



ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ
ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ στα
ΠΟΛΥΠΛΟΚΑ ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ και ΔΙΚΤΥΑ

ΤΜΗΜΑ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΟΙΚΟΝΟΜΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ

ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ

INTER-FACULTY
MASTER PROGRAM on
COMPLEX SYSTEMS and NETWORKS

SCHOOL of MATHEMATICS

SCHOOL of BIOLOGY

SCHOOL of GEOLOGY

SCHOOL of ECONOMICS

ARISTOTLE UNIVERSITY of THESSALONIKI



ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Τίτλος εργασίας

Δομή των κοινοτήτων του φυτοπλαγκτού σε εύτροφες ελληνικές
λίμνες

Phytoplankton community structure in eutrophic greek lakes

ΦΙΛΙΠΠΟΣ ΓΕΩΡΓΟΥΛΗΣ

ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ , ΔΕΚΕΜΒΡΙΟΣ 2019



ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Τίτλος εργασίας

Δομή των κοινοτήτων του φυτοπλαγκτού σε εύτροφες ελληνικές λίμνες

Phytoplankton community structure in eutrophic greek lakes

ΦΙΛΙΠΠΟΣ ΓΕΩΡΓΟΥΛΗΣ

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ: Μαζάρης Αντώνης, Αν. Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας ΑΠΘ

ΣΥΝΕΠΙΒΛΕΠΩΝ: Σγαρδέλης Στέφανος, Καθηγητής, Τμήμα Βιολογίας ΑΠΘ
Μουστάκα Μαρία, Καθηγήτρια, Τμήμα Βιολογίας ΑΠΘ

Εγκρίθηκε από την Τριμελή Εξεταστική Επιτροπή την 20η Δεκεμβρίου 2019.

.....
Α. Μαζάρης
Αν. Καθηγητής Α.Π.Θ.

.....
Σ. Σγαρδέλης
Καθηγητής Α.Π.Θ.

.....
Μ. Μουστάκα
Καθηγήτρια Α.Π.Θ.

ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ , ΔΕΚΕΜΒΡΙΟΣ 2019



.....
Φίλιππος Ι. Γεωργούλης
Πτυχιούχος Μαθηματικός Πανεπιστημίου Ιωαννίνων.

Copyright © Φίλιππος Ι. Γεωργούλης, 2019
Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved.

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς τον συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν τον συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευτεί ότι εκφράζουν τις απόψεις
θέσεις
του
Α.Π.Θ.



Στην παρούσα εργασία διερευνήθηκαν οι σχέσεις και αλληλεπιδράσεις ανάμεσα στα είδη φυτοπλαγκτού σε 7 εύτροφες ρηχές ελληνικές λίμνες με τη χρήση δεικτών συσχέτισης και δικτύων απεικόνισης συνδέσεων-αλληλεπιδράσεων των οργανισμών. Στις λίμνες που εξετάστηκαν η χρήση δικτύων έδειξε ποια είδη συνυπάρχουν και πως επηρεάζονται μεταξύ τους αρνητικά ή θετικά. Χρησιμοποιήθηκαν πρωτογενή δεδομένα σύνθεσης-παρουσίας ειδών και ταξινομικών/ λειτουργικών ομάδων φυτοπλαγκτού καθώς και βιομάζας από κάθε λίμνη. Παρατηρήθηκαν διαφορές στη δομή των δικτύων συσχέτισης τόσο ανάμεσα στις λίμνες όσο και στην ίδια λίμνη με τη χρήση διαφορετικών δεικτών και κριτηρίων συσχέτισης.

Λέξεις κλειδιά

Φυτοπλαγκτό,

Δίκτυα,

Συσχετίσεις,

Κυανοβακτήρια



Abstract

In the present study we investigated the relationships and interactions between phytoplankton species in 7 shallow eutrophic Greek lakes using correlation indices and linkage-interaction imaging networks of organisms. In the studied lakes the use of networks showed which species co-exist and how they are negatively or positively influenced by each other. Original composition data on species level and on taxonomic / functional level as well as biomass data from each lake were used. Differences in the structure of the networks between the lakes and within the same lake were observed using different correlation indices and criteria.

Key Words

Phytoplankton, Networks, Correlations, Cyannobacteria



Θα ήθελα να ευχαριστήσω πρώτο από όλους τον καθηγητή και επιβλέποντα της μεταπτυχιακής διπλωματικής μου εργασίας κ. Αντώνιο Μαζάρη, για την αμέριστη βοήθεια του σε όλο το στάσιο της διπλωματικής μου εργασίας, για την καθοδήγηση που μου έδωσε, το χρόνο που αφιέρωσε και την κατανόηση του. Επίσης θέλω να ευχαριστήσω θερμά την πάντα εύκαιρη και πρόθυμη για οποιαδήποτε απορία και βοήθεια καθηγήτρια κ. Μαρία Μουστάκα για τις ιδιαίτερα σημαντικές οικολογικές επισυμάνσεις και τις οικολογικές κατευθύνσεις που μου έδωσε, άλλα και για την ευρύτερη στήριξη της. Τον καθηγητή Βιολογίας κ. Στέφανο Σγαρδέλη για την αξιολόγηση και τις πολύ χρήσιμες συμβουλές του. Τους μεταδιδάκτορες Σάββα Γενίτσαρη και Νατάσσα Στεφανίδου ευχαριστώ θερμά για την φιλική, ανιδιοτελή και πολύτιμη εργαστηριακή τους βοήθεια και τις αρχικές κατευθύνσεις που μου έδωσαν. Ιδιαίτερες ευχαριστίες χρωστάω στην Ματίνα Κατσιάπη για την αμέριστη συμπαράσταση και βοήθεια της σε όλους τους τομείς καθόλο το διάστημα του μεταπτυχιακού μου.



Περίληψη

Λέξεις κλειδιά

Abstract

Key Words

Ευχαριστίες

Κεφάλαιο

Σελίδα

1. Εισαγωγή.....	8
2. Σκοπός.....	15
3. Δεδομένα-Περιοχή Έρευνας.....	16
4. Μεθοδολογία.....	19
4.1 Ιεραρχική ομαδοποίηση	19
4.2 Κατασκευή δικτύων. Δείκτης συσχέτισης MIC.....	23
4.3 Τοπολογικά χαρακτηριστικά δικτύων.....	25
4.4 K-shell αποσύνθεση.....	28
4.5 Κοινότητες MCL εντός δικτύων.....	31
4.6 Κατανομή σκακιέρας.....	32
5. Αποτελέσματα & Συζήτηση	34
5.1 Δεδομένα φυτοπλαγκτού	34
5.2 Ιεραρχική Ομαδοποίηση.....	36
5.3 Δίκτυα φυτοπλαγκτού.....	40
5.4 Αρνητικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών.....	43
5.5 K-shell αποσύνθεση του δικτύου.....	48
5.6 Κοινότητες δικτύου ανταγωνισμού.....	51
5.7 Δίκτυο ανταγωνιστικών ειδών σκακιέρας.....	53
6. Συμπεράσματα	54
7. Βιβλιογραφία.....	56
Παράρτημα.....	65

1. Εισαγωγή

Οι σχέσεις συνύπαρξης-αλληλεπίδρασης των οργανισμών μέσα στις διάφορες βιοκοινότητες εμπεριέχουν σημαντική οικολογική πληροφορία όσον αφορά τους μηχανισμούς που διαμορφώνουν τις διαφορετικές οικοθέσεις και κατ'έπекταση τη συνύπαρξη και ποικιλότητα των οργανισμών μέσα στις βιοκοινότητες αυτές (Tilman 1982). Στις μικροβιακές κοινότητες ειδικότερα, σημαντικοί μηχανισμοί καθορισμού οικοθέσεων αποτελούν οι περιβαλλοντικοί αβιοτικοί παράγοντες, οι οποίοι καθορίζουν τα όρια αυτής της συνύπαρξης των ειδών (Stegen et al. 2012). Δεδομένου ότι τα είδη των μικροοργανισμών που συνυπάρχουν μπορεί να χαρακτηρίζονται από παρόμοια οικολογικά χαρακτηριστικά (Leibold & McPeck 2006), η ανάλυση της συνύπαρξης και των αλληλεπιδράσεων των ειδών σε μικροβιακές κοινότητες και τα αντίστοιχα πρότυπα κατανομής των μεταξύ τους σχέσεων, μπορούν να δώσουν σημαντική πληροφορία για τη βιογεωγραφία και τις λειτουργικές/οικολογικές σχέσεις των μικροοργανισμών (ειδικότερα για άγνωστα ή λίγο γνωστά είδη) καθώς και για τις στρατηγικές ζωής τους σε επίπεδο βιοκοινότητας (Barberan et al. 2012).

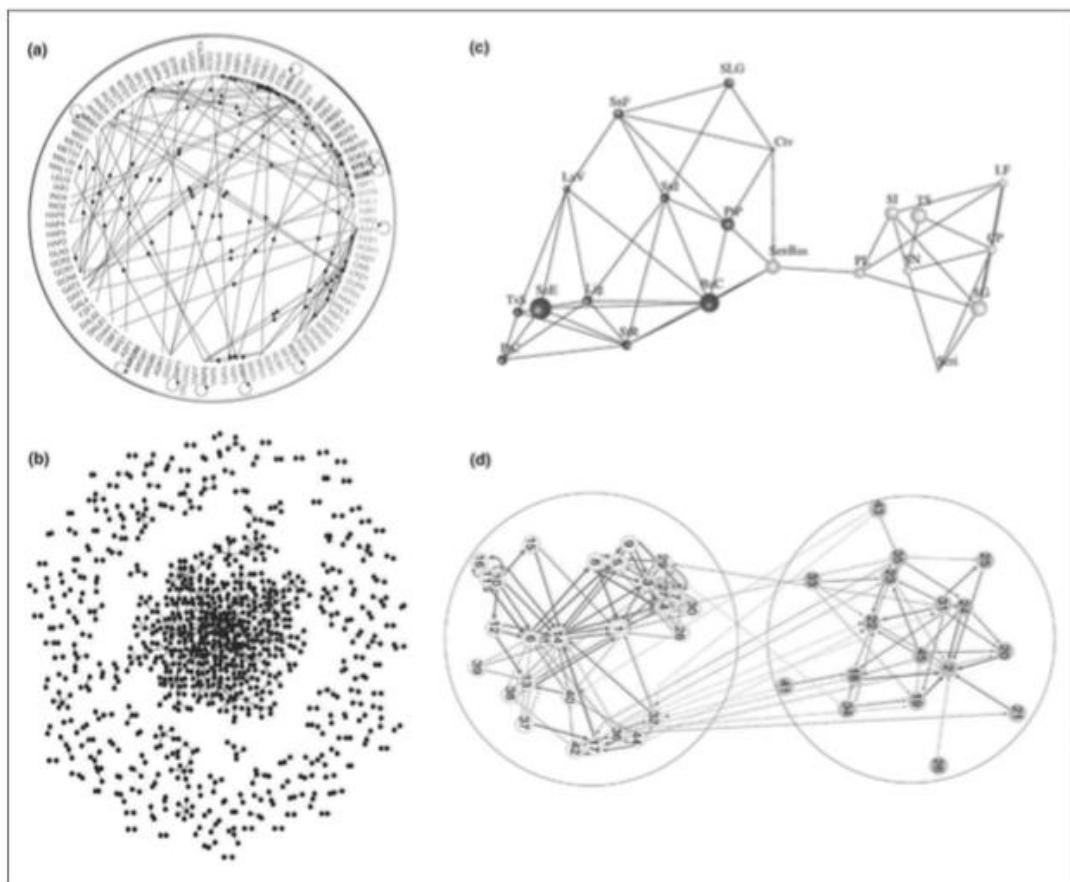
Μέθοδοι ανάλυσης της συνύπαρξης και των αλληλεπιδράσεων (θετικών, αρνητικών) μεταξύ των μικροοργανισμών αναφέρονται συχνά στη βιβλιογραφία και αφορούν σε διαφορετικά ερευνητικά ερωτήματα που σχετίζονται με τις βιοτικές σχέσεις που αναπτύσσονται μεταξύ τους ή με άλλους οργανισμούς (π.χ. King et al. 2012) και σε διαφορετικές κλίμακες και τύπους οικοσυστημάτων (Eiler et al. 2012, Kittelmann et al. 2013). Η πιο συνηθισμένη και απλή μέθοδος ανάλυσης της συνύπαρξης ειδών σε μια βιοκοινότητα η οποία βασίζεται στην παρουσία/απουσία τους είναι αυτή που οδηγεί σε κατανομή τύπου σκακιέρας. Σε μεγάλες σειρές δεδομένων χρησιμοποιούνται δείκτες συσχέτισης για να περιγράψουν είτε τη συνύπαρξη είτε την ανταγωνιστική σχέση ανάμεσα σε δύο είδη ή πολυπαραγοντικά τεστ. Αν και οι βιβλιογραφικές αναφορές είναι λιγοστές, η χρήση και σύνθεση διαφορετικών μεθόδων ανάλυσης για τη διερεύνηση της συνύπαρξης των ειδών μπορεί να ενισχύσει σημαντικά τη γνώση μας για τη συνύπαρξη των ειδών σε διαφορετικά επίπεδα βιολογικής οργάνωσης (Williams et al. 2014). Για την διαγραμματική απεικόνιση

των σχέσεων-συνδέσεων ανάμεσα στους μικροοργανισμούς μιας βιοκοινότητας χρησιμοποιούνται γραμμικές μέθοδοι (NMDS, PCA), ενώ τα τελευταία χρόνια κατασκευάζονται δίκτυα που αναπαριστούν τις διαφορετικές αυτές συνδέσεις (Williams et al. 2014).

Δίκτυα απεικόνισης-συσχέτισης

Τα δίκτυα αποτελούν συλλογές μονάδων που συνδέονται μεταξύ τους και συνιστούν ένα σύστημα. Οι μονάδες αυτές στα βιολογικά δίκτυα μπορεί να είναι γονίδια, πρωτεΐνες, νευρώνες, όργανα, μεμονωμένα άτομα, ταξινομικές ομάδες κ.α. Στην πιο απλή του μορφή ένα δίκτυο αποτελείται από κόμβους (που αντιπροσωπεύουν τις μονάδες) συνδεδεμένους με μη κατευθυνόμενες ακμές (που αντιπροσωπεύουν τις μεταξύ τους συνδέσεις-σχέσεις).

Τα δίκτυα απεικόνισης σχέσεων/συνύπαρξης μπορούν να εφαρμοστούν σε όλα τα επίπεδα της βιολογικής οργάνωσης, από τα γονίδια μέχρι τους οργανισμούς (Proulx et al. 2005) (Εικ. 1).



Εικόνα 1: Διαφορετικά δίκτυα απεικόνισης σχέσεων σε διάφορα επίπεδα βιολογικής οργάνωσης (από Proulx et al. 2005)

Μπορούν να συνεισφέρουν σημαντικά στον τρόπο που αντιλαμβανόμαστε τις βιολογικές διεργασίες, καθώς δίνουν τη δυνατότητα διερεύνησης μιας συνολικής εικόνας των σχέσεων στην βιοκοινότητα, που δε θα ήταν «ορατές» μόνο με την παρατήρηση απλών και μεμονωμένων δεδομένων. Επιπλέον, μπορούν να συντελέσουν στην αξιοποίηση μιας πληθώρας δεδομένων που συχνά μένουν αναξιοποίητα και θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν για τη διερεύνηση προτύπων κατανομής οργανισμών ακόμη και σε παγκόσμια κλίμακα. Καθώς τα πραγματικά βιολογικά συστήματα είναι μοναδικά και αρκετά σύνθετα, η απεικόνισή τους σε δίκτυα ανάλογα με τον τρόπο δημιουργίας του δικτύου, θα περιέχει αρκετή «συμπυκνωμένη» πληροφορία. Όσο περισσότερη λειτουργική πληροφορία εντάσσουμε σε ένα δίκτυο, τόσο επιτυγχάνεται η μεγαλύτερη ανάλυση των σχέσεων που αναπτύσσονται σε αυτή. Για την κατασκευή άρτιων δικτύων που αφορούν βιοκοινότητες οργανισμών, θα πρέπει πάντοτε να λαμβάνεται υπόψη η δράση της φυσικής επιλογής τόσο στα μεμονωμένα είδη αλλά και σε όλο το δίκτυο, καθώς και ιδιαίτερα οικολογικά χαρακτηριστικά που μπορεί να έχουν κάποιοι από τους οργανισμούς που συμμετέχουν στο εκάστοτε δίκτυο (Proulx et al. 2005). Ωστόσο, η χρήση τους ακόμη είναι σχετικά περιορισμένη, καθώς η ετερογένεια που τα χαρακτηρίζει εμποδίζει συχνά τη δυνατότητα πρόβλεψης της λειτουργίας μέσω της δομής (Proulx et al. 2005).

Τα τελευταία χρόνια παρατηρείται αυξημένο ενδιαφέρον για την χρήση δικτύων στους τομείς της οικολογίας και της εξέλιξης. Όσον αφορά στις μικροβιακές κοινότητες, οι μικροβιακές αλληλεπιδράσεις δεν μπορούν να παρατηρηθούν άμεσα (Hunt & Ward 2015), έτσι οποιαδήποτε συμπεράσματα διεξάγονται από την παρατήρηση προτύπων συνύπαρξης ειδών και αφθονίας του είτε σε χωρική ή σε χρονική κλίμακα (Steele et al. 2011). Τα δίκτυα ως προσέγγιση για τη διερεύνηση της δομής τους και των σχέσεων που αναπτύσσονται ανάμεσα στους μικροοργανισμούς είναι αρκετά νέα προσέγγιση, ωστόσο ιδιαίτερα υποσχόμενη (Yang et al. 2019). Κατά συνέπεια, ο αριθμός σχετικών δημοσιευμένων εργασιών είναι μικρός και αφορά στη χρήση δικτύων για τη διερεύνηση σχέσεων συνύπαρξης ειδών σε μικροβιακές κοινότητες όπως

για παράδειγμα στο ανθρώπινο μικροβίωμα (Faust et al. 2012), στο έδαφος (Prasad et al. 2011, Lupatini et al. 2014), στη θάλασσα (Steele et al. 2011) και σε τροφικά πλέγματα (Estrada 2007), όπου τα δεδομένα που χρησιμοποιούνται προέρχονται από τη μοριακή ανάλυση των κοινοτήτων. Σε μικροβιακές κοινότητες, η χρήση δικτύων για την απεικόνιση των μεταξύ τους σχέσεων μπορεί να συμβάλλει ουσιαστικά στη διερεύνηση τη σημασίας των ειδών (π.χ. με βάση την αφθονία τους) στην εκάστοτε βιοκοινότητα και πιθανόν στην αναγνώριση ειδών με ρόλους κλειδί στην λειτουργία αυτών (Lupatini et al. 2014, Eiler et al. 2012). Τα πιο διαδεδομένα είναι τα δίκτυα που απεικονίζουν σχέσεις ανάμεσα σε πρωτεΐνες ή γονίδια, ενώ λίγες είναι οι δημοσιευμένες εργασίες που αφορούν δίκτυα συσχέτισης μικροοργανισμών σε υδάτινα και ειδικότερα σε λιμναία οικοσυστήματα (Eiler et al. 2012), άλλα και σε Ελληνικές λίμνες (Katsiapi et al. submitted).

Μικροβιακές κοινότητες φυτοπλαγκτού

Οι μικροσκοπικοί φυτικοί οργανισμοί που έχουν προσαρμοστεί να ζουν σε αιώρηση στο νερό και υπόκεινται σε παθητική μεταφορά από τον άνεμο και τα ρεύματα, αποτελούν το φυτοπλαγκτό (Reynolds 1984). Οι οργανισμοί αυτοί οι οποίοι προέρχονται από ένα πλήθος ταξινομικών αθροισμάτων παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλία μορφολογικών και λειτουργικών προσαρμογών, που τους επιτρέπουν να εκμεταλλεύονται τις εκάστοτε συνθήκες στο περιβάλλον και να συνυπάρχουν (Εικ. 2). Σε γλυκά νερά, οι ταξινομικές ομάδες των κυανοβακτηρίων, των χλωροφυκών, των διατόμων, των αποφυκών, των κρυπτοφυκών, των ξανθοφυκών, των δινοφυκών, των ευγληνοφυκών και των χρυσοφυκών, είναι από τις πιο συχνά απαντώμενες.



Εικόνα 2: Μικροφωτογραφία από μικροοργανισμούς του φυτοπλαγκτού που συνυπάρχουν σε μια σταγόνα νερού της λίμνης Μικρής Πρέσπας (φωτογραφία Μ. Κατσιάπη)

Η κοινωνία του φυτοπλαγκτού υφίσταται συνεχείς μεταβολές όσον αφορά τη σύνθεση, την αφθονία και τη σχετική επικράτηση των διαφόρων ειδών που την αποτελούν (Lampert & Sommer 2007). Η εποχική εμφάνιση, η πληθυσμιακή αύξηση και η αλλαγή στην επικράτηση των ειδών στο φυτοπλαγκτό μιας λίμνης είναι αποτέλεσμα πολύπλοκων αλληλεπιδράσεων ανάμεσα στις διακυμάνσεις των περιβαλλοντικών παραγόντων (υδρομορφολογικών, φυσικοχημικών), τις αποκρίσεις των ειδών και τις βιολογικές αλληλεπιδράσεις (Arhonditsis et al. 2004). Στο σύνολό τους, οι αλλαγές (διακυμάνσεις στην αφθονία και σύνθεση των ειδών) που παρουσιάζει η φυτοπλαγκτική κοινωνία μέσα στο χρόνο, τα πρότυπα διαδοχής των οργανισμών της καθώς και οι μηχανισμοί που τα επηρεάζουν είναι ένα καλά μελετημένο φαινόμενο ειδικά σε λιμναία συστήματα (π.χ. Sommer et al. 1986, Hansson et al. 1998). Επιπλέον, τα πρότυπα διαδοχής και επικράτησης του φυτοπλαγκτού είναι συνήθως παρόμοια σε λίμνες που χαρακτηρίζονται από παρόμοιες κλιματικές συνθήκες, μορφομετρικά χαρακτηριστικά και τροφική κατάσταση (Reynolds 1984).

Οι διακυμάνσεις των περιβαλλοντικών παραγόντων (φυσικοί, χημικοί και βιοτικοί) επιδρούν διαφορετικά στην αύξηση του φυτοπλαγκτού ανάλογα

με την εποχή. Γενικά θεωρείται ότι η επίδραση των φυσικών παραγόντων είναι πιο έντονη κυρίως το χειμώνα και στις αρχές της άνοιξης, ενώ το καλοκαίρι οι βιολογικές αλληλεπιδράσεις και η συγκέντρωση των θρεπτικών (φώσφορος, άζωτο), αποτελούν τους κύριους περιοριστικούς παράγοντες για την αύξηση του φυτοπλαγκτού (Lampert & Sommer 2007). Σχετικά με τις βιολογικές αλληλεπιδράσεις, αυτές αφορούν είτε τις σχέσεις που αναπτύσσονται ανάμεσα στα είδη του φυτοπλαγκτού και οι οποίες μπορεί να είναι σχέσεις ανταγωνισμού ή αλληλοπάθειας ή και συνεργατικές ή στις σχέσεις ανάμεσα στους οργανισμούς του φυτοπλαγκτού και οργανισμούς άλλων τροφικών επιπέδων (θήρευση, παρασιτισμός).

Το φυτοπλαγκτό αποτελεί το πρώτο βιολογικό στοιχείο, το οποίο άμεσα αποκρίνεται στις αλλαγές φορτίων θρεπτικών και μάλιστα στον εμπλουτισμό τους (ευτροφισμός) που αποτελεί και την κύρια ανθρωπογενή πίεση για τις λίμνες. Στα συστήματα αυτά, το πιο εμφανές σύμπτωμα που αποτελεί ταυτόχρονα και σημαντική επίπτωση του ανθρωπογενούς ευτροφισμού στη λειτουργία τους και στις οικοσυστημικές υπηρεσίες (τροφοδοσία νερού, αναψυχή, αλιεία) είναι η μεγάλη αύξηση της βιομάζας του φυτοπλαγκτού (άνθιση), καθώς και της συμμετοχής στη βιομάζα ομάδων φυτοπλαγκτού με επιβλαβή είδη κυρίως κυανοβακτήρια (Vardaka et al. 2005). Ειδικότερα, η αύξηση και κυριαρχία των κυανοβακτηρίων είναι ενδεικτική της υποβάθμισης της ποιότητας νερού και λόγω παραγωγής τοξινών έχει αρνητικές επιπτώσεις στη λειτουργία όλου του οικοσυστήματος, ενώ δημιουργεί σημαντικά προβλήματα στην ασφαλή χρήση νερού από τον άνθρωπο (Bartram et al. 1999). Επιπλέον, είδη κυανοβακτηρίων με αλληλοπαθητικά χαρακτηριστικά μπορεί να επηρεάσουν σημαντικά την βιοποικιλότητα της κοινωνίας του φυτοπλαγκτού σε μια λίμνη (Muhl et al. 2018).

Φαινόμενα ευτροφισμού με παρατεταμένη κυριαρχία κυανοβακτηρίων χαρακτηρίζουν πολλές λίμνες στη Μεσογειακή περιοχή αλλά και στην Ελλάδα ειδικότερα τις τελευταίες δεκαετίες (Katsiari et al. 2012). Οι μεσογειακές λίμνες είναι μοναδικά οικοσυστήματα που οι βιοκοινότητές τους και δε του φυτοπλαγκτού διαφοροποιούνται ουσιαστικά από αντίστοιχα συστήματα

βορειότερων γεωγραφικών περιοχών διότι δεν καταγράφεται ο βιολογικός χειμώνας του φυτοπλαγκτού (Moustaka-Gouni et al. 2014).



2. Σκοπός

Το πιο εμφανές σύμπτωμα που αποτελεί ταυτόχρονα και σημαντική επίπτωση του ανθρωπογενούς ευτροφισμού στη λειτουργία των λιμνών και στις οικοσυστημικές υπηρεσίες είναι η μεγάλη αύξηση της βιομάζας του φυτοπλαγκτού (άνθιση), καθώς και της συμμετοχής στη βιομάζα ομάδων φυτοπλαγκτού με επιβλαβή είδη κυρίως της ομάδας των κυανοβακτηρίων. Επιπλέον, είδη κυανοβακτηρίων με αλληλοπαθητικά χαρακτηριστικά μπορεί να επηρεάσουν σημαντικά τη σύνθεση και ποικιλότητα της κοινότητας του φυτοπλαγκτού σε μια λίμνη. Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η διερεύνηση της δομής των κοινοτήτων του φυτοπλαγκτού σε λίμνες της Ελλάδας που χαρακτηρίζονται από έντονα φαινόμενα ευτροφισμού και κυριαρχία κυανοβακτηρίων κατά τη θερμή περίοδο του έτους.

Ειδικότερα διερευνήθηκαν τα εξής ερωτήματα:

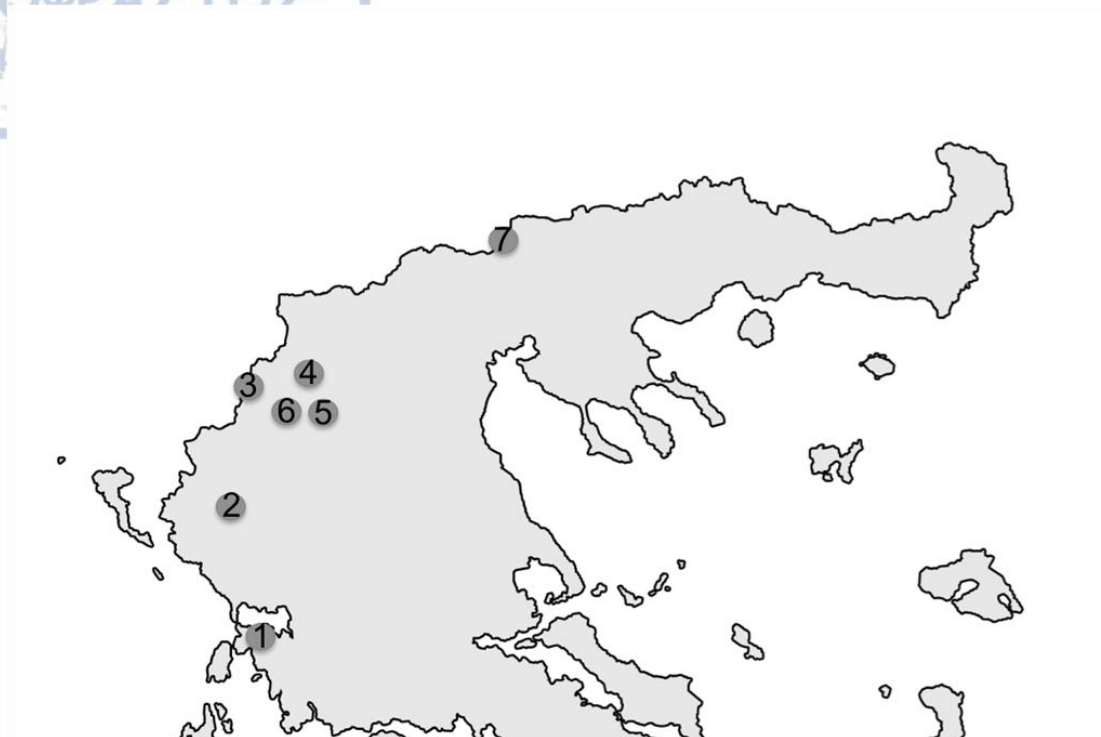
- 1) Είναι η σύνθεση ειδών φυτοπλαγκτού και της ομάδας των κυανοβακτηρίων ειδικότερα παρόμοια ανάμεσα σε ρηχές εύτροφες λίμνες;
- 2) Ποια είδη φυτοπλαγκτού δημιουργούν τις περισσότερες αρνητικές σχέσεις με τα υπόλοιπα είδη και σε ποιες ταξινομικές ομάδες του φυτοπλαγκτού ανήκουν;
- 3) Τα κυρίαρχα κυανοβακτήρια παρουσιάζουν κεντρικό ρόλο στα σχηματιζόμενα δίκτυα και εμφανίζουν τις περισσότερες συνδέσεις;

3. Δεδομένα-Περιοχή Έρευνας

Για την παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκαν πρωτογενή δεδομένα σύνθεσης και βιομάζας ειδών φυτοπλαγκτού και ταξινομικών/λειτουργικών ομάδων από εύτροφες λίμνες της Ελλάδας. Τα δεδομένα αυτά δεν έχουν δημοσιευτεί ακόμη και αποτελούν δεδομένα της ερευνητικής ομάδας της Μ. Μουστάκα (Τμήμα Βιολογίας). Αφορούν δειγματοληψίες φυτοπλαγκτού που πραγματοποιήθηκαν κατά την θερμή περίοδο του έτους Ιούνιος-Σεπτέμβριος (όταν κυριαρχούν τα κυανοβακτήρια λόγω υψηλών θερμοκρασιών και παρατηρούνται τα δύο τελευταία στάδια διαδοχής του φυτοπλαγκτού που αντανakλούν την πολυπλοκότητα της κοινωνίας στη διάρκεια του έτους).

Για να υπάρχει ίδιος όγκος δεδομένων για όλες τις λίμνες συνολικά χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα που συλλέχθηκαν από 5 δειγματοληψίες από κάθε λίμνη. Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε 7 εύτροφες ρηχές λίμνες της χώρας, στη Δυτική και Βόρεια Ελλάδα (Δοϊράνη, Ζάζαρη, Βουλκαριά, Πετρών, Χειμαδίτιδα, Μικρή Πρέσπα και Παμβώτιδα) (Εικ. 3). Οι λίμνες που επιλέχθηκαν χαρακτηρίζονται όλες εύτροφες (Katsiari et al. 2016) και παρουσιάζουν φαινόμενα άνθισης κυανοβακτηρίων ειδικά κατά τη θερμή περίοδο του έτους. Όλες είναι ρηχές με μέσο βάθος από 1,2 (Χειμαδίτιδα) έως 5 μέτρα (Παμβώτιδα) (ΕΓΥ 2015), βρίσκονται όλες σε υψόμετρο μεταξύ 2 (Βουλκαριά) έως 850 μέτρα (Μικρή Πρέσπα) (ΕΓΥ 2015), ενώ η ανθρώπινη δραστηριότητα σε αυτές περιορίζεται κυρίως στην αλιευτική (Πίν. 1).

Η ανάλυση των δειγμάτων φυτοπλαγκτού πραγματοποιήθηκε σύμφωνα με τη μεθοδολογία που αναφέρεται στους Katsiari et al. (2016).



Εικόνα 3: Χάρτης στον οποίο απεικονίζονται οι θέσεις των υπό εξέταση λιμνών (1=Βουλκαριά, 2=Παμβώτιδα, 3=Μικρή Πρέσπα, 4=Πετρών, 5=Ζάζαρη, 6=Χειμαδίτιδα)

Πίνακας 1: Μορφομετρικά χαρακτηριστικά των υπό εξέταση λιμνών (ΕΥ=Εύτροφη , ΑΛ= Αλιεία , ΑΝ= Αναψυχή) (ΕΓΥ 2015)

Λίμνη	Γεωγραφικό μήκος	Γεωγραφικό πλάτος	Υψόμετρο	Επιφάνεια	Επιφάνεια απορροής	Λεκάνης	Μέσο βάθος	Μέγιστο βάθος	Τροφική κατάσταση	Χρήσεις και δραστηριότητες
Μικρή Πρέσπα	21°5'57.97"	40°45'48.07"	850	39,15	197,83		4,1	8,4	EY	ΑΛ
Ζάζαρη	21°32'53.38"	40°37'30.63"	600	2,04	75,73		1,7	4,8	EY	ΑΛ
Χειμαδίτιδα	21°33'27.67"	40°35'55.10"	590	10,56	112,58		1,2	2,5	EY	ΑΛ
Πετρών	21°41'49.60"	40°43'38.79"	575	10,10	346,43		2,6	3	EY	ΑΛ
Βουλκαριά	20°48'06.36"	38°51'55.03"	1,88	7,31	74,4		1,0	2,3	EY	ΑΝ-ΑΛ
Δοϊράνη	22°44'48.34"	41°12'55.52"	150	34,83	299,42		3,0	5,5	EY	ΑΝ-ΑΛ
Παμβώτιδα	20°53'27.68"	39°39'45.57"	500	20,07	479,94		4,3	7,4	EY	ΑΝ-ΑΛ

4. Μεθοδολογία

Για την προσέγγιση του σκοπού της παρούσας εργασίας πραγματοποιήθηκαν οι παρακάτω στατιστικές αναλύσεις με τη χρήση της R (Version 3.4.4). Ειδικότερα, για την ομαδοποίηση κατά Bray Curtis και Jaccard χρησιμοποιήθηκε η βιβλιοθήκη *vegan* (Version 2.5-6). Ο δείκτης συσχέτισης MIC υπολογίστηκε με τη χρήση της βιβλιοθήκης *Minerva* (Version 1.5.8). Για την απεικόνιση των δικτύων και των υπολογισμό των τοπολογικών τους χαρακτηριστικών χρησιμοποιήθηκε η βιβλιοθήκη *igraph* (Version 1.2.4.1). Για την εύρεση κοινοτήτων στα διάφορα δίκτυα χρησιμοποιήθηκε η βιβλιοθήκη *MCL* (Version 1.0):

4.1 Ιεραρχική ομαδοποίηση

Για την διερεύνηση της δομής των κοινοτήτων φυτοπλαγκτού στις υπό εξέταση λίμνες από άποψη σύνθεσης ειδών και του κατά πόσο όμοιες είναι οι λίμνες ως προς τα είδη φυτοπλαγκτού που απαντούν σε αυτές, χρησιμοποιήθηκαν αλγόριθμοι ιεραρχικής ομαδοποίησης. Για τη χρήση των αλγορίθμων ομαδοποίησης ως μέθοδος υπολογισμού αποστάσεων επιλέχθηκαν οι δείκτες Bray Curtis και Jaccard, που χρησιμοποιούνται ευρέως σε βιολογικά συστήματα (Clarke et al. 2006).

Δείκτης ομοιότητας Bray Curtis

Ο δείκτης Bray Curtis είναι ένας από τους πιο διαδεδομένους τρόπους υπολογισμού των διαφορών μεταξύ δειγμάτων. Ο τύπος που υπολογίζει τον δείκτη Bray Curtis μεταξύ δύο δειγματοληψιών I και I' δίνεται από τον τύπο:

$$b_{ii'} = \frac{\sum_{j=1}^J |n_{ij} - n_{i'j}|}{n_{i+} + n_{i'+}}$$

όπου $b_{ii'}$ είναι ο δείκτης Bray Curtis με αποτελέσματα μεταξύ 0 και 1, ενώ με $n_{ij} - n_{i'j}$ είναι οι διαφορές των τιμών των αποστάσεων. Το άθροισμα όλων των απόλυτων διαφορών των στοιχείων μεταξύ δύο λιμνών διαιρούμενο με το άθροισμα όλων των βιομαζών ή παρουσιών των δύο δειγμάτων δίνει το αποτέλεσμα του δείκτη για ένα ζευγάρι δειγμάτων. Το αποτέλεσμα που παίρνει

τιμές από 0 έως 1 συχνά πολλαπλασιάζεται με το 100 και μετατρέπεται σε ποσοστό.

Ο δείκτης Bray Curtis εφαρμόστηκε σε δεδομένα σύνθεσης ειδών ανά δειγματοληψία των υπό εξέταση λιμνών με σκοπό να ανιχνεύσει πιθανές χρονικές ή χωρικές ομοιότητες μεταξύ των λιμνών. Η εφαρμογή του έγινε σε δεδομένα παρουσίας-απουσίας (presence/absence) ειδών τα οποία παρουσιάζονται με μορφή 1 και 0 αντίστοιχα και χρησιμοποιείται ο τύπος $(A+B-2*J)/(A+B)$ όπου A και B ο αριθμός των ειδών στα συγκρινόμενα δείγματα ενώ J ο αριθμός των κοινών ειδών στα δύο δείγματα. Στο τέλος δοκιμάστηκαν διάφοροι αλγόριθμοι ομαδοποίησης όπου διαπιστώθηκε ότι την καλύτερη χωρική ομαδοποίηση μας την έδωσε το κριτήριο Average.

Δείκτης διαφοράς Jaccard

Ο δείκτης διαφοράς Jaccard εφαρμόζεται αυστηρά σε binary δεδομένα (0 και 1) και η τιμή του για ένα ζεύγος δίνεται από τον τύπο:

$$J = \frac{M_{11}}{M_{01} + M_{10} + M_{11}}$$

όπου με M_{11} παριστάνεται ο αριθμός των κοινών στοιχείων στα δύο δείγματα, M_{01} τα στοιχεία που στο A είναι 0 και στο B είναι 1 (υπάρχουν μόνο στο B) και M_{10} το σύνολο των οργανισμών στο A και όχι στο B δείγμα (μόνο στο A). Ο δείκτης διαφοράς του Jaccard που χρησιμοποιούμε για την απόσταση μεταξύ δύο δειγμάτων δίνεται ως $d=1-J=2B/(1+B)$, όπου B είναι ο δείκτης ομοιότητας Bray-Curtis.

Μετά την επιλογή δείκτη υπολογισμού αποστάσεων, πρέπει να γίνει επιλογή του κατάλληλου αλγορίθμου ομαδοποίησης. Υπάρχουν δύο ειδών τέτοιοι αλγόριθμοι, οι αλγόριθμοι συσσωμάτωσης (agglomeration) και οι αλγόριθμοι διαχωρισμού (divisive). Οι πρώτοι οι οποίοι και επιλέχθηκαν εφαρμόζονται από κάτω προς τα πάνω (bottom-up) και έχουν την τάση να δημιουργούν μικρότερες ομάδες, ενώ οι δεύτεροι ανάποδα (top-down) δημιουργώντας πιο πολυπληθείς ομάδες. Οι αλγόριθμοι συσσωμάτωσης θεωρούν κάθε αντικείμενο ως μια ομάδα και συγχωνεύουν σε κάθε βήμα τις δύο πιο κοντινές τιμές απόστασης σε μια καινούρια ομάδα. Η τιμή της νέας ομάδας υπολογίζεται με συγκεκριμένο κριτήριο σύνδεσης (linkage criterion) και η

διαδικασία συνεχίζεται συγχωνεύοντας κάθε φορά ένα ακόμα στοιχείο με ένα άλλο ή με μια ήδη υπάρχουσα κλάση. Από την άλλη οι αλγόριθμοι διαχωρισμού θεωρούν όλα τα στοιχεία ότι ανήκουν σε μία ομάδα ενώ σε κάθε βήμα επανάληψης η πιο ετερογενής ομάδα διαιρείται στα δύο μέχρι ότου όλα τα στοιχεία να ανήκουν στην δικιά τους ομάδα.

Τα κριτήρια σύνδεσης είναι αυτά που υπολογίζουν την τιμή απόστασης μιας ομάδας (cluster) που έχει προκύψει από την ένωση δύο στοιχείων, ή ενός στοιχείου και ενός cluster. Τέτοια κριτήρια υπάρχουν πολλά και υπολογίζουν την νέα απόσταση σε κάθε βήμα. Στην παρούσα έρευνα χρησιμοποιήσαμε και συγκρίναμε τα αποτελέσματα από 3 τέτοια κριτήρια για εύρεση της κατάλληλότερης μεθόδου ως προς την ομαδοποίηση των λιμνών με βάση την σύνθεση ειδών του φυτοπλαγκτού που απαντούν σε αυτές.

Απλή σύνδεση (Single linkage)

Στην απλή σύνδεση η απόσταση μεταξύ δύο συστάδων καθορίζεται από ένα ζεύγος μεμονομένων στοιχείων (ένα σε κάθε σύμπλεγμα) που βρίσκονται πλησιέστερα το ένα στο άλλο. Ο συντομότερος από αυτούς τους συνδέσμους που παραμένει σε οποιοδήποτε βήμα προκαλεί τη συγχώνευση των δύο ομάδων στις οποίες ανήκουν τα στοιχεία. Η μέθοδος λέγεται αλλιώς και μέθοδος ομαδοποίησης πλησιέστερων γειτόνων. Συνέπεια είναι τα αποτελέσματα των συνδέσεων της μεθόδου να είναι ευαίσθητα στο θόρυβο των δεδομένων, αφού ο θόρυβος ουσιαστικά αλλάζει τις τιμές ομοιότητας και μπορεί εύκολα να τροποποιήσει τη σειρά με την οποία συγκεντρώνονται τα αντικείμενα.

Πλήρης σύνδεση (Complete linkage)

Το δεύτερο κριτήριο που εφαρμόσαμε είναι το κριτήριο της πλήρους σύνδεσης. Σε αντίθεση με την απλή μέθοδο στη μέθοδο αυτή που αρχικά προτάθηκε από τον Sorensen (1948), η σύντηξη δύο συστάδων εξαρτάται από το πιο απομακρυσμένο ζεύγος αντικειμένων αντί για το πλησιέστερο. Ο πίνακας αποστάσεων μετά απο συγχώνευση υπολογίζεται με βάση την μέγιστη απόσταση μεταξύ όλων των αντικειμένων μεταξύ των κλάσεων. Η μικρότερη απόσταση απο αυτές οδηγεί στη συγχώνευση των δύο. Η πλήρης σύνδεση

μοιάζει να δημιουργεί μέγιστα συνδεδεμένες συστάδες ενώ η απλή σύνδεση επιμήκεις συστάδες με χαλαρές συνδέσεις.

Σύνδεση μέσου όρου (Average linkage)

Το τρίτο κριτήριο που εφαρμόσαμε είναι η μη-σταθμισμένη αριθμητική μέση συσσωμάτωση (Average linkage) (Rohlf, 1963). Η υψηλότερη ομοιότητα (ή η μικρότερη απόσταση) προσδιορίζει την επόμενη συστάδα που θα διαμορφωθεί. Η μέθοδος υπολογίζει τον αριθμητικό μέσο όρο των αποστάσεων μεταξύ ενός υποψήφιου αντικειμένου και καθενός από τα μέλη του συμπλέγματος ή, στην περίπτωση ενός συμπλέγματος που σχηματίστηκε προηγουμένως, μεταξύ όλων των μελών των δύο ομάδων. Ο πίνακας ομοιότητας ή απόστασης επαναυπολογίζεται με βάση τη μέση τιμή της νέας κλάσης.

Σύγκριση αποτελεσμάτων

Η χρήση των διαφορετικών μεθόδων ομοιότητας και των διαφορετικών μεθόδων σύνδεσης των ομάδων μπορεί να οδηγεί κάθε φορά σε διαφορετικά αποτελέσματα. Η επιλογή τόσο της κατάλληλης μεθόδου ομοιότητας για τα δεδομένα σύνθεσης που χρησιμοποιήσαμε άλλα και του κατάλληλου κριτηρίου σύνδεσης όσο και η επιλογή του κατάλληλου αριθμού ομάδων για το σύνολο των δεδομένων πραγματοποιήθηκε ως εξής:

Αρχικά στους πίνακες αποστάσεων που δημιουργήθηκαν με την μέθοδο Bray Curtis και Jaccard εφαρμόστηκαν οι 3 μέθοδοι σύνδεσης. Η σύγκριση των παραπάνω μεθόδων σύνδεσης χρησιμοποιήθηκαν 2 διαφορετικές μετρικές. Η μετρική της “κοφενετικής” συσχέτισης (cophenetic correlation) είναι η συσχέτιση του Pearson που υπολογίζεται μεταξύ της αρχικής μήτρας ομοιότητας και του κοφενετικού πίνακα. Ο κοφενετικός πίνακας είναι ο πίνακας αποστάσεων μεταξύ δύο αντικείμενων και υπολογίζεται ως η απόσταση που διανύει κανείς από το ένα αντικείμενο μέχρι τον πρώτο κόμβο που οδηγεί προς το δεύτερο αντικείμενο (συμμετρική απόσταση). Στην ουσία είναι το ύψος του κόμβου που ενώνει τις διαδρομές των δύο αντικείμενων. Η μέθοδος με την μεγαλύτερη κοφενετική συσχέτιση μπορεί να θεωρηθεί ότι είναι αυτή που

παρήγαγε το καλύτερο μοντέλο ομαδοποίησης. Για την απεικόνιση της σχέσης μεταξύ του αρχικού πίνακα ομοιότητας και του κοφενετικού χρησιμοποιήθηκε το διάγραμμα ομοιότητας Shepard (Legendre and Legendre 2003) σχεδιάζοντας τις αρχικές αποστάσεις έναντι των συμμετρικών.

Ένα ακόμη στατιστικό μέτρο για την σύγκριση των αποτελεσμάτων μιας ομαδοποίησης είναι η απόσταση Gower (1983) που υπολογίζεται ως το άθροισμα των τετραγωνικών διαφορών μεταξύ αρχικών και συμμετρικών αποστάσεων. Η μέθοδος που επιστρέφει τη μικρότερη απόσταση Gower μπορεί να θεωρηθεί ότι παρέχει το καλύτερο μοντέλο συσσωμάτωσης.

Για να επιβεβαιώσουμε τα αποτελέσματα συνεχίσαμε συγκρίνοντας τις ομάδες που δημιούργησαν οι 3 μέθοδοι ως προς το επίπεδο κοπής των δενδρογραμμάτων και τον καθορισμό του αριθμού των κλάσεων. Η χάραξη των τιμών των επιπέδων σύντηξης (fusion levels) των 3 μεθόδων μας έδωσε μια εικόνα για τον πιθανό καθορισμό των επιπέδων κοπής. Ψάχνοντας να βρούμε ένα επίπεδο κοπής για το οποίο και στις 3 μεθόδους να φαίνεται τουλάχιστον ένα μικρό άλμα. Μόλις βρεθεί ένα τέτοιο επίπεδο ελέγχουμε κατά πόσο οι διαφορετικές μέθοδοι δημιούργησαν ομάδες με ίδια μέλη ώστε να καταλήξουμε με αυτό τον τρόπο στις κατάλληλες μεθόδους.

4.2 Κατασκευή δικτύων. Δείκτης συσχέτισης MIC (Maximal Information Coefficient)

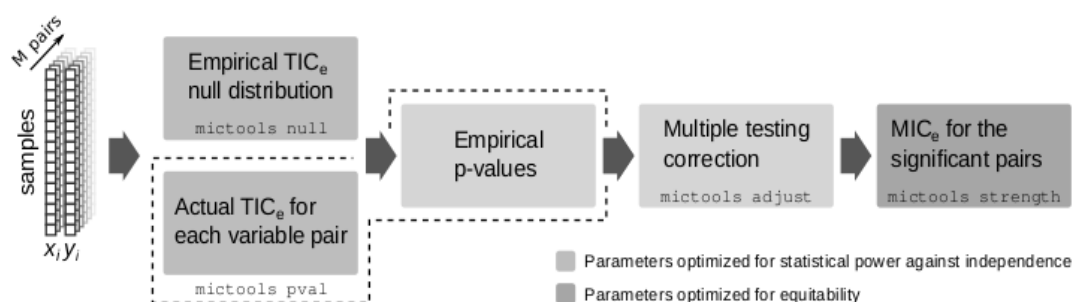
Για τη διερεύνηση των σχέσεων (συνδέσεων) που αναπτύσσονται ανάμεσα στους οργανισμούς (μορφολογικά είδη) του φυτοπλαγκτού σε κάθε λίμνη, χρησιμοποιήθηκε για κάθε ζεύγος οργανισμών ο δείκτης MIC (Maximal Information Coefficient) σύμφωνα με τους Reshef et al. (2011). Ο συγκεκριμένος δείκτης είναι μη παραμετρικός και εντοπίζει σχέσεις (γραμμικές και μή) ανάμεσα σε ζεύγη μεταβλητών. Από τον υπολογισμό του προκύπτει μια τιμή η οποία δείχνει το πόσο ισχυρή είναι η σχέση ανάμεσα σε δύο μεταβλητές. Για τον υπολογισμό του χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα βιομάζας του κάθε είδους. Σε προγραμματιστικό περιβάλλον της R και με τη βοήθεια της βιβλιοθήκης minerva η οποία κατέβηκε από την ιστοσελίδα του MINE (exploredata.net), χρησιμοποιήθηκε αρχικά το MICtools της βιβλιοθήκης Minerva για το περιβάλλον της R. Ξεκινώντας από τα ζεύγη μεταβλητών $M(x,y)$ η διαδικασία ακολουθεί τα παρακάτω 4 βήματα (Εικ. 4):

1. Εκτιμά την εμπειρική TIC_e (Total Information Coefficient) μηδενική κατανομή μέσω επαναληπτικών μεταθέσεων των μεταβλητών βρίσκοντας όλα τα πιθανά ζευγάρια και αξιολογώντας τη σημασία τους.

2. Υπολογίζει τα στατιστικά στοιχεία του TIC καθώς και τις εμπειρικές τιμές p values για κάθε ζεύγος μεταβλητών.

3. Εφαρμόζει μια στρατηγική διόρθωσης σφαλμάτων πολλαπλών δοκιμών για τον έλεγχο του FDR (Family wise error rate).

4. Χρησιμοποιεί το MIC e για την εκτίμηση της ισχύος των σχέσεων των σημαντικών ζευγαριών.



Εικόνα 4: Ο αγωγός του MICtools. Κάθε βήμα παρουσιάζεται ως μια υποεντολή της κεντρικής εντολής mictools. Η MICtools null εκτιμάει την εμπειρική τιμή TIC_e μηδενική κατανομή των M ζευγαριών μεταβλητών (x_i, y_i) . Η MICtools pval υπολογίζει τις τιμές TIC_e και εκτιμά τις p -τιμές (πλαίσια μέσα στις διακεκομμένες γραμμές). Τα πολλαπλά τεστ διόρθωσης εκτελούνται από την εντολή mictools adjust. Τελικά, η mictools strength εκτιμάει την MIC_e τιμή για το υποσύνολο των στατιστικώς σημαντικών σχέσεων. Το χρώμα των κουτιών επισημαίνει το κριτήριο που χρησιμοποιείται για την παραμετροποίηση της οπτικοποίησης (από Albanese et al. 2017)

Στον αλγόριθμο χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα βιομάζας των ειδών φυτοπλαγκτού που αναγνωρίστηκαν στις υπό εξέταση λίμνες (σε κάθε δειγματοληψία) αφού προηγουμένως πραγματοποιήθηκε λογαρίθμισή τους. Στη συνέχεια, στον πίνακα της κάθε λίμνης χρησιμοποιήθηκε το MICtools με 1000K μεταθέσεις στα ζευγάρια για τη δημιουργία της μηδενικής κατανομής. Στην συνέχεια εφαρμόστηκε το MICstrength με παράμετρο $\alpha=0.85$ σύμφωνα με τις οδηγίες για την εξαγωγή των ισχυρών συνδέσεων. Για την κατασκευή του δικτύου χρησιμοποιήθηκαν μόνο οι τιμές του MIC με $p<0.05$, οι οποίες αντιστοιχούν σε τιμές $MIC>0.54$ με βάση τον αριθμό των δεδομένων που

χρησιμοποιήσαμε (Reshef et al. 2011, 2016). Οι συνδέσεις που προκύπτουν με βάση τον MIC μπορούν στη συνέχεια να χαρακτηριστούν ως θετικές ή αρνητικές αν η διαφορά της τιμής του MIC με τον συντελεστή συσχέτισης του Pearson είναι μικρότερη του 0.5. Σε αυτή τη περίπτωση η σύνδεση είναι θετική (δείκτης συσχέτισης Pearson θετικός) ή αρνητική (δείκτης συσχέτισης Pearson αρνητικός). Στις υπόλοιπες συνδέσεις όπου η παραπάνω διαφορά ήταν μεγαλύτερη του 0.5 χαρακτηρίστηκαν ως μη αναγνωρισμένες αφού η αναγνώριση γίνεται από τη μορφή της γραφικής τους απεικόνισης πράγμα αδύνατο σε πολύ μικρό μέγεθος δείγματος, όπως στην περίπτωση μας (Reshef et al. 2011) που πολλές από τις στατιστικά σημαντικές σχέσεις έμειναν εκτός αναπαράστασης.

4.3 Τοπολογικά χαρακτηριστικά δικτύων

Πυκνότητα δικτύου (Density)

Η πυκνότητα ενός δικτύου είναι ένας από τους πιο απλούς τοπολογικούς δείκτες. Είναι το κλάσμα μεταξύ του αριθμού των ακμών του ως προς τις δυνατές ακμές του δικτύου. Η πυκνότητα του δικτύου δίνει μια αίσθηση της συνοχής του δικτύου.

Βαθμός κεντρικότητας δικτύου (Degree centralization)

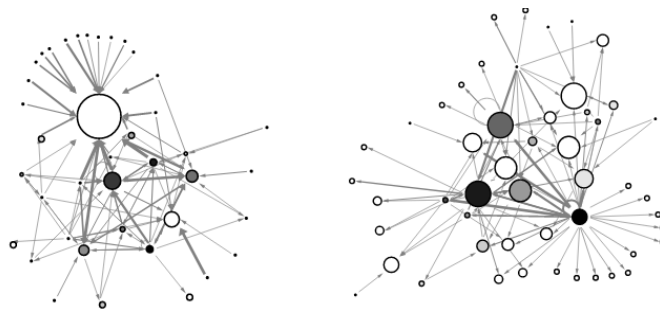
Ορίζουμε βαθμό (degree) ενός κόμβου το σύνολο των ακμών με τις οποίες διασυνδέεται με άλλους κόμβους στο δίκτυο. Ανάλογα με το αν το δίκτυο είναι κατευθυνόμενο ή όχι, ο βαθμός ενός δεδομένου κόμβου μπορεί να διακριθεί σε βαθμό εισερχόμενων και εξερχόμενων ακμών. Το άθροισμα των δύο ισούται σε αυτήν την περίπτωση με το συνολικό βαθμό του κόμβου: $D(n) = I(n) + O(n)$ όπου $D(n)$ είναι ο βαθμός του κόμβου n διακρινόμενος σε εισερχόμενες (I) και εξερχόμενες (O) ακμές. Η μελέτη των βαθμών των κόμβων μπορεί να μας δώσει άμεσα πολλές πληροφορίες για συγκεκριμένα ιδιαίτερα στατιστικά χαρακτηριστικά του δικτύου. Για παράδειγμα, ο απλός υπολογισμός του βαθμού όλων των κόμβων ενός δικτύου μας βοηθάει να εντοπίσουμε τους κόμβους που είναι περισσότερο διασυνδεδεμένοι στο δίκτυο, εκείνα δηλαδή τα στοιχεία που αλληλεπιδρούν πιο έντονα με τα υπόλοιπα.

Η τιμή κεντρικότητας δίνεται απο τον τύπο που για αριθμητή έχει την διακύμανση των βαθμών του δικτύου και για παρονομαστή το μέγιστο δυνατό άθροισμα των βαθμών του δικτύου :

$$C_D = \frac{\sum_{i=1}^g [C_D(n^*) - C_D(i)]}{[(N-1)(N-2)]}$$

maximum value in the network

Με τον δείκτη centralization μετράμε την ομοιομορφία των κόμβων του δικτύου ως προς τον βαθμό τους. Όσο πιο υψηλή είναι η κεντρικότητα του δικτύου τόσο λιγότεροι και με μεγαλύτερη τιμή κεντρικότητας είναι οι κόμβοι του δικτύου ενώ όσο η τιμή της κεντρικότητας μικραίνει τόσο οι οι διαφορές μεταξύ των βαθμών των κόμβων λειαινόνται και παρατηρείται μια πιο ομαλή κατανομή των βαθμών των κόμβων (Εικ. 5).



Εικόνα 5: Παράδειγμα οικονομικών εμπορικών δικτύων. Αριστερά δίκτυο υψηλής κεντρικότητας δικτύου, δεξιά χαμηλής κεντρικότητας δίκτυο (από Xie et al. 2013)

Χαρακτηριστικό μήκος μονοπατιού (*Characteristic path length*)

Το χαρακτηριστικό μήκος μονοπατιού ενός δικτύου είναι το μικρότερο μήκος μονοπατιού μεταξύ δύο κόμβων δαιρούμενο απο όλα τα ζευγάρια κόμβων και δίνεται απο τον τύπο:

$$L = \frac{\sum_i \sum_j L_{i,j}}{N(N-1)}$$

όπου $L_{i,j}$ είναι το μικρότερο μήκος μονοπατιού μεταξύ των κόμβων i και j . Υψηλότερη τιμή χαρακτηριστικού μήκους μονοπάτιου εκφράζει την τάση του δικτύου να πάρει τη μορφή ευθείας ενώ μικρότερη τιμή χαρακτηριστικού μονοπατιού εκφράζει ένα δίκτυο με πιο συμπαγή μορφή.

Μέση τιμή βαθμών γειτόνων

Ο δείκτης της μέσης τιμής των βαθμών των γειτόνων αποτελεί έναν δείκτη “ταιριαστότητας” (assortativity) του δικτύου. Ο μέσος βαθμός κάθε κόμβου i δίνεται απο τον τύπο:

$$k_{nn,i} = \frac{1}{|N(i)|} \sum_{j \in N(i)} k_j$$

όπου $N(i)$ είναι οι γείτονες του κόμβου i και k_j είναι ο βαθμός του κόμβου j που ανήκει στο σύνολο $N(i)$. Οι βαθμοί αθροίζονται και διαιρούνται με το πλήθος τους για να πάρουμε στο τέλος τη μέση τιμή των βαθμών των γειτόνων του δικτύου.

Στην ουσία το μέτρο αυτό εκφράζει τη προτίμηση των κόμβων ενός δικτύου να προσκολλώνται σε άλλους κόμβους με τους οποίους είναι όμοιοι με κάποιο τρόπο. Η ταιριαστότητα συχνά εκλαμβάνεται ως συσχέτιση των βαθμών δύο κόμβων. Εάν η συνάρτηση κατανομής των βαθμών των κόμβων είναι αύξουσα τότε το δίκτυο περιγράφεται ως ταιριαστό (assortative) ενώ αν η συνάρτηση αυτή είναι φθίνουσα τότε χαρακτηρίζεται ως “μη ταιριαστό” (disassortative) (Εικ. 6).



Εικόνα 6: Αριστερά δίκτυο assortative, δεξιά δίκτυο disassortative (Κατσαρός 2018)

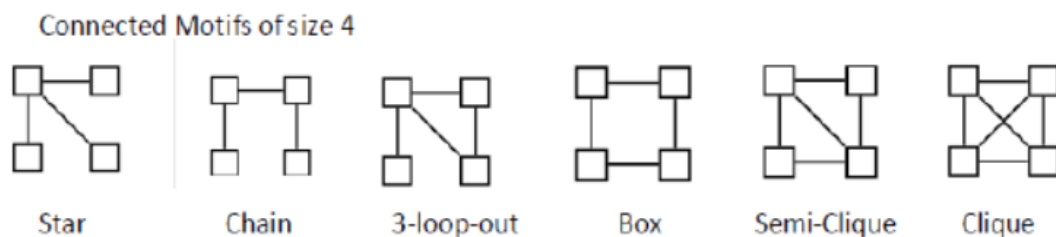
Συντελεστής σύμπλεξης (Clustering coefficient)

Ο συντελεστής σύμπλεξης αποτελεί την εξέλιξη του δείκτη ενδιαμεσότητας ενός δικτύου που μετράει το πόσο ελέγχει ένας κόμβος τις πληροφορίες που κινούνται μεταξύ των ζευγών των κόμβων ενός δικτύου. Ο συντελεστής σύμπλεξης σε αντίθεση με τον δείκτη ενδιαμεσότητας δεν εξετάζει όλους τους κόμβους αλλά μόνο τους γειτονικούς στον κεντρικό κόμβο. Ο

συγκεκριμένος δείκτης βασίζεται στη μέτρηση των κλειστών τριγώνων που δομικά κάνουν συμπαγές ένα δίκτυο. Η τιμή του κυμαίνεται από 0 έως 1 ενώ ένας τρόπος υπολογισμού μέσω μοτίβων είναι να διαιρέσουμε όλα τα κλειστά τρίγωνα του δικτύου με μεταθέσεις με όλα τα ανοιχτά τρίγωνα (τριπλέτες) που μπορούν να δημιουργηθούν και είναι ίσα με $N(N-1)$ όπου N ο αριθμός των κόμβων.

$$C = \frac{3 \times \text{number of triangles}}{\text{number of all triplets}}$$

Ο συντελεστής σύμπλεξης θεωρείται ένα μέτρο επιρροής, με την έννοια της διάδοσης πληροφοριών, από τον κεντρικό κόμβο του δικτύου προς τους γειτονικούς. Ο συντελεστής σύμπλεξης είναι μια μετρική που μηδενίζεται σε αρνητικά δίκτυα δεδομένου ότι η ύπαρξη κλειστών τριγώνων προϋποθέτει θετική συσχέτιση ανάμεσα των δύο εκ των τριών κόμβων του τριγώνου. Στα αρνητικά δίκτυα εμφανίζονται μοτίβα με βαθμό τουλάχιστον 4 (Εικ. 7). Από τα είδη μοτίβων βαθμού 4 αυτά που παρατηρούνται στα αρνητικά δίκτυα είναι τρία: το star, το chain και το box στα οποία δεν εμφανίζονται κλειστά τρίγωνα.

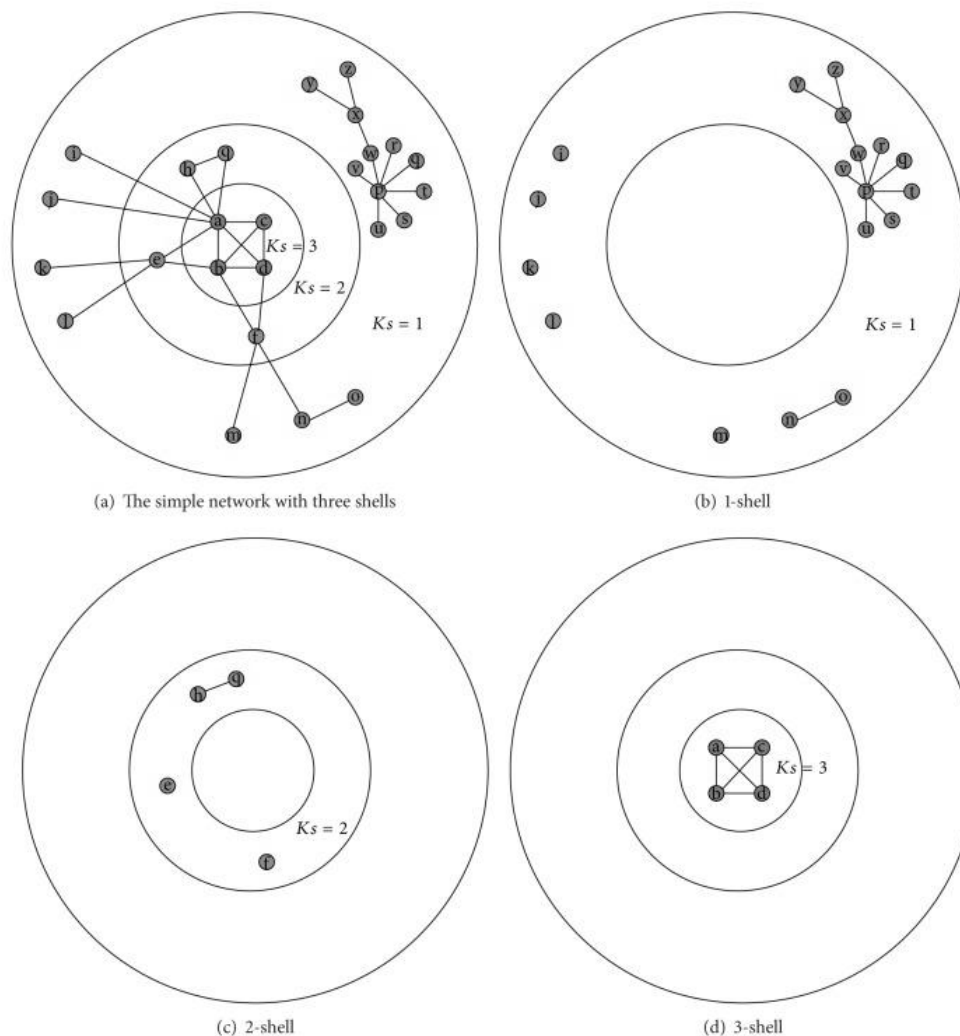


Εικόνα 7: Συνδεδεμένα μοτίβα μεγέθους 4 (Zhukov et al. 2015)

4.4 K-shell αποσύνθεση

Για τη διερεύνηση της κεντρικότητας της θέσης των κυανοβακτηρίων στα δίκτυα φυτοπλαγκτού των υπό εξέταση λιμνών και του κατά πόσο φαίνεται να επηρεάζουν σημαντικά τα υπόλοιπα είδη φυτοπλαγκτού χρησιμοποιήθηκε ως μέτρο κεντρικότητας η μέθοδος αποσύνθεσης k-shell. Κλασσικά μέτρα κεντρικότητας δικτύων (degree centrality, betweenness centrality, closeness centrality, κ.α.) κάνουν σιωπηρές υποθέσεις σχετικά με τον τρόπο με τον οποίο η ροή πληροφορίας κυκλοφορεί μέσα σε ένα δίκτυο. Για παράδειγμα η πολύ

διαδεδομένη κεντρικότητα ενδιαμεσότητας (between) υποθέτει ότι η πληροφορία που ανταλλάσσεται μεταξύ δύο κόμβων ταξιδεύει μόνο από τα συντομότερα μονοπάτια εντός του δικτύου (Stephen P. Borgatti 2005). Παρατηρώντας λοιπόν πως τα τοπολογικά χαρακτηριστικά δικτύων δίνουν πολλές φορές ασαφή και αντικρουόμενα συμπεράσματα για τη δομή του, στα δίκτυα μας χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος αποσύνθεσης k-shell. Η αποσύνθεση k-shell βασίζεται στο επαναλαμβανόμενο κλάδεμα κόμβων με βαθμό μικρότερο του πυρήνα της τρέχουσας στρώσης. Ο αλγόριθμος αρχικά αφαιρεί όλους τους κόμβους με βαθμό $k_s=1$. Αφού τους αφαιρέσει όλους μπορεί να εμφανιστούν κάποιοι κόμβοι με μόνο μια σύνδεση. Οι κόμβοι αυτοί σταδιακά καταργούνται μέχρι να μην υπάρχει πλέον με βαθμό k . Στους κόμβους που απομακρύνονται δίνεται η τιμή k_s (k -shell)=1 και ανήκουν πλέον στο 1ο κέλυφος. Με παρόμοιο τρόπο, οι κόμβοι με βαθμό $k_s=2$ απομακρύνονται κατ'επανάληψη της διαδικασίας και σε όλους αυτούς αποδίδεται τιμή δείκτη $k_s=2$ και ανήκουν στο 2ο κέλυφος. Η διαδικασία του κλαδέματος επαναλαμβάνεται μέχρις ότου αφαιρεθούν όλοι οι κόμβοι του δικτύου. Έτσι σε κάθε κόμβο έχει εκχωρηθεί μια τιμή k_s και το δίκτυο μπορεί να θεωρηθεί ως μια ιεραρχική δομή από το εσωτερικό κέλυφος έως το κέλυφος της περιφέρειας (Εικ 8). Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε η εντολή coreness που ανήκει στη βιβλιοθήκη igraph για τον εντοπισμό του βαθμού k_s του κάθε κόμβου.



Εικόνα 8: Βήματα k-shell αποσύνθεσης ενός απλού δικτύου δικτύου με 3 στοιβάδες (από Yan Xing et al 2014)

Όπως φαίνεται η k-shell αποσυνθέτει ένα δίκτυο ιεραρχικά, δημιουργώντας ταξινομημένα κελύφη με αναδρομικά μικρότερο βαθμό από τον τρέχοντα δείκτη του κελύφους. Αυτή η διαδικασία εκχωρεί σε κάθε κόμβο ένα δείκτη K_s που αντιπροσωπεύει την πυκνότητα του στο δίκτυο. Μια μεγάλη τιμή K_s σημαίνει μια θέση στον πυρήνα του δικτύου ενώ μια μικρή τιμή σημαίνει μια θέση στη περιφέρεια. ο k-shell είναι μια μέθοδος για ανάλυση δικτύου μεγάλης κλίμακας. Σε γενικές γραμμές χρησιμοποιείται για την αποτελεσματική απεικόνιση της δομής των δικτύων μεγάλης κλίμακας, την ανάλυση της βασικής δομής των δικτύων και την καταγραφή των βασικών δομικών ιδιοτήτων. Η πυκνότητα χρησιμοποιείται για να ποσοτικοποιήσει τη σημασία ενός κόμβου σε μια διαδικασία διάδοσης. Η συγκεκριμένη τεχνική έχει χρησιμοποιηθεί σε

βιολογικά πλαίσια για την ανάλυση αλληλεπιδράσεων μεταξύ πρωτεϊνών (Bader and Hogue 2003) ή στην πρόβλεψη πρωτεϊνικών λειτουργιών (Altaf-Ul-Almin et al 2003, Wuchty and Almaas 2005).

4.5 Κοινότητες MCL εντός δικτύων

Ο αλγόριθμος εύρεσης κοινοτήτων γράφων MCL (Markov Clustering) προσομοιώνει την ροή στο δίκτυο, από τους ισχυρούς κόμβους στους λιγότερο ισχυρούς, λαμβάνοντας υπόψη στοχαστικές διαδικασίες στην εύρεση των clusters. Δεν υπάρχουν υψηλού επιπέδου οδηγίες για την ένωση ή το διαχωρισμό των ομάδων. Αρχικά δημιουργεί τον πίνακα συνδέσεων του κάθε κόμβου με τους υπόλοιπους με μονάδες όταν υπάρχει σύνδεση και μηδενικά όταν δεν συνδέονται. Έπειτα (προαιρετικά) προστίθενται μονάδες στην διαγώνιο όπου εκφράζονται οι λούπες (ακμές που ξεκινούν και καταλήγουν στον ίδιο κόμβο). Στη συνέχεια κοινωνικοποιείται ο πίνακας ώστε οι τιμές του να εκφράζουν τις πιθανότητες μετάβασης όλων των συνδέσεων του πίνακα. Η πιθανότητα ενός τυχαίου περιπάτου μήκους n μεταξύ οποιωνδήποτε δύο κόμβων μπορεί πλέον να υπολογιστεί αν υψωθεί αυτή η μήτρα στον εκθέτη n , η τιμή αυτή παραμέτρου ορίζεται εξ αρχής απο το χρήστη, ενώ η διαδικασία ονομάζεται επέκταση (expansion). Οι διαδρομές μεγαλύτερου μήκους είναι συχνότερες μεταξύ κόμβων που ανήκουν στην ίδια συστάδα απότι μεταξύ κόμβων σε διαφορετικές συστάδες. Ο MCL ενισχύει κ άλλο αυτό το φαινόμενο παίρνοντας έξυπνους εκθέτες της διευρυμένης μήτρας και αναπροσαρμόζοντας κάθε στήλη ώστε να παραμένει στοχαστική. Η διαδικασία αυτή που ονομάζεται πληθωρισμός (inflation), υψώνει κάθε τιμή του πίνακα σε μια παράμετρο r . Η επέκταση και ο πληθωρισμός εναλλάσσονται συνεχώς μέχρι να μην υπάρξουν πλέον διαδρομές μεταξύ των υποσυνόλων.

Ο MCL χρησιμοποιεί μικρότερο αριθμό παραμέτρων που πρέπει να ορίσει κανείς από άλλες παρόμοιες μεθόδους (άρα πιο μικρό σφάλμα λόγω πιθανής προδιάθεσης του χρήστη). Για τον προσδιορισμό των κοινοτήτων χρησιμοποιούνται πολλαπλοί τυχαίοι περίπατοι (random walks) με τους οποίους πολιτικοποιείται η σύνδεση μεταξύ των κόμβων. Κάνει πολλά random walks για να βρει διαδρομές μεταξύ διαφορετικών κόμβων. Συνεχίζει τα random walks έως ότου υπάρξει μικρή αλλαγή από την επιλεγμένη τυχαία διαδρομή σε

άλλη τυχαία διαδρομή που είναι πιο σύντομη. Έτσι βρίσκονται γρήγορα και εύκολα οι βέλτιστες διαδρομές μεταξύ των hubs, προβλέποντας έτσι με καλή ακρίβεια πως ένας κόμβος συνδέεται με έναν άλλον, και προκύπτοντας έτσι τα clusters. Ο MCL θεωρείται ότι δίνει καλύτερα αποτελέσματα σε βιολογικά δίκτυα σε σχέση με άλλους αλγορίθμους, ενώ παράλληλα είναι αρκετά γρήγορος.

Ο MCL εφαρμόστηκε σε όλα τα δίκτυα αρνητικών συσχετίσεων των λιμνών. Προστέθηκαν λούπες στα δίκτυα, ενώ ορίστηκαν οι παράμετροι $e = 2$ και $r = 1.8$.

4.6 Κατανομή σκακιέρας

Ένα κεντρικό ερώτημα στην οικολογία είναι το κατά πόσο τα είδη διανέμονται ανεξάρτητα από το καθένα ή παρουσιάζουν θετικές ή αρνητικές χωρικές ενώσεις (Forbes, 1907, Cole, 1949, Diamond, 1975). Η τιμή σκακιέρας είναι ένα απλός δείκτης ο οποίος μετράει τον αριθμό όλων των δυνατών

τετράγωνων υποπινάκων μεγέθους 2×2 της μορφής

1	0
0	1

 ή

0	1
1	0

 ενός συγκεκριμένου ζευγαριού ειδών, ανάμεσα σε όλους τους συνδιασμούς λιμνών ανά 2 (Gotelli 2000).

Για το στατιστικό τεστ μηδενικής υπόθεσης ακολουθήκαν συγκεκριμένα βήματα (Gotelli 2000, Kallio 2016). Αφού ορίστηκε η μετρική C-score, μετρήθηκαν τα αποτελέσματα του Cscore για κάθε ζευγάρι στα συγκεντρωτικά πραγματικά δεδομένα παρουσίας απουσίας των 7 λιμνών και κρατήθηκαν. Ο αρχικός πίνακας (184×7) τυχαιοποιήθηκε με την μέθοδο της ανταλλαγής (swap) και επαναυπολογίστηκε η μετρική για κάθε ζευγάρι. Το βήμα αυτό επαναλήφθηκε 1000 φορές και όλες οι τιμές συλλέχθηκαν και αποτέλεσαν το μηδενικό μοντέλο (Connor & Simberloff 1979) δηλαδή τους τυχαίους πίνακες με τους οποίους δημιουργείται η κατανομή του C-score του κάθε ζευγαριού.

Οι Connor και Simberloff (Connor & Simberloff 1979) προσπάθησαν να δημιουργήσουν «τυχαίες» μήτρες για να ελέγξουν την μηδενική τους υπόθεση, που δηλώνει ότι τα είδη αποικίζουν ένα τόπο ανεξάρτητα το ένα από το άλλο. Το κύριο επιχείρημά τους ήταν ότι οι "τυχαίες" μήτρες δεν πρέπει να είναι εντελώς τυχαίες, αλλά μάλλον να ακολουθούν ορισμένους περιορισμούς. Πρώτον, ο αριθμός των τοποθεσιών που καταλαμβάνει ένα είδος πρέπει να παραμένει

αμετάβλητος όπως και ο αριθμός των ειδών που εγκαθίστανται σε μια συγκεκριμένη τοποθεσία. Χρησιμοποίησαν αυτά τα μηδενικά μοντέλα που δημιούργησαν (περισσότερα από 1000) για να δημιουργήσουν ένα ιστόγραμμα τιμών μετρικών που αναμένονται όταν η μηδενική υπόθεση είναι αληθής.

Η τυχαιοποίηση με την μέθοδο της ανταλλαγής ξεκινά με την αρχική μήτρα. Όταν εμφανίζεται ένα ζευγάρι δύο ειδών και δύο τοποθεσιών με μοτίβο σκακιού τότε το ζευγάρι αλλάζει μεταξύ του τιμές, αλλάζοντας έτσι τοποθεσία εμφάνισης. Ο αλγόριθμος της ανταλλαγής μπορεί να βρεθεί σε πολλές βιβλιοθήκες και προγράμματα μηδενικών μοντέλων (Gotelli et al. 2015, Gotelli, 2000, Stone & Roberts 1990). Στη συνέχεια, η θέση της παρατηρούμενης τιμής του C-score σε αυτήν την κατανομή μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την εκχώρηση μιας πιθανότητας στο πρότυπο, όπως συμβαίνει και με μια συμβατική στατιστική ανάλυση (N. J. Gotelli, 2001, Nicholas J. Gotelli & Entsminger, 2001). Η διαδικασία ονομάζεται και διαδοχική ανταλλαγή, ενώ προτείνεται η αύξηση των διαδοχικών ανταλλαγών ακόμα και πάνω από 30000. (Fayle & Manica, 2010, 2011 · Nicholas J. Gotelli & Ulrich, 2011). Για μεγαλύτερη ανεξαρτησία στα αποτελέσματα, προτείνεται η διαδικασία έναρξης του μηδενικού μοντέλου να ξεκινά μετά από 1000 διαδοχικές τυχαιοποιήσεις.

Μια «αληθινή σκακιέρα» ορίζεται ως ζευγάρι ειδών με αποκλειστική κατά τόπους κατανομή, αλλά με αλληλεπικαλυπτόμενες γεωγραφικές περιοχές (Connor, Collins, & Simberloff, 2013). Εάν τα είδη έχουν αποκλειστική κατά τόπους κατανομή, τότε δεν είναι αληθινή σκακιέρα, επειδή οι γεωγραφικές περιοχές τους δεν επικαλύπτονται και ονομάζονται «περιφερειακά αλλοπατρικά». Άλλη προσέγγιση είναι η δημιουργία μιας οικολογικής μήτρας εμφάνισης των ειδών όπου οι τοποθεσίες αντικαθίστανται από τοπολογικά χαρακτηριστικά όπως υψόμετρο, θερμοκρασία, βάθος, διαφάνεια κ.α. (Sfenthourakis et al., 2006). Ο συνδιασμός των δύο πινάκων μπορεί να είναι κατατοπιστικός για το επίπεδο της οικολογικής «αλληλεπικάλυψης» των ειδών, που αντιπροσωπεύει πόσο αλληλεπιδρούν μεταξύ τους η θέση των δύο ειδών.

5. Αποτελέσματα & Συζήτηση

5.1 Δεδομένα φυτοπλαγκτού

Τα δεδομένα που αφορούν στις 35 συνολικά δειγματοληψίες που πραγματοποιήθηκαν στις 7 λίμνες περιλαμβάνουν 184 είδη φυτοπλαγκτού τα οποία ανήκουν σε 10 ταξινομικές ομάδες (Κυανοβακτήρια, Χλωροφύκη, Συζυγή, Διάτομα, Ευγληνοφύκη, Ξανθοφύκη, Πρυμνεσιοφύκη, Χρυσοφύκη, Κρυπτοφύκη και Δινοφύκη) (Πίν. 4).

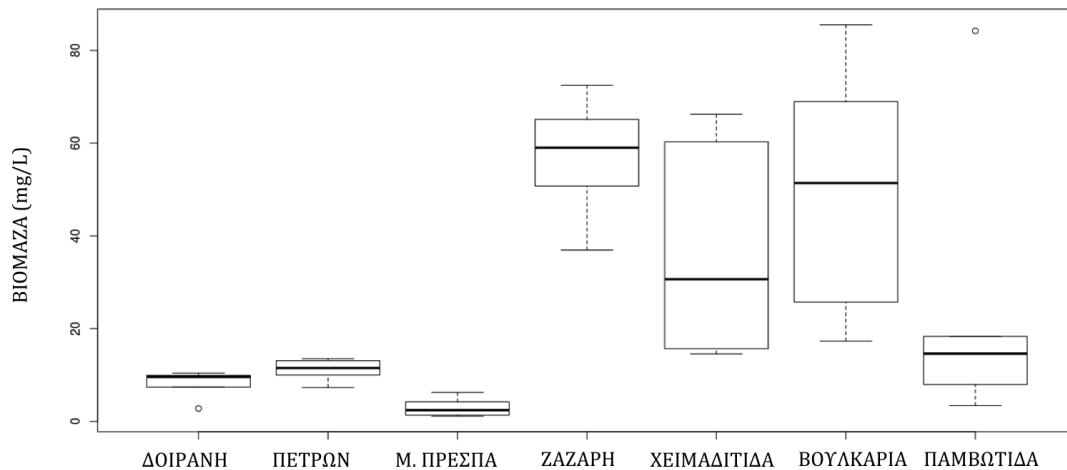
Πίνακας 4: Κατανομή του αριθμού ειδών του φυτοπλαγκτού ανά ταξινομική ομάδα στις υπό εξέταση λίμνες

	Δοιράνη	Πετρών	Μ. Πρέσπα	Ζάζαρη	Χειμαδίτιδα	Βουλκαριά	Παμβώτιδα
Κυανοβακτήρια	23	21	26	21	22	17	21
Χλωροφύκη	42	39	38	17	40	28	28
Συζυγή	10	5	8	1	8	2	4
Διάτομα	8	3	4	5	9	5	6
Ευγληνοφύκη	4	6	5	4	5	4	2
Ξανθοφύκη	2	2	3	0	1	1	2
Πρυμνεσιοφύκη	1	1	1	0	1	1	0
Χρυσοφύκη	0	2	6	1	3	0	1
Κρυπτοφύκη	3	2	3	2	2	1	2
Δινοφύκη	3	3	3	3	2	2	3
ΣΥΝΟΛΟ	96	82	97	54	93	61	69

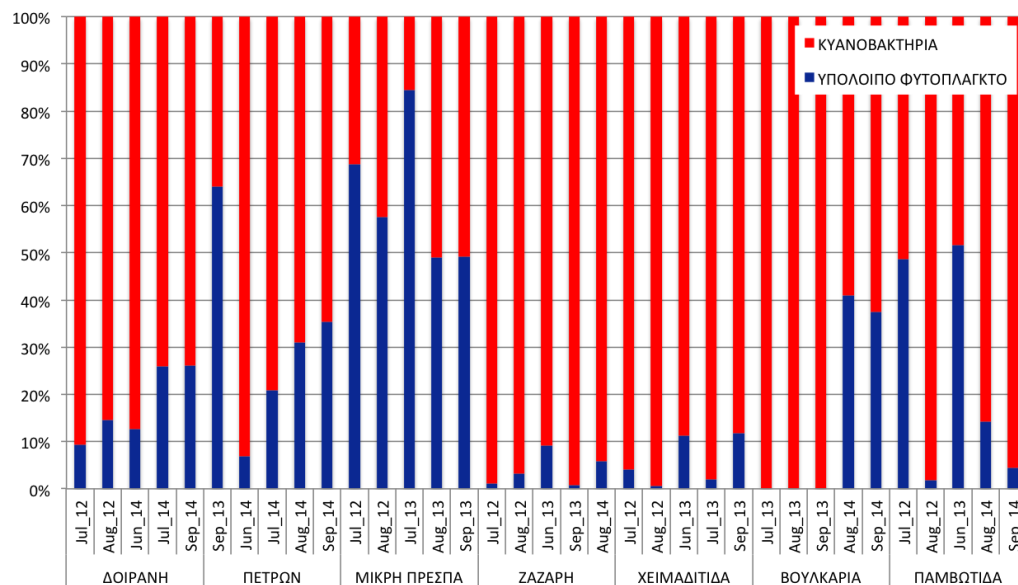
Κατά την περίοδο έρευνας, σε όλες τις λίμνες, οι ταξινομικές ομάδες με το μεγαλύτερο αριθμό μορφολογικών ειδών ήταν τα χλωροφύκη και τα κυανοβακτήρια (>50% του συνόλου), χαρακτηριστικό εύτροφων λιμνών τόσο της μεσογειακής περιοχής (Tryfon & Moustaka-Gouni 1997, Moustaka-Gouni et al. 2007)) αλλά και άλλων γεωγραφικών περιοχών της Κεντρικής και Βόρειας Ευρώπης (π.χ. Padisák & Reynolds 1998, Willén 2000). Οι λίμνες με τα περισσότερα μορφολογικά είδη φυτοπλαγκτού ήταν η Μικρή Πρέσπα και η Δοϊράνη (97 και 96 είδη αντίστοιχα) και με τα λιγότερα η λίμνη Ζάζαρη και η Βουλκαριά (54 και 61 είδη αντίστοιχα).

Η μέση τιμή βιομάζας του φυτοπλαγκτού στις υπό εξέταση λίμνες κυμάνθηκε από 3 mg/L (Μικρή Πρέσπα) έως 57 mg/L (Ζάζαρη) (Εικ. 9), τιμές

χαρακτηριστικές εύτροφων - υπερέυτροφων συνθηκών (Smith 2003) στα συγκεκριμένα συστήματα. Επιπλέον, σε όλες τις λίμνες, η πλέον κυρίαρχη ομάδα φυτοπλαγκτού ήταν τα κυανοβακτήρια (Εικ. 10), φαινόμενο επίσης χαρακτηριστικό σε εύτροφες λίμνες και στις ελληνικές ειδικότερα (Vardaka et al. 2005).



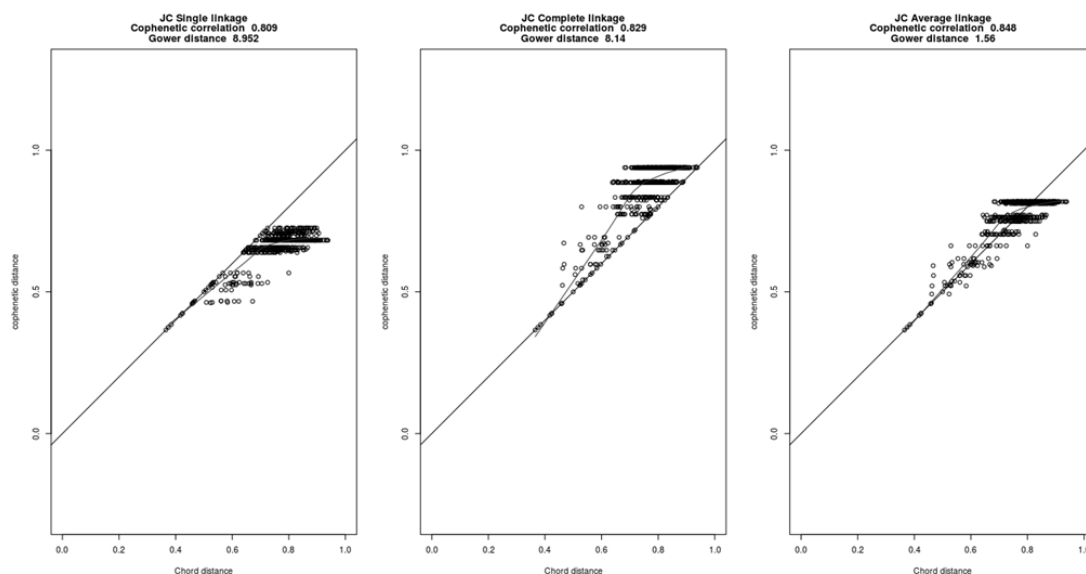
Εικόνα 9: Θηκόγραμμα της βιομάζας του φυτοπλαγκτού στις υπό εξέταση λίμνες κατά την περίοδο έρευνας (οι ράβδοι σφάλματος αντιπροσωπεύουν την τυπικά απόκλιση)



Εικόνα 10: % Συμμετοχή των κυανοβακτηρίων στη βιομάζα του φυτοπλαγκτού στις υπό εξέταση λίμνες κατά την περίοδο έρευνας

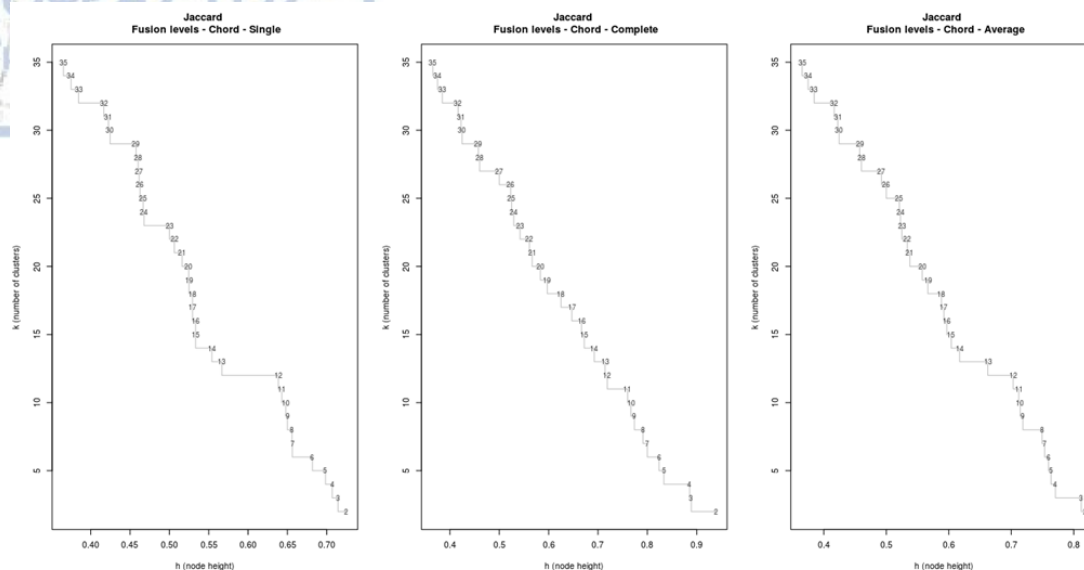
5.2 Ιεραρχική Ομαδοποίηση

Η σύνθεση της κοινωνίας φυτοπλαγκτού σε μια λίμνη καθορίζεται σε σημαντικό βαθμό από τις εποχικές αλλαγές των περιβαλλοντικών παραγόντων (Reynolds 1984). Για τη διερεύνηση της δομής της κοινωνίας του φυτοπλαγκτού από άποψη σύνθεσης ειδών στις υπό εξέταση ρηχές εύτροφες λίμνες, χρησιμοποιήθηκαν όπως προαναφέρθηκε οι αλγόριθμοι απόστασης του Bray Curtis στα δεδομένα παρουσίας/απουσίας άλλα και ο αλγόριθμος του Jaccard σε δυαδικά επίσης δεδομένα. Εφαρμόστηκαν επίσης διαφορετικοί αλγόριθμοι σύνδεσης των ομάδων "average", "complete" και "single". Στις παραπάνω μεθόδους υπολογίστηκαν οι τιμές της κοφενετικής συσχέτισης καθώς και η απόσταση Gower (Εικ. 11). Ως πιο κατάλληλη επιλέχθηκε η μέθοδος συσσωμάτωσης average η οποία εμφανίζει καλύτερες τιμές από τις υπόλοιπες και στις δύο μετρικές (Borcard et al. 2011).



Εικόνα 11: Διαγράμματα Sephard των μεθόδων σύνδεσης. Cophenetic συσχέτιση και απόσταση Gower για το δείκτη Jaccard

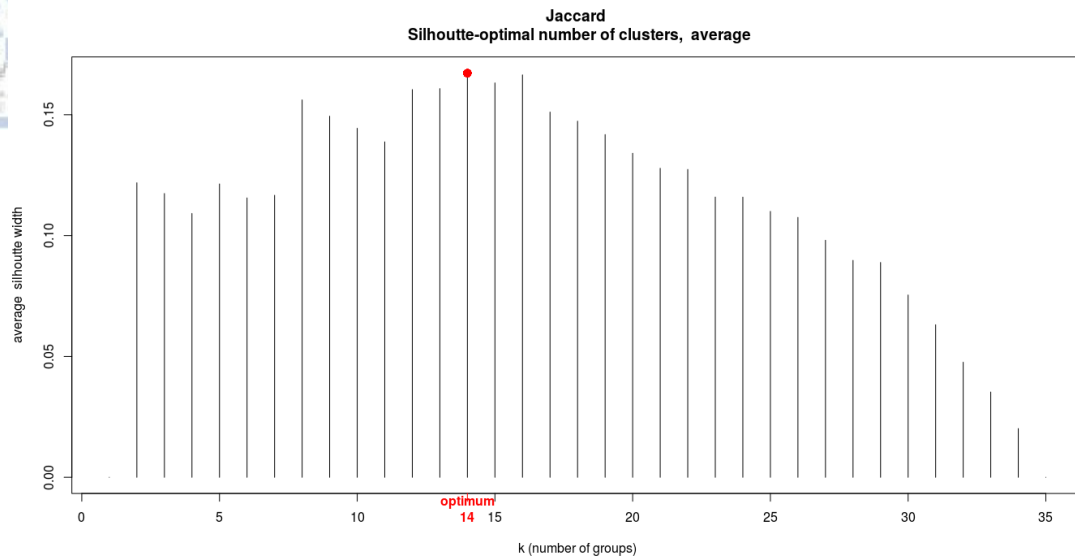
Το επόμενο στάδιο ήταν η εύρεση ενός κατάλληλου επιπέδου τομής των μεθόδων. Η τεχνική που επιλέχθηκε αρχικά είναι η σχεδίαση των αποστάσεων από το πρώτο επίπεδο τομής μέχρι την κορυφή. Στα γραφήματα των fusion levels (Εικ. 12) ψάχνουμε να βρούμε μια τιμή στην οποία να εκτελείται έστω ένα μικρό άλμα και στις 3 μεθόδους. Μια τέτοια τιμή φαίνεται να είναι οι 14 ομάδες οι οποίες όμως με έναν έλεγχο συνέπειας ανάμεσα στις μεθόδους παρατηρούμε ότι καταλήγουν σε διαφορετικής σύνθεσης ομάδες.



Εικόνα 12: Διαγράμματα επιπέδων Fusion για κάθε μέθοδο συσσωμάτωσης (single, complete, average) για το δείκτη Jaccard

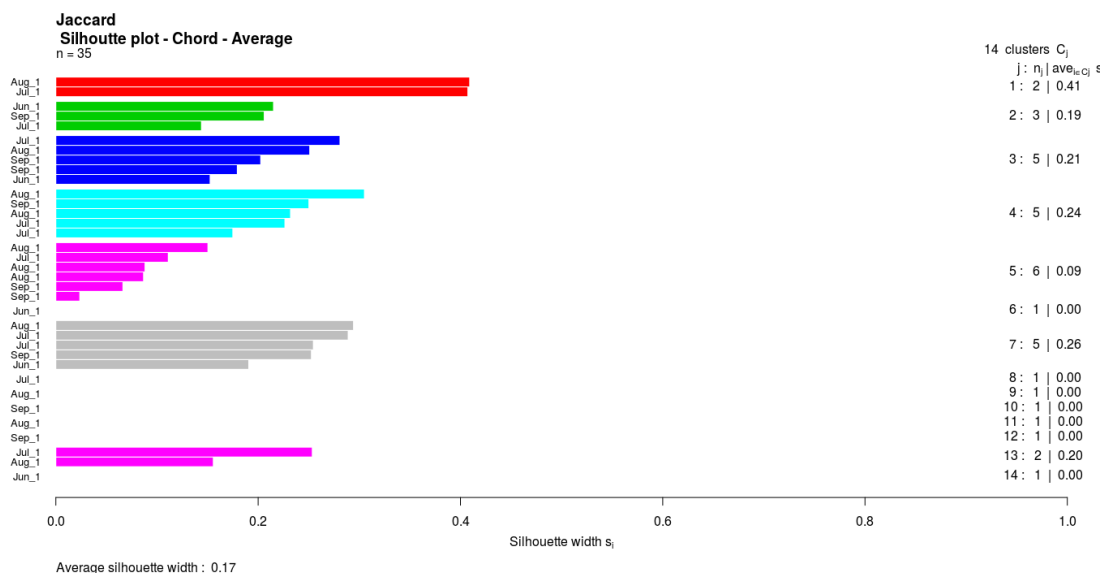
Οι πίνακες συνέπειας είναι πίνακες όπου οι γραμμές και οι στήλες αναφέρονται στις 14 ομάδες και οι τιμές του πίνακα πόσα μέλη της κάθε ομάδας της μεθόδου A εμφανίζονται σε κάθε μια από τις ομάδες της μεθόδου B. Όταν οι τιμές όλες βρίσκονται στη διαγώνιο αυτό σημαίνει ότι οι δύο μέθοδοι ταυτίζονται ως προς την σύνθεση των ομάδων που δημιουργούν.

Κρατώντας την μέθοδο average ως αυτή με τη καλύτερη ομαδοποίηση ελέγχουμε την υπόθεση μας για τον βέλτιστο αριθμό ομάδων. Το πλάτος σιλουέτας αποτελεί ένα μέτρο του βαθμού συμμετοχής ενός αντικειμένου στην ομάδα του. Βασίζεται στη μέση απόσταση μεταξύ αυτού του αντικειμένου και όλων των αντικειμένων του συμπλέγματος στο οποίο ανήκει, και συγκρίνοντας την με το ίδιο μέτρο που υπολογίστηκε για την επόμενη πλησιέστερη ομάδα (Borcard et al. 2011). Τα πλάτη σιλουέτας κυμαίνονται από -1 έως 1 και μπορούν να υπολογιστούν κατά μέσο όρο σε όλα τα αντικείμενα ενός διαμερίσματος. Για το σκοπό χρησιμοποιήθηκε το πακέτο cluster v.2.1.0 της R. Το αποτέλεσμα δείχνει ότι η βέλτιστη στατιστικά τιμή να είναι οι 14 ομάδες (Εικ. 13). Παρατηρούμε ότι το 14ο επίπεδο ομάδων που θεωρήσαμε ως ένα καλό επίπεδο προηγουμένως να έχει το μεγαλύτερο πλάτος, στην ανάλυση της βέλτιστης σιλουέτας



Εικόνα 13: Ιστόγραμμα που δείχνει το μέσο πλάτος σιλουέτας για $k = 2-35$ ομάδες. Το καλύτερο διαμέρισμα από αυτό το κριτήριο είναι αυτό με το μεγαλύτερο μέσο πλάτος σιλουέτας

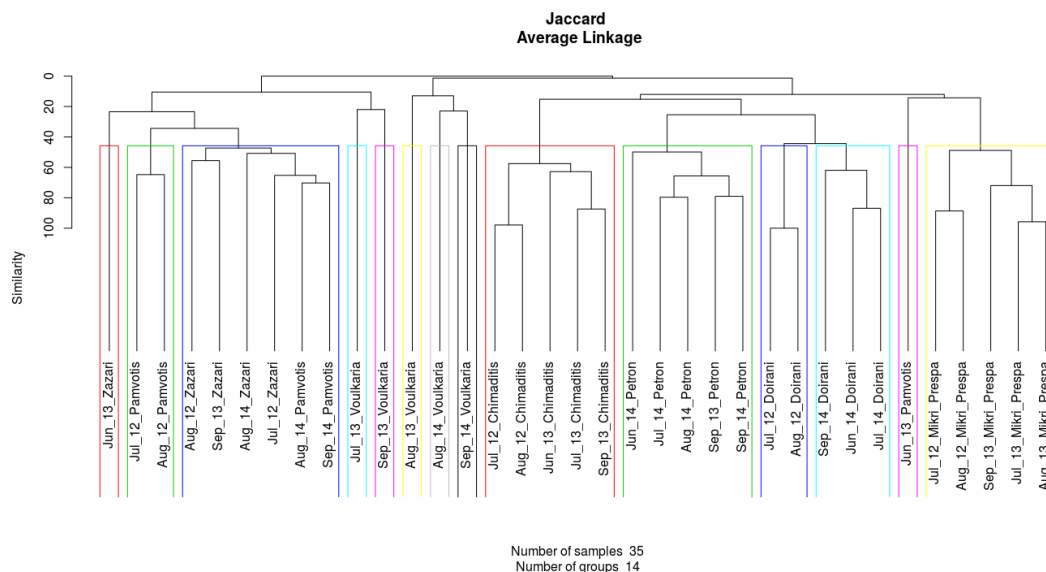
Επιλέγοντας λοιπόν την τιμή των 14 ομάδων (Εικ. 14) μπορούμε να ελέγξουμε αν οι συμμετέχοντες στην κάθε ομάδα είναι οι κατάλληλοι. Για το λόγο αυτό αναλύουμε το πλάτος της σιλουέτας του κάθε μέλους των 14 ομάδων για όλες τις ομάδες και ελέγχουμε για τυχόν ανομοιομορφίες, πράγμα που δεν συναντάμε στα δεδομένα μας.



Εικόνα 14: Διάγραμμα σιλουέτας των μελών των 14 ομάδων. Στα δεξιά φαίνεται η μέση τιμή του πλάτους σιλουέτας της κάθε ομάδας.

Παρόμοια αποτελέσματα προέκυψαν και με τη χρήση του δείκτη Bray Curtis, αλλά επιλέχθηκε τελικά ο δείκτης Jaccard ο οποίος δίνει βαρύτητα στα

είδη που θεωρούνται «σπάνια» μέσα στην κοινότητα (Chao et al. 2005), ενώ ο δείκτης Bray Curtis στα κυρίαρχα (Clarke et al. 2006). Επιπλέον, οι δείκτες ομοιομορφίας εντός των κλάσεων, τόσο του serhard όσο και του gower έδιναν καλύτερα αποτελέσματα για τον Jaccard, γεγονός που φάνηκε και στην ανάλυση του πλάτους σιλουέτας εντός ομάδων όπου με τον Jaccard το εύρος πλάτους ήταν μικρότερο. Τελικά οι ομάδες που δημιουργήθηκαν από τις δύο μεθόδους ήταν πανομοιότυπες πράγμα που επαληθεύθηκε με την χρήση πίνακα εμφανίσεων. Οι τιμές του πίνακα βρίσκονται όλες στη διαγώνιο πράγμα που σημαίνει ότι τα ίδια αντικείμενα ανήκουν στις ίδιες ομάδες ανεξαρτήτως μεθόδου ομοιότητας. Αν και ο δείκτης απόστασης του Jaccard στην περίπτωση μας δίνει αποτελέσματα κλάσεων ελαφρώς μικρότερης ομοιότητας από του Bray Curtis κρίνεται ως καταλληλότερη μέθοδος για τα δυαδικά δεδομένα παρουσίας των ειδών φυτοπλαγκτού για οικολογικούς λόγους. Με βάση τα παραπάνω προκύπτει το δενδρόγραμμα στην Εικόνα 15.



Εικόνα 15: Δενδρόγραμμα ομαδοποίησης των υπό εξέταση λιμνών με βάση τη σύνθεση ειδών φυτοπλαγκτού και τον δείκτη ομοιότητας Jaccard

Η ανάλυση ομαδοποίησης των υπό εξέταση λιμνών με βάση τη σύνθεση ειδών τους διέκρινε τις λίμνες κυρίως χωρικά (Εικ. 15). Οι λίμνες Μικρή Πρέσπα, Χειμαδίτιδα και Πετρών αποτέλεσαν ευδιάκριτες ομάδες (οικοσυστήματα) ως προς τη σύνθεση ειδών φυτοπλαγκτού και χωρικά και χρονικά από τις υπόλοιπες. Γενικά, η ομοιότητα ανάμεσα στις λίμνες όσον αφορά στη σύνθεση ειδών του φυτοπλαγκτού μπορεί να οφείλεται σε παρόμοιες περιβαλλοντικές

συνθήκες ή σε μεταξύ τους σύνδεση. Στη λίμνη Βουλκαριά, η σύνθεση ειδών του φυτοπλαγκτού της παρουσιάζει σημαντική διαφοροποίηση και χρονικά, γεγονός που μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι η συγκεκριμένη λίμνη είναι ιδιαίτερα ρηχή (μέσο βάθος 1 m), με αποτέλεσμα ιδιαίτερα μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες.

5.3 Δίκτυα φυτοπλαγκτού

Για τη διερεύνηση των σχέσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των οργανισμών του φυτοπλαγκτού σε κάθε λίμνη και με βάση τις συσχετίσεις που προέκυψαν χρησιμοποιώντας τον δείκτη MIC (και μόνο τις σημαντικές συνδέσεις) (Reshef et al. 2011) δημιουργήθηκαν τα παρακάτω δίκτυα απεικόνισης σχέσεων-συνδέσεων ανάμεσα στους οργανισμούς του φυτοπλαγκτού σε κάθε λίμνη (Εικ. 16).

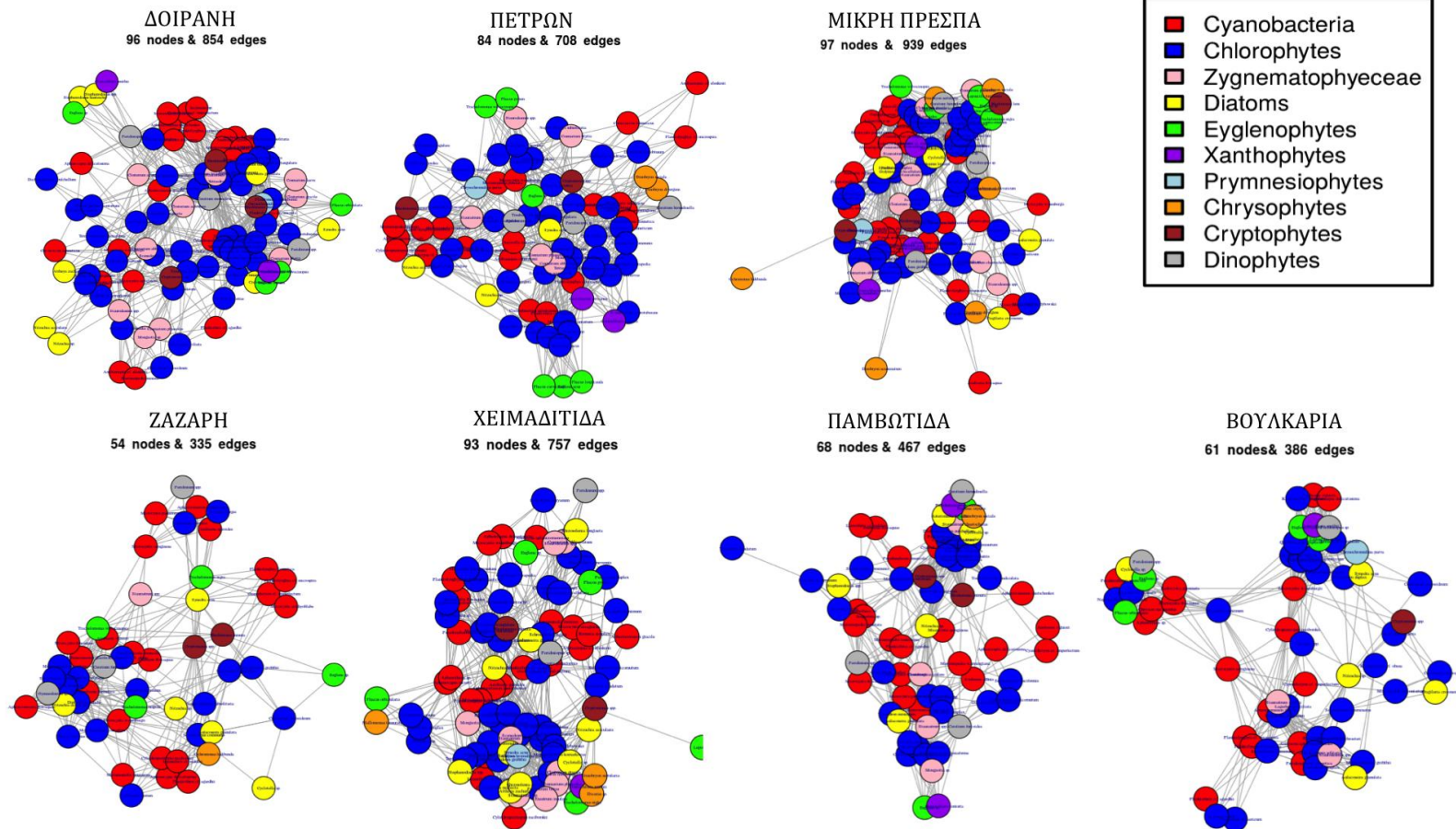
Οι συνδέσεις που προέκυψαν από την ανάλυση κυμάνθηκαν από 335 (λίμνη Ζάζαρη) μέχρι 939 (λίμνη Μικρή Πρέσπα). Δηλαδή, οι λίμνες με την μεγαλύτερη ποικιλότητα σε αριθμό μορφολογικών ειδών (Μικρή Πρέσπα, Δοϊράνη), παρουσίασαν και τις περισσότερες συνδέσεις ανάμεσα στους οργανισμούς.

Σε όλες τις λίμνες οι περισσότερες συνδέσεις ήταν κατά βάση θετικές (49,4-78 %) σε συμφωνία με έρευνες σε άλλα υδάτινα συστήματα (Milici et al. 2016, Lima-Mendez et al. 2015), ενώ το ποσοστό των αρνητικών συνδέσεων στις υπό εξέταση λίμνες κυμάνθηκε από 3,4 (Παμβώτιδα) έως 13,8% (Μικρή Πρέσπα) (Πίν. 11). Το ποσοστό των αρνητικών συνδέσεων είναι αρκετά χαμηλό σε σχέση με άλλες δημοσιευμένες εργασίες που αφορούν σε μικροοργανισμούς (βακτήρια) σε ωκεάνια συστήματα (Milici et al. 2016) ή σε λίμνες (Eiler et al. 2012), όπου το ποσοστό των αρνητικών συνδέσεων ήταν περίπου το 1/3 των συνολικών. Επιπλέον, υψηλό ήταν και το ποσοστό των μη χαρακτηρισμένων συνδέσεων σε όλες σχεδόν τις λίμνες (με εξαίρεση τη λίμνη Βουλκαριά), γεγονός που υποδηλώνει ότι σημαντική πληροφορία που αφορά το κάθε λιμναίο οικοσύστημα στην περίπτωση αυτή ενδεχομένως να «χάνεται».

Πίνακας 11: Αριθμός και ποσοστά θετικών (Pos), αρνητικών (Neg) και μη χαρακτηρισμένων (NA) συνδέσεων στα δίκτυα που κατασκευάστηκαν στις υπό εξέταση λίμνες

ΛΙΜΝΗ	Pos (%)	Neg (%)	NA (%)
ΔΟΙΡΑΝΗ	442(49,4)	75(8,8)	357(41,8)
ΠΕΤΡΩΝ	374(52,8)	79(11,2)	255(36,0)
ΜΙΚΡΗ ΠΡΕΣΠΑ	553(58,9)	130(13,8)	256(27,3)
ΖΑΖΑΡΗ	193(57,6)	35(10,5)	107(31,9)
ΧΕΙΜΑΔΙΤΙΔΑ	400(52,8)	64(8,5)	293(38,7)
ΒΟΥΛΚΑΡΙΑ	301(78,0)	46(11,9)	39(10,1)
ΠΑΜΒΩΤΙΔΑ	328(70,2)	16(3,4)	123(26,4)

Τα αποτελέσματα των τοπολογικών χαρακτηριστικών έδειξαν μια σχετική ομοιομορφία ως προς τα δομικά τους χαρακτηριστικά των δικτύων φυτοπλαγκτού στις 7 λίμνες. Η πυκνότητα παρουσίασε χαμηλές τιμές (0.18-0.23) όπως και ο βαθμός κεντρικότητας (0.17-0.25) υποθέτοντας ότι τα δίκτυα έχουν την τάση να δημιουργούν συνεχώς λιγότερους κόμβους με μεγαλύτερο βαθμό μοιάζοντας περισσότερο σε αστέρι. Το χαρακτηριστικό μονοπάτι έχει τιμές σχεδόν 2 (2.05-2.33) που μας δείνει μια εικόνα κύκλου σε όλα τα δίκτυα. Η μέση τιμή βαθμών γειτώνων παρουσιάζει μεγαλύτερη κλιμάκωση (13.66-21.96), με τις λίμνες με χαμηλή τιμή (Βουλκαριά, Ζάζαρη, Παμβώτιδα) όπου κόμβοι μεγάλου βαθμού τείνουν να συνδέονται περισσότερο με κόμβους όμοιους μεγάλου βαθμού, αντίθετα στις λίμνες με υψηλή τιμή (Μικρή Πρέσπα, Δοιράνη) υψηλού βαθμού κόμβοι δείχνουν τάση σύνδεσης με χαμηλού βαθμού κόμβους. Τέλος ο συντελεστής σύμπλεξης των δικτύων (0.54-0.70) δείχνει μια χαμηλότερη ροή πληροφορίας μεταξύ των ειδών στη λίμνη Πετρών (0.54) σε σχέση με την λίμνη Βουλκαριά (0.70). (Πίνακας 14 Παράρτημα)

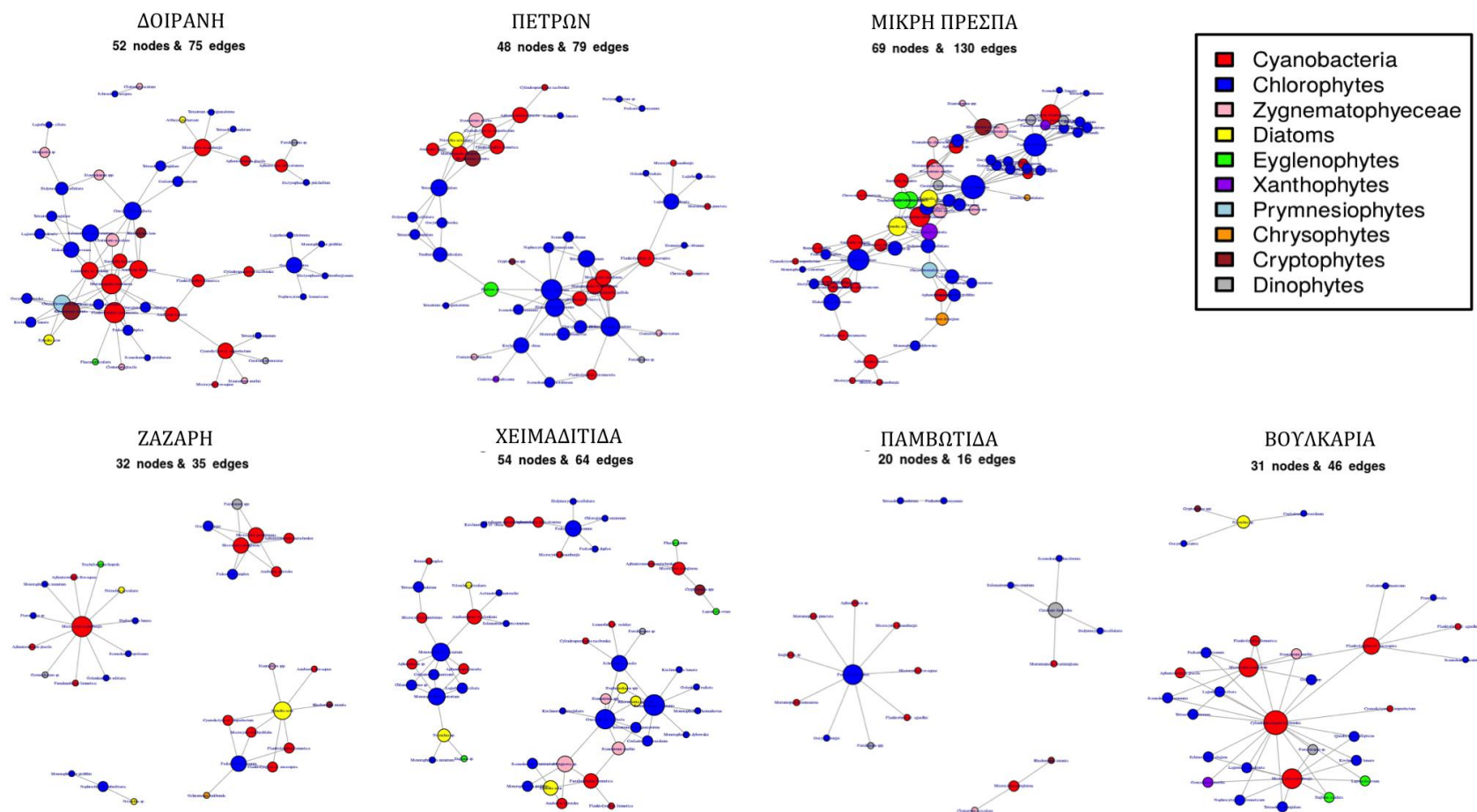


Εικόνα 16: Δίκτυα σχέσεων ειδών φυτοπλαγκτού (κόμβοι) σύμφωνα με τον συντελεστή MIC στις υπό εξέταση λίμνες. Οι διαφορετικές ταξινομικές ομάδες φυτοπλαγκτού παριστάνονται με διαφορετικά χρώματα

Γενικά, υπάρχει μια πληθώρα μετρικών που εξειδικεύονται στο να ανιχνεύουν την ύπαρξη μιας συγκεκριμένης σχέσης μεταξύ δύο μεταβλητών αλλά αδυνατούν να ανιχνεύσουν μια άλλη. Για την κατασκευή των δικτύων συσχέτισης-αλληλεπιδράσεων των ειδών χρησιμοποιήθηκαν αρχικά εκτός από τον MIC και ο Spearman (Είκόνες 23a-g ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ), ο οποίος χρησιμοποιείται ευρέως για την κατασκευή δικτύων. Τελικά επιλέχθηκε ο δείκτης συσχέτισης MIC, μιας που δημιουργεί σε κάθε δίκτυο σχεδόν τριπλάσιες συνδέσεις σε σχέση με τον Spearman. Επίσης τα δίκτυα του MIC είναι συνεκτικά ενώ αυτά του Spearman αποτελούνται από επιμέρους υποδίκτυα δημιουργώντας αυτόνομες κοινότητες. Ο δείκτης MIC όταν τα δεδομένα αφορούν σε επίπεδο είδους, παράγει καλύτερα αποτελέσματα των απεικονιζόμενων σχέσεων-συνδέσεων από τον Spearman (Reshef et al. 2011). Ωστόσο, η «βιολογική» εξήγηση των αποτελεσμάτων σε αυτή την ταξινομική κλίμακα μπορεί να είναι ιδιαίτερα δύσκολη, όπως και στην περίπτωση μας, εξαιτίας του μεγάλου αριθμού σχέσεων που εμφανίζονται. Επιπλέον, το μέγεθος των δεδομένων για κάθε λίμνη που χρησιμοποιήθηκαν ήταν αρκετά μικρό και δεν αφορούσε σε μεγάλες χρονοσειρές.

5.4 Αρνητικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών

Για να διερευνηθούν οι αρνητικές συνδέσεις μεταξύ των ειδών του φυτοπλαγκτού σε κάθε λίμνη, κάθε δίκτυο χωρίστηκε σε δύο υπο-δίκτυα. Το δίκτυο με τις θετικές συνδέσεις και το δίκτυο με τις αρνητικές. Στην Εικόνα 17 φαίνεται το δίκτυο των αρνητικών συνδέσεων ανάμεσα στους οργανισμούς του φυτοπλαγκτού σε κάθε λίμνη.



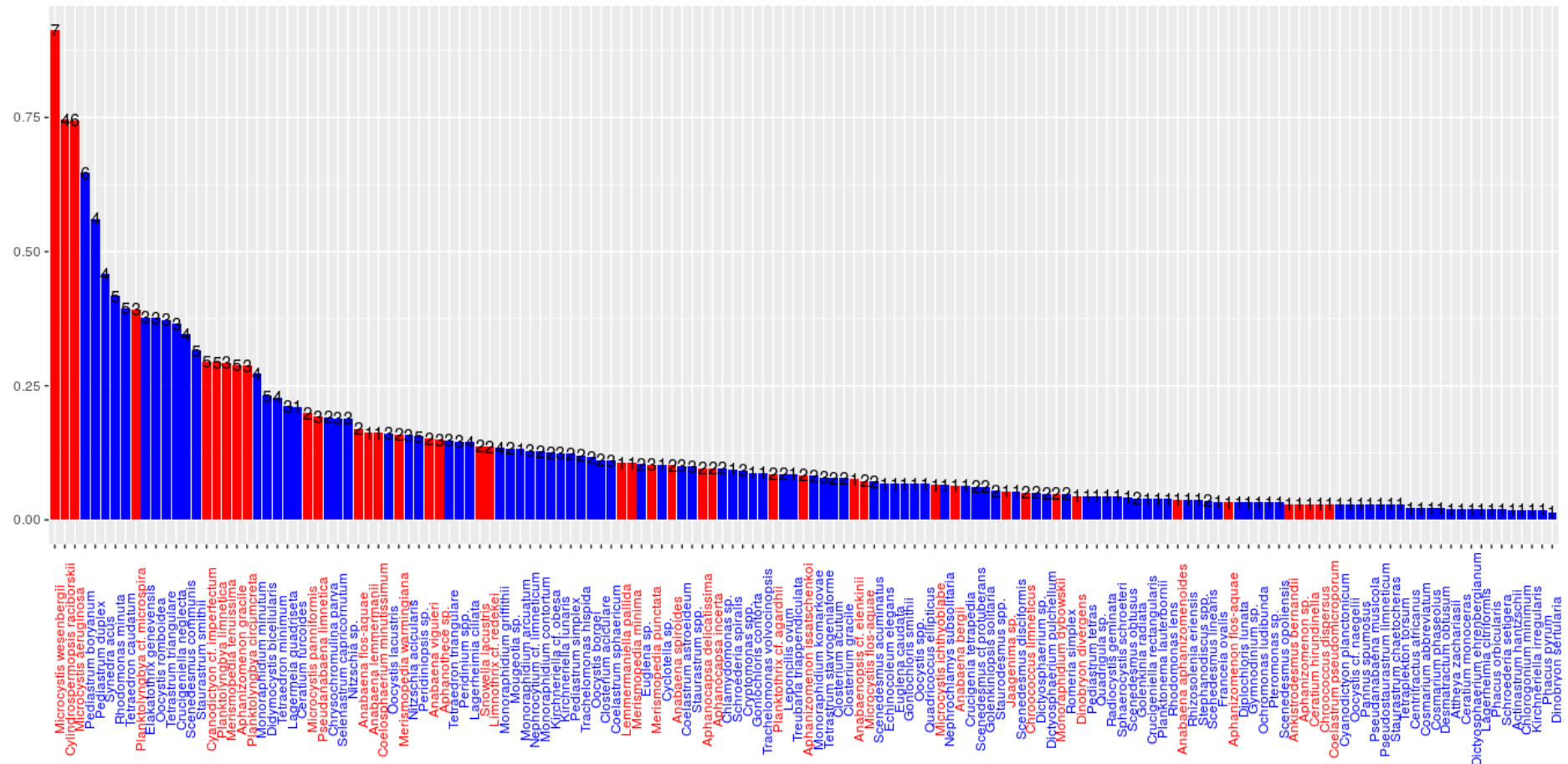
Εικόνα 17: Δίκτυα αρνητικών σχέσεων ειδών φυτοπλαγκτού (κόμβοι) σύμφωνα με τον συντελεστή MIC στις υπό εξέταση λίμνες. Οι διαφορετικές ταξινομικές ομάδες φυτοπλαγκτού παριστάνονται με διαφορετικά χρώματα

Πίνακας 12: Αριθμός συνόλου αρνητικών συνδέσεων, αρνητικών συνδέσεων που δημιουργούν κυανοβακτήρια, αρνητικών συνδέσεων ανάμεσα σε κυανοβακτήρια και αρνητικών συνδέσεων ανάμεσα σε κυανοβακτήρια και χλωροφύκη στις υπό εξέταση λίμνες

	ΣΥΝΟΛΟ	ΚΥΑΝΟ	ΚΥΑΝΟ/ΚΥΑΝΟ	ΚΥΑΝΟ/ΧΛΩΡΟ
ΔΟΙΡΑΝΗ	75	49	15	19
ΠΕΤΡΩΝ	79	42	10	24
Μ. ΠΡΕΣΠΑ	130	62	7	32
ΖΑΖΑΡΗ	35	30	7	13
ΧΕΙΜΑΔΙΤΙΔΑ	64	26	3	15
ΒΟΥΛΚΑΡΙΑ	46	43	8	25
ΠΑΜΒΩΤΙΔΑ	16	10	0	7

Με βάση τα δίκτυα αρνητικών συνδέσεων που προέκυψαν (Εικ. 17 και Πιν. 12), ο μεγαλύτερος αριθμός αρνητικών συνδέσεων παρατηρήθηκε στη λίμνη Μικρή Πρέσπα, ενώ ο μικρότερος στη Λίμνη Παμβώτιδα. Οι αρνητικές συνδέσεις που αφορούν τα κυρίαρχα κυανοβακτήρια είτε με άλλα κυανοβακτήρια είτε με άλλες ταξινομικές ομάδες (π.χ χλωροφύκη) ήταν >50% του συνόλου με πιο συχνές τις συνδέσεις με χλωροφύκη. Οι αρνητικές συνδέσεις μπορεί να είναι αποτέλεσμα ανταγωνισμού ή αλληλοπάθειας ή ακόμη και να οφείλονται σε διαφορές στους παράγοντες αύξησης (Eiler et al. 2012). Το γεγονός της συνύπαρξης κάποιων ειδών μπορεί να υποδηλώνει λειτουργικές ομάδες που ο ρόλος τους μέσα στην κοινότητα είναι παρόμοιος ή συμπληρωματικός. Η εναλλαγή και η ετερογένεια ωστόσο διαφορετικών περιβαλλοντικών παραγόντων μπορεί να επιτρέψει τη συνύπαρξη και αύξηση διαφορετικών ειδών φυτοπλαγκτού, τα οποία έχουν παρόμοιες οικολογικές προτιμήσεις (Reynolds et al. 2002).

Απο τα αρνητικά δίκτυα που δημιουργήθηκαν υπολογίστηκε ο κανονικοποιημένος βαθμός κεντρικότητας του κάθε κόμβου για κάθε δίκτυο για να διερευνηθεί ποια είδη φυτοπλαγκτού δημιουργούν τις περισσότερες αρνητικές συνδέσεις στις υπό εξέταση λίμνες. Στο τέλος προστέθηκαν τους βαθμούς του κάθε ενός είδους φυτοπλαγκτού που μετέχει στα 7 αρνητικά δίκτυα και ταξινομήσαμε σε φθίνουσα σειρά (Εικ. 18).



Εικόνα 18: Αθροιστικός κανονικοποιημένος βαθμός κεντρικότητας ανά είδος στα αρνητικά MIC δίκτυα των υπό εξέταση λιμνών

Σύμφωνα με την Εικ. 18, τα κυανοβακτήρια (κόκκινες μπάρες) εμφανίζουν την τάση να σχηματίζουν μεγαλύτερο αριθμό αρνητικών σχέσεων με τα υπόλοιπα είδη σε σχέση με όλες τις υπόλοιπες ταξινομικές ομάδες (μπλε μπάρες). Ειδικότερα, τα κυανοβακτήρια του γένους *Microcystis* που είναι από τα πλέον τοξικά (Vardaka et al. 2005) με χαρακτηριστική συμπεριφορά αλληλοπάθειας (Muhl et al. 2018), είναι ανάμεσα που εμφανίζει το μεγαλύτερο αριθμό αρνητικών συνδέσεων στο σύνολο των δικτύων των υπό εξέταση λιμνών. Σχέσεις αλληλοπάθειας αναφέρονται συχνά στο φυτοπλαγκτό (Muhl et al. 2018) με αρκετά είδη να παράγουν ενώσεις που εμποδίζουν την αύξηση άλλων ειδών του φυτοπλαγκτού και να επηρεάζουν ακόμη και την διαδοχή.

Πίνακας 13: Αρνητικές συνδέσεις ανα λίμνη των 3 επικρατέστερων σε βαθμό κεντρικότητας ειδών.

ΑΡΝΗΤΙΚΟΙ ΔΕΣΜΟΙ ΤΩΝ 3 ΚΟΡΥΦΑΙΩΝ ΕΙΔΩΝ ΣΕ ΒΑΘΜΟ ΑΡΝΗΤΙΚΩΝ ΣΥΝΔΕΣΕΩΝ			
ΛΙΜΝΗ / ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ / ΣΥΝΔΕΣΕΙΣ	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Aphanizomenon gracile</i>	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	
	<i>Coelastrum sphaericum</i>	<i>Oocystis lacustris</i>	
	<i>Tetradon caudatum</i>		
	<i>Tetradon triangulare</i>		
	<i>Tetradon stauroneiforme</i>		
ΔΟΙΡΑΝΗ	<i>Attheya zachariasii</i>		
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Lagerheimia quadrifida</i>	<i>Aphanizomenon gracile</i>	<i>Planktolyngbya cf. microspira</i>
			<i>Elakotrix genevensis</i>
			<i>Monoraphidium minutum</i>
			<i>Tetradon caudatum</i>
ΠΕΤΡΩΝ			<i>Tetradon minimum</i>
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Aphanocapsa incerta</i>		<i>Aphanocapsa incerta</i>
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Pseudanabaena limnetica</i>		<i>Anabaena spiroides</i>
	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>		<i>Aphanizomenon issatschenkoi</i>
ΜΙΚΡΗ ΠΡΕΣΠΑ	<i>Aphanizomenon gracile</i>		<i>Oocystis borgei</i>
	<i>Diplochloris lunata</i>		<i>Pediastrum simplex</i>
	<i>Golenkinopsis solitaria</i>		<i>Peridinium spp.</i>
	<i>Monoraphidium minutum</i>		
	<i>Pteromonas sp.</i>		
	<i>Scenedesmus opoliensis</i>		
ΖΑΖΑΡΗ	<i>Nitzschia acicularis</i>		
	<i>Trachelomonas hispida</i>		
	<i>Gymnodinium sp.</i>		
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Pediastrum boryanum</i>	<i>Schroederia spiralis</i>	<i>Aphanizomenon issatschenkoi</i>
			<i>Phacus pyrum</i>
ΧΕΙΜΑΔΙΤΙΔΑ			<i>Cryptomonas spp.</i>
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Echinocoleum elegans</i>	<i>Aphanizomenon gracile</i>	<i>Planktolyngbya cf. microspira</i>
	<i>Kirchneriella lunaris</i>	<i>Cyanodictyon cf. imperfectum</i>	<i>Planktolyngbya limnetica</i>
	<i>Lagerheimia quadrifida</i>	<i>Planktolyngbya cf. microspira</i>	<i>Aphanizomenon gracile</i>
	<i>Nephrocystum cf. limneticum</i>	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	<i>Lagerheimia ciliata</i>
ΒΟΥΛΚΑΡΙΑ	<i>Quadracoccus ellipticus</i>	<i>Echinocoleum elegans</i>	<i>Oocystis spp.</i>
	<i>Tetradon triangulare</i>	<i>Kirchneriella lunaris</i>	<i>Pediastrum boryanum</i>
	<i>Euglena caudata</i>	<i>Lagerheimia ciliata</i>	<i>Scenedesmus communis</i>
	<i>Lepocylis ovum</i>	<i>Lagerheimia quadrifida</i>	<i>Tetradon minimum</i>
	<i>Goniocylis smithii</i>	<i>Nephrocystum cf. limneticum</i>	<i>Staurastrum smithii</i>
	<i>Peridiniopsis sp.</i>	<i>Oocystis spp.</i>	
ΠΑΜΒΟΥΤΙΔΑ		<i>Pediastrum boryanum</i>	
		<i>Quadracoccus ellipticus</i>	
		<i>Scenedesmus communis</i>	
		<i>Tetradon minimum</i>	
		<i>Tetradon triangulare</i>	
		<i>Staurastrum smithii</i>	
ΠΑΜΒΟΥΤΙΔΑ		<i>Euglena caudata</i>	
		<i>Lepocylis ovum</i>	
		<i>Goniocylis smithii</i>	
		<i>Peridiniopsis sp.</i>	
	<i>Microcystis wessenbergii</i>	<i>Cylindrocapsa raciborskii</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Pediastrum duplex</i>		<i>Closterium aciculare</i>
ΠΑΜΒΟΥΤΙΔΑ			<i>Rhodomonas minuta</i>

Σύμφωνα με τον πίνακα 13 φαίνονται:

Συνύπαρξη ειδών λόγω του μεγάλου αριθμού ειδών που έχουν οι 2 ομάδες, κυανοβακτηρια και χλωροφύκη. Οι αλληλοπαθητικές σχέσεις μεταξύ τους που αναγνωρίστηκαν από τις αρνητικές συσχετίσεις φαίνονται και στον πίνακα αυτό από τον μεγάλο αριθμό συνυπαρχόντων ειδών. Η ακριβής

αρνητική σχέση (αντικατάσταση επικράτησης, αποκλεισμός) πρέπει να εξεταστεί με δεδομένα αφθονίας και βιομάζας σε κλίμακα 10ημέρου.

Συνύπαρξη ειδών με πιθανές σχέσεις ανταγωνισμού μεταξύ ειδών όταν συνεπικρατούν (π.χ. *Cylindrospermopsis raciborskii* και *Aphanizomenon gracile*), μπορούν να συνυπάρχουν σε χαμηλούς αριθμούς. Η αντικατάσταση επικράτησης ή αποκλεισμός πρέπει να εξεταστεί με δεδομένα αφθονίας και βιομάζας σε κλίμακα 10ημέρου.

Συνύπαρξη ειδών διαφορετικών προτιμήσεων των ειδών σε περιβαλλοντικές συνθήκες (π.χ. *Microcystis aeruginosa* και *Aphanizomenon issatschenkoi*), φαίνεται ότι συνυπάρχουν πριν γίνει η αλλαγή από το ένα στο άλλο. Αυτή η πρόβλεψη για μετάβαση από το ένα κυρίαρχο στο άλλο είδος στηρίζεται από την γνώση της οικολογίας του κάθε είδους.

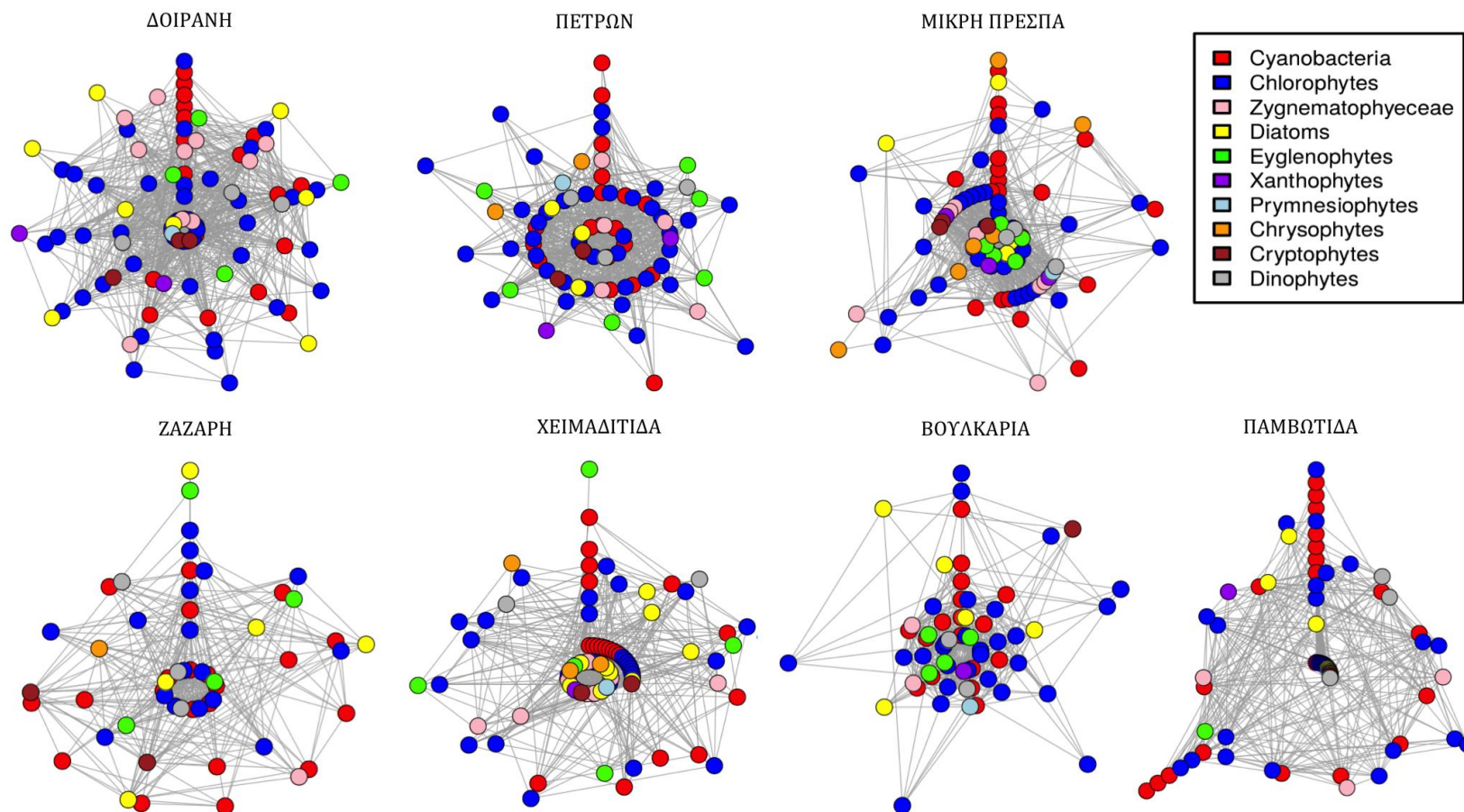
Για να είναι ασφαλή τα συμπεράσματα απαιτείται μεγαλύτερη χρονοσειρά δεδομένων τόσο εντός του έτους όσο και μεταξύ των ετών.

5.5 K-shell αποσύνθεση του δικτύου

Για τη διερεύνηση της «θέσης» των κυανοβακτηρίων στα δίκτυα που δημιουργήθηκαν και κατ'έπέκταση της δυνατότητάς τους να επηρεάζουν άλλα είδη φυτοπλαγκτού, χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος αποσύνθεσης k-shell. Στα αποτελέσματα που φαίνονται παρακάτω (Εικ. 19) αναπαρίστανται τα δίκτυα με βάση τον βαθμό αποδόμησης του κάθε κόμβου. Όσο πιο κεντρικός ένας κόμβος στο δίκτυο kshell τόσο μεγαλύτερος ο βαθός του κελύφους στο οποίο ανήκει. Τα κελύφη κατανέμονται σε νοητούς ομόκεντρους κύκλους από την περιφέρεια προς τα άκρα με αύξοντα αριθμό κελύφους που αντιστοιχεί στο βαθμό αποδόμησης. Όσο πιο κεντρική η θέση ενός κόμβου τόσο πιο κεντρικός είναι ο ρόλος του κόμβου στη διάδοση της πληροφορίας του δικτύου (Kai Gong 2018). Οι κόμβοι αυτοί ονομάζονται επηρεαστές (influencers) και όχι μόνο έχουν την ικανότητα να επηρεάζουν – συνδέονται με περισσότερους άλλα συνδέονται με τέτοιο τρόπο που να μην μπορούν να αποκοπούν εύκολα από το δίκτυο αν κάποιες από τις συνδέσεις τους πάψουν να υπάρχουν. Τέτοιο ρόλο περιμένουμε

στις εύτροφες λίμνες να παίζουν περισσότερο τα κυανοβακτήρια σε σχέση με τις άλλες ταξινομικές ομάδες του φυτοπλαγκτού.

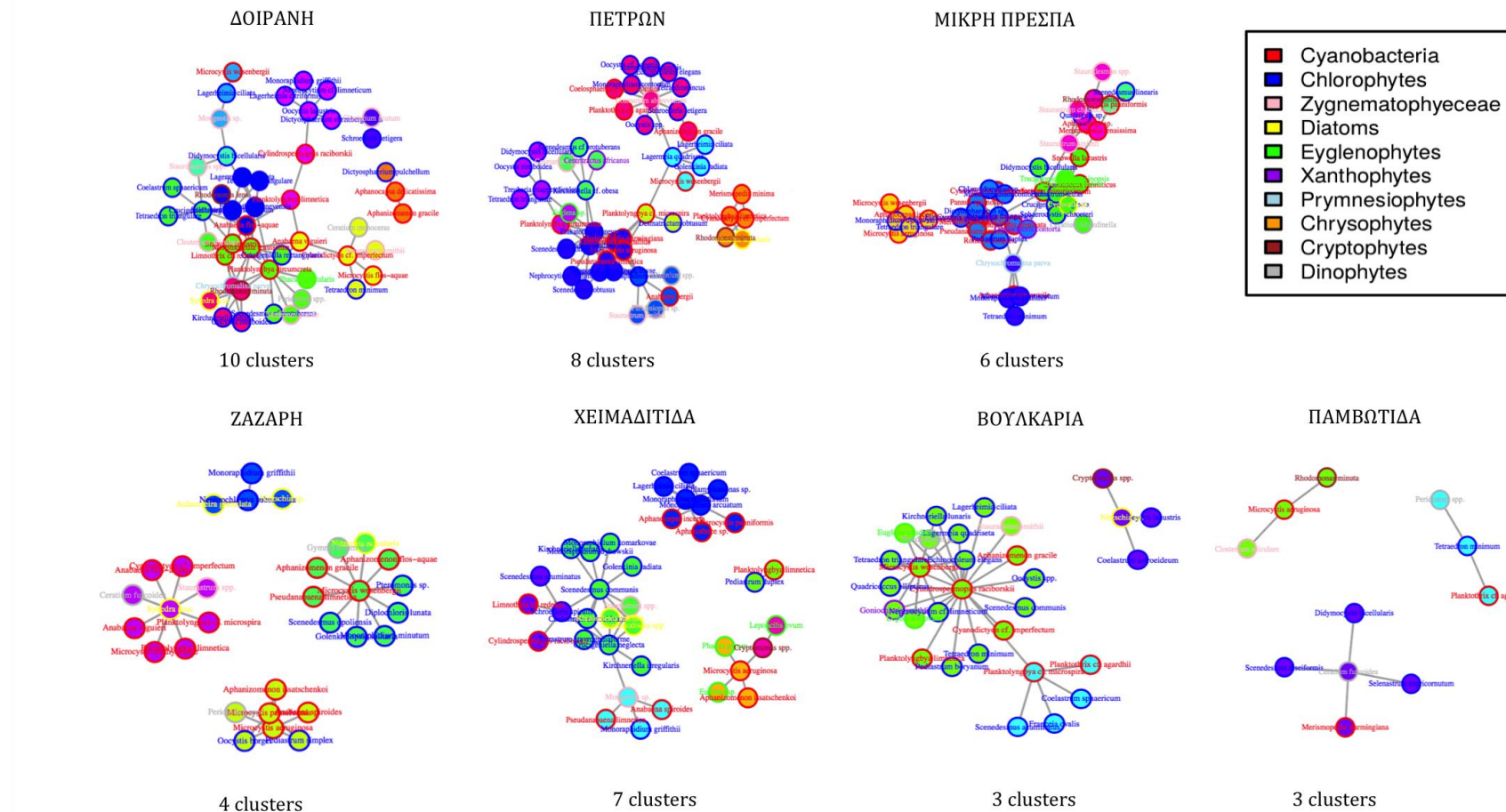
Ωστόσο, με βάση τη θέση των κυανοβακτηρίων στα διάφορα δίκτυα όπως φαίνονται στην Εικόνα 19, εκτός από την περίπτωση της Βουλγαριάς στις υπόλοιπες λίμνες τα κυανοβακτήρια δε φαίνεται να εντοπίζονται «κεντρικά» στα δίκτυα, δηλαδή να αποτελούν οργανισμούς influencers.



Εικόνα 19: Δίκτυα οργανισμών φυτοπλαγκτού στις υπό εξέταση λίμνες μετά την εφαρμογή της k-shell αποσύνθεσης

5.6 Κοινότητες δικτύου ανταγωνισμού

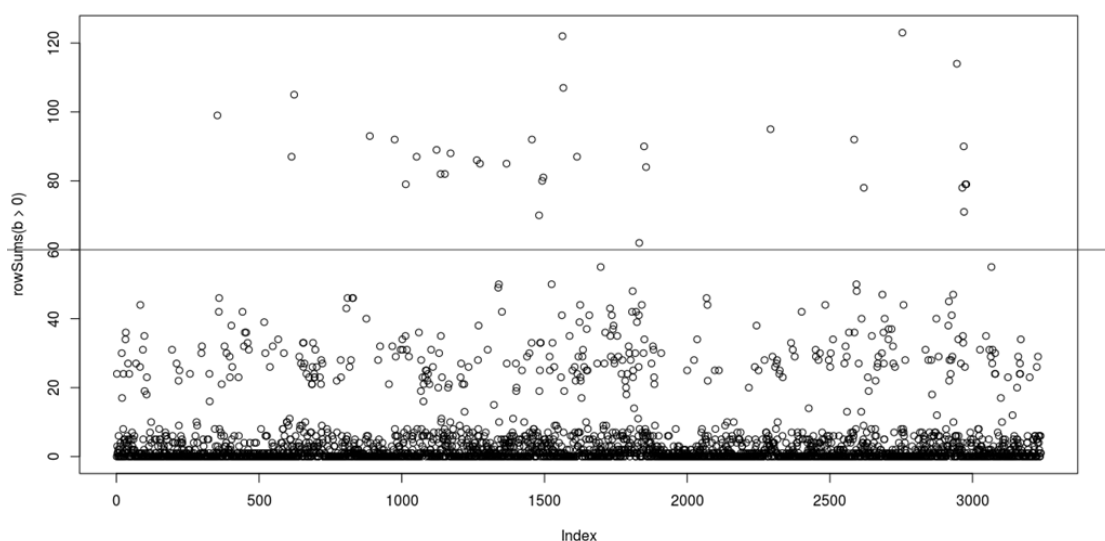
Η εύρεση κοινοτήτων στους γράφους είναι ένα από τα πιο θεμελιώδη προβλήματα στην εξόρυξη γράφων και εμφανίζεται σε διάφορους τομείς, μεταξύ των οποίων και ανάλυση βιοδικτύων (Xiujuan et al 2014, Jaya et al 2016). Κύριος στόχος είναι η διαίρεση του γράφου σε συνεκτικά μέλη με χαμηλή αλληλοεξάρτηση (λίγες συνδέσεις μεταξύ των ομάδων, πολλές εντός των συστοιχιών. Μεταξύ άλλων ο αλγόριθμος MCL (Van Dongen 2000) εμφανίζει μεγάλη υπεροχή σε βιολογικά δίκτυα (Brohee & Helden 2006, Vlasblom & Wodak 2009, Bin et al 2017) ενώ είναι δημοφιλής σε δίκτυα αλληλεπίδρασης πρωτεϊνών, καθώς ελαχιστοποιεί τον αριθμό των μεγάλων συστάδων ενώ καταφέρνει να το πραγματοποιεί χωρίς να αυξάνει τον αριθμό των εξαγόμενων ομάδων δεδομένου ότι όσο περισσότερες ομάδες τόσο λιγότερο χρήσιμες οι πληροφορίες που παρέχουν (Satuluri et al 2010). Καταφέραμε να ομαδοποιήσουμε κομμάτια του γραφήματος για να βγάλουμε περισσότερα συμπεράσματα ως προς τις πιο έντονες προτιμήσεις στις συνδέσεις των ειδών. Στις κοινότητες που δημιουργήθηκαν όπως φαίνεται τα κυανοβακτήρια (κόκκινο χρώμα) δείχνουν να έχουν την τάση να κατανέμονται ομοιόμορφα στις ομάδες κατάτμησης, σε πολλές από τις οποίες έχουν κεντρικό ρόλο (Εικ. 20). Η λίμνη με το μεγαλύτερο αριθμό κοινοτήτων ειδών (10) είναι η Δοιράνη ενώ με το μικρότερο αριθμό κοινοτήτων ειδών η Παμβώτιδα και η Βουλκαριά όπου και οι κοινότητες ορίζονται από τα υποδίκτυα του ίδιου του γράφου.



Εικόνα 20: Ομαδοποίηση με χρήση του αλγόριθμου MCL στα δίκτυα αρνητικών συσχετίσεων με τη μέθοδο MIC. Το κεντρικό χρώμα των κόμβων αναφέρεται στον διαχωρισμό των ομάδων, ενώ το χρώμα περιγράμματος και ονόματος κάθε κόμβου αναφέρεται στην ταξινομική ομάδα στην οποία ανήκει.

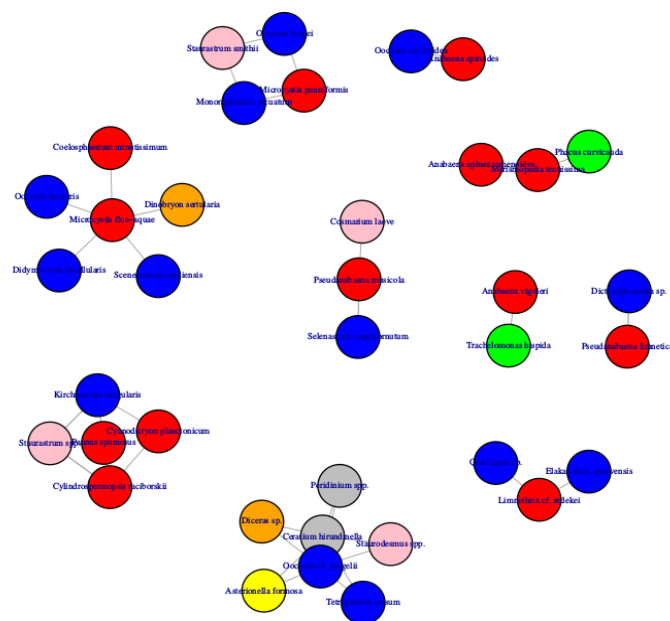
5.7 Δίκτυο ανταγωνιστιτικών ειδών σκακιάρας

Η σύνθεση των οργανισμών φυτοπλαγκτού αποτελείται απο όλα τα είδη που ανιχνεύθηκαν στις πέντε δειγματοληψίες της κάθε λίμνης. Τα δεδομένα των 184 ειδών και 7 λιμνών αποτέλεσαν την αρχική μας μήτρα για τη δημιουργία του μηδενικού μοντέλου ανταγωνισμού στο οποίο ανιχνεύονταν ο αμοιβαίος αποκλεισμός για κάθε ζευγάρι. Η τυχαιοποίηση του πίνακα με τον κανόνα που περιγράψαμε με 1000 βήματα αλλαγών δημιούργησε την μηδενική κατανομή για το κάθε ζευγάρι ως προς την συχνότητα εμφάνισης του μοτίβου αποκλεισμού. Η σχέση ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών ανιχνεύθηκε μέσω της μεγάλης συχνότητας μοτίβων αμοιβαίου αποκλεισμού μεταξύ των δύο ειδών στις 7 λίμνες που εφαρμόστηκε. Τα αποτελέσματα συγκρίθηκαν μέσω της μηδενικής κατανομής για την στατιστική τους σημαντικότητα. Επιλέχθηκαν τα στατιστικώς σημαντικά ζευγάρια με βαθμό $>95\%$, τα οποία θεωρήθηκε ότι ο ανταγωνισμός τους δεν ήταν τυχαίος, και συλλέχθηκαν σε ξεχωριστό πίνακα. Λόγω της ευαισθησίας στην διαφορετική κάθε φορά τυχαία κατανομή, παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές στα αποτελέσματα. Το πείραμα επαναλήφθηκε 200 φορές και συλλέχθηκαν τα ζευγάρια που εμφανίζουν υψηλή επαναληπτικότητα, τουλάχιστον 60 φορές απο τις 200 επαναλήψεις.



Εικόνα 21: Αριθμός επαναλήψεων εμφάνισης του κάθε στατιστικώς σημαντικού ζευγαριού ως προς το δείκτη Cscore στις 200 επαναλήψεις δημιουργίας μηδενικού μοντέλου κατανομής.

Τα ζευγάρια αυτά συλλέγχθηκαν και εμφανίστηκαν με μορφή δικτύου. Κάθε σύνδεση που απεικονίζεται στο δίκτυο (Εικ. 22), δείχνει ένα ζευγάρι με ισχυρή τάση αμοιβαίου αποκλεισμού. Το αποτέλεσμα της διαδικασίας μπορεί στην καλύτερη περίπτωση να παρέχει ενδείξεις για πιθανό ανταγωνισμό μεταξύ των ειδών.



ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΤΙΚΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ ΜΕ ΠΡΟΤΥΠΟ ΣΚΑΚΙΕΡΑΣ	
Anabaena aphanizomenoides	Merismopedia tenuissima
Coelosphaerium minutissimum	Microcystis flos-aquae
Cyanodictyon planctonicum	Cylindrospermopsis raciborskii
Cyanodictyon planctonicum	Kirchneriella irregularis
Cylindrospermopsis raciborskii	Staurastrum spp.
Cylindrospermopsis raciborskii	Pannus spumosus
Limnothrix cf. redekei	Elakatothrix genevensis
Limnothrix cf. redekei	Quadrifida sp.
Merismopedia tenuissima	Phacus curvicauda
Microcystis flos-aquae	Scenedesmus opoliensis
Microcystis flos-aquae	Dinobryon sertularia
Microcystis flos-aquae	Didymocystis bicellularis
Microcystis flos-aquae	Oocystis lacustris
Microcystis panniformis	Monoraphidium arcuatum
Microcystis panniformis	Oocystis borgei
Pannus spumosus	Kirchneriella irregularis
Pseudanabaena limnetica	Dictyosphaerium sp.
Pseudanabaena musicola	Selenastrum capricornutum
Pseudanabaena musicola	Cosmarium laeve
Anabaena viguieri	Trachelomonas hispida
Anabaena spiroides	Oocystis romboidea
Kirchneriella irregularis	Staurastrum spp.
Monoraphidium arcuatum	Staurastrum smithii
Oocystis borgei	Staurastrum smithii
Oocystis cf. naegeli	Tetraplekon torsum
Oocystis cf. naegeli	Staurodesmus spp.
Oocystis cf. naegeli	Asterionella formosa
Oocystis cf. naegeli	Diceras sp.
Oocystis cf. naegeli	Peridinium spp.
Tetraplekon torsum	Ceratium hirundinella
Staurodesmus spp.	Ceratium hirundinella
Asterionella formosa	Ceratium hirundinella
Diceras sp.	Ceratium hirundinella
Ceratium hirundinella	Peridinium spp.

Εικόνα 22: Δίκτυο ανταγωνιστικών οργανισμών με το προτυπο σκακιέρας και πίνακας συνδέσεων τους.

6. Συμπεράσματα

Στην παρούσα εργασία διερευνήθηκε η δομή του φυτοπλαγκτού και ειδικότερα οι σχέσεις και αλληλεπιδράσεις ανάμεσα στα είδη φυτοπλαγκτού σε 7 εύτροφες ρηχές ελληνικές λίμνες με τη χρήση δικτύων συσχετίσεων. Σύμφωνα με τους Lupatini et al. (2014), οι σχέσεις ανάμεσα στα είδη μιας βιοκοινότητας μπορεί να είναι πιο σημαντικές για τη λειτουργία της από την αφθονία των μεμονωμένων ειδών ή την ποικιλοτήτά τους.

- 1) Στις λίμνες που εξετάστηκαν η χρήση δικτύων οπτικοποίησε τα αποτελέσματα συνύπαρξης των ειδών και έδειξε πως επηρεάζονται μεταξύ τους αρνητικά ή θετικά. Οι θετικές συσχετίσεις/αλληλεπιδράσεις ανάμεσα στα είδη υποδεικνύουν ουσιαστικά την παρουσία συνέργειας ενώ οι αρνητικές συσχετίσεις, την παρουσία ανταγωνισμού ή θήρευσης ανάμεσα στους εμπλεκόμενους μικροοργανισμούς και αλληλλοπάθειας. Όλες αυτές οι αλληλεπιδράσεις σχετίζονται με διεργασίες που διέπουν τη λειτουργία του εκάστοτε λιμναίου συστήματος. Η κυριαρχία των κυανοβακτηρίων και χλωροφυκών στις αρνητικές σχέσεις είναι σε συμφωνία με τις ιδιότητες αυτών των μικροοργανισμών ως προς την αλληλλοπάθεια και φαίνεται επηρεάζουν την λειτουργία των λιμνών καθώς και κυανοβακτήρια και χλωροφύκη αποτελούν σε κάθε λίμνη > 50% των ειδών όλου του φυτοπλαγκτού.
- 2) Παρόλο που πρόκειται για ρηχές εύτροφες λίμνες, παρατηρήθηκαν διαφορές στη σύνθεση των μικροβιακών κοινοτήτων του φυτοπλαγκτού ανάμεσα στις λίμνες καθώς και στη συνύπαρξη/αλληλεπίδραση των ειδών, γεγονός που αναδεικνύει τη σημασία της επίδρασης και των περιβαλλοντικών παραγόντων.
- 3) Οι σχέσεις συνύπαρξης-αλληλεπίδρασης που προέκυψαν στα δίκτυα της παρούσας εργασίας και οι πιθανοί μηχανισμοί που τις διέπουν, θα πρέπει να διερευνηθούν περαιτέρω χρησιμοποιώντας α. μεγαλύτερες χρονοσειρές δεδομένων που να αφορούν σε μεγαλύτερο αριθμό οικοσυστημάτων και β. περιβαλλοντικούς παραγοντες της κάθε λίμνης.

7. Βιβλιογραφία

Albanese, Davide & Riccadonna, Samantha & Donati, Claudio & Franceschi, Pietro. (2018). A practical tool for Maximal Information Coefficient analysis. GigaScience. 7. 10.1093/gigascience/giy032.

Amin, Altaf & Nishikata, Kensaku & Koma, T. & Miyasato, T. & Shinbo, Y. & Arifuzzaman, M. & Wada, C. & Maeda, M. & Oshima, T. & Mori, H. & Kanaya, Shigehiko. (2003). Prediction of protein functions based on k-cores of protein-protein interaction networks and amino acid sequences. Genome Informatics. 14. 498-499.

Arhonditsis GB, Winder M, Brett MT, Schindler DE. Patterns and mechanisms of phytoplankton variability in Lake Washington (USA). Water Research. 38: 4013-27. PMID 15380991 DOI: 10.1016/j.watres.2004.06.030

Bader, Gary & Hogue, Christopher. (2003). An Automated Method for Finding Molecular Complexes in Large Protein Interaction Networks. BMC bioinformatics. 4. 2. 10.1186/1471-2105-4-2.

Barberán, A., Bates, S. T., Casamayor, E. O., and Fierer, N. (2012). Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities. ISME J. 6, 343–351. doi: 10.1038/ismej.2011.119

Bartram J, Chorus I (1999). Toxic Cyanobacteria in Water : A guide to their public health consequences monitoring and management, CRC Press

Borcard, Daniel & Gillet, François & Legendre, Pierre. (2011). Numerical Ecology With R. 10.1007/978-1-4419-7976-6.

Brohée, S., van Helden, J. (2006). Evaluation of clustering algorithms for protein-protein interaction networks. BMC Bioinformatics 7, 488 doi:10.1186/1471-2105-7-488

Chao, Anne & Chazdon, Robin & Colwell, Robert & Shen, Tsung-Jen. (2005). A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters*. 8. 148-159.

Clarke, K. & Chapman, M.G. & Somerfield, Paul & Needham, Hazel. (2006). Dispersion-based weighting of species counts in assemblage analyses. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER.* 320. 11-27. 10.3354/meps320011.

Cole, L.C. (1949) The measurement of interspecific association. *Ecology*, 30, 411–424.

Connor, E. F., Collins, M. D., & Simberloff, D. (2013). The checkered history of checkerboard distributions. *Ecology*, 94(11), 2403–2414. <https://doi.org/10.1890/12-1471.1>

Connor, Edward & Simberloff, Daniel. (1979). The Assembly of Species Communities: Chance or Competition?. *ECOLOGY*. 60. 1132-1140. 10.2307/1936961.

Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Dongen, Stijn. (2000). Graph Clustering by Flow Simulation. PhD thesis, Center for Math and Computer Science (CWI).

Eiler, A., Heinrich, F., and Bertilsson, S. (2012). Coherent dynamics and association networks among lake bacterioplankton taxa. *ISME J.* 6, 330–342.

Fayle, T. M., & Manica, A. (2010). Reducing over-reporting of deterministic co-occurrence patterns in biotic communities. *Ecological Modelling*, 221(19), 2237–2242. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.06.013>

Fayle, T. M., & Manica, A. (2011). Bias in null model analyses of species co-occurrence: A response to Gotelli and Ulrich (2011). *Ecological Modelling*, 222(7), 1340–1341. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.01.010>

Faust, K., Sathirapongsasuti, J. F., Izard, J., Segata, N., Gevers, D., Raes, J., et al. (2012). Microbial co-occurrence relationships in the human microbiome. *PLoS Comput. Biol.* 8

Forbes, S.A. (1907) On the local distribution of certain Illinois fishes: an essay in statistical ecology. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History*, 7, 273–303.

Gong Kai & Kang Li. (2018). A New K-Shell Decomposition Method for Identifying Influential Spreaders of Epidemics on Community Networks. *Journal of Systems Science and Information* (4). 6. 366-375. 10.21078/JSSI-2018-366-10.

Gotelli, N., Hart, E., & Ellison, A. (2015). Package 'EcoSimR' - Null Model Analysis for Ecological Data. *R Package*, 53. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16522>

Gotelli, Nicholas. (2000). Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology*. 81. 2606-2621. 10.2307/177478.

Gotelli, Nicholas. (2001). Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*. 10. 337 - 343. 10.1046/j.1466-822X.2001.00249.x.

Gotelli, Nicholas & Entsminger, Gary. (2001). Gotelli NJ, Entsminger GL.. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Oecologia* 129: 281-291. *Oecologia*. 129. 281-291. 10.1007/s004420100717.

Hunt DE and Ward CS (2015). A network-based approach to disturbance transmission through microbial interactions, *Front. Microbiol*, 6:1182, doi: 10.3389/fmicb.2015.01182

Kallio, Aleksi. (2016). Properties of Fixed-Fixed Models and Alternatives in Presence-Absence Data Analysis. *PLOS ONE*. 11. e0165456. 10.1371/journal.pone.0165456.

Katsiapi, Matina & Moustaka-Gouni, Maria & Sommer, Ulrich. (2016). Assessing ecological water quality of freshwaters: PhyCoI-a new phytoplankton community Index. *Ecological Informatics*. 31. 10.1016/j.ecoinf.2015.11.004.

Katsiapi, M., Moustaka-Gouni, M., Vardaka, E., & Kormas, K. A. (2013). Different phytoplankton descriptors show asynchronous changes in a shallow urban lake (L. Kastoria, Greece) after sewage diversion. *Fundamental and Applied Limnology*, 182(3), 219–230. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0362>

Katsiapi M, Mazaris A, Charalampous E, Moustaka-Gouni M (2012). Watershed land use types as drivers of freshwater phytoplankton structure, *Hydrobiologia*, 698:121–131 DOI 10.1007/s10750-012-1095-z

King, A. J., Farrer, E. C., Suding, K. N., and Schmidt, S. K. (2012). Co-occurrence patterns of plants and soil bacteria in the high-alpine subnival zone track environmental harshness. *Front. Microbiol.* 3:347.

Kittelmann, S., Seedorf, H., Walters, W. A., Clemente, J. C., Knight, R., Gordon, J. I., et al. (2013). Simultaneous amplicon sequencing to explore co- occurrence patterns of bacterial, archaeal and eukaryotic microorganisms in rumen microbial communities. *PLoS ONE* 8:e47879.

Lampert, W. & U. Sommer, 1997. Species richness and diversity. In: *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, New York. 270-271 pp.

Lehsten, Veiko & Harmand, Peter. (2006). Null models for species co-occurrence patterns: Assessing bias and minimum iteration number for the sequential swap. *Ecography*. 29. 786 - 792. 10.1111/j.0906-7590.2006.04626.x.

Lei, Xiujuan & Wu, Fang-Xiang & Tian, Jianfang & Zhao, Jie. (2014). ABC and IFC: modules detection method for PPI network. *BioMed research international*. 2014. 968173. 10.1155/2014/968173.

Leibold, M. A., and McPeck, M. A. (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87, 1399–1410.

Lima-Mendez, Gipsi & Faust, Karoline & Henry, Nicolas & Decelle, Johan & Colin, Sébastien & Carcillo, Fabrizio & Chaffron, Samuel & Ignacio Espinoza, J. Cesar & Roux, Simon & Vincent, Flora & Bittner, Lucie & Darzi, Youssef & Wang, Jun & Audic, Stephane & Berline, Leo & Bontempi, Gianluca & Cabello, Ana & Coppola, Laurent & Cornejo Castillo, Francisco Miguel & Iudicone, Daniele. (2015). Ocean plankton. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*. 348. 10.1126/science.1262073.

Lupatini M , Suleiman AKA , Jacques RJS , Antonioli ZI , de Siqueira Ferreira A , Kuramae EE and Roesch LFW (2014). Network topology reveals high connectance levels and few key microbial genera within soils. *Front. Environ. Sci.* 2:10. doi:10.3389/fenvs.2014.00010

Milici, Mathias & Deng, Zhi-Luo & Tomasch, Jürgen & Decelle, Johan & Wos-Oxley, Melissa & Wang, Hui & Jáuregui, Ruy & Plumeier, Iris & Giebel, Helge-Ansgar & Badewien, Thomas & Pieper, Dietmar & Simon, Meinhard & Wagner-Döbler, Irene. (2016). Co-occurrence Analysis of Microbial Taxa in the Atlantic Ocean Reveals High Connectivity in the Free-Living Bacterioplankton. *Frontiers in Microbiology*. 7. 10.3389/fmicb.2016.00649.

Moustaka-Gouni, Maria & Vardaka, Elisabeth (Savi) & Tryfon, Eleni. (2007). Phytoplankton species succession in a shallow Mediterranean lake (L. Kastoria, Greece): Steady-state dominance of *Limnithrix redekei*, *Microcystis aeruginosa* and *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Hydrobiologia*. 575. 129-140. 10.1007/s10750-006-0360-4.

Moustaka-Gouni, Maria & Michaloudi, Evangelia & Sommer, Ulrich. (2014). Modifying the PEG model for Mediterranean lakes – no biological winter and strong fish predation. *Freshwater biology*. 59. 10.1111/fwb.12335.

Moustaka-Gouni M, Kormas KA, Polykarpou P, Gkelis S, Bobori D & Vardaka E (2010) Polyphasic evaluation of *Aphanizomenon issatschenkoi* and *Raphidiopsis mediterranea* in a Mediterranean lake. *J. Plankton Res.* 32: 927-936

Muhl, Rika & Roelke, Daniel & Zohary, Tamar & Moustaka-Gouni, Maria & Bhattacharyya, Joydeb. (2018). Resisting annihilation: Relationships between functional trait dissimilarity, assemblage competitive power and allelopathy. *Ecology Letters*. 21. 1390-1400. 10.1111/ele.13109.

Padisak, Judit & Reynolds, Colin. (1998). Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*. 384. 41-53. 10.1023/A:1003255529403.

Prasad, S., Manasa, P., Buddhi, S., Singh, S. M., and Shivaji, S. (2011). Antagonistic interaction networks among bacteria from a cold soil environment. *FEMS Microbiol. Ecol.* 78, 376–385. doi: 10.1111/j.1574-6941.2011.01171.x

Reshef David & Reshef Yakir & Finucane, Hilary & Grossman, Sharon & McVean, Gilean & Turnbaugh, Peter & Lander, Eric & Mitzenmacher, Michael & Sabeti, Pardis. (2011). Detecting Novel Associations in Large Data Sets. *Science* (New York, N.Y.). 334. 1518-24. 10.1126/science.1205438.

Reshef, David & Reshef, Yakir & Mitzenmacher, Michael & Sabeti, Pardis. (2014). Cleaning up the record on the maximal information coefficient and equitability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 111. E3362-3. 10.1073/pnas.1408920111.

Reshef Yakir & Reshef David & Finucane, Hilary & Sabeti, Pardis & Mitzenmacher, Michael. (2015). Measuring dependence powerfully and equitably. 17.

Reshef, David & Reshef, Yakir & Mitzenmacher, Michael & Sabeti, Pardis. (2013). Equitability Analysis of the Maximal Information Coefficient, with Comparisons. arXiv. arXiv.

Reynolds, C. S., 1984 (a). The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.

Satuluri, Venu & Parthasarathy, Srinivasan & Ucar, Duygu. (2010). Markov Clustering of Protein Interaction Networks with Improved Balance and Scalability. Proceedings of the First ACM International Conference on Bioinformatics and Computational Biology 2010. 247-256. 10.1145/1854776.1854812.

Sfenthourakis, S., Tzanatos, E., & Giokas, S. (2006). Species co-occurrence: The case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. Global Ecology and Biogeography, 15(1), 39–49. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00192.x>

Sommer U. Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. Oecologia. 68: 503-506. PMID 28311703 DOI: 10.1007/BF00378762

Steele, J. A., Countway, P. D., Xia, L., Vigil, P. D., Beman, J. M., Kim, D. Y., et al. (2011). Marine bacterial, archaeal and protistan association networks reveal ecological linkages. ISME J. 5, 1414–1425. doi: 10.1038/ismej.2011.24

Stegen, J. C., Lin, X., Konopka, A. E., and Fredrickson, J. K. (2012). Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. ISME J. 6, 1653–1664. doi: 10.1038/ismej.2012.22

Stephen R. Proulx, Daniel E.L. Promislow and Patrick C. Phillips (2005). Network thinking in ecology and evolution. TRENDS in Ecology and Evolution, 20(6), 0169-5347. doi:10.1016/j.tree.2005.04.004

Stone, Lewi & Roberts, Alan. (1990). The Checkerboard Score and Species Distributions. Oecologia. 85. 74-79. 10.1007/BF00317345.

Thomas, Jaya & Seo, Dongmin & Sael, Lee. (2016). Review on Graph Clustering and Subgraph Similarity Based Analysis of Neurological Disorders. International Journal of Molecular Sciences. 17. 862. 10.3390/ijms17060862.

Tilman, D. (1982). Resource Competition and Community Structure. New Jersey, NJ: Princeton University Press.

Tryfon, E. & Moustaka-Gouni, Maria. (1997). Species Composition and Seasonal Cycles of Phytoplankton with Special Reference to the Nanoplankton of Lake Mikri Prespa. Hydrobiologia. 351. 61-75. 10.1023/A:1003056222222.

Vardaka E, Moustaka-Gouni M, Cook CM, Lanaras T (2005). Cyanobacterial blooms and water quality in Greek waterbodies . Journal of Applied Phycology, 17(5), 391-401.

Vlasblom, James & Wodak, Shoshana. (2009). Markov clustering versus affinity propagation for the partitioning of protein interaction graphs. BMC bioinformatics. 10. 99. 10.1186/1471-2105-10-99.

Willén E (2000) Phytoplankton in water quality assessment-An indicator concept. In Heinonen P, Ziglio G & Van der Beken A (Eds). Hydrological and limnological aspects of lake monitoring. John Wiley & Sons.

Williams R, Howe A and Kirsten S. Hofmockel (2014). Demonstrating microbial co-occurrence pattern analyses within and between ecosystems. Frontiers in Microbiology, Volume 5, Article 358, doi:10.3389/fmicb.2014.00358

Wuchty, Stefan & Almaas, Eivind. (2005). Peeling the yeast protein network. Proteomics. 5. 444-9. 10.1002/pmic.200400962.

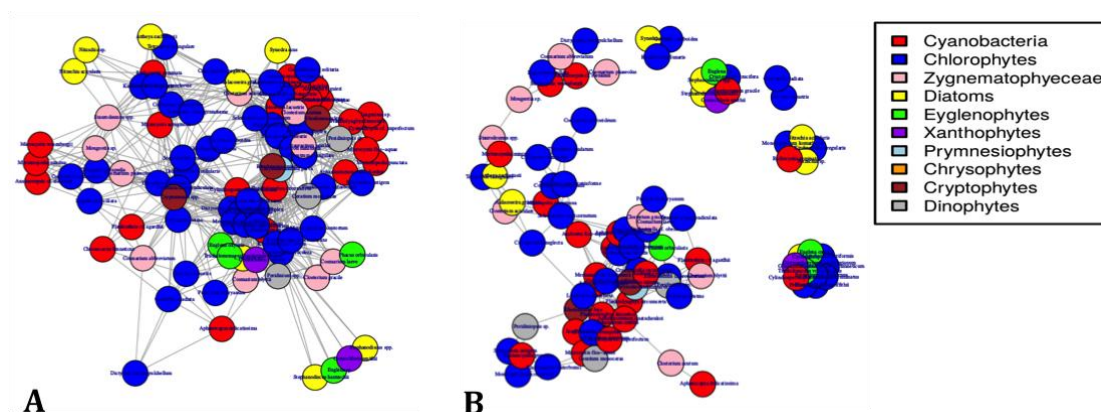


Xu, Bin & Wang, Yang & Wang, Zewei & Zhou, Jiaogen & Zhou, Shuigeng & Guan, Jihong. (2017). An effective approach to detecting both small and large complexes from protein-protein interaction networks. BMC Bioinformatics. 18. 10.1186/s12859-017-1820-8.

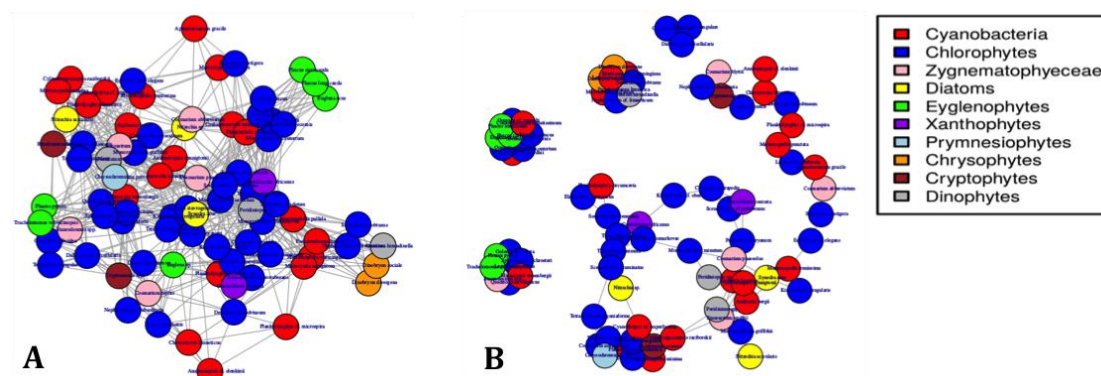
Παράρτημα

Πίνακας 14: Μέτρα κεντρικότητας δικτύων με τη μέθοδο MIC

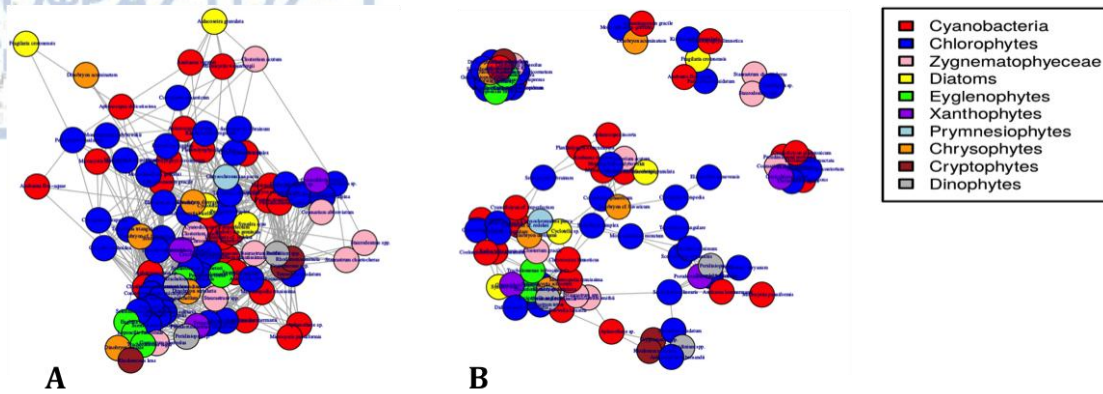
	Nodes	Edges	Cluster Coefficient	Diameter	Degree Centralization	Characteristic path length	Average number of neighbors	Density
Doirani	96	854	0.58	4	0.25	2.11	20.66	0.19
Petron	84	708	0.54	4	0.17	2.05	18.97	0.2
mPrespa	97	939	0.6	4	0.21	2.15	21.95	0.2
Zazari	54	335	0.63	4	0.17	2.06	13.66	0.23
Chimaditis	93	757	0.56	5	0.21	2.21	18.57	0.18
Voulkaria	61	386	0.7	4	0.18	2.33	13.76	0.21
Pamvotis	68	467	0.68	5	0.25	2.15	15.65	0.21



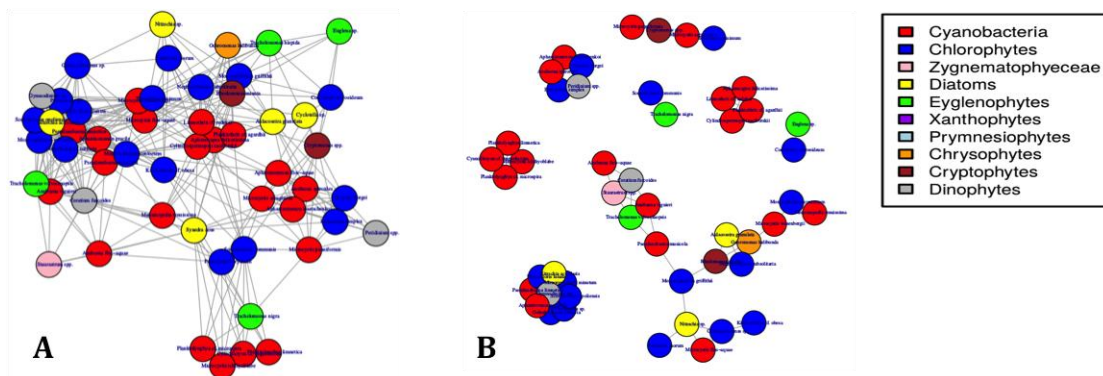
Εικόνα 23a: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Δοϊράνη με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



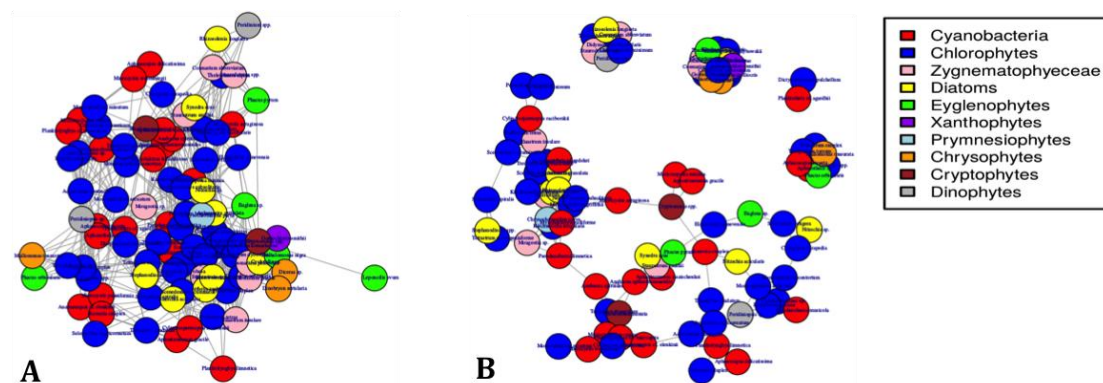
Εικόνα 23b: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Πετρών με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



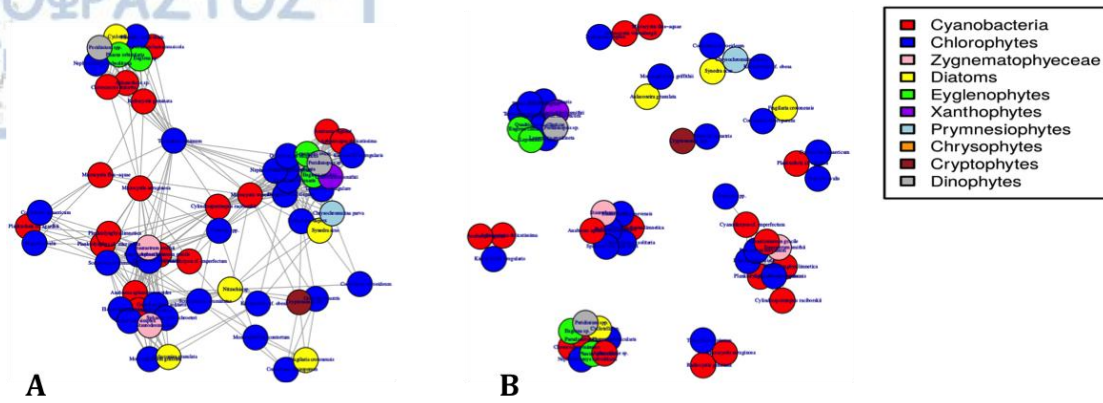
Εικόνα 23c: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Μικρή Πρέσπα με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



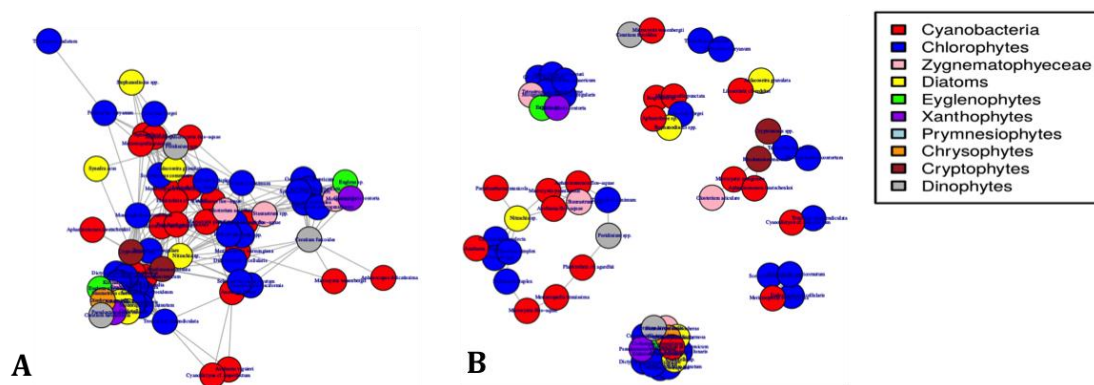
Εικόνα 23d: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Ζάζαρη με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



Εικόνα 23e: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Χειμαδίτιδα με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



Εικόνα 23f: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Βουλκαριά με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman



Εικόνα 23g: Δίκτυα ειδών φυτοπλαγκτού στη λίμνη Παμβώτιδα με Α. τη μέθοδο MIC Β. τη μέθοδο Spearman