

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

Διδρυματικό Πρόγραμμα Μεταπτυχιακών Σπουδών

“Περιβαλλοντική Βιολογία – Διαχείριση Χερσαίων και Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων”



Μαθηματική Μοντελοποίηση της φωτοσύνθεσης και της
ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού σε περιοριστικές συνθήκες

φωτός και διοξειδίου του άνθρακα

Μια προσέγγιση δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου

Ιωάννης Α. Παπαδάκης

Διατριβή Μεταπτυχιακού Διπλώματος Ειδίκευσης

Ηράκλειο – Σεπτέμβριος 2003

ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

ΕΠΙΒΛΕΠΟΥΣΑ: Κ. ΛΥΚΑ (Λέκτορας Παν/μίου Κρήτης)

ΕΞΕΤΑΣΤΗΣ: Κ. ΚΟΤΖΑΜΠΑΣΗΣ (Αν/τής καθηγητής Παν/μίου Κρήτης)

..... Η παρούσα εργασία είναι προϊόν σύνθεσης γνώσεων και μεθοδολογιών.

Στη διάρκεια της εκπόνησης και της συγγραφής της είχα τη σοφή καθοδήγηση και την επιστημονική υποστήριξη της Λέκτορα του τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης Κ. Λύκα. Εκτός των παραπάνω την ευγνωμονώ και για τις πολύωρες και επίπονες αλλά εποικοδομητικές συζητήσεις μας στη διάρκεια των συναντήσεων.

Ο εξεταστής μου, Αναπληρωτής καθηγητής του τμήματος Βιολογίας του Πανεπιστημίου Κρήτης Κ. Κοτζαμπάσης ήταν πάντα διαθέσιμος σε κάθε δική μου «ενόχληση». Τον ευγνωμονώ όχι μόνο για την επιστημονική υποστήριξη αλλά και για την εμπύχωση όταν τα έβλεπα όλα μαύρα.

Βαθιά ευγνωμοσύνη οφείλω στον Καθηγητή του τμήματος Φυσικής του Πανεπιστημίου Κρήτης Π. Λαμπρόπουλο γιατί με εμπιστεύτηκε στην αρχή αυτής της προσπάθειας δίνοντάς μου συστατική επιστολή παρά τα 18 χρόνια που είχαν περάσει από την αποφοίτησή μου από το Φυσικό.

Ευχαριστώ το Θ. Γκομποίτσο που με παρότρυνε στο εγχείρημά μου, το Ν. Ιωαννίδη και την Ε. Ναβακούδη για την πολύτιμη βοήθεια στη διάρκεια των πειραμάτων και τους συμφοιτητές μου Δημήτρη, Vera, Μαριάννα, Λευτέρη, Ναυσικά, Άννα και Ανδρέα που με τίμησαν με τη φιλία τους.

Αφιερώνω την εργασία στην οικογένειά μου για τη συμπαράσταση και την κατανόηση στη διάρκεια της προσπάθειάς μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
1.1 ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ ΚΑΙ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟ	1
1.1.1 Εξελικτική πορεία	1
1.1.2 Φωτοσύνθεση: ορισμός και διάκριση	2
1.1.3 Φωτοσύνθεση και εντροπία	3
1.1.4 Αξιοποίηση του φυτοπλαγκτού	4
1.2 ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΗ ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗ	7
1.2.1 Γενικά	7
1.2.2 Βιολογική πολυπλοκότητα	10
1.2.3 Μαθηματικά πρότυπα στη Βιολογία	12
1.3 ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΑΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ	17
2. ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΣ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ	18
2.1 ΧΛΩΡΟΠΛΑΣΤΗΣ	18
2.2 ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗ ΜΟΝΑΔΑ (PSU)	19
2.3 ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΑ ΤΟΥ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΥ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΥ	21
3. ΘΕΩΡΙΑ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΕΝΕΡΓΕΙΑΚΟΥ ΙΣΟΖΥΓΙΟΥ	30
3.1 ΟΙ ΑΡΧΕΣ ΤΗΣ ΘΕΩΡΙΑΣ DEB	31
3.2 ΟΡΙΣΜΟΙ ΚΑΙ ΑΝΑΛΥΣΗ ΕΝΝΟΙΩΝ ΠΟΥ ΧΡΗΣΙΜΟΠΟΙΟΥΝΤΑΙ ΣΤΗ ΘΕΩΡΙΑ DEB	35
4. ΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ	47
4.1 Η ΒΑΣΙΚΗ ΙΔΕΑ	47
4.2 Η ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ΜΟΝΤΕΛΟΥ	49
4.2.1 Παραγωγός.....	49
4.2.2 Καταναλωτής.....	70
5. ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΟΥ ΜΟΝΤΕΛΟΥ	82
6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ	85
7. ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ	92
8. ΠΕΡΙΛΗΨΗ	93
9. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ	95
10. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	98

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗ ΚΑΙ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟ

1.1.1 Εξελικτική πορεία

Σύμφωνα με τα μέχρι στιγμής επιστημονικά δεδομένα, ο πλανήτης μας δημιουργήθηκε πριν από περίπου 4.6×10^9 χρόνια. Αρχικά, η ατμόσφαιρα της Γης περιείχε κυρίως υδρογόνο, μεθάνιο, μονοξείδιο του άνθρακα, αμμωνία, άζωτο, υδρόθειο, υδροκυάνιο και υδρατμούς. Οι πρώτοι οργανισμοί που αναπτύχθηκαν στον πλανήτη μας ήταν ετερότροφοι. Για να επιβιώσουν εκμεταλλεύονταν τα υπάρχοντα, τότε, οργανικά αποθέματα. Πριν από περίπου 3×10^9 χρόνια κάποια βακτήρια, που ζούσαν μέχρι τότε ετερότροφα και σε αναερόβιες συνθήκες, κατάφεραν να δεσμεύσουν και να εκμεταλλευτούν την ηλιακή ενέργεια με ανοξυγονική φωτοσύνθεση. Τα βακτήρια αυτά απέκτησαν πλεονέκτημα επιβίωσης, που είναι η κινητήρια δύναμη της εξέλιξης σύμφωνα με το Δαρβίνο, γιατί ανεξαρτητοποιήθηκαν από τα οργανικά αποθέματα του πλανήτη. Πολύ αργότερα εμφανίστηκαν οργανισμοί που πραγματοποιούσαν την οξυγονική φωτοσύνθεση οπότε η ατμόσφαιρα άρχισε να εμπλουτίζεται με οξυγόνο. Η επακόλουθη δημιουργία του στρατοσφαιρικού μανδύα όζοντος (O_3) που φιλτράρει την υπεριώδη UVB ακτινοβολία εξασφάλισε τις προϋποθέσεις για την εμφάνιση και την ανάπτυξη ποικίλων, απλών και πολύπλοκων, μορφών ζωής στον πλανήτη Γη. Η παρουσία οξυγόνου στη γήινη ατμόσφαιρα έδωσε επίσης τη δυνατότητα για την εξέλιξη της αναπνοής με τελικό αποδέκτη ηλεκτρονίων το οξυγόνο.

Το πλαγκτό είναι μια δυναμική κοινωνία με φυτά (φυτοπλαγκτό), ζώα (φωοπλαγκτό), βακτήρια (βακτηριοπλαγκτό), μύκητες και ιούς, που είτε έχουν προσαρμοστεί να ζουν σε αιώρηση στο νερό και υπόκεινται συνεπώς σε παθητική μετακίνηση με τα ρεύματα, είτε έχουν αναπτύξει μηχανισμούς κίνησης (www.sciencenews.gr).

Το φυτοπλαγκτό αν και αποτελείται από μονοκύτταρους οργανισμούς, παρουσιάζει αυξημένη μορφολογική και λειτουργική ποικιλότητα καθώς και πολλές και διαφορετικές στρατηγικές προσαρμογής. Θεωρείται ότι υπάρχουν περίπου 5.000 είδη θαλάσσιου φυτοπλαγκτού με μεγέθη από 0,2 μέχρι και 200 μm . Είναι στην πλειονότητά τους φωτοαυτότροφα, και η αύξησή τους εξαρτάται από τη φωτεινή ενέργεια (απαραίτητη για τη φωτοσύνθεση).

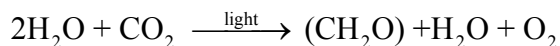
1.1.2 Φωτοσύνθεση: ορισμός και διάκριση

Η φωτοσύνθεση είναι μια πολύπλοκη φυσικοχημική διαδικασία που λαμβάνει χώρα σε ζωντανούς οργανισμούς και οδηγεί τελικά στη μετατροπή ηλιακής ενέργειας σε χημική.

Φωτοσυνθετικοί οργανισμοί είναι τα φυτά και τα φωτοσυνθετικά βακτήρια. Οι οργανισμοί αυτοί δεσμεύουν ηλιακή ενέργεια και τη χρησιμοποιούν για να συνθέσουν οργανικές ενώσεις.

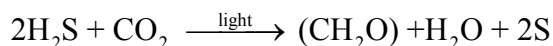
Η φωτοσύνθεση χαρακτηρίζεται ως:

A. **Οξυγονική** (Wolfe and Hooper, 1996), αν ο φωτοσυνθετικός οργανισμός δεσμεύει από το περιβάλλον του φως, διοξείδιο του άνθρακα και νερό, απελευθερώνει σε αυτό **οξυγόνο** και συνθέτει υδατάνθρακες σύμφωνα με τη χημική εξίσωση:



Τέτοιοι οργανισμοί είναι τα φυτά και τα κυανοβακτήρια τα οποία χρησιμοποιούν σαν πρωτογενή ηλεκτρονιοδότη το νερό.

B. **Ανοξυγονική** (Wolfe and Hooper, 1996), αν ο φωτοσυνθετικός οργανισμός δεσμεύει από το περιβάλλον του φως, διοξείδιο του άνθρακα και υδρόθειο, απελευθερώνει σε αυτό **θειό** και συνθέτει υδατάνθρακες, σύμφωνα με τη χημική εξίσωση:



Τέτοιοι οργανισμοί είναι τα φωτοσυνθετικά θειοβακτήρια τα οποία χρησιμοποιούν σαν πρωτογενή ηλεκτρονιοδότη το υδρόθειο.

Τόσο το οξυγόνο όσο και το θείο χαρακτηρίζονται παραπροϊόντα της φωτοσύνθεσης αφού το κύριο προϊόν της είναι οι υδατάνθρακες.

Παρότι οι παραπάνω χημικές εξισώσεις μοιάζουν, υπάρχει μικρή ομοιότητα των φωτοσυστημάτων των αντίστοιχων οργανισμών. Στην παρούσα μελέτη θα ασχοληθούμε με την οξυγονική φωτοσύνθεση. Η οξυγονική φωτοσύνθεση μπορεί να χωριστεί σε δύο στάδια:

A. Το στάδιο των “φωτεινών αντιδράσεων” που περιλαμβάνει την απορρόφηση του φωτός, τη μεταφορά της δεσμευμένης ενέργειας στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης και τις αντιδράσεις μεταφοράς ηλεκτρονίων και πρωτονίων για να παραχθούν NADPH, ATP και O₂.

B. Το στάδιο των “σκοτεινών αντιδράσεων” που περιλαμβάνει την αναγωγή του CO_2 και τη σύνθεση υδατανθράκων, χρησιμοποιώντας το NADPH και το ATP που παράγονται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις.

1.1.3 Φωτοσύνθεση και εντροπία

Η ενέργεια είναι ένα μέγεθος που επινόησε η Φυσική για να περιγράψει τα φυσικοχημικά φαινόμενα με ένα διαφορετικό πρίσμα. Οι φυσικοχημικές διεργασίες και μεταβολές που συμβαίνουν στη φύση συνοδεύονται από ενεργειακές μετατροπές και ενεργειακές ανταλλαγές μεταξύ των εμπλεκόμενων μερών. Ίσες ποσότητες διαφορετικών μορφών ενέργειας δεν είναι κατά ανάγκη και ισοδύναμες, υπό την έννοια ότι δεν έχουν την ικανότητα παραγωγής ίσων ποσών έργου. Οι διαφορετικές μορφές ενέργειας κατατάσσονται από ποιοτική άποψη σε μια κλίμακα που έχει στην κορυφή την πλέον αναβαθμισμένη μορφή ενέργειας, τη μηχανική, και στο τελευταίο σκαλοπάτι την πλέον υποβαθμισμένη μορφή ενέργειας, τη θερμότητα. Κριτήριο για την ποιοτική κατάταξη των διαφορετικών μορφών ενέργειας αποτελεί η εντροπία, ένα φυσικό μέγεθος που αποδίδεται στο Boltzmann (Serway et al., 2001). Όσο μεγαλύτερη είναι η εντροπία ενός συστήματος τόσο πιο υποβαθμισμένη είναι, από ποιοτική άποψη, η ενέργειά του και τόσο μικρότερη είναι η ικανότητά του για παραγωγή έργου. Οι αυθόρμητες μεταβολές που συμβαίνουν στη φύση οδηγούν σε υποβάθμιση της ενέργειας ή ισοδύναμα σε αύξηση της εντροπίας του σύμπαντος. Η μακροπρόθεσμη ενεργειακή κρίση δεν αναφέρεται στην ποσοτική έλλειψη της ενέργειας, αφού η ποσότητα της παραμένει σταθερή σύμφωνα με την αρχή διατήρησης της ενέργειας, αλλά στη μείωση των διαθέσιμων αναβαθμισμένων ποσών ενέργειας.

Όπως γίνεται αντιληπτό από τα παραπάνω, το οικοσύστημα Γη χάνει διαρκώς αναβαθμισμένα ποσά ενέργειας λόγω υποβάθμισής τους σε θερμότητα. Δικαιολογημένα μπορεί να αναρωτηθεί κανείς «ήταν τόσο μεγάλα τα αναβαθμισμένα ποσά ενέργειας κατά τη δημιουργία της Γης ώστε να υπάρχει ένα μέρος τους μέχρι σήμερα;». Σίγουρα όχι, ευτυχώς όμως υπάρχουν ανασταλτικοί μηχανισμοί που οδηγούν σε αναβάθμιση της ενέργειας δηλαδή σε μείωση της εντροπίας μέσω μη αυθόρμητων διεργασιών.

Ο κυριότερος και σχεδόν μοναδικός τέτοιος **αντιεντροπικός** μηχανισμός που διαθέτει το οικοσύστημα Γη είναι η Φωτοσύνθεση. Χωρίς τη φωτοσύνθεση η ηλιακή ενέργεια που φτάνει στη Γη θα ήταν ουσιαστικά ανεκμετάλλευτη.

Το 99% της βιομάζας στη Γη προέρχεται από τη φωτοσυνθετική διαδικασία και υπολογίζεται ότι ανέρχεται στους 1.87×10^{12} τόνους ξηρής μάζας (Κοτζαμπάσης, 2003, προσωπική επαφή). Η ετήσια παγκόσμια παραγωγή φωτοσυνθετικά δεσμευμένου άνθρακα ανέρχεται στους 75×10^9 τόνους. Το 32% αυτής της παραγωγής λαμβάνει χώρα στις θάλασσες και τους ωκεανούς, το 64% στην ξηρά και το 4% στους ποταμούς και τις λίμνες.

Να γιατί η φωτοσύνθεση αποτελεί τον μοναδικό Γήινο μηχανισμό δέσμευσης και μετατροπής της ηλιακής ενέργειας και ανατροφοδότησης τελικά του Γήινου οικοσυστήματος με αναβαθμισμένη χημική ενέργεια. Η ανατροφοδότηση του Γήινου οικοσυστήματος με αναβαθμισμένα ποσά χημικής ενέργειας γίνεται είτε άμεσα (αυτότροφοι οργανισμοί) είτε έμμεσα (ετερότροφοι οργανισμοί).

Η αναβαθμισμένη χημική ενέργεια χρησιμοποιείται από τους ζωντανούς οργανισμούς σε μια σειρά από μεταβολικά μονοπάτια προκειμένου να επιτελέσουν τις φυσιολογικές τους λειτουργίες όπως η αύξηση, η αναπνοή, η ανάπτυξη, η κίνηση, η αναπαραγωγή κ.α.. Κατά τη διάρκεια των φυσιολογικών λειτουργιών η χημική ενέργεια είτε υπόκειται σε παραπέρα αναβάθμιση (π.χ. σύνθεση δομικών και λειτουργικών ιστών) είτε υποβαθμίζεται σε θερμότητα (π.χ. ενεργειακό κόστος για διατήρηση).

1.1.4 Αξιοποίηση του φυτοπλαγκτού

Το φυτοπλαγκτό αποτελείται από μικροσκοπικά μονοκύτταρα φύκη, τα οποία στην πλειονότητά τους είναι φωτοσυνθετικοί μικροοργανισμοί (www.e-telescope.gr). Αυτό σημαίνει ότι κατά τη διάρκεια της ημέρας, χρησιμοποιώντας την ηλιακή ενέργεια και το διοξείδιο του άνθρακα, παράγουν οξυγόνο. Αυτή η ιδιότητά τους μπορεί να συμβάλει στη μείωση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα. Το διοξείδιο του άνθρακα είναι ο κύριος παράγοντας της αύξησης της θερμοκρασίας του πλανήτη λόγω του φαινομένου του θερμοκηπίου. Η συγκέντρωσή του διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα πριν 18.000 χρόνια ήταν περίπου 200 ppm, πριν την βιομηχανική επανάσταση κυμαίνονταν στα 280 ppm ενώ σήμερα υπολογίζεται ότι είναι περίπου στα 370 ppm.

Υπάρχουν δύο τρόποι για να μειωθεί η συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας. Είτε μειώνοντας τις εκπομπές του, κάτι τέτοιο είναι αδύνατον γιατί συνεπάγεται τη μείωση της βιομηχανικής δραστηριότητας, είτε αυξάνοντας το ρυθμό κατακράτησης του. Η αύξηση του φυτοπλαγκτού μπορεί να συμβάλλει στην αύξηση του ποσοστού κατακράτησης του διοξειδίου του άνθρακα.

Η αφθονία και η εξάπλωση των φυτοπλαγκτονικών οργανισμών είναι ιδιαίτερα σημαντική (www.sciencenews.gr). Αποτελούν τη βάση της τροφικής αλυσίδας των θαλάσσιων συστημάτων και μεταξύ των άλλων επηρεάζουν την ιχθυοπαραγωγή μιας θαλάσσιας περιοχής και επιπλέον οι φυτικοί μικροσκοπικοί οργανισμοί (φυτοπλαγκτό), μπορεί να συμμετέχουν έως και 96% στην πρωτογενή παραγωγή των ωκεανών, η οποία με τα σημερινά δεδομένα προσεγγίζει τις τιμές της παραγωγής στην ξηρά. Με άλλα λόγια οι φυτικοί μικροσκοπικοί οργανισμοί μπορεί να παράγουν το σύνολο σχεδόν του οργανικού υλικού στους ωκεανούς.

Κάποια είδη φυτοπλαγκτού μπορεί να εμφανιστούν σε μεγάλη αφθονία, όταν για κάποια δεδομένη χρονική περίοδο υπάρξουν οι κατάλληλες περιβαλλοντικές συνθήκες (φωτισμός, θερμοκρασία, θρεπτικά συστατικά κ.α.).

Η αφθονία του φυτοπλαγκτού τότε μπορεί να είναι τόσο μεγάλη, που μπορεί ακόμη και να μεταβάλλει το χρωματισμό της θάλασσας σε πράσινο, καφετί ακόμη και κόκκινο. Τέτοιου είδους φυσικά φαινόμενα καλούνται ως άνθιση (bloom) του φυτοπλαγκτού. Στην Ελλάδα, μια από τις περιοχές που συχνά εμφανίζονται πληθυσμιακές εκρήξεις φυτοπλαγκτού είναι ο Θερμαϊκός Κόλπος.

Στις περισσότερες περιπτώσεις οι πληθυσμιακές εξάρσεις του φυτοπλαγκτού δε δημιουργούν προβλήματα στο περιβάλλον και στον άνθρωπο. Αντίθετα μπορεί να είναι ωφέλιμες στις υδατοκαλλιέργειες και στην αλιεία, δεδομένου ότι το φυτοπλαγκτό είναι απαραίτητη τροφή για τα διηθηματοφάγα οστρακοειδή (μύδια, στρείδια κ.α. που τρέφονται φιλτράροντας το νερό) και για τις προνύμφες σημαντικών εμπορικών ψαριών.

Σε ορισμένες περιπτώσεις όμως η άνθιση του φυτοπλαγκτού μπορεί να έχει αρνητικά αποτελέσματα, προκαλώντας οικονομικές ζημιές στις υδατοκαλλιέργειες, στην αλιεία, στον τουρισμό αλλά και να έχει βλαβερές συνέπειες στο περιβάλλον και στη δημόσια υγεία. Αυτό συμβαίνει διότι από τα 300 περίπου είδη φυτοπλαγκτού που έχουν αναφερθεί ότι παρουσιάζουν πληθυσμιακές "εκρήξεις", τα 40 είναι γνωστό ότι παράγουν και τοξίνες (χημικές ουσίες με τοξική δράση). Οι τοξίνες αυτές μπορεί να καταλήξουν στον άνθρωπο με την κατανάλωση οστρακοειδών και ψαριών. Η πρώτη

αναφορά για θανατηφόρες δηλητηριάσεις ανθρώπων εξαιτίας κατανάλωσης οστρακοειδών που είχαν ως τροφή τοξικά είδη φυτοπλαγκτού έγινε το 1793, όταν ο Captain G. Vancouver και το πλήρωμά του προσάραξαν στις ακτές του Καναδά. Στις σημειώσεις του αναφέρει ότι υπήρχε θρησκευτική απαγόρευση στη φυλή των Ινδιάνων της περιοχής για κατανάλωση των οστρακοειδών, όταν το θαλασσινό νερό παρουσίαζε βιοφωτισμό (βιολογική παραγωγή φωτός), εξαιτίας της μεγάλης αύξησης του φυτοπλαγκτού.

Η δυνατότητα ύπαρξης της βιόσφαιρας προϋποθέτει συνεχή παροχή ενέργειας. Πηγή αυτής της ενέργειας είναι η ηλιακή ακτινοβολία που φτάνει στη Γη. Η ενέργεια αυτή θα περνούσε σχεδόν ανεκμετάλλευτη αν δεν υπήρχε ένας Γήινος μηχανισμός που να τη δεσμεύει και να την καθιστά κατάλληλη για χρήση από τη βιόσφαιρα. Η φωτοσυνθετική διαδικασία αποτελεί τη μοναδική αξιόπιστη ενεργειακή οδό για τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας και τη διοχέτευσή της στους οργανισμούς σε εκμεταλλεύσιμη από αυτούς μορφή. Εδώ ακριβώς έγκειται η σπουδαιότητα της φωτοσυνθετικής διαδικασίας για τον πλανήτη μας.

Οι αυξανόμενες, με την πάροδο του χρόνου, ενεργειακές ανάγκες του ανθρώπου επιβάλλουν στη φωτοσύνθεση να παίζει ενεργότερο ρόλο μέσω της αύξησης της παραγωγής και της παραγωγικότητάς της.

Η ορθολογιστική διαχείριση για την αξιοποίηση της φωτοσύνθεσης και της ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού απαιτεί την πληρέστερη κατανόηση τους και την ακριβέστερη μαθηματική περιγραφή τους.

Η παρούσα μελέτη φιλοδοξεί να συνεισφέρει σ' αυτή την προσπάθεια μέσω μιας απλής αλλά ρεαλιστικής μαθηματικής μοντελοποίησης της φωτοσύνθεσης και της ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού.

1.2 ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΗ ΜΟΝΤΕΛΟΠΟΙΗΣΗ

1.2.1 Γενικά

Οι συνθήκες της ανθρώπινης ζωής βελτιώθηκαν δραστικά μετά την ανακάλυψη ότι ήταν δυνατό η φύση να αναλυθεί και να περιγραφεί μαθηματικά. Όταν τα ευρήματα της επιστημονικής αναζήτησης εκφράζονται με μαθηματικούς όρους, είναι αναμφισβήτητα και μπορεί να επαληθευτούν ή να αναιρεθούν με το πείραμα. Οι μαθηματικές μέθοδοι και ο πειραματισμός επέφεραν τις μεγάλες επιστημονικές επιτυχίες (Hewitt, 1994). Η δημιουργία σχηματικών και μαθηματικών μοντέλων που περιγράφουν διαδικασίες και διεργασίες που συμβαίνουν στη φύση, τόσο στον άβιο όσο και στον έμβιο κόσμο, είναι μια παλιά ιστορία που βασίζεται στην αναζήτηση των ανθρώπων να μελετήσουν με ενιαίο και προβλέψιμο τρόπο ότι συμβαίνει στη φύση. Η περιγραφή με κομψές, ακριβείς και γεμάτες περιεχόμενο μαθηματικές σχέσεις, ξεκίνησε από τη Φυσική και επεκτάθηκε σε όλες τις επιστήμες.

Η Φυσική έχει ορίσει μια σειρά από πρότυπα για να εξηγήσει και να περιγράψει με ενιαίο τρόπο, κάθε φορά, μια σειρά φαινομένων ή/και καταστάσεων. Μερικά από αυτά τα πρότυπα είναι τα παρακάτω:

- Το μοντέλο του ιδανικού αερίου, που περιγράφει με ενιαίο τρόπο τη συμπεριφορά (καταστάσεις ισορροπίας και μεταβολές) των αερίων σε συνήθεις συνθήκες.
- Τα ατομικά πρότυπα, που περιγράφουν τη δομή του ατόμου κάθε χημικού στοιχείου και τις αλληλεπιδράσεις με το περιβάλλον του.
- Τα πυρηνικά πρότυπα, που περιγράφουν τη δομή του πυρήνα και προσπαθούν να εξηγήσουν και να προβλέψουν τη σταθερότητα ή την αστάθειά του.
- Το μοντέλο του απλού αρμονικού ταλαντωτή της κβαντομηχανικής για τη μαθηματική περιγραφή μικρών απομακρύνσεων σωματιδίων από τη θέση ευσταθούς ισορροπίας τους κ.ά.

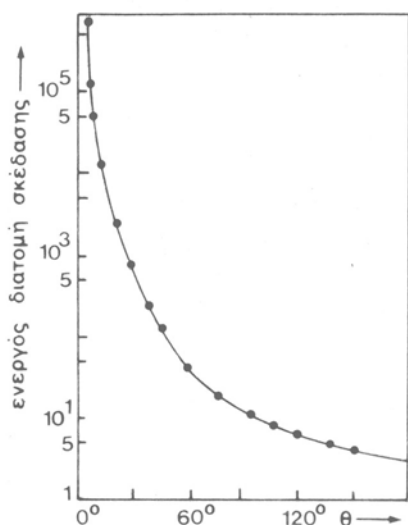
Όπως ήταν αναμενόμενο το δρόμο της Φυσικής ακολούθησαν και άλλες επιστήμες όπως η Χημεία (π.χ. μοριακά μοντέλα) ή η Βιολογία (π.χ. μοντέλο της διπλής έλικας του DNA).

Ένα μοντέλο για να είναι «καλό» πρέπει:

1. Να είναι το απλούστερο δυνατό
2. Να μην έρχεται σε αντίθεση με καλά θεμελιωμένους νόμους και αρχές της φυσικής ή των άλλων επιστημών
3. Να αφήνει περιθώρια για παραπέρα μελέτη, για προεκτάσεις, για εξειδίκευση και για πειραματικό έλεγχο.

Η πειραματική απόρριψη ενός μοντέλου είναι σοβαρός λόγος για τη βελτίωση ή την αναμόρφωση ή ακόμη και την ολοκληρωτική αντικατάσταση του. Απεναντίας, η πειραματική επιβεβαίωση του μοντέλου, παρότι αποτελεί ένδειξη, δεν πρέπει να εκλαμβάνεται σαν απόδειξη για την ορθότητά του, όσο καλή και αν είναι η προσαρμογή του με τα πειραματικά δεδομένα. Όπως αναφέρει και ο Κοοϊντμαν (2000), οι ικανοποιητικές περιγραφές των πειραματικών δεδομένων από ένα μοντέλο δεν μπορούν να θεωρηθούν απόδειξη της επιτυχίας του.

Κλασικό παράδειγμα που υποστηρίζει τον τελευταίο ισχυρισμό αποτελεί το πλανητικό μοντέλο του Rutherford για το άτομο. Ο Rutherford, λαμβάνοντας υπόψη τα πειράματα σκέδασης σωματίων α (πυρήνες ${}^4_2\text{He}$) σε λεπτά φύλλα χρυσού (Au) που πραγματοποίησαν οι Geiger και Marsden το 1911 στο εργαστήριο που διεύθυνε, κατάφερε να καταρρίψει το υπάρχον μέχρι τότε ατομικό μοντέλο του Thompson και να διατυπώσει το δικό του (Χαραλάμπους, 1981). Οι προβλέψεις του μοντέλου Rutherford για το άτομο παρουσίαζαν εξαιρετική ταύτιση με τα πειραματικά δεδομένα, όπως φαίνεται στην Εικόνα 1.1.



Εικόνα 1.1 Η ενεργός διατομή σκέδασης σωματίων α σε λεπτά φύλλα χρυσού, σαν συνάρτηση της γωνίας σκέδασης, σύμφωνα με το ατομικό μοντέλο Rutherford (συνεχής γραμμή). Οι μετρήσεις από το πείραμα Geiger-Mersden δείχνονται σαν σημεία στο ίδιο διάγραμμα.

Παρά ταύτα το μοντέλο Rutherford καταρρίφθηκε μόλις δύο χρόνια αργότερα (1913) και αντικαταστάθηκε από το μοντέλο του Bohr, για τον εξής λόγο: αν το μοντέλο του Rutherford ήταν σωστό θα έπρεπε, σύμφωνα με την καλά θεμελιωμένη θεωρία του Maxwell, τα ηλεκτρόνια του ατόμου να διαγράφουν σπειροειδή τροχιά και να πέφτουν στον πυρήνα. Το μοντέλο του Rutherford δεν μπορούσε να εξηγήσει γιατί κάτι τέτοιο δεν συμβαίνει στην πράξη με αποτέλεσμα να καταρριφθεί.

Από την άλλη μεριά, οι αποκλίσεις μεταξύ των προβλέψεων ενός μοντέλου και των πειραματικών δεδομένων δεν σημαίνει αναγκαστικά ότι το μοντέλο είναι λάθος. Αν πρόκειται για βιολογικό μοντέλο, οι αποκλίσεις μπορεί να απορρέουν είτε από τη βιολογική μεταβλητότητα και τα πειραματικά σφάλματα, είτε από την έλλειψη κατάλληλης διασύνδεσης μεταξύ του μοντέλου και του πειράματος (Zonneveld, 1998a). Βέβαια, στην περίπτωση που είναι γνωστό το μέγεθος του πειραματικού σφάλματος, μπορούμε να αποτιμήσουμε το μέγεθος της έλλειψης κατάλληλης διασύνδεσης. Σε κάποιες περιπτώσεις πάντως η διαφωνία μοντέλου-δεδομένων μπορεί να οφείλεται, αποκλειστικά, στα πειραματικά δεδομένα είτε λόγω του ότι αυτά παρουσιάζουν έντονη μεταβλητότητα, είτε λόγω του ότι είναι αντιφατικά.

Οι έννοιες της επιστήμης δεν χαράσσονται στην πέτρα για πάντα, αλλά μεταβάλλονται. Οι επιστημονικές ιδέες εξελίσσονται καθώς περνούν από διάφορα στάδια επαναπροσδιορισμού και εκλέπτυνσης. Αυτό αποτελεί δύναμη της επιστήμης και όχι αδυναμία. Η επιστήμη δεν έχει στόχο να υπερασπίζεται πεποιθήσεις, αλλά να τις βελτιώνει. Οι καλύτερες θεωρίες έχουν συγκροτηθεί απ' όσους αντικρίζουν έντιμα τα γεγονότα. Κατά τον θεμελιώδη κανόνα της επιστήμης, πρέπει να είναι δυνατή η κριτική όλων των ισχυρισμών και να είναι δυνατό, τουλάχιστον καταρχήν, να αποδειχτούν λάθος (Hewitt, 1994). Για παράδειγμα, αν κάποιος ισχυρίζεται πως μια διαδικασία έχει ένα συγκεκριμένο αποτέλεσμα, πρέπει να είναι δυνατόν, πρώτα απ' όλα, να πραγματοποιήσουμε μια διαδικασία που θα επιβεβαιώσει ή θα αναιρέσει τον ισχυρισμό. Επιστημονικός είναι ο ισχυρισμός που αφήνει το περιθώριο να αποδειχτεί λάθος με κάποιο πείραμα. Ο Δαρβίνος λόγου χάρη ισχυρίστηκε πως οι μορφές της ζωής εξελίσσονται από απλούστερες σε πολυπλοκότερες. Αυτό θα μπορούσε να αποδειχτεί λάθος αν οι παλαιοντολόγοι έβρισκαν πως οι πολυπλοκότερες μορφές ζωής εμφανίστηκαν πριν από τις απλούστερες όμοιές τους. Όπως αποδεικνύεται, οι λιγότερο πολύπλοκες μορφές ζωής προηγούνται χρονολογικά των πολυπλοκότερων, άρα ο ισχυρισμός αυτός δεν είναι λάθος.

Οι επιστήμονες πρέπει να αποδέχονται τα γεγονότα ακόμη και όταν θα τα ήθελαν διαφορετικά. Πρέπει να προσπαθούν να διακρίνουν τι βλέπουν από το τι επιθυμούν να δουν, γιατί η ικανότητα της ανθρωπότητας για αυταπάτες είναι απέραντη. Αργά ή γρήγορα τα λάθη (και τα ψέματα) θα αποκαλυφτούν. Η τιμιότητα, τόσο αναγκαία για την πρόοδο της επιστήμης, αποτελεί προσωπικό συμφέρον για τους επιστήμονες.

1.2.2 Βιολογική πολυπλοκότητα

Η Βιολογία, κατά πολλούς κυρίαρχη επιστήμη του 21^{ου} αιώνα, μελετά τους ζωντανούς οργανισμούς και τις αλληλεπιδράσεις τόσο μεταξύ τους όσο και με το εκάστοτε αβιοτικό τους περιβάλλον.

Ο έμβιος κόσμος είναι πολύ σύνθετος και ευμετάβλητος για να μελετηθεί ενιαία, έτσι η Βιολογική επιστήμη υποδιαιρείται σε επιμέρους κλάδους μελέτης των οργανισμών. Ένα κριτήριο για αυτή τη διαίρεση είναι το επίπεδο οργάνωσης των ζωντανών οργανισμών.

Γενικά, μπορούμε να διακρίνουμε τρία επίπεδα οργάνωσης των ζωντανών οργανισμών, με αυξανόμενο βαθμό πολυπλοκότητας:

1. Το επίπεδο του κυττάρου (cellular level), που εξετάζεται από την κυτταρική και μοριακή Βιολογία.
2. Το επίπεδο του οργανισμού-ατόμου (individual level) που εξετάζεται από κλάδους της βιολογίας όπως η φυσιολογία και ανατομία.
3. Το πληθυσμιακό επίπεδο (population level), που εξετάζεται από την πληθυσμιακή Βιολογία.

Οι βιοενεργειακές ροές μπορούν να μελετηθούν σε κάθε ένα από τα επίπεδα οργάνωσης της ζωής (Zonneveld, 1992). Στο μοριακό επίπεδο μελετάται η χημική διαδικασία της τροφοληψίας και η πορεία ροής της ενέργειας. Στο ατομικό επίπεδο μελετάται η κατανομή της αφομοιούμενης ενέργειας, σε ανάπτυξη, διατήρηση, αναπαραγωγή και αποθήκευση. Σε πληθυσμιακό επίπεδο μελετούνται οι ροές ενέργειας τόσο μέσα στον πληθυσμό όσο και μεταξύ των πληθυσμών. Σε κάθε περίπτωση πάντως, οι ενεργειακές ροές διαπερνούν τα όρια των επιπέδων οργάνωσης των οργανισμών.

Οι ενεργειακές ροές στους ζωντανούς οργανισμούς είναι δύσκολο να μετρηθούν και ακόμη πιο δύσκολο να ερμηνευτούν (Kooijman, 2000). Ας αναφέρουμε επιγραμματικά μερικές από τις ανακάλυπτουσες δυσκολίες.

- Με πλήρη καύση της τροφής είναι δυνατή η μέτρηση του θερμοδυναμικού ενεργειακού περιεχομένου της. Όμως, η μετρούμενη ποσότητα μας δείχνει μόνο ότι ο οργανισμός δεν μπορεί να αντλήσει από την τροφή ποσό ενέργειας μεγαλύτερο από αυτό το όριο καθώς η καύση στον οργανισμό δεν είναι πλήρης.
- Η διαφορά μεταξύ του ενεργειακού περιεχομένου της τροφής και των απεκκρίσεων είναι μόλις το ανώτερο όριο για την τροφοληψία του οργανισμού, επειδή υπάρχουν ενεργειακές απώλειες στη διάρκεια της πέψης.
- Η ανάπτυξη απαιτεί ενεργειακή επένδυση που κατά ένα μέρος εμφανίζεται σαν νεοσυντιθέμενη βιομάζα. Ενέργεια επενδύεται επίσης για τη δόμηση της νέας βιομάζας. Ένα μέρος από αυτή την ενέργεια χάνεται κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης λόγω υποβάθμισής της σε θερμότητα. Τα κύτταρα έχουν πολύ οργανωμένη δομή και η πληροφορία που περιέχεται σε αυτή τη δομή δεν μπορεί να μετρηθεί με το θερμιδόμετρο.

Οι μη αυθόρμητες θερμοδυναμικές διαδικασίες, όπως η σύνθεση νέας βιομάζας, μπορούν να μελετηθούν με το νόμο που διατύπωσε ο Gibbs το 1878:

$$dG=dH-T \cdot dS$$

Οι ποσότητες dG , dH , dS είναι οι μεταβολές της ελεύθερης ενέργειας G , της ενθαλπίας H και της εντροπίας S αντίστοιχα, υπό σταθερή θερμοκρασία T .

Ο νόμος του Gibbs προκύπτει από το 2^ο νόμο της θερμοδυναμικής. Το πρόσημο της dG καθορίζει αν μια χημική αντίδραση είναι αυθόρμητη ή όχι (Ebbing et al., 2002; Atkins, 1998).

Οι χημικές αντιδράσεις που λαμβάνουν χώρα στους ζωντανούς οργανισμούς καταλύονται από ένζυμα. Σχεδόν όλα τα ένζυμα είναι πρωτεϊνικά μόρια με γραμμομοριακές μάζες που ξεπερνούν το ένα εκατομμύριο amu. Τα ένζυμα χαρακτηρίζονται από υψηλή εξειδίκευση, αφού κάθε ένζυμο δρα μόνο πάνω σε μια ορισμένη ουσία, ή ορισμένο τύπο ουσιών, καταλύοντας μια συγκεκριμένη αντίδραση τους. Η ουσία της οποίας την αντίδραση καταλύει το ένζυμο ονομάζεται υπόστρωμα. Το μόριο του υποστρώματος συνδέεται σε συγκεκριμένη περιοχή του μορίου του ενζύμου που ονομάζεται ενεργό κέντρο σχηματίζοντας ένα σύμπλοκο ενζύμου-

υποστρώματος. Το ενεργό κέντρο του ενζύμου ‘αναγνωρίζει’ το υπόστρωμα και προσδίδει στο ένζυμο την εξειδίκευσή του. Το ένζυμο δεν προκαλεί την χημική αντίδραση αλλά μειώνει την απαιτούμενη ενέργεια ενεργοποίησης των αντιδρώντων έτσι ώστε να αυξηθεί, τελικά, η ταχύτητα της αντίδρασης.

Η μεγάλη δυσκολία στη μελέτη των βιολογικών συστημάτων έγκειται στο γεγονός ότι καθετί εξαρτάται από οτιδήποτε άλλο. Κάθε παράγοντας που δεν λαμβάνεται υπόψη κατά τη μελέτη ενός βιολογικού συστήματος μπορεί τελικά να αποδειχτεί ότι επηρεάζει σημαντικά το σύστημα, οπότε κακώς αγνοήθηκε. Από την άλλη μεριά ο συνυπολογισμός όσο το δυνατόν περισσότερων παραγόντων μεγιστοποιεί την πολυπλοκότητα του προβλήματος χωρίς να εξασφαλίζει την ακρίβεια της λύσης που θα προκύψει. Το ιδανικό στη μελέτη των βιολογικών συστημάτων είναι να αγνοήσει κανείς όσο το δυνατό περισσότερους παράγοντες χωρίς να χάσει τους ουσιαστικούς παράγοντες που επηρεάζουν το υπό μελέτη σύστημα (Kooijman, 2000).

1.2.3 Μαθηματικά μοντέλα στη Βιολογία

Η χρησιμοποίηση της γλώσσας των μαθηματικών για την περιγραφή των βιολογικών συστημάτων μπορεί να αποδειχτεί πολύ χρήσιμη (Kooijman, 2000). Αν η μαθηματική μοντελοποίηση αποσκοπεί μόνο στο να περιγράψει πειραματικά δεδομένα, το μοντέλο που θα προκύψει θα είναι **εμπειρικό** και είναι καταδικασμένο να μην έχει ευρεία εφαρμογή. Αν η μαθηματική μοντελοποίηση βασίζεται στη μελέτη των υποκείμενων βιολογικών μηχανισμών και κατ’ επέκταση σε μια θεωρία που δομείται από ένα σύνολο παραδοχών, το μοντέλο που θα προκύψει θα είναι **μηχανιστικό** και μπορεί να τύχει ευρείας εφαρμογής εφόσον οι προβλέψεις του είναι σωστές.

Τα φυσικά μεγέθη που χρησιμοποιούνται για τη μαθηματική μοντελοποίηση είναι εκτατικές ή/και εντατικές μεταβλητές. Οι εκτατικές μεταβλητές εξαρτώνται από το μέγεθος του υπό μελέτη συστήματος. Τέτοια φυσικά μεγέθη είναι η μάζα, ο όγκος, η ενέργεια, ο αριθμός ατόμων ενός πληθυσμού κ.α. Οι εντατικές μεταβλητές δεν εξαρτώνται από το μέγεθος του υπό μελέτη συστήματος. Τέτοια φυσικά μεγέθη είναι η πυκνότητα, η θερμοκρασία, η πίεση, το ιζώδες, η συγκέντρωση ενός υποστρώματος κ.α. Μπορούμε να προσθέσουμε ομοειδείς εκτατικές μεταβλητές π.χ. μάζες, ενώ δεν μπορούμε να προσθέσουμε εντατικές μεταβλητές όπως π.χ. πυκνότητες (Kooijman, 2000). Ένα άλλο σημείο που πρέπει να προσέχει κάποιος

κατά την ανάπτυξη του μοντέλου είναι οι μονάδες μέτρησης. Κάθε μαθηματική σχέση οφείλει να μην παραβιάζει τους κανόνες της διαστατικής ανάλυσης. Π.χ. σε ένα άθροισμα πρέπει όλοι οι όροι να έχουν τις ίδιες διαστάσεις π.χ. όλοι οι όροι να έχουν διαστάσεις ενέργεια επί χρόνος. Τα εμπειρικά μοντέλα, πολλές φορές, παραβιάζουν τους κανόνες της διαστατικής ανάλυσης και αυτό είναι ένα επιπλέον πρόβλημα τους.

Τα φυσικά μεγέθη που χρησιμοποιεί ένα μοντέλο μπορεί να είναι είτε μεταβλητές κατάστασης, δηλαδή φυσικά μεγέθη που περιγράφουν την κατάσταση του συστήματος κάθε χρονική στιγμή, είτε παράμετροι, δηλαδή μεγέθη που επηρεάζουν ή και χαρακτηρίζουν το σύστημα και τις διεργασίες που λαμβάνουν χώρα σε αυτό. Οι παράμετροι, παρότι είναι συνήθως σταθερές, μπορούν και να μεταβάλλονται είτε χρονικά είτε χωρικά είτε χωροχρονικά (Kooijman, 2000).

Η ανάπτυξη μηχανιστικών μαθηματικών μοντέλων που αποσκοπούν στην περιγραφή της δομής και της λειτουργίας βιολογικών συστημάτων είναι μάλλον τέχνη παρά τεχνική, αφού βασίζεται στην έμπνευση του δημιουργού τους να απλοποιήσει βιολογικές διεργασίες και διαδικασίες χωρίς να χάσει την επαφή με την πραγματικότητα. Οι μοντελιστές οφείλουν να ξεπεράσουν το δίλημμα της γενικότητας του μοντέλου ή της εξειδίκευσής του (Kooijman, 2000). Το γενικό μοντέλο θα είναι απλό και θα έχει ευρεία εφαρμογή αλλά δε θα δίνει ακριβείς προβλέψεις σε επιμέρους εφαρμογές, ενώ το εξειδικευμένο μοντέλο θα είναι πολύπλοκο και θα δίνει ακριβείς προβλέψεις αλλά δεν θα έχει ευρεία εφαρμογή.

Ένας από τους σκοπούς της θεωρητικής βιολογίας είναι να συσχετίσει διαδικασίες που συμβαίνουν στα διαφορετικά επίπεδα οργάνωσης της ζωής δηλαδή στο επίπεδο των μορίων, των κυττάρων, των οργανισμών-ατόμων, των πληθυσμών και των οικοσυστημάτων. Επί παραδείγματι, ο κυτταρικός κύκλος μπορεί να περιγραφεί σε σχέση με μια σειρά από μοριακά συμβάντα και οι πληθυσμιακές δυναμικές μπορούν να βασιστούν στις δυναμικές των οργανισμών-ατόμων καθώς αυτοί αλληλεπιδρούν με το περιβάλλον τους (Nisbet et al., 2000). Παρά το ότι τα ερωτήματα είναι διαφορετικά σε κάθε επίπεδο οργάνωσης, ισχύουν αμετάβλητες δύο βασικές αρχές:

1. τα βιολογικά συστήματα υπακούουν στους νόμους της θερμοδυναμικής και
2. οι βιολογικές οντότητες είναι το αποτέλεσμα εξελικτικών διαδικασιών.

Οι ροές ενέργειας και μάζας που καθορίζονται από τους νόμους της θερμοδυναμικής γίνονται αντιληπτοί ευκολότερα στο επίπεδο του οργανισμού-ατόμου, ενόσω η

εξέλιξη δρα καθοριστικά στην προετοιμασία για αναπαραγωγή και τη βιωσιμότητα των οργανισμών-ατόμων. Επομένως, ένα γενικό μοντέλο που περιγράφει την πρόσληψη ενέργειας από ένα οργανισμό-άτομο και τη χρησιμοποίησή της για ανάπτυξη, αναπαραγωγή και επιβίωση έχει τη δυναμική να συνδεθεί με διαδικασίες που συμβαίνουν στα άλλα επίπεδα οργάνωσης.

Σύμφωνα με τον Kooijman, 2000, το βασικό επίπεδο οργάνωσης της ζωής είναι το επίπεδο του οργανισμού-ατόμου (individual level) επειδή σε αυτό το επίπεδο οργάνωσης είναι σχετικά εύκολο να γίνουν ισοζύγια μάζας. Ας μην ξεχνάμε ότι οι νόμοι διατήρησης της μάζας και της ενέργειας είναι από τους λίγους ισχυρούς νόμους που διαθέτει η Βιολογία. Στο κυτταρικό και στο πληθυσμιακό επίπεδο είναι πολύ πιο δύσκολο να μετρηθούν και να μοντελοποιηθούν, απευθείας, οι ροές μάζας και ενέργειας. Εξ' άλλου ο οργανισμός-άτομο είναι συνήθως απομονωμένη οντότητα οπότε είναι σχετικά εύκολο να προσδιοριστούν σχέσεις ενεργειακών εισροών και εκροών, τουλάχιστον ποσοτικά. Τόσο στο κυτταρικό όσο και στο πληθυσμιακό επίπεδο είναι πολύ δύσκολο να βρούμε συστήματα που να είναι αρκετά ανεξάρτητα από άλλα ώστε να μπορούμε να τα θεωρήσουμε απομονωμένα (Zonneveld, 1992).

Η περιγραφή της δομής και της λειτουργίας των οργανισμών στο επίπεδο του οργανισμού-ατόμου γίνεται από τα αποκαλούμενα ατομικά μοντέλα (individual models). Αναπτύσσοντας ένα κατάλληλο ατομικό μπορούμε στη συνέχεια να το χρησιμοποιήσουμε για να κάνουμε προβλέψεις σε πληθυσμιακό επίπεδο και σε επίπεδο οικοσυστήματος από τη μια και σε κυτταρικό και μοριακό επίπεδο από την άλλη (Kooijman, 2000).

Τα ατομικά μοντέλα που αναπτύχθηκαν αρχικά για να περιγράψουν τα ενεργειακά ισοζύγια του οργανισμού-ατόμου βασίζονταν στη θερμοδυναμική (**κλασική προσέγγιση**). Υποθέτοντας ότι ο οργανισμός βρίσκεται σε κατάσταση ισορροπίας (steady state), η καθαρή ενεργειακή ανταλλαγή περιγράφεται από τη σχέση:

$$C=P+R+F+U ,$$

όπου C, P, R, F και U είναι τα ενεργειακά ισοδύναμα της τροφοληψίας, της παραγωγής, της θερμικής απώλειας λόγω μεταβολισμού, των περιττωμάτων και των άλλων ζωικών απεκκριμάτων αντίστοιχα (Zonneveld, 1992). Η παραγωγή P μπορεί να υποδιαιρεθεί σε ανάπτυξη (growth) και αναπαραγωγική παραγωγή (reproductive production). Ένα μέρος της ενέργειας που προσλαμβάνεται με την τροφή δε μένει στον οργανισμό αλλά αποβάλλεται σαν περιττώματα. Η διαφορά μεταξύ του

ενεργειακού περιεχόμενου της τροφής και των περιττωμάτων καλείται μερίδιο απορρόφησης (absorbed ration) και συμβολίζεται συνήθως με A. Συμβαίνουν όμως απώλειες ενέργειας τόσο μέσω της απέκκρισης όσο και μέσω ειδικών δυναμικών φαινομένων (π.χ. η ανεπαίσθητη αύξηση της παραγωγής θερμότητας μετά την τροφοληψία) και η ενέργεια που απομένει ονομάζεται μερίδιο αφομοίωσης (assimilation ration) ή αλλιώς φυσιολογικά χρήσιμο μερίδιο. Η αφομοιωμένη ενέργεια μπορεί να χωριστεί σε τρία μέρη: i) την ενέργεια που χάνεται (υποβαθμίζεται σε θερμότητα) για τη διατήρηση των λειτουργιών του οργανισμού, και το πλεόνασμα σε ii) σωματική παραγωγή και iii) παραγωγή γαμετών.

Η παραπάνω προσέγγιση που χαρακτηρίζεται σαν κλασσική προσέγγιση, έναντι της δυναμικής προσέγγισης που θα αναπτυχθεί παρακάτω, παρουσιάζει αρκετά μειονεκτήματα αφού δεν λαμβάνει υπόψη της ότι:

1. Οι οργανισμοί σπάνια βρίσκονται σε κατάσταση ισορροπίας. Ειδικά δε, κατά την ανάπτυξή τους ποτέ δεν βρίσκονται σε κατάσταση ισορροπίας.
2. Οι οργανισμοί αποθηκεύουν ενέργεια με σκοπό να την χρησιμοποιήσουν σε συνθήκες έλλειψης τροφής.
3. Δεν αφήνει περιθώρια προβλέψεων για την αλλαγή του ισοζυγίου λόγω αλλαγής στην πυκνότητα της τροφής ή λόγω αύξησης του μεγέθους του οργανισμού-ατόμου.
4. Απαιτείται επιπλέον ποσό ενέργειας για τη λειτουργική οργάνωση των σωματικών ιστών, επομένως το κόστος κάθε μοναδιαίας νέας ποσότητας βιομάζας είναι πολύ υψηλότερο από το ενεργειακό περιεχόμενό της.

Το πλεονέκτημα της κλασσικής προσέγγισης είναι ότι δε χρειάζονται επιπλέον παραδοχές πέραν της κατάστασης ισορροπίας και του πρώτου νόμου της θερμοδυναμικής. Όμως, το πλεονέκτημα αυτό εξανεμίζεται ακόμη και αν ξεπεραστούν τα υπόλοιπα προβλήματά της γιατί παραμένει η βασική αβλεψία της που ακούει στο όνομα: οργανισμός-άτομο σε κατάσταση στατικής ισορροπίας.

Τα παραπάνω αναδεικνύουν την αναγκαιότητα για μια συνολικά διαφορετική προσέγγιση της περιγραφής του ενεργειακού ισοζυγίου του οργανισμού-ατόμου. Η προσέγγιση αυτή βασίζεται στα δυναμικά φαινόμενα που καθορίζουν το ενεργειακό ισοζύγιο ενός οργανισμού-ατόμου και ονομάζονται δυναμικά μοντέλα ενεργειακού ισοζυγίου (Dynamic Energy Budget individual models). Τέτοια μοντέλα έχουν

αναπτυχθεί από τον Koopman (1986, 2000), τους Lika και Nisbet (2000), τους Ross and Nisbet (1990) και άλλους. Τα μοντέλα αυτά περιγράφουν μεταβολές στο χρόνο και βασίζονται στη θεωρία των δυναμικών ενεργειακών ισοζυγίων (Dynamic Energy Budgets theory) οι βασικές αρχές της οποίας θα αναπτυχθούν παρακάτω.

Η ανάπτυξη ατομικών μοντέλων δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου (DEB) που θα δίνουν ακριβείς προβλέψεις για τη δομή και τη λειτουργία των οργανισμών αποτελεί ισχυρό κίνητρο για κάποιον που θέλει να ασχοληθεί με την τέχνη που λέγεται, μαθηματική μοντελοποίηση των ζωντανών οργανισμών.

Ένα επιτυχημένο DEB ατομικό μοντέλο μπορεί στη συνέχεια να χρησιμοποιηθεί σαν βάση για την ανάπτυξη ενός δυναμικού πληθυσμιακού μοντέλου που θα δίνει προβλέψεις σε φαινόμενα που παρατηρούνται μόνο ή και σε πληθυσμούς.

1.3 ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΑΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Η παρούσα εργασία αποσκοπεί στην ανάπτυξη ενός DEB ατομικού μοντέλου για τους μονοκύτταρους ευκαρυωτικούς φυτοπλακτονικούς οργανισμούς (μικροφύκη) που να προβλέπει με επιτυχία τις αποκρίσεις του οργανισμού-ατόμου σε διαφορετικές συνθήκες ανάπτυξης.

Οι συνθήκες ανάπτυξης αναφέρονται τόσο στη φωτεινή ένταση κάτω από την οποία αναπτύσσεται το κύτταρο όσο και στη συγκέντρωση CO₂ στο εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου.

Οι συνθήκες μπορούν να μεταβάλλονται στη διάρκεια της ανάπτυξης του οργανισμού μπορούν όμως να παραμένουν και σταθερές.

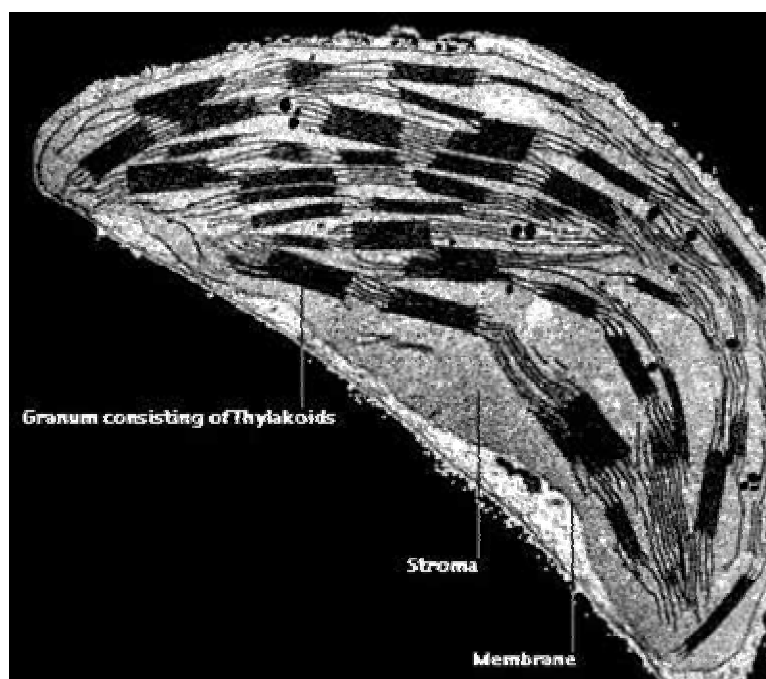
Οι προβλέψεις του μοντέλου δεν θα αφορούν πολύ υψηλές φωτεινές εντάσεις γιατί τότε παρατηρείται το φαινόμενο της φωτοαναστολής που είναι έξω από τους σκοπούς της παρούσας εργασίας. Η φωτοαναστολή είναι ένα φαινόμενο με ιδιαίτερο ενδιαφέρον και αφορά στην απόκριση του φωτοσυνθετικού οργανισμού όταν βρεθεί σε συνθήκες πολύ υψηλής φωτεινής έντασης προκειμένου να αποφευχθεί η καταστροφή του φωτοσυνθετικού του μηχανισμού, γι' αυτό θα αποτελέσει αντικείμενο μιας επόμενης εργασίας. Εξάλλου είναι πιθανόν να παρατηρείται αντίστοιχο φαινόμενο και σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις CO₂ οπότε επιβάλλεται η ιδιαίτερη μελέτη αυτών των φαινομένων.

Οι αποκρίσεις του φωτοσυνθετικού οργανισμού σε διαφορετικές συνθήκες φωτισμού συναντούνται στην Ελληνική βιβλιογραφία με τους όρους φωτοπροσαρμογή και φωτοεγκλιματισμός. Στη διεθνή βιβλιογραφία αναφέρονται συνήθως σαν photoadaptation και photoacclimation, όμως αναφέρονται και σαν short-term adaptation (μικρής διάρκειας ή βραχυπρόθεσμη προσαρμογή) και long-term acclimation (μεγάλης διάρκειας προσαρμογή). Η short-term adaptation αφορά στις αποκρίσεις του φωτοσυνθετικού μηχανισμού όταν αλλάζει γρήγορα η φωτεινή ένταση (I) στην οποία είναι εκτεθειμένος ο οργανισμός, ενώ η long-term acclimation αφορά στις αποκρίσεις του όταν ο οργανισμός είναι εκτεθειμένος σε σταθερή φωτεινή ένταση I για μεγάλο χρονικό διάστημα (>24 ώρες). Στην παρούσα μελέτη υιοθετούνται οι όροι short-term adaptation και long-term acclimation γιατί θεωρούνται σαφέστεροι έναντι των όρων photoadaptation και photoacclimation.

2. ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΣ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ

2.1 ΧΛΩΡΟΠΛΑΣΤΗΣ

Ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός των ευκαρυωτικών φωτοσυνθετικών κυττάρων βρίσκεται μέσα σε ειδικά οργανίδια, τους χλωροπλάστες (Staehelein and van der Staay, 1996) (Εικόνα 2.1). Ο χλωροπλάστης περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη, τον πλαστιδιακό φάκελο, που είναι αρκετά διαπερατός στο CO_2 (το CO_2 είναι το υπόστρωμα για τη σύνθεση των υδατανθράκων στη διάρκεια των σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης). Το θεμελιώδες υλικό του χλωροπλάστη ονομάζεται στρώμα. Στο στρώμα βρίσκονται τα περισσότερα από τα ένζυμα που καταλύουν τις σκοτεινές αντιδράσεις. Το στρώμα διακόπτεται από αναδιπλώσεις της εσωτερικής μεμβράνης του πλαστιδιακού φακέλου που ονομάζονται ελασμάτια. Κατά διαστήματα, τα ελασμάτια δημιουργούν μεμβρανώδεις σάκους, τα θυλακοειδή, που περιέχουν ένα εσωτερικό χώρο γνωστό ως μικροχώρο. Τα θυλακοειδή οργανώνονται σε στιβάδες που ονομάζονται grana. Στις μεμβράνες των θυλακοειδών βρίσκονται οι φωτοσυνθετικές μονάδες.



Εικόνα 2.1. Δομή χλωροπλάστη

2.2. ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΗ ΜΟΝΑΔΑ (PSU)

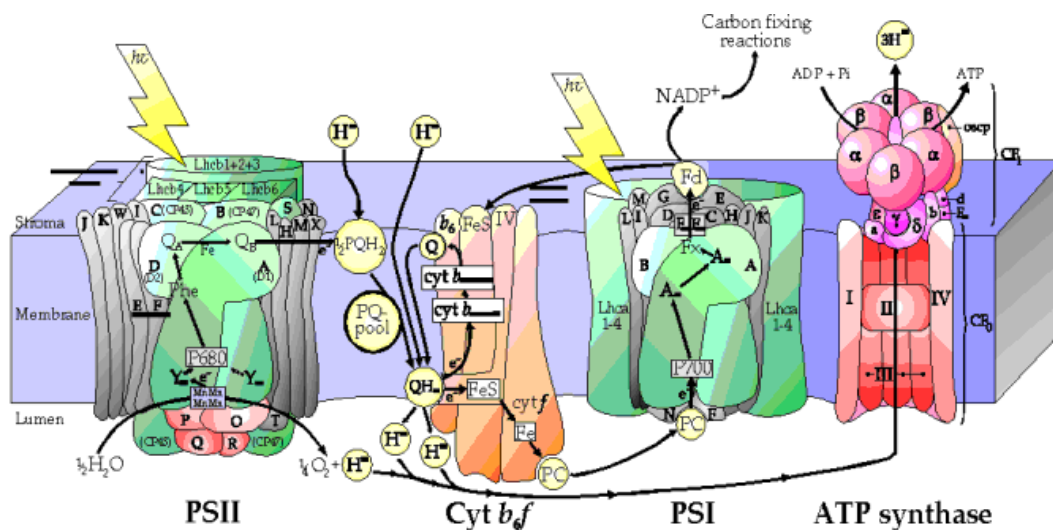
Κάθε φωτοσυνθετικός οργανισμός περιέχει οργανικές ενώσεις που έχουν την ικανότητα να απορροφούν την ορατή ακτινοβολία. Οι ενώσεις αυτές ονομάζονται φωτοσυνθετικές χρωστικές. Στα ανώτερα φυτά οι φωτοσυνθετικές χρωστικές είναι χλωροφύλλες (a και b) και καροτενοειδή (Douce and Joyard , 1996). Η χλωροφύλλη a (chl a) είναι πράσινη και η χλωροφύλλη b (chl b) κιτρινοπράσινη. Τα μέγιστα απορρόφησης σε διάλυμα ακετόνης είναι 663/430nm για τη chl a και 645/455nm για τη chl b. Τα καροτενοειδή είναι κίτρινες και πορτοκαλί χρωστικές και βρίσκονται σε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Τα καροτενοειδή είναι είτε υδρογονάνθρακες (καροτένια) είτε οξυγονομένοι υδρογονάνθρακες (καροτενόλες ή ξανθοφύλλες) που περιέχουν αλυσίδες με 40 άτομα άνθρακα. Τα καροτενοειδή μπορούν να δώσουν την ενέργεια που απορροφούν στις χλωροφύλλες και επιπλέον έχουν την δυνατότητα να προστατεύουν τα μόρια των χλωροφυλλών όταν το κύτταρο βρεθεί σε συνθήκες έντονου φωτισμού (Φωτοαναστολή). Παρότι ακούγεται παράδοξο, οι υψηλές εντάσεις ορατής ακτινοβολίας μπορεί να επιφέρουν ζημιές στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό. Η φωτοαναστολή είναι ένα σύνολο διεργασιών που ξεκινά με απενεργοποίηση αντιδράσεων μεταφοράς ηλεκτρονίων στο φωτοσύστημα II (PS II) και καταλήγει σε υποβάθμιση των πρωτεϊνών D₁ και D₂ του πυρήνα του φωτοσυστήματος (Whitmarsh and Pakrasi, 1996). Η φωτοαναστολή αποσκοπεί στην προστασία και επιδιόρθωση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε καταστάσεις έντονου φωτισμού και παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον τόσο από βιολογική σκοπιά όσο και από τη σκοπιά της μαθηματικής μοντελοποίησής της.

Εκτός από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές, ο φωτοσυνθετικός οργανισμός διαθέτει διάφορες πρωτεΐνες, λιπίδια, κινόνες και ιόντα που είναι σημαντικά στη φωτοσυνθετική διαδικασία.

Κάθε φωτοσυνθετική μονάδα αποτελείται από 4 σύμπλοκα ενζύμων/ πρωτεϊνών (Εικόνα 2.2): το φωτοσύστημα II (PS II) με το σύμπλοκο συλλογής φωτός (LHC II), το φωτοσύστημα I (PS I), το κυτόχρωμα b₆f (cyt b₆f) και την ATP-άση (ATP synthase) (Ort et al., 1996).

Το PS II είναι ένα πολυπρωτεϊνικό σύμπλοκο που αποτελείται από το σύμπλοκο συλλογής φωτός (Light Harvesting Complex, LHC II) και τον πυρήνα του PS II (PS II core). Το LHC II εντοπίζεται περιφερειακά του PS II, και περιέχει πρωτεΐνες, μόρια χλωροφύλλης a, χλωροφύλλης b και καροτενοειδών. Το LHC II

συνδέει τις μεμβράνες των θυλακοειδών και ελέγχει την κατανομή της δεσμευμένης φωτεινής ενέργειας μεταξύ του PS II και του PS I. Ο πυρήνας του PS II είναι ένα πολυπεπτιδικό σύμπλοκο που περιλαμβάνει: το κέντρο αντίδρασης (περιοχή όπου πραγματοποιείται ο πρωτογενής διαχωρισμός φορτίου), το σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου (περιοχή συσσώρευσης των οξειδωτικών ισοδύναμων που δημιουργούνται κατά τις φωτοχημικές αντιδράσεις), τις υδρόφοβες ή μεμβρανικές πρωτεΐνες και τις υδρόφιλες ή εξωτερικές πρωτεΐνες.



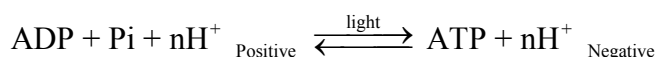
Εικόνα 2.2. Λειτουργική δομή της φωτοσυνθετικής μονάδας (PSU)

Το PS I, στους ευκαρυωτικούς φωτοσυνθετικούς οργανισμούς αποτελείται από το σύμπλοκο συλλογής φωτός (Light Harvesting Complex, LHC I) και τον πυρήνα του PS I. Το LHC I περιέχει χλωροφύλλη b και δρα σαν βοηθητική φωτοσυλλεκτική κεραία. Το LHC I μεταφέρει την ενέργειά του στον πρωτογενή ηλεκτρονιοδότη του κέντρου αντίδρασης, P_{700} , που βρίσκεται στον πυρήνα του PS I. Ο πυρήνας του PS I περιέχει επίσης φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλη a και β-καροτένιο) και οξειδοαναγωγικούς παράγοντες. Οι ενώσεις αυτές είναι απαραίτητες για να επιτευχθεί η μεταφορά ηλεκτρονίων στο PS I (Ort et al., 1996).

Το κυτόχρωμα b_6f αποτελεί το ενδιάμεσο πρωτεϊνικό σύμπλοκο στην μη κυκλική φωτοσυνθετική μεταφορά ηλεκτρονίων.

Στους χλωροπλάστες, η ATP-άση βρίσκεται κυρίως στα θυλακοειδή του στρώματος. Η ATP-άση είναι ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο που καταλύει (σε μορφή

συνθάσης) τη σύνθεση του ATP από ADP, ανόργανο φωσφόρο (Pi) και πρωτόνια. Η ροή πρωτονίων κατά μήκος της μεμβράνης ρίχνει την πρωτονιακή βαθμίδα που δημιουργείται από τη μεταφορά των ηλεκτρονίων. Η πρωτονιακή ροή έχει κατεύθυνση από το υψηλό φωτοχημικό δυναμικό (Positive) προς το χαμηλό φωτοχημικό δυναμικό (Negative). Η ATP-άση (σε μορφή υδρολάσης) καταλύει και την υδρόλυση του ADP σε ATP και Pi όπως φαίνεται στη χημική εξίσωση που ακολουθεί (Crofts A., 1996).



2.3 ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΑ ΤΟΥ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΥ ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΥ

Η λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού βασίζεται στην απορρόφηση ενός μέρους της ενέργειας που μεταφέρεται από το φως. Κάθε στοιχειώδες ποσό (quantum) ενέργειας E_ϕ , όπως ορίστηκε από τον Planck (Τραχανάς, 1985), που μεταφέρεται από το φως λέγεται φωτόνιο.

$$E_\phi = h \cdot \nu = h \cdot \frac{c}{\lambda}$$

όπου, h η σταθερά του Planck ($h=6.6256 \times 10^{-34}$ J·s), c η ταχύτητα του φωτός ($c=3 \times 10^8$ m·s⁻¹), λ το μήκος κύματος και ν η συχνότητά του.

Κάθε φωτεινή δέσμη αποτελείται από πολλές μονοχρωματικές ακτινοβολίες. Κάθε μια από αυτές μεταφέρει φωτόνια της ίδιας συχνότητας ή ισοδύναμα του ίδιου μήκους κύματος. Το φως λόγω της κυματοσωματιδιακής του φύσης μπορεί, ανάλογα με τις συνθήκες, να συμπεριφερθεί είτε ως κύμα είτε ως σωματίδιο. Κατά την απορρόφησή του στη διάρκεια της φωτοσύνθεσης συμπεριφέρεται ως σωματίδιο. Ένα φωτόνιο που πέφτει πάνω σε μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής είτε απορροφάται ολόκληρο είτε δεν απορροφάται καθόλου. Τα φωτόνια που έχουν τη δυνατότητα να απορροφηθούν από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές αποτελούν την φωτοσυνθετικά ενεργή ακτινοβολία (Photosynthetic Active Radiation, PAR: 400 έως 700nm). Επίσης, φωτόνια της PAR με διαφορετικό μήκος κύματος έχουν διαφορετική δυνατότητα απορρόφησης από τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών. Η χλωροφύλλη *a*, για παράδειγμα, εμφανίζει μέγιστα απορρόφησης φωτονίων όταν αυτά έχουν μήκη κύματος 663nm ή 430nm. Τέλος, η απορρόφηση ή μη ενός φωτονίου από το μόριο μιας φωτοσυνθετικής χρωστικής εξαρτάται από την

κατάσταση στην οποία βρίσκεται το μόριο της. Αν το μόριο βρίσκεται σε κατάσταση ανάπαυλας (resting state) έχει τη δυνατότητα να απορροφήσει ένα φωτόνιο κατάλληλου μήκους κύματος που πέφτει πάνω σ' αυτό και να διεγερθεί, ενώ το φωτόνιο δεν απορροφάται αν το μόριο βρίσκεται σε διεγερμένη κατάσταση (excited state).

Η φωτονιακή ποιότητα μιας ακτινοβολίας καθορίζεται από το ποια είναι τα διαφορετικά μήκη κύματος των φωτονίων που μεταφέρει, ενώ η φωτεινή ένταση, I , από την ποσότητα των φωτονίων που μεταφέρει η ακτινοβολία ανά μονάδα χρόνου και ανά μονάδα επιφάνειας.

Τα φωτόνια που ανακλώνται πάνω στο φωτοσυνθετικό οργανισμό, τα φωτόνια που τον διαπερνούν χωρίς να συναντήσουν μόρια φωτοσυνθετικών χρωστικών και τα φωτόνια που δεν απορροφώνται γιατί έπεσαν σε διεγερμένα μόρια φωτοσυνθετικών χρωστικών περνούν ανεκμετάλλευτα για το φωτοσυνθετικό οργανισμό. Ένα μικρό ποσοστό (<10%) μόνο της ηλιακής ακτινοβολίας που πέφτει σε φωτοσυνθετικούς οργανισμούς είναι φωτοσυνθετικά αξιοποιήσιμο.

Η φωτοσυνθετική διαδικασία μπορεί να χωριστεί, σε γενικές γραμμές, στις φωτεινές και στις σκοτεινές αντιδράσεις.

A. ΦΩΤΕΙΝΕΣ ΑΝΤΙΔΡΑΣΕΙΣ

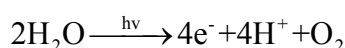
Φωτεινές αντιδράσεις είναι όλες εκείνες οι διαδικασίες που συμβαίνουν σε ένα φωτοσυνθετικό οργανισμό και εξαρτώνται άμεσα από την απορρόφηση φωτός.

Το μεγαλύτερο μέρος της ακτινοβολίας, που χρησιμοποιείται στη φωτοσυνθετική διαδικασία, απορροφάται από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές του σύμπλοκου συλλογής φωτός LHC II. Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης αρχίζει όταν απορροφηθεί ένα φωτόνιο που πέφτει πάνω σε ένα μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής που βρίσκεται σε κατάσταση ανάπαυλας. Το φωτόνιο δίνει την ενέργειά του σε ένα ηλεκτρόνιο, του μορίου, που βρίσκεται σε χαμηλή ενεργειακή στάθμη. Το ηλεκτρόνιο παίρνοντας την ενέργεια πηγαίνει σε υψηλότερη ενεργειακή στάθμη. Η διαδικασία αυτή λέγεται διέγερση του μορίου της φωτοσυνθετικής χρωστικής. Στη συνέχεια, το διεγερμένο μόριο αποδιεγείρεται, καθώς το ηλεκτρόνιο επιστρέφει στη χαμηλή ενεργειακή στάθμη, επανεκπέμποντας την ενέργεια που είχε απορροφήσει κατά τη διέγερσή του. Η εκπεμπόμενη κατά την αποδιέγερση ενέργεια μπορεί να είναι είτε θερμότητα, είτε ορατή αλλά μη αξιοποιήσιμη (φθορισμός) φωτοσυνθετικά ηλεκτρομαγνητική ενέργεια, είτε φωτονιακή ενέργεια που μπορεί να απορροφηθεί

από γειτονικά μόρια χρωστικών και να αξιοποιηθεί φωτοσυνθετικά. Αν όλα τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών βρεθούν ταυτόχρονα σε διεγερμένη κατάσταση δε μπορεί να γίνει μεταφορά ενέργειας μεταξύ γειτονικών μορίων φωτοσυνθετικών χρωστικών και έχουμε φθορισμό. Ο μειωμένος φθορισμός δείχνει ότι η φωτονιακή ενέργεια που απορροφά ο οργανισμός αξιοποιήθηκε φωτοσυνθετικά.

Η ενέργεια που απορροφούν τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών του σύμπλοκου συλλογής φωτός, και αξιοποιείται φωτοσυνθετικά, δεν απελευθερώνεται αλλά μεταφέρεται σε γειτονικά μόρια χρωστικών και τα διεγείρει. Η μεταφορά της διέγερσης από μόριο σε μόριο των χρωστικών του σύμπλοκου συλλογής φωτός συνεχίζεται μέχρι να φτάσει η απορροφηθείσα ενέργεια στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων. Η φωτονιακή ενέργεια που καταφθάνει στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης ενεργοποιεί την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων (electrons chain reaction).

Η απορροφώμενη φωτονιακή ενέργεια που καταλήγει στο κέντρο αντίδρασης (P_{680}) του φωτοσυστήματος II προκαλεί τη διέγερσή του. Το διεγερμένο κέντρο αντίδρασης P_{680}^* δρα σαν πρωτογενής ηλεκτρονιοδότης απελευθερώνοντας ένα ηλεκτρόνιο και μεταπίπτει στην ισχυρή οξειδωτική μορφή P_{680}^+ . Το ηλεκτρόνιο που απελευθερώθηκε αναπληρώνεται από ένα ηλεκτρόνιο που απελευθερώνεται από τη διάσπαση (φωτόλυση) του νερού. Κατά τη φωτόλυση δύο μορίων νερού απελευθερώνονται 4 ηλεκτρόνια (e^-) και 4 κατιόντα υδρογόνου (H^+) και παράγεται σαν παραπροϊόν ένα μόριο O_2 όπως φαίνεται στη παρακάτω χημική εξίσωση:



Το πρωτεϊνικό σύμπλοκο στο οποίο συσσωρεύονται τα φορτία και γίνεται η οξείδωση του νερού ονομάζεται σύμπλοκο έκλυσης οξυγόνου (Oxygen Evolving Complex, OEC).

Τα $4H^+$ απελευθερώνονται στο μικροχώρο και συντελούν στη δημιουργία πρωτονιακής βαθμίδωσης κατά μήκος της θυλακοειδούς μεμβράνης (Ort et al., 1996). Τα $4e^-$ μεταφέρονται με ηλεκτρονιομεταφορείς από το PS II στο κυτόχρωμα b_6f , στη συνέχεια στο κέντρο αντίδρασης (P_{700}) του PS I και καταλήγουν στο $NADP^+$ για να πραγματοποιηθεί η σύνθεση 4 μορίων NADPH (μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων) (Diner B.A. and Babcock G.T., 1996).

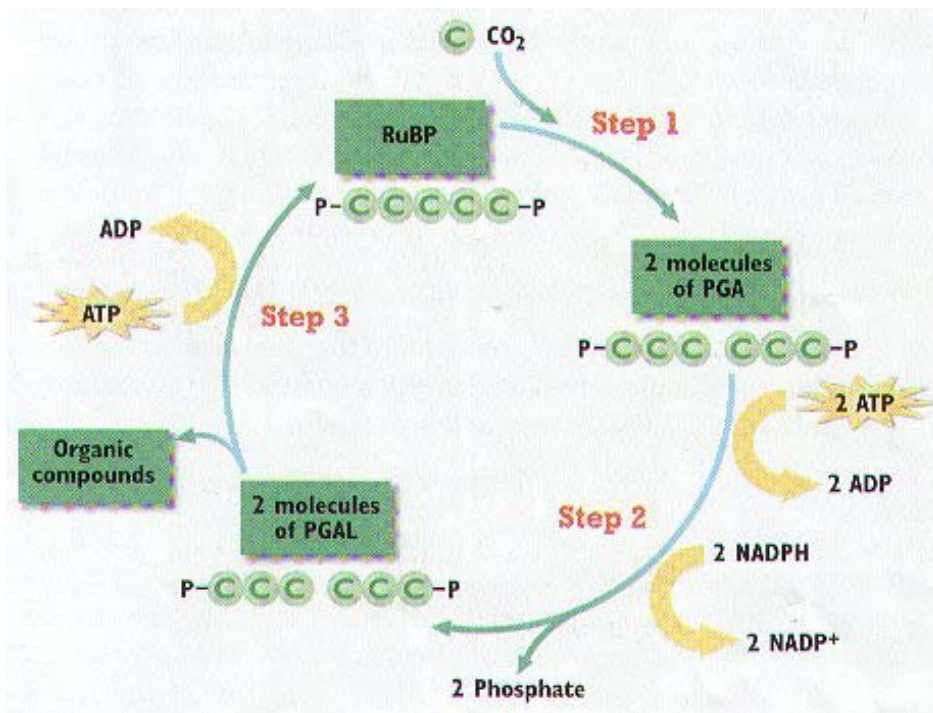
Ορισμένες φορές, ο φωτοσυνθέτων οργανισμός έχει όλη την αναγωγική ενέργεια (NADPH) που χρειάζεται για να συνθέσει οργανικές ενώσεις αλλά, έχει ανάγκη του ATP για τις άλλες δραστηριότητες που λαμβάνουν χώρα στο χλωροπλάστη. Στις περιπτώσεις αυτές απενεργοποιείται το φωτοσύστημα II και παράγεται ATP μέσω της κυκλικής ροής ηλεκτρονίων που ονομάζεται κυκλική φωτοφωσφορυλίωση.

Εκτός από τη μη κυκλική και την κυκλική ροή ηλεκτρονίων υπάρχει μια εναλλακτική ροή ηλεκτρονίων, η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων ή αντίδραση Mehler. Στην ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων δεν ανάγεται το NADP^+ αλλά το O_2 , με αποτέλεσμα τον ελεγχόμενο σχηματισμό ενεργών ριζών οξυγόνου και την μετατροπή, με τη χρήση NADPH, σε νερό. Ο ανεξέλεγκτος σχηματισμός ενεργών ριζών οξυγόνου μπορεί να προκαλέσει την καταστροφή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Η ψευδοκυκλική ροή ηλεκτρονίων ενεργοποιείται μόνο όταν υπάρχει αυξημένη ποσότητα O_2 στο περιβάλλον του φωτοσυνθετικού οργανισμού οπότε είναι αυξημένη και η πιθανότητα σχηματισμού ενεργών ριζών οξυγόνου.

Από τα παραπάνω προκύπτει ότι τα κύρια προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων είναι το ισχυρό αναγωγικό NADPH και το ATP, ενώ το O_2 αποτελεί παραπροϊόν της φωτόλυσης του νερού. Το NADPH συμμετέχει στη σύνθεση των υδατανθράκων στη διάρκεια των σκοτεινών αντιδράσεων.

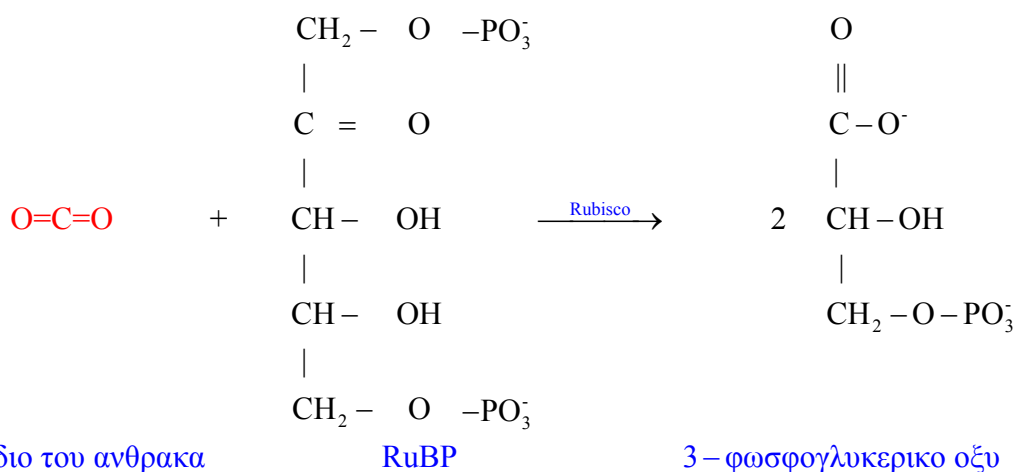
B. ΣΚΟΤΕΙΝΕΣ ΑΝΤΙΔΡΑΣΕΙΣ

Οι σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης πραγματοποιούνται ανεξάρτητα από την παρουσία ή μη φωτός, όμως χρησιμοποιούν προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων (NADPH και ATP) για να μετατρέψουν ανόργανο άνθρακα (ατμοσφαιρικό διοξείδιο του άνθρακα) σε οργανική ύλη. Οι σκοτεινές αντιδράσεις (ή αλλιώς κύκλος Calvin – Benson) συμβαίνουν στο στρώμα του χλωροπλάστη. Σε κάθε επανάληψη του κύκλου Calvin-Benson ενσωματώνεται 1 άτομο C στον συντιθέμενο υδατάνθρακα, επομένως ο κύκλος πρέπει να επαναληφθεί 6 φορές για να συντεθεί ένα μόριο υδατάνθρακα με 6 άτομα C (εξόζη). Οι Melvin Calvin και Andy Benson ανακάλυψαν το 1950 το βιοσυνθετικό μονοπάτι της γλυκόζης. Στην Εικόνα 2.3 φαίνονται τα τρία κύρια βήματα που απαιτούνται για να ολοκληρωθεί, μια φορά, ο κύκλος Calvin-Benson.



Εικόνα 2.3 Κύκλος Calvin-Benson: Τα τρία κύρια βήματα του κύκλου

Βήμα 1: Το διοξείδιο του άνθρακα (CO₂) διαχέεται από το κυτταρόπλασμα του κυττάρου στο στρώμα του χλωροπλάστη. Το ένζυμο καρβοξυλάση/οξυγενάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (Rubisco) καταλύει την αντίδραση 1 μορίου CO₂ με 1 μόριο της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (RuBP), όπως φαίνεται στην παρακάτω χημική εξίσωση.



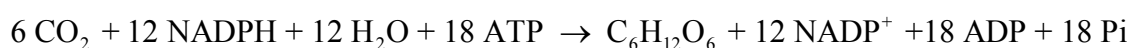
Η Rubisco είναι το μοναδικό ένζυμο που έχει την ικανότητα να πραγματοποιήσει την ενσωμάτωση του CO₂. Το τελικό προϊόν αυτής της αντίδρασης είναι δύο μόρια

3-φωσφογλυκερικού οξέος, ένα ενδιάμεσο προϊόν της γλυκογένεσης και της γλυκόλυσης.

Βήμα 2: Κάθε ένα από τα δύο μόρια του 3-φωσφογλυκερικού οξέος μετασχηματίζεται σε 1,3-διφωσφογλυκερικό (BPG) και μετά σε 3-φωσφογλυκεριναλδεΐδη (PGAL ή αλλιώς G3P) με τη βοήθεια των ενζύμων κινάση του φωσφογλυκερικού και υδρογενάση της 3-φωσφογλυκεριναλδεΐδης, αντίστοιχα. Στη διάρκεια αυτών των αντιδράσεων απορροφώνται 2 μόρια ATP και 2 μόρια NADPH, προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων, και απελευθερώνονται 2 μόρια ADP, 2 μόρια NADP⁺ και 2 μόρια φωσφορικού οξέος που μπορούν να χρησιμοποιηθούν στις φωτεινές αντιδράσεις. Επειδή απαιτούνται 6 μόρια CO₂ για τη σύνθεση 1 μορίου γλυκόζης, χρησιμοποιούνται 12 μόρια ATP και 12 μόρια NADPH για να παραχθούν 12 μόρια PGAL.

Βήμα 3: Δύο από τα 12 μόρια της PGAL χρησιμοποιούνται για τη σύνθεση ενός μορίου γλυκόζης. Τα υπόλοιπα 10 μόρια της PGAL χρησιμοποιούνται για την επανασύνθεση των 6 μορίων RuBP που είναι απαραίτητα για τις επαναλήψεις του κύκλου Calvin-Benson. Για την επανασύνθεση των 6 μορίων RuBP χρησιμοποιούνται και 6 μόρια ATP.

Η συνολική χημική αντίδραση για την παραγωγή 1 μορίου γλυκόζης παριστάνεται από την ακόλουθη χημική εξίσωση:



Οι παραγόμενοι, από τον κύκλο Calvin-Benson, υδατάνθρακες χρησιμοποιούνται από το κύτταρο για τη σύνθεση αμινοξέων, λιπιδίων, πρωτεϊνών, νουκλεϊκών οξέων αλλά και άλλων υδατανθράκων.

Με κάποιο τρόπο πρέπει να ελέγχεται ο κύκλος Calvin-Benson σε μια ευρεία κλίμακα περιβαλλοντικών συνθηκών (από συνθήκες υψηλής έντασης φωτισμού και ελάχιστης παρουσίας CO₂ μέχρι συνθήκες χαμηλής έντασης φωτισμού και αφθονίας CO₂). Η Rubisco, το ένζυμο που από τη μία καταλύει το πρώτο βήμα της ενσωμάτωσης του ατμοσφαιρικού CO₂ δρώντας σαν καρβοξυλάση και από την άλλη ενεργοποιεί τη φωτοαναπνοή δρώντας σαν οξυγενάση, έχει τον πλήρη έλεγχο των ροών εισόδου και εξόδου του κύκλου Calvin-Benson. Το 70%, τουλάχιστον, των

πρωτεϊνών του στρώματος των C3 φυτών είναι Rubisco (Gutteridge S. and Douglas B.J., 2001).

Μελέτες του ενζύμου, *in vitro*, έδειξαν ότι η παρουσία μικρής γραμμομοριακής μάζας ενδιάμεσων και προϊόντων της φωτοσύνθεσης που συσσωρεύονται κατά τη διάρκεια της ανθρακοενσωμάτωσης επηρεάζουν την ισορροπία μεταξύ CO_2 , Mg^{2+} και ενζύμου. Κάποια ευνοούν το σχηματισμό της ενεργοποιημένης μορφής του ECM (Enzyme. CO_2 . Mg^{2+}) ενώ άλλα την παρεμποδίζουν (Gutteridge et al., 1982). Υπάρχουν πειραματικές μαρτυρίες ότι σε συνθήκες υψηλής φωτεινής έντασης I το 80% της Rubisco είναι καταλυτικά ενεργό.

ΣΥΝΤΟΝΙΣΜΟΣ ΦΩΤΕΙΝΩΝ – ΣΚΟΤΕΙΝΩΝ ΑΝΤΙΔΡΑΣΕΩΝ

Οι φωτεινές και οι σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης αλληλοεξαρτώνται και αλληλοεπηρεάζονται. Οι σκοτεινές αντιδράσεις εξαρτώνται άμεσα από τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων (NADPH και ATP). Μπορούν να πραγματοποιούνται για μεγάλο χρονικό διάστημα στο σκοτάδι μόνο όταν προστίθενται εξωγενώς NADPH και ATP. Από την άλλη μεριά, αν παρεμποδιστούν οι σκοτεινές αντιδράσεις (π.χ. λόγω έλλειψης CO_2), η έλλειψη των ενδιάμεσων ADP και NADP^+ αναστέλλει τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης.

Στη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων μεταφέρονται πρωτόνια (H^+) από το στρώμα στο μικροχώρο με αποτέλεσμα να αυξάνεται το pH του στρώματος. Η αύξηση του pH ενεργοποιεί μέχρι και 8 φορές ένζυμα κλειδιά των σκοτεινών αντιδράσεων, όπως η καρβοξυλάση της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (Rubisco), με αποτέλεσμα τον εν μέρει συντονισμό των φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων.

Ο κύριος μηχανισμός συντονισμού γίνεται μέσω μιας αναγωγικής ουσίας (θειορεδοξίνης) που βρίσκεται στο στρώμα και του τελευταίου ηλεκτρονιοδότη (φερρεδοξίνη) πριν το σχηματισμό του NADPH.

Η δραστηριότητα του φωτοσυνθετικού μηχανισμού (συντονισμένη λειτουργία φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων) μπορεί να καταγραφεί ως δέσμευση CO_2 ή ως απελευθέρωση O_2 , συναρτήσει της φωτεινής έντασης I. Η καμπύλη που προκύπτει ονομάζεται καμπύλη της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (P-I curve). Στο απόλυτο σκοτάδι (I=0) η τιμή της απελευθέρωσης O_2 είναι αρνητική και υποδηλώνει την κυτταρική αναπνοή όπου έχουμε δέσμευση O_2 και απελευθέρωση CO_2 . Με τη

σταδιακή αύξηση της φωτεινής έντασης I η παραγωγή οξυγόνου αυξάνεται και σε κάποια τιμή της η παραγωγή οξυγόνου μηδενίζεται λόγω αντιστάθμισης του φωτοσυνθετικά παραγόμενου οξυγόνου και του οξυγόνου που καταναλώνεται κατά την κυτταρική αναπνοή. Το σημείο αυτό ονομάζεται σημείο αντιστάθμισης. Για μεγάλες τιμές της φωτεινής έντασης I επέρχεται κορεσμός, οπότε έχουμε τη μέγιστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα.

Η σωστή λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε διαφορετικά φωτονιακά περιβάλλοντα εξαρτάται άμεσα από τη δυνατότητα προσαρμογής του σε διαφορετικές εντάσεις και ποιότητες φωτισμού (Φωτοπροσαρμογή). Για να επιβιώσουν και να ευδοκιμήσουν οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί αποκρινόμενοι στα διαφορετικά φωτονιακά περιβάλλοντα έχουν αναπτύξει βραχυπρόθεσμες και μακροπρόθεσμες στρατηγικές προσαρμογής (Staehelin L.A. and van der Staay, 1996). Η φωτοπροσαρμογή ρυθμίζεται στο επίπεδο των μορίων που συμμετέχουν στη φωτοσυνθετική διαδικασία.

Η μακροχρόνια προσαρμογή (long-term acclimation) απαιτεί αλλαγές στη σύσταση των φωτοσυνθετικών μεμβρανών. Φυτά που αναπτύσσονται σε σκιερά περιβάλλοντα περιέχουν περισσότερα θυλακοειδή ανά χλωροπλάστη και έχουν μεγαλύτερη αναλογία grana/στρώμα σε σχέση με τα φυτά που αναπτύσσονται σε υψηλής έντασης φωτισμό. Αυτές οι μορφολογικές διαφορές είναι το αποτέλεσμα υποκείμενων αλλαγών σε μοριακό επίπεδο που βελτιστοποιούν τις αναλογίες των διαφορετικών λειτουργικών συμπλόκων σε ένα φωτοπεριοριστικό περιβάλλον (Staehelin L.A. and van der Staay, 1996). Για το λόγο αυτό οι 'σκιασμένοι χλωροπλάστες' περιέχουν μεγαλύτερα σύμπλοκα συλλογής φωτός (LHC II) ανά κέντρο αντίδρασης σε σχέση με τους 'ηλιόλουστους χλωροπλάστες'. Επιπλέον, υπάρχουν αλλαγές στην αναλογία PS II / PS I. Το γενικό αποτέλεσμα των αλλαγών στην αναλογία σύμπλοκα συλλογής φωτός/κέντρο αντίδρασης είναι η μεγιστοποίηση του ρυθμού ολοκλήρωσης της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων σε Low Light (LL) συνθήκες. Αυτό έχει επιβεβαιωθεί από μετρήσεις της φωτεινής έντασης I που απαιτείται για να κορεστεί η λειτουργία των PS II και PS I (Staehelin L.A. and van der Staay, 1996). Η ένταση κορεσμού είναι πολύ μικρότερη σε LL συνθήκες. Επειδή ο ρυθμός μεταφοράς ηλεκτρονίων σε LL συνθήκες είναι μικρότερος (σε σχέση με τις High Light συνθήκες), συμβαίνει σημαντική μείωση των ηλεκτρονιομεταφορέων (Cyt b₆f, πλαστοκινίνη, πλαστοκυανίνη, φερεδοξίνη), καθώς και στα σύμπλοκα της ATP-συνθάσης. Αντιστρόφως, οι υψηλότερες φωτοσυνθετικές δραστηριότητες των

‘ηλιόλουστων χλωροπλαστών’ υποστηρίζονται από την ανάλογη αύξηση των συμπλόκων και των μεταφορέων τους ανά μονάδα χλωροφύλλης, καθώς απαιτούνται λιγότερα πλούσια σε χλωροφύλλη σύμπλοκα συλλογής φωτός για να υποστηρίξουν τους υψηλούς ρυθμούς μεταφοράς ηλεκτρονίων.

Η φωτοπροσαρμογή ρυθμίζεται στο κυτταρικό επίπεδο. Ο ρυθμός προσαρμογής δεν είναι ίδιος για όλους τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς και δεν είναι γνωστός για αρκετούς από αυτούς. Πάντως, για το μικροφύκος *Dunaliella* η προσαρμογή από υψηλής σε χαμηλής έντασης φωτισμό και αντιστρόφως συμβαίνει περίπου σε μία μέρα (Staehelin L.A. and van der Staay, 1996).

Η μικρής διάρκειας προσαρμογή (Short-term adaptation) επιτυγχάνεται με τη χωρική αναδιάταξη των συστατικών των μεμβρανών. Οι αλλαγές που συμβαίνουν αποσκοπούν στο να αλλάξει, πρωταρχικά, το μέγεθος της φωτοσυλλεκτικής κεραίας του PS II, δευτερευόντως του PS I καθώς και ο επιμερισμός ηλεκτρονιομεταφορέων μεταξύ στρώματος και grana (Staehelin L.A. and van der Staay, 1996).

Σύμφωνα με το σχηματικό μοντέλο Z (ή αλλιώς μη κυκλική ροή ηλεκτρονίων) της φωτοσύνθεσης, τα PS I και PS II δρουν διαδοχικά στη μεταφορά ηλεκτρονίων από το νερό στη φερεδοξίνη και μετά στο NADP^+ . Απαιτούνται τουλάχιστον 8 φωτόνια (4 για κάθε φωτοσύστημα) για να παραχθεί 1 μόριο οξυγόνου από την οξείδωση του νερού στο PS II και δημιουργηθούν τα 4 αναγωγικά ισοδύναμα που απαιτούνται για την ενσωμάτωση 1 μορίου CO_2 στον κύκλο Calvin-Benson. Επομένως το Z σχηματικό μοντέλο προβλέπει ότι η μέγιστη απόδοση είναι ίση με 0.125 μόρια εκλυόμενου O_2 ή δεσμευμένου CO_2 / δεσμευμένο φωτόνιο. Μετρήσεις της απόδοσης σε C_3 φυτά είναι κοντά σε αυτή τη μέγιστη τιμή (Genty and Harbinson, 1996).

3. ΘΕΩΡΙΑ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΕΝΕΡΓΕΙΑΚΟΥ ΙΣΟΖΥΓΙΟΥ (Dynamic Energy Budget theory)

Η θεωρία DEB υποστηρίζει την ανάπτυξη ατομικών μοντέλων δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου (DEB individual models). Τα μοντέλα αυτά χρησιμοποιούν διαφορικές εξισώσεις για να περιγράψουν τους ρυθμούς με τους οποίους οι οργανισμοί-άτομα αφομοιώνουν και χρησιμοποιούν ενέργεια από την τροφή για τη διατήρηση (maintenance), τη σωματική αύξηση (growth), την αναπαραγωγή (reproduction) και την ανάπτυξη (development) τους. Οι ρυθμοί αυτοί εξαρτώνται από την κατάσταση του οργανισμού-ατόμου (ηλικία, μέγεθος, φύλλο, θρεπτική κατάσταση, κ.α.) και από το περιβάλλον του (πυκνότητα τροφής, θερμοκρασία, κ.α.). Οι λύσεις των εξισώσεων ενός μοντέλου DEB αναπαριστούν την πορεία του οργανισμού-ατόμου στη διάρκεια της ζωής του μέσα σε ένα δυναμικά μεταβαλλόμενο περιβάλλον.

Η θεωρία δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου διατυπώθηκε από τον Kooijman σε μια σειρά από δημοσιεύσεις το 1986 και το 1988 (Zonneveld, 1992) 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 (1998, 2001) όσο και άλλων, όπως Ross and Nisbet (1990); Zonneveld (1996, 1998b); Lika and Nisbet (2000); Nisbet et al. (2000); Lika and Kooijman (2003) κ.ά.

Στη συνέχεια θα αναφερθούμε στις βασικές αρχές της θεωρίας DEB καθώς και σε ορισμούς και έννοιες που θα χρησιμοποιήσουμε για την ανάπτυξη του μοντέλου.

3.1 ΟΙ ΑΡΧΕΣ ΤΗΣ ΘΕΩΡΙΑΣ DEB (Kooijman, 2000)

Αντικείμενο

Το κύριο αντικείμενο της θεωρίας DEB είναι η διατύπωση ενός συνεκτικού πλαισίου εργασίας για την ποσοτικοποίηση των βιοενεργητικών που θα μας βοηθήσουν να συνδέσουμε τα διαφορετικά επίπεδα οργάνωσης της ζωής, από τα μόρια μέχρι τα οικοσυστήματα.

Ο πυρήνας της θεωρίας είναι ένα μοντέλο για τις ενεργητικές ενός οργανισμού-ατόμου καθώς αυτός αλλάζει κατά τη διάρκεια του κύκλου ζωής του. Ο σκοπός της θεωρίας επιβάλλει να μην είναι είδο-εξειδικευμένο αυτό το μοντέλο και να σταθμίζει το κριτήριο: «γενικότητα» με σεβασμό στο «ρεαλισμό» και στην «απλότητα».

Κάποιος μπορεί να σκεφτεί ότι ένα τέτοιο γενικό μοντέλο καταλήγει σε ελλιπή προσαρμογή με τα πειραματικά δεδομένα, αλλά κάτι τέτοιο δεν ισχύει.

Η θεωρία συστημάτων σαν γλώσσα του μοντέλου

Όλα τα μοντέλα που σχετίζονται με ενεργητικές πρέπει να διατυπώνονται σε σχέση με δυναμικά συστήματα ή τουλάχιστον να είναι δυνατή η αναμόρφωσή τους με αυτόν τον τρόπο. Το DEB μοντέλο ικανοποιεί αυτή την απαίτηση καθώς έχει μεταβλητές κατάστασης, εισόδου και εξόδου και σαφείς κανόνες για τις αλλαγές της κατάστασης.

Για το λόγο αυτό είναι δυνατή η αναπαράσταση του ατόμου σαν ένα σημείο στη χωρο-κατάσταση που μετρείται με το υπό κλίμακα μήκος, την υπό κλίμακα πυκνότητα αποθέματος και συσσωρευμένης ζημιάς. Καθώς περνά ο χρόνος, το σημείο μετακινείται κατά μήκος της χωρο-κατάστασης. Τα άτομα εμφανίζονται με μηδενικό υπό κλίμακα μήκος, άπειρη υπό κλίμακα πυκνότητα αποθεμάτων και καθόλου ζημιά και εξαφανίζονται με το θάνατο. Σε έναν πληθυσμό υπάρχουν πολλά άτομα, έτσι πολλά σημεία μετακινούνται ταυτόχρονα κατά μήκος της χωρο-κατάστασης των ατόμων. Ο πληθυσμός μπορεί να παρακολουθηθεί σαν μια μεταβαλλόμενη κατανομή συχνότητας των ατόμων στη χωρο-κατάσταση των ατόμων.

Συνέπεια

Η συνέπεια έχει προτεραιότητα έναντι του ρεαλισμού για τα μηχανιστικά μοντέλα. Πρώτον γιατί τα μοντέλα αυτά είναι εξιδανικεύσεις, επομένως είναι

αναμενόμενη κάποια έλλειψη ρεαλισμού και δεύτερον γιατί ο ρεαλισμός ενός ενδογενώς ασυνεπούς μοντέλου δεν μπορεί να είναι ικανοποιητικός λόγω της απουσίας σύνδεσης με επεξηγηματικούς μηχανισμούς.

Η καλή προσαρμογή ενός μοντέλου σε ένα σετ πειραματικών δεδομένων δεν προσδίδει από μόνη της υποστήριξη στο μοντέλο, αφού ένας έμπειρος μοντελιστής ξέρει πολλούς τρόπους για να πετύχει την προσαρμογή του μοντέλου στο σετ των πειραματικών δεδομένων.

Η έλλειψη ρεαλισμού δεν σημαίνει απαραίτητα ότι το μοντέλο είναι λάθος, είναι όμως μια καλή αφορμή για την αναθεώρηση των υποθέσεων του.

Νόμοι διατήρησης

Οι ακρογωνιαίοι λίθοι της θεωρίας DEB είναι οι νόμοι διατήρησης της μάζας και της ενέργειας. Αυτό φαίνεται τετριμμένο στους μη-Βιολόγους αλλά οι περισσότερες υπάρχουσες θεωρίες και μοντέλα στη φυσιολογία και στις πληθυσμιακές δυναμικές όχι μόνο δεν λαμβάνουν υπόψη τους αυτούς τους νόμους αλλά συχνά τους παραβιάζουν.

Η εφαρμογή αυτών των νόμων σε ανοιχτά συστήματα, όπως οι ζωντανοί οργανισμοί, δεν είναι πάντα εύκολη.

Η υπόθεση ότι οι ροές μάζας είναι ανάλογες της επιφάνειας φαίνεται φυσιολογική και κάνει την κλιμάκωση επιφάνειας και σωματικής μάζας ιδιαίτερος ενδιαφέροντα. Η υπόθεση αυτή εισάγει ένα μορφολογικό στοιχείο στη μελέτη των ροών μάζας και ενέργειας.

Εκτός από τη μάζα και την ενέργεια, ο χρόνος είναι επίσης μια διατηρητική ποσότητα. Τα ισοζύγια χρόνου έχουν κεντρικό ρόλο στη τροφοληπτική συμπεριφορά των οργανισμών. Αυτός ο νόμος διατήρησης είναι η βάση για την υπερβολική (Holling type II) λειτουργική απόκριση. Το σύστημα που προσλαμβάνει τροφή δεν αποδέχεται τα καταφθάνοντα κομμάτια της όταν αυτό είναι απασχολημένο με την επεξεργασία ενός άλλου κομματιού τροφής. Ένα στοιχείο συμπεριφοράς (επεξεργασία τροφής) αποκλείει, την ίδια στιγμή, ένα άλλο (πρόσληψη τροφής).

Γενικότητα

Η θεωρία DEB είναι πρωτοπόρα από την άποψη ότι οι υποθέσεις της που αφορούν την οικοφυσιολογική συμπεριφορά των οργανισμών εφαρμόζεται σε όλα τα είδη και σε όλα τα στάδια ζωής, εκτός αν είναι προφανές από τη φύση της υπόθεσης

ότι εφαρμόζεται μόνο σε μια περιορισμένη ομάδα ειδών ή/και σταδίων. Η σύγκριση των ειδών βοηθά στη διάκριση των ειδοεξειδικευμένων υποθέσεων από τις γενικές υποθέσεις.

Μηχανισμοί

Η θεωρία DEB δομείται από μια μικρή λίστα υποθέσεων που μπορούν να ονομαστούν «μηχανιστικές».

Τα περιγραφικά μοντέλα εφαρμόζονται μόνο στις περιπτώσεις για τις οποίες φτιάχτηκαν ενώ τα μηχανιστικά μοντέλα μπορούν να σχεδιαστούν για νέες περιπτώσεις χρησιμοποιώντας συμπληρωματικές υποθέσεις που αφορούν τις περιπτώσεις αυτές. Η μαθηματική διατύπωση διαφέρει από περίπτωση σε περίπτωση αλλά οι μηχανιστικές υποθέσεις παραμένουν ίδιες.

Ιεραρχία στην οργάνωση του μεταβολισμού

Οι τύποι των υποθέσεων που χρησιμοποιούνται για την εξειδίκευση του μοντέλου DEB για τον οργανισμό-άτομο υποδηλώνουν μια ιεραρχία στην οργάνωση του μεταβολισμού.

Η ιεράρχηση στο μεταβολικό έλεγχο είναι μια βασική αρχή για την κατανόηση του γιατί ένα μοντέλο DEB είναι κατάλληλο για οργανισμούς που διαφέρουν στις ορμόνες που χρησιμοποιούν. Η αρχή υποδηλώνεται από τη χρήση γενικών συστατικών, όπως δομική βιομάζα και αποθέματα παρά ενεργά συστατικά όπως πρωτεΐνες.

Θα ήταν ενδιαφέρον να ανακαλύψουμε σε πιο βαθμό αυτά τα ρυθμιστικά συστήματα δεν είναι ειδο-εξειδικευμένα.

Υποστήριξη και δυνατότητα ελέγχου

Τα μοντέλα που έχουν μεγάλο αριθμό παραμέτρων είναι συνήθως ευέλικτα και μπορούν να προσαρμοστούν επιτυχώς σε κάθε σενάριο πειραματικών δεδομένων ακόμη και αν οι υποκείμενες υποθέσεις στερούνται ρεαλισμού. Για το λόγο αυτό καταβλήθηκε μεγάλη προσπάθεια ώστε να είναι όσο το δυνατό απλούστερο το μοντέλο DEB.

Η δυνατότητα ελέγχου του μοντέλου για ρεαλισμό αυξάνει απότομα αν έχει ταυτόχρονη καλή προσαρμογή σε διαφορετικούς τύπους πειραματικών δεδομένων. Αν τα πειραματικά δεδομένα περιλαμβάνουν π.χ. μόνο το βάρος συναρτήσει της

ηλικίας, η επιτυχής προσαρμογή του μοντέλου στα δεδομένα δεν παρέχει υποστήριξη στην ορθότητά του αφού απουσιάζει η γνώση για τη διαθεσιμότητα τροφής, το ρυθμό τροφοληψίας, την αναπνοή, τη θερμοκρασία κ.α. Αν όμως τα πειραματικά δεδομένα περιλαμβάνουν πληροφορίες για όλες αυτές τις ποσότητες και η ταυτόχρονη προσαρμογή στα δεδομένα εξακολουθεί να είναι ικανοποιητική, η υποστήριξη της ορθότητας αυξάνει σημαντικά.

Μια ενδιαφέρουσα όψη της θεωρητικής δουλειάς είναι η ταξινόμηση των υποθέσεων σε γενικές και ειδικές. Οι γενικές υποθέσεις του μοντέλου DEB εξασφαλίζουν τη θεωρητική βάση για το συνδυασμό μάζας-ενέργειας και για την εμπειρική μέθοδο της έμμεσης θερμιδομέτρησης. Οι ειδικές υποθέσεις μπορούν να αλλάζουν χωρίς να επηρεάζεται η θεωρητική βάση ενώ κάθε προσπάθεια αλλαγής των γενικών υποθέσεων επιφέρει αλλαγές στις ειδικές υποθέσεις.

Μπορούμε να αλλάξουμε τις ειδικές υποθέσεις και να μελετήσουμε τις συνέπειες στην απόδοση του συστήματος ενώ χρειαζόμαστε ισχυρά επιχειρήματα για να αλλάξουμε τις γενικές υποθέσεις.

Οι σωστές προβλέψεις για τη σχέση του υπό κλίμακα μεγέθους σώματος θεωρείται η ισχυρότερη εμπειρική υποστήριξη για το αν το μοντέλο DEB πιάνει τα κύρια χαρακτηριστικά των ζωικών ενεργητικών αρκετά ρεαλιστικά.

Η δυνατότητα ελέγχου δεν είναι μια ιδιότητα μόνο της θεωρίας αλλά της θεωρίας σε συνδυασμό με τις πειραματικές διατάξεις και τα πειραματικά δεδομένα. Επιπλέον, η δυνατότητα ελέγχου υπόκειται σε διαβάθμιση. Είναι απλούστερο να μελετήσουμε τις διάφορες επιμερισμένες διαδικασίες μία-μία, παρά να μελετήσουμε κατευθείαν το συνδυασμό των διαδικασιών.

3.2 ΟΡΙΣΜΟΙ ΚΑΙ ΑΝΑΛΥΣΗ ΕΝΝΟΙΩΝ ΠΟΥ ΧΡΗΣΙΜΟΠΟΙΟΥΝΤΑΙ ΣΤΗ ΘΕΩΡΙΑ DEB

Μεταβλητές κατάστασης – περιβαλλοντικές μεταβλητές

Οι μεταβλητές κατάστασης είναι μεγέθη που καταγράφουν την κατάσταση του οργανισμού-ατόμου στην πορεία του χρόνου. Το μέγεθος του οργανισμού καταγράφεται από τη μεταβλητή κατάσταση V που ονομάζεται βιοόγκος και είναι ο όγκος των δομικών και λειτουργικών του ιστών.

Ένας όγκος (οργανισμός-άτομο) που ζει μέσα σε έναν άλλο όγκο (περιβάλλον) είναι περιορισμένος να επικοινωνεί με αυτόν μέσω της επιφάνειάς του. Η σωματική επιφάνεια (surface area) του οργανισμού-ατόμου είναι συνάρτηση του βιοόγκου του.

Για την ποσοτικοποίηση των ενεργητικών του οργανισμού ατόμου χρησιμοποιούνται, η σωματική επιφάνεια για τις διαδικασίες απόκτησης και ο βιοόγκος για τις διαδικασίες διατήρησης.

Από μόνος του ο βιοόγκος V δεν επαρκεί για να περιγράψει την κατάσταση του οργανισμού-ατόμου για τρεις λόγους. Πρώτον, γιατί απαιτείται ενέργεια για τη διατήρησή του ακόμη και όταν δεν υπάρχει τροφή ή αυτή που υπάρχει δεν επαρκεί. Δεύτερον, γιατί οι οργανισμοί-άτομα αντιδρούν αργά στις αλλαγές των συνθηκών τροφής και τρίτον γιατί οι οργανισμοί-άτομα που αναπτύσσονται σε ευτροφικές συνθήκες (περιβάλλον πλούσιο σε τροφή) έχουν διαφορετική σωματική σύσταση από αυτούς που αναπτύσσονται ολιγοτροφικές συνθήκες (περιβάλλον που είναι φτωχό σε τροφή) (Kooijman, 2000).

Το ενεργειακό απόθεμα του οργανισμού-ατόμου καταγράφεται από τη μεταβλητή κατάσταση E που ονομάζεται αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα και είναι η ενέργεια που βρίσκεται αποθηκευμένη στους αποθηκευτικούς του ιστούς.

Η ηλικία του οργανισμού-ατόμου δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί σαν μεταβλητή κατάσταση που θα περιγράψει την ανάπτυξη του οργανισμού αφού δεν μπορεί να συνδυάσει την ανάπτυξη του οργανισμού-ατόμου με την πρόσληψη και τη χρησιμοποίηση της τροφής.

Οι περιβαλλοντικές μεταβλητές είναι μεγέθη που καταγράφουν τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός-άτομο. Τέτοια μεγέθη είναι η πυκνότητα τροφής, η θερμοκρασία του περιβάλλοντος, η φωτεινή ένταση, η αλατότητα κ.α. Οι περιβαλλοντικές μεταβλητές μπορούν να παραμένουν χωροχρονικά σταθερές ή να μεταβάλλονται.

Ισομορφισμός

Ο ισομορφισμός είναι μια ιδιότητα που αφορά την πλειονότητα των ειδών στη Γη και αναφέρεται στη διατήρηση του σχήματος του οργανισμού-ατόμου καθώς αυτός αυξάνει σε μέγεθος. Το σχήμα του οργανισμού-ατόμου μπορεί να είναι οποιοδήποτε και η σύγκριση γίνεται μεταξύ των σχημάτων του οργανισμού-ατόμου καθώς αυτός αυξάνει σε μέγεθος. Δύο σχήματα διαφορετικού μεγέθους είναι ισόμορφα αν είναι δυνατό να μετασχηματίσουμε το ένα στο άλλο με μια απλή γεωμετρική κλίμακα (πολλαπλασιασμός, ταύτιση και περιστροφή) (Κοοίjman, 2000).

Αν δύο οργανισμοί είναι ισόμορφοι και μια ομόλογη διάστασή τους παίρνει τιμές L_1 και L_2 , τότε ο λόγος των σωματικών τους επιφανειών θα είναι ίσος με $(L_1/L_2)^2$ και ο λόγος των όγκων τους θα είναι ίσος με $(L_1/L_2)^3$, ανεξάρτητα από τη μορφή του σχήματος τους.

Μη ισομορφικοί οργανισμοί

Κάποια είδη όπως τα εχινόδερμα και μερικά έντομα αλλάζουν σχήμα κατά τη διάρκεια των διαφορετικών σταδίων της ζωής τους. Το φαινόμενο αυτό είναι πολύ πιο εμφανές στα φυτά όπου μάλιστα οι περιβαλλοντικοί παράγοντες συνεισφέρουν ουσιαστικά στην αλλαγή του σχήματος.

Αν το σχήμα του οργανισμού-ατόμου αλλάζει στην διάρκεια της ζωής του και έχει επιλεγεί ο βιοόγκος V για την περιγραφή του μεγέθους του οργανισμού-ατόμου, τότε πρέπει να γίνουν διορθώσεις για τις διαδικασίες που σχετίζονται με την σωματική του επιφάνεια. Ένας βολικός τρόπος για να κάνουμε κάτι τέτοιο είναι η αδιάστατη συνάρτηση διόρθωσης σχήματος $M(V)$ που αναφέρεται στην ενεργό σωματική επιφάνεια του μη ισομορφικού οργανισμού-ατόμου σε σχέση με τη σωματική επιφάνεια ενός ισομορφικού ατόμου που έχει τον ίδιο βιοόγκο V με το μη ισομορφικό (Κοοίjman, 2000).

Υπάρχουν δύο ιδεατές μορφές μη ισομορφικών οργανισμών-ατόμων. Αυτοί που διατηρούν σταθερή την επιφάνειά τους σε όλη τη διάρκεια της ζωής τους ή στη διάρκεια κάποιου σταδίου της ζωής τους και χαρακτηρίζονται σαν V_0 -μορφής γιατί η επιφάνειά τους είναι ανάλογη του όγκου V υψωμένου στη μηδενική δύναμη (ή αλλιώς ανεξάρτητη του V) και αυτοί που αναπτύσσονται μόνο κατά τη μία από τις διαστάσεις τους και χαρακτηρίζονται σαν V_1 -μορφής γιατί η επιφάνειά τους είναι ανάλογη του όγκου V υψωμένου στην πρώτη δύναμη (ή αλλιώς ανάλογη του V).

Πολλοί πραγματικοί οργανισμοί προσεγγίζουν αυτούς τους ιδεατούς αρκετά καλά ενώ άλλοι μπορούν να θεωρηθούν σαν στατικά ή δυναμικά μίγματα δύο ή περισσότερων ιδεατών μη ισομορφικών οργανισμών. Τα δινομαστιγωτά και τα διάτομα είναι παραδείγματα οργανισμών V_0 -μορφής ενώ το αρχαιοβακτήριο *Methanoplanus* και αρκετές αποικίες, όπως του θειοβακτηρίου *Thiopedia*, του πρασινομπλέ βακτηρίου *Merismopedia* και του πράσινου φύκους *Pediastrum* είναι παραδείγματα V_1 -μορφής.

Για τους V_0 -μορφής: $M(V) = (V/V_d)^{-2/3}$, όπου V είναι ο όγκος του V_0 -μορφής και V_d ο όγκος που έπρεπε να έχει ώστε να έχει την ίδια επιφάνεια με τον ισομορφικό.

Για τους V_1 -μορφής: $M(V) = (V/V_d)^{1/3}$, όπου V είναι ο όγκος του V_1 -μορφής και V_d ο όγκος που έπρεπε να έχει ώστε να έχει την ίδια επιφάνεια με τον ισομορφικό.

Ομοιότητα

Τα συστατικά που χρησιμοποιούν τα κύτταρα, για να εξυπηρετήσουν το μεταβολισμό τους, απαιτούν ένζυμα για το χημικό τους μετασχηματισμό. Το κύτταρο συνθέτει τα κατάλληλα ένζυμα και έτσι εξασφαλίζει τον πλήρη έλεγχο όλων των χημικών μετασχηματισμών που συμβαίνουν στο εσωτερικό του (Kooijman, 2000).

Η ομοιότητα, δηλαδή η σταθερή χημική σύσταση είναι σημαντική προκειμένου να επιτευχθεί ο πλήρης έλεγχος. Οι αλλαγές στο περιβάλλον των κυττάρων που σχετίζονται με τη χωροχρονική διαθεσιμότητα των θρεπτικών απαιτεί την ύπαρξη αναπληρούμενων ενεργειακών αποθεμάτων που θα εξασφαλίσουν τον ανεφοδιασμό του κυττάρου με τα συστατικά που είναι απαραίτητα για το μεταβολισμό.

Τα αναπληρούμενα ενεργειακά αποθέματα (E) χρησιμοποιούνται για τις φυσιολογικές λειτουργίες του κυττάρου και αναπληρώνονται συνεχώς κατά την διάρκεια της κυτταρικής λειτουργίας. Αν το κύτταρο παράγει, περιστασιακά, μεγαλύτερη ποσότητα ενεργειακών αποθεμάτων από αυτή που χρησιμοποιεί, τότε μετατρέπει το πλεόνασμα σε πολυμερή συστατικά. Τα πολυμερή αυτά δεν είναι διαλυτά στο κυτταρόπλασμα και δεν επηρεάζουν ούτε την οσμωτική του πίεση ούτε τη χημική δράση των μονομερών συστατικών των ενεργειακών αποθεμάτων.

Τα δομικά και λειτουργικά συστατικά (V), όπως οι πρωτεΐνες, αποδομούνται και δομούνται συνεχώς αλλά δεν χρησιμοποιούνται για το μεταβολισμό παρά μόνο σε

περιπτώσεις παντελούς έλλειψης τροφής και αφού τελειώσουν τα ενεργειακά αποθέματα του κυττάρου.

Η θεωρία DEB υποθέτει ότι η χημική σύσταση τόσο των ενεργειακών αποθεμάτων όσο και των δομικών και λειτουργικών συστατικών παραμένει αμετάβλητη. Η υπόθεση αυτή ονομάζεται «υπόθεση της ισχυρής ομοιόστασης» (*strong homeostasis assumption*) και αποτελεί τη βάση για την ποσοτικοποίηση του μεγέθους του οργανισμού-ατόμου.

Η ποσότητα τόσο των ενεργειακών αποθεμάτων όσο και των δομικών και λειτουργικών συστατικών του κυττάρου μεταβάλλεται στην πορεία του χρόνου ή/και όταν αλλάζουν οι συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός. Επίσης, η ποσότητα των αποθεμάτων μπορεί να αλλάζει σε σχέση με την ποσότητα των δομικών και λειτουργικών συστατικών του κυττάρου. Αυτό σημαίνει ότι η σύσταση του οργανισμού, γενικά, δεν παραμένει σταθερή ($\frac{E}{V} \neq \text{σταθ.}$).

Η θεωρία DEB υποθέτει ότι η ομοιόσταση ισχύει σε όλο τον οργανισμό-άτομο από τη γέννηση μέχρι το θάνατο αν η πυκνότητα της τροφής είναι σταθερή και τα ενεργειακά αποθέματα είναι σε ισορροπία. Η υπόθεση αυτή ($\frac{E}{V} = \text{σταθ.}$) ονομάζεται «υπόθεση ασθενούς ομοιόστασης» (*weak homeostasis assumption*) και ισχύει μόνο σε καταστάσεις ισορροπίας σε αντίθεση με την *strong homeostasis assumption* που ισχύει σε κάθε περίπτωση. Στην παρούσα μελέτη τροποποιούμε την «υπόθεση της ασθενούς ομοιόστασης» υποθέτοντας ότι σε σταθερές συνθήκες ανάπτυξης παραμένει σταθερή η ειδική ως προς την επιφάνεια πυκνότητα αποθεμάτων, $\{E\} = \frac{E}{V^{2/3}}$, και όχι η πυκνότητα αποθεμάτων, $[E] = \frac{E}{V}$.

Η ομοιόσταση προσφέρει τη λύση στο πρόβλημα του καθορισμού και της μέτρησης ελεύθερων ενεργειών και εντροπιών. Η λύση βασίζεται στην υπόθεση ότι η ελεύθερη ενέργεια ανά mol άνθρακα της δομικής βιομάζας και η ελεύθερη ενέργεια ανά mol άνθρακα των ενεργειακών αποθεμάτων είναι σταθερές, δηλαδή δεν εξαρτώνται από την ποσότητα της δομικής βιομάζας και των ενεργειακών αποθεμάτων.

Συμπληρωματικά και υποκαθιστούμενα υποστρώματα

Δύο υποστρώματα είναι συμπληρωματικά (*supplementary*) αν είναι και τα δύο απαραίτητα, σε συγκεκριμένη στοιχειομετρική αναλογία, σε μια χημική αντίδραση. Π.χ. για τη σύνθεση των αμινοξέων απαιτούνται τόσο το διοξείδιο του άνθρακα όσο και η αμμωνία και μάλιστα σε συγκεκριμένη στοιχειομετρική αναλογία για τη σύνθεση κάθε αμινοξέος.

Αυτό είναι σημαντικό στις συνθέσεις γιατί η απουσία του ενός υποστρώματος εμποδίζει την πρόσληψη του άλλου. Σύμφωνα με τον κανόνα του ελαχίστου του Liebig το υπόστρωμα που είναι σε έλλειψη καθορίζει (περιορίζει) την ποσότητα του σε περίσσεια υποστρώματος που θα αντιδράσει, με βάση βέβαια τη στοιχειομετρική αναλογία. Ο κανόνας του ελαχίστου δεν ισχύει για την ανάπτυξη του κυττάρου, εφόσον βέβαια υπάρχουν επαρκή ενεργειακά αποθέματα που θα παράσχουν τα απαραίτητα υποστρώματα για τη σύνθεση νέας βιομάζας παρόλο που κάποιο ή κάποια από αυτά απουσιάζουν από το περιβάλλον του κυττάρου.

Δύο υποστρώματα χαρακτηρίζονται υποκαθιστούμενα (*substitutable*) αν μπορεί να χρησιμοποιηθεί είτε το ένα είτε το άλλο για να συντεθεί ένα συγκεκριμένο προϊόν. Π.χ. Αρκετοί οργανισμοί μπορούν να χρησιμοποιήσουν διάφορα αζωτούχα υποστρώματα (αμμωνία ή/και νιτρικά άλατα ή/και αμίνες ή/και αμινοξέα) κατά την αφομοίωση, σαν πηγή αζώτου.

Ροές υποστρωμάτων αντί για συγκεντρώσεις

Οι κλασσικές κινητικές των ενζύμων συσχετίζουν τις ροές των προϊόντων με τις συγκεντρώσεις των υποστρωμάτων (αντιδρώντων). Αυτό συνδέει αλυσιδωτά δύο διαφορετικές διαδικασίες: τη διαδικασία άφιξης των μορίων των υποστρωμάτων στις περιοχές δέσμευσης των μορίων των ενζύμων και τη διαδικασία μετασχηματισμού των δεσμευμένων μορίων των υποστρωμάτων σε προϊόντα.

Η θεωρία DEB χρησιμοποιεί, για την ποσοτικοποίηση των κινητικών, ροές υποστρωμάτων αντί για συγκεντρώσεις για τους εξής λόγους.

1. Σε ομογενή περιβάλλοντα οι ρυθμοί άφιξης των μορίων των υποστρωμάτων είναι ανάλογοι με τις συγκεντρώσεις τους, εφόσον η μεταφορά τους γίνεται με διάχυση. Η μοντελοποίηση της ανάπτυξης συναρτήσει των συγκεντρώσεων των υποστρωμάτων είναι δύσκολη επειδή τα απορριπτόμενα μόρια υποστρωμάτων επιστρέφουν στο περιβάλλον κάτι που κάνει δύσκολο, αν όχι αδύνατο, τον προσδιορισμό των συγκεντρώσεων. Όταν όμως η ανάπτυξη

μοντελοποιείται συναρτήσει των ροών των αποθεμάτων το πρόβλημα λύνεται γιατί αυτή η διαδικασία αναπαριστά αφίξεις και αντικαθιστά τη μεταφορά με διάχυση.

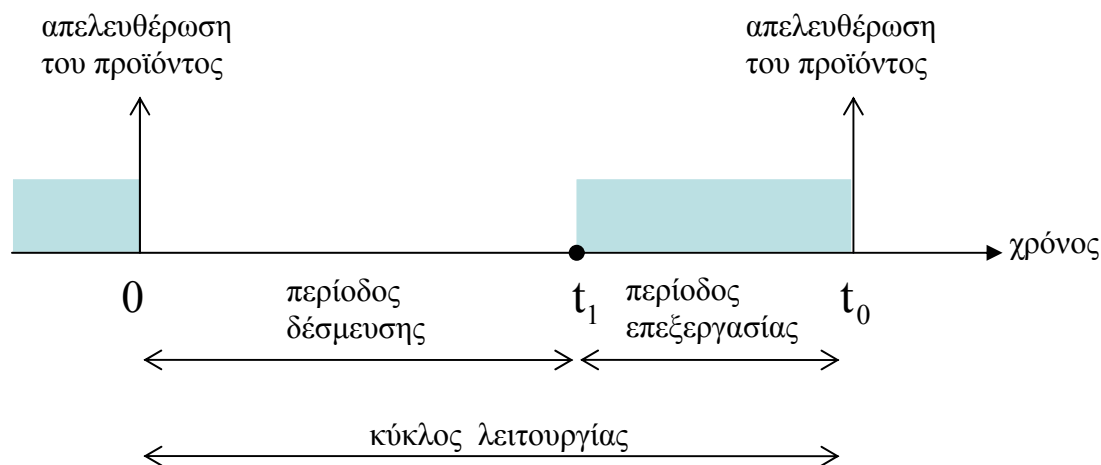
2. Η έννοια της συγκέντρωσης είναι μάλλον προβληματική σε περιβάλλοντα που εμφανίζουν υψηλό βαθμό χωρικής δόμησης, όπως είναι το περιβάλλον στο εσωτερικό των αναπτυσσόμενων κυττάρων, όπου πολλοί χημικοί μετασχηματισμοί γίνονται με τη μεσολάβηση των ενζύμων που είναι συνδεδεμένα σε μεμβράνες.
3. Όταν σκεφτόμαστε με ροές, και όχι με συγκεντρώσεις, έχουμε τη δυνατότητα να μεταχειριστούμε το φως με τρόπο παρόμοιο με αυτόν που χρησιμοποιούμε για το χειρισμό των χημικών ουσιών. Ποσοτικοποιώντας το φως σαν φωτεινή ροή (mol φωτονίων ανά δευτερόλεπτο) μπορούμε, στη συνέχεια, να το εισάγουμε στις φωτοχημικές εξισώσεις χρησιμοποιώντας και στοιχειομετρικούς συντελεστές όπως ακριβώς και με τις χημικές ουσίες.
4. Οι συγκεντρώσεις αφορούν καταστάσεις του υπό μελέτη συστήματος. Ο συνυπολογισμός των συγκεντρώσεων των ενδιάμεσων μεταβολιτών σε ένα μεταβολικό μονοπάτι αυξάνει τον αριθμό των μεταβλητών κατάστασης του συστήματος. Το πρόβλημα αυτό παρακάμπτεται αν χρησιμοποιήσουμε ροές υποστρωμάτων γιατί τότε οι ενδιάμεσοι μεταβολίτες δεν συσσωρεύονται.

Συνθετική Μονάδα (Synthesizing Unit) SU

Η εφαρμογή των κλασσικών χημικών και ενζυμικών κινητικών στον κυτταρικό μεταβολισμό παρουσιάζει προβλήματα που επιβάλλουν την εύρεση εναλλακτικών κινητικών. Η επινόηση της 'συνθετικής μονάδας' (SU) είναι μια ελπιδοφόρα απόπειρα σε αυτή την κατεύθυνση (Kooijman, 2001).

Η SU εκλαμβάνεται σαν ένα ένζυμο ή ένα σύμπλοκο ενζύμων που συμπεριφέρεται σύμφωνα με τους κανόνες σχηματισμού και αποδόμησης, όπως αυτοί καθορίζονται από τις κλασσικές κινητικές, με δύο τροποποιήσεις. α) Οι κινητικές δεν εκφράζονται συναρτήσει των συγκεντρώσεων των υποστρωμάτων αλλά συναρτήσει των ροών με τις οποίες καταφθάνουν 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 (Εικόνα 3.1). Κάθε κύκλος λειτουργίας της SU αποτελείται από την περίοδο δέσμευσης (binding

period) του υποστρώματος και την περίοδο επεξεργασίας (production period) του δεσμευμένου υποστρώματος για να παραχθεί το προϊόν.



Εικόνα 3.1. Σχηματική εικόνα λειτουργίας της 'Συνθετικής Μονάδας' (SU)

Η χρησιμότητα των δύο τροποποιήσεων δεν αναδεικνύεται στις απλές μετατροπές (ένα μόριο υποστρώματος δίνει ένα μόριο προϊόντος σε ομογενές περιβάλλον) αλλά σε πολύπλοκες καταστάσεις όπου το τοπικό περιβάλλον δεν είναι ομογενές ή οι μετατροπές είναι σύνθετες, όπως θα αναλυθεί παρακάτω.

Οι κινητικές Michaelis-Menten που θεωρούν ότι οι ρυθμοί παραγωγής προϊόντων είναι υπερβολικές συναρτήσεις της συγκέντρωσης του υποστρώματος υποστηρίζονται και από την έννοια της SU.

Αν οι αφίξεις των μορίων των υποστρωμάτων οφείλονται σε διάχυση ή σε αγωγή σε ένα ομογενές περιβάλλον, οι ρυθμοί παραγωγής είναι ανάλογοι της συγκέντρωσης του υποστρώματος. Οι αφίξεις των μορίων των υποστρωμάτων μπορεί επίσης να οφείλονται σε ενδοκυτταρική διαδικασία κατανομής που σχετίζεται με τους μεταβολικούς μετασχηματισμούς. Οι ροές άφιξης υποδηλώνουν την ύπαρξη και ροών απόρριψης μορίων του υποστρώματος με συγκεκριμένο προορισμό. Αυτό τοποθετεί την κατανομή των ροών σε κεντρική θέση όσον αφορά την οργάνωση του μεταβολισμού.

Μορφές της SU: Η SU μπορεί να έχει διάφορες μορφές, ανάλογα με τη λειτουργία της, οι οποίες αναλύονται παρακάτω (Kooijman, 1998).

1. Συνθετική μονάδα ενός υποστρώματος-ενός αντίγραφου (1-SU):

Στην απλούστερη μορφή της, η SU, δεσμεύει ένα μόριο υποστρώματος και παράγει ένα μόριο προϊόντος ή μια ομάδα προϊόντων. Χάριν απλότητας υποθέτουμε, ότι τα μόρια του υποστρώματος καταφθάνουν στη συνθετική μονάδα ακολουθώντας κατανομή Poisson και ότι η διάρκεια του σταδίου δέσμευσης (binding stage) και του σταδίου επεξεργασίας (production stage) είναι χρονικά διαστήματα που ακολουθούν εκθετική κατανομή. Επίσης, ότι η δέσμευση των μορίων του υποστρώματος συμβαίνει με πιθανότητα p αν η SU βρίσκεται στο στάδιο δέσμευσης (binding stage) και μηδέν αν η SU βρίσκεται στο στάδιο επεξεργασίας (production stage).

Έστω $\phi_{t_y}(t) = \dot{J}_m \cdot e^{-\dot{J}_m t}$ η συνάρτηση πυκνότητας πιθανότητας (σ.π.π.) της περιόδου επεξεργασίας και $\phi_{t_x}(t) = \dot{J}_x \cdot e^{-\dot{J}_x t}$ η σ.π.π. της περιόδου δέσμευσης των μορίων του υποστρώματος που καταφθάνουν με ρυθμό $\dot{J}_x^* = \dot{J}_x / p$, όπου p είναι η πιθανότητα δέσμευσης ανά μόριο υποστρώματος που καταφθάνει στην SU. Η περίοδος ενός κύκλου λειτουργίας της SU, t_0 , περιλαμβάνει την περίοδο δέσμευσης και την περίοδο επεξεργασίας. Το αντίστροφο της αναμενόμενης τιμής της t_0 , $\dot{J}_y = 1/\mathcal{E}t_0$, είναι ίσο με το μέσο ρυθμό παραγωγής, που ονομάζεται ένταση. Η SU απορρίπτει, τα καταφθάνοντα με κατανομή Poisson μόρια του υποστρώματος, με κατανομή Poisson και με ένταση που εναλλάσσεται μεταξύ των τιμών $(1-p)\dot{J}_x^*$ και \dot{J}_x^* ανάλογα με το αν βρίσκεται σε περίοδο δέσμευσης ή περίοδο επεξεργασίας αντίστοιχα. Η παραγωγή προϊόντων είναι μια επαναλαμβανόμενη διαδικασία με ένταση $\dot{J}_y = (\dot{J}_m^{-1} + \dot{J}_x^{-1})^{-1}$. Η μέση ένταση των απορριπτόμενων μορίων υποστρώματος είναι ίση με $\dot{J}_x^* - \dot{J}_y$. Οι διαδικασίες απόρριψης μορίων υποστρώματος και παραγωγής μορίων προϊόντος είναι αμοιβαία εξαρτημένες.

Αν το υπό μελέτη σύστημα διαθέτει ένα μεγάλο πλήθος, s , από ανεξάρτητες ενεργές SU, το κεντρικό οριακό θεώρημα για την πρόσθεση ανεξάρτητων στοχαστικών σημειακών διαδικασιών καθορίζει ότι, τα απορριπτόμενα μόρια υποστρώματος και τα παραγόμενα μόρια συγκλίνουν σε ανεξάρτητες διαδικασίες Poisson με σταθερές εντάσεις $\dot{J}_x^* - \dot{J}_y$ και $\dot{J}_y = ((s \cdot \dot{J}_m)^{-1} + \dot{J}_x^{-1})^{-1}$, αντίστοιχα.

2. SU πολλαπλών υποστρωμάτων-πολλαπλών αντιγράφων: ($\{n_i\}_1^n - SU$)

Η Συνθετική Μονάδα ενός υποστρώματος-ενός αντίγραφου (1-SU) μπορεί να γενικευτεί για περισσότερα αντίγραφα υποστρώματος με την απαίτηση ότι η χρονική στιγμή t_1 κατά την οποία η SU εισέρχεται στο στάδιο επεξεργασίας της είναι η στιγμή της δέσμευσης του n -οστού αντίγραφου του υποστρώματος, $t_1 = t_{X_n}$. Μια τέτοια SU θα ονομάζεται ενός υποστρώματος-πολλαπλών αντιγράφων Συνθετική Μονάδα (n -SU). Η περίοδος δέσμευσης ακολουθεί Erlangian κατανομή

$$\phi_{t_1}(t) = \frac{\dot{J}_X \cdot (\dot{J}_X \cdot t)^{n-1}}{(n-1)!} \cdot e^{-\dot{J}_X \cdot t} \text{ που έχει μέση τιμή } \mathcal{E}t_1 = n\dot{J}_X^{-1}. \text{ Το αποτέλεσμα αυτό}$$

προκύπτει από την πρόσθεση n ανεξάρτητων εκθετικά κατανομημένων τυχαίων μεταβλητών με παράμετρο \dot{J}_X . Η διαδικασία παραγωγής είναι και πάλι μια επαναλαμβανόμενη διαδικασία με ένταση $\dot{J}_Y = (\dot{J}_m^{-1} + n\dot{J}_X^{-1})^{-1}$. Ένα μεγάλο πλήθος από s ανεξάρτητες n -SUs θα παράγει σε σειρά Poisson μόρια προϊόντος με ένταση $\dot{J}_Y = ((s \cdot \dot{J}_m)^{-1} + n\dot{J}_X^{-1})^{-1}$ και σε σειρά Poisson απορριπτόμενα μόρια του υποστρώματος με ένταση $\dot{J}_X^* - n\dot{J}_Y$.

Η Συνθετική Μονάδα πολλαπλών υποστρωμάτων-πολλαπλών αντιγράφων, $n_1, n_2, \dots, n_n - SU$, απαιτεί n διαφορετικούς τύπους υποστρωμάτων για την παραγωγή ενός μορίου ή μιας ομάδας μορίων προϊόντος Y . Οι κινητικές της διαδικασίας παραγωγής βασίζονται στην ιδέα ότι η SU μπορεί να εισέλθει στο στάδιο παραγωγής μόνο αν έχουν δεσμευτεί όλα τα απαιτούμενα μόρια των υποστρωμάτων. Για τη δέσμευση των μορίων των πολλαπλών υποστρωμάτων υπάρχουν δύο διαφορετικές εκδοχές, η σειριακή και η παράλληλη δέσμευση.

A. Σειριακή δέσμευση (sequential binding)

Όταν η SU δεσμεύει n διαφορετικούς τύπους υποστρωμάτων σειριακά, σε τυχαία σειρά, το αναμενόμενο χρονικό διάστημα για τη δέσμευση του n_i μορίου του υποστρώματος τύπου i είναι ίσο με n_i / \dot{J}_{X_i} . Δεν έχει σημασία η σειρά με την οποία δεσμεύονται οι διαφορετικοί τύποι υποστρωμάτων όμως, όταν η SU δεσμεύει μόρια του υποστρώματος τύπου i συνεχίζει μέχρι να δεσμεύσει όλα τα μόρια αυτού του υποστρώματος που είναι απαραίτητα για το σχηματισμό ενός μορίου του προϊόντος.

Το αναμενόμενο χρονικό διάστημα για την περίοδο δέσμευσης είναι το άθροισμα των περιόδων δέσμευσης των διαφορετικών τύπων υποστρωμάτων, δηλαδή:

$$\mathcal{E}t_1 = \sum_{i=1}^n n_i / \dot{J}_{X_i}$$

Ο μέσος ρυθμός παραγωγής της SU είναι ίσος με:

$$\dot{J}_Y = (\dot{J}_m^{-1} + \sum_i n_i / \dot{J}_{X_i})^{-1}$$

Αν οι αφίξεις των υποστρωμάτων οφείλονται σε διάχυση ή μεταγωγή, οι ροές είναι ανάλογες των συγκεντρώσεων των υποστρωμάτων στο τοπικό περιβάλλον, οπότε ο ρυθμός παραγωγής της SU γίνεται:

$$\dot{J}_Y = \dot{J}_m (1 + \sum_i X_{Ki} / X_i)^{-1} = \dot{J}_m \cdot f_n,$$

όπου X_{Ki} είναι η σταθερά ημικορεσμού που εκφράζει την ελκυστική ικανότητα της SU στο υπόστρωμα τύπου i και f_n είναι η λειτουργική απόκριση της SU για τους n τύπους υποστρωμάτων. Η f_n παίρνει τιμές από 0 έως 1 και έχει αναδρομικό τύπο:

$$f_n = \frac{X_n f_{n-1}}{X_n + X_{Kn} f_{n-1}}, \text{ με } f_0 = 1 \text{ και } n=1,2,\dots,$$

ή αλλιώς
$$f_n = \prod_i X_i (\prod_i X_i + \sum_i X_{Ki} \prod_{j \neq i} X_j)^{-1}$$

B. Παράλληλη δέσμευση (Parallel binding)

Κατά την παράλληλη δέσμευση, η δέσμευση από την SU ενός τύπου υποστρώματος δεν παρεμποδίζει τη δέσμευση ενός άλλου τύπου υποστρώματος. Η SU δεν θα δεσμεύσει ένα προσερχόμενο μόριο του υποστρώματος τύπου i μόνο αν έχει ήδη δεσμεύσει όλα τα μόρια αυτού του τύπου που απαιτούνται για την παραγωγή του προϊόντος αλλά πρέπει να δεσμεύσει μόρια άλλου τύπου υποστρώματος ή όταν βρίσκεται στο στάδιο επεξεργασίας.

Έστω t_{Xi} η χρονική στιγμή της δέσμευσης του n_i -στού μορίου του υποστρώματος τύπου i και $t_1 = \max_i \{t_{Xi}\}$ η χρονική στιγμή που έχουν δεσμευτεί όλα τα απαιτούμενα μόρια των υποστρωμάτων και αρχίζει το στάδιο επεξεργασίας. Η συνάρτηση κατανομής της περιόδου δέσμευσης t_1 είναι:

$$\Phi_{t_1}(t) = \prod_{i=1}^n \Phi_{t_{X_i}}(t) = \prod_{i=1}^n \int_0^t \phi_{t_{X_i}}(t_1) dt_1 = \prod_{i=1}^n P(n_i, t \dot{J}_{X_i}),$$

όπου $P(n, t) = \frac{1}{\Gamma(n)} \int_0^t e^{-t_1} \cdot t_1^{n-1} dt_1 = 1 - e^{-t} \sum_{j=0}^{n-1} \frac{t^j}{j!}$ είναι η ατελής συνάρτηση γάμμα.

Η αναμενόμενη τιμή για την περίοδο δέσμευσης της SU είναι ίση με

$$\mathcal{E}t_1 = \int_0^{\infty} (1 - \Phi_{t_1}(t)) dt = \int_0^{\infty} \left(1 - \prod_{i=1}^n P(n_i, t \dot{J}_{X_i}) \right) dt$$

Η αναμενόμενη τιμή για την περίοδο λειτουργίας της SU είναι ίση με

$$\mathcal{E}t_0 = \dot{J}_m^{-1} + \mathcal{E}t_1.$$

Ο μέσος ρυθμός παραγωγής της SU έχει ένταση $\dot{J}_Y = (\dot{J}_m^{-1} + \mathcal{E}t_1)^{-1}$ και για ένα μεγάλο πλήθος από s ανεξάρτητες SUs $\dot{J}_Y = ((s\dot{J}_m)^{-1} + \mathcal{E}t_1)^{-1}$

Η ένταση με την οποία απορρίπτονται τα μόρια του υποστρώματος τύπου i είναι ίση με $\dot{J}_{X_i}^* - n_i \dot{J}_Y$, όπου $\dot{J}_{X_i}^* = \dot{J}_{X_i} / p_i$ είναι η ένταση με την οποία καταφθάνουν στην SU τα μόρια του υποστρώματος τύπου i , και δεσμεύονται με πιθανότητα p_i αν αυτή βρίσκεται στο στάδιο δέσμευσης.

3. Σύμπλοκο Μεταφορέα-Συνθετικής Μονάδας (CSU complex)

Μια ενδιαφέρουσα εφαρμογή του μοντέλου της SU είναι ο συνδυασμός της με μεταφορείς (Carriers). Ο μεταφορέας είναι μια 1-SU με εξειδικευμένη λειτουργία. Ο μεταφορέας προσλαμβάνει μόρια υποστρωμάτων που βρίσκονται έξω από το κύτταρο ή έξω από το υπό μελέτη κυτταρικό οργανίδιο και παρέχει προϊόντα σε μια ομάδα από s SUs που βρίσκονται μέσα στο κύτταρο. Η ροή των μορίων του υποστρώματος προς το μεταφορέα είναι ανάλογη με τη συγκέντρωσή του υποστρώματος στο τοπικό περιβάλλον. Το προϊόν του μεταφορέα μπορεί να είναι το ίδιο με το υπόστρωμα που προσλαμβάνει, οπότε η λειτουργία του περιορίζεται στο να εισάγει το υπόστρωμα από το περιβάλλον του κυττάρου μέσα στο κύτταρο ή μπορεί να είναι διαφορετικό. Θεωρούμε ότι η δόμηση και αποδόμηση του υποστρώματος-μεταφορέα είναι μια διαδικασία πολύ γρήγορη σε σχέση με τις μεταβολές της συγκέντρωσης του υποστρώματος στο περιβάλλον. Το σύμπλοκο CSU παράγει είτε ένα προϊόν είτε μια ομάδα διαφορετικών προϊόντων.

Οι SUs μπορούν να χρησιμοποιηθούν στην ποσοτικοποίηση της παραγωγής γενικευμένων προϊόντων, δηλαδή μειγμάτων που περιέχουν διαφορετικά συστατικά σε συγκεκριμένη αναλογία, όπως η βιομάζα που βρίσκεται κάτω από τον έλεγχο της ομοιόστασης. Οι χημικοί συντελεστές για τα διαφορετικά χημικά στοιχεία τέτοιων γενικευμένων προϊόντων εκφράζονται συνήθως συναρτήσει του άνθρακα και θεωρούνται σταθεροί.

Η χρησιμότητα της εφαρμογής της SU στη μοντελοποίηση της ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού, που υπόκειται σε ταυτόχρονους περιορισμούς θρεπτικών, φαίνεται και στο ατομικό μοντέλο που θα αναπτυχθεί στα πλαίσια της παρούσας εργασίας.

Αφομοίωση

Η διαδικασία της αφομοίωσης καθορίζεται από το μετασχηματισμό των υποστρωμάτων που αντλούνται από το περιβάλλον σε αποθέματα μέσα στον οργανισμό. Η αφομοίωση περιλαμβάνει διαδικασίες μεταφοράς που συνδέονται με το μέγεθος μιας επιφάνειας (μεμβράνες). Η θεωρία DEB παίρνει αυτήν την επιφάνεια ανάλογη με την επιφάνεια του οργανισμού-ατόμου δηλαδή ανάλογη του βιοόγκου^{2/3} για ισομορφικούς οργανισμούς (Kooijman, 2001). Οι αλλαγές στο σχήμα του οργανισμού κατά τη διάρκεια της ανάπτυξής του επηρεάζουν την αφομοίωση. Για οργανισμούς που δεν είναι ισομορφικοί (π.χ. V_0 -μορφής, V_1 -μορφής) χρησιμοποιείται η συνάρτηση διόρθωσης σχήματος για να γίνουν οι απαραίτητοι μετασχηματισμοί.

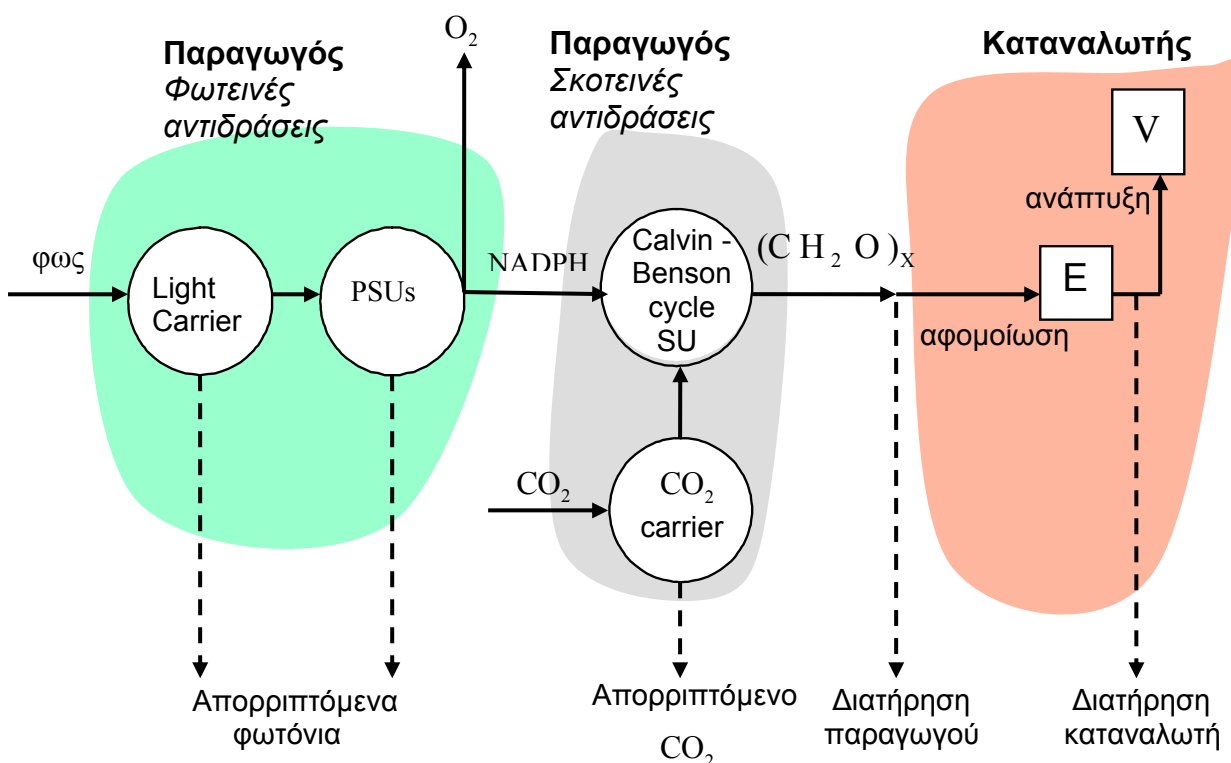
Καταβολισμός

Οι δυναμικές των αποθεμάτων αποτελούν τον πυρήνα του μοντέλου DEB (Kooijman, 2001). Η αφομοίωση τείνει να αυξήσει την ποσότητα των ενεργειακών αποθεμάτων ενώ η χρησιμοποίησή τους τείνει να τη μειώσει. Ο ρυθμός χρησιμοποίησης των ενεργειακών αποθεμάτων (καταβολικός ρυθμός) εξαρτάται από το μέγεθος του οργανισμού-ατόμου και την ποσότητα των ενεργειακών αποθεμάτων.

4. ΤΟ ΜΟΝΤΕΛΟ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ

4.1. Η ΒΑΣΙΚΗ ΙΔΕΑ

Οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί είναι “διπλοί”. Από δομική και λειτουργική άποψη, ένας φωτοσυνθετικός οργανισμός, μπορεί να διακριθεί, νοητά, σε δύο “απλούς” οργανισμούς που αλληλοεπηρεάζονται, παρόλο που χρησιμοποιούν διαφορετικούς μηχανισμούς. Το μοντέλο που αναπτύσσεται παρακάτω αναφέρεται σε φωτοσυνθετικούς οργανισμούς στους οποίους ο ένας απλός οργανισμός λειτουργεί σαν παραγωγός O_2 και υδατανθράκων με τη χρήση CO_2 και φωτός ενώ ο άλλος λειτουργεί σαν καταναλωτής O_2 και υδατανθράκων.



Εικόνα 4.1. Σχηματική απεικόνιση ενός κυττάρου φυτοπλαγκτού, όπως απλοποιείται από το μοντέλο, για να μελετηθεί η δομή και η λειτουργία του.

Λόγω της διαφορετικής δομής και λειτουργίας, κάθε απλός οργανισμός μπορεί να μελετηθεί και να μοντελοποιηθεί χωριστά. Η αλληλεπίδραση όμως των δύο απλών οργανισμών θα συνδέσει τα δύο επιμέρους μοντέλα και θα καθορίσει την τελική μορφή των εξισώσεων που θα περιγράψουν την λειτουργία ολόκληρου του φωτοσυνθετικού οργανισμού.

Το σχηματικό μοντέλο του οργανισμού-ατόμου φαίνεται στην εικόνα 4.1. Ο παραγωγός αποτελείται από ένα μεταφορέα φωτός (Light carrier), από s ανεξάρτητες φωτοσυνθετικές μονάδες (PSUs) που δεσμεύουν φωτόνια και χρησιμοποιούν νερό για να παράγουν O_2 και NADPH, από μια συνθετική μονάδα (Calvin-Benson cycle SU) που χρησιμοποιεί το παραγόμενο από τις PSUs NADPH και το CO_2 που παίρνει από το μεταφορέα CO_2 και παράγει υδατάνθρακες.

Ο καταναλωτής αποτελείται από μια μεταφορική και αναπληρούμενη δεξαμενή γενικών αποθεμάτων που συμβολίζεται με E και ένα μόνιμο βιοόγκο V που περιλαμβάνει τους δομικούς και λειτουργικούς ιστούς του οργανισμού. Με διακεκομμένα βέλη συμβολίζονται οι ροές των απορριπτόμενων υποστρωμάτων και οι ροές των ενεργειών που υποβαθμίζονται σε θερμότητα κατά τη λειτουργία του οργανισμού.

Η μεταφορική δεξαμενή E θεωρούμε ότι περιέχει γενικευμένα αποθέματα εκφρασμένα σε $mol C$ για να αποφύγουμε την ποσοτικοποίηση κάθε επιμέρους συστατικού. Κάτι τέτοιο θα αύξανε την πολυπλοκότητα του μοντέλου χωρίς να συνεισφέρει ουσιαστικά στο σκοπό της παρούσας μελέτης.

Ο μόνιμος βιοόγκος V περιλαμβάνει εκτός από τους δομικούς και λειτουργικούς ιστούς και το γενετικό υλικό του οργανισμού-ατόμου τόσο χάριν της απλότητας του μοντέλου όσο και για το λόγο ότι ο πολλαπλασιασμός του γενετικού υλικού του φυτοπλαγκτονικού οργανισμού συμβαίνει παράλληλα με την ανάπτυξη των δομικών και λειτουργικών του ιστών και η αναπαραγωγή του επέρχεται με κυτταρική διαίρεση.

4.2. Η ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΟΥ ΜΟΝΤΕΛΟΥ

Το μοντέλο θα αναπτυχθεί για ισομορφικούς οργανισμούς, δηλαδή για οργανισμούς στους οποίους η σωματική επιφάνεια A_c είναι ανάλογη του βιοόγκου^{2/3}. Στο παράρτημα παρατίθενται οι συμβολισμοί των ροών ενέργειας και των παραμέτρων του μοντέλου (Πίνακας 1) και οι συμβολισμοί των μεταβλητών κατάστασης και των περιβαλλοντικών μεταβλητών (Πίνακας 2).

4.2.1. Παραγωγός

A. Φωτεινές αντιδράσεις

Το φυτοπλαγκτό, όπως και κάθε φωτοσυνθετικός οργανισμός, αντλεί ενέργεια από το περιβάλλον του μέσω των φωτονίων που δεσμεύει ο φωτοσυνθετικός του μηχανισμός. Ο μηχανισμός αυτός βρίσκεται μέσα σε ειδικά οργανίδια του κυττάρου, τους χλωροπλάστες. Ο χλωροπλάστης περιέχει λειτουργικές μονάδες που λέγονται φωτοσυνθετικές μονάδες. Η φωτοσυνθετική μονάδα (PSU) είναι μια ομάδα φωτοσυνθετικών χρωστικών, πρωτεϊνών και άλλων μορίων τα οποία είναι οργανωμένα σε σύμπλοκα, το σύμπλοκο συλλογής φωτός (Light Harvesting Complex), το φωτοσύστημα II (PSII), το φωτοσύστημα I (PSI), το κυτόχρωμα b_6f (cyt b_6f) και την ATP-άση. Όλα τα σύμπλοκα συμμετέχουν στη μετατροπή της φωτεινής ενέργειας σε χημική.

Η μοντελοποίηση των φωτεινών αντιδράσεων επιτυγχάνεται με τη χρησιμοποίηση της ιδέας του σύμπλοκου 'μεταφορέας-συνθετική μονάδα' (βλέπε §3.2), που αποτελείται από το μεταφορέα φωτός (Light carrier) και τις φωτοσυνθετικές μονάδες (PSUs) του οργανισμού-ατόμου.

➤ Light carrier

Για να λειτουργήσει ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός ενός φωτοσυνθετικού οργανισμού απαιτείται η έκθεση του οργανισμού σε φως. Σε ένα κύτταρο φυτοπλαγκτού που αναπτύσσεται σε περιβάλλον φωτεινής έντασης I ($\text{mol hv} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) τα φωτόνια πέφτουν με ρυθμό \dot{J}_ϕ ($\# \text{ hv} \cdot \text{s}^{-1}$). Ένα ποσοστό σ αυτών των φωτονίων πέφτει με ρυθμό \dot{J}_L πάνω στις φωτοσυνθετικές χρωστικές του σύμπλοκου συλλογής φωτός (LHC). Τα φωτόνια αυτά έχουν πιθανότητα να διεγείρουν τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών, ενώ τα υπόλοιπα, ποσοστό $(1-\sigma)$, δεν πέφτουν πάνω σε μόρια φωτοσυνθετικών χρωστικών και περνούν

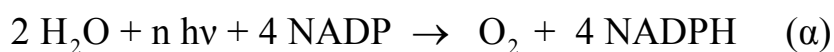
ανεκμετάλλευτα. Το ποσοστό σ εκφράζει το μέρος της επιφάνειας του κυττάρου που καλύπτεται από φωτοσυνθετικές χρωστικές και θεωρείται σταθερό τόσο γιατί είναι μικρό όσο και γιατί δεν υπάρχει ποσοστιαία αύξηση των φωτοσυνθετικών χρωστικών, σε σχέση με το ποσοστό αύξησης της επιφάνειας του κυττάρου κατά την ανάπτυξή του σε σταθερές συνθήκες, όσο και γιατί η ποσότητα των φωτοσυνθετικών χρωστικών είναι ίδια για κύτταρα ίδιου μεγέθους που αναπτύσσονται σε διαφορετικές συνθήκες.

Η σχηματική απεικόνιση των προαναφερθέντων επιτυγχάνεται με την ιδέα του μεταφορέα φωτός (Light carrier). Ο μεταφορέας φωτός **δεν** είναι δομική ή λειτουργική μονάδα του οργανισμού αλλά η σχηματική απεικόνιση της αλληλεπίδρασης του οργανισμού με το φως που κατευθύνεται προς αυτόν. Με άλλα λόγια είναι το «κανάλι» μεταφοράς φωτονίων στις εισόδους του φωτοσυνθετικού μηχανισμού που δεν είναι άλλες από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές των σύμπλοκων συλλογής φωτός.

➤ PSUs

Ο μηχανισμός μεταφοράς της φωτονιακής ενέργειας μέσα στο σύμπλοκο συλλογής φωτός είναι πολύπλοκος (βλέπε §2.2, §2.3) και μπορεί να απλοποιηθεί ως εξής: Το σύμπλοκο συλλογής φωτός (LHC) κάθε PSU περιέχει ένα μεγάλο πλήθος μορίων φωτοσυνθετικών χρωστικών (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) που έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν φωτόνια. Κάθε μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής μπορεί να βρίσκεται είτε σε κατάσταση ανάπαυλας (resting state) είτε σε διεγερμένη κατάσταση (excited state). Η διεγερμένη κατάσταση είναι ενεργειακά υψηλότερη από την κατάσταση ανάπαυλας. Η μετάβαση του μορίου της φωτοσυνθετικής χρωστικής από τη κατάσταση ανάπαυλας στη διεγερμένη κατάσταση γίνεται με απορρόφηση ενός φωτονίου. Το μόριο της φωτοσυνθετικής χρωστικής παραμένει σε διεγερμένη κατάσταση περίπου 10^{-9} sec ενώ στη συνέχεια αποδιεγείρεται και μεταβαίνει στην κατάσταση ανάπαυλας εκπέμποντας ένα φωτόνιο και ξανά από την αρχή (renewal process). Το φωτόνιο που εκπέμπεται από το αποδιεγειρόμενο μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής απορροφάται από ένα γειτονικό μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής που είναι σε κατάσταση ανάπαυλας. Κάθε μόριο φωτοσυνθετικής χρωστικής έχει τη δυνατότητα να διεγερθεί, εφόσον βρίσκεται σε κατάσταση ανάπαυλας, είτε από ένα κατάλληλο προσπίπτον φωτόνιο είτε από ένα κατάλληλο φωτόνιο που εκπέμπεται από μια αποδιεγειρόμενη γειτονική φωτοσυνθετική χρωστική. Με το μηχανισμό αυτό

μεταφέρεται η φωτονιακή ενέργεια μέσα στο σύμπλοκο συλλογής φωτός (LHC) μέχρι να φτάσει στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης της PSU. Για όσο χρονικό διάστημα t_b (βλέπε §3.2) η ενεργός PSU επιτελεί τη διαδικασία που περιγράφηκε παραπάνω βρίσκεται σε στάδιο δέσμησης (binding stage) των φωτονίων που πέφτουν πάνω της. Τα φωτόνια που καταφθάνουν στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης (PSII και PSI) συμμετέχουν, ανά n , στη διαδικασία διάσπασης του H_2O και σχηματισμού O_2 και NADPH. Η διαδικασία αυτή που πραγματοποιείται μέσω μιας αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων (βλέπε §2.3), αποτελεί το στάδιο εκμετάλλευσης της δεσμευμένης φωτονιακής ενέργειας (production stage) και διαρκεί χρονικό διάστημα t_p . Το πακέτο των n -φωτονίων προκαλεί τη μεταφορά των απαιτούμενων ηλεκτρονίων προκειμένου να διασπαστούν 2 μόρια νερού και να παραχθούν ένα μόριο οξυγόνου, 4 μόρια NADPH (χημική εξίσωση (α)) και ο απαιτούμενος αριθμός μορίων ATP που υποστηρίζει ενεργειακά την διαδικασία.



Η μετάβαση κάθε PSU από το στάδιο δέσμησης φωτονίων στο στάδιο εκμετάλλευσης της δεσμευμένης φωτονιακής ενέργειας κ.ο.κ. είναι μια επαναλαμβανόμενη διαδικασία (renewal process). Κάθε επανάληψη αυτής της διαδικασίας διαρκεί χρονικό διάστημα $t_c = t_p + t_b$.

Αν όλα τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών ενός σύμπλοκου συλλογής φωτός βρεθούν ταυτόχρονα σε διεγερμένη κατάσταση τα προσπίπτοντα στην PSU φωτόνια δεν αξιοποιούνται φωτοσυνθετικά και έχουμε φθορισμό. Στη διάρκεια του φθορισμού η PSU βρίσκεται σε πίεση για διέγερση (excitation pressure) και δεν αξιοποιεί τα φωτόνια που πέφτουν πάνω της παρά το ότι δεν έχει υποστεί μόνιμη βλάβη. Η συχνότητα εμφάνισης του φθορισμού θεωρούμε ότι αυξάνεται κατά τη φωτοπροσαρμογή (short-term adaptation) από LL (μικρές τιμές του I) σε HL (μεγάλες τιμές του I) καθώς ο ρυθμός πρόσπτωσης των φωτονίων είναι μικρός σε LL και μεγάλος σε HL και η φωτοπροσαρμογή επιτυγχάνεται με χωρική μόνο αναδιάταξη των PSUs (βλέπε §2.3), επομένως η πιθανότητα δέσμησης ανά προσπίπτον φωτόνιο μειώνεται κατά τη φωτοπροσαρμογή (short-term adaptation) από LL σε HL.

Τα φωτόνια που πέφτουν σε κάθε PSU ακολουθούν κατανομή Poisson. Μόνο τα φωτόνια που έχουν **κατάλληλο** μήκος κύματος (βλέπε §2.3) μπορούν να απορροφηθούν από τα μόρια των φωτοσυνθετικών χρωστικών του LHC της PSU και

να τα διεγείρουν. Η πιθανότητα να δεσμευτεί από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές ένα φωτόνιο που πέφτει πάνω στην PSU είναι ίση με ρ_L αν η PSU βρίσκεται σε στάδιο δέσμευσης, και μηδέν αν βρίσκεται σε στάδιο εκμετάλλευσης. Επομένως, η πιθανότητα δέσμευσης κάθε προσπίπτοντος φωτονίου ακολουθεί μια επαναλαμβανόμενη πορεία (renewal process) που εναλλάσσεται μεταξύ των τιμών ρ_L και 0 όταν η PSU είναι σε στάδιο δέσμευσης και εκμετάλλευσης, αντίστοιχα. (βλέπε §3.2). Η πιθανότητα δέσμευσης ρ_L θεωρούμε ότι είναι μεγάλη για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα (long-term acclimated) σε χαμηλής έντασης φωτισμό (LL) και μικρή για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα (long-term acclimated) σε υψηλής έντασης φωτισμό (HL) γιατί (βλέπε §2.3) τα φωτοεγκλιματισμένα σε LL περιέχουν πολλά μόρια φωτοσυνθετικών χρωστικών στο σύμπλοκο συλλογής φωτός κάθε PSU τους ενώ τα φωτοεγκλιματισμένα σε HL περιέχουν λίγα και επιπλέον στα φωτοεγκλιματισμένα σε LL κύτταρα οι PSUs είναι ομοιόμορφα κατανομημένες σε σχέση με την επιφάνεια του κυττάρου (μεγαλύτερη αναλογία γκράνα/στρώμα) ενώ στα φωτοεγκλιματισμένα σε HL είναι συγκεντρωμένες στην περιφέρειά του με αποτέλεσμα η μεγαλύτερη περιοχή του κυττάρου να είναι κενή φωτοσυνθετικών χρωστικών (μικρότερη αναλογία γκράνα/στρώμα).

Κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων μέσα στα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης απελευθερώνεται από το νερό οξυγόνο και σχηματίζεται ο οξειδοαναγωγικός παράγοντας NADPH. Σύμφωνα με την χημική εξίσωση (α) για να παραχθεί ένα μόριο O_2 απαιτείται η δέσμευση n-φωτονίων. Κάθε ενεργός PSU παράγει O_2 με ρυθμό $\dot{J}_{O_2(psu)}$. Το κύτταρο του φωτοσυνθετικού οργανισμού περιέχει ένα σημαντικό μεγάλο αριθμό από s ανεξάρτητες ενεργές PSUs και παράγει O_2 με ρυθμό \dot{J}_{O_2} .

Στη διάρκεια της ανάπτυξης του κυττάρου (αύξηση του βιοόγκου V) ο αριθμός των PSUs αυξάνεται ενώ το μέγεθός τους, σε συγκεκριμένες συνθήκες, δεν μεταβάλλεται. Επειδή η πρόσληψη φωτονίων είναι μια διαδικασία που σχετίζεται με την επιφάνεια του κυττάρου μπορούμε να θεωρήσουμε ότι $s = \{s\} \cdot V^{2/3}$, όπου $\{s\}$ είναι ο αριθμός ενεργών PSUs ανά μονάδα επιφάνειας του κυττάρου.

Ένα κύτταρο που αναπτύσσεται σε LL διαθέτει μικρό αριθμό ενεργών PSUs ενώ ένα κύτταρο που αναπτύσσεται σε HL διαθέτει μεγάλο αριθμό ενεργών PSUs (βλέπε §2.3), επομένως για κύτταρα που αναπτύσσονται σε διαφορετικές συνθήκες

αλλά βρίσκονται στο ίδιο στάδιο ανάπτυξης (έχουν ίδια κυτταρική επιφάνεια A_C) το πλήθος των ενεργών PSUs ανά μονάδα επιφάνειας του κυττάρου, $\{s\}$, είναι μικρό για το κύτταρο που αναπτύσσεται σε LL και μεγάλο για το κύτταρο που αναπτύσσεται σε HL.

Όσον αφορά την παραγωγή του NADPH, σύμφωνα με τη στοιχειομετρία της χημικής αντίδρασης (α), ο ρυθμός παραγωγής NADPH θα είναι ίσος με:

$$\dot{J}_{\text{NADPH}} = 4\dot{J}_{\text{O}_2}.$$

Σύμφωνα με τα παραπάνω, ο ρυθμός πρόσπτωσης φωτονίων στην επιφάνεια του κυττάρου είναι ίσος με:

$$\dot{J}_\varphi = N_A \cdot V^{2/3} \cdot I \quad (1)$$

όπου N_A είναι ο αριθμός Avogadro και εισάγεται προκειμένου να μετασχηματιστούν τα mol φωτονίων σε αριθμό φωτονίων ($\# \text{hv}$). Ο ρυθμός πρόσπτωσης φωτονίων στην επιφάνεια του κυττάρου είναι εκφρασμένος σε ($\# \text{hv} \cdot \text{s}^{-1}$).

Ο ρυθμός πρόσπτωσης φωτονίων στις φωτοσυνθετικές χρωστικές του κυττάρου είναι ίσος με: $\dot{J}_L = \sigma \cdot \dot{J}_\varphi$. Με αντικατάσταση του \dot{J}_φ από τη σχέση (1) προκύπτει:

$$\dot{J}_L = \sigma \cdot N_A \cdot V^{2/3} \cdot I \quad (2)$$

Ο ρυθμός απόρριψης φωτονίων από τον μεταφορέα φωτός είναι ίσος με $\dot{J}_{\varphi,R} = \dot{J}_\varphi - \dot{J}_L$ και με αντικατάσταση από τις (1) και (2) προκύπτει ότι: $\dot{J}_{\varphi,R} = (1 - \sigma) \cdot N_A \cdot V^{2/3} \cdot I$. Οι ρυθμοί \dot{J}_L και $\dot{J}_{\varphi,R}$ είναι εκφρασμένοι σε ($\# \text{hv} \cdot \text{s}^{-1}$).

Η χρονική περίοδος εκμετάλλευσης t_p και η χρονική περίοδος δέσμευσης t_b είναι τυχαίες μεταβλητές που ακολουθούν εκθετική κατανομή με μέσες τιμές $\dot{J}_{L,m}^{-1}$ και $\dot{J}_{L,b}^{-1}$, αντίστοιχα. Τα φωτόνια που προσπίπτουν σε κάθε PSU ακολουθούν κατανομή Poisson άρα $\frac{\dot{J}_L}{s} = \dot{J}_{L,b}/\rho_L$. Η περίοδος δέσμευσης των φωτονίων ακολουθεί

Erlangian κατανομή $\phi(t) = \frac{\dot{J}_{L,b} (\dot{J}_{L,b} \cdot t)^{n-1}}{(n-1)!} \cdot e^{-\dot{J}_{L,b} \cdot t}$, η οποία έχει μέση τιμή $n \cdot \dot{J}_{L,b}^{-1}$.

Επομένως, για τη δέσμευση ενός πακέτου n -φωτονίων απαιτείται χρονικό διάστημα $n \cdot \dot{J}_{L,b}^{-1}$. Το αντίστροφο της αναμενόμενης τιμής του t_c είναι ίσο με το μέσο ρυθμό

$\dot{J}_{L,p}$ των φωτονίων που αξιοποιούνται από το φωτοσυνθετικό μηχανισμό, $\dot{J}_{L,p} = 1/\mathcal{E}t_c$, δηλαδή των φωτονίων που καταφθάνουν στα δύο φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης (PSI και PSII), για να αρχίσει η αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων απελευθερώνεται από το νερό οξυγόνο και σχηματίζεται ο οξειδοαναγωγικός παράγοντας NADPH. Σύμφωνα με την χημική εξίσωση (α) για να παραχθεί ένα μόριο O_2 απαιτείται η δέσμευση n-φωτονίων. Επομένως, $\dot{J}_{L,p} = (\dot{J}_{L,m}^{-1} + n \cdot \dot{J}_{L,b}^{-1})^{-1}$. Με αντικατάσταση του $\dot{J}_{L,b}^{-1}$ στην παραπάνω εξίσωση, προκύπτει ότι $\dot{J}_{L,p} = (\dot{J}_{L,m}^{-1} + n \cdot s \cdot \rho_L^{-1} \cdot \dot{J}_L^{-1})^{-1}$.

Ο ρυθμός παραγωγής O_2 από κάθε PSU είναι ίσος με:

$$\dot{J}_{O_2(\text{psu})} = \dot{J}_{L,m} \cdot \frac{\dot{J}_L}{\dot{J}_L + n \cdot s \cdot \rho_L^{-1} \cdot \dot{J}_{L,m}}. \text{ Όμως το κύτταρο του φωτοσυνθετικού οργανισμού}$$

περιέχει ένα σημαντικό μεγάλο αριθμό από s ανεξάρτητες ενεργές PSUs και σύμφωνα με το κεντρικό οριακό θεώρημα για την πρόσθεση ανεξάρτητων στοχαστικών διαδικασιών, ο ρυθμός παραγωγής O_2 από τις s-PSUs συγκλίνει σε

$$\text{ανεξάρτητη διαδικασία Poisson με τιμή: } \dot{J}_{O_2} = s \cdot N_A^{-1} \cdot \dot{J}_{L,m} \cdot \frac{\dot{J}_L}{\dot{J}_L + n \cdot s \cdot \rho_L^{-1} \cdot \dot{J}_{L,m}}. \text{ Με}$$

αντικατάσταση των s, \dot{J}_L , προκύπτει ότι ο ρυθμός παραγωγής O_2 ανά κύτταρο είναι:

$$\dot{J}_{O_2} = \{ \dot{J}_{O_2}^{\max} \} \cdot \frac{I}{I + I_K} \cdot V^{2/3} \quad (3)$$

όπου $\{ \dot{J}_{O_2}^{\max} \} \equiv \{ s \} \cdot N_A^{-1} \cdot \dot{J}_{L,m}$ είναι ο ειδικός ρυθμός παραγωγής O_2 ανά κύτταρο και $I_K \equiv n \cdot N_A^{-1} \cdot \{ s \} \cdot \dot{J}_{L,m} \cdot \rho_L^{-1} \cdot \sigma^{-1}$ η σταθερά ημικορεσμού.

Σύμφωνα με τη στοιχειομετρία της χημικής αντίδρασης (α) ο ρυθμός παραγωγής NADPH θα είναι ίσος με: $\dot{J}_{\text{NADPH}} = 4\dot{J}_{O_2}$. Με αντικατάσταση του \dot{J}_{O_2} από τη σχέση (3) προκύπτει ότι ο ρυθμός παραγωγής NADPH ανά κύτταρο είναι:

$$\dot{J}_{\text{NADPH}} = \{ \dot{J}_{\text{NADPH}}^{\max} \} \cdot \frac{I}{I + I_K} \cdot V^{2/3} \quad (4)$$

όπου, $\{J_{\text{NADPH}}^{\text{max}}\} \equiv 4\{s\} \cdot N_A^{-1} \cdot \dot{J}_{L,m}$ είναι ο ειδικός ρυθμός παραγωγής NADPH ανά κύτταρο. Ο ρυθμός παραγωγής NADPH, \dot{J}_{NADPH} , είναι εκφρασμένος σε mol NADPH · s⁻¹.

Οι εξισώσεις (3) και (4) είναι παρόμοιες γι' αυτό θα εξετάσουμε μόνο τη μία. Ιδιότητες του ρυθμού παραγωγής O₂ (εξ. 3):

Η εξίσωση (3) είναι μια υπερβολική συνάρτηση της έντασης του φωτός δηλαδή ο ρυθμός παραγωγής O₂ εμφανίζει τύπου II λειτουργική απόκριση (Holling type II functional response) ως προς τη φωτεινή ένταση I.

Ο ρυθμός παραγωγής O₂ είναι ανάλογος της επιφάνειας του κυττάρου (ανάλογος του V^{2/3}).

Ο ασυμπτωτικός μέγιστος ειδικός ρυθμός παραγωγής O₂, ενός κυττάρου με βιοόγκο V, για αρκετά μεγάλη ένταση φωτός I είναι:

$$\lim_{I \rightarrow \infty} = \{J_{\text{O}_2}^{\text{max}}\} \cdot V^{2/3}$$

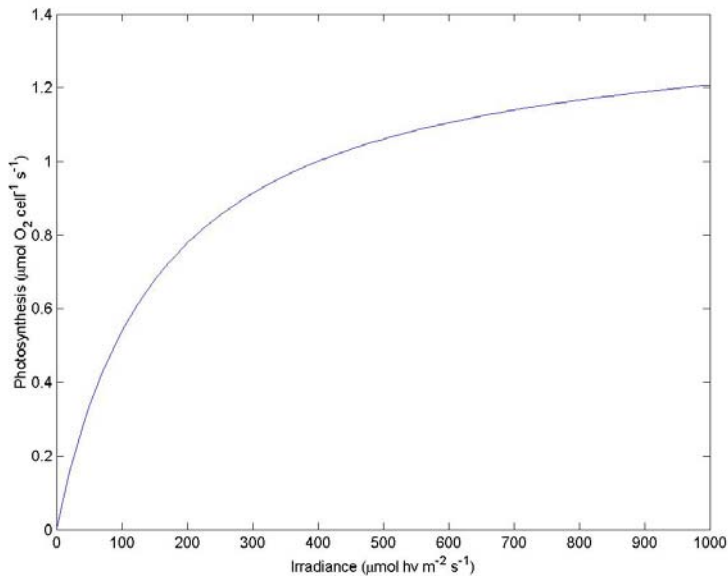
Ο ασυμπτωτικός μέγιστος ειδικός ρυθμός παραγωγής O₂ κυττάρων μεγέθους V (ίδιου βιοόγκου V), είναι μεγαλύτερος για κύτταρα φωτοεγκλιματισμένα σε HL από αυτόν των ισομεγεθών κυττάρων που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε LL. Αυτό προκύπτει από την υπόθεση ότι το πλήθος των ενεργών PSUs ανά μονάδα επιφάνειας του κυττάρου (ή αλλιώς η ειδική πυκνότητα των PSUs), {s}, είναι μεγαλύτερο σε HL συνθήκες απ' ότι σε LL.

Η κλίση της εξίσωσης για αρκετά μικρή ένταση φωτός (I → 0) είναι:

$$\lim_{I \rightarrow 0} \frac{dJ_{\text{O}_2}}{dI} = \frac{\{J_{\text{O}_2}^{\text{max}}\}}{I_K} \cdot V^{2/3} = \frac{\sigma}{n} \cdot \rho_L \cdot V^{2/3}$$

Η κλίση της εξίσωσης για I → 0 είναι μεγάλη για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε LL και μικρή για κύτταρα ίδιου βιοόγκου V που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε HL. Αυτό προκύπτει από την υπόθεση ότι η πιθανότητα δέσμησης ανά προσπίπτων στην PSU φωτόνιο, ρ_L, είναι μεγάλη για κύτταρα φωτοεγκλιματισμένα σε LL και μικρή για ίδιου μεγέθους κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε HL.

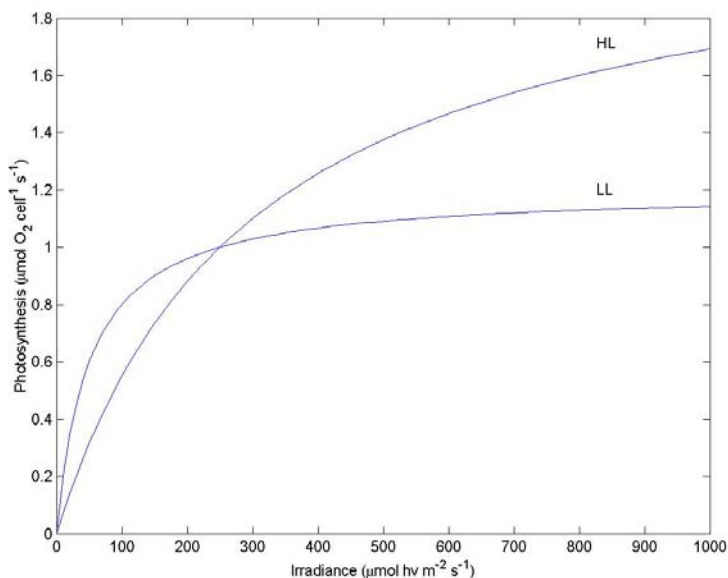
Η γραφική παράσταση του ρυθμού παραγωγής οξυγόνου από το κύτταρο συναρτήσει της φωτεινής έντασης I ονομάζεται καμπύλη φωτοσύνθεσης-ακτινοβολίας (Photosynthesis-Irradiance curve) ή P-I curve. Σύμφωνα με την εξ. 3 η P-I curve για ένα κύτταρο με βιοόγκο V είναι υπερβολή (Εικ. 4.2).



Εικόνα 4.2. P-I curve σύμφωνα με την εξ. 3.
 $\{j_{O_2}^{max}\} = 2 \mu mol O_2 cell^{-1} s^{-1}$
 $I_K = 200 \mu mol hv m^{-2} s^{-1}$

Κατά τη φωτοπροσαρμογή (short-term adaptation) ο ρυθμός παραγωγής O_2 από το κύτταρο βιοόγκου V αυξάνεται πολύ γρήγορα σε μικρές τιμές της φωτεινής έντασης I (Irradiance) ενώ σε μεγάλες τιμές της I τείνει να σταθεροποιηθεί (κορεσμός).

Οι ρυθμοί παραγωγής O_2 , κατά τη φωτοπροσαρμογή, κυττάρων ίδιου βιοόγκου V που είναι φωτοεγκλιματισμένα (long-term acclimated) σε LL και HL συνθήκες



Εικόνα 4.3. P-I curve σύμφωνα με την εξ. 3 για κύτταρα ίδιου μεγέθους φωτοεγκλιματισμένα σε υψηλή (HL) και χαμηλή (LL) φωτεινή ένταση.

$$\{j_{O_2}^{max}\}_{LL} = 1.2 \mu mol O_2 cell^{-1} s^{-1}$$

$$\{j_{O_2}^{max}\}_{HL} = 2.2 \mu mol O_2 cell^{-1} s^{-1}$$

$$I_{K(LL)} = 50 \mu mol hv m^{-2} s^{-1}$$

$$I_{K(HL)} = 300 \mu mol hv m^{-2} s^{-1}$$

αντίστοιχα φαίνονται στην εικόνα 4.3. Τα κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε χαμηλή φωτεινή ένταση I (LL), κατά τη φωτοπροσαρμογή τους, φτάνουν σε κορεσμό πιο γρήγορα απ' ό τι τα φωτοεγκλιματισμένα σε υψηλή φωτεινή ένταση (HL), αλλά ο κορεσμός τους είναι χαμηλότερος.

Ο ρυθμός απόρριψης φωτονίων από το κύτταρο, λόγω **φθορισμού**, είναι ίσος με το ρυθμό πρόσπτωσης φωτονίων στις φωτοσυνθετικές χρωστικές του κυττάρου μείον το ρυθμό δέσμευσης φωτονίων από αυτές, άρα: $\dot{J}_{L,R} = \dot{J}_L - s \cdot \dot{J}_{L,b}$. Με αντικατάσταση των \dot{J}_L και $\dot{J}_{L,b}$ προκύπτει ότι:

$$\dot{J}_{L,R} = \sigma \cdot N_A \cdot (1 - \rho_L) \cdot V^{2/3} \cdot I \quad (5)$$

Ιδιότητες του ρυθμού απόρριψης φωτονίων από το κύτταρο λόγω φθορισμού (εξ. 5).

1. Για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε συγκεκριμένη φωτεινή ένταση I η απορριπτόμενη λόγω φθορισμού φωτεινή ροή αυξάνεται κατά την ανάπτυξη του κυττάρου. Αυτό δεν σημαίνει ότι το κύτταρο αποκτά μειονέκτημα καθώς αναπτύσσεται γιατί αυξάνεται και η δεσμευόμενη φωτεινή ροή, $\dot{J}_{L,b(\text{cell})} = s \cdot \dot{J}_{L,b} = \sigma \cdot N_A \cdot \rho_L \cdot I \cdot V^{2/3}$, με αποτέλεσμα ο λόγος της απορριπτόμενης προς τη δεσμευόμενη φωτεινή ροή παραμένει σταθερός. Ο λόγος των δύο ροών παραμένει σταθερός γιατί κατά την ανάπτυξη του κυττάρου αυξάνεται το πλήθος των φωτονίων που πέφτουν πάνω του, λόγω αύξησης της επιφάνειάς του (αύξηση του $V^{2/3}$), ενώ δεν μεταβάλλεται η πιθανότητα δέσμευσης ανά προσπίπτον φωτόνιο εφόσον το κύτταρο αναπτύσσεται σε σταθερές συνθήκες.
2. Για κύτταρα που βρίσκονται στο ίδιο στάδιο ανάπτυξης (ίδιο $V^{2/3}$) αλλά είναι φωτοεγκλιματισμένα σε διαφορετικές συνθήκες, η απορριπτόμενη φωτεινή ροή είναι μικρή για κύτταρα εγκλιματισμένα σε χαμηλό φως λόγω της μεγάλης τιμής της ρ_L και της μικρής τιμής της φωτεινής έντασης I και μεγάλη για κύτταρα εγκλιματισμένα σε υψηλό φως λόγω της μικρής τιμής της ρ_L και της μεγάλης τιμής της I .
3. Κατά τη φωτοπροσαρμογή των κυττάρων από χαμηλή φωτεινή ένταση σε υψηλή αυξάνεται η απορριπτόμενη φωτεινή ροή λόγω αύξησης της I . Επιπλέον, αν η ρ_L μειώνεται καθώς αυξάνεται η φωτεινή ένταση, κατά τη φωτοπροσαρμογή (βλέπε Κεφ.6 Συζήτηση), η απορριπτόμενη φωτεινή ροή

$\dot{J}_{L,R}$ θα αυξάνεται πολύ πιο γρήγορα σε σχέση με τη περίπτωση που η ρ_L είναι σταθερή.

B. Σκοτεινές αντιδράσεις

Η απορρόφηση διοξειδίου του άνθρακα από το κύτταρο γίνεται με διάχυση. Αν όμως η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου είναι χαμηλή συμμετέχουν στη διαδικασία και ένζυμα-ανιχνευτές, δηλαδή η απορρόφηση γίνεται με μεταγωγή.

Η μοντελοποίηση των σκοτεινών αντιδράσεων επιτυγχάνεται με τη χρησιμοποίηση της ιδέας του σύμπλοκου 'μεταφορέας-συνθετική μονάδα' (βλέπε §3.2), που αποτελείται από το μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα (CO_2 -carrier) και τη συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson (Calvin-Benson cycle SU).

➤ CO_2 carrier

Για να μετασχηματίσουμε τη συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα σε ροή θεωρούμε ένα στοιχειώδη φλοιό πάχους $\delta x = \bar{u} \cdot \delta t$ και επιφάνειας A_C ανάλογης του $V^{2/3}$ που περιβάλλει το κύτταρο. \bar{u} είναι το μέτρο της μέσης ταχύτητας των μορίων διοξειδίου του άνθρακα και A_C το εμβαδόν της επιφάνειας του κυττάρου. Ο φλοιός αυτός έχει όγκο δV και περιέχει δN στο πλήθος μόρια διοξειδίου του άνθρακα (Βουδούρης, 1978). Όλα τα μόρια δεν έχουν τη ίδια ταχύτητα σε κάθε χρονική στιγμή. Χάριν απλότητας μπορούμε να θεωρήσουμε ότι όλα τα μόρια κινούνται με την ίδια κατά μέτρο ταχύτητα, ίσο με το μέτρο της μέσης ταχύτητας \bar{u} . Τα μόρια κινούνται σε τυχαίες κατευθύνσεις έτσι ώστε, κατά μέσο όρο, το 1/3 από αυτά (λόγω της τρισδιάστατης κίνησης) να κινούνται με επικρατούσα κατεύθυνση τον άξονα x που είναι κάθετος στην επιφάνεια του κυττάρου. Τα μισά από αυτά κινούνται πλησιάζοντας την επιφάνεια του κυττάρου ενώ τα άλλα μισά κινούνται απομακρυνόμενα από αυτήν. Δηλαδή $\delta N/6$ πλήθος μορίων διοξειδίου του άνθρακα κινούνται με ταχύτητα \bar{u} προς την επιφάνεια του κυττάρου. Η ροή μορίων διοξειδίου του άνθρακα προς την επιφάνεια του κυττάρου θα είναι ίση με: $\dot{J}_{\text{CO}_2} = \frac{1}{6} \cdot \frac{\delta N}{N_A \cdot \delta t}$.

Η συγκέντρωση CO_2 είναι ίση με: $X_{\text{CO}_2} = \frac{\delta N}{10^3 N_A \cdot \delta V}$, άρα:

$$j_{\text{CO}_2} = \frac{1}{6 \cdot 10^{-3}} \cdot \bar{u} \cdot V^{2/3} \cdot X_{\text{CO}_2} \quad (6)$$

Ο ρυθμός πρόσληψης διοξειδίου του άνθρακα από το μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα, j_{CO_2} , εκφράζεται σε $\text{mol CO}_2 \cdot \text{s}^{-1}$ και η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου, X_{CO_2} , σε $\text{mol CO}_2 \cdot \text{L}^{-1}$.

Ο μεταφορέας διοξειδίου του άνθρακα (CO_2 -carrier) δεν είναι δομική ή λειτουργική μονάδα του οργανισμού αλλά η σχηματική απεικόνιση της αλληλεπίδρασης του κυττάρου με τα μόρια διοξειδίου του άνθρακα που κατευθύνονται προς αυτό. Έστω $t_{c,p}$ το χρονικό διάστημα που απαιτείται για την διάχυση 1 mol CO_2 μέσω της κυτταρικής μεμβράνης και του κυτταροπλάσματος στο χώρο όπου πραγματοποιείται ο κύκλος Calvin-Benson και $t_{c,b}$ το χρονικό διάστημα αναμονής του μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα για τη δέσμευση 1 mol CO_2 από το περιβάλλον του κυττάρου. Θεωρώντας ότι τα μόρια διοξειδίου του άνθρακα καταφθάνουν στο μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα ακολουθώντας κατανομή Poisson, η πιθανότητα για τη δέσμευση 1 mol CO_2 από το μεταφορέα είναι ίση με ρ_C αν ο μεταφορέας είναι σε κατάσταση δέσμευσης του διοξειδίου του άνθρακα και μηδέν αν είναι σε κατάσταση μεταφοράς του διοξειδίου του άνθρακα το χώρο που πραγματοποιείται ο κύκλος Calvin-Benson (βλέπε §3.2).

Τα χρονικά διαστήματα $t_{c,p}$ και $t_{c,b}$ είναι τυχαίες μεταβλητές που ακολουθούν εκθετική κατανομή με μέσες τιμές $j_{\text{CO}_2,m}^{-1}$ και $j_{\text{CO}_2,b}^{-1}$ αντίστοιχα. Ο ρυθμός δέσμευσης διοξειδίου του άνθρακα από το μεταφορέα είναι ίσος με $j_{\text{CO}_2,b} = \rho_C \cdot j_{\text{CO}_2}$, δηλαδή:

$$j_{\text{CO}_2,b} = \frac{1}{6 \cdot 10^{-3}} \rho_C \cdot V^{2/3} \cdot \bar{u} \cdot X_{\text{CO}_2} \quad (6a)$$

Ο μεταφορέας διοξειδίου του άνθρακα είναι ένας μηχανισμός που αναφέρεται σε όλο το κύτταρο, επομένως ο ρυθμός επεξεργασίας, $j_{\text{CO}_2,m}$, του διοξειδίου του άνθρακα που δεσμεύει σχετίζεται με το μέγεθος του κυττάρου. Η διάχυση ή η μεταγωγή του διοξειδίου του άνθρακα, που αναπαρίσταται σχηματικά από το μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα, γίνεται μέσω της επιφάνειας του κυττάρου, σχετίζεται με το μέγεθός της και συνεχίζεται μέσα στο κύτταρο. Θεωρούμε ότι ο

ρυθμός επεξεργασίας $\dot{J}_{CO_2,m}$ είναι, χάριν απλότητας, ανάλογος της επιφάνειας του κυττάρου, δηλαδή:

$$\dot{J}_{CO_2,m} = \{\dot{J}_{CO_2,m}\} \cdot V^{2/3} \quad (6b)$$

όπου $\{\dot{J}_{CO_2,m}\}$ είναι ο ειδικός ως προς την επιφάνεια ρυθμός επεξεργασίας και θεωρείται σταθερός γιατί αντιστοιχεί σε συγκεκριμένη ποσότητα ενζύμων που είναι απαραίτητη για να επιτελεστεί η επεξεργασία του δεσμευόμενου διοξειδίου του άνθρακα.

Το χρονικό διάστημα $t_{c,c}$ αυτού του κύκλου είναι ίσο με $t_{c,c} = t_{c,p} + t_{c,b}$. Το αντίστροφο της αναμενόμενης τιμής αυτού του χρονικού διαστήματος, $\dot{J}_{CO_2,p} = 1/\xi t_{c,c}$, είναι ίσο με το μέσο ρυθμό διοχέτευσης CO_2 στο χώρο που πραγματοποιείται ο κύκλος Calvin-Benson. Επομένως:

$$\dot{J}_{CO_2,p} = (\dot{J}_{CO_2,m}^{-1} + \dot{J}_{CO_2,b}^{-1})^{-1}$$

Με αντικατάσταση των (6a) και (6b) στην παραπάνω σχέση προκύπτει ότι:

$$\dot{J}_{CO_2,p} = \{\dot{J}_{CO_2,m}\} \cdot \frac{X_{CO_2}}{X_{CO_2} + X_K} \cdot V^{2/3} \quad (7)$$

όπου $X_K = 6 \cdot 10^{-3} \cdot \{\dot{J}_{CO_2,m}\} \cdot \rho_C^{-1} \cdot \bar{u}^{-1}$ είναι η συγκέντρωση ημικορεσμού, δηλαδή η συγκέντρωση CO_2 για την οποία ο ρυθμός παραγωγής διοξειδίου του άνθρακα από τον μεταφορέα είναι ο μισός του μέγιστου.

Τα μόρια διοξειδίου του άνθρακα που δεν καταφέρνουν να περάσουν διαμέσου της κυτταρικής μεμβράνης παραμένουν στο περιβάλλον του κυττάρου και παριστάνονται σαν απορριπτόμενη από το μεταφορέα ροή διοξειδίου του άνθρακα.

$$\dot{J}_{CO_2,R} = \dot{J}_{CO_2} - \dot{J}_{CO_2,p}$$

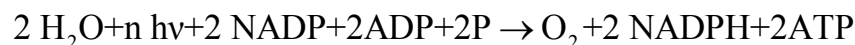
Η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα, X_{CO_2} , στον μεσοκυττάριο χώρο μπορεί να θεωρηθεί σταθερή επειδή: α) η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα είναι μεγάλη σε σχέση με την ποσότητα διοξειδίου του άνθρακα που περνά στο κύτταρο, β) υπάρχει ανατροφοδότηση του περιβάλλοντος του κυττάρου με διοξειδίου του άνθρακα από το εξωτερικό περιβάλλον και γ) το απορριπτόμενο, από το μεταφορέα, διοξειδίου του άνθρακα παραμένει στο περιβάλλον του κυττάρου.

➤ Calvin-Benson cycle SU

Ο κύκλος Calvin-Benson (βλέπε §2.3) περιλαμβάνει τη διαδικασία πρόσληψης του NADPH που παράγεται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και του CO₂ που πέρασε στο εσωτερικό του κυττάρου προς παραγωγή υδατανθράκων. Τα υποστρώματα NADPH και CO₂ είναι συμπληρωματικά, δηλαδή απαιτείται η πρόσληψη και των δύο προκειμένου να λειτουργήσει ο κύκλος Calvin-Benson.

Οι δομικοί και λειτουργικοί ιστοί που επιτελούν αυτή τη διαδικασία χαρακτηρίζονται σαν συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson (Calvin-Benson cycle SU).

Η διαδικασία αυτή απαιτεί την παροχή ενέργειας με τη μορφή ATP και γίνεται παρουσία ενζύμων. Το απαιτούμενο ATP παράγεται στη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων. Η διαδικασία παραγωγής ATP δεν λήφθηκε υπόψη σαν ξεχωριστή διαδικασία στο μοντέλο του παραγωγού, για να μη γίνει πολύ συνθετότερο, αφού είναι μια διαδικασία που παρέχει τα ίδια προϊόντα, εκτός του ATP, με τη διαδικασία που μελετήθηκε, δηλαδή:



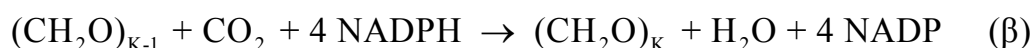
Η διαδικασία παραγωγής του ATP παρακάμφθηκε με συνυπολογισμό της στη διαδικασία που μελετήθηκε όπως θα αναπτυχθεί στην παράγραφο 'διατήρηση του παραγωγού'. Θα μπορούσε πάντως να μελετηθεί χωριστά σε ένα μελλοντικό, περισσότερο λεπτομερειακό μοντέλο, εφόσον κριθεί απαραίτητο.

Η συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson δέχεται παράλληλα τα συμπληρωματικά υποστρώματα 1 μόριο CO₂ και 4 μόρια NADPH (βλέπε §3.2) με ρυθμούς $\dot{J}_{\text{CO}_2, \text{P}}$ (εξ. 7) και \dot{J}_{NADPH} (εξ. 4) αντίστοιχα. Ο κύκλος Calvin-Benson επαναλαμβάνεται x φορές μέχρις ότου παραχθεί το τελικό προϊόν (CH₂O)_x. Κατά την πρώτη ολοκλήρωσή του κύκλου παράγεται το μονομερές CH₂O. Στη συνέχεια ο κύκλος επαναλαμβάνεται χρησιμοποιώντας το προϊόν, (CH₂O)_{K-1}, του προηγούμενου κύκλου παράλληλα με τα συμπληρωματικά υποστρώματα CO₂ και NADPH για να παράξει το δικό του προϊόν (CH₂O)_K, όπου $K \in [1, x]$. Η διαδικασία των επαναλήψεων του κύκλου Calvin-Benson είναι σειριακή. Σε κάθε επόμενη επανάληψή του κύκλου ενσωματώνεται το μονομερές CH₂O στο προϊόν του προηγούμενου κύκλου με αποτέλεσμα να αυξάνεται, κάθε φορά, κατά ένα ο αριθμός

ατόμων άνθρακα του υδατάνθρακα (άνθρακο-ενσωμάτωση) μέχρι να παραχθεί το τελικό προϊόν $(\text{CH}_2\text{O})_x$ που οδηγείται με ρυθμό $J_{(\text{CH}_2\text{O})_x}$ στη προσωρινή αποθήκη E (transient pool) του καταναλωτή. Όπως προαναφέρθηκε, τα υποστρώματα NADPH και CO_2 χαρακτηρίζονται συμπληρωματικά (supplementary) επειδή είναι και τα δύο ταυτόχρονα απαραίτητα στη χημική αντίδραση.

Υποθέτουμε ότι η δέσμευση διοξειδίου του άνθρακα δεν παρεμβαίνει στη δέσμευση του NADPH από τη συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson. Η συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson δε δεσμεύει κάποιο μόριο NADPH είτε όταν έχει ήδη προσλάβει τα απαιτούμενα 4 μόρια NADPH αλλά δεν έχει προσλάβει ακόμη το 1 μόριο CO_2 , είτε όταν βρίσκεται στο στάδιο επεξεργασίας (άνθρακο-ενσωμάτωσης) των μορίων που έχει προσλάβει. Το ίδιο ισχύει για τη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα.

Έστω $t_{N,b}$ το χρονικό διάστημα δέσμευσης των 4 μορίων NADPH, $t_{a,b}$ το χρονικό διάστημα δέσμευσης του 1 μορίου CO_2 και $t_b = \max\{t_{N,b}, t_{a,b}\}$ το απαιτούμενο χρονικό διάστημα για τη δέσμευση των 4 μορίων NADPH και του 1 μορίου CO_2 . Αμέσως μετά την δέσμευση αυτών των μορίων αρχίζει η διαδικασία ανθρακο-ενσωμάτωσης, σύμφωνα με τη χημική αντίδραση:



Για το ενδιάμεσο προϊόν, $(\text{CH}_2\text{O})_{K-1}$, όπου $K \in [1, x]$ δεν νοείται χρονικό διάστημα δέσμευσης αφού είναι το προϊόν του προηγούμενου κύκλου και είναι ήδη δεσμευμένο τη στιγμή που αρχίζει η δέσμευση των μορίων NADPH και CO_2 από τη συνθετική μονάδα για την πραγματοποίηση του νέου κύκλου. Για τον ίδιο λόγο δεν υπάρχει απώλεια αυτού του συστατικού στη διάρκεια της ανθρακο-ενσωμάτωσης (Carbon fixation).

Η συνάρτηση κατανομής του t_b είναι ίση με το γινόμενο των συναρτήσεων κατανομής των $t_{N,b}$ και $t_{a,b}$, οι οποίες είναι ατελείς συναρτήσεις γάμμα, δηλαδή:
 $\Phi_{t_b}(t) = \Phi_{t_{b,N}}(t) \cdot \Phi_{t_{b,a}}(t)$. Η αναμενόμενη τιμή του t_b είναι ίση με:

$$\mathcal{E}t_b = \frac{4}{J_{\text{NADPH}}} + \frac{1}{J_{\text{CO}_2,p}} \cdot \sum_{i=0}^3 \frac{j_{\text{NADPH}}^i}{(j_{\text{NADPH}} + j_{\text{CO}_2,p})^{i+1}} \quad (7a)$$

όπου j_{NADPH} και $j_{\text{CO}_2,p}$ είναι οι ρυθμοί με τους οποίους δέχεται τα δύο συμπληρωματικά υποστρώματα η συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson.

Αν ο ρυθμός με τον οποίο καταφθάνουν τα μόρια του NADPH στη συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson, j_{NADPH} , είναι πολύ μικρότερος από το ρυθμό με τον οποίο καταφθάνουν τα μόρια του διοξειδίου του άνθρακα, $j_{\text{CO}_2,p}$, δηλαδή $j_{\text{NADPH}} \lll j_{\text{CO}_2,p}$,

τότε $\mathcal{E}t_b \simeq \frac{4}{J_{\text{NADPH}}}$. Δηλαδή το NADPH δρα περιοριστικά στην πρόσληψη από τη συνθετική μονάδα του κύκλου Calvin-Benson των απαιτούμενων υποστρωμάτων και κατ' επέκταση δρα περιοριστικά στην όλη λειτουργία της συνθετικής μονάδας. Ενώ

αν $j_{\text{CO}_2,p} \lll j_{\text{NADPH}}$ τότε $\mathcal{E}t_b \simeq \frac{1}{J_{\text{CO}_2,p}}$. Στην περίπτωση αυτή περιοριστικός παράγοντας είναι το διοξειδίου του άνθρακα.

Η μέση διάρκεια ανθρακο-ενσωμάτωσης, $J_{\text{H,m}}^{-1}$ (εκφρασμένη σε $(\text{mol}(\text{CH}_2\text{O})_k)^{-1} \cdot \text{s}$), είναι ίδια για κάθε επανάληψη του κύκλου Calvin-Benson λόγω του ότι η βιοχημική διαδικασία είναι ίδια. Η Calvin-Benson cycle SU είναι, όπως και ο CO_2 -carrier, ένας μηχανισμός που αναφέρεται σε όλο το κύτταρο. Ο ρυθμός επεξεργασίας των υποστρωμάτων (CO_2 και NADPH) που δεσμεύει η Calvin-Benson cycle SU εξαρτάται από την ποσότητα των ενζύμων που είναι διαθέσιμη από το κύτταρο για κάθε επανάληψη του κύκλου Calvin-Benson. Η διαθέσιμη ποσότητα ενζύμων εξαρτάται, για κύτταρα που αναπτύσσονται σε ίδιες συνθήκες, από το μέγεθος του κυττάρου. Επειδή η δράση των ενζύμων είναι μια διαδικασία που σχετίζεται με την επιφάνεια των υποστρωμάτων, τα οποία καταφθάνουν στην Calvin-Benson cycle SU με ρυθμούς ανάλογους με την επιφάνεια του κυττάρου (εξ. 4 και εξ. 7), θεωρούμε ότι ο ρυθμός επεξεργασίας τους, $J_{\text{H,m}}$, από την Calvin-Benson cycle SU είναι ανάλογος με την επιφάνεια του κυττάρου, δηλαδή

$$J_{\text{H,m}} = \{J_{\text{H,m}}\} \cdot V^{2/3} \quad (7b)$$

όπου $\{J_{\text{H,m}}\}$ είναι ο ειδικός ως προς την επιφάνεια μέγιστος ρυθμός παραγωγής μονομερών (CH_2O) του υδατάνθρακα.

Η αναμενόμενη τιμή για το χρονικό διάστημα t_c που απαιτεί μια επανάληψη του κύκλου Calvin-Benson θα είναι ίση με $\mathcal{E}t_c = \dot{J}_{H,m}^{-1} + \mathcal{E}t_b$. Επειδή ο κύκλος Calvin-Benson επαναλαμβάνεται σειριακά και χωρίς διακοπή x φορές μέχρι να παραχθεί ο υδατάνθρακας $(CH_2O)_x$, ο μέσος ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων $\dot{J}_{(CH_2O)_x}$, μετρημένος σε $\text{mol}(CH_2O)_x \cdot s^{-1}$, με αντικατάσταση της εξίσωσης (7a) στην παραπάνω εξίσωση, γίνεται

$$\dot{J}_{(CH_2O)_x} = \frac{1}{x} \left(\dot{J}_{H,m}^{-1} + \frac{4}{\dot{J}_{NADPH}} + \frac{1}{\dot{J}_{CO_2,p}} - \sum_{i=0}^3 \frac{\dot{J}_{NADPH}^i}{(\dot{J}_{NADPH} + \dot{J}_{CO_2,p})^{i+1}} \right)^{-1} \quad \eta$$

$$\dot{J}_{(CH_2O)_x} = \frac{1}{x} \left(\dot{J}_{H,m}^{-1} + \frac{4}{\dot{J}_{NADPH}} + \frac{1}{\dot{J}_{CO_2,p}} \cdot \left(1 + \frac{\dot{J}_{CO_2,p}}{\dot{J}_{NADPH}} \right)^4 \right)^{-1}$$

Με αντικατάσταση των \dot{J}_{NADPH} , $\dot{J}_{CO_2,p}$ και $\dot{J}_{H,m}$ από τις εξισώσεις (4), (7) και (7b), αντίστοιχα, προκύπτει ότι

$$\dot{J}_{(CH_2O)_x} = \frac{\{\dot{J}_{H,m}\}}{x} \left(1 + \lambda_2 \cdot \left(4\lambda_1 \cdot \frac{I+I_K}{I} + \frac{X_{CO_2} + X_K}{X_{CO_2}} \cdot \left(1 + \lambda_1 \cdot \frac{\frac{X_{CO_2}}{X_{CO_2} + X_K}}{\frac{I}{I+I_K}} \right)^4 \right) \right)^{-1} \cdot V^{2/3} \quad (8)$$

$$\text{όπου } \lambda_1 = \frac{\{\dot{J}_{CO_2,m}\}}{\{\dot{J}_{NADPH}^{\max}\}} \quad \text{και} \quad \lambda_2 = \frac{\{\dot{J}_{H,m}\}}{\{\dot{J}_{CO_2,m}\}}.$$

Ο ρυθμός $\frac{\{\dot{J}_{H,m}\}}{x}$ είναι ο ειδικός ως προς την επιφάνεια μέγιστος ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων $(CH_2O)_x$.

Η συντονισμένη λειτουργία φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων (βλέπε §2.3) επιβάλλει να υπάρχει στοιχειομετρική αναλογία μεταξύ των παραπάνω ειδικών ως προς την επιφάνεια **μέγιστων** ρυθμών. Για κάθε μόριο παραγόμενου μονομερούς του υδατάνθρακα, (CH₂O), απαιτείται η ενσωμάτωση 1 μορίου διοξειδίου του άνθρακα. Για κάθε μόριο διοξειδίου του άνθρακα που ενσωματώνεται στον υδατάνθρακα απαιτούνται 4 μόρια NADPH. Επομένως

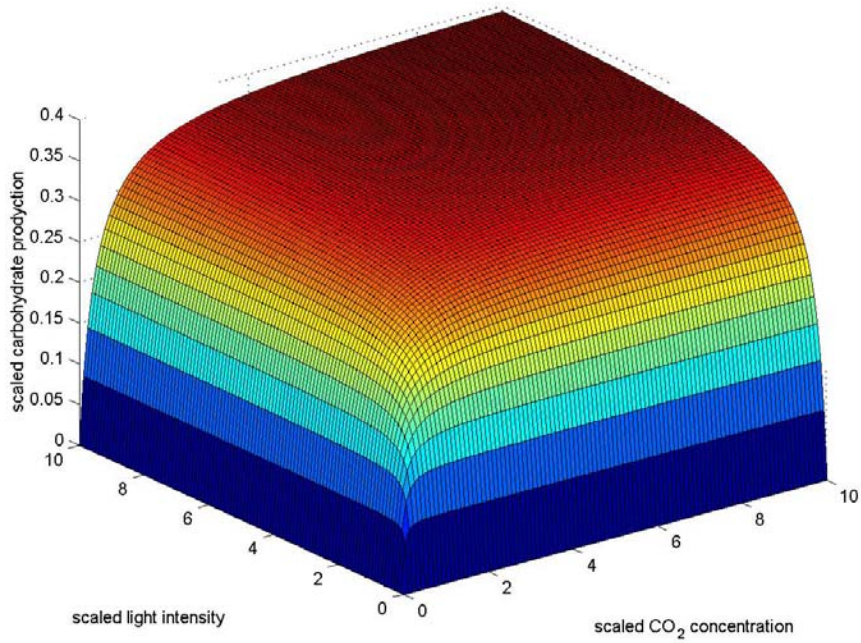
$$\lambda_1 = \frac{\{j_{H,m}\}}{\{j_{CO_2,m}\}} = \frac{1}{1} \quad \text{και} \quad \lambda_2 = \frac{\{j_{CO_2,m}\}}{\{j_{NADPH}^{max}\}} = \frac{1}{4}$$

Για να μειώσουμε τις παραμέτρους, μπορούμε να μετασχηματίσουμε τη σχέση (8) έτσι ώστε να περιέχει μόνο αδιάστατα μεγέθη. Εισάγοντας τα αδιάστατα μεγέθη $I^* = I / I_K$ και $X_{CO_2}^* = X_{CO_2} / X_K$, ο σχετικός, ως προς το μέγιστο, ρυθμός παραγωγής

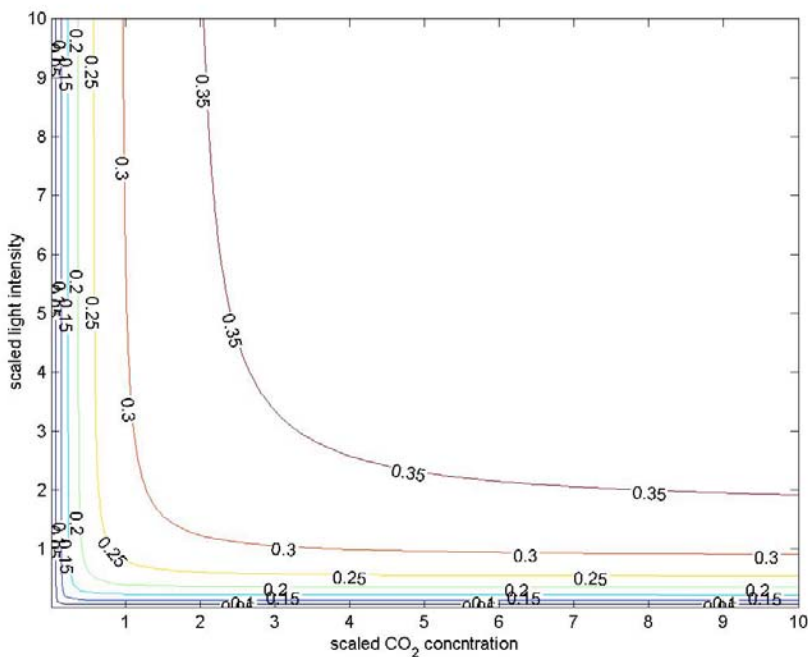
υδατανθράκων $j_{(CH_2O)_x}^* = \frac{j_{(CH_2O)_x}}{\{j_{H,m}\} \cdot V^{2/3} / X}$ δίνεται από τη σχέση

$$j_{(CH_2O)_x}^* = \left[1 + \lambda_2 \cdot \left(4\lambda_1 \frac{I^* + 1}{I^*} + \frac{X_{CO_2}^* + 1}{X_{CO_2}^*} \cdot \left(1 + \lambda_1 \frac{\frac{X_{CO_2}^*}{X_{CO_2}^* + 1}}{\frac{I^*}{I^* + 1}} \right)^{-4} \right) \right]^{-1} \quad (8^*)$$

Όταν οι φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις έχουν συντονισμένη λειτουργία, ο σχετικός ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων, $j_{(CH_2O)_x}^*$, (Εικόνα 4.4α) αυξάνεται πολύ γρήγορα αρχικά και πιο αργά στη συνέχεια τείνοντας στη μέγιστη τιμή, κατά την αύξηση της σχετικής φωτεινής έντασης, I^* , και της σχετικής συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα $X_{CO_2}^*$. Το ίδιο συμπέρασμα προκύπτει και από τις ισο-υψείς καμπύλες της σχετικής παραγωγής υδατανθράκων (Εικόνα 4.4β) που αραιώνουν καθώς τα I^* , $X_{CO_2}^*$ αυξάνονται.



Εικόνα 4.4α. Γραφική παράσταση του σχετικού ρυθμού παραγωγής υδατανθράκων συναρτήσει της σχετικής φωτεινής έντασης και της σχετικής συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα, όταν οι φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις είναι συντονισμένες.

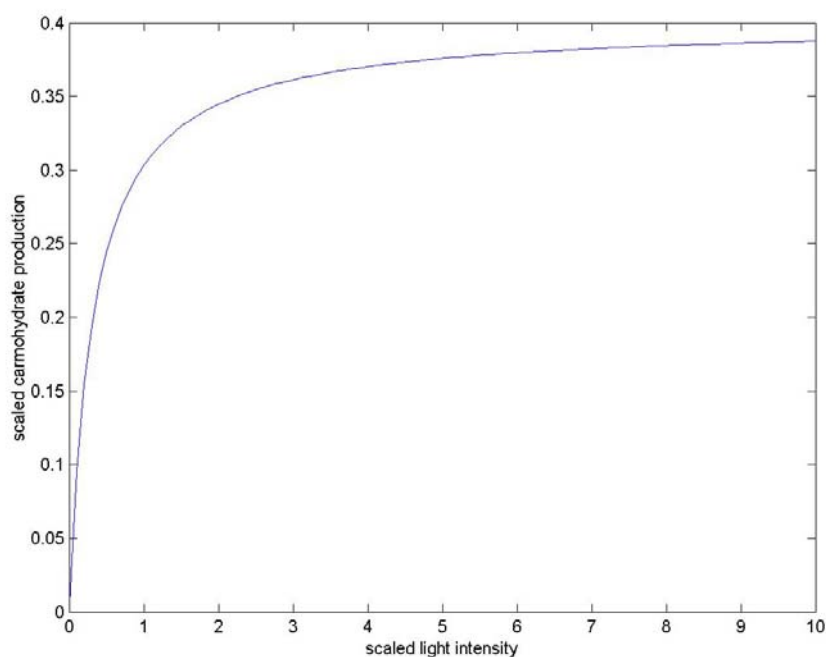


Εικόνα 4.4β. Ισοϋψείς καμπύλες του σχετικού ρυθμού παραγωγής υδατανθράκων συναρτήσει της σχετικής φωτεινής έντασης και της σχετικής συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα, όταν οι φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις είναι συντονισμένες.

Οριακές περιπτώσεις:

ι) Αν η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου είναι πολύ υψηλή $X_{\text{CO}_2} \gg X_K$ ή ισοδύναμα $X_{\text{CO}_2}^* \gg 1$, δηλαδή υπάρχει υπερπροσφορά CO_2 , ο σχετικός ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων είναι υπερβολική συνάρτηση της σχετικής φωτεινής έντασης κάτω από την οποία αναπτύσσεται το κύτταρο (εξ. 8*α). Το φως είναι περιοριστικός παράγοντας στην παραγωγή υδατανθράκων, όταν τα κύτταρα αναπτύσσονται σε περιβάλλον πλούσιο σε διοξείδιο του άνθρακα, λόγω του τρόπου λειτουργίας της συνθετικής μονάδας του κύκλου Calvin-Benson. Το αποτέλεσμα αυτό φαίνεται στην εικόνα 4.5α.

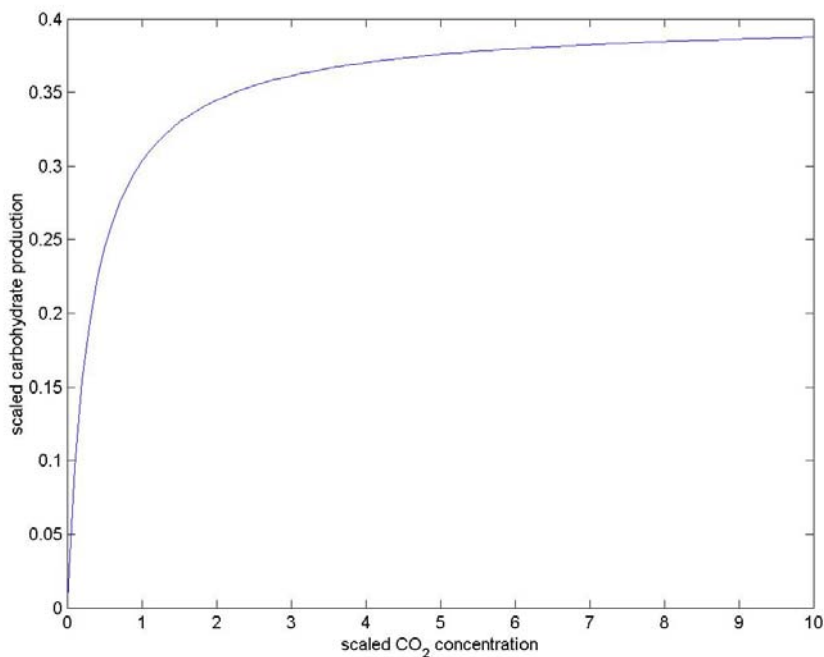
$$j_{(\text{CH}_2\text{O})_x}^* \approx \frac{I^*}{2,5I^* + 0,8} \quad (8^*\alpha)$$



Εικόνα 4.5α. Γραφική παράσταση του σχετικού ρυθμού παραγωγής υδατανθράκων συναρτήσει της σχετικής φωτεινής έντασης για υψηλή συγκέντρωση CO_2 στο περιβάλλον του κυττάρου ($X_{\text{CO}_2}^* = 7$).

ii) Αν η φωτεινή ένταση στην οποία αναπτύσσεται το κύτταρο είναι πολύ υψηλή $I \gg I_k$ ή ισοδύναμα $I^* \gg 1$, δηλαδή υπάρχει υπερπροσφορά φωτονίων, ο σχετικός ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων είναι υπερβολική συνάρτηση της σχετικής συγκέντρωσης CO_2 στο περιβάλλον του κυττάρου (εξ. 8*β). Το διοξείδιο του άνθρακα είναι περιοριστικός παράγοντας στην παραγωγή υδατανθράκων, όταν τα κύτταρα αναπτύσσονται σε περιβάλλον πλούσιο σε φως, λόγω του τρόπου λειτουργίας της συνθετικής μονάδας του κύκλου Calvin-Benson. Το αποτέλεσμα αυτό φαίνεται στην εικόνα 4.5β.

$$j_{(\text{CH}_2\text{O})_x}^* \approx \frac{X_{\text{CO}_2}^*}{2,5X_{\text{CO}_2}^* + 0,8} \quad (8^*\beta)$$



Εικόνα 4.5β. Γραφική παράσταση του σχετικού ρυθμού παραγωγής υδατανθράκων συναρτήσει της σχετικής συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα σε περιβάλλον υψηλής φωτεινής έντασης ($I^* = 7$).

Διατήρηση του παραγωγού \dot{M}_a

Υπόθεση: Ο φωτοσυνθετικός οργανισμός θεωρεί ως πρώτη προτεραιότητα τη διατήρηση και την προσαρμογή του φωτοσυνθετικού του μηχανισμού γιατί είναι αυτός που θα του εξασφαλίσει την επιβίωση και την ανάπτυξή του. Ένα κλάσμα (1-ε) της ροής των υδατανθράκων που παράγονται χρησιμοποιούνται για τη διατήρηση (λειτουργία και την προσαρμογή) του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Τη διατήρηση αυτή την ονομάζουμε ενεργό διατήρηση \dot{M}_a (adaptive or active) γιατί σχετίζεται με την παραγωγή της απαιτούμενης ποσότητας ATP που θα υποστηρίξει ενεργειακά την παραγωγή υδατανθράκων $(CH_2O)_x$ και της απαραίτητης ποσότητας ενζύμων που θα καταλύσει την παραγωγή τους. Η ενεργός διατήρηση αποκρίνεται στις μεταβολές των ενεργειακών πηγών (φως και CO_2) του παραγωγού και υποθέτουμε ότι είναι ανάλογη του ρυθμού παραγωγής υδατανθράκων $\dot{J}_{(CH_2O)_x}$, αφού αυτός καθορίζεται από τη φωτεινή ένταση I και τη συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα X_{CO_2} , δηλαδή:

$$\dot{M}_a = (1-\varepsilon) \cdot \dot{J}_{(CH_2O)_x} \cdot X \quad (9)$$

Το (1-ε) είναι το μοναδιαίο κόστος για την παραγωγή υδατανθράκων και εξαρτάται από τις συνθήκες ανάπτυξης του κυττάρου. Το κόστος αυτό είναι υψηλότερο όταν η ροή διοξειδίου του άνθρακα προς την Calvin-Benson cycle SU είναι πολύ μικρότερη από την αντίστοιχη ροή NADPH (HL συνθήκες) γιατί το κύτταρο συνθέτει επιπλέον ένζυμα (ένζυμα-ανιχνευτές) και ATP προκειμένου να αυξήσει τη ροή διοξειδίου του άνθρακα και κατ' επέκταση το ρυθμό παραγωγής υδατανθράκων.

4.2.2 Καταναλωτής

Η θεωρία DEB αναπτύσσεται πάνω σε δυναμικά συστήματα. Κάθε οργανισμός-άτομο εκλαμβάνεται σαν ένα δυναμικό σύστημα που αλληλεπιδρά με το περιβάλλον του. Η κατάσταση του συστήματος, κάθε χρονική στιγμή, περιγράφεται πλήρως από φυσικά μεγέθη που ονομάζονται μεταβλητές κατάστασης. Για τον υπό μελέτη οργανισμό-σύστημα οι μεταβλητές κατάστασης είναι δύο. Το αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα της μεταφορικής δεξαμενής E εκφρασμένο σε mol άνθρακα (C-mol) και ο μόνιμος βιοόγκος V εκφρασμένος σε μονάδες όγκου.

Η ενέργεια που παράγεται κατά τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης με μορφή $(CH_2O)_x$ αποθηκεύεται προσωρινά στη μεταφορική δεξαμενή E σαν αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα. Το αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα μπορεί να βρίσκεται είτε σε μορφή άμεσα χρησιμοποιούμενων μονομερών, (CH_2O) , είτε σε μορφή πολυμερών (αμυλόκοκκων) που μπορούν να χρησιμοποιηθούν μετά από ενζυμική κατεργασία. Η αναπλήρωση των ενεργειακών αποθεμάτων γίνεται μέσω της ροής υδατανθράκων $\dot{J}_{(CH_2O)_x}$ που της παρέχει ο παραγωγός ενώ η κατανάλωση μέσω των ενεργειακών ροών για τη διατήρηση \dot{M}_C του καταναλωτή και την ανάπτυξη \dot{G} του οργανισμού. Ο μόνιμος βιοόγκος V αυξάνεται, λόγω της ανάπτυξης του κυττάρου, από V_0 έως V_d , όπου V_0 είναι ο βιοόγκος του κάθε θυγατρικού κυττάρου αμέσως μετά την κυτταρική διαίρεση ενώ V_d είναι ο βιοόγκος του μητρικού κυττάρου ακριβώς πριν την κυτταρική διαίρεση. Κάθε κυτταρική διαίρεση θεωρούμε ότι δίνει v -θυγατρικά κύτταρα ($v=2$ έως 8) με βιοόγκο V_0 το καθένα, επομένως $V_d = v \cdot V_0$.

Η περιγραφή της κατάστασης του οργανισμού-ατόμου γίνεται με τη βοήθεια διαφορικών εξισώσεων των μεταβλητών κατάστασης. Οι εξισώσεις αυτές έχουν παραμέτρους που είναι συνήθως χρονικά σταθερές και εξαρτώνται από τον υπό μελέτη οργανισμό-άτομο και τις περιβαλλοντικές συνθήκες στις οποίες αυτός αναπτύσσεται.

A. Αφομοίωση \dot{A} (Assimilation)

Η ενέργεια που αφομοιώνει ο καταναλωτής είναι ίση με την ενέργεια των υδατανθράκων που του παρέχει ο παραγωγός, δηλαδή: $\dot{A} = \varepsilon \cdot x \cdot \dot{J}_{(CH_2O)_x}$ όπου x ο συντελεστής μετατροπής των mol $(CH_2O)_x$ σε mol C.

Η σχέση (8) μπορεί να μετασχηματιστεί ως εξής:

$$\dot{J}_{(\text{CH}_2\text{O})_x} = \frac{\{\dot{J}_{\text{H,m}}\}}{x} \cdot f \cdot V^{2/3}, \text{ όπου}$$

$$f = \left(1 + \lambda_2 \cdot \left(4\lambda_1 \cdot \frac{I+I_K}{I} + \frac{X_{\text{CO}_2} + X_K}{X_{\text{CO}_2}} \cdot \left(1 + \lambda_1 \cdot \frac{\frac{X_{\text{CO}_2}}{X_{\text{CO}_2} + X_K}}{\frac{I}{I+I_K}} \right)^{-4} \right) \right)^{-1}$$

είναι η λειτουργική απόκριση του οργανισμού-ατόμου στην παραγωγή υδατανθράκων που παίρνει τιμές, $0 \leq f \leq f_m$.

Η λειτουργική απόκριση f εξαρτάται μόνο από τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός (I, X_{CO_2}) και παραμένει σταθερή όσο οι συνθήκες αυτές παραμένουν αμετάβλητες.

Η f_m είναι η μέγιστη (οριακή) τιμή της λειτουργικής απόκρισης, δηλαδή η τιμή της f για $I \rightarrow \infty$ και $X_{\text{CO}_2} \rightarrow \infty$, και δίνεται από την εξίσωση

$$f_m = \left(1 + \lambda_2 \cdot \left(4\lambda_1 + (1 + \lambda_1)^{-4} \right) \right)^{-1}$$

Η τιμή της κατά τη συντονισμένη λειτουργία των φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων ($\lambda_1 = 0.25$ και $\lambda_2 = 1$) είναι ίση με $f_m \approx 0,415$

Σύμφωνα με τον παραπάνω μετασχηματισμό, ο ρυθμός με τον οποίο αφομοιώνει ενέργεια ο καταναλωτής θα είναι ίσος με

$$\dot{A} = \varepsilon \cdot \{\dot{J}_{\text{H,m}}\} \cdot f \cdot V^{2/3}$$

Ο συντελεστής $\{\dot{A}_m\} = \varepsilon \cdot \{\dot{J}_{\text{H,m}}\}$ είναι ο μέγιστος ειδικός ρυθμός αφομοίωσης του οργανισμού-ατόμου για συγκεκριμένη λειτουργική απόκριση f , επομένως

$$\dot{A} = \{\dot{A}_m\} \cdot f \cdot V^{2/3} \quad (10)$$

Όπως προκύπτει από την εξίσωση (10) ο ρυθμός αφομοίωσης του καταναλωτή, \dot{A} , εξαρτάται από τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός, $\{\dot{A}_m\}$ και f , και από το μέγεθος του οργανισμού, $V^{2/3}$.

B. Διατήρηση \dot{M} (Maintenance)

Διακρίνουμε τρία επίπεδα διατήρησης του οργανισμού-ατόμου. Το πρώτο αφορά τον οργανισμό-παραγωγό, ενώ τα δύο άλλα αφορούν τον οργανισμό-καταναλωτή.

- i) Η ενεργός διατήρηση \dot{M}_a (adaptive or active) που σχετίζεται με την παραγωγή των ενζύμων και του ATP που απαιτούνται για την παραγωγή υδατανθράκων $(CH_2O)_x$ αναπτύχθηκε στην παράγραφο ‘διατήρηση του παραγωγού’.
- ii) Η βασική διατήρηση \dot{M}_b (basic) σχετίζεται με τη συντήρηση των δομικών ιστών του κυττάρου. Σύμφωνα με τη θεωρία DEB η βασική διατήρηση είναι ανάλογη του μόνιμου βιοόγκου V (Kooijman, 2000), η ίδια θεώρηση γίνεται και στο παρόν μοντέλο, δηλαδή $\dot{M}_b = [b] \cdot V$. Ο συντελεστής $[b]$ είναι το κόστος διατήρησης του βιοόγκου σε mol C ανά μονάδα χρόνου και ανά μονάδα βιοόγκου. Επειδή η σύσταση του βιοόγκου παραμένει σταθερή (strong homeostasis assumption), οι μοναδιαίες ενεργειακές απαιτήσεις διατήρησής του θα παραμένουν αμετάβλητες, άρα το $[b]$ θα παραμένει σταθερό ανεξάρτητα από τις συνθήκες κάτω από τις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός-άτομο και ανεξάρτητα από το μέγεθός του.
- iii) Η διατήρηση αναβάθμισης \dot{M}_u (upgrowth) για την αύξηση του μόνιμου βιοόγκου V . Η αύξηση του βιοόγκου V δηλαδή η ανάπτυξη των δομικών και λειτουργικών ιστών του οργανισμού είναι διαδικασία αναβάθμισης της ενέργειας. Για να παραχθεί ένα αναβαθμισμένο ποσό ενέργειας, σύμφωνα με το δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής, απαιτείται όχι ισόποσο αλλά μεγαλύτερο ποσό διαθέσιμης ενέργειας. Το επιπλέον απαιτούμενο ποσό ενέργειας υποβαθμίζεται σε θερμότητα

προκειμένου να επιτευχθεί η αναβάθμιση του υπόλοιπου ποσού της διαθέσιμης ενέργειας. Ο ρυθμός με τον οποίο υποβαθμίζεται αυτό το ποσό ενέργειας ονομάζεται διατήρηση αναβάθμισης \dot{M}_u και είναι ανάλογη με το ρυθμό μεταβολής του βιοόγκου V , δηλαδή $\dot{M}_u = [u] \cdot \frac{dV}{dt}$. Η $[u]$ είναι το ειδικό κόστος διατήρησης για την αναβάθμιση του βιοόγκου σε mol C ανά μονάδα βιοόγκου. Επειδή η σύσταση του βιοόγκου παραμένει σταθερή, οι μοναδιαίες ενεργειακές απαιτήσεις διατήρησης για την αναβάθμισή του θα παραμένουν αμετάβλητες, άρα $[u] = \text{σταθερό}$ (strong homeostasis assumption).

Το συνολικό κόστος διατήρησης για τον καταναλωτή θα είναι ίσο με

$$\dot{M}_C = [\dot{b}] \cdot V + [u] \cdot \frac{dV}{dt} \quad (11)$$

Γ. Ανάπτυξη \dot{G} (Growth)

Ο δομικός βιοόγκος V του κυττάρου είναι ο όγκος των δομικών ιστών (κυτταρικά οργανίδια) συμπεριλαμβανομένου και του γενετικού του υλικού. Αμέσως μετά την κυτταρική διαίρεση η τιμή του μόνιμου βιοόγκου είναι V_0 . Καθώς το κύτταρο αναπτύσσεται η τιμή του V αυξάνεται μέχρι τη τελική τιμή $v \cdot V_0$, όπου v είναι το πλήθος των κυττάρων που προκύπτουν από μια κυτταρική διαίρεση. Η καταγραφή της ανάπτυξης του κυττάρου γίνεται μέσω της μεταβολής του δομικού του βιοόγκου V , επομένως ο ρυθμός με τον οποίο η ενέργεια καταλήγει στην ανάπτυξη θα είναι ίσος με $\dot{G} = [G] \cdot \frac{dV}{dt}$, όπου $[G]$ είναι ο ειδικός συντελεστής μετασχηματισμού των υδατανθράκων σε μόνιμο βιοόγκο V .

Το συνολικό ποσό ενέργειας που επενδύει ο οργανισμός-άτομο για την ανάπτυξή του προκύπτει από το άθροισμα του ενεργειακού ποσού που καταλήγει στην ανάπτυξη και του ενεργειακού ποσού που υποβαθμίζεται σε θερμότητα προκειμένου να επιτευχθεί η διαδικασία της ανάπτυξης, επομένως

$$\dot{g} = \dot{G} + \dot{M}_u \quad \text{ή} \quad \dot{g} = [G] \frac{dV}{dt} + [u] \frac{dV}{dt} \quad \text{ή} \quad \dot{g} = [g] \frac{dV}{dt}$$

όπου $[g] = [G] + [M_u]$ είναι το ποσό ενέργειας που επενδύεται από τον οργανισμό-άτομο στην ανάπτυξή του για μοναδιαίο ρυθμό μεταβολής του μόνιμου βιοόγκου του.

Δ. Αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα E (Reserve)

Σύμφωνα με τον 1^ο νόμο της θερμοδυναμικής (αρχή διατήρησης της ενέργειας), η ενέργεια που παίρνει ο καταναλωτής είναι ίση με την ενέργεια που αποθηκεύει συν την ενέργεια που καταναλώνει για να επιτελέσει τις λειτουργίες του. Ο καταναλωτής αντλεί ενέργεια από τους υδατάνθρακες που του παρέχει ο παραγωγός με ρυθμό $\dot{A} = \{\dot{A}_m\} \cdot f \cdot V^{2/3}$ και χρησιμοποιεί την αποθηκευμένη ενέργεια της μεταφορικής δεξαμενής με ρυθμό \dot{U} . Η ενέργεια που αντλεί από τη μεταφορική δεξαμενή E με ρυθμό \dot{U} χρησιμοποιείται για τη διατήρηση, με ρυθμό \dot{M}_b , και την ανάπτυξη, με ρυθμό \dot{g} .

Σύμφωνα με την αρχή διατήρησης της μάζας:

α) Ο ρυθμός μεταβολής των αποθεμάτων της μεταφορικής δεξαμενής E θα είναι ίσος με το ρυθμό αναπλήρωσής τους μέσω της αφομοίωσης μείον το ρυθμό χρησιμοποίησής τους για την εξυπηρέτηση των φυσιολογικών λειτουργιών του κυττάρου, δηλαδή:

$$\frac{dE}{dt} = \dot{A} - \dot{U} \quad (12)$$

β) Τα ενεργειακά αποθέματα που αντλούνται από τη μεταφορική δεξαμενή E χρησιμοποιούνται για διατήρηση και ανάπτυξη, επομένως

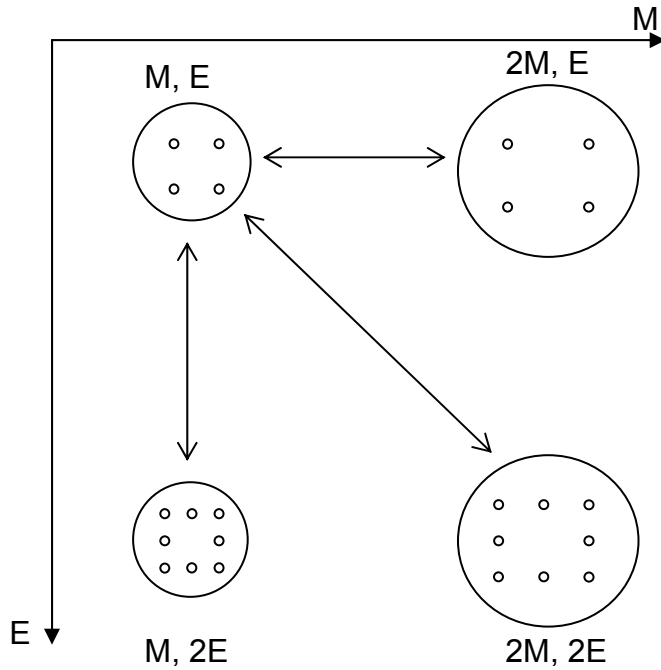
$$\dot{U} = [g] \frac{dV}{dt} + [b] \cdot V \quad (13)$$

Οι δημιουργούμενοι αμυλόκοκκοι από την αφομοίωση των υδατανθράκων αυξάνονται επιφανειακά γιαντό και μοιάζουν περίπου σαν ομόκεντρες σφαίρες. Η αποδόμηση των αμυλόκοκκων για την εξυπηρέτηση των φυσιολογικών λειτουργιών του κυττάρου γίνεται, κυρίως, από την επιφάνεια των αμυλόκοκκων.

Η άντληση ενεργειακών αποθεμάτων από τη μεταφορική δεξαμενή E είναι μια διεργασία στην οποία εμπλέκονται ένζυμα. Τα περισσότερα ένζυμα είναι λειτουργικά μόνο όταν είναι προσδεμένα στην επιφάνεια μιας μεμβράνης (Kooijman, 2000). Τα μόρια των ενζύμων που είναι λειτουργικά έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν υποστρώματα και να εξασφαλίζουν την παραγωγή προϊόντων, ενώ τα μη λειτουργικά μόρια των ενζύμων δεν έχουν αυτή την ικανότητα. Η δραστηριότητα του μορίου ενός ενζύμου εξαρτάται από τη μορφή της εξωτερικής του επιφάνειας και την κατανομή του ηλεκτρικού του φορτίου. Όταν το μόριο του ενζύμου προσδεθεί στη μεμβράνη αλλάζει το σχήμα του ώστε να πάρει τη μορφή που απαιτείται για να καταλύσει την αντίδραση, μεταξύ των υποστρωμάτων, που θα οδηγήσει στην παραγωγή προϊόντων. Η ποσότητα των λειτουργικών μορίων των ενζύμων είναι ανάλογη με την επιφάνεια των εσωτερικών μεμβρανών στις οποίες προσκολλώνται τα ένζυμα.

Σε σταθερές συνθήκες ανάπτυξης θεωρούμε ότι η μάζα, M_C , των μεμβρανών που περιβάλλουν τα ενεργειακά αποθέματα E είναι ανάλογη με τη μάζα, M , της κυτταρικής μεμβράνης (structural homeostasis), αφού όλες οι μεμβράνες στο κύτταρο έχουν παρόμοια σύσταση (λιποπρωτεϊνική) και επομένως χρησιμοποιούν παρόμοιο ενζυμικό μηχανισμό για να αναπτυχθούν.

Με τη βοήθεια του σχήματος που ακολουθεί παριστάνουμε την αύξηση της ποσότητας των ενεργειακών αποθεμάτων, E , του κυττάρου (κατακόρυφος άξονας) και την αύξηση της μάζας της κυτταρικής μεμβράνης, M , (οριζόντιος άξονας). Για απλότητα μπορούμε να θεωρήσουμε ότι τα ενεργειακά αποθέματα και το κύτταρο είναι σφαιρικού σχήματος.



Κάθε μικρή σφαίρα παριστάνει μια μοναδιαία ποσότητα ενεργειακού αποθέματος που έχει σταθερή ακτίνα, τ , και περιεχόμενο, e .

Έστω n_e ο αριθμός των μοναδιαίων ενεργειακών αποθεμάτων που περιέχει κάθε κύτταρο και M_C η μάζα των μεμβρανών τους. Τα ενεργειακά αποθέματα έχουν σταθερή πυκνότητα, $[M_E]$, και η μεμβράνη που τα περιβάλλει σταθερή επιφανειακή πυκνότητα, $\{M_C\}$, λόγω σταθερής σύστασης.

Οι μεγάλες σφαίρες παριστάνουν το κύτταρο. Έστω r η ακτίνα του κυττάρου όταν έχει μάζα κυτταρικής μεμβράνης M και r' όταν έχει $2M$. Η κυτταρική μεμβράνη έχει σταθερή επιφανειακή πυκνότητα, $\{M\}$, λόγω σταθερής σύστασης.

Όταν διπλασιάζεται η μάζα της κυτταρικής μεμβράνης

$$2M = \{M\} \cdot 4\pi \cdot r'^2 = 2 \cdot \{M\} \cdot 4\pi \cdot r^2 \Rightarrow r' = 2^{1/2} r \quad (i)$$

Όταν διπλασιάζεται η ποσότητα του ενεργειακού αποθέματος, διπλασιάζεται και ο αριθμός των μοναδιαίων ενεργειακών αποθεμάτων

$$2E = [M_E] \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau^3 \cdot n'_e = 2 \cdot [M_E] \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau^3 \cdot n_e \Rightarrow n'_e = 2 n_e \quad (ii)$$

Οριζόντια, η μάζα των μεμβρανών των ενεργειακών αποθεμάτων παραμένει σταθερή ενώ η μάζα της κυτταρικής μεμβράνης αυξάνεται. Κατακόρυφα, η μάζα των μεμβρανών των ενεργειακών αποθεμάτων αυξάνεται ενώ η μάζα της κυτταρικής μεμβράνης παραμένει σταθερή.

$$\text{Διαγώνια: } \frac{M'_C}{2M} = \frac{\{M_C\} \cdot 4\pi \cdot \tau^2 \cdot n'_e}{\{M\} \cdot 4\pi \cdot r'^2} \stackrel{(i),(ii)}{=} \frac{\{M_C\} \cdot 4\pi \cdot \tau^2 \cdot 2 \cdot n_e}{\{M\} \cdot 4\pi \cdot 2 \cdot r^2} = \frac{M_C}{M}$$

Μόνο διαγώνια ικανοποιείται η απαίτηση για αναλογική αύξηση της μάζας της κυτταρικής μεμβράνης σε σχέση με τη μάζα των μεμβρανών που περιβάλλει το ενεργειακό απόθεμα E. Στην ίδια κατεύθυνση παραμένει σταθερό και το πηλίκο του ενεργειακού αποθέματος, E, προς τη μάζα της κυτταρικής μεμβράνης. Όμως, η μάζα της κυτταρικής μεμβράνης είναι ανάλογη της επιφάνειας του κυττάρου, άρα στη διαγώνια κατεύθυνση παραμένει σταθερή η ειδική ως προς την επιφάνεια πυκνότητα,

$\{E\} = \frac{E}{V^{2/3}}$, των ενεργειακών αποθεμάτων. Στην παρούσα μελέτη υποθέτουμε ότι σε σταθερές συνθήκες ανάπτυξης παραμένει σταθερή η ειδική ως προς την επιφάνεια πυκνότητα αποθεμάτων, $\{E\}$.

Μπορούμε να αποδείξουμε ότι όταν αυξάνεται το πλήθος n_e των μοναδιαίων ενεργειακών αποθεμάτων ενώ το περιεχόμενο καθενός παραμένει σταθερό, επιτυγχάνεται μεγαλύτερη αύξηση στη συνολική τους επιφάνεια σε σχέση με την αύξηση που επιτυγχάνεται όταν διατηρείται σταθερός ο αριθμός τους και αυξάνεται το μέγεθός τους.

Πράγματι, για δεδομένη ποσότητα E ενεργειακού αποθέματος η συνολική επιφάνεια του, A_E , είναι ίση με

$$A_E = n_e \cdot 4\pi \cdot \tau^2 \quad (\text{iii})$$

όπου
$$E = n_e \cdot \{M_E\} \cdot 4\pi \cdot \tau^3 \quad (\text{iv})$$

Έστω E' η νέα τιμή του E που είναι κ-φορές μεγαλύτερη του E, δηλαδή $E' = \kappa \cdot E$

Αν ο n_e παραμένει σταθερός, τότε

$$E' = \{M_E\} \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau'^3 \cdot n_e = \{M_E\} \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau^3 \cdot n_e \cdot \kappa \Rightarrow \tau' = \kappa^{1/3} \cdot \tau \quad (\text{v})$$

$$A_{E(1)} = n_e \cdot 4\pi \cdot \tau'^2 \stackrel{(iii),(v)}{\Rightarrow} A_{E(1)} = A_E \cdot \kappa^{2/3} \quad (\text{vi})$$

Αν ο n_e αυξάνεται, τότε

$$E' = \{M_E\} \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau^3 \cdot n'_e = \{M_E\} \cdot \frac{4}{3} \pi \cdot \tau^3 \cdot n_e \cdot \kappa \Rightarrow n'_e = \kappa \cdot n_e \quad (\text{vii})$$

$$A_{E(2)} = n'_e \cdot 4\pi \cdot \tau^2 \stackrel{(iii),(vii)}{\Rightarrow} A_{E(2)} = A_E \cdot \kappa \quad (\text{viii})$$

Από τις σχέσεις (vi) και (viii) προκύπτει ότι: $A_{E(2)} > A_{E(1)}$

Είναι προφανές ότι την ίδια αύξηση ακολουθεί και η επιφάνεια των μεμβρανών που περιβάλλουν τα ενεργειακά αποθέματα.

Επεκτείνοντας μπορούμε να υποθέσουμε ότι, ανεξάρτητα από το σχήμα του κυττάρου και των ενεργειακών αποθεμάτων και ανεξάρτητα από το μέγεθος και το πλήθος των μοναδιαίων ενεργειακών αποθεμάτων, το κύτταρο επιδιώκει να διατηρεί σταθερή την ειδική πυκνότητα αποθεμάτων $\{E\}$ όταν αναπτύσσεται σε σταθερές συνθήκες. Αυτό υποστηρίζεται και από την κινητική των ενζύμων, τα περισσότερα των οποίων είναι λειτουργικά μόνο όταν είναι προσδεμένα στην επιφάνεια κάποιας μεμβράνης.

Διατηρώντας την $\{E\}$ σταθερή το κύτταρο επιτυγχάνει τη μέγιστη δυνατή αύξηση των επιφανειών των μεμβρανών, για συγκεκριμένη αύξηση του ενεργειακού αποθέματος E , προκειμένου να καθιστά λειτουργική τη μέγιστη δυνατή ποσότητα ενζύμων.

Όσο μεγαλύτερη είναι η ποσότητα των λειτουργικών ενζύμων τόσο μεγαλύτερη είναι και η ποσότητα των αποθεμάτων της μεταφορικής δεξαμενής E που καταναλώνονται προκειμένου να χρησιμοποιηθούν για τις φυσιολογικές λειτουργίες του κυττάρου.

Επομένως, θεωρούμε ότι η μεταβολή των ενεργειακών αποθεμάτων ακολουθεί κινητικές πρώτης τάξης, ως προς την ειδική πυκνότητα αποθεμάτων, $\{E\}$, δηλαδή

$$\frac{d\{E\}}{dt} = \{\dot{A}\} - k \cdot \{E\} \quad (14)$$

Η σταθερά αναλογίας k είναι ο μοναδιαίος ρυθμός άντλησης των ειδικών, ως προς την επιφάνεια του κυττάρου, αποθεμάτων από τη μεταφορική δεξαμενή E και ο

$\{\dot{A}\} = \frac{\dot{A}}{V^{2/3}}$ είναι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης.

Εξ' ορισμού, $E = \{E\} \cdot V^{2/3}$. Σύμφωνα με τον κανόνα παραγώγισης γινομένου

$$\frac{dE}{dt} = \frac{d\{E\}}{dt} \cdot V^{2/3} + \frac{2}{3} \{E\} \cdot V^{-1/3} \cdot \frac{dV}{dt} \quad (15)$$

Με συνδυασμό των σχέσεων (12), (13), (14) και (15) προκύπτει ότι

$$\frac{dV}{dt} = \frac{(\dot{\kappa}\{E\} \cdot V^{2/3} - [\dot{b}] \cdot V)_+}{[g] + \frac{2}{3}\{E\} \cdot V^{-1/3}} \quad (16)^1$$

Με αντικατάσταση της σχέσης (10) στη σχέση (14) προκύπτει ότι

$$\frac{d\{E\}}{dt} = \{\dot{A}_m\} \cdot f - \dot{\kappa} \cdot \{E\} \quad (17)$$

Για να αναπτύσσεται το κύτταρο πρέπει

$$\frac{dV}{dt} > 0 \stackrel{(16)}{\Rightarrow} \{E\} > \frac{[\dot{b}]}{\dot{\kappa}} \cdot V^{1/3}$$

Η σχέση αυτή δείχνει ότι το κύτταρο αναπτύσσεται μόνο όταν η ενέργεια που αντλείται από τα αποθέματα E είναι ικανή να καλύψει τη βασική διατήρηση του κυττάρου.

Καθώς ο οργανισμός-άτομο αναπτύσσεται, σε σταθερές συνθήκες, αποκαθίσταται κατάσταση δυναμικής ισορροπίας στα ενεργειακά του αποθέματα. Η ειδική πυκνότητα των ενεργειακών του αποθεμάτων στην κατάσταση ισορροπίας, $\{E\}^*$, υπολογίζεται από την σχέση (17) αν θέσουμε $\frac{d\{E\}}{dt} = 0$, οπότε προκύπτει

$$\{E\}^* = \frac{\{\dot{A}_m\} \cdot f}{\dot{\kappa}} \quad (18)$$

Όταν η λειτουργική απόκριση είναι μέγιστη, δηλαδή $f = f_m$, η μέγιστη ειδική πυκνότητα αποθεμάτων σε κατάσταση ισορροπίας, $\{E_m\}$ θα είναι ίση με

$$\{E_m\} = \frac{\{\dot{A}_m\} \cdot f_m}{\dot{\kappa}} \quad (19)$$

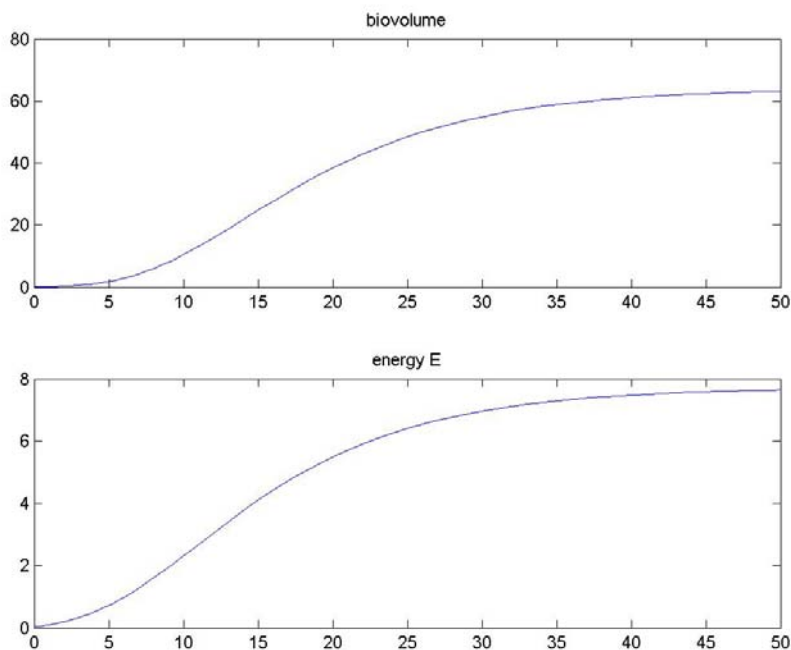
Με τη χρησιμοποίηση της σχέσης (19), οι εξισώσεις (17) και (16) διαμορφώνονται ως εξής

¹ Η παράσταση $(x)_+$ ορίζεται ως: $(x)_+ = x$ για $x > 0$ και $(x)_+ = 0$ για $x \leq 0$.

$$\frac{d\{E\}}{dt} = \{\dot{A}_m\} \cdot \left(f - f_m \cdot \frac{\{E\}}{\{E_m\}} \right) \quad (20)$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\{\dot{A}_m\} \cdot f_m \cdot \{E\} \cdot V^{2/3} - [\dot{b}] \cdot V}{[g] + \frac{2}{3} \{E\} \cdot V^{-1/3}} \quad (21)$$

Οι εξισώσεις (20) και (21) είναι οι βασικές εξισώσεις του μοντέλου του καταναλωτή και περιγράφουν τη διαχείριση των ενεργειακών αποθεμάτων και την ανάπτυξη του οργανισμού ατόμου ανεξάρτητα από το αν οι συνθήκες ανάπτυξης, φωτεινή ένταση και συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα, παραμένουν σταθερές ή μεταβάλλονται. Η μεταβολή στο χρόνο του βιοόγκου V και των ενεργειακών αποθεμάτων E παρουσιάζονται στην εικόνα 4.6.



Εικόνα 4.6. Οι προβλέψεις του μοντέλου για τη χρονική μεταβολή του βιοόγκου V (πάνω) και των ενεργειακών αποθεμάτων E (κάτω).

Ο ρυθμός ανάπτυξης (ρυθμός αύξησης του βιοόγκου V) είναι μικρός αμέσως μετά την κυτταρική διαίρεση, στη συνέχεια πολύ μεγάλος μέχρι το κύτταρο να προσεγγίσει το βιοόγκο στον οποίο συμβαίνει η κυτταρική διαίρεση και τελικά μειώνεται καθώς πλησιάζει η κυτταρική διαίρεση.

Όταν το νεογέννητο κύτταρο διαθέτει μικρά ενεργειακά αποθέματα E , ο ρυθμός αύξησής τους είναι μικρός κατά τα πρώτα και τελευταία στάδια ανάπτυξης του κυττάρου και πολύ μεγάλος κατά το ενδιάμεσο στάδιο.

Η ικανότητα και η προσπάθεια του οργανισμού να διατηρεί την ομοιόστασή του εξαρτάται από το στάδιο ανάπτυξης που βρίσκεται και θεωρούμε ότι εκφράζεται με το ενεργειακό απόθεμα ανά μονάδα επιφάνειας του κυττάρου που μπορεί να διατηρεί. Σε σταθερές συνθήκες ανάπτυξης, δηλαδή σε συγκεκριμένη φωτεινή ένταση I και συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα X_{CO_2} , έρχεται πολύ γρήγορα σε κατάσταση ισορροπίας των ειδικών αποθεμάτων του $\{E\}$, δηλαδή σε $\frac{d\{E\}}{dt} = 0$.

Η διαχείριση των αποθεμάτων θεωρούμε ότι είναι μια διαδικασία που σχετίζεται με την επιφάνεια της μεταφορικής δεξαμενής E επειδή τα ένζυμα δρουν στην επιφάνεια της μεταφορικής δεξαμενής E , το κύτταρο τείνει από πολύ νωρίς να διατηρεί την ειδική ως προς την εκάστοτε επιφάνεια του πυκνότητα των αποθεμάτων $\{E\}$ σταθερή. Αυτή είναι μια δυναμική κατάσταση ισορροπίας στην οποία έχει το μέγιστο δυνατό όφελος αφού καταφέρνει να εκμεταλλεύεται με το βέλτιστο τρόπο τα αποθέματά του προκειμένου να αναπτυχθεί. Επομένως μπορούμε να χρησιμοποιήσουμε την ειδική πυκνότητα αποθεμάτων για τη μελέτη της διαχείρισής τους.

Αν το κύτταρο βρεθεί σε καταστάσεις πλήρους διακοπής της τροφής ($I=0$ ή $X_{CO_2}=0$) $\{\dot{A}\}=0$, οπότε η λύση της (20) δίνει εκθετική μείωση της ειδικής πυκνότητας αποθεμάτων $\{E\}$. Το κύτταρο αναπτύσσεται μέχρις ότου η $\{E\}$ πέσει στην τιμή που μόλις καλύπτει τη διατήρηση, ενώ στη συνέχεια πεθαίνει όταν εξαντληθούν τα αποθέματά του.

5. ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΟΥ ΜΟΝΤΕΛΟΥ

Το μοντέλο που αναπτύχθηκε στην προηγούμενη ενότητα αφορά ένα άτομο φυτοπλαγκτονικού οργανισμού που αναπτύσσεται σε σταθερές συνθήκες καθώς και τις αποκρίσεις του φωτοσυνθετικού του μηχανισμού στις μεταβολές της φωτεινής έντασης I και της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου.

Τα πειραματικά δεδομένα που λαμβάνονται κατά τη διεξαγωγή οποιουδήποτε πειράματος με καλλιέργειες φυτοπλαγκτονικών οργανισμών αφορούν ένα ολόκληρο πληθυσμό και όχι ένα άτομο. Κάτω από αυτό το πρίσμα, για να μπορέσουμε να εκμεταλλευτούμε τα πειραματικά δεδομένα για έλεγχο απαιτείται η ανάπτυξη ενός πληθυσμιακού μοντέλου που θα βασίζεται στο παρόν ατομικό μοντέλο. Επειδή η ανάπτυξη του πληθυσμιακού μοντέλου ξεπερνά τα όρια της παρούσας εργασίας θεωρήθηκε σκόπιμο να γίνει ένας προσεγγιστικός έλεγχος του μοντέλου θεωρώντας ότι όλα τα άτομα του πληθυσμού είναι όμοια μεταξύ τους. Αν ο προσεγγιστικός αυτός έλεγχος δείξει ότι οι προβλέψεις του μοντέλου προσαρμόζονται καλά στα πειραματικά δεδομένα δεν αποτελεί απόδειξη ότι το ατομικό μοντέλο είναι καλό, σίγουρα όμως αποτελεί μια ισχυρή ένδειξη ότι δεν είναι λάθος.

Το πείραμα που σχεδιάστηκε για τον προσεγγιστικό έλεγχο του μοντέλου αφορά στη μέτρηση της ποσότητας του οξυγόνου που παράγεται κατά τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης σε δείγματα δύο καλλιεργειών του μονοκύτταρου χλωροφύκου *Scenedesmus obliquus*.

ΜΕΤΡΗΣΗ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΥ ΟΞΥΓΟΝΟΥ

Για την οξυγονομέτρηση, αναπτύχθηκαν δύο αυτότροφες καλλιέργειες μικροφυκών η μία σε συνθήκες υψηλής φωτεινής έντασης (HL), $140 \mu\text{mol hv} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, και η άλλη σε συνθήκες χαμηλής φωτεινής έντασης (LL), $40 \mu\text{mol hv} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Και οι δύο καλλιέργειες είχαν μοναδική πηγή άνθρακα το CO_2 που διοχετεύονταν συνεχώς σε αυτές μέσω μηχανικής αντλίας ενώ τα υπόλοιπα απαραίτητα ανόργανα θρεπτικά είχαν διαλυθεί από την έναρξη του πειράματος μέσα στις καλλιέργειες. Σε όλη τη διάρκεια του πειράματος οι καλλιέργειες διατηρούνταν σε σταθερή θερμοκρασία 30°C .

Το όργανο μετρά ένταση ηλεκτρικού ρεύματος (σε units) που αντιστοιχεί σε συγκέντρωση O_2 (σε $nmol O_2$) σε ένα υδατικό διάλυμα. Σε αυτό το διάλυμα οδηγείται το O_2 που παράγεται φωτοσυνθετικά από το δείγμα και από αυτό το διάλυμα τροφοδοτείται με O_2 το δείγμα όταν δεν φωτοσυνθέτει. Η αντιστοίχιση έντασης ηλεκτρικού ρεύματος και συγκέντρωσης O_2 βασίζεται στη σχέση:

$$1870 \text{ units αντιστοιχούν σε } 230 \text{ nmol } O_2 \text{ (σε } \theta=30^\circ \text{ C)}$$

Για την οξυγονομέτρηση χρησιμοποιήσαμε 10 μ L PCV (όγκος πακεταρισμένων κυττάρων) τόσο για τις μετρήσεις του δείγματος που ήταν φωτοεγγλιματισμένο σε HL όσο και σε LL. Πήραμε 5mL από την HL καλλιέργεια με περιεκτικότητα 2 μ L PCV/mL καλλιέργειας και 12,5mL από την LL με περιεκτικότητα 0,8 μ L PCV/mL.

Πρώτα πήραμε μετρήσεις για το δείγμα που ήταν φωτοεγκλιματισμένο σε HL και στη συνέχεια στο LL.

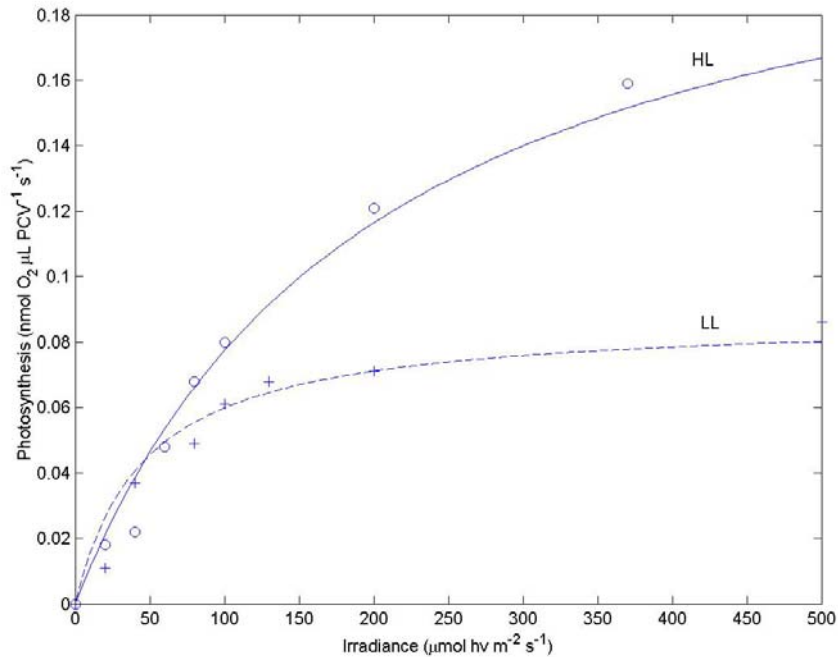
Σε κάθε φωτεινή ένταση I πήραμε δύο σειρές μετρήσεων, μια για $I=0$ (σκοτάδι) προκειμένου να μετρήσουμε την κατανάλωση O_2 από το δείγμα και μια για $I=I_i$, όπου I_i η εκάστοτε φωτεινή ένταση, προκειμένου να μετρήσουμε τη μεικτή παραγωγή O_2 . Κάθε σειρά μετρήσεων διαρκούσε 2 min και οι μετρήσεις παίρνονταν ανά 10sec.

Για να υπολογίσουμε την καθαρή παραγωγή O_2 (φωτοσυνθετικό οξυγόνο) προσθέτουμε την κατανάλωση στη μεικτή παραγωγή O_2 .

Ο υπολογισμός της κατανάλωσης O_2 γίνεται ως εξής: Από την κλίση της γραφικής παράστασης συγκέντρωσης- χρόνου υπολογίζουμε το ρυθμό μεταβολής της συγκέντρωσης O_2 , δηλαδή το ρυθμό κατανάλωσης O_2 , για κάθε σειρά μετρήσεων. Ο μέσος όρος αυτών των ρυθμών μεταβολής είναι ο μέσος ρυθμός κατανάλωσης.

Η μεικτή παραγωγή υπολογίζεται από τις κλίσεις των γραφικών παραστάσεων των συγκεντρώσεων του O_2 συναρτήσει του χρόνου, σε κάθε φωτεινή ένταση και για κάθε δείγμα χωριστά.

Στην εικόνα 5.1 παρουσιάζονται τα πειραματικά δεδομένα για το ρυθμό παραγωγής οξυγόνου συναρτήσει της φωτεινής έντασης (P-I καμπύλη) τόσο για την καλλιέργεια που αναπτύχθηκε σε συνθήκες υψηλής φωτεινής έντασης (HL), κύκλοι, όσο και χαμηλής (LL), σταυροί, καθώς και οι αντίστοιχες προβλέψεις του μοντέλου.



Εικόνα 5.1 Γραφική παράσταση του ρυθμού παραγωγής φωτοσυνθετικού οξυγόνου κατά τη φωτοπροσαρμογή κυττάρων που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε HL και LL. Πειραματικές τιμές (ο για HL και + για LL) και προβλέψεις του μοντέλου (συνεχόμενη γραμμή για HL και διακεκομμένη για LL).

Τα πειραματικά δεδομένα που αφορούν κάθε καλλιέργεια ανάχθηκαν σε ένα κύτταρο της καλλιέργειας για να γίνει εφικτή η σύγκριση με τις προβλέψεις του μοντέλου.

Παρά το ότι ο έλεγχος είναι προσεγγιστικός, υπάρχει πολύ καλή προσαρμογή των πειραματικών δεδομένων με τις προβλέψεις του μοντέλου. Αξίζει ιδιαίτερης προσοχής το γεγονός ότι οι δύο καμπύλες, για HL και LL, τέμνονται τόσο όσον αφορά στις πειραματικές τιμές όσο και στις προβλέψεις του μοντέλου. Αυτό το πειραματικό γεγονός έχει παρατηρηθεί και από άλλους (Kotzabasis and Dornemann, 1998) και οφείλεται στο ότι η κλίση της P-I καμπύλης σε μηδενική φωτεινή ένταση I είναι μεγαλύτερη για το κύτταρο που είναι φωτοεγκλιματισμένο σε LL σε σχέση με το HL και ο κορεσμένος ρυθμός παραγωγής οξυγόνου είναι μικρότερος για το κύτταρο που είναι φωτοεγκλιματισμένο σε LL σε σχέση με το HL. Για τους ίδιους λόγους ο κορεσμός επέρχεται γρηγορότερα για το LL-κύτταρο σε σχέση με το HL.

6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Κύτταρο μεγέθους V που είναι εγκλιματισμένο (long-term acclimated) σε χαμηλή φωτεινή ένταση (LL) έχει μικρότερο αριθμό ενεργών PSUs, s , σε σχέση με κύτταρο ίδιου μεγέθους που είναι εγκλιματισμένο σε υψηλή φωτεινή ένταση (HL), γιατί σε LL συνθήκες περισσότερες της μιας PSU χρησιμοποιούν την ίδια αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων.

Η πιθανότητα δέσμευσης ανά προσπίπτων φωτόνιο στην PSU, ρ_L , είναι μεγαλύτερη για LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο παρά για HL γιατί το LL έχει μεγαλύτερα σε μέγεθος σύμπλοκα συλλογής φωτός σε σχέση με το HL.

Κατά την ανάπτυξη του κυττάρου η ειδική πυκνότητα των ενεργών PSUs, $\{s\}$, θεωρείται σταθερή γιατί το μέγεθος των χλωροπλαστών αυξάνεται ανάλογα με τη επιφάνεια του κυττάρου.

Κατά τη φωτοπροσαρμογή (short-term adaptation) από LL σε HL το κύτταρο κάνει χωρική μόνο αναδιάταξη των φωτοσυνθετικών χρωστικών γι' αυτό μειώνεται η πιθανότητα δέσμευσης ρ_L ενώ δε μεταβάλλεται ο αριθμός των PSUs. Περαιτέρω αύξηση της φωτεινής έντασης ενεργοποιεί τη φωτοαναστολή που καταγράφεται με τη μείωση της ρ_L . Στο παρόν μοντέλο η πιθανότητα ρ_L θεωρήθηκε σταθερή στη διάρκεια της φωτοπροσαρμογής, για κάθε κατάσταση φωτοεγκλιματισμού, γιατί η φωτοαναστολή χρήζει ιδιαίτερης μελέτης και θα αποτελέσει αντικείμενο επόμενης μελέτης.

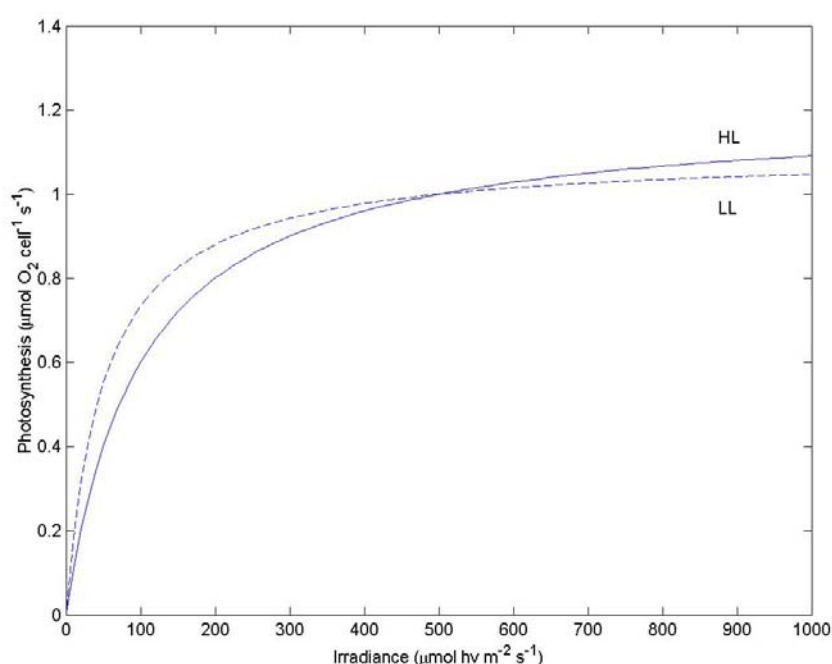
Η ποσοτικοποίηση δεν έγινε με βάση την ποσότητα των φωτοσυνθετικών χρωστικών που περιέχει το κύτταρο γιατί εκτός από την ποσότητα των χρωστικών, που είναι περίπου ίδια σε LL και HL, πολύ σημαντικό ρόλο παίζει η λειτουργική τους διάταξη στις PSUs του κυττάρου. Εξ' άλλου κατά τη φωτοπροσαρμογή το κύτταρο δεν προλαβαίνει να συνθέσει επιπλέον ποσότητες χρωστικών παρά μόνο να τις αναδιατάξει χωριταξικά.

Το μοντέλο προβλέπει ότι, οι ρυθμοί παραγωγής οξυγόνου και NADPH (εξ. 3 και εξ.4) είναι υπερβολικές συναρτήσεις της φωτεινής έντασης I και εξαρτώνται από την κατάσταση φωτοεγκλιματισμού του κυττάρου, η κλίση της καμπύλης P-I για αρκετά μικρή φωτεινή ένταση ($I \rightarrow 0$) μεγαλύτερη για το LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο παρά για το HL, ο ασυμπτωτικός μέγιστος ρυθμός παραγωγής οξυγόνου

είναι μεγαλύτερος για τα HL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο παρά για το LL γι' αυτό ο κορεσμός επέρχεται πιο γρήγορα για το LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο.

Οι προβλέψεις του μοντέλου για τη φωτοπροσαρμογή των κυττάρων συμφωνούν με πειραματικά δεδομένα από τη βιβλιογραφία (Bjorkman, 1972; Boardman et al., 1974; Fleischhacker et al., 1978; Senger et al., 1987; Kotzabasis and Doernemann, 1998; Kotzabasis et al., 1999). Επίσης συμφωνούν με δεδομένα που πάρθηκαν από σχετικά πειράματα στη διάρκεια της παρούσας εργασίας.

Το μοντέλο δεν είναι είδο-εξειδικευμένο και μπορεί να δώσει προβλέψεις σε ευρύ φάσμα φυτοπλαγκτονικών οργανισμών. Π.χ., αν ένας φυτοπλαγκτονικός οργανισμός παρουσιάζει μικρή διαφορά στον αριθμό των ενεργών PSUs, αλλά σημαντική διαφορά στην πιθανότητα δέσμευσης ανά προσπίπτων στην PSU φωτόνιο για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε LL και HL συνθήκες αντίστοιχα, το μοντέλο προβλέπει ότι το LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο θα φτάνει πιο γρήγορα σε κορεσμό ενώ δεν θα υπάρχει μεγάλη διαφορά στον ασυμπτωτικό μέγιστο ειδικό ρυθμό παραγωγής οξυγόνου για το LL και για το HL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο (Εικόνα 6.1). Απεναντίας, αν τα φωτοεγκλιματισμένα σε LL και HL κύτταρα παρουσιάζουν σημαντική διαφορά στον αριθμό των ενεργών PSUs αλλά μικρή διαφορά στην πιθανότητα δέσμευσης θα φτάνουν σε κορεσμό σχεδόν ταυτόχρονα αλλά το HL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο θα έχει σημαντικά υψηλότερο ασυμπτωτικό μέγιστο ειδικό ρυθμό παραγωγής οξυγόνου (Εικόνα 6.2).



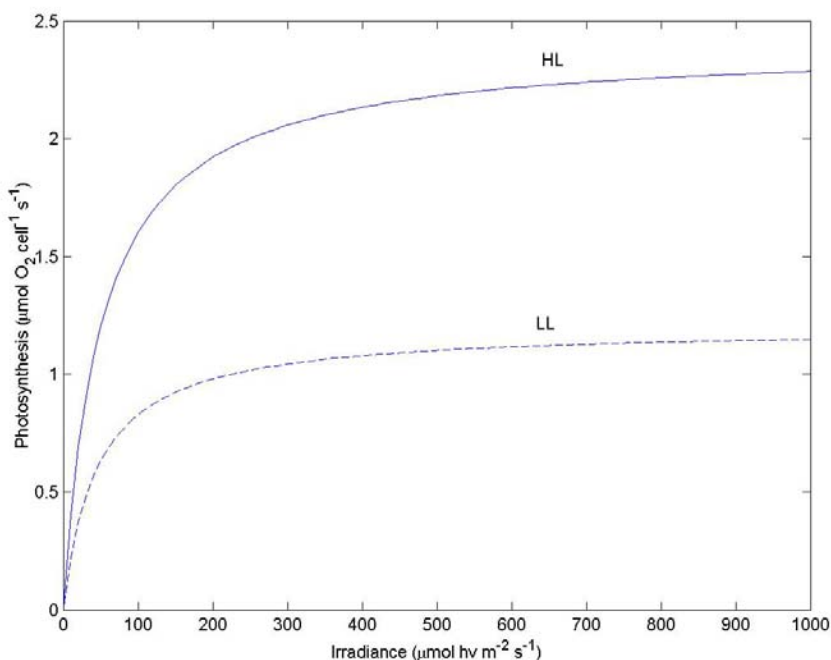
Εικόνα 6.1 *P-I* curve σύμφωνα με την εξ. 3 για κύτταρα ίδιου μεγέθους φωτοεγκλιματισμένα σε υψηλή (HL) και χαμηλή (LL) φωτεινή ένταση.

$$\{j_{O_2}^{\max}\}_{LL} = 1.1 \mu\text{mol } O_2 \text{ cell}^{-1} \text{ s}^{-1}$$

$$\{j_{O_2}^{\max}\}_{HL} = 1.2 \mu\text{mol } O_2 \text{ cell}^{-1} \text{ s}^{-1}$$

$$I_{K(LL)} = 50 \mu\text{mol } hv \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$I_{K(HL)} = 100 \mu\text{mol } hv \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$



Εικόνα 6.2 *P-I curve* σύμφωνα με την εξ. 3 για κύτταρα ίδιου μεγέθους φωτοεγκλιματισμένα σε υψηλή (HL) και χαμηλή (LL) φωτεινή ένταση.

$$\{j_{O_2}^{max}\}_{LL} = 1.2 \mu\text{mol } O_2 \text{ cell}^{-1} \text{ s}^{-1}$$

$$\{j_{O_2}^{max}\}_{HL} = 2.4 \mu\text{mol } O_2 \text{ cell}^{-1} \text{ s}^{-1}$$

$$I_{K(LL)} = 45 \mu\text{mol } hv \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

$$I_{K(HL)} = 50 \mu\text{mol } hv \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

Οι φωτεινές και σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης αλληλεξαρτώνται και αλληλοεπηρεάζονται. Το παρόν μοντέλο ‘πιάνει’ αυτό το φαινόμενο. Οι ρυθμοί παραγωγής οξυγόνου και NADPH είναι παρόμοιοι (εξ. 3 και εξ.4), ο πειραματικός έλεγχος όμως γίνεται με μέτρηση του ρυθμού παραγωγής οξυγόνου γι’ αυτό επιλέχτηκε η δική του απεικόνιση. Όταν το κύτταρο αναπτύσσεται σε περιβάλλον χαμηλής φωτεινής έντασης (LL) ο ρυθμός παραγωγής NADPH είναι μικρός (εξ. 4), τότε η αναμενόμενη τιμή της περιόδου δέσμευσης της Calvin-Benson cycle SU καθορίζεται μόνο από αυτό το ρυθμό (βλέπε §4.2.1) και για συντονισμένη λειτουργία φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων ο ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων είναι υπερβολική συνάρτηση της φωτεινής έντασης:

$$j_{(CH_2O)_x} \approx \frac{\{j_{H,m}\}}{x} \cdot V^{2/3} \cdot \frac{I}{2I+I_K}$$

Για να εξασφαλίσει σχετικά υψηλό ρυθμό παραγωγής υδατανθράκων (‘τροφή του καταναλωτή’) πρέπει να έχει μικρή ένταση ημικορεσμού. Αυτό μπορεί να το πετύχει (βλέπε §4.2.1) αν έχει μικρό πλήθος ενεργών PSUs και μεγάλη πιθανότητα δέσμευσης ρ_L . Για το λόγο αυτό το LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο ‘επιλέγει’ να έχει μικρό πλήθος ενεργών PSUs και μεγάλα σύμπλοκα συλλογής φωτός. Με την

επιλογή αυτή καταφέρνει να συγκρατήσει και το ρυθμό παραγωγής NADPH σε ανεκτά επίπεδα (λόγω του μικρού I_K , εξ.4). Από την άλλη, όταν το κύτταρο αναπτύσσεται σε περιβάλλον υψηλής φωτεινής έντασης (HL) ο ρυθμός παραγωγής NADPH είναι μεγάλος (εξ. 4), τότε η αναμενόμενη τιμή της περιόδου δέσμευσης της Calvin-Benson cycle SU καθορίζεται μόνο από τη ροή διοξειδίου του άνθρακα που είναι πολύ μικρότερη από τη ροή του NADPH (βλέπε §4.2.1) και για συντονισμένη λειτουργία φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων ο ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων είναι υπερβολική συνάρτηση της συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου.

$$j_{(CH_2O)_x} \approx \frac{\{j_{H,m}\}}{x} \cdot V^{2/3} \cdot \frac{X_{CO_2}}{2X_{CO_2} + X_K}$$

Για να συντηρήσει υψηλό ρυθμό παραγωγής υδατανθράκων (‘τροφή του καταναλωτή’) πρέπει να έχει μικρή συγκέντρωση ημικορεσμού. Αυτό μπορεί να το πετύχει (βλέπε §4.2.1) αυξάνοντας την πιθανότητα δέσμευσης μορίων διοξειδίου του άνθρακα, ρ_C . Για να επιτύχει την αύξηση της ρ_C συνθέτει και χρησιμοποιεί επιπλέον ένζυμα, υπεύθυνα για τη συγκέντρωση μορίων διοξειδίου του άνθρακα. Αυτό του αυξάνει το κόστος διατήρησης παραγωγού (βλέπε §4.2.1) λόγω αυξημένης τιμής του (1-ε) και τείνει να του μειώσει την ποσότητα υδατανθράκων που είναι διαθέσιμη στον καταναλωτή. Για να διατηρήσει το ρυθμό παραγωγής NADPH σε υψηλά επίπεδα (εξ. 4) και κατ’ επέκταση να συγκρατήσει το ρυθμό παραγωγής υδατανθράκων πρέπει να έχει μεγάλο πλήθος ενεργών PSUs και μικρή πιθανότητα δέσμευσης ρ_L . Για το λόγο αυτό το HL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο ‘επιλέγει’ να έχει μεγάλο πλήθος ενεργών PSUs και μικρά σύμπλοκα συλλογής φωτός.

Παλαιότερες μελέτες (Zonneveld, 1997, 1998c) δεν ‘πιάνουν’ αυτό το φαινόμενο γιατί θεωρούν ότι το πλήθος των PSUs είναι μεγαλύτερο για το LL φωτοεγκλιματισμένο κύτταρο παρά για το HL. Επίσης, δεν εξετάζουν την επίδραση του διοξειδίου του άνθρακα (Zonneveld et al., 1997), παρότι δέχονται ότι υπάρχει, και θεωρούν την αφομοίωση του καταναλωτή ανάλογη του βιοόγκου V και υπερβολική συνάρτηση της φωτεινής έντασης I , συνδέοντάς την άμεσα με το ρυθμό παραγωγής οξυγόνου (‘φωτοσυνθετικό’ ρυθμό) και παρακάμπτοντας, ουσιαστικά, το ρόλο των σκοτεινών αντιδράσεων χάριν της απλότητας. Κάτι τέτοιο δεν μπορεί να γίνει γιατί παρόλο που υπάρχει διαπλοκή μεταξύ φωτεινών και σκοτεινών

αντιδράσεων οι φυσικοχημικοί μηχανισμοί των φωτεινών αντιδράσεων δεν είναι ίδιοι με αυτούς των σκοτεινών.

Ακόμη πιο παλαιές μελέτες θεωρούν ότι ο φωτοσυνθετικός ρυθμός είναι εκθετική συνάρτηση (Sakshaug et al., 1989; Arrigo and Sullivan, 1994) της φωτεινής έντασης ($1 - \exp(-\alpha I)$), όπου α είναι θετική σταθερά και ονομάζεται φωτοσυνθετική απόδοση) ή ανάλογος (αύξουσα γραμμική συνάρτηση) (Shuter, 1979) της φωτεινής έντασης.

Το παρόν μοντέλο δεν περιγράφει το φαινόμενο της φωτοαναστολής, που παρατηρείται σε πολύ μεγάλες φωτεινές εντάσεις κατά τη φωτοπροσαρμογή των κυττάρων του φυτοπλαγκτού από LL σε HL συνθήκες. Κατά τη φωτοπροσαρμογή, το κύτταρο δεν προλαβαίνει να αυξήσει τον αριθμό των PSUs ($\{s\} = ct$), όμως προλαβαίνει να κάνει χωρική αναδιάταξη των PSUs, τότε μειώνεται, όχι γραμμικά, η πιθανότητα δέσμευσης ρ_L και μπορούμε να πάρουμε φωτοαναστολή (photoinhibition) σε υψηλές τιμές της φωτεινής έντασης I . Η συνάρτηση που θα περιγράφει τη μείωση της πιθανότητας ρ_L πρέπει να είναι πολύ ευαίσθητη σε υψηλές εντάσεις και ελάχιστα ευαίσθητη σε χαμηλές εντάσεις, δηλαδή πρέπει να δίνει απότομη μείωση της ρ_L σε πολύ υψηλά I και σχεδόν σταθερή ρ_L σε χαμηλότερα I . Η φωτοαναστολή είναι ένα πολύ ενδιαφέρον, αλλά πολύπλοκο, φαινόμενο και θα αποτελέσει αντικείμενο επόμενης μελέτης. Στα πλαίσια αυτής της εργασίας η πιθανότητα ρ_L θεωρήθηκε σταθερή για συγκεκριμένες συνθήκες ανάπτυξης και η τιμή της είναι μικρή για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα (long-term acclimated) σε HL συνθήκες και μεγάλη για κύτταρα που είναι φωτοεγκλιματισμένα σε LL συνθήκες. Για τον ίδιο λόγο δεν μελετήθηκε το φαινόμενο της φωτοαναπνοής.

Το παρόν μοντέλο προβλέπει ότι, απουσία φωτοαναστολής, ο ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων από τον κύκλο Calvin-Benson είναι συνάρτηση των συνθηκών ανάπτυξης (φωτεινή ένταση, συγκέντρωση CO_2) και του μεγέθους του κυττάρου (βλέπε εξ. 8). Ο ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων προβλέπεται ανάλογος της επιφάνειας του κυττάρου ($V^{2/3}$) ανεξάρτητα από το αν η φωτεινή ένταση και η συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα παραμένουν σταθερές ή μεταβάλλονται. Για μικρές τιμές της φωτεινής έντασης ο ρυθμός παραγωγής υδατανθράκων προβλέπεται να είναι υπερβολική συνάρτηση της φωτεινής έντασης I γιατί τότε το CO_2 είναι σε αφθονία (βλέπε εξ. 8*a) ενώ για μεγάλες τιμές της φωτεινής έντασης ο ρυθμός

παραγωγής υδατανθράκων προβλέπεται να είναι υπερβολική συνάρτηση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον του κυττάρου (βλέπε εξ.8*β). Στην περίπτωση αυτή το κόστος διατήρησης του παραγωγού, $(1-\epsilon)$, είναι υψηλότερο λόγω του ότι συντίθενται επιπλέον ένζυμα για τη μεταφορά του διοξειδίου του άνθρακα στην Calvin-Benson cycle SU. Για το λόγο αυτό ο μέγιστος ειδικός ρυθμός αφομοίωσης του οργανισμού-ατόμου (βλέπε εξ.10) είναι μικρότερος για κύτταρο που αναπτύσσεται σε HL συνθήκες παρά σε LL. Ο ρυθμός αφομοίωσης προβλέπεται ανάλογος της επιφάνειας του κυττάρου ανεξάρτητα από το αν οι συνθήκες ανάπτυξης παραμένουν σταθερές ή μεταβάλλονται και εξαρτάται από τις συνθήκες ανάπτυξης (φως, διοξείδιο του άνθρακα). Πάντως οι Zonneveld et al. (1997), υποθέτουν ότι η αφομοίωση είναι ανάλογη του βιοόγκου V , υπερβολική συνάρτηση της φωτεινής έντασης και ότι η μέγιστη ικανότητα αφομοίωσης είναι σταθερή επομένως δεν εξαρτάται από τις συνθήκες ανάπτυξης του οργανισμού-ατόμου παρά το ότι γνωρίζουν ότι υπάρχει διακύμανση της τιμής της όταν η φωτεινή ένταση μεταβάλλεται.

Το παρόν μοντέλο περιγράφει την ανάπτυξη του οργανισμού-ατόμου (αύξηση του V) καθώς και μεταβολή των ενεργειακών του αποθεμάτων του οργανισμού-ατόμου με τη βοήθεια διαφορικών εξισώσεων (βλέπε εξ. 20 και εξ. 21). Σε αντίθεση με την θεωρία DEB που υποθέτει ότι σε κατάσταση ισορροπίας το άτομο διατηρεί σταθερή την πυκνότητα $[E]$ των αποθεμάτων του, το παρόν μοντέλο υποθέτει ότι παραμένει σταθερή η ειδική πυκνότητα αποθεμάτων $\{E\}$. Δεν μπορεί όμως να γίνει αντιπαράθεση των δύο υποθέσεων απέναντι σε πειραματικά δεδομένα γιατί απαιτείται η ανάπτυξη ενός πληθυσμιακού μοντέλου που θα είναι βασισμένο στο παρόν ατομικό μοντέλο. Ο πειραματικός έλεγχος είναι πολύ εύκολος στην περίπτωση που θεωρήσουμε ότι το $[E]$ παραμένει σταθερό γιατί τότε μπορεί να εξομοιωθεί ολόκληρος ο πληθυσμός με ένα 'τεράστιο' κύτταρο. Όμως οι δυναμικές του πληθυσμού δεν είναι ένα απλό άθροισμα των δυναμικών των οργανισμών-ατόμων που τον απαρτίζουν. Η 'διαπλοκή' φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων, σύμφωνα με το παρόν μοντέλο, επηρεάζει έμμεσα την ανάπτυξη (αύξηση του V) του οργανισμού-ατόμου. Με τη σειρά της η ανάπτυξη του οργανισμού-ατόμου επηρεάζει άμεσα τόσο τις φωτεινές όσο και τις σκοτεινές αντιδράσεις αφού οι ρυθμοί παραγωγής των προϊόντων τους είναι ανάλογοι του $V^{2/3}$. Η επίδραση της ανάπτυξης του οργανισμού-ατόμου είναι μικρή γιατί οι μεταβολές του βιοόγκου είναι αργές σε

σχέση με τις πολύ γρήγορες αποκρίσεις του φωτοσυνθετικού μηχανισμού στις μεταβολές των συνθηκών ανάπτυξης (φως και διοξείδιο του άνθρακα). Όμως, σε επίπεδο πληθυσμού ο ρόλος του V αναμένεται να είναι σημαντικός γιατί η παρουσία των υπόλοιπων κυττάρων του πληθυσμού 'σκιάζει' κάθε κύτταρο της καλλιέργειας με αποτέλεσμα το αναπτυσσόμενο κύτταρο μέσα στον πληθυσμό να είναι εκτεθειμένο σε χαμηλότερη φωτεινή ένταση σε σχέση με την φωτεινή ένταση που θα ήταν εκτεθειμένος αν δεν υπήρχαν τα γειτονικά κύτταρα. Για το λόγο αυτό δεν μελετήθηκε ο αυτοσκιασμός στο παρόν ατομικό μοντέλο και θα μελετηθεί σε επόμενη εργασία αφού πρώτα αναπτυχθεί το πληθυσμιακό μοντέλο που θα βασίζεται στο ατομικό.

Η παρούσα μελέτη ενδιαφέρεται για την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού σε περιοριστικές συνθήκες φωτός και διοξειδίου του άνθρακα, θεωρώντας ότι τα υπόλοιπα απαιτούμενα ανόργανα θρεπτικά (N,P,H κ.α.) είναι σε αφθονία, αφού αποσκοπεί στην εφαρμογή του για την ανάπτυξη καλλιεργειών φυτοπλαγκτονικών οργανισμών. Πάντως το μοντέλο μπορεί να επεκταθεί έτσι ώστε να συμπεριλάβει μεταφορικές δεξαμενές διαφορετικών αποθεμάτων με επιμερισμό των γενικών αποθεμάτων και χρησιμοποιώντας τους στοιχειομετρικούς συντελεστές των αντιδράσεων σχηματισμού αυτών των ουσιών γιατί ο άνθρακας συμμετέχει σε οποιαδήποτε από αυτές τις αντιδράσεις. Η θερμοκρασία, όπως και η αλατότητα, στην οποία αναπτύσσεται ο φυτοπλαγκτονικός οργανισμός-άτομο θεωρήθηκε σταθερή γι' αυτό και δεν υπάρχουν σαν παράμετροι στο μοντέλο.

7. ΠΡΟΟΠΤΙΚΕΣ

Επόμενοι στόχοι μας είναι η πειραματική μελέτη και η μοντελοποίηση της φωτοαναστολής και της φωτοαναπνοής καθώς και η ανάπτυξη ενός πληθυσμιακού μοντέλου για την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού, με βάση το παρόν ατομικό μοντέλο, που εκτός των άλλων θα δίνει απαντήσεις και στο πολύ ενδιαφέρον φαινόμενο του αυτοσκιασμού. Ο αυτοσκιασμός αφορά στη μείωση του ρυθμού ανάπτυξης ενός φυτοπλακτονικού πληθυσμού, προϊόντος του χρόνου, παρότι οι εξωτερικές συνθήκες φωτεινής έντασης και συγκέντρωσης CO₂ παραμένουν σταθερές.

Τελικός σκοπός, πέραν της θεωρητικής γνώσης, είναι η αξιοποίηση των προβλέψεων του πληθυσμιακού μοντέλου τόσο για την κατασκευή βιοαντιδραστήρων που θα χρησιμοποιούν τα μικροφύκη για να δεσμεύουν το ρυπογόνο CO₂ σε μια προσπάθεια να αμβλυνθεί το οξύμένο πρόβλημα του φαινομένου του θερμοκηπίου και οι συνακόλουθες επιπτώσεις του όσο και για την ελεγχόμενη ανάπτυξη των φυτοπλακτονικών πληθυσμών.

Η καλή προσαρμογή των πειραματικών δεδομένων με τις προβλέψεις του ατομικού μοντέλου αποτελεί κίνητρο για την ανάπτυξη του πληθυσμιακού μοντέλου που θα επιτρέψει τον ακριβή έλεγχο του. Κίνητρο αποτελεί επίσης ο πειραματικός έλεγχος του μοντέλου i) με άλλους φυτοπλακτονικούς οργανισμούς όπως για παράδειγμα το μονοκύτταρο χλωροφύκος *Chlorrella minutissima*, ii) με μέτρηση των υδατανθράκων του κυττάρου και iii) με μέτρηση της βιομάζας του κυττάρου.

8. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η ανάπτυξη του μοντέλου της φωτοσύνθεσης και της ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού βασίστηκε στη μελέτη των υποκείμενων μηχανισμών και την απλοποίηση των διεργασιών που λαμβάνουν χώρα μέσα σε ένα οργανισμό-άτομο φυτοπλαγκτού κατά την ανάπτυξή του σε περιβάλλον όπου οι συνθήκες (φως, διοξείδιο του άνθρακα) μεταβάλλονται. Πρόκειται για ατομικό μοντέλο δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου που περιγράφει τη δομή και τη λειτουργία ενός οργανισμού-ατόμου φυτοπλαγκτού και χρησιμοποιεί στοιχεία της θεωρίας Δυναμικού Ενεργειακού Ισοζυγίου (DEB theory) για την ποσοτικοποίηση των διεργασιών και των ροών ενέργειας και υποστρωμάτων.

Το μοντέλο διακρίνει τον οργανισμό-άτομο σε παραγωγό και καταναλωτή. Ο παραγωγός, στη διάρκεια των φωτεινών αντιδράσεων, δεσμεύει φωτεινή ενέργεια και τη χρησιμοποιεί για την παραγωγή οξυγόνου και NADPH, ενώ στη διάρκεια των σκοτεινών αντιδράσεων χρησιμοποιεί το NADPH που παράγεται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις και το διοξείδιο του άνθρακα που δεσμεύει από το περιβάλλον του για την παραγωγή υδατανθράκων. Ο καταναλωτής αφομοιώνει ένα κλάσμα των υδατανθράκων που παράγει ο παραγωγός και την αποθηκεύει στη μεταφορική δεξαμενή γενικευμένων αποθεμάτων, E. Η αποθηκευμένη ενέργεια χρησιμοποιείται για ανάπτυξη, διατήρηση και αναπαραγωγή.

Το μοντέλο περιγράφει την απορρόφηση των φωτονίων από τις φωτοσυνθετικές μονάδες και τη χρησιμοποίηση της δεσμευμένης φωτονιακής ενέργειας από το φωτοσυνθετικό μηχανισμό για την παραγωγή οξυγόνου, NADPH και υδατανθράκων. Οι φωτονιακές ροές και οι ρυθμοί παραγωγής οξυγόνου, NADPH και υδατανθράκων ποσοτικοποιούνται για μεταβαλλόμενη φωτεινή ένταση και συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα στο περιβάλλον και λαμβάνεται υπόψιν ο φωτοεγκλιματισμός των κυττάρων (ανάπτυξη σε σταθερή φωτεινή ένταση I για μεγάλο χρονικό διάστημα). Όλες οι φωτονιακές ροές και οι ρυθμοί υποστρωμάτων προκύπτουν ανάλογοι της επιφάνειας του οργανισμού ατόμου δηλαδή του $V^{2/3}$. Οι ρυθμοί παραγωγής υποστρωμάτων εξαρτώνται, άμεσα ή/και έμμεσα, από τις συνθήκες ανάπτυξης του οργανισμού-ατόμου (φως, διοξείδιο του άνθρακα) και εξαρτώνται από την κατάσταση φωτοεγκλιματισμού του. Μελετάται η φωτοπροσαρμογή (απόκριση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού στις μεταβολές της φωτεινής έντασης I) κυττάρων που είναι φωτοεγκλιματισμένα τόσο σε χαμηλή

φωτεινή ένταση (LL) όσο και σε υψηλή (HL). Η ‘συνθετική μονάδα’, SU, αποτελεί έννοια-κλειδί για την ανάπτυξη του μοντέλου του παραγωγού. Τα μεγέθη-κλειδιά που χρησιμοποιούνται στην ποσοτικοποίηση είναι πλήθος των ενεργών PSUs ανά κύτταρο, s , η ειδική πυκνότητα ενεργών PSUs ανά κύτταρο, $\{s\}$, η πιθανότητα δέσμευσης ανά προσπίπτον στην PSU φωτόνιο, ρ_L , η πιθανότητα δέσμευσης μορίων διοξειδίου του άνθρακα από την Calvin-Benson cycle SU, ρ_C , και το μοναδιαίο κόστος διατήρησης του καταναλωτή, $(1-\epsilon)$.

Η αφομοίωση υδατανθράκων, εκ μέρους του καταναλωτή, είναι ανάλογη του $V^{2/3}$ και εξαρτάται από τις συνθήκες (φως, διοξείδιο του άνθρακα) στις οποίες αναπτύσσεται ο οργανισμός-άτομο και από την κατάσταση φωτοεγλιματισμού του. Οι μεταβλητές κατάστασης που χρησιμοποιούνται στο μοντέλο του καταναλωτή είναι η ποσότητα E των γενικευμένων ενεργειακών αποθεμάτων και ο μόνιμος βιοόγκος V του οργανισμού-ατόμου. Η βασική διατήρηση θεωρείται ανάλογη του βιοόγκου V . Σε κατάσταση ισορροπίας θεωρούμε ότι η ειδική πυκνότητα των ενεργειακών αποθεμάτων, $\{E\}$, παραμένει σταθερή.

Ο προσεγγιστικός έλεγχος του μοντέλου έδειξε καλή προσαρμογή με τα πειραματικά δεδομένα, όμως απαιτείται η ανάπτυξη πληθυσμιακού μοντέλου που θα βασίζεται στο παρόν ατομικό μοντέλο προκειμένου να γίνει ακριβής έλεγχος των προβλέψεών του.

9. ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ

Συμβολισμοί: η τελεία πάνω από το σύμβολο αναφέρεται σε ρυθμό (σε ποσότητα που είναι εκφρασμένη ανά μονάδα χρόνου), οι αγκύλες [...] και τα άγκιστρα {...} αναφέρονται σε ποσότητες που εκφράζονται ανά μονάδα βιοόγκου και ανά μονάδα επιφάνειας του κυττάρου αντίστοιχα.

Πίνακας 1. Ροές ενέργειας και παράμετροι.

Σύμβολο	Σημασία	Μονάδα μέτρησης
ΠΑΡΑΓΩΓΟΣ		
\dot{J}_ϕ, \dot{J}_L	Ρυθμός πρόσπτωσης φωτονίων στο κύτταρο, - στις PSUs	# $h\nu \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{\phi,R}, \dot{J}_{L,R}$	Ρυθμός απόρριψης φωτονίων που δεν έπεσαν σε PSUs, - δε δεσμεύτηκαν από τις PSUs	# $h\nu \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{L,b}, \dot{J}_{L,m}$	Ρυθμός δέσμευσης, -επεξεργασίας, φωτονίων από μια ενεργό PSU	# $h\nu \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{CO_2,m}, \{ \dot{J}_{CO_2,m} \}$	Ρυθμός επεξεργασίας διοξειδίου του άνθρακα από το μεταφορέα διοξειδίου του άνθρακα, - ειδικός ρυθμός	$mol CO_2 \cdot s^{-1}$, $mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{CO_2}, \dot{J}_{CO_2,R}, \dot{J}_{CO_2,P}$	Ρυθμός πρόσπτωσης, -απόρριψης, - απορρόφησης διοξειδίου του άνθρακα από το κύτταρο	$mol CO_2 \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{O_2}, \dot{J}_{NADPH}, \dot{J}_{(CH_2O)_x}$	Ρυθμός παραγωγής οξυγόνου, -NADPH, υδατανθράκων	$mol \cdot s^{-1}$
$\{ \dot{J}_{O_2}^{max} \}, \{ \dot{J}_{NADPH}^{max} \}$	Μέγιστος ειδικός ρυθμός παραγωγής οξυγόνου, -NADPH	$mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$
$\dot{J}_{H,m}, \{ \dot{J}_{H,m} \}$	Ρυθμός επεξεργασίας των υποστρωμάτων από την Calvin-Benson SU, - ειδικός ρυθμός	$mol CH_2O \cdot s^{-1}$, $mol CH_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$
\dot{M}_a	Κόστος διατήρησης παραγωγού	$mol C \cdot s^{-1}$
σ	Κλάσμα των φωτονίων που πέφτει σε χρωστικές	-
ρ_L, ρ_C	Πιθανότητα δέσμευσης ανά προσπίπτον φωτόνιο, -μόριο διοξειδίου του άνθρακα	-
ε	Κλάσμα των υδατανθράκων που οδηγείται στα ενεργειακά αποθέματα	-

s	Αριθμός PSUs /cell	#PSU's /cell
{s}	Επιφανειακή πυκνότητα ενεργών PSUs	#PSU's · m ⁻²
n	Αριθμός απαιτούμενων φωτονίων για την παραγωγή ενός μορίου οξυγόνου	-
x	Αριθμός μονομερών του υδατάνθρακα ή συντελεστής μετατροπής mol υδ/κα σε mol C	-
\bar{u}	Μέση ταχύτητα διάχυσης των μορίων διοξειδίου του άνθρακα	m · s ⁻¹
λ_1, λ_2	Λόγος των ειδικών ροών CO ₂ /hv , -CH ₂ O/ CO ₂	mol CO ₂ /mol hv , mol (CH ₂ O)/mol CO ₂
I _K , X _K	Φωτεινή ένταση, -συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα ημικορεσμού	mol hv · m ⁻² · s ⁻¹ , mol CO ₂ · L ⁻¹

ΚΑΤΑΝΑΛΩΤΗΣ

\dot{A}	Ρυθμός παροχής ενέργειας στον καταναλωτή (Assimilation)	mol C · s ⁻¹
\dot{U}	Ρυθμός χρησιμοποίησης των ενεργειακών αποθεμάτων	mol C · s ⁻¹
\dot{M}_b, \dot{M}_u	Ρυθμός χρησιμοποίησης της ενέργειας για βασική διατήρηση, -διατήρηση αναβάθμισης	mol C · s ⁻¹
\dot{G}	Ρυθμός διοχέτευσης της ενέργειας στην ανάπτυξη	mol C · s ⁻¹
\dot{g}	Ρυθμός χρησιμοποίησης της ενέργειας για ανάπτυξη	mol C · s ⁻¹
f, f_m	Λειτουργική απόκριση στην αφομοίωση υδατανθράκων, Μέγιστη -	-
{ \dot{A}_m }	Μέγιστος ειδικός ρυθμός αφομοίωσης	mol C · m ⁻² · s ⁻¹
[\dot{b}]	Κόστος βασικής διατήρησης ανά μονάδα μόνιμου βιοόγκου V και ανά μονάδα χρόνου	mol C · m ⁻³ · s ⁻¹
[u]	Κόστος αναβάθμισης ανά μονάδα μόνιμου βιοόγκου V	mol C · m ⁻³
[G]	Ειδικός συντελεστής μετασχηματισμού των ενεργειακών αποθεμάτων σε βιοόγκο	mol C · m ⁻³
[g]	Ειδικός συντελεστής χρησιμοποίησης των ενεργειακών αποθεμάτων για ανάπτυξη	mol C · m ⁻³
\dot{k}	Μοναδιαίος ρυθμός άντλησης αποθεμάτων για ανάπτυξη και διατήρηση	s ⁻¹
{E _m }	Μέγιστη ειδική πυκνότητα αποθεμάτων	mol C · m ⁻²

Πίνακας 2. Μεταβλητές κατάστασης και περιβαλλοντικές μεταβλητές του μοντέλου.

Σύμβολο	Σημασία	Μονάδα μέτρησης
ΜΕΤΑΒΛΗΤΕΣ ΚΑΤΑΣΤΑΣΗΣ		
E	Αναπληρούμενο ενεργειακό απόθεμα του κυττάρου	mol C
V	Μόνιμος βιοόγκος του κυττάρου	m ³
{E}	Ειδική ως προς την επιφάνεια πυκνότητα ενεργειακών αποθεμάτων	mol C · m ⁻²
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΕΣ ΜΕΤΑΒΛΗΤΕΣ		
I	Φωτεινή ένταση	mol hv · m ⁻² · s ⁻¹
X _{CO₂}	Συγκέντρωση CO ₂ στο περιβάλλον του κυττάρου	mol CO ₂ · L ⁻¹

10. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Βουδούρης, Γ. (1978). Στατιστική Φυσική, μαθήματα φυσικής του πανεπιστημίου Berkeley, τόμος 5.
2. Τραχανάς, Σ. (1985). Κβαντομηχανική Ι. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο.
3. Χαραλάμπους, Σ. (1981). Εισαγωγή στην πυρηνική φυσική. Εκδ. Π.ΖΗΤΗ, Θεσσαλονίκη.
4. Anderson, J.M., W.S. Chow, and D.J. Goodchild (1988). Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *Austr. J. Plant Physiol.* 15, 11-26.
5. Arrigo, K.R., and C.W. Sullivan (1994). A high resolution bio-optical model of microalgal growth: Tests using sea-ice algal community time-series data. *Limnol. Oceanogr.* 39, 609-631.
6. Atkins, P.W. (1998). Φυσικοχημεία. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης. Ηράκλειο.
7. Bennett, J. (1991). Protein Phosphorylation in green plant chloroplasts. *Ann Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 281-311.
8. Bjorkman, O. (1972). Photosynthetic adaptation to contrasting light climates. *Carnegie Inst. Year Book* 71, 82-85.
9. Boardman, N.K., J.M. Anderson, D.J. Goodchild, S.W. Thorne (1974). Photosynthetic adaptation of higher plants to light intensity: relationship between chloroplast structure, composition of the photosystems and photosynthetic rates. Pages 1809-1827 in: M. Avron (Ed.), *Proc. 3rd Int. Congr. Photosynthesis*, Elsevier-North Holland, Amsterdam.
10. Crofts, A. (1996). Lecture 10, ATP synthase, University of Illinois
11. Diner, B.A., and G.T. Babcock (1996). Structure, Dynamics, and Energy Conversion Efficiency in Photosystem II. in: D.R. Ort, and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
12. Douce, R., and J. Joyard. (1996). Biosynthesis of Thylacoid Membrane Lipids. in: D.R. Ort, and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

13. Ebbing, D., S. Gammon (2002). Γενική Χημεία. Εκδοτικός Οίκος Π.Τραυλός, Αθήνα.
14. Fleischhacker, P., H. Senger (1978). Adaptation of photosynthetic apparatus of *Scenedesmus obliquus* to strong and weak light conditions. II. Differences in photochemical reactions, the photosynthetic electron transport and photosynthetic units. *Physiol. Plant* 43, 43-51.
15. Gal, A, G. Hauska, R. Herrmann, and I. Ohad (1990). Interaction between light harvesting chlorophyll-a/b protein (LHC II) kinase and cytochrome b_6f complex. In vitro control of kinase activity. *J. Biol. Chem.* 265, 19742-19749
16. Genty, B., and J. Harbinson (1996). Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport. In: Baker NR (eds). *Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
17. Gutteridge, S, M.A.J. Parry, and C.N.G. Schmidt (1982). The reactions between active and inactive forms of wheat ribulose biphosphate carboxylase and effectors. *Eur. J. Biochem.* 126, 597-602.
18. Gutteridge, S., and B.J Douglas (2001). Dynamics of Photosynthetic CO₂ Fixation: Control, Regulation and Productivity. in: E.A Aro., and B. Andersson (eds.), *Regulation of Photosynthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
19. Hewitt, G.P. (1994). Οι έννοιες της Φυσιικής. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο.
20. Kim, J.H., R.E. Glick, and A. Melis (1993). Dynamics of photosystem stoichiometry adjustment by light quality in chloroplasts. *Plant. Physiol.* 102, 181-190
21. Kooijman, S.A.L.M. (1986). Energy budgets can explain body size relations. *J. Theor. Biol.* 121, 269-282.
22. Kooijman, S.A.L.M .(1998). The Synthesizing Unit as model for the stoichiometric fusion and branching of metabolic fluxes. *Biophysical Chemistry* 73, 179-188.
23. Kooijman, S.A.L.M. (2000). *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, second edition, Cambridge.
24. Kooijman, S.A.L.M. (2001). Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 356, 331-349.

25. Kotzabasis, K., and D. Doernemann (1998). Differential changes in the photosynthetic pigments and polyamine content during photoadaptation and photoinhibition in the unicellular green alga *Scenedesmus obliquus*. *Z. Naturforsch.* 53c, 833-840.
26. Kotzabasis, K., B. Strasser, E. Navakoudis, H. Senger, D. Doernemann (1999). The regulatory role of polyamines in structure and functioning of the photosynthetic apparatus during photoadaptation. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* 50, 45-52.
27. Lika, K., and R.M. Nisbet (2000). A Dynamic Energy Budget model based on partitioning of net production. *J. Math. Biol.* 41, 361-386.
28. Lika, K., S.A.L.M. Kooijman (2003). Life History Implications of Allocation to Growth Versus Reproduction in Dynamic Energy Budgets. *Bulletin of Mathematical Biology* 65, 809-834.
29. Melis, A (1991). Dynamics of photosynthetic membrane composition and function. *Biochim. Biophys. Acta* 1058, 87-106.
30. Nisbet, R.M., A.H. Ross, and A.J. Brooks (1996). Empirically-based dynamic energy budget models: theory and an application to ecotoxicology. *Nonlin. World* 3, 85-106.
31. Nisbet, R.M., E.B. Muller., K. Lika, and S.A.L.M. Kooijman (2000). From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. *Journal of Animal Ecology* 69, 913-926
32. Ort, R.D., F.C. Yocum (1996). Electron Transfer and Energy Transduction in Photosynthesis: An Overview. in: D.R. Ort, and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
33. Ross, A.H., and R.M. Nisbet (1990). Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis*. *L. Functional Ecology* 4, 777-787.
34. Sakshaug, E, K. Andresen, D.A. Kiefer (1989). A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum*. *Limnol. Oceanogr.* 34, 198-205.
35. Senger, H., B. Bauer (1987). The influence of light quality on adaptation and function of the photosynthetic apparatus. *Photochem. Photobiol.* 45, 939-946.
36. Serway, R., C. Moses, C. Moyer (2001). ΣΥΓΧΡΟΝΗ ΦΥΣΙΚΗ. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Ηράκλειο.

37. Staehelin, L.A., and van der Staay (1996). Structure, Composition, Functional Organization and Dynamic Properties of Thylakoid Membranes. in: D.R. Ort, and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
38. Shuter, B. (1979). A model of physiological adaptation in unicellular algae. *J. theor. Biol.* 78, 519-552.
39. Whitmarsh, J., and H.B. Pakrasi (1996). Form and Function of Cytochrome b-559. in: D.R. Ort and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
40. Wolfe, R.G. and J.K. Hooper (1996). Evolution of thylakoid structure. in: D.R. Ort and C.F. Yocum (eds.). *Oxygenic Photosynthesis: The Light Reactions*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
41. Wollman, F-A., and C. Lemaire (1988). Studies on Kinase-controlled state transitions in Photosystem II and *b₆f* mutants from *Chlamydomonas reinhardtii* which lack quinone-binding protein. *Biochim. Biophys. Acta* 933, 85-94.
42. Zonneveld, C. (1992). *Animal Energy Budgets: a Dynamic Approach*. PhD Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam.
43. Zonneveld, C. (1996). Modelling the kinetics of non-limiting nutrients in microalgae. *J. of Marine Systems* 9, 121-136.
44. Zonneveld, C. (1997). Modelling Effects of Photoadaptation on the Photosynthesis-Irradiance Curve. *J. theor. Biol.* 186, 381-388.
45. Zonneveld, C., H.A. van den Berg, and S.A.L.M. Kooijman (1997). Modelling Carbon Cell Quota in Light-limited Phytoplankton. *J. theor. Biol.* 188, 215-226.
46. Zonneveld, C. (1998a). Light-limited microalgal growth: a comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling* 113, 41-54.
47. Zonneveld, C. (1998b). A cell-based model for the chlorophyll α to carbon ratio in phytoplankton. *Ecological Modelling* 113, 55-70.
48. Zonneveld, C. (1998c). Photoinhibition as affected by photoacclimation in phytoplankton: a model approach. *J. theor. Biol.* 193, 115-123.
49. www.e-telescope.gr/gr/cat08/art08_020604.hmt
50. www.sciencenews.gr/afieromata/plagkto/plagkto.asp