

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Iva TALABER

**FOTOSINTETSKE ZNAČILNOSTI IN PRODUKTIVNOST FITOPLANKTONA V  
TRŽAŠKEM ZALIVU**

DOKTORSKA DISERTACIJA

**PHOTOSYNTHETIC PROPERTIES AND PRODUCTIVITY OF PHYTOPLANKTON  
IN THE GULF OF TRIESTE**

DOCTORAL DISSERTATION

Ljubljana, 2014

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu Senata Biotehniške fakultete in sklepa Senata Univerze v Ljubljani z dne 21. 9. 2011 je bilo potrjeno, da kandidatka Iva Talaber izpolnjuje pogoje za neposreden prehod na doktorski Univerzitetni podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti ter opravljanje doktorata znanosti s področja biologije. Doktorsko delo je bilo opravljeno na Morski biološki postaji Piran, ki je del Nacionalnega inštituta za biologijo. Delo je bilo financirano s strani Javne agencije za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije. Kandidatka je v času priprave doktorske disertacije prejela tudi štipendijo Javnega sklada Republike Slovenije za razvoj kadrov in štipendije, v okviru katerega je del raziskovalnega dela opravila v Španiji pod mentorstvom prof. dr. Marte Estrada. Za mentorico je bila imenovana doc. dr. Patricija Mozetič.

Komisija za oceno in zagovor doktorske disertacije:

Predsednica: prof. dr. Alenka GABERŠČIK

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, oddelek za biologijo

Članica: doc. dr. Patricija MOZETIČ

Nacionalni Inštitut za Biologijo, Morska Biološka Postaja

Članica: prof. dr. Ivona MARASOVIĆ

Institut za oceanografiju i ribarstvo, Split, Hrvaška

Datum zagovora: 1. 8. 2014

Podpisana izjavljam, da je disertacija rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Iva Talaber

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA (KDI)

ŠD	Dd
DK	UDK 582.261/.279:502(043.3)=163.6
KG	fitoplankton/fotosintetski parametri/primarna produkcija/obalno morje
AV	TALABER, Iva, univ. dipl. biologinja
SA	MOZETIČ, Patricija (mentorica)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti s področja biologije
LI	2014
IN	FOTOSINTETSKE ZNAČILNOSTI IN PRODUKTIVNOST FITOPLANKTONA V TRŽAŠKEM ZALIVU
TD	Doktorska disertacija
OP	XI, 105 str., 9 pregl., 23 sl., 162 vir.
IJ	sl
JI	sl/en

AI V letih 2009–2011 smo na vzorčevalni postaji Tržaškega zaliva (globina 21 m) preučevali vpliv okoljskih dejavnikov v povezavi z variabilnostjo fitoplanktonske združbe na fotosintetske značilnosti ( $P$ - $E$  parametri:  $P_{\max}^B$ ,  $\alpha^B$ ,  $E_k$ ) in primarno produkcijo (PP) fitoplanktona. Naš namen je bil določiti glavne vire variabilnosti  $P$ - $E$  parametrov ter njihovo uporabnost v produkcijskih modelih, katerih rezultate smo primerjali z *in situ* meritvami PP. Stabilnost vodnega stolpca je pomembno vplivala na vertikalne razlike v  $P$ - $E$  parametrih. Samo pri zelo šibki gostotnih gradientih ( $< 0,005 \text{ kg m}^{-4}$ ) je bil fiziološki odziv fitoplanktona vzdolž vodnega stolpca enoten. Rezultati kažejo, da je fotosinteza v vodnem stolpcu, razen znotraj prve optične globine, svetlobno omejena. Na površini razslojenega vodnega stolpca poleti lahko previsoke jakosti svetlobe privedejo do fotoinhibitornih učinkov ter do nefotokemičnega odvajanja energije, ki zmanjšajo tako  $P_{\max}^B$  kot  $\alpha^B$ . Medletne razlike v oceni PP (2010:  $87,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$  in 2011:  $60,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ ) so bile posledica razlik v koncentraciji nitrata in fosfata, ki sta bila poleg svetlobe prepoznana kot limitirajoča dejavnika PP. Veliko nižji poznopomladanski rečni pretoki v letu 2011 v primerjavi z 2010 so botrovali daljši in močnejši poletni nitratni limitativnosti, kar se je odrazilo v mnogo manjši PP poleti 2011 kot v prejšnjem letu. Model primarne produkcije, ki je slonel na  $P$ - $E$  parametrih in upošteval njihovo vertikalno ter variabilnost znotraj dneva, je razložil 80% variabilnosti primarne produkcije in se tako izkazal za dobrega kazalca PP v Tržaškem zalivu.

## KEY WORD DOCUMENTATION (KWD)

DN Dd

DC UDK 582.261/.279:502(043.3)=163.6

CX phytoplankton/photosynthetic parameters/primary production/coastal sea

AU TALABER, Iva

AA MOZETIČ, Patricija (supervisor)

PP SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111

PB University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Postgraduate Study of Biological and Biotechnical Sciences, Field: Biology

PY 2014

TI PHOTOSYNTHETIC PROPERTIES AND PRODUCTIVITY OF PHYTOPLANKTON IN THE GULF OF TRIESTE

DT Doctoral Dissertation

NO XI, 105 p., 9 tab., 23 fig., 162 ref.

LA sl

AL sl/en

**AB** The seasonal dynamic of phytoplankton in the Gulf of Trieste is heavily influenced by local hydrographic and meteorological characteristics, which is reflected in a large annual variability. Environmental control on the phytoplankton community, its photosynthetic ( $P-E$ ) parameters ( $P_{\max}^B$ ,  $\alpha^B$ ,  $E_k$ ) and primary production (PP) was studied at sampling station 00BF (depth 21 m) from 2009–2011 in order to identify the main sources of variability in  $P-E$  parameters, and to assess their applicability in primary production models. We carried out  $P-E$  experiments, *in situ* PP measurements and measured a range of physical, chemical and biological parameters biweekly. Stability of the water column had a significant impact on vertical variability of the  $P-E$  parameters. A uniform physiological response of phytoplankton along the water column was only found with very low density gradients ( $< 0.005 \text{ kg m}^{-4}$ ). Except within the first optical depth, the results indicate light limitation of photosynthesis. In the surface of the stratified water column during summer high light intensity can lead to photoinhibitory effects and non-photochemical quenching of energy that reduce both the  $P_{\max}^B$  and  $\alpha^B$ . Inter annual differences in PP (2010:  $87.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$  2011:  $60.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ ) were due to differences in nitrate and phosphate concentrations, both nutrients being limiting factors of PP, along with light intensity. The lower river flow regime in late spring 2011 compared to 2010 resulted in a longer and a more severe nitrate limitation during summer, and consequently much lower PP in 2011 than in the previous year. The primary production model, which took into account the vertical and diurnal variability of  $P-E$  parameters, explained 80 % of the variability in PP. Thus, we conclude that  $P-E$  parameters can be used to estimate primary production in the Gulf of Trieste.

## KAZALO VSEBINE

<b>KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA (KDI)</b> .....	<b>III</b>
<b>KEY WORD DOCUMENTATION (KDW)</b> .....	<b>IVIII</b>
<b>KAZALO VSEBINE</b> .....	<b>VIII</b>
<b>KAZALO SLIK</b> .....	<b>VIII</b>
<b>KAZALO PREGLEDNIC</b> .....	<b>X</b>
<b>1 UVOD IN OPREDELITEV PROBLEMA</b> .....	<b>1</b>
1.1 FITOPLANKTON – NEVIDNI A KLJUČNI SVETOVNI PRIMARNI PRODUCENTI.....	1
1.2 FOTOSINTETSKI PARAMETRI .....	1
1.3 PRODUKTIVNOST TRŽAŠKEGA ZALIVA.....	3
1.4 CILJI IN RAZISKOVALNE HIPOTEZE.....	5
<b>2 PREGLED OBJAV</b> .....	<b>7</b>
2.1 FOTOSINTEZA IN PRIMARNA PRODUKCIJA.....	7
2.2 LIMITIRAJOČI DEJAVNIKI FOTOSINTEZE V MORJU.....	8
2.3 FOTOSINTETSKI PARAMETRI V NARAVI.....	11
<b>2.4 OCENJEVANJE PRIMARNE PRODUKCIJE</b> .....	<b>14</b>
2.5 DOSEDANJE RAZISKAVE PRIMARNE PRODUKCIJE V JADRANSKEM MORJU.....	16
<b>3 METODE RAZISKOVANJA</b> .....	<b>18</b>
3.1 VZORČENJE .....	18
3.2 ANALIZE.....	20
<b>3.2.1 Svetlobni parametri</b> .....	<b>20</b>
<b>3.2.2 Stabilnost vodnega stolpca</b> .....	<b>22</b>
<b>3.2.3 Hranilne snovi</b> .....	<b>22</b>
<b>3.2.4 Biomasa, abundanca in taksonomska sestava fitoplanktona</b> .....	<b>23</b>
<b>3.2.5 P-E eksperiment</b> .....	<b>24</b>

<b>3.2.6 <i>In situ</i> primarna produkcija .....</b>	<b>26</b>
<b>3.2.7 Analiza relativne limitacije .....</b>	<b>28</b>
<b>3.2.8 Modeliranje primarne produkcije .....</b>	<b>29</b>
<b>3.2.9 Statistične analize .....</b>	<b>31</b>
<b>4 REZULTATI.....</b>	<b>32</b>
<b>4.1 METEOROLOŠKE IN HIDROGRAFSKE ZNAČILNOSTI OBMOČJA .....</b>	<b>32</b>
<b>4.2 FIZIKALNO-KEMIČNE LASTNOSTI MORSKE VODE.....</b>	<b>34</b>
<b>4.2.1 Temperatura, slanost in stabilnost vodnega stolpca .....</b>	<b>34</b>
<b>4.2.2 Svetlobne razmere .....</b>	<b>36</b>
<b>4.2.3 Dinamika hranilnih snovi .....</b>	<b>38</b>
<b>4.3 FOTOSINTETSKI (<i>P-E</i>) PARAMETRI FITOPLANKTONA .....</b>	<b>40</b>
<b>4.3.1 Značilnosti fitoplanktonske združbe v času <i>P-E</i> eksperimentov .....</b>	<b>40</b>
<b>4.3.2 Rezultati <i>P-E</i> eksperimentov: velikostni razpon fotosintetskih parametrov .....</b>	<b>44</b>
<b>4.3.3 Variabilnost <i>P-E</i> parametrov .....</b>	<b>46</b>
<b>4.4 PRIMARNA PRODUKCIJA .....</b>	<b>50</b>
<b>4.4.1 Značilnosti fitoplanktonske združbe v času meritev primarne produkcije.....</b>	<b>50</b>
<b>4.4.2 Ocena produktivnosti fitoplanktona na različnih časovnih skalah .....</b>	<b>53</b>
<b>4.4.3 Okoljski dejavniki variabilnosti PP .....</b>	<b>55</b>
<b>4.4.4 Analiza relativne limitacije .....</b>	<b>59</b>
<b>4.4.5 Letna ocena primarne produkcije .....</b>	<b>61</b>
<b>4.5 MODELIRANJE PRIMARNE PRODUKCIJE .....</b>	<b>62</b>
<b>5 RAZPRAVA IN SKLEPI.....</b>	<b>66</b>
<b>5.1 VARIABILNOST IN OBSEG FOTOSINTETSKIH PARAMETROV .....</b>	<b>66</b>
<b>5.1.1 Vertikalna variabilnost .....</b>	<b>67</b>
<b>5.1.2 Vpliv okoljskih dejavnikov .....</b>	<b>69</b>
<b>5.2. VARIABILNOST IN LIMITATIVNOST PRIMARNE PRODUKCIJE .....</b>	<b>73</b>

<b>5.2.1 Sezonska variabilnost in omejujoči dejavniki primarne produkcije.....</b>	<b>73</b>
<b>5.2.2 Medletna variabilnost primarne produkcije.....</b>	<b>77</b>
<b>5.2.3 Fotoinhibitorni učinki previsokih svetlobnih jakosti .....</b>	<b>79</b>
5.3 PRODUKTIVNOST TRŽAŠKEGA ZALIVA: ČASOVNI IN PROSTORSKI VIDIK .....	80
5.4 USPEŠNOST PRODUKCIJSKIH MODELOV ZA TRŽAŠKI ZALIV .....	84
<b>5.4.1 Regresijski model Platt .....</b>	<b>84</b>
<b>5.4.2 Enostaven mehanicistični model svetlobno omejene primarne produkcije.....</b>	<b>86</b>
5.5 SKLEPI.....	87
<b>6 POVZETEK.....</b>	<b>89</b>
6.1 POVZETEK .....	89
6.2 SUMMARY .....	92
<b>7 VIRI .....</b>	<b>95</b>

## **ZAHVALA**

## KAZALO SLIK

Sl. 1: <i>P-E</i> krivulja, ki opisuje odnos med jakostjo svetlobe ( <i>E</i> ) in stopnjo fotosinteze ( <i>P</i> ).....	2
Sl. 2: Sverdrupov koncept kritične globine .....	10
Sl. 3: Lega vzorčevalne postaje 00BF v Tržaškem zalivu.....	19
Sl. 4: Regresija med vrednostmi koeficienta atenuacije ( <i>K<sub>d</sub></i> ) in globino secchi plošče ( <i>SD</i> ).....	21
Sl. 5: Eksperiment <i>P-E</i> :	
a) eksperimentalne posodice z različno prepustnimi stenami za svetlobo,	
b) vrtljivo kolo z 12 eksperimentalnimi posodicami,	
c) ICES svetlobni inkubator med eksperimentom v temni sobi .....	24
Sl. 6: Meteorološki in hidrografski podatki v obdobju 2009–2011:	
a) mesečna kumulativna količina padavin na meteorološki postaji Letališče Portorož,	
b) povprečni mesečni pretoki reke Soče in	
c) povprečni mesečni pretoki reke Dragonje .....	33
Sl. 7: Dinamika fizikalno-kemičnih parametrov vodnega stolpca v obdobju 2009–2011:	
a) temperatura	
b) slanost	
c) razlika v gostoti $\Delta\sigma_T$ .....	35
Sl. 8: Jakost svetlobe:	
a) povprečne mesečne vrednosti vpadne svetlobe ( <i>E<sub>0</sub></i> ) na meteorološki postaji Letališče Portorož v obdobju 2009–2011,	
b) profil <i>E<sub>Z</sub></i> vzdolž vodnega stolpca v času vzorčenja.....	36
Sl. 9: Vrednosti koeficienta pojemanja svetlobe ( <i>K<sub>d</sub></i> ) v obdobju 2009–2011. ....	37
Sl. 10: Koncentracije hranilnih snovi v morju v letih 2009–2011:	
a) nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ),	
b) fosfat ( $\text{PO}_4^{3-}$ )	
c) silikat ( $\text{SiO}_4^{4-}$ ).....	39
Sl. 11: Koncentracija Chl <i>a</i> na dveh globinah v času izvajanja <i>P-E</i> eksperimentov.....	40
Sl. 12: Abundanca glavnih skupin fitoplanktona na dveh globinah vodnega stolpa v času izvajanja <i>P-E</i> eksperimentov.....	41



Sl. 13: RDA analiza korelacije fitoplanktonske združbe in okoljskih parametrov v površinskem sloju.....	43
Sl. 14: <i>P-E</i> krivulje, značilne za različna obdobja stabilnosti vodnega stolpca. ....	46
Sl. 15: Razmerje med $E_z / E_k$ in optično globino ( $\zeta$ ). ....	49
Sl. 16: Koncentracija klorofila <i>a</i> vzdolž vodnega stolpca v letih 2010–2011.....	50
Sl. 17: Abundanca posameznih skupin fitoplanktona v površinskem sloju v letih 2010–2011. ....	51
Sl. 18: Urne vrednosti produktivnosti ( $P_z$ ) vzdolž vodnega stolpca v obdobju 2010–2011.....	53
Sl. 19: Dnevna integrirana primarna produkcija (INT PP), kumulativno dnevno sončno obsevanje ( $E_{0(24h)}$ ) in integrirane vrednosti klorofila <i>a</i> (INT Chl <i>a</i> ) v obdobju 2010–2011.....	54
Sl. 20: Limitirajoči dejavniki klorofilne biomase in primarne produkcije: a) relativni pomen omejevanja s svetlobo in fosfatom b) relativni pomen omejevanja s svetlobo in nitratom c) koncentracija Chl <i>a</i> ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) d) $P_z$ ( $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ).....	60
Sl. 21: Primerjava med <i>in situ</i> meritvami in rezultati modela 'Platt': a) prikaz izmerjenih in modeliranih vrednost za posamezna vzorčenja, b) regresija med <i>in situ</i> meritvami in modelom.....	62
Sl. 22: a) Primerjava modelov 'Platt', 'lin-inter' ter '1 set', b) linearna regresija med <i>in situ</i> in modeliranimi vrednostmi.....	63
Sl. 23. a) Primerjava modelov 'Platt 2PE', 'lin-inter 2PE' ter '1 set 2PE', b) linearna regresija med <i>in situ</i> in modeliranimi vrednostmi.....	64

## KAZALO PREGLEDNIC

Pregl. 1: Vzorčevalna shema .....	18
Pregl. 2: Rezultati <i>P-E</i> eksperimentov, pripadajoče optične lastnosti vodnega stolpca v času vzorčenja in gostotni gradient ( <i>c</i> ). .....	45
Pregl. 3: Razpon (min–max), srednja vrednost ( $\bar{x}$ ) ter koeficient variacije (CV, %) <i>P-E</i> parametrov in koncentracij Chl <i>a</i> za podatke, razdeljene v tri skupine: PS, RS – površina, RS – 15 m .....	47
Pregl. 4: Pearsonov korelacijski koeficient med <i>P-E</i> parametri in izbranimi fizikalnimi dejavniki .....	48
Pregl. 5: Pearsonov korelacijski koeficient ( <i>r</i> ) za korelacije med INT PP in okoljskimi spremenljivkami v letu 2010. ....	56
Pregl. 6: Pearsonov korelacijski koeficient ( <i>r</i> ) za korelacije med INT PP, INT Chl <i>a</i> ter okoljskimi spremenljivkami v letu 2011. ....	56
Pregl. 7: Pearsonov korelacijski koeficient ( <i>r</i> ) za korelacije med $P_z$ in okoljskimi spremenljivkami (slanost, hranilne snovi) ter Chl <i>a</i> , v površinskem sloju v letu 2010. ....	57
Pregl. 8: Pearsonov korelacijski koeficient ( <i>r</i> ) za korelacije med $P_z$ in okoljskimi spremenljivkami (slanost, hranilne snovi) ter Chl <i>a</i> , v površinskem sloju v letu 2011. ....	57
Pregl. 9: Primerjava ocen primarne produkcije za Tržaški zaliv.....	82

## OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

$P_{\max}^B$	Svetlobno nasičena stopnja fotosinteze (fotosintetska kapaciteta)
$\alpha^B$	Svetlobno omejena stopnja fotosinteze (fotosintetska učinkovitost)
$E_k$	Indeks svetlobnega zasičenja
$E_Z$	Jakost svetlobe v PAR spektru na vzorčevalni globini
$E_0$	Jakost svetlobe v PAR spektru na površini (vpadna svetloba)
$E_{0(24h)}$	Povprečna jakost svetlobe v PAR spektru na površini v 24 urah
$E_{0'}$	Jakost svetlobe v PAR spektru tik pod površino
$E_{UML}$	Povprečna jakost svetlobe v PAR spektru v zgornjem premešanem sloju
$K_d$	Koeficient pojemanja svetlobe
$\zeta$	Optična globina
$Z_{EU}$	Globina evfotske cone
$Z_{UML}$	Globina zgornjega premešanega sloja
Chl <i>a</i>	Klorofil <i>a</i>
<i>c</i>	Gostotni gradient
$P_Z$	Urna vrednost primarne produkcije na globini <i>z</i>
INT PP	Dnevna integrirana primarna produkcija

## 1 UVOD IN OPREDELITEV PROBLEMA

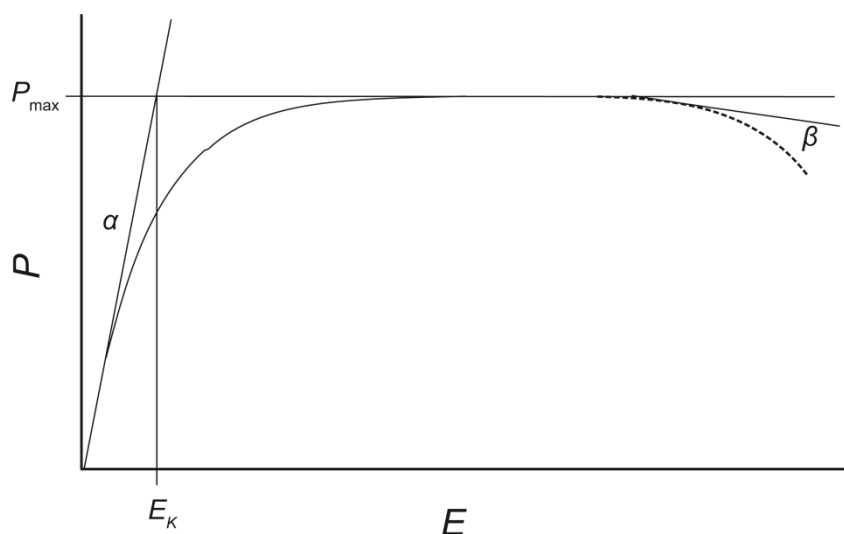
### 1.1 FITOPLANKTON – NEVIDNI A KLJUČNI SVETOVNI PRIMARNI PRODUCENTI

Primarna produkcija fitoplanktona je osnova pelagičnih prehranjevalnih verig v morju. Čeprav fitoplankton predstavlja le 0,2 % vse svetovne rastlinske biomase, prispeva pelagična primarna produkcija h globalni produkciji približno polovico (Field *in sod.*, 1998; Falkowski *in sod.*, 2003). Tako velika produktivnost fitoplanktona je posledica hitre pretvorbe njegove biomase in velikega deleža fotosintetsko aktivnega tkiva v primerjavi s kopenskimi primarnimi producenti. Ocenjevanje primarne produkcije (PP v nadaljevanju) fitoplanktona je osnova za ovrednotenje prenosa energije med trofičnimi nivoji v morju in vpliva bioloških procesov na kroženje ogljika in drugih elementov med atmosfero, kopnim in oceanom. V kontekstu klimatskih sprememb je primarna produkcija fitoplanktona, kot osrednji mehanizem biološke črpalke, ključnega pomena, saj predstavlja dolgoročen ponor atmosferskega ogljikovega dioksida v oceanu (Geider *in sod.*, 2001).

### 1.2 FOTOSINTETSKI PARAMETRI

Glavni izziv pri ocenjevanju primarne produkcije je iz meritev klorofilne biomase, ki jo podajamo v enotah mase, izpeljati stopnjo vezave ogljika, ki jo podajamo v enotah mase na časovno enoto. Za to potrebujemo informacijo o tem, koliko ogljika je določena količina klorofila *a* sposobna vezati v določenem času. To nam omogočajo t.i. fotosintetski (*P-E*) parametri, ki matematično opišejo odnos med fotosintezo in svetlobo v času. *P-E* parametre za fitoplankton izpeljujemo iz *P-E* krivulje, ki jo dobimo, če vzorec fitoplanktona izpostavimo svetlobnemu gradientu in izmerimo, koliko ogljika privzame fitoplankton pri določeni svetlobni jakosti v določenem času.

Tipično *P-E* krivuljo (sl. 1) lahko razdelimo na dva dela. Prvi del je linearen; tu fotosinteza narašča z naraščajočo intenziteto svetlobe vse dokler je svetloba omejujoča. Naklon krivulje je parameter  $\alpha$ , ki predstavlja maksimalno stopnjo svetlobno limitirane fotosinteze oziroma fotosintetsko učinkovitost. Z naraščanjem svetlobe pride do zasičenosti fotosintetskega aparata in krivulja doseže plato. Ta del krivulje predstavlja maksimalno stopnjo svetlobno zasičene fotosinteze oziroma fotosintetsko kapaciteto,  $P_{\max}$ .



Slika 1:  $P$ - $E$  krivulja, ki opisuje odnos med jakostjo svetlobe ( $E$ ) in stopnjo fotosinteze ( $P$ )

Figure 1: Typical  $P$ - $E$  curve, describing the relationship between light ( $E$ ) and the rate of photosynthesis ( $P$ )

Pomemben fotosintetski parameter je tudi  $E_k$ , ki predstavlja indeks svetlobnega zasičenja, in je enak  $P_{\max}/\alpha$ . V določenih primerih lahko pri zelo visoki jakosti svetlobe stopnja fotosinteze začne upadati zaradi fotoinhibicije. Fotoinhibicijo opisuje naklon padajočega dela krivulje,  $\beta$ . Za primerljivost fitoplanktonskih vzorcev je koristno parametre normalizirati na količino fitoplanktonske biomase ( $P_{\max}^B$ ,  $\alpha^B$  in  $\beta^B$ ).

$P$ - $E$  parametri so, poleg informacije o fiziologiji fitoplanktona, pomembni tudi z vidika ocenjevanja primarne produkcije. Njihova uporabnost je še toliko večja, če želimo oceniti PP na velikih prostorskih in časovnih skalah. Informacija, ki jo dobimo z neposrednim merjenjem primarne produkcije v določenem vzorcu vode, je sicer neprecenljiva za razumevanje razmer v danem času in prostoru, vendar pa te informacije ne moremo interpolirati v poljubni čas in prostor. Za napovedovanje oziroma modeliranje globalne PP potrebujemo matematično zvezo med stopnjo produkcije in njenimi limitirajočimi dejavniki, med katerimi sta najpomembnejša količina svetlobe in koncentracija klorofila  $a$  (Platt in Sathyendranath, 1988). Ker  $P$ - $E$  parametri vsebujejo informacijo o tem, koliko je določena količina biomase pri določeni jakosti svetlobe fotosintetsko aktivna, najenostavnejši modeli PP vsebujejo zgolj  $P$ - $E$  parametre, podatke o vpadni svetlobi,

koeficientu svetlobnega pojetja in koncentraciji klorofila *a*. Bolj kompleksni modeli pa upoštevajo še druge okoljske vplive na variabilnost *P-E* parametrov, zlasti temperaturo (Behrenfeld in Falkowski, 1997) in hranila (Behrenfeld *in sod.*, 2002).

### 1.3 PRODUKTIVNOST TRŽAŠKEGA ZALIVA

Tržaški zaliv je plitvo obalno območje z največjo globino 25 m na skrajnem SV delu Jadranskega morja. Na oceanografske značilnosti Tržaškega zaliva močno vplivajo izmenjava vodnih mas z ostalim delom severnega Jadrana in spremenljivi meteorološki pogoji, ki se med drugim odražajo tudi v količini in spremenljivosti sladkovodnih pritokov (Cantoni *in sod.*, 2003). Za spomladansko–poletno obdobje je značilen razslojen vodni stolp, ki se oblikuje kot posledica povečanih sladkovodnih pritokov, zlasti največjega pritoka – reke Soče, in atmosferskega segrevanja površinske plasti morja. Pozimi je vodni stolp premešan (Malačič, 1991; Malačič in Petelin, 2006). V zimskem času je prevladujoč V-SV veter ali burja, ki je najbolj učinkovit za vertikalno mešanje vodnega stolpca (Solidoro *in sod.*, 2009). Neredko se zgodi, da močni sunki burje (nad  $30 \text{ m s}^{-1}$ ) vplivajo na stabilnost vodnega stolpca tudi v toplejših obdobjih, ko lahko delno ali popolnoma porušijo sezonsko razslojenost (Malačič in Petelin, 2006). Te fizikalne lastnosti se v povezavi z alohtonimi vnosi nutrientov (Cozzi *in sod.*, 2012) odražajo v veliki sezonski in med letni variabilnosti fitoplanktonske združbe in primarne produkcije (Fonda Umani *in sod.*, 1992; Malej *in sod.*, 1995). Čeprav se sezonska dinamika v grobem sklada z bimodalno razporeditvijo avtotrofne biomase, značilno za zmerne geografske širine, so odmiki od te dinamike v Tržaškem zalivu pogosti. Ni namreč vedno opaziti značilnega in ponovljivega vzorca v abundanci in biomasi fitoplanktona (Mozetič *in sod.*, 1998), saj sta obe močno odvisni od vodnega režima reke Soče, ki je med leti lahko precej drugačen. Tudi vnosi manjših sladkovodnih pritokov hudourniške narave ali izjemni dogodki (npr. poletne nevihte) lahko prehodno vplivajo na porast avtotrofne biomase na površini (Malej *in sod.*, 1997).

Večja povprečna koncentracija hranil v severnem v primerjavi z ostalim delom oblikuje v Jadranskem morju trofični gradient v smeri S-J (Gilmartin in Revelante, 1983). Sama plitvost, majhna prostornina in veliko rečnih pritokov narekujejo razmeroma visoko

trofičnost Tržaškega zaliva v primerjavi s srednjim in južnim Jadranom (Malone *in sod.*, 1999). V zgodovini trofičnih raziskav v Jadranskem morju je veljalo, da je severni Jadran, vključno s Tržaškim zalivom visoko produktivno obalno območje (Smodlaka, 1986; Harding Jr. *in sod.*, 1999). V zadnjem času pa raziskave kažejo na nižanje trofičnega stanja v severnem Jadranu in na premik v združbi fitoplanktona k manjšim celicam (Mozetič *in sod.*, 2010; Mozetič *in sod.*, 2012). V obdobjih nizke primarne produkcije naj bi trofični sistem Tržaškega lahko celo prešel iz neto avtotrofnega v neto heterotrofni (Fonda Umani *in sod.*, 2007).

#### 1.4 CILJI IN RAZISKOVALNE HIPOTEZE

Zaradi popolnega pomanjkanja informacij o fizioloških lastnostih fitoplanktona Tržaškega zaliva, je bil eden od ciljev doktorske naloge opredeliti fotosintetske značilnosti fitoplanktona v Tržaškem zalivu in njihovo variabilnost. Drugi cilj je bil preveriti možnosti uporabe fotosintetskih parametrov v produkcijskih modelih. Za preverbo modelov smo izvajali meritve primarne produkcije, ki so hkrati služile tudi za oceno produktivnosti zaliva v luči nedavnih sprememb trofičnosti celotnega severnega Jadrana, kar je bil naš tretji cilj.

Zastavili smo si naslednje delovne hipoteze:

1. Predvidevamo, da bodo rezultati merjenja fotosintetskega odziva (*P-E* parametri) združbe fitoplanktona odražali okoljske razmere, v katerih se združba razvija.
2. Za Tržaški zaliv so značilne velike sezonske spremembe v okoljskih parametrih, ki vplivajo na spremembe v sestavi in abundanci združbe fitoplanktona. Predvidevamo, da bodo te spremembe povezane tudi s sezonskimi spremembami fotosintetske kapacitete.
3. Razlike v *P-E* parametrih med vzorci s površine in vzorci pod piknoklino pričakujemo v obdobju razslojenega vodnega stolpca, kjer se v gostotno ločenih slojih oblikujejo ločene populacije fitoplanktona, na katere delujejo različni fizikalno-kemični parametri. Ločene populacije celic so v razslojenem vodnem stolpu izpostavljene zelo različnim jakostim svetlobe (imajo drugačno »svetlobno zgodovino«), medtem ko naj bi bile fitoplanktonske celice v premešanem vodnem stolpu zaradi vertikalnih premikov izpostavljene enakim svetlobnim razmeram. Predvidevamo, da bo zaradi kratkotrajne prilagoditve na jakost svetlobe fotosintetska učinkovitost višja pri globinskih vzorcih.
4. Na podlagi ugotovljenih sprememb v združbi fitoplanktona v zadnjem desetletju predvidevamo, da bomo spremembe opazili tudi v primarni produkciji. Produktivnost Tržaškega zaliva bomo ocenili z dvoletnimi meritvami *in situ* primarne produkcije in primerjali s predhodnimi meritvami iz Tržaškega zaliva, ki segajo do 30 let nazaj. Pričakujemo, da bomo opazili omejujoče delovanje nizkih



koncentracij fosfata na obseg primarne produkcije, saj je fosfat prepoznan kot glavni limitirajoči dejavnik fitoplanktona v Sredozemskem morju.

5. Uporabnost *P-E* parametrov v modelih za ocenjevanje primarne produkcije bomo preverili s primerjavo med izmerjenimi ter *in situ* vrednostmi. Predvidevamo, da bodo za modeliranje primarne produkcije v obdobju premešanega vodnega stolpca zadostovali *P-E* parametri ene vzorčne globine, medtem ko bodo za obdobje razslojenega vodnega stolpca potrebni parametri zgornjega in spodnjega sloja.

## 2 PREGLED OBJAV

### 2.1 FOTOSINTEZA IN PRIMARNA PRODUKCIJA

Količina organske snovi, ki jo fotoavtotrofi v procesu fotosinteze zgradijo v neki časovni enoti, se imenuje bruto primarna produkcija. V določenem času pa se nekaj na novo zgrajene organske snovi že porabi v metabolnih procesih avtotrofov. Razlika med bruto primarno produkcijo in količino organske snovi, potrebne za respiracijo samih fotoavtotrofov, se imenuje neto primarna produkcija. Neto primarna produkcija je definirana kot količina fotosintetsko vezanega ogljika na enoto časa, ki je dostopna prvi ravni porabnikov (Falkowski in Raven, 1997). V biogeokemijskem in ekološkem smislu neto primarna produkcija določa zgornjo mejo za metabolne potrebe ekosistema (Falkowski *in sod.*, 2003), saj razen minimalnega prispevka kemoavtotrofov predstavlja edini vnos organskega ogljika.

Čeprav sta bruto fotosinteza in bruto primarna produkcija definirani enako, fotosinteza in primarna produkcija nista sinonima. Ker se fotosinteza vrši samo podnevi, lahko tudi bruto in neto fotosintezo definiramo samo podnevi, in sicer z upoštevanjem dnevne respiracije fotoavtotrofov, ki predstavlja razliko med njima. V ekološkem smislu pa nas bolj zanima, kolikšen je izkupiček dostopne organske snovi v nekem času, ki je za nas smiselno, npr. dnevna oziroma letna primarna produkcija, ki torej vključuje tudi obdobja brez svetlobe, ko se organska snov samo porablja. Da dobimo neto primarno produkcijo moramo zato neto fotosintezi odšteti respiratorne izgube fotoavtotrofov v temi. Respiracijo fotoavtotrofov pa je v naravnih vzorcih zelo težko izmeriti, saj je težko določiti, kolikšen je prispevek respiracije fotoavtotrofov k celotni respiraciji v vzorcu, in se jo zato najpogosteje kar predpostavi. Če respiracijo merimo, je to kar respiracija združbe, ki poleg respiracije avtotrofov vključuje tudi respiracijo množice heterotrofnih organizmov.

## 2.2 LIMITIRAJOČI DEJAVNIKI FOTOSINTEZE V MORJU

Fotosinteza je biološka pretvorba svetlobne energije v kemično, shranjeno v obliki organskih molekul, ki jih fotoavtotrofi v procesu rasti vgrajujejo v svojo biomaso (Falkowski in Raven, 1997). Determinanta stopnje fotosinteze prvega reda je sama koncentracija fotosintetskega pigmenta, zato razloži največji delež njene variance (Platt in Sathyendranath, 1988; Falkowski in Raven, 1997). Da lažje analiziramo vpliv okoljskih dejavnikov na stopnjo fotosinteze, slednjo pogosto normaliziramo na koncentracijo klorofila *a* (Chl *a*).

Fitoplankton za izgradnjo biomase potrebuje vodo, svetlobo, anorganski ogljik ter hranila (makro in mikronutriente), ki zanj predstavljajo dejavnike rasti. Če v okolju primanjkuje kateregakoli od teh rastnih dejavnikov, govorimo o omejujočem oziroma *limitirajočem* dejavniku (Liebig, 1840). V morskem okolju sta najpogosteje limitirajoči hranili nitrat in fosfat (Geider *in sod.*, 2001).

Količina svetlobe in koncentracija hranil imata v vodi običajno nasprotno vertikalne gradiente. Razpoložljivost nutrientov v morju je v veliki meri odvisna od premešanosti vodnega stolpca. V obdobju razslojenega vodnega stolpca, ko je površinski sloj manj goste vode ločen od spodnjega sloja gostejše vode z izrazitim gostotnim preskokom – piknoklino, je mešanje med obema slojema onemogočeno. Piknoklina predstavlja pregrado dotoku hranilnih snovi iz spodnjih slojev, ki je toliko močnejša, kolikor je večja gostotna razlika med slojema. V tem času so za fitoplankton razpoložljive le hranilne snovi, ki krožijo znotraj zgornjega sloja skozi prehranjevalno verigo. Z razgradnjo organske snovi se organski dušik regenerira v amonij. Ko ima fitoplankton na voljo samo ta vir dušika, govorimo o regenerirani produkciji. Novo produkcijo pa podpirajo hranila, predvsem v obliki nitrata, ki pridejo v zgornji premešani sloj bodisi z vertikalnim mešanjem iz morskih globin v oceanskih predelih, bodisi s sladkovodnimi pritoki s kopnega v obalnih morjih.

Svetloba zagotavlja energijo za fotokemične reakcije fotosinteze. V temi celice izkazujejo neto porabo O<sub>2</sub> oziroma nastanek CO<sub>2</sub>, kar je posledica respiracije. Z naraščanjem svetlobnih jakosti se začne večati tudi fotosintetska aktivnost, vendar bo na začetku respiracija še večja od produkcije, tako da bo avtotrof pri teh pogojih neto porabnik

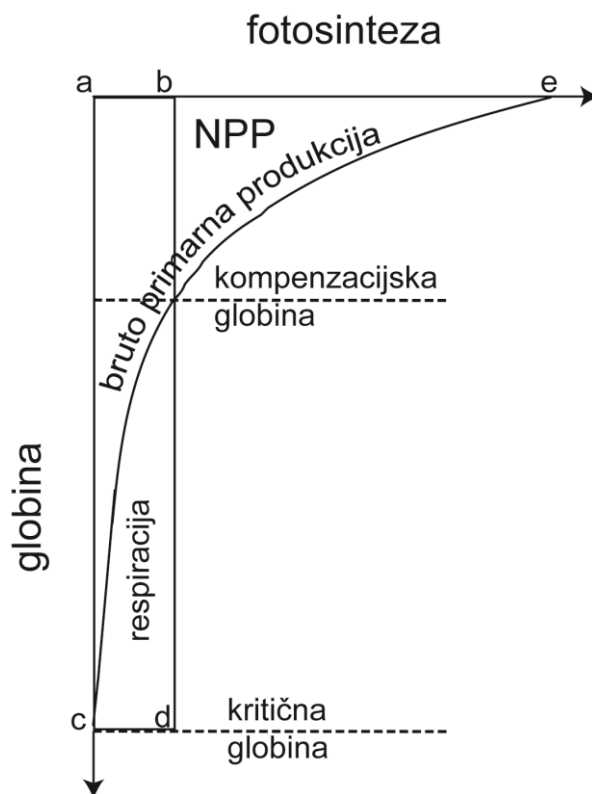
ogljika. Pri določeni svetlobni jakosti, ki ji pravimo *kompensacijska svetlobna jakost*, bosta stopnji fotosinteze in respiracije enaki. Pri vsaki višji svetlobni jakosti bo stopnja produkcije večja od respiracije, kar pomeni, da bo avtotrof neto produktiven.

V morju, kjer svetloba pojema deterministično, lahko vsaki svetlobni jakosti določimo pripadajočo globino, in tako lahko določimo *kompensacijsko globino* v vodnem stolpcu. Nad to globino bo fitoplanktonska celica neto proizvajalec O<sub>2</sub>, pod njo pa bo neto porabnik O<sub>2</sub>. Čez dan lahko morski tokovi celice занesejo višje ali nižje od te kompensacijske globine, ker celice potujejo pasivno po celotnem zgornjem premešanem sloju. Znotraj tega premešanega sloja bodo celice izpostavljene neki povprečni svetlobni jakosti. Globina premešanega sloja, znotraj katerega je povprečna svetloba enaka kompensacijski svetlobi, se imenuje *kritična globina* (Sverdrup, 1953). Na tej globini bo celotna respiracija (površina lika, ki ga opišejo točke *abcd*; sl. 2). enaka celotni bruto primarni produkciji (površina lika, ki ga opišejo točke *abe*; sl. 2). Ko je globina zgornjega premešanega sloja manjša od kritične globine, je dnevna integrirana primarna produkcija v tem sloju večja od respiracije (R; sl. 2) in tako bo neto primarna produkcija (NPP; sl. 2) pozitivna oziroma bo prišlo do prirasta biomase. In obratno, ko je globina zgornjega premešanega vodnega sloja večja od kritične globine, bo fitoplankton v povprečju izpostavljen svetlobni jakosti, ki je manjša od kompensacijske in posledično biomasa ne bo priraščala.

V naravi je nemogoče določiti točno globino, ki ustreza kritični globini. Pogosto uporabljamo izraz *evfotska cona*, ki jo v praksi enačimo s tisto globino, kjer je količina svetlobe enaka 1 % količine svetlobe na površini (Kirk, 1994). Znotraj evfotske cone naj bi fitoplankton imel dovolj svetlobe za neto fotosintezo. Dejansko je lahko dovolj že stotinka procenta vpadne svetlobe, vendar za potrebe ocenjevanja PP to ni tako pomembno, ker je doprinos PP pri tako nizki svetlobi k celotni PP zanemarljiv (Laws *in sod.*, 2002).

Koncept kritične globine je primeren za razumevanje vsakoletnega pomladnega cvetenja fitoplanktona v oceanih zmerne geografske širine (Falkowski *in sod.*, 2003). Ob nastopu toplotne razslojenosti postane zgornji premešani sloj plitvejši, tako da so fitoplanktonske celice izpostavljene večji jakosti svetlobe, ker je njihovo vertikalno mešanje omejeno z manjšo globino. Rast fitoplanktona, ki je imel čez zimo v globokem premešanem sloju sicer na voljo dovolj hranil, je bila omejena s količino svetlobe. V plitvem premešanem

sloju pa je svetlobe dovolj in biomasa lahko začne strmo naraščati. Po nekem času postane zgornji premešani sloj nutrientno limitirajoč, saj piknoklina predstavlja pregrado za dotok nutrientov iz spodnjega sloja, in biomasa fitoplanktona upade.



Slika 2: Sverdrupov koncept kritične globine

Figure 2: Sverdrup's concept of critical depth

Moramo pa dodati, da je koncept kritične globine poenostavljen in mnogokrat ne more razložiti podatkov iz narave. Pri zelo nizki stopnji mešanja, na primer, lahko stopnja rasti fitoplanktona preseže stopnjo mešanja in tako vseeno pride do prirasta biomase tudi v globokem premešanem sloju (Huisman *in sod.*, 1999). Dalje, ta koncept upošteva samo stopnjo rasti fitoplanktona in tako predpostavlja samo kontrolo od spodaj navzgor (*bottom-up control*), ne ukvarja pa se s pomenom nadziranja populacije z objedanjem rastlinojedcev, ki lahko omejujejo količino biomase v danem trenutku od zgoraj navzdol (*top-down control*). Nekatera spoznanja kažejo, da se lahko stopnja NPP poveča že pred toplotno razslojitvijo vodnega stolpca (Townsend *in sod.*, 1992) ter da ima lahko

zooplankton odločilno vlogo pri nadzoru prirasta populacije in s tem vpliva na začetek sezonskega cvetenja (Behrenfeld, 2010).

Čeprav so satelitski posnetki klorofila *a* razkrili veliko večjo regionalno variabilnost sezonskih ciklov v svetovnih morjih, kot je bilo znano prej iz točkovnih opazovanj (Platt *in sod.*, 2010), za zmerne geografske širine vseeno ostaja uveljavljena paradigma, da je razporeditev avtotrofne biomase bimodalna (Ribera d'Alcalà *in sod.*, 2004). Prvi višek v biomasi nastopi ob začetku toplotne stratifikacije vodnega stolpca spomladi. Drugi višek nastopi jeseni, ko spremenjena dinamika vodnih mas vpliva na poglobitev sezonske piknokline. Hranilno osiromašen zgornji sloj se takrat obogati z novimi hranili iz globin in avtotrofna biomasa se lahko spet poveča.

V obalnih okoljih, ki jih močno zaznamujejo pritoki s kopnega ter bolj razgibani meteorološki in hidrografske pogoji, je lahko tudi sezonska dinamika fitoplanktona zelo spremenljiva (Cloern in Jassby, 2010). Močan vpliv na porast biomase imajo rečni vnosi hranil (Paerl *in sod.*, 2010). Medtem ko so v oceanskih območjih gostotni preskoki vzdolž vodnega stolpca lahko izključno posledica toplotne razslojenosti, je v obalnih okoljih pomembna tudi slanostna razslojenost (Platt *in sod.*, 2005), ki sicer podobno oblikuje zgornji sloj manjše gostote z ugodnimi svetlobnimi in hranilnimi razmerami. V obalnem okolju lahko torej tudi slanostna razslojenost sproži porast biomase oziroma cvetenje fitoplanktona.

### 2.3 FOTOSINTETSKI PARAMETRI V NARAVI

Variabilni okoljski dejavniki, kot so svetloba, temperatura in količina hranil, vplivajo na fotosintetske parametre, bodisi neposredno preko mehanizma fotosinteze ali pa posredno preko vpliva na vrstno sestavo fitoplanktonske združbe (Cote in Platt 1983, Falkowski in Raven 1997, Lohrenz *in sod.*, 1994). Fitoplankton neprestano prilagaja svoj fotosintetski odziv, da se lahko zoperstavlja okoljskim oviram in optimizira stopnjo rasti. Tako tudi fotosintetski parametri dajejo vpogled v trenutno fiziološko stanje fitoplanktona.

Fitoplankton je praviloma pasivno plavajoč in tako podvržen morskim tokovom, ki lahko fitoplanktonske celice zanesejo lateralno in vertikalno, ter posledično tudi znatnim

spremembam v fizikalno-kemičnih parametrih. Svetloba z globino pojenja eksponentno v skladu z Lambert-Beerovim zakonom (Kirk, 1994) in posledično je tudi njena variabilnost vzdolž vodnega stolpa zelo velika. Med premikanjem v vertikalni smeri so lahko torej celice v kratkem času izpostavljene zelo velikim nihanjem v svetlobni jakosti in se morajo takim razmeram prilagoditi. Ko gre za časovno skalo, manjšo od povprečnega generacijskega časa za fitoplankton ( $\approx 1$  dan), govorimo o fizioloških ali fenotipskih prilagoditvah na svetlobo oz. o fotoaklimaciji (Falkowski in LaRoche, 1991).

Če je vertikalno mešanje silovito, kot na primer pri močnem tokovanju ali plimovanju, bo časovna skala vertikalnega mešanja krajša od časovne skale fotoaklimacije. Takrat se bo fitoplankton prilagodil na povprečno svetlobno jakost in tako ne bo značilnih razlik v  $P-E$  parametrih znotraj premešanega sloja (Falkowski 1981; MacIntyre in Cullen 1996, Moore *in sod.*, 2006). V bolj stabilnem oziroma razslojenem vodnem stolpcu pa je vertikalno mešanje šibkejše ali ga sploh ni. Takrat je časovna skala mešanja daljša, kot je časovna skala fotoaklimacije, in vzdolž vodnega stolpca se izrazijo vertikalne razlike  $P-E$  parametrov (Laws *in sod.*, 2002).

Fitoplankton ima vrsto mehanizmov, s katerimi premaguje prenizke in previsoke svetlobne jakosti (Ross *in sod.*, 2011). Taki mehanizmi oz. procesi fotoaklimacije vključujejo spremembe v pigmentni sestavi celice in manjšanje oziroma večanje učinkovitosti prenosa svetlobne energije od pigmentov do reakcijskih centrov (Marra, 1978; Geider *in sod.*, 1998). Fotoaklimacija je odziv na svetlobo in se odraža v spremembah fotosintetskega aparata, ki se zgodi hitro, lahko le nekaj ur po izpostavitvi celice na določeno svetlobno jakost. Pri zelo visokih jakostih svetlobe mehanizmi fotoaklimacije lahko ne zadoščajo, kar vodi do fotoinhibicije, v ekstremnih primerih pa celo do celične smrti (Behrenfeld *in sod.*, 1998; Ross in Sharples, 2008).

Pri nizki jakosti svetlobe se količina klorofila  $a$  na celico poveča od 5 do 10-krat in obratno, pri izpostavitvi visokim jakostim se količina klorofila  $a$  zmanjša (Falkowski in LaRoche, 1991). Absolutna jakost svetlobe, ki izzove spremembe, je vrstno specifična (Geider, 1987). Fitoplankton se lahko odzove na zmanjšano svetlobno jakost s povečanjem absorpcije svetlobe, ne da bi spremenil kapaciteto Calvinovega cikla (Sukenik *in sod.*, 1987). Ko normaliziramo fotosintetsko kapaciteto ( $P_{\max}$ ) na količino klorofila  $a$ , se bo novi

parameter  $P_{\max}^B$  z upadanjem svetlobe manjšal. Fotoaklimacija je tako glavna determinanta parametra  $P_{\max}^B$  v naravi zaradi povezanih sprememb v celični količini klorofila *a* (Behrenfeld *in sod.*, 2002).

Obstajata dve glavni strategiji fotoaklimacije: prva je povečati velikost antenskega kompleksa (absorpcijski presek fotosintetske enote), druga pa je povečati število fotosintetskih enot (Falkowski in LaRoche, 1991). Obe strategiji vodita v povečanje razmerja med Chl *a* in celičnim ogljikom (Geider, 1987).

Razlike v pigmentni sestavi celice, kot posledica fotoaklimacije, povzročijo spremembe v celični sposobnosti absorpcije svetlobe. Celice, aklimatizirane na visoke jakosti svetlobe, imajo večje razmerje med karotenoidnimi (nefotosintetskimi) pigmenti in klorofilom *a*. Ti pigmenti ne prenašajo energije do reakcijskih centrov fotosistema, temveč jo odvajajo v obliki toplote. S tem ščitijo celico pred previsokimi jakostmi svetlobe, ki bi lahko poškodovale fotosistem, posledično pa se fotosintetska učinkovitost zmanjša (Sakshaug *in sod.*, 1997). Ta mehanizem se imenuje nefotokemično odvajanje energije v antenskem kompleksu, ki je hitro reverzibilno (nekaj minut) (Falkowski in Raven, 1997; Moore *in sod.*, 2006). Razlikuje se od nefotokemičnega odvajanja energije v reakcijskem centru, ki je le počasi reverzibilno (nekaj ur) in ga enačimo s fotoinhibicijo (Olaizola *in sod.*, 1994; Morrison, 2003). Slednji mehanizem je slabše poznan (Moore *in sod.*, 2006). Celica si v tem primeru kasneje opomore, ker morajo steči popravljalni mehanizmi povezani s sintezo proteinov, ki gradijo reakcijske centre (Falkowski in Raven, 1997). Poškodbe na fotosintetskem aparatu se po navadi popravijo čez noč, a le pod pogojem, da je na voljo zadosti hranil, ki nudijo substrat za popravilo. Zato je v hranilno omejujočih pogojih podvrženost fotoinhibiciji povečana (MacIntyre *in sod.*, 2002).



## 2.4 OCENJEVANJE PRIMARNE PRODUKCIJE

Ocenjevanje primarne produkcije v vodnem okolju je postalo splošno razširjeno po letu 1952, ko je Steemann Nielsen opisal metodo določanja produkcije s kratkotrajnimi inkubacijami fitoplanktonskega vzorca z radioaktivnim izotopom ogljika  $^{14}\text{C}$  (Falkowski in Raven, 1997). Z njo je mogoče izmeriti količino ogljika, ki se v določenem času vgradi v organski material. Metoda je zaradi svoje enostavnosti in občutljivosti ter še posebej zaradi uporabe *in situ* v kratkem času povsem izrinila metodo določevanja koncentracije kisika s titracijo (Falkowski *in sod.*, 2003). Številne aplikacije Steemann Nielsonove metode in vpetost primarne produkcije v najrazličnejše raziskave so bile predstavljene v publikaciji, ki je izšla ob 50. obletnici te metode (Williams *in sod.*, 2002). Platt in Jassby (1976) sta z aplikacijo metode s  $^{14}\text{C}$  vpeljala *P-E* eksperimente, ki omogočajo vpogled v fiziologijo fitoplanktona. Princip te metode je inkubacija večjega števila podvzorcev istega fitoplanktonskega vzorca v svetlobnem inkubatorju s pojemajočo svetlobo, ki posnema vertikalno pojevanje svetlobe v vodnem stolpcu.

Čeprav je metoda  $^{14}\text{C}$  daleč najbolj razširjena metoda, se lahko stopnjo fotosinteze meri tudi s pomočjo merjenja nastalega  $\text{O}_2$  (Williams *in sod.*, 2004) in privzema hranil (Dugdale in Goering, 1967). V zadnjem času pa v raziskave fotosinteze vedno bolj posegajo merilni inštrumenti, ki slonijo na principu *in vivo* fluorescence fitoplanktona (Kolber in Falkowski, 1993; Suggett *in sod.*, 2001), saj po eni strani omogočajo meritve procesov na fotosintetskem aparatu, ki jih *P-E* krivulje zaobidejo, po drugi strani pa so neinvazivne in na daljši rok ekonomsko bolj upravičene. Nobena od teh metod ne predstavlja direktnih meritev PP, ampak le ocene PP, ki jih je potrebno razlagati z upoštevanjem različnih časovnih in prostorskih obsegov ter morebitnih metodoloških napak. Primerjava med različnimi metodami je ključna za zmanjšanje negotovosti in poglobitev razumevanja fizioloških in ekoloških procesov vključenih v PP. Idealen opis primarne produkcije je na časovni in prostorski skali celega dneva in celega oceana, kar pa lahko dosežemo le z uporabo satelitskih ocen klorofila *a* (Robinson *in sod.*, 2009) v modelih PP. Z razmahom satelitskih senzorjev za fizikalne (svetloba, temperatura, slanost) in biološke parametre (Chl *a*) je modeliranje PP na globalni skali sploh postalo mogoče (Bidigare *in sod.*, 1987; Morel in André, 1991; Platt in Sathyendranath, 1993). Verjetno enega najbolj obsežnih

programov v zadnjih desetletjih, ki je vključeval meritve primarne produkcije, predstavlja JGOFS program (<http://ijgofs.whoi.edu/>), ki je pod pokroviteljstvom Znanstvenega komiteja za oceanske raziskave (SCOR) združeval številne nacionalne raziskovalne programe. Cilj tega skupnega pristopa je bil, da skozi časovne serije izbranih območij (severni Atlantik ter otočji Havaji in Bermuda), procesno usmerjene raziskave in satelitska opazovanja prispeva k razumevanju procesov, ki nadzorujejo pretok ogljika med atmosfero in oceanom na različnih prostorskih (regionalna do globalna) in časovnih (sezonska do medletna) skalah, ter dovzetnost teh procesov za klimatske spremembe.

Klub vsemu je zanesljivost takih ocen še vprašljiva, predvsem zaradi merskih napak satelitsko ocenjene koncentracije Chl *a*, ki so lahko tudi velikostnega reda 100 % (Volpe *in sod.*, 2007), ter nezadostnega poznavanja okoljske variabilnosti *P-E* parametrov (Platt in Sathyendranath, 1988; Longhurst *in sod.*, 1995). Medtem ko so Morel in sodelavci (1996) za različno produktivna območja Atlantskega oceana zaključili, da je primerljivost med takimi modeli in metodo  $^{14}\text{C}$  zadovoljiva, Tilstone in sodelavci (2005) za Irsko morje navajajo razliko faktorja 0,35–2, Robinson in sodelavci (2009) za Keltsko morje pa kar 3–5, pri čemer metoda  $^{14}\text{C}$  podaja nižje vrednosti.

### 2.3 DOSEDANJE RAZISKAVE PRIMARNE PRODUKCIJE V JADRANSKEM MORJU

Produktivnost različnih delov Jadranskega morja se precej razlikuje (Fonda Umani, 1996). Severni Jadran je bolj produktiven zaradi mnogih rečnih pritokov, ki so glavni viri hranil še posebej v obdobju razslojenega vodnega stolpca. Za trofičnost srednjega in južnega dela Jadranskega morja pa je pomembna izmenjava vodnih mas s severnim delom in pa s Sredozemskim morjem preko Otrantske ožine (Marasović *in sod.*, 1995; Fonda Umani, 1996). Zaradi naravnih značilnosti obalnih območij (plitkost, sladkovodni dotoki) so bile raziskave primarne produkcije v Jadranskem morju usmerjene predvsem v spremljanje posledic eutrofikacije na prvem trofičnem nivoju, pa tudi na višjih členih pelaških prehranjevalnih verig zaradi ekonomsko pomembnega ribolova. Tako je eden najdaljših nizov spremljanja primarne produkcije poznan iz srednjega Jadrana od zgodnjih 60. let prejšnjega stoletja dalje (Ninčević Gladan *in sod.*, 2010). Rezultati 45-letne študije kažejo na odzivnost fitoplanktona na povečano antropogeno eutrofikacijo v 80. in 90. letih prejšnjega stoletja, kasneje pa na sezonsko specifičen odziv primarne produkcije na globalne in regionalne klimatske spremembe, katerih pokazatelj je NAO indeks (Ninčević Gladan *in sod.*, 2010).

Tudi območja severnega Jadrana so bila zaradi reke Pad predmet eutrofikacijskih raziskav, ki so vključevala produkcijske meritve (Gilmartin in Revelante, 1983; Zoppini *in sod.*, 1995; Harding Jr. *in sod.*, 1999, Pugnetti *in sod.*, 2006). Čeprav je severno-jadranski bazen eden produktivnejših delov Sredozemskega morja, je, z izjemo izlivnega območja Pada, v svetovnem merilu oligotrofen (Harding Jr. *in sod.*, 1999). Glavni izsledki kažejo, da je v severnem Jadranu za primarne producente limitirajoč fosfor, dušik pa le v določenih razmerah, denimo v zgornjem vodnem sloju poleti (Pojed in Kveder, 1977; Ivančič *in sod.*, 2010). Podobno bi lahko trdili tudi za najsevernejši in najplitvejši del Jadranskega morja, Tržaški zaliv, ki pa ima v primerjavi z omenjenimi območji še najmanj raziskav primarne produkcije. Čeprav prve meritve primarne produkcije v slovenskem delu Tržaškega zaliva segajo v pozna 70. leta prejšnjega stoletja (Faganeli *in sod.*, 1981), predstavljajo do danes edini neprekinjeni enoletni cikel, na podlagi katerega je moč razbrati sezonske variacije in oceniti letno produkcijo. V kasnejših letih so se meritve primarne produkcije sicer

nadaljevale z uporabo iste metode, vendar so bile omejene na krajša obdobja (Malej *in sod.*, 1995). Zadnje meritve (1999–2001) iz italijanskega dela Tržaškega zaliva (Cantoni *in sod.*, 2003; Fonda Umani *in sod.*, 2007) kažejo na mnogo večje dnevne in letne vrednosti produkcije v primerjavi s tistimi iz slovenskega dela zaliva izpred 20 let. Vendar je potrebno poudariti, da so to meritve potencialne primarne produkcije in da raziskava zajema tudi izjemno leto 2000 z obsežnim sluzenjem morja. Ostaja pa dejstvo, da od leta 2001 dalje nimamo več ocene o produktivnosti Tržaškega zaliva, kljub temu, da smo v zadnjem desetletju na podlagi značilnega trenda upadanja fitoplanktonske biomase opazili premik v oligotrofijo sistema (Mozetič *in sod.*, 2010).

V nasprotju s številnimi ekološko usmerjenimi raziskavami primarne produkcije pa je bila v Jadranskem morju opravljena le ena eko-fiziološka študija o fotosintetskih značilnostih fitoplanktona (Mangoni *in sod.*, 2008). V tej raziskavi je avtorje zanimalo, kako se spreminja fotosintetski odziv v izredno dinamičnem okolju, kot je širše izlivno območje Pada. Variabilnost fotosintetske kapacitete je bila mnogo manj izražena od nihanj klorofilne biomase, kar kaže na to, da se fitoplanktonska združba na fizikalne in hranilne omejitve odzove s spremembo v vrstni in velikostni sestavi.

### 3 METODE RAZISKOVANJA

#### 3.1 VZORČENJE

Za potrebe doktorske disertacije smo vzorčili na postaji odprtih voda jugovzhodnega dela Tržaškega zaliva z globino 22 m in oddaljenostjo 1,3 NM od obale (postaja 00BF, sl. 3). Vzorčenje bioloških in spremljajočih fizikalno-kemičnih parametrov je potekalo v obdobju od januarja 2009 do vključno decembra 2011 v okviru raziskovalnega programa ARRS o kroženju snovi v obalnem morju (P1-0237). Frekvenca vzorčenja je bila 14-dnevna, vendar ne kontinuirano za vse parametre. Vzorčenje je bilo osredotočeno na dva osrednja parametra disertacije – primarno produkcijo in fotosintetske parametre, zato predstavljamo dokaj kompleksno vzorčevalno shemo v preglednici 1.

Za opisovanje hidrografskih in meteoroloških značilnosti smo uporabili podatke Agencije Republike Slovenije za Okolje ([www.arso.gov.si](http://www.arso.gov.si)) z najbližje meteorološke postaje v Seči in iz merilnih postaj na ustju rek, ki najbolj vplivata na fizikalno-kemične značilnosti na naši vzorčevalni postaji, Soče in Dragonje.

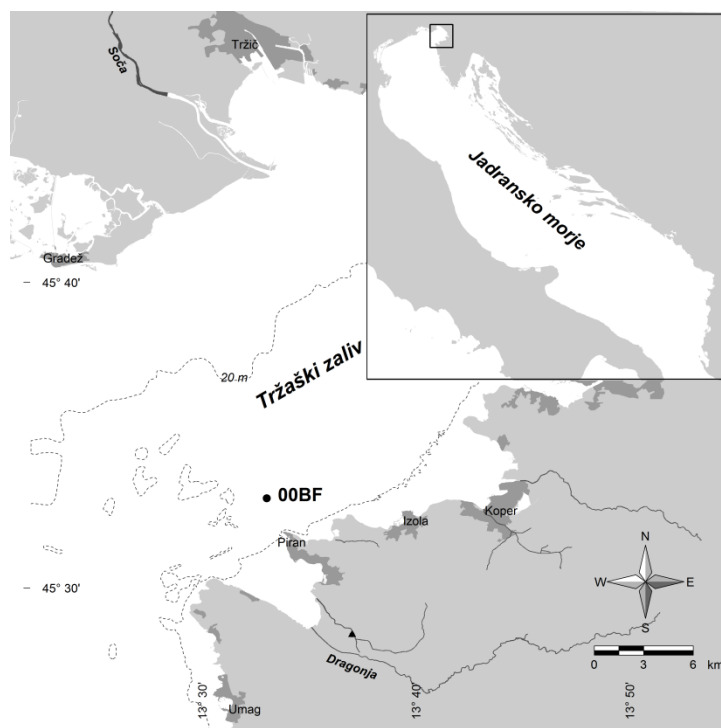
Preglednica 1: Vzorčevalna shema

Table 1: Sampling scheme

Parameter	Obdobje	Globina (m)
T, s, $\sigma_T$ , $E_Z$	jan 2009–dec 2011	vertikalni profil stolpca
$E_0$	jan 2009–dec 2011	površina
Hranilne snovi	jan 2009–dec 2011	1, 5, 10, 15, 21
Chl <i>a</i>	feb 2009–dec 2009	površina *, 15**
	jan 2010–dec 2011	1, 5, 10, 15, 21
Abundanca fitoplanktona	feb 2009–dec 2011	površina *
Sestava fitoplanktona	maj 2009–jul 2010	površina *, 15**
Fotosintetski parametri	maj 2009–jul 2010	površina *, 15**
Primarna produkcija	jan 2010–dec 2011	1, 5, 10, 15, 21

Legenda: (\*): 1 ali 5 m (\*\*): 15 m oz. globina sloja pod termoklino (glej preglednico 2)

Legend: (\*): 1 or 5 m (\*\*): 15 m or the depth of the layer below the pycnocline (see table 2)



Slika 3: Lega vzorčevalne postaje 00BF v Tržaškem zalivu

Figure 3: The position of sampling station 00BF in the Gulf of Trieste

Vertikalne profile temperature ( $T$ ), slanosti ( $s$ ), gostote ( $\sigma T$ ), fluorescence in svetlobe v fotosintetsko aktivnem delu (PAR) spektra ( $E_z$ ) smo merili s CTD sondo Sea & Sun Technology GmbH, na kateri je bil nameščen podvodni PAR merilec (LI-192SA Underwater Quantum sensor). Vpadno svetlobo na površini ( $E_0$ ) smo merili z merilcem PAR (LI-190SA Quantum sensor), ki je bil pritrjen na strehi raziskovalne ladje.

Morsko vodo smo vzorčili s pomočjo rozete (SBE 32 Carousel water sampler), opremljene s 5 litrskimi Niskinovimi vzorčevalnimi posodami. Vzorčevalne globine za posamezne parametre so prikazane v preglednici 1. Večino parametrov smo vzorčili na standardnih oceanografskih globinah (1, 5, 10, 15 in 21 m – dno). Za  $P-E$  eksperimente oz. fotosintetske parametre pa smo vsakokrat izbrali dve globini; eno v površinskem sloju (1 ali 5 m) in eno v sloju pod termoklino. Tedaj smo vzorčili tudi za določanje abundance in sestave ter biomase fitoplanktona. Termoklino smo določili vizualno iz temperaturnega profila. Globina za sloj pod termoklino je tako variirala med 15 in 17 m. V odsotnosti

termokline smo globlji sloj vodnega stolpa redno vzorčili na 15 m. Vzorčenje smo vedno izvedli med 9. in 10. uro zjutraj, *P-E* eksperimente pa okoli poldneva. Vzorce s terena smo v roku dveh ur prenesli v laboratorij, in jih do obdelave hranili v termostahirani komori. Podrobnejši opis laboratorijskih *P-E* eksperimentov ter *in situ* meritev PP je podan v poglavjih 3.2.5 in 3.2.6.

## 3.2 ANALIZE

### 3.2.1 Svetlobni parametri

Iz vertikalnih PAR profilov smo določili svetlobo na določeni globini ( $E_z$ ) in svetlobo tik pod površino ( $E_0'$ ). Koeficient pojemanja svetlobe ( $K_d$ ) smo določili iz PAR profilov za vsako vzorčenje posebej. Na grafu naravnega logaritma vrednosti PAR v odvisnosti od globine, smo za vrednost  $K_d$  vzeli naklon premice, kjer smo predpostavili eksponentno pojemanje svetlobe z globino kot ga opisuje Lambert-Beer-ov zakon (Kirk, 1994), podan v enačbi (1).

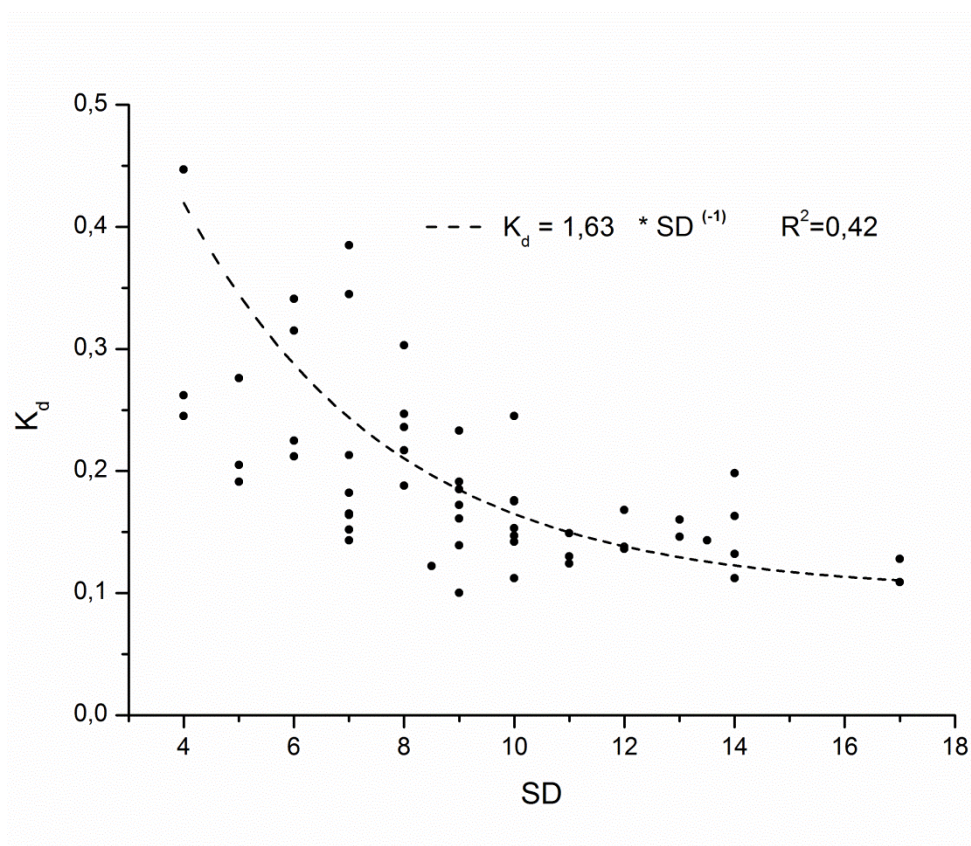
$$E_z = E_0' \exp(K_d \times z) \quad \dots(1)$$

Za podatke o svetlobi v vodnem stolpcu smo imeli večinoma na voljo vertikalne PAR profile. Spremljajoča meritev na vsakem vzorčenju je bila tudi globina Secchi plošče (SD). Znano je, da je globina Secchi plošče obratno sorazmerna koeficientu pojemanja svetlobe in je tako najpreprostejša mera za pojemanje svetlobe v vodi.

Če zvezo zapišemo kot  $K_d = f \times SD^{(-1)}$ , člen  $f$  variira glede na različna vodna telesa in naj bi naraščal v obratnem sorazmerju s slanostjo (Kratzer 2003).

V primeru, ko nismo imeli na voljo zanesljivih PAR meritev, smo  $K_d$  izpeljali iz meritev SD, kjer je veljalo (sl. 4):

$$K_d = 1,63 SD^{(-1)} \quad \dots(2)$$



Slika 4: Regresija med vrednostmi koeficienta atenuacije ( $K_d$ ) in globino secchi plošče (SD)

Figure 4: Linear regression between the light attenuation coefficient ( $K_d$ ) and the depth of the Secchi disk (SD)

V primeru premešanega vodnega stolpca smo izračunali še povprečno vrednost PAR ( $E_{ML}$ ) s pomočjo enačbe (3), kjer je  $h_{ML}$  globina zgornjega premešanega vodnega stolpca.

$$E_{ML} = E_0 h_{UML}^{-1} K_d^{-1} (1 - \exp(-K_d h_{UML})) \quad \dots(3)$$

Za vsako vzorčevalno globino smo izračunali optično globino ( $\zeta$ ), s pomočjo enačbe (4).

$$\zeta = z K_d \quad \dots(4)$$

Evfotsko cono ( $Z_{EU}$ ) smo definirali kot globino, kjer je  $\zeta = 4,6$ , kar ustreza globini kjer je  $E_Z$  enak 1 %  $E_0$ .



### 3.2.2 Stabilnost vodnega stolpca

Za vsako vzorčenje smo izračunali gostotni gradient vodnega stolpca ( $c$ ) z enačbo (5):

$$c = (\sigma_{Td} - \sigma_{Tp}) / h \quad \dots(5)$$

kjer je  $\sigma_{Td}$  gostota vode na dnu,  $\sigma_{Tp}$  gostota vode na površini in  $h$  globina vodnega stolpca. Vrednosti  $c > 0,05 \text{ kg m}^{-4}$  se v Tržaškem zalivu uporabljajo kot kriterij za določanje razslojenega vodnega stolpca (Malej *in sod.*, 1995; Mozetič *in sod.*, 1998).

Piknoklino, tj. vodni sloj z največjim gostotnim gradientom, smo določili iz vertikalnih profilov gostote ( $\sigma_T$ ). Globino piknokline smo definirali s pogojem v neenačbi (6).

$$(\sigma_T(h + 1 \text{ m}) - \sigma_T(h)) / h \geq 0,02 \text{ kg m}^{-3} \quad \dots(6)$$

Globino površinskega premešanega sloja smo določili z razliko v gostoti. Ob predpostavki, da je vodni stolp razslojen, ko je  $c > 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ , in globini vodnega stolpca 22 m lahko izpeljemo, da je globina premešanega sloja tista globina, kjer je neto razlika v  $\sigma_T$  ( $\sigma_{Td} - \sigma_{Tp}$ ) večja od  $1,1 \text{ kg m}^{-3}$ :

$$(\sigma_{Td} - \sigma_{Tp}) / 22 \text{ m} > 0,05 \text{ kg m}^{-4} \rightarrow (\sigma_{Td} - \sigma_{Tp}) > 1,1 \text{ kg m}^{-3} \quad \dots(7)$$

kjer velja, da je  $\sigma_{Td} = \sigma_T$  na dnu premešanega vodnega sloja in  $\sigma_{Tp} = \sigma_T$  na površini premešanega vodnega sloja.

Globina površinskega premešanega sloja je za ocean definirana z veliko strožjim kriterijem in sicer z neto razliko v  $\sigma_T = 0,125 \text{ kg m}^{-3}$  (Sprintall in Cronin, 2008).

### 3.2.3 Hranilne snovi

Koncentracije hranilnih snovi, ki nastopajo v ionski obliki (amonij ( $\text{NH}_4^+$ ), nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ), nitrit ( $\text{NO}_2^-$ ), fosfat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), silikat ( $\text{SiO}_4^{4-}$ ), celokupni fosfat (TP)) smo merili na nefiltriranih vzorcih s standardnimi kolorimetričnimi metodami (Grasshoff *in sod.*, 1983) in njihovimi modifikacijami (Grasshoff *in sod.*, 1999). V nadaljevanju po potrebi podajamo seštevke amonija, nitrita in nitrata kot skupni anorganski dušik (TIN).

### 3.2.4 Biomasa, abundanca in taksonomska sestava fitoplanktona

Za oceno biomase smo vzeli koncentracijo glavnega fotosintetskega pigmenta, klorofila *a*, ki smo ga določili fluorimetrično (Holm - Hansen *in sod.*, 1965). Prefiltrirali smo 400 mL podvzorca morske vode skozi Whatman GF/F filter iz steklenih vlaken z nominalno velikostjo por 0,7  $\mu\text{m}$  pri nizkem vakuumu in vzorce shranili v zamrzovalniku do ekstrakcije. Odmrznjene filtre smo po predhodni homogenizaciji ekstrahirali v 90 % acetonu (10 mL) 2 uri v temi. Po končani ekstrakciji smo vzorce centrifugirali 10 min pri 5000 rpm. Nato smo izmerili fluorescenco pred in po zakisanju s 60  $\mu\text{L}$  0,1 M HCl s fluorimetrom Turner Designs model Trilogy, kjer smo upoštevali korekcijo za feopigmente. Instrument smo enkrat letno kalibrirali z uporabo standarda znane koncentracije (SIGMA – ALDRICH Chlorophyll *a* from spinach, # C5753).

Vzorce morske vode za štetje fitoplanktona s pomočjo tehnike Utermöhl (Utermöhl, 1958) smo fiksirali z nevtraliziranim formalinom 2 % končne koncentracije. 50 ali 25 mL podvzorca smo pustili posedati 24 ur v sedimentacijskem valju. Po končani sedimentaciji smo vzorec v sedimentacijski komorici pregledali pod invertnim mikroskopom (ZEISS AxioObserver Z1), kjer smo prešteli celice v 100 vidnih poljih pri 400x povečavi. Preštete organizme, identificirane do vrste oz. do najnižje prepoznavne taksonomske enote, smo uvrstili v 5 skupin: diatomeje (razred Bacillariophyceae), dinoflagelati (deblo Dinophyta), kokolitoforidi (razred Prymnesiophyceae, red Coccolithophorales), silikoflagelati (razred Dictyochophyceae) in netaksonomska skupina nanoflagelatov.

Abundanco fitoplanktona smo izračunali po sledeči formuli:

$$\text{Abundanca (celice } l^{-1}) = N \times (a/b) \times (1000/c) \times d \quad \dots(8)$$

N = število prešteti celic v pregledanih vidnih poljih

a = število vidnih polj pri določeni povečavi

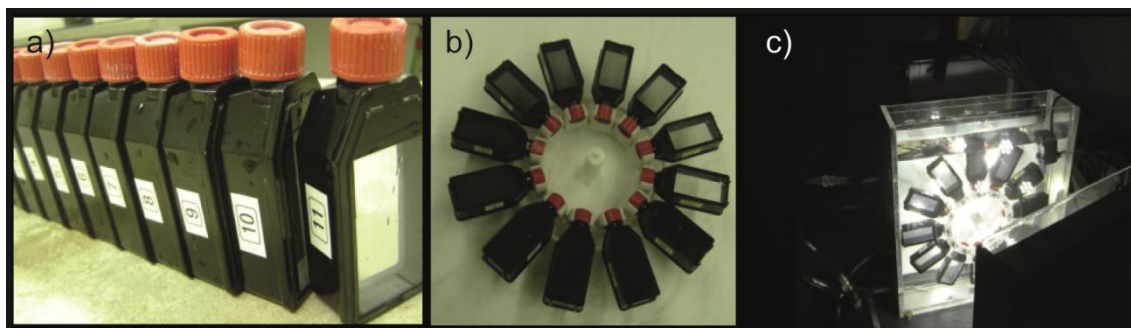
b = število pregledanih vidnih polj

c = volumen podvzorca (v mL)

d = faktor redčenja (največkrat 1)

### 3.2.5 P-E eksperiment

P-E eksperimente smo izvajali v ICES svetlobnem inkubatorju (HYDRO - BIOS Apparatebau), kjer se eksperimentalne posodice, napolnjene z vzorci morske vode, vrtijo na kolesu s hitrostjo približno 10 obratov  $\text{min}^{-1}$  (sl. 5). Temperaturo vode, ki je krožila skozi inkubator, smo ohranjali pri želeni (*in situ*) vrednosti s pomočjo termostata. Za svetlobni vir smo uporabili LED žarnice (Day light white lamps, Lamina Titan Series LED), katerih spektralna sestava je podobna dnevni svetlobi. Razpon jakosti PAR je bil od 0 to 1800  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Steklениčke z vzorčki so bile premazane z optičnim filmom različnih prepustnosti, s čimer je bil zagotovljen svetlobni gradient. Ena od stekleničk je bila neprosojna, zaradi upoštevanja morebitnega privzema izotopa v temi (kontrola). Jakost svetlobe v vsaki steklenički smo izmerili s sferičnim merilcem QLS-2101 (Biospherical Instruments). Za vsak eksperiment smo uporabili 12 posodic s 60 mL vzorca, ki smo jih inokulirali z radioaktivno označenim  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  (DHI) po metodi Steemanna Nielsena (Nielsen, 1952). Aktivnost dodanega  $^{14}\text{C}$  je bila med 148–185 kBq. Po 1,5 urni inkubaciji smo vzorce prefiltrirali skozi 25 mm Whatman GF/F filtre.



Slika 5: Eksperiment P-E: a) eksperimentalne posodice z različno prepustnimi stenami za svetlobo, b) vrtljivo kolo z 12 eksperimentalnimi posodicami, c) ICES svetlobni inkubator med eksperimentom v temni sobi

Figure 5: P-E experiment: a) experimental bottles, b) the wheel mounted with 12 experimental bottles, exhibiting a gradient in the wall transparency, c) ICES light incubator during the experiment in a dark room

Filtre smo nato zakisali z 250  $\mu\text{L}$  0,1 N HCl in pustili čez noč, da bi odstranili nevezan izotop. Naslednji dan smo vsakemu vzorcu dodali 10 mL scintilacijskega koktajla Ultima

Gold™ (PerkinElmer) in mu določili aktivnost v tekočinskem scintilatorju Tri-Carb 3100TR (PerkinElmer).

Vezavo ogljika, ki odraža stopnjo bruto fotosinteze, smo izračunali po enačbi, opisani v nadaljevanju (glej enačbo 11 (Gargas, 1975), brez korekcijskega faktorja za respiracijo), upoštevajoč 5 % preferenčno vezavo izotopa  $^{14}\text{C}$ , aktivnost dodanega izotopa  $^{14}\text{C}$  in celotno koncentracijo  $\text{CO}_2$  v vzorcu. Slednjo smo izračunali iz temperature, slanosti in pH (Strickland in Parsons, 1968).

Nato smo narisali  $P$ - $E$  krivuljo, ki predstavlja odnos fotosinteze vsakega podvzorca ( $P^B$ ) in jakosti svetlobe. Iz  $P$ - $E$  krivulje smo izpeljali fotosintetske parametre s pogosto uporabljenim nelinearnim regresijskim modelom (Platt *in sod.*, 1980):

$$P^B = P_s^B [1 - \exp(-\alpha^B E / P_s^B)] \exp(-\beta^B E / P_s^B) \quad \dots(9)$$

kjer je  $P^B$  stopnja fotosinteze posameznega podvzorca normalizirana na koncentracijo Chl  $a$ ,  $E$  jakost svetlobe v steklenički z istim podvzorcem,  $P_s^B$  maksimalna stopnja fotosinteze v odsotnosti fotoinhibicije,  $\alpha^B$  fotosintetska učinkovitost in  $\beta^B$  stopnja inhibicije.

Ker je bil parameter  $\beta^B$  v vseh primerih statistično enak 0, je bila izpeljana enačba enaka modelu Webb-a in sodelavcev (1974), podanem v enačbi (10),

$$P^B = P_{max}^B [1 - \exp(-\alpha^B E / P_{max}^B)] \quad \dots(10)$$

kjer je  $P_{max}^B$  maksimalna stopnja fotosinteze ali fotosintetska kapaciteta. Indeks svetlobnega zasičenja ( $E_k$ ) smo izračunali iz razmerja  $P_{max}^B / \alpha^B$ .

Prepričani smo, da je bila izbira zgoraj opisanega nelinearnega regresijskega modela za naše podatke upravičena, saj so bili koeficienti determinacije ( $R^2$ ) vedno visoki (v povprečju 0,94) in so bili reziduali vedno naključno razporejeni okoli ničle. Povprečna relativna standardna napaka za parameter  $P_{max}^B$  je bila 0,06, za  $\alpha^B$  pa 0,13.

### 3.2.6 *In situ* primarna produkcija

Meritve *in situ* primarne produkcije smo prav tako izvajali po metodi Steemanna Nielsena (1952), kjer smo vzorce inkubirali 4 ure v 75 mL polikarbonatnih stekleničkah (Nalgene™) na globinah 1, 5, 10, 15 in 21 m. Od vsakega vzorca določene globine smo inkubirali 2 podvzorca v svetlih stekleničkah in 1 podvzorec v temni steklenički (kontrola). Vsem vzorcem smo dodali 185 kBq NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>. Stekleničke z vzorci smo nato pritrdili na vrv, ki je imela na spodnjem koncu pritrjeno utež, na zgornjem koncu pa bojo, tako da so se med inkubacijo v vodnem stolpcu vzorci nahajali na tistih globinah, na katerih so bili predhodno zajeti. Po končani inkubaciji smo vzorce analizirali na isti način kot vzorce iz *P-E* eksperimentov (poglavje 3.2.5).

Urno vrednost primarne produkcije ( $P_Z$ ) za posamezno vzorčno globino smo izračunali z enačbo (Gargas, 1975):

$$P_Z = (A_1 \times [CO_2] \times 12 \times f_I \times f_R) / (A_2 \times t \times 1000) \quad \dots(11)$$

$A_1$  aktivnost vzorca (dpm<sub>(svetlega vzorca)</sub> – dpm<sub>(temnega vzorca)</sub>)

$A_2$  aktivnost dodanega izotopa

[CO<sub>2</sub>] koncentracija CO<sub>2</sub> v vzorcu (mM)

12 atomska masa ogljika

$f_I$  korekcijski faktor (1,05), ker je privzem <sup>14</sup>C za 5 % nižji kot privzem <sup>12</sup>C

$f_R$  korekcijski faktor za respiracijo (1,06), s predpostavko, da respiracija znaša 6 % optimalne fotosinteze

$t$  čas inkubacije (h)

1000 faktor za preračunavanje iz mg L<sup>-1</sup> v mg m<sup>-3</sup>

Dnevno primarno produkcijo smo izrazili kot integrirano vrednost vzdolž vodnega stolpca na površinsko enoto ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ) ob upoštevanju vpadne svetlobe tekom dneva, ki smo jo izrazili s svetlobnim faktorjem (SF):

$$SF = (E_{0(24h)} / E_{0(ink)}) \times t_{(ink)} \quad \dots(12)$$

kjer je  $E_{0(24h)}$  kumulativen PAR na površini v 24 urah dneva inkubacije,  $E_{0(ink)}$  kumulativen PAR na površini med inkubacijo in  $t_{(ink)}$  trajanje inkubacije v urah.

Najprej smo z linearno interpolacijo urnih vrednosti primarne produkcije za posamezne globine ( $P_Z$  v enačbi 11) preračunali v urne integrirane vrednosti na enoto površine ( $\text{m}^2$ )

$$\begin{aligned} INT PP h^{-1} = & ((P_{1m} + P_{5m})/2) \times (5 m - 1 m) + ((P_{5m} + P_{10m})/2) \times (10 m - 5 m) + \\ & ((P_{10m} + P_{15m})/2) \times (15 m - 10 m) + ((P_{15m} + P_{21m})/2) \times (21 m - 15 m) \quad \dots(13) \end{aligned}$$

kjer je  $P_{1m}$  enaka  $P_Z$  za globino 1 m, itd. Pri tem predpostavimo, da je med dvema zaporednima globinama sloj vode, znotraj katerega se PP ne spreminja in je enaka povprečju med obema vzorčevalnima globinama. Enako enačbo smo uporabili za izračun integriranih vrednosti klorofila *a* ( $\text{mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ ).

Da bi dobili dnevno integrirano primarno produkcijo ( $\text{INT PP dan}^{-1}$ ), smo integrirano urno vrednost ( $\text{INT PP h}^{-1}$ ) pomnožili s SF.

$$INT PP \text{ dan}^{-1} = INT PP h^{-1} \times SF \quad \dots(14)$$

### 3.2.7 Analiza relativne limitacije

Da bi analizirali limitirajoče dejavnike PP, smo uporabili pristop, ki so ga opisali Bouman in sodelavci (2010) in temelji na mehanicističnem pristopu ocenjevanja fitoplanktonske rasti (Keller, 1989). Tukaj primerjamo vrednost (npr. koncentracijo) okoljskega dejavnika (S) s prazno vrednostjo, kjer ta dejavnik postane limitirajoč. Za prazno vrednost vzamemo konstanto polovičnega nasičenja ( $K_s$ ) za proces rasti, ki pomeni tisto koncentracijo limitirajočega dejavnika, pri kateri je specifična hitrost rasti ( $\mu$ ) enaka polovici maksimalne specifične hitrosti rasti ( $\mu_m$ ). Po vzoru Monodovega modela za rast mikroorganizmov lahko zapišemo, da je

$$\mu(S) = \mu_m S / (K_s + S) \quad \dots(15)$$

kjer je  $\mu(S)$  hitrost rasti pri določeni vrednosti S in  $\mu_m S$  hitrost rasti pri optimalni vrednosti S. Če utežimo vrednost S s  $K_s$  in dobimo količino brez enote  $S^* = S/K_s$ , lahko zapišemo, da je

$$\mu(S^*) = \mu_m S^* / (1 + S^*) \quad \dots(16)$$

Odnos stopnje rasti in spremembe okoljskega dejavnika opišemo z gradientom  $\mu$  v odnosu do  $S^*$ :

$$d\mu / dS^* = \mu_m / (1 + S^*)^2 \quad \dots(17)$$

Ko imamo dva okoljska dejavnika,  $S^i$  in  $S^j$ , ki delujeta skupaj kot potencialna limitirajoča dejavnika rasti, je relativni pomen vsakega posebej enak

$$\xi_{(i,j)} = (\mu_m^i / \mu_m^j) [(1 + S^{*j}) / (1 + S^{*i})]^2 \quad \dots(18)$$

kjer je  $\mu_m^i$  hitrost rasti pri optimalni vrednosti dejavnika i ter  $\mu_m^j$  hitrost rasti pri optimalni vrednosti dejavnika j. Ob predpostavki, da je  $\mu_m^i = \mu_m^j$ , torej da obstaja samo ena in edina optimalna stopnja rasti, lahko zapišemo:

$$\xi_{(i,j)} = [(1 + S^{*j}) / (1 + S^{*i})]^2 \quad \dots(19)$$

Ko je  $\xi_{(i,j)} > 1$ , bo stopnja rasti bolj občutljiva na spremembe v  $S_i$  kot v  $S_j$ .

Konstanta polovičnega nasičenja ( $K_s$ ) za nutrienete je povzeta po literaturi (Chapra, 1997), kjer so  $K_{\text{nitrat}} = 0,7 \mu\text{M}$ ,  $K_{\text{fosfat}} = 0,1 \mu\text{M}$  in  $K_{\text{silikat}} = 1,8 \mu\text{M}$ .  $K_{\text{fosfat}}$  smo znižali na  $0,05 \mu\text{M}$  zaradi zelo nizkih tipičnih koncentracij v Tržaškem zalivu, saj je dolgoletno povprečje koncentracije  $\text{PO}_4^{3-}$   $0,06 \mu\text{M}$  (Mozetič *in sod.*, 2012). Tako smo se odločili tudi na podlagi študije Keller *in sod.* (1989), kjer so za različna okolja v gradientu trofičnosti od oligotrofnega do eutrofnega uporabili vrednosti za  $K_{\text{nitrat}}$  od  $0,2$  do  $0,8 \mu\text{M}$ .

Za konstanto nasičenja za svetlobo se praviloma uporabi razmerje  $E_{\text{UML}}/E_k$ , ki je indikator svetlobne limitacije. Vendar, kot bomo kasneje pokazali v raziskavi  $P$ - $E$  parametrov (poglavje 4.3.3), je v našem okolju bolj primerno vzeti razmerje  $E_z/E_k$ , ker je vodni stolp večinoma razslojen oziroma je zgornji premešan sloj zelo plitev. Ker pa parametra  $E_k$  nismo določali vsakokrat, ko smo merili *in situ* PP, smo razmerje  $E_z/E_k$  izpeljali iz zveze med optično globino in razmerja  $E_z/E_k$  iz raziskav o  $P$ - $E$  parametrih (sl. 15). Ta zveza razloži skoraj polovico variabilnosti količine  $E_z/E_k$ .

### 3.2.8 Modeliranje primarne produkcije

Na kratko bomo opisali uporabljen model, ki je sicer podrobno opisan v članku Platt-a in sodelavcev (1990).

Za vsako globino  $z$  (pozitivna navzdol) in vsak časovni interval  $t$  lahko zapišemo, da je odvisnost produktivnosti ( $P_{z,t}^B$ ) od jakosti svetlobe enaka:

$$P_{(z,t)}^B = f(E_{(z,t)}) \quad \dots(20)$$

kjer je funkcija  $f$  znana iz eksperimenta  $P$ - $E$ . V odsotnosti fotoinhibicije to funkcijo opišeta le dva parametra:  $P_{\text{max}}^B$  in  $\alpha^B$ .

Dnevno primarno produkcijo vodnega stolpca označimo kot  $P_{Z,T}$ . Izračun nam poda naslednja dvojna integralna enačba, kjer integriramo do poljubne globine (npr. dno evfotske cone) ter v poljubnem času (npr. od sončnega vzhoda do sončnega zahoda):

$$P_{Z,T} = \iint P_{(z,t)} dz dt \quad \dots(21)$$

kjer  $P_{(z,t)}$  izračunamo z naslednjo enačbo:



$$P_{(z,t)} = B P_{max}^B (1 - \exp(-\alpha^B E_{0t} \exp(-K_d z)) / P_{max}^B) \quad \dots(22)$$

kjer je  $B$  koncentracija Chl  $a$ ,  $E_{0t}$  vpadna svetloba za čas  $t$  (čas po sončnem vzhodu) in  $K_d$  koeficient pojemanja svetlobe vzdolž vodnega stolpca. Če bi bila biomasa enakomerno razporejena po vodnem stolpcu, bi lahko v enem koraku izračunali integrirano PP. V našem večinoma razslojenem vodnem stolpu je biomasa neenakomerno razporejena, zato smo predpostavili 5 vodnih slojev, skladno z našimi 5 vzorčevalnimi globinam. Predpostavimo tudi, da se znotraj teh slojev biomasa ne spreminja. Tako za vsako globino in za željen čas izračunamo neto primarno produkcijo po formuli 22.

Za datume  $P-E$  eksperimentov, ko smo vzorčili na globini 5 in 15 m, smo za prva dva sloja (1 in 5 m) vzeli  $P-E$  parametre z globine 5 m, za spodnje tri sloje (10, 15 in 21 m) pa  $P-E$  parametre z globine 15 m. Ko pa smo vzorčili na globini 1 in 15 m, smo  $P-E$  parametre s površine vzeli le za prvi vodni sloj, za spodnje štiri sloje (5, 10, 15 in 21 m) pa  $P-E$  parametre z globine 15 m. Med izračunanimi vrednostmi za posamezne globine smo potem izvedli linearno interpolacijo (enačba 13), da smo dobili integrirane vrednosti vzdolž vodnega stolpca ( $m^{-2}$ ).

Za računanje dnevne integrirane PP smo morali upoštevati še dolžino dneva in potek sončnega obsevanja tekom dneva.  $E_{0t}$  smo izračunali iz vpadne svetlobe ob lokalnem poldnevu ( $E_{0m}$ ), iz sinusoidnega pojemanja svetlobe čez dan in dolžine dneva  $D$  kot:

$$E_{0t} = E_{0m} \sin(\pi t/D) \quad \dots(23)$$

Če to vstavimo v enačbo 22 lahko za diskretne vrednosti  $t$  in  $z$  izračunamo  $P_{(z,t)}$  kot:

$$P_{(z,t)} = B P_{max}^B (1 - \exp(-(\alpha^B E_{0m} \sin(\pi t/D) \exp(-K_d z)) / P_{max}^B)) \quad \dots(24)$$

Nato smo med vrednostmi za vsake pol ure izvedli linearno interpolacijo po že opisani formuli (enačba 13), da smo dobili oceno dnevne PP.

### 3.2.9 Statistične analize

Za vsako spremenljivko smo izračunali koeficient variacije (CV) in Pearsonov koeficient korelacije ( $r$ ) za pare spremenljivk. Statistično značilnost za  $r$  smo testirali s  $t$ -testom za korelacijo za dva vzorca. Statistično značilne razlike v  $P-E$  parametrih med različnimi globinami in med obdobji premešanega ter razslojenega vodnega stolpca smo testirali s  $t$ -testom, s predpostavko o neenakih variancah med vzorcema. Statistično značilne razlike v združbi fitoplanktona med vzorčevalnimi globinami (površina in 15 m) in med sezonami (zima: januar, februar, marec; pomlad: april, maj, junij; poletje: julij, avgust, september; jesen: oktober, november, december) smo testirali z analizo podobnosti (dvosmerni ANOSIM, (Clarke in Warwick, 2001)). Analiza je temeljila na Bray - Curtis-ovi matrici podobnosti, ki je bila narejena s programom PRIMER 6 (PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK). Da bi raziskali zvezo med vzorčevalnimi datumi, sestavo fitoplanktonske združbe in okoljskimi dejavniki (temperatura, slanost, gostotni gradient vodnega stolpca in koncentracija hranil), smo uporabili redundantno analizo (RDA). Okoljske parametre smo predhodno standardizirali, da smo zagotovili homogenost dimenzij. Pred izvedbo analize podobnosti fitoplanktonske združbe smo podatke o abundanci transformirali s četrtim korenem, s čimer smo zmanjšali vpliv izjemno abundantnih vrst.

Statistične analize smo izvedli s programskima paketoma OriginPro 8 (OriginLab Corporation) in R version 2.15.0 (R development core team, 2011). Predhodno smo z Kolmogorov - Smirnov in Shapiro - Wilk testom preverili normalnost porazdelitve za vsak parameter. V primeru kršitve normalnosti smo podatke transformirali z logaritamskimi transformacijami. Če ni navedeno drugače, smo za vse statistične analize za mejo statistične značilnosti izbrali  $p < 0,05$ .

## 4 REZULTATI

Osrednji del rezultatov doktorske disertacije predstavljajo fotosintetski parametri (poglavje 4.3), meritve primarne produkcije (poglavje 4.4) ter produkcijski modeli (poglavje 4.5). Predstavljamo pa tudi podporne abiotske dejavnike – meteorološke in hidrografske (poglavje 4.1) ter oceanografske (poglavje 4.2), ki vplivajo na fitoplanktonsko združbo in njene ekofiziološke značilnosti. Opis variabilnosti abiotskih dejavnikov v celotnem raziskovalnem obdobju 2009–2011 omogoča vpogled v značilne sezonske in medletne situacije v pelagialu obalnega morja.

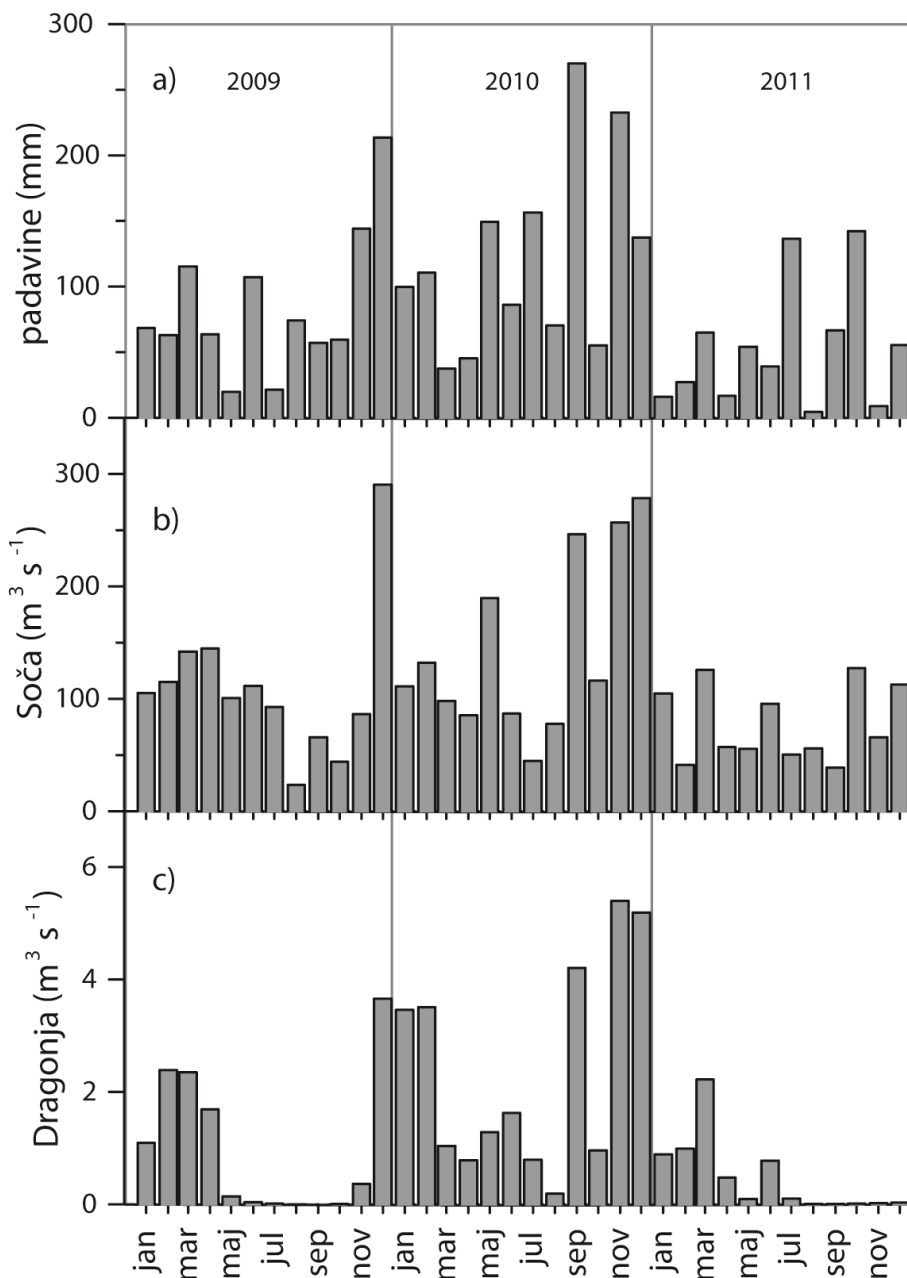
### 4.1 METEOROLOŠKE IN HIDROGRAFSKE ZNAČILNOSTI OBMOČJA

Viški mesečnih kumulativnih padavin (sl. 6a) so bili zabeleženi v jesenskem obdobju vseh let (november in december 2009 (144 in 214 mm), september in november 2010 (270 in 232 mm) ter oktober 2011 (142 mm)). Bolj deževni meseci so bili tudi marec in junij 2009, januar, februar, maj in julij 2010, in pa julij ter oktober 2011. Kumulativno je bilo v letu 2011 neprimerno manj padavin kot v prejšnjih dveh letih (2009: 1007 mm, 2010: 1450 mm in 2011: 632 mm).

Povprečni mesečni pretoki reke Soče (sl. 6b) kažejo večje sladkovodne vnose v letu 2010 (letno povprečje  $144 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) v primerjavi z letom 2009 (letno povprečje  $111 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) in razmeroma sušnim letom 2011 (letno povprečje  $78 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Medtem ko v letu 2011 mesečni pretoki nikoli niso presegli  $150 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , se je to v letu 2009 zgodilo enkrat, v letu 2010 pa kar štirikrat. Jesenski viški povprečnih mesečnih pretokov so bili v letih 2009 in 2010 zabeleženi decembra (2009:  $291 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , 2010:  $279 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), v letu 2011 pa oktobra ( $128 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Spomladanski višek je v letu 2009 nastopil aprila ( $145 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), v letu 2010 maja ( $190 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), v letu 2011 pa marca ( $125 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).

Zaradi bližine ustja reke Dragonje naši vzorčevalni postaji, smo v analizo hidrografskih značilnosti vključili tudi pretoke te reke (sl. 6c), čeprav so v primerjavi z reko Sočo približno 100-krat manjši in tako količinsko manj pomembni. Sezonski viški mesečnih pretokov so bili razporejeni podobno kot viški reke Soče. Razen leta 2011 so bili pretoki povišani v jesenskem obdobju (december 2009:  $3,7 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , november 2010:  $5,4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).

Opazen je bil tudi zgodnje spomladanski višek v marcu (2009:  $2,4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , 2011:  $2,2 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), z izjemo leta 2010, ko je bil višek prej in sicer v obdobju januar–februar ( $3,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).



Slika 6: Meteorološki in hidrografski podatki v obdobju 2009–2011: a) mesečna kumulativna količina padavin na meteorološki postaji Letališče Portorož, b) povprečni mesečni pretoki reke Soče in c) povprečni mesečni pretoki reke Dragonje

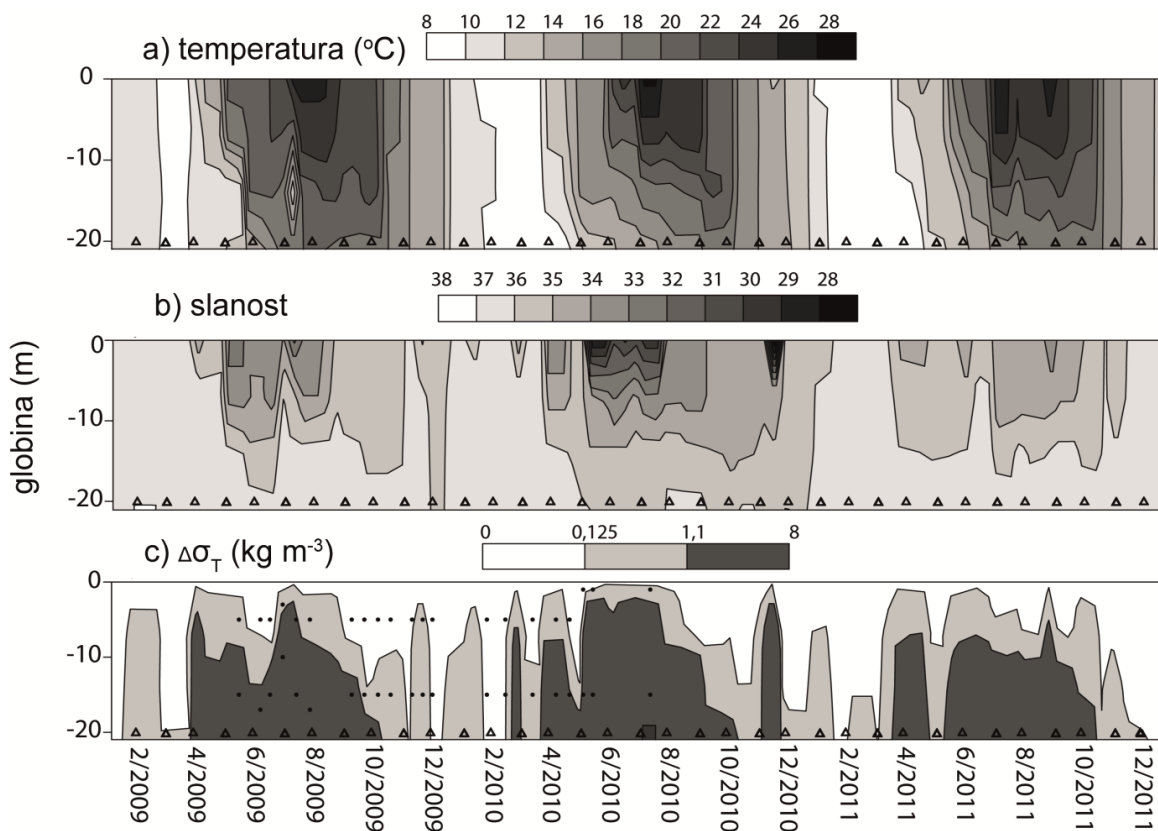
Figure 6: Meteorological and hydrographical data from the period 2009–2011: a) monthly cumulative precipitation at meteorological station Letališče Portorož, b) average monthly flow of river Soča and c) average monthly flow of river Dragonja

## 4.2 FIZIKALNO-KEMIČNE LASTNOSTI MORSKE VODE

### 4.2.1 Temperatura, slanost in stabilnost vodnega stolpca

Vsa tri obravnavana leta izkazujejo značilno sezonsko dinamiko fizikalno-kemičnih parametrov s temperaturnim viškom poleti in slanostnim viškom pozimi (sl. 7a, 7b). Temperatura je bila od 8,6 °C (januar 2009) do 28,5 °C (julij 2010), slanost pa od 28,1 (november 2010) do 38,0 (februar 2009). Za pomladansko obdobje (april–maj) vseh treh let je bila značilna nizka slanost na površini, kar se delno ujema s povečanim pretokom Soče in/ali močnejšimi padavinami v istem obdobju (sl. 6a–c). V letu 2010 je bil očiten tudi jesenski slanostni nižek v novembru 2010, ki je sledil daljšemu obdobju obilnejših padavin in povečanih pretokov obeh rek od septembra 2010 dalje (sl. 6a–c). V poletnih mesecih vseh treh let je bila nizka slanost (35–36) izmerjena tudi na globini 10 m. Najizraziteje je bilo to v letu 2010, ko je sloj vode še nižje slanosti (34) in debeline približno 8 m vztrajal na površini razslojenega vodnega stolpca od maja pa vse do začetka avgusta.

Glede na globino premešanega zgornjega sloja bi lahko sklepali, da je bil vodni stolpec razslojen od aprila do oktobra, v preostalem obdobju pa bolj homogen (sl. 7c). Izjema je bilo leto 2010, ko je nizka površinska slanost v marcu in novembru povzročila kratkotrajno slanostno stratifikacijo. Največji slanostni in temperaturni gradienti v letu 2010 so narekovali tudi najplitvejši premešan zgornji sloj. Po strožjem kriteriju  $Z_{UML}$  ( $\Delta\sigma_T = 0,125 \text{ kg m}^{-3}$ ) je bil vodni stolpec popolnoma premešan le v redkih primerih in sicer januarja, marca in decembra 2009, februarja in decembra 2010 ter januarja, februarja in decembra 2011. V letih 2009 in 2011 je bil vodni stolpec razslojen tako zaradi razlik v slanosti kot v temperaturi, v letu 2010 pa je stratifikacijo narekovala predvsem slanost (linearna regresija med  $c$  in površinsko slanostjo  $R^2 = 0,81$ ).



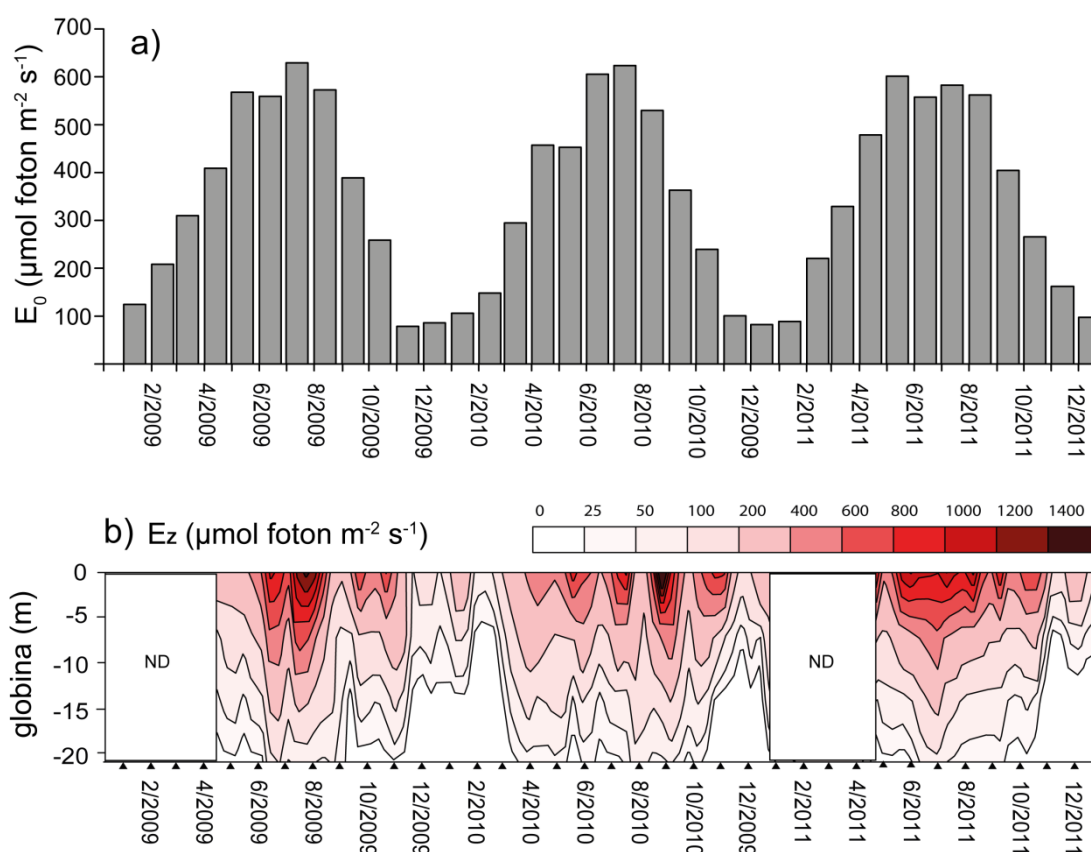
Slika 7: Dinamika fizikalno-kemičnih parametrov vodnega stolpca v obdobju 2009–2011:

a) temperatura, b) slanost in c) razlika v gostoti  $\Delta\sigma_T$ , ki nakazuje globino premešanega zgornjega sloja ( $Z_{UML}$ ).  $Z_{UML}$  je prikazana z dvema kriterijema, s kriterijem, ki se uporablja v Tržaškem zalivu ( $1,1 \text{ kg m}^{-3}$ ) in pa s kriterijem, ki se uporablja na odprtem oceanu ( $0,125 \text{ kg m}^{-3}$ ). Ko zgornji premešan vodni sloj seže do dna, je vodni stolpec premešan. Pike označujejo datume in vzorčevalne globine  $P-E$  eksperimentov. Barvna skala ni linearna.

Figure 7: Physical-chemical properties of the water column from the period 2009–2011: a) temperature, b) salinity and c) density difference ( $\Delta\sigma_T$ ) showing the depth of the upper mixed layer ( $Z_{UML}$ ).  $Z_{UML}$  is shown with two criteria, the criterion used in the Gulf of Trieste ( $1.1 \text{ kg m}^{-3}$ ) and the criterion used in the open ocean ( $0.125 \text{ kg m}^{-3}$ ). The water column is mixed when the  $Z_{UML}$  reaches the bottom. The points represent the dates and sample depths of  $P-E$  experiments. Note the nonlinear grey scale.

#### 4.2.2 Svetlobne razmere

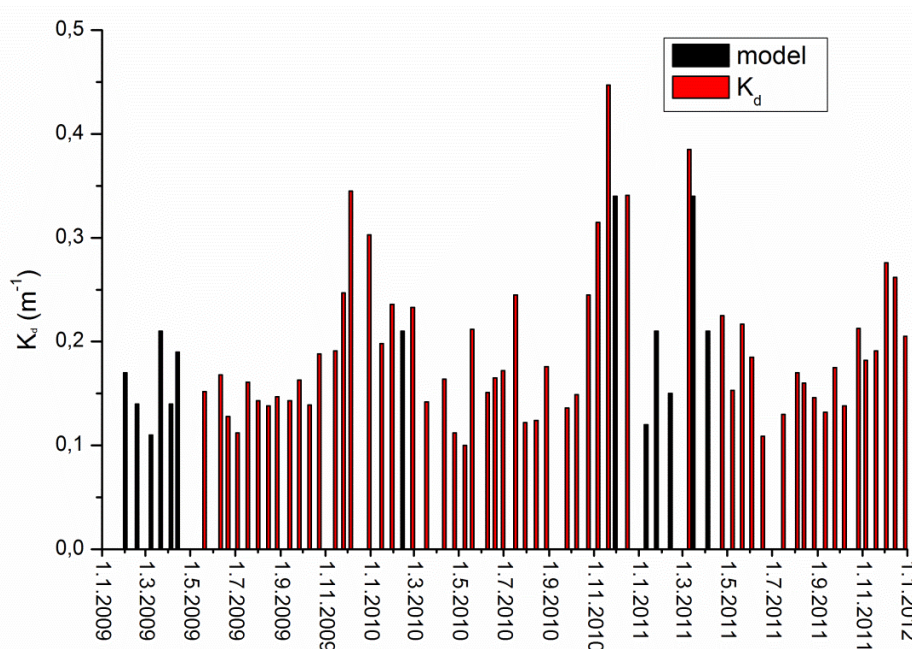
Sončno obsevanje ima značilen sezonski potek s poletnim viškom (sl. 8a). Mesečna povprečja kažejo zelo podobne vrednosti med vsemi tremi leti, le da je bil najbolj sončen mesec v letih 2009 in 2010 julij, v letu 2011 pa mesec maj.



Slika 8: Jakost svetlobe: a) povprečne mesečne vrednosti vpadne svetlobe ( $E_0$ ) na meteorološki postaji Letališče Portorož v obdobju 2009–2011, b) profil  $E_z$  vzdolž vodnega stolpca v času vzorčenja. Kjer ni bilo podatkov, je označeno ND. Barvna skala ni linearna.

Figure 8: Light intensity: a) monthly averages of incident light ( $E_0$ ) at meteorological station Letališče Portorož from the period 2009–2011 and b) profile of  $E_z$  along the water column at the time of the sampling. ND – periods of missing data. Note the nonlinear colour scale.

Podvodni profil jakosti svetlobe (sl. 8b) prikazuje hitro pojecanje svetlobe vzdolž vodnega stolpca, kjer se jakost svetlobe zmanjša za polovico že v prvih petih metrih. Jakosti svetlobe v vodnem stolpcu odražajo potek sončnega obsevanja s poletnim viškom. Opazni pa so tudi dnevi, kjer je bilo svetlobe manj, zaradi trenutnih meteoroloških razmer (oblačnosti).



Slika 9: Vrednosti koeficienta pojemanja svetlobe ( $K_d$ ) v obdobju 2009–2011. Kjer podatkov ni bilo na razpolago, smo vrednosti izpeljali iz globine Secchi plošče (model, enačba 2)

Figure 9: Values of the light attenuation coefficient ( $K_d$ ) from the period 2009–2011. In case of missing data, we derived the values from the Secchi depth (model, equation 2)

Koeficient pojemanja svetlobe je bil med  $0,100$  in  $0,447 \text{ m}^{-1}$ , kjer je bilo 75 % vrednosti  $< 0,220 \text{ m}^{-1}$ . Visoke vrednosti  $K_d$  so bile značilne za obdobja november–december v vseh letih, najverjetneje zaradi visokih koncentracij fitoplanktonske biomase (sliki 11, 16). Visoke vrednosti smo občasno opazili tudi v obdobju od februarja do maja vsako leto, pogosto sočasno z nizkim slanostmi na površini (sl. 7b).

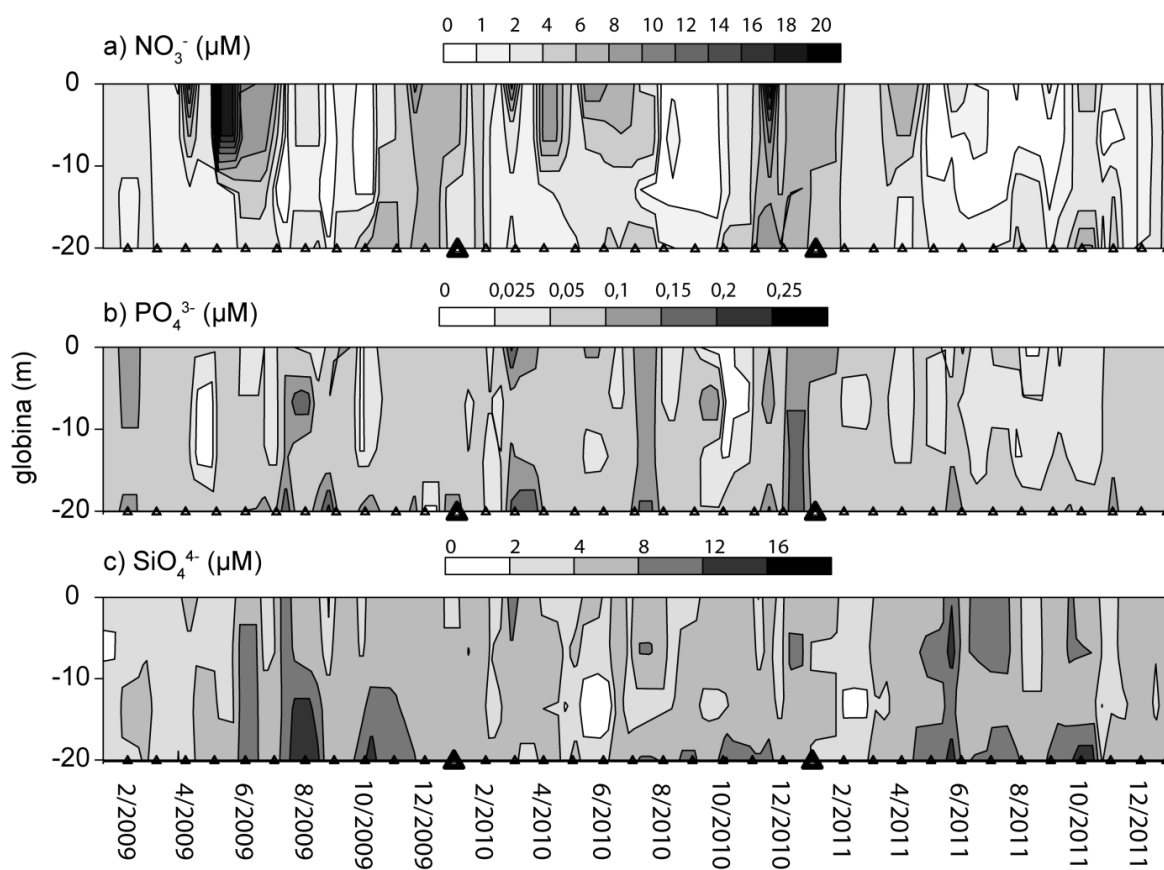


#### 4.2.3 Dinamika hranilnih snovi

Visoke koncentracije nitrata ( $>5 \mu\text{M}$ ) smo izmerili tako v površinskem sloju, kot tudi vzdolž celega vodnega stolpca, vendar v različnih obdobjih (sl. 10a). Površinski viški so bili značilni za spomladansko obdobje (april–maj 2009, april–junij 2010, april in junij 2011), v poznojesenskem obdobju (november–december 2009, november 2010–januar 2011, oktober in december 2011) pa smo visoke koncentracije izmerili na vseh vzorčevalnih globinah. V letu 2011 so bili ti viški mnogo nižji kot v letih 2009 in 2010. Viški nitrata so se običajno ujemali z obdobji povečanih sladkovodnih vnosov in nizkih slanosti. Jesenska obogatitev z nitratom, izrazita v letih 2009 in 2010, je bila v letu 2011 mnogo manjša, najverjetneje zaradi izjemno majhnih sladkovodnih vnosov v tem obdobju, tako rečnih kot padavinskih (sl. 6). Za poletne mesece so bile značilne nizke koncentracije nitrata ( $< 5 \mu\text{M}$ ).

Koncentracije fosfata so bile od  $0,01 \mu\text{M}$  (meja detekcije) do  $0,22 \mu\text{M}$ , vendar je bila večina vrednosti v celotnem vzorčevalnem obdobju manjših od  $0,1 \mu\text{M}$  (sl. 10b). V nasprotju z nitratom so bili viški koncentracij fosfata v globljih slojih in ne na površini. Višje koncentracije vzdolž celega vodnega stolpca smo opazili februarja in julija 2009 ter marca in julija 2010. V letu 2011 so bile koncentracije fosfata, podobno kot nitrata, zelo nizke čez vse leto.

Koncentracije silikata so bile od  $0,55 \mu\text{M}$  do  $14,69 \mu\text{M}$ . Večina vrednosti ( $> 95\%$ ) je bila nad  $2 \mu\text{M}$  (sl. 10c), ki naj bi bila tista koncentracija, ki bi lahko bila potencialno omejujoča za fitoplanktonsko rast (Egge in Aksnes, 1992; Chapra, 1997). V splošnem smo največje koncentracije silikata opazili v sloju pod termoklino v poletnih mesecih vseh let, za pomladne mesece leta 2009 in 2010 pa so bile značilne visoke koncentracije vzdolž celega vodnega stolpca.



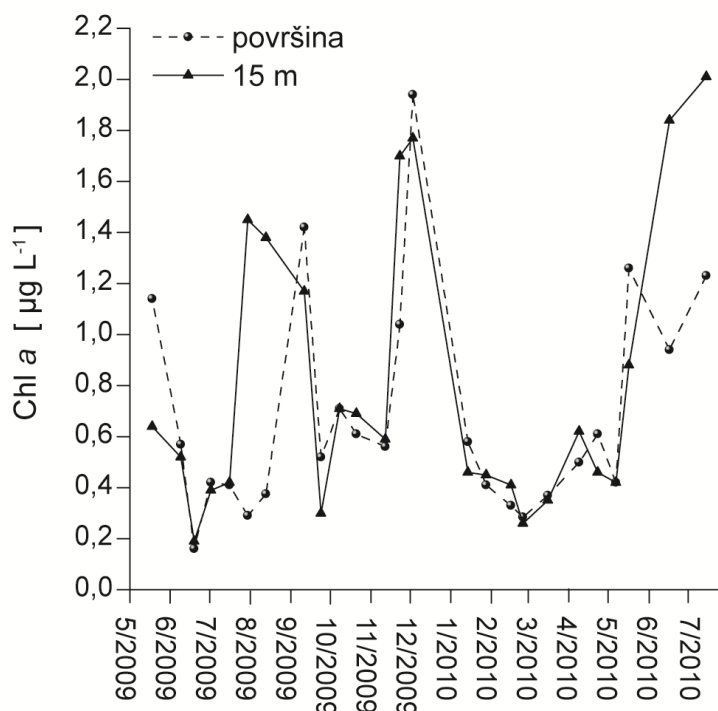
Slika 10: Koncentracije hranilnih snovi v morju v letih 2009–2011: a) nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ), b) fosfat ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) in c) silikat ( $\text{SiO}_4^{4-}$ )

Figure 10: Concentrations of nutrients in the seawater from the period 2009–2011: a) nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ), b) phosphate ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) and c) silicate ( $\text{SiO}_4^{4-}$ )

### 4.3 FOTOSINTETSKI (*P-E*) PARAMETRI FITOPLANKTONA

#### 4.3.1 Značilnosti fitoplanktonske združbe v času *P-E* eksperimentov

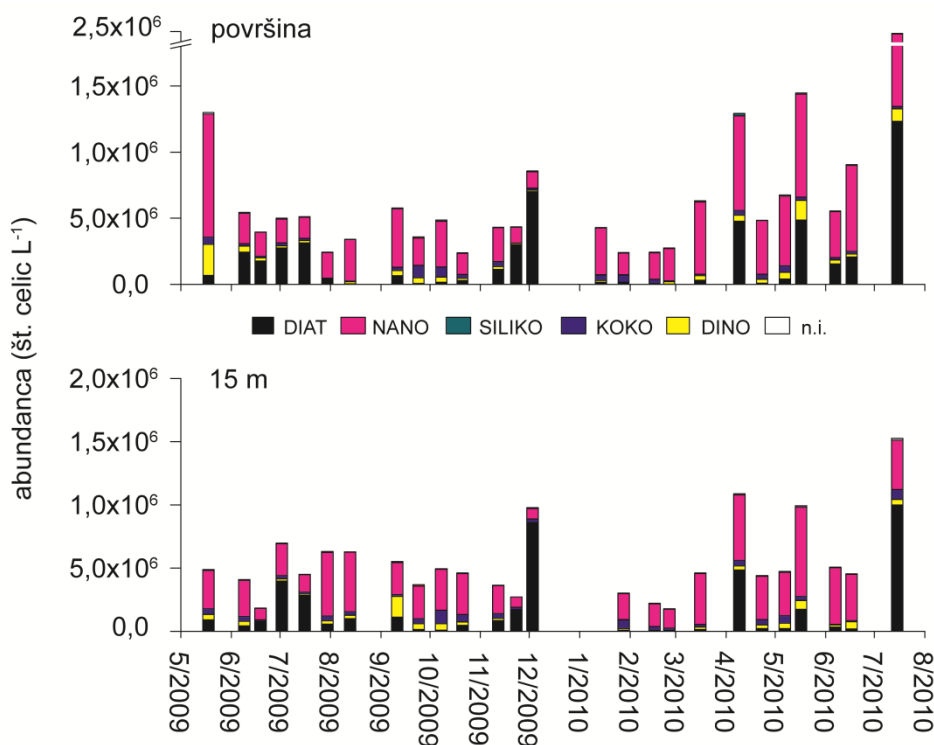
Koncentracije Chl *a*, ki služijo za oceno fitoplanktonske biomase, so bile v času izvajanja *P-E* eksperimentov (maj 2009–julij 2010) od 0,16  $\mu\text{g L}^{-1}$  do 2,01  $\mu\text{g L}^{-1}$  (sl. 11). V tem obdobju je bil najbolj izrazit poznojesenski višek (november–december 2009) z vrednostmi od 1,04  $\mu\text{g L}^{-1}$  do 1,94  $\mu\text{g L}^{-1}$ . V obeh letih je bil opazen tudi pomladanski višek v površinskem sloju (maj 2009 in 2010) z vrednostmi nad 1,10  $\mu\text{g L}^{-1}$ . Za obdobje od avgusta do septembra 2009 je bila značilna visoka koncentracija Chl *a* na globini 15 m (1,17  $\mu\text{g L}^{-1}$  do 1,45  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), ne pa tudi na površini. Šele septembra 2009 je bila opažena visoka koncentracija na obeh vzorčevalnih globinah. Najvišjo koncentracijo na površini smo namerili v začetku decembra 2009 (1,94  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), medtem ko je bila najvišja koncentracija na globini 15 m izmerjena julija 2010 (2,01  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) pod piknoklino.



Slika 11: Koncentracija Chl *a* na dveh globinah v času izvajanja *P-E* eksperimentov

Figure 11: Chl *a* concentration at two depths from the period, when *P-E* experiments were performed

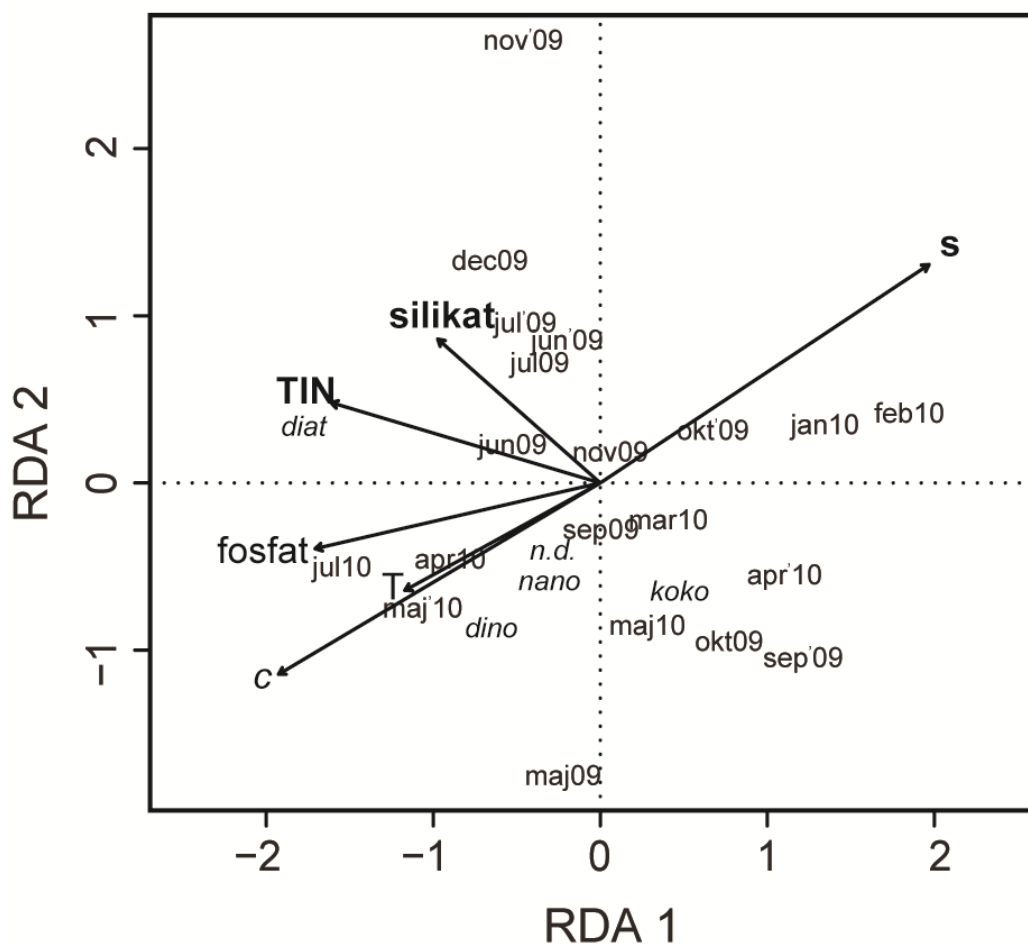
Viški celotne abundance fitoplanktona so se ujemali z viški biomase pozno jeseni 2009 in poleti 2010. Sredi julija 2010 smo v površinskem sloju zabeležili tudi največjo abundanco fitoplanktona nasploh ( $2,6 \times 10^6$  celic  $L^{-1}$ ) (sl. 12). Poznojesenski višek biomase je bil posledica diatomejskega cvetenja (*Asterionellopsis glacialis*, *Guinardia striata*, *Chaetoceros* spp.), ob poletnem višku pa se je povečalo zlasti število nanoflagelatov in nekaterih diatomej (*Pseudo-nitzschia* cf. *calliantha*, *Proboscia alata* ter majhne vrste iz rodu *Chaetoceros*). V pomladnih mesecih obeh let (april–maj) pa so bili nanoflagelati prevladujoča skupina, zlasti v površinskem sloju ( $9,3 \times 10^5$  celic  $L^{-1}$ ). V istem obdobju so bili v površinskem sloju razmeroma številčni ( $1,5$ – $2,4 \times 10^5$  celic  $L^{-1}$ ) tudi dinoflagelati (*Prorocentrum minimum*, *Heterocapsa* sp.).



Slika 12: Abundanca glavnih skupin fitoplanktona na dveh globinah vodnega stolpa v času izvajanja *P-E* eksperimentov. Skupine fitoplanktona so označene z naslednjimi okrajšavami: diat – diatomeje, nano – nanoflagelati, siliko – silikoflagelati, koko – kokolitoforidi, dino – dinoflagelati in n.i. – ni določeno.

Figure 12: Abundance of phytoplankton groups at two sampling depths in the period of the *P-E* experiments. Phytoplankton functional groups are abbreviated as follows: diat – diatoms, nano – nanoflagellates, siliko – silicoflagellates, koko – coccolithophorids, dino – dinoflagellates and n.i. – unidentified algae

Veliko časovno variabilnost fitoplanktonske združbe, v nasprotju z mnogo manjšim prostorskim odstopanjem (med globinama), smo potrdili z dvosmerno analizo ANOSIM. Ta ni pokazala statistično značilnih razlik v združbi med obema globinama ( $R = 0,063$ ,  $p = 0,86$ ), medtem ko so bile razlike med sezonami statistično značilne ( $R = 0,310$ ,  $p = 0,001$ ) (za definicijo sezon glej poglavje 3.2.9). Te sezonske razlike smo želeli povezati z vplivi okoljskih dejavnikov, zato smo naredili še RDA analizo. Statistično značilne korelacije med določenimi okoljskimi parametri in fitoplanktonom smo, navkljub rezultatom analize ANOSIM, opazili le v površinskem sloju (sl. 13). RDA analiza je pokazala, da so 60,5 % variance znotraj taksonomskih skupin fitoplanktona razložili okoljskih parametri, kjer sta prvi dve RDA osi razložili kar 57,8 % variabilnosti ( $p = 0,005$ ). Med vsemi okoljskimi dejavniki je TIN (skupni anorganski dušik) izkazal najznačilnejšo korelacijo ( $p = 0,02$ ), sledila sta silikat ( $p = 0,075$ ) in slanost ( $p = 0,078$ ). Diatomeje so najbolj korelirale s koncentracijami TIN, in malo manj s koncentracijami silikata. Površinska slanost je najbolj korelirala (negativno) z abundanco dinoflagelatov. Na RDA sliki so nanoflagelati, kot prevladujoča skupina fitoplanktona, zaradi spomladanskih in poletnih viškov postavljeni na stran razslojenega poletnega obdobja, vendar bližje izhodišču.



Slika 13: RDA analiza korelacije fitoplanktonske združbe in okoljskih parametrov v površinskem sloju. Prikazani sta prvi dve osi z lastnimi vrednostmi 2,37 in 1,05, ki skupaj razložita 57,8 % vse variabilnosti v združbi fitoplanktona. Datumi vzorčenja so prikazani s kraticami (npr. jan, feb, itd.); kjer sta bili dve vzorčeni v istem mesecu, je drugo označeno z ('). Skupine fitoplanktona so označene z naslednjimi okrajšavami: diat – diatomeje, dino – dinoflagelati, nano – nanoflagelati, koko – kokolitoforidi in n.d. – ni določeno. Okoljski parametri (TIN,  $\text{PO}_4^{3-}$  – fosfat,  $\text{SiO}_4^{4-}$  – silikat, s, T in c) so označeni s puščicami. Statistično značilni parametri ( $p < 0,08$ ) so odebeljeni.

Figure 13: RDA correlation triplot between phytoplankton functional groups and environmental parameters in the surface layer. The two first axes of canonical ordination are shown with eigenvalues 2.37 and 1.05, respectively, cumulatively representing 57.8 % of the total variability in phytoplankton composition. Sampling dates are indicated by abbreviated months (jan, feb, etc.); when there were two samplings in the same month, the second one is marked with ('). Phytoplankton functional groups are abbreviated as: diat – diatoms, dino – dinoflagellates, nano – nanoflagellates, koko – coccolithophorids and n.d. – unidentified algae. Environmental parameters (TIN,  $\text{PO}_4^{3-}$  – fosfat,  $\text{SiO}_4^{4-}$  – silikat, s, T and c) are shown with arrows. Significant parameters ( $p < 0.08$ ) are in bold typeface.

#### 4.3.2 Rezultati *P-E* eksperimentov: velikostni razpon fotosintetskih parametrov

Rezultati vseh *P-E* eksperimentov s spremljajočimi optičnimi parametri, so prikazani v preglednici 2.

Med vsemi *P-E* parametri je imel  $\alpha^B$  največji razpon. Vrednosti  $\alpha^B$  so bile 0,002–0,025 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )<sup>-1</sup>. Najnižje vrednosti smo določili v površinskem sloju pozno pomladi leta 2010, sočasno z najmanjšimi optičnimi globinami. Visoke vrednosti so bile značilne za globinske vzorce, še posebej v zimskem času. Vrednosti  $P_{\text{max}}^B$  bile 0,60–4,73 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Pogosto je bil  $P_{\text{max}}^B$  višji v površinskem vzorcu kot na 15 m, vendar pa sta bili dve najvišji vrednosti izmerjeni nad in pod piknoklino na isti dan (19.6.2009). Tistega dne je visoka jakost svetlobe sovpadla z majhnim  $K_d$ , kar je dopuščalo neobičajno visoke jakosti svetlobe tudi na globini 15 m. Takrat je bila za združbo fitoplanktona značilna najnižja biomasa v celotnem vzorčevalnem obdobju (0,16  $\mu\text{g L}^{-1}$  in 0,19  $\mu\text{g L}^{-1}$  na 5 in 15 m), nizka abundanca ter prevladovanje nanoflagelatov (48 %) in malih diatomej (43 %).

Vrednosti  $E_k$  so bile 63–597  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Nizke vrednosti so bile značilne za globinske vzorce, visoke pa za površinske. Najvišje vrednosti smo določili poleti v obeh letih v površinskem sloju močno razslojenega vodnega stolpca. Glede na izračunane koeficiente variabilnosti je bil med *P-E* parametri najbolj variabilen parameter  $E_k$  (CV = 52 %), nato  $\alpha^B$  (CV = 47 %) in najmanj  $P_{\text{max}}^B$  (CV = 39 %).

Preglednica 2: Rezultati *P-E* eksperimentov, pripadajoče optične lastnosti vodnega stolpca v času vzorčenja in gostotni gradient (*c*). Za obdobje premešanega vodnega stolpca ( $c < 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ ) je prikazan tudi  $E_{ML}$ . Ti datumi so poudarjeni s sivo barvo in ustrezajo skupini PS (opisana kasneje v besedilu).

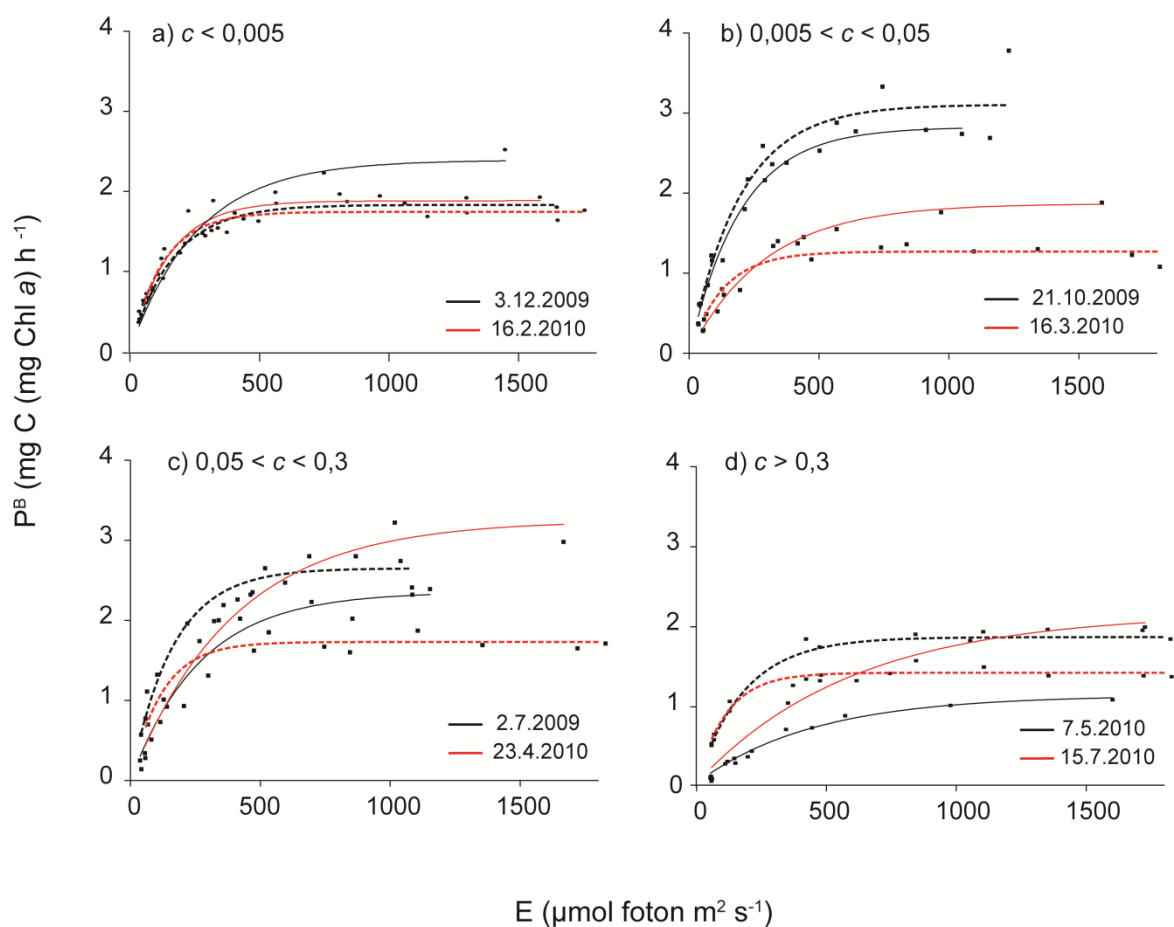
Table 2: Results of *P-E* experiments with corresponding optical properties at the time of sampling and the bulk density gradient (*c*). For the period of a mixed water column ( $c < 0.05 \text{ kg m}^{-4}$ ) the  $E_{ML}$  is shown. These samplings are highlighted in grey and correspond to PS group, addressed further on in the text.

Datum	z	$\alpha^B$	$P_{max}^B$	$E_k$	$K_d$	$\zeta$	$E_Z$	c	$E_{ML}$	$Z_{EU}$
18.5.2009	5	0,012	3,24	279	0,153	0,77	174	0,232		dno
18.5.2009	15	0,020	1,95	99		2,30	35			
9.6.2009	5	0,006	3,27	545	0,169	0,85	359	0,164		dno
9.6.2009	17	0,005	1,18	237		2,87	40			
19.6.2009	5	0,016	4,73	305	0,128	0,64	590	0,127		dno
19.6.2009	15	0,022	4,60	214		1,92	164			
2.7.2009	3	0,009	2,36	270	0,112	0,34	306	0,131		dno
2.7.2009	10	0,016	2,66	163		1,12	151			
16.7.2009	5	0,017	3,17	183	0,170	0,85	568	0,247		dno
16.7.2009	15	0,014	2,59	189		2,55	95			
30.7.2009	5	0,007	2,91	416	0,148	0,74	484	0,195		dno
30.7.2009	17	0,019	2,66	138		2,52	88			
11.9.2009	5	0,015	2,97	202	0,157	0,79	56	0,103		18,30
11.9.2009	15	0,017	2,81	165		2,36	3			
24.9.2009	5	0,008	2,52	315	0,163	0,82	239	0,088		dno
24.9.2009	15	0,015	3,26	216		2,45	60			
8.10.2009	5	0,010	2,31	231	0,142	0,71	115	0,075		dno
8.10.2009	15	0,016	3,34	209		2,13	33			
21.10.2009	5	0,014	2,83	199	0,188	0,94	281	0,014	217	dno
21.10.2009	15	0,016	3,11	196		2,82	42			
12.11.2009	5	0,021	3,67	179	0,191	0,96	164	0,005	99	dno
12.11.2009	15	0,021	2,89	136		2,87	25			
23.11.2009	5	0,022	2,48	114	0,276	1,38	35	0,033	20	16,67
23.11.2009	15	0,013	0,79	63		4,14	3			
3.12.2009	5	0,008	2,08	271	0,343	1,72	90	0,005	47	13,41
3.12.2009	15	0,009	1,56	166		5,15	4			
28.1.2010	5	0,005	2,26	476	0,236	1,18	45	0,008	24	19,49
28.1.2010	15	0,025	2,45	98		3,54	2			
16.2.2010	5	0,011	1,60	149	0,190	0,95	16	0,004	11	dno
16.2.2010	15	0,012	1,48	127		2,85	1			
16.3.2010	5	0,006	1,87	293	0,142	0,71	199	0,010	115	dno
16.3.2010	15	0,010	1,27	130		2,13	52			
9.4.2010	5	0,008	2,09	258	0,164	0,82	303	0,155		dno
9.4.2010	15	0,008	1,24	162		2,46	56			
23.4.2010	5	0,008	3,25	398	0,130	0,65	276	0,098		dno
23.4.2010	15	0,014	1,73	120		1,95	66			
7.5.2010	1	0,002	0,60	281	0,100	0,10	271	0,093		dno
7.5.2010	15	0,008	1,68	198		1,50	109			
17.5.2010	1	0,003	1,09	434	0,212	0,21	617	0,305		dno
17.5.2010	15	0,010	1,82	183		3,18	17			
15.7.2010	1	0,004	2,12	597	0,245	0,22	853	0,387		18,78
15.7.2010	15	0,012	1,38	115		3,68	26			



### 4.3.3 Variabilnost $P-E$ parametrov

Za potrditev hipoteze o vertikalnih razlikah oz. podobnostih fotosintetskih parametrov v različnih obdobjih stabilnosti vodnega stolpa, smo analizirali rezultate  $P-E$  eksperimentov glede na gostotni gradient  $c$ . Na sliki 14 prikazujemo značilne  $P-E$  krivulje za obdobja različnih vrednosti gostotnega gradienta oz. stopnje razslojenosti.



Slika 14.  $P-E$  krivulje, značilne za različna obdobja stabilnosti vodnega stolpca. Površinski vzorec je vedno označen z neprekinjeno črto, 15-metrski pa s črtkano črto: a) in b) obdobje premešanega vodnega stolpca, c) in d) obdobje razslojenega vodnega stolpca

Figure 14.  $P-E$  curves representative of periods of different water column stability. The solid line represents the surface samples and the dashed line represents the 15 m samples: a) and b) period of a mixed water column, c) and d) period of a stratified water column

Nato smo testirali, ali so fotosintetski parametri statistično značilno različni med vzorčevalnima globinama znotraj dveh obdobj, določenih z izbrano mejo razslojenosti ( $c = 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ ).  $t$ -test je pokazal značilne vertikalne razlike v obdobju razslojenega vodnega stolpca v primeru  $\alpha^B$  ( $t_{(0,05)} = 1,71$ ,  $T = -2,87$ ,  $p = 0,0396$ ) in  $E_k$  ( $t_{(0,05)} = 1,75$ ,  $T = 4,45$ ,  $p = 0,0002$ ) ne pa tudi  $P_{\text{max}}^B$  ( $t_{(0,05)} = 1,71$ ,  $T = 0,52$ ,  $p = 0,3023$ ). V nasprotju s pričakovanjem smo tudi v obdobju premešanega vodnega stolpca našli statistično značilne razlike, sicer le za parameter  $E_k$  ( $t_{(0,05)} = 1,89$ ,  $T = 2,23$ ,  $p = 0,0304$ ), čeprav so se tudi vrednosti  $\alpha^B$  med obema globinama včasih močno razlikovale (pregl. 2).

Na podlagi vertikalnih razlik v  $\alpha^B$  smo vse rezultate razvrstili v tri skupine oz. obdobja: obdobje premešanega vodnega stolpa (PS), obdobje razslojenega stolpa – površina (RS – površina) in obdobje razslojenega stolpa – pod termoklino (RS – 15 m). Takšna razdelitev rezultatov je upravičila nadaljnjo opisno statistiko, katere rezultati so podani v pregl. 3.

Preglednica 3: Razpon (min–max), srednja vrednost ( $\bar{x}$ ) ter koeficient variacije (CV, %)  $P$ - $E$  parametrov in koncentracij Chl  $a$  za podatke, razdeljene v tri skupine: PS, RS – površina, RS – 15 m

Table 3: Range (min– max), mean value ( $\bar{x}$ ) and coefficient of variation (CV, %) of  $P$ - $E$  parameters and Chl  $a$  concentrations from data aggregated into three groups: PS: mixed water column, RS – površina: surface layer of the stratified water column , RS – 15 m: 15 m layer of the stratified water column

	PS (n = 14)				RS – površina (n = 14)				RS – 15 m (n = 14)			
	$P_{\text{ma}}^B$	$\alpha^B$	$E_k$	Chl	$P_{\text{ma}}^B$	$\alpha^B$	$E_k$	Chl	$P_{\text{ma}}^B$	$\alpha^B$	$E_k$	Chl $a$
min	0,79	0,00	63	0,33	0,60	0,00	183	0,16	1,18	0,00	99	0,19
max	3,67	0,02	475	1,94	4,73	0,01	569	1,42	4,60	0,02	237	2,01
$\bar{x}$	2,17	0,01	185	0,65	2,51	0,00	337	0,58	2,35	0,01	172	0,59
CV	37	46	46	69	40	55	39	69	45	35	24	60

$P$ - $E$  parametri različnih skupin so se razlikovali v vrednostih statističnih spremenljivk.  $\alpha^B$  je imel najnižje statistične spremenljivke min, max in  $\bar{x}$  v skupini RS – površina, a največji CV. V ostalih dveh skupinah je izkazoval podobne vrednosti min, max in  $\bar{x}$ , ne pa tudi CV. Najmanj variabilen je bil v RS – 15 m, najbolj pa v RS – površina.

$P_{\max}^B$  je imel najvišje povprečje in največji razpon v RS – površina. Povprečne vrednosti so bile sicer podobne med vsemi tremi skupinami. Variabilnost  $P_{\max}^B$  je bila najmanjša v PS, največja pa v RS – površina.

$E_k$  je imel najmanjša  $\bar{x}$  in max v RS – 15 m. Obe statistični spremenljivki pa sta bili največji v RS – 15 m. Najnižja vrednost  $E_k$  nasploh je bila v PS. Variabilnost  $E_k$  je bila najmanjša v RS – 15, največja pa v RS – površina.

Za primerjavo obsega variabilnosti, podajamo ob fotosintetskih parametrih še Chl  $a$ , ki je bil najbolj variabilen parameter v vseh treh skupinah.

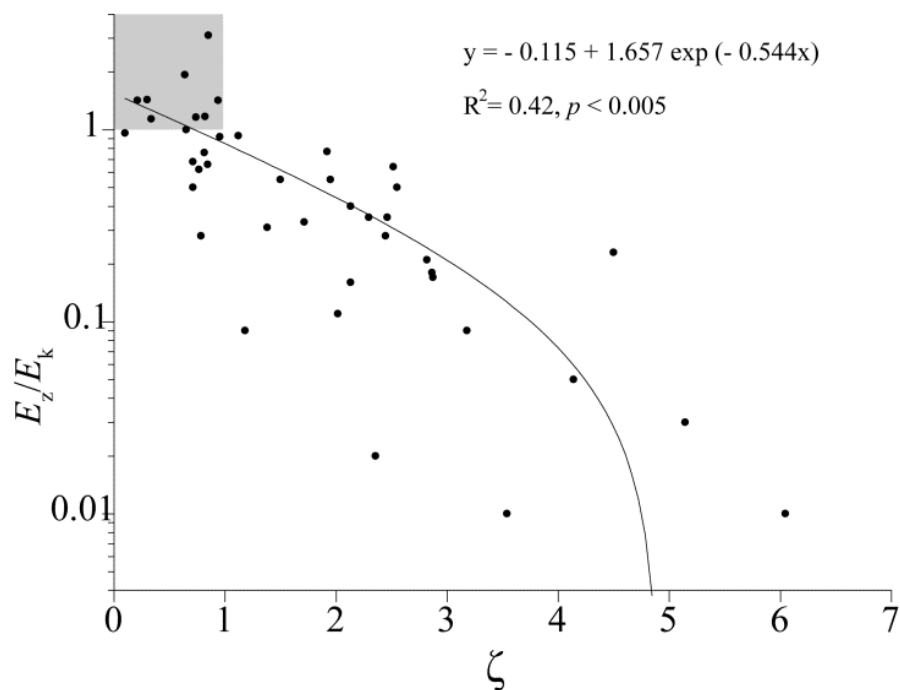
Preglednica 4: Pearsonov korelacijski koeficient med  $P$ - $E$  parametri in izbranimi fizikalnimi dejavniki  
 Table 4: Pearson correlation coefficients for  $P$ - $E$  parameters and selected variables

	PS (n = 14)			RS – površina (n= 14)			RS – 15 m (n = 14)		
	$P_{\max}^B$	$\alpha^B$	$E_k$	$P_{\max}^B$	$\alpha^B$	$E_k$	$P_{\max}^B$	$\alpha^B$	$E_k$
$P_{\max}^B$	1			1			1		
$\alpha^B$	0,56	1		0,76	1		0,76	1	
$E_k$	0,19	-0,61	1	-0,08	-0,64	1	0,35	-0,31	1
T	0,53	0,38	-0,19	0,42	0,25	0,31	0,71	0,45	0,42
$E_z$	0,47	-0,21	0,50	0,01	-0,30	0,57	0,21	0,10	0,15
$\zeta$	-0,45	0,13	-0,61	0,73	0,66	-0,22	-0,33	-0,26	-0,14

Statistično značilne korelacije ( $p < 0,05$ ) so poudarjene s sivo barvo

Statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) are highlighted in grey

Da bi izluščili dejavnike variabilnosti  $P$ - $E$  parametrov, smo med njimi in različnimi fizikalnimi (temperatura, gostotni gradient, jakost svetlobe, optična globina), kemičnimi (slanost, koncentracija hranil) in biološkimi podatki (koncentracija Chl  $a$  in abundanca skupin fitoplanktona) izračunali Pearsonov korelacijski koeficient.  $P$ - $E$  parametri so statistično značilno korelirali le z nekaterimi fizikalnimi dejavniki, prikazanimi v preglednici 4. V obdobju premešanega stolpa (PS) je  $P_{\max}^B$  koreliral s temperaturo in  $E_z$ ,  $E_k$  pa z  $\zeta$  in  $E_z$ . Na površini razslojenega stolpa (RS – površina) sta  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  korelirala z  $\zeta$ ,  $E_k$  pa z  $E_z$ . V sloju pod termoklino (RS – 15 m) pa je samo  $P_{\max}^B$  koreliral s temperaturo. V vseh skupinah sta  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  korelirala med seboj,  $E_k$  pa je negativno koreliral z  $\alpha^B$  v PS in RS – površina.



Slika 15: Razmerje med  $E_z/E_k$  in optično globino ( $\zeta$ ). Sivi kvadrat ustreza svetlobno nasičeni fotosintezi

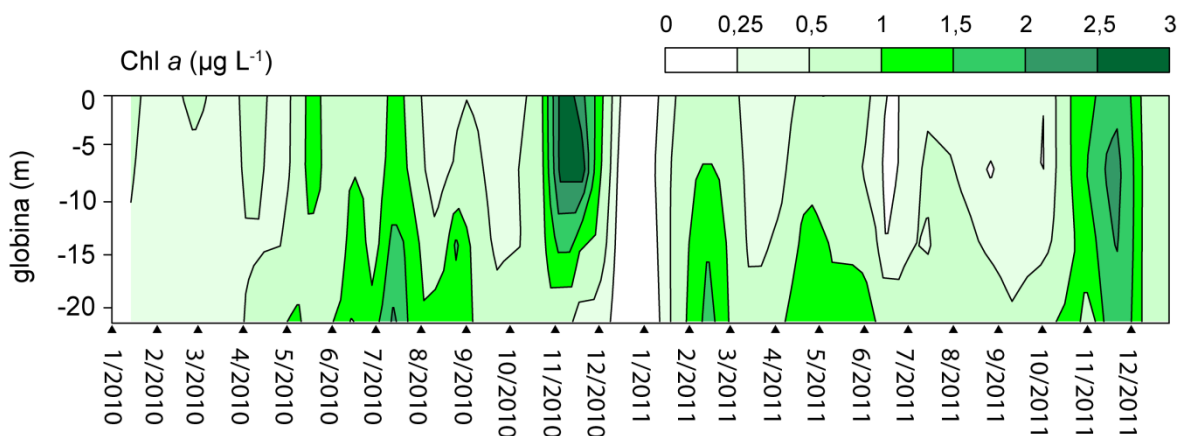
Figure 15. The relationship of  $E_z/E_k$  ratio to optical depth ( $\zeta$ ). The grey box marks the area corresponding to light saturated photosynthesis

Za obdobje premešanega vodnega stolpa smo izračunali tudi korelacijo med  $E_k$  in  $E_{UML}$ , ki ni bila statistično značilna ( $r = 0,3, p > 0,05$ ) in je bila šibkejša kot korelacija z  $E_z$  ( $r = 0,50, p < 0,05$ ). To pomeni, da se parameter  $E_k$  hitro odziva na trenutne svetlobne razmere. Kot kazalnika svetlobne limitacije smo na celem naboru podatku izračunali razmerje med  $E_z$  in  $E_k$ , kjer vrednosti manjše od 1 nakazujejo svetlobno omejeno fotosintezo. To razmerje smo nato primerjali z optično globino (sl. 15). Fotosinteza je svetlobno nasičena le znotraj prve optične globine, globlje v vodnem stolpcu pa je svetlobno omejena.

#### 4.4 PRIMARNA PRODUKCIJA

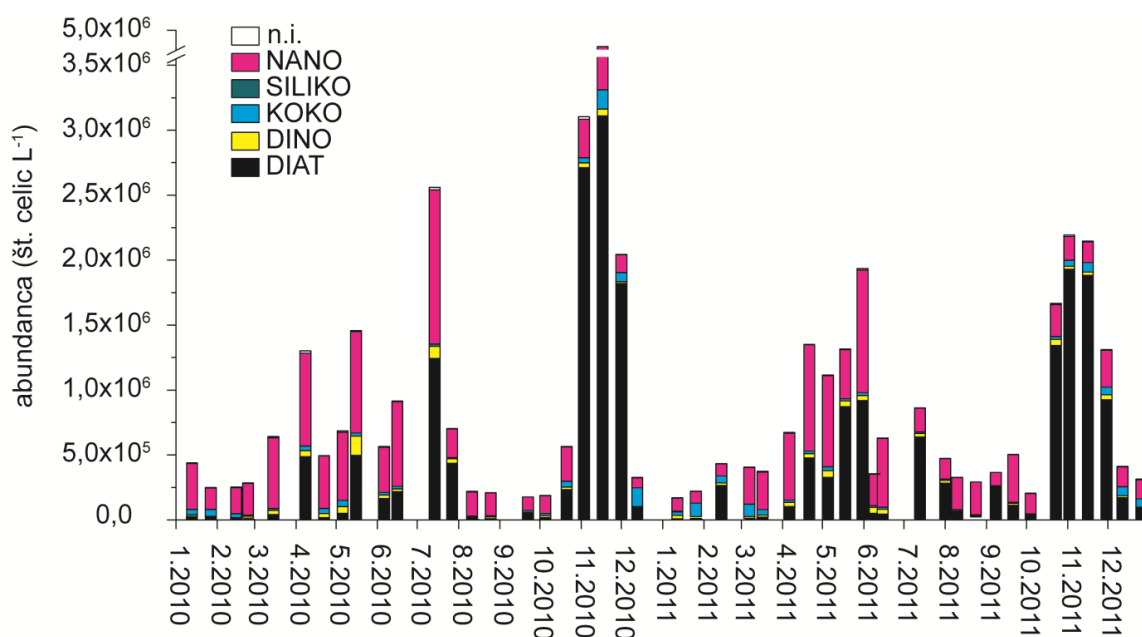
##### 4.4.1 Značilnosti fitoplanktonske združbe v času meritev primarne produkcije

V obdobju 2010–2011, ko so potekale meritve primarne produkcije, so bili letni viški biomase vedno v poznojesenskem času (december 2010:  $3,64 \mu\text{g L}^{-1}$ , november 2011:  $2,2 \mu\text{g L}^{-1}$ ) (sl. 16). Visoke koncentracije Chl *a* smo v teh mesecih izmerili vzdolž celotnega vodnega stolpa. V letu 2010 smo opazili tudi poletni višek (julij–avgust 2010: do  $2,25 \mu\text{g L}^{-1}$ ), za katerega je bilo značilno večanje koncentracije Chl *a* z globino. Nasprotno pa je bila v letu 2011 biomasa v poletnih meseci zelo nizka. Nekoliko manjši majski višek je bil v letu 2010 bolj očiten v površinskem sloju ( $\leq 1,27 \mu\text{g L}^{-1}$ ), v letu 2011 pa v globljih slojih vodnega stolpca ( $\leq 1,32 \mu\text{g L}^{-1}$ ). Povišane koncentracije Chl *a* v spodnjih slojih vodnega stolpca smo opazili tudi v februarju 2011 ( $\leq 1,74 \mu\text{g L}^{-1}$ ). Za preostalo obdobje pa je bila značilna skromna biomasa (okoli  $0,5 \mu\text{g L}^{-1}$ ). Velika nihanja v koncentraciji so se odražala v visokem koeficientu variacije (CV: 2010 = 74 %, 2011 = 70 %).



Slika 16: Koncentracija klorofila *a* vzdolž vodnega stolpca v letih 2010–2011

Figure 16: Vertical profiles of chlorophyll *a* concentration from the period 2010–2011



Slika 17: Abundanca posameznih skupin fitoplanktona v površinskem sloju v letih 2010–2011. Za legendo skupin glej podpis slike 12.

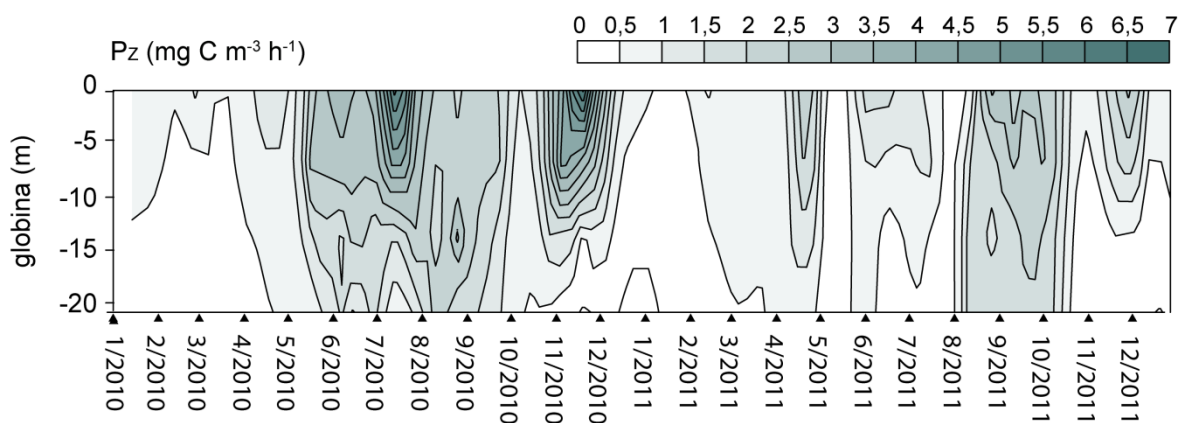
Figure 17: Abundance of phytoplankton groups in the surface layer from the period 2010–2011. For abbreviations see caption in figure 12.

V obdobju 2010–2011 smo spremljali tudi taksonomsko sestavo in abundanco fitoplanktona, vendar le na površini (sl. 17). V obeh letih so v obdobju od januarja do aprila, ki v grobem ustreza obdobju gostotno bolj homogenega vodnega stolpca, prevladovali nanoflagelati (v letu 2010 so v povprečju predstavljali 78 % združbe, v letu 2011 pa 59 %). V obdobju od aprila do julija se je povečalo število diatomej, kar se je običajno odrazilo v pozнопomladnem višku biomase. Zelo velika abundanca diatomej julija 2010 ( $1,2 \times 10^6$  celic  $L^{-1}$ ), pa tudi nanoflagelatov, je sovpadala z visoko koncentracijo Chl *a*, sicer neznačilno za ta del leta in v nasprotju z istim obdobjem leta 2011. V obdobju avgust–september je bila celotna abundanca fitoplanktona zelo nizka (v povprečju  $2,5 \times 10^4$  celic  $L^{-1}$  v letu 2010 in  $3,5 \times 10^4$  celic  $L^{-1}$  v letu 2011); ponovno so prevladovali nanoflagelati, v letu 2010 pa se je nekoliko povečal tudi delež dinoflagelatov ( $\approx 7$  %). Pozno jeseni (november–december) v obeh letih se je število diatomej močno povečalo (v povprečju  $2,5 \times 10^6$  celic  $L^{-1}$  v letu 2010 in  $1,5 \times 10^6$  celic  $L^{-1}$  v letu 2011). To diatomejsko cvetenje je predstavljajo tudi absolutni letni višek celotnega fitoplanktona.

Ostale skupine so bile manj številne od diatomej in nanoflagelatov in so predstavljale tudi manjši delež abundance. Dinoflagelati so se v večjem številu pojavili le v maju 2010 (v povprečju  $7,7 \times 10^4$  celic  $L^{-1}$  oz. okoli 10% celotne abundance), na splošno pa so k abundanci prispevali manj kot 5 %. Okoli 9 % so v povprečju prispevali kokolitoforidi, zaradi večjega pojavljanja v hladnih mesecih (v povprečju  $3,5 \times 10^4$  celic  $L^{-1}$  v letu 2010 in  $6,5 \times 10^4$  celic  $L^{-1}$  v letu 2011), medtem ko je bil prispevek silikoflagelatov zanemarljiv.

#### 4.4.2 Ocena produktivnosti fitoplanktona na različnih časovnih skalah

Urne vrednosti produktivnosti na posameznih globinah vodnega stolpca ( $P_Z$ ) so bile v obdobju 2010–2011 od  $0,01 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  (13.12.2011, 21 m) do  $6,96 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  (18.11.2010, 1 m). Produktivnost je bila v splošnem najvišja tik pod površino in je potem z globino upadla (sl. 18). Le v nekaj primerih smo viške  $P_Z$  izmerili na globini 5 m (7. 5. 2010, 26.8.2010, 4.11.2010, 14.7.2010 in 2.8.2011). Precej nenavaden profil  $P_Z$  smo opazili 11. 8. 2011, ko se je sicer nizka  $P_Z$  dosledno povečevala z globino, skladno z biomaso, ki je kazala enako dinamiko.

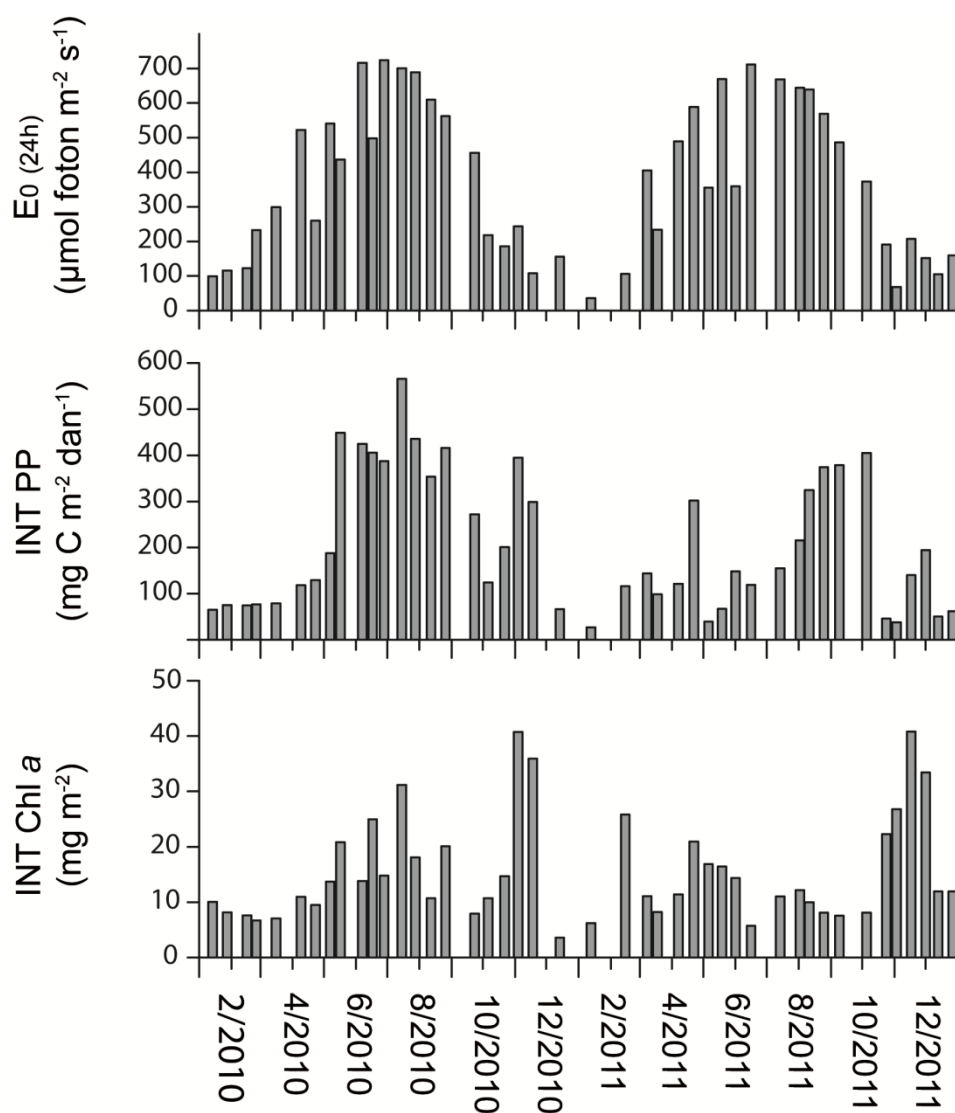


Slika 18: Urne vrednosti produktivnosti ( $P_Z$ ) vzdolž vodnega stolpca v obdobju 2010–2011

Figure 18: Vertical profiles of hourly rates of productivity ( $P_Z$ ) from the period 2010–2011

V obeh letih je bila  $P_Z$  najnižja v zimskih mesecih ( $< 1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ), naraščati pa je začela konec aprila. V letu 2010 se je  $P_Z$  od aprila dalje še povečevala in dosegla višek julija ( $6,54 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  na globini 1 m), skladno z viškom mesečnih povprečij svetlobnih jakosti (sl. 8). V obdobju avgust–september je  $P_Z$  upadla ( $< 2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ). Leta 2011 pa je po aprilskem višku ( $2,75 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  na globini 1 m)  $P_Z$  izrazito upadla. Nizke vrednosti so vztrajale v celotnem obdobju maj–oktober. V obeh letih so bili opazni jesenski viški  $P_Z$  in sicer novembra 2010 ( $4,87 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , globina 5 m), oktobra 2011 ( $2,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , globina 5 m) in decembra 2011 ( $2,74 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , globina 1 m).





Slika 19: Dnevna integrirana primarna produkcija (INT PP), kumulativno dnevno sončno obsevanje ( $E_{0(24h)}$ ) in integrirane vrednosti klorofila *a* (INT Chl *a*) v obdobju 2010–2011

Figure 19: Daily integrated rates of PP (INT PP), daily cumulative irradiance ( $E_{0(24h)}$ ) and integrated values of chlorophyll *a* (INT Chl *a*) from the period 2010–2011

Viški urnih vrednosti ( $P_Z$ ) in dnevni vrednosti (INT PP) so bili sočasni, razen novembra 2010, ko je bil višek INT PP (4.11.2010) nekoliko prej kot višek  $P_Z$  (18.11.2010). Čeprav je bila najvišja  $P_Z$  izmerjena 18.11.2011, je bila tako visoka le na globini 1 m, potem pa je hitro upadla z globino. 4.11.2011 je bila  $P_Z$  visoka v zgornjih 10 m vodnega stolpa, kar je skupno prispevalo k višji INT PP.

Vrednosti dnevne integrirane primarne produkcije še bolj kažejo na očitne medletne razlike (sl. 19). Na začetku leta 2010 je bila INT PP nizka ( $< 100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ). Konec aprila je začela naraščati in dosegla višek julija ( $565 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ), sočasno s svetlobnim viškom ter visoko vrednostjo INT Chl *a* ( $31,17 \text{ mg m}^{-2}$ ). Potem je bolj ali manj enakomerno upadala do začetka oktobra ( $124 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ). V začetku novembra, skladno z razvojem jesenskega diatomejskega cvetenja ( $40,77 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ ), je INT PP spet močno narasla ( $394 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ) in se nato spustila na nizko raven sredi decembra ( $66 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ).

V letu 2011 pa je bila dinamika INT PP precej drugačna. V začetku leta je bila sicer podobno kot v 2010 nizka ( $< 150 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ). Konec aprila se je močno povečala ( $302 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ), vendar je takoj spet upadla. Porasta INT PP zgodaj poleti, značilnega za predhodno leto, v letu 2011 nismo opazili. Visoke vrednosti ( $325 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ) je dosegla šele v avgustu. Od avgusta dalje se je INT PP povečevala do konca oktobra, ko je bil izmerjen drugi višek ( $404 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ), nato so vrednosti močno upadle ( $< 50 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ). Z razvojem poznojesenskega cvetenja fitoplanktona se je INT PP sicer povečala ( $194 \text{ C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ), vendar je bila v primerjavi z letom 2010 manjša za približno polovico ob primerljivih vrednostih biomase ( $33 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ ).

#### 4.4.3 Okoljski dejavniki variabilnosti PP

INT PP smo primerjali s svetlobnimi parametri ( $E_{0(24h)}$ ,  $E_{UML}$ ), parametrom povezanim s stabilnostjo vodnega stolpca – *c* ter INT Chl *a* (pregl. 5, 6). V letu 2010 je INT PP statistično značilno korelirala tako z INT Chl *a* ( $r = 0,79, p < 0,0005$ ) kot z  $E_{0(24h)}$  ( $r = 0,73, p < 0,0005$ ), medtem ko je v letu 2011 statistično značilno korelirala le z  $E_{0(24h)}$  ( $r = 0,57, p < 0,001$ ). V letu 2010 je INT PP statistično značilno korelirala z globino premešanega sloja  $Z_{UML}$  ( $r = -0,57, p < 0,001$ ),  $E_{UML}$  ( $r = 0,71, p < 0,0005$ ) in *c* ( $r = 0,80, p < 0,0005$ ), v letu 2011 pa le z  $E_{UML}$  ( $p = 0,45, p < 0,001$ ) in *c* ( $r = 0,63, p < 0,0005$ ).

Preglednica 5: Pearsonov korelacijski koeficient ( $r$ ) za korelacije med INT PP in okoljskimi spremenljivkami v letu 2010. Poudarjene korelacije so statistično značilne pri  $p < 0,05$

Table 5: Pearson's correlation coefficient for INT PP and selected variables in 2010. Statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) are highlighted

	INT PP	$c$	$E_{UML}$	$E_{0(24h)}$	$Z_{UML}$	INT Chl $a$
INT PP	1,00					
$c$	0,80	1,00				
$E_{UML}$	0,71	0,74	1,00			
$E_{0(24h)}$	0,73	0,66	0,93	1,00		
$Z_{UML}$	-0,57	-0,77	-0,66	-0,46	1,00	
INT Chl $a$	0,79	0,68	0,36	0,32	-0,57	1,00

Preglednica 6: Pearsonov korelacijski koeficient ( $r$ ) za korelacije med INT PP, INT Chl  $a$  ter okoljskimi spremenljivkami v letu 2011. Poudarjene korelacije so statistično značilne pri  $p < 0,05$ .

Table 6: Pearson's correlation coefficient ( $r$ ) for INT PP, INT Chl  $a$  and environmental variables in 2011. Statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) are highlighted.

	INT PP	$c$	$E_{UML}$	$E_{0(24h)}$	$Z_{UML}$	INT Chl $a$
INT PP	1,00					
$c$	0,63	1,00				
$E_{UML}$	0,45	0,78	1,00			
$E_{0(24h)}$	0,57	0,78	0,80	1,00		
$Z_{UML}$	-0,27	-0,64	-0,94	-0,51	1,00	
INT Chl $a$	-0,16	-0,47	-0,50	-0,38	0,42	1,00

Preglednica 7: Pearsonov korelacijski koeficient ( $r$ ) za korelacije med  $P_Z$  in okoljskimi spremenljivkami (slanost, hranilne snovi) ter Chl  $a$ , v površinskem sloju v letu 2010. Poudarjene korelacije so statistično značilne pri  $p < 0,05$ .

Table 7: Pearson's correlation coefficients ( $r$ ) between  $P_Z$  and environmental variables (salinity, nutrients) and Chl  $a$  in the surface layer in the year 2010. Statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) are highlighted.

	$P_Z$	Chl $a$	s	T
$P_Z$	1,00			
Chl $a$	0,60	1,00		
s	-0,82	-0,53	1,00	
T	0,66	0,08	-0,70	1,00
$PO_4^{3-}$	0,04	0,35	-0,06	-0,38
$SiO_4^{4-}$	0,02	0,04	-0,08	-0,18
$NO_3^-$	0,17	0,49	-0,30	-0,28
$NH_4^+$	-0,07	-0,19	-0,05	-0,04
TIN	0,24	0,51	-0,37	-0,26
TP	0,59	0,57	-0,45	0,18

Preglednica 8: Pearsonov korelacijski koeficient ( $r$ ) za korelacije med  $P_Z$  in okoljskimi spremenljivkami (slanost, hranilne snovi) ter Chl  $a$ , v površinskem sloju v letu 2011. Poudarjene korelacije so statistično značilne pri  $p < 0,05$ .

Table 8: Pearson's correlation coefficients ( $r$ ) between  $P_Z$  and environmental variables (salinity, nutrients) and Chl  $a$  in the surface layer in the year 2011. Statistically significant correlations ( $p < 0.05$ ) are highlighted.

	$P_Z$	Chl $a$	s	T
$P_Z$	1,00			
Chl $a$	0,22	1,00		
s	-0,08	0,38	1,00	
T	0,25	-0,15	-0,65	1,00
$PO_4^{3-}$	-0,09	0,29	0,30	-0,51
$SiO_4^{4-}$	0,23	-0,26	-0,19	0,22
$NO_3^-$	0,11	-0,06	0,17	-0,58
$NH_4^+$	0,35	0,03	-0,31	0,23
TIN	0,20	-0,04	0,20	-0,54
TP	0,07	0,24	0,27	-0,28

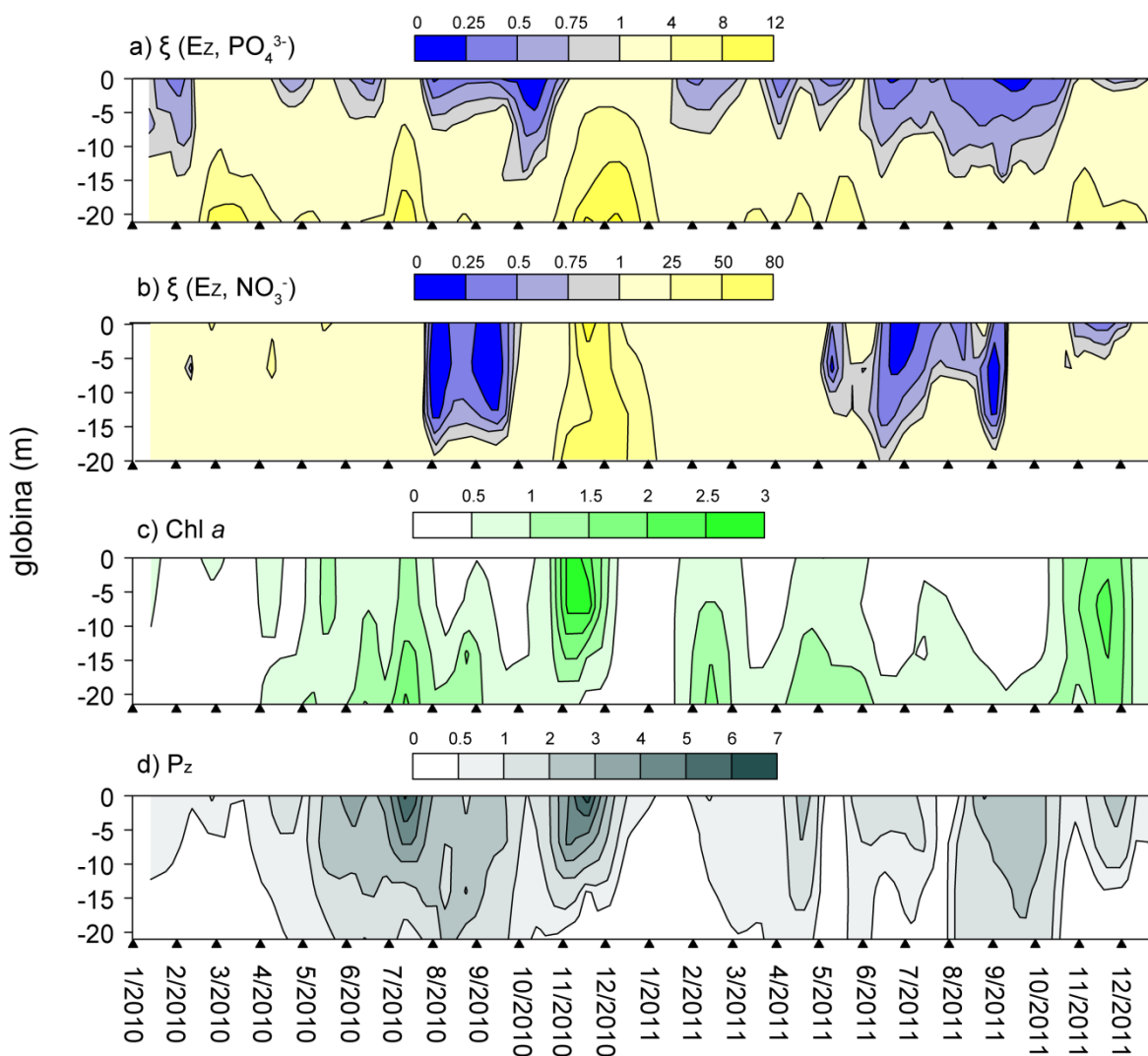
Da bi preverili neposreden vpliv sladkovodnih pritokov in nutrientov na primarno produkcijo in biomaso, smo v površinskih vzorcih (1 m) primerjali  $P_Z$  s slanostjo, koncentracijami nutrientov ter Chl *a*. V letu 2010 (pregl. 7) je  $P_Z$  statistično značilno korelirala s Chl *a*, slanostjo (negativno) ter koncentracijo celotnega fosforja (TP). Klorofilna biomasa je statistično značilno korelirala s fosfatom, nitratom, TP ter TIN in negativno s slanostjo. Razvidna je tudi povezanost nekaterih hranil (TIN in TP ter  $\text{NO}_3^-$  na meji statistične značilnosti) z nizko površinsko slanostjo oz. vnosom sladke vode.

V letu 2011 (pregl. 8) je bilo statistično značilnih korelacij veliko manj.  $P_Z$  je statistično značilno korelirala le z amonijem. Koncentracija Chl *a* je statistično značilno korelirala s slanostjo, vendar pozitivno.

#### 4.4.4 Analiza relativne limitacije

Da bi določili omejujoče oziroma limitirajoče dejavnike  $P_Z$ , smo analizirali relativni pomen štirih potencialnih limitirajočih dejavnikov in sicer jakosti svetlobe ( $E_Z$ ) ter koncentracije treh anorganskih hranil (nitrat, fosfat in silikat) z uporabo njihovih konstant polovičnega nasičenja (poglavje 3.2.7). Ker sta  $P_Z$  in biomasa med seboj odvisna biološka parametra, so izbrani abiotski dejavniki obenem tudi limitirajoči dejavniki prirasta biomase, zato na sliki 20 prikazujemo tako  $P_Z$  kot Chl *a*. Med limitirajočimi dejavniki biomase bi morali upoštevati še pritisk paše rastlinojedega zooplanktona, vendar za tako analizo nismo imeli podatkov.

Fosfat je v primerjavi s svetlobo ( $\xi(E_Z, PO_4^{3-})$ ) limitirajoč skoraj celo leto, vendar večinoma v zgornjem sloju (do globine 5 m) oz. do globine 15 m v času največje razslojenosti stolpca (modra barva na sliki 20a). Edino obdobje optimalnih razmer fosfata v primerjavi s svetlobo je sovpadalo z diatomejskim cvetenjem v obeh letih (november–december; izjema tanek površinski sloj v 2011), pa tudi z viškom biomase kot posledice porasta diatomej v juliju 2010. V primerjavi z nitratom ( $\xi(E_Z, NO_3^-)$ ) je svetloba v splošnem bolj limitirajoč dejavnik, saj je omejujoča preko celega leta, razen v poletnih mesecih vzdolž skoraj celotnega vodnega stolpa (rumena barva na sliki 20b). Tedaj nastopi obdobje nitratne limitativnosti, ki je bilo v letu 2011 daljše (junij–september) kot v 2010 (avgust–sredina oktobra) (modra barva na sliki 20b). Nitrat je bil omejujoč dejavnik fitoplanktonske rasti tudi ob diatomejskem cvetenju novembra 2011, vendar le v prvih 5 m vodnega stolpa. Silikat je bil v primerjavi s svetlobo limitirajoč le v zanemarljivo malo primerih (4 %,  $n = 225$ ), zato ga v analizi nismo upoštevali.



Slika 20: Limitirajoči dejavniki klorofilne biomase in primarne produkcije. Barvna skala ni linearna; modra barva nakazuje večje omejevanje s hranili, rumena pa večje omejevanje s svetlobo. a) Relativni pomen omejevanja s svetlobo in fosfatom; omejevanje s fosfatom:  $\xi(E_z, PO_4^{3-}) < 1$ , omejevanje s svetlobo:  $\xi(E_z, PO_4^{3-}) > 1$ . b) Relativni pomen omejevanja s svetlobo in nitratom; omejevanje z nitratom:  $\xi(E_z, NO_3^-) < 1$ , omejevanje s svetlobo:  $\xi(E_z, NO_3^-) > 1$ . c) Koncentracija Chl *a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ). d)  $P_z$  ( $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ).

Figure 20: Limiting factors of Chl *a* concentration and primary production. Notice the nonlinear colour scale, where the blue colour denotes relatively stronger nutrient limitation and the yellow colour relatively stronger light limitation. a) Relative importance of light limitation in relation to phosphorous limitation;  $\xi(E_z, PO_4^{3-}) < 1$  indicates phosphorous limitation,  $\xi(E_z, PO_4^{3-}) > 1$  indicates light limitation. b) Relative importance of light limitation in relation to nitrogen limitation;  $\xi(E_z, NO_3^-) < 1$  indicates nitrogen limitation,  $\xi(E_z, NO_3^-) > 1$  indicates light limitation. c) Chl *a* concentration ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ). d)  $P_z$  ( $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ).

#### 4.4.5 Letna ocena primarne produkcije

Za oceno letne produkcije odprtih voda JV dela Tržaškega zaliva (globina 22 m) smo uporabili dva načina preračunavanja dnevnih integriranih vrednosti primarne produkcije (INT PP):

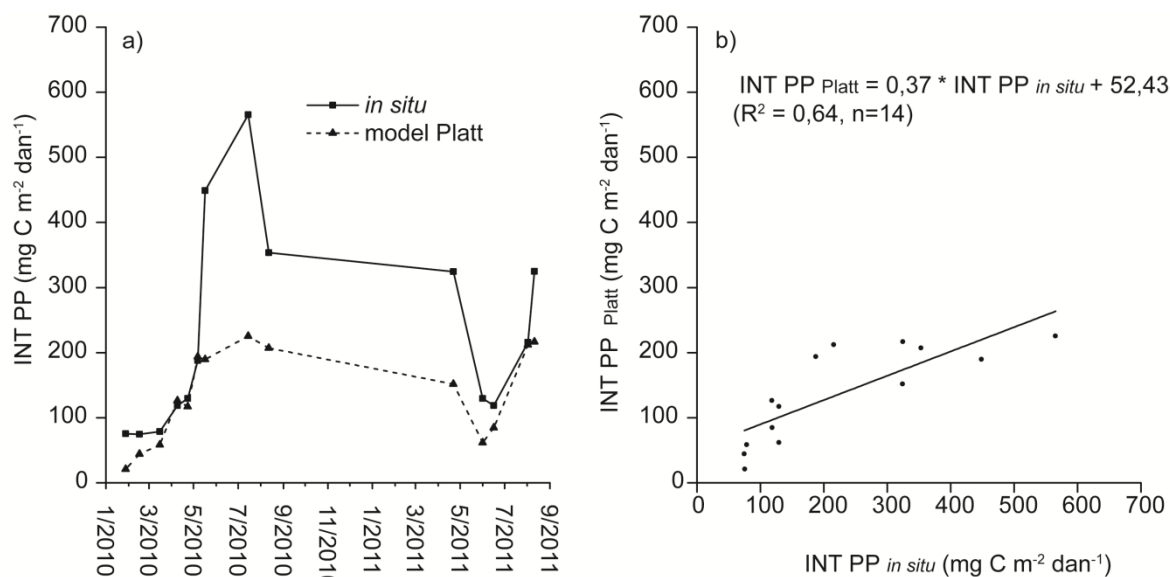
- letno povprečje dnevnih integriranih vrednosti smo pomnožili s številom dni v letu. V letu 2010 znaša letna PP  $92,9 \text{ g C m}^{-2}$ , v letu 2011 pa  $59,2 \text{ g C m}^{-2}$ .
- uporabili smo linearno interpolacijo med posameznimi vzorčenji, kjer smo predpostavili, da se primarna produkcija med dvema zaporednima vzorčenjema ne spreminja in je enaka povprečju vrednosti obeh. V letu 2010 znaša letna PP  $87,4 \text{ g C m}^{-2}$ , v letu 2011 pa  $60,2 \text{ g C m}^{-2}$ .

Oba načina podata podobne rezultate, z razhajanjem ocen za leto 2010 za približno 5 % in približno 1,5 % za leto 2011. Od tu naprej se bomo sklicevali na rezultate linearne interpolacije, saj smo metodo linearne interpolacije uporabljali tudi v izračunih dnevnih vrednosti.



#### 4.5 MODELIRANJE PRIMARNE PRODUKCIJE

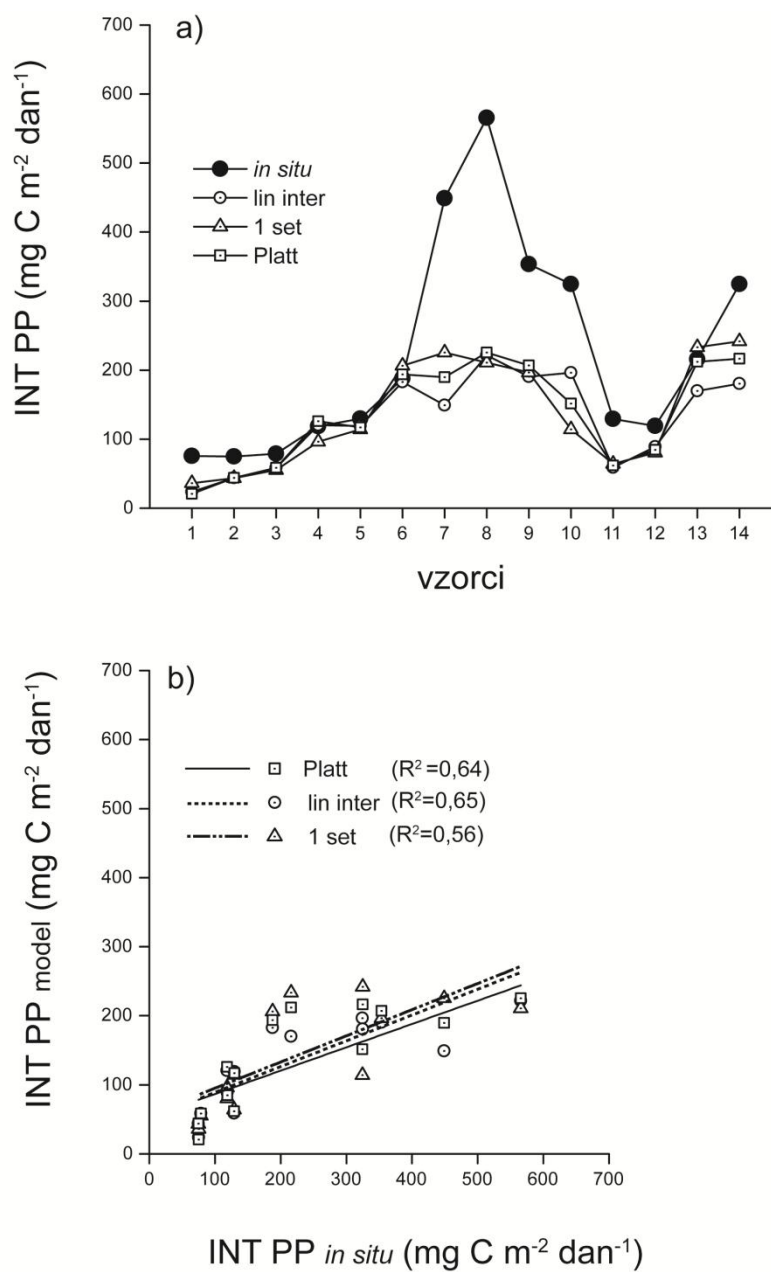
Najpogosteje uporabljeni modeli za ocenjevanje primarne produkcije so regresijski modeli, ki upoštevajo osnovni fotofiziološki odziv primarnih producentov – parametre *P-E* krivulje (Platt in Sathyendranath, 1993; Behrenfeld in Falkowski, 1997). Takega (model 'Platt') smo izbrali tudi mi (podroben opis v poglavju 3.2.8). V primerih, ko smo sočasno izvajali *P-E* eksperimente ter *in situ* meritve PP, smo lahko naredili primerjavo med ocenami modela 'Platt' ter izmerjenimi vrednostmi, preračunanimi v dnevne vrednosti (INT PP). Takih primerov je bilo 14, večinoma v poletnih mesecih (sl. 21a).



Slika 21. Primerjava med *in situ* meritvami in rezultati modela 'Platt': a) prikaz izmerjenih in modeliranih vrednosti za posamezna vzorčenja, b) regresija med *in situ* meritvami in modelom.

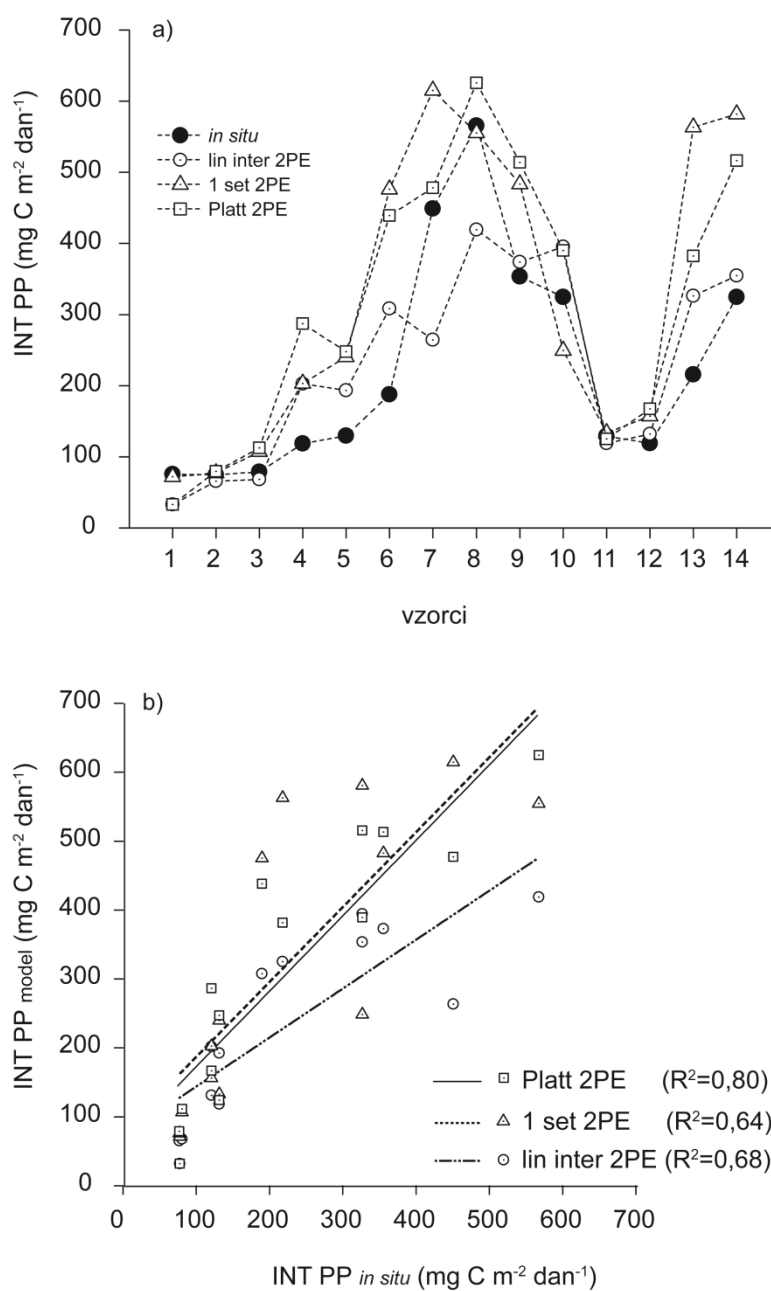
Figure 21. Comparison between *in situ* and modelled PP: a) measured and modelled values of PP for each sampling, b) linear regression between measured and modelled PP.

Model 'Platt' večinoma podcenjuje *in situ* vrednosti. Le v redkih primerih (4-krat) je napovedal primerljivo vrednost, v ostalih primerih pa je v povprečju dvakrat podcenil *in situ* vrednost (1,2–3,6-krat). Najbolj podcenjuje visoke vrednosti v obdobju od junija 2010 do maja 2011 (sl. 21a). Linearna regresija med *in situ* vrednostmi in vrednostmi modela pokaže, da model razloži 64 % variabilnosti *in situ* vrednosti (sl. 21 b).



Slika 22: a) Primerjava modelov 'Platt', 'lin-inter' ter '1 set', b) linearna regresija med *in situ* in modeliranimi vrednostmi.

Figure 22. a) Comparison between models 'Platt', 'lin-inter' and '1 set', b) linear regression between *in situ* and modelled values.



Slika 23. a) Primerjava modelov 'Platt 2PE', 'lin-inter 2PE' ter '1 set 2PE', b) linearna regresija med *in situ* in modeliranimi vrednostmi.

Figure 23. a) Comparison between models 'Platt 2PE', 'lin-inter 2PE' and '1 set 2PE', b) linear regression between *in situ* and modelled values.

Z namenom izboljšanja napovedi modela, smo le tega priredili: izvedli smo linearno interpolacijo med  $P-E$  parametri dveh vzorčevalnih globin (model 'lin-inter') oziroma uporabili  $P-E$  parametre samo iz globine 15 m (model '1 set') (sl. 22). Tako kot model 'Platt', sta tudi prirejena modela podcenjevala *in situ* vrednosti. Model 'lin-inter' je razložil podoben delež variabilnosti (64 %) kot model 'Platt' (65 %), model '1 set' pa manjši delež (56 %). Rezultati modelov 'Platt' in 'lin-inter' niso bili statistično značilno različni od *in situ* meritev, medtem ko je dajal model '1 set' statistično značilno različne rezultate ( $t$ -test,  $p < 0,05$ ).

Modele smo nadalje priredili tako, da smo  $P-E$  parametre pomnožili z 2 zaradi dnevne variabilnosti  $P-E$  parametrov. Dokazano je, da se od jutra do poldneva tako  $P_{\max}^B$  kot  $\alpha^B$  povečata za faktor 2–4 (MacCaul in Platt, 1977; Kana *in sod.*, 1985; Erga in Skjoldall, 1990). Tako prirejeni modeli so večinoma precenjevali *in situ* vrednosti, vendar so razložili večji delež variabilnosti *in situ* INT PP. Med rezultati vseh treh modelov ter *in situ* meritvami ni bilo statistično značilnih razlik ( $t$ -test,  $p < 0,05$ ). Najboljše se je odrezal model 'Platt 2PE' s kar 80 % razložene variabilnosti (sl. 23). V petih primerih je napovedal primerljivo vrednost (odstopanje manjše od 10 %), v ostalih primerih pa je vrednosti precenil za okoli 50 % (za faktor 1,4–2,3). V povprečju je model 'Platt 2PE' precenjeval *in situ* vrednosti za 17 %, model '1 set 2PE' za 22 %, model 'lin-inter 2PE' pa je *in situ* vrednosti podcenjeval za 33 %.

## 5 RAZPRAVA IN SKLEPI

### 5.1 VARIABILNOST IN OBSEG FOTOSINTETSKIH PARAMETROV

Fotosintetski parametri so bili razen  $\alpha^B$  znotraj enega velikostnega razreda, s podobnim razponom v vseh treh skupinah: PS, RS – površina ter RS – 15m (pregl. 3). Vrednosti  $P_{\max}^B$  (0,60–4,73 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) so nižje v primerjavi z raziskavo iz zahodne obale severnega Jadrana, kjer so segale od 2,38 do 20,27 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> (Mangoni *in sod.*, 2008). Ker je ta raziskava potekala na transektu od obale do odprtega morja znotraj izlivnega območja reke Pad, in je tako zajela širok gradient trofičnosti, je to najverjetneje botrovalo precej večjem razponu vrednosti  $P_{\max}^B$  kot v naši raziskavi. Naše vrednosti so bolj primerljive z vrednostmi drugih raziskav iz obalnih morij in sicer v JZ Sredozemlju (0,59–6,25 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Moran in Estrada, 2001, 2005), Japonskem morju (2,57–6,98 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Yoshikawa in Furuya, 2008) in Črnem morju (1–11 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Finenko *in sod.*, 2002) pa tudi z estuariji, kot je Douro na Portugalskem (0,87–5,56 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Azevedo *in sod.*, 2006) in celo z oceanskimi območji z zmernimi koncentracijami klorofila *a* (1,6–4,9 mg C (mg Chl *a*)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) (Sarhou *in sod.*, 2005; Uitz *in sod.*, 2008). Primerjava z zgoraj omenjenimi obalnimi območji se nanaša tudi na obseg  $E_k$  in  $\alpha^B$ , čeprav primerjava teh dveh parametrov s podatki iz literature ni najbolj upravičena, ker sta zelo odvisna od uporabljenega svetlobnega vira med *P-E* eksperimentom (Uitz *in sod.*, 2008).

*P-E* parametri iz naše raziskave imajo manjše koeficiente variabilnosti kot Chl *a* (pregl. 3). Tudi v študiji iz Črnega morja je bil  $P_{\max}^B$  bolj stabilen parameter kot pa biomasa fitoplanktona (Finenko *in sod.*, 2002) s koeficientom variabilnosti 40 %, ki je zelo podoben koeficientu variabilnosti za  $P_{\max}^B$  v celotnem naboru podatkov naše raziskave (39 %). Za območje izlivnega področja Pad so avtorji (Mangoni *in sod.*, 2008) zaključili, da se lahko fitoplankton spremenljivim hidrografskim in hranilnim razmeram prilagaja s spremembo vrstne in velikostne strukture in ohranja fotosintetsko kapaciteto v ožjem razponu. Očitno se tudi združba fitoplanktona v Tržaškem zaliva odziva podobno, saj sta na celem naboru podatkov tako klorofil *a* (CV = 68 %) kot abundanca izkazala veliko variabilnost ( $1,8 \times 10^5$ – $2,6 \times 10^6$  celic L<sup>-1</sup>).

V nobenem *P-E* eksperimentu nismo opazili fotoinhibicije. Do fotoinhibicije *P-E* krivulje pride po navadi v tistih vzorcih, ki so zajeti v sloju pod površinskim premešanim slojem (Platt *in sod.*, 1980), kjer so celice prilagojene na nižje svetlobne jakosti. V hranilno zasičenem okolju naj bi celice izkazovale fotoinhibicijo šele pri jakosti svetlobe, ki je več 10-krat večja od svetlobe, kateri so celice izpostavljene *in situ* (MacIntyre *in sod.*, 2002). V našem plitvem okolju, kjer je večinoma celotni vodni stolp v evfotski coni, so celice tudi na 15 m še vedno izpostavljene razmeroma visokim jakostim svetlobe. Med eksperimentom v svetlobnem inkubatorju očitno nismo mogli zagotoviti dovolj visokih svetlobnih jakosti, ali pa je trajal premalo časa, da bi se pokazali fotoinhibitorni učinki. Fotoinhibicijo, ki jo izzovemo v svetlobnem inkubatorju, moramo razlikovati od fotoinhibicije *in situ* (MacIntyre *in sod.*, 2002). Ta je značilna za površinske populacije celic, ki so bile nedavno izpostavljene mešanju in kasnejši stratifikaciji in so se tako znašle v plitvem površinskem sloju, kjer je povprečna jakost svetlobe večja od  $E_k$  (MacIntyre in Cullen, 1996). Glede na to, da se *in situ* fotoinhibitorne spremembe na fotosintetskem aparatu čez noč popravijo, če ima celica na voljo dovolj hranil (Falkowski in Raven, 1997), bi v naših vzorcih, ki so bili vedno zajeti ob 9h zjutraj (pred dolgotrajno izpostavitvijo previsokim jakostim svetlobe), pričakovali sledi fotoinhibicije samo v hranilno osiromašenem zgornjem vodnem sloju poleti. Kot bomo videli v nadaljevanju (poglavje 5.1.2), se je to res zgodilo.

### 5.1.1 Vertikalna variabilnost

Vertikalna variabilnost fotosintetskih parametrov je bila v splošnem večja v razslojenem vodnem stolpcu, bolj enoten odziv pa je bil značilen v obdobju, ko je bil gostotni gradient majhen (sl. 14). Načeloma so fotosintetski parametri po globini enaki takrat, ko se fitoplankton lahko prilagodi povprečni svetlobni jakosti v vodnem stolpcu, torej ko je časovna skala vertikalnega mešanja krajša kot je časovni interval, potreben za fotoaklimacijo (Falkowski, 1981; MacIntyre in Cullen, 1996; Moore *in sod.*, 2006). Nasprotno pa razslojen vodni stolpec narekuje vertikalne razlike v parametrih, ker se lahko izoblikujejo populacije fitoplanktona z različno fiziologijo, ker so ločene s piknoklino. V naši raziskavi smo opazili statistično značilne vertikalne razlike pri parametrih  $\alpha^B$  in  $E_k$  v

obdobju razslojenega vodnega stolpca, ne pa tudi v  $P_{\max}^B$ . Razlog za odsotnost vertikalnih razlik v  $P_{\max}^B$  lahko vsaj deloma pripišemo podobni sestavi združbe na obeh vzorčevalnih globinah, med katerima ni bilo statistično značilnih razlik. Tudi v raziskavi iz obalnega predela Japonskega morja niso našli statistično značilnih vertikalnih razlik v  $P_{\max}^B$ , opazili pa so jih v  $\alpha^B$  in jih pripisali fotoaklimaciji (Yoshikawa in Furuya, 2008). V nasprotju s pričakovanjem je bil  $E_k$  statistično značilno različen med globinami tudi v obdobju premešanega vodnega stolpca. Te razlike so bile največje takrat, ko je tudi parameter  $\alpha^B$  izkazoval očitne razlike. V teh primerih je bila izmenjava vodnih mas očitno minimalna, navkljub majhnim gostotnim razlikam vzdolž premešanega vodnega stolpca, ki bi ob prisotnosti zunanjega fizikalnega vsiljevanja omogočale vertikalno mešanje. Predvidevamo, da so bile vetrovne razmere prešibke (6-urna povprečna hitrost vetra  $< 3 \text{ m s}^{-1}$ ) da bi ustvarile pogoje za vertikalno mešanje.

Pomembno je razlikovati med premešanim vodnim slojem in slojem aktivnega mešanja (Brainerd in Gregg, 1995; Ross *in sod.*, 2011). Premešani vodni sloj je sloj vode z enako temperaturo in slanostjo in zato enake gostote, vendar ni nujno, da so znotraj tega sloja dejansko prisotni vertikalni tokovi. Proti koncu zime je lahko na površini vodnega stolpca še vedno prisoten premešani vodni sloj, ki je posledica konvektivnega mešanja in/ali zimskih neviht, znotraj katerega pa je vertikalno mešanje izrazito zmanjšano zaradi zmanjšanega površinskega ohlajanja in vetrnega stresa (Chiswell, 2011).

Statistično značilne razlike med globinami v premešanem vodnem stolpcu v  $E_k$  in celo v  $\alpha^B$  namigujejo, da se fitoplankton hitro odziva na trenutne svetlobne razmere v procesu fotoaklimacije. Enotnega fotofiziološkega odziva torej ne moremo predpostaviti glede na kriterij stratifikacije, izbran v tej raziskavi ( $c \geq 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ ). Enoten fotofiziološki odziv z globino smo opazili le pri zelo šibkem gostotnem gradientu ( $c \leq 0,005 \text{ kg m}^{-4}$ ) (sl. 14a), ki ustreza definiciji za zgornji premešani sloj na oceanu (Sprintall in Cronin, 2008), natančneje gostotni razliki  $\sigma_t \leq 0,125 \text{ kg m}^{-3}$ . Tako šibke gostotne gradiente smo opazili le 3-krat v naši raziskavi (sl. 7, pregl. 2). Do neke mere je to posledica dejstva, da je naše vzorčenje omejeno na obdobja šibkega vetra, saj je lahko delo na vzorčevalnem plovilu nevarno, ko hitrost vetra preseže  $5 \text{ m s}^{-1}$ . V takem primeru smo morali z vzorčenjem počakati do brezvetrja. Rezultati kažejo, da lahko že zelo kratko obdobje stabilnih vremenskih razmer ( $\approx 1$  dan) poveča stabilnost vodnega stolpca. Tako lahko povzamemo,

da v večjem delu leta vertikalne gostotne razmere v Tržaškem zalivu vsiljuje dovolj stabilnosti vodnega stolpa, da se lahko izrazijo razlike v fotofiziologiji fitoplanktona.

### 5.1.2 Vpliv okoljskih dejavnikov

Med vsemi testiranimi fizikalnimi, kemijskimi in biološkimi dejavniki so le  $T$ ,  $E_Z$  in  $\zeta$  korelirali s  $P-E$  parametri (pregl. 4). To se sklada z obsežno raziskavo, ki je zajemala 700  $P-E$  eksperimentov, kjer sta bili temperatura in svetloba najpomembnejši pri razlagi variabilnosti fotosintetskih parametrov (Harrison in Platt, 1986).

Razmerje med povprečno svetlobo v premešanem vodnem stolpcu ( $E_{UML}$ ) in  $E_k$  se uporablja kot indikator svetlobne limitacije fitoplanktonske združbe v turbulentnem vodnem stolpcu (Peeters *in sod.*, 1991; Figueiras *in sod.*, 1999). Razmerje manjše od ena nakazuje, da je fotosinteza svetlobno omejena in da dosežemo svetlobno nasičenje le eksperimentalno v svetlobnem inkubatorju, kjer so vzorci izpostavljeni višjim svetlobnim jakostim. V obdobju premešanega vodnega stolpca v naši raziskavi je bilo razmerje  $E_{UML}/E_k$  vedno  $< 1$ . V obdobju razslojenega vodnega stolpca, kjer je fitoplanktonu preprečeno vertikalno gibanje po celém vodnem stolpcu, smo namesto  $E_{UML}$  uporabili  $E_Z$ . Razmerje  $E_Z/E_k$  se je zmanjševalo eksponentno z optično globino (sl. 15). Z izjemo prve optične globine, svetloba v vodnem stolpcu ni bila zadosti visoka, da bi nasičila stopnjo fotosinteze ( $E_Z/E_k < 1$ ). Povprečna optična globina na dnu vodnega stolpca v naši raziskavi je bila 4,2, kar nakazuje, da je fotosinteza v približno  $\frac{3}{4}$  vodnega stolpca svetlobno limitirana. V obalnih morjih je svetloba pogosto omejujoči dejavnik fotosinteze, saj sladkovodni pritoki vnašajo raztopljen in partikulatni material, ki lahko znatno poveča turbidnost vode (Shaw in Purdie, 2001; Bouman *in sod.*, 2010).

Poleg tega, da svetloba lahko predstavlja za fitoplankton omejujoči dejavnik, pri njem sproži še vrsto odzivov, ki jim s skupnim imenom rečemo fotoaklimacija. Izpostavitve določeni svetlobni jakosti s časom sproži spremembe v pigmentni sestavi celice (Falkowski in Raven, 1997), tako v absolutnih koncentracijah pigmentov (Sakshaug *in sod.*, 1997) kot tudi v razmerju nefotosintetskih (NFP) in fotosintetskih (FP) pigmentov (Lutz *in sod.*, 2003; Hickman *in sod.*, 2009). V površinskih vzorcih smo res zasledili



visoko razmerje NFP:FP pigmentov (osebni vir, oktober 2013), v vzorcih s 15 m pa smo opazili trend povečevanja koncentracije Chl *a* z optično globino ( $r = 0,62$ ,  $p < 0,05$ ). Fotoaklimacija se je odrazila tudi v dinamiki *P-E* parametrov. Najbolj očitna je odvisnost  $\alpha^B$  in  $E_k$  od optične globine v razslojenem vodnem stolpcu. Povečevanje svetlobne jakosti vodi v sintezo večje količine pomožnih pigmentov (NFP), katerih vloga je zaščititi celico pred jakostmi svetlobe, ki so višje od optimalne. V procesu nefotokemičnega odvajanja energije NFP pigmenti absorbirano svetlobno energijo odvajajo v obliki toplote, kar vodi v zmanjšanje  $\alpha^B$  in povečanje  $E_k$  (Sakshaug *in sod.*, 1997). Poleg tega smo v poletnih mesecih blizu površine ( $\zeta < 0,4$ ) opazili sočasno zmanjšanje  $\alpha^B$  in  $P_{max}^B$ . To je najverjetneje posledica fotoinhibitornih učinkov, natančneje izgube funkcionalnih reakcijskih centrov (Laws *in sod.*, 2002) zaradi skupnih učinkov visoke temperature, daljše izpostavitve previsokim jakostim svetlobe in hranilno osiromašenim razmeram v zgornjem sloju razslojenega vodnega stolpca (Falkowski in Raven, 1997).

Temperatura je statistično značilno korelirala s  $P_{max}^B$  na celotnem naboru podatkov ( $r = 0,48$ ,  $p < 0,001$ ), vendar je bila korelacija najvišja v RS – 15m ( $r = 0,71$ ,  $p < 0,001$ ). Korelacija s temperaturo je pogosto opažena v raziskavah od zmernega do hladnega pasu (Harrison in Platt, 1986; Behrenfeld in Falkowski, 1997b; Shaw in Purdie, 2001; Finenko *in sod.*, 2002). V določenem intervalu rastoče temperature stimulirajo fotosintezo zaradi neposrednega učinka na encimske procese Calvinovega cikla (Falkowski in Raven, 1997). Vendar pa ta odvisnost doseže optimum in pri višjih temperaturah lahko pride do upadanja stopnje fotosinteze zaradi denaturacije encimov (Raven in Geider, 1988). V času našega vzorčenja julija 2010 je bila temperatura v površinskem sloju izjemno visoka (28,4 °C) in  $P_{max}^B$  je bil res veliko nižji, kot bi pričakovali v skladu s pozitivno korelacijo s temperaturo, kar se je odrazilo v odsotnosti značilne korelacije v skupini RS – površina (pregl. 3). Vendar pa so visoke temperature značilne za obdobja zelo visokih svetlobnih jakosti in je zato težko ločiti med učinki obeh dejavnikov. Poleg neposrednega učinka temperature na fotosintezo se lahko izrazi tudi nevzročna korelacija zaradi hkratnega delovanja kakšnega drugega dejavnika. V zmernem pasu, na primer, je lahko razslojenost vodnega stolpca izključno posledica temperature. Ob predpostavki, da je  $P_{max}^B$  obratno sorazmeren z velikostjo celice pri svetlobno saturiranih pogojih, so Platt in sodelavci (2005) postavili hipotezo o posredni povezavi temperature in  $P_{max}^B$ . Njihova hipoteza je,

da je korelacija med  $P_{\max}^B$  in temperaturo posledica dejstva, da se majhne celice z velikim  $P_{\max}^B$  tipično pojavljajo v oligotrofnih stratificiranih okoljih, velike celice z majhnim  $P_{\max}^B$  pa prevladujejo v hladnejših obdobjih, ko je vodni stolpec premešan. Tudi nekatere druge študije so neposreden vpliv temperature na stopnjo fotosinteze postavile pod vprašaj (Uitz *in sod.*, 2008) in poudarile odvisnost fotofiziologije od vrstne sestave oziroma velikostne strukture združbe, ki naj bi odražala fizikalno in kemično okolje (svetlobni in hranilni pogoji, temperatura in stratifikacija).

V Tržaškem zalivu na stabilnost vodnega stolpca pomembno vpliva tudi znižana površinska slanost zaradi sladkovodnih pritokov. Tekom te raziskave je gostotni gradient močno koreliral s površinsko slanostjo ( $R^2 = 0,91$ ), temperatura pa je prispevala veliko manj. Poleg tega na podlagi naših rezultatov ne moremo sklepati o svetlobno nasičeni rasti fitoplanktona. Zato se zdi verjetno, da opažena korelacija med  $P_{\max}^B$  in temperaturo odraža bolj metabolične procese, kot pa posreden vpliv temperature na časovno variabilnost v združbi fitoplanktona.

Nekateri avtorji poročajo, da  $P_{\max}^B$  pozitivno korelira z velikostjo celic (Cermeno *in sod.*, 2005), drugi, da negativno (Malone, 1977; Toon *in sod.*, 2000). Odnos med  $P_{\max}^B$  in vrstno sestavo je tako še nejasen, čeprav je bil v nekaterih morjih dokazan (Bouman *in sod.*, 2005). Kljub temu, da je v naši raziskavi najvišji izmerjeni  $P_{\max}^B$  ustrezal združbi z majhnimi celimi in nizko biomaso, nismo opazili jasnega odnosa med  $P_{\max}^B$  in velikostno oz. taksonomsko sestavo združbe, kar se ujema z izsledki raziskav avtorjev Finkel (2001) in Gallegos (2012). Predvidevamo, da je bilo z dvotedenskim intervalom vzorčenja uporabljenim v naši raziskavi, za razliko od vsakodnevnega, težko določiti odnos med  $P$ - $E$  parametri in taksonomsko oz. velikostno strukturo združbe. V sosledju različnih razvojnih faz posameznih vrst v združbi je odnos med stopnjo rasti, celično velikostjo in taksonomsko sestavo izrazito alometričen (Gallegos, 2012), kar predstavlja šum, ki zabriše trende v naravnih vzorcih.

V naši raziskavi smo opazili statistično značilno korelacijo parametrov  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$ . Glede na starejšo literaturo (Platt in Jasby, 1976), je ta korelacija presenetljiva, saj naj bi bila parametra *a priori* neodvisna drug od drugega, ker  $P_{\max}^B$  opisuje temotne reakcije fotosinteze,  $\alpha^B$  pa svetlobne reakcije fotosinteze. Te paralelne spremembe oziroma

korelacijo obeh parametrov so sicer zabeležili že dolgo nazaj (Harrison in Platt, 1986), vendar dolgo nihče ni predlagal nobene razlage. Leta 2004 so Behrenfeld in sodelavci (2004) objavili pregledni članek, v katerem so postavili hipotezo, da se v pogojih limitirane rasti, zlasti zaradi pomanjkanja hranil, fotosintetsko nastali reducenti ( $H^+$  in NADPH) porabljajo bolj za nastanek ATP-ja v hitrih respiratornih poteh in ne za redukcijo ogljika, česar *P-E* metoda ne zazna. Ker se spremeni ponor spojin, nastalih v svetlobnih reakcijah, se spremeni navidezni izplen svetlobe za vezavo ogljika, kar se odrazi kot pozitivna korelacija med  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$ .

V naših podatkih smo statistično značilno korelacijo med  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  določili tako na celem naboru podatkov, kot tudi na podatkih razdeljenih v skupine (pregl. 4). Za Tržaški zaliv je v zadnjem desetletju, zlasti po letu 2003, značilno upadanje sladkovodnih pritokov in s tem zmanjšan pritok hranilnih snovi s kopnega (Cozzi *in sod.*, 2012). Posledično je upadla koncentracija hranil v morski vodi (Mozetič *in sod.*, 2012). Tako lahko sklepamo, da je hipotetična fiziološka osnova kovariacije med  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  (Behrenfeld *in sod.*, 2004; Behrenfeld *in sod.*, 2008) v naših podatkih manjša razpoložljivost hranil v Tržaškem zalivu.

## 5.2. VARIABILNOST IN LIMITATIVNOST PRIMARNE PRODUKCIJE

### 5.2.1 Sezonska variabilnost in omejujoči dejavniki primarne produkcije

V skladu z zakonom minimuma (Liebig, 1840) lahko predpostavimo, da se obseg primarne produkcije vedno odziva na količino limitirajočega dejavnika. Tako lahko zadovoljivo razložimo letni potek PP (kot INT PP) v JV delu Tržaškega zaliva v letih 2010–2011 (sl. 19) ob upoštevanju rezultatov analize relativne limitacije (sl. 20). V obeh letih je bila PP najnižja v zimskih mesecih (januar–marec) sočasno z najnižjimi jakostmi svetlobe na letni skali, kar se je odrazilo v izrazito limitirajočem delovanju svetlobe. Skladno z nizko stopnjo PP je bila v zimskem času nizka tudi biomasa po celem vodnem stolpcu, razen februarja 2011. Takrat je bila koncentracija Chl *a* najnižja na površini ( $0,86 \mu\text{g L}^{-1}$ ) in se je povečevala z globino. Glede na fizikalno-kemične lastnosti vodnega stolpca (slabe svetlobne razmere in enakomerna porazdelitev hranil vzdolž vodnega stolpa) predvidevamo, da so bile povišane koncentracije Chl *a* v globljih slojih ( $1,58\text{--}1,74 \mu\text{g L}^{-1}$ ) prej posledica fotoaklimacije na nizke svetlobne jakosti (MacIntyre *in sod.*, 2002), kot pa povečanega števila celic.

Konec aprila se je v obeh letih PP začela povečevati, skladno z večanjem svetlobnih jakosti. Poleg tega se vodni stolpec v tem obdobju že rahlo razsloji, predvsem zaradi zmanjšane površinske slanosti oz. povečanih sladkovodnih pritokov, povezanih z višjimi koncentracijami nitrata. V plitvejšem zgornjem premešanem vodnem sloju so fitoplanktonske celice v povprečju izpostavljene večjim svetlobnim jakostim, kar pogojuje višjo stopnjo fotosinteze. Na površini razslojenega vodnega stolpca so se tako hkrati oblikovale ugodne hranilne in svetlobne razmere, kar je imelo za posledico porast PP in biomase. To smo zabeležili v mesecu maju v obeh letih, ko se je povečana abundanca nanoflagelatov in diatomej odrazila v višku biomase. Spomladansko cvetenje je značilno za severni Jadran (Revelante in Gilmartin, 1976), pa tudi za druga morja zmernih širin (Legendre, 1990), kjer po navadi prevladujejo diatomeje, čeprav smo v zadnjem času opazili premik k manjšim celicam v združbi oziroma prevladi nanoflagelatov (Mozetič *in sod.*, 2012).

V letu 2010 se je PP od aprila dalje še povečevala in dosegla višek julija, skladno z letnim svetlobnim viškom. Takrat je bilo po celem vodnem stolpcu tudi veliko fosfata. Zaradi ugodnih hranilnih razmer se je povečal delež diatomej, ki imajo višje hranilne zahteve kot manjši nanoflagelati (Fogg, 1991). Na splošno je bilo v letu 2010 dosti sladkovodnih vnosov hranil v površinski sloj, zato je bila svetloba glavni limitirajoči dejavnik skoraj preko celega leta, kar se je odrazilo tudi v močni korelaciji med INT PP in  $E_{ML}$  na letni skali (pregl. 6).

V zgornjem sloju stratificiranega vodnega stolpca se čez čas hranila porabijo, ker je onemogočena difuzija iz spodnjih slojev, in tako se svetlobna limitativnost prevesi v hranilno. Leta 2010 se je to zgodilo pozno poleti, tako da sta v obdobju avgust–september PP in biomasa upadli. Leta 2011 pa se je hranilno omejevanje začelo že maja (sl. 20), zato se PP ni mogla odzvati na sezonski višek svetlobe. V letu 2011 tako ni bilo poletnega maksimuma PP, tipičnega za leto 2010, ker je bila primarna produkcija v nasprotju z istim obdobjem v letu 2010 izrazito hranilno omejena. V septembru 2011 pa so se povečale koncentracije nitrata, sprva le na površini in kmalu zatem po celotnem vodnem stolpcu, tako da ni bil več omejujoč. PP se je začela povečevati in rasla vse do konca oktobra, ko je dosegla drugi letni višek. V vsem tem času sta bili biomasa in abundanca izredno nizki (sl. 16, 17), prevladujoča skupina pa so bili nanoflagelati (z izjemo prve polovice septembra 2011, ko je naraslo število majhnih celic iz diatomejskega roda *Chaetoceros*). Neobjavljeni podatki o pigmentni sestavi fitoplanktona (osebni vir, oktober 2013) nakazujejo tudi, da so septembra 2011 velik delež k skupni biomasi prispevale cianobakterije iz pikoplanktonskega velikostnega razreda, za katere je dokazano, da se njihov delež v Tržaškem zalivu poveča pozno poleti v razslojenem vodnem stolpcu (Turk, 1992). Takrat so bile koncentracije fosfata še vedno potencialno omejujoče za rast fitoplanktona, vendar bolj za večje celice (nano- in mikrop plankton) kot pa za pikoplankton. Manjše celice imajo bolj učinkovit privzem hranil in s tem nižjo konstanto polovičnega nasičenja za določeno hranilo (Falkowski in Raven, 1997). Med različnimi vrstami fitoplanktona, ki v okolju med sabo tekmujejo, so tiste s sposobnostjo po večjem privzemu hranil bolj uspešne oziroma imajo večji kompeticijski uspeh (Eppley *in sod.*, 1969). Relativno visoka primarna produktivnost prevladujočega avtotrofnega pikoplanktona se ni odrazila v povečani skupni biomasi. To je najverjetneje posledica njihove majhne vsebnosti klorofila *a*, kot tudi

sprotnega objedanja s strani heterotrofnih nanoflagelatov (Fogg, 1991) in rakov veslonožcev (Lipej *in sod.*, 1997), značilnega za to obdobje.

Drugi višek PP je bil v obeh letih izmerjen jeseni, in sicer novembra 2010 ter oktobra 2011 kot že zgoraj omenjeno. V obeh obdobjih je bil povečan vnos nitrata z rekami (sl. 6, 10), sicer veliko bolj v 2010 kot 2011, ki je najverjetneje sprožil porast PP do takrat hranilno limitirane skromne biomase. Kmalu zatem, decembra obeh let, so se v vodnem stolpcu pojavile fizikalne nestabilnosti. Vertikalno mešanje je celotni vodni stolpec obogatilo s hranili, kar je sprožilo jesensko cvetenje diatomej. Vertikalno mešanje oz. turbulentnost vodnega stolpa je prednostno tudi zaradi ohranjanja fitoplanktonskih celic v suspenziji (Margalef, 1978), kar preprečuje tonjenje celic v globlje sloje z nizkimi jakostmi svetlobe. Kot smo dokazali v raziskavi fotosintetskih značilnosti (Talaber *in sod.*, 2014), je fotosinteza fitoplanktona v Tržaškem zalivu svetlobno nasičena le znotraj prve optične globine, tako da ko se zgornji premešan sloj poglobi, so celice v povprečju že svetlobno omejene. Najbolj izrazito je to v zimskih mesecih, ko je zgornji premešan sloj zelo globok ali celo sega do dna. Velik upad PP decembra povezujemo s premešanjem vodnega stolpca do kritične globine, kjer je povprečna svetlobna jakost premajhna za neto fotosintezo. Sočasno je upadla tudi biomasa, kar bodisi nakazuje na pritisk plenilcev ali pa na posedanje biomase na dno vodnega stolpca oz. lateralni transport.

Sladkovodni pritoki niso pomembni samo s stališča koncentracije hranil, temveč značilno prispevajo tudi k povečani stabilnosti vodnega stolpca. Stabilnost vodnega stolpca je pomemben dejavnik dinamike fitoplanktona, ker kontrolira dostopnost hranil in svetlobe in s tem biološko produktivnost v morju (Yentsch, 1990). V naši raziskavi je bila INT PP statistično značilno korelirana z gostotnim gradientom, kar potrjuje pozitiven vpliv razzslojenosti na stopnjo fotosinteze. V razzslojenih razmerah je zgornji premešan sloj zelo plitek (pogosto  $< 5\text{m}$ ) in je tako tudi povprečna svetlobna jakost v tem sloju veliko večja, saj svetloba z globino upada eksponentno.  $Z_{\text{UML}}$  je tako pravzaprav približek za količino svetlobe in lahko nanjo gledamo kot na limitirajoč dejavnik svetlobe, skupaj s povprečno dnevno količino svetlobe na površini ter povprečno količino svetlobe v zgornjem premešanem sloju. Korelacija med INT PP in  $Z_{\text{UML}}$  je pričakovano negativna v obeh letih, vendar statistično značilna le leta 2010. Večja korelacija v letu 2010 ni presenetljiva, saj je

bil višek produkcije poleti in tako so bile visoke vrednosti INT PP takrat, ko je bila  $Z_{UML}$  majhna, in obratno, nizke vrednosti pozimi, ko je  $Z_{UML}$  največja.

Viški primarne produkcije v obeh letih so se ujemali s povečanim številom diatomej v združbi, ki je bilo vedno posledica povišanih koncentracij hranil, predvsem nitrata. Ti izsledki dopolnjujejo predhodne raziskave o povezavi sladkovodnih pritokov in sezonske dinamike najpomembnejših skupin fitoplanktona v Tržaškem zalivu (Malej *in sod.*, 1995; Mozetič *in sod.*, 1998) ter sovpadanju viškov primarne produkcije in prevlade mikrofrakcije ne le v severnem Jadranu (Cataletto *in sod.*, 1993; Malej *in sod.*, 1995; Socal *in sod.*, 2002; Vadrucchi *in sod.*, 2005), ampak tudi v drugih obalnih območjih, npr. v Sredozemskem morju (Psarra *in sod.*, 2000) in Tokijskem zalivu (Bouman *in sod.*, 2010).

Rezultati analize limitirajočih dejavnikov kažejo, da primarno produkcijo v Tržaškem zalivu skoraj preko celega leta omejujeta fosfat v površinskem sloju in svetloba v globljih slojih. V površinskem sloju razslojenega vodnega stolpca poleti nastopi sprva omejevanje z nitratom, ki se pozno poleti oziroma zgodaj jeseni spet prevesi v omejevanje s fosfatom. Kljub krajšemu časovnemu obdobju nitrata limitativnosti (2–4 mesece) v primerjavi s fosfatno se zdi, da je vpliv prve na obseg PP večji, ker časovno sovpada s sezonskim viškom svetlobe.

Fosfat je že dolgo prepoznan kot limitirajoč dejavnik fitoplanktonske rasti v severnem Jadranu (Pojed in Kveder, 1977; Harding Jr. *in sod.*, 1999), kot tudi drugje v Sredozemskem morju (Thingstad *in sod.*, 1998). Statistično značilna korelacija med  $P_Z$  in celokupnim fosforjem na površini pa nakazuje na možnost, da lahko fitoplankton v Tržaškem zalivu izkorišča tudi organski fosfor. Izkoriščanje organskega fosforja s pomočjo encima alkalne fosfataze je bilo dokazano eksperimentalno na kulturah dinoflagelatov (Dyhrman in Palenik, 1999; Dyhrman, 2005), pa tudi pri mešanih populacijah fitoplanktona v obalnem morju (Dyhrman in Ruttenberg, 2006), vključno s severnim Jadranom (Ivančič *in sod.*, 2010).

### 5.2.2 Medletna variabilnost primarne produkcije

Razlike v primarni produkciji v letih 2010 in 2011 so bile predvsem posledica razlik v koncentracijah hranil, saj so bile svetlobne razmere v obeh letih podobne. V letu 2011 je bilo hranil veliko manj kot v prejšnjem letu, kar povezujemo zlasti z mnogo manjšimi rečnimi pretoki v 2011 (letna količina sladke vode:  $2,8 \times 10^9 \text{ m}^3$ ) kot v 2010 (letna količina sladke vode:  $5,5 \times 10^9 \text{ m}^3$ ). Na vzorčevalni postaji, ki je od glavnega sladkovodnega vira v Tržaškem zalivu oddaljena več deset kilometrov, je težko neposredno povezati velikost pretoka s koncentracijo hranil, še posebej, ker na porazdelitev ter koncentracijo hranil v vodi vplivajo tudi drugi fizikalni procesi. Zato za oceno vpliva hidrologije na porazdelitev hranil v morju uporabimo kazalec površinske slanosti.

V letu 2010 smo ugotovili več statistično značilnih korelacij med površinsko slanostjo in abiotskimi (koncentracije nitrata, TIN in TP) oz. biotskimi parametri (Chl *a* in P<sub>Z</sub>) (pregl. 7) kot v letu 2011 (pregl. 8). Tudi koncentracije hranil so statistično značilno korelirale s koncentracijami Chl *a*, ta pa je statistično značilno koreliral s P<sub>Z</sub>. Kot je znano za obalna morja, vključno s Sredozemskim, je njihova produktivnost močno odvisna od rečnih pritokov (Ludwig *in sod.*, 2009), kar potrjujejo naši rezultati tudi za Tržaški zaliv.

V nasprotju z letom 2010, se dinamika sladkovodnih vnosov, slanosti in vsebnosti hranil ter klorofila *a* v letu 2011 ni odrazila v statistično značilni korelaciji, kar opominja na to, da se moramo za razumevanje te dinamike v hranilno osiromašenih razmerah posluževati še drugih pristopov, kot je bila na primer analiza limitirajočih dejavnikov.

Razlika v rečnih vnosih hranil se je odrazila v letnih ocenah PP, ki sta bili za leti 2010 in 2011 87,4 in 60,2 g C m<sup>-2</sup>. Razlike v hidrologiji, natančneje količina in časovno obdobje vnosa hranil z rekami, lahko narekuje različen potek PP in različne limitirajoče dejavnike v določenih obdobjih. Ne samo, da je bil spomladanski višek pretokov reke Soče leta 2011 v primerjavi s tistim leta 2010 manjši skoraj za polovico ( $125 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  proti  $190 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), nastopil je tudi dva meseca prej (maja v letu 2010 ter marca v letu 2011). Zelo majhni sladkovodni vnosi v poznopomladanskem obdobju leta 2011 so povzročili močno in dolgotrajno omejevanje PP s hranili čez celo poletje. Nasprotno pa so se leta 2010, kot



posledica sladkovodnih vnosov (tako rečnih kot padavinskih), zgodaj poleti oblikovali pogoji, ki so sprožili za ta čas neobičajno bujno rast diatomej, ki se je odrazila v visokih koncentracijah Chl *a* ter tudi v visoki primarni produkciji. Tako poletno cvetenje diatomej, ki se pojavi po običajnem spomladanskem višku biomase, je posledica pulza hranil v sicer sušnem poletnem času in povečane vertikalne stabilnosti vodnega stolpca (Revelante in Gilmartin, 1992).

Medletne razlike v obsegu PP imajo lahko posledice za višji trofični nivo. Kot so pokazali avtorji raziskave 20-letne fitoplanktonske dinamike v Tržaškem zalivu (Mozetič *in sod.*, 2012), je za obdobja bogata s hranili značilna "*bottom up*" kontrola fitoplanktona, prevladuje pa klasična prehranjevalna veriga. V obdobjih majhnih rečnih pretokov in nizkih koncentracij hranil ter posledično nizke biomase fitoplanktona, pa nastopijo drugi procesi (regenerirana produkcija) oz. drugačne trofične poti (mikrobna zanka). Korelacija med amonijem in  $P_z$ , ki smo jo zabeležili v 2011, ne pa v 2010, bi lahko nakazovala regenerirano produkcijo.

### 5.2.3 Fotoinhibitorni učinki previsokih svetlobnih jakosti

Produktivnost je bila skoraj izključno najvišja na površini, nato pa je upadala z globino skladno s pojemanjem svetlobe v vodnem stolpcu (sl. 18, sl. 8). V poletnih mesecih se je včasih zgodilo, da je bila  $P_Z$  višja na 5 m. Na podlagi izsledkov naše raziskave o  $P-E$  parametrih lahko sklepamo, da gre za skupne učinke visoke temperature, daljše izpostavitve visokim jakostim svetlobe in hranilne limitativnosti v zgornjem sloju razslojenega vodnega stolpca (Falkowski in Raven, 1997; Laws *in sod.*, 2002). Te stresne razmere privedejo do izgube funkcionalnih reakcijskih centrov v fotosintetskem aparatu fitoplanktona in močnega nefotokemičnega odvajanja energije, ki prispevata k nižanju tako  $P_{\max}^B$  kot  $\alpha^B$  v površinskem sloju. Globlje v vodnem stolpcu sta bili fotosintetska kapaciteta in učinkovitost najverjetneje višji, kar se je odrazilo v višji  $P_Z$ . Skrajni primer je bil 11.8.2011, ko je  $P_Z$  dosegla višek šele na 15 m. Takrat so bila do globine 10 m omejujoča hranila, globlje pa je bila omejujoča svetloba. Kombinacija visoke fotosintetske učinkovitosti, višje biomase, ter zadostne jakosti svetlobe na globini 15 m je najverjetneje botrovala netipičnemu profilu  $P_Z$ .

Fotoinhibitorni učinki svetlobe lahko znatno zmanjšajo dnevne vrednosti PP (Williams *in sod.*, 2002). Pomislek pa predstavljajo metodološki pristopi ocenjevanja fotoinhibicije. Inkubacija vzorcev na fiksnih globinah naj ne bi bila verodostojen prikaz *in situ* razmer. Dolgotrajna inkubacija (npr. več kot 4 ure) na določeni globini naj bi precenjevala učinke fotoinhibicije (Sakshaug *in sod.*, 1997), ker je celicam preprečeno potovanje po premešanem sloju, kjer bi bile v povprečju izpostavljene manjši jakosti svetlobe (Marra, 1978; Fogg, 1991; Gocke in Lenz, 2004). Tako naj bi taka metoda ocenjevanja podajala premajhne ocene prave vrednosti primarne produkcije integrirane po vodnem stolpcu (INT PP). Vendar pa nova spoznanja kažejo, da to drži le za zelo turbulentne sloje, katerih globina je večja od evfotske cone (Ross *in sod.*, 2011), in še več, da lahko taka metoda pravzaprav precenjuje INT PP (Barkmann in Woods, 1996), saj so lahko vzorci nerealno dolgo izpostavljeni tudi višji svetlobni jakosti, kot bi bili sicer. V stratificiranih razmerah, kjer je vertikalno mešanje majhno ali zanemarljivo, pa naj bi meritve na diskretnih globinah dobro opisale INT PP (Ross *in sod.*, 2011). Glede na naše rezultate, ki kažejo na prevladovanje razslojenih razmer v vodnem stolpcu (Talaber *in sod.*, 2014), lahko

sklepamo, da je *in situ* metoda primerna in da so opaženi fotoinhibitorni učinki v površinskih vzorcih prikaz realnega stanja. Še več, zgoraj omenjene raziskave (Marra, 1978; Barkmann in Woods, 1996; Gocke in Lenz, 2004; Ross *in sod.*, 2011) so bile narejene na podlagi 12- ali 24-urnih inkubacij. Naše *in situ* inkubacije pa so trajale samo 4 ure in so tako zagotovo še manj sporne, saj je fotoinhibicija močno odvisna od časa izpostavitve previsokim svetlobnim jakostim.

### 5.3 PRODUKTIVNOST TRŽAŠKEGA ZALIVA: ČASOVNI IN PROSTORSKI VIDIK

Sredozemsko morje je eno bolj oligotrofnih območij svetovnih oceanov (Krom *in sod.*, 2004). Značilen je močan gradient koncentracije Chl *a* in primarne produkcije, ki upada od zahoda proti vzhodu (Pujo - Pay *in sod.*, 2011). Ocene *in situ* PP za vzhodni del se gibljejo med 20 in 110 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Dugdale in Wilkerson, 1988; Antoine *in sod.*, 1996; Psarra *in sod.*, 2000), za zahodni del pa okoli 160 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Morel in André, 1991; Bosc *in sod.*, 2004). Ocene na podlagi rezultatov modelov, ki so upoštevali satelitsko ocenjene koncentracije Chl *a*, so nekoliko višje. Med leti 1978–1983 je bila z uporabo podatkov satelita CZCS primarna produkcija Jadranskega morja ocenjena na 301 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup>, kar ga je označilo za najbolj produktiven del Sredozemskega morja, v primerjavi z oceno za zahodni del (197 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup>) in vzhodni del Sredozemskega morja (137 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup>) (Antoine *in sod.*, 1995). Z uporabo satelita SeaWiFS pa so v obdobju 1998–2001 ocenili produkcijo Jadranskega morja na 181 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Bosc *in sod.*, 2004).

Razlike v ocenah PP na podlagi *in situ* meritev in tistih, ki temeljijo na modelih, so pričakovane. Medtem ko so glavni viri nezanesljivosti pri modelih merske napake satelitsko ocenjene koncentracije Chl *a*, ki so lahko velikostnega reda 100 % (Volpe *in sod.*, 2007) ter nezadostno poznavanje okoljske variabilnosti *P-E* parametrov (Platt in Sathyendranath, 1988; Longhurst *in sod.*, 1995), pa so pri *in situ* meritvah metodološke ovire povezane z inkubacijo vzorca fitoplanktona v zaprti posodi. Velikost posode je pomemben dejavnik pri poškodbah celic zaradi trkov v zaprtem prostoru ter pri kroženju hranil. Napake pri oceni fotosinteze pa bodo majhne pri kratkotrajnih inkubacijah (< 2 h) in pri uporabi polikarbonatnih posod (Laws, 1991). V posodah so poleg fitoplanktona tudi

zooplankton in bakterije, kar lahko privede do selekcijskih sprememb v populaciji fitoplanktona ter do povečane paše (Banse, 1994). Napake pri oceni fotosinteze so največje pri posodah majhnih volumnov ter v okoljih, kjer je značilna izrazita prostorska nehomogenost v gostoti celic, kar poveča možnost za nereprezentativno vzorčenje mešane populacije. Izmenjava plinov med različnimi organizmi, ki naseljujejo inkubacijsko posodo, se odrazi tako, da izmerimo nižjo stopnjo fotosinteze, vendar pa je to razliko praktično nemogoče ovrednotiti (Laws *in sod.*, 2002; Williams *in sod.*, 2002). Vzorci v posodah so izolirani od turbulentnega mešanja v vodnem stolpcu in so tako izpostavljeni hranilnim ter svetlobnim razmeram, ki se lahko bistveno razlikujejo od *in situ* razmer, kjer bi se celice sicer vertikalno premikale po vodnem stolpcu. Kot pa je bilo omenjeno že zgoraj (poglavje 5.2.3), so v stabilnem oziroma razslojenem vodnem stolpcu te napake zanemarljive.

V preglednici 9 so prikazane ocene PP za Tržaški zaliv, ki so sledile isti metodi inkubacije s  $^{14}\text{C}$  (glej Nielsen, 1952) in naj bi bile tako med seboj primerljive. Na slovenski strani zaliva so leta 1980 ocenili letno PP na  $42 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$  (Faganeli *in sod.*, 1981). Na italijanski strani zaliva pa so za leta 1999, 2000 in 2001 ocenili PP na 134, 414 in  $150 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$  (Fonda Umani *in sod.*, 2007). Z izjemo ocene iz leta 2000, vse te vrednosti uvrščajo Tržaški zaliv v oligotrofno do mezotrofno okolje. Ločitev na oligotrofna, mezotrofna in evtrofna morja sicer ni točno določena. Ryther (1969) je zaključil, da znaša primarna produkcija v oligotrofnih oceanih do  $50 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ , v obalnih morjih do  $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ , v zelo produktivnih območjih upwellinga pa do  $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ . Nixon (1995) pa je definiral oligotrofna, mezotrofna in evtrofna morja z letnimi količinami PP 100, 100–300 in 301–500  $\text{g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ .

Preglednica 9: Primerjava ocen primarne produkcije za Tržaški zaliv

Table 9: Comparison of primary production estimates for the Gulf of Trieste

Območje / obdobje	mg C m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup>	mg C m <sup>-3</sup> h <sup>-1</sup>	mg C m <sup>-2</sup> dan <sup>-1</sup>	g C m <sup>-2</sup> leto <sup>-1</sup>	opomba	Vir
JV del zaliva 1979–1980	1,3–23,1			42	<i>in situ</i> pogoji	Faganeli <i>in</i> <i>sod.</i> 1982
JV del zaliva 1992	4–99	0,1–3,5			<i>in situ</i> pogoji	Malej <i>in</i> <i>sod.</i> , 1995
SZ del zaliva 1999–2000		1,9–4,5	530–2650		Simulirani <i>in situ</i> pogoji	Cantoni <i>in</i> <i>sod.</i> , 2003
SZ del zaliva 1999–2001			50–3600	134–414	Simulirani <i>in situ</i> pogoji	Fonda Umani <i>in</i> <i>sod.</i> , 2007
JV del zaliva 2010	5,4–58,8	0,26–2,8	65,0–565,2	87,4	<i>in situ</i>	naša
2011	3,0–42,3	0,1–2,0	26,9–404,8	60,2	pogoji	raziskava

Naše ocene PP iz let 2010 in 2011 so, ne glede na upoštevano časovno enoto (ura, dan, leto), nižje od nedavnih ocen iz italijanskega dela zaliva (Fonda Umani *in sod.*, 2007), a primerljive z vrednostmi raziskave iz leta 1995 iz istega območja (Malej *in sod.*, 1995). Prav tako se dobro umeščajo v povprečno oceno za severni Jadran, ki znaša 90 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Malone *in sod.*, 1999). Primerljive so tudi z oceno letne produkcije v obalnih vodah SZ Sredozemskega morja; npr. zaliv Lions z 88 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Lefevre *in sod.*, 1997).

Podobno kot v Sredozemskem morju obstaja prostorski trofični gradient tudi v severnem Jadranu. Tako je bila PP obalnega zahodnega območja blizu izliva reke Pad ocenjena na 150 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Gilmartin in Revelante, 1983) oziroma 130 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Heilmann in Richardson, 1999), v vzhodnem delu, ki je pod manjšim vplivom rečne vode, pa je bila PP ocenjena na 80 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Heilmann in Richardson, 1999). Podobne vrednosti PP so bile pred skoraj 30 leti izračunane tudi za srednji Jadran, 60–90 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup> (Pucher -

Petković in Marasović, 1988). Izračunano dvoletno povprečje meritev dnevne PP v naši raziskavi ( $204 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ) je tudi primerljivo z dolgoletnim povprečjem za srednji Jadran ( $181 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dan}^{-1}$ ) za obdobje 1962–2002, brez obdobja 1980–1996, ko je bila zaznana sprememba v režimu (Grbec *in sod.*, 2009).

Naši oceni za JV del Tržaškega zaliva sta tako primerljivi s temi starejšimi ocenami za področja Jadranskega morja, ki niso pod neposrednim rečnim vplivom. Razen v redkih primerih spremenjenega poletnega tokovanja (Poulain, 2001, Tinta *in sod.*, 2014), reka Pad nima večjega vpliva na Tržaški zaliv, saj prevladujoči ciklonalni tok v severnem Jadranu (Artegiani *in sod.*, 1997) odnaša glavnilno rečne vode ven iz bazena ob zahodni obali (Malone *in sod.*, 1999). Primerjava ocen PP za Tržaški zaliv (pregl. 9) nakazuje na večji pomen reke Soče, ki, podobno kot Pad na širšem območju severnega Jadrana, ustvarja trofični gradient v Tržaškem zalivu.

Čeprav je to velika poenostavitev, lahko s predpostavko, da trofičnost v Tržaškem zalivu upada od SZ proti JV, podamo približno spodnjo mejo za letno pelagično primarno produkcijo celotnega zaliva. Če pomnožimo naše ocene s površino Tržaškega zaliva (cca.  $550 \text{ km}^2$ ), je spodnja meja letne produkcije za leto 2010 približno  $48 \text{ kt C}$  ( $4,8 \times 10^{10} \text{ g}$ ), za leto 2011 pa  $33 \text{ kt C}$  ( $3,3 \times 10^{10} \text{ g}$ ) oziroma malo manj kot milijoninko oceanske produkcije ( $50 \text{ Gt} = 50 \times 10^{15} \text{ g}$ ).

## 5.4 USPEŠNOST PRODUKCIJSKIH MODELOV ZA TRŽAŠKI ZALIV

Modeli za ocenjevanje primarne produkcije slonijo na dveh zelo različnih pristopih in sicer regresijskih modelih (Jassby in Platt, 1976; Cole in Cloern, 1984; Kyewalyanga *in sod.*, 1992; Uitz *in sod.*, 2010) in mehanicističnih modelih (Malone, 1977; Dutkiewicz *in sod.*, 2006). Regresijski modeli so primer empiričnega, mehanicistični pa racionalnega pristopa oziroma analize vzroka in posledice (Lucas, 1964). Medtem ko se empirični modeli za vrednotenje nekega procesa zanašajo na meritve, pa mehanicistični modeli slonijo na teoretičnih predpostavkah (Keller, 1989).

### 5.4.1 Regresijski model Platt

Iz literature je znano, da  $P$ - $E$  parametri izkazujejo dnevno variabilnost, kjer se  $P_{\max}^B$  od jutra do poldneva poveča od 2- do 4-krat (Kana *in sod.*, 1985; Moore *in sod.*, 2006). Veliko raziskav je pokazalo, da se podobno poveča tudi parameter  $\alpha^B$  in da je dnevno nihanje obeh parametrov sočasno, s podobno veliko amplitudo, ter da sta parametra med seboj korelirana (MacCaul in Platt, 1977; Erga in Skjoldall, 1990). Izbira modela, kjer smo enostavno podvojili oba  $P$ - $E$  parametra, je sicer poenostavitev, saj zagotovo dnevna variabilnost nima konstantne amplitude in je zelo verjetno odvisna tudi od sestave fitoplanktonske združbe. Največje oscilacije naj bi bile značilne za fitoplankton v eksponentni fazi rasti in naj bi bile manjše v stacionarni fazi (Harding Jr. *in sod.*, 1982).

Predvidevamo, da so bili fotofiziološki parametri vzorca v  $P$ - $E$  eksperimentu in vzorca, ki smo ga inkubirali *in situ*, drugačni. *In situ* inkubacije smo po navadi izvajali od 10h do 14h, v intervalu, ki naj bi zajel dnevni višek parametrov  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$ . Vodo za  $P$ - $E$  eksperiment smo vzorčili ob devetih zjutraj, z eksperimenti v laboratoriju pa smo začeli približno ob 10:30 (površinski vzorci) oz. 12:30 (vzorci s 15 m). Na izračun INT PP najbolj vplivajo vrednosti  $P_z$  s prvih metrov ( $< 10$  m) pod površino, torej v svetlobno zasičenem delu vodnega stolpca. To so ravno tisti vzorci, ki smo jih inkubirali razmeroma zgodaj, in je pomnožitev  $P$ - $E$  parametrov s faktorjem 2 izboljšala ujemanje med ocenami modela ter *in situ* vrednostmi (sl. 23). Dnevna variabilnost  $P$ - $E$  parametrov naj bi bila posledica tako notranje (intrinzične) variabilnosti, kot tudi spreminjajočih se okoljskih

parametrov (MacCaul in Platt, 1977). Vzorce smo od zajetja do izvedbe eksperimenta hranili pri stalnih in kontroliranih pogojih, ki so posnemali *in situ* pogoje. Glede na to, da smo s tako prirejenim modelom uspeli razložiti še dodatnih 16 % variabilnosti, naši rezultati torej podpirajo hipotezo, da je dnevna variabilnost vsaj deloma posledica intrinzične variabilnosti.

Modificiran model 'Platt' ('Platt 2PE') se je tako izkazal za dobrega kazalca primarne produkcije, saj je razložil kar 80 % sezonske variabilnosti. Slabše sta se odrezala modela '1 set 2PE' in 'lin-inter 2PE', kar je posledica razslojenosti vodnega stolpca, ki vsiljuje vertikalne razlike v fotofizioloških parametrih. Dejstvo, da se je slabše odrezal model, kjer smo med vzorčevalnima globinama izvedli linearno interpolacijo, je posledica zelo nizkih vrednosti  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  v površinskem sloju iz obdobja močne razslojenosti vodnega stolpca, saj je bila večina vzorcev iz tega obdobja. Kot smo pokazali, lahko previsoke jakosti svetlobe značilno inhibirajo učinkovitost in kapaciteto fotosinteze, predvsem skozi proces nefotokemičnega odvajanja energije iz antenskega kompleksa, ki se odraža v manjšanju parametra  $\alpha^B$ , ter skozi fotoinhibitorne poškodbe na fotosintetskem aparatu, ki se odražajo v manjšanju parametra  $P_{\max}^B$ . Vendar pa so previsoke svetlobne jakosti omejene predvsem na prvih nekaj metrov vodnega stolpca, tako da interpolacija med vrednostmi globljega sloja ustvarja nerealno nizke vrednosti  $P_{\max}^B$  v vmesnih slojih. Zato se boljše odreže model, ki upošteva *P-E* parametre s površine samo za površinski sloj, za vse ostale sloje pa *P-E* parametre z globine 15 m.

Trajanje inkubacije narekuje tudi, ali merimo bruto ali neto fotosintezo. Daljša kot je inkubacija, bolj meritev odraža neto fotosintezo (Sakshaug *in sod.*, 1997), saj med inkubacijo nekaj vezanega ogljika že porabi v respiraciji samih avtotrofov. Kratke inkubacije (nekaj ur) naj bi odražale bruto fotosintezo. Pri obeh metodah, *P-E* eksperimentih (1,5 h) ter pri *in situ* meritvah (4 h), smo uporabljali kratke inkubacije, vendar smo pri *in situ* meritvah upoštevali korekcijski faktor za respiracijo. Ocene na podlagi *P-E* parametrov naj bi tako predstavljale bruto, *in situ* meritve pa neto fotosintezo, zato bi pri prvih pričakovali višje vrednosti. To je držalo v primeru modela 'Platt 2PE', ki je v povprečju precenjeval *in situ* vrednosti za 17%, ter v primeru modela '1 set 2PE', ki je v povprečju precenjeval za 22 %. Model 'lin-inter 2PE' pa je *in situ* vrednosti podcenjeval za 33 %.



#### 5.4.2 Enostaven mehanicističen model svetlobno omejene primarne produkcije

Z analizo relativne limitacije smo kvalitativno razložili večino sezonske variabilnosti primarne produkcije. Torej lahko s pravilnimi predpostavkami o sistemu dobro opišemo njegovo dinamiko. V primeru, da je svetloba limitirajoč dejavnik, lahko torej obseg PP opišemo samo s količino biomase ( $B$ ), jakostjo svetlobe na površini ( $E_0$ ) in stopnjo atenuacije svetlobe v vodnem stolpcu ( $K_d$ ). V raziskavi primarne produkcije v zalivu San Francisco je enostaven produkt  $B \times E_0 / K_d$  razložil kar 80 % njene variabilnosti (Cole in Cloern, 1984). V našem primeru je isti produkt v letu 2010, ko je prevladovala limitacija s svetlobo, razložil 73 % variabilnosti, v »sušnem« letu 2011, ko pa so primarno produkcijo večinoma omejevala hranila, pa le 18 % variabilnosti. Tudi v raziskavi primarne produkcije v eksperimentalnih pogojih, kjer so simulirali širok gradient koncentracij hranil, so zaključili, da je v hranilno bogatem okolju produkt  $B \times E / K_d$  primeren kazalec primarne produkcije (Keller, 1988).

Odnos med fotosintezo in svetlobo ni linearen, ampak hiperboličen, tako kot ga opisuje  $P-E$  krivulja. Vendar je v območju srednjih do razmeroma velikih jakosti svetlobe, kjer se nahaja večina *in situ* meritev, ta odnos približno linearen. V tem primeru je upravičeno predpostaviti linearen model odnosa med fotosintezo in svetlobo (Bouman *in sod.*, 2010; Gameiro *in sod.*, 2011), kjer stopnjo fotosinteze opiše produkt med jakostjo svetlobe in učinkovitostjo fotosinteze ( $P = E \times \alpha^B$ ). To predpostavko smo preizkusili na istem naboru podatkov ( $n = 14$ ), kot smo jih uporabili v regresijskem modelu, tako da smo v produkt  $B \times E_0 / K_d$  vključili še parameter  $\alpha^B$ . V letu 2010 to ni mnogo izboljšalo koeficienta regresije med modelom in opaženim ( $R^2$  od 72 % na 77 %,  $n = 9$ ). V letu 2011 pa je upoštevanje tega fotofiziološkega parametra bistveno izboljšalo napoved ( $R^2$  od 24 % na 85 %,  $n = 5$ ). Čeprav je to statistično majhen vzorec, ki ne dovoljuje nedvoumnih zaključkov, pa ti rezultati nakazujejo, da  $P-E$  parametri integrirajo informacijo o okoljskih dejavnikih poleg svetlobe. Ko smo vključili parameter  $\alpha^B$ , je model precej dobro opisal sezonsko variabilnost nutrientno limitirane primarne produkcije, kar kaže da se sam parameter  $\alpha^B$  odziva na količino hranil v okolju, čeravno tega ne moremo zaslediti z enostavnimi statističnimi metodami.

## 5.5 SKLEPI

V skladu s predvidevanji so se  $P$ - $E$  parametri odzivali na variabilnost okoljskih dejavnikov, vendar so neposredno korelirali le s fizikalnimi parametri. Svetloba je razložila največji del variabilnosti parametrov  $\alpha^B$  (13 %) in  $E_k$  (50 %), temperatura pa variabilnosti parametra  $P_{\max}^B$  (26 %).

V nasprotju z našo hipotezo,  $P_{\max}^B$  ni izkazoval jasnega odnosa s fitoplanktonsko združbo, ne z njeno taksonomsko ne z velikostno strukturo. Sklepamo, da tega odnosa nismo mogli zaslediti zaradi premajhne frekvence vzorčenja, saj si v dvotedenskem intervalu med vzorčenji sledijo različne razvojne faze posameznih vrst v združbi. V različnih fazah pa je odnos med stopnjo rasti, celično velikostjo in taksonomsko sestavo lahko izrazilo alometričen, kar vnese veliko šuma v podatke.

Hipotezo o vplivu fizikalnih lastnosti vodnega stolpca, tj. razslojenosti, na vertikalne razlike v  $P$ - $E$  parametrih, smo deloma potrdili. Najbolj enoten fiziološki odziv vzdolž vodnega stolpca smo opazili v primerih zelo nizkih gostotnih gradientov. Že rahlo povečanje stabilnosti vodnega stolpca (gostotni gradient  $> 0,005 \text{ kg m}^{-4}$ ) je privedlo do vertikalnih razlik v fotofiziologiji. Razlike v parametrih  $\alpha^B$  in  $E_k$  v obdobju razslojenega vodnega stolpca so bile statistično značilne med vzorčevalnima globinama in so bile predvsem posledica previsokih svetlobnih jakosti v površinskem sloju, ki so izzvale spremembe v pigmentni sestavi celic in s tem povezano nefotokemično odvajanje energije. V šibko osvetljenih globljih slojih vodnega stolpca je bil  $\alpha^B$  značilno višji. V nasprotju s pričakovanim pri  $P_{\max}^B$  ni bilo statistično značilnih vertikalnih razlik. To povezujemo s podobnostjo v sestavi združbe in koncentracijah klorofila  $a$  na obeh vzorčevalnih globinah.

Oceni letne primarne produkcije na podlagi *in situ* meritev v letih 2010 ( $87,4 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ ) in 2011 ( $60,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ leto}^{-1}$ ) sta primerljivi s starejšimi ocenami primarne produkcije za Tržaški zaliv in ga uvrščata v oligotrofno okolje. Na obseg primarne produkcije neposredno vplivajo sladkovodnih vnosi hranil. Medletna nihanja v hidrologiji Tržaškega zaliva vplivajo na medletne razlike v primarni produkciji. To potrjuje nedavne izsledke o

potencialnem nižanju trofičnosti Tržaškega zaliva zaradi manjšanja sladkovodnih pritokov in posledične dostopnosti hranil. Na zmanjšano PP najbolj vpliva pomanjkanje sladkovodnih vnosov v poznopomladanskem obdobju, saj se slednje odrazi v hranilni limitativnosti v obdobju sezonskega viška svetlobnih jakosti. Visoke jakosti svetlobe v obdobju pomlad–poletje v kombinaciji s hranilno ugodnimi razmerami botrujejo glavnini letne PP in s tem tudi medletnim razlikam.

Ker je vodni stolp v Tržaškem zalivu skoraj preko celega leta močno razslojen, lahko primarno produkcijo zadovoljivo napovemo le z upoštevanjem vertikalne variabilnosti  $P-E$  parametrov.  $P-E$  parametri ene same globine bi lahko zadostovali le občasno v obdobju od novembra do februarja. Prenizke ocene PP v primerjavi z *in situ* meritvami so bile najverjetneje posledica dnevne variabilnosti  $P-E$  parametrov. Prirejen model PP, ki je poleg vertikalne upošteval tudi variabilnost znotraj dneva  $P-E$  parametrov (dvakratno povečanje parametrov  $P_{\max}^B$  in  $\alpha^B$  od jutra do poldneva), je razložil 80 % variabilnosti PP in se tako izkazal za dobrega kazalca primarne produkcije v Tržaškem zalivu.

## 6 POVZETEK

### 6.1 POVZETEK

Fitoplankton svetovnih oceanov prispeva približno polovico globalne primarne produkcije. Ocene primarne produkcije so ključne za razumevanje globalnega cikla ogljika, prehranjevalnih verig v morju ter vpliva antropogenih in naravnih pritiskov na morske ekosisteme. Ker so *in situ* meritve primarne produkcije (PP) omejene na točkovna opazovanja, se moramo za poznavanje PP na večjih prostorskih skalah zanašati na ocene. Fotosintetski parametri ( $P_{\max}^B$ ,  $\alpha^B$ ,  $E_k$ ) opisujejo odnos med fotosintezo in svetlobo. Ker vsebujejo informacijo o količini ogljika, ki ga je določena količina klorofila  $a$  sposobna vezati v določenem času, so zelo uporabni v modelih PP. Ker so odraz trenutnega fiziološkega stanja fitoplanktona, fotosintetski parametri integrirajo informacijo o vplivu okoljskih dejavnikov na fitoplanktonsko združbo.

Tržaški zaliv je polzaprt obalno območje, kjer se velika sezonska variabilnost fizikalnih in kemičnih parametrov odraža v sezonskih spremembah vrstne sestave in abundance fitoplanktona. V tej raziskavi nas je zanimalo, kako ta okoljska variabilnost vpliva na primarno produkcijo ter  $P$ - $E$  parametre fitoplanktona; poleg tega smo želeli preveriti uporabnost  $P$ - $E$  parametrov v produkcijskih modelih. Z oceno letne PP smo želeli primerjati trofičnost Tržaškega zaliva s preteklimi ocenami.

Vzorčenje je potekalo v letih 2009–2011 na vzorčevalni postaji Tržaškega zaliva (00BF, globina 22 m), kjer smo spremljali vrsto okoljskih in bioloških parametrov. V tem obdobju smo izvedli 28  $P$ - $E$  eksperimentov (2 vzorčevalni globini) ter 44 *in situ* meritev PP (5 vzorčevalnih globin), od tega smo 14-krat sočasno izvedli oboje. Primarno produkcijo smo merili z metodo Steemanna Nielsena z uporabo radioaktivnega vira  $^{14}\text{C}$ . Za potrebe  $P$ - $E$  eksperimenta smo vzorce vode inkubirali v svetlobnem inkubatorju, za potrebe *in situ* meritev PP pa v vodnem stolpcu. Statistično smo ovrednotili vplive fizikalno kemičnih dejavnikov na stopnjo fotosinteze, na fitoplanktonsko združbo ter primarno produkcijo. Z uporabo konstant polovičnega nasičenja za potencialne limitirajoče dejavnike PP smo analizirali, kateri izmed njih je v določenem obdobju najpomembnejši. Uporabili smo

regresijski model za ocenjevanje primarne produkcije, ki je slonel na izmerjenih  $P-E$  parametrih in te ocene primerjali z *in situ* meritvami, ki so bile opravljene isti dan.

Fotosintetski parametri so imeli velik razpon ( $P_{\max}^B$ : 0,60–4,73 mg C (mg Chl  $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>,  $\alpha^B$ : 0,0020–0,0025 mg C (mg Chl  $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )<sup>-1</sup>,  $E_k$ : 63–596  $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), vendar manjši kot v edini drugi raziskavi fotosintetskih parametrov v severnem Jadranu iz leta 1997. Indeks svetlobnega nasičenja je bil najbolj variabilen ( $E_k$ ), fotosintetska kapaciteta ( $P_{\max}^B$ ) pa najmanj variabilen parameter. V obdobju razslojenega vodnega stolpca so bile vertikalne razlike v parametrih  $\alpha^B$  in  $E_k$  statistično značilne, ne pa tudi v parametru  $P_{\max}^B$ . V obdobju premešanega vodnega stolpca, ki smo ga določili s kriterijem  $c < 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ , so se  $P-E$  parametri med dvema vzorčevalnima globinama manj razlikovali, vendar so bile razlike še vedno statistične značilne v primeru  $E_k$ .

Razlike v parametrih  $\alpha^B$  in  $E_k$  v obdobju razslojenega vodnega stolpca so bile posledica previsokih svetlobnih jakosti v površinskem sloju, ki so izzvale spremembe v pigmentni sestavi celic in s tem povezano nefotokemično odvajanje energije. V šibko osvetljenih globljih slojih vodnega stolpca je bil  $\alpha^B$  značilno višji. V nasprotju s pričakovanim v parametru  $P_{\max}^B$  ni bilo statistično značilnih vertikalnih razlik. To povezujemo s podobnostjo združbe in koncentracij klorofila  $a$  na obeh vzorčevalnih globinah. Razmerje med jakostjo svetlobe v vodnem stolpcu in indeksom svetlobnega nasičenja nakazuje, da je fotosinteza v vodnem stolpcu, razen znotraj prve optične globine, svetlobno omejena. Kriterij, izbran za določitev obdobja premešanega vodnega stolpca ( $c < 0,05 \text{ kg m}^{-4}$ ), ni bil ustrezen za določitev vertikalno enotnega odziva v  $P-E$  parametrih. Rezultati kažejo, da je ustrezen kriterij mnogo strožji ( $c < 0,005 \text{ kg m}^{-4}$ ) in tako že majhna razslojenost vodnega stolpca oblikuje vertikalne razlike v  $P-E$  parametrih.

Primarna produkcija se je med leti 2010 in 2011 zelo razlikovala. Medtem ko je v letu 2010 naraščala sočasno z jakostjo svetlobe in dosegla višek v poletnih mesecih, je bila poleti 2011 zelo nizka, navkljub podobnemu svetlobnemu režimu kot leto poprej. V obeh letih je primarna produkcija ob koncu poletja upadla, kasneje, pozno jeseni pa je ponovno narasla, vendar je v letu 2010 spet dosegla višje vrednosti kot v letu 2011.

Medletne razlike v primarni produkciji so predvsem posledica razlik v režimu rečnih pritokov. V letu 2010 se je večja količina sladkovodnih pritokov odrazila v višjih

koncentracijah hranil v vodnem stolpcu. Vpliv rečnih pritokov na fitoplankton leta 2010 je bil neposredno razviden v statistično značilnih korelacijah med površinsko slanostjo in abiotskimi (TIN, TP) oziroma biotskimi parametri (Chl *a* in primarna produkcija). Ob hranilno ugodnih razmerah je bila svetloba glavni omejujoči dejavnik primarne produkcije. V letu 2011 pa so bila hranila omejujoča v dolgem obdobju od maja do oktobra in se tako primarna produkcija ni mogla odzvati na letni višek v svetlobi. To se je odrazilo tudi na letni oceni primarne produkcije, ki je bila za približno tretjino nižja v letu 2011 v primerjavi z 2010 (2010: 87 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup>, 2011: 60 g C m<sup>-2</sup> leto<sup>-1</sup>). Naši oceni PP sta primerljivi z ocenami bolj oligotrofnih, odprtih območij srednjega Jadrana ter območji S Jadrana, ki niso v neposredni bližini rečnih izlivov.

Model primarne produkcije, kjer smo upoštevali dnevno in vertikalno variabilnost *P-E* parametrov, je uspel razložiti 80 % celotne variabilnosti *in situ* meritev, vendar je vrednosti precenjeval v povprečju za 20 %. V primeru višjih koncentracij hranil v letu 2010 pa je že enostaven produkt svetlobe, koncentracije klorofila *a* in koeficienta svetlobnega pojemanja razložil 73 % variabilnosti. Tak enostaven model, ki združuje samo rutinsko merjene parametre (Chl *a*, svetlobna jakost na površini, koeficient svetlobnega pojemanja), bi lahko bil v pomoč za ocenjevanje primarne produkcije v obdobjih podobnega hidrološkega režima, kot je bil značilen za leto 2010, brez potrebe po ekonomsko in metodološko zahtevnih meritvah *P-E* parametrov.

## 6.2 SUMMARY

Phytoplankton contributes approximately half to global primary production. Estimates of primary production (PP) are of key importance in understanding the global carbon cycle, marine food chains and the impact of both anthropogenic and natural pressures on marine ecosystems. Since *in situ* measurements of primary production are spatially limited to discrete sampling locations, we need to rely on estimates to assess primary production on larger spatial scales. Photosynthetic (*P-E*) parameters ( $P_{\max}^B$ ,  $\alpha^B$ ,  $E_k$ ) describe the relationship between photosynthesis and light and are thus suitable for use in models of primary production. Because they reflect the physiological state of phytoplankton, photosynthetic parameters integrate the information on environmental factors of phytoplankton dynamics.

The Gulf of Trieste is a semi enclosed coastal area, where a prominent seasonal variability of physical and chemical parameters is reflected in the seasonal variability of the phytoplankton community. We were interested in how this environmental variability affects the primary production and *P-E* parameters of phytoplankton. We wanted to assess the applicability of *P-E* parameters in primary production models for the Gulf of Trieste. We wanted to estimate primary production in the Gulf of Trieste on an annual scale and compare it with previous estimates of the trophic state.

In the period 2009–2011 we sampled for various environmental and biological parameters at a sampling station in the Gulf of Trieste (00BF, depth 22 m). During this period we carried out 28 *P-E* experiments (2 sampling depths) and 44 *in situ* PP measurements (5 sampling depths). We carried out the two simultaneously 14 times. We measured primary production using the Steemann Nielsen method ( $^{14}\text{C}$  labeling). The samples for the *P-E* experiment were incubated in a light incubator, whereas for the *in situ* PP measurements the samples were incubated in the water column. We statistically analyzed the potential impacts of physical and chemical factors on the rate of photosynthesis in phytoplankton community structure and primary production. By using the half saturation constants of potential limiting factors we determined which was most important in a given period. We

used a regression model to estimate primary production, which was based on the measured *P-E* parameters. The resulting estimates were compared to the *in situ* measurements.

Photosynthetic parameters had a wide range ( $P_{\max}^B$ : 0.60–4.73 mg C (mg Chl a)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>,  $\alpha^B$ : 0.0020–0.0025 mg C (mg Chl a)<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu$  mol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>,  $E_k$ : 63–596  $\mu$ mol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), though smaller than that reported in the only other study of photosynthetic parameters in the Northern Adriatic from the year 1997. The light saturation index ( $E_k$ ) was the most variable and photosynthetic capacity ( $P_{\max}^B$ ) the least variable parameter. During the stratified water column we found statistically significant vertical differences in parameters  $\alpha^B$  and  $E_k$  but not in parameter  $P_{\max}^B$ . During the period of a mixed water column, which was determined with the criterion  $c < 0.05$  kg m<sup>-4</sup>, the *P-E* parameters between the two sample depths varied less, but the differences were still statistically significant in the case of  $E_k$ .

The differences in parameters  $\alpha^B$  and  $E_k$  in the stratified water column period were due to supraoptimal light intensities, which induced changes in the pigment composition of the cells and the associated non-photochemical energy dissipation. In the weakly illuminated deeper layers of the water column,  $\alpha^B$  was significantly higher than at the surface. Contrary to expectation parameter  $P_{\max}^B$  showed no statistically significant vertical differences. We presume this is associated with the similarity of the phytoplankton community and chlorophyll *a* concentrations at both sampling depths. The ratio between available light and the light saturation index indicates that photosynthesis in the water column, with the exception of the first optical depth, is light limited.

Primary production greatly differed between the years 2010 and 2011. While it increased concurrently with increasing light intensities during summer in 2010, it was much lower in summer 2011 despite a very similar light regime. The late summer and winter periods of both years were characterized by low primary production. In late autumn of both years primary production increased again, but less in 2011 than in 2010.

Annual variations in primary production are mainly due to variations in hydrology in both years. In 2010 freshwater inflows and rainfall were much higher than in 2011 resulting in significantly higher concentrations of nutrients in the water column. The importance of freshwater input for phytoplankton in 2010 was evident from the significant correlations



between the surface salinity, abiotic (TIN, TP) and biotic (Chl *a* and P<sub>Z</sub>) parameters. With nutrients being available through most of the year in 2010, light was the main limiting factor for primary production. In contrast, in 2011, nutrient concentrations were limiting over a long period from May to October, and thus primary production could not respond to the annual peak in light intensities. This was also reflected in the annual primary production, which was estimated to be about a third lower in 2011 compared to 2010 (2010: 87 g C m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> and 2011:60 g C m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup>).

The primary production model, which accounted for both the daily and vertical variability of *P-E* parameters explained 80 % of the total variability of the *in situ* measurements, however the values were overestimated by an average of 20 %. In 2010, which was mostly not limited by nutrients, a simple product of light, Chl *a* concentration and the coefficient of light attenuation explained 73 % of variability. Such a simple model which requires only the routinely measured parameters (Chl *a*, light intensity and light attenuation) could be helpful for the assessment of primary production during periods of a similar hydrological regime without the need for the economically and methodologically demanding measurement of *P-E* parameters.

## 7 VIRI

- Antoine D., Andre J. M., Morel A. 1996. Oceanic primary production. 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical cycles*, 10: 57-69
- Antoine D., Morel A., André J. M. 1995. Algal pigment distribution and primary production in the eastern Mediterranean as derived from coastal zone color scanner observations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100: 16193-16209
- Artegiani A., Paschini E., Russo A., Bregant D., Raicich F., Pinardi N. 1997. The Adriatic Sea general circulation. Part II: baroclinic circulation structure. *Journal of Physical Oceanography*, 27: 1515-1532.
- Azevedo I. C., Duarte P. M., Bordalo A. A. 2006. Pelagic metabolism of the Douro estuary (Portugal) – Factors controlling primary production. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69: 133-146
- Banse K., 1994. Commentary: An unpleasant note about the carbon-14 method of estimating plankton photosynthesis. *US JGOFS, Newsletter*: 3-15
- Barkmann W., Woods J. D. 1996. On using a Lagrangian model to calibrate primary production determined from in vitro incubation measurements. *Journal of Plankton Research*, 18: 767-788
- Behrenfeld M. J., Falkowski P. G. 1997a. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and oceanography*, 42: 1-20
- Behrenfeld M. J., Falkowski P. G. 1997b. A Consumer's Guide to Phytoplankton Primary Productivity Models. *Limnology and Oceanography*, 42: 1479-1491
- Behrenfeld M. J. 2010. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, 91: 977-989
- Behrenfeld M. J., Halsey K. H., Milligan A. J. 2008. Evolved physiological responses of phytoplankton to their integrated growth environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 2687-2703
- Behrenfeld M. J., Marañón E., Siegel D. A., Hooker S. B. 2002. Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 228: 103-117
- Behrenfeld M. J., Prasil O., Babin M., Bruyant F. 2004. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of phycology*, 40: 4-25
- Behrenfeld M. J., Prasil O., Kolber Z., Babin M., Falkowski P. 1998. Compensatory changes in Photosystem II electron turnover rates protect photosynthesis from photoinhibition. *Photosynthesis research*, 58: 259-268
- Bidigare R. R., Smith R., Baker K., Marra J. 1987. Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations. *Global Biogeochemical Cycles*, 1: 171-186
- Bosc E., Bricaud A., Antoine D. 2004. Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, GB1005: 1-17

- Bouman H. A., Platt T., Sathyendranath S., Stuart V., 2005. Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52: 1284-1299
- Bouman H. A., Nakane T., Oka K., Nakata K., Kurita K., Sathyendranath S., Platt, T. 2010. Environmental controls on phytoplankton production in coastal ecosystems: A case study from Tokyo Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87: 63-72
- Brainerd K. E., Gregg M. C., 1995. Surface mixed and mixing layer depths. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42: 1521-1543
- Cantoni C., Cozzi S., Pecchiar I., Cabrini M., Mozetic P., Catalano G., Fonda Umani S. 2003. Short-term variability of primary production and inorganic nitrogen uptake related to the environmental conditions in a shallow coastal area (Gulf of Trieste, N Adriatic Sea). *Oceanologica Acta*, 26: 565-575
- Cataletto B., Cabrini M., Fonda Umani S. F., Milani L., Pavesi C., 1993. Variazioni del contenuto in C della biomassa fito, micro e mesozooplanctonica nel Golfo di Trieste. *Revista de Biologia Marina Y Oceanografia, Suppl.*: 141-144
- Cermeno P., Estévez-Blanco P., Marañón E., Fernández E. 2005. Maximum photosynthetic efficiency of size-fractionated phytoplankton assessed by <sup>14</sup>C uptake and fast repetition rate fluorometry. *Limnology and Oceanography*, 50: 1438
- Chapra S. C., 1997. *Surface water-quality modelling*. New York, McGraw-Hill, 844 str.
- Chiswell S. M., 2011. Annual cycles and spring blooms in phytoplankton: don't abandon Sverdrup completely. *Marine Ecology Progress Series*, 443: 39-50
- Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. *Change in Marine Communities. An approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, PRIMER-E Ltd, 175 str.
- Cloern J., Jassby A., 2010. Patterns and Scales of Phytoplankton Variability in Estuarine-Coastal Ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 33: 230-241
- Cole B. E., Cloern J. E., 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 17: 15-24
- Cozzi S., Falconi C., Comici C., Čermelj B., Kovac N., Turk V., Giani M., 2012. Recent evolution of river discharges in the Gulf of Trieste and their potential response to climate changes and anthropogenic pressure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 115: 14-24
- Dugdale R., Wilkerson F. 1988. Nutrient sources and primary production in the Eastern Mediterranean. *Oceanologica Acta*, 9: 179-184
- Dugdale R. C., Goering J. J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary production. *Limnology and Oceanography*, 12: 196-206
- Dutkiewicz S., Follows M. J., Heimbach P., Marshall J., 2006. Controls on ocean productivity and air-sea carbon flux: An adjoint model sensitivity study. *Geophysical research letters*, 33, L02603: 1-4
- Dyhrman, S. T., 2005. Ectoenzymes in *Prorocentrum minimum*. *Harmful Algae*, 4: 619-627
- Dyhrman S. T., Palenik B., 1999. Phosphate Stress in Cultures and Field Populations of the Dinoflagellate *Prorocentrum minimum* Detected by a Single-Cell

- Alkaline Phosphatase Assay. *Applied and Environmental Microbiology*, 65: 3205-3212
- Dyhrman S. T., Ruttenberg K. C., 2006. Presence and regulation of alkaline phosphatase activity in eukaryotic phytoplankton from the coastal ocean: Implications for dissolved organic phosphorus remineralization. *Limnology and Oceanography*, 51: 1381-1390
- Egge J., Aksnes D., 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine ecology progress series*, 83: 281-289
- Eppley R. W., Rogers J. N., McCarthy J. J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 14: 912-920
- Erga S. R., Skjoldall H. R. 1990. Diel variations in photosynthetic activity of summer phytoplankton in Lindaspollene, western Norway. *Marine Ecology Progress Series*, 65: 73-85
- Faganeli, J., Fanuko, N., Malej, A., Stegnar, P., Vukovič, A., 1981. Primary production in the Gulf of Trieste (North Adriatic). *Rapports et Proces Verbaux des Réunions*: 69-71
- Falkowski P. G., Laws E., Barber T. R., Murray J. M. (Ur.). 2003. Phytoplankton and their role in primary, new and export production. V: *Ocean biogeochemistry*. Falkowski P. (Ur.) Berlin Heidelberg, Springer: 99-121
- Falkowski P. G., Raven J. A., 1997. *Aquatic photosynthesis*. Malden, Blackwell Science: 1-357
- Falkowski P. G., 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. *Journal of Plankton Research*, 3: 203-216
- Falkowski P. G., LaRoche J. 1991. Acclimation to spectral irradiance in algae. *Journal of Phycology*, 27: 8-14
- Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P. G. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281: 5374: 237-240
- Figueiras F. G., Arbones B., Estrada M. 1999. Implications of bio-optical modelling of phytoplankton photosynthesis in Antarctic waters: Further evidence of no light limitation in the Bransfield Strait. *Limnology and Oceanography*, 44, 7: 1599-1608
- Finenko Z. Z., Churilova T. Y., Sosik H. M., Basturk O. 2002. Variability of Photosynthetic Parameters of the Surface Phytoplankton in the Black Sea. *Oceanology*, 42: 53-67
- Finkel Z. V. 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography*, 46: 86-94
- Fogg G., 1991. The phytoplanktonic ways of life. *New Phytologist*, 118: 191-232
- Fonda Umani S. 1996. Pelagic production and biomass in the Adriatic Sea. *Scientia Marina*, 60: 65-77
- Fonda Umani S., Del Negro P., Larato C., De Vittor C., Cabrini M., Celio M., Falconi C., Tamberlich F., Azam F. 2007. Major inter-annual variations in microbial dynamics in the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea) and their ecosystem implications. *Aquatic Microbial Ecology*, 46: 163-175
- Fonda Umani, S., Franco, P., Ghirardelli, E., Malej, A. 1992. Outline of oceanography and the plankton of the Adriatic Sea. V: *Marine Eutrophication and Population*

- Dynamics. Colombo G., Ferrari I., Ceccherelli V. U., Rossi R. (Ur.). Fredensborg, Olsen & Olsen: 347-365
- Gallegos C., 2012. Phytoplankton photosynthetic capacity in a shallow estuary: environmental correlates and interannual variation. *Marine Ecology Progress Series*, 463: 23-37
- Gameiro C., Zwolinski J., Brotas V. 2011. Light control on phytoplankton production in a shallow and turbid estuarine system. *Hydrobiologia*, 669: 249-263
- Gargas E. 1975. A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. Hoersholm, Denmark. Vandkvalitetsinstitutet A.T.V.: 88 str.
- Geider R. J., 1987. Light and Temperature Dependence of the Carbon to Chlorophyll a Ratio in Microalgae and Cyanobacteria: Implications for Physiology and Growth of Phytoplankton. *New Phytologist*, 106: 1-34
- Geider R. J., Delucia E. H., Falkowski P. G., Finzi A. C., Grime J. P., Grace J., Kana T. M., La Roche J., Long S. P., Osborne B. A., Platt T., Prentice I. C., Raven J. A., Schlesinger W. H., Smetacek V., Stuart V., Sathyendranath S., Thomas R. B., Vogelmann T. C., Williams P., Woodward F. I., 2001. Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*, 7: 849-882
- Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M., 1998. A Dynamic Regulatory Model of Phytoplanktonic Acclimation to Light, Nutrients and Temperature. *Limnology and Oceanography*, 43: 679-694
- Gilmartin M., Revelante N. 1983. The phytoplankton of the Adriatic Sea: standing crop and primary production. *Thalassia Jugoslavica*, 19: 173-188
- Gocke K., Lenz J., 2004. A new 'turbulence incubator' for measuring primary production in non-stratified waters. *Journal of Plankton Research*, 26: 357-369
- Grasshoff K., Kremling K., Ehrhardt M., (ur.), 1999. *Methods of Seawater Analysis*, Third Edition. Weinheim, Verlag Chemie: 317 str.
- Grbec B., Morović M., Beg Paklar G., Kušpilić G., Matijević S., Matić F., Ninčević Gladan G. 2009. The relationship between the atmospheric variability and productivity in the Adriatic Sea area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 4: 1-10
- Harding Jr. L. W., Degobbis D., Precali R. 1999. Production and fate of phytoplankton: annual cycles and interannual variability. *Coastal and Estuarine Studies*, 55: 131-172
- Harding Jr. L. W., Prezelin B. B., Sweeney B. M., Cox J. L. 1982. Primary production as influenced by diel periodicity of Phytoplankton Photosynthesis. *Marine Biology*, 67: 179-189
- Harrison W., Platt T. 1986. Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations. *Polar biology*, 5: 153-164
- Heilmann J. P., Richardson K., 1999. Phytoplankton distribution and activity in the northern Adriatic Sea. V: *Ecosystem Research. Report 32, the Adriatic Sea*. Hopkins T. S., Artegiani A., Canwet G., Degobbis D., Malej A. (Ur.). European Commission: 347-362
- Hickman A. E., Holligan P. M., Moore C. M., Sharples J., Krivtsov V., Palmer M. R. 2009. Distribution and chromatic adaptation of phytoplankton within a shelf sea thermocline. *Limnology and Oceanography*, 54: 525

- Holm-Hansen O., Lorenzen C., Holmes R., Strickland J., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 30: 3-15
- Huisman J., van Oostveen P., Weissing F. J. 1999. Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, 44: 1781-1787
- Ivančić I., Fuks D., Radić T., Lyons D. M., Šilović T., Kraus R., Precali R., 2010. Phytoplankton and bacterial alkaline phosphatase activity in the northern Adriatic Sea. *Marine Environmental Research*, 69: 85–94
- Jassby A. D., Platt T., 1976. Mathematical Formulation of the Relationship Between Photosynthesis and Light for Phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21: 540-547
- Kana T. M., Watts J. L., Gilbert P. M. 1985. Diel periodicity in the photosynthetic capacity of coastal and offshore phytoplankton assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 131-139
- Keller A. A., 1988. An empirical model of primary productivity ( $^{14}\text{C}$ ) using mesocosm data along a nutrient gradient. *Journal of Plankton Research*, 10: 813-834
- Keller A. A., 1989. Modelling the effects of temperature, light, and nutrients on primary productivity: An empirical and a mechanistic approach compared. *Limnology and Oceanography*, 34: 82-95
- Kirk J. T. O. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Second Edition. Cambridge University Press: 509 str.
- Kolber Z., Falkowski P. G., 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnology and Oceanography*, 38: 1646-1665
- Kratzer S., Håkansson B., Sahlin C. 2003. Assessing Secchi and photic zone depth in the Baltic Sea from satellite data. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32(8): 577-585
- Krom M., Herut B., Mantoura R. 2004. Nutrient budget for the Eastern Mediterranean: Implications for phosphorus limitation. *Limnology and Oceanography*, 49: 1582-1592
- Kywalyanga M., Platt T., Sathyendranath S. 1992. Ocean primary production calculated by spectral and broad-band models. *Marine ecology progress series*, Oldendorf, 85, 1: 171-185
- Laws E., Sakshaug E., Babin M., Dandonneau Y., Falkowski P., Geider R. J., Legendre L., Morel A., Sondergaard M., Takahashi M., Williams P. J. 2002. *Photosynthesis and Primary Productivity in Marine Ecosystems. Practical Aspects and Application of Techniques*. JGOFS International Project Office Centre for Studies of Environment and Resources University of Bergen 5020, Bergen, Norway: 77 str.
- Laws E. A., 1991. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 38: 143-167
- Lefevre D., Minas H. J., Minas M., Robinson C., Williams, P. J. Le B., Woodward E. M. S., 1997. Review of gross community production, primary production, net

- community production and dark community respiration in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44: 801-832
- Legendre L., 1990. The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. *Journal of Plankton Research*, 12: 681-699
- Liebig J. 1840. *Organic chemistry and its application to agriculture and physiology*. London, Taylor and Walton: 436 str.
- Lipej L., Mozetič P., Turk V., Malej A., 1997. The trophic role of the marine cladoceran *Penilia avirostris* in the Gulf of Trieste. *Hydrobiologia*, 360: 197-203
- Lohrenz S., Fahnenstiel G., Redalje D., 1994. Spatial and temporal variations of photosynthetic parameters in relation to environmental conditions in coastal waters of the Northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 17:779-795
- Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C., 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17: 1245-1271
- Lucas H. L. 1964. Stochastic elements in biological models; their sources and significance. V: *Stochastic Models in Medicine and Biology*. Gurland, J. (Ur.). Madison, University of Wisconsin Press: 355-383
- Ludwig W., Dumont E., Meybeck M., Heussner S., 2009. River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: major drivers for ecosystem changes during past and future decades? *Progress in Oceanography*; 80: 199-217
- Lutz V. A., Sathyendranath S., Head E. J., Li W. K. 2003. Variability in pigment composition and optical characteristics of phytoplankton in the Labrador Sea and the Central North Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 260: 1-18
- MacCaul A. W., Platt T., 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 22: 723-731
- MacIntyre H. L., Cullen J. J. 1996. Primary production by suspended and benthic microalgae in a turbid estuary: time-scales of variability in San Antonio Bay, Texas. *Marine Ecology Progress Series*, 145: 245-268
- MacIntyre H. L., Kana T. M., Anning T., Geider R. J., 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of phycology*, 38: 17-38
- Malačič V., 1991. Estimation of the vertical eddy diffusion-coefficient of heat in the Gulf of Trieste (northern Adriatic). *Oceanologica Acta*, 14: 23-32
- Malačič V., Petelin B. 2006. Numerical modelling of the winter circulation of the Gulf of Trieste (northern Adriatic). *Acta adriatica*, 47: 207 - 217.
- Malej A., Mozetič P., Malačič V., Turk V., 1997. Response of Summer Phytoplankton to Episodic Meteorological Events (Gulf of Trieste, Adriatic Sea). *Marine Ecology*, 18: 273-288
- Malej A., Mozetič P., Malačič V., Terzić S., Ahel M., 1995. Phytoplankton responses to freshwater inputs in a small semi-enclosed gulf (Gulf of Trieste, Adriatic Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 120: 111-121
- Malone T. C., 1977. Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York bight, USA. *Marine Biology*, 42: 281-292

- Malone T. C., Malej A., Harding Jr. L., Smodlaka N., Turner R. 1999. Ecosystems at the Land-Sea Margin: Drainage Basin to Coastal Sea. *American Geophysical Union*, 55: 1-382
- Mangoni O., Modigh M., Mozetič P., Bergamasco A., Rivaro P., Saggiomo V. 2008. Structure and photosynthetic properties of phytoplankton assemblages in a highly dynamic system, the Northern Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77: 633-644
- Marasović I., Grbec B., Morović M., 1995. Long-term production changes in the Adriatic. *Netherlands journal of sea research*, 34: 267-273
- Margalef R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*; 1: 493-509
- Marra J. 1978. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Marine Biology*, 46: 203-208
- Moore C., Suggett D. J., Hickman A. E., Kim Y.-N., Tweddle J. F., Sharples J., Geider R. J., Holligan P. M., 2006. Phytoplankton photoacclimation and photoadaptation in response to environmental gradients in a shelf sea. *Limnology and Oceanography*, 51: 936-949
- Moran X. A., Estrada M., 2001. Short-term variability of photosynthetic parameters and particulate and dissolved primary production in the Alboran Sea (SW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 212: 53–67
- Moran X. A., Estrada M. 2005. Winter pelagic photosynthesis in the NW Mediterranean. *Deep-Sea Research I*, 52: 1806–1822
- Morel A., André J. M. 1991. Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modelled from coastal zone color scanner observations. *Journal of Geophysical Research, Oceans (1978–2012)* 96: 12685-12698
- Morrison R.J. 2003. In situ determination of the quantum yield of phytoplankton chlorophyll a fluorescence: A simple algorithm, observations, and a model. *Limnology and Oceanography*, 48: 618-631
- Mozetič P., Francé J., Kogovšek T., Talaber I., Malej A. 2012. Plankton trends and community changes in a coastal sea (northern Adriatic): Bottom-up vs. top-down control in relation to environmental drivers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 115: 138-148
- Mozetič P., Fonda Umani S., Cataletto P., Malej A. 1998. Seasonal and inter-annual plankton variability in the Gulf of Trieste (northern Adriatic). *ICES Journal of Marine Science*, 55: 711–722
- Mozetič P., Solidoro C., Cossarini G., Socal G., Precali R., France J., Bianchi F., De Vittor C., Smodlaka N., Fonda Umani S. 2010. Recent Trends Towards Oligotrophication of the Northern Adriatic: Evidence from Chlorophyll a Time Series. *Estuaries and Coasts*, 33: 362–375
- Nielsen S. 1952. The use of radioactive carbon (C14) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 18, 2: 117-140
- Ninčević Gladan Ž., Marasović I., Grbec B., Skejić S., Bužančić M., Kušpilić G., Matijević S., Matić F. 2010. Inter-decadal variability in phytoplankton community in the Middle Adriatic (Kaštela Bay) in relation to the North Atlantic Oscillation. *Estuaries and Coasts*, 33: 376-383



- Nixon S. W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41, 199-219
- Olaizola M., Roche J., Kolber Z., Falkowski P. G. 1994. Non-photochemical fluorescence quenching and the diadinoxanthin cycle in a marine diatom. *Photosynthesis research*, 41: 357-370
- Paerl H. W., Rossignol K. L., Hall S. N., Peierls B. L., Wetz M. S. 2010. Phytoplankton community indicators of short-and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Estuaries and Coasts*, 33: 485-497
- Peeters J., Haas H., Peperzak L., Wetsteyn L., 1991. Limiting factors for phytoplankton in the North Sea. *Water Science & Technology*, 24: 261-267
- Platt T., Bouman H., Devred E., Fuentes-Yaco C., Sathyendranath S. 2005. Physical forcing and phytoplankton distributions. *Scientia Marina*, 69: 55-73
- Platt T., Gallegos C. L., Harrison W. G., 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural phytoplankton assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine research*, 38: 687-701
- Platt T., Jassby A. D. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Journal of phycology*, 12: 421-430
- Platt T., Sathyendranath S. 1988. Oceanic Primary Production: Estimation by Remote Sensing at Local and Regional Scales. *Science*, 241: 1613-1620
- Platt T., Sathyendranath S. 1993. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 98: 14561-14576
- Platt T., Sathyendranath S., Ravindran P. 1990. Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 241: 101-111
- Platt T., Sathyendranath S., White III. G. N., Fuentes-Yaco C., Zhai L., Devred E., Tang C., 2010. Diagnostic properties of phytoplankton time series from remote sensing. *Estuaries and Coasts*, 33: 428-439
- Pojed I., Kveder S. 1977. Investigation of nutrient limitation of phytoplankton production in the Northern Adriatic by enrichment experiments. *Thalassia Jugoslavica* 13, 13–24
- Poulain P.-M., 2001. Adriatic Sea surface circulation as derived from drifter data between 1990 and 1999. *Journal of Marine Systems*, 29: 3-32
- Psarra S., Tselepides A., Ignatiades L. 2000. Primary productivity in the oligotrophic Cretan Sea (NE Mediterranean): seasonal and interannual variability. *Progress in Oceanography*, 46: 187-204
- Pucher-Petković T., Marasović I., 1988. Changes of productivity conditions in the open Middle Adriatic-eutrophication indicators. *Pomorski zbornik*, 26: 585-593
- Pujo-Pay M., Conan P., Oriol L., Cornet-Barthaux V., Falco C., Ghiglione J. F., Goyet C., Moutin T., Prieur L. 2011. Integrated survey of elemental stoichiometry (C, N, P) from the western to eastern Mediterranean Sea. *Biogeosciences*, 8: 4
- Raven J. A., Geider R. J. 1988. Temperature and algal growth. *New Phytologist* 110: 441-461

- Revelante N., Gilmartin, M. 1976. The effect of Po river discharge on phytoplankton dynamics in the Northern Adriatic Sea. *Marine Biology*, 34: 259-271
- Revelante N., Gilmartin M. 1992. The lateral advection of particulate organic matter from the Po delta region during summer stratification, and its implications for the northern Adriatic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35: 191-212
- Ribera d'Alcalà M., Conversano F., Corato F., Licandro P., Mangoni O., Marino D., Mazzocchi M., Modigh M., Montresor M., Nardella M. 2004. Seasonal patterns in plankton communities in a pluriannual time series at a coastal Mediterranean site (Gulf of Naples): an attempt to discern recurrences and trends. *Scientia Marina*, 68: 65-83
- Robinson C., Tilstone G. H., Rees A. P., Smyth T. J., Fishwick J. R., Tarran G. A., Luz B., Barkan E., David E., 2009. Comparison of in vitro and in situ plankton production determinations. *Aquatic Microbial Ecology*, 54: 13-34
- Ross O. N. 2006. Particles in motion: How turbulence affects plankton sedimentation from an oceanic mixed layer. *Geophysical research letters*, 33: L10609
- Ross O. N., Geider J. R., Jaume P. 2011. Modelling the effect of vertical mixing on bottle incubations for determining in situ phytoplankton dynamics. II. Primary production. *Marine Ecology Progress Series*, 435: 33-45
- Ross O. N., Sharples J. 2008. Swimming for survival: A role of phytoplankton motility in a stratified turbulent environment. *Journal of Marine Systems*, 70: 248-262
- Ryther J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166: 72-76
- Sakshaug E., Bricaud A., Dandonneau Y., Falkowski P. G., Kiefer D. A., Legendre L., Morel A., Parslow J., Takahashi M., 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research*, 19: 1637-1670
- Sarthou G., Timmermans K. R., Blain S., Tréguer P. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53: 25-42
- Shaw P. J., Purdie D. A., 2001. Phytoplankton photosynthesis-irradiance parameters in the near-shore UK coastal waters of the North Sea: temporal variation and environmental control. *Marine Ecology Program Series*, 216: 83-94
- Smodlaka N. 1986. Primary production of the organic matter as an indicator of the eutrophication in the northern Adriatic sea. *Science of The Total Environment*, 56: 211-220
- Socal G., Pugnetti A., Alberighi L., Acri F. 2002. Observations on phytoplankton productivity in relation to hydrography in the Northern Adriatic. *Chemistry and Ecology*, 18: 61-73
- Solidoro C., Bastianini M., Bandelj V., Codermatz R., Cossarini G., Melaku Canu D., Ravagnan E., Salon S., Trevisani S. 2009. Current state, scales of variability, and trends of biogeochemical properties in the northern Adriatic Sea. *Journal of Geophysical Research, Oceans* 114, C07: 1-13
- Sprintall J., Cronin M. F. 2008. Upper ocean vertical structure. V: *Encyclopedia of ocean sciences* 6. Steele J. H, Thorpe S. A, Turekian K. K. (ur.). San Diego, Academic Press: 3120-3129
- Strickland J. D., Parsons T. R. 1968. A practical handbook of seawater analysis. Queen's Printer, Ottawa: 311 str.

- Suggett D., Kraay G., Holligan P., Davey M., Aiken J., Geider R. J. 2001. Assessment of photosynthesis in a spring cyanobacterial bloom by use of a fast repetition rate fluorometer. *Limnology and Oceanography*, 46: 802-810
- Sukenik A., Bennett J., Falkowski P. G. 1987. Light-saturated photosynthesis — Limitation by electron transport or carbon fixation? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 891: 205-215
- Talaber I., Francé J., Mozetič P. 2014. How phytoplankton physiology and community structure adjust to physical forcing in a coastal ecosystem (northern Adriatic Sea). *Phycologia*, 53: 74-85
- Thingstad T. F., Zweifel U. L., Rassoulzadegan F., 1998. P limitation on heterotrophic bacteria and phytoplankton in Northwestern Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 43: 88-94
- Tilstone G. H., Smyth T. J., Gowen R. J., Martinez-Vicente V., Groom S. B. 2005. Inherent optical properties of the Irish Sea and their effect on satellite primary production algorithms. *Journal of Plankton Research*, 27: 1127-1148
- Tinta T., Vojvoda J., Mozetič P., Talaber I., Vodopivec M., Malfatti F., Turk V. 2014. Bacterial community shift is induced by dynamic environmental parameters in a changing coastal ecosystem (northern Adriatic, northeastern Mediterranean Sea) - a 2-year time-series study. *Environmental microbiology*, 6: n/a-n/a
- Toon R. K., Lohrenz S. E., Rathbun C. E., Michelle Wood A., Arnone R. A., Jones B. H., Kindle J. C., Weidemann A. D., 2000. Photosynthesis-irradiance parameters and community structure associated with coastal filaments and adjacent waters in the northern Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47: 1249-1277
- Townsend D. W., Keller M. D., Sieracki M. E., Ackleson S. G. 1992. Spring phytoplankton bloom in the absence of vertical water column stratification. *Nature*, 360: 59-62
- Turk V., 1992. The microbial food web: Time scales and nutrient dynamics in the Gulf of Trieste. Umeå, Department of Microbiology: 10 str.
- Uitz J., Claustre H., Gentili B., Stramski D. 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, 3: 1-19
- Uitz, J. Huot Y., Bruyant F., Babin M., Claustre H., 2008. Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales. *Limnology and Oceanography*, 53: 614
- Utermöhl H., 1958. Zur Vervollkommnung der Quantitativen Phytoplankton-Metodik. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 9: 1-38
- Vadrucci M. R., Catalano G., Basset A. 2005. Spatial and seasonal variability of fractionated phytoplankton biomass and primary production in the frontal region of the Northern Adriatic Sea. *Mediterranean Marine Science*, 6, 1: 5-15
- Volpe G., Santoleri R., Vellucci V., Ribera d'Alcala M., Marullo S., d'Ortenzio F., 2007. The colour of the Mediterranean Sea: Global versus regional bio-optical algorithms evaluation and implication for satellite chlorophyll estimates. *Remote Sensing of Environment*, 107: 625-638

- Webb W., Newton M., Starr D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. *Oecologia*, 17: 281-291
- Williams P. J. le B., Thomas D. M., Reynolds C. S. (Ur.), 2002. *Phytoplankton Productivity: Carbon Assimilation in Marine and Freshwater Ecosystems*. Wiley-Blackwell: 368 str.
- Williams P. J. le B., Morris P. J., Karl D. M., 2004. Net community production and metabolic balance at the oligotrophic ocean site, station ALOHA. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51: 1563-1578
- Yentsch C., 1990. Estimates of 'new production' in the Mid-North Atlantic. *Journal of Plankton Research*, 12: 717-734
- Yoshikawa T., Furuya K., 2008. Phytoplankton photosynthetic parameters and primary production in Japan Sea and the East China Sea: Toward improving primary production models. *Continental Shelf Research*, 28: 962-976
- Zoppini A., Pettine M., Totti C., Puddu A., Artegiani A., Pagnotta R., 1995. Nutrients, standing crop and primary production in Western coastal waters of the Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 41: 493-513

## ZAHVALA

Zahvaljujem se mentorici dr. Patriciji Mozetič, za strokovno pomoč in vodenje v celotnem obdobju mladega raziskovalca in še posebej za pravo razmerje med nadzorom in svobodo, s katerim mi je resnično omogočila poglobljeno raziskovanje tega področja morske biologije, ki nama je obema tako zanimiv.

Zahvaljujem se tudi drugi članici naše fito skupinice na MBP, dr. Janji Francé, za vse odgovore na moja vprašanja, ki mi jih je vedno nudila z dobro voljo in samoumevnostjo.

Zahvaljujem se dr. Vladu Malačiču, za pomoč pri vprašanjih iz fizikalne oceanografije in za njegov posluh za biološke teme.

Zahvaljujem se tehničnim sodelavcem, Tihomirju Makovcu, Marku Tadejeviču ter Miljanu Šišku, ki so skoraj tri leta izvajali terenske meritve nepogrešljive za moje raziskovalno delo.

Zahvaljujem se tudi vsem ostalim sodelavcem na MBP za pomoč pri delu, in za ustvarjanje tako izjemno prijetnega delovnega okolja. Veliko sodelavcev je v teh petih letih postalo dobrih prijateljev, še posebej pa vse moje drage morske b(iol)oginje; Jana, Katja, Manja, Mateja, Neli, Neža, Tinkara in Tjaša ter prav tako dragi moški člani DRMR društva; Borut, Gašper, Lič in Martin. Samo zaradi varčevanja s prostorom sem izpustila vse akademske naslove.

Zahvaljujem se mojim staršem, da sta od vedno dajala prednost izobraževanju, ter da je bila moja edina resna dolžnost hoditi v šolo.

Zahvaljujem se celi moji družini za spodbudo in potrpežljivost, Fedji pa za dobro družbo.

Še posebej se zahvaljujem mojemu Bokiju, brez katerega bi v teh letih lahko postala piflar.