βιομάζα των βλαστών (Fourgurean et al. 1992). Όμως, παρά την αυξημένη συγκέντρωση θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό κάτω από τους κλωβούς καθόλη τη διάρκεια της μελέτης, η βιομάζα μειώθηκε κατά 64% και ο λόγος υπέργειας προς υπόγεια βιομάζα μειώθηκε επίσης κατά 50% κάτω από τους κλωβούς (Πιν. 3.3). Η βιομάζα και η κατανομή της προς τα υπόγεια μέρη του βλαστού μειώθηκαν πιθανώς λόγω της αύξησης του οργανικού υλικού (Perez et al. 2008) και του υδρόθειου (Kilminster et al. 2008) στο ίζημα, το οποίο είναι τοξικό για το φυτό (Borum et al. 2005) και έχει συσχετιστεί θετικά με το θάνατο βλαστών κάτω από τους κλωβούς (Frederiksen et al. 2007), φανερώνοντας εκτεταμένη αδυναμία του υποβαθμισμένου λειμώνα να αυξηθεί και να αφομοιώσει αυτά τα θρεπτικά. Πράγματι, η ολική καθίζηση σχετίστηκε αρνητικά με την παραγωγή φύλλων των βλαστών Ρ. oceanica (Εικ. 5.4) και ο ρυθμός αφομοίωσης των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου στους βλαστούς παρουσίασε πτώση κατά 66%, 56% και 58%, αντίστοιχα, κάτω από

τους κλωβούς (Πιν. 3.3), μολονότι οι βλαστοί *P. oceanica* περιορίζονταν από τον φώσφορο και αποταμίευσαν την περίσσειά του. Οι αυξημένες εκροές οργανικού υλικού και θρεπτικών από το ιχθυοτροφείο (Pergent-Martini et al. 2006) φαίνεται να μειώνουν τη φωτοσυνθετική ικανότητα (Ruiz et al. 2001) και τη συνολική ποσότητα των αποθεμάτων υδατανθράκων (Delgado et al. 1999) των βλαστών. Το γεγονός αυτό υποδηλώνει ότι οι συγκεκριμένες πηγές άνθρακα (Invers et al. 2004) δεν μπορούν να αντισταθμίσουν την αυξημένη ζήτηση σε άνθρακα (Agawin et al. 1996) οδηγώντας τελικά σε μειωμένη αφομοίωση θρεπτικών από τους βλαστούς (Ralph et al. 2006), παρά τη συσσώρευση θρεπτικών στους ιστούς των φυτών.

Η φυλλοβολία και η απώλεια στοιχείων (C, N, P) μέσω αυτής μειώθηκε κατά 81%, 82%, 74% και 72%, αντίστοιχα (Πιν. 3.3), κάτω από τα κλουβιά σε σχέση με το σταθμό μάρτυρα. Η μείωση αυτή προκάλεσε ενδεχομένως μείωση της δευτερογενούς παραγωγής των θρυμματοφάγων οργανισμών, οι οποίοι συνήθως αφθονούν στους λειμώνες *P. oceanica* (Pergent et al. 1994, Cebrian & Duarte 2001, Vizzini et al. 2002).

Ο ρυθμός αποσύνθεσης των θρυμμάτων των φύλλων συσχετίστηκε με το οργανικό υλικό του ιζήματος (Πιν. 2.3), το οποίο, όντας 1.5 φορά περισσότερο κάτω από ό,τι μακριά από τους κλωβούς, επιτάχυνε την ανοργανοποίηση (Holmer & Kristensen 1992). Η επιτάχυνση αυτή οδήγησε σε διπλασιασμό και τριπλασιασμό της συγκέντρωσης της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό κάτω από τους κλωβούς (Πιν. 2.3), θρεπτικά τα οποία με τη σειρά τους έδρασαν ως επιπρόσθετες πηγές αζώτου και φωσφόρου για τους αποικοδομητές (Goldman et al. 1987). Με αυτό τον τρόπο επιταχύνθηκε η δραστηριότητα των αποικοδομητών (Albertelli et al. 1999) και αυξήθηκε ο ρυθμός αποσύνθεσης των θρυμμάτων (Lopez et al. 1995). Επιπλέον, ο ρυθμός αποσύνθεσης των θρυμμάτων αυξήθηκε κάτω από

τους κλωβούς διότι οι αποικοδομητές προμηθεύτηκαν υποστρώματα υψηλού θρεπτικού περιεχομένου. Τα υποστρώματα αυτά ήταν εμπλουτισμένα κατά 11% και 25% σε άζωτο και φώσφορο, αντίστοιχα (Εικ. 2.2), λόγω της αυξημένης διαθεσιμότητας θρεπτικών κάτω από τους κλωβούς, γεγονός που ενίσχυσε την αύξηση των αποικοδομητών (Enriquez et al. 1993). Παρόλα αυτά, η ολική δεξαμενή θρυμμάτων φύλλων ήταν μικρότερη (Πιν. 3.3), λόγω της μικρότερης υπόγειας παραγωγής και φυλλοβολίας και της μεγαλύτερης αποσύνθεσης (Pérez et al. 2001), στο σταθμό cages. Το γεγονός αυτό οδήγησε σε λιγότερη αποσυντεθείσα μάζα (31% και 49% της παραγωγής των βλαστών στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα), ενώ η απώλεια άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου ήταν πέντε, τρεις και δυο φορές μικρότερη στο σταθμό cages, αντίστοιχα.

Η ταχύτερη αποσύνθεση κάτω από τους κλωβούς μείωσε την πιθανότητα να εξαχθούν τα θρύμματα με τη δράση των κυμάτων και των ρευμάτων και επομένως οδήγησε σε μικρότερους ρυθμούς εξαγωγής (Pérez et al. 2001) κάτω από τους κλωβούς σε σχέση με αυτές στο σταθμό control, όπου στον τελευταίο η εξαγωγή θρυμμάτων φύλλων και η απώλεια του άνθρακα μέσω αυτής ήταν τριπλάσια και αυτή του αζώτου και του φωσφόρου διπλάσια (Πιν. 3.3).

Μικρότερη ταφή μετρήθηκε στο σταθμό cages, όπου αντιστοιχούσε στο 35% της παραγωγής των βλαστών και στο 39%, 22% και 27% της αφομοίωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα, έναντι αυτής του σταθμού control, όπου αντιστοιχούσε στο 60%, 67%, 40% και 54% της παραγωγής και αφομοίωσης του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αντίστοιχα (Πιν. 3.3). Ο μεγαλύτερος ρυθμός ανανέωσης (Πιν. 3.2) και η μικρότερη διάρκεια ζωής (μέση τιμή 257 d⁻¹ και 526 d⁻¹ στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) που μετρήθηκε στο σταθμό cages σε σχέση με το αντίστοιχο στο σταθμό control υποδηλώνει ότι στον πρώτο

σταθμό ένα μικρότερο μέρος της παραγωγής των φύλλων διέφυγε της θήρευσης και της αποσύνθεσης και θάφτηκε στο ίζημα (Cebrian et al. 1997) παρά ό,τι στον τελευταίο σταθμό.

Μεγαλύτερη εξαγωγή φύλλων και απώλεια των στοιχείων μέσω αυτού του μονοπατιού, η οποία αντιστοιχεί στην απώλεια μέρους της παραγωγής και αφομοίωσης των στοιχείων στα φύλλα λόγω θήρευσης ή/και μηχανικής αποκόλλησης φύλλων, παρατηρήθηκε στο σταθμό cages από αυτήν στο σταθμό control. Υψηλότερο ποσοστό των φύλλων με κομμένα άκρα (49% και 25% στους σταθμούς cages και control, $\alpha v \tau i \sigma \tau o \tau \alpha$), ενδεικτικό της θηρευτικής πίεσης (Pergent-Martini et al. 2005), και μεγαλύτερη πυκνότητα των αχινών Paracentrotus lividus, οι οποίοι θρέφονται από τα φύλλα και τα επίφυτα της P. oceanica (Pérez et al. 2003) μετρήθηκαν κάτω από τους κλωβούς. Επίσης, εντονότερη μηχανική αποκόλληση των φύλλων φαίνεται να υπήρχε κάτω από τους κλωβούς, όπου οι κοντοί (11 και 17 cm μέσος μήκος στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) και αραιοί (145 και 312 shoots m⁻² μέση πυκνότητα στους σταθμούς cages και control, αντίστοιχα) βλαστοί αδυνατούσαν να αντισταθμίσουν τη δράση των κυμάτων και των ρευμάτων (Koch et al. 2006) κάτω από τους κλωβούς. Φαίνεται ότι η θήρευση και η μηχανική αποκόλληση των φύλλων αποτελούν την κύρια διαδρομή της παραγωγής φύλλων στο σταθμό cages. Ο ρυθμός εξαγωγής των φύλλων μειώθηκε κατά 79% στο σταθμό control και η απώλεια των στοιχείων (C, N, P) μέσω αυτού του μονοπατιού κατά 85%, 100% και 86%, αντίστοιγα, σε σγέση με το σταθμό cages (Πιν. 3.3). Τα παραπάνω υποδηλώνουν ότι η εισροή οργανικών αποβλήτων στο σύστημα θα αντικαταστήσει τη διαθεσιμότητα των θρεπτικών (bottom-up), στο ρόλο που αυτή έχει ως ρυθμιστικός παράγοντας ελέγχου της κοινότητας των λειμώνων, με τη θήρευση (top-down).

Συμπερασματικά, προκύπτει ότι το θρεπτικό φορτίο επηρέασε αρνητικά τη ροή του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου, αλλοιώνοντας τελικά το ισοζύγιο άνθρακα και θρεπτικών στις κοινότητες P. oceanica (Σχήμα 6.1). Στο σταθμό cages, η ετήσια εισαγωγή και απώλεια (μέσω της φυλλοβολίας) άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου ήταν μικρότερες, ενώ η εξαγωγή (μέσω της θήρευσης ή/και της μηχανικής αποκόλλησης των φύλλων) ήταν μεγαλύτερη από τις αντίστοιχες τιμές στο σταθμό control. Ο υπολογισμός του ισοζυγίου μάζας των στοιχείων φανέρωσε ότι οι βλαστοί P. oceanica στο σταθμό control παρήγαγαν άνθρακα και θρεπτικά επιπλέον της κατανάλωσης και της απώλειας, σε συμφωνία με τα αποτελέσματα που έχουν αναφερθεί από άλλους υγιείς λειμώνες (Gacia et al. 2002). Σε ετήσια βάση, ο λειμώνας *P. oceanica* στο σταθμό control αποθήκευσε 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² 2 yr⁻¹ και 0.05 g P m⁻² yr⁻¹ των υλικών που παρήχθησαν ετησίως (Σχήμα 6.1) και ως εκτούτου ήταν μια καθαρή αποθήκη άνθρακα και θρεπτικών. Αντιθέτως, ο υποβαθμισμένος λειμώνας ήταν μια καθαρή πηγή άνθρακα και θρεπτικών, απελευθερώνοντας 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.04 g P m⁻² yr⁻¹, ετησίως (Σχήμα 6.1).

Η επίπτωση των ιχθυοκαλλιεργειών είναι πολύ σοβαρή και σε επίπεδο ολόκληρης της κοινότητας, η καθαρή παραγωγή της οποίας σχετίστηκε αρνητικά με την ολική καθίζηση (Εικ. 5.4). Η εκροή οργανικού υλικού από το ιχθυοτροφείο επηρέασε όλη την κοινότητα του λειμώνα, όπου η καθαρή παραγωγή και η αναπνοή μειώθηκαν κατά 60% και 34%, αντίστοιχα (Πιν. 4.4), υποδηλώνοντας απόκλιση από την μεταβολική ισορροπία με τη μείωση της πυκνότητας των βλαστών (Εικ. 4.2) που συνεπάγεται η αύξηση του θρεπτικού φορτίου του λειμώνα (Holmer & Nielsen 1997, Barron et al. 2004). Οι μειωμένες NCP και R του υποβαθμισμένου λειμώνα οδήγησαν

Σχήμα 6.1. Μέση τιμή της συγκέντρωσης στη στήλη του νερού (σε μΜ), το μεσοδιαστηματικό νερό (σε μΜ) και το ίζημα (% dw), του ταμιεύματος στους βλαστούς *P. ocenica* (σε g m⁻²) και ετήσιο ισοζύγιο άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου (σε g m⁻² yr⁻¹), στους σταθμούς control και cages.



Production excess: 13.38 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹, 0.05 g P m⁻² yr⁻¹

Picture 6.1. Carbon, nitrogen and phosphorus average concentration in the water column (μ M), pore water (μ M) and sediment (% dw), storage at *P. ocenica* shoots (g m⁻²) and annual budget (g m⁻² yr⁻¹), at control and cages station.



Production excess: -12.69 g C m⁻² yr⁻¹, -0.31 g N m⁻² yr⁻¹, -0.04 g P m⁻² yr⁻¹

σε λόγο GPP προς R (1.4) σχεδόν ίσο με αυτόν που μετρήθηκε σε μια υγιή βενθική κοινότητα (1.3) από όπου απουσίαζαν βλαστοί *P. oeceanica* (Πιν. 4.4). Η απόκλιση αυτή υποδεικνύει τον καταστροφικό ρόλο που οι εκροές ιχθυοκαλλιέργειας διαδραματίζουν σε ολόκληρο το οικοσύστημα που δημιουργείται στους λειμώνες (Ενότητα 4.4), δεδομένου ότι υπό κανονικές συνθήκες η καθαρή παραγωγή και η αναπνοή υγιών κοινοτήτων *P. oeceanica* είναι ως 60 και 15 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερες από αυτές των υγιών βενθικών κοινοτήτων (Barron et al. 2006).

Η ροή του διαλυτού ανόργανου άνθρακα (DIC) σημείωσε πρόσληψη στο φως και απελευθέρωση στο σκοτάδι (Εικ. 4.3), αντανακλώντας την πρόσληψη DIC από τα θαλάσσια φανερόγαμα κατά τη φωτοσύνθεση και την απελευθέρωσή του κατά την αναπνοή (Marba et al. 2006a). Σε ετήσια κλίμακα, η υποβαθμισμένη κοινότητα παρουσίασε πρόσληψη DIC (-7724 mmol C m² yr⁻¹), ενώ αντιθέτως η υγιής απελευθέρωση DIC (1842 mmol C m² yr⁻¹). Παρ' όλα αυτά, η εισροή DIC στην υποβαθμισμένη κοινότητα δεν μπορεί να αποδοθεί μόνο στη φωτοσύνθεση, καθώς έχει δειχθεί ότι το ανθρωπογενές θρεπτικό φορτίο μειώνει τη φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών (Ralph et al. 2006), όπως φάνηκε και από την παρατηρούμενη μείωση της GPP στην παρούσα μελέτη (Εικ. 4.1). Ενδεχομένως, η κατανάλωση του DIC μπορεί να αποδοθεί στα χημειοαυτότροφα βακτήρια όπως είναι τα βακτήρια του γένους Beggiatoa (Thomsen & Kristensen 1997), τα οποία συνήθως σχηματίζουν μεγάλα στρώματα σε υποβαθμισμένα ιζήματα (Holmer & Kristensen 1992). Από την άλλη μεριά, η αυξημένη ανοργανοποίηση, η οποία συνήθως αναφέρεται σε υποβαθμισμένα ιζήματα (Holmer & Kristensen 1996, Holmer & Frederiksen 2007), πιθανώς αύξησε την εκροή του DIC.

Το θρεπτικό φορτίο οδήγησε σε αύξηση της απελευθέρωσης του διαλυτού οργανικού άνθρακα (DOC) και αζώτου (DON) από την υποβαθμισμένη κοινότητα των

θαλάσσιων φανερόγαμων κατά 204% και 1639%, αντίστοιχα, ετησίως, σε σύγκριση με την υγιή κοινότητα, ενώ μετέτρεψε την κοινότητα από αποθήκη (-0.3 mmol P m⁻² yr⁻¹) σε πηγή (3 mmol P m⁻² yr⁻¹) για το διαλυτό οργανικό φώσφορο (DOP) (Πιν. 4.4). Η απελευθέρωση διαλυτού οργανικού υλικού μπορεί να αυξήσει τη δραστηριότητα των βακτηρίων (Ziegler & Benner 1999a). Τα βακτήρια αυτά μπορούν να ανταγωνιστούν τα θαλάσσια φανερόγαμα στην πρόσληψη θρεπτικών και να επάγουν την ανοργανοποίηση και την ανακύκλωση των θρεπτικών, μειώνοντας την ικανότητα των βλαστών να αποθηκεύσουν άνθρακα και θρεπτικών στο λειμώνα (Eνότητα 3.4).

Η υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων αποκρίθηκε στο θρεπτικό φορτίο με απελευθέρωση διαλυτού ανόργανου αζώτου, με τη μορφή NH₄ και NO₃, αν και η ροή του αζώτου αντιπροσωπεύει το συνολικό αποτέλεσμα της νιτροποίησης, της απονιτροποίησης και της σύζευξής τους στο χρόνο και το χώρο, καθώς ο συγκεκριμένος πειραματικός σχεδιασμός δεν επιτρέπει τη διάκριση μεταξύ των συγκεκριμένων διαδικασιών. Το συσσωρευμένο οργανικό υλικό κάτω από τους κλωβούς (Ενότητα 5.4) αύξησε την ανοργανοποίηση (Holmer et al. 2007) και πιθανόν μείωσε τη διαθεσιμότητα του οξυγόνου και τη νιτροποίηση, και επομένως τη σύζευξη νιτροποίησης – απονιτροποίησης (Ενότητα 4.5), με αποτέλεσμα να μετρηθεί αύξηση της απελευθέρωση αζώτου με τη μορφή των NO₃ μόνο κατά 26%, ενώ με τη μορφή NH₄ κατά 122% (Πιν. 4.4). Ο ταχύς ρυθμός ανοργανοποίησης των γηραιών φύλλων, ο οποίος μετρήθηκε στην υποβαθμισμένη κοινότητα θαλάσσιων φανερόγαμων (Ενότητα 2.4), λόγω του αυξημένου θρεπτικού περιεχομένου στους ιστούς των γηραιών αυτών φύλλων, την αυξημένη διαθεσιμότητα θρεπτικών στη στήλη του νερού και το μεσοδιαστηματικό νερό καθώς και το αυξημένο οργανικό υλικό υλικό στο

ίζημα (Ενότητα 2.4) πιθανόν προκάλεσαν την αύξηση της ανοργανοποίησης (Pedersen et al. 1999) και οδήγησαν σε μεγαλύτερη εκροή NH₄. Τέλος, η απελευθέρωση NH₄ από την υποβαθμισμένη κοινότητα θα μπορούσε να αποδοθεί και στην αναγωγή των NO₃ σε NH₄, αναγωγή η οποία είναι ενισχυμένη σε οργανικώς εμπλουτισμένα ιζήματα, όπως είναι αυτά που βρίσκονται κάτω από τους κλωβούς (Christensen et al. 2000).

Η υγιής κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων παρουσίασε καθαρή πρόσληψη (Πιν. 4.4) DIP (-7 mmol P m⁻² yr⁻¹), επιβεβαιώνοντας την άποψη ότι ο φώσφορος είναι το σύνηθες θρεπτικό σε έλλειψη στα ιζήματα λειμώνων θαλάσσιων φανερόγαμων (Udy et al. 1999), όπου βρίσκεται συχνά συνδεδεμένος με οργανικές και ανθρακικές πηγές (Jensen et al. 1998), και ότι οι λειμώνες συχνά δρουν ως αποθήκες για το συγκεκριμένο στοιχείο (Marba et al. 2006a). Όμως κάτω από συνθήκες ευτροφισμού, οι λειμώνες μπορούν να λειτουργήσουν ως πηγές για τον DIP (Heijs et al. 2000, Perez et al. 2001). Πράγματι, στη συγκεκριμένη μελέτη, η υποβαθμισμένη κοινότητα των θαλάσσιων φανερόγαμων αποκρίθηκε στο θρεπτικό φορτίο απελευθερώνοντας 20 mmol P m⁻² yr⁻¹. Ο υψηλός ρυθμός αναγωγής των θειικών ενώσεων σε υδρόθειο στα υποβαθμισμένα ιζήματα οδήγησε στην συσσώρευση υδρόθειου (Holmer & Frederiksen 2007). Το υδρόθειο ανταγωνίζεται επιτυχώς τις φωσφορικές ενώσεις στη σύνδεση με τον οξειδωμένο σίδηρο, με αποτέλεσμα το υδρόθειο να ενώνεται με το σίδηρο και να προκαλεί την απελευθέρωση του φωσφόρου από το ίζημα (Heijs et al. 2000).

Τα προαναφερθέντα αποτελέσματα υποδεικνύουν ότι ο υποβαθμισμένος λειμώνας εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από αλλόχθονες εισροές, ώστε να μπορέσει να διατηρήσει την ύπαρξή του και να αντισταθμίσει τις εκτεταμένες απώλειες που υφίσταται λόγω του οργανικού φορτίου από τη λειτουργία του ιχθυοτροφείου.

Επομένως, ενώ οι ώριμοι λειμώνες λειτουργούν ως καθαρές αποθήκες για το οργανικό υλικό (Cebriàn et al. 2000), οι αραιοί υποβαθμισμένοι λειμώνες λειτουργούν ως πηγές για τον άνθρακα και τα θρεπτικά. Φαίνεται ότι οι υποβαθμισμένοι λειμώνες ανταποκρίνονται στον οργανικό εμπλουτισμό λόγω της λειτουργίας του ιχθυοτροφείου με μειωμένη αύξηση και αποθήκευση και αυξημένη εξαγωγή, καταλήγοντας στην απελευθέρωση άνθρακα και θρεπτικών καθώς και στην περαιτέρω αύξηση της διαθεσιμότητας των θρεπτικών στην παράκτια ζώνη. Με αυτόν τον τρόπο, όμως, συμμετέχουν, μαζί με τις ιχθυοκαλλιέργειες, σε ένα φαύλο κύκλο, όπου θρεπτικά προστίθενται συνεχώς στο σύστημα μέχρι της ολοκληρωτικής απώλειας του λειμώνα.

Το οργανικό φορτίο από τη λειτουργία του ιχθυοτροφείου τροποποιεί το μέγεθος και την πορεία της παραγωγής και της αφομοίωσης των θρεπτικών στους βλαστούς, καταλήγοντας σε εκτεταμένη απώλεια των λειμώνων των θαλάσσιων φανερόγαμων. Η απώλεια ενός λειμώνα δεν προκαλεί μόνο την απώλεια των αγαθών και των υπηρεσιών που αυτός προσφέρει, όπως είναι η πρωτογενής παραγωγικότητα, η οξυγόνωση της στήλης και του μεσοδιαστηματικού νερού, τα πεδία ωοτοκίας και ωρίμανσης για πολλά είδη ψαριών και μαλάκιων (στα οποία μάλιστα συμπεριλαμβάνονται είδη ψαριών με μεγάλη εμπορική σημασία και σπάνια είδη ασπόνδυλων, που χρειάζονται ιδιαίτερη προστασία για τη διατήρησή τους) καθώς και η σταθεροποίηση των αμμωδών ακτών στην παραλιακή ζώνη (Hemminga & Duarte 2000), αλλά επιπροσθέτως μεταμορφώνει τους λειμώνες σε πηγές για τον άνθρακα, το άζωτο και το φώσφορο, αλλοιώνοντας το ρόλο-κλειδί που αυτοί έχουν ως αποθήκες στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών (Duarte 2002). Η εκτενής απώλεια των θαλάσσιων φανερόγαμων, με ετήσιο ρυθμό απώλειας >1%

των φυτοβενθικών κοινοτήτων ως αποθήκες των στοιχείων. Και αυτό γιατί τα θαλάσσια φανερόγαμα αποτελούν σημαντικό μέρος (10%) της έκτασης που καταλαμβάνει το φυτοβένθος και ευθύνονται για το 12% της καθαρής παραγωγής που παράγεται σε περίσσεια από τις φυτοβενθικές κοινότητες (Duarte et al. 2005). Το φυτοβένθος (δηλ. τα μαγγρόβια, τα αλόφυτα, τα θαλάσσια φανερόγαμα, τα φύκη και οι κοραλλιογενείς ύφαλοι), αν και καλύπτει μόλις < 2% της επιφάνειας των ωκεανών (Duarte & Cebrian 1996), παράγει 3388 Tg yr⁻¹ σε περίσσεια, 111 Tg yr⁻¹ από τα οποία αποθηκεύονται στο ίζημα των φυτοβενθικών κοινοτήτων (Duarte et al. 2005). Συνολικά, το φυτοβένθος αποθηκεύει περίπου το 50% της ποσότητας του άνθρακα που αποθηκεύεται στα ιζήματα των ωκεανών (Duarte et al. 2005). Η μείωση της κάλυψης του φυτοβένθους έχει οδηγήσει σε μείωση της αποθήκευσης του άνθρακα στα ιζήματα των ωκεανών κατά 25% (Duarte et al. 2005), μειώνοντας την ικανότητα των ενδιαιτημάτων αυτών να αποθηκεύουν το διαρκώς αυξανόμενο διοξείδιο του άνθρακα (CO₂) που εκπέμπεται από ποικίλες ανθρώπινες δραστηριότητες. Είναι επομένως απαραίτητη η ακριβής και λεπτομερειακή εκτίμηση του κύκλου του άνθρακα και των θρεπτικών στους λειμώνες των θαλάσσιων φανερόγαμων και κατ' επέκταση στις φυτοβενθικές κοινότητες, προκειμένου να αντιμετωπιστεί η παγκόσμια περιβαλλοντική κρίση (Duarte et al. 2008).

7. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

- Οι συγκεντρώσεις του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στα φύλλα, τα ριζώματα και τις ρίζες των υγιών βλαστών *P. oceanica* έδειξαν εποχική διακύμανση, σημειώνοντας συσσώρευση θρεπτικών κατά τη διάρκεια του χειμώνα, οπότε και η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στο περιβάλλον είναι μεγαλύτερη.
- 2. Ο μεταβολισμός του υγιούς λειμώνα *P. oceanica* σημείωσε εποχικότητα, με μέγιστο και ελάχιστο το καλοκαίρι και το φθινόπωρο, αντίστοιχα, και υψηλή ένταση, αποδεικνύοντας για πρώτη φορά ότι το εποχικό πρότυπο που έχει περιγραφεί για τους λειμώνες αυτούς στη Δυτική Μεσόγειο ισχύει και για τους λειμώνες του είδους στην Ανατολική Μεσόγειο.
- 3. Η συγκέντρωση του διαλυτού ανόργανου αζώτου και φωσφόρου στη στήλη του νερού δεν διέφερε σημαντικά μεταξύ των σταθμών cages και control, ως αποτέλεσμα της ταχείας διάλυσης των θρεπτικών και της γρήγορης μεταφοράς τους σε ανώτερα τροφικά επίπεδα μέσω της θήρευσης.
- 4. Η συγκέντρωση της αμμωνίας και των φωσφορικών στο μεσοδιαστηματικό νερό ήταν κατά μέσο όρο 2 και 3 φορές, αντίστοιχα, μεγαλύτερη στο σταθμό cages από αυτή στο σταθμό control και σχετίστηκε θετικά με την εισροή και την δεξαμενή αζώτου και φωσφόρου, αντίστοιχα, στο ίζημα, υποδεικνύοντας απευθείας σύζευξη των πηγών αζώτου και φωσφόρου στο καθιζάνον υλικό, το ίζημα και το μεσοδιαστηματικό νερό.
- 5. Η καθίζηση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου ήταν 4, 3 και 4 φορές υψηλότερες στο σταθμό cages από αυτή στο σταθμό control, οδηγώντας σε συσσώρευση των στοιχείων αυτών στο σταθμό cages, όπου η συγκέντρωση του άνθρακα, του αζώτου και του φωσφόρου στο ίζημα ήταν αυξημένη κατά 14, 9 και

1.4 φορές, αντίστοιχα, σε σχέση με το σταθμό control, υποδηλώνοντας επαγωγή
 της ανοργανοποίησης κάτω από τους κλωβούς.

- 6. Το θρεπτικό φορτίο οδήγησε μέσω της αύξησης της αποσύνθεσης των φύλλων κάτω από τους κλωβούς σε αύξηση της απελευθέρωσης του διαλυτού οργανικού άνθρακα (DOC) κατά 204% από το λειμώνα και αζώτου (DON) κατά 1639% ετησίως στο σταθμό cages, σε σύγκριση το σταθμό control, ενώ μετέτρεψε το λειμώνα από αποθήκη (-0.3 mmol P m⁻² yr⁻¹) σε πηγή (3 mmol P m⁻² yr⁻¹) για το διαλυτό οργανικό φώσφορο (DOP).
- 7. Το θρεπτικό φορτίο προκάλεσε μέσω της επαγωγής της ανοργανοποίησης, λόγω της αύξησης της καθίζησης και της συσσώρευσης θρεπτικών στο ίζημα, την αύξηση της απελευθέρωσης του διαλυτού ανόργανου αζώτου ως αμμωνία (NH₄) και νιτρικά (NO₃) κατά 122% και 26%, αντίστοιχα, στο σταθμό cages, ενώ μετέτρεψε το λειμώνα από αποθήκη στο σταθμό control (-7 mmol P m⁻² yr⁻¹) σε πηγή στο σταθμό cages (20 mmol P m⁻² yr⁻¹) για τον διαλυτό ανόργανο φώσφορο (DIP).
- 8. Η αυξημένη διαθεσιμότητα του φωσφόρου στο σταθμό cages, λόγω της απελευθέρωσής από το ίζημα κατά τη διάρκεια της ανοργανοποίησης, της αυξημένης καθίζησης και συσσώρευσής του στο ίζημα και στο μεσοδιαστηματικό νερό, σε συνδυασμό με τον περιορισμό των βλαστών από το συγκεκριμένο στοιχείο, οδήγησαν στην συσσώρευση του P στους ιστούς του φυτού στο σταθμό cages.
- 9. Η βιομάζα μειώθηκε κατά 64%, η παραγωγή κατά 66% και ο ρυθμός αφομοίωσης των άνθρακα, αζώτου και φωσφόρου κατά 66%, 56% και 58%, αντίστοιχα, εξαιτίας της αύξησης της καθίζησης και των θρεπτικών στο μεσοδιαστηματικό νερό. Η φυλλοβολία μειώθηκε κατά 81% και η απώλεια στοιχείων (C, N, P) μέσω

αυτής κατά 82%, 74% και 72%, αντίστοιχα, στο σταθμό cages, λόγω της μείωσης της βιομάζας και της παραγωγής.

- 10. Ο ρυθμός αποσύνθεσης των φύλλων ήταν αυξημένος κάτω από τους κλωβούς ως αποτέλεσμα της αύξησης της διαθεσιμότητας των θρεπτικών στους ιστούς των φύλλων και το μεσοδιαστηματικό νερό και της αύξησης στο οργανικό υλικό του ιζήματος.
- 11. Η μείωση της βιομάζας και της παραγωγής οδήγησαν σε λιγότερη αποσυντεθείσα μάζα, χαμηλότερος ρυθμός εξαγωγής θρυμμάτων και μικρότερη ταφή μετρήθηκαν στο σταθμό cages από ό,τι στο σταθμό control.
- 12. Μεγαλύτερη εξαγωγή φύλλων και απώλεια των στοιχείων μέσω αυτού του μονοπατιού, οι οποίες αντιστοιχούν στην απώλεια μέρους της παραγωγής και αφομοίωσης των στοιχείων στα φύλλα λόγω θήρευσης ή/και μηχανικής αποκόλλησης φύλλων, παρατηρήθηκε στο σταθμό cages από αυτόν στο σταθμό control, λόγω της αύξησης των θηρευτών κάτω από τους κλωβούς και της αδυναμίας των αραιών και κοντών βλαστών να κατακρατήσουν τα φύλλα που αποκόπτονταν.
- 13. Η καθαρή παραγωγή και η αναπνοή του οικοσυστήματος του λειμώνα μειώθηκαν κατά 60% και 34%, αντίστοιχα στο σταθμό cages, ως αποτέλεσμα της μείωσης της πυκνότητας των βλαστών.
- 14. Σε ετήσια βάση, ο λειμώνας *P. oceanica* στο σταθμό control αποθήκευσε 13.98 g C m⁻² yr⁻¹, 1.91 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.05 g P m⁻² yr⁻¹ των υλικών που παρήχθησαν ετησίως και ως εκ τούτου ήταν μια καθαρή αποθήκη άνθρακα και θρεπτικών. Αντιθέτως, ο υποβαθμισμένος λειμώνας ήταν μια καθαρή πηγή άνθρακα και θρεπτικών, απελευθερώνοντας 12.69 g C m⁻² yr⁻¹, 0.31 g N m⁻² yr⁻¹ και 0.04 g P m⁻² yr⁻¹, ετησίως.

8. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Agawin NSR, Duarte CM, Fortes MD (1996) Nutrient limitation of Philippine seagrasses (Capo Bolinao, NW Philippines): *in situ* experimental evidence. Marine Ecology Progress Series 138:233-243
- Albertelli G, Covazzi-Harriague A, Danovaro R, Fabiano M, Fraschetti S, Pusceddu A (1999) Differential responses of bacteria, meiofauna and macrofauna in a shelf area (Ligurian Sea, NW Mediterranean): a role of food availability. Journal of Sea Research 42:11-26
- Alcoverro T, Duarte CM, Romero J (1995) Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. Marine Ecology Progress Series 120:203-210
- Alcoverro T, Manzanera M, Romero J (1998) Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 230:1-13
- Alcoverro T, Manzanera M, Romero J (2000) Nutrient mass balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of nutrient translocation. Marine Ecology Progress Series 194:13-21
- Alcoverro T, Romero J, Duarte CM, Lopez NI (1997) Spatial and temporal variations in nutrient limitation of seagrass *Posidonia oceanica* growth in the NW Mediterranean. Marine Ecology Progress Series 146:155-161
- Alcoverro T, Zimmerman RC, Kohrs DG, Alberte RS (1999) Resources allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series 187:121-131
- Apostolaki ET, Tsagaraki T, Tsapakis M, Karakassis I (2007) Fish farming impact on sediments and macrofauna associated with seagrass meadows in the Mediterranean. Estuarine, Coastal and Shelf Science 75:408-416

- Argyrou M, Demetropoulos A, Hadjichristophorou M (1999) Expansion of the macroalga Caulerpa racemosa and changes in soft bottom macrofaunal assemblages in Moni Bay, Cyprus. Oceanologica Acta 22:517-528
- Barron C, Duarte CM (2008) Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. Marine Ecology Progress Series, doi: 10.3354/meps.07715
- Barron C, Duarte CM, Frankignoulle M, Borges AV (2006) Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (Posidonia oceanica) meadow. Estuaries and Coasts 29:417-426
- Barron C, Marba N, Terrados J, Kennedy H, Duarte CM (2004) Community metabolism and carbon budget along a gradient of seagrass (*Cymodocea nodosa*) colonization. Limnology and Oceanography 49:1642-1651
- Bethoux JP, Copin-Montegu G (1986) Biological fixation of atmospheric nitrogen in the Mediterranean Sea. Limnology and Oceanography 31:1353-1358
- Borum J, Pedersen O, Greve TM, Frankovich TA, Zieman JC, Fourqourean JW, Madden CJ (2005) The potential role of plant oxygen and sulphide dynamics in die-off events of the tropical seagrass, *Thalassia testudinum*. Journal of Ecology 93:148-158
- Brix H, Lyngby JE (1985) Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (Zostera marina). Mar Biol 90:111-116
- Burkholder JM, Glasgow HB, Cooke JE (1994) Comparative Effects of Water-Column Nitrate Enrichment on Eelgrass Zostera marina, Shoalgrass Halodule wrightii, and Widgeongrass Ruppia maritima. Marine Ecology Progress Series 105:121-138
- Burkholder JM, Tomasko DA, Touchette BW (2007) Seagrasses and eutrophication. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350:46-72
- Burton JD, Riley JP (1956) Determination of soluble phosphate, and total phosphorus in seawater and of total phosphorus in marine muds. Mikrochimica Acta 9:1350-1365
- Cabaco S, Santos R, Duarte CM (2008) The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: A review. Estuarine, Coastal and Shelf Science 79:354-366

- Calleja ML, Barron C, Hale JA, Frazer TK, Duarte CM (2006) Light regulation of benthic sulfate reduction rates mediated by seagrass (Thalassia testudinum) metabolism. Estuaries and Coasts 29:1255-1264
- Cancemi G, De Falco G, Pergent G (2003) Effects of organic input from a fish farm facility on a *Posidonia oceanica* meadow. Estuarine, Coastal and Shelf Science 56:961-968
- Cannac M, Ferrat L, Pergent-Martini C, Pergent G, Pasqualini V (2006) Effects of fish farming on flavonoids in *Posidonia oceanica*. Science of the Total Environment 370:91-98
- Catsiki VA, Panayotidis P (1992) Copper, chromium and nickel in tissues of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica & Cymodocea nodosa* (Potamogetonaceae) from Greek coastal waters. Chemosphere 26:963-978
- Cebrian J, Duarte CM (1998) Patterns in leaf herbivory on seagrasses. Aquatic Botany 60:67-82
- Cebrian J, Duarte CM (2001) Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. Aquatic Botany 70:295-309
- Cebrian J, Duarte CM, Marba N, Enriquez S (1997) Magnitute and fate of the production of four co-occuring Western Mediterranean seagrass species. Marine Ecology Progress Series 155:29-44
- Cebrian J, Pedersen MF, Kroeger KD, Valiela I (2000) Fate of production of the seagrass *Cymodocea nodosa* in different stages of meadow formation. Marine Ecology Progress Series 204:119-130
- Christensen PB, Rysgaard S, Sloth NP, Dalsgaard T, Schwaerter S (2000) Sediment mineralization, nutrient fluxes, denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium in an estuarine fjord with sea cage trout farms. Aquatic Microbial Ecology 21:73-84
- Danovaro R, Corinaldesi C, La Rosa T, Luna G-M, Mazzola A, Mirto S, Vezzulli L, Fabiano M (2003) Aquaculture impact on benthic microbes and organic matter cycling in coastal Mediterranean sediments: a synthesis. Chemistry and Ecology 19:59-65
- Dauby P, Bale JA, Bloomer N, Canon C, Ling RD, Norro A, Robertson JE, Simon A, Theate J-M, Watson AJ, Frankignoulle M (1995) Particle fluxes over a Mediterranean seagrass bed: a one year case study. Mar Ecol Prog Ser 126:233-246
- de Boer WF (2007) Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. Hydrobiologia 591:5-24
- Deborde J, Abrill G, Mouret A, Jezequel D, Thouzeau G, Clavier J, Bachelet G, Anschutz P (2008) Effects of seasonal dynamics in a Zostera noltii meadow on phosphorus and iron cycles in a tidal mudflat (Arcachon Bay, France). Marine Ecology Progress Series 355:59-71
- Delgado O, Grau A, Pou S, Riera F, Massuti C, Zabala M, Ballesteros E (1997) Seagrass regression caused by fish cultures in Fornells Bay (Menorca, Western Mediterranean). Oceanologica Acta 20:557-563
- Delgado O, Ruiz JM, Perez M, Romero J, Ballesteros E (1999) Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. Oceanologica Acta 22:109-117

Den Hartog C (1970) The seagrasses of the world. Amsterdam, North Holland

- Diaz-Almela E, Marba N, Alvarez E, Santiago R, Holmer M, Grau A, Danovaro R, Argyrou M, Karakassis I, Duarte CM (2008) Benthic input rates predict seagrass (*Posidonia oceanica*) fish farm-induced decline. Marine Pollution Bulletin 56:1332-1342
- Dimech M, Borg JA, Schembri PJ (2002) Changes in structure of a *Posidonia oceanica* meadow and in the diversity of associated decapod, mollusc and echinoderm assemblages, resulting from inputs of waste from a marine fish farm (Malta, Mediterranean Sea). Bulletin of Marine Science 71:1309-1321

Duarte CM (1990) Seagrass nutrient content. Marine Ecology Progress Series 67:201-207

- Duarte CM (1991) Seagrass depth limits. Aquatic Botany 40:363-377
- Duarte CM (1995) Submerged Aquatic Vegetation in Relation to Different Nutrient Regimes. Ophelia 41:87-112

Duarte CM (2002) The future of seagrass meadows. Environmental Conservation 29:192-206

- Duarte CM, Agusti S, Gasol JM, Vaque D, Vazquez-Dominguez E (2000) Effect of nutrient supply on the biomass structure of planktonic communities: an experimental test on a Mediterranean coastal community. Marine Ecology Progress Series 206:87-95
- Duarte CM, Cebrian J (1996) The fate of marine autotrophic production. Limnology and Oceanography 41:1758-1766
- Duarte CM, Chiscano CL (1999) Seagrass biomass and production: a reassessment. Aquatic Botany 65:159-174
- Duarte CM, Dennison WC, Orth RJW, Carruthers TJB (2008) The Charisma of Coastal Ecosystems: Addressing the Imbalance. Estuaries and Coasts: J CERF 31:233-238
- Duarte CM, Marba N, Agawin NSR, Cebrian J, Enriquez S, Fortes MD, Gallegos ME, Merino M, Olesen B, Sand-Jensen K, Uri J, Vermaat J (1994) Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. Marine Ecology Progress Series 107:195-209
- Duarte CM, Merino M, Agawin NSR, Uri J, Fortes MD, Gallegos ME, Marba N, Hemminga MA (1998) Root production and belowground seagrass biomass. Marine Ecology Progress Series 171:97-108
- Duarte CM, Middelburg JJ, Caraco N (2005) Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. Biogeosciences 2:1-8
- Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1993) Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. Oecologia 94:457-471
- Fourqurean JW, Ziemen JC, Powell GVN (1992) Relationships between porewater nutrients and seagrasses in a subtropical carbonate environment. Mar Biol 114:57-65
- Frederiksen M, Holmer M, Diaz-Almela E, Marba N, Duarte CM (2007) Sulfide invasion in the seagrass *Posidonia oceanica* at Mediterranean fish farms: assessment using stable sulfur isotopes. Marine Ecology Progress Series 345:93-104
- Frederiksen M, Holmer M, Perez M, Invers O, Ruiz JM, Knudsen BB (2008) Effect of increased sediment sulfide concentrations on the composition of stable sulfur isotopes

 $(\delta^{34}S)$ and sulfur accumulation in the seagrasses *Zostera marina* and *Posidonia oceanica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 358:98-109

- Gacia E, Duarte CM (2001) Sediment retention by a mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: the balance between deposition and resuspension. Estuarine, Coastal and Shelf Science 52:505-514
- Gacia E, Duarte CM, Middelburg JJ (2002) Carbon and nutrient deposition in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. Limnology and Oceanography 47:23-32
- Gacia E, Granata TC, Duarte CM (1999) An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. Aquat Bot 65:255-268
- Gacia E, Kennedy H, Duarte CM, Terrados J, Marba N, Papadimitriou S, Fortes M (2005) Light-dependence of the metabolic balance of a highly productive Philippine seagrass community. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 316:55-67
- Gattuso JP, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 29:405-434
- Gobert S, Cambridge ML, Velimirov B, Pergent G, Lepoint G, Bouquegneau J-M, Dauby P,
 Pergent-Martini C, Walker DI (2006) Biology of *Posidonia*. In: Larkum, A.W.D.,
 Orth, R.J., Duarte, C.M. (eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.
 Springer, The Netherlands:pp. 387-408
- Goldman J, Caron D, Dennett M (1987) Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. Limnology and Oceanography 32:1239-1252
- Gras AF, Koch MS, Madden CJ (2003) Phosphorus uptake kinetics of a dominant tropical seagrass *Thalassia testudinum*. Aquatic Botany 76:229-315
- Hall POJ, Aller RC (1992) Rapid, small-volume, flow injection analysis for ΣCO_2 and NH_4^+ in marine and freshwaters. Limnology and Oceanography 37:1113-1119

- Hall POJ, Andereson LG, Holby O, Kollberg S, Samuelsson M-O (1990) Chemical fluxes and mass balances in marine fish cage farm. I. Carbon. Mar Ecol Prog Ser 61:61-73
- Hall POJ, Holby O, Kollberg S, Samuelsson M-O (1992) Chemical fluxes and mass balances in a marine fish cage farm. IV. Nitrogen. Marine Ecology Progress Series 89:81-91
- Hansen JW, Thamdrup B, Jorgensen BB (2000) Anoxic incubation of sediment in gas-tight plastic bags: a method for biogeochemical process studies. Marine Ecology Progress Series 208:273-282
- Harrison PG (1989) Detrital processing in seagrass systems: a review of factors affecting decay rates, remineralization and detritivory. Aquatic Botany 23:263-288
- Hedges JI, Stern JH (1984) Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. Limnology and Oceanography 29:657-663
- Heijs SK, Azzoni R, Giordani G, Jonkers HM, Nizzoli D, Viaroli P, van Gemerden H (2000) Sulfide-induced release of phosphate from sediments of coastal lagoons and the possible relation to the disappearance of Ruppia sp. Aquatic Microbial Ecology 23:85-95
- Heilskov AC, Alperin M, Holmer M (2006) Benthic fauna bio-irrigation effects on nutrient regeneration in fish farm sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 339:204-225
- Hemminga MA (1998) The root/rhizome system of seagrasses: as asset and a burden. J Sea Research 39:183-196
- Hemminga MA, Duarte CM (2000) Seagrass Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.:298 pp.
- Hemminga MA, Harrison PG, van Lent F (1991) The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. Marine Ecology Progress Series 71:85-96
- Hemminga MA, Koutstaal BP, van Soelen J, Merks AGA (1994) The nitrogen supply to interdital eelgrass (*Zostera marina*). Mar Biol 118:223-227
- Hemminga MA, Marba N, Stapel J (1999) Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. Aquatic Botany 65:141-158

- Holby O, Hall POJ (1991) Chemical fluxes and mass balances in a marine fish cage farm. II. Phosphorus. Marine Ecology Progress Series 70:263-272
- Holmer M, Argyrou M, Dalsgaard T, Danovaro R, Diaz-Almela E, Duarte CM, Frederiksen M, Grau A, Karakassis I, Marba N, Mirto S, Perez M, Pusceddu A, Tsapakis M (2008)
 Effects of fish farm waste on *Posidonia oceanica* meadows: synthesis and provision of monitoring and management tools. Marine Pollution Bulletin 56:1618-1629
- Holmer M, Duarte CM, Boschker HTS, Barron C (2004) Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. Aquat Microb Ecol 36:227-237
- Holmer M, Frederiksen M (2007) Stimulation of sulfate reduction rates in Mediterranean fish farm sediments inhabited by the seagrass *Posidonia oceanica*. Biogeochemistry 85:169-184
- Holmer M, Kristensen E (1992) Impact of marine fish cage farming on metabolism and sulfate reduction of underlying sediments. Marine Ecology Progress Series 80:191-201
- Holmer M, Kristensen E (1996) Seasonality of sulfate reduction and pore water solutes in a marine fish farm sediment: The importance of temperature and sedimentary organic matter. Biogeochemistry 32:15-39
- Holmer M, Marba N, Diaz-Almela E, Duarte CM, Tsapakis M, Danovaro R (2007) Sedimentation of organic matter from fish farms in oligotrophic Mediterranean assessed through bulk and stable isotope (δ13C and δ15N) analyses. Aquaculture 262:268-280
- Holmer M, Nielsen SL (1997) Sediment sulfur dynamics related to biomass-density patterns in *Zostera marina* (eelgrass) beds. Marine Ecology Progress Series 146:163-171
- Holmer M, Perez M, Duarte CM (2003) Benthic primary producers a neglected environmental problem in Mediterranean maricultures? Marine Pollution Bulletin 46:1372-1376

- Iizumi H, Hattori A (1982) Growth and organic production of eelgrass (Zostera marina L.) in temperate waters of the pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. Aquatic Botany 12:245-256
- Invers O, Kraemer GP, Perez M, Romero J (2004) Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303:97-114
- Ivancic I, Deggobis D (1984) An optimal manual procedure for ammonia analysis in natural waters by the indophenol blue method. Water Research 18:1143-1147
- Jensen HS, McGlathery KJ, Marino R, Howarth RW (1998) Forms and availability of sediment phosphorus in carbonate sand Bermuda seagrass beds. Limnol Oceanogr 43:799-810
- Karakassis I, Pitta P, Krom MD (2005) Contribution of fish farming to the nutrient loading of the Mediterranean. Scientia Marina 62:313-321
- Karakassis I, Tsapakis M, Hatziyanni E (1998) Seasonal variability in sediment profiles beneath fish farm cages in the Mediterranean. Mar Ecol Prog Ser 162:243-252
- Karakassis I, Tsapakis M, Hatziyanni E, Papadopoulou K-N, Plaiti W (2000) Impact of cage farming of fish on the seabed in three

Mediterranean coastal areas. ICES Journal of Marine Science 57:1462-1471

- Karakassis I, Tsapakis M, Hatziyanni E, Pitta P (2001) Diel variation of nutrient and chlorophyll in sea bass and sea bream cages in the Mediterranean. Fresenius Environmental Bulletin 10:278-283
- Kilminster KL, Walker DI, Thompson PA, Raven JA (2008) Changes in growth, internodedistance and nutrient concentrations of the seagrass *Halophila ovalis* with exposure to sediment sulphide. Marine Ecology Progress Series 361:83-91
- Koch EW, Ackerman JD, Verduin J, van Keulen M (2006) Fluid dynamics in seagrass ecology from molecules to ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, The Netherlands:pp 193-226

- Kristensen E, Andersen FO (1987) Determination of organic carbon in marine sediments: a comparison of two CHN-analyzer methods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 109:15-23
- La Rosa T, Mirto S, Mazzola A, Danovaro R (2001) Differential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments. Environmental Pollution 112:427-434
- Lee K-S, Dunton KH (1999) Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant budget. Limnology and Oceanography 44:1204-1215
- Lepoint G, Gobert S, Dauby P, Bouquegneau J-M (2004) Contributions of benthic and planktonic primary producers to nitrate and ammonium uptake fluxes in a nutrientpoor shallow coastal area (Corsica, NW Mediterranean). J Exp Mar Biol Ecol 302:107-122
- Lepoint G, Millet S, Dauby P, Gobert S, Bouquegneau J-M (2002) Annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by *in situ* uptake experiments. Marine Ecology Progress Series 237:87-96
- Lopez NI, Duarte CM, Vallespinos F, Romero J, Alcoverro T (1995) Bacterial activity in NW Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 187:39-49
- Lopez NI, Duarte CM, Vallespinos F, Romero J, Alcoverro T (1998) The effect of nutrient additions on bacterial activity in seagrass (*Posidonia oceanica*) sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 224:155-166
- Marba N, Duarte CM (1998) Rhizome elongation and seagrass clonal growth. Marine Ecology Progress Series 174:269-280
- Marba N, Duarte CM, Cebrian J, Gallegos ME, Olesen B, Sand-Jensen K (1996) Growth and population dynamics of *Posidonia oceanica* on the Spanish Mediterranean coast: elucidating seagrass decline. Mar Ecol Prog Ser 137:203-213

- Marba N, Duarte CM, Diaz-Almela E, Terrados J, Alvarez E, Martinez R, Santiago R, Gacia E, Grau AM (2005) Direct evidence of imbalanced seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot population dynamics in the Spanish Mediterranean. Estuaries 28:53-62
- Marba N, Duarte CM, Holmer M, Martinez R, Basterretxea G, Orfila A, Jordi A, Tintore J (2002a) Effectiveness of protection of seagrass (Posidonia oceanica) populations in Cabrera National Park (Spain). Environmental Conservation 29:509-518
- Marba N, Hemminga MA, Mateo MA, Duarte CM, Mass YEM, Terrados J, Gacia E (2002b) Carbon and nitrogen translocation between seagrass ramets. Mar Ecol Prog Ser 226:287-300
- Marba N, Holmer M, Gacia E, Barron C (2006a) Seagrass beds and coastal biogeochemistry.In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, The Netherlands:pp. 133-155
- Marba N, Santiago R, Diaz-Almela E, Alvarez E, Duarte CM (2006b) Seagrass (*Posidonia oceanica*) vertical growth as an early indicator of fish-farm-derived stress. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67:475-483
- Mateo MA (1995) El compartimento detritico en ecosistemas de fanerogamas marinas mediterraneas. PhD thesis, Universidad de Barcelona
- Mateo MA, Romero J (1996) Evaluating seagrass leaf litter decomposition: an experimental comparison between litter-bag and oxygen-uptake methods. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 202:97-106
- Mateo MA, Romero J (1997) Detritus dynamics in the seagrass *Posidonia oceanica*: elements for an ecosystem carbon and nutrient budget. Marine Ecology Progress Series 151:43-53
- Mateo MA, Romero J, Perez M, Littler MM, Littler DS (1997) Dynamics of millenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44:103-110

- Mateo MA, Sanchez-Lizaso J-L, Romero J (2003) *Posidonia oceanica* "banquettes": a preliminary assessment of the relevance for meadow carbon and nutrients budget. Estuarine, Coastal and Shelf Science 56:85-90
- McGlathery KJ, Berg P, Marino R (2001) Using porewater profiles to assess nutrient availability in seagrass-vegetated carbonate sediments. Biogeochemistry 56:239-263
- McRoy CP, Barsdate RJ, Nebert M (1972) Phosphorus cycling in eelgrass (*Zostera marina* L.) ecosystem. Limnol Oceanogr 17:58-67
- Nixon SW (1995) Coastal Marine Eutrophication a Definition, Social Causes, and Future Concerns. Ophelia 41:199-219
- Oviatt CA, Rudnick DT, Keller AA, Sampou PA, Almquist GT (1986) A comparison of system (O₂ and CO₂) and C-14 measurements of metabolism in estuarine mesocosms.
 Marine Ecology Progress Series 28:57-67
- Panayotidis P, Boudouresque CF, Marcotcoqueugniot J (1981) Microstructure of *Posidonia oceanica* (Linnaeus) beds. Botanica Marina 24:115-124
- Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, Pergent G (1998) Mapping of *Posidonia* oceanica using aerial photographs and side-scan sonar: Application of the islands of Corsica (France). Estuarine, Coastal and Shelf Science 47:357-367
- Pedersen AGU, Berntsen J, Lomstein BA (1999) The effect of eelgrass decomposition on sediment carbon and nitrogen cycling: A controlled laboratory experiment. Limnology and Oceanography 44:1978-1992
- Pedersen MF, Borum J (1992) Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marrina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. Marine Ecology Progress Series 80
- Pedersen MF, Borum J (1993) An annual nitrogen budget for a seagrass Zostera marina population. Marine Ecology Progress Series 101:169-177
- Pedersen MF, Duarte CM, Cebrian J (1997) Rates of changes in organic matter and nutrient stocks during seagrass *Cymodocea nodosa* colonization and stand development. Marine Ecology Progress Series 159:29-36

153

- Penhale PA, Thayer GW (1980) Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes. J Exp Mar Biol Ecol 42:113-123
- Perez M, Garcia T, Invers O, Ruiz JM (2008) Physiological responses of the seagrass *Posidonia oceanica* as indicators of fish farm impact. Marine Pollution Bulletin 56:869-879
- Perez M, Mateo MA, Alcoverro T, Romero J (2001) Variability in detritus stocks in beds of the seagrass *Cymodocea nodosa*. Botanica Marina 44:523-531
- Perez M, Romero J (1994) Growth dynamics, production, and nutrient status of the seagrass Cymodocea nodosa in a Mediterranean semi-estuarine environment. Marine Ecology 15:51-64
- Perez M, Ruiz JM, Invers O, Holmer M, Frederiksen M (2003) Seagrasses as early warning indicators of fish farming effects. MedVeg Final Report:pp. 75-94
- Perez-Llorens JL, de Visscher P, Nienhuis PH, Niell FX (1993) Light-dependent uptake, translocation and foliar release of phosphorus by the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. J Exp Mar Biol Ecol 166:165-174
- Perez-Llorens JL, Niell FX (1993) Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. from Palmones River estuary, Spain. Aquatic Botany 46:49-66
- Pergent G, Mendez S, Pergent-Martini C, Pasqualini V (1999) Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows in the Mediterranean. Oceanologica Acta 22:95-107
- Pergent G, Romero J, Pergent-Martini C, Mateo MA, Boudouresque C-F (1994) Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series 106:139-146
- Pergent-Martini C, Boudouresque C-F, Pasqualini V, Pergent G (2006) Impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows: a review. Marine Ecology 27:310-319
- Pergent-Martini C, Leoni V, Pasqualini V, Adrizzone GD, Balestri E, Bedini R, Belluscio A, Belsher T, Borg J, Boudouresque CF, Boumaza S, Bouquegneau JM, Buia MC,

Calvo S, Cebrian J, Charbonnel E, Cinelli F, Cossu A, Di Maida G, Dural B, Francour P, Gobert S, Lepoint G, Meinesz A, Molenaar H, Mansour HM, Panayotidis P, Peirano A, Pergent G, Piazzi L, Pirrotta M, Relini G, Romero J, Sanchez-Lizaso JL, Semroud R, Shembri P, Shili A, Tomasello A, Velimirov B (2005) Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows: use and application. Ecological Indicators 5:213-230

- Pitta P, Apostolaki ET, Tsagaraki T, Tsapakis M, Karakassis I (2006) Fish farming effects on chemical and microbial variables of the water column: a spatio-temporal study along the Mediterranean Sea. Hydrobiologia 563:99-108
- Pitta P, Tsapakis M, Apostolaki ET, Tsagaraki T, Holmer M, Karakassis I (2008) Seeking the ghost nutrients from fish farms. Marine Ecology Progress Series, doi: 10.3354/meps07763
- Raimbault P, Pouvesle W, Diaz F, Garcia N, Sempere R (1999) Wet-oxidation and automated colorimetry for simultaneous determination of organic carbon, nitrogen and phosphorus dissolved in seawater. Marine Chemistry 66:161-169
- Ralph PJ, Tomasko DA, Moore KA, Seddon S, Macinnis-Ng CMO (2006) Human impacts on seagrasses: eutrophication, sedimentation, and contamination. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, The Netherlands:pp. 567-594
- Risgaard-Petersen N, Dalsgaard T, Rysgaard S, Christensen PB, Borum J, McGlathery KJ, Nielsen LP (1998) Nitrogen balance of a temperate eelgrass *Zostera marina* bed. Mar Ecol Prog Ser 174:281-291
- Romero J, Lee K-S, Perez M, Mateo MA, Alcoverro T (2006) Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (eds.), Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, The Netherlands:pp. 227-254
- Romero J, Pergent G, Pergent-Martini C, Mateo MA, Regnier C (1992) The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: litter features, decomposition rates and mineral stocks. Marine Ecology Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli 13:69-83

- Ruiz JM, Perez M, Romero J (2001) Effects of fish farm loadings on seagrass (*Posidonia oceanica*) Distribution, growth and photosynthesis. Marine Pollution Bulletin 42:749-760
- Santos R, Silva J, Alexandre A, Navarro N, Barron C, Duarte CM (2004) Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon. Estuaries 27:977-985
- Sara G (2007) A meta-analysis on the ecological effects of aquaculture on the water column: dissolved nutrients. Marine Environmental Research 63:390-408
- Sara G, Scilipoti D, Mazzola A, Modica A (2004) Effects of fish farming waste to sedimentary and particulate organic matter in a southern Mediterranean area (Gulf of Castellammare, Sicily): a multiple stable isotope study (δ^{13} C and δ^{15} N). Aquaculture 234:199-213
- Short FT (1987) Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. Aquat Bot 27:41-57
- Short FT, Coles RG, Pergent-Martini C (2001) Global seagrass distribution. In: Short, F.T., Coles, R.G. (eds.), Global Seagrass Research Methods. Elsevier, The Netherlands:pp. 5-30
- Stapel J, Aarts TL, van Duynhoven BHM, de Groot JD, van de Hoogen PHM, Hemminga MA (1996) Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. Mar Ecol Prog Ser 134:195-206
- Stapel J, Hemminga MA (1997) Nutrient resorption from seagrass leaves. Mar Biol 128:197-206
- Strickland JD, Parsons TR (1972) A practical handbook of sea-water analysis. Bulletin of Fisheries Research Board of Canada 167:311
- Stutes J, Cebrian J, Stutes AL, Hunter A, Corcoran AA (2007) Benthic metabolism across a gradient of anthropogenic impact in three shallow coastal lagoons in NW Florida.Marine Ecology Progress Series 348:55-70

- Sugimura Y, Suzuki Y (1988) A high-temperature catalytic oxidation method for the determination of non-volatile dissolved organic carbon in seawater by direct injection of a liquid sample. Marine Chemistry 24:105-131
- Terrados J, Duarte CM, Kamp-Nielsen L, Agawin NSR, Gacia E, Lacap D, Fortes MD, Borum J, Lubanski M, Greve T (1999) Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? Aquat Bot 65:175-197
- Thomsen U, Kristensen E (1997) Dynamics of ΣCO_2 in a surficial sandy marine sediment: the role of chemoautotrophy. Aquatic Microbial Ecology 12:165-176
- Thursby GB, Harlin MM (1982) Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by Zostera marina. Marine Biology 72:109-112
- Thursby GB, Harlin MM (1984) Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. Mar Biol 83:61-67
- Touchette BW, Burkholder JM (2000) Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 250:133-167
- Tsapakis M, Pitta P, Karakassis I (2006) Nutrients and fine particulate matter released from sea bass (*Dicentrarchus labrax*) farming. Aquatic Living Resources 19:69-75
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. Marine Ecology Progress Series 185:257-271
- UNEP (2002) Vital Water Graphics An overview of the State of the World's Fresh and Marine Waters. UNEP, Nairobi, Kenya, ISBN 92-807-2236-0
- Velimirov B (1986) DOC dynamics in a Mediterranean seagrass system. Marine Ecology Progress Series 28:21-41
- Verges A, Becerro MA, Alcoverro T, Romero J (2007) Experimental evidence of chemical deterrence against multiple herbivores in the seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series 343:107-114

- Vizzini S, Sara G, Michener RH, Mazzola A (2002) The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. Acta Oecologica 23:277-285
- Ziegler S, Benner R (1999a) Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrassdominated lagoon. Marine Ecology Progress Series 180:149-160
- Ziegler S, Benner R (1999b) Nutrient cycling in the water column of a subtropical seagrass meadow. Marine Ecology Progress Series 188:51-62
- Ziegler S, Kaiser E, Benner R (2004) Dynamics of dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in a seagrass meadow of Laguna Madre, Texas. Bulletin of Marine Science 75:391-407