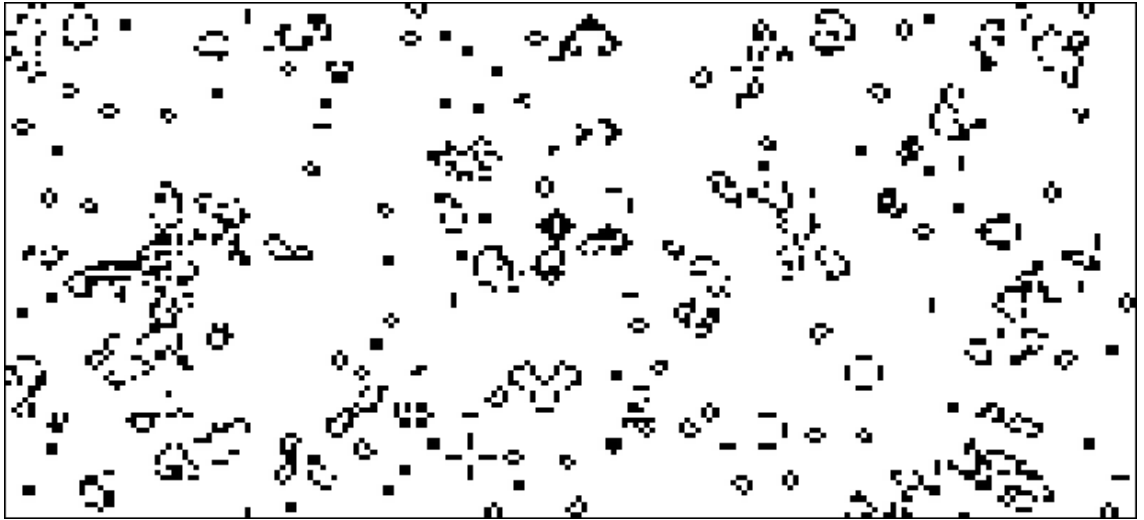


ΘΕΩΡΗΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΩΝ  
ΕΠΙΠΤΩΣΕΩΝ ΤΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ  
ΣΤΟ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟ ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ



*Δήμητρα Πέτσα*

*Επιβλέπουσα Καθηγήτρια: Κωνσταντία Λύκα  
Διατριβή Μεταπτυχιακού Διπλώματος Ειδίκευσης*

*Τμήμα Εφαρμοσμένων Μαθηματικών  
Πανεπιστήμιο Κρήτης  
Μάρτιος 2016*

ΘΕΩΡΗΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΩΝ  
ΕΠΙΠΤΩΣΕΩΝ ΤΗΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ  
ΣΤΟ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟ ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ



Δήμητρα Πέτσα  
Επιβλέπουσα Καθηγήτρια: Κωνσταντία Λύκα  
Διατριβή Μεταπτυχιακού Διπλώματος Ειδίκευσης

Τμήμα Εφαρμοσμένων Μαθηματικών  
Πανεπιστήμιο Κρήτης  
Μάρτιος 2016

*Στους γονείς μου, Γιώργο & Άννα.*

## ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ

Επιβλέπουσα Καθηγήτρια: Κωνσταντία Λύκα

Εξεταστές Καθηγητές: Ευάγγελος Χαρμανδάρης, Μιχάλης Πλεξουσάκης

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η μικτοτροφία χαρακτηρίζεται ως η ιδιότητα χρήσης πολλαπλών μεθόδων για την πρόσληψη ενέργειας. Συγκεκριμένα, αναφέρεται σε οργανισμούς, οι οποίοι προσλαμβάνουν ενέργεια και θρεπτικά χρησιμοποιώντας ταυτόχρονα την αυτοτροφία και την ετεροτροφία. Στα μικροβιακά τροφικά πλέγματα συναντάμε πολλούς οργανισμούς που χρησιμοποιούν τη μικτοτροφία για την απόκτηση της τροφής τους, ωστόσο η παρούσα εργασία εστιάζει στο φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό. Το φυτοπλαγκτό διαθέτει ένα φωτοσυνθετικό σύστημα και χρησιμοποιεί φως και ανόργανα θρεπτικά συστατικά για τη σύνθεση της βιομάζας του. Παρόλο που το φυτοπλαγκτό έχει χαρακτηριστεί ως πρωταρχικά φωτότροφος οργανισμός, έχει παρατηρηθεί ότι η πλειονότητα της φυτοπλαγκτονικής κοινότητας αποτελείται εν τέλει από φαγοτροφικά πρώτιστα (κατανάλωση οργανικών σωματιδίων). Η φαγοτροφία, όταν εμπεριέχει τη θνησιμότητα άλλων οργανισμών επιφέρει επιπτώσεις στη δυναμική συμπεριφορά των τροφικών πλεγμάτων. Σκοπός αυτής της εργασίας, είναι η κατανόηση και η μελέτη των επιπτώσεων της μικτοτροφίας του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού σε ένα τροφικό πλέγμα. Οι διεργασίες των διάφορων οργανισμών του πλέγματος, το οποίο τίθεται υπό έρευνα, μοντελοποιούνται με τη χρήση της θεωρίας δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου (DEB theory) και των συνθετικών μονάδων (synthesizing units). Το τροφικό πλέγμα αποτελείται από τρεις ομάδες οργανισμών: τους παραγωγούς (φυτοπλαγκτό), που χρησιμοποιούν κυρίως φως και θρεπτικά για να παράξουν οργανικό υλικό, τους αποικοδομητές (βακτήρια), οι οποίοι κυρίως ελευθερώνουν θρεπτικά και τους καταναλωτές (ζωοπλαγκτό), οι οποίοι καταναλώνουν το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια. Το περιβάλλον περιλαμβάνει τα διαλυμένα ανόργανα θρεπτικά (άζωτο) και τη νεκρή οργανική ύλη (άζωτο και άνθρακα), η οποία αποτελείται από όλους τους νεκρούς οργανισμούς καθώς και από τα περιττώματα και τις απεκκρίσεις των ζωντανών οργανισμών. Για τη μελέτη των επιπτώσεων της μικτοτροφίας στο τροφικό πλέγμα, θεωρούνται δύο μοντέλα: το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία, στο οποίο το φυτοπλαγκτό είναι αυτότροφο, και το μοντέλο με μικτοτροφία, στο οποίο το φυτοπλαγκτό συνδυάζει την αυτοτροφία και τη φαγοτροφία ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες.

Η ευαισθησία των μοντέλων μελετήθηκε, ενώ τα συστήματα βρισκόνταν σε κατάσταση ισορροπίας, εξετάζοντας τις ποσοτικές και ποιοτικές αλλαγές της δυναμικής τους σε μεταβολές των τιμών των παραμέτρων. Η ανάλυση ευαισθησίας έδειξε ότι οι παράμετροι, που έχουν σημαντική επίδραση στη δυναμική των μοντέλων, σχετίζονται με το ζωοπλαγκτό. Η ικανότητα αφομοίωσης του ζωοπλαγκτού και ο ρυθμός θήρευσης που έχει για το φυτοπλαγκτό οδηγούν σε περιοδικές λύσεις, με μικρότερη περίοδο στο σύστημα χωρίς τη μικτοτροφία. Οι περιοδικές λύσεις μπορεί να ερμηνευτούν σαν ανθίσεις του φυτοπλαγκτού. Σε ένα φτωχό σε θρεπτικά περιβάλλον το μικτότροφο φυτοπλαγκτό είναι σε πλεονεκτική θέση σε σχέση με το αυτότροφο. Το ποσοστό της φαγοτροφίας αυξάνεται σε περιβάλλοντα φτωχά σε θρεπτικά. Επιπλέον, το ζωοπλαγκτό στο μικτότροφο σύστημα έχει βιομάζα μικρότερη από αυτή που έχει στο σύστημα χωρίς τη μικτοτροφία. Από αυτό, φαίνεται ο ανταγωνισμός του ζωοπλαγκτού με το φαγότροφο φυτοπλαγκτό. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης συμφωνούν με άλλες μελέτες.



## ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους όσους με βοήθησαν για την ολοκλήρωση αυτής της εργασίας. Καταρχήν οφείλω ένα μεγάλο ευχαριστώ στην Καθηγήτρια Κωνσταντία Λύκα, καθώς δίχως τη δική της βοήθεια και στήριξη δεν θα τα είχα καταφέρει. Σαφώς, η τεράστια υπομονή της γνωρίζω ότι ήταν το κλειδί για την ολοκλήρωση της παρούσας διατριβής, μιας και η δική μου απαισιοδοξία και ανυπομονησία την κατέστησε ιδιαίτερα δύσκολη. Επίσης την πολύτιμη βοήθειά της, μου έδωσε απλόχερα η Ελένη Λιβανού, διδακτορική φοιτήτρια του Βιολογικού τμήματος και ένα ευχαριστώ είναι πραγματικά λίγο.

Ευχαριστώ τη μητέρα μου Άννα που με τόσες θυσίες, πείσμα και αγάπη είναι το μεγαλύτερο στήριγμα όλης μου της ζωής. Επίσης, τα αδέρφια μου Θανάση (για τις κατσάδες) και Μανώλη για όλη τη στήριξη, την ενθάρρυνση και την αγάπη τους. Ευχαριστώ το Γιάννη για την ικανότητά του να μου παρουσιάζει τα δύσκολα απλά και να μου κάνει τη ζωή όμορφη και την Άννα Μαρία για τα λίτρα καφέ και τις ώρες συζητήσεων που έχουμε μοιραστεί. Ένα τεράστιο ευχαριστώ χρωστώ στη γλυκιά και παραμυθατζού παρέα μου, στη γιαγιά μου Δήμητρα. Στον πατέρα μου, Γιώργο και στον παππού μου, Θανάση αρκεί να πω ότι είναι πάντα εδώ κοντά μου και ότι αποτελούν έμπνευση σε κάθε μου βήμα.

.

# ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
1.1 ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ & ΜΕΘΟΔΟΙ ΠΡΟΣΛΗΨΗΣ ΤΡΟΦΗΣ .....	1
1.2 ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑ ΚΑΙ ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΟ ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ .....	2
1.3 ΦΑΓΟΤΡΟΦΙΚΟ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟ ΚΑΙ ΠΡΩΤΟΓΕΝΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗ .....	5
1.4 ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΑΚΕΣ ΜΕΛΕΤΕΣ ΣΕ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΟΥΣ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥΣ .....	6
1.5 ΚΑΤΗΓΟΡΙΟΠΟΙΗΣΗ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΚΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ .....	10
1.6 ΠΡΟΫΠΑΡΧΟΝΤΑ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΑ ΜΟΝΤΕΛΑ.....	12
1.7 ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ.....	15
2 ΤΟ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΟ ΜΟΝΤΕΛΟ.....	17
2.1 ΘΕΩΡΙΑ ΕΝΑΡΓΕΙΑΚΟΥ ΙΣΟΖΥΓΙΟΥ.....	17
2.2 ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΟΥ ΜΟΝΤΕΛΟΥ .....	19
2.3 ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟ.....	23
2.4 ΖΩΟΠΛΑΓΚΤΟ.....	26
2.5 ΒΑΚΤΗΡΙΑ .....	28
2.6 ΔΥΝΑΜΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ.....	29
3 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	33
3.1 ΑΝΑΛΥΣΗ ΕΥΑΙΣΘΗΣΙΑΣ .....	35
3.2 ΠΑΡΑΜΕΤΡΟΙ ΠΟΥ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗ ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ.....	38
3.3 ΕΠΙΠΤΩΣΕΙΣ ΜΙΚΤΟΤΡΟΦΙΑΣ.....	45
3.3.1 Επιπτώσεις Μικτοτροφίας σε ένα πλούσιο και σε ένα φτωχό θρεπτικά περιβάλλον.....	46
3.3.2 Επιπτώσεις Μικτοτροφίας σε περιβάλλοντα με διαφορετικές εντάσεις πίεσης λόγω θήρευσης.....	51
4 ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	55
5 ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	63









# ΛΙΣΤΑ ΠΑΡΑΡΤΗΜΑΤΩΝ

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Α

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Β

## 1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

### 1.1 Τροφικό Πλέγμα & Μέθοδοι Πρόσληψης Τροφής

Κάθε περιοχή χαρακτηρίζεται από ένα πλήθος οργανισμών (ζώων, φυτών, μικροβίων) που προσπαθούν να επιβιώσουν εξασφαλίζοντας την τροφή τους, ούτως ώστε να ανταποκριθούν σε κάποιες βασικές τους λειτουργίες. Η απομόνωση κάποιων τέτοιων κοινοτήτων σε συνδυασμό με τις τροφικές αλληλεπιδράσεις των οργανισμών που τις απαρτίζουν αποτελούν τα τροφικά πλέγματα. Συνεπώς, θα πρέπει να οριστούν σαφώς οι επιμέρους οργανισμοί του τροφικού πλέγματος που πρόκειται να τεθεί υπό έρευνα, ο τρόπος που κάθε οργανισμός λαμβάνει την τροφή του και πώς λειτουργούν ως σύνολο. Αρχικά, θα πρέπει να περιγραφούν οι τρόποι, με τους οποίους δυνητικά κάθε οργανισμός θα μπορούσε να αποκτήσει την τροφή του σε κάθε τροφικό πλέγμα και έπειτα η παρουσίαση των πρωταγωνιστών της βιοκοινωνίας. Ένας τρόπος πρόσληψης ενέργειας είναι αυτός της αυτοτροφίας ή αλλιώς φωτοτροφίας. Αυτοτροφία είναι η ικανότητα που έχουν αποκλειστικά οι φυτικοί οργανισμοί -που στηρίζεται στη λειτουργία της φωτοσύνθεσης-να τρέφονται και να αναπτύσσονται, μετατρέποντας ανόργανες ενώσεις σε οργανικές, με τη βοήθεια ενέργειας που λαμβάνουν από το περιβάλλον. Ουσιαστικά η στρατηγική της αυτοτροφίας είναι η χρήση ηλιακής ενέργειας και ανόργανων θρεπτικών συστατικών για την παραγωγή υδατανθράκων. Ένας άλλος τρόπος πρόσληψης ενέργειας των διάφορων οργανισμών είναι μέσω της ετεροτροφίας. Ετεροτροφία είναι η ιδιότητα που έχουν κάποιοι οργανισμοί, να αποκτούν την τροφή τους μέσω της κατανάλωσης οργανικών ενώσεων από το περιβάλλον τους. Οι ετερότροφοι οργανισμοί διακρίνονται σε καταναλωτές και αποικοδομητές. Καταναλωτές είναι όσοι τρέφονται με ζωικούς ή φυτικούς μικροοργανισμούς, ενώ οι αποικοδομητές είναι όσοι τρέφονται με ουσίες νεκρών οργανισμών ή τμημάτων τους. Μέχρι τώρα έγινε αναφορά των συμβατικών τρόπων ροής ενέργειας μέσα σε ένα οικοσύστημα, που περιλαμβάνει τον ορισμό των οργανισμών διαχωρίζοντάς τους σε δύο τροφικές ομάδες : στους οσμότροφους /φωτότροφους και στους φαγότροφους /ετερότροφους (Carrillo et al., 2006). Έχοντας ορίσει τους κλασσικούς και διαδεδομένους τρόπους που κάθε οργανισμός

λαμβάνει την τροφή του είναι καιρός να αναφέρουμε μία επιπλέον έννοια η οποία αλλάζει τα όσα ρητά παραθέσαμε. Αυτή είναι η έννοια της μικτοτροφίας και καταρρίπτει τα προαναφερθέντα, καθώς αποδεικνύει ότι οι μικροοργανισμοί μπορούν να χρησιμοποιήσουν παραπάνω από έναν τρόπο για την πρόσληψη της ενέργειας που χρειάζονται. Πριν όμως δοθεί ο σαφής ορισμός της έννοιας, θα γίνει η παρουσίαση των μικροοργανισμών του τροφικού πλέγματος που θα τεθεί υπό μελέτη.

Με τον όρο πλαγκτό χαρακτηρίζεται γενικά το σύνολο των ζωντανών οργανισμών (φυτών, ζώων, βακτηρίων), τα οποία αναπτύσσονται στην επιφάνεια υδάτων και μετακινούνται παρασυρόμενα από τα ρεύματα, δίχως να έχουν δικές τους δυνάμεις ώστε να αντισταθούν στην κίνηση αυτών. Το πλαγκτό με μέγεθος 5-100 μm αρχικά θεωρούταν ότι αποτελεί την κύρια πηγή τροφής για τους περισσότερους έμβιους οργανισμούς των θαλασσών. Ωστόσο, μικρότερα πλαγκτονικά μικρόβια έχουν μπει στο μικροσκόπιο έντονων ερευνών από τους οικολόγους εδώ και δύο δεκαετίες και αυτό γιατί διαθέτουν μεγάλη βιομάζα και βρίσκονται σε αφθονία στα υδάτινα οικοσυστήματα (Sherr & Sherr, 1991). Το τροφικό πλέγμα το οποίο τίθεται υπό έρευνα στην παρούσα εργασία, αποτελείται από τρία τέτοια πλαγκτονικά μικρόβια και πιο συγκεκριμένα από το ζωοπλαγκτό, το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια. Ο όρος φυτοπλαγκτό προέρχεται από τις λέξεις "φυτό" και "πλαγκτός" που σημαίνει ταξιδευτής-περιπλανώμενος και ορίζεται ως το σύνολο της φυτικής πλαγκτονικής βιοκοινωνίας. Ουσιαστικά το σύνολο των μικροσκοπικών φωτοσυνθετικών μικροοργανισμών (φυτοπλαγκτό), οι οποίοι αποκτούν την ενέργεια που χρειάζονται μέσω της αυτοτροφίας, λειτουργία που ορίστηκε παραπάνω, και ζουν αιωρούμενοι σε επιφανειακά ύδατα έχουν ανάλογο ρόλο με τα φυτά στη χερσαία οικολογία (Flynn et al., 2013). Από την άλλη, το σύνολο της ζωικής πλαγκτονικής βιοκοινωνίας αποτελεί το λεγόμενο ζωοπλαγκτό. Το ζωοπλαγκτό αποτελείται από ζωικούς υδρόβιους μικροοργανισμούς, οι οποίοι λαμβάνουν την τροφή τους μέσω της ετεροτροφίας και συγκεκριμένα καταναλώνοντας βακτήρια, φυτοπλαγκτό, νεκρή οργανική ύλη ή και άλλα ζωοπλαγκτονικά είδη. Τα βακτήρια τέλος, είναι μικροσκοπικοί οργανισμοί που συναντώνται σε κάθε είδους βίοτοπο και βρίσκονται σε πληθώρα. Οι συγκεκριμένοι μικροοργανισμοί προσλαμβάνουν την ενέργεια που χρειάζονται από τη νεκρή οργανική ύλη, διασπώντας τις περίπλοκες οργανικές ενώσεις σε απλούστερες.

## 1.2 Μικτοτροφία και Μικροβιακό Τροφικό Πλέγμα

Μικτοτροφία είναι η ιδιότητα της χρήσης πολλαπλών μεθόδων για την πρόσληψη ενέργειας. Πιο συγκεκριμένα, η έννοια αναφέρεται σε οργανισμούς, που έχουν τη δυνατότητα να συνδυάζουν τη φωτοσύνθεση και τη φαγοτροφία ταυτόχρονα (Sanders et al., 1990). Η μικτοτροφία είναι ένα κοινό σχετικά φαινόμενο στους πλαγκτονικούς οργανισμούς. Από τη μία λοιπόν, υπάρχει το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό, το οποίο πρωτίστως είναι φωτοσυνθετικό, αλλά αρχίζει υπό

κάποιες συνθήκες να καταναλώνει άλλους μικροοργανισμούς (Green, 1991) ενώ από την άλλη, υπάρχει το φωτοσυνθετικό ζωπλαγκτό. Το φωτοσυνθετικό ζωπλαγκτό, αρχικά λαμβάνει την ενέργεια του καταναλώνοντας άλλους μικροοργανισμούς, αλλά υπό κάποιες δυσχερείς καταστάσεις, καταφέρνει να φωτοσυνθέσει χρησιμοποιώντας τους χλωροπλάστες του φυτοπλαγκτού (Stoecker 1991).

Παρόλο που η ύπαρξη των μικτότροφων οργανισμών είναι γνωστή από τα μέσα του 18ου αιώνα, μέχρι προσφάτως οι ερευνητές δεν τη θεωρούσαν τόσο σημαντική. Οι αρχικές παρατηρήσεις από τα υδάτινα οικοσυστήματα παρουσίαζαν χαμηλή, σχεδόν ασήμαντη, φαγοτροφική συμπεριφορά του φυτοπλαγκτού (McManus & Fuhrman, 1986) και ίσως λόγω αυτού του γεγονότος οι έρευνες να μην είχαν κατευθυνθεί προς τη βαθύτερη μελέτη της μικτοτροφίας. Συνήθως στις μελέτες που γίνονταν πάνω στα υδάτινα τροφικά πλέγματα οι μελετητές, διαχώριζαν πάντα τους μικροοργανισμούς σε παραγωγούς και σε καταναλωτές. Κάτι τέτοιο όμως δεν είναι επαρκές και ορθό, μιας και υπάρχουν πρώτιστα τα οποία συνδυάζουν δύο στρατηγικές θρέψης, αυτοτροφία και φαγοτροφία (Thingstad, 1996) όντας έτσι παραγωγοί και καταναλωτές. Οι μελέτες των Nygaard & Tobiesen (1993) και του Hall και των συνεργατών του (1993) έδειξαν, σε αντίθεση με τα μέχρι πρότινος γνωστά, ότι ένα μεγάλο μέρος της φυτοπλαγκτονικής κοινότητας ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης και ότι μάλιστα οι μικτότροφοι αυτοί οργανισμοί, πέραν του ότι συναντώνται σε αφθονία, είναι ιδιαίτερα σημαντικοί σε πολλά και διαφορετικά υδάτινα οικοσυστήματα (Thingstad, 1996). Πέραν όμως της αφθονίας των μικτότροφων οργανισμών, κάτι άλλο που συντέλεσε στην κατανόηση της σπουδαιότητας της μικτοτροφίας είναι η ανακάλυψη του μικροβιακού τροφικού πλέγματος.

Βασική προϋπόθεση για την κατανόηση ενός οικοσυστήματος είναι η γνώση των τροφικών πλεγμάτων μέσω των οποίων έχουμε ροή ενέργειας και κατανάλωση πόρων. Παρόλο που τα τροφικά πλέγματα των υδάτων μελετώνται τουλάχιστον μισό αιώνα τώρα, πρόσφατες ανακαλύψεις έδειξαν ότι η μέχρι πρότινος κλασική περιγραφή της τροφικής αλυσίδας των υδάτινων οικοσυστημάτων απεικονίζει ουσιαστικά ένα αρκετά μικρό μέρος της πραγματικής ροής ενέργειας (Pomeroy, 1974). Σύμφωνα με τους Carrillo et al. (2006) τα τροφικά πλέγματα στα θαλάσσια οικοσυστήματα λειτουργούν μέσω της διοχέτευσης ενέργειας και της κατανάλωσης των πόρων μεταξύ των ποικίλων επιμέρους οργανισμών σε 2 αλυσίδες: την κλασική αλυσίδα θρέψης (φυτοπλαγκτό-ζωπλαγκτό-βακτήρια) και τη δεύτερη αλυσίδα θρέψης η οποία αποκαλείται μικροβιακό τροφικό πλέγμα ή βρόγχος (βακτήρια-ετερότροφο νανοπλαγκτό-βλεφαριδοφόρα). Ο μικροβιακός βρόγχος περιγράφει ένα τροφικό μονοπάτι των θαλάσσιων μικροβιακών οικοσυστημάτων, όπου ο διαλυμένος οργανικός άνθρακας (DOC) επιστρέφεται σε υψηλότερα τροφικά επίπεδα, μέσω της ενσωμάτωσής του στη βιομάζα των βακτηρίων και έπειτα με τη σύνδεση του με την κλασική τροφική αλυσίδα των φυτοπλαγκτού-ζωπλαγκτού. Τα πλαγκτονικά κύτταρα είναι υπεύθυνα για ένα μεγάλο μερίδιο της πρωτογενούς και δευτερογενούς παραγωγής όπως επίσης και για την ανακύκλωση πολλών

ανόργανων θρεπτικών στους ωκεανούς, κάτι το οποίο οδήγησε σε ένα νέο αρκετά σύνθετο τροφικό πλέγμα το οποίο αντικατέστησε την αρχική ιδέα της απλής γραμμικής τροφικής αλυσίδας (Sherr & Sherr, 1991). Αυτό το νέο τροφικό πλέγμα είναι ουσιαστικά το λεγόμενο μικροβιακό τροφικό πλέγμα. Ως όρος καθιερώθηκε από τους Azam et al. (1983), οι οποίοι μέσα από έρευνες της εποχής τους για την εκτίμηση της βιομάζας των βακτηρίων και της παραγωγικότητάς τους, παρατήρησαν ότι η βιομάζα των βακτηρίων στα υδάτινα οικοσυστήματα είναι άρρηκτα συνδεδεμένη με τη συγκέντρωση φυτοπλαγκτού και ότι μάλιστα τα βακτήρια χρησιμοποιούν 10-50% του άνθρακα που παράγεται μέσω της φωτοσύνθεσης.

Οι παραγωγοί και οι αποικοδομητές είναι τα πιο σημαντικά μέρη ενός οικοσυστήματος, καθώς καθορίζουν τη λειτουργία του, όμως υπάρχουν σύνθετες και έμμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ αυτών των μικροοργανισμών. Από τη μία λοιπόν, το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια, συμμαχούν και αλληλοϋποστηρίζονται μέσω της ανακύκλωσης των θρεπτικών συστατικών, αλλά από την άλλη ανταγωνίζονται για ανόργανα θρεπτικά (Daufrence & Loreau, 2001). Υπάρχουν αποδείξεις που δείχνουν ξεκάθαρα ότι τα βακτήρια ελέγχονται από το μικτοτροφικό φυτοπλαγκτό, που και αυτό με τη σειρά του καταναλώνεται από το ζωοπλαγκτό και έτσι παρέχεται ένας νέος τρόπος επιστροφής ενέργειας από τον μικροβιακό τροφικό πλέγμα στη συμβατική πλαγκτονική τροφική αλυσίδα (Azam et al., 1983). Η αναγνώριση λοιπόν του μικροβιακού τροφικού πλέγματος ως ενός σημαντικού μέρους των υδάτινων οικοσυστημάτων ορθώς διέκοψε την συνεχή απεικόνιση των απλών γραμμικών τροφικών αλυσίδων. Ωστόσο, οι πρόσφατες έρευνες αποδεικνύουν ότι και το πλέον πρότυπο του μικροβιακού βρόγχου που χρησιμοποιείται είναι επίσης μία μεγάλη απλούστευση των αλληλεπιδράσεων των μικροοργανισμών, λόγω της ύπαρξης των μικτότροφων οργανισμών ( Jost et al., 2004) που συχνά δεν συμπεριλαμβάνονται. Η κλασική αναπαράσταση του πλαγκτού λοιπόν κυριαρχείται από τους φυτοπλαγκτονικούς παραγωγούς και από τους ζωοπλαγκτονικούς καταναλωτές, όμως στην πραγματικότητα οι περισσότεροι αν όχι όλοι από αυτούς τους μικροοργανισμούς θα έπρεπε να επαναπροσδιοριστούν ως μικτότροφοι ( συμβάλλοντας έτσι στη πρωτογενή και στη δευτερογενή παραγωγή) (Flynn et al., 2013; Mitra et al., 2014).

Με λίγα λόγια τα μικτοτροφικά πρώτιστα δεν αποτελούν μία αμελητέα συνιστώσα του πλαγκτού, αλλά αντιθέτως εκπροσωπούν μία μείζονα συνιστώσα των υπάρχοντων πλαγκτονικών πρωτίστων, η οποία μάλιστα μπορεί να αποτελέσει κυρίαρχη δύναμη κάτω από κλιματικές αλλαγές (Flynn et al., 2013). Οι μικτότροφοι οργανισμοί, οι οποίοι λειτουργούν ως καταναλωτές και ως παραγωγοί επηρεάζουν τη δομή και την παραγωγικότητα των μικροβιακών τροφικών πλεγμάτων και τη σύνδεσή τους με τη μεταζωική παραγωγικότητα κάτι το οποίο δημιουργεί ερωτήσεις, σχετικά με την ορθότητα των ορισμών που έχουμε δώσει ως τώρα στα τροφικά επίπεδα, ειδικά σε αυτά που ανήκουν στα υδάτινα τροφικά πλέγματα (Hammer & Pitchford, 2005). Ενώ οι αποκλειστικά αυτότροφοι και ετερότροφοι οργανισμοί είναι κυρίαρχοι μόνο σε ορισμένες αναπτυξιακές φάσεις του οικοσυστήματος, οι οργανισμοί που ακολουθούν τη μικτοτροφική στρατηγική



θρέψης είναι κυρίαρχοι στις περισσότερες φάσεις και για μεγαλύτερη χρονική διάρκεια σε ένα οικοσύστημα (Troost et al., 2005a; Mitra et al., 2014). Συνεπώς, καθίσταται επιτακτική η ανάγκη της μελέτης και της εξερεύνησης της δυναμικής των μικροβιακών τροφικών πλεγμάτων υπό την παρουσία μικτοτροφικών δομών (Mitra et al., 2014).

### 1.3 Φαγοτροφικό Φυτοπλαγκτό και Πρωτογενής Παραγωγή

Πέρα από την ανακάλυψη του μικροβιακού βρόγχου, που έκανε αισθητή την ανάγκη μελέτης και αποσαφήνισης της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης, ένας άλλος λόγος που απαιτεί και καθιστά απαραίτητη την άμεση έρευνα και ποσοτικοποίησή της, είναι ο ρόλος που παίζει η μικτοτροφία στην πρωτογενή παραγωγή. Η μικτοτροφία, κυρίως μέσω του δεύτερου τύπου μικτότροφων οργανισμών, δηλαδή του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού, συμβάλλει ιδιαίτερα στο ποσοστό της πρωτογενούς παραγωγής και αυτός είναι ο λόγος για τον οποίο η συγκεκριμένη μελέτη επικεντρώνεται σε αυτό. Η καθαρή πρωτογενής παραγωγή, αποτελεί ουσιαστικά το αποτέλεσμα σε βιοχημικό επίπεδο της φωτοσύνθεσης και της βιοσύνθεσης οργανικών ενώσεων (Field, 1998). Δι' άλλης οδού, ορίζεται ως η ετήσια ολική παραγωγή οργανικής ύλης, η οποία αντιπροσωπεύεται μέσω μίας τιμής ενέργειας που παράγεται αφού αφαιρεθεί το ποσό ενέργειας που διαχέεται μέσω της αναπνοής, της θήρευσης και της αποικοδόμησης (Linderman, 2012). Οι βιολογικές διαδικασίες λοιπόν στη γη και στους ωκεανούς επηρεάζουν σημαντικά τον κύκλο του άνθρακα και στις δύο βιόσφαιρες, με τη φωτοσύνθεση να αποτελεί τον κύριο υπαίτιο βιοχημικής παραγόμενης οργανικής ύλης, οπότε ο κύκλος του άνθρακα εξαρτάται άμεσα από την καθαρή πρωτογενή παραγωγή (Field, 1998). Άλλωστε, ο ωκεανός συνεισφέρει περίπου στο 46% της πρωτογενούς παραγωγής, κυρίως μέσω των φωτοτροφικών δραστηριοτήτων των πρωτίστων και των προκαρυωτικών μικροβίων τα οποία αποτελούν τη βάση των θαλάσσιων τροφικών πλεγμάτων (Field et al., 1998; Mitra et al., 2014). Το φυτοπλαγκτό, εφόσον είναι ο φωτοσυνθετικός οργανισμός των μικροβιακών τροφικών πλεγμάτων χρήζει ιδιαίτερης προσοχής και μελέτης, με σκοπό τον ορθό υπολογισμό του ποσοστού πρωτογενούς παραγωγής που παράγεται μέσω αυτού και κατά πόσο αυτό το ποσοστό μεταβάλλεται λόγω της χρήσης της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης. Η επισήμανση ενός μικτότροφου οργανισμού ως απλώς φυτοπλαγκτό ή ζωοπλαγκτό φέρει ιδιαίτερες επιπτώσεις καθώς "ποσοτικοποιούμε" λάθος τη συγκέντρωση της χλωροφύλλης των οργανισμών αυτών, ως ένδειξη πρωτογενούς παραγωγής εκ των φωτοτροφικών ειδών και όχι ως ένα αποτέλεσμα μικτοτροφικής δραστηριότητας και αυτό λόγω ανεπαρκούς περιγραφής της λειτουργικότητας της μικτοτροφίας (Flynn et al., 2013).

Απόρροια όλων των παραπάνω είναι η άμεση ανάγκη μελέτης της μικτοτροφικής στρατηγικής του φυτοπλαγκτού στα μικροβιακά τροφικά πλέγματα. Σκεφτείτε ότι σε παγκόσμια κλίμακα το φυτοπλαγκτό αποτελεί τον κύριο παραγωγό οργανικής ύλης, με το νανοπλαγκτό να εκτελεί άνω του 90% της

φωτοσύνθεσης. Ωστόσο, για τον υπολογισμό του πραγματικού ποσοστού, θα πρέπει να ληφθεί σοβαρά υπόψιν η πραγματική παραγωγή οργανικών ενώσεων, δηλαδή να γίνει ποσοτικοποίηση της μικτοτροφίας, και η αντίστοιχη κατανάλωση αυτών από τους μικροοργανισμούς (Pomeroy, 1974; Sherr & Sherr, 1994). Οι Andrews & Williams (1971) έκαναν κάποιες μετρήσεις του ρυθμού αφομοίωσης γλυκόζης των βακτηρίων και με βάση τα αποτελέσματα διαφαίνεται ότι τα βακτήρια μετασχηματίζουν ένα μεγάλο μέρος της πρωτογενούς παραγωγής σε διαλυμένα οργανικά στοιχεία της δευτερογενούς παραγωγής και αυτό έχει ως αποτέλεσμα να μπορούν να μεταφέρουν τουλάχιστον 30% περισσότερη ενέργεια στα υψηλότερα τροφικά επίπεδα από αυτή που υπολογίζεται (Pomeroy, 1974). Επιπλέον ένα πολύ μεγάλο ποσοστό φωτοχρωστικού νανοπλαγκτού έχει παρατηρηθεί ότι είναι φαγοτροφικό. Από τα παραπάνω διαφαίνεται ότι το νανοπλαγκτό που φέρει φωτοχρωστικές, το οποίο θηρεύει βακτήρια, μαζί με το θήραμά του-όπως έχει άλλωστε αναφερθεί- αποτελούν τη βάση των μικροβιακών τροφικών πλεγμάτων και είναι άμεση η ανάγκη μελέτης των αλληλεπιδράσεών τους, ώστε να υπάρξει μία αντιπροσωπευτική εικόνα της πρωτογενούς παραγωγής. Άλλωστε οι αλλαγές της πρωτογενούς παραγωγής στους ωκεανούς, οδηγούν σε αλλαγές της παγκόσμιας βιοχημικής κατάστασης και προφανώς επηρεάζουν τη γεωχημεία της γης εδώ και πάνω από τρία δεκαετομμύρια χρόνια (Falkowski et al., 1998). Η σωστή μέτρηση, -κατά προσέγγιση έστω- της πρωτογενούς παραγωγής, δηλαδή ουσιαστικά της διαθέσιμης ενέργειας από την οποία εξαρτώνται όλες οι μορφές ζωής στη Γη, είναι πολύ σημαντική.

Πέρα από την άμεση ανάγκη μελέτης και συμπερίληψης της μικτοτροφίας στα βακτηριακά τροφικά πλέγματα, θα πρέπει να επιχειρηθεί η κατανόηση και η ποσοτικοποίησή της. Είναι ιδιαίτερα σημαντικό να ερευνηθεί μέχρι ποιο σημείο συμβαίνει η μικτοτροφία μεταξύ των υδάτινων μικροοργανισμών, αφού αυτό θα παρέχει καινούριες προοπτικές για τον περιορισμό, τον ανταγωνισμό και την συνύπαρξη των πόρων ενός συστήματος (Flöder et al., 2006). Οι λόγοι που η μικτοτροφία είναι ιδιαίτερα σημαντική και αναγκαστικά πρέπει να συμπεριλαμβάνεται στα βακτηριακά τροφικά πλέγματα είναι πολλοί και αποδεικνύονται σαφώς από τα παραπάνω καθώς και μέσω εργαστηριακών μελετών.

#### 1.4 Εργαστηριακές Μελέτες σε Μικτότροφους Οργανισμούς

Οι φυτοπλαγκτονικές κοινότητες που αποτελούνται και περιστασιακά κυριαρχούνται από είδη, τα οποία ακολουθούν μία μικτοτροφική στρατηγική θρέψης - συνδυάζοντας τη φωτοσύνθεση και τη φαγοκυττάρωση συγκεκριμένης τροφής - έχουν μελετηθεί αρκετά, με πολυάριθμες μελέτες πάνω σε διαχωρισμένα σύνολα όπως τα χρυσόφυτα, τα μαστιγοφόρα και τα κρυπτόφυτα (Sanders et al., 2001). Οι εργαστηριακές μελέτες αυτές, αποδεικνύουν τα πλεονεκτήματα και τα μειονεκτήματα της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης καθώς και τους λόγους για τους οποίους ένας μικροοργανισμός στρέφεται στη μικτοτροφία για την πρόσληψη της τροφής του.

Τα πλεονεκτήματα που μπορεί να φέρει ένας μικτότροφος οργανισμός δείχνουν πολύ λογικά και άμεσα, αν αναλογιστεί κανείς ότι κάθε τροφικό πλέγμα βρίσκεται κάτω από απρόβλεπτες περιβαλλοντικές συνθήκες. Ένα άμεσο λοιπόν όφελος αυτών των οργανισμών, σε σχέση με τους αποκλειστικά αυτότροφους ή ετερότροφους οργανισμούς, δείχνει να αποτελεί η πιο "εύκολη" επιβίωση σε δύσκολες συνθήκες (Thingstad et al., 1996), οι οποίες δεν ευνοούν την εκάστοτε συμβατική μέθοδο πρόσληψης τροφής.

Η κατανάλωση βακτηρίων από τα φαγοτοφικά πρώτιστα και ιδίως από το ετεροτροφικό νανοπλαγκτό, έχει χαρακτηριστεί ως ο κύριος λόγος απώλειας βακτηρίων σε ένα βακτηριακό τροφικό πλέγμα (Jurgens & Gute, 1994; Fenchel, 1982a, 1982b). Η βακτηριοφαγία σε ένα υποχρεωτικά φωτοτροφικό μαστιγοφόρο, μπορεί να είναι μία σημαντική στρατηγική για την απόκτηση θρεπτικών κατά τη διάρκεια περιόδων, όπου τα ανόργανα θρεπτικά περιορίζονται· άλλωστε σε πολλές μελέτες έχει αποδειχθεί ότι τα συγκεκριμένα μαστιγοφόρα έδειξαν να αυξάνουν το ρυθμό θήρευσης βακτηρίων, όταν ο φώσφορος βρισκόταν σε χαμηλή συγκέντρωση (Nyggaard & Tobiesen, 1993). Οι Nygaard & Tobiesen (1993) λοιπόν, έκαναν πολλά πειράματα σε είδη που πρωταρχικά είναι υποχρεωτικά αυτότροφα, ώστε να δουν αν όντως η βακτηριοφαγία συμβαίνει ενόσω υπάρχει η έλλειψη κάποιου μακροθρεπτικού στοιχείου. Αυτό που παρατήρησαν είναι ότι πράγματι ο ρυθμός θήρευσης βακτηρίων επηρεαζόταν και μάλιστα αυξανόταν σε περίπτωση όπου υπήρχε έλλειψη κάποιου θρεπτικού συστατικού. Αρκετές μελέτες έχουν λάβει χώρα, με σκοπό τον προσδιορισμό των επιπτώσεων της έλλειψης βασικών θρεπτικών συστατικών σε ένα μικροβιακό τροφικό πλέγμα και πόσο κάτι τέτοιο οδηγεί στην απόκτηση της μικτοτροφικής στρατηγικής. Για παράδειγμα, ο Caron και η ομάδα του (1993), παρατήρησαν ότι το *Dinobryon cylindricum* παρόλο που είναι υποχρεωτικά αυτότροφο-δηλαδή δε μπορεί να επιβιώσει δίχως τη φωτοσύνθεση-προκειμένου να αποκτήσει τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά για την πραγμάτωση της φωτοσύνθεσης, ξεκινούσε τη μικτοτροφική στρατηγική μέσω της θήρευσης βακτηρίων. Μέσα από τις παραπάνω μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί, γίνεται αντιληπτό ένα πολύ σημαντικό πλεονέκτημα των μικτότροφων οργανισμών. Συγκεκριμένα, αναφερόμαστε στην απόκτηση των μακροθρεπτικών συστατικών που χρειάζεται ένας οργανισμός, μέσω της χρήσης της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης, όταν αυτά τα συστατικά δε βρίσκονται σε επάρκεια στο περιβάλλον του (Li et al., 1999).

Οι Kimura & Ishida το 1985 απομόνωσαν το μικτότροφο *Uroglena americana* και το έβαλαν να επωάζεται υπό την παρουσία του *Escherichia Coli* (βακτήριο). Υστερα από λίγο χρονικό διάστημα διαπίστωσαν ότι τα βακτηριακά κύτταρα είχαν καταναλωθεί από το χρυσόφυτο. Με αυτό τον τρόπο απέδειξαν ότι το *U. americana* είναι ένας φωτοφαγοτροφικός- δηλαδή αλλιώς μικτότροφος -οργανισμός ο οποίος χρησιμοποιεί τη θήρευση βακτηρίων στην προσπάθειά του να αποκτήσει φωσφολιπίδια από το θήραμά του (Kimura & Ishida, 1985). Μέσω αυτού του πειράματος διαφαίνεται ότι ένας μικτότροφος οργανισμός, ο οποίος χρειάζεται για την επιβίωση του κάποιον αναπτυξιακό παράγοντα, όπως τα φωσφολιπίδια στην

συγκεκριμένη περίπτωση, καταφεύγει στη θήρευση βακτηρίων. Αυτό οδηγεί στην αναγνώριση ενός ακόμα σημαντικού πλεονεκτήματος της χρήσης της μικτοτροφίας. Πολλές έρευνες έχουν γίνει και έχουν αποδείξει τα οφέλη ενός μικτότροφου οργανισμού, τα οποία τα λαμβάνει από το θήραμά του, είτε για την άμεση επιβίωσή του είτε για την περαιτέρω ανάπτυξή του. Μία άλλη εξίσου σημαντική έρευνα πραγματοποιήθηκε από τους Aaronson & Baker (1959), οι οποίοι μελέτησαν τη μικτοτροφία των *Ochromoanas malhamensis* και *O.donica* και απέδειξαν ότι η ανάγκη των συγκεκριμένων οργανισμών για κάποιες βιταμίνες, όπως η B12, τα οδηγεί στη φαγοτροφία. Συγκεκριμένα αυτά τα δύο είδη χρυσομονάδων, αποδείχτηκε ότι καταφεύγουν στη μικτοτροφία για την απόκτηση των Β-βιταμινών που χρειάζονται και τις οποίες λαμβάνουν από τη θήρευση βακτηριακών κυττάρων (Aaronson & Baker, 1959). Συνεπώς, τα μικτότροφα έχουν ένα πολύ σημαντικό πλεονέκτημα καθώς για την απόκτηση κάποιου αναγκαίου παράγοντα-όπως φωσφολιπίδια, βιταμίνες (Gude, 1989) ή Β-βιταμίνες-καταφεύγουν στη θήρευση βακτηρίων. Επομένως, μέσω της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης οι οργανισμοί εξασφαλίζουν την επιβίωσή τους, παρόλο που αυτά τα στοιχεία που προαναφέρθηκαν μπορεί είτε να είναι περιορισμένα στο περιβάλλον τους είτε ακόμα και μη προσβάσιμα μέσω του συμβατού τρόπου πρόσληψης τροφής των οργανισμών.

Επιπλέον, οι Bird & Kalff (1987) έκαναν μία μελέτη των ρυθμών ανάπτυξης του μικτότροφου *Dinobryon* κατά τη διάρκεια ημέρας και νύκτας, με σκοπό να ελέγξουν τις επιπτώσεις του φωτός στη φαγοτροφική συμπεριφορά του. Αυτό που διαπιστώθηκε είναι ότι αυτά τα είδη, που είναι σε πληθώρα στα υδάτινα περιβάλλοντα, είναι "αδηφάγοι" καταναλωτές βακτηρίων. Μάλιστα περισσότερο εξαρτώνται για την ανάπτυξή τους από τα βακτήρια παρά από τη φωτοσύνθεση, τουλάχιστον όταν υπάρχει χαμηλή ένταση φωτός. Συνεπώς, ένα επιπλέον ιδιαίτερα σημαντικό πλεονέκτημα των μικτότροφων οργανισμών, είναι ότι σε συνθήκες χαμηλού φωτός, στρέφονται στη στρατηγική της μικτοτροφίας για τη συμπλήρωσή-ή και ακόμα την ολοκληρωτική παροχή- της ενέργειας που χρειάζονται από τη φωτοσύνθεση (Calbert et al., 2012). Επιπλέον, οι μικτότροφοι οργανισμοί μπορούν να θηρεύουν βακτήρια, όταν υπάρχει αρκετό φως αλλά ανεπαρκή θρεπτικά συστατικά, δίνοντας ως τροφή στα βακτήρια διαλυμένο οργανικό άνθρακα, ενώ αυτά συλλέγουν πολύτιμα θρεπτικά συστατικά, αποκλείοντας έτσι τους ανταγωνιστές τους ( τα βακτήρια ) (Thingstand et al., 1996).

Συνοψίζοντας λοιπόν τα μέχρι τώρα παρατηρηθέντα, μέσα από πειράματα, πλεονεκτήματα των μικτότροφων οργανισμών έχουμε: οι οργανισμοί που μπορούν να ακολουθήσουν τη μικτοτροφική στρατηγική καταφέρνουν να επιβιώσουν σε αρκετά δυσμενείς συνθήκες, όπως η έλλειψη φωτός, θρεπτικών συστατικών, μακροθρεπτικών συστατικών και άνθρακα, ενώ παράλληλα καταφέρνουν να αποκλείσουν τους ανταγωνιστές τους. Όμως ουδέν καλό αμιγές κακού και με αυτό εννοούμε ότι σαφώς υπάρχουν και πολλά μειονεκτήματα της μικτοτροφικής στρατηγικής.

Η διατήρηση δύο μεταβολικών διεργασιών, δηλαδή της αυτοτροφικής και της

ετεροτροφικής οδού θρέψης, καταλήγει σε επιπλέον μεταβολικά κόστη για τους μικτότροφους οργανισμούς. Συγκεκριμένα μέσα από έρευνες, έχει παρατηρηθεί ότι οι οργανισμοί που ακολουθούν τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης, έχουν χαμηλότερους ρυθμούς αναπαραγωγής σε σχέση με τους αποκλειστικά αυτότροφους ή ετερότροφους οργανισμούς (Flöder et al., 2006). Ο Rothhaupt (1996α,1996β) πραγματοποίησε μία έρευνα πάνω στα μικτότροφα *Ochromonas*, θέλοντας να ελέγξει τις απώλειες και τις δυσκολίες που ίσως έχει ένας μικτότροφος οργανισμός, σε σχέση με τους οργανισμούς που ακολουθούν αποκλειστικά μία συμβατική μέθοδο πρόσληψης ενέργειας. Τα *Ochromonas* αποτελούν θηρευτές βακτηρίων, έχοντας όμως την ιδιότητα να ενισχύουν τους φωτοσυνθετικούς χλωροπλάστες τους και να αναπτύσσονται φωτοτροφικά, όταν οι συγκεντρώσεις θηράματος είναι χαμηλές (Rothhaupt 1996α). Στην πρώτη μελέτη που έκανε, συνέκρινε τα μικτοτροφικά μαστιγοφόρα *Ochromonas* με κάποια αποκλειστικά ετεροτροφικά μαστιγοφόρα, θέλοντας να δει την επίπτωση της έλλειψης φωτός αλλά και της συγκέντρωσης θηράματος. Αυτό που διαπίστωσε είναι ότι σε οποιαδήποτε συγκέντρωση και αν βρισκόταν το θήραμα (βακτήρια), ο ετερότροφος οργανισμός απέκτησε πολύ μεγαλύτερους αναπτυξιακούς ρυθμούς σε κατάσταση σκότους, ενώ ο μικτότροφος απέκτησε μία σχετικά καλύτερη αναπτυξιακή θέση, μόνο όταν ήταν σε θέση να φωτοσυνθέσει σε ικανοποιητικό βαθμό. Παρόλο που ο μικτότροφος οργανισμός κατάφερε να επιβιώσει, δεν έφτασε σε καμία περίπτωση σε κατάσταση ανταγωνισμού με τον αποκλειστικά ετερότροφο οργανισμό σε χαμηλή ένταση φωτός. Από την παραπάνω μελέτη διαφαίνεται ότι ο μόνος τρόπος να επικρατήσει ένας μικτότροφος οργανισμός έναντι ενός αποκλειστικά ετερότροφου οργανισμού, είναι υπό συνθήκες που μόνο η φωτοσύνθεση είναι τρόπος πρόσληψης τροφής και όταν συμβαίνει το αντίθετο, δηλαδή η πρόσληψη τροφής γίνεται φαγοτροφικά, τότε ο μικτότροφος οργανισμός αποκλείεται από τον αποκλειστικά ετερότροφο. Στη δεύτερη μελέτη, συγκρίνει εκ νέου τα *Ochromonas* με έναν αποκλειστικά αυτότροφο οργανισμό αυτή τη φορά. Σε αντιστοιχία με την προηγούμενη έρευνα, διαπιστώνεται ότι ο μικτότροφος δε μπορεί να αναπτυχθεί επαρκώς σε καταστάσεις που ευνοούν τη φωτοσύνθεση. Μέσα από τις δύο παραπάνω μελέτες αποδεικνύεται ότι ένας μικτότροφος οργανισμός πάντα είναι σε υποβιβασμένη θέση σε σύγκριση με έναν αποκλειστικά ετερότροφο ή έναν αποκλειστικά αυτότροφο οργανισμό. Η υψηλή προσπάθεια των μικτότροφων οργανισμών να διαθέτουν παράλληλα ένα φωτοτροφικό και ένα φαγοτροφικό μεταβολικό σύστημα, δημιουργεί μεγάλα βασικά μεταβολικά κόστη και περιορίζει τους αναπτυξιακούς ρυθμούς τους, σε σχέση με τους εξειδικευμένους σε μία συμβατική στρατηγική θρέψης οργανισμούς (Rothhaupt, 1996b).

Ένα άλλο μειονέκτημα πέρα από τα μεγάλα μεταβολικά κόστη των μικτότροφων οργανισμών, αποτελεί ο χρόνος μετάβασης από τη μία στρατηγική θρέψης στην άλλη. Διαφορετικοί οργανισμοί έχουν διαφορετικό χρόνο μετάβασης άρα διαφορετικά κόστη και επιβίωση. Αν ο χρόνος που χρειάζεται ένας φαγοτροφικός, αρχικά για παράδειγμα οργανισμός, όταν πλέον διέλθει σε καταστάσεις υψηλής έντασης φωτός αλλά χαμηλής πυκνότητας θηράματος, να καταφέρει να ενεργοποιήσει τους φωτοσυνθετικούς του μηχανισμούς στις νέες

περιβαλλοντικές συνθήκες ώστε να επιβιώσει φωτοτροφικά είναι αρκετά μεγάλος, τότε ίσως να μην είναι σε θέση να καταφέρει να επιβιώσει ενάντια στους εξειδικευμένους ανταγωνιστές του. Ο Flöder (2006) μελετώντας το μικτότροφο *Ochromonas minima* έδειξε ότι αποκτά τη φαγοτροφική ή φωτοτροφική στρατηγική θρέψης ταυτοχρόνως, δίχως να χρειάζεται χρόνο προσαρμογής στις νέες συνθήκες. Ωστόσο αυτό είναι σχετικά σπάνιο για τα υπόλοιπα μικτότροφα, τα οποία χρειάζονται αρκετό χρόνο για την ενεργοποίηση της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης.

## 1.5 Κατηγοριοποίηση Μικτότροφων Οργανισμών

Λόγω της έντονης ανάγκης για μελέτη των μικτότροφων οργανισμών έχει γίνει δυνατή η κατηγοριοποίησή τους, με βάση τον τρόπο και τους λόγους που κάθε οργανισμός καταφεύγει στη μικτοτροφία. Η Stoecker (1998) πρότεινε έξι τύπους μικτότροφων οργανισμών οι οποίοι και παρατίθενται παρακάτω :

I. Ο πρώτος τύπος μικτοτροφίας αποτελείται από τα "ιδανικά" μικτότροφα. Λόγω ελάχιστων παραδειγμάτων τέτοιων οργανισμών μέσα από τις πειραματικές μελέτες αποτελούν την πιο αμφισβητούμενη ομάδα μικτότροφων οργανισμών (Μπαρσάκης, 2013). Τα συγκεκριμένα μικτότροφα ονομάστηκαν έτσι, διότι έχουν τη δυνατότητα να αναπτύσσονται χρησιμοποιώντας εξίσου τη φωτοτροφία και τη φαγοτροφία. Ουσιαστικά, έχουν την ικανότητα να επιτύχουν την μέγιστη ανάπτυξή τους χρησιμοποιώντας τη φωτοσύνθεση, τη φαγοτροφία ή ακόμα και ένα συνδυασμό των δύο αυτών τρόπων πρόσληψης τροφής (Stoecker, 1988). Οι Skovgaard et al. (1996) και Hansen et al. (2000) έδειξαν ότι το δινομαστιγοφόρο *Flagellidium subglobosum* αποτελεί ένα ιδανικό μικτότροφο οργανισμό, μιας και είναι ικανό να αναπτυχθεί φωτοτροφικά στις μονοκαλλιέργειες και αντίστοιχα να χρησιμοποιήσει τη φαγοτροφία για ανάπτυξη στο σκοτάδι.

II. Ο δεύτερος τύπος συντίθεται από τα φαγοτροφικά φύκη, τα οποία αρχικά είναι φωτοσυνθετικά, αλλά υπό κάποιες συνθήκες καταναλώνουν βακτήρια και μάλιστα αυτές οι συνθήκες δίνουν την υποκατηγοριοποίηση του συγκεκριμένου είδους.

II.A) Στην πρώτη υποκατηγορία ανήκουν τα φαγοτροφικά φύκη, τα οποία στρέφονται στη μικτοτροφία λόγω έλλειψης ανόργανων θρεπτικών συστατικών (DIN). Όταν τα διαλυμένα ανόργανα θρεπτικά συστατικά περιορίζονται, η φωτοσύνθεση εξαρτάται άμεσα από τη συγκέντρωση θηράματος και η θήρευση από την ένταση της ακτινοβολίας. Ένα είδος που φαίνεται να ανήκει σε αυτή την κατηγορία είναι το χρυσόφυτο *Dinobryon cylindricum*, το οποίο παρουσιάζει υψηλούς ρυθμούς θήρευσης βακτηρίων (βακτηριοφαγία) και αποκτά ένα τεράστιο μερίδιο ενέργειας και θρεπτικών (μέχρι 79%) μέσω της κατανάλωσης της βακτηριακής βιομάζας και όχι

μέσω της φωτοσύνθεσης (Caron et al., 1993).

II.B) Στη δεύτερη υποκατηγορία ανήκουν όσα στρέφονται στη θήρευση όταν κάποιος αναπτυξιακός παράγοντας που χρειάζονται, απουσιάζει. Θεωρείται ότι τα διαλυμένα ανόργανα θρεπτικά συστατικά είναι η μόνη πηγή για φώσφορο ή νιτρικά για την ανάπτυξή τους. Ωστόσο η κατανόηση του ρόλου των ανόργανων θρεπτικών συστατικών για αυτούς τους οργανισμούς δεν είναι τόσο εμφανής στη φυσιολογία τους, καθώς αν τα βακτήρια λειτουργούν μόνο για την παροχή κάποιου αναπτυξιακού παράγοντα θα περιμέναμε η φαγοτροφία να ποικίλει με βάση τη φωτοσύνθεση, κάτι που δεν παρατηρήθηκε στην έρευνα των Keller et al. (1994).

II.Γ) Στην τρίτη υποκατηγορία ανήκουν όσα στρέφονται στην φαγοτροφία, λόγω έλλειψης φωτός. Η θήρευση αποτελεί τη στρατηγική που ακολουθούν τα φαγοτροφικά φύκη όταν δε μπορούν να αποκτήσουν την ενέργεια και τον άνθρακα που χρειάζονται λόγω χαμηλής έντασης φωτός. Ένα βασικό πλεονέκτημα της μικτοτροφίας θεωρείται η ύπαρξη μίας επιπλέον πηγής άνθρακα, μιας και είναι κάτι που χρειάζονται απαραίτητα οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί σε καταστάσεις χαμηλού φωτός (Rothhaupt 1996a, 1996b). Το θήραμα χρησιμοποιείται αρχικά ως πηγή ενέργειας (άνθρακας) για την ενίσχυση του ρυθμού ανάπτυξης, αλλά υπό σημαντικό περιορισμό των θρεπτικών τα συγκεκριμένα μικτότροφα συχνά χρησιμοποιούν το θήραμα τους ακόμα και για την εξασφάλιση βασικών και απαραίτητων θρεπτικών (Jones 1997). Η φωτοσύνθεση αυτών των ειδών είναι ανεξάρτητη της σίτισης και η σίτιση είναι αντιστρόφως ανάλογη της έντασης της ακτινοβολίας (Stoecker, 1988). Παραδείγματα αυτής της ομάδας αποτελούν τα μαστιγοφόρα *Chrysochromulina brevifilum* (Jones et al., 1993) τα οποία είναι υποχρεωτικά αυτότροφα-δηλαδή, δίχως την ικανότητα να επιβιώσουν στο σκοτάδι ακόμη και υπό την πληθώρα θηράματος -που όμως καταφέρνουν να ενισχυθούν υπό την παρουσία θηράματος όταν το φως περιορίζει την ανάπτυξή τους (Jones, 1997). Σε αυτά τα είδη η φωτοσύνθεση είναι ανεξάρτητη της θήρευσης, ενώ η θήρευση είναι συνήθως αντιστρόφως ανάλογη της έντασης του φωτός.

III. Το τρίτο μοντέλο περιλαμβάνει τα φωτοσυνθετικά πρωτόζωα, τα οποία αρχικά είναι μόνο φαγοτροφικά, αλλά κάποιοι ιδιαίτεροι λόγοι τα οδηγούν στη φωτοτροφία. Αυτοί οι λόγοι δίνουν την υποκατηγοριοποίησή τους σε δύο ομάδες. Τα συγκεκριμένα μικτότροφα αποκτούν τον περισσότερο άνθρακα, νιτρικά και φώσφορο που χρειάζονται μέσω της κατανάλωσης θηράματος και αναπτύσσονται ελάχιστα ή καθόλου υπό απουσία θηράματος, δηλαδή η θήρευση είναι ανεξάρτητη του διαλυμένου ανόργανου άνθρακα αλλά και του φωτός (Stoecker 1988).

III.A) Σε αυτή την υποκατηγορία ανήκουν τα πρωτόζωα, τα οποία ναί μεν είναι φαγοτροφικά αλλά διαθέτουν χλωροπλάστες, συνεπώς μπορούν να

φωτοσυνθέτουν. Η περιεκτικότητα χλωροφύλλης και ο ρυθμός φωτοσύνθεσης μειώνονται δραστικά όταν υπάρχει θήραμα, οπότε φωτοσυνθέτουν μόνο σε περιπτώσεις που δεν έχουν συγκεκριμένη τροφή (Stoecker, 1988). Ο Caron et al. (1990) σε μία μελέτη του πάνω στο χρυσόφυτο *Posterioochromonas malhamensis*, απέδειξε ότι το συγκεκριμένο είδος ανήκει σε αυτή την κατηγορία. Το συγκεκριμένο μικτότροφο έχει πάντα μεγαλύτερο ρυθμό θήρευσης βακτηρίων από ότι φωτοσυνθετικό ρυθμό, δηλαδή είναι φαγοτροφικό όταν το θήραμα είναι παρόν και μάλιστα μόνο τότε αναπτύσσεται ικανοποιητικά. Επιπλέον, παρατηρήθηκε ότι επικαλείται τη στρατηγική της φωτοτροφίας για την επιβίωσή του, μόνο όταν βρίσκεται σε συνθήκες απουσίας της απαραίτητης βακτηριακής βιομάζας, ώστε να επιτύχει την ανάπτυξή του ετεροτροφικά (Caron et al., 1990).

III.B) Σε αυτή την υποκατηγορία ανήκουν τα φαγοτροφικά πρωτόζωα τα οποία χρησιμοποιούν τη φωτοσύνθεση με σκοπό τη συμπλήρωση των αναγκών τους σε άνθρακα. Πολλά μη φωτοσυνθετικά πρώτιστα έχουν την ικανότητα να αποκτούν τον άνθρακα που χρειάζονται μέσω ενδοσυμβιωτικών αλληλεπιδράσεων με άλλα πρώτιστα ή μέσω ενός ειδικευμένου τρόπου θήρευσης που αποκαλείται κράτηση οργανιδίων. Η κράτηση οργανιδίων είναι μία στρατηγική τελείως διαφορετική από την ενδοσυμβίωση, μιας και μέσω αυτής γίνεται η αιχμαλώτιση ενός φυτικού μικροοργανισμού και στη συνέχεια η αφαίρεση και προσωρινά κράτηση ενός ή περισσότερων οργανιδίων του, όπως για παράδειγμα η "κλοπή" χλωροπλάστεων (Johnson, 2011). Αυτό το είδος μικτότροφων οργανισμών χρειάζεται συγκεκριμένη τροφή για την ανάπτυξή του και χρησιμοποιεί τη φωτοσύνθεση μόνο εφόσον ο υπάρχον άνθρακας δε βρίσκεται σε αρκετή ποσότητα. Συνεπώς, η φωτοσύνθεση είναι άμεσα συνδεδεμένη με τη διαθεσιμότητα και την κατανάλωση του θηράματος, μιας και η σύνθεση και η διατήρηση των φωτοσυνθετικών πλαστιδίων εξαρτάται από τα νιτρικά και το φώσφορο που αποκτά μέσω της θήρευσης (Stoecker, 1988). Το *Noctiluca miliaris* αποτελεί ένα μεγάλο θαλάσσιο μαστιγοφόρο το οποίο τρέφεται μέσω της θήρευσης και δεν περιέχει χλωροπλάστες (Sweeney, 1971). Ωστόσο φέρνοντας σε επαφή το συγκεκριμένο μαστιγοφόρο με φωτοτροφικό οργανισμό παρατηρήθηκε ότι υπό την απουσία συγκεκριμένης τροφής, κατάφερε να επιβιώσει χρησιμοποιώντας συμβιωτικά του φωτοτροφικού οργανισμού (Sweeney 1971). Άλλα τυπικά είδη αυτής της κατηγορίας είναι το *Poterioochromonas malhamensis* σύμφωνα με έρευνα των Sanders et al. (1990) και Palsson et al. (2004) όπως και ορισμένα από τα μαστιγοφόρα *Ochromonas* που έχουν μελετηθεί εκτενώς.

## 1.6 Προϋπάρχοντα Μαθηματικά Μοντέλα

Λόγω της αναγνώρισης της μεγάλης σπουδαιότητας που κατέχει η μικτοτροφία στα μικροβιακά τροφικά πλέγματα, τα τελευταία χρόνια όλο και περισσότερες



μελέτες έχουν αρχίσει να τη συμπεριλαμβάνουν στα τροφικά πλέγματα. Ωστόσο, υπάρχουν αρκετοί ερευνητές που ενώ παρουσιάζουν και κατανοούν το ιδιαίτερο ενδιαφέρον και την άμεση ανάγκη μελέτης της μικτοτροφίας, τελικά είτε δεν καταφέρνουν να την ενσωματώσουν στα μαθηματικά τους μοντέλα, είτε δεν την απεικονίζουν με ορθό τρόπο. Έχει αναγνωριστεί η ανάγκη ποσοτικοποίησης της μικτοτροφίας, ώστε να γίνει κατανοητό το κόστος και τα οφέλη που συνεισφέρει η συγκεκριμένη στρατηγική θρέψης, όμως δυστυχώς η πολυπλοκότητα των διεργασιών των οργανισμών των μικροβιακών πλεγμάτων αλλά και των περιβαλλοντικών συνθηκών στις οποίες υπόκεινται τα τροφικά πλέγματα καθιστούν δύσκολη τη μελέτη αυτή. Ο Poggiale και οι συνεργάτες του (2010), παρόλη τη διαδεδομένη πλέον έννοια της μικτοτροφίας, δημιουργεί ένα μηχανιστικό μοντέλο βασισμένο στις συνθετικές μονάδες και στη θεωρία ενεργειακού ισοζυγίου, θέλοντας να ερευνήσει τη δυναμική ενός τροφικού πλέγματος δίχως όμως να συμπεριλάβει τη μικτοτροφία. Αντιθέτως, ελέγχει μόνο τις αλληλεπιδράσεις του ζωπλαγκτού-φυτοπλαγκτού και σαφώς μία τέτοια έρευνα δε μπορεί να εφαρμοστεί σε ένα μεγαλύτερο τροφικό πλέγμα στο οποίο υπάρχουν πολλοί περισσότεροι ανταγωνιστές και που μάλιστα κάποιοι θα είναι μικτότροφοι. Ο Poggiale ουσιαστικά επαναπροσδιορίζει το μοντέλο του Anersen (1997), δίχως όμως να περιέχει τους απαραίτητους οργανισμούς και τις καθιερωμένες αλληλεπιδράσεις τους. Έχοντας ως στόχο τον έλεγχο της ανάπτυξης των παραγωγών και των καταναλωτών μέσω του περιορισμού των θρεπτικών του συστήματος, δεν καταφέρνει να υπολογίσει τα πραγματικά μεταβολικά κόστη. Ο Baretta και οι συνεργάτες του (1994) από την άλλη, συγκρίνουν τα ήδη υπάρχοντα αποτελέσματα ενός πειράματος του μεσόκοσμου μέσω ενός δυναμικού προσομοιωτικού μοντέλου ώστε να ελέγξουν την εγκυρότητα του μοντέλου. Το πρόβλημα στο συγκεκριμένο μοντέλο είναι ότι πάλι δε συμπεριλαμβάνεται η κατά κόρον πλέον διαδεδομένη μικτοτροφία του φυτοπλαγκτού. Πέρα από αυτό όμως, δε διαχωρίζει τα θρεπτικά συστατικά από τον άνθρακα και αυτό σαφώς οδηγεί στη συνεχή επάρκεια των θρεπτικών συστατικών, πράγμα που εξασφαλίζει τον μη ανταγωνισμό μεταξύ βακτηρίων και φυτοπλαγκτού. Μη ξεχνάμε ότι ο ρόλος του μικροβιακού τροφικού πλέγματος στην πρωτογενή παραγωγή καθώς και της μικτοτροφίας που οδηγεί στη βακτηριοφαγία είναι τα ζητήματα τα οποία έχουν οδηγήσει σε όλη αυτή την έρευνα για την επιτυχή δημιουργία ενός μαθηματικού μοντέλου, που θα μπορεί να απεικονίσει σαφώς τις παραπάνω έννοιες. Το 1995 οι Baretta et. al επαναπροσδιορίζουν το παραπάνω μοντέλο εισάγοντας το μικτότροφο οργανισμό και τα αποτελέσματα αλλάζουν άρδην. Υπάρχει μία σαφής αύξηση της πρωτογενούς παραγωγής του συστήματος και άκρως διαφορετική δυναμική του πληθυσμού. Ωστόσο το κακό είναι ότι η πρόσληψη τροφής των οργανισμών εξαρτάται ρητά από τα αποθέματα των θρεπτικών και έτσι δε μπορεί να ελεγχθεί η εξέλιξη του συστήματος όταν υπάρχει περιορισμός των βρώσιμων θρεπτικών. Οι Hammer & Pitchford αναδημιουργούν ένα μοντέλο σύμφωνα με το ήδη υπάρχον πλαγκτονικό μοντέλο των Truscott & Brindley (1994), θέλοντας να ελέγξουν τις επιπτώσεις της μικτοτροφίας σε ένα απλό σύστημα παραγωγού-καταναλωτή. Θεωρούν όμως ότι η μικτοτροφία του καταναλωτή μπορεί να αναπαρασταθεί ως ένα μικρό ποσοστό ανάμιξής του στην πρωτογενή παραγωγή. Ο Thingstad και οι

συνεργάτες του (1996) παρουσιάζουν ένα μοντέλο μικροβιακού τροφικού πλέγματος ενσωματώνοντας ως μικτότροφο οργανισμό έναν αυτότροφο που μπορεί να θηρέει βακτήρια. Το πρόβλημα σε αυτό το μοντέλο είναι ότι η ανάλυση της επιλογής της στρατηγικής θρέψης του μικτότροφου δεν επηρεάζεται από τις διάφορες συνθήκες του περιβάλλοντος αλλά θεωρεί ότι το μικροβιακό τροφικό πλέγμα υπόκειται σε ιδανικές φυσιολογικές και χημικές περιβαλλοντικές συνθήκες. Οι Stickney και συνεργάτες (2000) συνθέτουν μαθηματικές εκφράσεις για τους διαφορετικούς τύπους μικτότροφων ελέγχοντας τις επιπτώσεις του κάθε τύπου μικτοτροφίας σε ένα σύστημα ζωοπλαγκτού-φυτοπλαγκτού-θρεπτικών. Για τη μελέτη όμως αυτή βασίστηκαν σε πολύπλοκες και εμπειρικές σχέσεις για τους διάφορους τύπους μικτότροφων (Μπαρσάκης, 2013). Οι Ward και συνεργάτες (2011) παράγουν ένα μαθηματικό μοντέλο στο οποίο η ανάπτυξη κάθε οργανισμού είναι συνάρτηση εσωτερικών διεργασιών παρά περιβαλλοντικών και θρεπτικών συγκεντρώσεων. Το συγκεκριμένο μοντέλο ασχολείται μόνο με φαγοτροφικά μικτότροφα και έτσι δε μπορεί να εφαρμοστεί για τους άλλους τύπους μικτοτροφίας. Πέραν όμως αυτού, δεν λαμβάνει υπόψη τις επιπτώσεις του μεγέθους των οργανισμών αφού εξετάζει μόνο τις βιοφυσικές ιδιότητες των οργανισμών και δύσκολα είναι εφαρμόσιμο σε διαφορετικά μικτοτροφικά τροφικά πλέγματα, στα οποία υπάρχει η ανάγκη γνώσης των διαφορετικών φυσιολογικών λεπτομερειών της δομής των οργανισμών, που απαρτίζουν το εκάστοτε υπό μελέτη τροφικό πλέγμα. Οι Flynn & Mitra (2009) παρουσιάζουν ένα μηχανιστικό μοντέλο με τις αλληλεπιδράσεις του άνθρακα, των θρεπτικών συστατικών και του φωσφόρου, που συντελούνται σε ένα μικτοτροφικό πρώτιστο. Βασίζονται μόνο στη φυσιολογία του μικτότροφου με σκοπό να δείξουν την επίπτωση αυτού στη συμπεριφορά ενός συστήματος. Το πρόβλημα είναι ότι χρησιμοποιώντας μόνο τη στοιχειομετρική ανάλυση και μελέτη ενός μικτότροφου οργανισμού είναι δύσκολο να υπολογιστεί η βιομάζα που προήλθε μέσω της μικτοτροφίας. Για παράδειγμα ένα μικτότροφο που χρησιμοποιεί την κλοπή χλωροπλάστεων είναι λογικό να συνεχίζει να παράγει άνθρακα ακόμα και μετά την αιχμαλώτιση του θηράματος (Flynn & Mitra, 2009 ) και σαφώς κάτι τέτοιο επηρεάζει τις μετρήσεις και δεν ανταποκρίνεται στην πραγματικότητα. Οι Jost και συνεργάτες (2004) μελετούν τη μικτοτροφία εισάγοντάς έναν μικτότροφο οργανισμό σε ένα απλό τροφικό πλέγμα χρησιμοποιώντας τύπους που ακολουθούν τα Lotka-Volterra μοντέλα. Μη λαμβάνοντας υπόψη τις φυσιολογικές αλληλεπιδράσεις των μικτότροφων οργανισμών καθιστούν το μοντέλο μη ικανό να ποσοτικοποιήσει το μεταβολικό κόστος χρήσης της μικτοτροφίας και την αντιστάθμισή της με τις εναλλακτικές μεθόδους πρόσληψης ενέργειας (Μπαρσάκης, 2013). Οι Troost και συνεργάτες (2005a, 2005b) βασιζόμενοι στη DEB θεωρία μοντελοποίησαν τις μεταβολικές διεργασίες μέσω φυσιολογικών τύπων για την πρόσληψη και τη χρήση πηγών ενέργειας. Τα συγκεκριμένα μοντέλα σέβονται τις αρχές της ενέργειας, της διατήρησης της μάζας και τους στοιχειομετρικούς περιορισμούς για τη σύνθεση της βιομάζας, αλλά δεν είναι εφαρμόσιμα για διαφορετικές μορφές μικτοτροφίας. Επιπλέον, ο Λαγωνικάκης (2008) δημιούργησε ένα μοντέλο βασισμένο στη θεωρία ενεργειακού ισοζυγίου ενσωματώνοντας όλους τους μέχρι τώρα αναφερθέντες διαφορετικούς τύπους μικτοτροφίας. Τέλος, ο Μπαρσάκης (2013) ανέπτυξε ένα μηχανιστικό μοντέλο βασισμένο στη θεωρία ενεργειακού ισοζυγίου που

περιλαμβάνει τις τρεις διαφορετικές υποκατηγορίες του τύπου II μικτοτροφίας, διαχωρίζει το άζωτο και το φώσφορο ως ανόργανα θρεπτικά συστατικά και συνδυάζει τη μικτοτροφία με την τοξικότητα, σύμφωνα με τους μηχανισμούς του μεταβολισμού και της φυσιολογίας των οργανισμών.

## 1.7 Σκοπός της Εργασίας

Σκοπός της συγκεκριμένης εργασίας είναι η ανάπτυξη ενός μηχανιστικού μοντέλου φυσιολογίας της στρατηγικής θρέψης του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού, δηλαδή του οργανισμού που συνδυάζει την ικανότητα της φωτοτροφίας και της θήρευσης βακτηρίων. Στόχο αποτελεί η μελέτη των επιπτώσεων της μικτοτροφίας του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού σε ένα τροφικό πλέγμα όπου αυτότροφοι, ετερότροφοι αλλά και μικτότροφοι οργανισμοί μοντελοποιούνται με βάση μηχανισμούς πρόσληψης και χρήσης της ενέργειας από τον οργανισμό – άτομο. Το τροφικό πλέγμα που θα μελετηθεί περιγράφεται ως κανονική κοινότητα (canonical community Kooijman, 2010) και αποτελείται από τρεις ομάδες οργανισμών: τους παραγωγούς (φυτοπλαγκτό), που χρησιμοποιούν κυρίως φως και θρεπτικά για να παράξουν οργανικό υλικό, τους αποικοδομητές (βακτήρια), οι οποίοι κυρίως ελευθερώνουν θρεπτικά και τους καταναλωτές (ζωοπλαγκτό), οι οποίοι καταναλώνουν το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια. Το περιβάλλον περιλαμβάνει τα διαλυμένα ανόργανα θρεπτικά (άζωτο) και τη νεκρή οργανική ύλη (άζωτο και άνθρακα), η οποία αποτελείται από όλους τους νεκρούς οργανισμούς καθώς και από τα περιττώματα και τις απεκκρίσεις των ζωντανών οργανισμών.

Έχοντας ως στόχο τη μελέτη των επιπτώσεων της μικτοτροφίας στο τροφικό πλέγμα, θεωρούνται δύο μοντέλα: ένα μοντέλο στο οποίο το φυτοπλαγκτό είναι αυτότροφο και ένα μοντέλο στο οποίο το φυτοπλαγκτό συνδυάζει την αυτοτροφία και τη φαγοτροφία ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες.



## 2 ΤΟ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΟ ΜΟΝΤΕΛΟ

### 2.1 Θεωρία Ενεργειακού Ισοζυγίου (DEB)

Ένας στόχος της βιολογίας είναι η σύνδεση των διαδικασιών που συντελούνται σε διαφορετικά επίπεδα του οργανισμού. Για παράδειγμα, ο "κύκλος" των κυττάρων ενός οργανισμού μπορεί να αναπαρασταθεί ως μία σειρά μοριακών συμβάντων ή η δυναμική συμπεριφορά ενός πληθυσμού μπορεί να βασιστεί στη δυναμική των οργανισμών-ατόμων που αλληλοεπιδρούν με το περιβάλλον τους (Nisbet et al., 2000). Η ανάγκη πρόβλεψης της συμπεριφοράς των οργανισμών ως μία συνάρτηση της περιβαλλοντικής μεταβλητότητας, προήγαγε την διερεύνηση των τρόπων που οι οργανισμοί ακολουθούν τις αρχές της χρήσης της ενέργειας (Montalto et al., 2014). Ο Koopman αφιέρωσε 30 χρόνια έρευνας για τη δημιουργία μίας θεωρίας που να εξηγεί τις διεργασίες των οργανισμών για την πρόσληψη και χρήση της ενέργειας, η οποία καθιερώθηκε και ονομάστηκε Θεωρία Ενεργειακών Ισοζυγίων (Dynamic Energy Budget theory) ή αλλιώς θεωρία DEB. Η θεωρία DEB είναι ένα πλαίσιο μοντελοποίησης μεταβολικών διαδικασιών βασισμένων σε μηχανιστικούς κανόνες για την πρόσληψη και τη χρήση της ενέργειας και των θρεπτικών από έναν οργανισμό-άτομο. Τα μοντέλα DEB, που βασίζονται στη θεωρία, περιγράφουν τους ρυθμούς με τους οποίους ένας οργανισμός αποκτά ενέργεια και τη χρησιμοποιεί για φυσιολογικές διαδικασίες όπως είναι η διατήρηση, η ανάπτυξη αλλά και η αναπαραγωγή/διαίρεση (Lika & Nisbet, 2000). Βασίζονται σε απλές παραδοχές σχετικά με τους ρυθμούς με τους οποίους ένας οργανισμός προσλαμβάνει ενέργεια από το περιβάλλον του και σε κανόνες που περιγράφουν πώς αυτή η προσλαμβανόμενη ενέργεια κατανέμεται μεταξύ της διατήρησης, της ανάπτυξης και της αναπαραγωγής (Lika & Nisbet 2000). Τα DEB μοντέλα χρησιμοποιούν διαφορικές εξισώσεις για να περιγράψουν τους ρυθμούς αυτούς του οργανισμού-ατόμου, οι οποίοι ρυθμοί εξαρτώνται από την κατάσταση του οργανισμού (π.χ.,- ηλικία, μέγεθος, θρεπτική κατάσταση) και από την κατάσταση του περιβάλλοντος (π.χ.,-συγκέντρωση φαγητού, θερμοκρασία) και οι λύσεις αυτών των εξισώσεων αναπαριστούν την κατάσταση του ατόμου σε ένα δυναμικά μεταβαλλόμενο περιβάλλον (Nisbet et al., 2000). Στη θεωρία DEB, η

κατάσταση ενός οργανισμού περιγράφεται από τη βιομάζα, η οποία διακρίνεται σε αποθεματική (reserves) και δομική (structure). Η αποθεματική βιομάζα αφορά στην ενέργεια που βρίσκεται αποθηκευμένη στους ιστούς, ενώ η δομική βιομάζα περιλαμβάνει τη μάζα των δομικών και λειτουργικών ιστών. Η διαδικασία αφομοίωσης ενέργειας καθορίζεται από την επεξεργασία και από τον μετασχηματισμό των ενεργειακών υποστρωμάτων. Οι φυσιολογικές διαδικασίες του οργανισμού για τις οποίες έχουν την άμεση ανάγκη πρόσληψης ενέργειας για την περάτωσή τους είναι η διατήρηση (maintenance) και η αύξηση (growth).

Η διατήρηση σχετίζεται με την εξασφάλιση των φυσιολογικών λειτουργιών του οργανισμού με σκοπό την επιβίωσή του. Οι οργανισμοί έχουν την ανάγκη να διατηρούν τους ιστούς των κυττάρων τους και μέσω αυτής της διεργασίας εξασφαλίζουν την ακεραιότητά τους. Η διατήρηση αφορά στις διαδικασίες της συντήρησης των συγκεντρώσεων των μεμβρανών, της αναδιοργάνωσης της δομής των πρωτεϊνών, της κίνησης και της μεταφοράς των οργανισμών. Όλες οι παραπάνω διαδικασίες εξαρτώνται από το μέγεθος του οργανισμού, μιας και για παράδειγμα ένα πρωτόζωο με διπλάσιο μέγεθος έχει διπλάσιο αριθμό κυττάρων που καθένα από αυτά χρειάζεται ένα συγκεκριμένο ποσό ενέργειας για τη διατήρησή του. Η διαθέσιμη ενέργεια αρχικά χρησιμοποιείται για τη διατήρηση και ύστερα για τις υπόλοιπες διαδικασίες. Οι οργανισμοί μπορούν να επιβιώνουν κάτω από χαμηλή πρόσληψη τροφής, εφόσον όμως μπορούν να διοχετεύσουν την απαραίτητη ενέργεια για τη διατήρησή τους. Αν κάτι τέτοιο δεν είναι εφικτό, δηλαδή αν η ενέργεια δεν είναι επαρκής, τότε ο οργανισμός πεθαίνει (Van de Meer et al., 2006).

Η αύξηση είναι μία καταβολική διεργασία με σκοπό τη χρήση της ενέργειας για την αύξηση των δομικών και λειτουργικών ιστών. Όπως προαναφέραμε, η ενέργεια διοχετεύεται αρχικά για την διατήρηση του οργανισμού και ύστερα για την ανάπτυξή του. Η DEB θεωρία χρησιμοποιεί την αρχή διατήρησης της ενέργειας και ως εκ τούτου θεωρεί ότι η αύξηση ισούται ουσιαστικά με την ενέργεια που διατίθεται στον οργανισμό αφού αφαιρέσουμε πρώτα την απαιτούμενη ενέργεια, που χρησιμοποιεί ο οργανισμός για τη διατήρησή του.

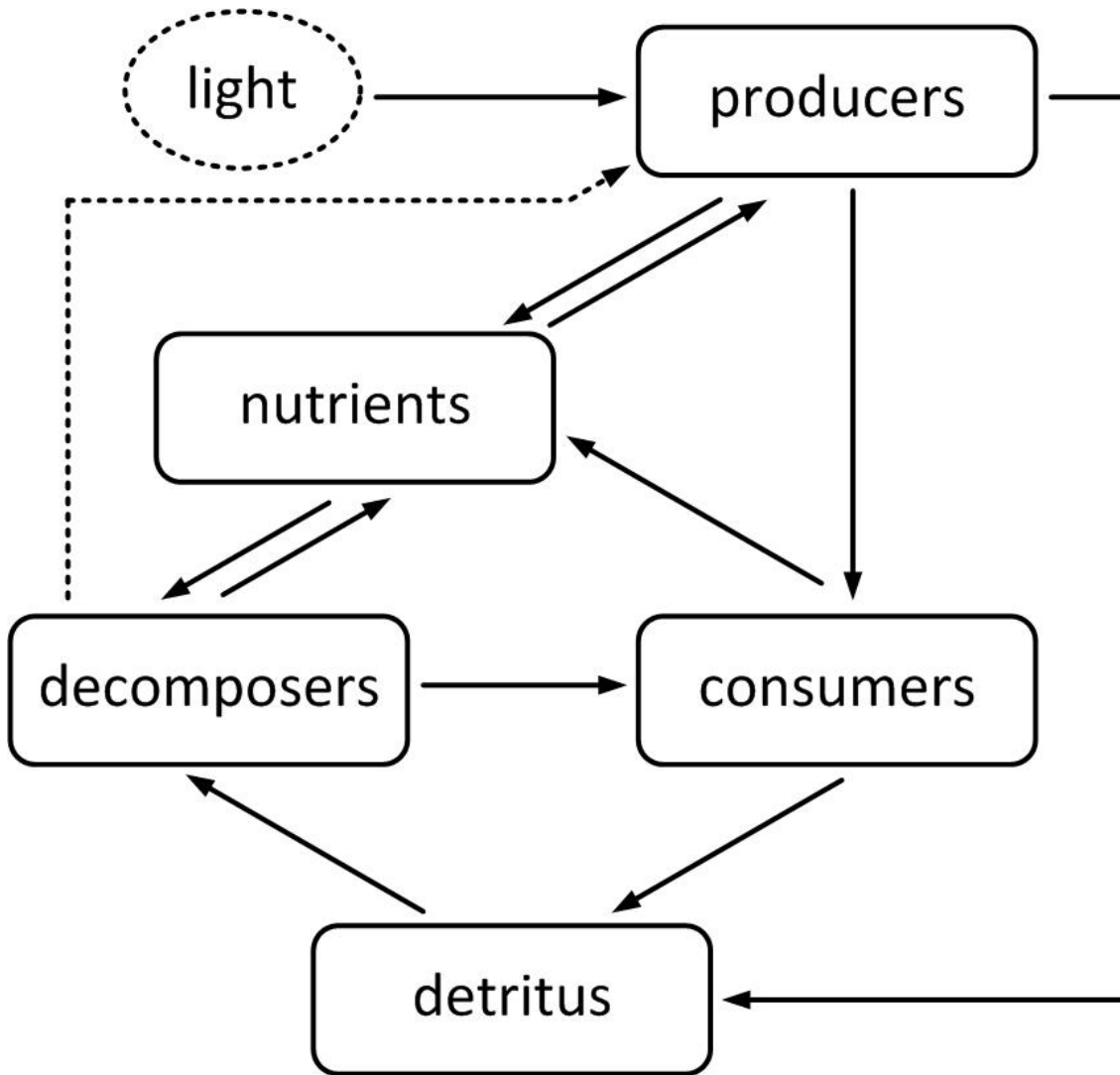
Οι μεταβολικές διαδικασίες απαιτούν μετασχηματισμό υποστρωμάτων. Η διαδικασία της αφομοίωσης της τροφής, για παράδειγμα, καθορίζεται από το μετασχηματισμό των υποστρωμάτων που προσλαμβάνονται από το περιβάλλον σε βιομάζα στο εσωτερικό των οργανισμών. Οι μετασχηματισμοί αυτοί μοντελοποιούνται στη βάση της συνθετικής μονάδας (Synthesizing Unit-SU). Η συνθετική μονάδα λειτουργεί σαν ένα ένζυμο ή ένα σύμπλοκο ενζύμων που συμπεριφέρεται σύμφωνα με τους κανόνες σύζευξης και αποδόμησης όπως καθορίζονται από τις κλασσικές κινητικές με δύο τροποποιήσεις: α) οι κινητικές δεν εκφράζονται συναρτήσει των επιμέρους συγκεντρώσεων των υποστρωμάτων αλλά ως συνάρτηση των ροών με τις οποίες καταφθάνουν τα μόρια των υποστρωμάτων στα ένζυμα και β) το σύμπλοκο ένζυμο-υπόστρωμα δεν αποδομείται, δηλαδή το ένζυμο απελευθερώνεται μετά το σχηματισμό του προϊόντος από το υπόστρωμα (Kooijman, 1998, 2010).

Για την ανάπτυξη του μαθηματικού μοντέλου θα χρησιμοποιήσουμε μία απλοποιημένη εκδοχή του DEB μοντέλου, στην οποία δεν υπάρχουν ενεργειακά αποθέματα. Αυτό προϋποθέτει ότι ο ρυθμός αναδιοργάνωσης των ενεργειακών αποθεμάτων είναι αρκετά μεγάλος, ούτως ώστε η χωρητικότητα των αποθεμάτων να μειώνεται στο μηδέν (Kooijman et al.,2002). Συνεπώς, κάθε οργανισμός έχει μόνο έναν τύπο βιομάζας. Επιπλέον, επειδή οι μικροοργανισμοί μπορούν να θεωρηθούν V1- μορφής, η επιφάνειά τους είναι ανάλογη της βιομάζας τους, και αυτό έχει ως συνέπεια να μην υπάρχει διαχωρισμός μεταξύ ατόμου και πληθυσμού στις μαθηματικές εκφράσεις των ροών μάζας ( Kooijman et al.,2002, Lika & Papadakis, 2009, Lorena,2014).

## 2.2 Ανάλυση του Μοντέλου

Το προτεινόμενο μοντέλο περιγράφει ένα απλό οικοσύστημα με τρεις ομάδες οργανισμών. Τους παραγωγούς (φυτοπλαγκτό, P), που χρησιμοποιούν κυρίως φως και θρεπτικά για να παράξουν οργανικό υλικό, τους αποικοδομητές (βακτήρια, B), οι οποίοι κυρίως ελευθερώνουν θρεπτικά και τους καταναλωτές (ζωοπλαγκτό, Z), οι οποίοι τους καταναλώνουν. Το περιβάλλον περιλαμβάνει τα διαλυμένα ανόργανα θρεπτικά (N) και τη νεκρή οργανική ύλη (D), η οποία αποτελείται από όλους τους νεκρούς οργανισμούς καθώς και από τα περιττώματα και τις απεκκρίσεις των ζωντανών οργανισμών. Η ηλιακή ακτινοβολία επιδρά ως εξωτερικός παράγοντας. Το σύστημα είναι ανοιχτό στην ενέργεια, αλλά κλειστό στη μάζα.

Κάθε ομάδα οργανισμών έχει ένα συγκεκριμένο σετ μεταβολικών διεργασιών: πρόσληψη και αφομοίωση ενέργειας και θρεπτικών (uptake/assimilation), διατήρηση (maintenance), παραγωγή περιττωμάτων και απεκκρίσεις (excretion), θήρευση (predation) και θάνατος (death). Οι ομάδες οργανισμών που αποτελούν την κανονική κοινότητα, οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ομάδων και οι ροές ενέργειας των θρεπτικών περιγράφονται στο διάγραμμα του σχήματος 1. Για να μελετήσουμε τις επιπτώσεις της μικτοτροφίας σε ένα οικοσύστημα, θεωρούμε δύο μοντέλα. Το πρώτο μοντέλο προσομοιώνει τις μεταβολικές διαδικασίες χωρίς μικτοτροφία. Στην περίπτωση αυτή το φυτοπλαγκτό παράγει βιομάζα μόνο μέσω της αυτοτροφικής αφομοίωσης, τα βακτήρια μέσω της αποικοδόμησης της νεκρής οργανικής ύλης, ενώ το ζωοπλαγκτό καταναλώνει το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια. Το δεύτερο μοντέλο συμπεριλαμβάνει τη μικτοτροφία, δηλαδή θεωρεί ότι το φυτοπλαγκτό έχει την ικανότητα να παράγει βιομάζα τόσο μέσω της αυτοτροφικής αφομοίωσης (φωτοσύνθεση), όσο και μέσω της φαγοτροφίας, δηλαδή της κατανάλωσης βακτηρίων. Επιπλέον, και στα δύο μοντέλα το φυτοπλαγκτό μπορεί να ανταγωνίζεται με τα βακτήρια για θρεπτικά.



**Σχήμα 1:** Διαγραμματική απεικόνιση της κανονικής κοινότητας. Τα κουτιά παριστάνουν τις μεταβλητές κατάστασης ενώ τα βέλη τις ροές. Με διακεκομμένο βέλος παριστάνουμε τη μικτοτροφία.

Κάθε ομάδα περιγράφεται με μόνο μία μεταβλητή κατάσταση, τη βιομάζα, η οποία έχει σταθερή στοιχειομετρική σύνθεση C:N:P. Στο παρόν μοντέλο θεωρείται μόνο ένα θρεπτικό συστατικό, το άζωτο. Όλες οι μεταβλητές του μοντέλου είναι εκφρασμένες σε μονάδες συγκέντρωσης αζώτου ( $\mu\text{M N}$ ). Εξαίρεση αποτελεί η νεκρή οργανική ύλη, η οποία διακρίνεται σε οργανικό άνθρακα ( $D_C$ ) και άζωτο ( $D_N$ ), καθώς οι νεκροί οργανισμοί, τα περιττώματα και οι απεκκρίσεις δεν έχουν σταθερή στοιχειομετρία.

Οι ρυθμοί μεταβολής των έξι μεταβλητών κατάστασης του συστήματος δίδονται από τις παρακάτω διαφορικές εξισώσεις:



**α) Δυναμική ανόργανου αζώτου**

$$\frac{dN}{dt} = -\text{uptake}_{\text{phyto}} \pm \text{remineralization}_{\text{bact}} + \text{maintenance}_{(\text{phyto}+\text{zoo}+\text{bact})} + \text{excess}_{\text{zoo}} \quad (2.2.1)$$

όπου  $\text{uptake}_{\text{phyto}}$  είναι η πρόσληψη των ανόργανων θρεπτικών από το φυτοπλαγκτό,  $\text{remineralization}_{\text{bacteria}}$  είναι η απελευθέρωση ή η πρόσληψη αζώτου κατά τη διαδικασία της βιοαποικοδόμησης της οργανικής ύλης από τα βακτήρια,  $\text{maintenance}_{(\text{phyto}+\text{zoo}+\text{bact})}$  είναι το ανόργανο άζωτο που αποβάλλεται από τη διαδικασία διατήρησης των τριών ομάδων οργανισμών και  $\text{excess}_{\text{zoo}}$  τα θρεπτικά που δεν καταφέρνει να αφομοιώσει το ζωοπλαγκτό και αποβάλλονται σε ανόργανη μορφή.

**β) Δυναμική του φυτοπλαγκτού**

$$\frac{dP}{dt} = \text{assimilation}_{\text{phyto}} - \text{maintenance}_{\text{phyto}} - \text{death}_{\text{phyto}} - \text{predation}_{\text{zoo}} \quad (2.2.2)$$

όπου  $\text{assimilation}_{\text{phyto}}$  είναι ο ρυθμός αφομοίωσης θρεπτικών μέσω της αυτοτροφικής ή μικτοτροφικής διαδικασίας,  $\text{maintenance}_{\text{phyto}}$  είναι η βιομάζα που χρησιμοποιείται για τη διατήρηση του φυτοπλαγκτού,  $\text{death}_{\text{phyto}}$  είναι η βιομάζα που χάνεται λόγω θανάτου του φυτοπλαγκτού και  $\text{predation}_{\text{zoo}}$  είναι η βιομάζα που χάνει το φυτοπλαγκτό λόγω της θήρευσής του από το ζωοπλαγκτό.

**γ) Δυναμική του ζωοπλαγκτού**

$$\frac{dZ}{dt} = \text{assimilation}_{\text{zoo}} - \text{maintenance}_{\text{zoo}} - \text{death}_{\text{zoo}} \quad (2.2.3)$$

όπου  $\text{assimilation}_{\text{zoo}}$  είναι ο ρυθμός αφομοίωσης θρεπτικών μέσω των δύο τύπων τροφής (φυτοπλαγκτό και βακτήρια),  $\text{maintenance}_{\text{zoo}}$  είναι η βιομάζα που χρησιμοποιείται για τη διατήρηση του ζωοπλαγκτού και  $\text{death}_{\text{zoo}}$  είναι η βιομάζα που χάνεται λόγω θανάτου του ζωοπλαγκτού.

δ) Δυναμική βακτηρίων

$$\frac{dB}{dt} = \text{assimilation}_{bact} - \text{maintenance}_{bact} - \text{death}_{bact} - \text{predation}_{zoo} - \text{predation}_{phyto} \quad (2.2.4)$$

όπου  $\text{assimilation}_{bact}$  είναι ο ρυθμός αφομοίωσης της οργανικής ύλης για την παραγωγή βιομάζας που αφομοιώνουν,  $\text{maintenance}_{bact}$  είναι η βιομάζα που χρησιμοποιείται για τη διατήρηση των βακτηρίων,  $\text{death}_{bact}$  είναι η βιομάζα που χάνεται λόγω θανάτου των βακτηρίων και  $\text{predation}_{zoo}, \text{predation}_{phyto}$  είναι η βιομάζα βακτηρίων που χάνεται λόγω της θήρευσής τους από το ζωοπλαγκτό και το φυτοπλαγκτό, αντίστοιχα. Ο δεύτερος όρος θήρευσης υπάρχει μόνο στην περίπτωση του μικτότροφου φυτοπλαγκτού.

ε) Δυναμική Οργανικού Αζώτου

$$\frac{dD_N}{dt} = \text{death}_{phyto+zoo+bact} + \text{excretion}_{N,zoo} + \text{uptake}_{N,bact} \quad (2.2.5)$$

όπου  $\text{death}_{phyto+zoo+bact}$  είναι η νεκρή οργανική ύλη λόγω της θνησιμότητας των τριών ομάδων οργανισμών,  $\text{excretion}_{N,zoo}$  οι απεκκρίσεις του ζωοπλαγκτού (δεν αφομοιώνει όλη την ενέργεια από την τροφή του) και  $\text{uptake}_{N,bact}$  το οργανικό άζωτο που καταναλώνεται από τα βακτήρια.

ζ) Δυναμική του Άνθρακα

$$\frac{dD_C}{dt} = \text{death}_{phyto+zoo+bact} + \text{excretion}_{C,zoo} - \text{uptake}_{C,bact} + \text{excretion}_{C,phyto} \quad (2.2.6)$$

όπου  $\text{death}_{phyto+zoo+bact}$  είναι ο άνθρακας που περιέχεται στη νεκρή οργανική ύλη λόγω της θνησιμότητας των τριών ομάδων οργανισμών,  $\text{uptake}_{C,bact}$  ο οργανικός άνθρακας που καταναλώνεται από τα βακτήρια και  $\text{excretion}_{C,zoo}, \text{excretion}_{C,phyto}$  οι απεκκρίσεις σε άνθρακα του ζωοπλαγκτού και του φυτοπλαγκτού. Απεκκρίσεις σε άνθρακα του φυτοπλαγκτού γίνονται μόνο στην περίπτωση που το φυτοπλαγκτό χρησιμοποιεί τη φαγοτροφία για να προσλαμβάνει άζωτο.

Οι παραπάνω διαδικασίες ποσοτικοποιούνται αναλυτικά στις ενότητες 2.3-2.5. Οι παράμετροι του μοντέλου και η ερμηνεία τους δίνονται στον Πίνακα 1.

### 2.3 Φυτοπλαγκτό

Το φυτοπλαγκτό διαθέτει ένα φωτοσυνθετικό σύστημα με το οποίο μετατρέπει το φως και το διοξείδιο του άνθρακα σε εκμεταλλεύσιμη πηγή ενέργειας. Αρχικά τα φωτόνια δεσμεύονται από τις φωτοσυνθετικές μονάδες (PSUs) και παράγεται οξυγόνο και NADPH. Το NADPH (φωσφορικό νικοτιναμίδο-αδενινο-δινουκλετίδιο, σε ανηγμένη μορφή), μαζί με το οξυγόνο αποτελούν τα προϊόντα των φωτεινών αντιδράσεων στους χλωροπλάστες. Είναι ουσιαστικά το μόριο φορέας της αναγωγικής ενέργειας που χρειάζεται το φωτοσυνθετικό κύτταρο για να συνθέσει νέους ανθρακικούς σκελετούς. Κατόπιν, το παραγόμενο NADPH και το διοξείδιο του άνθρακα που έχει απορροφηθεί από τον οργανισμό επεξεργάζονται στον κύκλο Calvin-Benson (ο κύκλος του Calvin-Benson αποτελεί το μεταβολικό μονοπάτι για τη δέσμευση και αναγωγή του διοξειδίου του άνθρακα προς παραγωγή υδατανθράκων και λαμβάνει χώρα στους χλωροπλάστες) με σκοπό την παραγωγή εκμεταλλεύσιμης πηγής ενέργειας, δηλαδή υδατανθράκων και ακολουθεί η παραγωγή των δομικών συστατικών του κυττάρου από τους υδατάνθρακες και τα ανόργανα θρεπτικά. Στο παρόν μοντέλο οι ενδιάμεσες διεργασίες δε μοντελοποιούνται άμεσα. Σύμφωνα με τους Lika & Papadakis (2009) οι ειδικοί ρυθμοί (δηλαδή, ανά μονάδα βιομάζας) άφιξης φωτονίων  $j_L$  και θρεπτικών  $j_N$  ακολουθούν κινητική τύπου Monod και δίνονται από τους παρακάτω τύπους:

$$j_L = j_{Lmax} \frac{I}{(K_L + I)} \quad (2.3.1)$$

$$j_N = j_{Nmax} \frac{N}{(K_N + N)} \quad (2.3.2)$$

όπου  $j_{Lmax}$ ,  $j_{Nmax}$ , είναι οι μέγιστοι ρυθμοί άφιξης φωτονίων και θρεπτικών, αντίστοιχα, ενώ  $K_L$ ,  $K_N$  είναι οι σταθερές ημικορεσμού για την πρόσληψη φωτονίων και θρεπτικών, αντίστοιχα.

Το NADPH που παράγεται κατά τις φωτεινές αντιδράσεις τροφοδοτεί τον κύκλο του Calvin – Benson. Για τη λειτουργία του κύκλου απαιτείται η παράλληλη δέσμευση ανόργανου άνθρακα ο οποίος θα μετασχηματιστεί σε υδατάνθρακες. Σύμφωνα με τους Lika & Papadakis (2009) αυτός είναι ένας συμπληρωματικός και παράλληλος μετασχηματισμός και σύμφωνα με το Παράρτημα A, (β) προκύπτει ότι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης της αυτοτροφικής ροής θα δίνεται μέσω της σχέσης:

$$j_{CH}(I, N) = \frac{1}{(k_{ln}^{-1} + j'_L{}^{-1} + j'_N{}^{-1} - (j'_L{}^{-1} + j'_N{}^{-1})^{-1})} \quad (2.3.3)$$

όπου  $j'_L = \rho_{Lj_L}/y_{LP}$  και  $j'_N = \rho_{Nj_N}/y_{NP}$  είναι οι ρυθμοί άφιξης φωτονίων και θρεπτικών που τελικά δεσμεύονται από τις συνθετικές μονάδες του φυτοπλαγκτού,  $k_{ln}$  είναι ο ρυθμός επεξεργασίας των υποστρωμάτων  $\rho_L$ ,  $\rho_N$  είναι οι πιθανότητες δέσμευσης φωτονίων και θρεπτικών και  $y_{LP}$ ,  $y_{NP}$  αντίστοιχα, οι στοιχειομετρικοί συντελεστές που μας περιγράφουν πόσα mol φωτονίων και θρεπτικών χρειάζονται για την παραγωγή ενός mol φυτοπλαγκτού.

Το φυτοπλαγκτό είναι πρωταρχικά αυτότροφος οργανισμός και ο ρυθμός παραγωγής βιομάζας γίνεται μέσω αυτοτροφικών μηχανισμών (εξ. 2.3.3). Όταν τα ανόργανα θρεπτικά είναι σε έλλειψη, τα μικτοτροφικά φυτοπλαγκτό έχουν την ικανότητα να προσλαμβάνουν ανόργανα και οργανικά θρεπτικά μέσω των αυτοτροφικών ή ετεροτροφικών μηχανισμών. Σε έναν μικτότροφο οι δύο διαδικασίες (αυτοτροφία και φαγοτροφία) δεν αθροίζονται ή απλά ανταγωνίζονται. Στον τύπο μικτοτροφίας που αναφέρεται η παρούσα εργασία, τα δύο υποστρώματα (δηλαδή τα ανόργανα θρεπτικά και τα οργανικά που προσλαμβάνονται μέσω της φαγοτροφίας) είναι υποκαθιστούμενα, προσλαμβάνονται παράλληλα, αλλά υπάρχει προτίμηση για τα ανόργανα θρεπτικά (Παράρτημα Α,γ). Επιπλέον, η φαγοτροφία δεν μπορεί να γίνει στο σκοτάδι.

Με τον όρο πρόσληψη βακτηρίων εννοούμε το ρυθμό με τον οποίο ο μικτότροφος οργανισμός παγιδεύει το θήραμά του. Ο ρυθμός αυτός δε θα πρέπει να συγχέεται με τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης του οργανισμού καθώς η πρόσληψη αναφέρεται αποκλειστικά και μόνο στη διαδικασία της φαγοτροφίας, και όχι στο φυσιολογικό μηχανισμό της επαγωγής της φαγοτροφίας, δηλαδή στην αιτία αυτής (Μπαρσάκης, 2013). Η ειδική ροή λοιπόν πρόσληψης βακτηρίων από το μικτότροφο φυτοπλαγκτό ακολουθεί κινητική τύπου Monod και είναι η εξής:

$$j_F = j_{BPmax} \frac{B}{(K_{B1} + B)} \quad (2.3.4)$$

όπου  $j_{BPmax}$  είναι ο μέγιστος ειδικός ρυθμός φαγοτροφίας και  $K_{B1}$  είναι η σταθερά ημικορεσμού του θηράματος, δηλαδή η συγκέντρωση βακτηρίων που υποστηρίζει το ήμισυ του μέγιστου ρυθμού πρόσληψης βακτηρίων.

Ο ρυθμός αφομοίωσης τροφής για το μικτότροφο φυτοπλαγκτό θα είναι ένας συνδυασμός αυτοτροφίας και φαγοτροφίας και αναλυτικά υπολογίζεται στο Παράρτημα Α(γ). Προκύπτει ότι ο ειδικός ρυθμός αφομοίωσης είναι :

$$j_{AP}(I, N, B) = k\theta_{NL} + k_F\theta_{FL} \quad (2.3.5)$$

$$\theta_{NL} = \frac{j'_N}{k} \left[ 1 + \frac{j'_L}{(j'_N + j'_F)} \left( 1 + \frac{j'_F}{(k_F + j'_N)} \right) \right] \theta_{..} \quad (2.3.6)$$

$$\theta_{FL} = \frac{j'_F}{(k_F + j'_N)} \frac{j'_L}{(j'_N + j'_F)} \theta_{..} \quad (2.3.7)$$

$$\theta_{..} = \left[ \frac{j'_N}{j'_L} + \left( 1 + \frac{j'_N}{k} \right) \left( 1 + \frac{j'_L}{(j'_N + j'_F)} \left( 1 + \frac{j'_F}{(k_F + j'_N)} \right) \right) \right]^{-1} \quad (2.3.8)$$

όπου  $j'_L = \rho_L j_L / y_{LP}$ ,  $j'_N = \rho_N j_N / y_{NP}$ , και  $j'_F = \rho_F j_F / y_{BP}$

Το φυτοπλαγκτό προκειμένου να εκτελέσει τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, όπως προαναφέρθηκε, χρησιμοποιεί θρεπτικά συστατικά τα οποία αντλεί από τα θρεπτικά συστατικά του περιβάλλοντος. Ο ρυθμός πρόσληψης των ανόργανων θρεπτικών είναι:

$$uptake_{phyto} = -\beta y_{NP} j_{AP} P \quad (2.3.9)$$

όπου  $\beta$  το ποσοστό της αφομοιωμένης τροφής που προέρχεται από την αυτοτροφική διαδικασία και δίνεται από:

$$\beta = \frac{(k\theta_{NL})}{(k\theta_{NL} + k_F\theta_{FL})} \quad (2.3.10)$$

όπου  $\theta_{NL}$  και  $\theta_{FL}$  δίνονται από (2.3.6) και (2.3.7), αντίστοιχα. Ο ρυθμός κατανάλωσης των βακτηρίων από το φυτοπλαγκτό υπολογίζεται από

$$predation_{bact,phyto} = (1 - \beta) j_{AP} P \quad (2.3.11)$$

όπου  $\beta=1$  για το αυτότροφο φυτοπλαγκτό.

Όπως προαναφέρθηκε σύμφωνα με τη DEB θεωρία η διατήρηση έχει πάντα προτεραιότητα έναντι της αύξησης και εφόσον στο μοντέλο παραλείπονται τα ενεργειακά αποθέματα η διατήρηση πληρώνεται από τη βιομάζα και μάλιστα είναι ανάλογη αυτής. Ο ειδικός ρυθμός διατήρησης θα είναι:

$$maintenance_{phyto} = m_p P \quad (2.3.12)$$

Τέλος η βιομάζα του φυτοπλαγκτού χάνεται μέσω ενός σταθερού ρυθμού θνησιμότητας,  $h_p$ . Άρα ο ρυθμός θνησιμότητας του φυτοπλαγκτού είναι:

$$death_{phyto} = h_p P \quad (2.3.13)$$

## 2.4 Ζωοπλαγκτό

Το ζωοπλαγκτό είναι ένας ετερότροφος οργανισμός, ο οποίος έχει την ικανότητα να θηρεύει βακτήρια και φυτοπλαγκτό. Ο ρυθμός αφομοίωσης τροφής θα είναι ένας συνδυασμός των επιμέρους δύο ρυθμών κατανάλωσης βακτηρίων και φυτοπλαγκτού. Οι εξισώσεις που ποσοτικοποιούν τον ειδικό ρυθμό άφιξης των δύο θηρευμάτων, δηλαδή του φυτοπλαγκτού  $j_{AZp}$  και των βακτηρίων  $j_{AZb}$  είναι :

$$j_{AZp} = j_{Pmax} \frac{P}{(K_p + P)} \quad (2.4.1)$$

$$j_{AZb} = j_{Bmax} \frac{B}{(K_B + B)} \quad (2.4.2)$$

όπου  $j_{Pmax}$ ,  $j_{Bmax}$  είναι οι μέγιστες τιμές του ειδικού ρυθμού θήρευσης φυτοπλαγκτού και βακτηρίων αντίστοιχα και  $K_p, K_B$  είναι οι σταθερές ημικορεσμού των δύο τύπων τροφής, δηλαδή η συγκέντρωση που υποστηρίζει το ήμισυ της μέγιστης ροής άφιξης φυτοπλαγκτού και βακτηρίων αντίστοιχα.

Οι ρυθμοί άφιξης φυτοπλαγκτού και ζωοπλαγκτού συνδυάζονται και επεξεργάζονται από τη συνθετική μονάδα του ζωοπλαγκτού σύμφωνα με την κινητική των σειριακών και υποκαθιστούμενων υποστρωμάτων (Παράρτημα Α,α). Η προτίμηση για τους δύο τύπους τροφής ποσοτικοποιείται από τις πιθανότητες δέσμευσης  $\rho_p$  για το φυτοπλαγκτό και  $\rho_b$  για τα βακτήρια. Επομένως, ο ειδικός ρυθμός κατανάλωσης του ζωοπλαγκτού δίνεται από :

$$j_{AZ}(P, B) = \frac{1}{((j_m^{-1}) + (j'_{AZp} + j'_{AZb})^{-1})} \quad (2.4.3)$$

όπου  $j'_{AZp} = \rho_p j_{AZp} / y_{PZ}$  και  $j'_{AZb} = \rho_b j_{AZp} / y_{BZ}$  είναι οι πραγματικοί ρυθμοί άφιξης φυτοπλαγκτού και βακτηρίων και  $y_{PZ}, y_{BZ}$  οι στοιχειομετρικοί συντελεστές που περιγράφουν τον ποσοτικό μετασχηματισμό βιομάζας φυτοπλαγκτού και βακτηρίων σε βιομάζα ζωοπλαγκτού. Επίσης  $j_m = (a/k_p + (1-a)/k_B)^{-1}$ ,  $a = j'_{AZp} / (j'_{AZp} + j'_{AZb})$ , όπου  $k_p$  και  $k_B$  είναι οι ρυθμοί επεξεργασίας φυτοπλαγκτού και βακτηρίων από το θηρευτή τους, το ζωοπλαγκτό. Ο ρυθμός κατανάλωσης των

δύο τύπων τροφής για το φυτοπλαγκτό και για τα βακτήρια είναι, αντίστοιχα  $\alpha j_{AZ}$  και  $(1 - \alpha)j_{AZ}$ . Επομένως, οι ρυθμοί θήρευσης του φυτοπλαγκτού και των βακτηρίων από το ζωοπλαγκτό είναι:

$$predation_{phyto,zoo} = \alpha j_{AZ} Z \quad (2.4.4)$$

$$predation_{bact,zoo} = (1 - \alpha)j_{AZ} Z \quad (2.4.5)$$

και ο ρυθμός αφομοίωσης της τροφής από το ζωοπλαγκτό είναι

$$assimilation_{zoo} = e j_{AZ} Z \quad (2.4.6)$$

όπου  $e$  είναι η ικανότητα αφομοίωσης της τροφής από το ζωοπλαγκτό. Οι απεκκρίσεις του ζωοπλαγκτού σε άνθρακα και άζωτο είναι, αντίστοιχα,

$$excretion_{C,zoo} = (1 - e)j_{AZ} Z \quad (2.4.7)$$

$$excretion_{N,zoo} = (1 - e)j_{AZ} Z (a n_{NP} + (1 - a)n_{NB}) \quad (2.4.8)$$

Το ζωοπλαγκτό λειτουργεί ως πηγή και ως πάροχος θρεπτικών μετατρέποντας τα απαραίτητα θρεπτικά από τα θηράματά του σε βιομάζα και παράλληλα απελευθερώνοντας ανόργανα θρεπτικά συστατικά που δεν χρησιμοποιεί. (Lehman,1980).Η στοιχειομετρική θεωρία προβλέπει ότι οι διαφορές μεταξύ του λόγου αζώτου προς άνθρακα που έχει το ζωοπλαγκτό σε σχέση με τα δύο θηράματά του θα πρέπει να επηρεάζει το σχετικό ρόλο του ζωοπλαγκτού ως πάροχο και ως πηγή θρεπτικών (Sterner 1990, Sterner & Hessen 1994, Walve & Larsson 1999). Με σκοπό λοιπόν να διατηρήσει την αυστηρά σταθερή στοιχειομετρία του, το ζωοπλαγκτό απεκκρίνει τυχόν πλεόνασμα αζώτου που βρίσκεται στη βιομάζα των θηραμάτων του. Για τον παραπάνω λόγο, η περίσσεια αζώτου αποβάλλεται σε ανόργανη μορφή και επιστρέφει στα ανόργανα θρεπτικά συστατικά. Ο ρυθμός με τον οποίο γίνεται αυτό δίνεται από τον παρακάτω τύπο:

$$excess_{zoo} = e \alpha j_{AZ} Z (n_{NP} - n_{NZ}) + e(1 - \alpha)j_{AZ} Z (n_{NB} - n_{NZ}) \quad (2.4.9)$$

όπου οι διαφορές  $(n_{NP} - n_{NZ}), (n_{NB} - n_{NZ})$ , είναι θετικές όταν το φυτοπλαγκτό ή τα βακτήρια περιέχουν περισσότερο άζωτο ανά μονάδα βιομάζας, διαφορετικά είναι μηδέν.

Οι ρυθμοί διατήρησης και θνησιμότητας είναι ανάλογα της βιομάζας του ζωοπλαγκτού:

$$maintenance_{zoo} = m_Z Z \quad (2.4.10)$$

$$death_{zoo} = h_Z \quad (2.4.11)$$

## 2.5 Βακτήρια

Τα βακτήρια γνωστά και ως αποικοδομητές συλλέγουν την τροφή τους από τα τρίμματα νεκρής οργανικής ύλης. Στο παρόν μοντέλο θεωρούμε ότι αν η τροφή, μέσω της θνησιμότητας των υπόλοιπων οργανισμών, δεν είναι επαρκής για την επιβίωση των βακτηρίων τότε εκείνα είναι σε θέση να λαμβάνουν απευθείας ανόργανα θρεπτικά συστατικά. Αυτό καθορίζεται από το λόγο N:C της νεκρής οργανικής ύλης και του στοιχειομετρικού συντελεστή  $n_{NB}$  των βακτηρίων, δηλαδή της αναλογίας N:C στα βακτήρια. Ο ρυθμός κατανάλωσης της οργανικής ύλης καθορίζεται από τη συγκέντρωση του οργανικού άνθρακα,  $D_C$ , και δίνεται από τον παρακάτω τύπο:

$$j_{AB}(D_C) = j_{Dmax} \frac{D_C}{(K_D + D_C)} \quad (2.5.1)$$

όπου  $j_{Dmax}$  είναι ο μέγιστος ρυθμός κατανάλωσης οργανικής ύλης και  $K_D$  είναι η σταθερά ημικορεσμού, δηλαδή η συγκέντρωση οργανικής ύλης σε μονάδες άνθρακα, η οποία υποστηρίζει το ήμισυ της μέγιστης ροής. Επομένως, ο ρυθμός πρόσληψης της νεκρής οργανικής ύλης από τα βακτήρια είναι:

$$uptake_{C,bact} = j_{AB}B \quad (2.5.2)$$

$$uptake_{N,bact} = \frac{D_N}{D_C} j_{AB}B \quad (2.5.3)$$

και ο ρυθμός αφομοίωσης

$$assimilation_{bact} = j_{AB}B \quad (2.5.4)$$

Όπως προαναφέραμε, όταν δεν υπάρχουν επαρκή θρεπτικά συστατικά, τα βακτήρια μπορούν να καταναλώνουν απευθείας ανόργανα θρεπτικά ή να αποβάλλουν σε ανόργανη μορφή όταν υπάρχει περίσσεια με ρυθμό που δίνεται από τον παρακάτω τύπο:

$$j_{NB}(D_N, D_C) = \left( \frac{D_N}{D_C} - n_{NB} \right) j_{AB} \quad (2.5.5)$$

Ο ρυθμός πρόσληψης ανόργανου αζώτου ή απελευθέρωσης μέσω της βιοαποικοδόμησης της οργανικής ύλης από τα βακτήρια είναι

$$reminalization_{bact} = j_{NB}B \quad (2.5.6)$$



Επιπλέον, σε αυτό το απλοποιημένο DEB μοντέλο για τα βακτήρια, θεωρείται ότι είναι V-1 μορφής οργανισμοί και ότι η διατήρηση πληρώνεται από τη βιομάζα τους. Η διαδικασία διατήρησης περιλαμβάνει τη διατήρηση και επιδιόρθωση των δομών του κυττάρου. Επομένως ο ρυθμός διατήρησης είναι ανάλογος της βιομάζας των βακτηρίων:

$$maintenance_{bact} = m_B B \quad (2.5.7)$$

Τέλος, πέρα από τη θήρευση από το ζωοπλαγκτό και το φυτοπλαγκτό, τα βακτήρια πεθαίνουν με έναν σταθερό ρυθμό  $h_B$ . Άρα ο ρυθμός θνησιμότητας είναι

$$death_{bact} = h_B B \quad (2.5.8)$$

## 2.6 Δυναμικό Σύστημα

Από τις ενότητες 2.2-2.5 προκύπτει ότι οι ρυθμοί μεταβολής των μεταβλητών κατάστασης του μοντέλου δίνονται από το παρακάτω σύστημα διαφορικών εξισώσεων

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} = & -\beta y_{NP} j_{AP}(I, N, B)P - j_{NB}(D_N, D_C)B + n_{NP}m_P P + n_{NZ}m_Z Z + n_{NM}m_B B \\ & + e a j_{AZ}(P, B)Z(n_{NP} - n_{NZ}) + e(1 - a)j_{AZ}(P, B)Z(n_{NB} - n_{NZ}) \end{aligned} \quad (2.6.1)$$

$$\frac{dP}{dt} = (j_{AP}(I, N, B) - m_P - h_P) - a j_{AZ}(P, B)Z \quad (2.6.2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = (e j_{AZ}(P, B) - m_Z - h_Z)Z \quad (2.6.3)$$

$$\frac{dB}{dt} = (j_{AB}(D_C) - m_B - h_B)B - (1 - a)j_{AZ}(P, B)Z - (1 - b)j_{AP}(I, N, B)P \quad (2.6.4)$$

$$\frac{dD_N}{dt} = (h_P n_{NP} P + h_Z n_{NZ} Z + h_B n_{NB} B) + (1 - e)j_{AZ}(P, B)n_{NZ} Z - \frac{D_N}{D_C} j_{AB}(D_C)B \quad (2.6.5)$$

$$\frac{dD_C}{dt} = (h_P P + h_Z Z + h_B B) + (1 - e)j_{AZ}(P, B)Z - j_{AB}(D_C)B + (1 - \beta)j_{AP}(I, N, B)P \quad (2.6.6)$$

όπου  $j_{Ai}$  είναι ο ειδικός (ανά βιομάζα του οργανισμού  $i$ ) ρυθμός αφομοίωσης της τροφής της ομάδας οργανισμού  $i$ ,  $m_i$  ο ειδικός ρυθμός διατήρησης της ομάδας οργανισμού  $i$ ,  $h_i$  ο ειδικός ρυθμός θνησιμότητας της ομάδας οργανισμού  $i$ ,  $n_{Ni}$  η απαιτούμενη ποσότητα αζώτου για την παραγωγή μιας μονάδας βιομάζας της ομάδας οργανισμού  $i$ , και  $e$  η ικανότητα αφομοίωσης. Οι άλλες παράμετροι δίνονται στον Πίνακα 1.

**Πίνακας 1:** Ο συμβολισμός, η ερμηνεία και οι μονάδες μέτρησης των παραμέτρων του μοντέλου.

<b>Συμβολισμός</b>	<b>Ερμηνεία</b>	<b>Μονάδες</b>
$J_{Lmax}$	Μέγιστος ρυθμός αφομοίωσης φωτός	mol photons/mol N/d
$J_{Nmax}$	Μέγιστος ρυθμός αφομοίωσης αζώτου	mol N/mol N /d
$K_L$	Σταθερά ημικορεσμού για την πρόσληψη φωτός	M
$K_N$	Σταθερά ημικορεσμού για τη λήψη αζώτου	μM
$\rho_L, \rho_N$	Πιθανότητα δέσμευσης φωτονίων, αζώτου	-
$n_{NP}$	Ποσότητα απαιτούμενου αζώτου για παραγωγή βιομάζας φυτοπλαγκτού	-
$Y_{LP}, Y_{NP}$	Στοιχειομετρικός συντελεστής μετασχηματισμού φωτός, αζώτου σε βιομάζα φυτοπλαγκτού	-
$m_P, m_Z, m_B$	Ρυθμός διατήρησης του φυτοπλαγκτού, ζωοπλαγκτού, βακτηρίων	$d^{-1}$
$h_P, h_Z, h_B$	Ρυθμός θνησιμότητας του φυτοπλαγκτού, ζωοπλαγκτού, βακτηρίων	$d^{-1}$
$k, k_F$	Ρυθμός επεξεργασίας του προϊόντος της φωτοσύνθεσης και των βακτηρίων από το φυτοπλαγκτό	$d^{-1}$
$\rho_F$	Πιθανότητα θήρευσης βακτηρίων από το φυτοπλαγκτό	-
$Y_{BP}$	Στοιχειομετρικός συντελεστής μετασχηματισμού βιομάζας βακτηρίων σε βιομάζα φυτοπλαγκτού	-
$K_{BP}$	Σταθερά ημικορεσμού για τη λήψη βακτηρίων (από το φυτοπλαγκτό)	μM
$J_{Pmax}, J_{Bmax}$	Μέγιστος ρυθμός αφομοίωσης φυτοπλαγκτού, βακτηρίων από το ζωοπλαγκτό	μM/d
$K_P, K_B$	Σταθερά ημικορεσμού για τη λήψη φυτοπλαγκτού, βακτηρίων από το ζωοπλαγκτό	μM
$\rho_P, \rho_B$	Προτίμηση του ζωοπλαγκτού για πρόσληψη φυτοπλαγκτού, βακτηρίων	-
$Y_{PZ}, Y_{BZ}$	Ειδικός στοιχειομετρικός συντελεστής μετασχηματισμού βιομάζας φυτοπλαγκτού, βακτηρίων σε βιομάζα ζωοπλαγκτού	-

**Πίνακας 1.** (συνέχεια) Ο συμβολισμός, η ερμηνεία και οι μονάδες μέτρησης των παραμέτρων του μοντέλου.

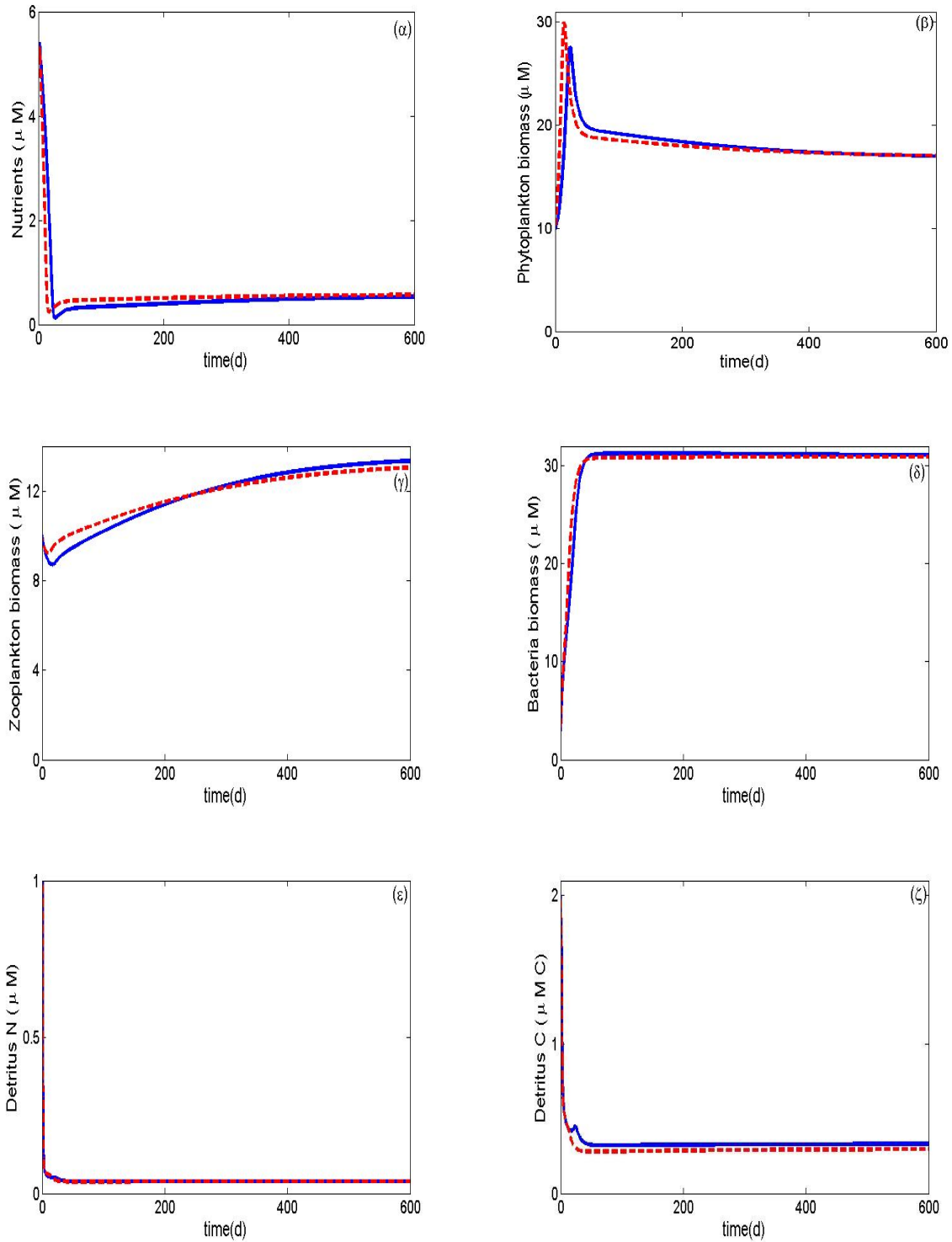
<b>Συμβολισμός</b>	<b>Ερμηνεία</b>	<b>Μονάδες</b>
$n_{NZ}$	Ποσότητα απαιτούμενου αζώτου για παραγωγή βιομάζας ζωοπλαγκτού	-
$k_P, k_B$	Ειδικός ρυθμός κατανάλωσης φυτοπλαγκτού, βακτηρίων από το ζωοπλαγκτό	$d^{-1}$
$J_{Dmax}$	Μέγιστος ρυθμός αφομοίωσης ανόργανης ύλης από τα βακτήρια	$d^{-1}$
$K_D$	Σταθερά ημικορεσμού των βακτηρίων	-
$n_{NB}$	Ποσότητα απαιτούμενου αζώτου για παραγωγή βιομάζας βακτηρίων	-
$e$	Ικανότητα αφομοίωσης της τροφής από το ζωοπλαγκτό	-
$\alpha$	Ποσοστό του φυτοπλαγκτού στην κατανάλωση τροφής από το ζωοπλαγκτό	-
$\beta$	Ποσοστό αυτοτροφικής αφομοίωσης από το μικτότροφο φυτοπλαγκτό	-



### 3 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Στην παρούσα ενότητα παρουσιάζεται η συμπεριφορά των δύο μοντέλων, του μοντέλου που προσομοιώνει το οικοσύστημα με το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό και του μοντέλου με το μικτότροφο φυτοπλαγκτό. Οι αριθμητικές προσομοιώσεις έγιναν στη Matlab (version 7.9 R2009b) και για την επίλυση των διαφορικών εξισώσεων χρησιμοποιήθηκε η συνάρτηση `ode15s`. Αρχικά επιχειρήθηκε η αριθμητική επίλυση του μη γραμμικού δυναμικού συστήματος που δίνεται από τις εξισώσεις (2.6.1)-(2.6.6) με τη χρήση της συνάρτησης `ode45s`, ωστόσο λόγω "ακαμψίας" (stiffness) του συστήματος απορρίφθηκε. Έπειτα χρησιμοποιήθηκε η συνάρτηση `ode15s`, που προτιμάται και ενδείκνυται για τέτοια συστήματα. Η `ode15s` χρησιμοποιεί τη μέθοδο Gear, η οποία μέσω του αυτόματου ελέγχου του χρονικού βήματος και των σφαλμάτων των υπολογισμών είναι ειδικά σχεδιασμένη για την επίλυση τέτοιων "άκαμπτων" συστημάτων.

Οι τιμές των παραμέτρων που χρησιμοποιήθηκαν στις προσομοιώσεις δίνονται στον Πίνακα B1 (Παράρτημα B). Κάποιες από τις παραμέτρους του μοντέλου έχουν επιλεγεί ώστε τα δύο μοντέλα να φτάνουν σε ένα σημείο ισορροπίας και να έχουν παρόμοια συμπεριφορά (Σχήμα 2).



**Σχήμα 2:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας των ανόργανων θρεπτικών (α), του φυτοπλαγκτού (β), του ζωοπλαγκτού (γ), των βακτηρίων (δ) και της νεκρής οργανικής ύλης (ε και ζ) για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή).

### 3.1 Ανάλυση Ευαισθησίας

Είναι ευρέως διαδεδομένο ότι στα μαθηματικά μοντέλα, η προσεκτική ανάλυση ευαισθησίας έχει ιδιαίτερη σπουδαιότητα και αποτελεί ένα εργαλείο για την κατανόηση των συστημάτων αυτών. Η πιο διαδεδομένη ανάλυση που εφαρμόζεται στα τροφικά πλέγματα αφορά στην "αλλαγή μίας μόνο παραμέτρου κάθε φορά", που ουσιαστικά εξετάζει τις επιδράσεις που έχει η μεταβολή μίας μόνο παραμέτρου στο εκάστοτε σύστημα, διατηρώντας τις υπόλοιπες σταθερές (Saltelli & Annoni, 2009; Cariboni et al., 2007).

Στην παρούσα ανάλυση, ενώ το σύστημα βρίσκεται σε κατάσταση ισορροπίας, μέσω της μεταβολής κάθε παραμέτρου ελέγχουμε πόσο επηρεάζονται τα σημεία ισορροπίας της κάθε ομάδας οργανισμών και γενικά αν αλλάζει η δυναμική του συστήματος. Εφαρμόζουμε τοπική ανάλυση ευαισθησίας στις παραμέτρους του μοντέλου και με τον όρο "τοπική" εννοούμε ότι μεταβάλλουμε τις παραμέτρους μόνο κατά ένα μικρό ποσοστό. Εάν  $\Phi$  υποδηλώνει την ποσότητα που ενδιαφερόμαστε να μελετήσουμε η οποία είναι έξοδος του μοντέλου, τότε η ευαισθησία της  $\Phi$  σε κάποια παράμετρο  $\theta$  ορίζεται ως ο λόγος της σχετικής μεταβολής της  $\Phi$  ως προς τη σχετική μεταβολή της παραμέτρου  $\theta$  (Papadakis et al., 2010). Συνεπώς ο λόγος ευαισθησίας υπολογίζεται ως εξής :

$$SR = \frac{(\Delta\Phi/\Phi)}{(\Delta\theta/\theta)} \quad (3.3.1)$$

Μελετάμε την ευαισθησία του μοντέλου εξετάζοντας τις αλλαγές των σημείων ισορροπίας της κάθε ομάδας οργανισμών σε 20% μεταβολές των τιμών των παραμέτρων του μοντέλου. Στον Πίνακα 2 παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για όλες τις ομάδες οργανισμών, θρεπτικών και νεκρής οργανικής ύλης. Παρουσιάζονται τα αποτελέσματα μόνο για το μικτότροφο σύστημα, μιας και τα αποτελέσματα είναι ανάλογα για το αυτότροφο. Η ευαισθησία του μοντέλου ιεραρχείται ανάλογα με την τιμή του λόγου ευαισθησίας  $SR$ . Θετικές τιμές του  $SR$  δηλώνουν ότι η αύξηση ή η μείωση μίας παραμέτρου, επιφέρει αντίστοιχα αύξηση ή μείωση της ποσότητας  $\Phi$ . Αρνητικές τιμές του  $SR$  δηλώνουν ότι αύξηση μιας παραμέτρου επιφέρει αντίστοιχα μείωση της ποσότητας  $\Phi$ , και αντίστροφα. Σε περίπτωση που η μεταβολή κάποιας παραμέτρου επιφέρει διαφορετική από την αρχική συμπεριφορά στο σύστημά μας (π.χ. περιοδικοί κύκλοι), τότε αναφέρεται με το σύμβολο \* και τη μελετάμε ξεχωριστά παρακάτω.

**Πίνακας 2:** Ευαισθησία του μικτότροφου συστήματος σε  $\pm 20\%$  μεταβολές των τιμών των παραμέτρων του μοντέλου. Τα σύμβολα συμβολίζουν διαφορετικής έντασης ευαισθησία : ο ( $|SR| \leq 0.1$ ), +/- ( $0.1 < |SR| \leq 0.5$ ), ++/-- ( $0.5 < |SR| \leq 1$ ), +++/-- ( $|SR| > 1$ ). Το + σημαίνει θετική και το - αρνητική συσχέτιση με τη μεταβολή της παραμέτρου. Το σύμβολο \* δηλώνει ότι το σύστημα αλλάζει δυναμική (π.χ. περιοδικοί κύκλοι).

Παράμετροι	Ανόργανα		Φυτοπλαγκτό		Ζωοπλαγκτό		Βακτήρια		Οργανικά	
	↑ 20%	↓ 20%	↑ 20%	↓ 20%	↑ 20%	↓ 20%	↑ 20%	↓ 20%	↑ 20%	↓ 20%
$j_{Lmax}$	--	++	ο	ο	+	-	ο	ο	+	-
$j_{Nmax}$	--	+++	ο	ο	+	-	ο	ο	ο	ο
$j_{BPmax}$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο
$K_L$	+	-	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο
$K_N$	++	--	ο	ο	-	+	ο	ο	ο	ο
$k_{In}$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο
$m_P$	++	--	ο	ο	-	+	ο	ο	ο	ο
$h_P$	ο	ο	ο	ο	--	++	+	-	-	+
$k$	--	++	ο	ο	+	-	ο	ο	ο	-
$k_F$	-	+	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο
$\rho_F$	--	++	ο	ο	+	-	ο	ο	+	-
$K_{BP}$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο
$K_P$	---	+++	++	--	---	++	ο	-	+	ο
$K_B$	--	+++	+	-	--	++	ο	+	-	+
$k_B$	---	*	+++	*	---	*	-	*	-	*
$k_P$	++	--	-	+	+	-	ο	ο	ο	ο
$e$	*	ο	*	ο	*	ο	*	ο	*	ο
$m_Z$	---	*	+++	*	---	*	-	*	-	*
$j_{Dmax}$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	--	++
$K_D$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	++	--
$h_B$	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	ο	+	-
$m_B$	+++	---	+	-	++	---	-	+	++	--



### Επίδραση των παραμέτρων του φυτοπλαγκτού

Όπως φαίνεται από τον Πίνακα 2, οι παράμετροι που αφορούν το φυτοπλαγκτό ( $J_{Lmax}$ ,  $J_{Nmax}$ ,  $J_{BPmax}$ ,  $K_L$ ,  $K_N$ ,  $k_{In}$ ,  $m_p$ ,  $h_p$ ,  $k$ ,  $k_F$ ,  $\rho_F$ ,  $K_{B1}$ ) επηρεάζουν κυρίως τα ανόργανα θρεπτικά συστατικά και το θηρευτή τους, το ζωοπλαγκτό, και για το μικτότροφο φυτοπλαγκτό το θήραμά τους, δηλαδή τα βακτήρια. Περιορίζοντας τη δυνατότητα του φυτοπλαγκτού να φωτοσυνθέσει και να παράγει βιομάζα - παραδείγματος χάριν μειώνοντας τη μέγιστη ροή πρόσληψης φωτονίων/ανόργανων θρεπτικών ή μειώνοντας τη σταθερά ημικορεσμού φωτός/ανόργανων θρεπτικών - παρατηρούμε ότι το σημείο ισορροπίας των ανόργανων θρεπτικών αυξάνει. Το αντίθετο συμβαίνει όταν ενισχύουμε την ικανότητα του φυτοπλαγκτού να φωτοσυνθέσει και να παράγει βιομάζα. Επιπλέον, το ζωοπλαγκτό επηρεάζεται από μεταβολές στις τιμές των παραμέτρων του φυτοπλαγκτού, μιας και το φυτοπλαγκτό αποτελεί το κύριο θήραμά του. Μειώνοντας λόγω χάρη το ρυθμό θνησιμότητας του φυτοπλαγκτού, το ζωοπλαγκτό επηρεάζεται έντονα και συγκεκριμένα ισορροπεί σε πολύ μεγαλύτερη βιομάζα και αντίστροφα όταν η θνησιμότητα αυξάνεται. Από την άλλη, ο ρυθμός θνησιμότητας του μικτότροφου φυτοπλαγκτού επηρεάζει και το θήραμά του, τα βακτήρια. Αυξάνοντας το ρυθμό θνησιμότητας του φυτοπλαγκτού, η βιομάζα των βακτηρίων ισορροπεί σε μεγαλύτερη τιμή, ενώ έχουμε αντίθετη κατάσταση με τη μείωση της συγκεκριμένης παραμέτρου. Επιπλέον, η βιομάζα του ζωοπλαγκτού ισορροπεί σε υψηλότερη τιμή αν το φυτοπλαγκτό είναι σε θέση να φωτοσυνθέσει με "ευκολία" (π.χ. αυξάνοντας το μέγιστο ρυθμό πρόσληψης φωτός) ή όταν είναι πιο ισχυρός θηρευτής βακτηρίων (π.χ. αυξάνοντας την πιθανότητα θήρευσης βακτηρίων). Μείωση της τιμής στην οποία φτάνει σε ισορροπία η βιομάζα του ζωοπλαγκτού έχουμε σε αντίθετη περίπτωση.

### Επίδραση των παραμέτρων των βακτηρίων

Από την άλλη τα βακτήρια και οι παράμετροι που τα αφορούν (δηλαδή οι  $J_{Dmax}$ ,  $K_D$ ,  $h_B$ ,  $m_B$ ,  $K_D$ ), επηρεάζουν μόνο την οργανική ύλη του συστήματος. Πιο συγκεκριμένα, πέρα από την παράμετρο που αφορά τη διατήρηση των βακτηρίων, όλες οι υπόλοιπες παράμετροι που αφορούν τα βακτήρια επηρεάζουν μόνο το σημείο ισορροπίας στο οποίο φτάνει η οργανική ύλη. Αυτό είναι αναμενόμενο και λογικό, καθώς όπως έχουμε προαναφέρει τα βακτήρια τρέφονται μέσω της οργανικής ύλης του συστήματος. Επομένως, αυξάνοντας την ικανότητα των βακτηρίων να λαμβάνουν οργανική ύλη, το σημείο ισορροπίας της οργανικής ύλης θα μειωθεί, ενώ θα αυξηθεί σε αντίθετη περίπτωση. Ωστόσο η παράμετρος που περιγράφει το ρυθμό διατήρησης των βακτηρίων έχει μια μεγαλύτερη επίδραση στην κατάσταση ισορροπίας του συστήματος. Μέσω της αύξησης της συγκεκριμένης παραμέτρου όπως είναι λογικό τα βακτήρια δε φτάνουν σε τόσο υψηλή τιμή ισορροπίας, μιας και είναι πιο δύσκολο να αναπτυχθούν εφόσον πρέπει να διοχετεύουν περισσότερη τροφή στη διατήρησή τους και λιγότερη για την αύξησή τους. Σαφώς, αντίθετη κατάληξη εμφανίζεται μειώνοντας τη συγκεκριμένη παράμετρο, καθώς από ότι φαίνεται από τον Πίνακα 2 το σημείο ισορροπίας της βιομάζας των βακτηρίων βρίσκεται σε υψηλότερη τιμή. Αντίθετες

συνέπειες έχουμε για τις βιομάζες του φυτοπλαγκτού και του ζωοπλαγκτού. Όσο αυξάνουμε το ρυθμό διατήρησης των βακτηρίων έχουμε μία μέτρια αύξηση της τιμής του σημείου ισορροπίας του φυτοπλαγκτού και μία έντονη αύξηση της τιμής του σημείου ισορροπίας της βιομάζας του ζωοπλαγκτού. Μέσω της μείωσης της παραμέτρου παρατηρούμε τα ακριβώς αντίθετα. Επιπλέον, όπως όλες οι παράμετροι που αφορούν τα βακτήρια, έτσι και ο ρυθμός διατήρησης επηρεάζει κατά πολύ την οργανική ύλη και τα ανόργανα θρεπτικά συστατικά. Γενικά όμως, πέρα από τη συγκεκριμένη παράμετρο, το σύστημά μας δεν είναι τόσο ευαίσθητο στις παραμέτρους που αφορούν στα βακτήρια.

### **Επίδραση των παραμέτρων του ζωοπλαγκτού**

Αυξάνοντας την ικανότητα του ζωοπλαγκτού να αφομοιώνει τους δύο τύπους τροφής του, δηλαδή μειώνοντας τη σταθερά ημικορεσμού για το φυτοπλαγκτό ή για τα βακτήρια, τότε έχουμε μία έντονη αύξηση της βιομάζας στην οποία έρχεται σε ισορροπία το ζωοπλαγκτό και μία μείωση των σημείων ισορροπίας της βιομάζας του φυτοπλαγκτού και των βακτηρίων, αντίστοιχα. Αντίθετη συμπεριφορά έχουμε σε περίπτωση μείωσης της ικανότητας του ζωοπλαγκτού να αφομοιώνει τους δύο τύπους τροφής του. Εξίσου επηρεάζονται και τα θρεπτικά συστατικά, μιας και το ζωοπλαγκτό μέσω της αυξημένης θήρευσης του φυτοπλαγκτού εμποδίζει την έντονη κατανάλωσή τους συνεπώς διατηρούνται σε αρκετά υψηλότερη τιμή. Αντίθετη συμπεριφορά παρατηρείται όταν το ζωοπλαγκτό μειώνει την κατανάλωση του φυτοπλαγκτού, επιτρέποντας έτσι στο θήραμά του να αυξάνει ανεξέλεγκτα και να μειώνει κατά αυτόν τον τρόπο ραγδαία τη συγκέντρωση των ανόργανων θρεπτικών συστατικών. Γενικότερα, οποιαδήποτε μεταβολή των παραμέτρων που αφορούν το ζωοπλαγκτό, επιφέρει έντονες αλλαγές είτε ποσοτικά μέσω των αλλαγών στις τιμές των σημείων ισορροπίας των οργανισμών και των θρεπτικών, είτε ποιοτικά μέσω της διαφορετικής δυναμικής του συστήματος. Υπάρχουν και άλλες παράμετροι που αφορούν το ζωοπλαγκτό, οι οποίες δεν συμπεριλαμβάνονται στον Πίνακα 2 αλλά μελετώνται ξεχωριστά στην επόμενη ενότητα λόγω του ότι έχουν μεγάλη επίδραση στη συμπεριφορά του μοντέλου, δηλαδή με αρκετά μικρότερη αύξηση ή μείωση οδηγούν σε διαφορετική δυναμική το μοντέλο. Η συμπεριφορά χαρακτηρίζεται κυρίως από περιοδικούς κύκλους των οργανισμών, συνεπώς δεν υπάρχει νόημα να μιλάμε για σημεία ισορροπίας πλέον.

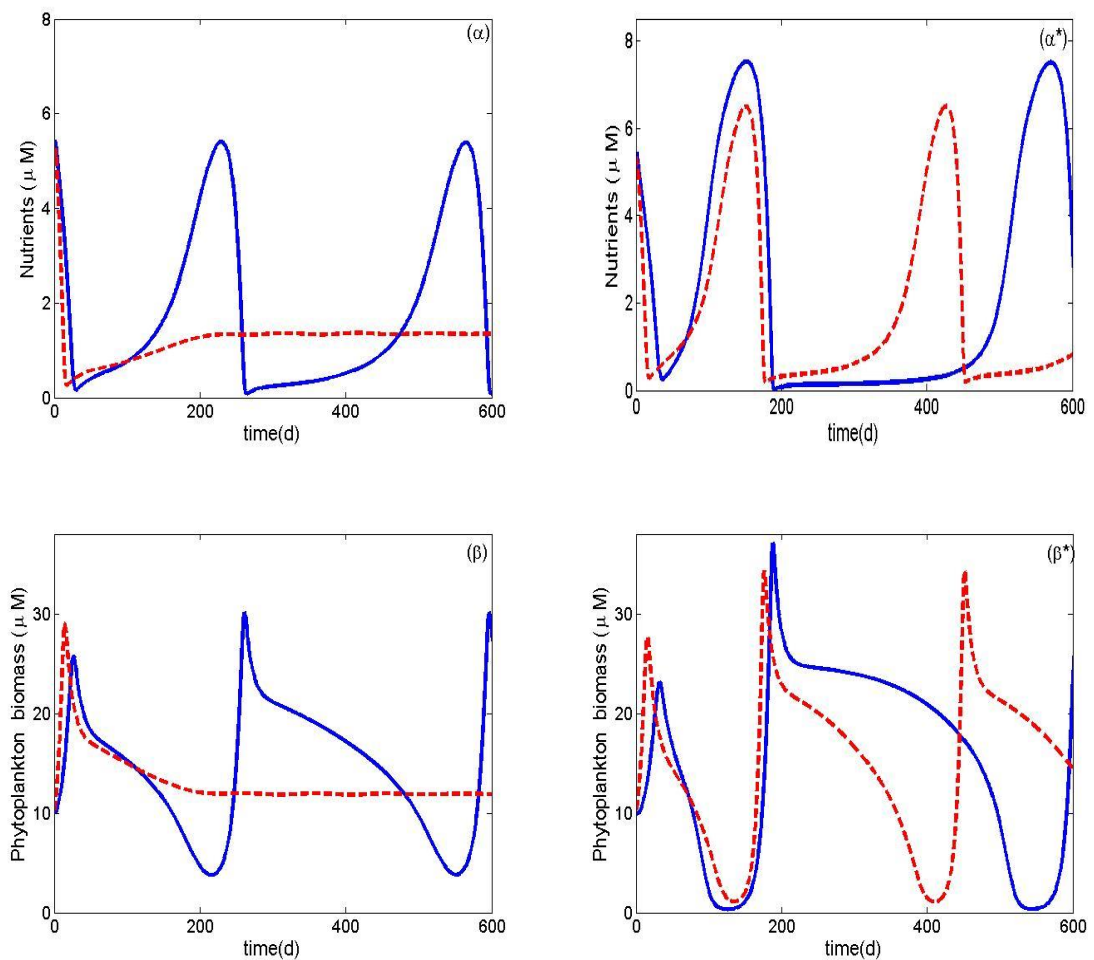
### **3.2 Παράμετροι που επηρεάζουν τη δυναμική του συστήματος**

Η ανάλυση ευαισθησίας έδειξε ότι κάποιες παράμετροι αλλάζουν τη δυναμική του συστήματος. Στη συνέχεια εστιάζουμε σε αυτές τις παραμέτρους και εξετάζουμε πώς αλλαγές στις τιμές τους επηρεάζουν τη δυναμική των δύο συστημάτων, στο σύστημα στο οποίο το φυτοπλαγκτό αυξάνει αποκλειστικά αυτοτροφικά και σε αυτό, στο οποίο το φυτοπλαγκτό συνδυάζει την αυτοτροφία και φαγοτροφία. Μεταβολές στις τιμές αυτών των παραμέτρων οδηγούν τα

συστήματα σε κυκλική συμπεριφορά με συνύπαρξη των ειδών, αλλά με διαφορετική περίοδο. Επιπλέον, τα δύο συστήματα δεν ανταποκρίνονται το ίδιο άμεσα στις μεταβολές των παραμέτρων.

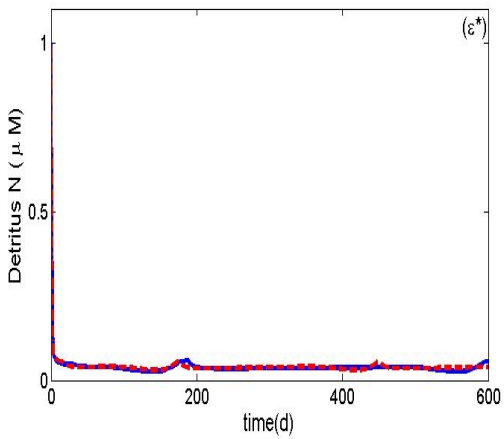
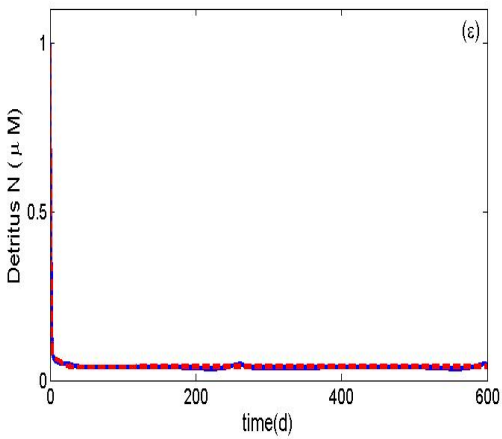
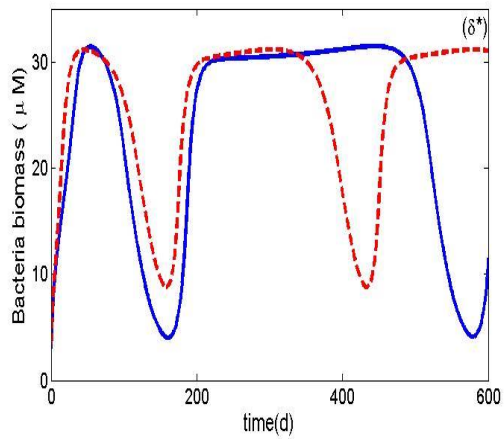
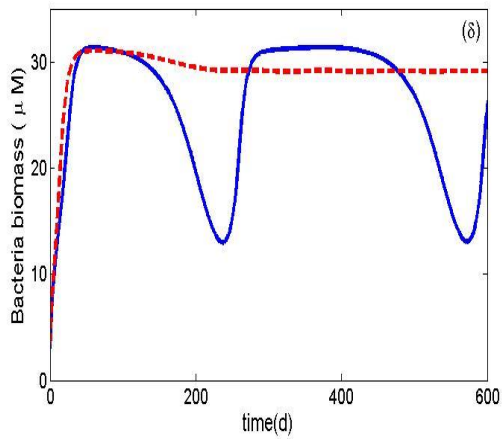
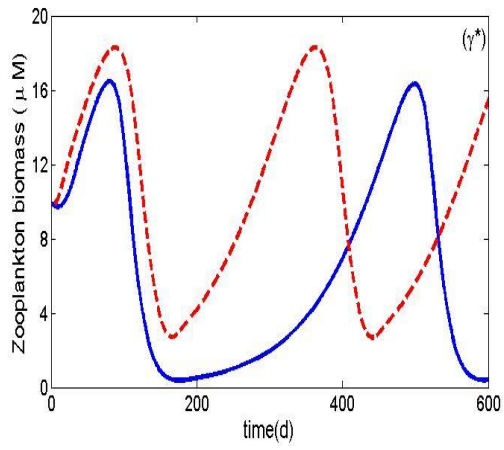
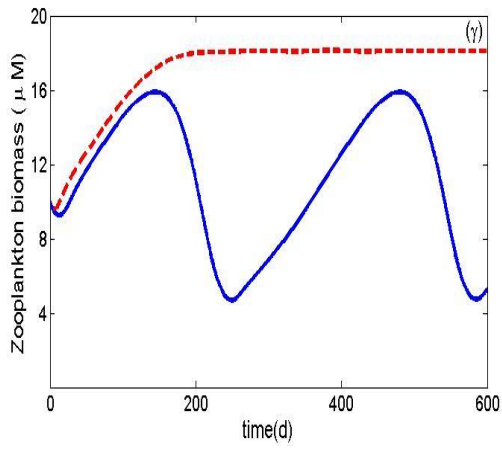
### Επίδραση του μέγιστου ρυθμού πρόσληψης φυτοπλαγκτού από το ζωοπλαγκτό

Ο μέγιστος ρυθμός με τον οποίο το ζωοπλαγκτό θηρεύει το φυτοπλαγκτό,  $j_{pmax}$ , είναι μια παράμετρος που επηρεάζει τη δυναμική και των δύο συστημάτων. Στο Σχήμα 3 παρουσιάζεται η δυναμική των δύο συστημάτων για διαφορετικές τιμές του μέγιστου ρυθμού θήρευσης του φυτοπλαγκτού από το ζωοπλαγκτό.

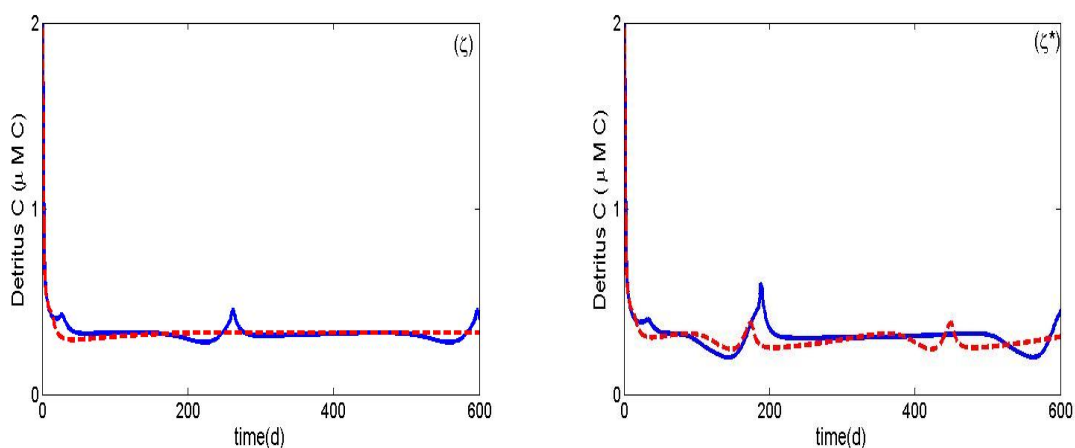


**Σχήμα 3:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας των ανόργανων θρεπτικών ( $\alpha, \alpha^*$ ), του φυτοπλαγκτού ( $\beta, \beta^*$ ), του ζωοπλαγκτού ( $\gamma, \gamma^*$ ), των βακτηρίων ( $\delta, \delta^*$ ) και της νεκρής οργανικής ύλης ( $\epsilon, \epsilon^*$  και  $\zeta, \zeta^*$ ) για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή) για διαφορετικές τιμές του μέγιστου ρυθμού θήρευσης φυτοπλαγκτού. Στην αριστερή στήλη  $j_{pmax} = 0.77$ , ενώ στη δεξιά  $j_{pmax} = 0.84$ .

Κεφάλαιο 3: Αποτελέσματα



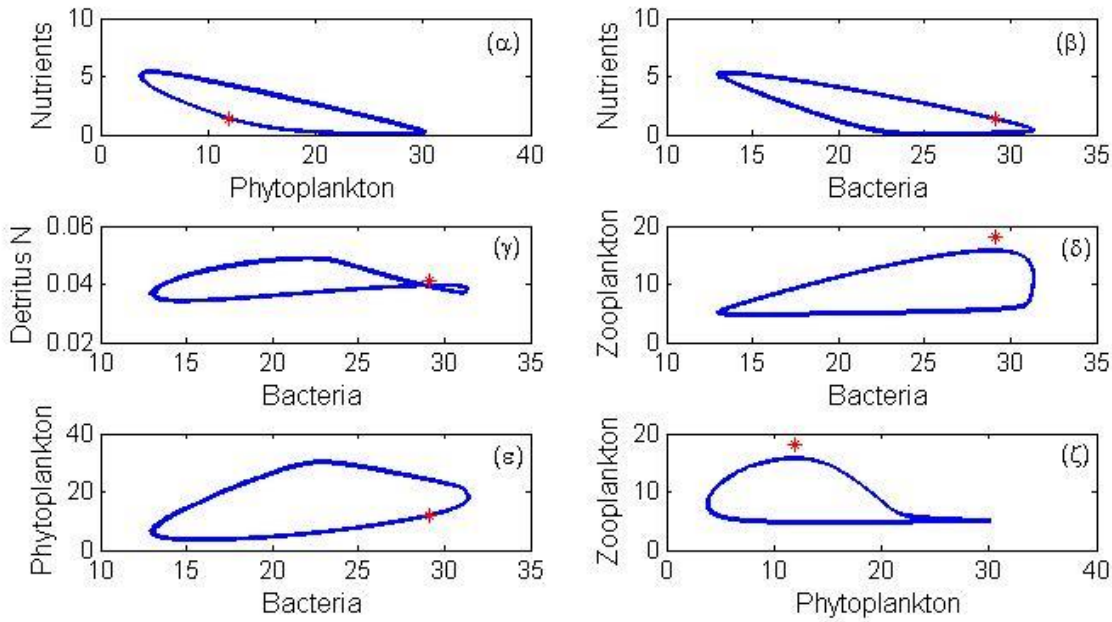
Σχήμα 3 (συνέχεια)



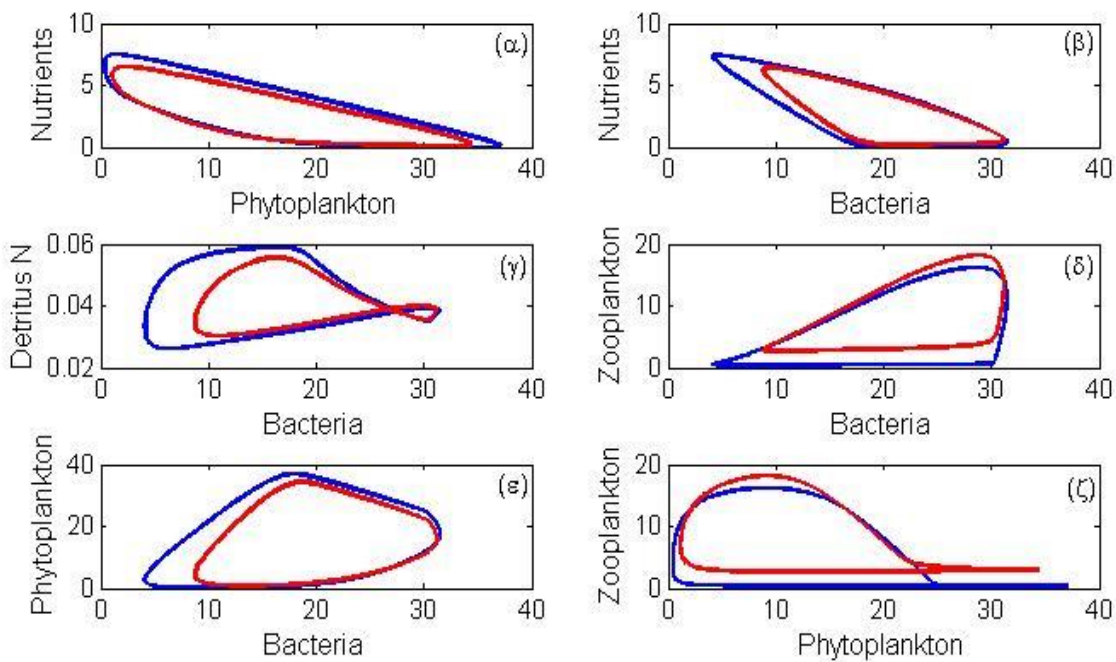
**Σχήμα 3** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας των ανόργανων θρεπτικών ( $\alpha, \alpha^*$ ), του φυτοπλαγκτού ( $\beta, \beta^*$ ), του ζωοπλαγκτού ( $\gamma, \gamma^*$ ), των βακτηρίων ( $\delta, \delta^*$ ) και της νεκρής οργανικής ύλης ( $\epsilon, \epsilon^*$  και  $\zeta, \zeta^*$ ) για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή) για διαφορετικές τιμές του μέγιστου ρυθμού θήρευσης φυτοπλαγκτού. Στην αριστερή στήλη  $j_{pmax} = 0.77$ , ενώ στη δεξιά  $j_{pmax} = 0.84$ .

Είναι εμφανές από το Σχήμα 3 ότι και τα δύο μοντέλα είναι πολύ ευαίσθητα, ιδιαίτερα το μοντέλο με τη μικτοτροφία. Παρατηρούμε ότι ακόμα και με μία ελάχιστη αύξηση της συγκεκριμένης παραμέτρου αλλάζει τελείως η δυναμική και πλέον τα θρεπτικά, οι οργανισμοί και η νεκρή οργανική ύλη έχουν περιοδική συμπεριφορά. Σε αντίθεση, παρατηρείται ότι το μοντέλο χωρίς τη μικτοτροφία επηρεάζεται από τη συγκεκριμένη παράμετρο όταν τη μεταβάλλουμε κατά ένα πολύ μεγαλύτερο ποσοστό. Συγκρίνοντας τα Σχήματα 2 και 3 φαίνεται ότι στο μοντέλο με τη μικτοτροφία με μία μικρή αύξηση (10%) της μέγιστης τιμής με την οποία το ζωοπλαγκτό θηρεύει το φυτοπλαγκτό, επικρατούν άμεσα περιοδικοί κύκλοι με συνύπαρξη των οργανισμών, αλλά με ιδιαίτερα διαφορετική δυναμική, ενώ στο μοντέλο χωρίς τη μικτοτροφία δεν επηρεάζεται η συμπεριφορά σε σχέση με την αρχική. Με μεγαλύτερη αύξηση της παραμέτρου (20%) και τα δύο συστήματα συμπεριφέρονται με τον ίδιο τρόπο με μία μικρή διαφορά φάσης και με αρκετά διαφορετική περίοδο, 280 περίπου μέρες για το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία και 400 περίπου μέρες για το μοντέλο με μικτοτροφία.

Στα σχήματα 4 και 5 παρουσιάζονται τα διαγράμματα φάσης των ανόργανων και οργανικών θρεπτικών σε σχέση με την κάθε ομάδα οργανισμών καθώς και των οργανισμών μεταξύ τους. Η κυκλική συμπεριφορά των δύο συστημάτων με βάση το μέγιστο ρυθμό πρόσληψης του φυτοπλαγκτού από το ζωοπλαγκτό παριστάνεται στα παρακάτω σχήματα :



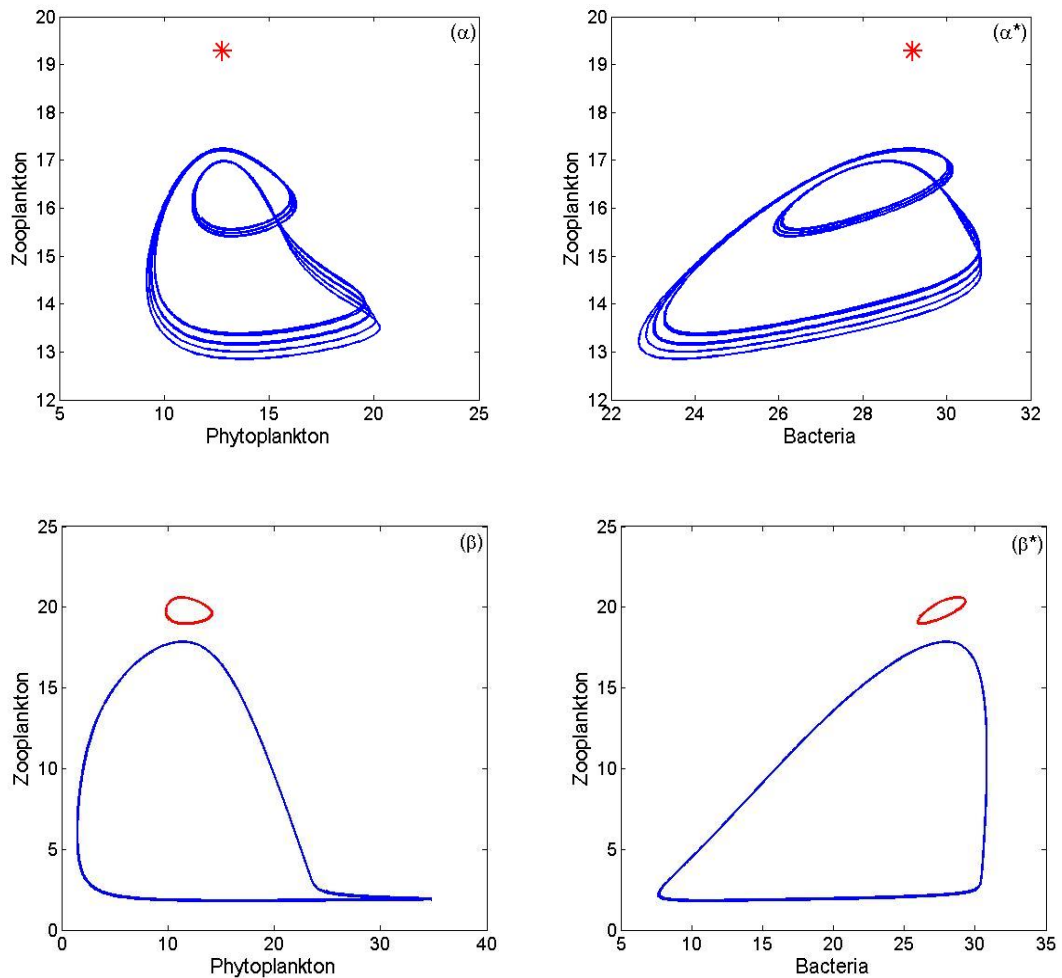
**Σχήμα 4:** Διαγράμματα φάσης των ανόργανων και οργανικών θρεπτικών σε σχέση με την κάθε ομάδα οργανισμών (α,β,γ) καθώς και των οργανισμών μεταξύ τους (δ,ε,ζ) για  $j_{pmax} = 0.77$ . Με μπλε χρώμα συμβολίζονται οι κυκλικές τροχιές του μοντέλου με μικτοτροφία και με κόκκινο αστεράκι το σημείο ισορροπίας του μοντέλου χωρίς μικτοτροφία.



**Σχήμα 5:** Διαγράμματα φάσης των ανόργανων και οργανικών θρεπτικών σε σχέση με την κάθε ομάδα οργανισμών (α,β,γ) καθώς και των οργανισμών μεταξύ τους (δ,ε,ζ) για  $j_{pmax} = 0.84$  για το μοντέλο με μικτοτροφία (μπλε συνεχής γραμμή) και για το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη συνεχής γραμμή).

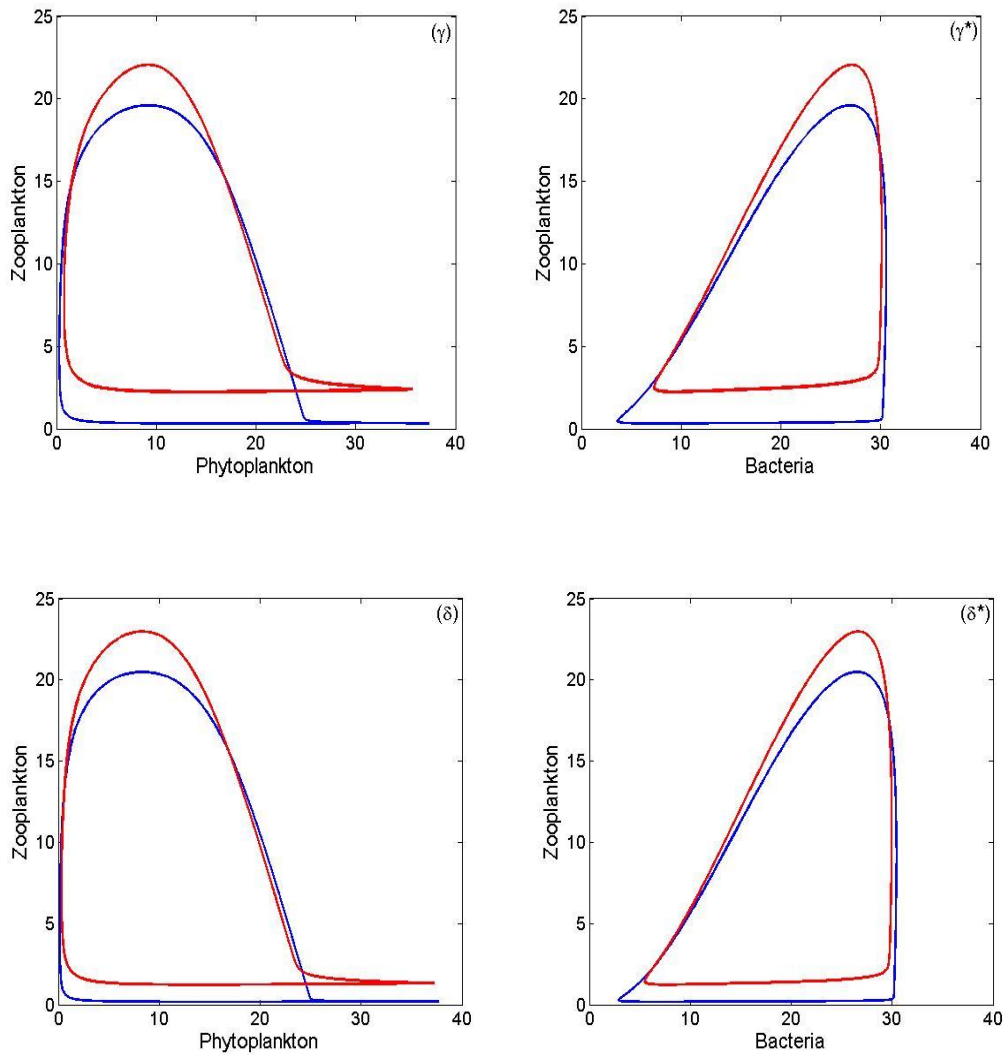
### Επίδραση της ικανότητας αφομοίωσης του ζωοπλαγκτού

Στο σχήμα 6 παρουσιάζονται τα διαγράμματα φάσης για την ομάδα του ζωοπλαγκτού σε σχέση με την ομάδα του φυτοπλαγκτού και των βακτηρίων για διαφορετικές τιμές της ικανότητας αφομοίωσης του ζωοπλαγκτού. Παρατηρούμε ότι και τα δύο μοντέλα είναι αρκετά ευαίσθητα στην ικανότητα αφομοίωσης του ζωοπλαγκτού, με περισσότερη ευαισθησία και πιο άμεση αλλαγή στη δυναμική αυτού με τη μικτοτροφία.



**Σχήμα 6:** Διαγράμματα φάσης του ζωοπλαγκτού με το φυτοπλαγκτό (α,β,γ,δ) και με τα βακτήρια (α\*,β\*,γ\*,δ\*), για το μοντέλο με μικτοτροφία (μπλε συνεχής γραμμή) και για το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία (κόκκινο). Από πάνω προς τα κάτω έχουμε  $e = 0.71$ ,  $e = 0.72$ ,  $e = 0.74$ ,  $e = 0.75$ .





**Σχήμα 6:** (συνέχεια) Διαγράμματα φάσης του ζωοπλαγκτού με το φυτοπλαγκτό (α,β,γ,δ) και με τα βακτήρια (α\*,β\*,γ\*,δ\*), για το μοντέλο με μικτοτροφία (μπλε γραμμή) και για το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη γραμμή). Από πάνω προς τα κάτω έχουμε  $e = 0.71$ ,  $e = 0.72$ ,  $e = 0.74$ ,  $e = 0.75$ .

Μέσω των διαδοχικών αυξήσεων της ικανότητας αφομοίωσης του ζωοπλαγκτού παρατηρούμε ότι το μοντέλο χωρίς τη μικτοτροφία δεν επηρεάζεται από μικρές μεταβολές της παραμέτρου ( $e=0.71$ ) και διατηρεί την αρχική δυναμική του, ενώ το μοντέλο με τη μικτοτροφία απευθείας επηρεάζεται και πλέον οι οργανισμοί και τα θρεπτικά έχουν περιοδική κυκλική συμπεριφορά (Σχήμα 6 α,α\*). Αυξάνοντας το  $e$  λίγο περισσότερο ( $e=0.72$ ) παρατηρούμε ότι και το μοντέλο χωρίς τη μικτοτροφία παρουσιάζει κυκλική συμπεριφορά αλλά με πολύ μικρότερη περίοδο. Υπολογίστηκε ότι το μοντέλο με τη μικτοτροφία έχει σχεδόν τετραπλάσια περίοδο (~400 ημέρες) από το μοντέλο χωρίς τη μικτοτροφία (~100 μέρες). Στη συνέχεια, διαπιστώνουμε ότι με λίγο μεγαλύτερη αύξηση της παραμέτρου ( $e=0.74$ ) και τα δύο συστήματα έχουν περιοδικούς κύκλους με σχετικά πιο παραπλήσια περίοδο (Σχήμα 6 γ,γ\*). Πλέον η διαφορά των περιόδων των δύο συστημάτων είναι γύρω στις 150 ημέρες (μεγαλύτερη περίοδο το μικτότροφο και ίση με περίπου 470 ημέρες).



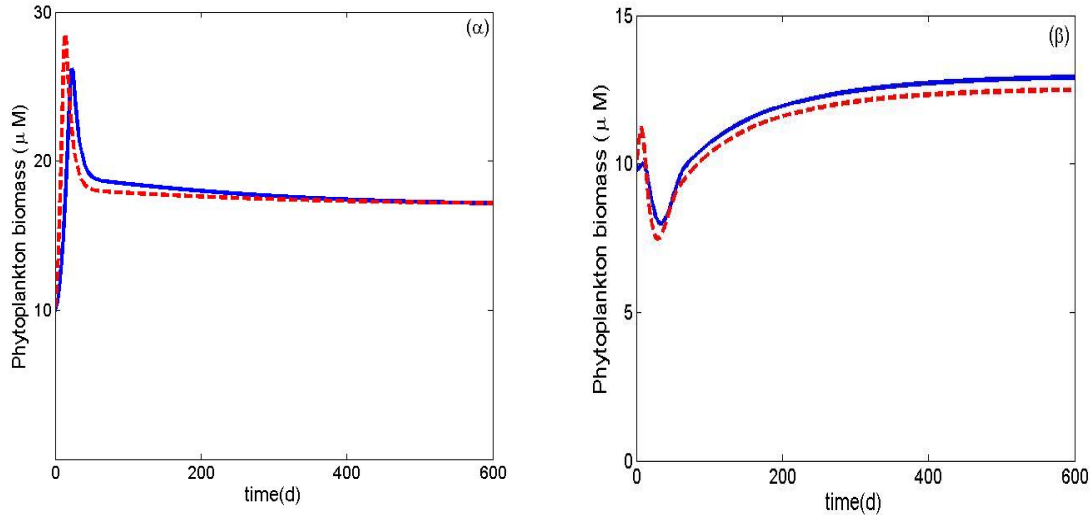
Με ακόμα μεγαλύτερη αύξηση της παραμέτρου συγχρονίζεται η κυκλική συμπεριφορά των δύο συστημάτων και μάλιστα οι περιοδικοί κύκλοι έχουν σχεδόν ίδιο πλάτος και περίοδο (Σχήμα 6 δ,δ\*).

### 3.3 Επιπτώσεις μικτοτροφίας

Ο μικτότροφος οργανισμός στο παρόν μοντέλο χρησιμοποιεί τη φαγοτροφία ως στρατηγική θρέψης όταν τα ανόργανα θρεπτικά είναι περιοριστικά. Επομένως, είναι αναμενόμενο το μοντέλο με τη μικτοτροφία να συμπεριφέρεται διαφορετικά σε ένα περιβάλλον που είναι πλούσιο σε ανόργανα θρεπτικά και διαφορετικά σε ένα φτωχό σε ανόργανα θρεπτικά περιβάλλον. Επιπλέον, η νεκρή οργανική ύλη, η οποία είναι η μοναδική πηγή ενέργειας των βακτηρίων, έχει άμεση επίπτωση στη δυναμική της βιομάζας τους. Επομένως είναι αναμενόμενο το μοντέλο με τη μικτοτροφία να συμπεριφέρεται διαφορετικά σε ένα περιβάλλον που είναι πλούσιο σε νεκρή οργανική ύλη και διαφορετικά σε ένα φτωχό σε οργανική ύλη περιβάλλον.

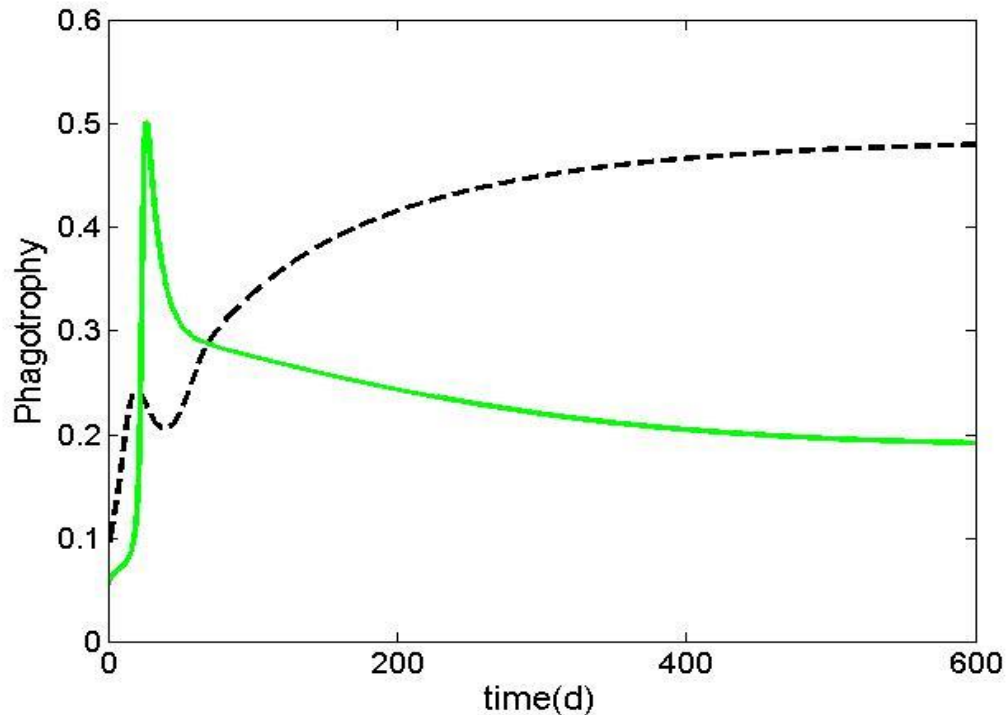
Έχοντας ιεραρχήσει τους οργανισμούς του τροφικού πλέγματος που μοντελοποιείται στην παρούσα εργασία, θεωρείται σκόπιμη η μελέτη των επιπτώσεων της μικτοτροφίας σε ένα περιβάλλον που ευνοεί το θηρευτή και σε ένα περιβάλλον που δεν τον ευνοεί. Γνωρίζοντας ότι το ζωοπλαγκτό καταναλώνει το φυτοπλαγκτό - είτε μικτότροφο είτε αποκλειστικά αυτότροφο - και τα βακτήρια και ουσιαστικά καθορίζει την ύπαρξη ή μη αυτών των οργανισμών προσπαθούμε να διακρίνουμε τις επιπτώσεις της μικτοτροφίας με βάση τα χαρακτηριστικά του ανώτερου στο τροφικό μας πλέγμα οργανισμού, δηλαδή του ζωοπλαγκτού. Το φυτοπλαγκτό αν είναι αποκλειστικά αυτότροφο εξαρτάται από την ένταση του φωτός και από τα ανόργανα θρεπτικά για την επιβίωση του, ενώ αν χρησιμοποιεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης εξαρτάται και από τα βακτήρια για τη διατήρηση και για την ανάπτυξή του και, επομένως, είναι ανταγωνιστής με το ζωοπλαγκτό.

### 3.3.1 Επιπτώσεις της μικτοτροφίας σε ένα πλούσιο και σε ένα φτωχό σε θρεπτικά περιβάλλον



**Σχήμα 7:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας του αυτότροφου (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και του μικτότροφου (μπλε συνεχής γραμμή) φυτοπλαγκτού σε ένα πλούσιο ( $X_{N0} = 5.2$ ) σε θρεπτικά περιβάλλον (α) και σε ένα φτωχό ( $X_{N0} = 1$ ) σε θρεπτικά περιβάλλον (β).

Όταν αυξάνεται η αρχική συγκέντρωση ανόργανου αζώτου των δύο συστημάτων (Σχήμα 7α) παρατηρείται ότι η βιομάζα του αποκλειστικά αυτότροφου και του μικτότροφου φυτοπλαγκτού έχουν σχεδόν κοινή χρονική εξέλιξη. Αυτό σημαίνει ότι ο μικτότροφος κάνει φαγοτροφία σε μικρό ποσοστό σε σχέση με την αυτοτροφία. Αντίθετα, όταν μειώνεται η αρχική συγκέντρωση ανόργανου αζώτου το φυτοπλαγκτό που ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης αναπτύσσεται περισσότερο σε σχέση με το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό (Σχήμα 7β). Από το Σχήμα 8 φαίνεται ότι όταν ο μικτότροφος οργανισμός βρίσκεται σε περιβάλλον με χαμηλή συγκέντρωση ανόργανων θρεπτικών αυξάνει το ποσοστό βακτηριοφαγίας ούτως ώστε να επιβιώσει. Λόγω χαμηλής συγκέντρωσης αζώτου ο μικτότροφος οργανισμός δε μπορεί να πάρει τα απαραίτητα θρεπτικά μέσω της αυτοτροφίας (φωτοσύνθεσης) συνεπώς η θήρευση βακτηρίων αποτελεί εναλλακτική στρατηγική. Συνεπώς, η χρήση της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης δίνει ένα πλεονέκτημα σε ένα φτωχό από άποψη ανόργανων θρεπτικών περιβάλλον.

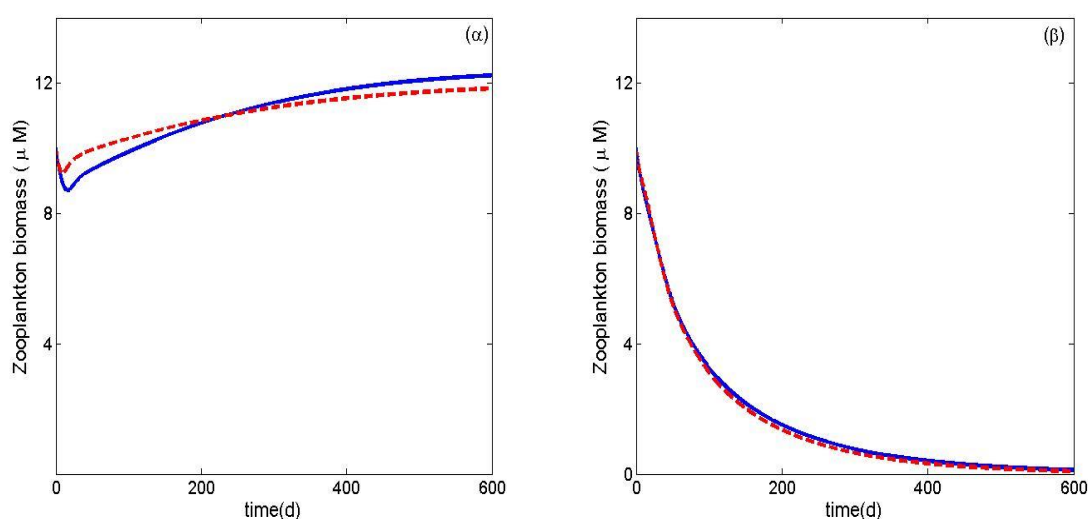


**Σχήμα 8:** Χρονική εξέλιξη του ποσοστού φαγοτροφίας του μικτότροφου φυτοπλαγκτού σε ένα πλούσιο ( $X_{N0} = 5.2$ ) σε θρεπτικά περιβάλλον (πράσινη γραμμή) και σε ένα φτωχό ( $X_{N0} = 1$ ) σε θρεπτικά περιβάλλον (μαύρη διακεκομμένη γραμμή).

Στο Σχήμα 7, προκαλεί ενδιαφέρον η από κοινού αύξουσα συμπεριφορά της βιομάζας του αυτότροφου και του μικτότροφου φυτοπλαγκτού, όταν βρίσκονται σε ένα φτωχό σε θρεπτικά περιβάλλον (Σχήμα 7β). Το αναμενόμενο, εφόσον στο πλούσιο σε θρεπτικά περιβάλλον παρατηρείται φθίνουσα συμπεριφορά της βιομάζας των οργανισμών αυτών ως προς το χρόνο (Σχήμα 7α) θα ήταν μία ανάλογη συμπεριφορά και στο πλούσιο περιβάλλον. Αντιθέτως, τόσο το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό όσο και το μικτότροφο φυτοπλαγκτό αναπτύσσονται, μετά από μία αρχική μείωση, και η βιομάζα τους συνεχώς αυξάνεται ως προς το χρόνο. Ωστόσο, ο λόγος που συμβαίνει το παραπάνω "παράδοξο", εξηγείται μέσω της μελέτης της χρονικής εξέλιξης της βιομάζας του άμεσα συνδεδεμένου με τη βιομάζα του φυτοπλαγκτού οργανισμού, δηλαδή του ζωοπλαγκτού.

Στο πλούσιο σε ανόργανα θρεπτικά περιβάλλον το ζωοπλαγκτό αυξάνει τόσο στο τροφικό πλέγμα με το αυτοτροφικό φυτοπλαγκτό όσο και στο τροφικό πλέγμα

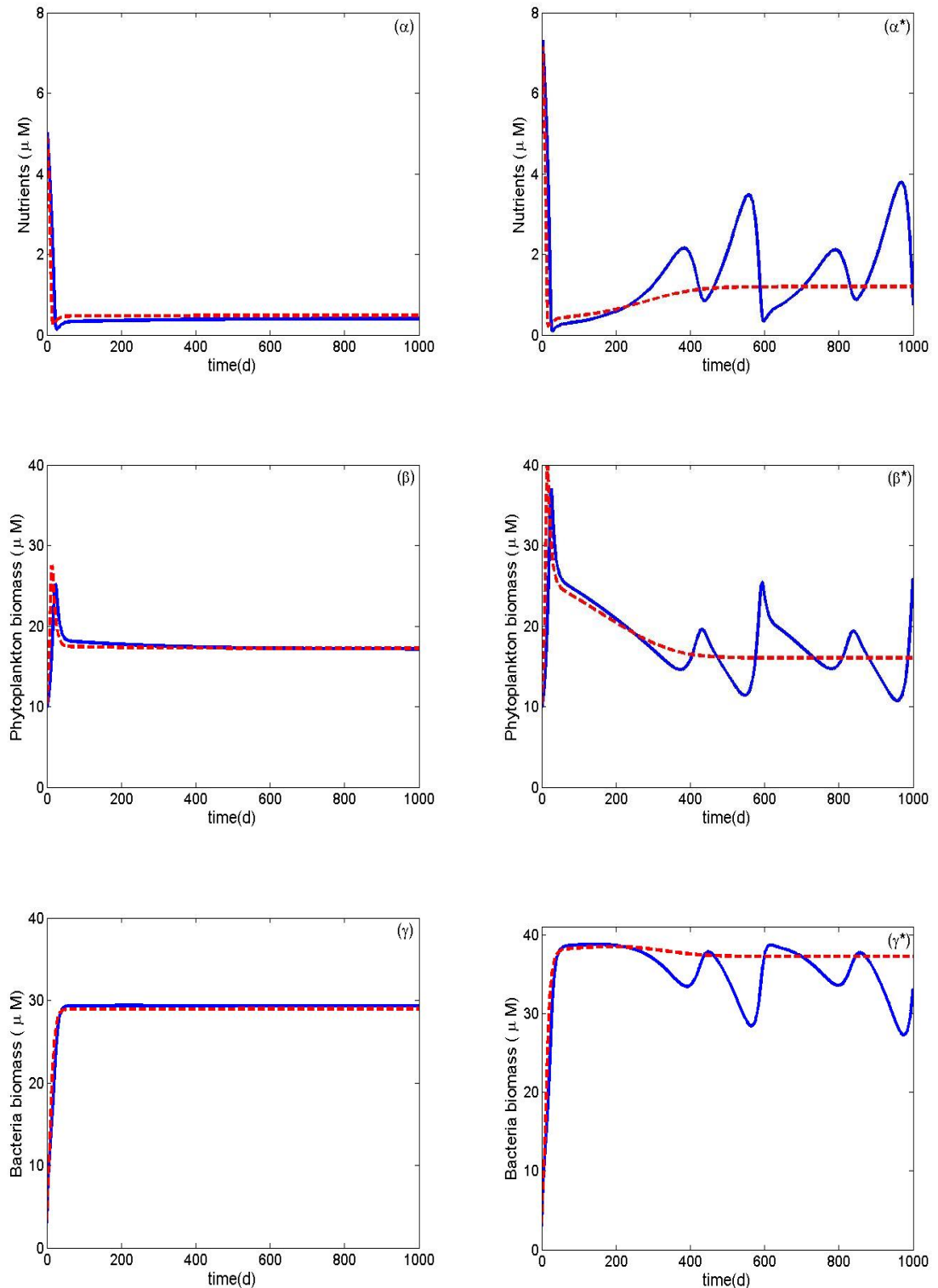
με το μικτότροφο φυτοπλαγκτό (Σχήμα 9α).. Από την άλλη, σε ένα φτωχό σε ανόργανα θρεπτικά περιβάλλον και στα δύο συστήματα το ζωοπλαγκτό οδηγείται σε εξαφάνιση και τα βακτήρια διατηρούνται σε χαμηλές συγκεντρώσεις. Η βιομάζα του φυτοπλαγκτού (Σχήμα 7β) αρχικά μειώνεται ραγδαία. Τη μείωση της βιομάζας του φυτοπλαγκτού ακολουθεί και η βιομάζα του ζωοπλαγκτού των δύο συστημάτων (Σχήμα 9β). Παρόλο που το φυτοπλαγκτό καταφέρει πολύ γρήγορα να ανακάμψει και να αναπτυχθεί, το ζωοπλαγκτό δεν προλαβαίνει να πράξει αναλόγως και βγαίνει από το σύστημα. Σε ένα φτωχό σε θρεπτικά περιβάλλον το ζωοπλαγκτό δε μπορεί να επιβιώσει, καθώς αυτή η αρχική ραγδαία πτώση της βιομάζας του φυτοπλαγκτού και οι χαμηλές συγκεντρώσεις των βακτηρίων, οδηγούν στην έλλειψη της απαραίτητης, για την επιβίωση του ζωοπλαγκτού, τροφής.



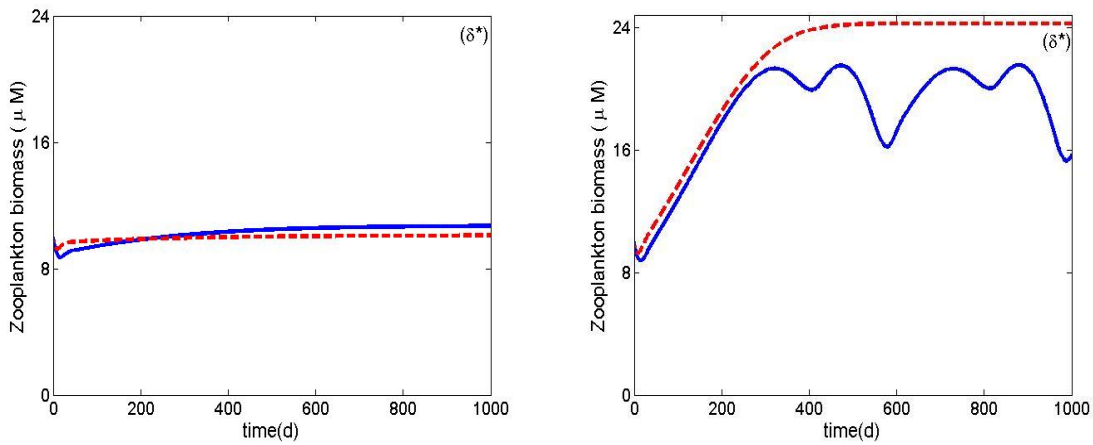
**Σχήμα 9:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας του ζωοπλαγκτού σε ένα πλούσιο θρεπτικά περιβάλλον (α) και σε ένα φτωχό θρεπτικά περιβάλλον (β) , για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή).

Στο Σχήμα 10 φαίνονται οι συνέπειες της αρχικής συγκέντρωσης της νεκρής οργανικής ύλης στα δύο συστήματα. Όταν το σύστημα που τίθεται σε υπό μελέτη βρίσκεται σε ένα περιβάλλον το οποίο χαρακτηρίζεται από χαμηλή συγκέντρωση νεκρής οργανικής ύλης (Σχήμα 10 α,β,γ,δ), τότε η βιομάζα των ανόργανων θρεπτικών καθώς και των τριών ομάδων οργανισμών έχει την ίδια χρονική εξέλιξη στα δύο συστήματα. Ωστόσο, όταν το περιβάλλον χαρακτηρίζεται από υψηλή συγκέντρωση νεκρής οργανικής ύλης, στο μικρότροφο σύστημα τόσο τα ανόργανα θρεπτικά όσο και οι οργανισμοί έχουν περιοδική συμπεριφορά, ενώ στο αυτότροφο σύστημα διατηρείται η ισορροπία (Σχήμα 10 α\*,β\*,γ\*,δ\*). Σε φτωχό σε νεκρή οργανική ύλη περιβάλλον οι βιομάζας των οργανισμών μετά από μια απότομη αύξηση φτάνουν σε ένα σημείο ισορροπίας (Σχήμα 10 β,γ,δ), συμπεριφορά ανάλογη με αυτή του αρχικού συστήματος (Σχήμα 2 β,γ,δ). Δεν ισχύει όμως το ίδιο

για το μικτότροφο σύστημα στο οποίο παρουσιάζουν περιοδική συμπεριφορά (Σχήμα 10  $\beta^*, \gamma^*, \delta^*$ ).

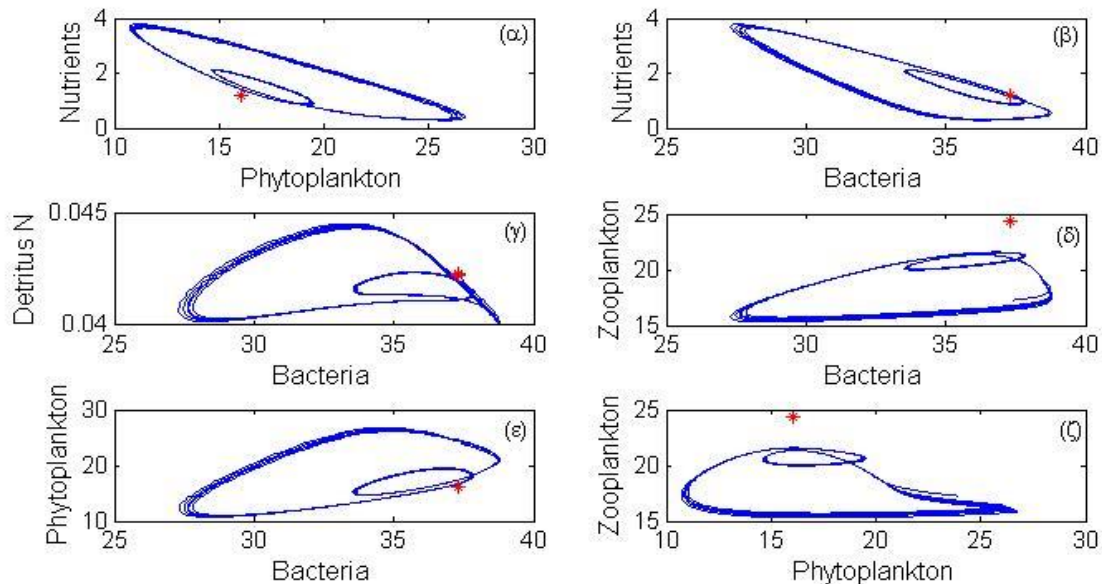


**Σχήμα 10:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας των ανόργανων θρεπτικών ( $\alpha, \alpha^*$ ), του φυτοπλαγκτού ( $\beta, \beta^*$ ), των βακτηριών ( $\gamma, \gamma^*$ ) και του ζωπλαγκτού ( $\delta, \delta^*$ ) για το μικτότροφο σύστημα ( μπλε συνεχής γραμμή) και για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή). Αριστερή στήλη  $X_{DNO} = 0.5$ , δεξιά στήλη  $X_{DNO} = 3$ .



**Σχήμα 10** (συνέχεια): Χρονική εξέλιξη της βιομάζας των ανόργανων θρεπτικών ( $\alpha, \alpha^*$ ), του φυτοπλαγκτού ( $\beta, \beta^*$ ), των βακτηρίων ( $\gamma, \gamma^*$ ) και του ζωπλαγκτού ( $\delta, \delta^*$ ) για το μικτότροφο σύστημα ( μπλε συνεχής γραμμή) και για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή). Αριστερή στήλη  $X_{DN0} = 0.5$ , δεξιά στήλη  $X_{DN0} = 3$ .

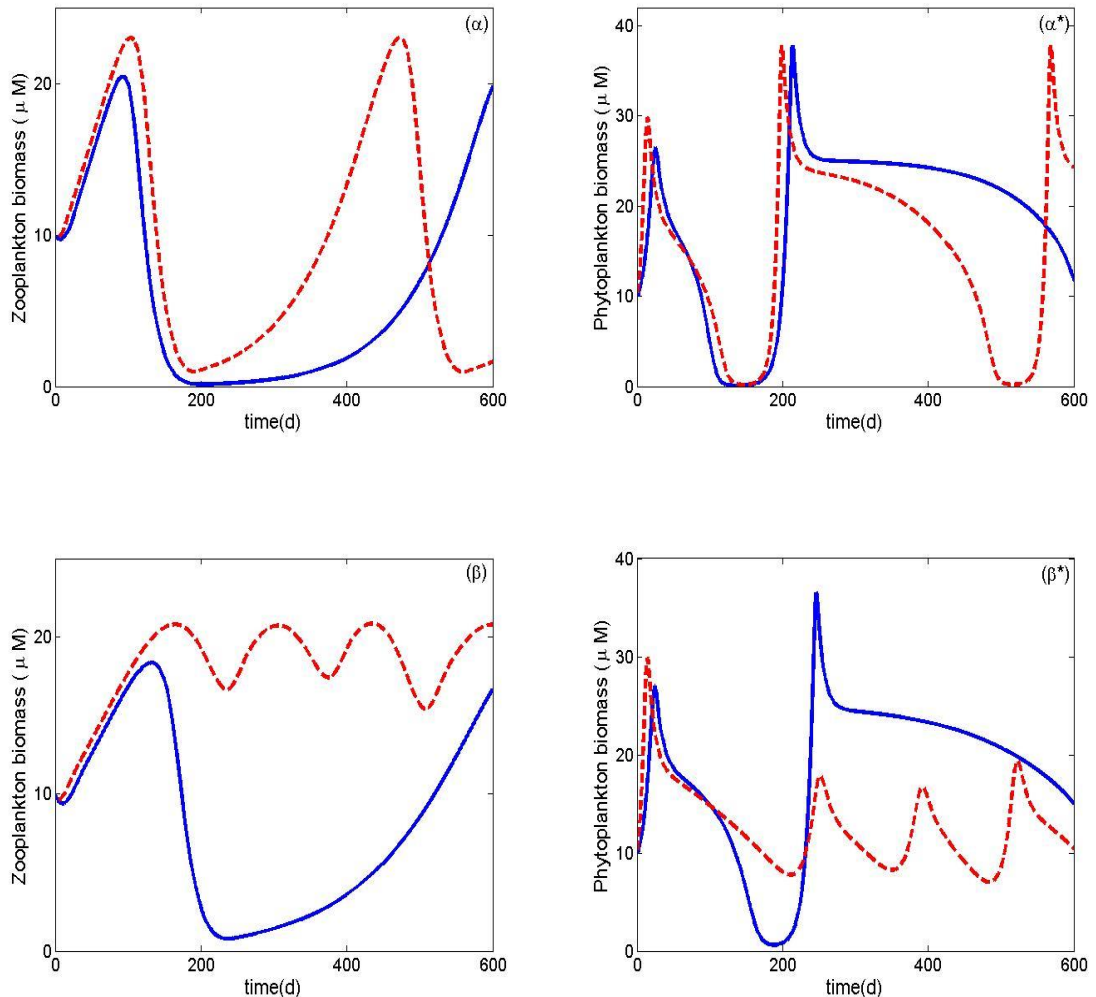
Οι περιοδικοί κύκλοι έχουν δύο κορυφές, μία με μεγαλύτερο πλάτος και μία με μικρότερο (Σχήμα 11). Οι περιοδικές τροχιές παρουσιάζονται στα διαγράμματα φάσης του σχήματος 11. Παρατηρούμε ότι το ζωπλαγκτό στο μικτότροφο σύστημα έχει βιομάζα μικρότερη από αυτή στο σύστημα χωρίς τη μικτοτροφία. Φαίνεται ο ανταγωνισμός με το φαγότροφο φυτοπλαγκτό.



**Σχήμα 11:** Διαγράμματα φάσης των ανόργανων και οργανικών θρεπτικών σε σχέση με την κάθε ομάδα οργανισμών ( $\alpha, \beta, \gamma$ ) καθώς και των οργανισμών μεταξύ τους ( $\delta, \epsilon, \zeta$ ) σε ένα πλούσιο σε οργανική ύλη περιβάλλον, για το μοντέλο με μικτοτροφία (μπλε συνεχής γραμμή) και για το μοντέλο χωρίς μικτοτροφία (κόκκινο αστεράκι).

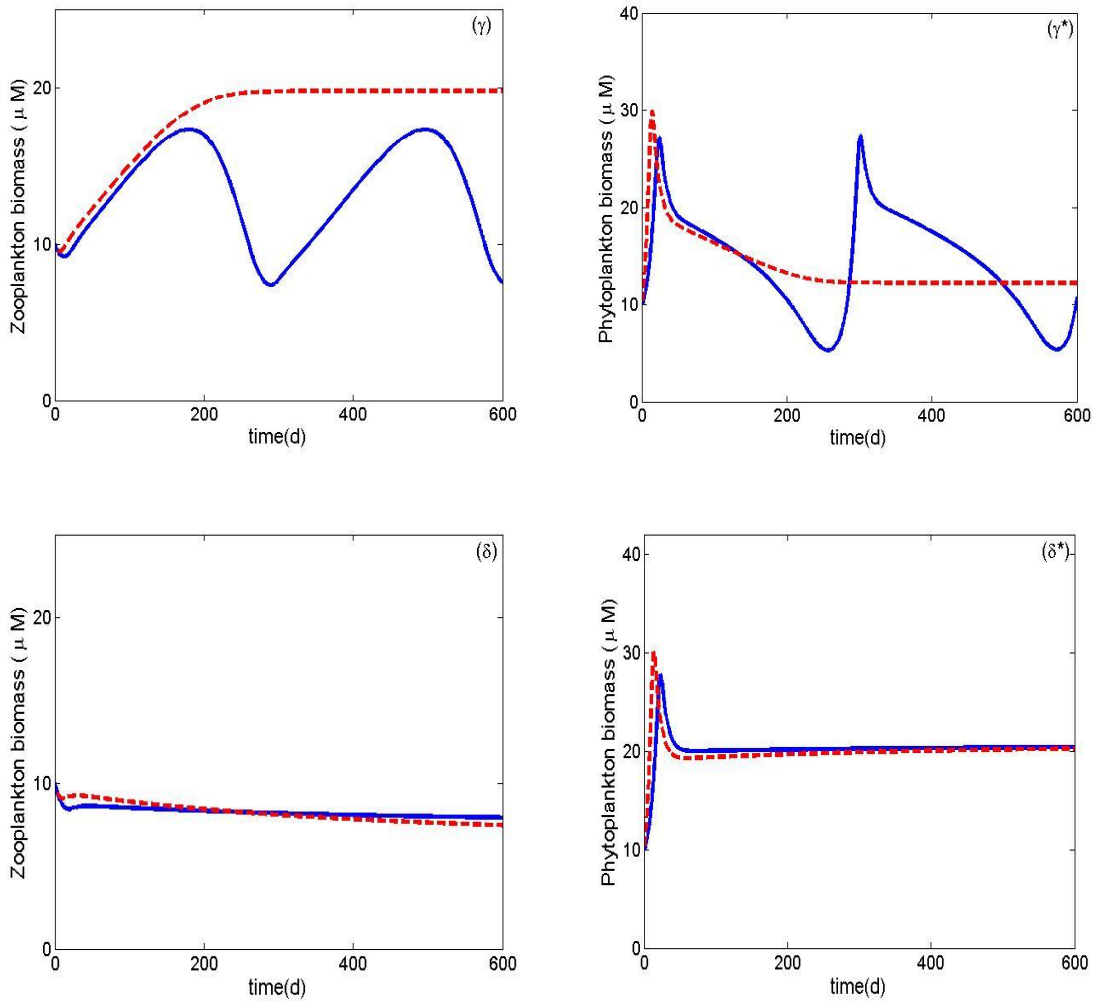
### 3.3.2 Επιπτώσεις της μικτοτροφίας σε περιβάλλοντα με διαφορετικές εντάσεις πίεσης λόγω θήρευσης

Υπάρχουν πολλοί τρόποι να διαβαθμίσουμε την πίεση θήρευσης από το ζωπλαγκτό. Στην παρούσα μελέτη θα εξετάσουμε τις επιπτώσεις της μικτοτροφίας όταν έχουμε μικρής έντασης θήρευση λόγω του αυξημένου ρυθμού θνησιμότητας του ζωπλαγκτού και όταν έχουμε έναν "ανθεκτικό" στο θάνατο θηρευτή, δηλαδή όταν ο ρυθμός θνησιμότητας είναι μικρός, και άρα η ένταση της θήρευσης μεγάλη.



**Σχήμα 12:** Χρονική εξέλιξη της βιομάζας του ζωπλαγκτού (α,β,γ,δ) και της βιομάζας του φυτοπλαγκτού (α\*,β\*,γ\*,δ\*) για διαφορετικούς ρυθμούς θνησιμότητας του ζωπλαγκτού, για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα, όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή). Από πάνω προς τα κάτω  $h_z = 0.08$ ,  $h_z = 0.084$ ,  $h_z = 0.088$ ,  $h_z = 0.092$ .





**Σχήμα 12**(συνέχεια): Χρονική εξέλιξη της βιομάζας του ζωοπλαγκτού ( $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ ) και της βιομάζας του φυτοπλαγκτού ( $\alpha^*, \beta^*, \gamma^*, \delta^*$ ) για διαφορετικούς ρυθμούς θνησιμότητας του ζωοπλαγκτού, για το σύστημα χωρίς μικτοτροφία (κόκκινη διακεκομμένη γραμμή) και για το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης (μπλε συνεχής γραμμή). Από πάνω προς τα κάτω  $h_z = 0.08, h_z = 0.084, h_z = 0.088, h_z = 0.092$ .

Στο Σχήμα 12 παρουσιάζεται η δυναμική της βιομάζας του φυτοπλαγκτού και του ζωοπλαγκτού για μια σειρά τιμών του ρυθμού θνησιμότητας  $h_z$  του ζωοπλαγκτού. Για μεγάλες τιμές του ρυθμού θνησιμότητας, και άρα μικρή πίεση θήρευσης για το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια, το ζωοπλαγκτό είτε εξαφανίζεται ή συνυπάρχει με τις άλλες ομάδες σε μικρές όμως συγκεντρώσεις (Σχήμα 12 δ). Το φυτοπλαγκτό τότε ισορροπεί σε παρόμοιες τιμές και στα δύο συστήματα (Σχήμα 12δ\*). Το ζωοπλαγκτό φαίνεται να ευνοείται στο αυτότροφο σύστημα (Σχήμα 12 α,β,γ,δ). Αυτό πιθανό να οφείλεται στον ανταγωνισμό του ζωοπλαγκτού με το μικτότροφο φυτοπλαγκτό.



Μειώνοντας τη θνησιμότητα του ζωοπλαγτού όλες οι ομάδες οργανισμών εμφανίζουν περιοδική συμπεριφορά και η περιοδική συμπεριφορά προηγείται στο σύστημα με το μικτότροφο φυτοπλαγτό (Σχήμα 12 γ,γ\*). Το ζωοπλαγκτό γενικά ευνοείται στο σύστημα με το αυτότροφο φυτοπλαγκτό. Φαίνεται ο ανταγωνισμός με το φαγότροφο φυτοπλαγτό.



## 4 ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η παρούσα εργασία περιγράφει ένα μηχανιστικό μοντέλο βασισμένο στη θεωρία DEB για τη μελέτη της στρατηγικής θρέψης και ανάπτυξης του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού, το οποίο αποτελεί σύμφωνα με τη Stoecker, (1988) έναν τύπου ΙΙΑ μικτότροφο οργανισμό. Η μοντελοποίηση των φυσιολογικών και μεταβολικών διαδικασιών μέσω της θεωρίας DEB επέτρεψε την εξέταση και περιγραφή των αλληλεπιδράσεων του μηχανισμού της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης. Επίσης η χρήση της DEB θεωρίας προήγαγε τη δυνατότητα και την ευελιξία της σύγκρισης των επιπτώσεων της μικτοτροφικής στρατηγικής αφομοίωσης τροφής σε σχέση με τον αποκλειστικά αυτότροφο μηχανισμό αφομοίωσης τροφής. Επιπλέον μέσω της χρήσης των συνθετικών μονάδων, στην παρούσα μελέτη, δόθηκε η δυνατότητα χειρισμού του φωτός με τον ίδιο τρόπο με τον οποίο γίνεται ο χειρισμός των θρεπτικών, λόγω της χρήσης ροών υποστρωμάτων και όχι συγκεντρώσεων.

Η αδυναμία παραγωγής βιομάζας μέσω της φωτοσύνθεσης-για το φυτοπλαγκτό-μπορεί να οφείλεται σε κάποιον από τους παρακάτω περιοριστικούς παράγοντες στο μέσο ανάπτυξης: απουσία φωτός, απουσία ανόργανης πηγής άνθρακα, απουσία ανόργανων θρεπτικών ή παραγόντων ανάπτυξης (Λαγωνικάκης, 2008). Στο παρόν μοντέλο θεωρείται, ως περιοριστικό αυτοτροφικό υπόστρωμα, τα ανόργανα θρεπτικά συστατικά και ότι η έλλειψή τους οδηγεί στην υιοθέτηση της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης. Το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό του παρόντος μοντέλου λοιπόν, έχει ως πρωταρχικό τρόπο θρέψης τη φωτοσύνθεση και στρέφεται στη φαγοτροφία, συγκεκριμένα στη θήρευση βακτηρίων, με σκοπό την πρόσληψη θρεπτικών. Ουσιαστικά λοιπόν ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης, καταναλώνοντας βακτήρια, ούτως ώστε να αποκτήσει άζωτο, μιας και στο παρόν μοντέλο το άζωτο θεωρείται το θρεπτικό συστατικό. Αυτό που προσπαθήσαμε να φέρουμε εις πέρας μέσω της παρούσας μελέτης είναι η κατανόηση των επιπτώσεων της μικτοτροφίας στη δυναμική συμπεριφορά των τροφικών πλεγμάτων, όταν το φυτοπλαγκτό στρέφεται στη θήρευση βακτηρίων για την πρόσληψη θρεπτικών συστατικών. Είναι σαφές ότι το

μοντέλο δεν απεικονίζει τους διαφορετικούς τύπους μικτοτροφίας αλλά επικεντρώνεται στους μηχανισμούς του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού.

Τα δύο μοντέλα που αναπτύσσονται στην παρούσα εργασία έχουν σχεδόν κοινή αρχική συμπεριφορά. Οι οργανισμοί αλληλοεπιδρούν και επιβιώνουν στο σύστημα, όπου το φυτοπλαγκτό τρέφεται αποκλειστικά αυτότροφα αλλά και στο σύστημα, όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης. Η βιομάζα του ζωοπλαγκτού αργεί αρκετά να φτάσει σε ισορροπία, σε αντίθεση με τις βιομάζες του φυτοπλαγκτού και των βακτηρίων, που από τις πρώτες μέρες αποκτούν μια συγκεκριμένη τιμή. Επίσης οι αλληλεπιδράσεις των οργανισμών οδηγούν τα δύο συστήματα σε πολύ χαμηλή περιεκτικότητα θρεπτικών καθώς και οργανικής ύλης. Το ότι τα δύο συστήματα έχουν σχεδόν κοινή συμπεριφορά, δηλαδή το ότι η εισαγωγή της μικτοτροφίας δεν επιφέρει ιδιαίτερες αλλαγές στο ήδη υπάρχον αυτότροφο σύστημα, συμπίπτει με τα ευρήματα δύο περαιτέρω μοντέλων που έχουν αναπτυχθεί από τους Stickney et al., 2000 και Jost et al., 2004. Ελέγχοντας τα αρχικά σημεία ισορροπίας των μεταβλητών των δύο συστημάτων η μελέτη στρέφεται στο πώς, πόσο και γιατί μεταβάλλονται αυτά τα σημεία ισορροπίας. Για αυτό το λόγο εφαρμόζεται ανάλυση ευαισθησίας των παραμέτρων και γίνεται προσπάθεια απάντησης των παραπάνω ερωτημάτων.

Εφαρμόζοντας την ανάλυση ευαισθησίας διαπιστώνεται ότι οι περισσότερες παράμετροι επηρεάζουν ανεπαίσθητα διαφορετικά τα σημεία ισορροπίας των δύο μοντέλων. Αναλυτικότερα, η μεταβολή των περισσότερων παραμέτρων, στο σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό τρέφεται αποκλειστικά φωτοσυνθετικά και στο σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης, μεταβάλλει σχεδόν με όμοιο τρόπο τα εκάστοτε σημεία ισορροπίας, στα οποία φτάνουν οι βιομάζες των οργανισμών, τα θρεπτικά και η οργανική ύλη. Σαφώς, προσδιορίστηκαν οι παράμετροι που κρίνουν το παιχνίδι μεταξύ των οργανισμών και που επηρεάζουν διαφορετικά τα δύο τροφικά πλέγματα. Επίσης, η δυναμική των δύο συστημάτων δείχνει να ακολουθεί ένα συγκεκριμένο πρότυπο συμπεριφοράς συναρτήσει αυτών των παραμέτρων που παρατηρήθηκαν να επιφέρουν διαφορετική δυναμική στα δύο μοντέλα. Οι παράμετροι που επιφέρουν μέσω της μεταβολής τους διαφορετική συμπεριφορά στα δύο συστήματα αφορούν το ζωοπλαγκτό. Παρόλο που σχεδόν σε όλα τα βακτηριακά τροφικά πλέγματα τα βακτήρια είναι αυτά που υπερτερούν αριθμητικά έναντι των άλλων οργανισμών - αυτό συμβαίνει και στα παρόντα μοντέλα- φαίνεται ότι τη δυναμική του συστήματος ούτε την καθορίζουν αλλά και ότι ελάχιστα την επηρεάζουν. Διακρίνεται ότι τα βακτήρια επηρεάζουν μόνο τα σημεία ισορροπίας στα οποία φτάνει η οργανική ύλη των δύο συστημάτων. Από την άλλη η ανάλυση ευαισθησίας δείχνει ότι οι παράμετροι που αφορούν το φυτοπλαγκτό-είτε αυτό τρέφεται αποκλειστικά αυτότροφικά είτε ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης- επηρεάζουν μόνο τη βιομάζα στην οποία φτάνει σε ισορροπία το ζωοπλαγκτό καθώς και το σημείο ισορροπίας των θρεπτικών. Ωστόσο, καμία παράμετρος που να αφορά τους δύο παραπάνω οργανισμούς, φυτοπλαγκτό και βακτήρια, δε μεταβάλλει τη δυναμική των δύο μοντέλων παρά μόνο τα σημεία ισορροπίας.

Στην παρούσα εργασία φαίνεται ξεκάθαρα ότι κυρίαρχος και καθοριστικός παράγοντας στη συμπεριφορά των δύο μοντέλων είναι το ζωοπλαγκτό. Η ευαισθησία των δύο συστημάτων, αναφορικά με τις παραμέτρους του ζωοπλαγκτού είναι ιδιαίτερα ισχυρή και σε ποσοτικό αλλά και σε ποιοτικό επίπεδο. Συγκεκριμένα, παρατηρείται ότι τα σημεία ισορροπίας των οργανισμών, των θρεπτικών και της οργανικής ύλης μετακινούνται αρκετά και στα δύο συστήματα όταν μεταβάλλεται κάποια παράμετρος του ζωοπλαγκτού. Επίσης αλλάζει εξαιρετικά η ποιοτική συμπεριφορά των δύο συστημάτων, μιας και προσδιορίζονται παράμετροι που επιφέρουν διαφορετική δυναμική. Ωστόσο το σύστημα, όπου το φυτοπλαγκτό τρέφεται αποκλειστικά μέσω της φωτοσύνθεσης είναι πιο "ανθεκτικό" στη μεταβολή αυτών των παραμέτρων που εντοπίστηκαν να επιφέρουν διαφορετική συμπεριφορά. Συγκεκριμένα τείνει να διατηρεί τη δυναμική κατάσταση στην οποία βρίσκεται και συνήθως απαιτεί μεγαλύτερη μεταβολή των παραμέτρων αυτών, ώστε να υποπέσει σε διαφορετική δυναμική. Από την άλλη πλευρά, το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό ακολουθεί τη μικτοτροφική στρατηγική θρέψης παρατηρείται ότι με ελάχιστη μεταβολή των "σημαντικών" παραμέτρων που επισημάνθηκαν στην παράγραφο 3.2 διαφοροποιεί άμεσα τη δυναμική του. Αναλυτικότερα, οι οργανισμοί ξεκινούν άμεσα να συμπεριφέρονται σε περιοδικούς κύκλους και το ίδιο ακριβώς συμβαίνει και με τα θρεπτικά συστατικά και την οργανική ύλη. Οι οργανισμοί συνεχίζουν να επιβιώνουν απλώς πλέον δεν ισορροπούν σε ένα σημείο ισορροπίας αλλά συνεχώς αυξομειώνεται η βιομάζα τους μέσω μιας κυκλικής συμπεριφοράς. Το ίδιο συμβαίνει με τα θρεπτικά και με την οργανική ύλη του μικτότροφου συστήματος. Το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό τρέφεται αποκλειστικά αυτότροφα, όπως προαναφέρθηκε, διατηρεί πιο σθεναρά την εκάστοτε δυναμική συμπεριφορά του. Όπως παρατηρείται, η δυναμική αυτού του συστήματος, τείνει να ακολουθεί ένα πρότυπο συγκεκριμένης συμπεριφοράς. Αναλυτικότερα, τείνει να διατηρεί την αρχική κατάσταση ισορροπίας και να ξεκινά με πολύ μικρή περίοδο και με διαφορά φάσης, σε σχέση με το μικτότροφο σύστημα, να εμφανίζει κυκλική συμπεριφορά. Επίσης για να φτάσουν τα δύο συστήματα να έχουν σχεδόν κοινή χρονική εξέλιξη της βιομάζας των οργανισμών και των θρεπτικών πρέπει να μεταβάλλεται σε αρκετά μεγαλύτερο βαθμό η εκάστοτε παράμετρος. Όταν και τα δύο συστήματα έχουν κυκλική συμπεριφορά οι περιοδικοί κύκλοι των οργανισμών, των θρεπτικών και της οργανικής ύλης έχουν περίοδο σχεδόν ενός έτους. Αυτή η περίοδος έρχεται σε αντιστοιχία με τη μελέτη των Gragnani et al. (2010).

Πολλοί ερευνητές έχουν υπερτονίσει τη σπουδαιότητα των θρεπτικών συστατικών και πώς επηρεάζουν την εκάστοτε στρατηγική θρέψης των οργανισμών. Αρκετά πειράματα όπως και μοντέλα έχουν αποδείξει ότι η συγκέντρωση θρεπτικών σε ένα σύστημα επηρεάζει ιδιαίτερα τη μικτοτροφία. Συγκεκριμένα η μικτοτροφία αποτελεί ένα σημαντικό τρόπο θρέψης των οργανισμών στα ολιγοτροφικά περιβάλλοντα (Jones 1994, 2000). Πολλοί ερευνητές προτείνουν μάλιστα ότι η μικτοτροφία είναι σε πλεονεκτική θέση στα φτωχά σε θρεπτικά οικοσυστήματα σε σχέση με την αποκλειστικά αυτότροφη ή ετερότροφη στρατηγική θρέψης (Ward et al., 2011; Burkholder, 2008). Συγκεκριμένα το

φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό έχει αποδειχθεί ότι μπορεί να ανταπεξέλθει καλύτερα σε συνθήκες χαμηλής περιεκτικότητας θρεπτικών συστατικών μιας και είναι σε θέση να λαμβάνει τα απαραίτητα θρεπτικά για τη διατήρηση και ανάπτυξή του μέσω του θηράματός του. Οι Roberts & Laybourn-Parry (1997) από μία μελέτη πεδίου σε μία ολιγοτροφική λίμνη με την επιφάνειά της καλυμμένη από πάγο, παρατήρησαν ότι το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό κατάφερε και επικράτησε παρόλη την έλλειψη φωτός, λόγω της ακόμα και χαμηλής κατανάλωσης βακτηρίων (Jones et al., 2000). Είναι σαφές μέσα από μελέτες πεδίου, εργαστηρίου αλλά και πολλών μοντέλων ότι οι μικτοτροφικές δομές είναι σε θέση να ανταπεξέρχονται πιο ικανοποιητικά σε περιβάλλοντα με χαμηλή περιεκτικότητα θρεπτικών συστατικών. Αυτό είναι ιδιαίτερα εμφανές στην παρούσα μελέτη, μιας και μειώνοντας την ποσότητα ανόργανου αζώτου των δύο συστημάτων παρατηρείται ότι το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό αναπτύσσεται σε μεγαλύτερο βαθμό σε σχέση με το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό. Επιλέχθηκε το άζωτο ως θρεπτικό συστατικό των συστημάτων λόγω του ότι θεωρείται το πιο περιορισμένο θρεπτικό συστατικό στα υδάτινα οικοσυστήματα (Ward et al., 2011). Η ποσότητα αζώτου των δύο συστημάτων είναι η μοναδική παράμετρος που δείχνει μία σαφή υπεροχή του μικτότροφου οργανισμού, όταν η τιμή που παίρνει είναι χαμηλή (Σχήμα 7β). Από την άλλη έχει αποδειχθεί μέσα από εργαστηριακές μελέτες (Baretta-Bekker et al., 1998; Caron et al., 1990) και μέσα από μελέτες πεδίου (Arenovski et al., 1995) ότι οι μικτότροφοι οργανισμοί χάνουν αυτό το πλεονέκτημα όταν βρίσκονται σε εμπλουτισμένα σε θρεπτικά περιβάλλοντα (Ward et al., 2011). Αυτό παρατηρείται και στην παρούσα μελέτη καθώς οι βιομάζες των δύο συγκρίσιμων οργανισμών έχουν την ίδια χρονική εξέλιξη σε ένα πλούσιο σε θρεπτικά περιβάλλον (Σχήμα 7α). Επίσης, ο λόγος που υφίσταται αυτή η υπεροχή του μικτότροφου οργανισμού, έναντι του αποκλειστικά αυτότροφου στα ολιγοτροφικά περιβάλλοντα είναι ότι το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό αυξάνει το ποσοστό της βακτηριοφαγίας μιας και η αυτοτροφία δε μπορεί να του αποδώσει την απαραίτητη ενέργεια λόγω έλλειψης θρεπτικών (Σχήμα 8). Από την άλλη στα ευτροφικά υδάτινα οικοσυστήματα η βακτηριοφαγία μειώνεται και το φυτοπλαγκτό τρέφεται κυρίως αυτοτροφικά (Σχήμα 8).

Έχοντας ως στόχο τον έλεγχο των επιπτώσεων της μικτοτροφίας σε σχέση με τους αβιοτικούς παράγοντες των δύο συστημάτων αρχικά μεταβάλλεται η περιεκτικότητα θρεπτικών συστατικών και εν συνεχεία συμβαίνει το ίδιο για την οργανική ύλη. Συνήθως ο ρόλος της βιοαποικοδόμησης που πραγματοποιείται από τα βακτήρια δεν λαμβάνει την ανάλογη σημασία που θα έπρεπε στα τροφικά μοντέλα (Burkholder et al., 2008). Είναι γνωστό ότι η οργανική ύλη είναι η τροφή των βακτηρίων, τα οποία τη βιοαποικοδομούν και απελευθερώνουν με αυτό τον τρόπο ανόργανο άζωτο. Επίσης, η νεκρή οργανική ύλη, που εμπεριέχει ως κύριο συστατικό πέρα από τον άνθρακα το άζωτο, θεωρείται ότι αντιπροσωπεύει το 15-90% του ολικού αζώτου στα ποτάμια και ότι μάλιστα αποτελεί μία πολύ σημαντική πηγή θρέψης για το φυτοπλαγκτό (Burkholder et al., 2008). Σαφώς, εάν η περιεκτικότητα αζώτου στα νεκρά τμήματα οργανισμών είναι χαμηλή τότε τα βακτήρια είναι σε θέση να λαμβάνουν το άζωτο που τους υπολείπεται από τα ανόργανα θρεπτικά συστατικά. Στο παρόν μοντέλο παρατηρείται ότι αν οι

οργανισμοί βρίσκονται σε ένα περιβάλλον το οποίο χαρακτηρίζεται από χαμηλή περιεκτικότητα οργανικής ύλης, τότε δεν ακολουθούν μια διαφορετική δυναμική σε σχέση με την αρχική (Σχήμα 10 β,γ,δ). Αντιθέτως αν αυξηθεί η οργανική ύλη των δύο συστημάτων τότε παρατηρείται μία διαφορετική δυναμική μεταξύ τους. Το σύστημα με το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό συνεχίζει να διατηρεί την κατάσταση ισορροπίας του, ενώ το μικτότροφο σύστημα ξεκινάει περιοδική συμπεριφορά ( Σχήμα 10 β\*,γ\*,δ\*). Μάλιστα η περιοδικός κύκλοι του μικτότροφου οργανισμού δεν είναι τυχαίοι. Τα βακτήρια βιοαποικοδομούν περισσότερη οργανική ύλη μιας και αυξάνεται η αρχική συγκέντρωση οργανική ύλης του μοντέλου αποφέροντας έτσι περισσότερα ανόργανα θρεπτικά στο σύστημα. Τα ανόργανα θρεπτικά συστατικά όπως και τα βακτήρια που έχουν αποκτήσει μία σχετικά μεγάλη βιομάζα με τη σειρά τους, καταναλώνονται από το φυτοπλαγκτό και έτσι το μικτότροφο φυτοπλαγκτό αποκτά μεγαλύτερη βιομάζα σε σχέση με το αποκλειστικά αυτότροφο (Σχήμα 12 γ\*). Εν συνεχεία, το ιδιαίτερα αναπτυγμένο φυτοπλαγκτό καταναλώνεται από το ζωοπλαγκτό και έτσι μετά το θάνατό του εμπλουτίζεται εκ νέου η οργανική ύλη του συστήματος και τα βακτήρια ξεκινούν εξαρχής τη βιοαποικοδόμηση. Για τους παραπάνω λόγους δημιουργείται μία αλυσιδωτή αντίδραση με περιοδικότητα στο μικτότροφο σύστημα. Επίσης, παρατηρείται η ιδιαίτερα αυξημένη βιομάζα του ζωοπλαγκτού που ανήκει στο αυτότροφο σύστημα μιας και στο μικτότροφο σύστημα το ζωοπλαγκτό ανταγωνίζεται με το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό που και αυτό θηρεύει βακτήρια και γι' αυτό δεν αναπτύσσεται εξίσου.

Επίσης έγινε έλεγχος του ρόλου των χαρακτηριστικών του κύριο θηρευτή των δύο συστημάτων. Όταν το ζωοπλαγκτό έχει αυξημένο ρυθμό θνησιμότητας, σε σχέση με την αρχική τιμή που δόθηκε στα δύο συστήματα, οδηγείται στο θάνατο ενώ το φυτοπλαγκτό και τα βακτήρια ευδοκίμουν. Από την άλλη όταν ο θηρευτής έχει μικρότερο ρυθμό θνησιμότητας τότε τα δύο συστήματα συμπεριφέρονται σε περιοδικούς κύκλους. Γενικά, η δυναμική των τροφικών πλεγμάτων εξαρτάται σημαντικά από την ισχυρότητα των θηρευτών και από την ικανότητά τους να βρουν και να καταναλώσουν τη λεία τους (Panja & Mondal, 2015). Αυτό διαφαίνεται και μέσω του Σχήματος 12 μιας και όταν ο κύριος θηρευτής των δύο συστημάτων έχει ευνοϊκά χαρακτηριστικά, όπως ο χαμηλός ρυθμός θνησιμότητας, τότε το μικτότροφο σύστημα ξεκινά άμεσα την περιοδική συμπεριφορά. Το ίδιο συμβαίνει και με το σύστημα με το αποκλειστικά αυτότροφο φυτοπλαγκτό, απλώς απαιτεί ακόμα μικρότερο ρυθμό θνησιμότητας του ζωοπλαγκτού μέχρι να έχει κοινή χρονική εξέλιξη με το μικτότροφο σύστημα. Από την άλλη, το ζωοπλαγκτό γίνεται αυτοκαταστροφικό όταν έχει αυξημένο ρυθμό θνησιμότητας και μάλιστα ο ρυθμός θνησιμότητας του ζωοπλαγκτού αποτελεί μία από τις ελάχιστες παραμέτρους που εμποδίζουν την αρμονική συμβίωση των οργανισμών, λόγω αφανισμού του ζωοπλαγκτού. Συνεπώς αποδεικνύεται ότι η συνύπαρξη των οργανισμών εξαρτάται άμεσα από τα χαρακτηριστικά του ζωοπλαγκτού. Επιπλέον και μέσω αυτής της ανάλυσης διαφαίνεται ο ανταγωνισμός μεταξύ του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού και του ζωοπλαγκτού στο μικτότροφο σύστημα, μιας και το ζωοπλαγκτό του μικτότροφου συστήματος αποκτά πολύ μικρότερη βιομάζα σε σχέση με το ζωοπλαγκτό του αυτότροφου συστήματος (Σχήμα 12 γ).

Αναλυτικά, στο παρόν μοντέλο το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό χρησιμοποιεί τη θήρευση βακτηρίων και καταφέρει να αναπτύσσεται ικανοποιητικά-δηλαδή περισσότερο από το αποκλειστικά αυτότροφο- όταν το σύστημα υπόκειται σε ένα περιβάλλον με περιορισμένα θρεπτικά συστατικά, όπως για παράδειγμα οι αζωτούχες ενώσεις και όχι σε περιοριστικές συνθήκες ακτινοβολίας ή οργανικών ενώσεων (Li et al., 1993,2000; Μπαρσάκης, 2013). Επίσης ο ρυθμός ανάπτυξης του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού παραμένει ίδιος σε αφθονία θρεπτικών ανεξαρτήτως υπό την παρουσία ή την απουσία θηράματος όπως χαρακτηριστικά έχει παρατηρηθεί στα περισσότερα μικτότροφα (Skongaard et al., 2003; Μπαρσάκης, 2013). Συγκεκριμένα, έγινε αύξηση των βακτηρίων και δεν εμφανίστηκε κάποια διαφορετική συμπεριφορά από την υπάρχουσα (για αυτό το λόγο, δεν παρατίθεται). Επίσης η κυκλική συμπεριφορά του μικτότροφου συστήματος είναι πολύ συχνή και από ότι φαίνεται η μικτοτροφία μέσω του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού επιφέρει πιο έντονες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των οργανισμών και χάνεται έτσι η ισορροπία του συστήματος. Στους περιοδικούς κύκλους του μικτότροφου συστήματος παρατηρείται ότι ο μικτότροφος οργανισμός φτάνει σε μεγαλύτερη τιμή βιομάζας σε σχέση με τον αποκλειστικά αυτότροφο και αντίστοιχα τα βακτήρια του μικτότροφου συστήματος σε χαμηλότερη τιμή βιομάζας από τα βακτήρια του αυτότροφου συστήματος. Αυτό συμβαίνει γιατί το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό καταναλώνει βακτήρια, συνεπώς αυξάνει περισσότερο τη δική του βιομάζα και μειώνει τη βιομάζα των βακτηρίων. Επιπλέον, είναι σαφής ο ανταγωνισμός μεταξύ του ζωοπλαγκτού και του φυτοπλαγκτού στο μικτότροφο σύστημα. Επειδή το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό καταναλώνει βακτήρια αποκλείει ένα ποσοστό βακτηρίων από τον ανταγωνιστή του, το ζωοπλαγκτό. Τα χαρακτηριστικά του αβιοτικού περιβάλλοντος- δηλαδή τα ανόργανα θρεπτικά και η οργανική ύλη- καθώς και του θηρευτή είναι οι παράγοντες που καθορίζουν τη δυναμική συμπεριφορά του μικτότροφου συστήματος, ενώ δεν επηρεάζουν τόσο το σύστημα όπου το φυτοπλαγκτό τρέφεται αποκλειστικά αυτοτροφικά. Συνεπώς η μικτοτροφία έχει αρκετές επιπτώσεις, όπως η κυκλική συμπεριφορά των μεταβλητών των τροφικών πλεγμάτων και η καλύτερη ανάπτυξη του χρήστη της μικτοτροφικής συμπεριφοράς σε περιβάλλοντα που χαρακτηρίζονται από χαμηλή περιεκτικότητα θρεπτικών.

Παρόλο που η μικτοτροφία είναι μία πολύ κοινή και συχνή στρατηγική θρέψης των πρωτίστων στα υδάτινα οικοσυστήματα, οι εμπειρικές μελέτες της επιρροής της στα τροφικά πλέγματα είναι ιδιαίτερα δύσκολες (Jost et al., 2004). Οι μελέτες πεδίου είναι αρκετά χρονοβόρες και υπόκεινται στις συνεχώς μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες και οι μελέτες εργαστηρίου χρειάζονται κάποιες πολύ συγκεκριμένες υποδομές. Συνεπώς, μαθηματικά μοντέλα που να ενσωματώνουν τη μικτοτροφία στα τροφικά πλέγματα μπορούν να αποτελέσουν ένα ιδιαίτερα ισχυρό εργαλείο για τη διερεύνηση των πιθανών επιπτώσεων της ύπαρξης των μικτοτροφικών στρατηγικών θρέψης στα υδάτινα οικοσυστήματα (Thingstad et al., 1996; Baretta-Bekker et al., 1998; Stickney et al., 2000; Jost et al., 2004). Η μικτοτροφία υπονομεύει την έννοια των διακριτών τροφικών επιπέδων, οπότε οι πλαγκτονικές αλληλεπιδράσεις στα υδάτινα οικοσυστήματα είναι τόσο σύνθετες που δε μπορούν



να περιγραφούν από απλές τροφικές αλυσίδες (Polis & Strong, 1996; Jost et al., 2004). Έχοντας αναλύσει τη σπουδαιότητα της μικτοτροφίας, ιδιαίτερα του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού, μέσω αυτού του μοντέλου, ανοίγει ένας καινούριος ορίζοντας του οποίου η μελέτη δείχνει πολύ ελκυστική και ενδιαφέρουσα. Η εύρεση όλο και περισσότερων αντιπροσωπευτικών παραμέτρων μέσα από έρευνες πεδίου για τη μοντελοποίηση του φαγοτροφικού φυτοπλαγκτού είναι κάτι το οποίο θα διευκόλυνε αρκετά την ανάπτυξη ενός ακόμα ορθότερου μοντέλου. Επίσης, οι απόψεις δίστανται, σχετικά με το περιοριστικό θρεπτικό στοιχείο των υδάτινων οικοσυστημάτων με ένα μέρος ερευνητών να υποστηρίζει πως είναι ο φώσφορος και τους υπόλοιπους να υποστηρίζουν το άζωτο. Η εξέλιξη του μοντέλου με τη συμπερίληψη των δύο αυτών θρεπτικών συστατικών μοιάζει να έχει αρκετούς λόγους ύπαρξης και μελέτης. Σαφώς, η απεικόνιση και ανάλυση και των άλλων μικτοτροφικών στρατηγικών θρέψης μέσω μαθηματικών μοντέλων αποτελεί επιτακτική ανάγκη και συνεχώς επισημαίνεται από τους ερευνητές.



## 5 ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Aaronson, S., and Baker, H. (1959). A comparative biochemical study of two species of *Ochromonas*. *J. Protozool.* 6(3), 282-284.
- Anersen T. R. (1997). Pelagic nutrient cycles: herbivores as sources and sinks. *Berlin, Germany: Springer.*
- Andrews, P., and P. J. Williams. 1971. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. Measurement of the oxidation rates and concentrations of glucose and amino acids in sea water. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 51:111-125.
- Arenovski, L., Lim, L., Caron, A. (1995). Mixotrophic nanoplankton in oligotrophic waters of the Sargasso Sea may employ phagotrophy to obtain major nutrients. *J. Plankton. Res.* 17:801-820.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. C., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10(3), 257-264.
- Baretta-Bekker, B., Riemann, J. G., Baretta, E., Koch Rasmussen (1994). Testing the microbial loop concept by comparing mesocosm data with results from a dynamical simulation-model. *Marine ...*, 106, 187-198.
- Baretta-Bekker, J. G., Baretta, J. W., Hansen, a S., & Riemann, B. (1998). An improved model of carbon and nutrient dynamics in the microbial food web in marine enclosures. *Aquatic Microbial Ecology*, 14(1), 91-108.
- Barsakis, C., Lika, K. (unpublished). Modeling phagotrophy in phytoplankton: a dynamic energy budget approach.
- Bird, D. F., & Kalff, J. (1987). Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in Dinobryon (Chrysophyceae). *Limnology and Oceanography*,

32(March), 277–284.

Burkholder, J. M., Glibert, P. M., & Skelton, H. M. (2008). Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae*, 8(1), 77–93.

Calbet, A., Martínez, R. A., Isari, S., Zervoudaki, S., Nejstgaard, J. C., Pitta, P., ... Ptacnik, R. (2012). Effects of light availability on mixotrophy and microzooplankton grazing in an oligotrophic plankton food web: Evidences from a mesocosm study in Eastern Mediterranean waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 424-425, 66–77.

Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R., & Saltelli, a. (2007). The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling*, 203(1-2), 167–182.

Caron, D. a., Porter, K. G., & Sanders, R. W. (1990). Carbon, nitrogen, and phosphorus budgets for the mixotrophic phytoflagellate *Poteroiochromonas malhamensis* (Chrysophyceae) during bacterial ingestion. *Limnology and Oceanography*, 35(2), 433–443.

Caron, D. a, Sanders, R. W., Lim, E. L., Marrasé, C., Amaral, L. a, Whitney, S., ... Porters, K. G. (1993). Light-dependent phagotrophy in the freshwater mixotrophic chrysophyte *Dinobryon cylindricum*. *Microbial Ecology*, 25(1), 93–111.

Carrillo, P., Medina-Sánchez, J. M., Villar-Argaiz, M., Delgado-Molina, J. A., & Bullejos, F. J. (2006). Complex interactions in microbial food webs: Stoichiometric and functional approaches. *Limnetica*, 25(1-2), 189–204.

Daufresne, T., & Loreau, M. (2001). Ecological Stoichiometry, Primary Producer–Decomposer Interactions, and Ecosystem Persistence. *Ecology*, 82(11), 3069–3082.

Falkowski, P. G. (1998). Biogeochemical Controls and Feedbacks on Ocean Primary Production. *Science*, 281(5374), 200–206.

Fenchel, T.,1982a. Ecology of heterotrophic microflagellates I. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8:225-231.

Fenchel, T.,1982b. Ecology of heterotrophic microflagellates II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8:225-231.

Field, C. B. (1998). Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, 281(5374), 237–240.

Flöder, S., Hansen, T., & Ptacnik, R. (2006). Energy-Dependent Bacterivory in *Ochromonas minima*-A Strategy Promoting the Use of Substitutable Resources and Survival at Insufficient Light Supply. *Protist*, 157(July), 291–302.

Flynn, K. J., & Mitra, A. (2009). Building the “perfect beast”: Modelling mixotrophic plankton. *Journal of Plankton Research*, 31(9), 965–992.

Flynn, K. J., Stoecker, D. K., Mitra, A., Raven, J. A., Glibert, P. M., Hansen, P. J., ... Burkholder, J. M. (2013). Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research*, 35(1), 3–11.

Gragnani, A., Sgheffer, M., Rinaldi, S. (1999). Top-Down of Cyanobacteria: A Theoretical Analysis. *American Naturalists*, Vol. 153, No.1, pp.59-72.

- Green, J., C. (1991). Phagotrophy in prymnesiophyte flagellates. *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*, vol.45, pp.401-414.
- Güde, H. (1989). The role of grazing on Bacteria in Plankton Succession. *Institute of Lake and Fish Research*.
- Hall, J.A., D.P.Barett, and M. R. James. 1993. The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picophytoplankton sized prey in a coastal marine environment. *Journal of Plankton Research* 15(9):1075-1086.
- Hammer, A. C., & Pitchford, J. W. (2005). The role of mixotrophy in plankton bloom dynamics, and the consequences for productivity. *ICES Journal of Marine Science*, 62(5), 833–840.
- Hansen, P. J., Skovgaard, A., Glud, R. N., & Stoecker, D. K. (2000). Physiology of the mixotrophic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. II. Effects of time scale and prey concentration on photosynthetic performance. *Marine Ecology Progress Series*, 201, 137–146.
- Johnson, M. D. (2011). The acquisition of phototrophy: adaptive strategies of hosting endosymbionts and organelles. *Photosynthesis Research*, 107(1), 117–132.
- Jones, H. L. J., Leadbeater, B. S. C., & Green, J. C. (1993). Mixotrophy in marine species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae): ingestion and digestion of a small green flagellate. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73, 283–296.
- Jones, H. L. J. (1997). A classification of mixotrophic protists based on their behaviour. *Freshwater Biology*, 37, 35–43
- Jones, R. I. (2000). Mixotrophy in planktonic protists: An overview. *Freshwater Biology*, 45(2), 219–226.
- Jost, C., Lawrence, C. a., Campolongo, F., Van De Bund, W., Hill, S., & DeAngelis, D. L. (2004). The effects of mixotrophy on the stability and dynamics of a simple planktonic food web model. *Theoretical Population Biology*, 66(1), 37–51.
- Jürgens, K., & Güde, H. (1994). The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. *Marine Ecology Progress Series*, 112(1-2), 169–188.
- Keller MD, Shapiro LP, Haugen EM, Cucci TL, Sherr EB and Sherr BF (1994). Phagotrophy of fluorescently labelled bacteria by an oceanic phytoplankter. *Microb. Ecol.*28:39-52.
- Kimura, B. & Y. Ishida, 1985. Photophagotrophy in *Uroglena americana*. Chrysophyceae. *Jap. J. Limnol.* 46:315-318
- Kooijman, S. A. L. M. (1998). The synthesizing unit as model for the stoichiometric fusion and branching of metabolic fluxes. *Biophys. Chem.*73:179-188.
- Kooijman, S. A. L. M. (2000). Dynamic energy and mass budgets in biological systems. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Kooijman, S. A. L. M. (2001). Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. *Phil. Trans. Royal Soc. London B: Biol.Sci.*356:331-349.

- Kooijman, S. A. L. M. (2010). Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. *Cambridge University Press, Cambridge, UK*.
- Lehman, J. T. (1980). Nutrient recycling as an interface between algae and grazers in freshwater communities. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* 3:251-263.
- Li, A., Stoecker, D. K., & Adolf, J. E. (1999). Feeding, pigmentation, photosynthesis and growth of the mixotrophic dinoflagellate *Gyrodinium galatheanum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 19, 163–176.
- Li, A., Stoecker, D. K., & Coats, D. W. (2000). Mixotrophy in *Gyrodinium galatheanum* (Dinophyceae): Grazing responses to light intensity and inorganic nutrients. *Journal of Phycology*, 36(1), 33–45.
- Lika, K., & Nisbet, R. M. (2000). A dynamic energy budget model based on partitioning of net production. *Journal of Mathematical Biology*, 41(4), 361–386.
- Lika, K. & Papadakis, I. A. (2009). Modeling the biodegradation of phenolic compounds by microalgae. *Journal of Mathematical Biology*, 62, 135-146.
- Lindeman, L. R., (2012). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecological Society of America, Vol. 23, No. 4, pp.399-417.
- McManus, G. B., and J. Fuhrman. 1986. Bacterivory in seawater studied with the use of inert fluorescent particles. *Limnology and Oceanography* 38:420-426.
- Mitra, A., Flynn, K. J., Burkholder, J. M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J. A., ... Zubkov, M. V. (2014). The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences*, 11(4), 995–1005.
- Montalto, V., Palmeri, V., Rinaldi, a., Kooijman, S. A. L. M., & Sarà, G. (2014). Dynamic energy budget parameterisation of *Brachidontes pharaonis*, a Lessepsian bivalve in the Mediterranean Sea. *Journal of Sea Research*, 94, 47–51.
- Nisbet, R. M., Muller, E. B., Lika, K., & Kooijman, S. A. L. M. (2000). From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. *Journal of Animal Ecology*, 69(6), 913–926.
- Nygaard, K., & Tobiesen, A. (1993). Bacterivory in algae: A survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, 38(2), 273–279.
- Pålsson, C., Daniel, C., Pålsson, C., & Daniel, C. (2004). Effects of prey abundance and light intensity on nutrition of a mixotrophic flagellate and its competitive relationship with an obligate heterotroph. *Aquatic Microbial Ecology*, 36(3), 247–256.
- Polis, G., A., Strong, D., R., (1996). Food web complexity and community dynamics. *Am. Naturalists* 147, 813-846.
- Panja, P., Mondal, K., S., (2015). Stability analysis of coexistence of three species prey-predator model. *Springer* 81:373-382.
- Papadakis, I. a., Kotzabasis, K., & Lika, K. (2012). Modeling the dynamic modulation of light energy in photosynthetic algae. *Journal of Theoretical Biology*, 300, 254–264.
- Poggiale, J.-C., Baklouti, M., Queguiner, B. & Kooijman, S. A. L. M. (2010). How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in

- phytoplankton-zooplankton interactions. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365,3495-3507.
- Pomeroy, L. R. (1974). The Ocean's Food Web, A Changing Paradigm. *BioScience*, 24(9), 499–504.
- Rothhaupt,K.O. (1996a):Utilization of substitutable carbon and phosphorus sources by the mixotrophic chrysophyte *Ochromonas* Sp.*Ecology* 77, 706-715.
- Rothhaupt,K.O., (1996b). Laboratory experiments with a mixotrophic chrysophyte and obligately phagotrophic and phototrophic competitors.*Ecology* 77, 716–724.
- Saltelli, A., & Annoni, P. (2010). How to avoid a perfunctory sensitivity analysis.*Environmental Modelling & Software*, 25(12), 1508–1517.
- Sanders, R. W., Porter, K. G., & Caron, D. a. (1990). Relationship between phototrophy and phagotrophy in the mixotrophic chrysophyte *Poterioochromonas malhamensis*. *Microbial Ecology*, 19(1), 97–109.
- Sanders, R. W., Caron, D. a., Davidson, J. M., Dennett, M. R., & Moran, D. M. (2001). Nutrient acquisition and population growth of a mixotrophic alga in axenic and bacterized cultures. *Microbial Ecology*, 42(4), 513–523.
- Sherr, E. B., & Sherr, B. F. (1991). Planktonic microbes: Tiny cells at the base of the ocean's food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(2), 50–54.
- Sherr, E. B., & Sherr, B. F. (1994). Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microbial Ecology*, 28(2), 223–235.
- Skovgaard, A. (1996). Mixotrophy in *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae): Growth and grazing responses as functions of light intensity. *Marine Ecology Progress Series*, 143(1-3), 247–253.
- Skovgaard, A., Hansen, Pj. (2003). Food uptake in the harmful alga *Prymnesium parvo*, mediated by excreted toxins. *Limnol Oceanogr* 48:1161-1166.
- Sterner, R. W., (1990). The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores:zooplankton and the algal competitive arena. *American Naturalist* 136,209-229.
- Sterner, R. W.,Hessen, D.,O. (1994). Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores.*Annual Review of Ecology and Systematics* 25,1-29. A
- Stickney HL,Hood RR, Stoecker DK (2000):The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems.*Ecol.Model.*125:203-230
- Sweeney, M.B., (1971).Laboratory studies of a green *Noctiluca* from new Guinea. *J Phycol.*7.53-58.
- Stoecker D., (1988).Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications. *Europ. J. Protistol.*, 34:281-290.
- Stoecker, D. K.,1991. Mixotrophy in marine planktonic ciliates:physiological and ecological aspects of plastid retention by oligotrichs. *Springer- Verlag* 25:161-179.
- Thingstad, T. E., Havskum, H., Garde, K. et al. (1996). On the strategy of "Eating your competitor":a mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology*,77,2108-2118.

Troost, T. a, Kooi, B. W., & Kooijman, S. a L. M. (2005, a). Ecological specialization of mixotrophic plankton in a mixed water column. *The American Naturalist*, 166(3), E45–E61.

Troost, T. a., Kooi, B. W., & Kooijman, S. a L. M. (2005, b). When do mixotrophs specialize? Adaptive dynamics theory applied to a dynamic energy budget model. *Mathematical Biosciences*, 193(2), 159–182.

Truscott, J.E, Brindley, J. (1994). Ocean plankton population as excitable media. *Bulleting of Mathematical Biology*, Vol.56, pp.981-998.

Van der Meer, J. (2006). An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, 56(2), 85–102.

Walve, J., & Larsson, U. (1999). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of crustacean zooplankton in the Baltic Sea: implications for nutrient recycling, 21(12), 2309–2321.

Ward, B. a, Dutkiewicz, S., Barton, A. D., & Follows, M. J. (2011). Biophysical aspects of resource acquisition and competition in algal mixotrophs. *The American Naturalist*, 178(1), 98–112.

Μπαρσάκης, (2013). Μοντελοποίηση της μικτοτροφικής στρατηγικής των πρωτογενώς αυτότροφων πλαγκτονικών πρωτίστων μέσω της θεωρίας των ενεργειακών ισοζυγίων. Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία, Πανεπιστήμιο Κρήτης

Λαγωνικάκης,Α.Γ. (2008). Μαθηματική μοντελοποίηση της μικτοτροφίας σε μικροάλη: προσέγγιση δυναμικού ενεργειακού ισοζυγίου. Μεταπτυχιακή Διπλωματική Εργασία, Πανεπιστήμιο Κρήτης.



## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Α

Σε αυτό το παράρτημα παρατίθεται το γνωστικό υπόβαθρο που χρησιμοποιήθηκε για τη μοντελοποίηση της παραγωγής βιομάζας του φυτοπλαγκτού μέσω της αυτοτροφίας και μέσω της μικτοτροφικής στρατηγικής θρέψης και για τη μοντελοποίηση της παραγωγής βιομάζας του ζωοπλαγκτού από την κατανάλωση των εναλλακτικών τύπων τροφής, δηλαδή φυτοπλαγκτού και βακτηρίων. Αυτές οι διαδικασίες μοντελοποιούνται με τη χρήση των συνθετικών μονάδων (Kooijman 1998, 2000). Οι συνθετικές μονάδες (synthesizing unit - SU), όπως έχουμε προαναφέρει, είναι γενικευμένα ένζυμα που μετατρέπουν τις ροές άφιξης των υποστρωμάτων σε ροές προϊόντων. Στην παρούσα εργασία παρουσιάζουμε μόνο τις μεθόδους μετασχηματισμού που χρησιμοποιήθηκαν και που εμπλέκουν δύο υποστρώματα. Οι διαδικασίες μετασχηματισμού ταξινομούνται αναλόγως με το σχετικό ρόλο των υποστρωμάτων στο σχηματισμό των προϊόντων και στη μεταξύ τους αλληλεπίδραση στη φάση της πρόσδεσης/παραγωγής. Δύο υποστρώματα Α και Β καλούνται υποκαθιστούμενα όταν μπορούν ανεξάρτητα το ένα από το άλλο να μετασχηματιστούν σε προϊόν C, ενώ καλούνται συμπληρωματικά όταν και τα δύο απαιτούνται για το σχηματισμό του προϊόντος C. Επιπλέον και οι δύο αυτοί τύποι υποστρωμάτων μπορούν να κατηγοριοποιηθούν περαιτέρω με βάση την παρουσία ή απουσία αλληλεπίδρασης μεταξύ τους κατά τη διαδικασία της πρόσδεσης/παραγωγής. Έτσι εάν η πρόσδεση ενός υποστρώματος αλληλοεπιδρά με την πρόσδεση ενός άλλου τότε ο μετασχηματισμός θεωρείται σειριακός, διαφορετικά παράλληλος.

Όταν ένα μόριο υποστρώματος φτάνει στην  $SU$ , έχει πιθανότητα  $\rho$  να προσδεθεί στην  $SU$ , όμως αυτή η πιθανότητα εξαρτάται από την κατάσταση στην οποία βρίσκεται η  $SU$ . Για κάθε υπόστρωμα υπάρχουν τρεις πιθανότητες πρόσδεσης τις οποίες παρουσιάζουμε παρακάτω.

Για το υπόστρωμα Α:

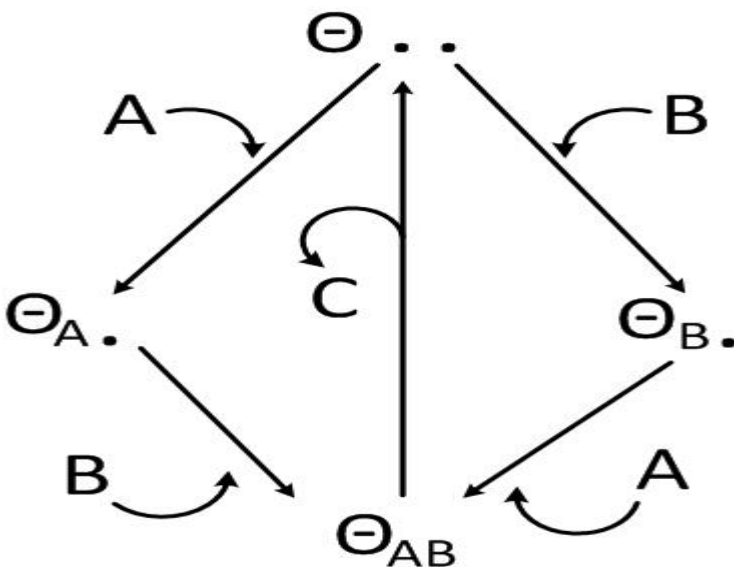
- 0, εάν το Α έχει ήδη προσδεθεί στην  $SU$
- $\rho_A$ , εάν ούτε το Α ούτε το Β έχει προσδεθεί στην  $SU$
- $\rho_{AB}$ , εάν μόνο το Β έχει προσδεθεί στην  $SU$

Για το υπόστρωμα B:

- 0, εάν το B έχει ήδη προσδεθεί στην SU
- $\rho_B$ , εάν ούτε το A ούτε το B έχει προσδεθεί στην SU
- $\rho_{BA}$ , εάν μόνο το A έχει προσδεθεί στην SU

Όταν δύο υποστρώματα A και B μπορούν να προσδεθούν σε μία SU, δηλαδή η SU έχει δύο θέσεις πρόσδεσης μία για το υπόστρωμα A και μία για το υπόστρωμα B, οι πιθανές καταστάσεις της SU είναι τέσσερις. Μία ελεύθερη από υποστρώματα συνθετική μονάδα (SU..) μπορεί να προσδέσει το υπόστρωμα A ή B δίνοντας έτσι τις καταστάσεις  $SU_A$  ή  $SU_B$  αντίστοιχα. Αυτές οι συνθετικές μονάδες μπορούν να επιστρέψουν στην κατάσταση SU.. αφού σχηματίσουν το προϊόν C ή μπορούν να προσδέσουν το υπόστρωμα που λείπει και να μεταβούν στην κατάσταση  $SU_{AB}$ . Οι μεταβάσεις από τη μία κατάσταση στην άλλη εξαρτώνται από τον τύπο του μετασχηματισμού των δύο υποστρωμάτων. Αφού δεσμεύει τα απαραίτητα μόρια υποστρωμάτων η SU περνά στο στάδιο παραγωγής. Εάν μόνο το A ή μόνο το B υπόστρωμα χρησιμοποιείται για την παραγωγή του προϊόντος C, οι ρυθμοί επεξεργασίας συμβολίζονται με  $k_A$  και  $k_B$  αντιστοίχως. Αν και τα δύο υποστρώματα, A και B, απαιτούνται για την παραγωγή του προϊόντος C τότε ο ρυθμός επεξεργασίας από την SU υποδηλώνεται με  $k$ . Μετά την παραγωγή του προϊόντος C η SU είναι έτοιμη να προσδέσει άλλα μόρια υποστρώματος. Οι δυναμικές των ποσοστών των SU εξαρτώνται από τους τύπους μετασχηματισμού των δύο υποστρωμάτων.

α) Συμπληρωματικός-Παράλληλος Μετασχηματισμός



**Σχήμα Α.1:** Διάγραμμα των διαφορετικών καταστάσεων των  $SUs$  για το συμπληρωματικό και παράλληλο μετασχηματισμό δύο υποστρωμάτων.

Στον συμπληρωματικό και παράλληλο μετασχηματισμό απαιτούνται και τα δύο υποστρώματα Α και Β για την παραγωγή του προϊόντος C, δηλαδή  $y_{AC}A + y_{BC}B \rightarrow y_C C$ , αλλά η σειρά με την οποία προσδένονται τα υποστρώματα στην  $SU$  δεν παίζει ρόλο. Συνεπώς οι πιθανές καταστάσεις της  $SU$  είναι:  $SU_{..}, SU_A, SU_B, SU_{AB}$ . Αν με  $\theta_{**}$  συμβολίσουμε το ποσοστό των  $SU$  σε κάθε κατάσταση, τότε η δυναμική των ποσοστών των  $SU$  για αυτόν το μετασχηματισμό δίνεται από τις παρακάτω διαφορικές εξισώσεις :

$$\frac{d\theta_{..}}{dt} = -(\rho_A j_A + \rho_B j_B)\theta_{..} + k\theta_{AB}$$

$$\frac{d\theta_A}{dt} = \rho_A j_A \theta_{..} - \rho_B j_B \theta_A$$

$$\frac{d\theta_B}{dt} = \rho_B j_B \theta_{..} - \rho_A j_A \theta_B$$

$$\frac{d\theta_{AB}}{dt} = \rho_B j_B \theta_A - \rho_A j_A \theta_B - k\theta_{AB}$$

$$\theta_{..} + \theta_A + \theta_B + \theta_{AB} = 1$$

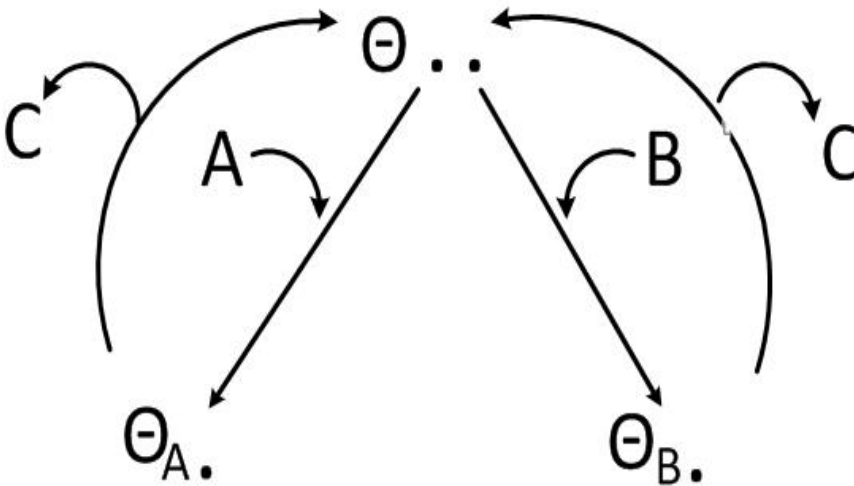
όπου  $j_A$  και  $j_B$  αντιπροσωπεύουν τους ρυθμούς άφιξης των υποστρωμάτων Α και Β, αντίστοιχα. Η λύση του συστήματος σε κατάσταση ψευδοίσορροπίας δίνεται από τις εξής εξισώσεις :

$$\begin{aligned} \theta_{..}^{SS} &= k\rho_{AB}j_A\rho_{BA}j_B/\theta \\ \theta_A^{SS} &= k\rho_A j_A \rho_{AB} j_A / \theta \\ \theta_B^{SS} &= k\rho_B j_B \rho_{BA} j_B / \theta \\ \theta_{AB}^{SS} &= (\rho_{AB}j_A + \rho_{BA}j_B)/\theta \end{aligned}$$

όπου  $\theta = k(\rho_{BA}j_B + \rho_A j_A)\rho_{AB}j_A + \rho_{BA}j_B(k\rho_B j_B + \rho_A j_A + \rho_B j_B)\rho_{AB}j_A$ . Οι ρυθμοί μετατροπής των υποστρωμάτων Α και Β ( $j_A^+$  και  $j_B^+$ ) και ο αντίστοιχος ρυθμός παραγωγής τους προϊόντος C,  $j_C$ , δίνονται από :

$$j_A^+ = y_{AC}k\theta_{AB}^{SS}, j_B^+ = y_{BC}k\theta_{AB}^{SS} \text{ και } j_C = y_C k\theta_{AB}^{SS}.$$

β) Υποκαθιστούμενος-Σειριακός Μετασχηματισμός



**Σχήμα Α.2:** Διάγραμμα των διαφορετικών καταστάσεων των  $SUs$  για τον υποκαθιστούμενο και παράλληλο μετασχηματισμό δύο υποστρωμάτων.

Στον υποκαθιστούμενο και σειριακό μετασχηματισμό, το προϊόν  $C$  μπορεί να σχηματιστεί είτε από το υπόστρωμα  $A$  είτε από το υπόστρωμα  $B$ , δηλαδή έχουμε :  $y_{AC}A \rightarrow y_C C$  και  $y_{BC}B \rightarrow y_C C$ . Επιπλέον, κάθε υπόστρωμα μπορεί να προσδεθεί μόνο σε ελεύθερη  $SU$ . Συνεπώς, οι πιθανές καταστάσεις της  $SU$  είναι:  $SU_{..}, SU_{A.}, SU_{.B}, SU_{AB}$ . Η δυναμική των ποσοστών των  $SUs$  για αυτόν το μετασχηματισμό δίνονται από τις παρακάτω εξισώσεις :

$$\frac{d\theta_{..}}{dt} = -(\rho_A j_A + \rho_B j_B)\theta_{..} + k_A \theta_{A.} + k_B \theta_{.B}$$

$$\frac{d\theta_{A.}}{dt} = \rho_A j_A \theta_{..} - k_A \theta_{A.}$$

$$\frac{d\theta_{.B}}{dt} = \rho_B j_B \theta_{..} - k_B \theta_{.B}$$

$$\theta_{..} + \theta_{A.} + \theta_{.B} = 1$$

όπου  $j_A$  και  $j_B$  αντιπροσωπεύουν τους ρυθμούς άφιξης των υποστρωμάτων  $A$  και  $B$ , αντίστοιχα. Η λύση του συστήματος σε κατάσταση ψευδοϊσορροπίας δίνεται από τις εξής εξισώσεις :

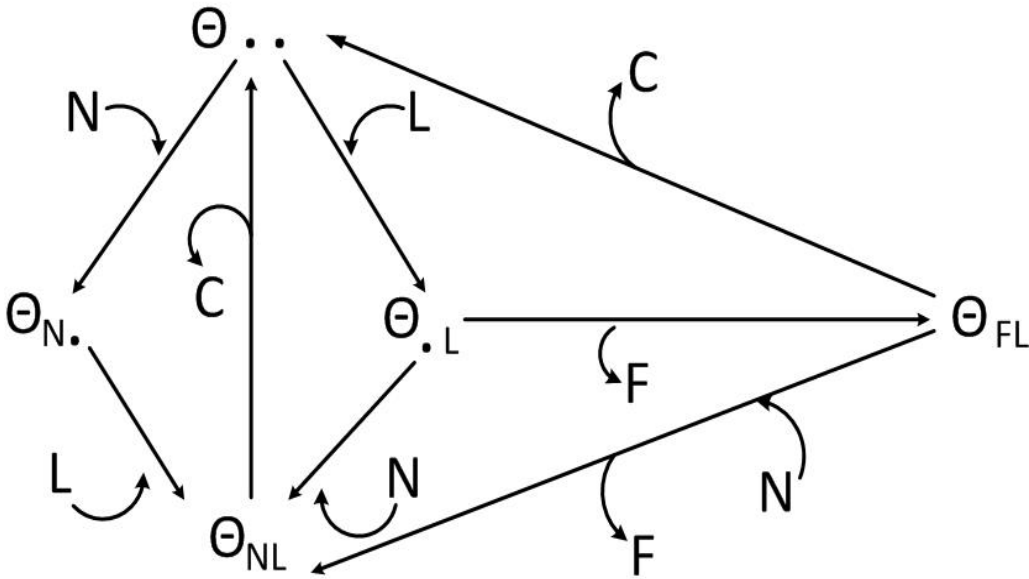
$$\begin{aligned}\theta_{..}^{SS} &= k_A k_B (k_A k_B + k_B \rho_A j_A + k_A \rho_B j_B)^{-1} \\ \theta_A^{SS} &= k_B \rho_A j_A (k_A k_B + k_B \rho_A j_A + k_A \rho_B j_B)^{-1} \\ \theta_B^{SS} &= k_A \rho_B j_B (k_A k_B + k_B \rho_A j_A + k_A \rho_B j_B)^{-1}\end{aligned}$$

Οι ρυθμοί μετατροπής των υποστρωμάτων Α και Β ( $j_A^+$  και  $j_B^+$ ) και ο αντίστοιχος ρυθμός παραγωγής του προϊόντος C,  $j_C$ , δίνονται από :

$$j_A^+ = y_{AC} k_A \theta_A^{SS}, j_B^+ = y_{BC} k_B \theta_B^{SS} \text{ και } j_C = k_A \theta_A^{SS} + k_B \theta_B^{SS}$$

### γ) Υποκαθιστούμενος-παράλληλος-με προτίμηση Μετασχηματισμός

Στο μοντέλο μας θεωρούμε ότι η φωτοτροφία είναι ο πρωταρχικός τρόπος θρέψης και ότι η φαγοτροφία χρησιμοποιείται για την παροχή θρεπτικών στο μικτότροφο φυτοπλαγκτό (Τύπος ΠΑ, Stoecker 1998). Ουσιαστικά λοιπόν το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό θηρεύει βακτήρια ούτως ώστε να αποκτήσει θρεπτικά συστατικά. Αντιμετωπίζουμε τα δύο υποστρώματα ως υποκαθιστούμενα τα οποία προσδένονται παράλληλα, αλλά με προτίμηση στη φωτοτροφία (Σχήμα Α.γ). Υποθέτουμε λοιπόν ότι οι δύο διαδικασίες είναι υποκαθιστούμενες και αλληλοεπιδρούν στην κατάσταση του υποστρώματος όπου ο άνθρακας έχει ήδη προσδεθεί στο υπόστρωμα. Σε αυτό το επίπεδο μία SU μπορεί να προσδέσει τα εισερχόμενα μόρια του υποστρώματος υδατανθράκων παράλληλα με την πρόσδεση μορίων ανόργανων θρεπτικών, αλλά τα εισερχόμενα μόρια θρεπτικών από τη φαγοτροφία F μπορούν να προσδεθούν σε μία SU μόνο αφού τα μόρια υδατανθράκων έχουν προσδεθεί. Επομένως, οι πιθανές καταστάσεις της SU είναι τέσσερις. Μία ελεύθερη SU μπορεί να προσδέσει τα υποστρώματα L ή N δίνοντας έτσι τις καταστάσεις  $SU_L$  ή  $SU_N$ , αντιστοίχως (η τελεία αναφέρεται στην απουσία υποστρώματος). Αυτές οι SUs μπορούν να προσδέσουν το ελεύθερο υπόστρωμα δίνοντας την κατάσταση  $SU_{LN}$  για το σχηματισμό του προϊόντος μέσω της αυτοτροφικής οδού και εν συνεχεία να επιστρέψουν στην κατάσταση  $SU_{..}$ . Επίσης μία SU στην κατάσταση  $SU_L$  μπορεί να προσδέσει θρεπτικά που αποκτά μέσω της φαγοτροφίας, δίνοντας έτσι την κατάσταση  $SU_{LF}$  το οποίο είτε επιστρέφει στην κατάσταση  $SU_{..}$  δημιουργώντας το προϊόν είτε απορρίπτει το μόριο που έχει αποκτήσει μέσω της ετεροτροφίας εάν ένα ανόργανο μόριο θρεπτικών έχει ωστόσο προσέλθει και έτσι επιστρέφει στην κατάσταση  $SU_{LN}$ . Το σχήμα Α.γ περιγράφει τις παραπάνω καταστάσεις της SU και τους διάφορους μετασχηματισμούς των υποστρωμάτων για το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό.



**Σχήμα Α.γ:** Διάγραμμα των διαφορετικών καταστάσεων των *SUs* και των μετασχηματισμών των υποστρωμάτων μέσω της αυτοτροφικής και της ετεροτροφικής οδού θρέψης. Αφορά το φαγοτροφικό φυτοπλαγκτό, το οποίο είναι αρχικά φωτότροφο αλλά ξεκινάει τη θήρευση για την απόκτηση θρεπτικών συστατικών.

Εάν  $\theta_{**}$  αντιπροσωπεύει το ποσοστό των *SUs* στις διαφορετικές καταστάσεις, τότε έχουμε το εξής δυναμικό σύστημα :

$$\frac{d\theta_{..}}{dt} = -(j'_N + j'_L)\theta_{..} + k\theta_{NL} + k_F\theta_{FL}$$

$$\frac{d\theta_{N.}}{dt} = j'_N\theta_{..} - j'_L\theta_{N.}$$

$$\frac{d\theta_{.L}}{dt} = j'_L\theta_{..} - j'_N\theta_{.L} - j'_F\theta_{.L}$$

$$\frac{d\theta_{NL}}{dt} = j'_N\theta_{N.} - k\theta_{NL} + j'_N\theta_{.L} + j'_N\theta_{FL}$$

$$\frac{d\theta_{FL}}{dt} = j'_F\theta_{.L} - k_F\theta_{FL} - j'_N\theta_{FL}$$

$$\theta_{..} + \theta_{.L} + \theta_{N.} + \theta_{NL} + \theta_{FL} = 1$$

όπου  $j'_* = \rho_* j_* / y_{N*}$  αντιπροσωπεύει το ρυθμό άφιξης των υποστρωμάτων και  $k, k_F$  τους ρυθμούς επεξεργασίας των υποστρωμάτων.

Η λύση του συστήματος σε κατάσταση ψευδό-ισορροπίας δίνεται από τις εξισώσεις:

$$\theta_{..}^{SS} = \left[ \frac{j'_{N}}{j'_{L}} + \left(1 + \frac{j'_{N}}{k}\right) \left(1 + \frac{j'_{L}}{j'_{N} + j'_{F}} \left(1 + \frac{j'_{F}}{k_{F} + j'_{N}}\right)\right) \right]^{-1}$$

$$\theta_{N.}^{SS} = \frac{j'_{N}}{j'_{L}} \theta_{..}$$

$$\theta_{.L}^{SS} = \frac{j'_{L}}{j'_{N} + j'_{F}} \theta_{..}$$

$$\theta_{NL}^{SS} = \frac{j'_{N}}{k} \left[ 1 + \frac{j'_{L}}{j'_{N} + j'_{F}} \left(1 + \frac{j'_{F}}{k_{F} + j'_{N}}\right) \right] \theta_{..}$$

$$\theta_{FL}^{SS} = \frac{j'_{F}}{k_{F} + j'_{N}} \frac{j'_{L}}{j'_{N} + j'_{F}} \theta_{..}$$

Ο ειδικός ρυθμός παραγωγής του προϊόντος C,  $j_C$ , δίνεται από :

$$j_C = k\theta_{NL}^{SS} + k_F\theta_{FL}^{SS}$$

όπου οι δύο όροι αντιπροσωπεύουν τις δύο οδούς θρέψης (αυτοτροφία και φαγοτροφία). Όταν  $k_F = 0$ , η παραγωγή του προϊόντος C γίνεται αποκλειστικά από την αυτοτροφική οδό θρέψης.





## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Β

Σε αυτό το παράρτημα παραθέτουμε τις παραμέτρους που χρησιμοποιήθηκαν για την αριθμητική προσομοίωση του παρόντος μοντέλου.

**Πίνακας Β1:** Ο συμβολισμός και οι τιμές των παραμέτρων που χρησιμοποιούνται για την προσομοίωση του μοντέλου. Οι πηγές που χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση των παραμέτρων είναι : (1) Lika & Papadakis 2009, (2) Walve & Larsson 1999, (3) Calbert et al. 2012, (4) Van Liere & Mur 1979, (5) Lindim et al. 2014. Οι υπόλοιπες παράμετροι έχουν προσαρμοστεί μέσω συνδυασμού βιβλιογραφικών αναφορών.

Παράμετροι	Τιμή	Παράμετροι	Τιμή
$j_{Lmax}$	5.5	$\rho_F$	0.5
$j_{Nmax}$	0.1	$\gamma_{BP}$	0.15
$j_{Bmax}$	0.5	$K_{BP}$	5
$K_L$	100	$j_{Pmax}$	0.7
$K_N$	1	$j_{Bmax}$	1
$\rho_L$	0.7	$K_P$	5
$\rho_N$	0.9 <sup>(1)</sup>	$K_B$	15
$n_{NP}$	0.15	$\rho_P$	0.7
$\gamma_{LP}$	4.6 <sup>(2)</sup>	$\rho_B$	0.5
$\gamma_{NP}$	0.15	$\gamma_{PZ}$	2.5
$m_P$	0.05	$\gamma_{BZ}$	1.5
$m_Z$	0.03	$n_{NZ}$	0.05
$m_B$	0.05	$k_P$	4
$h_p$	0.06 <sup>(3)</sup>	$k_B$	5
$h_z$	0.09 <sup>(4)</sup>	$j_{Dmax}$	1.5
$h_b$	0.1 <sup>(5)</sup>	$K_D$	2
$k$	0.5	$n_{NB}$	0.15
$k_F$	0.4	$e$	0.69
$X_{N0}$	5	$X_{P0}$	10
$X_{Z0}$	10	$X_{B0}$	3
$X_{DN0}$	2	$X_{DC0}$	1

## Παράρτημα Β