

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

Λιδρυματικό Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών

“Περιβαλλοντική Βιολογία – Διαχείριση Χερσαίων και Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων”



**Μαθηματική Μοντελοποίηση της Μικτοτροφίας σε μικροάλγη:
προσέγγιση Δυναμικού Ενεργειακού Ισοζυγίου**

Γιώργος Α. Λαγωνικάκης

Διατριβή Μεταπτυχιακού Διπλώματος Ειδίκευσης

Ηράκλειο – Οκτώβρης 2008

*στους γονείς μου
και στην Πένη*

Συμβουλευτική Επιτροπή

Επιβλέπουσα: Κωνσταντία Λύκα, Επίκουρη Καθηγήτρια

Εξεταστής: Κυριάκος Κοτζαμπάσης, Καθηγητής

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Τα τελευταία χρόνια έχει δοθεί προτεραιότητα σε εναλλακτικές τεχνικές καλλιέργειας οργανισμών που περιλαμβάνουν χαμηλού κόστους μικτοτροφικές διαδικασίες για αύξηση της παραγωγής της βιομάζας τους. Η μικτοτροφική συμπεριφορά, ευρέως διαδεδομένη στα υδάτινα οικοσυστήματα, σταθμίζεται μεταξύ αυτοτροφίας και ετεροτροφίας και εξαρτάται όχι μόνο από τον μελετούμενο οργανισμό-άτομο, αλλά και από τη φυσιολογική του κατάσταση και τις περιβαλλοντικές παραμέτρους.

Στην παρούσα εργασία, αναπτύσσονται ατομικά μοντέλα για μικροάλγη που καταφεύγουν τόσο στην αυτοτροφία όσο και στην ετεροτροφία για την ικανοποίηση των τροφικών τους αναγκών. Κατά την ποσοτικοποίηση λαμβάνεται υπόψη, η ποιοτική και ποσοτική διαφοροποίηση της μικτοτροφικής στρατηγικής μεταξύ των οργανισμών που την εφαρμόζουν, τόσο στη ρύθμιση του τρόπου με τον οποίο εκμεταλλεύονται την αυτοτροφική και ετεροτροφική τους ιδιότητα όσο και στην εξάρτηση από περιβαλλοντικούς παράγοντες. Η μεθοδολογία που χρησιμοποιείται για την ανάπτυξη των μαθηματικών μοντέλων που περιγράφουν την αφομοίωση και περαιτέρω χρήση της ενέργειας σε έναν οργανισμό, στηρίζεται στη θεωρία των Δυναμικών Ενεργειακών Ισοζυγίων (Dynamic Energy Budget-DEB theory). Επιπλέον, γίνεται χρήση της έννοιας της Συνθετικής Μονάδας (Synthesizing Unit-SU) για την εφαρμογή χημικών και ενζυμικών κινητικών στον κυτταρικό μεταβολισμό των μικτότροφων.

Η ποσοτικοποίηση της δυναμικής των προαιρετικά μικτότροφων οργανισμών (ικανών για την παραγωγή βιομάζας μέσω των εναλλακτικών αφομοιωτικών οδών), περιλαμβάνει τη δόμηση επιμέρους μοντέλων στους τύπους της Ιδανικής (I.M.), της Πρωτογενώς Αυτοτροφικής (Π.Α.Μ.) και της Πρωτογενώς Ετεροτροφικής (Π.Ε.Μ.) Μικτοτροφίας. Σε αυτές τις φυσιολογικές κατηγορίες μικτοτροφίας, υφίσταται διαφοροποίηση στη ρύθμιση των μεταβολικών μονοπατιών αφομοίωσης των υποστρωμάτων και στις αποκρίσεις της αυτοτροφίας και ετεροτροφίας σε διαφορετικές συνθήκες διαθεσιμότητας υποστρωμάτων. Τα αποτελέσματα φανερώσουν ότι η Ιδανική Μικτοτροφία απαντάται είτε όταν τα εναλλακτικά μονοπάτια πρόσληψης της τροφής είναι 'αλληλο-βοηθητικά' της ανάπτυξης σε δυσμενείς περιβαλλοντικές συνθήκες αυτοτροφίας ή ετεροτροφίας (I.M.-I) είτε όταν οι επιμέρους αφομοιωτικές διαδικασίες είναι συμπληρωματικές μεταξύ τους (I.M.-II). Στην Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία, η μικτοτροφική ικανότητα αποτελεί στρατηγική επιβίωσης και αύξησης της αφομοίωσης και ανάπτυξης σε συνθήκες που περιορίζουν την αυτοτροφία (Π.Α.Μ.-I) ή στρατηγική συμπλήρωσης της αφομοίωσης που έχει επιτευχθεί σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες

ανάπτυξης (Π.Α.Μ.-ΙΙ). Παρόμοια, η Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία είναι στρατηγική επιβίωσης και αύξησης της αφομοίωσης και της ανάπτυξης σε συνθήκες που περιορίζουν την ετεροτροφική διαδικασία, δηλαδή σε συνθήκες μηδενικής και χαμηλής διαθεσιμότητας ετεροτροφικού υποστρώματος (Π.Ε.Μ-Ι) ή τακτική συμπλήρωσης της αφομοιωμένης ενεργείας των καθαρά ετεροτροφικών συνθηκών ανάπτυξης (Π.Ε.Μ.-ΙΙ). Επιπρόσθετα, τα μοντέλα Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας (Υ.Μ.) συνδυάζουν την αυτοτροφία και ετεροτροφία ως απαραίτητες διαδικασίες για την παραγωγή βιομάζας και φανερώνουν τη δυναμική εξάρτησης των αφομοιωτικών οδών από τις περιβαλλοντικές συνθήκες διαθεσιμότητας υποστρωμάτων.

Τα αποτελέσματα των μοντέλων συγκρίνονται ποιοτικά με βιβλιογραφικά δεδομένα. Εκτός από την ιδανική μικτοτροφία τύπου Ι (Ι.Μ.-Ι), για την οποία δεν έχουν βρεθεί αρκετοί οργανισμοί που να την ακολουθούν, για όλους τους άλλους τύπους μικτοτροφίας υπάρχουν αρκετές βιβλιογραφικές αναφορές για οργανισμούς που εμφανίζουν τις δυναμικές των αντίστοιχων μοντέλων. Λόγω ελλিপών μελετών που αφορούν στην εξέταση των ενζυμικών μηχανισμών επίδρασης περιβαλλοντικών παραγόντων στη φυσιολογία των κυττάρων, η κατηγοριοποίηση των διαφορετικών τύπων μικτοτροφίας είναι δύσκολη, πόσο μάλλον η μοντελοποίηση τους. Ο τρόπος προσέγγισης της μικτοτροφίας στην παρούσα μελέτη, παρέχει το πλαίσιο για τη μελέτη του εξελικτικού χαρακτήρα της και είναι σημαντική για την πρόβλεψη του ρόλου της στη δυναμική των τροφικών πλεγμάτων.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ ΣΕ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥΣ.....	1
1.2. ΧΡΗΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ ΣΤΗ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ.....	4
1.3. ΣΗΜΕΡΙΝΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΓΝΩΣΕΩΝ ΣΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	7
1.4. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ.....	8

2. ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΚΑ ΕΡΓΑΛΕΙΑ ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗΣ

2.1. ΘΕΩΡΙΑ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΕΝΕΡΓΕΙΑΚΟΥ ΙΣΟΖΥΓΙΟΥ (Θεωρία - DEB).....	10
2.2. ΕΝΝΟΙΟΛΟΓΙΚΟ ΠΛΑΙΣΙΟ ΣΥΝΘΕΤΙΚΗΣ ΜΟΝΑΔΑΣ.....	11

3. ΜΟΝΤΕΛΑ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

3.1. ΓΕΝΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ.....	13
3.2. ΑΦΟΜΟΙΩΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ.....	14
3.2.1. Δόμηση των μοντέλων.....	14
3.2.2. Μαθηματικές εξισώσεις.....	21
3.2.2.1. Μοντέλα Προαιρετικής Μικτοτροφίας.....	22
3.2.2.2. Μοντέλα Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας.....	28
3.3. ΑΝΑΠΤΥΞΗ.....	30

4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

4.1. ΜΟΝΤΕΛΑ ΠΡΟΑΙΡΕΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	32
4.2. ΜΟΝΤΕΛΑ ΥΠΟΧΡΕΩΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	55

5. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

5.1. ΜΟΝΤΕΛΑ ΠΡΟΑΙΡΕΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	58
5.2. ΜΟΝΤΕΛΑ ΥΠΟΧΡΕΩΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	73

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ.....	77
----------------	----

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	79
-------------------	----

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ ΣΕ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥΣ

Οι μικροοργανισμοί ομαδοποιούνται συνήθως σε αυτούς που στηρίζονται στη φωτεινή ενεργεία (φωτοτροφία) και σε αυτούς που στηρίζονται στην πρόσληψη ανόργανων ή οργανικών ουσιών (χημειο(λίθο- ή οργανο-)τροφία) για την ικανοποίηση των ενεργειακών αναγκών τους. Για την παραγωγή της βιομάζας τους, οι οργανισμοί χρησιμοποιούν άνθρακα είτε σε ανόργανη μορφή (αυτοτροφία) είτε σε οργανική μορφή (ετεροτροφία). Οι περισσότερες μελέτες υδάτινων οικοσυστημάτων ομαδοποιούν τους μικροοργανισμούς σε φωτο(αυτό)τροφους (φωτοσυνθετικοί οργανισμοί - πρωτογενείς παραγωγοί) και σε (όργανο)ετερότροφους (δευτερογενείς παραγωγοί) (Madigan et al., 2003; Eiler, 2006). Παρόλα αυτά, οι μεταβολικές διαδικασίες στους οργανισμούς είναι περισσότερο πολύπλοκες σε σχέση με την παραπάνω κατηγοριοποίηση. Αυτό επιβεβαιώνεται από τη στρατηγική της μικτοτροφίας, φαινόμενο ευρέως διαδεδομένο στα υδάτινα οικοσυστήματα.

Η μικτοτροφία (mixotrophy) είναι η ικανότητα συνδυασμού της αυτοτροφίας (χημειολιθο-αυτοτροφίας ή συνήθως της φωτο-αυτοτροφίας) και της ετεροτροφίας (οσμωτροφίας ή φαγοτροφίας) σε ένα οργανισμό-άτομο (Palsson et al., 2004). Η οσμωτροφία, καθορίζεται ως η απορρόφηση διαλυτών οργανικών ουσιών είτε με μεταφορά κατά μήκος της πλασματικής μεμβράνης, είτε μέσω πινοκύτωσης στα κύτταρα των οργανισμών. Η φαγοτροφία, ως μορφή ετεροτροφίας, περιλαμβάνει την πρόσληψη σωματιδιακού οργανικού υλικού (Jones, 1994).

Στη δεκαετία του '30 η μικτοτροφία θεωρούνταν ένα απομονωμένο φαινόμενο και αγνοούνταν στις μελέτες έρευνας των τροφικών πλεγμάτων. Μόνο στα τέλη τις δεκαετίας του '80 (Bird & Kalff, 1986) οι οικολογικές μελέτες αναγνώρισαν την παρουσία μικτότροφων οργανισμών και η σημαντικότητα του ρόλου της μικτοτροφίας συζητήθηκε και ερευνήθηκε ευρέως (π.χ., Estep et al., 1986; Sanders et al., 1988; 1991; Jones, 1994). Η ικανότητα των μικτότροφων οργανισμών να συνδυάζουν πολλαπλές μεθόδους πρόσληψης της ενέργειας και του άνθρακα ποικίλει μεταξύ των ειδών και θεωρείται ότι έχει έναν εξελικτικό χαρακτήρα (Raven, 1997).

Στη βιβλιογραφία, ο ορός της μικτοτροφίας αναφέρεται κυρίως σε πλαγκτονικά πρώτιστα που συνδυάζουν τη φωτοσυνθετική με την ετεροτροφική (κυρίως φαγοτροφική) ιδιότητα (Sanders, 1991; Stoecker, 1991; Jones, 1994; Jones 1997). Με αυτή την αυστηρή έννοια, η μικτοτροφία εμφανίζεται στις ομάδες των μαστιγωτών, βλεφαριδωτών και

σαρκοδινών (Stoecker, 1998). Στα μαστιγωτά κατατάσσονται χρυσόφυτα, δινομαστιγωτά, πρυμνεσιόφυτα και κρυπτόφυτα. Βιβλιογραφικά, υπάρχουν πολυάριθμες μελέτες που αφορούν στην παρουσία, τις φυσιολογικές λειτουργίες και το ρόλο των πρωτίστων στα τροφικά πλέγματα (Bird & Kalff, 1987; Kimura & Ishida, 1989; Sanders, 1989; Caron et al., 1990). Έχει διαπιστωθεί ότι οι μικτότροφοι ως φωτοσυνθετικοί οργανισμοί, αποτελούν πάνω από το 50% του συνολικού νάνο-πλαγκτού και ως ετερότροφοι συνεισφέρουν πάνω από το 60% στη συνολική θήρευση βακτηρίων και πικοφυτοπλαγκτού σε ενδαιτήματα θαλάσσιων και γλυκών νερών (Sanders et al., 1990; Nyggard & Tobiesen 1993; Arenovski et al., 1995).

Παρόλο που η μικτοτροφία εμφανίζεται συνήθως σε ολιγοτροφικά περιβάλλοντα, τα μικτοτροφικά πρώτιστα δραστηριοποιούνται και σε ευτροφικά και μεσοτροφικά περιβάλλοντα γλυκών νερών και ανοιχτής θάλασσας (Stoecker, 1998). Επιπρόσθετα, η μικτοτροφία χαρακτηρίζει μικροάλγη (π.χ. φωτοσυνθετικά δινομαστιγωτά) που παρουσιάζουν υπέρμετρη ανάπτυξη (bloom) της βιομάζας τους (Jeong et al., 2004; Stoecker et al., 2006), με επακόλουθες αρνητικές επιδράσεις σε υδατοκαλλιέργειες και τουριστικές δραστηριότητες σε πολλές χώρες.

Η μικτοτροφική στρατηγική δεν παρατηρείται μόνο σε μονοκύτταρους οργανισμούς, αλλά και σε πολυκύτταρους (π.χ. σπόγγους, κοράλλια, τροχόζωα, ακόμα και σε ανώτερα φυτά) (Stoecker, 1998) και σε βακτήρια (Eiler, 2006). Παρόλο που τα προκαριωτικά κυανοβακτήρια (κυανοπράσινα άλγη), περιγράφονται συνήθως ως φωτοσυνθετικοί οργανισμοί, στη βιβλιογραφία υπάρχουν αναφορές πρόσληψης οργανικών ουσιών από συγκεκριμένα γένη κυανοβακτηρίων όπως τα *Anabaena*, *Nostoc*, *Synechococcus* (π.χ. Pelroy et al, 1972a,b; Rippka, 1972).

Πειραματικές μελέτες έχουν δείξει ότι οι τροφικές ανάγκες και προτιμήσεις των μικτότροφων είναι πληθώρες και διαφορετικές μεταξύ των ειδών (Isaksson et al., 1999; Bergstrom et al., 2003). Η μικτοτροφική συμπεριφορά των μικροάλγων, η οποία σταθμίζεται μεταξύ αυτοτροφίας και ετεροτροφίας, εξαρτάται όχι μόνο από τον μελετούμενο οργανισμό-άτομο, αλλά και από την φυσιολογική του κατάσταση και τις περιβαλλοντικές παραμέτρους (Jones, 1997). Αλλαγές των περιβαλλοντικών συνθηκών, όπως λόγω χάρη το επίπεδο του φωτός και η διαθεσιμότητα του θηράματος, οδηγούν σε μεταβολές της σημασίας και του ρόλου των τροφικών στρατηγικών σε ένα οργανισμό (Keller, 1994; Urabe et al., 2000). Επιπλέον, η μικτοτροφία καθορίζεται από φυσικούς παράγοντες, όπως η ανάμιξη στρωμάτων νερού και η κάθετη στροβιλώδης διασπορά

(Skovgaard, 1996; Dolan & Perez 2000; Li et al., 2000). Επομένως, η ρύθμιση της μικτοτροφικής συμπεριφοράς εμπλέκει ταυτόχρονα αρκετούς παράγοντες.

Οι μικτότροφοι οργανισμοί κατατάσσονται σε ένα τροφικό φάσμα που εκτείνεται μεταξύ αυστηρής αυτοτροφίας και αυστηρής ετεροτροφίας (Jones, 1994). Στη μικτοτροφία περιλαμβάνονται “ετερότροφα άλγη” που είναι κυρίως φωτοσυνθετικά και “φωτοσυνθετικά πρωτόζωα” που είναι κυρίως ετερότροφα (Stoecker, 1998, 1999; Raven 1997; Jones, 2000; Schoonhoven 2002).

Τα διαθέσιμα δεδομένα συνιστούν, ότι υπάρχει μια διαβάθμιση μεταξύ των μικτότροφων οργανισμών, δηλαδή κάποια είδη είναι περισσότερο αυτότροφα και κάποια περισσότερο ετερότροφα (Jones, 1994). Λογού χάρι, είδη του γένους *Ochromonas* και το είδος *Pateriochromonas malhamensis* είναι λιγότερο αποδοτικοί στην κάλυψη των αναγκών τους μέσω της φωτοσύνθεσης σε σχέση με αυστηρά αυτότροφους οργανισμούς και άλλους μικτότροφους (Andersson et al., 1989; Pallson et al., 2004). Αυτοί οι οργανισμοί είναι περισσότερο προσαρμοσμένοι στην ετεροτροφική διαδικασία και αυτό καθορίζει την απόκριση της μικτοτροφικής τους συμπεριφοράς σε ένα μεταβαλλόμενο περιβάλλον διαφορετικών πηγών τροφής. Τα παραπάνω, οδήγησαν τον Sanders και συνεργάτες του (1989) να εισάγουν την έννοια της “βαθμωτής μικτοτροφίας”. Οργανισμοί με περιορισμένη φωτοσυνθετική απόδοση (π.χ. το είδος *Pateriorchomonas malhamensis*) ανήκουν στο ετεροτροφικό άκρο της κλίμακας, ενώ είδη με χαμηλή ετεροτροφική απόδοση (π.χ. *Cryptomonas sp.*) ανήκουν στο αυτοτροφικό άκρο της κλίμακας (Tranvik et al., 1989; Jones et al., 1993).

Τα οικολογικά πλεονεκτήματα της μικτοτροφίας διατυπώνονται κυρίως με βάση αποτελέσματα πειραματικών μελετών και παραμένουν αναπόδεικτα (Sanders et al., 2001). Για παράδειγμα, η ετεροτροφία ενός μικτότροφου, επιτρέπει την ανάπτυξή του σε συνθήκες σκότους, τη συμπλήρωση της αυτοτροφικής του ανάπτυξης, την απόκτηση θρεπτικών και απαραίτητων βιταμινών που δεν μπορεί να προσλάβει σε ανόργανη μορφή (Jones, 1994; Keller, 1994; Li et al., 2000; Sanders et al, 2001). Λόγω της ικανότητας του να συνδυάζει περισσότερους πόρους του περιβάλλοντος, ένας μικτότροφος μπορεί να υπερισχύσει σε ένα περιβάλλον σε σχέση με έναν αυστηρά αυτότροφο ή αυστηρά ετερότροφο (Eiler, 2006).

Ωστόσο, η επένδυση στη στρατηγική μικτοτροφίας, συνοδεύεται από σημαντικές φυσιολογικές συνέπειες σε έναν οργανισμό. Η μικτοτροφία, επιβαρύνεται με περισσότερα μεταβολικά κόστη σε σχέση με την αυστηρή αυτοτροφία ή την αυστηρή ετεροτροφία (Raven, 1997; Palsson et al., 2004). Οι μικτότροφοι χρειάζεται να επενδύσουν στη

σύνθεση και διατήρηση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού (σύστημα απορρόφησης φωτός-φωτοσυνθετικές χρωστικές, προστατευτικοί μηχανισμοί για αποφυγή φωτοκαταστροφής συστημάτων) όσο και των πρωτεϊνών πρόσληψης και επακόλουθης επεξεργασίας οργανικών υποστρωμάτων (π.χ. κενοτόπια τροφής στην περίπτωση φαγοτροφίας). Αυτά τα ενεργειακά κόστη μειώνουν το ρυθμό ανάπτυξης του μικτότροφου. Αναμένεται επομένως ότι ο μικτότροφος θα μειονεκτεί όταν ανταγωνίζεται έναν αυστηρά αυτότροφο για φως σε ευνοϊκά περιβάλλοντα αυτοτροφίας και όταν ανταγωνίζεται έναν αυστηρά ετερότροφο για οργανικό υλικό σε ευνοϊκά περιβάλλοντα ετεροτροφίας.

Πρόσφατα, έχει δοθεί βαρύτητα στον ποιοτικό και ποσοτικό ρόλο των μικτότροφων στις πλαγκτονικές κοινωνίες (βλ. ανασκοπήσεις Porter, 1988; Sanders, 1991; Holen & Boraas, 1995), λόγω της αναγνώρισης του “μικροβιακού βρόγχου” ως σημαντικό μονοπάτι για τη ροή του άνθρακα και της ενέργειας στα υδάτινα οικοσυστήματα (Kiel, 2003). Το γεγονός ότι το φαινόμενο της μικτοτροφίας είναι ευρέως διαδεδομένο σε συνδυασμό με το σημαντικό ρόλο που παίζει στην δυναμική των τροφικών πλεγμάτων αποτελεί αντικείμενο για έρευνα.

1.2. ΧΡΗΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ ΣΤΗ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ

Η ανάπτυξη των οργανισμών μέσω της φωτοτροφίας, εξαρτάται από τις συνθήκες φωτός στο περιβάλλον ανάπτυξης τους. Η παρουσία του φωτός ως πηγή ενέργειας, επιτρέπει τη διεξαγωγή της φωτοσύνθεσης στους οργανισμούς. Κατά τη φωτοσύνθεση, η χλωροφύλλη δεσμεύει φωτεινή ακτινοβολία και τη χρησιμοποιεί για τη σύνθεση μορίων ATP. Η ενέργεια που περιέχεται στο ATP αποδίδεται σε βιοχημικά μονοπάτια που οδηγούν στη σύνθεση πλούσιων σε ενέργεια υδατανθράκων. Τα κύρια πρωτογενή υλικά της φωτοσύνθεσης είναι το διοξείδιο του άνθρακα και το νερό. Η απορρόφηση του φωτός χρησιμεύει για τη φωτόλυση του νερού και τα υδρογόνα του νερού συνδυάζονται με το διοξείδιο του άνθρακα, παράγοντας μόρια υδατανθράκων.

Η φωτοσύνθεση εμπλέκει δυο βασικές διαδικασίες: 1) την απορρόφηση της φωτεινής ενέργειας και 2) τη δέσμευση του ανόργανου άνθρακα. Στην πρώτη διαδικασία, τις λεγόμενες φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης, η φωτεινή ενέργεια μετατρέπεται σε χημική, με παραγωγή οξυγόνου ως παραπροϊόν στο φωτοσύστημα II (PSII). Ο μηχανισμός δέσμευσης του άνθρακα χρησιμοποιεί την παραγόμενη ενέργεια των φωτεινών αντιδράσεων για τη μετατροπή του ανόργανου άνθρακα σε οργανικό υλικό. Πρόκειται για τις σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης που περιλαμβάνουν την ενζυματική αναγωγή του CO₂ στον κύκλο Calvin. Η καρβοξυλάση/οξυγενάση της 1,5-

διφωσφορικής ριβουλόζης (RubisCO), θεωρείται ρυθμιστικό ένζυμο του κύκλου Calvin (Oesterhelt et al., 2007; Wolf et al., 2007).

Διάφοροι φωσφοριλιωμένοι μεταβολίτες όπως η 1,5-διφωσφορική ριβουλόζη και το 6-φωσφογλυκονικό οξύ, έχουν θεωρηθεί σημαντικοί αναστολείς της δραστηριότητας RubisCO υπό συγκεκριμένες συνθήκες (Nieva et al., 1996). Το 6-φωσφογλυκονικό οξύ είναι ένα από τα παραγόμενα προϊόντα της δραστηριότητας της υδρογενάσης της 6-φωσφορικής γλυκόζης στον οξειδωτικό κύκλο των φωσφορικών πεντοζών, την κύρια αναπνευστική πορεία των φωτοσυνθετικών μικροοργανισμών (Nieva et al., 1996). Επιπλέον, το DCMU (3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea) θεωρείται ένας ισχυρός αναστολέας της φωτοσύνθεσης. Συγκεκριμένα, αναστέλλει τη φωτόλυση του νερού και εμποδίζει την παραγωγή οξυγόνου και των NADPH και ATP από τη μη κυκλική φωτοσφωσφοριλίωση. Ουσιαστικά, αναστέλλει τη ροή ηλεκτρονίων από το PSII και δεν έχει επίδραση στο PSI ή στις αντιδράσεις του κύκλου Calvin (Gemmill et al., 1974).

Η ικανότητα εκμετάλλευσης οργανικών υποστρωμάτων υπονοεί την ενεργοποίηση κατάλληλων μηχανισμών πρόσληψης αυτών και των απαραίτητων λειτουργικών μεταβολικών μονοπατιών για την αφομοίωση τους (Droop, 1974; Neilson, et al., 1974). Μελέτες μικτοτροφίας στα άλγη, δείχνουν ότι υπάρχει εξειδίκευση των διαλυτών οργανικών υποστρωμάτων που χρησιμοποιούνται για ετεροτροφική ανάπτυξη, διαφορετική μεταξύ των ειδών. Τα περισσότερα μικτότροφα άλγη μπορούν να ενσωματώσουν στο μεταβολισμό τους, χημικές ενώσεις σακχάρων, παράγωγα τους και λιπαρά οξέα, ως πηγές ενέργειας και αναγωγικών ισοδύναμων στα κύτταρο τους. Τα αμινοξέα, αποτελούν πιθανώς ένα αναποτελεσματικό υπόστρωμα για ετεροτροφική ανάπτυξη στα περισσότερα άλγη. Λόγου χάρι, τα γένη *Scenedesmus* και *Chlorella*, είναι αδύνατον να αναπτυχθούν σε συνθήκες σκότους, παρουσία γλυκίνης και αλανίνης στο μέσο καλλιέργειας τους (Dooren de Jong, 1967).

Δυο από τα πιο κοινά χρησιμοποιούμενα οργανικά υποστρώματα στην καλλιέργεια οικονομικού ενδιαφέροντος μικροάλγων είναι η γλυκόζη και το οξικό οξύ (Garcia et al., 2005). Ο μεταβολισμός της γλυκόζης είναι αναπόσπαστη διαδικασία στους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς (Osanaï et al., 2007). Αυτό το οργανικό υπόστρωμα είναι το τελικό προϊόν της φωτοσύνθεσης, επομένως μπορεί να θεωρηθεί ότι κάθε φωτοσυνθετικός οργανισμός μπορεί να την ενσωματώσει στον μεταβολισμό του (Garcia et al., 2005). Στα άλγη, ο αερόβιος καταβολισμός της γλυκόζης εξελίσσεται μέσω της πορείας των φωσφορικών πεντοζών (pentose phosphate pathway) ή με γλυκόλυση μέσω της πορείας EMP (Embden-Meyerrhof-Parnas) (Neilson et al., 1974). Και οι δύο πορείες

μοιράζονται τον αρχικό σχηματισμό της 6-φωσφορικής γλυκόζης. Η εισαγωγή των μορίων γλυκόζης στα κύτταρα των οργανισμών γίνεται συνήθως μέσω ενεργοβόρας μεταφοράς, με κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας για την αποκατάσταση της βαθμωτής μεταβολής της συγκέντρωσης δια μέσου των κυτταρικών μεμβρανών (Neilson et al., 1974).

Οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί μεταφέρουν τον δεσμευόμενο άνθρακα από τα πλαστίδια στο κυτόπλασμα τους, που μεταβολίζεται περαιτέρω σε εξόζες-σάκχαρα. Τα σάκχαρα μπορούν είτε να υποστηρίξουν την ανάπτυξη τους είτε να αποθηκευτούν ως πολυσακχαρίτες. Τα ευκαριωτικά άλγη συνθέτουν το πολυμερές chrysolaminarin (β -1,3-glucan πολυμερές), ως αρχική ένωση αποθήκευσης υδατάνθρακα, ο καταβολισμός του οποίου απαιτεί τη διαδικασία της γλυκόλυσης. Η δράση της εξοκινάσης, για την μετατροπή της γλυκόζης σε 6-φωσφορική γλυκόζη, τον πρώτο μεταβολίτη του μονοπατιού της γλυκόλυσης, έχει εντοπιστεί στα άλγη. Επομένως, ο απαραίτητος μηχανισμός μεταβολισμού της γλυκόζης ενυπάρχει στα κύτταρα τους, και αυτό επιτρέπει τη χρησιμοποίηση της εξωτερικής πηγής γλυκόζης για ανάπτυξη (Zaslavskaja et al., 2001).

Οι κοινές βιοσυνθετικές αντιδράσεις στα μεταβολικά μονοπάτια της φωτοσύνθεσης και της αφομοίωσης της εξωτερικής πηγής γλυκόζης καταλύονται από ισοένζυμα. Λόγου χάρι, στα ευκαριωτικά άλγη υπάρχουν τα χλωροπλαστικά και κυτοπλασματικά ισοένζυμα της υδρογενάσης της 3-φωσφορικής γλυκεραλδεΐδης (GADPH) που καταλύουν την ίδια αντίδραση και είναι υπεύθυνα τόσο για αναβολικές (κύκλος Calvin/γλυκονοεογένεση-παραγωγή φωσφορικής γλυκόζης) όσο και καταβολικές διαδικασίες (βιοαποδόμηση της φωσφορικής γλυκόζης μέσω της πορείας EMP ή του κύκλου των φωσφορικών πεντοζών). Παρόλο που η φωτοσυνθετική και ετεροτροφική διαδικασία μοιράζονται τις ίδιες αντιδράσεις, τα ένζυμα-υδρογενάσες παρουσιάζουν εξειδίκευση όσο αφορά τα υποστρώματα που δέχονται και οι αντιδράσεις στον χλωροπλάστη και στο κυτόπλασμα, διαχωρίζονται από τον χιτώνα του χλωροπλάστη (Koksharova et al., 1997). Ενώ στα ευκαριωτικά μονοκύτταρα μικροάλγη, η φωτοσύνθεση και η διαδικασία της αναπνοής είναι ανεξάρτητες χωρικά, στους χλωροπλάστες και τα μιτοχόνδρια, στα προκαριωτικά κυανοπράσινα άλγη οι συνιστώσες της φωτοσυνθετικής και αναπνευστικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, προσδιορίζονται στις ίδιες μεμβράνες (Egorova et al., 2006).

Μέχρι στιγμής δεν έχει δοθεί ικανοποιητική εξήγηση γιατί κάποιοι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί αναπτύσσονται με ένα ετεροτροφικό υπόστρωμα σε συνθήκες σκότους, ενώ κάποιοι άλλοι όχι (Wood et al., 2004). Η υποχρεωτική αυτοτροφία στα μικροάλγη,

αποτελεί πιθανώς ένα από τα πιο πολύπλοκα χαρακτηριστικά τους (Lewin, 1963; Chen et al., 2006). Ωστόσο, έχουν διατυπωθεί δυο σημαντικές υποθέσεις. Η απουσία ενός αποδοτικού συστήματος πρόσληψης οργανικών υποστρωμάτων στα κύτταρα των οργανισμών, αποτελεί έναν από τους βασικούς λόγους της μη μικτοτροφικής τους ιδιότητας (Zhang et al., 1998; Chen et al., 2006). Η αδυναμία πρόσληψης οργανικών υποστρωμάτων, δεν αποτελεί τη μοναδική αιτία της υποχρεωτικής αυτοτροφίας, καθώς υπάρχουν οργανισμοί που μπορούν να ενσωματώσουν οργανικές ενώσεις του περιβάλλοντος, σε άνθρακα του κυττάρου τους. Πιθανώς, κάποια βιοσυνθετική δυσλειτουργία του κεντρικού μεταβολισμού τους αποτελεί την αιτία της υποχρεωτικής τους αυτοτροφίας, λόγω χάρη, ένας ατελής κύκλος τρικαρβοξυλικού οξέος (TCA) (Wood et al., 2004). Ο κύκλος TCA, παρέχει ενέργεια και πρόδρομα υποστρώματα, όπως το α -κετογλουταρικό οξύ, απαραίτητα για βιοσύνθεση. Σε έναν ατελή κύκλο TCA απουσιάζουν ρυθμιστικά ένζυμα, όπως της υδρογένης του α -κετογλουταρικού οξέος. Σε αυτή την περίπτωση, δεν παρέχεται ATP μέσω του κύκλου για περαιτέρω βιοσυνθετικούς σκοπούς. Επιπλέον, σύμφωνα με τον Wiedeman (1965), όταν η ανάπτυξη ενός οργανισμού, απαιτεί την παρουσία φωτός για την αερόβια ή αναερόβια αφομοίωση ενός οργανικού υποστρώματος, τότε χαρακτηρίζεται υποχρεωτικά φωτότροφος.

1.3. ΣΗΜΕΡΙΝΟ ΕΠΙΠΕΔΟ ΓΝΩΣΕΩΝ ΣΤΑ ΜΟΝΤΕΛΑ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

Τα παραδοσιακά μαθηματικά μοντέλα κατηγοριοποιούν τα είδη ως παραγωγούς – καταναλωτές ή ως θηρευτές – θηράματα. Αν και η σημαντικότητα της μικτοτροφίας έχει αναγνωριστεί σε πολλές οικολογικές μελέτες, μόνο την τελευταία δεκαετία θεωρητικές μελέτες ενσωματώνουν στα μοντέλα στρατηγικές μικτοτροφίας (Thingstad et al., 1996; Stickney et al., 2000; Jost et al., 2004; Hammer & Pitchford, 2005; Kooijman et al., 2002; Troost et al., 2005a; Troost et al. 2005b).

Ο Thingstad (1996) και οι συνεργάτες του, ήταν οι πρώτοι που ενσωμάτωσαν τη μικτοτροφία σε μαθηματικό μοντέλο για να μελετήσουν το ρόλο της σε ένα μικροβιακό τροφικό πλέγμα. Το μοντέλο που πρότειναν αφορούσε μικτότροφους που συνδυάζουν τη φωτοσυνθετική ικανότητα με την ικανότητα να καταναλώνουν βακτήρια. Το μοντέλο, πέραν ότι θεωρεί τις αλληλεπιδράσεις γραμμικές, δεν θεωρεί την εξάρτηση της προτίμησης μεταξύ του αυτοτροφικού και του ετεροτροφικού μονοπατιού από περιβαλλοντικούς παράγοντες. Οι Stickney et al. (2000) μελετούν την επίδραση μη-βακτηριοφάγων μικτότροφων στη βιομάζα του φυτοπλαγκτού / ζωοπλαγκτού και στην παραγωγικότητα. Για τη μελέτη αυτή ανέπτυξαν πολύπλοκα μοντέλα βασισμένα σε εμπειρικές σχέσεις για τους διαφορετικούς τύπους μικτότροφων. Οι Hammer & Pitchford

(2005), προκειμένου να μελετήσουν το ρόλο των μικτότροφων στην άνθιση του φυτοπλαγκτού εισάγουν τη μικτοτροφία σε ένα μοντέλο παραγωγού-καταναλωτή θεωρώντας ότι ένα ποσοστό του πληθυσμού του καταναλωτή συμπεριφέρεται ως παραγωγός. Οι Jost et al. (2004) μελετούν την επίδραση της μικτοτροφίας στην ισορροπία και τη δυναμική ενός απλού πλαγκτονικού τροφικού πλέγματος μέσω ενός κλασσικού τύπου Lotka-Volterra μοντέλου. Καμία από της παραπάνω μελέτες δεν μοντελοποιεί τη μικτοτροφία βάσει φυσιολογικών μηχανισμών με αποτέλεσμα να μη μπορεί να γίνει η ποσοτικοποίηση του κόστους συντήρησης των μηχανισμών πρόσληψης της ενέργειας και η αντιστάθμισή του με τα πλεονεκτήματα των εναλλακτικών τρόπων πρόσληψης της ενέργειας.

Ο Kooijman και οι συνεργάτες του (Kooijman et al., 2002; Troost et al., 2005a; Troost et al. 2005b) είναι οι πρώτοι που μοντελοποίησαν τους μικτότροφους με βάση μηχανισμούς πρόσληψης και χρήσης της ενέργειας από τον οργανισμό-άτομο. Ο στόχος των μελετών τους ήταν η εξελικτική πλευρά της μικτοτροφίας. Θεωρούν όμως ότι ο οργανισμός έχει μια συγκεκριμένη στρατηγική μικτοτροφίας, χωρίς να λαμβάνουν υπόψη το ρόλο και τη ρύθμιση των επιμέρους αφομοιωτικών διαδικασιών της αυτοτροφίας και της ετεροτροφίας, σε διαφορετικούς φυσιολογικούς τύπους μικτοτροφίας που απαντώνται στη φύση.

1.4. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μαθηματική μοντελοποίηση της μικτοτροφίας, δηλαδή, των διαφορετικών τρόπων πρόσληψης της ενέργειας και του άνθρακα και η χρήση αυτών για φυσιολογικές διαδικασίες από έναν οργανισμό.

Συγκεκριμένα, η εργασία αποσκοπεί στην ανάπτυξη ατομικών μοντέλων για μικροάλλη που καταφεύγουν τόσο στην αυτοτροφία όσο και την ετεροτροφία για την κάλυψη των τροφικών τους αναγκών. Κατά την ποσοτικοποίηση λαμβάνεται υπόψη ότι η μικτοτροφική συμπεριφορά διαφέρει μεταξύ των οργανισμών που την εφαρμόζουν, ποιοτικά και ποσοτικά, τόσο στον τρόπο με τον οποίο εκμεταλλεύονται την αυτοτροφική και ετεροτροφική τους ιδιότητα, όσο και στην εξάρτηση από περιβαλλοντικούς παράγοντες. Η προσπάθεια επικεντρώνεται στη δόμηση μοντέλων που θα ανταποκρίνονται στους διαφορετικούς φυσιολογικούς τύπους μικτοτροφίας που απαντώνται σε οργανισμούς και που θα προβλέπουν με επιτυχία τις αποκρίσεις τους σε μεταβαλλόμενες συνθήκες περιβάλλοντος.

Στα μοντέλα θα διατυπωθούν συναρτησιακές σχέσεις για το συνδυασμό αυτοτροφίας και ετεροτροφίας με τη διαθεσιμότητα των πηγών τροφής. Επιπλέον, θα

διερευνηθεί η δυναμική των ατομικών μοντέλων με ή χωρίς μικτοτροφία με σκοπό να γίνει κατανοητός ο ρόλος της στην ανάπτυξη του οργανισμού-ατόμου. Η δυναμική της κατάστασης του οργανισμού-ατόμου θα μελετηθεί για διαφορετικές συνθήκες ανάπτυξης και τα αποτελέσματα που θα προκύψουν θα ενσωματωθούν σε μοντέλο που θα περιγράφει τη ροή ενέργειας σε έναν οργανισμό-άτομο. Επιπλέον, τα αποτελέσματα θα συγκριθούν ποιοτικά με βιβλιογραφικά δεδομένα.

Η εργασία αποτελεί την πρώτη και βασική προσπάθεια ανάπτυξης μοντέλων μικτοτροφίας, λαμβάνοντας υπόψη τη δυναμική εξάρτησης της προτίμησης που έχει ένας οργανισμός για το αυτοτροφικό και ετεροτροφικό μονοπάτι και του ρόλου των εμπλεκόμενων διαδικασιών της αυτοτροφίας και της ετεροτροφίας στην ικανοποίηση των τροφικών αναγκών των οργανισμών. Η μεθοδολογία που χρησιμοποιείται για την ανάπτυξη των μαθηματικών μοντέλων που περιγράφουν την πρόσληψη και περαιτέρω χρήση της ενέργειας σε ένα οργανισμό, στηρίζεται στη θεωρία των Δυναμικών Ενεργειακών Ισοζυγίων (DEB). Επιπλέον, γίνεται χρήση της έννοιας της Συνθετικής Μονάδας (Synthesizing Unit) για την εφαρμογή χημικών και ενζυμικών κινητικών στον κυτταρικό μεταβολισμό των μικτότροφων.

2.ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΚΑ ΕΡΓΑΛΕΙΑ ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗΣ

2.1 ΘΕΩΡΙΑ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΕΝΕΡΓΕΙΑΚΟΥ ΙΣΟΖΥΓΙΟΥ-Θεωρία DEB

Η θεωρία DEB (Dynamic Energy Budget Theory-DEB) υποστηρίζει την ανάπτυξη ατομικών μοντέλων δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου (DEB individual models). Τα μοντέλα DEB αποτελούνται από απλούς, βασισμένους σε φυσιολογικούς μηχανισμούς κανόνες, που περιγράφουν την πρόσληψη και τη χρήση της ενέργειας από έναν οργανισμό (Kooijman, 2000; Lika & Nisbet, 2000; Nisbet et al., 2000). Τα μοντέλα προσδιορίζουν ποσοτικά τις σημαντικές διαδικασίες της τροφοληψίας, της αφομοίωσης, της ανάπτυξης, της συντήρησης και της αναπαραγωγής / διαίρεσης. Οι ρυθμοί (ή ροές) με τους οποίους ο οργανισμός αφομοιώνει και διαχειρίζεται περαιτέρω την ενέργεια για μεταβολικές διαδικασίες περιγράφονται με συνήθεις διαφορικές εξισώσεις. Από την στιγμή που οι ρυθμοί εξαρτώνται από την κατάσταση του οργανισμού (π.χ. ηλικία, φύλλο, μέγεθος, τροφική κατάσταση) και από τις περιβαλλοντικές μεταβλητές (π.χ. διαθεσιμότητα φαγητού, θερμοκρασία) οι εξισώσεις ενός μοντέλου DEB, αναπαριστούν το ιστορικό ζωής και την πορεία ενός οργανισμού σε ένα δυναμικά μεταβαλλόμενο περιβάλλον.

Η θεωρία DEB διατυπώθηκε από τον Kooijman σε μια σειρά δημοσιεύσεων το 1986 και το 1988 και παρατίθεται αναλυτικά στο βιβλίο του με τίτλο: Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems (Kooijman, 2000). Η θεωρία DEB βελτιώνεται και επεκτείνεται συνεχώς με δημοσιεύσεις τόσο του Kooijman (π.χ. 2001, 2002, 2006) όσο και άλλων (π.χ. Brandt et al, 2003; Lika & Kooijman, 2003; Lika & Papandroulakis 2005; Van der Meer, 2006).

Στη θεωρία DEB, οι μεταβλητές κατάστασης είναι μεγέθη που καταγράφουν την κατάσταση ενός οργανισμού στην πορεία του χρόνου. Το μέγεθος του οργανισμού περιγράφεται από τη μεταβλητή της βιομάζας. Η βιομάζα διακρίνεται σε αποθεματική και δομική. Η αποθεματική βιομάζα αφορά την ενέργεια που βρίσκεται αποθηκευμένη στους ιστούς, ενώ η δομική βιομάζα περιλαμβάνει τη μάζα των δομικών και λειτουργικών ιστών.

Η διαδικασία της αφομοίωσης καθορίζεται από το μετασχηματισμό των υποστρωμάτων που προσλαμβάνονται από το περιβάλλον σε βιομάζα στο εσωτερικό των οργανισμών. Η ποσοτικοποίηση της πρόσληψης των υποστρωμάτων γίνεται με βάση τις ροές με τις οποίες προσέρχονται στις περιοχές δέσμευσης των μορίων των ενζύμων, αντί για τις συγκεντρώσεις αυτών. Η χρήση των ροών επιτρέπει το χειρισμό του φωτός και σωματιδίων τροφής με τρόπο παρόμοιο με αυτόν που αφορά διαλυτές χημικές ουσίες.

Επιπλέον, η έννοια των ροών επιτρέπει την εφαρμογή κινητικών σε χωρικά ετερογενή περιβάλλοντα, όπως το εσωτερικό των κυττάρων των οργανισμών.

Η αφομοίωση έχει ως στόχο, όχι μόνο τη χρησιμοποίηση των πηγών τροφής του περιβάλλοντος για βιοσυνθετικές λειτουργίες που οδηγούν σε αύξηση της βιομάζας των οργανισμών (διαδικασία ανάπτυξης), αλλά και για φυσιολογικές λειτουργίες που εξασφαλίζουν την ακεραιότητα τους (διαδικασία διατήρησης).

Η διατήρηση (*maintenance-M*) σχετίζεται με τη συντήρηση των δομικών ιστών του κυττάρου και είναι μια διαδικασία που επιτρέπει στους οργανισμούς να παραμείνουν ζωντανοί. Αφορά διαδικασίες που σχετίζονται με την οσμωρύθμιση, τη συντήρηση των μεμβρανών, την αναδιοργάνωση πρωτεϊνών των ιστών, την κίνηση και τη μεταφορά.

Η αύξηση της βιομάζας (*growth-G*), δηλαδή η αύξηση των δομικών και λειτουργικών ιστών (πρωτεϊνών, υδατανθράκων, λιπιδίων, DNA) του οργανισμού είναι μια διαδικασία ενεργειακής αναβάθμισης που έπεται της διατήρησης (Kooijman, 2000; Tolla, 2006). Όπως και η διατήρηση, η ανάπτυξη εξαρτάται από την παραγόμενη βιομάζα και αποτελεί ουσιαστικά ένα τμήμα αυτής. Με αυτό τον τρόπο, η διαδικασία της ανάπτυξης δεν εξαρτάται από τις εξωτερικές περιβαλλοντικές παραμέτρους (π.χ. διαθεσιμότητα τροφής) αλλά από την εσωτερική κατάσταση του οργανισμού.

Οι μετασχηματισμοί έχουν σημαντικό ρόλο στα μοντέλα DEB και η έννοια της *SU* συμβάλει στην ποσοτικοποίηση τέτοιων διαδικασιών.

2.2. ΕΝΝΟΙΟΛΟΓΙΚΟ ΠΛΑΙΣΙΟ ΣΥΝΘΕΤΙΚΗΣ ΜΟΝΑΔΑΣ

Ο μεταβολισμός των υποστρωμάτων που χρησιμοποιεί ένας οργανισμός, απαιτεί την εμπλοκή ενζύμων για τον χημικό μετασχηματισμό τους. Η εφαρμογή των κλασσικών χημικών και ενζυμικών κινητικών στον κυτταρικό μεταβολισμό παρουσιάζει προβλήματα που επιβάλλουν την εύρεση εναλλακτικών κινητικών. Η επινόηση της 'συνθετικής μονάδας' (Synthesizing Unit - *SU*) είναι μια ελπιδοφόρα απόπειρα σε αυτή την κατεύθυνση (Kooijman, 1998, 2001).

Η *SU* εκλαμβάνεται ως ένα ένζυμο ή ένα σύμπλοκο ενζύμων που συμπεριφέρεται σύμφωνα με τους κανόνες σχηματισμού και αποδόμησης, όπως αυτοί καθορίζονται από τις κλασσικές κινητικές, με δυο τροποποιήσεις: α) οι κινητικές δεν εκφράζονται συναρτήσεως των συγκεντρώσεων των υποστρωμάτων, αλλά συναρτήσεως των ροών με τις οποίες προσέρχονται τα μόρια των υποστρωμάτων στο ένζυμο και β) το σύμπλοκο ενζύμου – υποστρώματος δεν αποδομείται, δηλαδή το ένζυμο απελευθερώνεται μετά το σχηματισμό του προϊόντος από το υπόστρωμα. Με άλλα λόγια, η αντίδραση /

μετασχηματισμός: $S + e \rightarrow Se \rightarrow Pe \rightarrow P + e$, με S = υπόστρωμα, P = παραγόμενο προϊόν και e = ένζυμο, θεωρείται μονόδρομη. Κάθε κύκλος λειτουργίας της SU , αποτελείται από την περίοδο δέσμευσης του υποστρώματος και την περίοδο επεξεργασίας του δεσμευμένου υποστρώματος για να παραχθεί το προϊόν.

Η έννοια της SU μπορεί να χρησιμοποιηθεί στην ποσοτικοποίηση της παραγωγής γενικευμένων προϊόντων, δηλαδή μειγμάτων που περιέχουν διαφορετικά συστατικά σε συγκεκριμένη αναλογία, όπως είναι η βιομάζα. Οι χημικοί συντελεστές για τα χημικά στοιχεία τέτοιων γενικευμένων προϊόντων, θεωρούνται σταθεροί. Μια SU μπορεί να βρεθεί σε διαφορετικές καταστάσεις δέσμευσης διάφορων υποστρωμάτων. Οι μεταβολές σε αυτά τα ποσοστά (ή τμήματα) της SU εκφράζονται σε χρονική κλίμακα. Μεταβολικές διαδικασίες (π.χ. της αφομοίωσης) σε ατομικό επίπεδο μπορούν να εκφραστούν συναρτήσει αυτών των ποσοστών σε κατάσταση ισορροπίας.

Εκτός από την αφομοίωση, η κινητική της SU χρησιμοποιείται για την ταυτόχρονη ποσοτικοποίηση διαδικασιών όπως της διατήρησης και της ανάπτυξης (Kooijman 1998). Επιπλέον, η έννοια της SU μπορεί να γενικευτεί και να αναπαριστά καταστάσεις μιας οντότητας, διαφορών τμημάτων, και όχι αναγκαστικά ένα γενικευμένο ένζυμο σε μια βιοχημική διαδικασία (Tolla, 2006).

Η χρησιμότητα της SU στη μοντελοποίηση της αφομοίωσης και ανάπτυξης των μικτότροφων που υπόκεινται σε ταυτόχρονη διαθεσιμότητα υποστρωμάτων, φαίνεται στα ατομικά μοντέλα που θα αναπτυχθούν στην παρούσα εργασία.

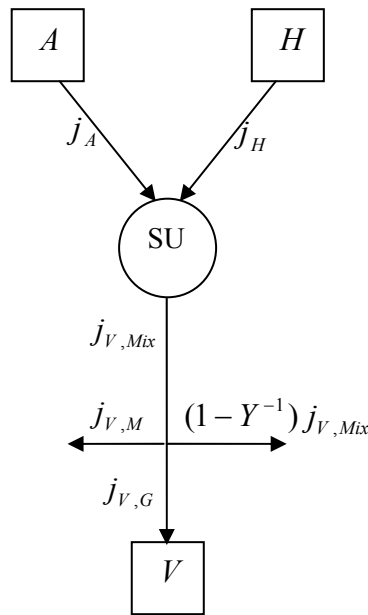
3. ΜΟΝΤΕΛΑ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

3.1 ΓΕΝΙΚΕΣ ΕΝΝΟΙΕΣ

Στα μοντέλα DEB που θα δομήσουμε, βασική προϋπόθεση είναι η ποσοτικοποίηση της προσλαμβανόμενης τροφής. Ένας μικτότροφος έχει την ικανότητα να παράγει τη βιομάζα του με πρόσληψη υποστρωμάτων του περιβάλλοντος. Θεωρούμε τις περιβαλλοντικές ποσότητες A και H , να αντιπροσωπεύουν, αντίστοιχα, το αυτοτροφικό και το ετεροτροφικό υπόστρωμα στο μέσο ανάπτυξης των οργανισμών. Αυτά τα υποστρώματα μπορεί να είναι υποκαθιστούμενα ή συμπληρωματικά.

Τα υποστρώματα A και H χαρακτηρίζονται υποκαθιστούμενα όταν μπορεί να χρησιμοποιηθεί είτε το ένα είτε το άλλο για να παραχθεί βιομάζα. Σε αυτή την περίπτωση δηλαδή, ο μικτότροφος παράγει τη βιομάζα του εναλλακτικά μέσω του αυτοτροφικού ή του ετεροτροφικού μονοπατιού αφομοίωσης. Αυτής της μορφής τη μικτοτροφία θα την ονομάσουμε *προαιρετική* και τα αντίστοιχα μοντέλα, μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας. Αντίθετα, όταν είναι απαραίτητη η κατανάλωση και των δυο υποστρωμάτων για την παραγωγή της βιομάζας, τότε τα A και H θεωρούνται συμπληρωματικά. Ο μικτότροφος δεν έχει τη δυνατότητα του εναλλακτικού αυτοτροφικού ή ετεροτροφικού μονοπατιού αφομοίωσης και η μικτοτροφία αυτής της μορφής την ονομάζουμε *υποχρεωτική*. Τα αντίστοιχα μοντέλα που θα δομηθούν, χαρακτηρίζονται μοντέλα υποχρεωτικής μικτοτροφίας.

Στα μοντέλα μικτοτροφίας που θα αναπτυχθούν θεωρούμε ότι η κατάσταση του οργανισμού περιγράφεται από τη βιομάζα, V . Στο σχήμα 3.1, φαίνονται οι μεταβολικές διαδικασίες και οι αντίστοιχες ροές. Ένας μικτότροφος οργανισμός έχει την ικανότητα να προσλαμβάνει ενέργεια μέσω του αυτοτροφικού και ετεροτροφικού μονοπατιού. Μετά την επεξεργασία των υποστρωμάτων από τις συνθετικές μονάδες (SUs) το παραγόμενο προϊόν χρησιμοποιείται για να καλύψει πρώτα τις γενικές λειτουργικές ανάγκες και το κόστος διατήρησης και το υπόλοιπο διατίθεται για ανάπτυξη. Όλοι οι μετασχηματισμοί που υλοποιούνται στα κύτταρα των μικτότροφων θεωρούνται ενζυμικά εμπλεκόμενοι και η ποσοτικοποίηση της κινητικής των μετασχηματισμών βασίζεται στην έννοια της SU .



Σχήμα 3.1. Ροές μετασχηματισμού των υποστρωμάτων A και H σε βιομάζα V , σύμφωνα με τη θεωρία DEB, σε έναν μικτότροφο οργανισμό χωρίς αποθεματική βιομάζα. Μέσω της διαδικασίας της αφομοίωσης, τα υποστρώματα μετατρέπονται σε αφομοιωμένο προϊόν, το οποίο στη συνέχεια χρησιμοποιείται πρώτα για να καλύψει τα γενικά λειτουργικά κόστη και το κόστος της βασικής διατήρησης και το υπόλοιπο για την ανάπτυξη (G) του. Τα σύμβολα j_A και j_H παριστάνουν τις ειδικές ροές προσέλευσης των υποστρωμάτων A και H σε μια SU και τα σύμβολα $j_{V,Mix}$, $j_{V,M}$ και $j_{V,G}$ τους ειδικούς ρυθμούς αφομοίωσης, διατήρησης και ανάπτυξης, αντίστοιχα. Το $(1 - Y^{-1})$ δηλώνει το ποσοστό του παραγόμενου προϊόντος που χρησιμοποιείται για την κάλυψη των γενικών λειτουργικών δαπανών (overhead costs).

3.2. ΑΦΟΜΟΙΩΣΗ ΥΠΟΣΤΡΩΜΑΤΩΝ

3.2.1. Δόμηση των μοντέλων

Οι μεταβολικές ανάγκες στα κύτταρα των προαιρετικά μικτότροφων οργανισμών ικανοποιούνται με κατανάλωση των εναλλακτικών (υποκαθιστούμενων) υποστρωμάτων A και H . Επομένως, στα μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας, οι πιθανοί μετασχηματισμοί των υποστρωμάτων σε παραγόμενη βιομάζα V είναι: $A \rightarrow y_{VA}V$ και $H \rightarrow y_{VH}V$. Οι παράμετροι y_{ij} , παριστάνουν τους στοιχειομετρικά ευσταθείς συντελεστές απόδοσης, στη διαδικασία της αφομοίωσης.

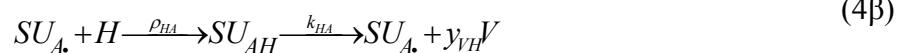
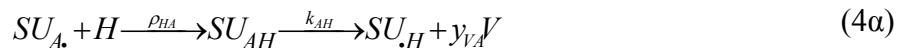
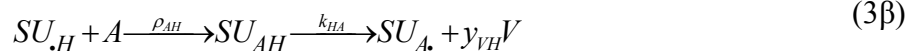
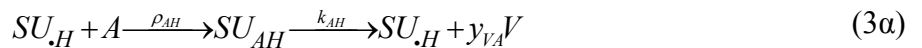
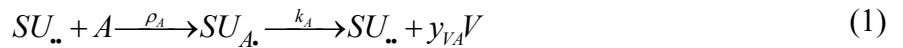
Η σύνθεση της βιομάζας στα κύτταρα των υποχρεωτικά μικτότροφων οργανισμών, προϋποθέτει την ταυτόχρονη κατανάλωση περιοριστικών μορίων του αυτοτροφικού A και ετεροτροφικού H υποστρώματος, σε συγκεκριμένες στοιχειομετρικές αναλογίες y_A^+ και

y_H^+ , αντίστοιχα. Κατά συνέπεια, στα μοντέλα υποχρεωτικής μικτοτροφίας, η παραγωγή V με συντελεστή απόδοσης y_V^+ , περιγράφεται από τον μετασχηματισμό: $y_A^+A + y_H^+H \rightarrow y_V^+V$.

Οι μετασχηματισμοί που αναφερθήκαν ρυθμίζονται από τις Συνθετικές Μονάδες (SUs) στα κύτταρα των μικτότροφων, που ενοποιούν περιοριστικά υποστρώματα σε μεταβολικά προϊόντα. Παρακάτω, χρησιμοποιούμε την έννοια της SU για να περιγράψουμε τον μετασχηματισμό αυτοτροφικού και ετεροτροφικού υποστρώματος του περιβάλλοντος σε προϊόν βιομάζας στα διαφορετικά μοντέλα μικτοτροφίας, μέσω των συμπλεγμάτων SU -υποστρώματος.

Θεωρούμε ότι κάθε SU έχει δυο θέσεις δέσμησης για τα υποστρώματα, η πρώτη θέση αντιστοιχεί στο υπόστρωμα A και η δεύτερη στο H . Όταν τα μόρια των δύο υποστρωμάτων προσέρχονται σε μια SU , οι πιθανές καταστάσεις δέσμησης της είναι τέσσερις. Μια ελεύθερη συνθετική μονάδα ($SU_{..}$) μπορεί να δεσμεύσει μόρια είτε του υποστρώματος A είτε του H και επέρχεται, αντίστοιχα, στην κατάσταση $SU_{A\cdot}$ ή $SU_{\cdot H}$. Η τελεία δηλώνει απουσία υποστρώματος. Στα μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας, σε αυτές τις μορφές της κατάστασης δέσμησης, οι SUs είτε παράγουν το προϊόν V και επιστρέφουν στην ελεύθερη κατάσταση ($SU_{..}$) είτε δεσμεύουν το υπόστρωμα που απουσιάζει και επέρχονται στην κατάσταση SU_{AH} . Όταν έχουν καταληφθεί οι δυο θέσεις δέσμησης της SU με τα αντίστοιχα υποστρώματα, η παραγωγή της βιομάζας γίνεται εναλλακτικά είτε με επεξεργασία του A είτε του H , στα μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας, και με επεξεργασία και των δυο αυτών (συμπληρωματικών) υποστρωμάτων στα μοντέλα υποχρεωτικής μικτοτροφίας.

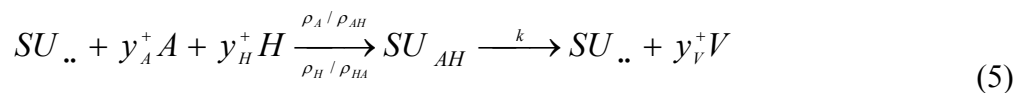
Με βάση τα παραπάνω, στα μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας, η δέσμηση των υποστρωμάτων και η παραγωγή βιομάζας μπορούν να περιγραφούν από τις παρακάτω μακρο-βιοχημικές διαδικασίες / αντιδράσεις:



Η δέσμευση των A και H στις αντίστοιχες θέσεις των SUs , ρυθμίζεται από τις παραμέτρους ρ_i, ρ_{ij} ($0 < \rho_i, \rho_{ij} < 1$) που αντιστοιχούν στις πιθανότητες δέσμευσης των προσερχόμενων μορίων υποστρώματος i στις SUs . Από την άλλη μεριά, ο ρυθμός αποδέσμευσης κάθε SU από τα δεσμευόμενα υποστρώματα, καθορίζεται από τις παραμέτρους k_i, k_{ij} , που δηλώνουν ρυθμούς επεξεργασίας του υποστρώματος i για την παραγωγή προϊόντος V . Ο δεύτερος δείκτης j στις παραμέτρους ρ_{ij} και k_{ij} δηλώνει τη δέσμευση ή την επεξεργασία του i υποστρώματος παρουσία του υποστρώματος j .

Οι μετασχηματισμοί (1), (3α) και (4α) αφορούν στην παραγωγή βιομάζας μέσω της αυτοτροφικής οδού αφομοίωσης και οι μετασχηματισμοί (2), (3β) και (4β) στην παραγωγή βιομάζας μέσω της ετεροτροφίας. Οι μετασχηματισμοί (1) και (3) δείχνουν ότι η δέσμευση μορίων του υποστρώματος A μπορεί να πραγματοποιηθεί είτε σε ελεύθερη SU ($SU_{..}$) είτε σε SU που έχει ήδη δεσμεύσει μόρια του H υποστρώματος ($SU_{..H}$). Παρόμοια, οι μετασχηματισμοί (2) και (4) δείχνουν ότι η δέσμευση μορίων του υποστρώματος H μπορεί να πραγματοποιηθεί είτε σε ελεύθερη SU ($SU_{..}$) είτε σε SU που έχει ήδη δεσμεύσει μόρια του A υποστρώματος ($SU_{A..}$).

Στα μοντέλα υποχρεωτικής μικτοτροφίας, με χρησιμοποίηση του πλαισίου της SU , για την εφαρμογή ενζυμικών κινητικών στο κυτταρικό μεταβολισμό των μικτότροφων, γραφούμε:



Στο μετασχηματισμό (5) η SU εισάγεται στη φάση επεξεργασίας, με ρυθμό k , όταν έχουν δεσμευτεί τα απαιτούμενα μόρια και των δύο υποστρωμάτων A και H . Η φάση της επεξεργασίας ολοκληρώνεται με την απελευθέρωση του προϊόντος V και την επαναφορά της SU σε ελεύθερη κατάσταση.

Στην προαιρετική μικτοτροφία, λαμβάνοντας υπόψη τις σχέσεις αλληλεπίδρασης των υποστρωμάτων στη διαδικασία δέσμευσης, προκύπτουν τρεις κατηγορίες/τύποι μικτοτροφίας:

1) **Ιδανική Μικτοτροφία (I.M.)**, όπου τα δύο υποστρώματα έχουν την ίδια μεταχείριση και ισοδύναμο ρόλο όσον αφορά στον κυτταρικό τους μεταβολισμό. Με αυτή την έννοια, είτε και τα δύο αναστέλλουν τη δέσμευση του άλλου (I.M.–I), είτε κανένα δεν επηρεάζει τη διαδικασία αφομοίωσης του άλλου (I.M.–II). Στην κατηγορία I.M.–I, θεωρούμε έναν επαγόμενο αποκλεισμό της σύνθεσης του μεταφορέα του ενός

υποστρώματος από το άλλο, ενώ στην κατηγορία I.M.–II, τα ένζυμα που εμπλέκονται στον μεταβολισμό των υποστρωμάτων δεν επηρεάζονται από τα υποστρώματα.

2) **Πρωτογενώς Αυτοτροφική** και Δευτερογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία (Π.Α.Μ.), όπου το αυτοτροφικό υπόστρωμα αναστέλλει (Π.Α.Μ.–I) ή υποκινεί τη δέσμευση του ετεροτροφικού υποστρώματος (Π.Α.Μ.–II). Σε αυτή την κατηγορία θεωρούμε ότι το ετεροτροφικό υπόστρωμα δεν μεταβάλλει την έκφραση της αφομοίωσης του αυτοτροφικού υποστρώματος. Τα ένζυμα που σχετίζονται με την αφομοίωση του αυτοτροφικού υποστρώματος δεν επηρεάζονται από την παρουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος, επομένως, η δέσμευση του A πραγματοποιείται σε όλες τις δυνατές καταστάσεις δέσμευσης της SU : είτε σε ελεύθερη SU ($SU_{..}$) είτε σε SU που περιέχει μόρια του H υποστρώματος ($SU_{.H}$). Στην υποκατηγορία Π.Α.Μ.-I, η δέσμευση του H γίνεται μόνο όταν δεν έχει προηγηθεί δέσμευση του A , κατά συνέπεια, σε μια ελεύθερη SU ($SU_{..}$). Σε μελέτες που αφορούν στην ανάπτυξη οργανισμών σε μείγματα υποστρωμάτων, μια τέτοια συμπεριφορά αλληλεπίδρασης αφορά σε ένα “προτιμητέο υπόστρωμα” ανάπτυξης, η παρουσία του οποίου αναστέλλει την ανάπτυξη με το “λιγότερο προτιμητέο” υπόστρωμα (Narang et al., 2005). Τα ένζυμα που καταλύουν την πρόσληψη του “λιγότερου προτιμητέου” υποστρώματος είτε δεν συνθέτονται είτε αναστέλλονται με την παρουσία του “προτιμητέου υποστρώματος”. Στην υποκατηγορία Π.Α.Μ.-II, η δέσμευση H γίνεται μόνο όταν έχει προηγηθεί η δέσμευση του A , δηλαδή στις καταστάσεις δέσμευσης $SU_{A.}$ των SUs .

3) **Πρωτογενώς Ετεροτροφική** και Δευτερογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία (Π.Ε.Μ.), όπου το ετεροτροφικό υπόστρωμα αναστέλλει (Π.Ε.Μ.–I) ή υποκινεί τη δέσμευση του αυτοτροφικού υποστρώματος (Π.Ε.Μ.–II). Εδώ ουσιαστικά, οι ρόλοι των υποστρωμάτων έχουν αντιστραφεί σε σχέση με την κατηγορία Π.Α.Μ.

Στον πίνακα 3.1, φαίνονται οι μετασχηματισμοί που λαμβάνουν χώρα στα διαφορετικά μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας. Φαίνεται η μετάβαση της SU στις διαφορετικές της καταστάσεις, που συνδέεται με τις διαδικασίες δέσμευσης και επεξεργασίας των υποστρωμάτων A και H για παραγωγή προϊόντος V .

Πίνακας 3.1. Δέσμευση και επεξεργασία των υποστρωμάτων A και H στην προαιρετική μικτοτροφία.. Το * υποδηλώνει παρουσία της αντίστοιχης ενζυμικής αντίδρασης.

ΜΕΤΑΣΧΗΜΑΤΙΣΜΟΙ	ΜΟΝΤΕΛΑ ΠΡΟΑΙΡΕΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ					
	Ιδανική		Πρωτογενώς Αυτοτροφική		Πρωτογενώς Ετεροτροφική	
	I	II	I	II	I	II
Δέσμευση A και H στην SU						
$SU_{..} + A \xrightarrow{\rho_A} SU_{A.}$	*	*	*	*	*	
$SU_{..} + H \xrightarrow{\rho_H} SU_{.H}$	*	*	*		*	*
$SU_{.H} + A \xrightarrow{\rho_{AH}} SU_{AH}$		*	*	*		*
$SU_{A.} + H \xrightarrow{\rho_{HA}} SU_{AH}$		*		*	*	*
Επεξεργασία A και H στην SU και παραγωγή V						
$SU_{A.} \xrightarrow{k_A} SU_{..} + y_{VA}V$	*	*	*	*	*	*
$SU_{.H} \xrightarrow{k_H} SU_{..} + y_{VH}V$	*	*	*	*	*	*
$SU_{AH} \xrightarrow{k_{AH}} SU_{.H} + y_{VA}V$		*	*	*	*	*
$SU_{AH} \xrightarrow{k_{HA}} SU_{A.} + y_{VH}V$		*	*	*	*	*

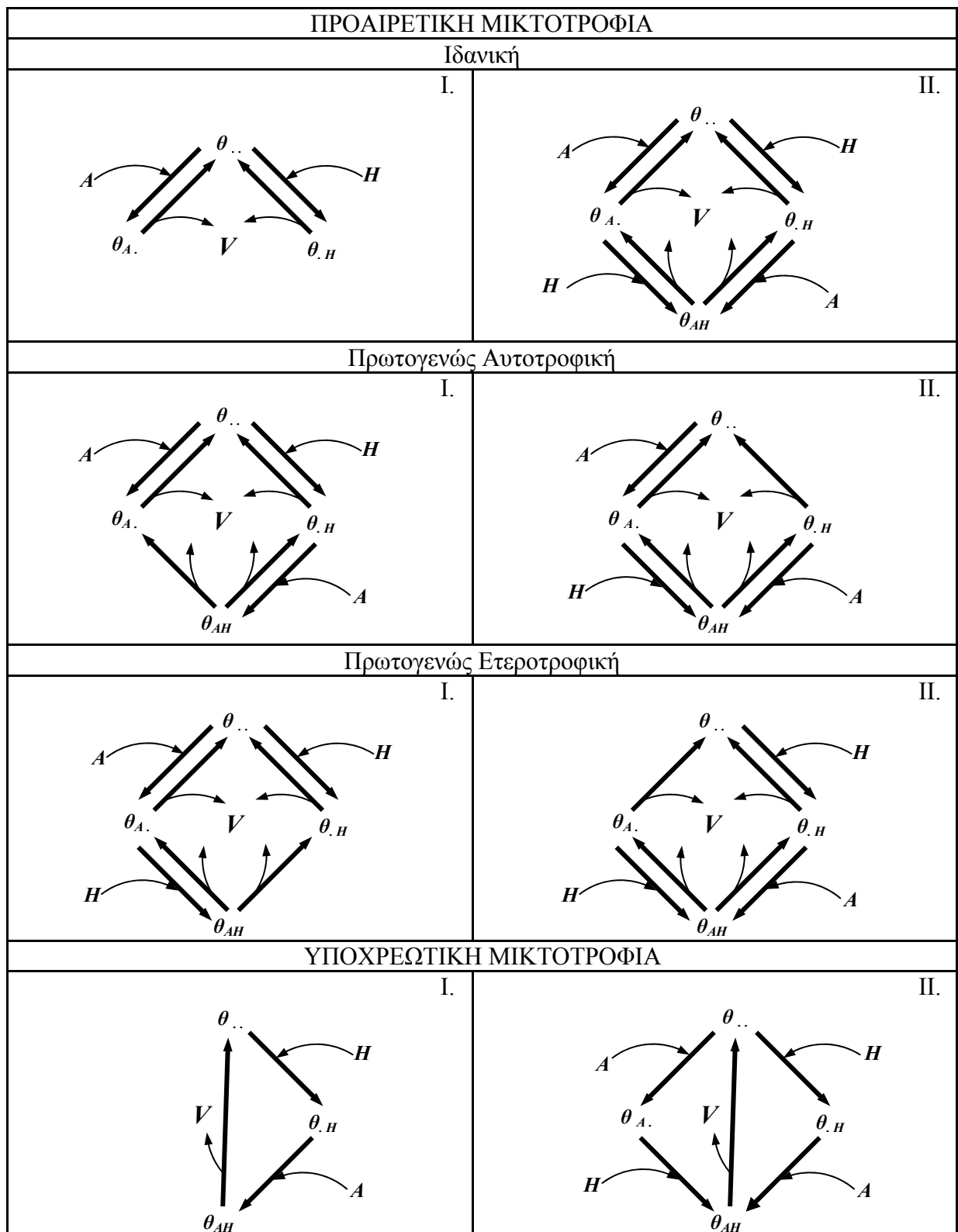
Αντίστοιχα, με βάση την ύπαρξη ή όχι, αλληλεπίδρασης των υποστρωμάτων κατά τη διαδικασία δέσμευσης, προκύπτουν δυο διαφορετικοί τύποι υποχρεωτικής μικτοτροφίας: όταν η δέσμευση του A προηγείται της δέσμευσης του H , ή και αντίστροφα, θεωρούμε ότι τα υποστρώματα αλληλεπιδρούν, ενώ αντίθετα, η απουσία αλληλεπίδρασης, υπονοεί ότι δεν έχει σημασία η σειρά με την οποία προσέρχονται τα υποστρώματα στην SU . Στην πρώτη περίπτωση θεωρούμε τον τύπο της Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας-I (Y.M.-I), ενώ στη δεύτερη περίπτωση τον τύπο της Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας-II (Y.M.-II).

Στον πίνακα 3.2, φαίνονται οι μετασχηματισμοί που λαμβάνουν χώρα στα μοντέλα υποχρεωτικής μικτοτροφίας. Στο μοντέλο Y.M.-I, η SU δεσμεύει αυτοτροφικό υπόστρωμα, αφού έχει προηγηθεί η αντίστοιχη ετεροτροφική (σειριακή διαδικασία δέσμευσης και βιοαποδόμησης). Στο μοντέλο Y.M.-II, θεωρούμε ότι δεν έχει σημασία η σειρά με την οποία προσέρχονται τα υποστρώματα στην SU (διαδικασία παράλληλης δέσμευσης και βιοαποδόμησης).

Πίνακας 3.2. Δέσμευση και επεξεργασία των υποστρωμάτων A και H στην υποχρεωτική μικτοτροφία. Το * υποδηλώνει παρουσία της αντίστοιχης ενζυμικής αντίδρασης. Στο μοντέλο της Υ.Μ.–I θεωρείται ότι η δέσμευση του H προηγείται της δέσμευσης του A .

ΜΕΤΑΣΧΗΜΑΤΙΣΜΟΙ	ΜΟΝΤΕΛΑ ΥΠΟΧΡΕΩΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ	
	I	II
Δέσμευση A και H στην SU		
$SU_{..} + y_A^+ A \xrightarrow{\rho_A} SU_{A.}$		*
$SU_{..} + y_H^+ H \xrightarrow{\rho_H} SU_{.H}$	*	*
$SU_{.H} + y_A^+ A \xrightarrow{\rho_{AH}} SU_{AH}$	*	*
$SU_{A.} + y_H^+ H \xrightarrow{\rho_{HA}} SU_{AH}$		*
Επεξεργασία A και H στην SU και παραγωγή V		
$SU_{AH} \xrightarrow{k} SU_{..} + y_V^+ V$	*	*

Στα κύτταρα ενός μικτότροφου οργανισμού περιέχεται ένας μεγάλος αριθμός συνθετικών μονάδων (SUs). Τα ποσοστά του πληθυσμού των SUs στις διαφορετικές καταστάσεις δέσμευσης των υποστρωμάτων A και H παριστάνονται με θ_{xy} και ισχύει $\theta_{..} + \theta_{A.} + \theta_{.H} + \theta_{AH} = 1$. Στο σχήμα 3.2, παριστάνεται γραφικά η δυναμική μετάβασης των ποσοστών των SUs από την μια κατάσταση σε άλλη, για τα μοντέλα μικτοτροφίας που αναφερθήκαν παραπάνω και συνοψίζονται στους Πίνακες 3.1 και 3.2. Η μέθοδος της σχεδίασης θεμελιώνεται από βασικές μελέτες αλληλεπίδρασης υποστρωμάτων από τον Kooijman και τους συνεργάτες του (Kooijman, 2001; Brandt et al., 2003).



Σχήμα 3.2. Αναπαράσταση μετασχηματισμού υποστρωμάτων A και H σε προϊόν V , στα διαφορετικά μοντέλα μικτοτροφικής αφομοίωσης. Τα σύμβολα $\theta_{..}$, $\theta_{A.}$, $\theta_{.H}$ και θ_{AH} αντιπροσωπεύουν, αντίστοιχα, τα ποσοστά των SUs ελεύθερων από υποστρώματα, των δεσμευμένων με το αυτοτροφικό υπόστρωμα A , με το ετεροτροφικό υπόστρωμα H , και με τα δύο υποστρώματα. Τα βέλη παριστάνουν τις δυναμικές μετάβασης της SU από τη μία κατάσταση στην άλλη. Με βάση το ρόλο των υποστρωμάτων A και H στην ικανοποίηση τροφικών απαιτήσεων, γίνεται η υπόθεση της υποκαθιστούμενης SU στα μοντέλα της Προαιρετικής και της συμπληρωματικής SU στα μοντέλα της Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας.

3.2.2. Μαθηματικές εξισώσεις

Στην αφομοίωση, όπως και σε κάθε διαδικασία παροχής του κυττάρου με υλικό από το εξωτερικό περιβάλλον, η αλλαγή στα ποσοστά του πληθυσμού των SUs παριστάνεται με γραμμική διαφορική εξίσωση της μορφής $\frac{d}{dt}\boldsymbol{\theta} = \mathbf{A}\boldsymbol{\theta}$, όπου $\boldsymbol{\theta}$ το διάνυσμα των ποσοστών των SUs σε διαφορετικές καταστάσεις δέσμευσης των υποστρωμάτων και \mathbf{A} , ο πίνακας με τους μοναδιαίους ρυθμούς μεταβολής των θ_{xy} . Τα διαγώνια στοιχεία του πίνακα, ικανοποιούν τη συνθήκη $\alpha_{jj} = -\sum_{i \neq j} \alpha_{ij}$ με $\alpha_{ij} \geq 0$.

Οι ειδικές ροές βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων A και H ($j_{A,Mix}$ και $j_{H,Mix}$ αντίστοιχα), και ο επαγόμενος ειδικός ρυθμός αφομοίωσης στη μικτοτροφία ($j_{V,Mix}$), προκύπτουν θεωρώντας κατάσταση ισορροπίας για τα διαφορετικά θ_{xy} σε μικρή χρονική κλίμακα. Δηλαδή: $\frac{d}{dt}\boldsymbol{\theta} = \mathbf{0}$ και $\sum_{x,y} \theta_{xy} = 1$.

Στα μοντέλα της Προαιρετικής Μικτοτροφίας, η παραγωγή προϊόντος V , συναρτήσκει των ροών βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων, δίνεται από τη σχέση:

$$j_{V,Mix} = j_{V,A,Mix} + j_{V,H,Mix} \quad (6)$$

όπου $j_{V,A,Mix} = y_{V,A} j_{A,Mix}$ και $j_{V,H,Mix} = y_{V,H} j_{H,Mix}$, εκφράζουν την αυτοτροφική και ετεροτροφική συνιστώσα της συνολικής αφομοίωσης.

Στα μοντέλα της Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας, η παραγωγή V , συναρτήσκει των ροών βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα, γράφεται:

$$j_{V,Mix} = \frac{y_{V^+}}{y_{A^+}} j_{A,Mix} \quad \text{ή} \quad j_{V,Mix} = \frac{y_{V^+}}{y_{H^+}} j_{H,Mix} \quad (7)$$

Παρακάτω, παρατίθενται η μαθηματική περιγραφή των επιμέρους μοντέλων μικτοτροφίας.

3.2.2.1. Μοντέλα Προαιρετικής Μικτοτροφίας

Ιδανική Μικτοτροφία (I.M.)

Στην ιδανική μικτοτροφία (I.M.) τα δύο υποστρώματα είναι υποκαθιστούμενα και επιπλέον, είτε η δέσμευση του ενός αναστέλλει τη δέσμευση του άλλου (I.M.-I), και αντίστροφα, είτε το καθένα δεσμεύεται ανεξάρτητα από το άλλο (I.M.-II). Οι ρυθμοί μεταβολής των ποσοστών των SUs στις διαφορετικές καταστάσεις είναι:

για το μοντέλο I.M.-I

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_{..H} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A - \rho_H j_H & k_A & k_H \\ \rho_A j_A & -k_A & 0 \\ \rho_H j_H & 0 & -k_A \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_{..H} \end{pmatrix} \quad (8)$$

και για το μοντέλο I.M.-II

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A - \rho_H j_H & k_A & k_H & 0 \\ \rho_A j_A & -\rho_H j_H - k_A & 0 & k_{HA} \\ \rho_H j_H & 0 & -\rho_A j_A - k_H & k_{AH} \\ 0 & \rho_H j_H & \rho_A j_A & -k_{AH} - k_{HA} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} \quad (9)$$

όπου j_A και j_H , οι (ειδικές) ροές προσέλευσης των μορίων A και H υποστρώματος αντίστοιχα, στις SUs . Οι ροές j_A και j_H , είναι ανάλογες με τις συγκεντρώσεις τους στο περιβάλλον ($j_A = \alpha_A C_A, j_H = \alpha_H C_H$) και εκφράζουν ουσιαστικά τη διαθεσιμότητα τους σε αυτό. Σε κατάσταση ισορροπίας, οι παραπάνω εξισώσεις λύνονται αναλυτικά και τα διαφορετικά ποσοστά των SUs φαίνονται στον πίνακα 3.3. Για λόγους απλοποίησης των αποτελεσμάτων, στο μοντέλο της I.M.-II έχει γίνει η υπόθεση: $\rho_A = \rho_{AH}, \rho_H = \rho_{HA}, k_A = k_{AH}$ και $k_H = k_{HA}$.

Πίνακας 3.3. Ποσοστά των SUs στις καταστάσεις δέσμευσης θ_{xy} των A, H υποστρωμάτων σε κατάσταση ισορροπίας για τα μοντέλα I.M.-I και I.M.-II

	ΜΟΝΤΕΛΟ	
	I.M.-I	I.M.-II
$\theta_{..}^{ss}$	$\left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_H}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_H} + \frac{\rho_A \rho_H j_A j_H}{k_A k_H}\right)^{-1}$
$\theta_{A.}^{ss}$	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_A \rho_H j_H}{k_H \rho_A j_A}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_A \rho_H j_H}{k_H \rho_A j_A}\right)^{-1}$
$\theta_{.H}^{ss}$	$\left(1 + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_H \rho_A j_A}{k_A \rho_H j_H}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_H \rho_A j_A}{k_A \rho_H j_H}\right)^{-1}$
θ_{AH}^{ss}	-	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_A k_H}{\rho_A \rho_H j_A j_H}\right)^{-1}$

Στο μοντέλο της I.M.-I, οι ειδικές ροές βιοαποδόμησης $j_{A,Mix}$ και $j_{H,Mix}$ των υποστρωμάτων A και H , αντίστοιχα, είναι:

$$j_{A,Mix} = k_A \theta_{A.}^{ss} = k_A \left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_A \rho_H j_H}{k_H \rho_A j_A}\right)^{-1} \quad (10\alpha)$$

$$j_{H,Mix} = k_H \theta_{.H}^{ss} = k_H \left(1 + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_H \rho_A j_A}{k_A \rho_H j_H}\right)^{-1} \quad (10\beta)$$

Μετά από πράξεις προκύπτει ότι οι εξισώσεις των ειδικών ροών βιοαποδόμησης $j_{A,Mix}$ και $j_{H,Mix}$ για το μοντέλο I.M.-II, είναι:

$$j_{A,Mix} = k_A (\theta_{A.}^{ss} + \theta_{AH}^{ss}) = \frac{1}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A)^{-1}} \quad (11\alpha)$$

$$j_{H,Mix} = k_H (\theta_{.H}^{ss} + \theta_{AH}^{ss}) = \frac{1}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H)^{-1}} \quad (11\beta)$$

Αντικαθιστώντας τις εξισώσεις (10) και (11) στην (6), προκύπτει ότι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης είναι, αντίστοιχα :

για το μοντέλο I.M.-I

$$j_{V,Mix} = (y_{V,A} \rho_A j_A + y_{V,H} \rho_H j_H) \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_H}\right)^{-1} \quad (12)$$

και για το μοντέλο I.M.-II

$$j_{V,Mix} = \frac{y_{V,A}}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A)^{-1}} + \frac{y_{V,H}}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H)^{-1}} \quad (13)$$

Ο ρυθμός αφομοίωσης για το μοντέλο I.M.-I (εξ. 12) μπορεί να γραφτεί στις μορφές:

$$j_{V,Mix} = j_{A,Mix} \left(y_{V,A} + y_{V,H} \frac{\rho_H j_H}{\rho_A j_A} \right) \quad \text{ή} \quad j_{V,Mix} = j_{H,Mix} \left(y_{V,H} + y_{V,A} \frac{\rho_A j_A}{\rho_H j_H} \right), \quad \text{όπου οι}$$

τιμές των παρενθέσεων παριστάνουν τους συντελεστές που σταθμίζουν τις συνεισφορές των υποστρωμάτων στη μικτοτροφία.

Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία (Π.Α.Μ.)

Στην πρωτογενώς αυτοτροφική μικτοτροφία, η βιομάζα μπορεί να παραχθεί εναλλακτικά και από τα δύο υποστρώματα. Διακρίνονται, όμως, δύο διαφορετικοί τρόποι δέσμευσης του ετεροτροφικού υποστρώματος: 1) η δέσμευση του αυτοτροφικού υποστρώματος είτε αναστέλλει τη δέσμευση του ετεροτροφικού (Π.Α.Μ.-I) είτε απαιτείται για τη δέσμευση του ετεροτροφικού υποστρώματος (Π.Α.Μ.-II). Οι ρυθμοί μεταβολής των ποσοστών των *SUs* στις διαφορετικές καταστάσεις είναι:

για το μοντέλο της Π.Α.Μ.-I

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A - \rho_H j_H & k_A & k_H & 0 \\ \rho_A j_A & -k_A & 0 & k_{HA} \\ \rho_H j_H & 0 & -k_H - \rho_{AH} j_A & k_{AH} \\ 0 & 0 & \rho_{AH} j_A & -k_{AH} - k_{HA} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} \quad (14)$$

και για το μοντέλο Π.Α.Μ.-II

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A & k_A & k_{HA} & 0 \\ \rho_A j_A & -\rho_{HA} j_H - k_A & 0 & k_{HA} \\ 0 & 0 & -\rho_{AH} j_A - k_{HA} & k_{AH} \\ 0 & \rho_{HA} j_H & \rho_{AH} j_A & -k_{AH} - k_{HA} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} \quad (15)$$

Τα ποσοστά των *SUs* σε κατάσταση ισορροπίας, με $\rho_A = \rho_{AH}$, $k_A = k_{AH}$ και $k_H = k_{HA}$, φαίνονται στον πίνακα 3.4.

Πίνακας 3.4. Ποσοστά των SUs στις καταστάσεις δέσμευσης θ_{xy} των A, H υποστρωμάτων σε κατάσταση ισορροπίας για τα μοντέλα Π.Α.Μ.-I και Π.Α.Μ.-II

ΜΟΝΤΕΛΟ		
	Π.Α.Μ.-I	Π.Α.Μ.-II
$\theta_{..}^{SS}$	$\left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_H} + \frac{\rho_A j_A}{k_A} \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_A + k_H + \rho_A j_A}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_A j_A (k_H + \rho_{HA} j_H) (k_A + k_H + \rho_A j_A)}{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_{HA} j_H)}\right)^{-1}$
$\theta_{A.}^{SS}$	$\left(1 + \frac{k_A (k_H + \rho_H j_H) (k_A + k_H + \rho_A j_A)}{k_H \rho_A j_A (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H)}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_{HA} j_H}{k_H} + \frac{k_A}{\rho_A j_A} \left(1 + \frac{\rho_{HA} j_H}{k_A + k_H + \rho_A j_A}\right)\right)^{-1}$
$\theta_{.H}^{SS}$	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_H \rho_A j_A}{k_A \rho_H j_H} \left(1 + \frac{k_A + \rho_A j_A}{k_A + k_H}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{k_A}{k_H + \rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_A j_A} \left(1 + \frac{(k_A + \rho_A j_A) (k_A + k_H + \rho_A j_A)}{k_A \rho_H j_H}\right)\right)^{-1}$
θ_{AH}^{SS}	$\left(1 + \frac{1}{\rho_A j_A} \left(k_A + \frac{k_H (k_A + \rho_A j_A) (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H)}{k_A \rho_H j_H}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{1}{\rho_A j_A} \left(1 + \frac{k_H (k_A + \rho_A j_A) (k_A + k_H + \rho_A j_A)}{k_A \rho_{HA} j_H (k_H + \rho_A j_A)}\right)\right)^{-1}$

Με βάση τα παραπάνω, η ειδική ροή βιοαποδόμησης του αυτοτροφικού υποστρώματος ($j_{A,Mix}$) για τα μοντέλα Π.Α.Μ.-I και Π.Α.Μ.-II δίνεται αντίστοιχα από τις εξισώσεις (12α) και (13α):

$$j_{A,Mix} = k_A (\theta_{A.}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = k_A \left(1 + \frac{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_A j_A) + k_A \rho_H j_H (k_A + k_H)}{k_H \rho_A j_A (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H) + k_A \rho_A \rho_H j_A j_H}\right)^{-1} \quad (16\alpha)$$

$$j_{A,Mix} = k_A (\theta_{A.}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = k_A \left(1 + \frac{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H) + k_A \rho_A \rho_H j_A j_H}{k_H \rho_A j_A (k_A + k_H + \rho_A j_A) + \rho_A \rho_H j_A j_H (k_H + \rho_A j_A)}\right)^{-1} \quad (17\alpha)$$

Μετά από πράξεις, προκύπτει ότι η ειδική ροή βιοαποδόμησης του αυτοτροφικού υποστρώματος είναι ανεξάρτητη του ρυθμού προσέλευσης του ετεροτροφικού υποστρώματος και ισούται, τόσο για το Π.Α.Μ.-I όσο και για το Π.Α.Μ.-II, με

$$j_{A,Mix} = \frac{1}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A)^{-1}}$$

Όσον αφορά στο ετεροτροφικό υπόστρωμα, η ειδική ροή βιοαποδόμησης του ($j_{H,Mix}$) για το μοντέλο Π.Α.Μ.-I είναι:

$$j_{H,Mix} = k_H (\theta_{.H}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = \left(\frac{1}{k_H} + \frac{1}{\rho_H j_H} + \frac{\rho_A j_A}{k_A} \left(\frac{1}{\rho_H j_H} + \frac{1}{k_A + k_H + \rho_A j_A}\right)\right)^{-1} \quad (16\beta)$$

ενώ στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, είναι:

$$j_{H,Mix} = k_H (\theta_{.H}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = \left(\frac{1}{k_H} + \frac{1}{\rho_{HA} j_H} + \frac{k_A}{\rho_A j_A} \left(\frac{1}{\rho_{HA} j_H} + \frac{1}{k_A + k_H + \rho_A j_A}\right)\right)^{-1} \quad (17\beta)$$

Αντικαθιστώντας τις εξισώσεις (16) και (17) στην (6), προκύπτει ότι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ είναι, αντίστοιχα :

για το μοντέλο Π.Α.Μ.-I

$$j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A}\right)^{-1} \left(y_{V,H} \rho_H j_H \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_A + \rho_A j_A} \left(\frac{k_A}{k_H} + \frac{\rho_A j_A}{k_A + k_H + \rho_A j_A} \right) \right) + y_{V,A} \rho_A j_A \right) \quad (18)$$

και για το μοντέλο Π.Α.Μ.-II

$$j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A}\right)^{-1} \left(y_{V,H} \rho_H j_H \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_A + \rho_A j_A} \left(\frac{\rho_A j_A}{k_H} + \frac{k_A}{k_A + k_H + \rho_A j_A} \right) \right) + y_{V,A} k_A \right) \quad (19)$$

Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία (Π.Ε.Μ)

Στην πρωτογενώς ετεροτροφική μικτοτροφία, όπως και στην πρωτογενώς αυτοτροφική μικτοτροφία, η βιομάζα μπορεί να παραχθεί εναλλακτικά και από τα δύο υποστρώματα. Διακρίνονται, δύο διαφορετικοί τρόποι δέσμευσης του αυτοτροφικού υποστρώματος: 1) η δέσμευση του ετεροτροφικού υποστρώματος είτε αναστέλλει τη δέσμευση του αυτοτροφικού (Π.Ε.Μ.-I) είτε απαιτείται για τη δέσμευση του αυτοτροφικού υποστρώματος (Π.Ε.Μ.-II). Οι ρυθμοί μεταβολής των ποσοστών των SUs στις διαφορετικές καταστάσεις είναι:

για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A - \rho_H j_H & k_A & k_H & 0 \\ \rho_A j_A & -k_A - \rho_{HA} j_H & 0 & k_{HA} \\ \rho_H j_H & 0 & -k_H & k_{AH} \\ 0 & \rho_{HA} j_H & 0 & -k_{HA} - k_{AH} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} \quad (20)$$

και για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-II

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_H j_H & k_A & k_H & 0 \\ 0 & -\rho_{HA} j_H - k_A & 0 & k_{HA} \\ \rho_H j_H & 0 & -\rho_{AH} j_A - k_H & k_{AH} \\ 0 & \rho_{HA} j_H & \rho_{AH} j_A & -k_{AH} - k_{HA} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_A \\ \theta_H \\ \theta_{AH} \end{pmatrix} \quad (21)$$

Τα ποσοστά των SUs στην κατάσταση ισορροπίας, με $\rho_H = \rho_{HA}$, $k_A = k_{AH}$ και $k_H = k_{HA}$, φαίνονται στον πίνακα 3.5.

Πίνακας 3.5. Ποσοστά των SUs στις καταστάσεις δέσμευσης θ_{xy} των A, H υποστρωμάτων σε κατάσταση ισορροπίας για τα μοντέλα Π.Ε.Μ.-I και Π.Ε.Μ.-II

ΜΟΝΤΕΛΟ		
	Π.Ε.Μ.-I	Π.Ε.Μ.-II
$\theta_{..}^{SS}$	$\left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_H} \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_A + k_H + \rho_H j_H}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_H j_H (k_A + \rho_{AH} j_A) (k_A + k_H + \rho_H j_H)}{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_{AH} j_A + \rho_H j_H)}\right)^{-1}$
$\theta_{A.}^{SS}$	$\left(1 + \frac{k_A}{\rho_A j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} + \frac{k_A \rho_H j_H}{k_H \rho_A j_A} \left(1 + \frac{k_H + \rho_H j_H}{k_A + k_H}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{k_H}{k_A + \rho_H j_H} + \frac{k_A}{\rho_H j_H} \left(1 + \frac{(k_H + \rho_H j_H) (k_A + k_H + \rho_H j_H)}{k_H \rho_{AH} j_A}\right)\right)^{-1}$
$\theta_{.H}^{SS}$	$\left(1 + \frac{k_H (k_A + \rho_A j_A) (k_A + k_H + \rho_H j_H)}{k_A \rho_H j_H (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H)}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_{AH} j_A}{k_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} \left(1 + \frac{\rho_{AH} j_A}{k_A + k_H + \rho_H j_H}\right)\right)^{-1}$
θ_{AH}^{SS}	$\left(1 + \frac{1}{\rho_H j_H} \left(1 + \frac{k_A (k_H + \rho_H j_H) (k_A + k_H + \rho_H j_H)}{k_H \rho_A j_A}\right)\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{1}{\rho_H j_H} \left(1 + \frac{k_A (k_H + \rho_H j_H) (k_A + k_H + \rho_H j_H)}{k_H \rho_{AH} j_A (k_A + \rho_H j_H)}\right)\right)^{-1}$

Με βάση τις σχέσεις των θ_{xy}^{SS} από τον Πίνακα 3.5, η ειδική ροή βιοαποδόμησης του αυτοτροφικού υποστρώματος ($j_{A,Mix}$) για τα μοντέλα Π.Ε.Μ.-I και Π.Ε.Μ.-II δίνεται αντίστοιχα από τις εξισώσεις (22α) και (23α):

$$j_{A,Mix} = k_A (\theta_{A.}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = \left(\frac{1}{k_A} + \frac{1}{\rho_A j_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_H} \left(\frac{1}{\rho_A j_A} + \frac{1}{k_A + k_H + \rho_H j_H} \right) \right)^{-1} \quad (22\alpha)$$

$$j_{A,Mix} = k_A (\theta_{A.}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = \left(\frac{1}{k_A} + \frac{1}{\rho_{AH} j_A} + \frac{k_H}{\rho_H j_H} \left(\frac{1}{\rho_{AH} j_A} + \frac{1}{k_A + k_H + \rho_H j_H} \right) \right)^{-1} \quad (23\alpha)$$

Όσον αφορά στο ετεροτροφικό υπόστρωμα, η ειδική ροή βιοαποδόμησης του ($j_{H,Mix}$) για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I είναι:

$$j_{H,Mix} = k_H (\theta_{.H}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = k_H \left(1 + \frac{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_H j_H) + k_H \rho_A j_A (k_A + k_H)}{k_A \rho_H j_H (k_A + k_H + \rho_A j_A + \rho_H j_H) + k_H \rho_A \rho_H j_A j_H} \right)^{-1} \quad (22\beta)$$

ενώ στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, είναι:

$$j_{H,Mix} = k_H (\theta_{.H}^{SS} + \theta_{AH}^{SS}) = k_H \left(1 + \frac{k_A k_H (k_A + k_H + \rho_{AH} j_A + \rho_H j_H) + k_H \rho_{AH} \rho_H j_A j_H}{k_A \rho_H j_H (k_A + k_H + \rho_H j_H) + \rho_{AH} \rho_H j_A j_H (k_A + \rho_H j_H)} \right)^{-1} \quad (23\beta)$$

Μετά από πράξεις, προκύπτει ότι η ειδική ροή βιοαποδόμησης του ετεροτροφικού υποστρώματος είναι ανεξάρτητη του ρυθμού προσέλευσης του αυτοτροφικού υποστρώματος και ισούται, τόσο για το Π.Ε.Μ.-I όσο και για το Π.Ε.Μ.-II, με

$$j_{H,Mix} = \frac{1}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H)^{-1}}$$

Αντικαθιστώντας τις εξισώσεις (22) και (23) στην (6), προκύπτει ότι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ είναι, αντίστοιχα :

για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I

$$j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_H}\right)^{-1} \left(y_{V,A} \rho_A j_A \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k_H + \rho_H j_H} \left(\frac{k_H}{k_A} + \frac{\rho_H j_H}{k_A + k_H + \rho_H j_H}\right)\right) + y_{V,H} \rho_H j_H \right) \quad (24)$$

και για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-II

$$j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{k_H}{\rho_H j_H}\right)^{-1} \left(y_{V,A} \rho_{AH} j_A \left(1 + \frac{\rho_{AH} j_A}{k_H + \rho_H j_H} \left(\frac{\rho_H j_H}{k_A} + \frac{k_H}{k_A + k_H + \rho_H j_H}\right)\right) + y_{V,H} k_H \right) \quad (25)$$

3.2.2.2. Μοντέλα Υποχρεωτικής Μικτοτροφίας

Στην υποχρεωτική μικτοτροφία (Υ.Μ.) για την παραγωγή βιομάζας απαιτούνται και τα δύο υποστρώματα και διακρίνονται δύο διαφορετικοί τρόποι δέσμευσης των υποστρωμάτων: σειριακή (Υ.Μ.-I) και παράλληλη (Υ.Μ.-II) δέσμευση. Οι ρυθμοί μεταβολής των ποσοστών των SUs στις διαφορετικές καταστάσεις είναι:

για το μοντέλο Υ.Μ.-I

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_{.H} \\ \theta_{.AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_H j_H & 0 & k \\ \rho_H j_H & -\rho_{AH} j_A & 0 \\ 0 & \rho_{AH} j_A & -k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_{.H} \\ \theta_{.AH} \end{pmatrix} \quad (26)$$

και για το μοντέλο Υ.Μ.-II

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_{.A} \\ \theta_{.H} \\ \theta_{.AH} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\rho_A j_A - \rho_H j_H & 0 & 0 & k \\ \rho_A j_A & -\rho_{HA} j_H & 0 & 0 \\ \rho_H j_H & 0 & -\rho_{AH} j_A & 0 \\ 0 & \rho_{HA} j_H & \rho_{AH} j_A & -k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \theta_{..} \\ \theta_{.A} \\ \theta_{.H} \\ \theta_{.AH} \end{pmatrix} \quad (27)$$

όπου k , ο ρυθμός επεξεργασίας των υποστρωμάτων A και H . Θεωρώντας κατάσταση ισορροπίας, με $\rho_A = \rho_{AH}$ και $\rho_H = \rho_{HA}$ για το μοντέλο Y.M.-II, προκύπτουν οι τιμές των ποσοστών των SUs (πίνακας 3.6), βάση των οποίων υπολογίζονται οι ειδικές ροές αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ και οι ειδικές ροές βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων $j_{A,Mix}$ και $j_{H,Mix}$.

Πίνακας 3.6. Ποσοστά των SUs στις καταστάσεις δέσμευσης θ_{xy} των A, H υποστρωμάτων σε κατάσταση ισορροπίας για τα μοντέλα Y.M. -I και Y.M. -II.

		ΜΟΝΤΕΛΟ	
		Y.M.-I	Y.M.-II
$\theta_{..}^{SS}$		$\left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k} + \frac{\rho_H j_H}{\rho_A j_A}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{\rho_A j_A + \rho_H j_H}{k} + \frac{\rho_A j_A}{\rho_H j_H} + \frac{\rho_H j_H}{\rho_A j_A}\right)^{-1}$
θ_A^{SS}	-		$\left(1 + \rho_H j_H \left(\frac{1}{k} + \frac{1}{\rho_A j_A}\right) \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{\rho_A j_A}\right)\right)^{-1}$
θ_H^{SS}		$\left(1 + \frac{\rho_A j_A}{k} + \frac{\rho_A j_A}{\rho_H j_H}\right)^{-1}$	$\left(1 + \rho_A j_A \left(\frac{1}{k} + \frac{1}{\rho_H j_H}\right) \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{\rho_H j_H}\right)\right)^{-1}$
θ_{AH}^{SS}		$\left(1 + \frac{k}{\rho_A j_A} + \frac{k}{\rho_H j_H}\right)^{-1}$	$\left(1 + \frac{k}{\rho_A j_A + \rho_H j_H} \left(1 + \frac{\rho_A j_A}{\rho_H j_H} + \frac{\rho_H j_H}{\rho_A j_A}\right)\right)^{-1}$

Ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης για το μοντέλο Y.M.-I είναι

$$j_{V,Mix} = y_V^+ k \theta_{AH}^{SS} = y_V^+ \left(\frac{1}{k} + \frac{1}{\rho_A j_A} + \frac{1}{\rho_H j_H} \right)^{-1} \quad (28)$$

και για το μοντέλο Y.M.-II

$$j_{V,Mix} = y_V^+ k \theta_{AH}^{SS} = y_V^+ \left(\frac{1}{k} + \frac{1}{\rho_A j_A} + \frac{1}{\rho_H j_H} - \frac{1}{\rho_A j_A + \rho_H j_H} \right)^{-1} \quad (29)$$

Στα μοντέλα Y.M.-I και Y.M.-II, οι ειδικές ροές βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων συναρτήσει της ροής $j_{V,Mix}$, δίνονται από τις εξισώσεις:

$$j_{A,Mix} = y_A^+ k \theta_{AH}^{SS} = \frac{y_A^+}{y_V^+} j_{V,Mix} \quad (30\alpha)$$

$$j_{H,Mix} = y_H^+ k \theta_{AH}^{SS} = \frac{y_H^+}{y_V^+} j_{V,Mix} \quad (30\beta)$$

3.3. ΑΝΑΠΤΥΞΗ

Συμφωνά με τη θεωρία DEB, ο ρυθμός διατήρησης $J_{V,M}$ είναι ανάλογος με το μέγεθος της βιομάζας του οργανισμού (Kooijman, 2000), δηλαδή ισχύει: $J_{V,M} = k_M V$, όπου ο συντελεστής k_M ερμηνεύεται ως η ποσότητα βιομάζας που απαιτείται για τη διατήρηση μιας μοναδιαίας ποσότητας βιομάζας ανά μονάδα χρόνου. Επειδή η σύσταση της βιομάζας παραμένει σταθερή (σύμφωνα με την θεωρία της ισχυρής ομοιόστασης), οι ενεργειακές απαιτήσεις διατήρησης θα παραμείνουν αμετάβλητες, άρα και ο συντελεστής k_M θα παραμείνει σταθερός, ανεξάρτητα από τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται το κύτταρο ενός οργανισμού. Επιπλέον, ο ειδικός ρυθμός διατήρησης (δηλαδή ανά μοναδιαία ποσότητα βιομάζας) ισούται με:

$$j_{V,M} = k_M \quad (31)$$

Με βάση τα παραπάνω, το κόστος της διατήρησης ενός οργανισμού, δεν εξαρτάται από το μονοπάτι που ακολουθείται για την παραγωγή της βιομάζας του και ουσιαστικά είναι ανεξάρτητο από τη διαθεσιμότητα των υποστρωμάτων A και H στο περιβάλλον ανάπτυξης του. Αποτελεί μια αναγκαιότητα, εξαρτωμένη από την εσωτερική κατάσταση του κυττάρου (το μέγεθος της βιομάζας αυτού), εξοφλείται σε οποιοσδήποτε συνθήκες περιβάλλοντος και οδηγεί σε απώλεια μέρους του παραγόμενου μέσω της αφομοίωσης προϊόντος V . Επιπλέον, το κόστος διατήρησης δεν σχετίζεται με το κόστος ανάπτυξης.

Κατά τη διαδικασία μετασχηματισμού των υποστρωμάτων σε βιομάζα, υπάρχουν κάποιες γενικές λειτουργικές δαπάνες που πρέπει να καλυφθούν. Αυτές περιλαμβάνουν εκτός του βασικού κόστους ανάπτυξης, τα κόστη που αφορούν στους ενζυμικούς μηχανισμούς αφομοίωσης των υποστρωμάτων (Troost et al., 2005a, 2007). Η σύνθεση και η ενεργοποίηση των αφομοιωτικών μηχανισμών, συνοδεύεται από την παραγωγή ρυθμιστικών ενζύμων και οργανιδίων που σχετίζονται με τους μετασχηματισμούς των υποστρωμάτων σε βιομάζα. Λόγου χάρη, στα διάτομα πάνω από το 95% του βιοόγκου του κυττάρου τους καταλαμβάνεται από κενοτόπια τροφής (Kooijman et al., 2005). Η ορθή λειτουργία αυτών, προϋποθέτει μια σταθερή επανάκτηση τους που χρειάζεται να ληφθεί υπόψη στο κόστος ανάπτυξης (ή αλλιώς κόστος αναβάθμισης της βιομάζας).

Τα κόστη που σχετίζονται με τους μετασχηματισμούς των υποστρωμάτων σε βιομάζα, υποθέτουμε ότι είναι ανάλογα των ρ_A και ρ_H , αντίστοιχα, για τους μηχανισμούς αφομοίωσης αυτοτροφίας και ετεροτροφίας, παράμετροι που ποσοτικοποιούν τις ικανότητες δέσμευσης των αντίστοιχων υποστρωμάτων από την SU .

Επομένως, το κόστος αναβάθμισης της βιομάζας ποσοτικοποιείται από το συντελεστή απόδοσης Y , ο οποίος ισούται με:

$$Y = y^0 + y^A \rho_A + y^H \rho_H \quad (32)$$

όπου y^0 είναι το βασικό κόστος ανάπτυξης και y^A, y^H , τα κόστη που σχετίζονται με την αύξηση και βελτίωση των αφομοιωτικών και βιοαποδομητικών μηχανισμών των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα. Θεωρούμε ότι το κόστος y^A είναι μεγαλύτερο του y^H , συμφωνά με τον Raven (1997).

Λαμβάνοντας υπόψη το κόστος διατήρησης (εξ. 31) και το κόστος αναβάθμισης της βιομάζας (εξ. 32), ο ειδικός ρυθμός ανάπτυξης $j_{V,G}^{Mix}$, δίνεται από την εξίσωση:

$$j_{V,G}^{Mix} = \frac{j_{V,Mix}}{Y} - k_M \quad (33)$$

όπου $j_{V,Mix}$ είναι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης που δίνεται από τις σχέσεις (12), (13), (18), (19), (24), (25), (28) ή (29) ανάλογα με τον τύπο μικτοτροφίας.

Στην περίπτωση ενός οργανισμού-ατόμου με ικανότητα να παράγει τη βιομάζα του αποκλειστικά μέσω αυτοτροφίας (αυστηρά αυτότροφος οργανισμός), ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης του $j_{V,A.A}$, περιγράφεται από μια κλασσική εξίσωση Michaelis-Menten κινητικής (υπερβολική συνάρτηση της ροής j_A) και αντιστοιχεί σε λειτουργικές SUs που ειδικεύονται στην αφομοίωση ενός μοναδικού περιοριστικού υποστρώματος A . Το κόστος που σχετίζεται με την ετεροτροφική αφομοίωση y^H και η παράμετρος ρ_H ισούνται με μηδέν. Επομένως, η ποσοτικοποίηση του ειδικού ρυθμού ανάπτυξης σε ένα μοντέλο Αυστηρής Αυτοτροφίας (A.A.), $j_{V,G}^{A.A}$, οδηγεί στην παρακάτω εξίσωση:

$$j_{V,G}^{A.A} = \frac{j_{V,A.A}}{y^0 + y^A \rho_A} - k_M = \frac{\frac{y_{V,A}}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A)^{-1}}}{y^0 + y^A \rho_A} - k_M \quad (34)$$

Με ανάλογο τρόπο, ο ειδικός ρυθμός ανάπτυξης, $j_{V,G}^{A.E.}$, που αφορά σε ένα μοντέλο Αυστηρής Ετεροτροφίας (A.E.), με $y^A = \rho_A = 0$, είναι:

$$j_{V,G}^{A.E.} = \frac{j_{V,A.E.}}{y^0 + y^H \rho_H} - k_M = \frac{\frac{y_{V,H}}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H)^{-1}}}{y^0 + y^H \rho_H} - k_M \quad (35)$$

4. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

4.1. ΜΟΝΤΕΛΑ ΠΡΟΑΙΡΕΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

Ιδανική Μικτοτροφία (I.M.)

Στα μοντέλα I.M.–I και I.M.–II, ο ρυθμός της συνολικής αφομοίωσης είναι υπερβολική συνάρτηση των ροών j_A και j_H (σχήματα 4.1.1.α. και 4.1.2.α.), ο ρυθμός της αυτοτροφικής συνιστώσας αφομοίωσης υπερβολική συνάρτηση της ροής j_A (σχήματα 1.1.β. και 1.2.β.) και ο ρυθμός της ετεροτροφικής συνεισφοράς στην αφομοίωση υπερβολική συνάρτηση της ροής j_H (σχήματα 4.1.1.γ. και 4.1.2.γ.). Πιο συγκεκριμένα, στο μοντέλο I.M.–I, όταν $j_A \rightarrow \infty$ (και $j_H \neq 0$) ή $j_H \rightarrow \infty$ (και $j_A \neq 0$), ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης (εξ. 12) τείνει σε ασυμπτωτικό μέγιστο, $j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,A} k_A$ ή $j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,H} k_H$, αντίστοιχα. Από την εξίσωση (13) προκύπτει ότι για το μοντέλο I.M.–II, όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H \rightarrow \infty$, τότε $j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,A} k_A + y_{V,H} k_H$, ενώ όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H = j_H^*$ ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης τείνει στη μέγιστη ασυμπτωτική τιμή

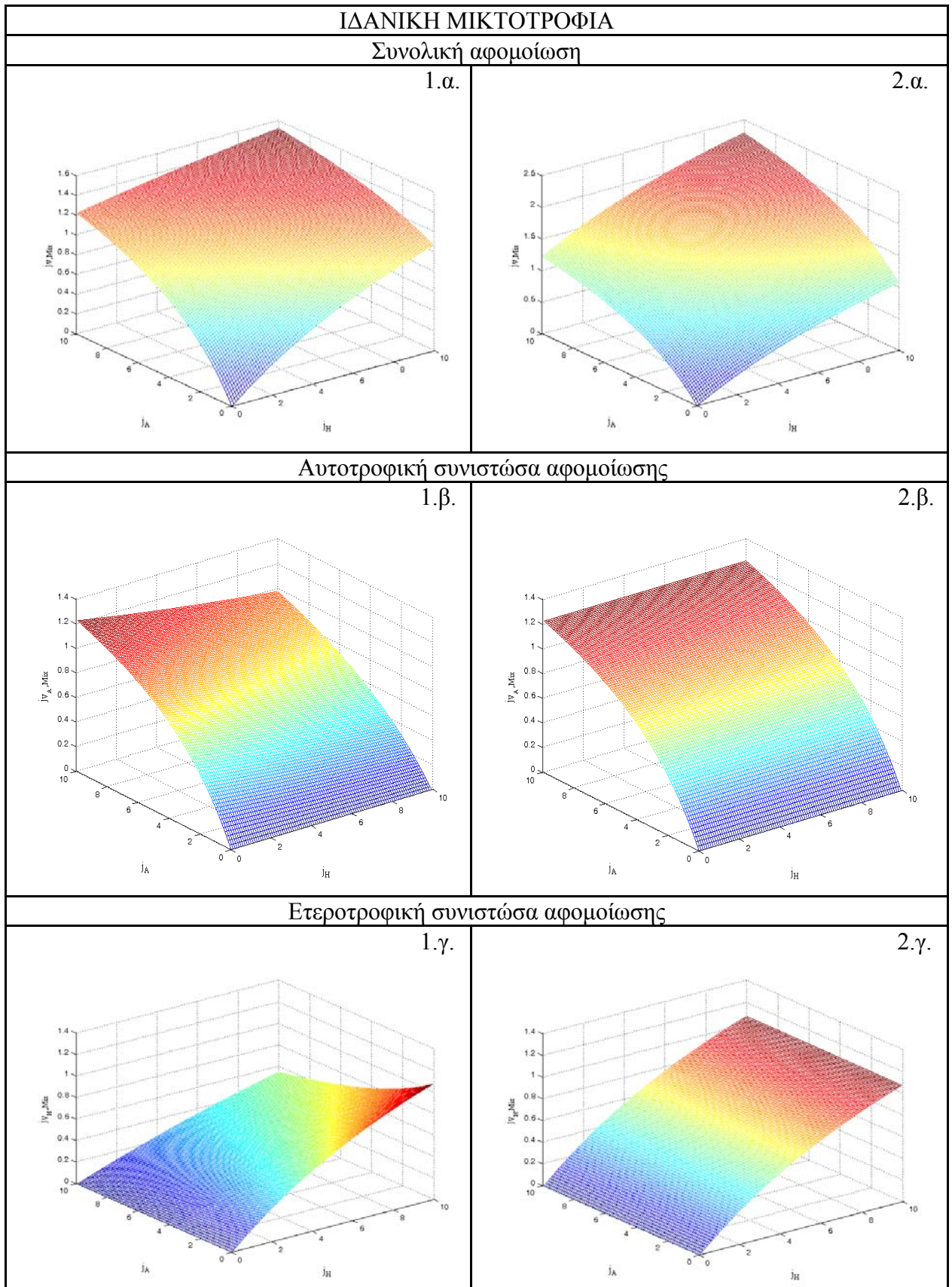
$j_{V,Mix} = y_{V,A} k_A + \frac{y_{V,H}}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H^*)^{-1}}$ και, αντίστοιχα, όταν $j_H \rightarrow \infty$ και $j_A = j_A^*$ στην τιμή

$$j_{V,Mix} = y_{V,H} k_H + \frac{y_{V,A}}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A^*)^{-1}}.$$

Σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, θεωρούμε ότι η ροή με την οποία φτάνουν τα μόρια του ετεροτροφικού υποστρώματος στις *SUs* είναι μηδέν, δηλαδή $j_H = 0$. Αντίστοιχα, σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες, ισχύει $j_A = 0$. Με αυτές τις υποθέσεις, οι ειδικοί ρυθμοί αφομοίωσης, σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης αντίστοιχα, στα μοντέλα I και II, διαμορφώνονται ως εξής:

$$j_{V,Mix}^{j_H=0} = \frac{y_{V,A} k_A}{1 + k_A (\rho_A j_A)^{-1}}, \quad (36)$$

$$j_{V,Mix}^{j_A=0} = \frac{y_{V,H} k_H}{1 + k_H (\rho_H j_H)^{-1}} \quad (37)$$



Σχήμα 4.1. Ειδικός ρυθμός αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ και επιμέρους ειδικοί ρυθμοί αφομοίωσης μέσω αυτοτροφίας, $j_{A,Mix}$ και ετεροτροφίας $j_{H,Mix}$, συναρτήσει των ειδικών ροών προσέλευσης j_A και j_H των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα, στην Ιδανική Μικτοτροφία. Η πρώτη στήλη αφορά στο μοντέλο της Ι.Μ.-I και η δεύτερη στο μοντέλο της Ι.Μ.-II. Για τις τιμές παραμέτρων στα μοντέλα: βλ. παράρτημα.

Οι ρυθμοί $j_{V,Mix}^{j_H=0}$ και $j_{V,Mix}^{j_A=0}$, περιγράφονται από απλές εξισώσεις Michaelis-Menten κινητικής (τύπου-II συναρτησιακής απόκρισης), ενώ για απεριόριστο αυτοτροφικό και ετεροτροφικό υπόστρωμα (δηλαδή, $j_A \rightarrow \infty, j_H \rightarrow \infty$) οι ειδικοί ρυθμοί, πλησιάζουν, αντίστοιχα, τις μέγιστες ασυμπτωτικές τιμές $j_{V,Mix}^{j_H=0 \max} = y_{V,A} k_A$ και $j_{V,Mix}^{j_A=0 \max} = y_{V,H} k_H$.

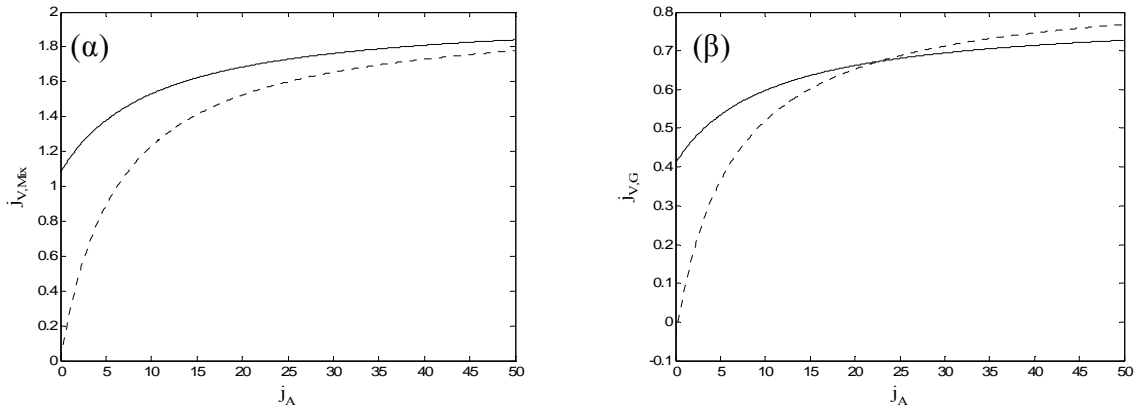
Στο μοντέλο I.M.-I, για δεδομένη διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος, η αύξηση της διαθεσιμότητας του ετεροτροφικού υποστρώματος, εκφρασμένη από τη ροή προσέλευσης j_H , οδηγεί σε μείωση της αφομοίωσης μέσω του αυτοτροφικού μονοπατιού, $j_{V,Mix}$ (σχήμα 4.1.1.β). Αντίστοιχα, για δεδομένη διαθεσιμότητα ετεροτροφικού υποστρώματος, η αυξανόμενη διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού υποστρώματος j_A , μειώνει τη συνεισφορά της ετεροτροφίας, $j_{V_H,Mix}$, στην αφομοίωση (σχήμα 4.1.1.γ). Με βάση τα παραπάνω, οι μέγιστες αφομοιώσεις των υποστρωμάτων επιτυγχάνονται σε μη μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Ισχύει ότι: $j_{V,Mix}^{j_H=0} > j_{V,Mix}$, για κάθε $j_A, j_H > 0$ (δηλαδή η μέγιστη αυτοτροφική αφομοίωση επιτυγχάνεται σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης) και $j_{V,Mix}^{j_A=0} > j_{V_H,Mix}$, για κάθε $j_A, j_H > 0$ (δηλαδή η μέγιστη αυτοτροφική αφομοίωση επιτυγχάνεται σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης).

Σε αντίθεση με όσα αναφερθήκαν στο μοντέλο I.M.-I, στο μοντέλο I.M.-II, η αυτοτροφική συνιστώσα της αφομοίωσης, $j_{V,Mix}$, δεν μεταβάλλεται σε σχέση με τη διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος j_H (σχήμα 4.1.2.β.) και, παρόμοια, η ετεροτροφική συνιστώσα, $j_{V_H,Mix}$, δεν εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού υποστρώματος j_A (σχήμα 4.1.2.γ.). Για δεδομένη διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος στο περιβάλλον, η αυτοτροφία σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι ίδια με την αυτοτροφία σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, δηλαδή ισχύει $j_{V,Mix}^{j_H=0} = j_{V,Mix}$ για κάθε $j_A, j_H \geq 0$. Το ίδιο ισχύει και για τους ρυθμούς ετεροτροφικής αφομοίωσης, δηλαδή: $j_{V,Mix}^{j_A=0} = j_{V_H,Mix}$. Επομένως, το αυτοτροφικό και ετεροτροφικό υπόστρωμα δεν μεταβάλλουν (ούτε διεγείρουν, ούτε αναστέλλουν) την ετεροτροφική και αυτοτροφική διαδικασία στη μικτοτροφία, αντίστοιχα. Μπορούμε να ισχυριστούμε, ότι οι στρατηγικές τροφοληψίας είναι πλήρως συμπληρωματικές μεταξύ τους, καθώς προκύπτει

αθροιστική συνεισφορά των αφομοιωτικών μονοπατιών σε συνθήκες μικτοτροφίας:

$$j_{V,Mix} = j_{V,Mix}^{j_H=0} + j_{V,Mix}^{j_A=0}$$

Για τις ίδιες συνθήκες διαθεσιμότητας υποστρώματων, με $j_A \neq 0$ και $j_H \neq 0$, τόσο οι επιμέρους ρυθμοί αφομοίωσης των υποστρώματων, όσο και ο ρυθμός της συνολικής αφομοίωσης είναι μεγαλύτεροι στο μοντέλο I, σε σχέση με το μοντέλο II.

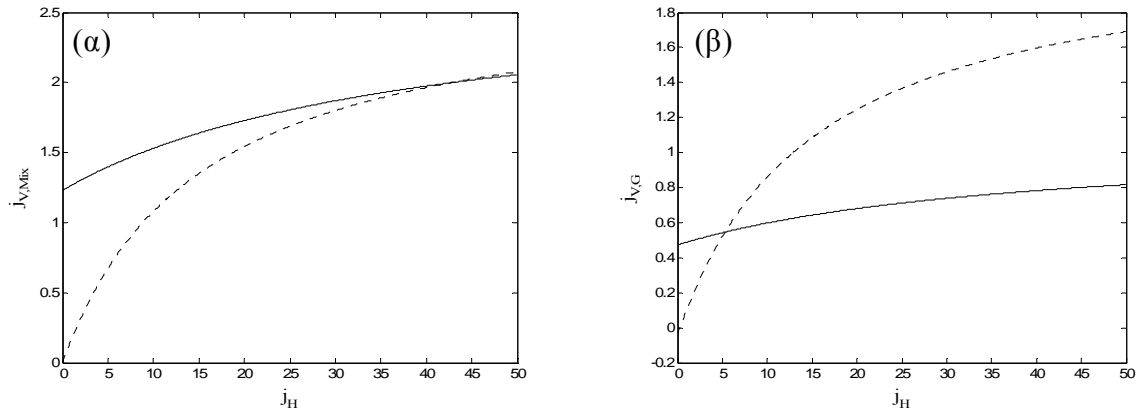


Σχήμα 4.2. Για το μοντέλο I.M.–I: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Οι δύο καμπύλες τείνουν στο ίδιο ασυμπτωτικό μέγιστο. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}^{Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές ($j_{V,G}^{Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει ειδικής της ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Ισχύει: $j_{V,G}^{j_H=0 \max} > j_{V,G}^{\max}$.

Στο μοντέλο I.M.–I, ο μέγιστος ασυμπτωτικός ρυθμός αφομοίωσης όταν $j_A \rightarrow \infty$ που επιτυγχάνεται σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_H=0$), είναι ίδιος με το μέγιστο ασυμπτωτικό ρυθμό αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες, για δεδομένη διαθεσιμότητα ετεροτροφικού υποστρώματος στο μέσο ανάπτυξης (σχήμα 4.2.α). Η μέγιστη ασυμπτωτική τιμή ισούται με $j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,A} k_A$. Παρόλα αυτά, σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης απαιτείται λιγότερο αυτοτροφικό υπόστρωμα για να εξασφαλιστεί ο ίδιος ρυθμός αφομοίωσης με αυτόν σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. (σχήμα 4.2.α).

Στο σχήμα 4.2.β, απεικονίζονται οι καμπύλες ανάπτυξης που αφορούν στο μοντέλο I.M.–I, σε μικτοτροφικές ($j_H \neq 0$) και καθαρά αυτοτροφικές ($j_H=0$) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της διαθεσιμότητας του αυτοτροφικού υποστρώματος. Για μικρές τιμές της ροής j_A , ο ρυθμός ανάπτυξης σε συνθήκες μικτοτροφίας είναι μεγαλύτερος σε

σχέση με το ρυθμό ανάπτυξης στις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. Για αυτές τις μικρές τιμές του j_A , για την επίτευξη του ίδιου ρυθμού ανάπτυξης, απαιτείται λιγότερο αυτοτροφικό υπόστρωμα στη μικτοτροφία σε σχέση με την καθαρή αυτοτροφία. Για τις συγκεκριμένες τιμές των παραμέτρων που χρησιμοποιήθηκαν στις αριθμητικές προσομοιώσεις,



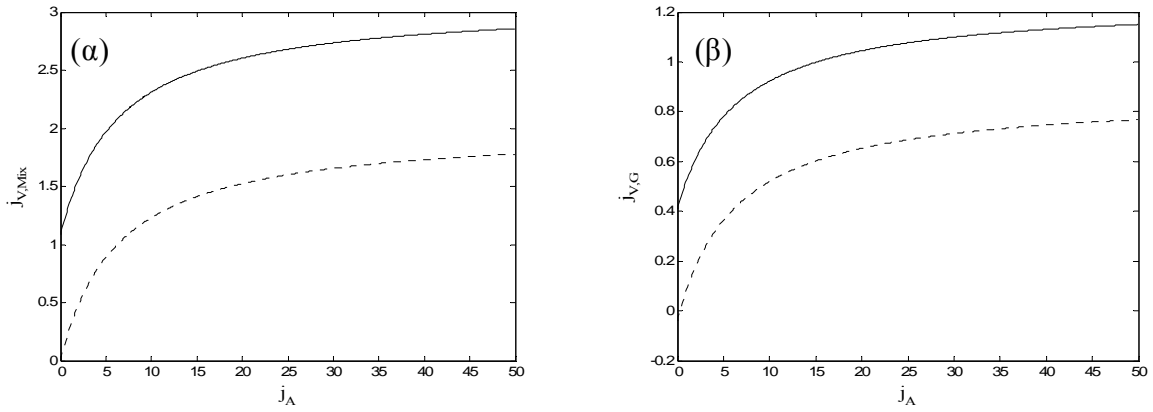
Σχήμα 4.3. Για το μοντέλο I.M.-I: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ - με $j_A=10$ συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Οι δυο καμπύλες τείνουν στο ίδιο ασυμπτωτικό μέγιστο. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=10}$ - συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Ισχύει: $j_{V,G}^{j_A=0 \max} > j_{V,G}^{\max}$.

παρατηρείται ότι, για πολύ χαμηλές τιμές του j_A , ο ρυθμός της ανάπτυξης στη μικτοτροφία είναι θετικός, ενώ απουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος, ο ρυθμός της ανάπτυξης είναι αρνητικός. Παρόλο που για μικρές τιμές του j_A παρουσιάζεται ένας συγκριτικά μεγαλύτερος ρυθμός ανάπτυξης σε συνθήκες μικτοτροφίας, ο μέγιστος ασυμπτωτικός ρυθμός μικτοτροφικής ανάπτυξης, είναι μικρότερος σε σχέση με αυτόν σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. Πιο συγκεκριμένα, υπάρχει κάποιο όριο $j_{A(m)}$ τέτοιο ώστε για $j_A < j_{A(m)}$ ισχύει $j_{V,G}^{j_H=0} < j_{V,G}^{\max}$ και για $j_A > j_{A(m)}$ ισχύει $j_{V,G}^{j_H=0} > j_{V,G}^{\max}$. Αυτό οφείλεται στο ότι σε ένα 'ιδανικό' περιβάλλον αφθονίας αυτοτροφικού υποστρώματος, το κόστος που συνοδεύει την ετεροτροφική διαδικασία αφομοίωσης του οργανισμού στη μικτοτροφία ($y^H \neq 0$), οδηγεί σε μικρότερους ρυθμούς ανάπτυξης σε σχέση με αυτούς που

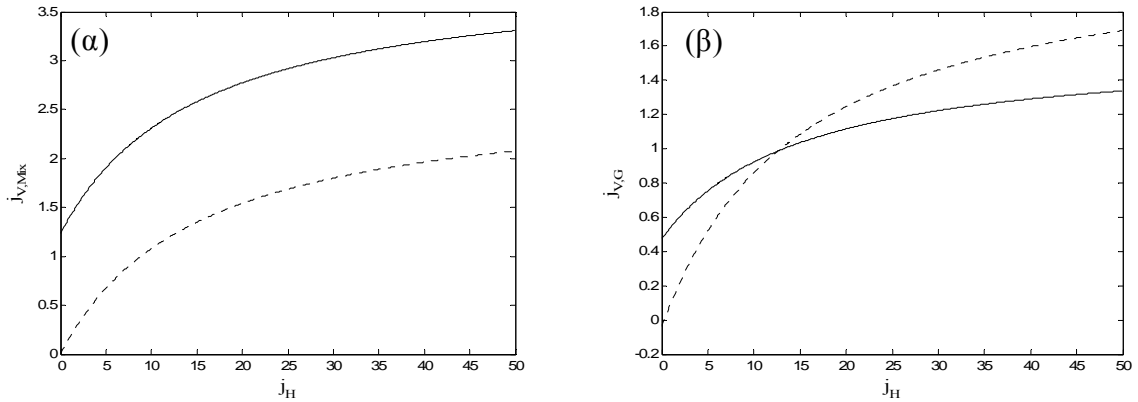
θα έχει, αν αναπτύσσεται απουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος ($y^H=0$), σε αυτές τις συνθήκες αυτοτροφίας.

Αντίστοιχα αποτελέσματα προκύπτουν στη μελέτη των ρυθμών αφομοίωσης και ανάπτυξης σε μικτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες περιβάλλοντος, για το μοντέλο I.M.–I (σχήμα 4.3.). Όταν $j_H \rightarrow \infty$, οι μέγιστοι ασυμπτωτικοί ρυθμοί αφομοίωσης σε καθαρά ετεροτροφικές και σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης έχουν την ίδια τιμή ($J_{V,Max}^{max} = y_{V,H} k_H$) και η παρουσία του αυτοτροφικού υποστρώματος στο μέσο καλλιέργειας, μειώνει την τιμή j_H για την οποία επιτυγχάνεται ο ίδιος ρυθμός αφομοίωσης στις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.3.α). Επιπλέον, υπάρχει κάποιο όριο $j_{H(m)}$, για μικρότερες τιμές του οποίου, η ανάπτυξη σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτερη σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές και για τις οποίες ο ίδιος ρυθμός ανάπτυξης στις διαφορετικές συνθήκες εξασφαλίζεται με μικρότερη διαθεσιμότητα ετεροτροφικού υποστρώματος στη μικτοτροφία σε σχέση με την καθαρά ετεροτροφία (σχήμα 4.3.β). Για τιμές μεγαλύτερες του $j_{H(m)}$, δεν φαίνεται να υπάρχει πλεονέκτημα της μικτοτροφικής διαδικασίας σε σχέση με την καθαρά ετεροτροφική και ο μέγιστος ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μικρότερος σε σχέση τον αντίστοιχο ρυθμό σε καθαρά ετεροτροφικές (σχήμα 4.3.β).

Στο μοντέλο I.M.–II, για οποιαδήποτε διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος στο περιβάλλον, ο ρυθμός αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτερος από το ρυθμό αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές (σχήμα 4.4.α). Επιπλέον, ο ρυθμός με τον οποίο πλησιάζουν τις μέγιστες τιμές είναι ο ίδιος, τόσο σε καθαρά αυτοτροφικές, όσο και σε μικτοτροφικές συνθήκες. Παρόμοια, η παρουσία του αυτοτροφικού υποστρώματος, οδηγεί σε μεγαλύτερους ρυθμούς αφομοίωσης σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.5.α), όμως, οι ρυθμοί με τους οποίους αυξάνουν οι ρυθμοί αφομοίωσης είναι ίδιοι. Για μικρές τιμές διαθεσιμότητας υποστρωμάτων στο περιβάλλον, ο ρυθμός ανάπτυξης στη μικτοτροφία είναι μεγαλύτερος σε σχέση με τους ρυθμούς ανάπτυξης σε καθαρά αυτοτροφικές και ετεροτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.4.β, 4.5.β). Για μεγαλύτερες τιμές, ο ρυθμός της μικτοτροφικής ανάπτυξης μπορεί να είναι μεγαλύτερος (σχήμα 4.4.β) ή μικρότερος (σχήμα 4.5.β) σε σχέση με τις μη μικτοτροφικές συνθήκες και αυτό εξαρτάται από τις τιμές των παραμέτρων του μοντέλου.



Σχήμα 4.4. Για το μοντέλο I.M.-II: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Ισχύει: $j_{V,Mix} > j_{V,Mix}^{j_H=0}$. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_H=10$ - πλήρης γραμμή) και αυτοτροφικές ($j_{V,G}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A .



Σχήμα 4.5. Για το μοντέλο I.M.-II: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ - με $j_A=10$ συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Ισχύει: $j_{V,Mix} > j_{V,Mix}^{j_A=0}$. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H .

Συγκεντρωτικά, στο μοντέλο της I.M.-I, η μικτοτροφική ικανότητα αποτελεί μια στρατηγική επιβίωσης / αύξησης της ανάπτυξης σε συνθήκες που περιορίζουν τα επιμέρους μεταβολικά μονοπάτια, δηλαδή σε συνθήκες μηδενικής / χαμηλής διαθεσιμότητας αυτοτροφικού ή ετεροτροφικού υποστρώματος. Υπάρχουν κάποια όρια τιμών των ροών j_A και j_H , κάτω από τα οποία, η ανάπτυξη μέσω μικτοτροφίας είναι μεγαλύτερη σε σχέση με τα καθαρά μεταβολικά μονοπάτια. Η αύξηση του ρυθμού ανάπτυξης στη μικτοτροφία, συνοδεύεται από τη μείωση της ποσότητας των επιμέρους περιοριστικών υποστρωμάτων που απαιτούνται για την επίτευξη του ίδιου ρυθμού ανάπτυξης σε μη μικτοτροφικές συνθήκες. Ο μέγιστος ρυθμός ανάπτυξης στη μικτοτροφία είναι μικρότερος σε σχέση με τους αντίστοιχους μέγιστους, σε καθαρά αυτοτροφικές και ετεροτροφικές συνθήκες.

Το μοντέλο της I.M.-II, αποτελεί ουσιαστικά, μια στρατηγική αλληλοσυμπλήρωσης των αφομοιώσεων (πιθανότατα και των ρυθμών ανάπτυξης), που έχουν επιτευχθεί μέσω των καθαρών μεταβολικών μονοπατιών, δηλαδή σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Οι ρυθμοί αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τις μη μικτοτροφικές. Ο μέγιστος ρυθμός της αυτοτροφικής συνιστώσας αφομοίωσης είναι ίδιος τόσο σε καθαρά αυτοτροφικές όσο και σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Αντίστοιχα, η μέγιστη αφομοίωση μέσω ετεροτροφίας, είναι ίδια σε καθαρά ετεροτροφικές και μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης.

Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία (Π.Α.Μ.)

Στα μοντέλα Π.Α.Μ.-I και Π.Α.Μ.-II, ο συνολικός ρυθμός αφομοίωσης αυξάνει με υπερβολικό συναρτησιακά τρόπο με την αύξηση των ροών j_A και j_H (σχήματα 4.6.1.α. και 4.6.2.α.). Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, για οποιαδήποτε διαθεσιμότητα ετεροτροφικού υποστρώματος, όταν $j_A=0$, ο ρυθμός $j_{V,Mix}$ είναι μηδέν (σχήμα 4.6.2.α.). Ο ρυθμός της αυτοτροφικής συνιστώσας αφομοίωσης είναι υπερβολική συνάρτηση της ροής j_A (σχήματα 4.6.1.β. και 4.6.2.β.) και ο ρυθμός της αντίστοιχης ετεροτροφικής, υπερβολική συνάρτηση της ροής j_H (σχήμα 4.6.1.γ. και σχήμα 4.6.2.γ. με $j_A > 0$). Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H \neq 0$, ο ρυθμός αφομοίωσης (εξ. 18) τείνει στο ασυμπτωτικό μέγιστο $j_{V,Mix}^{max} = y_{V,A} k_A$. Όταν $j_H \rightarrow \infty$ και $j_A = J_A^*$ (σταθερά), ο ρυθμός παραγωγής

βιομάζας παίρνει την τιμή $j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{\rho_A J_A^*}{k_A}\right)^{-1} \left(y_{V,H} k_H \left(1 + \frac{\rho_A J_A^*}{k_A + k_H}\right) + y_{V,A} \rho_A J_A^* \right)$, ενώ αν ισχύει

επιπλέον ότι $j_A = 0$, παίρνει την τιμή $j_{V,Mix}^{max} = y_{V,H} k_H$. Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, ο ρυθμός αφομοίωσης (εξ. 19) για $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H \rightarrow \infty$ παίρνει την μέγιστη τιμή $j_{V,Mix}^{max} = y_{V,A} k_A + y_{V,H} k_H$, ενώ όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H = J_H^*$, έχει την τιμή

$j_{V,Mix} = y_{V,A} k_A + \frac{y_{V,H}}{k_H^{-1} + (\rho_H J_H^*)^{-1}}$ και, αντίστοιχα, για $j_H \rightarrow \infty$ και $j_A = J_A^* > 0$ την τιμή

$j_{V,Mix} = y_{V,H} k_H + \frac{y_{V,A}}{k_A^{-1} + (\rho_A J_A^*)^{-1}}$.

Σε μη μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_A = 0$ ή $j_H = 0$), στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, οι ρυθμοί αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές $j_{V,Mix}^{j_H=0}$ και σε καθαρά ετεροτροφικές $j_{V,Mix}^{j_A=0}$, δίνονται αντίστοιχα από τις εξισώσεις (36) και (37). Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, $j_{V,Mix}^{j_H=0}$ δίνεται από την εξίσωση (36) ενώ $j_{V,Mix}^{j_A=0} = 0$.

Ο ρυθμός αφομοίωσης, και κατ' επέκταση και η παραγωγή βιομάζας μέσω της αυτοτροφίας δεν μεταβάλλεται συναρτήσει της διαθεσιμότητας του ετεροτροφικού υποστρώματος, και στα δύο μοντέλα, (σχήματα 4.6.1.β. και 4.6.2.β.). Ουσιαστικά, ο ρυθμός $j_{V,A,Mix}$, περιορίζεται μόνο από τη ροή προσέλευσης μορίων αυτοτροφικού υποστρώματος j_A . Το ετεροτροφικό υπόστρωμα, δε διεγείρει, ούτε αναστέλλει την

αυτοτροφική διαδικασία αφομοίωσης, επομένως για συγκεκριμένες συνθήκες αυτοτροφικού υποστρώματος στο περιβάλλον, ισχύει: $j_{V,Mix}^{j_H=0} = j_{V_A,Mix}$.

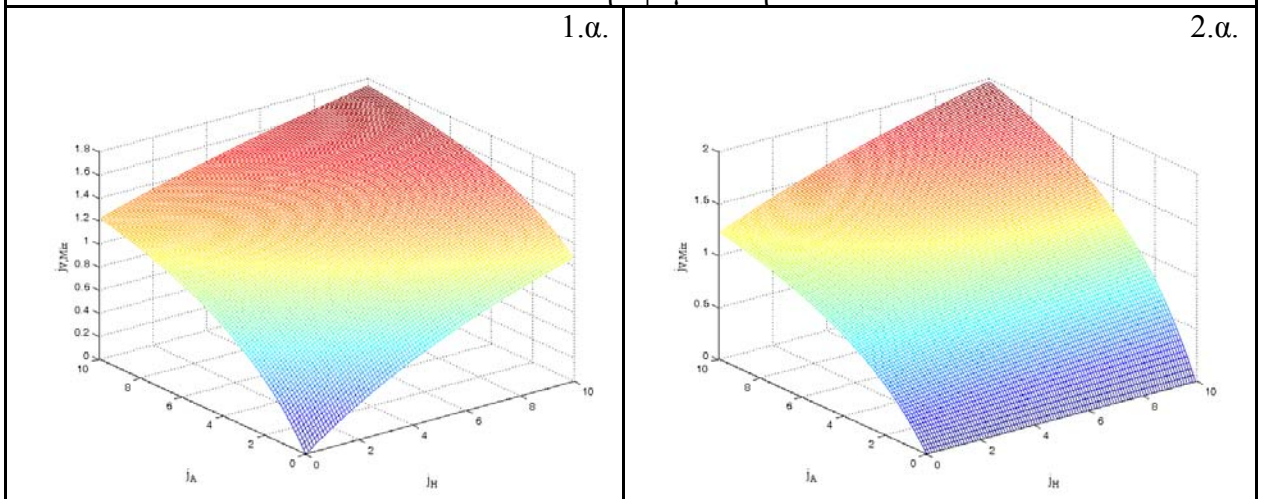
Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, η ετεροτροφική συνεισφορά στη μικτοτροφία $j_{V_H,Mix}$, μειώνεται με την αύξηση της διαθεσιμότητας του αυτοτροφικού υποστρώματος, συνθήκες που ευνοούν την αντίστοιχη αυτοτροφική (σχήμα 4.6.1.γ.). Συνεπάγεται, ότι σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, η αφομοίωση του H , είναι μεγαλύτερη σε σχέση με την αντίστοιχη αφομοίωση σε συνθήκες μικτοτροφίας. Δηλαδή ισχύει: $j_{V,Mix}^{j_A=0} > j_{V_H,Mix}$.

Αντίθετα, στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, η αφομοίωση του ετεροτροφικού υποστρώματος, επιτυγχάνεται μόνο σε συνθήκες μικτοτροφίας: σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, και ανεξάρτητα με τη ροή προσέλευσης j_H , η παραγωγή βιομάζας είναι μηδέν, δηλαδή $j_{V,Mix}^{j_A=0} = 0$. Επιπλέον, η ετεροτροφική συνεισφορά $j_{V_H,Mix}$, αυξάνεται, με την αύξηση της διαθεσιμότητας του αυτοτροφικού υποστρώματος j_A (σχήμα 4.6.2.γ.)

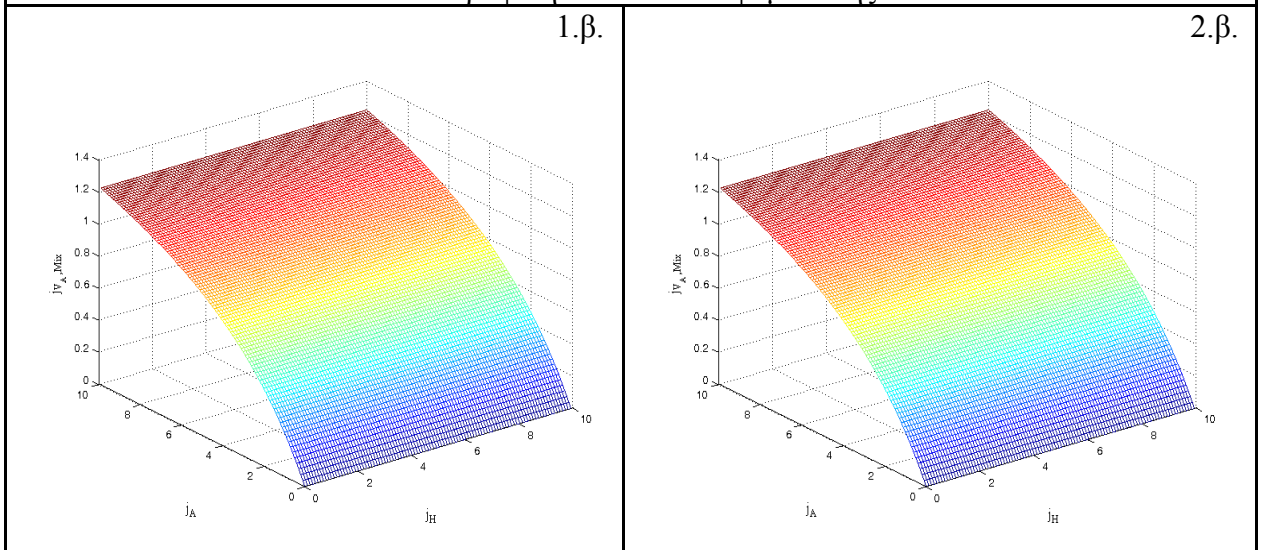
Στα μοντέλα Π.Α.Μ.-I και Π.Α.Μ.-II, η ετεροτροφική διαδικασία αφομοίωσης συμπληρώνει απόλυτα την αφομοίωση που έχει επιτευχθεί σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Με μαθηματικούς όρους γράφουμε: $j_{V,Mix} = j_{V_A,Mix} + j_{V_H,Mix} = j_{V,Mix}^{j_H=0} + j_{V_H,Mix}$. Τόσο στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I όσο και στο Π.Α.Μ.-II, η ρύθμιση του αυτοτροφικού μηχανισμού αφομοίωσης επιτυγχάνεται με όμοιες διαδικασίες και ο ρυθμός αφομοίωσης μέσω του αυτοτροφικού μονοπατιού, $j_{V_A,Mix}$, είναι ίδιος, για τις ίδιες συνθήκες περιβάλλοντος (σχήματα 4.6.1.β. και 4.6.2.β.). Όμως, τα δυο μοντέλα διαφέρουν στο μηχανισμό της ετεροτροφίας.

ΠΡΩΤΟΓΕΝΩΣ ΑΥΤΟΤΡΟΦΙΚΗ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ

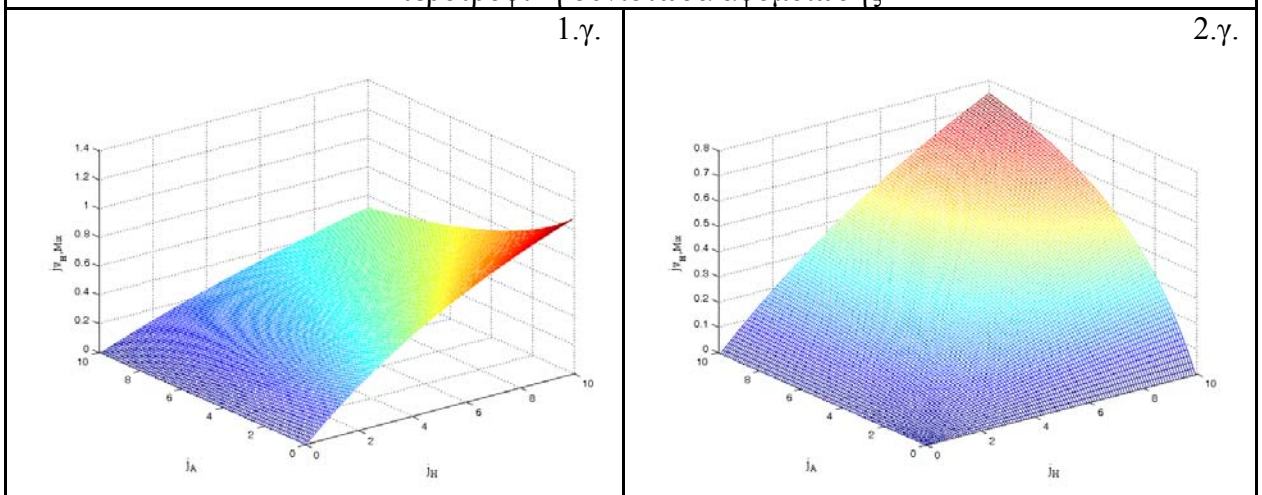
Συνολική αφομοίωση



Αυτοτροφική συνιστώσα αφομοίωσης



Ετεροτροφική συνιστώσα αφομοίωσης

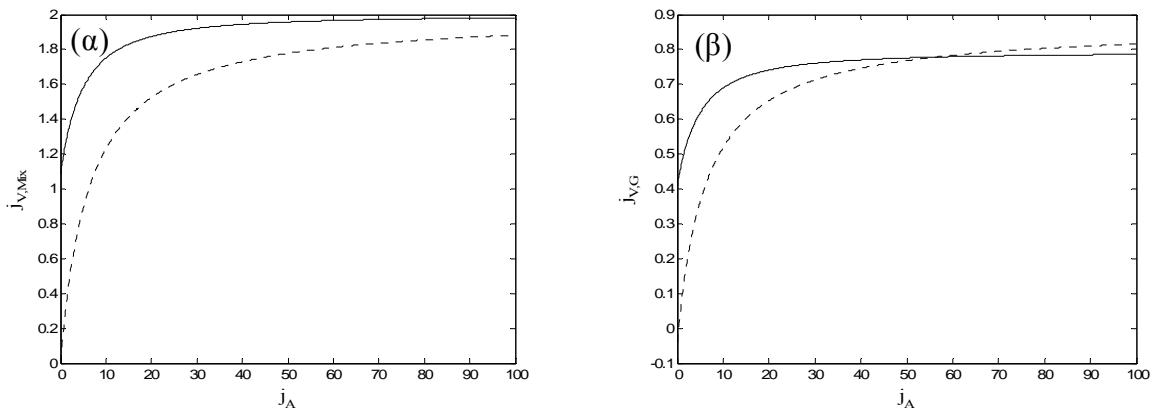


Σχήμα 4.6. Ειδικός ρυθμός αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ και επιμέρους ειδικοί ρυθμοί αφομοίωσης μέσω αυτοτροφίας, $j_{V_A,Mix}$ και ετεροτροφίας $j_{V_H,Mix}$, συναρτήσει των ειδικών ροών προσέλευσης j_A και j_H των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα, στην Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία. Η πρώτη στήλη αφορά στο μοντέλο της Π.Α.Μ.-I και η δεύτερη στο μοντέλο της Π.Α.Μ.-II. Για τις τιμές παραμέτρων στα μοντέλα: βλ. παράρτημα.

Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, μεταξύ άλλων, οι τιμές των παραμέτρων ρ_i των αντιστοιχών υποστρωμάτων, καθορίζουν το ρυθμούς παραγωγής βιομάζας μέσω αυτοτροφίας και ετεροτροφίας σε μη μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Υποθέτουμε, ότι η ιδιότητα της αναστολής της δέσμευσης του ετεροτροφικού υποστρώματος από την παρουσία του αυτοτροφικού στο περιβάλλον ανάπτυξης, δικαιολογεί μια μεγαλύτερη τιμή της παραμέτρου ρ_A σε σχέση με την παράμετρο ρ_H . Με αυτή τη θεώρηση, θεωρούμε στο μοντέλο I, ότι υφίσταται μια μεγαλύτερη ‘ικανότητα αποδοχής’ της αυτοτροφικής οδού αφομοίωσης σε σχέση με την ετεροτροφική και μια καλύτερη αυτοτροφική ‘απόδοση’ σε σχέση με ετεροτροφική για την ίδια διαθεσιμότητα υποστρωμάτων j_A και j_H . Το ‘πλεονέκτημα’ της αυτοτροφικής διαδικασίας έναντι της ετεροτροφικής εκφράζεται επιπλέον από τη σχέση: $k_A > k_H$. Παρατηρούμε, ότι, η αυτοτροφική αφομοίωση είναι μεγαλύτερη από την ετεροτροφική για την ίδια διαθεσιμότητα υποστρωμάτων και σε οποιοσδήποτε συνθήκες ανάπτυξης (μικτοτροφικές ή μη). Θεωρούμε τις παραμέτρους του μοντέλου Π.Α.Μ.-II, ίδιες με αυτές του Π.Α.Μ.-I, χωρίς να αιτιολογήσουμε όπως προηγουμένως.

Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, οι μέγιστοι ρυθμοί αφομοίωσης τόσο σε μικτοτροφικές, όσο και σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης έχουν την ίδια τιμή: $j_{V,Mix}^{max} = y_{V,A} k_A$ (σχήμα 4.7.α και εξ (16α) και (36)). Επιπλέον, σε μικτοτροφικές συνθήκες, μειώνεται η διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού υποστρώματος με την οποία εξασφαλίζεται ο ίδιος ρυθμός αφομοίωσης σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.7.α). Για μικρές τιμές διαθεσιμότητας αυτοτροφικού υποστρώματος, ο ρυθμός ανάπτυξης παρουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος είναι μεγαλύτερος σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.7.β). Η μικτοτροφία πλεονεκτεί έναντι της καθαρής αυτοτροφίας μόνο για μικρό εύρος των ροών j_A , αφού για μεγαλύτερες τιμές j_A (μεγαλύτερες από κάποιο όριο διαθεσιμότητας $j_{A(m)}$), οι ρυθμοί ανάπτυξης σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτεροι από αυτών της μικτοτροφίας. Αυτό, αποδίδεται στο επιπρόσθετο κόστος ετεροτροφικής αφομοίωσης που συμπεριλαμβάνεται στην εξίσωση της μικτοτροφικής ανάπτυξης και ‘συνοδεύει’ τον οργανισμό όταν οι συνθήκες για αυτοτροφία είναι ‘ιδανικές’. Ο μέγιστος ρυθμός ανάπτυξης σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες, είναι μεγαλύτερος σε σχέση με το μέγιστο ρυθμό ανάπτυξης σε μικτοτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.7.β).

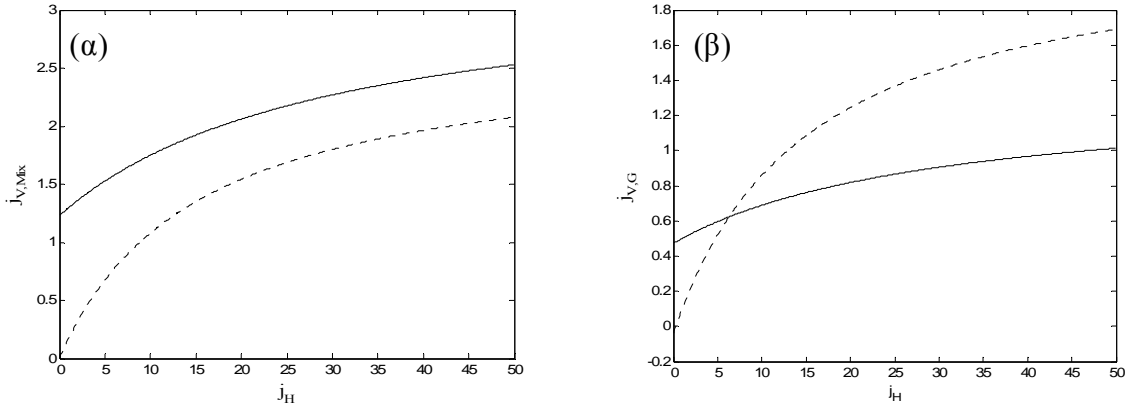
Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, όταν η διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος είναι χαμηλή, δηλαδή για μικρές τιμές της ροής j_H , οι ρυθμοί αφομοίωσης και ανάπτυξης σε μικτοτροφικές συνθήκες, είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τους αντίστοιχους ρυθμούς σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.8). Παρόλα αυτά, για μεγαλύτερες τιμές του j_H , οι τιμές των παραμέτρων του μοντέλου, καθορίζουν τις μορφές των καμπυλών στα σχήματα 4.8.α και 4.8.β. Ουσιαστικά, έχουμε αποκλείσει την περίπτωση ο ρυθμός αφομοίωσης σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες να είναι μεγαλύτερος από ότι στη μικτοτροφία, θεωρώντας ότι στο μοντέλο I, ισχύει η σχέση: $k_A > k_H$.



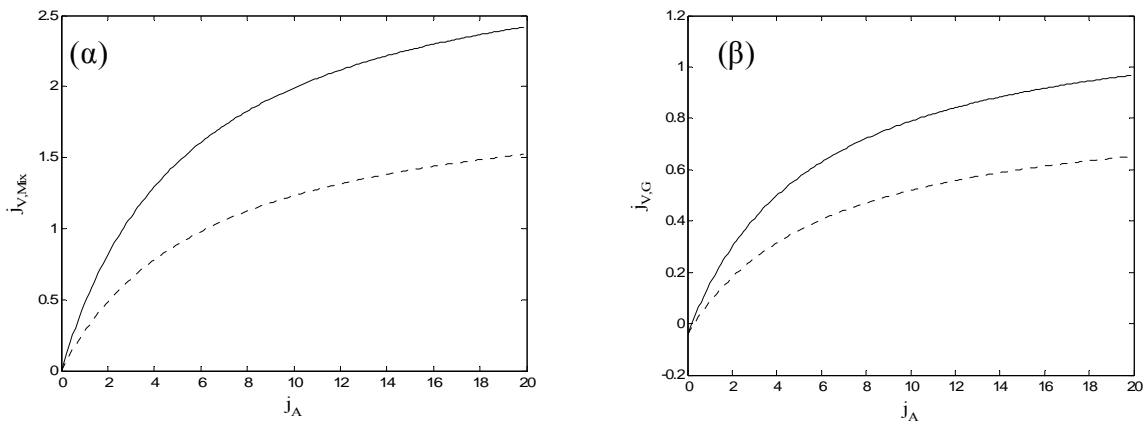
Σχήμα 4.7. Για το μοντέλο Π.Α.Μ.-I: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Οι δύο καμπύλες τείνουν στο ίδιο ασυμπτωτικό μέγιστο. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές ($j_{V,G}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει ειδικής της ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Ισχύει: $j_{V,G}^{j_H=0 \max}_{Mix} > j_{V,G}^{\max}_{Mix}$.

Στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II, για οποιαδήποτε διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος, ο ρυθμός αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτερος σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές (σχήμα 4.9.α). Φαίνεται ότι με $j_A=0$, είναι $j_{V,Mix}=0$, όπως έχουμε ήδη επιβεβαιώσει. Για την επίτευξη του ίδιου ρυθμού αφομοίωσης στις διαφορετικές συνθήκες, χρειάζεται μικρότερη ποσότητα j_A στη μικτοτροφία, σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. Ο μέγιστος ρυθμός αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτερος σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές. Οι ρυθμοί με τους οποίους αυξάνουν οι ρυθμοί αφομοίωσης στις διαφορετικές συνθήκες είναι ίδιοι. Για χαμηλές τιμές διαθεσιμότητας του αυτοτροφικού υποστρώματος, η παρουσία του

ετεροτροφικού, έχει θετική επίδραση στο ρυθμό ανάπτυξης σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.9.β). Για μεγαλύτερες τιμές j_A , οι τιμές των παραμέτρων του μοντέλου, καθορίζουν τις μορφές των καμπυλών ανάπτυξης στις διαφορετικές συνθήκες.



Σχήμα 4.8. Για το μοντέλο Π.Α.Μ.-Ι: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ - με $j_A=10$ συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Με την υπόθεση ότι $k_H \gg k_A$, ισχύει $j_{V,Mix}^{\max} < j_{V,Mix}^{j_A=0 \max}$ (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H .



Σχήμα 4.9. Για το μοντέλο Π.Α.Μ.-ΙΙ: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Ισχύει: $j_{V,Mix} > j_{V,Mix}^{j_H=0}$. (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_H=10$ - πλήρης γραμμή) και αυτοτροφικές ($j_{V,G}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A .

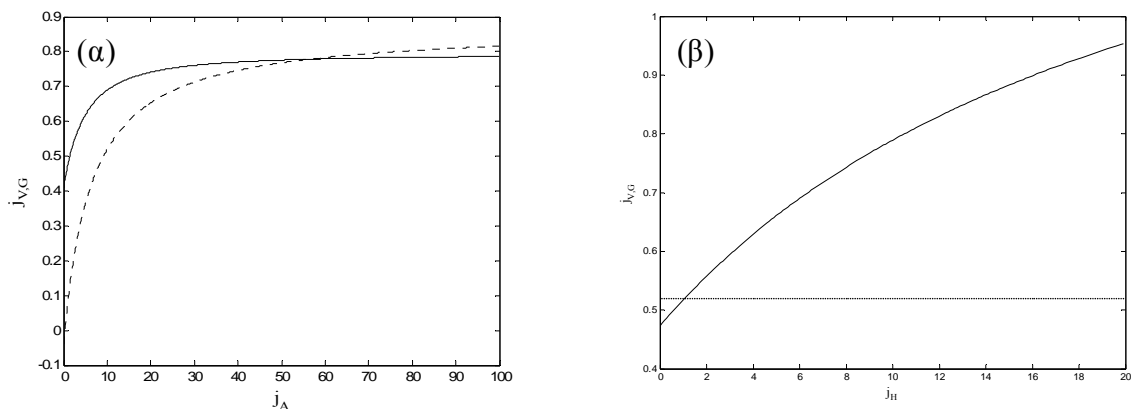
Συγκεντρωτικά, μπορούμε να ισχυριστούμε ότι η Π.Α.Μ.-I αποτελεί μια στρατηγική επιβίωσης / αύξησης της ανάπτυξης σε συνθήκες που περιορίζουν την αυτοτροφία, δηλαδή σε συνθήκες μηδενικής / χαμηλής διαθεσιμότητας αυτοτροφικού υποστρώματος j_A . Σε αυτές τις περιοριστικές συνθήκες αυτοτροφικής ανάπτυξης ($0 < j_A < j_{A(m)}$), η μικτοτροφική ικανότητα επιτρέπει τη μείωση του σημείου αφθονίας του υποστρώματος A , προκειμένου να επιτευχθεί ο ίδιος ρυθμός ανάπτυξης σε σχέση με τις συνθήκες απουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος. Επιπλέον, η διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος δεν επηρεάζει την αυτοτροφική διαδικασία, με την έννοια ότι ακόμα και πολύ υψηλές συγκεντρώσεις ετεροτροφικού υποστρώματος δεν θα μεταβάλλουν την 'προτιμητέα' αυτοτροφική διαδικασία του 'πρωτογενούς' αυτότροφου - μικτότροφου. Επιπλέον, προκύπτει ότι οι ρυθμοί αφομοίωσης στη μικτοτροφία είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τους ρυθμούς αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες και θεωρώντας κατάλληλες παραμέτρους στο μοντέλο ($\rho_A, k_A > \rho_H, k_H$), οι τελευταίοι, μεγαλύτεροι από τους ρυθμούς αφομοίωσης σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, για την ίδια διαθεσιμότητα υποστρωμάτων.

Από την άλλη μεριά, η Π.Α.Μ.-II, αποτελεί μια στρατηγική συμπλήρωσης της αφομοίωσης (πιθανότατα και της ανάπτυξης) που έχει επιτευχθεί σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Η αυτοτροφική διαδικασία δεν επηρεάζεται, και εδώ, από το ετεροτροφικό υπόστρωμα και οι ρυθμοί αφομοιώσεις σε καθαρά αυτοτροφικές και μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης αυξάνουν με τον ίδιο ρυθμό. Ο τύπος της Π.Α.Μ.-II, θα μπορούσε να ονομαστεί διαφορετικά, τύπος Υποχρεωτικά Αυτοτροφικής Μικτοτροφίας, με την αιτιολόγηση της μη ετεροτροφικής αφομοίωσης και ανάπτυξης απουσία του αυτοτροφικού υποστρώματος (ουσιαστικά, απουσία φωτός στην περίπτωση της φωτοσύνθεσης).

Στη συνέχεια γίνεται συγκριτική μελέτη μεταξύ της πρωτογενούς αυτοτροφικής μικτοτροφίας με την αυστηρή αυτοτροφία. Στο σχήμα 4.10.α, παριστάνονται γραφικά οι καμπύλες ανάπτυξης που αφορούν στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I και σε ένα τυπικό μοντέλο Αυστηρής Αυτοτροφίας (Α.Α.) (εξ. 34), συναρτήσεως της ροής j_A . Για μικρές τιμές της ροής j_A , προκύπτουν μεγαλύτεροι ρυθμοί ανάπτυξης στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I σε σχέση με το μοντέλο Α.Α. Επομένως, για χαμηλή διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος, η μικτοτροφία πλεονεκτεί έναντι της αυστηρής αυτοτροφίας. Παρόλα αυτά, τα μεγαλύτερα λειτουργικά κόστη που λαμβάνονται υπόψη στη μικτοτροφία (επιπρόσθετο κόστος διαδικασίας ετεροτροφικής αφομοίωσης), 'αντιστρέφουν' συγκριτικά τους ρυθμούς

ανάπτυξης στα μοντέλα, όταν το αυτοτροφικό υπόστρωμα είναι σε αφθονία (μεγαλύτερες τιμές j_A). Σε αυτές τις συνθήκες, η αυστηρή αυτοτροφία πλεονεκτεί σε σχέση με τη μικτοτροφία, ανεξάρτητα με τη διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος.

Στο σχήμα 4.10.β, οι καμπύλες ανάπτυξης που αφορούν στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II και σε ένα μοντέλο Α.Α., φανερώνουν ότι οι ρυθμοί ανάπτυξης στη μικτοτροφία αυτού του τύπου, είναι τόσο μεγαλύτεροι σε σχέση με τους ρυθμούς ανάπτυξης στο μοντέλο Α.Α., όσο αυξάνεται η διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος, όσο δηλαδή αυξάνονται οι συνθήκες που ευνοούν την ετεροτροφία. Σε συνθήκες χαμηλής διαθεσιμότητας ετεροτροφικού υποστρώματος, το κόστος ετεροτροφικής αφομοίωσης που συμπεριλαμβάνεται στο μοντέλο μικτοτροφίας, συμβάλλει σε μειονεκτικούς ρυθμούς μικτοτροφικής ανάπτυξης, σε σχέση με τους ρυθμούς ανάπτυξης στην αυστηρή αυτοτροφία. Ουσιαστικά, δεν αντισταθμίζεται το κόστος της μικτοτροφικής ικανότητας με την εκμετάλλευση (ετεροτροφικής πηγής) τροφής του περιβάλλοντος.



Σχήμα 4.10. (α) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I ($j_{V,G}^{Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Α.Α. ($j_{V,G}^{AA}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II ($j_{V,G}^{Mix}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Α.Α. ($j_{V,G}^{AA}$ με $j_A=10$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Όλοι οι υπολογισμοί έχουν γίνει με την υπόθεση ίδιων αυτοτροφικών χαρακτηριστικών των οργανισμών: ρ_A, k_A (αυτότροφοι) = ρ_A, k_A (μικτότροφοι) και οι συγκρίσεις μεταξύ των μοντέλων αφορούν ίδια διαθεσιμότητα υποστρώματος A .

Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία (Π.Ε.Μ.)

Στα μοντέλα Π.Ε.Μ., οι ρόλοι των μεταβολικών διαδικασιών της αυτοτροφίας και της ετεροτροφίας έχουν αντιστραφεί σε σχέση με τα μοντέλα Π.Α.Μ. Παρακάτω, παραθέτουμε τα σημαντικότερα αποτελέσματα που προκύπτουν σε αυτή την κατηγορία των μοντέλων.

Στα μοντέλα Π.Ε.Μ.-I και Π.Ε.Μ.-II, ο συνολικός ρυθμός αφομοίωσης είναι υπερβολική συνάρτηση των ροών j_A και j_H (σχήματα 4.11.1.α. και 4.11.2.α.). Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, για οποιαδήποτε διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος j_A , όταν $j_H = 0$, ο ρυθμός $j_{V,Mix}$ είναι μηδέν (σχήμα 4.11.2.α.). Ο ρυθμός της αυτοτροφικής συνεισφοράς στην αφομοίωση είναι υπερβολική συνάρτηση της ροής j_A (σχήμα 4.11.1.β. και σχήμα 4.11.2.β. με $j_H > 0$) και ο ρυθμός της αντίστοιχης ετεροτροφικής, υπερβολική συνάρτηση της ροής j_H (σχήματα 4.11.1.γ. και 4.11.2.γ.). Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I (εξ. 24), όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H = j_H^*$ (σταθερά), ο ρυθμός αφομοίωσης παίρνει την τιμή

$$j_{V,Mix} = \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_H}\right)^{-1} \left(y_{V,A} k_A \left(1 + \frac{\rho_H j_H}{k_A + k_H}\right) + y_{V,H} \rho_H j_H \right), \text{ ενώ αν ισχύει επιπλέον } j_H = 0, \text{ τότε}$$

$j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,A} k_A$. Με $j_H \rightarrow \infty$ και $j_A \neq 0$, ο ρυθμός αφομοίωσης τείνει στην τιμή $j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,H} k_H$. Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II (εξ.25), όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H \rightarrow \infty$, είναι

$$j_{V,Mix}^{\max} = y_{V,A} k_A + y_{V,H} k_H \text{ και με } j_A \rightarrow \infty, j_H = j_H^* > 0, \text{ είναι } j_{V,Mix} = y_{V,A} k_A + \frac{y_{V,H}}{k_H^{-1} + (\rho_H j_H^*)^{-1}}.$$

Αντίστοιχα, όταν $j_H \rightarrow \infty$ και $j_A = j_A^*$ είναι $j_{V,Mix} = y_{V,H} k_H + \frac{y_{V,A}}{k_A^{-1} + (\rho_A j_A^*)^{-1}}$.

Σε αυστηρά αυτοτροφικές ($j_H = 0$) και ετεροτροφικές ($j_A = 0$) συνθήκες ανάπτυξης, ο ρυθμοί αφομοίωσης στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I, δίνονται από τις εξισώσεις (36) και (37), ενώ στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, ισχύει η εξίσωση (37) και επιπλέον $j_{V,Mix}^{j_H=0} = 0$.

Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I, η αυτοτροφική συνιστώσα της συνολικής αφομοίωσης, $j_{V_A,Mix}$, μειώνεται με αύξηση των συνθηκών που ευνοούν την ετεροτροφία, δηλαδή με αυξανόμενη διαθεσιμότητα του ετεροτροφικού υποστρώματος j_H (σχήμα 4.11.1.β.). Ισχύει: $j_{V_A,Mix}^{j_H=0} > j_{V_A,Mix}$. Αντίθετα, στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, η αυτοτροφία $j_{V_A,Mix}$, επάγεται

παρουσία του ετεροτροφικού υποστρώματος ($j_{V_A, Mix} > 0$, όταν $j_H \neq 0$) και αυξάνεται, με αύξηση της διαθεσιμότητας του ετεροτροφικού υποστρώματος j_H (σχήμα 4.11.2.β.).

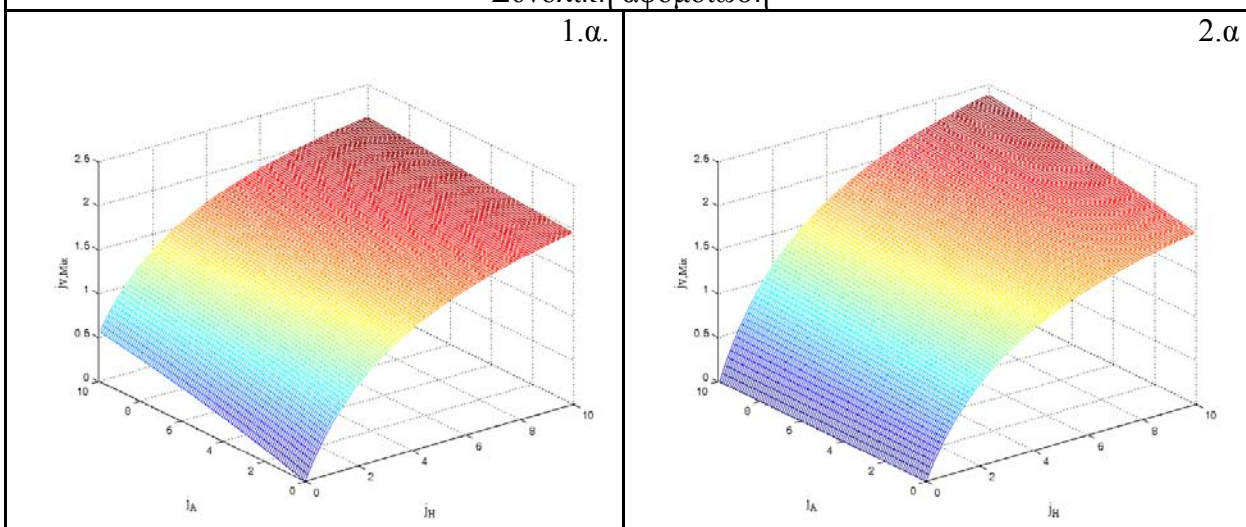
Στα μοντέλα Π.Ε.Μ.-I και Π.Ε.Μ.-II, η ετεροτροφική συνιστώσα της αφομοίωσης, $j_{V_H, Mix}$, είναι ανεξάρτητη της διαθεσιμότητας του αυτοτροφικού υποστρώματος j_A . Στα σχήματα 4.11.1.γ. και 4.11.2.γ., απεικονίζεται ο σταθερός ρυθμός ετεροτροφικής αφομοίωσης $j_{V_H, Mix}$, συναρτήσει της μεταβαλλόμενης ροής j_A . Ισχύει: $j_{V, Mix}^{j_A=0} = j_{V_H, Mix}$.

Στα δύο μοντέλα η αυτοτροφική συνεισφορά της αφομοίωσης *συμπληρώνει απόλυτα* την αφομοίωση που έχει επιτευχθεί σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Αριθμητικά, ο συνολικός ρυθμός αφομοίωσης είναι: $j_{V, Mix} = j_{V_A, Mix} + j_{V_H, Mix} = j_{V_A, Mix} + j_{V, Mix}^{j_A=0}$.

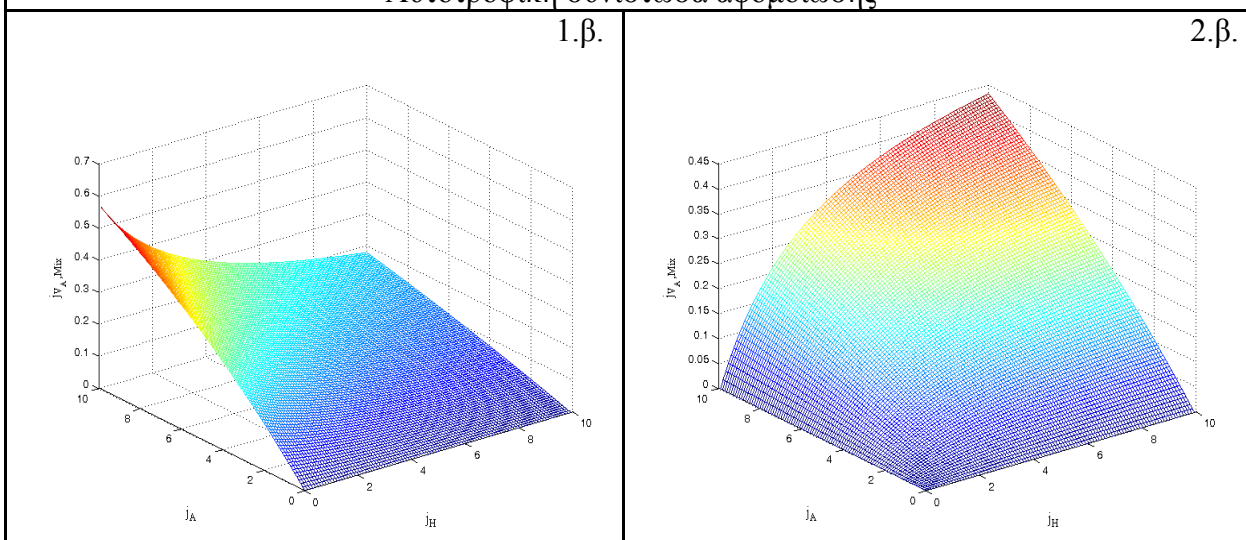
Στα μοντέλα Π.Ε.Μ.-I και Π.Ε.Μ.-II, η ρύθμιση της ετεροτροφικής διαδικασίας αφομοίωσης είναι κοινή, επομένως οι ρυθμοί ετεροτροφίας είναι ίδιοι, για τις ίδιες συνθήκες περιβάλλοντος. Με την υπόθεση ότι $\rho_H > \rho_A$ και θεωρώντας τις υπόλοιπες παραμέτρους των μοντέλων ίδιες με αυτές των μοντέλων Π.Α.Μ., προκύπτει η ετεροτροφική αφομοίωση είναι μεγαλύτερη από την αυτοτροφική για την ίδια διαθεσιμότητα υποστρωμάτων και σε οποιοσδήποτε συνθήκες ανάπτυξης (μικτοτροφικές ή μη). Στην πραγματικότητα, στα μοντέλα Π.Ε.Μ, αν θέλουμε να αποδώσουμε ένα 'πλεονέκτημα' της ετεροτροφικής διαδικασίας έναντι της αυτοτροφικής, χρειάζεται να θεωρήσουμε επιπλέον ότι ο ρυθμός επεξεργασίας του ετεροτροφικού υποστρώματος στη διαδικασία αφομοίωσής του (παράμετρος k_H), είναι μεγαλύτερος σε σχέση με το ρυθμό επεξεργασίας του αντίστοιχου αυτοτροφικού (παράμετρος k_A).

ΠΡΩΤΟΓΕΝΩΣ ΕΤΕΡΟΤΡΟΦΙΚΗ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ

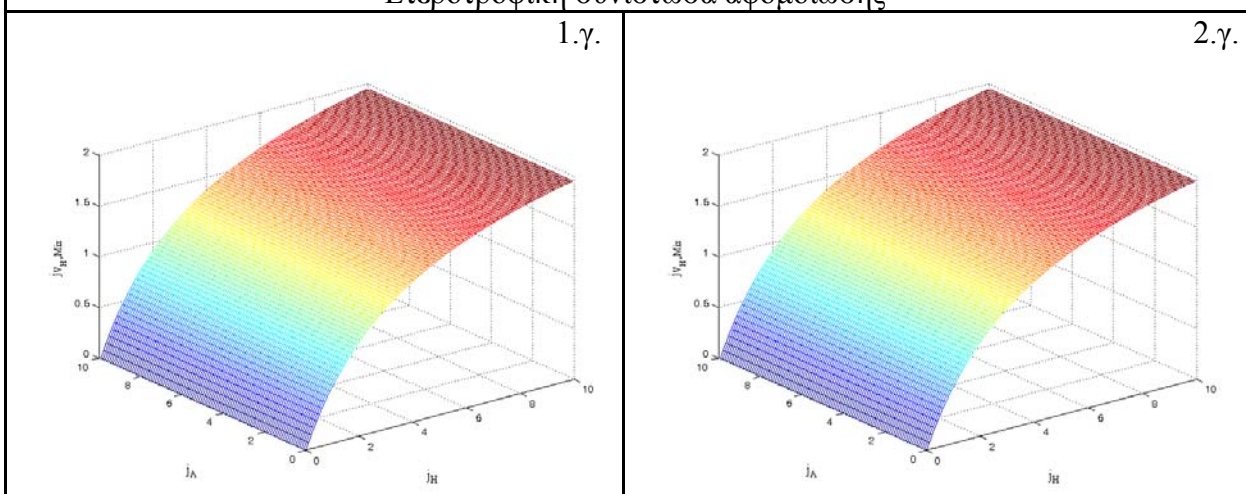
Συνολική αφομοίωση



Αυτοτροφική συνιστώσα αφομοίωσης

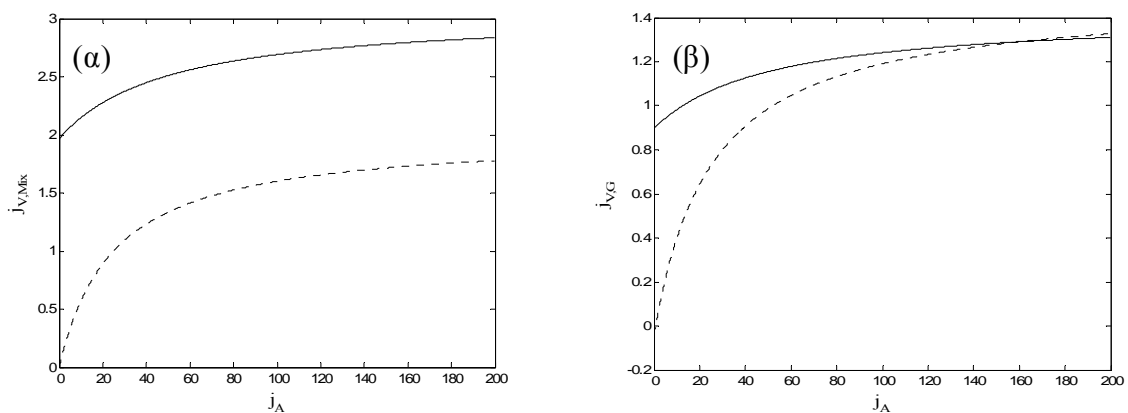


Ετεροτροφική συνιστώσα αφομοίωσης



Σχήμα 4.11. Ειδικός ρυθμός αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ και επιμέρους ειδικοί ρυθμοί αφομοίωσης μέσω αυτοτροφίας, $j_{V,A,Mix}$ και ετεροτροφίας $j_{V,H,Mix}$, συναρτήσει των ειδικών ροών προσέλευσης j_A και j_H των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα, στην Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία. Η πρώτη στήλη αφορά στο μοντέλο της Π.Ε.Μ.-I και η δεύτερη στο μοντέλο της Π.Ε.Μ.-II. Για τις τιμές παραμέτρων στα μοντέλα: βλ. παράρτημα.

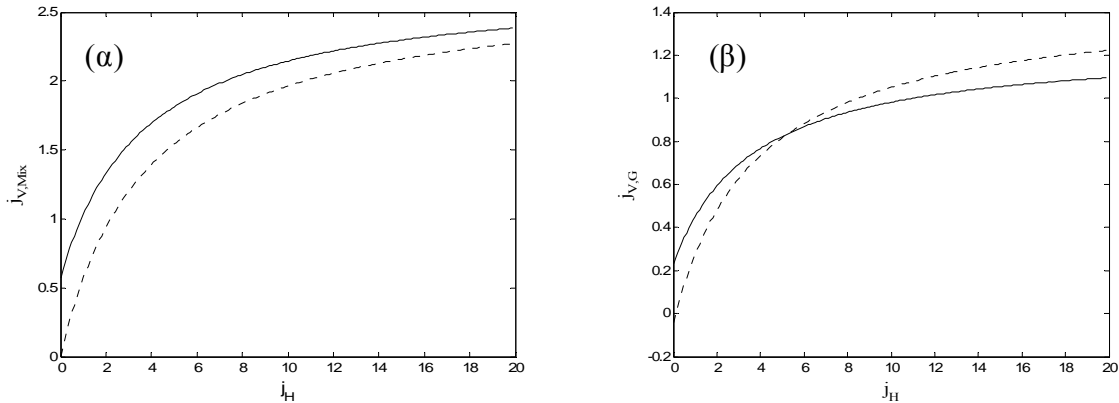
Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I, για μικρές τιμές διαθεσιμότητας αυτοτροφικού υποστρώματος j_A , τόσο οι ρυθμοί αφομοίωσης, όσο και οι ρυθμοί ανάπτυξης σε συνθήκες μικτοτροφίας είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τους αντίστοιχους ρυθμούς σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες (σχήμα 4.12.). Για μεγαλύτερες τιμές της ροής j_A , οι παράμετροι του μοντέλου, καθορίζουν τις μορφές των καμπυλών στα σχήματα 4.12.α και 4.12.β. Ουσιαστικά, για τις συγκεκριμένες τιμές των παραμέτρων που χρησιμοποιήθηκαν στις αριθμητικές προσομοιώσεις, έχει αποκλειστεί η περίπτωση οι ρυθμοί αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες να είναι μεγαλύτεροι από ότι στη μικτοτροφία, για τις ίδια διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος j_A στο περιβάλλον.



Σχήμα 4.12. Για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Με την υπόθεση ότι $k_A \gg k_H$, ισχυει $j_{V,Mix} < j_{V,Mix}^{j_H=0}$ (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και αυτοτροφικές ($j_{V,G}^{j_H=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει ειδικής της ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A .

Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I, οι μέγιστοι ρυθμοί αφομοίωσης τόσο σε μικτοτροφικές, όσο και σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης έχουν την ίδια τιμή (σχήμα 4.13.α), και οι δυο καμπύλες τείνουν στο ασυμπτωτικό μέγιστο $j_{V,Mix}^{max} = y_{V,H} k_H$. Στη μικτοτροφία, μειώνονται οι τιμές των ροών j_H , που εξασφαλίζουν τον ίδιο ρυθμό αφομοίωσης σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης (σχήμα 4.13.α). Ο ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές συνθήκες, είναι μεγαλύτερος σε σχέση με τον αντίστοιχο ρυθμό σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες, μόνο για μικρές τιμές διαθεσιμότητας του ετεροτροφικού υποστρώματος j_H (σχήμα 4.13.β). Για μεγάλες τιμές διαθεσιμότητας j_H , φαίνεται να μην υπάρχει πλεονέκτημα της μικτοτροφικής στρατηγικής, ενώ ο μέγιστος ειδικός ρυθμός

ανάπτυξης στην μικτοτροφία είναι μικτότερος σε σχέση με τον αντίστοιχο σε συνθήκες καθαρά ετεροτροφικές (σχήμα 4.13.β).

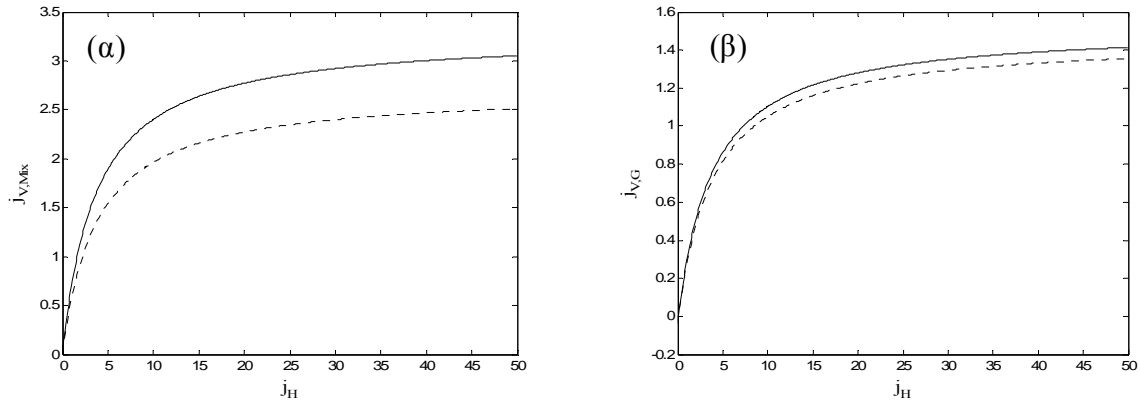


Σχήμα 4.13. Για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ - με $j_A=10$ συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Οι δυο καμπύλες τείνουν στο ίδιο ασυμπτωτικό μέγιστο (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Ισχύει: $j_{V,G}^{j_A=0 \max}_{Mix} > j_{V,G}^{\max}_{Mix}$.

Στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, για την ίδια διαθεσιμότητα ετεροτροφικού υποστρώματος, οι ρυθμοί αφομοίωσης σε μικτοτροφικές συνθήκες είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές (σχήμα 4.14.α). Στο σχήμα 4.14.α, φαίνεται ότι με $j_H = 0$, είναι $j_{V,Mix} = 0$. Σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, χρειάζεται μικρότερη ποσότητα j_H , για την επίτευξη του ίδιου ρυθμού αφομοίωσης στις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες. Ο μέγιστος ρυθμός της ετεροτροφικής συνιστώσας αφομοίωσης στη μικτοτροφία, είναι ίδιος με αυτόν στις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες και δεν επηρεάζεται από τη διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού υποστρώματος j_A . Στο σχήμα 4.14.α, οι δύο καμπύλες αφομοιώσεις αυξάνουν με τον ίδιο ρυθμό.

Για μικρές τιμές διαθεσιμότητας ετεροτροφικού υποστρώματος, οι ρυθμοί ανάπτυξης στη μικτοτροφία είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές (σχήμα 4.14.β). Για μεγαλύτερες τιμές της ροής j_H , οι τιμές των παραμέτρων του μοντέλου καθορίζουν τις μορφές των καμπυλών ανάπτυξης στο σχήμα 4.13.β.

Συγκεντρωτικά, και αντίθετα από ότι το μοντέλο Π.Α.Μ.-I, το μοντέλο Π.Ε.Μ.-I, αποτελεί στρατηγική επιβίωσης και αύξησης των ρυθμών ανάπτυξης σε συνθήκες που περιορίζουν την ετεροτροφική διαδικασία, δηλαδή σε συνθήκες μηδενικής και χαμηλής διαθεσιμότητας ετεροτροφικού υποστρώματος. Σε αυτές τις περιοριστικές συνθήκες ετεροτροφίας ($0 < j_H < j_{H(m)}$), η μικτοτροφική ικανότητα, επιτρέπει την εξασφάλιση

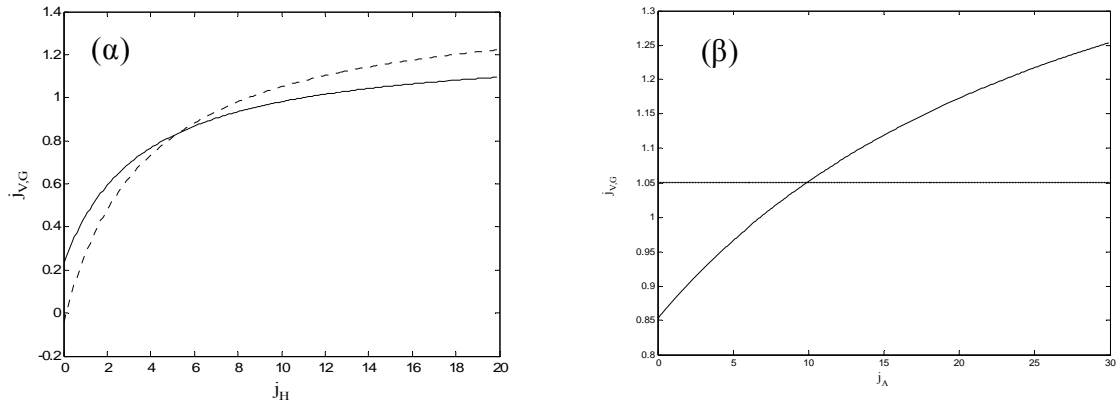


Σχήμα 4.14. Για το μοντέλο Π.Ε.Μ.-II: (α) ειδικός ρυθμός αφομοίωσης, σε μικτοτροφικές ($j_{V,Mix}$ - με $j_A=10$ συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης ($j_{V,Mix}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H . Ισχύει: $j_{V,Mix} > j_{V,Mix}^{j_A=0}$ (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης σε μικτοτροφικές ($j_{V,G}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ετεροτροφικές ($j_{V,G}^{j_A=0}$ - διακεκομμένη γραμμή) συνθήκες ανάπτυξης, συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H .

μεγαλύτερων ρυθμών ανάπτυξης σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες. Επιπλέον, σε αυτές τις περιοριστικές συνθήκες, υπεισέρχεται η 'θετική' συνεισφορά της αυτοτροφίας στη μικτοτροφική ανάπτυξη σε σχέση με την ανάπτυξη σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες. Ακόμα και αν η διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού υποστρώματος μεγιστοποιεί την αυτοτροφική διαδικασία, δεν θα μεταβληθεί η 'προτιμητέα' ετεροτροφική διαδικασία της αφομοίωσης. Οι ρυθμοί αφομοίωσης στη μικτοτροφία είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τους ρυθμούς αφομοίωσης σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες και οι τελευταίοι, με κατάλληλη διαμόρφωση των παραμέτρων, μεγαλύτεροι από τους ρυθμούς αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης.

Το μοντέλο Π.Ε.Μ.-II, είναι στρατηγική συμπλήρωσης της αφομοίωσης (πιθανότατα και της ανάπτυξης) που έχει επιτευχθεί σε καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Η ετεροτροφία δεν επηρεάζεται, και εδώ, από το αυτοτροφικό υπόστρωμα και, ο ρυθμός με τον οποίο οι αφομοιώσεις πλησιάζουν τις μέγιστες τιμές είναι ο ίδιος,

τόσο σε καθαρά ετεροτροφικές, όσο και σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Ο τύπος της Π.Ε.Μ.-II, είναι τύπος Υποχρεωτικά Ετεροτροφικής Μικτοτροφίας, με την έννοια της μη αυτοτροφικής αφομοίωσης (άρα και μικτοτροφικής ικανότητας ανάπτυξης), απουσία ετεροτροφικού υποστρώματος.



Σχήμα 4.15. (α) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I ($j_{V,G}^{Mix}$ με $j_A=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Α.Ε. ($j_{V,G}^{AE}$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_H του υποστρώματος H (β) ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II ($j_{V,G}^{Mix}$ με $j_H=10$ - συνεχόμενη γραμμή) και ειδικός ρυθμός ανάπτυξης στο μοντέλο Α.Ε. ($j_{V,G}^{AE}$ με $j_H=10$ - διακεκομμένη γραμμή), συναρτήσει της ειδικής ροής προσέλευσης j_A του υποστρώματος A . Όλοι οι υπολογισμοί έχουν γίνει με την υπόθεση ίδιων ετεροτροφικών χαρακτηριστικών των οργανισμών: ρ_H, k_H (ετερότροφου) = ρ_H, k_H (μικτότροφου) και οι συγκρίσεις μεταξύ των μοντέλων αφορούν ίδια διαθεσιμότητα υποστρώματος H .

Στη συνέχεια γίνεται συγκριτική μελέτη μεταξύ της πρωτογενούς ετεροτροφικής μικτοτροφίας με την αυστηρή ετεροτροφία. Στο σχήμα 4.15.α, οι καμπύλες ανάπτυξης που αφορούν στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I και σε ένα μοντέλο Αυστηρής Ετεροτροφίας (Α.Ε.) (εξ. 35), δείχνουν, ότι σε συνθήκες χαμηλής διαθεσιμότητας ετεροτροφικού υποστρώματος, η μικτοτροφική ιδιότητα οδηγεί σε μεγαλύτερους ρυθμούς ανάπτυξης σε σχέση με την αυστηρή ετεροτροφία. Αντίθετα, οι μεγαλύτερες τιμές της ροής j_H , φανερώνουν συγκριτικά, μια πλεονεκτική ανάπτυξη στην αυστηρή ετεροτροφία σε σχέση με τη μικτοτροφία. Αυτό οφείλεται στο επιπρόσθετο κόστος αυτοτροφικής αφομοίωσης που χρειάζεται να εξοφληθεί κατά μικτοτροφική ανάπτυξη σε ένα 'ιδανικό' περιβάλλον ετεροτροφίας.

Στο σχήμα 4.15.β, έχουν σχεδιαστεί οι καμπύλες ανάπτυξης που αφορούν στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II και στο μοντέλο Α.Ε., συναρτήσει της ειδικής ροής j_A . Με

αυξανόμενη διαθεσιμότητα αυτοτροφικού υποστρώματος j_A , αυξάνεται η διαφορά των ρυθμών ανάπτυξης στη μικτοτροφία σε σχέση με την αυστηρή ετεροτροφία. Όμως, σε συνθήκες χαμηλής διαθεσιμότητας αυτοτροφικού υποστρώματος, το κόστος αυτοτροφικής αφομοίωσης που συμπεριλαμβάνεται στο μοντέλο μικτοτροφίας, συμβάλλει σε μειονεκτικούς ρυθμούς μικτοτροφικής ανάπτυξης, σε σχέση με τους αντίστοιχους ρυθμούς στην αυστηρή ετεροτροφία. Ουσιαστικά, δεν αντισταθμίζεται το κόστος της μικτοτροφικής (αυτοτροφικής) ικανότητας με την εκμετάλλευση αυτοτροφικού υποστρώματος του περιβάλλοντος.

4.2. ΜΟΝΤΕΛΑ ΥΠΟΧΡΕΩΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

Στα μοντέλα Υ.Μ.-I και Υ.Μ.-II, όταν $j_A \rightarrow \infty$ και $j_H \rightarrow \infty$, προκύπτει ότι, ο ρυθμός αφομοίωσης από τα συμπληρωματικά υποστρώματα, A και H τείνει στη μέγιστη τιμή $j_{V,Mix}^{\max} = y_V^+ k$.

Στα δύο μοντέλα, οι βιοαποδομήσεις των A και H , αυξάνουν, με αύξηση της διαθεσιμότητας των αντιστοίχων υποστρωμάτων: στα σχήματα 4.16.1.α., 4.16.2.α. και 4.16.1.β., 4.16.2.β., απεικονίζονται οι συναρτησιακά υπερβολικές αυξήσεις των ροών αυτοτροφικής ($j_{A,Mix}$) και ετεροτροφικής ($j_{H,Mix}$) βιοαποδόμησης, συναρτήσεων των ροών προσέλευσης j_A και j_H , αντίστοιχα. Παρόμοιες αυξητικές τάσεις, ισχύουν στην επίδραση των μεταβαλλόμενων ροών j_A , j_H στο ρυθμό αφομοίωσης $j_{V,Mix}$ (σχήματα 4.16.1.γ. και 4.16.2.γ.).

Η παραγωγή βιομάζας, απαιτεί την ταυτόχρονη διαθεσιμότητα του αυτοτροφικού και ετεροτροφικού υποστρώματος και η απουσία του ενός στο περιβάλλον ανάπτυξης, αποτρέπει τη βιοαποδόμηση του άλλου. Δηλαδή, όταν $j_A = 0$ (με $j_H \neq 0$) ή $j_H = 0$ (με $j_A \neq 0$), είναι $j_{A,Mix} = 0$, $j_{H,Mix} = 0$ και $j_{V,Mix} = 0$. Σε αρμονία με τα παραπάνω, η αύξηση της διαθεσιμότητας του ενός υποστρώματος αυξάνει την βιοαποδόμηση του άλλου, όπως φαίνεται στα σχήματα 4.16.1.α., 4.16.2.α. ($j_{A,Mix}$ συναρτήσει j_H) και 4.16.1.β., 4.16.2.β. ($j_{H,Mix}$ συναρτήσει j_A).

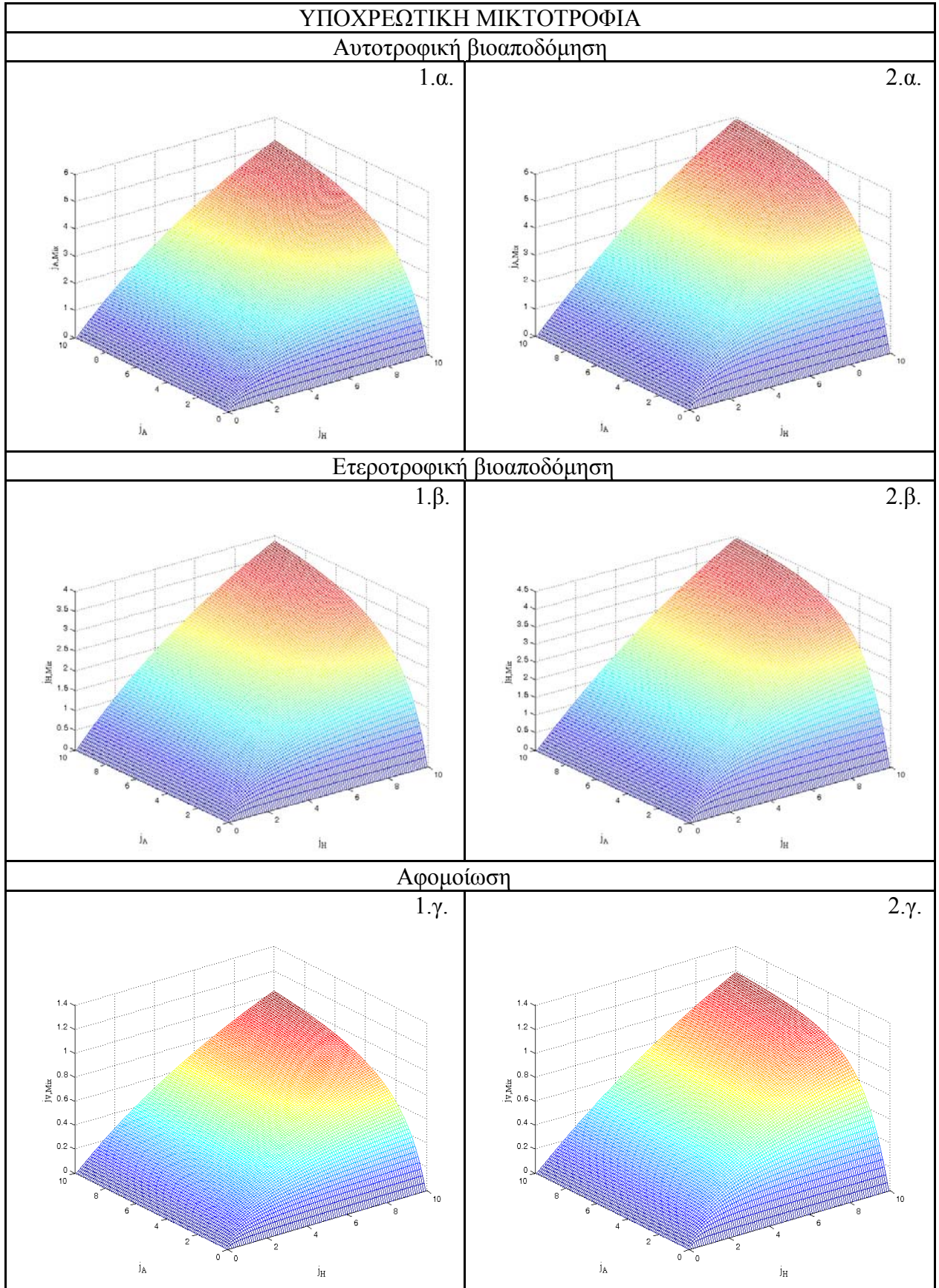
Για δεδομένη διαθεσιμότητα υποστρωμάτων στο περιβάλλον, στο μοντέλο Υ.Μ.-II, οι ροές βιοαποδόμησης των υποστρωμάτων και ο ρυθμός αφομοίωσης, έχουν μεγαλύτερες τιμές σε σχέση με το μοντέλο Υ.Μ.-I. Αυτό εξηγείται από το γεγονός ότι, στο μοντέλο Υ.Μ.-II, η δέσμευση των υποστρωμάτων είναι μια ανεξάρτητη και παράλληλη διαδικασία και η χρονική της περίοδο, είναι μικρότερη σε σχέση με την

περίοδο δέσμευσης των υποστρωμάτων στο μοντέλο Υ.Μ.-Ι., όπου έχει σημασία η σειρά πρόσληψης των απαιτούμενων μορίων υποστρωμάτων, για τον μετασχηματισμό τους σε βιομάζα. Η μικρότερη χρονική περίοδο δέσμευσης, υπονοεί μικρότερη χρονική περίοδο αφομοίωσης ($j_{V,Mix}^{-1} = \text{περίοδος δέσμευσης υποστρωμάτων} + k^{-1}$) άρα και μεγαλύτερο ειδικό ρυθμό αφομοίωσης $j_{V,Mix}$.

Τέλος, αναφέρουμε ότι η διαδικασία της αφομοίωσης περιορίζεται ταυτόχρονα από ένα σχετικά μικρό εύρος των ροών j_A και j_H . Στην περίπτωση που $j_A \gg j_H$ ή $j_H \gg j_A$, είναι:

$$j_{V,Mix} = y_V^+ \frac{k\rho_H j_H}{k + \rho_H j_H} = \frac{j_{V,Mix}^{\max}}{1 + k(\rho_H j_H)^{-1}}, \quad \text{ή} \quad j_{V,Mix} = y_V^+ \frac{k\rho_A j_A}{k + \rho_A j_A} = \frac{j_{V,Mix}^{\max}}{1 + k(\rho_A j_A)^{-1}}$$

αντίστοιχα, με $j_{V,Mix}^{\max} = y_V^+ k$, και η εξίσωση αφομοίωσης εμπίπτει σε κλασσικό μοντέλο Michaelis-Menten κινητικής, που αφορά στην αφομοίωση ενός μοναδικού περιοριστικού υποστρώματος.



Εικόνα 4.16. Ειδικές ροές αυτοτροφικής $j_{A,Mix}$ και ετεροτροφικής $j_{H,Mix}$ βιοαποδόμησης, καθώς και του επαγόμενου ειδικού ρυθμού αφομοίωσης $j_{V,Mix}$, συναρτήσει των ειδικών ροών προσέλευσης j_A και

J_H των υποστρωμάτων A και H αντίστοιχα, στην Υποχρεωτική Μικτοτροφία. Η πρώτη στήλη αφορά στο μοντέλο της Υ.Μ. -I και η δεύτερη στο μοντέλο της Υ.Μ.-II.

5. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Παρακάτω, παραθέτουμε βιβλιογραφικές αναφορές οργανισμών που ακολουθούν τη συμπεριφορά και συγκεντρώνουν χαρακτηριστικά των μοντέλων μικτοτροφίας που δομήσαμε. Η αυτοτροφία εκλαμβάνεται αποκλειστικά ως η διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Στα μοντέλα προαιρετικής μικτοτροφίας θεωρούμε περιοριστικό αυτοτροφικό υπόστρωμα την ένταση του φωτός για τη φωτοσυνθετική αφομοίωση του CO_2 (το CO_2 και τα ανόργανα θρεπτικά υποθέτουμε ότι είναι σε αφθονία και όχι περιοριστικά της ανάπτυξης). Άλλωστε, σύμφωνα με τους McKinley (1977) και τον Ingram και τους συνεργάτες του (1973), το “κλειδί” για την κατανόηση της ετεροτροφίας του άλγους, είναι η αναγνώριση του ελέγχου και της εμπλοκής της ακτινοβολίας του φωτός, σε αυτή τη διαδικασία. Περιοριστικό ετεροτροφικό υπόστρωμα θεωρούμε οποιαδήποτε διαλυτή οργανική ένωση ή σωματιδιακό θήραμα που αποτελούν πηγή ενεργείας και άνθρακα στους οργανισμούς.

Στα μοντέλα της υποχρεωτικής μικτοτροφίας, κατατάσσονται οργανισμοί που δεν παράγουν τη βιομάζα τους και δεν αναπτύσσονται, αποκλειστικά μέσω της φωτοσυνθετικής διαδικασίας ή/και της ετεροτροφικής διαδικασίας πρόσληψης. Εξακολουθούμε να θεωρούμε την ένταση του φωτός, ως το περιοριστικό αυτοτροφικό υπόστρωμα και κάποιο οργανικό υπόστρωμα, ως το περιοριστικό ετεροτροφικό, που καθορίζουν την ετεροτροφική και φωτοσυνθετική διαδικασία αντίστοιχα. Η αδυναμία παραγωγής βιομάζας μέσω της φωτοσύνθεσης μπορεί να οφείλεται σε κάποιον από τους παρακάτω περιοριστικούς παράγοντες στο μέσο ανάπτυξης: απουσία ανόργανης πηγής άνθρακα (CO_2) ή απουσία ανόργανων θρεπτικών ή παραγόντων ανάπτυξης (βιταμινών) στο περιβάλλον καλλιέργειας. Επιπλέον, παρόλο που το ετεροτροφικό υπόστρωμα δεν υποστηρίζει την ανάπτυξη από μόνο του (π.χ δεν αποτελεί πηγή άνθρακα), παρέχει τα απαραίτητα υποστρώματα που απαιτούνται για φωτοσυνθετική ανάπτυξη.

5.1. ΜΟΝΤΕΛΑ ΠΡΟΑΙΡΕΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

Ιδανική Μικτοτροφία I (I.M.-I)

Στη βιβλιογραφία, είναι σχεδόν ανύπαρκτες οι αναφορές οργανισμών που εμφανίζουν τη δυναμική του μοντέλου της I.M.-I. Σε αυτό τον τύπο μικτοτροφίας δεν υπάρχει ‘προτίμηση’ της αυτοτροφικής ή της ετεροτροφικής οδού αφομοίωσης, και αυτό

υπονοεί ότι ένας οργανισμός δεν έχει περισσότερο ‘πλεονέκτημα’ αξιοποιώντας την αυτοτροφική του ιδιότητα σε σχέση με την ετεροτροφική. Ουσιαστικά, σε ένα τέτοιο τύπο μικτοτροφίας υφίσταται μια ‘ισότιμη προσαρμογή’ στις εναλλακτικές στρατηγικές τροφοληψίας, με τέτοιο τρόπο, ώστε αποκλειστικά και μόνο, οι περιβαλλοντικές συνθήκες να καθορίζουν τις συνεισφορές των αφομοιωτικών οδών στη μικτοτροφία. Ποσοτικά, ένα τέτοιο μοντέλο μικτοτροφίας θα έπρεπε να έχει τέτοιες παραμέτρους, έτσι ώστε οι μέγιστοι ρυθμοί ανάπτυξης μέσω αυτοτροφίας και ετεροτροφίας (σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες αντίστοιχα), να έχουν την ίδια τιμή. Βιβλιογραφικά, δεν υπάρχει καμιά μελέτη που να αναφέρει ένα τέτοιο πειραματικό αποτέλεσμα για μικτότροφο.

Πιθανότατα, σε αυτό το τύπο μικτοτροφίας, περιλαμβάνεται η ανάπτυξη του δινομαστιγωτού *Fragilidium sybglabosum*, όταν παράλληλα με την φωτοσυνθετική του δραστηριότητα, προσλαμβάνει θήραμα *Ceratium lineatum* και αναπτύσσεται φαγοτροφικά (Skongaard, 1996). Αν και ο οργανισμός εμφανίζει διαφορά μεταξύ των μέγιστων ρυθμών ανάπτυξης σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ($0.31 \pm 0.02 \text{ d}^{-1}$ και $4.1 \pm 0.2 \text{ d}^{-1}$, αντίστοιχα), οι ρυθμοί μικτοτροφικής ανάπτυξης είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τους αντίστοιχους ρυθμούς σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες, για χαμηλά επίπεδα έντασης φωτός, και παρόμοια, οι ρυθμοί ανάπτυξης στη μικτοτροφία είναι μεγαλύτεροι σε σχέση με τις καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες, για τις ίδιες διαθεσιμότητες χαμηλών συγκεντρώσεων θηράματος στο περιβάλλον ανάπτυξης. Τα πειράματα έδειξαν, ότι η συνεισφορά της φωτοσύνθεσης μειώνεται όσο αυξάνεται η συγκέντρωση θηράματος στο μέσο καλλιέργειας και αντίστοιχα, η φαγοτροφική διαδικασία πρόσληψης θηράματος μειώνεται, όσο αυξάνονται οι συνθήκες φωτός που ευνοούν τη φωτοσύνθεση. Με τον τρόπο αυτό, οι στρατηγικές τροφοληψίας είναι πλήρως ‘αλληλο-βοηθητικές’ της ανάπτυξης, όταν ο οργανισμός αντιμετωπίζει δυσμενείς περιβαλλοντικές συνθήκες.

Ιδανική Μικτοτροφία II (I.M.-II)

Η μικτοτροφική συμπεριφορά του πράσινου άλγους *Haematococcus pluvialis*, ταιριάζει με αυτήν που έχει προβλεφθεί στο μοντέλο της I.M.-II. Ο οργανισμός, αναπτύσσεται φωτοσυνθετικά (φως + CO₂) και επιπλέον ετεροτροφικά σε συνθήκες σκότους, με αφομοίωση οξικού οξέος (Kobayashi et al., 1992). Σε συνθήκες μικτοτροφίας, η συνολική αφομοίωση είναι το άθροισμα που εξασφαλίζεται από τα επιμέρους μεταβολικά μονοπάτια, σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες. Τα αποτελέσματα, συνιστούν ότι οι τροφικές διαδικασίες (φωτοσυνθετική και

αναπνευστική διαδικασία), εξελίσσονται ανεξάρτητα μεταξύ τους. Αυτό, επιβεβαιώνεται από τον αμετάβλητο οξειδωτικό μεταβολισμό του οργανικού υποστρώματος, όταν στο μέσο καλλιέργειας και σε συνθήκες μικτοτροφίας προστεθεί ο φωτοσυνθετικός αναστολέας DCMU και επιπλέον, από τη διατήρηση ανεπηρέαστων σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες, χρωστικών χλωροφύλλης και ασταξανθίνης όταν ο οργανισμός αναπτύσσεται με το ετεροτροφικό υπόστρωμα.

Επιπλέον, το φωτοσυνθετικό χλωροφύκος *Micractinium pusillum*, αφομοιώνει και αναπτύσσεται παρουσία οξικού οξέος σε συνθήκες φωτός (μικτοτροφική ανάπτυξη) και στο σκοτάδι (ετεροτροφική ανάπτυξη) (Bouarab et al., 2004) και η δυναμική της μικτοτροφίας του, είναι σε συμφωνία με αυτή του μοντελου της I.M.-II. Η αφομοίωση του οργανικού υποστρώματος δεν επηρεάζεται από το μεταβολικό αναστολέα του φωτοσυστήματος II, DCMU, άρα και του συνόλου της φωτοσυνθετικής διαδικασίας. Η αφομοίωση του οξικού οξέος σε συνθήκες σκότους και η διατήρηση των ίδιων επιπέδων της, στο φως, συνιστούν ότι η φωτοσυνθετική αφομοίωση και ο οξειδωτικός μεταβολισμός του οξικού οξέος εξελίσσονται ανεξάρτητα και ταυτόχρονα σε μικτοτροφικές συνθήκες.

Παρόμοια αποτελέσματα προκύπτουν κατά τη μικτοτροφική ανάπτυξη του χλωροφύκου *Scenedesmus obliquus*, όταν στο μέσο καλλιέργειας των φωτοσυνθετικά αναπτυσσομένων κυττάρων προστεθεί οξικό οξύ. Ο οργανισμός έχει την ικανότητα ανάπτυξης στο σκοτάδι με αφομοίωση του οργανικού υποστρώματος, αλλά σε μικτοτροφικές συνθήκες, επιτυγχάνει τους μεγαλύτερους ρυθμούς ανάπτυξης (Combres et al., 1994). Με τα ίδια υποστρώματα αυτοτροφίας και ετεροτροφίας, το είδος *Chlorella regularis* εμφανίζει ρυθμούς αφομοίωσης που είναι κατά προσέγγιση ίδιοι με το άθροισμα των ρυθμών αφομοίωσης σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες. Η προσθήκη ενός παράγοντα αναστολής της φωτοσυνθετικής διαδικασίας (CMU-50μM), οδηγεί σε ρυθμούς ανάπτυξης που αντιστοιχούν περίπου στο επίπεδο της καθαρά ετεροτροφικής, για την ίδια διαθεσιμότητα οξικού οξέος στο μέσο ανάπτυξης. (Endo et al., 1977).

Η ιδανική μικτοτροφία αυτού του τύπου, προσδιορίζεται σε άλγη που έχουν την ικανότητα να αναπτυχθούν σε καθαρά αυτοτροφικές και καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, ενώ με ταυτόχρονη παρουσία των υποστρωμάτων στο μέσο ανάπτυξης, οι διαδικασίες των επιμέρους αφομοιώσεων και ο ρόλος τους στην ικανοποίηση των τροφικών αναγκών παραμένουν αμετάβλητες, σε σχέση με τις μη μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης. Αυτό σχετίζεται με τη φύση των υποστρωμάτων και τα μεταβολικά μονοπάτια που εξελίσσονται για τη μετατροπή του κάθε υποστρώματος σε βιομάζα. Πιθανότατα, δεν

είναι τυχαίο το γεγονός ότι βιβλιογραφικά, τα χαρακτηριστικά του μοντέλου της I.M.-II συγκεντρώνουν (κυρίως) τα άλγη που δεσμεύουν φωτοσυνθετικά CO₂ και επιπλέον αφομοιώνουν την οργανική ένωση CH₃COOH. Στα άλγη, ο μεταβολισμός του οξικού οξέος εξελίσσεται μέσω του κύκλου γλυοξάλης (Neilson et al., 1974; Combres et al., 1994). Η ισοκιτρική λύαση, ρυθμιστικό ένζυμο του κύκλου, είναι υπεύθυνη για τον καταβολισμό αυτού του οργανικού υποστρώματος. Επιπλέον, στο κύκλο γλυοξάλης συμμετέχουν και αλλά ένζυμα του κύκλου του τρικαρβοξυλικού οξέος (TCA cycle) όπως το μηλικό οξύ. Η δραστηριότητα των παραπάνω ενζύμων, απουσιάζει σε φωτοσυνθετικά αναπτυσσόμενα κύτταρα και ο κύκλος γλυοξάλης παρακάμπτει αντιδράσεις αποκαρβοξυλίωσης του κύκλου Calvin (Combres et al., 1994). Η ανάπτυξη φυτοπλαγκτονικών ειδών με κατανάλωση οξικού οξέος, προϋποθέτει την ενεργοποίηση της δραστηριότητας ενζύμων που αναφέρθηκαν και δεν σχετίζονται με τα ένζυμα της φωτοσυνθετικής διαδικασίας αφομοίωσης.

Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία I (Π.Α.Μ.-I)

Στη βιβλιογραφία, υπάρχουν πολλές αναφορές μικτότροφων οργανισμών που εμφανίζουν τη δυναμική του μοντέλου Π.Α.Μ.-I. Στα πρωτογενώς αυτότροφα δινομαστιγωτά (με ικανότητα ετεροτροφικής ανάπτυξης σε συνθήκες σκότους), η προσθήκη οργανικών υποστρωμάτων δεν έχει επίδραση στο μεταβολισμό αυτοτροφικών υποστρωμάτων, όταν οι συνθήκες φωτός επιτρέπουν εκμετάλλευση της φωτοσυνθετικής τους ιδιότητας (Fingerhut et al., 1990; Combres et al., 1994). Σε αυτόν τον τύπο μικτοτροφίας, παρόλη τη σημασία της φωτεινής έντασης, ως παράγοντας ρύθμισης της ετεροτροφικής διαδικασίας (Isaksson et al., 1999), δυστυχώς δεν υπάρχουν αναφορές που να εξετάζουν τους ενζυμικούς μηχανισμούς με τους οποίους περιβαλλοντικοί παράγοντες (όπως το φως), επηρεάζουν τη φυσιολογική κατάσταση των κυττάρων και τις στρατηγικές τροφοληψίας. Περισσότερη πληροφορία, αφορά σε κυανοπράσινα άλγη, όπως αναφέρουμε στις τελευταίες παραγράφους. Επιπλέον, οργανισμοί που ακολουθούν τον τύπο ανάπτυξης του μοντέλου Π.Α.Μ.-I, χρειάζονται μικρότερη ποσότητα διαθεσιμότητας φωτός για ανάπτυξη, σε σχέση με την ανάπτυξη τους αποκλειστικά μέσω φωτοσύνθεσης, άρα και μειωμένες συγκεντρώσεις CO₂, που είναι ιδιαίτερα δαπανηρό σε μεγάλης κλίμακας καλλιέργειες (Garcia et al., 2000).

Οι οργανισμοί που εκμεταλλεύονται ένα προστιθέμενο στο μέσο ανάπτυξης τους, οργανικό υπόστρωμα, μεταβάλλουν τα χαρακτηριστικά της ανάπτυξης τους, σε σχέση με την ανάπτυξη απουσία του υποστρώματος. Λόγου χάρη, πειράματα μικτοτροφίας με το άλγος *Chlorella pyrenoidosa*, έδειξαν ότι η προσθήκη γλυκολικού οξέος στο μέσο

καλλιέργειας, οδηγεί σε αύξηση της ανάπτυξης σε περιοριστικές συνθήκες φωτός και συντόμευση της καθυστέρησης φάσης της (Coughlan, 1977). Σύμφωνα με τον Bunt (1969), στα πρωτογενώς αυτότροφα άλγη, όταν οι συχνότητες της έντασης του φωτός είναι περιοριστικές της ανάπτυξης, η ετεροτροφική συνεισφορά, οδηγεί σε αύξηση των ρυθμών ανάπτυξη σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. Αντίθετα, σε περιβάλλοντα αφθονίας της ακτινοβολίας του φωτός, η αφομοίωση οργανικών υποστρωμάτων οδηγεί σε χαμηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης σε σχέση με αυτούς που εξασφαλίζονται αποκλειστικά με αφομοίωση του CO₂ σε καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης.

Στο φωτοσυνθετικό είδος *Oscillatoria agardhii*, η ρύθμιση της ετεροτροφικής διαδικασίας αφομοίωσης της γλυκόζης από τα διαθέσιμα του φωτός, κατά τις μεταναστευτικές του κινήσεις σε φυσικά ενδιαιτήματα λιμνών (Saunders, 1972), φανερώνει πιθανώς ότι κατατάσσεται στο μοντέλο Π.Α.Μ.-Ι. Όταν ο οργανισμός βρίσκεται κοντά στα επιφανειακά νερά, σε ζώνη όπου η ένταση του φωτός είναι ικανοποιητική της φωτοσυνθετικής ανάπτυξης, στηρίζεται αποκλειστικά στην αυτοτροφία για την κάλυψη των τροφικών του αναγκών, αναστέλλοντας τους μηχανισμούς πρόσληψης της γλυκόζης, για οποιαδήποτε διαθέσιμη διαλυτού οργανικού υποστρώματος. Σε μεγαλύτερα βάθη με μικρότερη διαθέσιμη φωτός, η ετεροτροφική διαδικασία τροφοληψίας συμπληρώνει τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα, ενώ στην αφωτική ζώνη και κατά τη διάρκεια της νύχτας, η ανάπτυξη του οργανισμού στηρίζεται αποκλειστικά στη πρόσληψη της γλυκόζης.

Σε μελέτη επίδρασης του φωτός στην αφομοίωση της γλυκόζης, για το μικροάλγος *Chlorella pyrenoidosa*, ο Martinez (1997) και οι συνεργάτες του, κατέληξαν ότι η προσθήκη του οργανικού υποστρώματος αυξάνει την ανάπτυξη μόνο σε συνθήκες χαμηλών εντάσεων φωτισμού. Όσο αυξάνεται η ένταση του φωτός προς τις συνθήκες που προκαλούν μεγιστοποίηση της καθαρά φωτοσυνθετικής ανάπτυξης, τότε οι ρυθμοί αφομοίωσης στη μικτοτροφία, τείνουν προς τους ρυθμούς αφομοίωσης σε συνθήκες απουσίας της γλυκόζης και το άλγος δεν έχει πλεονέκτημα από την προσθήκη της γλυκόζης για υψηλές εντάσεις φωτός.

Η προσθήκη μορίων γλυκερόλης στο μέσο ανάπτυξης του φωτοσυνθετικού μικροάλγους *Pyrenomonas salica* αυξάνει την ανάπτυξη του, σε συνθήκες που περιορίζουν την φωτοσυνθετική διαδικασία δέσμευσης του άνθρακα, δηλαδή σε χαμηλές και ενδιάμεσες εντάσεις φωτισμού (Lewitus et al., 1991a). Ο οργανισμός διατηρεί ένα πλήρη λειτουργικό φωτοσυνθετικό μηχανισμό στη διάρκεια πρόσληψης του οργανικού

υποστρώματος και η φωτοσυνθετική διαδικασία αφομοίωσης δεν επηρεάζεται από το οργανικό υπόστρωμα σε όλες τις εντάσεις φωτός.

Σύμφωνα με τον Jones και τους συνεργάτες του (1995), στο πρωταρχικά αυτότροφο δινομαστιγωτό *Crysochromulina brevifilum* το περιεχόμενο χλωροφύλλης του κυττάρου του και το σύνολο της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, εξαρτώνται από την ένταση του φωτός, αλλά δεν επηρεάζονται από τη συχνότητα του θηράματος *Marsupiomonas pelliculata* που καταναλώνει. Το δινομαστιγωτό έχει υψηλή φωτοσυνθετική απόδοση, συγκρίσιμη με τυπικά φυτοπλαγκτονικά είδη και η πρόσληψη του θηράματος παρέχει μια εναλλακτική πηγή άνθρακα σε περιοριστικές συνθήκες φωτεινής έντασης, αυξάνοντας την ανάπτυξη του. Οι συγγραφείς, συγκρίνοντας την μικτοτροφική συμπεριφορά του *C. brevifilum*, με αυτή του πρωτογενώς ετερότροφου δινομαστιγωτού *Pateriorchomonas malhamensis*, συμπεραίνουν μια διαφορετική δυναμική, με τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα του τελευταίου, να αυξάνεται όσο μειώνεται η διαθεσιμότητα του θηράματος (βλ. μοντέλο Π.Ε.Μ.-Ι).

Σε πειράματα ανάπτυξης του πρυμνεσιόφυτου *Crysochromulina ericita*, με αφομοίωση του μαστιγωτού *Marsupiomonas pelliculata* ως ετεροτροφικό υπόστρωμα, οι μέγιστοι ρυθμοί πρόσληψης του θηράματος εμφανίζονται σε χαμηλές εντάσεις φωτισμού ($25-70 \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Hansen et al., 2002). Η προσθήκη του θηράματος οδηγεί σε αύξηση της ανάπτυξης σε αυτές τις συνθήκες, παρόλα αυτά, δεν φαίνεται να συνεισφέρει ιδιαίτερα σε υψηλές εντάσεις ($150 \mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Οι συγγραφείς πρότειναν ότι η φαγοτροφία αυξάνει την ανάπτυξη σε χαμηλές εντάσεις φωτός και συνεισφέρει σε συνθήκες σκότους. Όταν οι συνθήκες του φωτός δεν είναι περιοριστικές, τότε ο οργανισμός φτάνει το μέγιστο της ανάπτυξης του μέσω της φωτοσύνθεσης, χωρίς να χρειάζεται να καταφύγει στην ετεροτροφική πρόσληψη. Επιπλέον, και σε αρμονία με το μοντέλο Π.Α.Μ.-Ι, η συγκέντρωση χλωροφύλλης *a* των κυττάρων και ο συνολικός φωτοσυνθετικός μηχανισμός δεν επηρεάζεται κατά την ετεροτροφική πρόσληψη του θηράματος.

Οι White (1974) και οι συνεργάτες του, διατυπώνουν ότι η -δευτερεύουσας σημασία σε σχέση με τη αυτοτροφία- ετεροτροφία στα άλγη, είναι σημαντική για (σχετικά μικρή) αύξηση της ανάπτυξης και για επιβίωση σε περιόδους χαμηλής έντασης φωτός και στο σκοτάδι αντίστοιχα. Την ιδιότητα αυτή την προσδιόρισαν στο διάτομο *Cyclotella cryptica*, που σε φυσικά ενδιαίτηματα, και συγκεκριμένα, σε περιοχές αμυδρού φωτισμού, ή στα βαθύτερα σκοτεινά υδάτινα στρώματα, πλούσια σε οργανικό υλικό, έχει τη δυνατότητα να εκμεταλλευτεί το υπόστρωμα της γλυκόζης. Σε εργαστηριακά πειράματα, διαπιστώσαν ότι η ετεροτροφική ανάπτυξη διάρκειας ενός έτους, δεν μεταβάλλει την

φωτοσυνθετική ικανότητα και το περιεχόμενο χλωροφύλλης a και c των κυττάρων, σε σχέση με τα φωτοσυνθετικά αναπτυσσόμενα κύτταρα και ο οργανισμός μπορεί να αναπτυχθεί φωτοσυνθετικά όταν επανέλθει στις κατάλληλες περιβαλλοντικές συνθήκες για αυτοτροφία, ανεξάρτητα με τα επίπεδα της γλυκόζης στο μέσο ανάπτυξης.

Στη φύση, πολλά πρωτογενώς αυτότροφα άλγη έχουν την ικανότητα ενσωμάτωσης στο μεταβολισμό τους οργανικών ενώσεων άνθρακα όπως της γλυκόζης, και παράγωγων της, κορεσμένων λιπαρών οξέων και αιθανόλης, όταν οι συνθήκες φωτός είναι περιοριστικές της ανάπτυξης (Neilson et al., 1974). Λόγου χάρι, σε πολικές περιοχές που τα άλγη υπόκεινται σε περιόδους χαμηλής ηλιακής ακτινοβολίας λόγω σκίασης από χιόνι και πάγο, έχουν προσαρμοστεί ώστε να μεταβολίζουν ικανοποιητικά οργανικά υποστρώματα γλυκόζης (Rivkin et al., 1987). Τέτοιοι μικροοργανισμοί, έχουν την ικανότητα σύνθεσης και διατήρησης συστημάτων πρόσληψης και επεξεργασίας οργανικών υποστρωμάτων. Η ενεργοποίηση των συστημάτων αφομοίωσης εξαρτάται από τη συγκέντρωση των οργανικών υποστρωμάτων στο περιβάλλον, το pH, τη θερμοκρασία του νερού, αλλά κυρίως από τις συνθήκες του φωτός. Το ενδεχόμενο της παθητικής πρόσληψης (διάχυσης) των οργανικών υποστρωμάτων στα κύτταρα των οργανισμών είναι πολύ μικρό, αφού κάτι τέτοιο θα απαιτούσε μεγάλες συγκεντρώσεις τους στα φυσικά ενδιαίτηματα, φαινόμενο που δεν παρατηρείται συνήθως (Tuchman et al., 2006). Επομένως, κατά κανόνα, ο κυριότερος μηχανισμός με τον οποίο άλγη, όπως διάτομα και δινομαστιγωτά, ενσωματώνουν οργανικές ουσίες στα κύτταρά τους, είναι μέσω της ενεργοβόρας πρόσληψης τους. Τέτοιοι ενεργοβόροι μηχανισμοί αναστέλλονται, όταν οι συνθήκες του περιβάλλοντος επιτρέπουν την ικανοποίηση των κυτταρικών απαιτήσεων σε άνθρακα με αφομοίωση ανόργανης μορφής αυτού (CO₂), με χρησιμοποίηση αναγομένης ενέργειας από τις φωτοχημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης (Droop, 1974; Neilson et al., 1974; Tuchman et al., 2006). Οι μεταβολικά δαπανηροί μηχανισμοί πρόσληψης των οργανικών υποστρωμάτων, ενεργοποιούνται μόνο όταν δεν μπορεί να ακολουθηθεί η αυτοτροφική διαδικασία ανάπτυξης. Κάτι τέτοιο παριστάνεται στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I, με δέσμευση του ετεροτροφικού υποστρώματος σε μια ελεύθερη συνθετική μονάδα και αναστολή δέσμευσης του, όταν έχει προσληφθεί το αυτοτροφικό υπόστρωμα.

Ο Sheath και οι συνεργάτες του (1974), μελέτησαν τα συστήματα πρόσληψης της γλυκόζης στο δευτερογενώς ετερότροφο άλγος *Bracteacoccus minor*. Διαπιστώσαν ότι, ο οργανισμός συνθέτει ένα ενεργοβόρο σύστημα πρόσληψης της γλυκόζης, ρυθμιζόμενο από την ένταση του φωτός. Η επαγωγή του, πραγματοποιείται σε συνθήκες σκότους ή πολύ χαμηλών εντάσεων φωτεινής ενέργειας, ενώ αδρανοποιείται σε υψηλές εντάσεις

φωτός. Το σύστημα αυτό, επιτρέπει στον οργανισμό να επιβιώνει σε στρώματα νερού, που δεν μπορεί να αναπτυχθεί φωτοσυνθετικά. Τα χαρακτηριστικά της ανάπτυξης του άλγους, δείχνουν ότι, καθώς η φωτοσύνθεση αυξάνει με αύξηση της έντασης του φωτός, η πρόσληψη της γλυκόζης παρουσιάζει την αντιστροφή τάση για το ίδιο εύρος των εντάσεων του φωτός. Ένα παρόμοιο σύστημα μεταφοράς της γλυκόζης διαπίστωσε ο Hellebust (1971) για το διάτομο *Cyclotella cryptica*. Όσο αυξάνονται οι συνθήκες φωτός που ευνοούν την φωτοσύνθεση, τόσο αδρανοποιείται το σύστημα μεταφοράς της γλυκόζης στο κύτταρο. Η μέγιστη πρόσληψη του οργανικού υποστρώματος εμφανίζεται σε συνθήκες σκότους ενώ στο μήκος κύματος που μεγιστοποιείται η φωτοσύνθεση επάγεται μια 90% αδρανοποίηση του συστήματος μεταφοράς.

Οι Pelroy et al. (1972a), μελέτησαν αναλυτικά τη ρύθμιση του μεταβολισμού της γλυκόζης στο προαιρετικά ετερότροφο στέλεχος του άλγους *Aphanocapsa 6714*. Η πρώτη φάση οξειδωσης της γλυκόζης ρυθμίζεται από το ένζυμο της αφυδρογονάσης της 6-φωσφορικής γλυκόζης, που διεγείρεται από την παρουσία του υποστρώματος NADP^+ . Η σύνθεση αυτού του ενζύμου αναστέλλεται από την παρουσία του ενδιάμεσου υποστρώματος του κύκλου του Calvin, της 1,5-διφωσφοριβουλόζης (RUDP) που αποτελεί άμεσο παραγωγό του μεταβολισμού του φωτός. Η RubisCO, το ένζυμο που χρησιμοποιείται στον κύκλο του Calvin, καταλύει την καρβοξυλίωση της RUDP με CO_2 και H_2O για την παραγωγή υδατανθράκων. Επομένως, κατά τη δέσμευση CO_2 στο φως, η οξείδωση της εξωτερικής πηγής γλυκόζης, μέσω της πορείας των φωσφοπεντοζών, μειώνεται με αύξηση της έντασης του φωτός και με αύξηση της παραγωγής φωτοσυνθετικών προϊόντων.

Στα άλγη, η ρύθμιση του ενζύμου της αφυδρογονάσης της 6-φωσφορικής γλυκόζης, από τη φωτοσυνθετική διαδικασία, μπορεί να γίνει και με διαφορετικό τρόπο εκτός από την επίδραση του RUDP σε αυτό. Το ένζυμο αυτό (η ενεργοποίηση του οποίου εμπλέκεται στον καταβολισμό της εξωτερικής πηγής γλυκόζης μέσω του κύκλου των φωσφοπεντοζών), ελέγχεται σε επίπεδο δραστηριότητας από την οξειδοαναγωγική κατάσταση του κυττάρου σε συνθήκες μικτοτροφίας στο πρωταρχικά αυτότροφο - μικτότροφο κυανοβακτήριο *Plectonema Boryanum* (Raboy et al., 1976). Όταν η αναγόμενη ενεργεία (NADPH) στο κύτταρο είναι υψηλή, μέσω της μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης, η δράση του ενζύμου αναστέλλεται και η ενσωμάτωση της γλυκόζης στο κύτταρο του οργανισμού δεν είναι εφικτή. Η αφομοίωση της γλυκόζης πραγματοποιείται μόνο όταν η αναστέλλεται η μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων (μέσω προσθήκης DCMU) δηλαδή όταν αναστέλλεται η φωτοσυνθετική διαδικασία παραγωγής NADPH. Επομένως, όταν έχουν προκύψει

φωτοσυνθετικά προϊόντα που σχετίζονται με την μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων, αποτελούν ανασταλτικούς ρυθμιστικούς παράγοντες για την αφομοίωση της γλυκόζης (αποτύπωση του παραπάνω στο μοντέλο Π.Α.Μ.-I: μη δέσμευση του ετεροτροφικού υποστρώματος της γλυκόζης στις καταστάσεις $SU_{A\bullet}$ των SUs).

Ενζυμικές μελέτες όπως οι παραπάνω, εξηγούν ικανοποιητικά την κυτταρική διαδικασία με την οποία οι οργανισμοί ρυθμίζουν την ετεροτροφική αφομοίωση. Τέτοιες μελέτες φυσιολογίας, με αναλυτική περιγραφή των υποκείμενων μηχανισμών ρύθμισης του μεταβολισμού των υποστρωμάτων, είναι διαθέσιμες μόνο για τα κυανοπράσινα βακτήρια και όχι για τα πρώτιστα. Περισσότερες μελέτες για τη ρύθμιση των αφομοιωτικών διαδικασιών σε ενζυμικό επίπεδο απαιτούνται για να γίνει πιο σαφής και να ενισχυθεί η ένταξη των μικτότροφων στην κατηγορία Π.Α.Μ.-I.

Πρωτογενώς Αυτοτροφική Μικτοτροφία II (Π.Α.Μ.-II)

Το δινομαστιγωτό *Gyrodinium galatheanum* δεν έχει την ικανότητα να προσλάβει βακτήρια και να αναπτυχθεί σε συνθήκες σκότους (Li et al., 1999). Παρόλα αυτά, όταν προστίθονται βακτήρια στο μέσο καλλιέργειας σε συνθήκες φωτός, ο οργανισμός μπορεί να τα ενσωματώσει στο μεταβολισμό του πετυχαίνοντας μεγαλύτερους ρυθμούς αφομοίωσης σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες. Στο συγκεκριμένο είδος, η ετεροτροφία αποτελεί μια στρατηγική συμπλήρωσης του άνθρακα που έχει αφομοιωθεί φωτοσυνθετικά. Η φωτοεπαγόμενη ρύθμιση της ετεροτροφίας, οφείλεται πιθανότατα σε κάποιο πλαστιδιακό προερχόμενο μεταβολικό παράγοντα που παράγεται μόνο σε συνθήκες φωτός (Li et al., 1999, 2000). Μια άλλη εξήγηση της ετεροτροφικής αφομοίωσης αποκλειστικά σε συνθήκες φωτός, είναι ότι, η σύνθεση των ενζύμων που εμπλέκονται στην πρόσληψη και πέψη των βακτηρίων επάγονται μέσω της φωτοσυνθετικά παραγόμενης ενεργείας ATP. Η διαδικασία αυτή αποτυπώνεται στο μοντέλο Π.Α.Μ.-II με τη θεώρηση ότι η δέσμευση του ετεροτροφικού βακτηριακού υποστρώματος είναι εφικτή σε SUs στην κατάσταση $SU_{A\bullet}$. Επομένως, υφίσταται θετική συσχέτιση της φαγοτροφίας με τις συνθήκες φωτός που ευνοούν τη φωτοσύνθεση.

Το φωτοσυνθετικό μονοκύτταρο κυανοβακτήριο *Synechocystis sp. PPC 6803*, δεν μπορεί να προσλάβει το υπόστρωμα της γλυκόζης σε συνθήκες σκότους. (Wang et al., 2002; Kong et al., 2003), αλλά έχει, όμως, την ικανότητα αύξησης της ανάπτυξης του μέσω ετεροτροφικής πρόσληψης, όσο αυξάνονται οι συνθήκες φωτός που ευνοούν ταυτόχρονα τη φωτοσύνθεση (Andersson et al, 1991). Η αφομοίωση της γλυκόζης εξαρτάται από τη δραστηριότητα του PSI κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της

φωτοσύνθεσης (κυκλική φωτοφωσφορυλίωση). Στελέχη του οργανισμού με απενεργοποιημένα γονίδια που κωδικοποιούν τις υπομονάδες PSI δεν μπορούν να αναπτυχθούν ετεροτροφικά. (Wang et al., 2002). Το κυανοβακτηρίο διαθέτει τα ένζυμα Gap1 και Gap2, της υδρογενάσης της 3-φωσφορικής γλυκεραλδεϋδης (GADPH) με ευδιάκριτα διαφοροποιημένους μεταβολικούς ρόλους στη διάρκεια της μικτοτροφικής ανάπτυξης (Koksharova et al., 1997). Στελέχη του οργανισμού με μεταλλαγές απενεργοποιημένων γονιδίων *gap1* (*gap1⁻*), εκφράζουν το Gap2 ένζυμο, που εμπλέκεται αποκλειστικά στη φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα μέσω του κύκλου Calvin. Αντίστοιχα, στελέχη με ομόζυγες μεταλλαγές *gap2⁻*, εκφράζουν το Gap1 ένζυμο που εμπλέκεται στον μεταβολισμό της εξωτερικής πηγής γλυκόζης. Τα ένζυμα Gap1 και Gap2, παρόλο που συν-εκφράζονται στο κύτταρο του κυανοβακτηρίου, εξειδικεύονται αυστηρά στην καταβολική και αναβολική ροή άνθρακα, καταλύοντας τα μεταβολικά μονοπάτια της ετεροτροφίας και αυτοτροφίας, αντίστοιχα (Koksharova et al., 1997). Επομένως υπάρχει ανεξαρτησία των αφομοιωτικών διαδικασιών: η φωτοσυνθετική αφομοίωση, δεν επηρεάζεται από το υπόστρωμα της γλυκόζης και η αφομοίωση της γλυκόζης δεν αναστέλλεται από προϊόντα της μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης (NADPH), όπως έχουμε δει αντίθετα σε παραδείγματα κυανοβακτηρίων που χρησιμοποιούν γλυκόζη στο μοντέλο Π.Α.Μ.-Ι.

Τα μονοκύτταρα κυανοβακτήρια *Synechococcus* και *Aphanocapsa* εμφανίζουν σχεδόν μηδενικούς ρυθμούς ετεροτροφικής πρόσληψης οξικού οξέος στο σκοτάδι. Το φως έχει θετική επίδραση στη δραστηριότητα της acetyl-COA συνθετάσης, που εμπλέκεται στη δέσμευση του οξικού οξέος στα κύτταρα των οργανισμών με ατελή TCA κύκλο (Inlenfeldt et al., 1977). Η πρόσληψη του οργανικού υποστρώματος αναστέλλεται πλήρως, με αναστολή των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης (με προσθήκη DCMU). Σε συνθήκες πλήρους σκότους τα κύτταρα είναι αδύνατον να οξειδώσουν αυτό το υπόστρωμα για την παραγωγή ενέργειας υπό την μορφή ATP που θα χρησιμοποιηθεί για τη μετατροπή του οξικού οξέος σε κυτταρικό υλικό. Υπάρχουν αρκετές αναφορές για αυτήν τη μορφή φωτοεπαγόμενης πρόσληψης και μεταβολισμού του οξικού οξέος στα κυανοπράσινα άλγη (Pelroy et al., 1972a; Gemmill et al., 1974; Neilson et al., 1974; Wood et al., 2004). Παρόμοια χαρακτηριστικά συγκεντρώνει το άλγος *Scenedesmus falcatus* το οποίο μπορεί να αφομοιώσει οξικό οξύ παρουσία φωτός, αλλά δεν έχει την ικανότητα να αναπτυχθεί με αυτό το υπόστρωμα σε συνθήκες σκότους (Fingerhut et al., 1990, Combres et al., 1994).

Στο φωτοσυνθετικό στέλεχος *Chlorella VJ79*, όταν στο μέσο ανάπτυξης του προστεθεί η οργανική ουσία της σερίνης, παρατηρείται μια συνεργιστική δράση μεταξύ

διαδικασιών μεταβολισμού στο χλωροπλάστη και στα μιτοχόνδρια (Lalucat et al., 1983). Τα πειράματα δείχνουν ότι η σερίνη δεν αποτελεί υπόστρωμα για ετεροτροφική ανάπτυξη του άλγους σε συνθήκες σκότους, αλλά αυξάνει την ανάπτυξη του οργανισμού σε μικτοτροφικές συνθήκες, χωρίς να επηρεάζει την φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα. Η αφομοίωση της σερίνης απαιτεί φως στο μέσο καλλιέργειας, και πιθανώς ελέγχεται από ένα επαγόμενο από τη φωτεινή ένταση ένζυμο ή ενεργοποιείται μέσω ενδιάμεσων αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης.

Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία I (Π.Ε.Μ.-I)

Το δινομαστιγωτό *Paterioorchomonas malhamensis*, θεωρείται αποδοτικότερος βακτηριοθηρευτής σε σχέση με την φωτοσυνθετική του ικανότητα (Caron et al., 1990; Jones, 1994; Palsson et al., 2004). Σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, η φαγοτροφική πρόσληψη δεν εξαρτάται από την ένταση του φωτός, ενώ αυξάνεται με αύξηση της συχνότητας βακτηρίων στο μέσο ανάπτυξης (Caron et al., 1990; Sanders et al., 1989; Skovgaard, 1996). Η παρουσία του φωτός επιτρέπει σε αυτό το είδος να πετυχαίνει μεγαλύτερους ρυθμούς ανάπτυξης, λόγω της συνεισφοράς της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης. Η τελευταία, ως επιβιωτική στρατηγική συμπλήρωσης της ετεροτροφίας, φαίνεται να είναι σημαντική μόνο σε συνθήκες χαμηλής βακτηριακής βιομάζας και υψηλής έντασης φωτός (Sanders et al., 1990; Palsson et al., 2004). Όταν ο οργανισμός αναπτύσσεται με το ετεροτροφικό υπόστρωμα, η παραγωγή χλωροφυλλών αναστέλλεται, ακόμα και αν τα επίπεδα της έντασης του φωτός είναι κατάλληλα για μεγιστοποίηση της φωτοσυνθετικής ανάπτυξης (Lewitus et al., 1991b). Οι παραπάνω μαρτυρίες αποτυπώνονται στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-I μέσω της θεώρησης ότι η δέσμευση του αυτοτροφικού υποστρώματος είναι εφικτή σε SUs στην κατάσταση SU_{H} .

Επιπλέον, η απόκτηση άνθρακα (μέσω φαγοτροφικής πρόσληψης θηράματος *Ceratium lineatum*) στο δινομαστιγωτό *Fragilidium subglobosum*, δεν εξαρτάται από την ένταση του φωτός (Skovgaard et al., 2000). Από την άλλη μεριά, η φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα σε συνθήκες μικτοτροφίας, εμφανίζεται μειωμένη για τις ίδιες εντάσεις φωτός σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες (απουσία θηράματος). Οι συγγραφείς, συμπεραίνουν ότι η διαθεσιμότητα του θηράματος στο μέσο καλλιέργειας, οδηγεί το δινομαστιγωτό στην κάλυψη των αναγκών του σε άνθρακα μέσω της 'προτιμητέας' ετεροτροφίας, ακόμα και αν οι συνθήκες έντασης του φωτός προκαλούν κορεσμό της φωτοσυνθετικής ανάπτυξης.

Οι τροφικές ιδιότητες του μαστιγωτού *Ochromonas*, που μελετήθηκαν από τον Andersson και τους συνεργάτες του (1989), φανερώνουν ότι συγκεντρώνει χαρακτηριστικά αφομοίωσης του μοντέλου της Π.Ε.Μ.-Ι και τα χαρακτηριστικά ανάπτυξης που απορρέουν από αυτό. Το δινομαστιγωτό θεωρείται ‘περισσότερο’ ετερότροφος (φαγότροφος) και ‘λιγότερο’ αυτότροφος οργανισμός, διαθέτει όμως λειτουργικούς χλωροπλάστες, αλλά με χαμηλότερη συγκέντρωση χλωροφυλλών σε σχέση με άλλα φυτοπλαγκτονικά είδη. Αποτέλεσμα αυτού, είναι ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης του οργανισμού να είναι 10-50 φορές μικρότερος σε σύγκριση με άλλα φωτοσυνθετικά είδη. Σε συνθήκες μικτοτροφίας, η φαγοτροφική πρόσληψη δεν επηρεάζεται από την ένταση του φωτός, ενώ η (χαμηλής απόδοσης) φωτοσυνθετική διαδικασία αυξάνεται σε συνθήκες μείωσης των σωματιδίων ετεροτροφικής πηγής τροφής για την κάλυψη αναγκών σε ATP, NADPH και άνθρακα, αυξάνοντας την συνολική ανάπτυξη.

Η μικτοτροφική ανάπτυξη του άλγους *Rhodospirillum rubrum* με κατανάλωση μηλικού οξέος ως ετεροτροφικό υπόστρωμα (Slater et al., 1973) έχει χαρακτηριστικά του μοντέλου της Π.Ε.Μ.-Ι. Η αφομοίωση του οργανικού υποστρώματος, καθορίζει τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα και καταστέλλει ένζυμα του κύκλου του Calvin. Για συγκεκριμένες συνθήκες φωτός και CO₂, η παρουσία του οργανικού υποστρώματος, οδηγεί σε μείωση της δραστηριότητας της υδρογενάσης της 1,5 διφοσφορικής ριβουλόσης που εμπλέκεται στη φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα. Η μέγιστη φωτοσυνθετική αφομοίωση στη μικτοτροφία είναι τουλάχιστον δύο φορές μικρότερη σε σχέση με τις καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες και η κάλυψη των αναγκών του κυττάρου σε άνθρακα καλύπτονται προτιμητέα από το οργανικό υπόστρωμα.

Χαρακτηριστικά μικτοτροφικής αφομοίωσης του μοντέλου Π.Ε.Μ.-Ι, συγκεντρώνει το δινομαστιγωτό *Fragilidium mexicanum*, όταν αναπτύσσεται σε συνθήκες φωτός, με πρόσληψη του φυτοπλαγκτονικού είδους *Lingulodinium polyedrum* (Jeong et al., 1999). Η πρόσληψη βακτηρίων, αυξάνει με αύξηση της διαθεσιμότητας θηράματος και είναι ανεξάρτητη από την ένταση του φωτός (20-200 μE m⁻² s⁻¹) στο μέσο καλλιέργειας. Η ικανότητα του να φωτοσυνθέτει όταν περιορίζεται το ετεροτροφικό υπόστρωμα, του προσφέρει σημαντικό πλεονέκτημα επιβίωσης σε σχέση με άλλα δινομαστιγωτά.

Στο μονοκύτταρο άλγος *Galdieria sulphuraria*, η αφομοίωση της γλυκόζης έχει επίδραση στις φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης (Oesterhelt et al., 2007). Συγκεκριμένα, σε μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης, η αυξανόμενη διαθεσιμότητα της γλυκόζης, ρυθμίζει αρνητικά τον αριθμό των θυλακοειδών μεμβρανών, των φωτοσυνθετικών χρωστικών και της ενζυμικής σύνθεσης των πλαστιδίων, ενώ το φως έχει τα αντίθετα αποτελέσματα. Ο οργανισμός ‘προτιμά’ την ετεροτροφική οδό

αφομοίωσης και αναστέλλει τη φωτοσύνθεση όταν η γλυκόζη είναι σε αφθονία στο περιβάλλον ανάπτυξης. Από την άλλη μεριά, η προσθήκη DCMU στη μικτοτροφία αναστέλλει τη φωτοσύνθεση αλλά δεν επηρεάζει τον μεταβολισμό της γλυκόζης, που παραμένει αμετάβλητος σε σχέση με τις συνθήκες σκότους. Τα παραπάνω συνιστούν ότι, η μικτοτροφική συμπεριφορά του άλγους έχει τα χαρακτηριστικά του μοντέλου Π.Ε.Μ.-Ι.

Η ρύθμιση της φωτοσυνθετικής και ετεροτροφικής διαδικασίας αφομοίωσης που περιγράφεται στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-Ι, βρίσκει εφαρμογή στην μελέτη ανάπτυξης του άλγους *Scenedesmus obliquus*, με φωτοσυνθετική δέσμευση άνθρακα και πρόσληψη μορίων γλυκόζης (Abeliovich, et al., 1977). Φωτοσυνθετικά αναπτυσσόμενα κύτταρα του οργανισμού, διαθέτουν ένα ενεργό σύστημα αφομοίωσης της γλυκόζης μέσω του οποίου την προσλαμβάνουν όταν είναι διαθέσιμη στο μέσο ανάπτυξης. Το φως δεν αναστέλλει τη διαδικασία ενσωμάτωσης της γλυκόζης στα κύτταρα των οργανισμών, ενώ αντίθετα, η πρόσληψη της γλυκόζης αναστέλλει το ρυθμό φωτο-αφομοίωσης του CO₂ στα ετεροτροφικά αναπτυσσόμενα κύτταρα του οργανισμού. Οι συγγραφείς κατέληξαν ότι, τα αποτελέσματά τους είναι αντίθετα από αυτά που προσδιόρισαν οι Pelroy και οι συνεργάτες του (1972a) και ο Hellebust (1971) (βλ. συζήτηση για το μοντέλο Π.Α.Μ -Ι).

Ταυτόχρονες μετρήσεις της φωτοσυνθετικής δέσμευσης του ανόργανου άνθρακα και της πρόσληψης βακτηρίων, σε διάφορα βάθη λιμνών μελέτης, που αφορούν στο χρυσοφύκος *Dinobryon*, έδειξαν ότι ο οργανισμός στηρίζεται 'προτιμητέα' στην ετεροτροφία, σε σχέση με τη φωτοσύνθεση, για την κάλυψη των τροφικών του αναγκών. (Bird et al., 1986, 1987; Holen, 1999). Ο ρυθμός της ετεροτροφικής πρόσληψης είναι ίδιος τόσο στη διάρκεια της ημέρας με παράλληλη φωτοσυνθετική δραστηριότητα (μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης), όσο και στη διάρκεια της νύχτας (καθαρά ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης), για την ίδια διαθεσιμότητα θηράματος. Η ετεροτροφική πρόσληψη εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα των βακτηρίων, τη θερμοκρασία του νερού και όχι από τα επίπεδα της ηλιακής ακτινοβολίας (αυτοτροφικό υπόστρωμα) (Bird et al., 1987). Η φωτοσύνθεση είναι μεγαλύτερη στα επιφανειακά νερά, μειώνεται με το βάθος και κυρίως με την αφθονία των βακτηρίων στο περιβάλλον. Αποτελεί μια επιβιωτική στρατηγική συμπλήρωσης της αφομοιωμένης ενεργείας από την πρόσληψη βακτηρίων και αύξησης της ανάπτυξης σε περιοριστικές συνθήκες διαθεσιμότητας αυτού του ετεροτροφικού υποστρώματος.

Πιθανότατα, σε αυτό το μοντέλο μικτοτροφικής αφομοίωσης ανήκουν είδη του γένους *Euglena* (Monroy et al, 1984) και *Nephroselmis* (Lewitus et al., 1994). Η ανάπτυξη χλωροπλαστών, απαραίτητη για την αφομοίωση του φωτός και του CO₂, υπόκειται στη διαδικασία της "καταβολικής αναστολής" (catabolite repression) από το προτιμητέο

εναλλακτικό υπόστρωμα της γλυκόζης όταν αυτό είναι διαθέσιμο για ετεροτροφική ανάπτυξη. Συγκεκριμένα, στο είδος *Euglena gracilis* η αφομοίωση της γλυκόζης φαίνεται να αναστέλλει την επαγωγή φωτοεπαγόμενων ενζύμων όπως τη χλωροπλαστικής συνθετάσης *vatyl-tRNA* (Monroy et al, 1984). Οι οργανισμοί πετυχαίνουν μέγιστους ρυθμούς ανάπτυξης ετεροτροφικά και αποφεύγουν την κατανάλωση βιοσυνθετικής ενέργειας, οργανιδίων και μιτοχονδριακών ενζύμων για ανάπτυξη μέσω της δευτερεύουσας (όσον αφορά τους ρυθμούς ανάπτυξης που εξασφαλίζονται), φωτοσυνθετικής οδού αφομοίωσης (Monroy et al, 1984; Lewitus et al., 1991b, 1994).

Πρωτογενώς Ετεροτροφική Μικτοτροφία II (Π.Ε.Μ.-II)

Η μικτοτροφική συμπεριφορά του δινομαστιγωτού *Gyrodinium replendens* είναι σε συμφωνία με αυτήν που έχει προβλεφθεί στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II. Ο οργανισμός διαθέτει δικούς του χλωροπλάστες και αναπτύσσεται φωτοσυνθετικά, ενώ επιπλέον τρέφεται ετεροτροφικά με το δινομαστιγωτό *Prorocentrum minimum* (Skovgaard, 2000). Ενώ, αναπτύσσεται σε συνθήκες σκότους, με διαθεσιμότητα θηράματος στο μέσο καλλιέργειας η φωτοσυνθετική διαδικασία ανάπτυξης, επάγεται μόνο σε συνθήκες μικτοτροφίας. Όταν απουσιάζει το ετεροτροφικό υπόστρωμα του θηράματος (καθαρά αυτοτροφικές συνθήκες) το περιεχόμενο χλωροφύλλης *a* του κυττάρου μειώνεται δραματικά και ο οργανισμός παύει να αναπτύσσεται. Ουσιαστικά, παρατεταμένη απουσία θηράματος, οδηγεί σε απώλεια τόσο της φαγοτροφικής, όσο και της φωτοσυνθετικής ικανότητας. Η εξάρτηση της φωτοσύνθεσης από το ετεροτροφικό υπόστρωμα, έγκειται στην απόκτηση κάποιου παράγοντα ανάπτυξης (θρεπτικά ή βιταμίνες) που περιορίζουν τη φωτοσυνθετική δέσμευση του άνθρακα και αποκτώνται μέσω της ετεροτροφικής πρόσληψης. Ο ρυθμός πρόσληψης του θηράματος δεν διαφέρει σημαντικά στο φως (μικτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης) και στο σκοτάδι (ετεροτροφικές συνθήκες ανάπτυξης) για τις ίδιες συνθήκες διαθεσιμότητας βακτηριακού υποστρώματος. Ο μέγιστος ρυθμός ετεροτροφικής πρόσληψης είναι περίπου ο ίδιος τόσο σε συνθήκες σκότους όσο και σε συνθήκες φωτός, συνιστώντας την ανεξαρτησία της ετεροτροφικής διαδικασίας από τις αυτοτροφικές συνθήκες ανάπτυξης.

Μικροάλγη που δεν έχουν την ικανότητα γενετικής σύνθεσης χλωροπλαστών (π.χ. κάποια είδη του γένους *Ochromonas*), θεωρούνται υποχρεωτικά ετερότροφοι, λόγω του ότι δεν μπορούν να δεσμεύσουν ανόργανο άνθρακα μέσω της φωτοσυνθετικής διαδικασίας (Holen, 1999). Παρόλα αυτά, “πρωτόζωα” είδη, κάποια βλεφαριδωτά, δινομαστιγωτά και σαρκοδίνες, μπορούν να απομονώνουν και να συνκρατούν πλαστίδια με χρωστικές που προέρχονται από την πρόσληψη των φυτοπλαγκτονικών θηραμάτων

τους (Stoecker, 1998; Lewitus et al., 1999). Σε κάποιες περιπτώσεις αυτά τα “κλεπτοπλαστίδια” είναι φωτοσυνθετικά λειτουργικά μέσα στον ξενιστή τους και σε κατάλληλες συνθήκες φωτός μπορούν να συμβάλλουν στην αύξηση της ανάπτυξης του ξενιστή δεσμεύοντας CO₂ (Skonsgaard, 1998). Τα κρυπτόφυτα αποτελούν την προτιμητέα πηγή χλωροπλαστών σε πολλά πρώτιστα (Eriksen et al., 2002). Η φωτοσυνθετική ικανότητα κλεπτοπλαστιδίων στα πρωτόζωα είναι εφήμερη. Προκειμένου οι οργανισμοί να καταφέρουν να διατηρούν τη φωτοσυνθετική ικανότητα αυτής της μορφής, χρειάζεται να τα ανανεώνουν συνεχώς μέσω κατανάλωσης φυτοπλαγκτονικών θηραμάτων (Stoecker, 1998, 1999; Jacobsen et al., 2000). Η εφήμερη φύση των προσλαμβανόμενων χλωροπλαστών, αποδίδεται στη γήρανση και απέκκριση τους (Stoecker et al., 1987; 1990). Η συγκράτηση τους στα δινομαστιγωτά προσδιορίζεται στη περιφέρεια των κυττάρων τους, για μεγιστοποίηση της απορρόφησης της έντασης του φωτός. Επιπλέον, αυτού του είδους οι χλωροπλάστες, δεν είναι γενετικά ολοκληρωμένοι, από τη στιγμή που δεν έχουν την ικανότητα διαίρεσης εντός του ξενιστή τους (Jones, 1994). Παραδείγματα δινομαστιγωτών με κλεπτοχλωροπλάστες αναφέρονται στον Skonsgaard (1998) (π.χ. *Ampidium roecilochroum*, *Gymnodinium acidotum*). Οι οργανισμοί που αποκτούν τη φωτοσυνθετική ικανότητα με απομόνωση χλωροπλαστών, θεωρούνται πρωταρχικά ετερότροφοι, με την έννοια, ότι η ετεροτροφική ικανότητα ανάπτυξης είναι αποδοτικότερη από την αυτοτροφική (Stoecker, 1999) και η δυναμική της μικτοτροφικής τους ανάπτυξης ταιριάζει με αυτή του μοντέλου Π.Ε.Μ.-II.

Είναι λογικό να υποθέσουμε ότι, στην περίπτωση που δεν υπάρχει διαθεσιμότητα θηράματος, δεν επάγεται η φωτοσυνθετική διαδικασία σε οργανισμούς που απομονώνουν (μικρής διάρκειας ζωής) πλαστίδια από τα θηράματα τους. Σύμφωνα με τον Jones και τους συνεργάτες του (1995) και τον Schoonhoven (2002), σε αυτής της μορφής τη μικτοτροφία, η συγκέντρωση της χλωροφύλλης α αυξάνεται, με αύξηση της παρουσίας θηράματος στο περιβάλλον ανάπτυξης. Παρακάτω, παραθέτουμε κάποια παραδείγματα που αφορούν σε αυτόν το τύπο μικτοτροφίας.

Το δινομαστιγωτό *Pfiesteria piscidica* προσλαμβάνει χρυσοφύκη του γένους *Rhodomonas* και αναπτύσσεται μέσω αυτών, τόσο σε συνθήκες φωτός όσο και στο σκοτάδι (Feinstein et al., 2002). Επιπλέον, έχει την ικανότητα της απομόνωσης λειτουργικών πλαστιδίων από το θήραμα του. Ο ρυθμός φαγοτροφικής πρόσληψης δεν μεταβάλλεται μεταξύ των συνθηκών φωτός και σκότους. Παρόλο που η ένταση του φωτός δεν επηρεάζει τη διαδικασία της ετεροτροφικής πρόσληψης, η αύξηση της, οδηγεί σε αύξηση της ανάπτυξης του δινομαστιγωτού που προσδιορίζεται στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα των κλεπτοχλωροπλαστών. Μια αναμφισβήτητη παρατήρηση στη μελέτη

των Feinsein και συνεργατών (2002) είναι ότι η φωτοσύνθεση είναι θετικά εξαρτώμενη από τη συγκέντρωση θηράματος στο μέσο καλλιέργειας και παρουσία αυτού, η φαγοτροφική ανάπτυξη συμπληρώνεται από την φωτοσυνθετική ανάπτυξη. Η απομάκρυνση του θηράματος και η παύση της ετεροτροφικής πρόσληψης, οδηγεί σε μια γρήγορη απώλεια των φωτοσυνθετικών χρωστικών και του ενζύμου RubisCO που προέρχονται από τα κύτταρα του θηράματος *Rhodomonas* και εξαφάνιση της αυτοτροφικής συνιστώσας αφομοίωσης και ανάπτυξης. Η παρατήρηση αυτή αποτυπώνεται στο μοντέλο Π.Ε.Μ.-II με τη θεώρηση ότι η δέσμευση του αυτοτροφικού υποστρώματος γίνεται μόνο σε SUs στην κατάσταση $SU_{.H}$ και όχι σε SUs στην κατάσταση $SU_{..}$.

Παρόμοια αποτελέσματα προκύπτουν για τα κλεπτοπλαστιδιακά δινομαστιγωτά *Amphidinium roecilochroum* (Larsen, 1988; Stoecker, 1998) και πιθανότατα και για το *Gymnodinium gracilentum* (Skovgaard, 1998). Η αύξηση της ανάπτυξης των οργανισμών σε συνθήκες φωτός, σε σύγκριση με τις συνθήκες σκότους, οφείλεται στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα των προσλαμβανομένων, μέσω των θηραμάτων, πλαστιδίων και παρατηρείται μόνο όταν είναι διαθέσιμο το θήραμα στο μέσο ανάπτυξης.

5.2 ΜΟΝΤΕΛΑ ΥΠΟΧΡΕΩΤΙΚΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ

Υποχρεωτική Μικτοτροφία I (Υ.Μ.-I)

Σε αυτή την κατηγορία, κατατάσσονται οργανισμοί που η ανάπτυξή τους δεν υποστηρίζεται μόνο με την πρόσληψη του αυτοτροφικού ή μόνο με την πρόσληψη του ετεροτροφικού υποστρώματος. Επιπλέον, οι οργανισμοί δεν έχουν την ικανότητα εκμετάλλευσης των πηγών τροφής που σχετίζονται με την αυτοτροφική διαδικασία, χωρίς να έχει προηγηθεί η αντίστοιχη διαδικασία δέσμευσης του ετεροτροφικού υποστρώματος. Παρακάτω, παραθέτουμε κάποια παραδείγματα.

Το μονοκύτταρο μαστιγωτό *Laboea strobila* εξαρτάται από τη φωτοσύνθεση για την κάλυψη των αναγκών του σε άνθρακα και από τη φαγοτροφική πρόσληψη θηράματος-άλγους για την απόκτηση της φωτοσυνθετικής του ιδιότητας (χλωροπλάστες θηράματος) (Stoecker, 1988). Η πρόσληψη του θηράματος από μόνη της, δεν μπορεί να εξασφαλίσει την ανάπτυξη του οργανισμού. Σε αυτό το είδος, ο ρόλος της φαγοτροφίας εντοπίζεται στην προμήθεια κάποιας πηγής εφήμερων χλωροπλαστών, προκειμένου να μπορεί να ακολουθήσει η αυτοτροφική διαδικασία (σειριακή δέσμευση υποστρωμάτων) και στην ικανοποίηση αναγκών σε άζωτο και πιθανός φώσφορο που περιορίζουν τη φωτοσύνθεση

και δεν μπορούν να προσληφθούν σε ανόργανη μορφή (μη μεμονωμένη από την ετεροτροφική διαδικασία πρόσληψης αυτοτροφική συνιστώσα ανάπτυξης).

Παρόμοια χαρακτηριστικά, προκύπτουν για το βλεφαριδωτό *Strombidium stylifer* το οποίο προσλαμβάνει σωματιδιακό υλικό μικροάλγων και απομονώνει για εκμετάλλευση τους χλωροπλάστες τους (McManus et al., 2004). Ο οργανισμός δεν αναπτύσσεται ετερότροφα στο σκοτάδι, ούτε στο φως απουσία θηράματος, ενώ χρειάζεται να λαμβάνει νέους χλωροπλάστες ανά μερικά 24ωρα για τη διατήρηση της φωτοσυνθετικής του ιδιότητας. Ο υψηλός ρυθμός ανάπτυξης με ταυτόχρονη παρουσία φωτός (για δέσμευση του CO₂) και ετεροτροφικής πηγής τροφής (για απόκτηση χλωροπλαστών και επιπλέον θρεπτικών συστατικών, ως περιοριστικών υποστρωμάτων φωτοσύνθεσης), συνιστούν την κατάταξη του στο μοντέλο Y.M.-I.

Με ανεστραμμένους τους όρους του αυτοτροφικού και ετεροτροφικού υποστρώματος, σε αυτό το μοντέλο περιλαμβάνεται πιθανώς, η μικτοτροφική ανάπτυξη του κλώνου CCMP 538 του χλωρόφυτου *Ochromonas* (Keller, 1994). Η πρόσληψη βακτηρίων, παρέχει κάποια περιοριστικά θρεπτικά ή απαραίτητους παράγοντες για φωτοσυνθετική ανάπτυξη, που δεν μπορεί να δεσμεύσει το άλγος σε ανόργανη μορφή. Τα βακτήρια δεν αποτελούν πηγή άνθρακα και όταν προσλαμβάνονται δεν μπορούν από μόνα τους, να συμβάλλουν στην ανάπτυξη του άλγους. Τόσο η φωτοσυνθετική διαδικασία δέσμευσης του άνθρακα, όσο και η διατήρηση της φαγοτροφικής πρόσληψης αυξάνονται, με αύξηση της διαθεσιμότητας του φωτός. Επιπλέον, η πρόσληψη βακτηρίων δεν μπορεί να πραγματοποιηθεί χωρίς να έχει προηγηθεί η αυτοτροφική διαδικασία, δηλαδή σε συνθήκες σκότους. Τα ετεροτροφικά ένζυμα αφομοίωσης / πέψης των βακτηριών χρειάζονται φως για τη σύνθεση τους και αυτό μπορεί να παρασταθεί μόνο με τη σειριακή δέσμευση υποστρωμάτων στο μοντέλου της Y.M.-I, όπου το ετεροτροφικό υπόστρωμα δεν μπορεί να δεσμευτεί σε ελεύθερες συνθετικές μονάδες *SU*..

Υποχρεωτική Μικτοτροφία II (Y.M.-II)

Στην υποχρεωτική μικτοτροφία αυτού του τύπου, περιλαμβάνονται μεταξύ άλλων, αυτοτροφικά αναπτυσσόμενοι οργανισμοί με ικανότητα ετεροτροφικής πρόσληψης, όταν στο μέσο ανάπτυξής τους και σε συνθήκες φωτός, δεν είναι διαθέσιμο το ανόργανο υπόστρωμα άνθρακα για πρόσληψη. Η απουσία αυτής της πηγής άνθρακα, υπαγορεύει μη φωτοσυνθετική δραστηριότητα για την παραγωγή της βιομάζας τους. Παρόλο αυτά, η μικτοτροφική ικανότητα των οργανισμών, επιτρέπει τη χρήση εναλλακτικής, δευτερεύουσας πηγής οργανικού άνθρακα, όταν αυτή βρίσκεται διαθέσιμη στο μέσο

ανάπτυξης. Ο όρος της ‘φωτο(αυτο)τροφίας’, ανάγεται σε “φωτο(ετερο)τροφίας”, με την έννοια ότι η φωτοσυνθετική διαδικασία, εξελίσσεται εναλλακτικά με κατανάλωση οργανικού υποστρώματος άνθρακα. Επιπρόσθετα, η πρόσληψη του οργανικού υποστρώματος είτε σε συνθήκες φωτός είτε σε συνθήκες σκότους, δεν μπορεί να συμβάλει από μόνη της, στην ανάπτυξη των οργανισμών. Θα αναφέρουμε κάποια παραδείγματα παρακάτω.

Το άλγος *Euglena gracilis*, μπορεί να χρησιμοποιήσει το υπόστρωμα του γλυκολικού οξέος, ως μοναδική πηγή άνθρακα στο φως (απουσία διαθεσιμότητας CO₂ στο μέσο ανάπτυξης) αλλά όχι για ετεροτροφική ανάπτυξη όταν το προσλαμβάνει σε συνθήκες σκότους (Merret et al., 1973). Η (μικτοτροφική) ανάπτυξη του οργανισμού καταργείται με προσθήκη στο μέσο καλλιέργειας της ένωσης DCMU. Αυτό, υποδηλώνει την εξάρτηση της διαδικασίας από την κυκλική φωτοσφωφορυλίωση. Ο οργανισμός χρησιμοποιεί το φως (αυτοτροφικό υπόστρωμα) ως πηγή ενεργείας, και το γλυκολικό οξύ (ετεροτροφικό υπόστρωμα) ως πηγή άνθρακα για την κάλυψη των τροφικών του αναγκών.

Επιπρόσθετα, το μοντέλο της Y.M.-II, φαίνεται να βρίσκει εφαρμογή στη φωτοετεροτροφική ανάπτυξη του κυανοβακτηρίου *Agmanellum quadruplicatum*, όταν στο μέσο καλλιέργειας και σε συνθήκες φωτός, απομακρυνθεί οποιαδήποτε ποσότητα CO₂ και προστεθεί γλυκερόλη, οργανική ένωση που δεν υποστηρίζει την ανάπτυξη του οργανισμού στο σκοτάδι (Ingram et al., 1973). Παρουσία φωτός, η μετατροπή της γλυκερόλης σε κυτταρικό άνθρακα παρουσιάζει μεγάλη απόδοση. Η αφομοίωση αυτής της μοναδικής πηγής άνθρακα, συνδέεται έμμεσα με τα φωτοσυστήματα I και του II της αυτοτροφικής διαδικασίας. Το CO₂ που προκύπτει από την οξείδωση της γλυκερόλης δεσμεύεται στον κύκλο του Calvin, με αποτέλεσμα την μετατροπή της εξωτερικής πηγής οργανικού άνθρακα σε κυτταρικό υλικό, μέσω της φωτοσυνθετικής οδού αφομοίωσης.

Μικτοτροφική συμπεριφορά του μοντέλου της Y.M.-II, εμφανίζουν επιπλέον οργανισμοί που δεν μπορούν να αναπτυχθούν αποκλειστικά με το ετεροτροφικό υπόστρωμα (πιθανότατα, δεν αποτελεί πηγή άνθρακα), αλλά μέσω της ετεροτροφικής πρόσληψης, είτε σε συνθήκες φωτός είτε σε συνθήκες σκότους, αποκτούν περιοριστικά θρεπτικά συστατικά για την αυτοτροφία τους, ή κάποιο απαραίτητο παράγοντα ανάπτυξης που δεν μπορεί να αποκτηθεί σε ανόργανη μορφή (Bird & Kalff 1987; Nygaard & Tobiensen 1993; Stoecker et al., 1987; Skovgaard et al., 2000). Δηλαδή, η αναγκαιότητα της ετεροτροφικής διαδικασίας, έγκειται στην απόκτηση περιοριστικών υποστρωμάτων για φωτοσυνθετική ανάπτυξη. Παραθέτουμε κάποια παραδείγματα.

Το χρυσόφυτο *Dinobryon cylindricum* δεν έχει την ικανότητα επιβίωσης σε συνθήκες συνεχούς σκότους, ακόμα και αν στο μέσο ανάπτυξής του προστεθούν υψηλές συγκεντρώσεις βακτηριών. Σε εργαστηριακά πειράματα, παρατηρήθηκε ότι λαμβάνει έως και το 99% του απαραίτητου αζώτου και φωσφόρου μέσω πρόσληψης βακτηριών. Αυτά τα θρεπτικά δεν μπορούν να αποκτηθούν όταν βρίσκονται σε ανόργανες μορφές στο περιβάλλον ανάπτυξης. Η ετεροτροφική διαδικασία πρόσληψης, καλύπτει ανάγκες της φωτοσυνθετικής ανάπτυξης, ενώ η φωτοσυνθετική δέσμευση ανόργανου άνθρακα, είναι η μοναδική πηγή άνθρακα, για την κάλυψη των κυτταρικών αναγκών του οργανισμού. (Caron et al., 1993; Rothhaupt, 1997). Ουσιαστικά, η βακτηριοφαγία σε αυτό το είδος, παρέχει κάποιους απαραίτητους παράγοντες ανάπτυξης που δεν μπορούν να προσληφθούν φωτοσυνθετικά ή τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά για φωτοσυνθετική ανάπτυξη (Caron et al., 1993; Floder et al., 2005).

Επιπλέον, το χρυσόφυτο *Uroglena americana*, θεωρείται ένας υποχρεωτικά φωτο-φαγότροφος οργανισμός, που τόσο το φως, όσο και η παρουσία βακτηρίων θεωρούνται απαραίτητα για την ανάπτυξη του (Kimura et al., 1985). Η φαγοτροφία αποτελεί διαδικασία για την απόκτηση βιταμινών και παραγόντων ανάπτυξης (π.χ. φωσφολιπίδια) που υποκινούν τη φωτοσυνθετική διαδικασία δέσμευσης του άνθρακα. Όταν η πηγή των παραγόντων ανάπτυξης (δηλαδή η συγκέντρωση βακτηρίων) απομακρύνεται από το μέσο ανάπτυξης, ο οργανισμός δεν μπορεί να αξιοποιήσει τη φωτοσυνθετική του ιδιότητα και οδηγείται στο θάνατο (Kimura et al., 1989; Skovgaard, 2000).

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Παρακάτω, παρατίθενται οι πίνακες με τα πιο συχνά χρησιμοποιούμενα σύμβολα κατά τη μοντελοποίηση. Στις μονάδες μέτρησης, όπου t , είναι ο χρόνος και -, αδιάστατη παράμετρος (Kooijman 2000). Στον πίνακα 3, όλες οι ροές / ρυθμοί είναι ειδικές, εκφρασμένες δηλαδή, ανά μονάδα βιομάζας (V) κυττάρου.

Πίνακας 1α. Υποστρώματα

Σύμβολο	Σημασία
A	Αυτοτροφικό
H	Ετεροτροφικό

Πίνακας 1β. Στρατηγικές / διαδικασίες τροφοληψίας

$A.A.$	Αυστηρή Αυτοτροφία
$A.E.$	Αυστηρή Ετεροτροφία
Mix	Μικτοτροφία

Πίνακας 2. Μεταβλητές κατάστασης και περιβαλλοντικές μεταβλητές

Σύμβολο	Σημασία	Μονάδα μέτρησης
C_A	Συγκέντρωση A	$\text{mol } A (\text{mol } V)^{-1}$
C_H	Συγκέντρωση H	$\text{mol } H (\text{mol } V)^{-1}$
V	Συγκέντρωση βιομάζας κυττάρου οργανισμού-ατόμου	$\text{mol } V$

Πίνακας 3. Συναρτήσεις

Σύμβολο	Σημασία	Μονάδα μέτρησης
$\theta_{x,y}$	Ποσοστό των SUs στην κατάσταση δέσμευσης x, y των A, H αντίστοιχα	-
j_x	Ροή προσέλευσης μορίων υποστρώματος x στις SUs ($j_x \propto C_x$)	$\text{mol } x (\text{mol } V)^{-1} t^{-1}$
$j_{x,z}$	Ροή βιαποδόμησης του υποστρώματος x στη διαδικασία z	$\text{mol } x (\text{mol } V)^{-1} t^{-1}$
$j_{V,z}$	Ρυθμός αφομοίωσης μέσω της διαδικασίας z	$\text{mol } x (\text{mol } V)^{-1} t^{-1}$
$j_{V,x,z}$	Ρυθμός αφομοίωσης x σε προϊόν V (x -συνιστώσα αφομοίωσης) στη διαδικασία z	$\text{mol } x (\text{mol } V)^{-1} t^{-1}$
$j_{V,z}^{j_y=0}$	Ρυθμός αφομοίωσης απουσία του υποστρώματος y , μέσω της διαδικασίας z	$\text{mol } x (\text{mol } V)^{-1} t^{-1}$

$j_{V,G}$ z	Ρυθμός ανάπτυξης στη διαδικασία z	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1} \text{ t}^{-1}$
$j_{V,G}^{j_y=0}$ z	Ρυθμός ανάπτυξης απουσία του υποστρώματος y , μέσω της διαδικασίας z	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1} \text{ t}^{-1}$
Y	Συντελεστής απόδοσης (κόστος αναβάθμισης V)	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1}$

Πίνακας 4. Παράμετροι

Σύμβολο	Σημασία	Τιμή	Μονάδα μέτρησης
ρ_A / ρ_{AH}	Πιθανότητα δέσμευσης του A στις καταστάσεις $\theta_{..} / \theta_{..H}$ των SUs	0.8 (0.2) *	-
ρ_H / ρ_{HA}	Πιθανότητα δέσμευσης του H στις καταστάσεις $\theta_{..} / \theta_{..A}$ των SUs	0.2 (0.8) *	-
k_A / k_{AH}	Ρυθμός επεξεργασίας του A στις καταστάσεις θ_A / θ_{AH} των SUs	5	t^{-1}
k_H / k_{HA}	Ρυθμός επεξεργασίας του H στις καταστάσεις θ_H / θ_{HA} των SUs	3	t^{-1}
k	Ρυθμός επεξεργασίας των A και H στην κατάσταση θ_{AH} των SUs	7	t^{-1}
$y_{V,A}$	moles V που παράγονται με αφομοίωση 1 mol A	0.6	$\text{mol } V (\text{mol } A)^{-1}$
$y_{V,H}$	moles V που παράγονται με αφομοίωση 1 mol H	0.8	$\text{mol } V (\text{mol } H)^{-1}$
y_A^+	moles A που απαιτούνται για την παραγωγή y_V^+ moles V	4	$\text{mol } A (\text{mol } V)^{-1}$
y_H^+	moles H που απαιτούνται για την παραγωγή y_V^+ moles V	3	$\text{mol } H (\text{mol } V)^{-1}$
y_V^+	moles V που παράγονται με αφομοίωση y_A^+ moles A και y_H^+ moles H	0.8	$(\text{mol } A + \text{mol } H) (\text{mol } V)^{-1}$
k_M	κόστος (ρυθμός) διατήρησης V	0.04	t^{-1}
y^0	Βασικό κόστος ανάπτυξης	1	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1}$
y^A	Κόστος αυτοτροφικής αφομοίωσης	1.5	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1}$
y^H	Κόστος ετεροτροφικής αφομοίωσης	1	$\text{mol } V (\text{mol } V)^{-1}$

* Η τιμή στην παρένθεση αναφέρεται στα μοντέλα Π.Ε.Μ.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abeliovich A., Weisman D. (1977). Role of Heterotrophic Nutrition in Growth of the Alga *Scenedesmus obliquus* in High-Rate Oxidation Ponds. *Ap. Envir. Microb.* 42, 32-37.
- Andersson L., McIntosh L. (1991). Light activated heterotrophic growth of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803: a blue-light-requiring process. *J. Bacteriol.* 173, 2761-2767.
- Andersson A., Falk S., Samuelsson G. (1989). Nutritional characteristics of a mixotrophic nanoflagellate *Ochromonas* sp. *Microb. Ecol.* 17, 251-262.
- Arenovski L., Lim L., Caron A. (1995). Mixotrophic nanoplankton in oligotrophic waters of the Sargasso Sea may employ phagotrophy to obtain major nutrients. *J. Plankton. Res.* 17, 801-820
- Bergstrom K., Jansson M., Drakare S., Blomqvist P. (2003). Occurrence of mixotrophic flagellates in relation to bacteroplankton production, light regime and availability of inorganic nutrients in unproductive lakes with differing humic contents. *Freshwater Biology* 48, 862-877
- Bird D.F., Kalff J. (1986). Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science* 231, 493-495
- Bird DF, Kalff J. (1987). Algal phagotrophy: regulating factors and importance relative to photosynthesis in Dinobryon (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.* 32, 277-284
- Bouarab L., Dauta A., Loudikia M. (2004). Heterotrophic and mixotrophic growth of *Micractinium pusillum* Fresenius in the presence of acetate and glucose: effect of light and acetate gradient concentration *Water Research* 38, 2706-271
- Brandt, B.W., Kooijman S.A.L.M. (2003). A general model for multiple substrate biodegradation. Application to co-metabolism of structurally non-analogous compounds. *Wat. Res.* 37, 4843-4854.
- Bunt J. (1969). Observations on photoheterotrophy in a marine diatom. *Phycol.* 5, 37-42
- Caron D., Porter G., Sanders W. (1990). Carbon, nitrogen and phosphorus budgets for the mixotrophic phytoflagellate *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysophyceae) during bacterial ingestion. *Limnology and Oceanography* 35, 433-443.
- Caron D., Sanders W., Lim L., Marras C., Amaral A., Whitney S., Aoki B., Porter G. (1993). Light-dependent phagotrophy in the freshwater mixotrophic chrysophyte *Dinobryon cylindricum*. *Microb. Ecol.* 25, 93-111

- Chen G., Chen F. (2006). Growing phototrophic cells without light. *Biotechnology Letters* 28, 607–616
- Combres C., Laliberte J., Reyssac J. (1994). Effect of acetate on growth and ammonium uptake in the microalga *Scenedesmus obliquus*. *Phys. Plantarum* 91, 729-734.
- Coughlan S. (1977). The effect of organic carbon substrates on the growth, photosynthesis and dark survival of marine algae. *Br. phycol. J.* 12, 155-162
- Dolan J.R. and Pérez M.T. (2000) Costs, benefits and characteristics of mixotrophy in marine oligotrichs. *Freshwater Biology* 45, 227–238
- Dooren de Jong L.E. (1967). Dark and light metabolism of amino acids in *Chlorella vulgaris*. *Antonie van Leeuwenhoek* 33, 166-170
- Droop M. (1974). Heterotrophy of carbon. *Algal Physiology and Biochemistry*. Blackwell, Oxford, 530–559.
- Egorova E., Bukhov N., Shugaev A., Los D. (2006). Effect of Exogenous Glucose on Electron Flow to Photosystem I and Respiration in Cyanobacterial Cells. *Russian Journal of Plant Physiology* 53, 298–304.
- Eiler A. (2006). Evidence for the ubiquity of mixotrophic bacteria in the upper ocean - implications and consequences. *Environ. Microbiol.* doi:10.1128/AEM.01559-06
- Endo H., Sansawa H., Nakajima K. (1977). Studies on *Chlorella regularis* heterotrophic fast-growing strain II. Mixotrophic growth in relation to light intensity and acetate concentration. *Plant Cell Physiol.* 18, 199–205.
- Eriksen N., Hayes K., Lewitus A. (2002). Growth responses of the mixotrophic dinoflagellates, *Cryptoperidiniopsis* sp. and *Pfiesteria piscicida*, to light under prey-saturated conditions. *Harmful Algae* 1,191-203
- Estep W., Davis G., Keller D., Sieburth M. (1986). How important are oceanic algal nanoflagellates in bacterivory? *Limnology and Oceanography* 31, 646-650
- Feinstein T., Sun M., Lin S. (2002). Effects of light on photosynthesis, grazing and population dynamics of the heterotrophic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida*. *J. Phycol.* 38, 659–669
- Fingerhut U., Soeder C. (1990). Acetate utilization in *Scenedesmus falcatus*, an alga from high rate ponds *Algol. Stud.* 60, 57-64.
- Floder S., Burns C. (2005). The influence of fluctuating light on diversity and species number of nutrient limited phytoplankton. *J. Phycol.* 41, 950–956
- Garcia M., Miron S., Sevilla E., Grima F., Garcia C. (2005). Mixotrophic growth of the microalga *Phaeodactylum tricorutum*. Influence of different nitrogen and organic carbon sources on productivity and biomass composition. *Process Biochemistry* 40, 297–305

- Garcia M., Sevilla J., Fernandez F., Grima E., Camacho F. (2000). Mixotrophic growth of *Phaeodactylum tricornutum* on glycerol: growth rate and fatty acid profile. *J. appl. Phycol.* 12, 239–248.
- Gemmill E., Galloway R. (1974). Photoassimilation of acetate by *Ulva lactuca*. *J. Phycol.* 10, 359-366
- Hammer C., Pitchford W. (2005). The role of mixotrophy in plankton bloom dynamics, and the consequences for productivity. *J. Marine Science*, 62, 833-840
- Hansen P., Hjorth Z. (2002). Growth and grazing responses of *Chrysochromulina ericina* (Prymnesiophyceae): the role of irradiance, prey concentration and pH. *Marine Biology*, 141, 975–983
- Hellebust A. (1971). Kinetics of glucose transport and growth of *Cyclotella cryptica*. *J. Phycol.* 7, 1-4
- Holen A., Boraas E. (1995). Mixotrophy in chrysophytes. In: *Chrysophyte Algae: Ecology, Phylogeny and Development*. 119–140
- Holen D. (1999). Effects of prey abundance and light intensity on the mixotrophic chrysophyte *Poterioochromonas malhamensis* from a mesotrophic lake. *Freshwater Biology* 42, 445-455
- Ingram L., Van Baalen C., Calder, A. (1973). Role of Reduced Exogenous Organic Compounds in the Physiology of the Blue-Green Bacteria (Algae): Photoheterotrophic Growth of an "Autotrophic" Blue-Green Bacterium *Journal of bacteriology* 114, 701-705.
- Inlenfeldt M., Gibson J. (1977). Acetate Uptake by the Unicellular Cyanobacteria *Synechococcus* and *Aphanocapsa*. *Arch. Microbiol.* 113, 231-241
- Isaksson A., Jansson P., Bergstrom M. (1999). Bacterial grazing by phagotrophic phytoflagellates in a deep humic lake in northern Sweden. *Journal of plankton research* 21, 247-268
- Jakobsen H., Hansen J., Larsen, J. (2000). Growth and grazing responses of two chloroplast-retaining dinoflagellates: Effect of irradiance and prey species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201,121-128.
- Jeong H. Yoo Y., Yih W. (2004). Mixotrophy in phototrophic harmful alga *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae): prey species, the effects of prey concentration, and grazing impact. *J. Eukaryot. Microbiol.* 51, 563-569
- Jeong J., Shim H., Kim S., Park Y., Lee W., Lee. Y. (1999). Feeding by the mixotrophic thecate dinoflagellate *Fragilidium* cf. *mexicanum* on red-tide and toxic dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176, 263-277
- Jones H., Durjun P., Leadbeater B., Green J. (1995). The relationship between photoacclimation and phagotrophy with respect to chlorophyll a, carbon and nitrogen content and cell size of *Chrysochromulina brevifilum* (prymnesiophyceae). *Phycologia*, 34, 128-134

- Jones I. (1994). Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Marine Microbial Food Webs* 8, 87–96
- Jones I. (2000). Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology* 45, 219-226
- Jones I., Rees S. (1994). Influence of temperature and light on particle ingestion by the freshwater phytoflagellates *Dinobryon*. *Archiv fuer Hydrobiologie* 132, 203-211
- Jones J. (1997). A classification of mixotrophic protists based on their behaviour. *Freshwater Biol.* 37, 35- 43
- Jones W., Leadbeater S., Green C. (1993). Mixotrophy in marine species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae): ingestion and digestion of a small green flagellate. *J. Mar. Biol. Ass.* 73, 283-296
- Jost C., Lawrence C.A., Campolongo F., van de Bund W., Hill S., DeAngelis D.L. (2004). The effects of mixotrophy on the stability and dynamics of a simple planktonic food web model. *Theoretical Population Biology*, 66, 37–51
- Keller D. (1994). Phagotrophy of fluorescently labelled bacteria by an oceanic phytoplankter. *Microb. Ecol.* 28, 39-52
- Kiel (2003). Mixotrophic flagellates in coastal marine sediments: quantitative role and ecological significance (book).
- Kimura B., Ishida Y. (1985). Photophagotrophy in *Uroglena americana*, Chrysophyceae. *Japanese Journal of Limnology* 46, 315-318.
- Kimura B., Ishida Y. (1989). Phospholipid as a growth factor of *Uroglena americana*, a red tide Chrysophyceae in Lake Biwa. *Nippon Suisan Gakkaishi* 55, 799-804
- Kobayashi M., Kakizono T., Yamaguchi K., Nishio N., Nagai S. (1992). Growth and astaxanthin formation of *Haematococcus pluvialis* in heterotrophic and mixotrophic conditions. *J. Ferm. Bioeng.* 74, 12–20.
- Koksharova O., Schubert M., Shestakov N., Cerff A. (1997). Genetic and biochemical evidence for distinct key functions of two highly divergent GAPDH genes in catabolic and anabolic carbon flow of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Molecular Biology* 36,183–194
- Kong R., Xu X., Hu Z. (2003). A TPR-family membrane protein gene is required for light-activated heterotrophic growth of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *FEMS Microbiology Letters* 219, 75-79
- Kooijman S.A.L.M. (1998). The synthesizing unit as model for the stoichiometric fusion and branching of metabolic fluxes. *Biophys. Chem.* 73, 179–188.
- Kooijman S.A.L.M. (2000). Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, Cambridge.

- Kooijman S.A.L.M. (2001). Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. *Phil. Trans. Royal Soc. London B: Biol. Sci.* 356, 331-349.
- Kooijman S.A.L.M. (2006). Pseudo-faeces production in bivalves. *J. Sea Res.* 56, 331-349
- Kooijman S.A.L.M., Dijkstra H.A., Kooi B.W. (2002). Light-induced mass turnover in a mono-species community of mixotrophs. *J. theor. Biol.* 214, 233-254
- Kooijman S.A.L.M., Hengeveld R. (2005). The symbiotic nature of metabolic organization. *Current Themes in Theoretical Biology*, 159-202
- Lalucat J., Imperia J., Pares P. (1983). Utilization of Light for the Assimilation of Organic Matter in *Chlorella* sp. VJ79. *Biotechnology and Bioengineering* XXVI, 677-681.
- Larsen J. (1988). An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae), a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes. *Phycologia* 27, 366-377
- Lewin, J. (1963). Heterotrophy in marine diatoms. *Marine microbiology*, 229-235. Ed. by C. H. Oppenheimer. Springfield, III.: C.C. Thomas
- Lewitus A., Howard B., Glasgow J., Burkholder J. (1999). Kleptoplastidy in the toxic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida* (dinophyceae). *J. Phycol.* 35, 303-312
- Lewitus J., Caron A., Miller R. (1991a). Effects of light and glycerol on the organization of the photosynthetic apparatus in the facultative heterotroph *Pyrenomas salina* (Cryptophyceae). *Journal of Phycology* 27, 578-587.
- Lewitus J., Caron A. (1991b). Physiological responses of phytoflagellates to dissolved organic substrate additions.1. Dominant role of heterotrophic nutrition in *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysophyceae). *Plant Cell Physiology* 32, 671-680
- Lewitus J., Kana M. (1994). Responses of estuarine phytoplankton to exogenous glucose: stimulation versus inhibition of photosynthesis and respiration. *Limnol. Oceanogr.* 39, 182-189
- Li A., Stoecker D., Coats D. (2000). Mixotrophy in *Gyrodinium galatheanum* (Dinophyceae): Grazing responses to light intensity and inorganic nutrients. *J Phycol.* 36, 33-45
- Li A., Stoecker D., Adolf J. (1999). Feeding, pigmentation, photosynthesis and growth of the mixotrophic dinoflagellate *Gyrodinium galatheanum* *Aquat. Microb. Ecol.* 19, 163-176
- Lika K., Nisbet R.M. (2000). A Dynamic Energy Budget Model based on Partitioning of Net Production. *Journal of Mathematical Biology*, 41:361-386
- Lika K., Kooijman S.A.L.M. (2003). Life history implications of allocation to growth versus reproduction in Dynamic Energy Budgets. *Bulleting of Mathematical Biology* 65, 809-834

- Lika K., Papandroulakis N. (2005). Modeling feeding processes: a test of a new model for sea bream (*Sparus aurata* L.) larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 425-435
- Madigan T., Martinko, and J. Parker. (2003). Metabolic diversity. In M. T. Madigan, J. M. Martinko, J. Parker (ed.) *Brock Biology of microorganisms*, Pearson Education Inc. 549-611
- Martinez M., Camacho J., Jimnez B., Espinola J. (1997). Influence of light intensity on the kinetic and yield parameters of *Chlorella pyrenoidosa* mixotrophic growth. *Process Biochemistry* 32, 93-98
- McKinley K. (1977). Light-Mediated Uptake of H-Glucose in a Small Hard-Water Lake. *Ecology* 58, 1356-1365
- McManus G.(2004). Marine planktonic ciliates that prey on macroalgae and enslave their chloroplasts. *Limnol. Oceanogr.* 49, 308–313
- Merret M., Lord J. (1973). Glycollate formation and metabolism by algae. *New phytol.* 72, 751-767
- Monroy A., Schwartzbach S. (1984). Catabolite repression of chloroplast development in Euglena. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 81, 2786-2790
- Narang A., Pilyugin S. (2005). Towards an integrated physiological theory of microbial growth: from subcellular variables to population dynamics. *Mathematical biosciences and engineering* 2,173-210
- Neilson A., Lewin R. (1974). The uptake and utilization of organic carbon by algae: an essay in comparative biochemistry. *Phycologia* 13, 227-264
- Nieva M., Valiente E. (1996). Inorganic Carbon Transport and Fixation in Cells of *Anabaena variabilis* adapted to Mixotrophic Conditions. *Plant Cell Physiol.* 37, 1-7
- Nisbet R.M., Muller E.B., Lika K. and Kooijman. S.A.L.M. (2000). From molecules to ecosystem through dynamic energy budget models. *Journal of Animal Ecology*, 69, 913-926
- Nygaard K., Tobiensen A. (1993). Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnol Oceanogr* 38, 273-279
- Oesterhelt C., Schmalzlin, E., Schmitt M., Lokstein H. (2007). Regulation of photosynthesis in the unicellular acidophilic red alga *Galdieria sulphuraria*. *The Plant Journal* 51, 500–511
- Osanai T., Azuma M., Tanaka M. (2007). Sugar catabolism regulated by light- and nitrogen-status in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *The Royal Society of Chemistry and Owner Societies*
- Palsson C., Daniel P. (2004). Effects of prey abundance and light intensity on nutrition of a mixotrophic flagellate and its competitive relationship with an obligate heterotroph. *Aquat. Microb. Ecol.* 36, 247–256

- Pelroy A., Rippka R., Stanier Y. (1972a). The metabolism of glucose by unicellular blue-green algae. *Arch. Mikrobiol.* 87, 303-322
- Pelroy A., Bassham A. (1972b). Photosynthetic and Dark Carbon Metabolism in Unicellular Blue-Green Algae. *Arch. Mikrobiol.* 86, 25-38
- Porter G. (1988). Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiologia* 9, 89-97
- Raboy B., Padan E., Shilo M. (1976). Heterotrophic Capacities of *Plectonema boryanum*. *Arch. Mikrobiol.* 110, 77-85
- Raven J.A. (1997). Phagotrophy in phototrophs. *Limnology and Oceanography* 42, 198–205
- Rippka R. (1972). Photoheterotrophy and chemoheterotrophy among unicellular blue-green algae. *Arch. Mikrobiol.* 87, 93-98
- Rivkin R., Putt M. (1987). Heterotrophy and photoheterotrophy by Antarctic microalgae: light dependent incorporation of amino acids and glucose. *J. Phycol.* J.S. 442-452
- Rothhaupt K. (1997). Nutrient turnover by freshwater bacterivorous flagellates: differences between a heterotrophic and a mixotrophic chrysophyte. *Aquat. Microb. Ecol.* 32,76-83
- Sanders W., Caron D., Davidson J., Dennett M., Moran D. (2001). Nutrient Acquisition and Population Growth of a Mixotrophic Alga in Axenic and Bacterized Cultures. *Microb. Ecol.*42, 513–523
- Sanders W. (1991). Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *Journal of Protozoology* 38, 76–81.
- Sanders W., Porter G., Bennett J., DeBiase E. (1988). Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnology and Oceanography* 34, 673-687.
- Sanders W., Porter G., Caron A. (1990). Relationships between phototrophy and phagotrophy in the mixotrophic chrysophyte *Poterioochromonas malhamensis*. *Microb. Ecol.* 19, 97-109
- Sanders W., Porter K. (1989). Phagotrophic phytoflagellates *Adv. Microb. Ecol.* 77, 167-192.
- Saunders G. (1972). Potential Heterotrophy in a Natural Population of *Oscillatoria agardhii* Var. *Isothrix* Skuja. *Limnology and Oceanography* 17, 704-711.
- Schoonhoven E. (2000). Ecophysiology of mixotrophs.
- Sheath R., Hellebust J. (1974). Glucose transport systems and growth characteristics of *Bracteacoccus minor*. *J. Phycol.* 10, 34-41

- Skovgaard A. (1996). Mixotrophy in *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae): growth and grazing responses as functions of light intensity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 143, 247–53.
- Skovgaard A. (1998). Role of chloroplast retention in a marine dinoflagellate. *Aquatic Microbial Ecology*, 15, 293-301
- Skovgaard A. (2000). A phagotrophically derivable growth factor in the plastidic dinoflagellate *Gyrodinium resplendens*. *J. Phycol.* 36, 1069-1078
- Skovgaard A., Hansen P., Stoecker D. (2000). Physiology of the mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. I. Effects of phagotrophy and irradiance on photosynthesis and carbon content. *Mar Ecol Prog Ser.* 201, 129–136
- Slater J., Morris I. (1973). Photosynthetic Carbon Dioxide Assimilation by *Rhodospirillum rubrum*. *Arch. Mikrobiol.* 88, 213-223
- Stickney H.L., Hood R.R., Stoecker D.K. (2000). The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems. *Ecol. Model.* 125, 203–230
- Stoecker D. (1991). Mixotrophy in marine planktonic ciliates: physiological and ecological aspects of plastid retention by oligotrichs. In: *Protozoa and their role in marine processes*, 161-179
- Stoecker D. (1998). Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *Europ. J. Protistol.*, 34, 281-290
- Stoecker D. (1999). Mixotrophy among dinoflagellates. *J. Eukar. Microbiol.* 46, 397-401
- Stoecker D., Li A., Coats W., Gustafson D., Nannen M. (1997). Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 12-34
- Stoecker D., Putt M., Davis L., Michaels A. (1991). Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates. *Mar. Ser.* 73, 245-252
- Stoecker D., Silver M., Michaels A., Davis L. (1988). Obligate mixotrophy in *Laboea strobila*, a ciliate which retains chloroplasts. *Marine Biology* 99, 415-423
- Stoecker D., Silver W. (1987). Chloroplast retention by marine planktonic ciliates. *Ann. Acad. Sci.* 503, 562-565
- Stoecker K., Tillmann U., Granéli E. (2006). Phagotrophy in harmful algae, in *Ecology of harmful algae*, edited by E. Granéli and J.T. Turner, *Ecological studies* 189, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Stoecker, D. K. & Silver, M. W. (1990). Replacement and aging of chloroplasts in *Strombidium capitatum* (Ciliophora: Oligotrichida). *Mar. Biol.* 107, 491–502
- Thingstad T.F., Havskum H., Garde K., Riemann B. (1996). On the strategy of “eating your competitor”: a mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology* 77, 2108–2118
- Tolla C. (2005). Modelling microbial populations in variable environments. Ph.D. Thesis.

- Tranvik L, Porter K., Sieburth J. (1989). Occurrence of bacterivory in *Cryptomonas*, a common freshwater phytoplankter. *Ecologia* 78, 473-476
- Troost A., Kooi B.W., Kooijman S.A.L.M. (2005a). When do mixotrophs specialize? Adaptive dynamics theory applied to a dynamic energy budget model. *Mathematical Biosciences* 193,159–182
- Troost A., Kooi B.W., and Kooijman S.A.L.M. (2005b). Ecological specialization of mixotrophic plankton in a mixed water column. *The American Naturalist* 166, 45-61
- Troost A., Kooi B.W., Kooijman S.A.L.M. (2007). Bifurcation analysis of ecological and evolutionary processes in ecosystems. *Ecological Modelling* 204, 253-268
- Tuchman N., Schollet M., Steven T. Rier T., Geddes P. (2006). Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions *Hydrobiologia* 561, 167–177
- Urabe J, Gurung T., Yoshida, T., Sekino T., Nakanishi M. (2000). Diel changes in phagotrophy by *Cryptomonas* in Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* 45, 1558–1563
- Van der Meer (2006). An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of sea Research* 56, 85-102
- Wang Y., Li Y. Shi D., Shen G., Ru B., Zhang S. (2002). Characteristics of mixotrophic growth of *Synechocystis* sp. in an enclosed Photobioreactor. *Biotechnology Letters* 24, 1593–1597
- White W. (1974). Uptake of organic compounds by two facultatively heterotrophic marine centric diatoms. *J. Phycol.* 10, 433-438
- Wiedeman V., Bold H. (1965). Heterotrophic growth of selected waste stabilization pond algae. *J. Phycol.* 1, 6669
- Wolf G., Picireanum C., van Loosdrecht M. (2007). Kinetic modelling of phototrophic biofilms – the PHOBIA model. *Water Resour. Res.* 95, 1064-1079
- Wood A., Aurikko J., Kelly D. (2004). A challenge for 21st century molecular biology and biochemistry: what are the causes of obligate autotrophy and methanotrophy? *Microbiology Reviews* 28, 335-352
- Zaslavskaja L., Lippmeier T., Shih J., Ehrhardt D., Grossman A. (2001). Trophic Conversion of an Obligate Photoautotrophic Organism Through Metabolic Engineering. *Science*, 292, 302-310
- Zang CC., Jeanjean R., Joset F. (1998). Obligate phototrophy in cyanobacteria: More than a lack of sugar transport. *FEMS Microb. Lett.* 161, 285-292