

17 2000 - 0346

4, εβ: 558

Τ.Ε.Ι. ΜΕΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΣΧΟΛΗ Σ.Τ.Ε.Γ.
ΤΜΗΜΑ ΙΧΘΥΟΚΟΜΙΑΣ - ΑΛΙΕΙΑΣ



ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΜΕ ΤΙΤΛΟ:

ΠΡΩΤΟΓΕΝΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑ

ΟΙ ΣΠΟΥΔΑΣΤΕΣ:
ΚΥΡΙΑΚΟΠΟΥΛΟΣ ΓΡΗΓΟΡΗΣ
ΤΣΕΛΕΝΤΗΣ ΓΕΡΑΣΙΜΟΣ
ΓΑΖΗΣ ΧΑΡΑΛΑΜΠΟΣ

Εγκρίνεται
[Signature]
Κ. Κων/νος

ΕΙΣΗΓΗΤΗΣ: **ΞΕΝΟΣ ΚΩΝ/ΝΟΣ**
ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ

ΜΕΣΟΛΟΓΓΙ 1996

"Αφήστε όλα τα λουλούδια να ανθίσουν!"

Μάο Τσε - Τούνγκ



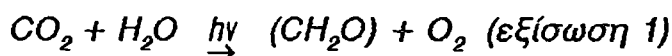
ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

	Σελ.
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	3
2. Η ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΒΙΟΧΗΜΕΙΑ	
ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ.....	10
2.1 Απαιτήσεις για την φωτοσύνθεση και την ανάπτυξη.....	10
* Φως.....	10
* Μεταλλικά στοιχεία και βιταμίνες.....	14
2.2 Γενικές περιγραφές των μεθόδων	
ανάπτυξης και καλλιέργειας.....	18
2.3 Πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών.....	27
2.4 Απελευθέρωση εξωκυτταρικών προϊόντων.....	32
2.5 Αλληλεπιδράσεις της φωτοσύνθεσης,	
της αναπνοής και της φωτοαναπνοής.....	36
2.6 Διακυμάνσεις στους μεταβολικούς	
ρυθμούς και διαδικασίες κατά την ανάπτυξη.....	39
2.7 Προσαρμογή.....	48
3. ΥΠΑΡΧΟΥΣΑ ΣΟΔΕΙΑ: ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΚΑΙ	
ΑΥΞΗΣΗ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΣΤΟ ΠΕΔΙΟ.....	53
4. Ο ΚΑΘΟΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ.....	59
4.1 Γενικές παρατηρήσεις.....	59
4.2 Η μέθοδος του οξυγόνου.....	66
4.3 Η μέθοδος του ραδιενεργού άνθρακα.....	67

4.4 Σύγκριση των μεθόδων οξυγόνου και ραδιενεργού άνθρακα.....	75
4.5 Η μέθοδος της χλωροφύλλης.....	78
4.6 Άλλες μέθοδοι.....	81
5. Η ΣΧΕΣΗ ΤΩΝ ΡΥΘΜΩΝ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ	
ΠΟΥ ΚΑΘΟΡΙΖΟΝΤΑΙ ΕΠΙ ΤΟΠΟΥ	
ΜΕ ΤΟΥΣ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΟΥΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ.....	83
5.1 Η εικόνα ανάλογα με το βάθος.....	83
5.2 Ημερήσια διακύμανση στους φωτοσυνθετικούς ρυθμούς.....	92
5.3 Διοξείδιο του άνθρακα.....	94
5.4 Συγκεντρώσεις θρεπτικών συστατικών.....	95
5.5 Απελευθέρωση εξωκυτταρικών προϊόντων	
της φωτοσύνθεσης.....	97
5.6 Εποχιακή περιοδικότητα.....	100
6. ΤΟΠΙΚΕΣ ΜΕΛΕΤΕΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ.....	105
6.1 Γενικές παρατηρήσεις επί των χρονικών διακυμάνσεων	
και των διακυμάνσεων των σχετιζόμενων με τον χώρο.....	105
6.2 Εύκρατες περιοχές.....	109
6.3 Τροπικές περιοχές.....	111
6.4 Περιοχές της Αρκτικής και της Ανταρκτικής.....	114
6.5 Συμπεράσματα.....	118
7. Η ΟΛΙΚΗ ΕΞΟΔΕΙΑ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΣΤΟΥΣ ΩΚΕΑΝΟΥΣ.....	120
8. Η ΠΙΘΑΝΟΤΗΤΑ ΑΥΞΗΣΗΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ	
ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΘΑΛΑΣΣΙΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ.....	122
9. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	125

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.

Κατά την πρωτογενή παραγωγή υπάρχει μια αύξηση της δυναμικής χημικής ενέργειας ενός οικοσυστήματος. Αυτή η αύξηση τελικά προέρχεται από εξωτερικές πηγές ενέργειας οι οποίες μπορούν να είναι είτε χημικές, είτε ακτινοβολίας. Η πρωτογενής παραγωγή συνήθως θεωρείται ότι είναι η φωτοσύνθεση, που εκτελείται από φυτά που περιέχουν χλωροφύλλη α κατά την αντίδραση:



Η παραπάνω αντίδραση αντιπροσωπεύει τη μεταβολή της ενέργειας λόγω ακτινοβολίας, που προέρχεται από το φως του ήλιου, σε δυναμική χημική ενέργεια των οργανικών στοιχείων που αποτελούν τους ζώντες οργανισμούς. Στην αντίδραση αυτή το (CH₂O) είναι ένας περίπου εμπειρικός τύπος. Η χημειοσύνθεση, κατά την οποία η δυναμική χημική ενέργεια των ανόργανων συστατικών μετατρέπεται σε δυναμική χημική ενέργεια των οργανικών στοιχείων και η βακτηριακή φωτοσύνθεση, η οποία εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα συγκεκριμένων ανόργανων και οργανικών δοτών υδρογόνου και στην οποία το οξυγόνο δεν αναμιγνύεται, μπορεί να είναι τοπικά σημαντική στα εσωτερικά ύδατα, μα συνεισφέρει ελάχιστα στην πρωτογενή παραγωγή στον ωκεανό. Υπό συνθήκες κατά τις οποίες η παραγωγή νέου κυτταρικού υλικού λαμβάνει χώρα εις βάρος της

αλλόχθονης οργανικής ύλης είναι δύσκολο να καθορίσουμε την πρωτογενή παραγωγικότητα. Αυτές οι συνθήκες συνήθως απαντώνται σε μολυσμένα εσωτερικά νερά παρά στην ανοιχτή θάλασσα. Είναι υπεραπλούστευση να θεωρείται η συσσωρευθείσα δυναμική χημική ενέργεια ότι βρίσκεται μόνο στα οργανικά στοιχεία. Και η μετατροπή των νιτρωδών σε αμμωνία, μα και ο σχηματισμός πολυφωσφορικών από ορθοφωσφορικά είναι διαδικασίες που οδηγούν στη συσσώρευση δυναμικής χημικής ενέργειας. Ο ακριβής υπολογισμός της πρωτογενούς παραγωγικότητας θα πρέπει να λαμβάνει υπ' όψιν του τέτοιες διαδικασίες, μα σε οποιαδήποτε σχεδόν άλλη περίπτωση αυτές αγνοούνται.

Η φωτοσύνθεση στη θάλασσα εκτελείται από μικροσκοπικούς μονοκύτταρους οργανισμούς (φύκη), το φυτοπλαγκτόν, ελεύθερα αιωρούμενα, αλλά και από προσκολλούμενα φυτά τα οποία μπορεί να είναι είτε μικροσκοπικά φύκη, είτε τεράστια θαλάσσια φύκη. Καθώς τα προσκολλούμενα φυτά περιορίζονται σε νερά που έχουν βάθος όχι μεγαλύτερο των 100 μ. συνεισφέρουν πολύ λίγο στην πρωτογενή παραγωγικότητα των ωκεανών. Για αυτό το λόγο, αλλά και επειδή η μελέτη και μέτρηση της φωτοσύνθεσής τους είναι πολύ πιο δύσκολη απ' ότι του φυτοπλαγκτού, αυτά τα φυτά δεν θα περιληφθούν σε αυτή τη συζήτηση.

Η φωτοσύνθεση είναι η σημαντικότερη βιογεωχημική διαδικασία τόσο στην ξηρά, όσο και στη θάλασσα. Όχι μόνο έχει παραπλήσιο ρόλο στον κανονισμό της διασποράς των διαφόρων συστατικών του άνθρακα και της συγκέντρωσης του ελεύθερου οξυγόνου στη θάλασσα, αλλά και ο ρυθμός της έμμεσα καθορίζει αυτές ή σχεδόν όλες τις άλλες βιογεωχημικές

διαδικασίες. Μια και όλοι οι άλλοι οργανισμοί είναι σε τελική ανάλυση εξαρτώμενοι από τους πρωτογενείς παραγωγούς, τροφικά η μέτρηση της πρωτογενούς παραγωγής είναι σημαντική για το βιολόγο, γιατί παρέχει τις βασικές πληροφορίες από τις οποίες αυτός μπορεί να ακολουθήσει τη ροή της ενέργειας, μέσω των διαφορετικών τροφικών επιπέδων στο οικοσύστημα. Για το βιολόγο αλιείας η πρωτογενής παραγωγικότητα δίνει μια ένδειξη των πιθανών αποθεμάτων ενός αλιευτικού πεδίου.

Ο ρυθμός της φυτοπλαγκτονικής φωτοσύνθεσης είναι κατά πρώτον καθοριζόμενος από το ποσό και τη δραστηριότητα του φωτοσυνθετικού κυτταρικού υλικού, που είναι παρόν, μέσω φασματοφωτομέτρησης, μέσω της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακος και μέσω της θερμοκρασίας. Το ποσό και η δραστηριότητα των φωτοσυνθετικών κυττάρων είναι, πέρα απ' όλα αυτά, καθοριζόμενα από ένα σύμπλεγμα παραγόντων συμπεριλαμβανομένου και του αποθέματος θρεπτικών συστατικών, το οποίο εξαρτάται από τους ρυθμούς παγίωσης και τις κινήσεις του νερού και από τη διατροφή του φυτοπλαγκτού. Τέτοια είναι η πολυπλοκότητα των επιμέρους διαδικασιών που μία σχολαστική αντιμετώπιση της πρωτογενούς παραγωγικότητας θα ήταν πολύ μακροσκελής για να περιληφθεί σε αυτό το βιβλίο. Αυτό το κεφάλαιο λοιπόν, είναι σχεδιασμένο έτσι, που να μην είναι υπέραναλυτικό. Όμως, αφού μια τουλάχιστον περιορισμένη κατανόηση της φυσιολογίας των φυκών και της βιοχημείας τους είναι σημαντική, θα γίνει μια αναφορά σε αυτές. Επειδή οι βασικές λειτουργίες του φυτοπλαγκτού και της φωτοσύνθεσής του είναι περίπου οι ίδιες, είτε στο θαλασσινό, είτε στο γλυκό νερό βρίσκεται αυτό,

αναφορά θα γίνει και σε μελέτες στο θαλάσσιο περιβάλλον και σε μελέτες σε περιβάλλοντα γλυκών νερών.

Μετρήσεις της παραγωγικότητας του φυτοπλαγκτού έχουν δοθεί σε μια σειρά από εργασίες. Αυτές του Harvey (1928, 1945, 1955) και του Cushing (1959a) αξίζει να διαβαστούν ακόμα και τώρα, αν και αναπόφευκτα είναι εκτός εποχής σε ορισμένες αναφορές. Η κατά τα άλλα σχολαστική διατριβή του Raymond (1963) δεν εμβαθύνει στα δεδομένα της δυναμικής και αυτή του Fogg (1965) ασχολείται με την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού περισσότερο παρά με τη φωτοσύνθεση. Ο Strickland έδωσε εξαιρετικές και ακριβείς μετρήσεις της ανάπτυξης και της φωτοσύνθεσης στην πρώτη έκδοση του βιβλίου του (Strickland 1965) και σε μία μετέπειτα εκδοθείσα ανασκόπηση (Strickland 1972). Τεύχη που περιέχουν εργασίες ασχολούμενες με διάφορες πτυχές του θέματος, έχουν εκδοθεί από τους Steemann Nielsen και Cushing (1958), Doty (1961), Riley (1963a), Hill (1963), Goldman (1965) και Costlow (1971). Εγχειρίδια μεθόδων έχουν γραφεί από τους Strickland και Parsons (1968) και τους Vollenweider (1974), Steemann Nielsen (1960, 1963, 1965), Yentsch (1963) και οι Platt και Subba Rao (1973) έχουν επαληθεύσει τα αποτελέσματα της εκτίμησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας και ο Talling (1961, 1970) και ο Vollenweider (1970) έχουν μελετήσει τις γενικές πτυχές του θέματος φυτοπλαγκτόν ως ένα φωτοσυνθετικό σύστημα.

Καμιά περιγραφή των οργανισμών που είναι υπεύθυνοι για την πρωτογενή παραγωγικότητα δεν θα δοθεί εδώ. Ο πίνακας 1 δίνει τα χαρακτηριστικά των κύριων ομάδων του θαλάσσιου φυτοπλαγκτού (φύκη) και λίστες μερικών από

τα πιο κοινά απαντώμενα. Επιπλέον πληροφόρηση πρέπει να αναζητηθεί στα βιβλία των *Fritsch* (1935, 1945), *Fott* (1971), *Round* (1965) και *Morris* (1967).

ΠΙΝΑΚΑΣ 1

Χαρακτηριστικά των κύριων κλάσεων των θαλάσσιων φυτοπλαγκτονικών φυκών.

Κλάση	Κατανομή	Βασικές φωτοσυνθετικές χρωστικές	Χαρακτηριστικά κυττάρου	Γνωστά γένη αυτών των κλάσεων
Χλωροφύκη (πράσινα φύκη)	Σε γλυκά και υφάλμυρα νερά	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη β, β-καροτένιο, λουτεΐνη, βιοξανθίνη, νεοξανθίνη	Παρόμοιο με αυτό των πράσινων φυτών, συσσωρεύει άμυλο. Συχνά κινούμενα με 2 ή 4 ίσα μαστίγια.	<i>Chlorella</i> , <i>Scenedesmus</i> , <i>Dunallella</i> , <i>Brachlomonas</i> , <i>Ankistrodesmus</i> , <i>Nannochloris</i>
Πρασινοφύκη	Παράκτια νερά	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη β, β-καροτένιο, βιοξανθίνη, νεοξανθίνη, <i>microtone</i>	Λείπει το κυτταρικό τοίχωμα. Παρόντα λέπια. Συσσωρευτής αμυλοδών. Συχνά κινούμενο με 2 ή 4 κλιμακωτά μαστίγια.	<i>Tetraselmis</i> , <i>Pterosperma</i> , <i>Halosphaera</i>
Χρυσοφύκη	Παράκτια και ωκεανικά νερά	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη c, β-καροτένιο, φουκοξανθίνη,	Απουσία κυτταρικού τοιχώματος. Αποθηκεύει χρυσολαμινάρη. Κινούμενο με 2 άνισα μαστίγια	<i>Monochrysis</i> , <i>Dictyocha</i>
Χαπτοφύκη	Παράκτια και ωκεανικά νερά, παρόντα σε θερμά και τροπικά νερά.	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη c, β-καροτένιο, φουκοξανθίνη, διατοξανθίνη, διαδινοξανθίνη	Απουσία κυτταρικού τοιχώματος. Ασβεστώδη ή οργανικά λέπια. Αποθηκεύει χρυσολαμινάρη. Κινούμενο με 2 ίσα μαστίγια και ένα χαπτονήμα	<i>Dicrateria</i> , <i>Isochrysis</i> , <i>Coccolithus</i> , <i>Phaeocystis</i>

Βακιλαριοφύκη (διάτομα)	Παράκτια και ωκεανικά νερά, παρόντα από τους τροπικούς ως τους πόλους.	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη c, β-καροτένιο, φουκοξανθίνη, διατοξανθίνη, διαδινόξανθίνη	Πυριτικό τοίχωμα με μορφή κουτιού με πώμα. Συσσωρεύει χρυσολαμιναρίνη. Κανονικά, χωρίς μαστίγια.	<i>Coscinodiscus</i> , <i>Ditylum</i> , <i>Skeletonema</i> , <i>Phaeodactylum</i> , <i>Thalassiosira</i> , <i>Asterionella</i> , <i>Chaetoceros</i> , <i>Cyclotella</i> , <i>Nitzschia</i> , <i>Fragilaria</i>
Δινοφύκη	Παράκτια και ωκεανικά νερά, παρόντα στους τροπικούς, λιγότερο στους πόλους.	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη c, β-καροτένιο, διατοξανθίνη, διαδινόξανθίνη, περιδινίνη	Συχνά με τοίχω- μα κυτταρίνης. Συσσωρευτές αμούλου. Κινούμε- να με 1 μακρύ και 1 κυκλωτικό μαστίγιο.	<i>Dinophysis</i> , <i>Peridinium</i> , <i>Amphidinium</i> , <i>Ceratium</i>
Κρυπτοφύκη	Παράκτια νερά και νερά στομίου ποταμών.	Χλωροφύλλη α, χλωροφύλλη c, β-καροτένιο, ζιαξανθίνη, φυκομπιλινο- πρωτεΐνες	Απουσία κυτταρι- κού τοιχώματος. Συσσωρευση αμούλου. Κινούμε- να με 2 ίσα μαστίγια.	<i>Hemiselmis</i> , <i>Cryptomonas</i>
Κυανοφύκη (γαλαζοπρά- σινα φύκη)	Παράκτια και ωκεανικά νερά, νερά των τροπικών, σπάνια οπουδήποτε αλλού.	Χλωροφύλλη α, β-καροτένιο, ενχινινόνη, μιξοξανθοφύλη φυκομπιλινο- πρωτεΐνες	Με μεμβράνη. Πυρήνας και πλαστίδια απόντα. Συσσωρεύουν γλυκογόνο. Χωρίς μαστίγια.	<i>Trichodesmium</i> <i>Synechococcus</i>

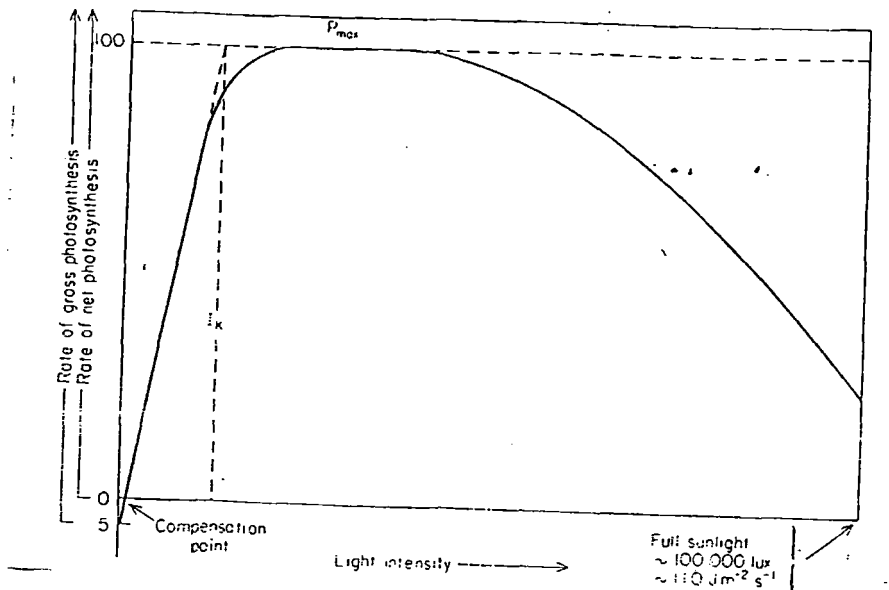
2. Η ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΒΙΟΧΗΜΕΙΑ ΤΗΣ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ.

2.1 Απαιτήσεις για τη φωτοσύνθεση και την ανάπτυξη.

Φώς.

Το φυτοπλαγκτόν χρησιμοποιεί το ορατό φάσμα του φωτός με μήκος κύματος μεταξύ 400 και 720 nm. Ακόμη και η υπεριώδης ακτινοβολία μήκους κύματος κατώτερου των 350 nm μπορεί επίσης να χρησιμοποιείται (Mc Leod και Kanwisher 1962, Halldal 1964) μα πιθανότατα προκαλεί ζημιές αν η έκθεση είναι παρατεινόμενη. Η γενική μορφή της σχέσης του ρυθμού της φωτοσύνθεσης και της εντάσεως του φωτός δείχνεται στην εικόνα 1. Σε περιορισμένη ένταση φωτός το πηλίκο $\Delta O_2 / \text{hν}$ απορροφώμενη, βρέθηκε να είναι το ίδιο περίπου 0,10 για μια πλειάδα διαφορετικών φυκών, υπό ιδανικές συνθήκες εργαστηρίου (Rabinowitch 1951). Σε υψηλότερες συγκεντρώσεις το φως κορένει τα φύκη και το διάγραμμα δείχνει μια καμπύλη με κλίση μικρότερου ή μεγαλύτερου εύρους. Όμως, σε συγκεντρώσεις που πλησιάζουν αυτή του ηλιακού φωτός, η φωτοσύνθεση δυσκολεύεται. Ο Qoasim με τους συνεργάτες του το 1972 καθόρισαν τη σχέση του ρυθμού φωτοσύνθεσης με την ένταση του φωτός για 11 είδη τροπικού θαλάσσιου φυτοπλαγκτού υπό καλλιέργεια. Οι τιμές του I_n (που καθορίζει το όριο του

κορεσμού του φωτός, δεξ εικόνα1) κυμαίνονταν από 11,5klux (0,20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) για το *Coscinodiscus radiatus* ως 34,5klux (0,60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) για το *Dinophysis miles*.



Εικόνα 1: Ένα γενικό διάγραμμα που δείχνει τη σχέση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης του φυτοπλαγκτού με την ένταση του φωτός. Πρέπει να σημειωθεί, ότι οι εντάσεις του φωτός, στις οποίες εμφανίζονται οι κλίσεις της καμπύλης, κυμαίνονται σημαντικά, ανάλογα με τη φυσιολογική κατάσταση του κυττάρου και το είδος του φυτοπλαγκτού.

Παρόλα αυτά η αποτελεσματικότητα της απορρόφησης του φωτός και της φωτοσύνθεσης υπό μη ιδανικές συνθήκες και οι συγκεντρώσεις στις οποίες κορεσμός και αναχαίτηση συμβαίνουν, διαφέρουν σοβαρά όχι μόνο μεταξύ των ειδών των φυκών μα, επίσης ανάλογα και με τη φυσιολογική τους κατάσταση, όπως θα εξηγηθεί αργότερα.

Η διανομή της διαθέσιμης ενέργειας λόγω ακτινοβολίας εντός του φάσματος είναι σημαντική. Όλα τα φύκη έχουν χλωροφύλλη *a* ως κύρια φωτοσυνθετική χρωστική, αλλά οι δευτερεύουσες χρωστικές διαφέρουν για τις διάφορες κλάσεις του φυτοπλαγκτού (Πίνακας 1). Η φασματική απορρόφηση και φασματική φωτοσυνθετική δράση των ειδών του φυτοπλαγκτού,

απ' ότι φαίνεται, δεν συμπίπτουν σε μία εννιαία σχέση. Τυπικά παραδείγματα για τις διαφορετικές κλάσεις των φυκών έχουν δοθεί από τους Rabinowitch (1951) και Haxo 1960) και θα μπορούσε κανείς να πει ότι οι προκυριαρχικές κλάσεις φυκών στο φυτοπλαγκτόν (τα Bacillariophyceae, Dinophyceae και Harporhycseae) έχουν μια προκυριαρχία καροτενοειδών ως δευτερεύουσες χρωστικές, η οποία τους δίνει μια μέγιστη απορρόφηση στο γαλάζιο και πράσινο φάσμα του φωτός, επιπρόσθετη σε μία μέγιστη στο ερυθρό, λόγω της χλωροφύλλης *a*. Οι χρωστικές του φυτοπλαγκτού είναι τέτοιες, γενικά μιλώντας, ούτως ώστε να εξασφαλίζουν μέγιστη απορρόφηση στα μήκη κύματος του φωτός, στα οποία το καθαρό θαλασσινό νερό είναι πιο διαυγές. Ο Qoasim και οι συνεργάτες του (1972) βρήκαν ότι πολλά τροπικά θαλάσσια είδη φυτοπλαγκτού φωτοσυνέθεταν με την ίδια ευχέρεια όταν λάμβαναν διαφορετικά μέρη του φάσματος και συμπέραναν ότι χρωματική προσαρμογή είχε συμβεί στις καλλιέργειές τους. Είναι πιθανόν ότι η αλλαγή στη σύνθεση του φάσματος που συμβαίνει όταν το ηλιακό φως διαπερνά το νερό, μπορεί να έχει σημαντικές ποιοτικές επιπτώσεις στη φωτοσύνθεση και την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού. Η ολοκληρωμένη φωτοσύνθεση γνωρίζουμε τώρα ότι εξαρτάται από δύο συνδεδόμενα φωτοσυστήματα, ένα εκ των οποίων το φωτοσύστημα 1 περιέχει ένα σύστημα χρωστικής που έχει μέγιστη απορρόφηση σε μεγαλύτερα μήκη κύματος από ότι το άλλο, το φωτοσύστημα 2 (δες Rabinowitch και Govinjee 1969 ή Gregory 1971 για λεπτομέρειες). Μια και οι λειτουργίες των δύο φωτοαντιδράσεων, οι οποίες μεσολαβούν διαφορετικά, μπορεί η ανισορροπία της διανομής της ενέργειας του φωτός μεταξύ τους, να επιδρά στην ανάπτυξη και στο μεταβολισμό του

φύκους. Έχει παρατηρηθεί ότι το μήκος κύματος έχει μια επίπτωση στην κατανομή, μεταξύ των διαφόρων ειδών, των συστατικών του φωτοσυνθετικά σχηματισμένου άνθρακα στη *Chlorella* αν και φαίνεται ότι αυτό δεν προκύπτει από ανισορροπία μεταξύ των φωτοαντιδράσεων (Ogasawara και Miyachi 1970). Ίσως ορισμένες τέτοιες επιπτώσεις να ευθύνονται για την ανικανότητα συγκεκριμένων ειδών φυτοπλαγκτού να μεγαλώσουν σε φως, φως από λάμπες φθορισμού το οποίο έχει μη συνεχές εκπεμπόμενο φάσμα φωτός (Kain και Fogg 1960). Τίποτα δεν φαίνεται να είναι γνωστό για τέτοιες επιπτώσεις επιτόπιες στη θάλασσα, μα όπως ο Dring (1971) τόνισε οι διακυμάνσεις στη σύνθεση του φάσματος του φωτός στα θαλάσσια περιβάλλοντα είναι τόσο μεγάλες, που ανιχνεύσιμες βιολογικές αντιδράσεις σε αυτές πρέπει να αναμένονται. Είναι δύσκολο να ταιριάξεις το φάσμα του φωτός που προέρχεται από εργαστηριακούς επωαστήρες με αυτό στο οποίο το φυτοπλαγκτό δέχεται από τη φύση (Strickland και Riley 1963a).

Ο συνεχής φωτισμός συνήθως χρησιμοποιείται σε αναπτυσσόμενες καλλιέργειες θαλάσσιου φυτοπλαγκτού και από ότι φαίνεται θα υπάρχει αναφορά που θα λέει ότι κάποια είδη εξαρτώνται απόλυτα από κανονικές εναλλαγές του φωτός και σκοτεινές περιόδους. Παρόλα αυτά, μεγαλύτερες περίοδοι φωτισμού είναι σταδιακά λιγότερο αποτελεσματικές στο να αυξάνουν την φωτοσυνθετική παραγωγή και το ρυθμό ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού. Με το *Dibylum brightwellii* ο Paasche (1968) βρήκε ότι δεν παρατηρούταν αύξηση στο ρυθμό ανάπτυξης με περισσότερες από 16 ώρες φωτισμού ανά 24ωρο και ότι ο συνεχής φωτισμός ήταν στην πραγματικότητα ανασχετικός, σε σχέση με ένα κύκλο που περιελάμβανε 8

ώρες σκότους. Επιπροσθέτως, όπως θα περιγραφεί πιο κάτω, η φωτοπεριοδικότητα έχει επιπτώσεις στο συγχρονισμό της ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού, πράγμα που μπορεί να είναι σημαντικό σε μελέτες της πρωτογενούς παραγωγικότητας.

Η ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού στο σκοτάδι με τη χρήση οργανικών υποστρωμάτων δεν φαίνεται να είναι ευρέως διαδεδομένη. Παρόλα αυτά έχει αναφερθεί για το *Nannochloris sp.* από τον Thomas (1966).

Μεταλλικά στοιχεία και βιταμίνες.

Οι απαιτήσεις των φυκών για μεταλλικά θρεπτικά στοιχεία είναι γενικά παρόμοιες με αυτές άλλων φυτών και μπορεί να ειπωθεί χωρίς συζήτηση ότι άζωτο, φώσφορος, μαγνήσιο, θείο, σίδηρος, χαλκός, μαγγάνιο, μόλυβδος, χλώριο, ασβέστιο, κάλιο και ψευδάργυρος είναι σημαντικά για την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού (O' Kelley 1974). Το νάτριο φαίνεται να είναι απαραίτητο για την ανάπτυξη των γαλαζοπράσινων φυκών (Allen και Arnon 1955), αλλά η συγκέντρωσή του φαίνεται να έχει επιπτώσεις στην ανάπτυξη φυκών από άλλες ομάδες, ενώ η αναγκαιότητά του για αυτά δεν έχει αποδειχτεί. Πολλά φύκη φαίνεται να απαιτούν βιταμίνη B₁₂ (κομπαζαμίνη ή τα ανάλογά της), η οποία περιέχει κοβάλτιο, αφού και μεταξύ αυτών που δεν χρειάζονται μια εξωγενή πηγή για τη βιταμίνη, μια ανάγκη για ανόργανο κοβάλτιο έχει παρουσιαστεί σε ένα γαλαζοπράσινο φύκος (Holm - Hansen και άλλοι 1954), το κοβάλτιο σε κάποια μορφή μπορεί να θεωρηθεί σημαντικό για όλα τα φύκη. Ακόμα, φαίνεται να υπάρχει μια αμφιβολία σχετικά με τη σημασία του

βορίου για όλα τα φύκη, όμως φαίνεται πως είναι σημαντικό για τα διάτομα (Lewin 1966). Η ανάγκη των διατόμων για πυρίτιο και η μη χρησιμότητα αυτού του στοιχείου για τις άλλες ομάδες φυκών, όπως π.χ. τα πράσινα φύκη (χλωροφύκη), είναι σαφώς αποδεδειγμένη. Όμως, δεν είναι ξεκάθαρο αν κάποιο από τα χρυσοφύκη, τα οποία χαρακτηρίζονται από την παραγωγή πυριτικών κύστεων ή σκελετών, έχουν απόλυτη ανάγκη για πυρίτιο. Το βανάδιο δεν μπορεί να αντικατασταθεί στη διαδικασία ανάπτυξης για το φύκος του γλυκού νερού *Scenedesmus obliquus* από το μόλυβδο ή κάποιο άλλο από μια ποικιλία άλλων στοιχείων (Arnon και Wessel 1953), αλλά δεν φαίνεται να είναι απαραίτητο για οποιαδήποτε θαλάσσια μορφή ζωής. Η ιωδίνη φαίνεται να είναι απαραίτητη για την ανάπτυξη του θαλάσσιου ερυθροφύκου *Polysiphonia urceolata* (Fries 1966), όμως δεν είναι γνωστό αν είναι απαραίτητο για οποιοδήποτε πλαγκτονικό θαλάσσιο φύκος.

Πέρα από το άζωτο και το φώσφορο, η έλλειψη των οποίων θεωρείται γενικά ως ο πλέον περιοριστικός παράγοντας για την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού, φαίνεται πως ορισμένα ιχνοστοιχεία μπορεί συχνά να βρίσκονται σε περιορισμένους αριθμούς στη θάλασσα. Η μορφή υπό την οποία αυτά τα στοιχεία είναι παρόντα, είναι πολύ σημαντική, ενώ η μετουσίωσή τους σε οργανικά σύμπλοκα, σε τελική ανάλυση, προωθεί την απορρόφηση από το κύτταρο. Ο Strickland (1972) θεώρησε τις συγκεντρώσεις των πιθανών χηλικών παραγόντων στο θαλασσινό νερό, ότι είναι συνήθως ανεπαρκής για να δεσμεύσουν τα ιχνοστοιχεία και θεώρησε ότι σύμπλοκα αυτών απελευθερούμενα από την αποσύνθεση των οργανισμών μπορεί να είναι σημαντικά

για την διατροφή του φυτοπλαγκτού. Ο Johnston (1963) βρήκε ότι η προσθήκη των χηλικών παραγόντων (αιθυλενοδιαμίνο τετραοξικό οξύ / EDTA) σε μια πλειάδα διαφορετικών ειδών θαλασσινού νερού, σχεδόν πάντα τα βελτίωνε ως μέσα ανάπτυξης για το διάτομο *Skeletonema costatum* και το δινομαστιγωτό *Peridinium trochoideum*. Ο Prauash (1971), που υποστήριξε ότι ο χούμος που εισέρχεται στη θάλασσα, μέσω της στράγγισης της γης, ευνοεί την υψηλή πρωτογενή παραγωγικότητα, το απέδωσε αυτό τουλάχιστον εν μέρει στην ικανότητα τους να κρατήσουν αυτά τα χηλικά στοιχεία υπό διάλυση (άρα διαθέσιμα).

Η πλειονότητα των φυτοπλαγκτονικών ειδών χρειάζεται απόλυτα έναν ή περισσότερους παράγοντες οργανικής ανάπτυξης ή βιταμίνες. Αυτό ήταν το θέμα μερικών εξαιρετών εργασιών (Lewin 1961, Droop 1962b, Provasoli 1963, Hutner και Provasoli 1964, Provasoli και Carlucci 1974) και δεν χρειάζεται να συζητηθεί επί μακρόν εδώ. Οι πλέον συνηθισμένες απαιτήσεις είναι κατά σειρά σπουδαιότητας οι βιταμίνες B_{12} (κομπαζαμίνη), B_1 (θιαμίνη) και H (βιοτίνη ή συνένζυμο R). Μεταξύ των θαλάσσιων φυκών που αντιπροσωπεύονται στο θαλάσσιο πλαγκτόν, τα χρυσοφύκη, χαπποφύκη, κρυπτοφύκη και δινοφύκη, απαιτούν τις μεγαλύτερες δόσεις βιταμίνης, ενώ τα κυανοφύκη, χλωροφύκη και βακιλαριοφύκη τις λιγότερες. Πολλές ενώσεις που έχουν παρόμοια δραστηριότητα με την B_{12} υπάρχουν στη φύση και η εκλεκτικότητα ως προς αυτά διαφέρει μεταξύ των διαφόρων κλάσεων φυκών. Τα περισσότερα από τα χλωροφύκη, χρυσοφύκη και δινοφύκη αντιδρούν στην B_{12} παράγοντας 3 με τον ίδιο τρόπο όπως και στην κομπαζαμίνη, ενώ τα περισσότερα βακιλαριοφύκη και κρυπτοφύκη έχουν

μεγαλύτερο εύρος και χρησιμοποιούν ψευδο- B_{12} και παράγοντες A και B τόσο καλά, όσο και τις προαναφερόμενες ενώσεις (Provasoli 1963). Είναι πιθανόν ότι άλλοι παράγοντες ανάπτυξης απομένουν να προσδιοριστούν. Έτσι ο Johnston (1963) βρήκε ότι μετά τον εμπλουτισμό φυσικών δειγμάτων θαλασσινού νερού με μεταλλικά θρεπτικά συστατικά, χηλικούς παράγοντες, βιταμίνη B12 και θιαμίνη, εμφανίστηκαν διαφορές στην ικανότητα τους να υποστηρίζουν την ανάπτυξη του *Skeletonema costatum* και του *Peridinium trochoideum*. Κατέληξε ότι αυτές οι διαφορές οφείλονταν πρώτιστα στην παρουσία στο νερό ασταθών συστατικών που ευνοούν την ανάπτυξη και δεν ήταν απόρροια της παρουσίας των ανασταλτών και ότι οι προηγούμενες ουσίες είχαν διαφορετικά αποτελέσματα σε διαφορετικά είδη. Η απαίτηση για κάποιο μη γνωστό παράγοντα ανάπτυξης μπορεί να είναι ένας λόγος, αν και όχι ο μοναδικός, γιατί πολλά πλαγκτονικά είδη δεν επέτρεψαν την καλλιέργειά τους υπό τεχνητές συνθήκες.

Το μέσο για την καλλιέργεια του φυτοπλαγκτού μπορεί να είναι φυσικό νερό της θάλασσας, όπως για παράδειγμα το πολύ γνωστό διάλυμα "Erd - Schreiber", το οποίο είναι φυσικό θαλασσινό νερό εμπλουτισμένο με νιτρικά άλατα, φωσφορικά άλατα και απέσταγμα εδάφους. Τεχνητά μέσα, φτιαγμένα από υλικά γνωστής συνθέσεως, είναι προτιμότερα για φυσιολογικές και βιοχημικές αναλύσεις. Μερικές χημικής φύσεως οδηγίες πάνω στο σχεδιασμό συνθετικών μέσων καλλιέργειας για τα θαλάσσια φύκη δόθηκαν από τον Droop (1961a) και συνταγές από τους Provasoli και άλλοι (1957), Provasoli (1968) και Droop (1969). Πρέπει να σημειωθεί ότι μερικά μέσα δίνουν καλύτερα αποτελέσματα απ' ό,τι άλλα, για συγκεκριμένα είδη. Ο λόγος για αυτό

δεν είναι συνήθως εμφανής, μα μεταξύ άλλων οι συγκεντρώσεις των ιόντων μπορεί να είναι σημαντικές. Μια ανάλυση του Droop (1962a) των δυσκολιών της καλλιέργειας του *Skeletonema costatum* δείχνει μερικά από τα φυσικοχημικά προβλήματα που συναντώνται στα τεχνητά μέσα καλλιέργειας. Είναι λογικό να δοκιμαστούν πολλά μέσα όταν ξεκινάμε την καλλιέργεια ενός είδους με το οποίο κανείς δεν έχει δουλέψει πιο μπροστά.

Για πολλούς σκοπούς, είναι επαρκές να βασιζόμαστε στη διάχυση από την ατμόσφαιρα για τον εμπλουτισμό του μέσου με διοξείδιο του άνθρακα. Οι καλλιέργειες μπορούν να τροφοδοτούνται με φυσαλίδες αέρα εμπλουτισμένες με χαμηλές συγκεντρώσεις διοξειδίου του άνθρακα (περίπου 0,5% v/v), αλλά θα πρέπει να προσέξουμε να μην αλλάξει σημαντικά το pH του μέσου. Ανάδευση της καλλιέργειας μπορεί να είναι απαραίτητη για να διατηρηθούν τα κύτταρα σε αιώρηση και συχνά είναι ευεργετική για την ανάπτυξη. Παρ' όλα αυτά μερικά είδη μπορούν να υποστούν μηχανικές ζημιές από την πολύ βίαιη ανάδευση. Μια μπουκάλα καλλιέργειας του τύπου που σχεδιάστηκε από τον Walsby (1967) είναι πολύ βολική για την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού, υπό ιδανικές συνθήκες αερισμού.

2.2 Γενικές περιγραφές των μεθόδων ανάπτυξης και καλλιέργειας.

Ένας γενικός κατάλογος των τεχνικών της καλλιέργειας αλγών δίνεται από τον Droop (1969) και τον Stein (1973). Οι Lewin (1959), Droop (1967) και Paasche (1971) περιέγραψαν τεχνικές για τη λήψη καλλιεργειών ελεύθερων

από μολυσματικούς οργανισμούς (αξενικές καλλιέργειες). Αυτό είναι συνήθως πολύ δύσκολο με αληθινά θαλάσσια πλαγκτονικά φύκη, αλλά είναι απαραίτητο για πολλά είδη βιοχημικών και θρεπτικών μελετών, εάν θέλουμε να λάβουμε ακλόνητα συμπεράσματα. Οι απόψεις δίστανται σχετικά με το αν είναι απαραίτητο για μεγάλο μέρος της φυσιολογικής δουλειάς, η οποία εκτελείται με την πρόθεση να διαφωτίσει την συμπεριφορά υπό φυσικές συνθήκες. Μπορεί να ειπωθεί ότι, αφού τα φύκη σχετίζονται με βακτήρια στη φύση (δες *Droop και Elson 1966*), πειράματα με βακτηριακές καλλιέργειες μπορεί να δώσουν πιο ρεαλιστικά αποτελέσματα, αν και οι τεχνητές συνθήκες μπορεί να αλλάξουν την ισορροπία μεταξύ βακτηρίων και φυκών και να απορρίψουν αυτό το επιχείρημα. Όπου είναι δυνατό, είναι επιθυμητό να γίνονται παράλληλα πειράματα σε αξενικές και βακτηριακές καλλιέργειες.

Αν δοθούν οι κατάλληλες συνθήκες φωτός και θερμοκρασίας και ένα κατάλληλο μέσο, τα φύκη θα φωτοσυνθέσουν και θα αναπτυχθούν. Τα προϊόντα της φυτοπλαγκτονικής φωτοσύνθεσης χρησιμοποιούνται για να συνθέσουν νέο κυτταρικό υλικό το οποίο έχει την ικανότητα να φωτοσυνθέσει. Υπό σταθερές συνθήκες - οι οποίες επιτυγχάνονται στατιστικά μόνο σε μεγάλους πληθυσμούς, σε ειδικά ελεγχόμενες καλλιέργειες - το ποσό του κυτταρικού υλικού αυξάνει σύμφωνα με την εξίσωση:

$$W_t = W_0 e^{kt} \quad (\text{εξ. 2})$$

Το W_0 είναι το ποσό του κυτταρικού υλικού που βρίσκεται ανά μονάδα όγκου κατά την αιώρηση του φυτοπλαγκτού σε χρόνο μηδέν, W_t είναι το

ποσό σε χρόνο t , e είναι η βάση των νεπέριων λογαρίθμων και k (το σύμβολο μ χρησιμοποιείται από κάποιους), είναι η σταθερά της σχετικής ανάπτυξης, η οποία είναι ένα μέτρο της ανάπτυξης. Αυτή η σχέση πιο πειστικά εκφράζεται από τη μορφή:

$$k = \frac{\log_e W_t - \log_e W_0}{t} \quad (\text{εξ. 3})$$

ή

$$k' = \frac{\log_{10} W_t - \log_{10} W_0}{t} \quad (\text{εξ. 4})$$

Οποιοδήποτε χαρακτηριστικό του πληθυσμού μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως μέτρο της ανάπτυξης και υπό την προϋπόθεση ότι το σύστημα είναι σταθερό, η σταθερά σχετικής ανάπτυξης (εδώ k') θα είναι η ίδια αν, για παράδειγμα, πάρουμε τον αριθμό των κυττάρων ανά μονάδα όγκου, τότε:

$$k' = \frac{\log_{10} N_t - \log_{10} N_0}{t} \quad (\text{εξ. 5})$$

Οι Erphey και Strickland (1968) συνόψισαν τις πληροφορίες τις σχετικές με τους σχετικούς ρυθμούς ανάπτυξης του θαλάσσιου φυτοπλαγκτού.

Στην πορεία της ανάπτυξης ο αριθμός των κυττάρων αυξάνει και το ποσό του φωτός που προσπίπτει σε κάθε κύτταρο ξεχωριστά μειώνεται, λόγω της σκίασης από τα άλλα. Την ίδια στιγμή τα θρεπτικά συστατικά καταναλώνονται και έτσι, απουσία μιας συνεχούς προμήθειας, η συγκέντρωσή τους στο μέσο μειώνεται. Τα κύτταρα των φυκών μπορεί να απελευθερώσουν προϊόντα του μεταβολισμού τους στο μέσο και μερικά από αυτά τα προϊόντα

μπορεί να προάγουν την ανάπτυξη ή να έχουν χηλικές ιδιότητες, ενώ άλλα μπορεί να προκαλούν ιδιόρυθμες κυτταρικές διαδικασίες. Συνειπώς, σε μια καλλιέργεια αναπτυσσόμενη σε περιορισμένο ποσό μέσου, οι συνθήκες δεν παραμένουν σταθερές. Παρ' όλα αυτά εκθετική ανάπτυξη μπορεί να διατηρηθεί σε τέτοιες καλλιέργειες για περίοδο μιας εβδομάδας περίπου - αντίστοιχη σε δέκα περίπου γενιές - αν η περίοδος αναπαραγωγής είναι μικρή. Αυτό είναι πιθανό, αν οι παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξη κυμαίνονται όλοι με μια κλίση τέτοια, όπως της καμπύλης στην εικόνα 1, η γενική μορφή της οποίας είναι χαρακτηριστική των περισσότερων βιολογικών σχέσεων, όπως αυτής του σχετικού ρυθμού ανάπτυξης με τη συγκέντρωση θρεπτικών συστατικών. Η ένταση του φωτός και οι συγκεντρώσεις των θρεπτικών μπορεί, τότε, να μειώνονται σημαντικά, πριν γίνουν περιοριστικοί παράγοντες. Για το *Mutatis mutandis* μια παρόμοια σχέση ισχύει για τη δράση των ανασταλτικών ουσιών, των οποίων μια αρχική συγκέντρωση πρέπει να σχηματιστεί πριν να παρατηρηθεί μια επίδραση στην ανάπτυξη. Έτσι, υπό καλές συνθήκες καλλιέργειας, ο παρατηρούμενος σχετικός ρυθμός αύξησης είναι αυτός που παρατηρείται στο φύκος στη συγκεκριμένη θερμοκρασία. Οι αλλαγές, όμως, στην ένταση του φωτός και στις συγκεντρώσεις οι οποίες αναπόφευκτα θα συμβούν, μπορούν παρ' όλα αυτά να επηρεάσουν διαδικασίες των κυττάρων με διάφορους τρόπους. Έτσι, τιμές της k' βασιζόμενες σε διαφορετικές μετρήσεις της ανάπτυξης, διαφέρουν ελαφρώς και καθώς η εκθετική ανάπτυξη συνεχίζεται, τόσο και το μέσο μέγεθος, όσο και η σύνθεση των κυττάρων αλλάζουν (Fogg 1959). Αργά ή γρήγορα σε μια καλλιέργεια φιάλης ένας ή περισσότεροι

παράγοντες γίνονται περιοριστικοί και ο πληθυσμός περνά απότομα ή σταδιακά σε μια φάση, κατά την οποία καμιά άλλη κυτταρική διαίρεση δεν λαμβάνει χώρα. Αν και τότε ο πληθυσμός παραμένει σταθερός αριθμητικά, η φωτοσύνθεση συνεχίζεται, μολονότι έχει μειωμένο ρυθμό, με αποτέλεσμα προϊόντα, όπως άμυλο και λίπος να συγκεντρώνονται στα κύτταρα (Fogg 1959, 1965). Η τελική σοδειά σε μια καλλιέργεια φιάλης συχνά παίρνεται ως μέτρο ανάπτυξης, μα είναι σημαντικό να γίνει κατανοητό ότι αυτό έχει μια εντελώς διαφορετική σημασία από τη σταθερά σχετικής ανάπτυξης. Ο δεύτερος είναι μια ένδειξη της εσωτερικής ικανότητας του φύκου να αναπαράγεται, άρα και της ικανότητάς του να ανταγωνίζεται με τα άλλα είδη, υπό ορισμένες συνθήκες. Η τελική σοδειά είναι απλά ένα μέτρο του επιπέδου των περιοριστικών παραγόντων σε μια καλλιέργεια. Αυτό είναι ιδιαίτερα χρήσιμο σε μια βιοεργασία. Για παράδειγμα, η βιταμίνη B₁₂ συνήθως εκτιμάται από τον παραγόμενο πληθυσμό μιας καλλιέργειας, την οποίας αποτελεί τον περιοριστικό παράγοντα (Droop 1961b), αλλά δεν δίνει άμεση μέτρηση της ικανότητας του οργανισμού να λειτουργεί υπό φυσιολογικές συνθήκες. Κατά τη στατική φάση της ανάπτυξης, οι συγκεντρώσεις των ενζύμων και των μεταβολιτών αλλάζουν τόσο, ώστε η ενεργός εκθετική ανάπτυξη να μην μπορεί να υπολογιστεί χωρίς μία προκαταρκτική περίοδο αποκατάστασης. Αυτό είναι μία από τις αιτίες της καθυστέρησης που συνήθως παρατηρείται, όταν φρέσκο μέσο ανακατεύεται με κύτταρα από ώριμη καλλιέργεια. Ένα άλλο είναι το ότι η πλειονότητα των κυττάρων στο μίγμα δεν είναι ενεργά και έτσι πρέπει να περάσει κάποιος

καιρός πριν οι απόγονοι αυτών των κυττάρων που είναι ικανοί για πολλαπλασιασμό γίνουν συγκρίσιμοι, σε αριθμούς, με το όλο μίγμα.

Ο Strickland και άλλοι (1969b) περιέγραψε τη χρήση μιας 70.000 λίτρων χωρητικότητας δεξαμενή για την ανάπτυξη θαλάσσιων πλαγκτονικών φυκών, υπό συνθήκες σχεδόν φυσικές.

Οι συνθήκες που επηρεάζουν την ανάπτυξη μπορεί να διατηρηθούν σε μία καλλιέργεια, μέσω της συνεχούς προσθήκης νέου μέσου. Ο κυτταρικός πληθυσμός και τα εξωκυτταρικά προϊόντα, τα οποία απελευθερώνει με αυτό τον τρόπο συνέχεια, επανέρχονται στα αρχικά τους επίπεδα, ενώ οι συγκεντρώσεις των θρεπτικών διατηρούνται σταθερές. Υπάρχουν δύο τρόποι για να γίνει αυτό. Ο ένας είναι με το χημειοστατικό μέσο στο οποίο το ένα θρεπτικό συστατικό, που είναι περιοριστικός παράγοντας, παρέχεται σε συνεχή ρυθμό. Ο οργανισμός τότε αναπτύσσεται με ένα ρυθμό καθοριζόμενο από το ρυθμό προσθήκης του περιοριστικού θρεπτικού συστατικού. Δοκίμια για αυτό τον τρόπο καλλιέργειας πλαγκτονικών φυκών έχουν εκδοθεί από τους Droop (1966), Fuhs (1969), Carreon και Meyer (1972a,b) και από τους Fay και Krilasooriya (1973). Στον άλλο τύπο συστήματος συνεχούς καλλιέργειας, τον τουρμπιδοστάτη, η προσθήκη νέου θρεπτικού μέσου ελέγχεται από μία φωτοηλεκτρική συσκευή, η οποία λειτουργεί φέρνοντας την καλλιέργεια σε μια προκαθορισμένη οπτική πυκνότητα. Εδώ, το φύκος μεγαλώνει με έναν ρυθμό καθοριζόμενο από την ένταση του φωτός και τη θερμοκρασία, με το ρυθμό εισροής του μέσου να καθορίζεται αυτόματα έτσι, που να παρέχεται το απαιτούμενο ποσό θρεπτικών συστατικών. Ο τουρμπιδοστάτης αρχικά περιγράφηκε από τους Meyers και

Claru (1944) για χρήση σε πυκνές αιωρούμενες καλλιέργειες *Chlorella*, ενώ μια τροποποίηση για χρήση σε πιο αραιές καλλιέργειες, με πυκνότητα περίπου αυτή που βρίσκουμε στη φύση, κατασκευάστηκε από τους Maddux και Jones (1964). Ο Fuhs (1969) κατασκεύασε ένα τουρμπιδοστάτη, επίσης. Και στο τουρμπιδοστάτη και στο χημειοστάτη ο σχετικός ρυθμός ανάπτυξης μπορεί να καθοριστεί από τους καλλιεργούμενους όγκους, μέσω μιας σχέσης ανάλογης της:

$$K' = \frac{\log 10V_t - \log 10V_0}{t} \quad (\text{εξ.6})$$

Οι καλλιεργούμενοι όγκοι καθορίζονται από τον όγκο της εκχείλησης, όταν χρησιμοποιείται συσκευή σταθερού όγκου. Και ο τουρμπιδοστάτης, και ο χημειοστάτης, παράγουν κύτταρα καθορισμένης σύνθεσης και φυσιολογικής δραστηριότητας, από τη στιγμή που έχουμε σταθερά περιβάλλοντα (Meyers και Claru 1944). Παρ' όλα αυτά, όταν κύτταρα με αποθηκευμένα πολυφωσφορικά άλατα αναπτύσσονται σε μέσο με διαφορετική συγκέντρωση φωσφορικών από αυτή του μέσου που αρχικά αναπτύσσονταν, μπορεί να χρειαστεί χρόνος έως και δύο εβδομάδες για να σταθεροποιηθεί η κατάσταση (Soeder και άλλοι, 1971).

Ένας τύπος καλλιέργειας ενδιάμεσος της καλλιέργειας σε φιάλη και της συνεχόμενης, είναι αυτός όπου ο πληθυσμός καλλιεργείται σε ένα δοχείο με ένα εξαιρετικά συμπυκνωμένο γυάλινο φίλτρο, ή σε σωλήνα διαλύσεως, από την άλλη πλευρά του οποίου το μέσο συνέχεια ανανεώνεται (Jensen και άλλοι, 1972). Σε αυτή την περίπτωση οι συγκεντρώσεις των εξωκυτταρικών

προϊόντων και των θρεπτικών συστατικών μπορούν να παραμείνουν σταθερές, όμως η ένταση του φωτός μειώνεται, καθώς η καλλιέργεια αναπτύσσεται.

Τα αποτελέσματα που αναφέρθηκαν για οποιοδήποτε τύπο καλλιέργειας ως τώρα, είναι μέσοι όροι παρατηρούμενοι για μεγάλες καλλιέργειες και δεν δίνουν ενδείξεις για τις αλλαγές που συμβαίνουν σε κάθε κύτταρο, κατά τον κύκλο της ζωής του. Για τα περισσότερα πλαγκτονικά φύκη αυτός ο κύκλος είναι πολύ απλός. Με τη φωτοσύνθεση το κύτταρο αναπτύσσεται σε μέγεθος και μόλις φτάσει σε ένα συγκεκριμένο μέγεθος διαιρείται για να δώσει θυγατρικά άτομα, συνήθως δύο (μα μερικές φορές περισσότερα). Η σεξουαλική αναπαραγωγή συμβαίνει σε μερικά θαλάσσια φυτοπλαγκτονικά είδη, μα είναι σπάνια. Ένα δείγμα από μία αναπτυσσόμενη καλλιέργεια περιέχει κύτταρα σε όλα τα στάδια του κύκλου διαίρεσής τους, μα με διαφορετικούς τρόπους διαχείρισης οι διαιρέσεις μπορεί να προχωρήσουν έτσι, που να δώσουν μία σύγχρονη καλλιέργεια. Αυτή μπορεί να γίνει με διαχωρισμό των κυττάρων σε διαφορετικά μεγέθη, ούτως ώστε μια νέα καλλιέργεια να προκύψει με κύτταρα που να είναι στην ίδια φάση. Εναλλακτικά μπορεί να γίνει με την υποβολή του αιωρήματος σε περίοδο σκότους ή χαμηλών θερμοκρασιών, οι οποίες καθυστερούν ένα μέρος του κύκλου, ούτως ώστε κάθε κύτταρο να έλθει στην ίδια φάση. Πολλά είδη έχουν έναν ενδογενή ρυθμό με γενεαλογικό κύκλο περίπου 24 ώρες, με τη διαίρεση να συμβαίνει σε ένα συγκεκριμένο σημείο του κύκλου φωτός / σκότους. Αν η κατάλληλη φωτοπεριοδική συμπεριφορά χρησιμοποιηθεί για ένα τέτοιο είδος, η διαίρεση των κυττάρων θα συμβεί μετά από μερικούς

κύκλους φωτός / σκότους, ούτως ώστε να προκύψει μια σύγχρονη καλλιέργεια. Προσδιορισμοί που έγιναν σε δείγματα από συγχρονισμένες καλλιέργειες, αν και ακόμα οι μέσοι όροι αντιπροσωπεύουν μεγάλους πληθυσμούς, δίνουν μια ιδέα για την βιοχημική και φυσιολογική κατάσταση των κυττάρων ξεχωριστά, σε ένα συγκεκριμένο σημείο του κύκλου ζωής τους. Όπως θα δούμε, οι αλλαγές που συμβαίνουν καθώς ένα κύτταρο ωριμάζει και διαιρείται, μπορεί να είναι σημαντικές. Παρ' όλα αυτά είναι συχνά δύσκολο να καταλάβουμε αν μια αλλαγή οφείλεται στον ενδογενή κύκλο ή στην συμπεριφορά στην οποία επεβλήθησαν τα κύτταρα για να ληφθούν σύγχρονες καλλιέργειες (δες Pirson και Lorenzen, 1966). Περισσότερες λεπτομέρειες για τις σύγχρονες καλλιέργειες φυκών δίνονται από τους Tamiya (1964, 1966), Moogenhout (1963), Pirson και Lorenzen (1966) και Raasche (1967, 1968). Οι περισσότερες φωτοτροπικές μελέτες των φυκών γίνονται με απότομη μετάβαση από το φως στο σκοτάδι και αντίστροφα. Μια μέθοδος, η οποία δίνει συνεχώς μεταβαλλόμενη ένταση, παρόμοια με αυτή που βρίσκουμε υπό φυσικές συνθήκες, περιγράφηκε από τους Quraishi και Spencer (1971). Με αυτήν έκαναν την παρατήρηση ότι μεταξύ των πέντε φυτοπλαγκτονικών ειδών που μελέτησαν, τα *Phaeodactylum tricornutum* και *Chlorella ovalis* διαιρούνται κατά την διάρκεια περιόδων φωτός, ενώ τα *Branchiomonas submarina*, *Dynaliella grimolecta* και *Monochrysis lutheri* διαιρούνται κατά προτίμηση στο σκοτάδι.

Οι συνεχείς καλλιέργειες μπορούν να συγχρονιστούν με την εναλλαγή κατάλληλων περιόδων σκότους / φωτός. Μελέτες σχετικές με αυτό έγιναν από τους Gimler και άλλοι (1969) και από τους Erpley και άλλοι (1971).

2.3 Πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών.

Η σχέση σε μια συγκεκριμένη θερμοκρασία μεταξύ της πρόσληψης ενός θρεπτικού συστατικού και της συγκέντρωσής του, συνήθως περιγράφεται με σχετική ακρίβεια σε μεγέθη της κινητικής των Michaelis - Menton. Αν υποθέσουμε ότι η ανάπτυξη είναι ανάλογη της πρόσληψης τότε:

$$k = \frac{k_{\infty}C}{C+k_s} \quad (\text{εξ.7})$$

Σε αυτή τη σχέση k_s είναι μία σταθερά με διαστάσεις συγκέντρωσης και αριθμητικά ισούται με την συγκέντρωση που δίνει το μισό του μέγιστου ρυθμού ανάπτυξης k_{∞} . Το θρεπτικό συστατικό είναι περιοριστικός παράγοντας, όταν η συγκέντρωση του C είναι της ίδιας τάξεως με την k_s , ενώ όταν είναι μεγαλύτερη της k_s προσεγγίζεται ο κορεσμός.

Για τον καθορισμό των τιμών της k_s η τεχνική του χημειοστάτη είναι η πιο χρήσιμη, μια και οι συγκεντρώσεις, στις οποίες τα πιο πολλά θρεπτικά συστατικά γίνονται περιοριστικοί παράγοντες, είναι τόσο μικρές, που με δυσκολία μπορούν να διατηρηθούν για αρκετό καιρό, ούτως ώστε να γίνει μια μέτρηση ανάπτυξης σε μια καλλιέργεια φιάλης.

Ο παρακάτω πίνακας παρουσιάζει μερικές τιμές της k_s που αναφέρονται στη βιβλιογραφία. Η k_s είναι ένας πολύτιμος δείκτης της κατανομής των ειδών χρονικά και τοπικά από τη στιγμή που οι άλλοι παράγοντες θα είναι ίσοι. Ένα είδος με μικρότερη k_s θα είναι πιο επιτυχημένο από ένα άλλο με

μεγαλύτερη, αν το θρεπτικό συστατικό που μελετάμε έχει μικρά αποθέματα (Strickland 1972, Platt και Subba Rao 1973).

ΠΙΝΑΚΑΣ 2

Συγκεντρώσεις (k_s) θρεπτικών συστατικών οι οποίες δίνουν τον μισό του μέγιστου ρυθμού ανάπτυξης των διαφόρων θαλάσσιων φυτοπλαγκτονικών οργανισμών.

Θρεπτικά	Οργανισμοί	Θερμοκρασία (°C)	k_s μοί lt ⁻¹	Μέθοδος	Μελέτη
Νιτρικά	<i>Asterionella japonica</i>	26	1,35	Αριθμός κυττάρων σε μονοκαλλιέργεια	Erppley and Thomas, 1969
Νιτρικά	<i>Chaetoceros gracilis</i>	26	0,2	Μονοκαλλιέργεια	Erppley and Thomas, 1969
Νιτρικά	<i>Isochrysis galbana</i>	25	0,32	Χημειοστάτης	Carperon, 1968
Φωσφορικά	<i>Chaetoceros gracilis</i>	27	0,12	Αριθμός κυττάρων σε μονοκαλλιέργεια	Thomas and Dodson, 1968
Βιταμίνη B ₂	<i>Cyclotella nana</i>	22	μgr lt ⁻¹ 0,003	Απορρόφηση ¹⁴ C σε μονοκαλλιέργεια	Carlucci and Silbernagel, 1969
Θειαμίνη	<i>Monochrysis lutheri</i>	22	0,125		
Βιοτίνη	<i>Amphidinium carterae</i>	22	0,004		
Βιταμίνη B ₂	<i>Cyclotella nana</i>	22	0,0002 με 0,0004	Αριθμός κυττάρων σε μονοκαλλιέργεια	Carlucci and Silbernagel, 1969
Βιταμίνη B ₂	<i>Monochrysis lutheri</i>	19	0,002 με 0,006	Αριθμός κυττάρων σε καλλιέργεια χημειοστάτη	Droop, 1966

Η k_s για την απορρόφηση των νιτρωδών σχετίζεται με το μέγεθος των κυττάρων, με τη γενεαλογική περίοδο και με την k_s για την πρόσληψη αμμωνίου. Τα ωκεανικά είδη έχουν μικρότερες τιμές k_s από τα νηρητικά (Errley και άλλοι 1969). Όπως δείχνει ο πίνακας 2, οι τιμές της k_s , αν και διαφέρουν ανάλογα με τα είδη και τα θρεπτικά συστατικά, είναι όλες χαμηλές. Παρ' όλα αυτά είναι στην ίδια τάξη με τις συνήθεις συγκεντρώσεις αυτών των ουσιών που βρίσκονται στο θαλασσινό νερό. Για παράδειγμα: 5 μμοι l^{-1} για νιτρικά και 0,001 $\mu g\ l^{-1}$ για τη βιταμίνη B₁₂. Αν το κύτταρο είναι ακίνητο και το νερό ασάλευτο η διαδικασία του περιορισμού των θρεπτικών είναι πιθανόν να είναι η διάχυση των θρεπτικών συστατικών εντός του κυττάρου. Οι Mump και Riley (1952) έδειξαν ότι υπό αυτές τις συνθήκες, κίνηση του κυττάρου σε σχέση με το μέσο είναι εξαιρετικής σημασίας για την εμφάνιση των διαχεόμενων συστατικών και έτσι την αύξηση του ρυθμού της πρόσληψης των θρεπτικών συστατικών. Τέτοια "εξαναγκασμένη μεταφορά" γίνεται όταν τα κύτταρα βυθίζονται και αυτοί οι συγγραφείς έδειξαν ότι, οι ρυθμοί διαίρεσης στα διάτομα σχετίζονται με τους ρυθμούς βυθίσεώς τους. Η "εξαναγκασμένη μεταφορά" μπορεί επίσης να επιτευχθεί με την κολύμβηση και είναι σημαντικό το ότι η πλειοψηφία των φυτοπλαγκτονικών ειδών, που απαιτούν βιταμίνη B₁₂ διαθέτουν μαστίγια. Η ικανότητα ενός φυτοπλαγκτονικού είδους να απορροφά θρεπτικά συστατικά εξαρτάται, μεταξύ άλλων πραγμάτων, από το τί βλέπουμε από την ακριβή ρύθμιση της πλευστότητας σε συνάρτηση με την κίνηση της θάλασσας. Η υδρομηχανική του φυτοπλαγκτού μελετήθηκε από τους Hutchinson (1967) και από Smayda (1970).

Πολλές καταστάσεις μπορούν να καταστήσουν την εξίσωση 7 άχρηστη. Τέτοιες επιπλοκές μπορούν να παρουσιαστούν στην περίπτωση του φωσφόρου, όπως εξήγησε ο Fogg (1973). Αν και ο φώσφορος φαίνεται να προσλαμβάνεται από τα κύτταρα μόνο στην μορφή των ορθοφωσφορικών, ο φώσφορος από πολλά οργανικά φωσφορικά (τα οποία συχνά είναι παρόντα στο θαλασσινό νερό σε συγκεντρώσεις ίσες ή μεγαλύτερες των ορθοφωσφορικών), μπορεί επίσης να είναι διαθέσιμος ως αποτέλεσμα της δράσης των φωσφατασών, οι οποίες αναπτύσσονται στην επιφάνεια των φυκών, ιδιαίτερα όταν τα φωσφορικά είναι λίγα. Ο Kuenzler (1965) έδειξε την ικανότητα διαφόρων θαλασσιών φυτοπλαγκτονικών οργανισμών να χρησιμοποιούν τη γλυκόζη - 6 - φωσφορικά. Η συγκέντρωση των ορθοφωσφορικών μπορεί έτσι να είναι ένας παραπλανητικός δείκτης για το τι είναι διαθέσιμο στην ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού. Η λήψη είναι μια ενεργή διαδικασία - ενέργεια, η οποία μπορεί να παρέχεται είτε από τη φωτοσύνθεση, είτε από την αναπνοή. Συνήθως ενεργοποιείται από το φως. Το *Phaeodactylum tricornutum* είναι ικανό να μειώσει τα φωσφορικά στο μέσο, σε επίπεδο ίσο με $7,2 \cdot 10^{-10} \text{m}$ μια συγκέντρωση πολύ πιο κάτω από τα όρια που είναι ανιχνεύσιμα με τις συνήθεις αναλυτικές μεθόδους (Kuenzler Ketchum 1962). Αν δοθεί μια ποσότητα φωσφορικών τα πιο πολλά φύκη φαίνεται ότι είναι ικανά να αποθηκεύσουν ένα περρίσευμα, το οποίο φυλάσσεται εντός των κυττάρων με τη μορφή πολυφωσφορικών κοκκίων. Απουσία οποιασδήποτε άλλης προμήθειας αυτή η μορφή φωσφόρου μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την ανάπτυξη του πληθυσμού. Έτσι για παράδειγμα, το θαλάσσιο διάτομο *Phaeodactylum tricornutum* βρέθηκε από τους

Kuenzler και Ketchum (1962) να αποθηκεύει ένα πλεόνασμα αρκετό για πέντε επιτυχείς διαιρέσεις. Σε αντίθεση ο Soeder (1970) βρήκε ότι το πράσινο φύκος του γλυκού νερού *Chlorella fusca* απέβαλλε σημαντικά ποσά οργανικών φωσφορικών αλάτων σε ένα συγκεκριμένο στάδιο του κύκλου διαιρέσεως του και υπάρχουν ενδείξεις ότι μια τέτοια απελευθέρωση μπορεί να συμβεί υπό φυσικές συνθήκες. Μεγάλα ποσά οργανικών φωσφορικών μπορούν να εκκριθούν από το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν (Kuenzler 1970), μα δεν είναι εδραιωμένο ότι αυτό συνδέεται με μια συγκεκριμένη φάση του κύκλου διαιρέσεως. Από μία έρευνα της ανάπτυξης δύο διατόμων των υφάλμυρων υδάτων, των *Cylotella nana* και *Thalassiosira fluviatilis* σε σχέση με το φώσφορο, ο Fyhs (1969) συμπέρανε ότι η σχετική σταθερά ανάπτυξης σχετιζόταν καλύτερα με το ποσό του δεσμευμένου φωσφόρου ανά κύτταρο. Ο Soeder και άλλοι (1971) δουλεύοντας με ένα διάτομο του γλυκού νερού, το *Nitzschia actinastroides*, βρήκε μια σχέση η οποία αντιπροσωπεύεται από την εξίσωση 7, εκτός από την περίπτωση όπου έχουμε πολύ μικρές συγκεντρώσεις. Στη δεύτερη περίπτωση η εξωτερική συγκέντρωση του φωσφόρου αυξανόταν, ενώ αυξανόταν και η αναλογία των νεκρών κυττάρων στο αιώρημα. Μια πιθανή εξήγηση για αυτό είναι ότι τα κύτταρα εκκρίνουν φωσφορικά σε ορισμένα στάδια του κύκλου της ζωής τους, όπως κάνει η *Chlorella*. Αυτό θα επέτρεπε σε ορισμένα κύτταρα να συνεχίσουν να αναπτύσσονται σε βάρος του εκκρινόμενου φωσφόρου, ενώ κάποια άλλα θα είχαν συγκεντρώσεις φωσφόρου στο εσωτερικό τους κάτω από τα κρίσιμα όρια και θα πέθαιναν. Όπως είπαμε και παραπάνω αυτοί οι ερευνητές βρήκαν ότι σε μια συνεχιζόμενη καλλιέργεια οι ρυθμοί ανάπτυξης

χρειάζονταν αρκετό χρόνο για να σταθεροποιηθούν, μετά από μια αλλαγή στη συγκέντρωση των φωσφορικών.

Οι Carperon και Meyer (1972 a, b) παρατήρησαν στοιχεία που ενδεικνύουν αποθήκευση νιτρικών, αλλά όχι αποθέματα νιτρικού αμμωνίου στο μαστιγωτό *Isochrysis galbana*.

Ο Doop (1966) παρομοίως βρήκε ότι η σχέση της ανάπτυξης του θαλάσσιου μαστιγωτού *Monochrysis lutheri* με τη συγκέντρωση της βιταμίνης B_{12} δεν μπορούσε να περιγραφεί επαρκώς από την εξίσωση 7. Ακολούθως (1968), απέδειξε ότι ο σχετικός ρυθμός ανάπτυξης εξαρτάται από τη συγκέντρωση της βιταμίνης εντός των κυττάρων. Ένας μη διαλυτός θερμοεξαρτώμενος παράγων εκκρίθηκε από τα κύτταρα και αναμίχθηκε με τη βιταμίνη καθιστώντας την ανενεργή. Παρόμοιοι ανασταλτικοί παράγοντες βρέθηκε ότι παράγονται και από άλλα είδη, μερικά από τα οποία δεν χρειαζόντουσαν B_{12} . Τελικά, θα πρέπει να θυμόμαστε ότι τα χαρακτηριστικά λήψεως για ένα συγκεκριμένο θρεπτικό συστατικό ενός είδους δεν είναι σταθερά, αλλά εξαρτώνται από το επίπεδο άλλων παραγόντων, όπως το φως και η θερμοκρασία (Erpley και άλλοι 1969, MacIsaac και Dugdale 1972).

2.4 Απελευθέρωση εξωκυτταρικών προϊόντων.

Η θεωρία ότι τα κύτταρα του φυτοπλαγκτού κρατούν το μεγαλύτερο μέρος των παραγόντων της φωτοσύνθεσής τους, όσο είναι υγιή, αναγκαστικά αναθεωρήθηκε προσφάτως. Τώρα υπάρχουν στοιχεία ότι

απελευθερώνονται πολλών ειδών οργανικά προϊόντα, από τα διάφορα είδη φυκών, στο μέσο καλλιέργειας κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης σε εργαστηριακές καλλιέργειες. Σε μια πρώτη προσέγγιση, αυτά τα εξωκυτταρικά προϊόντα μπορούν να χωριστούν σε δύο κατηγορίες. Ο τύπος (α) αποτελείται από τα ενδιάμεσα του μεταβολισμού, είναι συνήθως χαμηλού μοριακού βάρους, και υπάρχει σχεδόν ισοδυναμία μεταξύ των έσω και των εξωκυτταρικών συγκεντρώσεων. Ως αποτέλεσμα αυτού το ποσό των οργανικών προϊόντων που απελευθερώνονται, εξαρτάται από τη μεταβολική δραστηριότητα, τη διαθεσιμότητα μιας οδού απόρριψης στο περιβάλλον και άλλους παράγοντες. Ο τύπος (β) αποτελείται από τα τελικά προϊόντα του μεταβολισμού, τα οποία συχνά είναι μεγάλου μοριακού βάρους και ο ρυθμός απελευθέρωσης αυτών δεν ακολουθεί κάποια σχέση ισοδυναμίας, αλλά είναι ανάλογος της ανάπτυξης των φυκών (Fogg 1966, 1971). Τα εξωκυτταρικά προϊόντα του τύπου (β) δείχνουν να είναι ποσοτικά ασήμαντα και δεν θα μας απασχολήσουν παρακάτω, αλλά αυτά του τύπου (α) είναι μεγάλης σημασίας για τις μελέτες της παραγωγικότητας.

Το πιο γνωστό εξωκυτταρικό προϊόν του τύπου (α) είναι το γλυκολικό οξύ CH_2OHCOOH . Η βιοχημεία αυτού του προϊόντος αποτέλεσε το αντικείμενο εκτεταμένων μελετών, από τότε που ανακαλύφθηκε ότι είναι προϊόν της φωτοσύνθεσης, το οποίο το πράσινο φύκος *Chlorella* μπορεί να απελευθερώνει στο μέσο σε μεγάλες ποσότητες (Tolbert και Zill 1956). Αναδημοσιεύσεις αυτής της βιοχημείας έχουν γίνει από τον Tolbert (1974) και τον Fogg (υπό δημοσίευση). Το γλυκολικό οξύ φαίνεται να δημιουργείται από την επίδραση της οξυγενάσης στη ριβουλόζη - 1,5 - διφωσφορική του

αποδέκτη του διοξειδίου του άνθρακα των Calvin - Benson. Οπότε ο ρυθμός παραγωγής του είναι χαμηλότερος σε υψηλές συγκεντρώσεις διοξειδίου του άνθρακα και υψηλότερος σε υψηλές συγκεντρώσεις οξυγόνου. Επίσης, εξαρτάται από το σχετικό ρυθμό ανάπτυξης του φύκου, πιθανόν επειδή η συγκέντρωση της ριβουλόζης - 1,5 - διφωσφορικής είναι υψηλότερη όταν η φωτοσυνθετική δραστηριότητα είναι έντονη. Στις συγχρονισμένες καλλιέργειες η έκκριση της γλυκόζης είναι υψηλότερη κατά τη φωτοσυνθετική φάση και ελάχιστη κατά τη φάση της διαίρεσης. Η γλυκόζη χρησιμοποιείται ως υπόστρωμα για την φωτοαναπνοή (δες την αμέσως επόμενη παράγραφο) και επίσης στη σύνθεση των κυτταρικών συστατικών μέσω της οξειδωσης σε γλυκοξυλικό οξύ, τότε μέσω της γλυκίνης, σερίνης και γλυκοζυτική στο φωσφοροπερουβικό (ή φωσφοροπυροσταφιλικό) και του κύκλου του τρικαρβοξυλικού οξέος. Η εξωκυτταρική γλυκόζη μπορεί να ανασχηματιστεί μέσω ενός φωτοσυνθετικού μηχανισμού, υπό βολικές συνθήκες. Το εύρος του σχηματισμού μέσω αυτών των οδών πιθανόν να εξαρτάται από την διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών. Οι Ιγνατιάδης και Fogg (1973) έδειξαν ότι η απελευθέρωση εξωκυτταρικών προϊόντων, των οποίων η γλυκόζη φαίνεται να είναι κύριο συστατικό, είναι μεγαλύτερη σε καλλιέργειες ελλειπείς σε θρεπτικά συστατικά του θαλάσσιου διατόμου *Skeletonema costatum*, παρά σε καλλιέργειες με αρκετά θρεπτικά συστατικά. Αυτά τα γεγονότα είναι σύμφωνα με την ιδέα ότι οι κυτταρικές μεμβράνες των πλαγκτονικών φυκών είναι διαπερατές από το οξύ, του οποίου το εκκρινόμενο ποσό εξαρτάται από ένα ισοδύναμο, μεταξύ των εσωτερικών και εξωτερικών συγκεντρώσεων, το γλυκολικό οξύ εξαρτάται από τους σχετι-

κούς ρυθμούς παραγωγής και κατανάλωσης, εντός του κυττάρου. Μετά από αυτά κάποιος θα περίμενε ότι το ποσό της γλυκόζης που απελευθερώνεται θα ήταν σταθερό, άσχετα με την συγκέντρωση των κυττάρων στην καλλιέργεια, αλλά αν και μια τάση προς αυτό παρατηρήθηκε (Nalewajmo και άλλοι 1963, Ιγνατιάδης και Fogg 1973), η συμφωνία με το μαθηματικό μοντέλο απέχει πολύ από το να είναι απόλυτη (Watt και Fogg 1966).

Τα πιο πολλά από τα παραπάνω στοιχεία σχετίζονται με τα πλαγκτονικά φύκη του γλυκού νερού, μα τα ίδια φαίνεται να υφίστανται και για το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν. Ο Hellebust (1965) βρήκε γλυκόζη σε διηθημένες ποσότητες από καλλιέργειες 22 ειδών, που αντιπροσώπευαν 5 κλάσεις πλαγκτονικών θαλάσσιων φυκών. Μόνο σε 4 από αυτές ήταν το κύριο εξωκυτταρικό προϊόν, μα οι πειραματικές συνθήκες δεν ήταν τέτοιες που να ευνοούν την έκκριση σε μεγάλες ποσότητες. Ο Hellebust (1965) βρήκε μια πλειάδα άλλων εξωκυτταρικών προϊόντων, μα κανένα από αυτά δεν μπορούσε να συνδεθεί με βεβαιότητα με τη φωτοσύνθεση. Ο Watt (1969) κατέληξε (μελετώντας εκδοθέντα αποτελέσματα, αλλά και από δικές του μελέτες με πλαγκτονικά φύκη του γλυκού νερού), ότι υπάρχουν δύο τύποι έκκρισης κατά τη φωτοσύνθεση. Μια κατά την οποία η γλυκόζη είναι το κύριο προϊόν και μια άλλη κατά την οποία εκκρίνονται κυρίως πολυζακχαρίτες. Η ίδια διάκριση μπορεί να υπάρξει μεταξύ των θαλάσσιων ειδών. Οι Guillard και Hellebust (1971) βρήκαν ότι το *Phaeocystis roucheti* απελευθέρωνε μεγάλα ποσά ακρυλικού οξέος (μα προφανώς όχι γλυκολικού οξέος) και πολυσακχαριτών κατά τη φωτοσύνθεση. Ο Huntsman (1972) μελέτησε την έκκριση εξωκυτταρικών προϊόντων της φωτοσύνθεσης σε

διάφορα στάδια της ανάπτυξης σε καλλιέργειες φυάλης της *Dunallia tertiolecta* και βρήκε γλυκόζη ανάμεσά τους, μα μόνο σε μικρές ποσότητες, η γλυκερίνη ήταν το κύριο συστατικό. Οι Mausimona και Pimenova (1969) βρήκαν ότι τα μολυσματικά βακτήρια είχαν σημαντική επίδραση στη σύνθεση των εξωκυτταρικών προϊόντων στις καλλιέργειες της *Chlorella*.

2.5 Αλληλεπιδράσεις της φωτοσύνθεσης, της αναπνοής και της φωτοαναπνοής.

Η αναπνοή είναι ουσιαστικά η αντίστροφη της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης, τουλάχιστον όπως αυτή εκπροσωπείται στην εξίσωση¹, εκτός βεβαίως από το ότι η ενέργεια τελικά εμφανίζεται ως θερμότητα, παρά ως ορατό φως. Αν οι δύο διαδικασίες συμβούν ταυτόχρονα, τότε ο ρυθμός της παρατηρούμενης φωτοσύνθεσης θα είναι μικρότερος από τον ολικό ρυθμό, κατά ποσό ίσο με τον ρυθμό της κατανάλωσης των προϊόντων της φωτοσύνθεσης κατά την αναπνοή. Σε ορισμένες χαμηλές τιμές έντασης φωτός και συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα οι δύο διαδικασίες ισορροπούν έτσι, που δεν υπάρχει ανταλλαγή αερίων και ο φωτοσυνθετικός οργανισμός βρίσκεται τότε στο σημείο αντιστάθμισης. Συνήθως θεωρούμε, χωρίς να το έχουμε αποδείξει, ότι ο ρυθμός της αναπνοής παραμένει ο ίδιος και στο φως και στο σκοτάδι. Έτσι είναι επαρκές, για να διορθώσουμε τους παρατηρούμενους ρυθμούς της φωτοσυνθετικής εξέλιξης του οξυγόνου, να προσθέσουμε ένα ποσό ίσο με την απορρόφηση του οξυγόνου σε παρόμοια

δείγματα που βρίσκονται στο σκοτάδι, ούτως ώστε να πάρουμε μια τιμή που να αντιπροσωπεύει τον ολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης.

Αυτή η απλή άποψη όμως έχει περιπλεκει μετά την ανακάλυψη μιας διαδικασίας φωτοαναπνοής ενεργοποιούμενης από το φως. Αυτή μπορεί να καθοριστεί ως μια φωτοεξαρτώμενη πρόσληψη οξυγόνου και απελευθέρωση διοξειδίου του άνθρακα που συμβαίνει στους φωτοσυνθετικούς ιστούς. Για να μετρηθεί πρέπει να χρησιμοποιηθούν ισοτοπικοί δείκτες. Για παράδειγμα, τροφοδοσία με $^{18}\text{O}_2$ και φασματοφωτομέτρηση της απορρόφησης των θρεπτικών και της ταυτόχρονης εξέλιξης του $^{18}\text{O}_2$ κατά τη φωτοσύνθεση. Σε αντίθεση με την αναπνοή στο σκοτάδι, η οποία κορένεται σε μια πίεση οξυγόνου (P_{O_2}) της τιμής των 0,05 Atm, ο ρυθμός της φωτοαναπνοής αυξάνεται γραμμικά με την P_{O_2} μέχρι την τιμή των 1,0 Atm ή και παραπάνω. Η φωτοαναπνοή περιορίζεται από το DCMU, έναν ειδικό ανασταλτικό παράγοντα για τη δεύτερη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Το κυανιούχο άλας έχει, όμως πολύ μικρές επιπτώσεις. Εξαρτάται πάρα πολύ από την συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα και αυξάνει σε έναν ρυθμό που πλησιάζει αυτόν της φωτοσύνθεσης, όταν η συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα χαμηλώσει στο επίπεδο του σημείου αντιστάθμισης (Lex και άλλοι, 1972). Η φωτοαναπνοή αυξάνει ανάλογα με την ένταση του φωτός. Χαμηλές εντάσεις του γαλάζιου φωτός βρέθηκε ότι αυξάνουν την αναπνοή, μα τα διαθέσιμα στοιχεία δείχνουν ότι αυτή η αύξηση διαφέρει στη φύση της από την φωτοαναπνοή που περιγράψαμε πιο πάνω (Kowallin 1911, Tolbert 1974). Όπως και στα ανώτερα φυτά, το υπόστρωμα για τη φωτοαναπνοή είναι η γλυκόζη, η οποία όπως ήδη έχουμε δει είναι ένα κύριο

προϊόν της φωτοσύνθεσης των πλαγκτονικών φυκών. Η οξειδωση της γλυκόζης δεν λαμβάνει χώρα στα μιτοχόνδρια, τα οργανίδια που είναι υπεύθυνα για την αναπνοή στο σκοτάδι και απ' ότι φαίνεται δεν συμβάλλουν στη συσσώρευση της δυναμικής χημικής ενέργειας στη μορφή του ATP (Tolbert 1973). Από αυτά μπορεί να φαίνεται ότι είναι μια βιολογικώς άχρηστη διαδικασία, όμως μπορεί να έχει αξία ως μηχανισμός υπερχειλήσεως. Σε λαμπρό φως, υπό συνθήκες έλλειψης θρεπτικών συστατικών ένα φύκος μπορεί να παράγει φωτοσυνθετικά προϊόντα πιο γρήγορα απ' ότι αυτά μπορούν να μετατραπούν σε κυτταρικό υλικό ή προϊόντα αποθήκευσης. Τότε μπορεί να χρειαστεί η απαλλαγή από το περίσσειμα, είτε με την απέκκριση, είτε με την φωτοαναπνοή.

Οι σχετικοί ρυθμοί της φωτοσύνθεσης και της φωτοαναπνοής κυμαίνονται ευρέως, ανάλογα με τα είδη και τις συνθήκες στις οποίες εκτίθενται τα κύτταρα. Μια μελέτη της μεταξύ των σχέσης έγινε από τον Bunt και άλλους (1966) για το διάτομο της θάλασσας της Ανταρκτικής *Fragilaria sublinearis* σε αξενική καλλιέργεια. Η λήψη της τροφής και η εξέλιξη του οξυγόνου καταγράφονταν φασματοφωτομετρικά. Η ακτινοβολία είχε δύο μήκη κύματος 678nm και 525nm και υπό τρεις θερμοκρασίες 3°, 10° και 24°C. Αυξημένη πρόσληψη οξυγόνου κατά την αύξηση της έντασης του φωτισμού παρατηρήθηκε και στα δύο μήκη κύματος και στις τρεις θερμοκρασίες. Το φως που ενεργοποιούσε την απορρόφηση έφτασε ένα μέγιστο, σε εντάσεις κάτω από αυτές που απαιτούνταν για να κορεστεί η φωτοσύνθεση. Στους 10°C και στα 525nm το φως ενεργοποίησε λήψη οξυγόνου που μειωνόταν με την άνοδο της έντασης του φωτός, αφού έφτανε ένα μέγιστο. Ο λόγος για

αυτή τη συμπεριφορά δεν είναι γνωστός. Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα έφτασε σε ένα μέγιστο περίπου στους 7°C και η αναπνοή στο σκοτάδι είχε ένα μέγιστο κάπου στους 10° με 24°C. Ως αποτέλεσμα της ελατούμενης φωτοσύνθεσης και της αυξανόμενης αναπνοής και φωτοαναπνοής, η δικτυωτή εξέλιξη του οξυγόνου ήταν ελάχιστα πιθανή πάνω από τους 10°C. Αυτό φαίνεται να εξηγεί τον περιορισμό του *Fragilaria sublinearis* στα νερά της Ανταρκτικής.

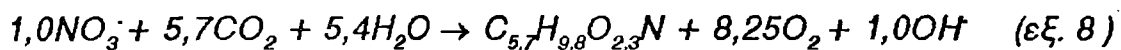
Η σημασία τέτοιων αλληλεπιδράσεων για τον υπολογισμό της πρωτογενούς παραγωγικότητας, θα συζητηθεί παρακάτω.

2.6 Διακυμάνσεις στους μεταβολικούς ρυθμούς και διαδικασίες κατά την ανάπτυξη.

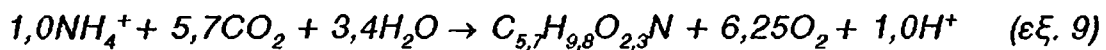
Οι μικροοργανισμοί γενικότερα δείχνουν πολύ μεγαλύτερες διακυμάνσεις στο μεταβολισμό και τη χημική σύνθεση από ότι οι πολυκύτταροι οργανισμοί. Αυτό ισχύει σίγουρα για το φυτοπλαγκτόν. Οι διακυμάνσεις μπορούν να συμβούν σε απάντηση αλλαγών περιβαλλοντολογικών παραγόντων, που συμβαίνουν στις καλλιέργειες φυάλης. Αυτές οι διακυμάνσεις δεν συμβαίνουν όταν αναπτύσσονται οι οργανισμοί σε συνεχείς καλλιέργειες. Υπάρχουν επίσης διακυμάνσεις, οι οποίες σχετίζονται με ενδογενείς αλλαγές κατά τον κύκλο του κυτάρου. Αυτές γίνονται εμφανείς σε μεγάλους πληθυσμούς, μόνο όταν ο οργανισμός αναπτύσσεται σε συγχρονισμένη

καλλιέργεια. Αυτοί οι δύο τύποι καλλιέργειας αλληλοσυνδέονται και δεν διαχωρίζονται πάντα.

Όταν τα φύκη μεγαλώνουν εκθετικά με άφθονα θρεπτικά συστατικά, τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης χρησιμοποιούνται εν πολλοίς για τη σύνθεση νέου φυτοπλάσματος, το κύριο τελικό προϊόν είναι πρωτεΐνη. Για τη *Chlorella* σε αυτή την κατάσταση μια τυπική ανάλυση στοιχείων της ξηράς οργανικής ύλης δίνει 53%C, 7,5%H, 28,5%O και 10,8%N, αντιστοιχώντας σε ένα πρωτεϊνικό περιεχόμενο περίπου 60% σε ξηρά βάρη. Η αντίδραση της ανάπτυξης είναι η εξής:



Ή αν η πηγή των νιτρικών είναι η αμμωνία:



(Meyers 1962)

Το φωτοσυνθετικό ποσοστό ($\Delta\text{O}_2 / \Delta\text{CO}_2$) είναι 1,45 στην πρώτη περίπτωση και 1,10 στη δεύτερη. Αν τα κύτταρα μεταφερθούν σε ένα μέσο χωρίς πηγή αζώτου, τότε δεν υπάρχει άμεσο αποτέλεσμα στη φωτοσυνθετική ικανότητα, ενώ διάμεσοι πρώτα χρησιμοποιούμενοι για την πρωτεϊνοσύνθεση μετατρέπονται σε υδρογονάνθρακες. Τότε η εξίσωση της φωτοσύνθεσης είναι η 1 και το φωτοσυνθετικό ποσοστό γίνεται 1,0. Σε κάποια έκταση, η αναδιανομή του αζώτου είναι πιθανή, σημαντικά συστατικά όπως νουκλεϊκά οξέα σχηματίζονται σε βάρος λιγότερο σημαντικών όπως η

χλωροφύλλη, ούτως ώστε να προχωρήσει η κυτταρική διαίρεση. Συνήθως το ελάχιστο όριο για διαίρεση είναι περίπου 3% άζωτο, ούτως ώστε μία ή δύο διαιρέσεις να συμβούν μετά την απώλεια της πηγής αζώτου. Αφού αυτά γίνουν, μόνο μία αύξηση στο κυτταρικό ξηρό βάρος είναι πιθανή και καθώς αυτό συμβαίνει ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης πέφτει σε μια χαμηλή τιμή. Αυτή η πτώση είναι βέβαιη υπό συνθήκες έλλειψης φωτός και υπό συνθήκες κορεσμού φωτός και δεν φαίνεται να οφείλεται πρωταρχικά στη μείωση της χλωροφύλλης (Fogg 1959, Ebaata και Fugita 1971).

Μεγάλη σημασία δίνεται στη σχέση μεταξύ του ρυθμού της φωτοσύνθεσης και της περιεχόμενης χλωροφύλλης στις μελέτες πρωτογενούς παραγωγικότητας. Επειδή όμως αντιφατικές δηλώσεις έχουν γίνει για το θέμα της επίδρασης της έλλειψης θρεπτικών συστατικών σε αυτή τη σχέση, θα συζητήσουμε για αυτό σε αυτό το σημείο. Η σχέση εκφράζεται σε μονάδες τις οποίες οι φυσιολόγοι των φυτών αποκαλούν αριθμό αφομοίωσης ή αναλογία ($\text{mg C παγιωμένα ανά ώρα ανά mg χλωροφύλλης α σε ελαφρύ κορεσμό} = P_{cc}$ του Strickland, 1965). Ο Fogg είπε ότι αυτές αυξάνουν για τα πλαγκτονικά φύκη που έχουν έλλειψη αζώτου και βασίστηκε για να το πει αυτό σε μετρήσεις που έγιναν από τους Sproehr και Milner (1949) στη *Chlorella* και τις δικές του παρατηρήσεις στο *Monodus* (1959), ένα ξανθοφύκος. Σε αυτές τις παρατηρήσεις ο αριθμός αφομοίωσης κυμαινόταν από 1,6 στα ενεργά αναπτυσσόμενα κύτταρα, ως 6,1 σε αυτά που είχαν έλλειψη αζώτου. Ο Strickland από την άλλη, είπε ότι η έλλειψη αζώτου μειώνει τον αριθμό αφομοίωσης στο $1/3$ ή και λιγότερο του αριθμού που παρατηρείται παρουσία πλεονάσματος κυττάρων, κατέληξε δε σε αυτά

του τα συμπεράσματα με παρατηρήσεις φυσικών πληθυσμών και όχι πληθυσμών που καλλιεργούνταν στο εργαστήριο υπό ελεγχόμενες συνθήκες. Παρ' όλα αυτά μειώσεις του αριθμού αφομοίωσης παρατηρήθηκαν και σε ελλειπείς σε άζωτο εργαστηριακές καλλιέργειες των *Scenedesmus* (Bongers 1956), *Dunaliella* και *Skeletonema* (Mc Alister και άλλοι, 1964). Το τροπικό θαλάσσιο διάτομο *Chaetoceros gracillis* αναπτυσσόμενο σε ελλειπή σε άζωτο καλλιέργεια χημειοστάτη, βρέθηκε να αυξάνει τον αριθμό αφομοίωσης, αυξάνοντας το περιεχόμενο άζωτο ανά κύτταρο και τον ρυθμό ανάπτυξης (Thomas και Dodson 1972). Αυτό συμφωνεί με τα ευρήματα αρκετών ερευνητών (αναφορές στους Platt και Suba Rao 1973) ότι η προσθήκη αζώτου σε ελλειπείς σε άζωτο καλλιέργειες αυξάνει τον αριθμό αφομοίωσης.

Οι λόγοι για αυτές τις αντιδικίες, όπως θα δούμε είναι επίσης εμφανείς σε αποτελέσματα επιτόπιων πειραμάτων, και πιθανόν είναι αριθμητικοί. Ο ρυθμός κορεσμού του φωτός στη φωτοσύνθεση εξαρτάται από τις δραστηριότητες των ενζύμων, τα οποία συνδέονται με τη συγκέντρωση της χλωροφύλλης ανά κύτταρο και επηρεάζονται επίσης από διάφορους παράγοντες. Τα κύτταρα που μελετήθηκαν από τους Sproehr και Milner (1949) και τον Fogg (1959) πάρθηκαν μετά από εκτεταμένη χρονικά δίαιτα ελλειπή σε άζωτο και βρίσκονταν σε διαφορετική φυσιολογική κατάσταση από αυτά που χρησιμοποιήθηκαν από τον Bongers (1956) και τον Mc Allister και άλλους (1964), τα οποία υποβλήθηκαν σε μικρότερες περιόδους έλλειψης και από αυτά που είχαν οι Thomas και Dodson (1972) σε συνεχείς καλλιέργειες, τα οποία μεγάλωναν ενεργά. Τα φυτοπλαγκτονικά κύτταρα

μπορεί να μην δείξουν συμπτώματα έλλειψης αζώτου, ακόμα και αν η έλλειψη αζώτου είναι περιοριστικός παράγοντας για όλο τον πληθυσμό. Δεν υπάρχει λόγος να υποθέσουμε ότι τα κύτταρα ενός είδους που έχουν διαφορετικές φυσιολογικές καταστάσεις, όταν υποστούν έλλειψη θρεπτικών συστατικών, θα δείξουν παρόμοιες αλλαγές στα φωτοσυνθετικά ένζυμα σε σχέση με τη χλωροφύλλη. Οι συνθήκες υπό τις οποίες ο αριθμός αφομοίωσης προσδιορίζεται, μπορεί επίσης να επηρεάσουν την τιμή του. Η έκθεση σε φως υψηλής έντασης μπορεί να μειώσει τη φωτοσυνθετική παραγωγή αν η συγκέντρωση του οξυγόνου είναι υψηλή και συμβεί η φωτοαναπνοή, ή η χλωροφύλλη μπορεί να φωτοοξειδωθεί. Το μόνο πιθανό συμπέρασμα, ενώ εκρεμεί έρευνα για πιο λεπτομερή γνώση του μεταβολισμού των πλαγκτονικών φυκών, είναι ότι οι αριθμοί αφομοίωσης στους οποίους οι φυτοφυσιολόγοι δεν δίνουν μεγάλη σημασία, πρέπει να ερμηνεύονται με μεγάλη προσοχή.

Πρέπει επίσης να σημειωθεί ότι η παγίωση του άνθρακα ανά μονάδα ποσότητας χλωροφύλλης σε περιοριστική ένταση του φωτός, δεν πρέπει να συγχέεται με τον αριθμό αφομοίωσης. Για το *Skeletonema costatum* σε μια δοθείσα περιοριστική ένταση, η παρατηρούμενη τιμή παραγωγικότητας ανέβαινε ελαφρά υπό συνθήκες έλλειψης αζώτου στα πειράματα των Mc Allister και άλλων (1964), μα ο Jorgensen (1970) δουλεύοντας με τα ίδια είδη παρατήρησε μια πτώση στον άνθρακα που παγιωνόταν ανά μονάδα ποσότητας χλωροφύλλης σε 1klux. Αυτό ίσχυε για κύτταρα αναπτυσσόμενα υπό συνθήκες έλλειψης φωσφόρου και αζώτου, συγκρινόμενα με αυτά που είχαν επαρκές απόθεμα.

Η αναπνοή, όπως και η φωτοσύνθεση μειώνεται υπό συνθήκες έλλειψης αζώτου, μέχρι ένα κρίσιμο επίπεδο συγκέντρωσης αζώτου στα κύτταρα, οπότε ανεβαίνει ξανά σε μια κρίσιμη περίοδο. Αυτή η κρίσιμη περίοδος, η οποία μπορεί να αναβληθεί με επαρκή φωτισμό, συνοδεύεται από μια αύξηση στην παγίωση του διοξειδίου του άνθρακα, υπό συνθήκες σκότους και είναι τελικά ένα σύμπτωμα της κατάρρευσης της κυτταρικής οργάνωσης (Fogg, 1956).

Κύτταρα από καλλιέργειες στις οποίες το απόθεμα αζώτου εξαντλείται κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, συμπεριφέρονται διαφορετικά από κύτταρα που στερούνται απότομα το απόθεμα αζώτου τους. Τα πρώτα, συχνά συσσωρεύουν λίπη και όχι υδατάνθρακες. Η *Chlorella* σε ώριμες καλλιέργειες φυάλης, μπορεί να περιέχει 85% λίπη ανά μονάδα ξηρού βάρους (Sproehr και Milner, 1949) και το διάτομο *Nitzschia palea* 42% (Von Denfer 1948). Αυτό μπορεί να συμβαίνει, γιατί προϊόντα άχρηστα συσσωρευθέντα στο μέσο, τείνουν να εμποδίζουν την διαίρεση των κυττάρων σε ένα στάδιο χαρακτηριζόμενο από παραγωγή γρήγορα μειούμενων προϊόντων, ή γιατί οι συνθήκες στις ωριμάζουσες καλλιέργειες οδηγούν σε διαφορετικού είδους καταστροφές στα συστήματα των ενζύμων (Fogg 1959).

Δυστυχώς, λίγες μελέτες έχουν γίνει για τις επιπτώσεις των ελλείψεων άλλων θρεπτικών συστατικών στις μεταβολικές οδούς. Μια απότομη μείωση στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα των καλλιεργειών των *Phaeodactylum tricornutum*, *Nitzschia closterium* και *Chaetoceros sp.* που μεγαλώνουν σε τεχνητό θαλάσσιο μέσο, οφείλεται κύρια στην έλλειψη φωσφόρου (Ebata και Fujita, 1971). Ο Ketchum και άλλοι (1958) παρατήρησαν ότι στη *Dunaliella*

enchlora η αναλογία του παρατηρούμενου με τον ολικό ρυθμό φωτοσύνθεσης, πέφτει απότομα σε κύτταρα που έχουν έλλειψη φωσφόρου. Αυτό φαίνεται να υπονοεί μία παρόμοια κλιμακτηριακή άνοδο στην αναπνοή, με κατάρευση όλης της οργάνωσης, όπως στην έλλειψη αζώτου. Ο Mc Allister και άλλοι (1964) κατέγραψαν μια μείωση στον αριθμό αφομοίωσης από 6,20 σε υψηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών, σε 3,50 σε καλλιέργειες της *Sceltonema* ελλειπείς σε φωσφορικά, ενώ παρατηρήθηκε μία άνοδος στην παγίωση του άνθρακα ανά μονάδα ποσότητας χλωροφύλλης από 1,78 σε 1,93, υπό συνθήκες όπου οι εντάσεις του φωτός ήταν περιοριστικός παράγοντας. Αυτές οι αλλαγές είναι ανάλογες με αυτές που προκαλούνται από την έλλειψη αζώτου (δες παραπάνω).

Ως αποτέλεσμα των αλλαγών στην πορεία του μεταβολισμού, η χημική σύσταση ενός φύκου μπορεί να μεταβάλλεται, με τα όρια αυτής της μεταβολής να είναι πολύ απομακρυσμένα μεταξύ τους. Όμως οι αντιδράσεις σε συγκεκριμένες αλλαγές στο περιβάλλον δείχνουν να είναι οι ίδιες στις διάφορες ομάδες φυκών, όπως και στα σχετιζόμενα είδη και έτσι τα φύκη τείνουν να έχουν παρόμοια οργανική σύνθεση όταν αναπτύσσονται υπό τις ίδιες φυσικές και χημικές συνθήκες, ανεξαρτήτως του μεγέθους του οργανισμού και της ταξινομικής του θέσεως. Αυτό δείχτηκε από τους Parsons και συνεργάτες (1961) σε μία έρευνα στην οποία 11 είδη θαλάσσιου φυτοπλαγκτού, τα οποία ανήκουν στα χλωροφύκη, χαπτοφύκη, χρυσοφύκη, βακκλιοφύκη, δινοφύκη και κυανοφύκη, αναπτύχθηκαν υπό παρόμοιες συνθήκες και μελετήθηκαν κατά την εκθετική φάση της ανάπτυξης. Μία εξαίρεση σε αυτή τη γενίκευση είναι το ότι η απορρόφηση του λίπους υπό συνθήκες έλλειψης

αζώτου, η οποία είναι χαρακτηριστική για τα περισσότερα φύκη, δεν συμβαίνει στα ροδοφύκη και τα κυανοφύκη (Collyer και Fogg, 1955).

Δεν είναι δυνατόν να δοθούν εδώ όλες οι πληροφορίες οι σχετικές με τις αλλαγές στην πορεία του μεταβολισμού κατά τη διάρκεια του κύκλου της μίτωσης των φυκών, μα μία αναφορά μπορεί να γίνει σε ανακοινώσεις του Tamiya (1964, 1966) και των Pirson και Lorenzen (1966). Κύτταρα της *Chlorella*, προσφάτως παραγόμενα από την κυτταρική διαίρεση, δείχνουν μία άνοδο του ρυθμού της φωτοσύνθεσης σε ένα μέγιστο, όταν είναι γηρασμένα κατά μερικές ώρες. Αυτά τα ενεργά απο φωτοσυνθετικής απόψεως κύτταρα έχουν χαμηλό ρυθμό αναπνοής και υψηλές συγκεντρώσεις αζώτου και χλωροφύλλης. Καθώς μεγαλώνουν και γίνονται ώριμα για διαίρεση, το σημείο της εντάσεως του φωτός που προκαλεί κορεσμό της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας πέφτει περίπου στο 1/6 του αρχικού. Το άζωτο του κυττάρου και η περιεχόμενη χλωροφύλλη επίσης πέφτουν, μα ο ρυθμός αναπνοής αυξάνει ελάχιστα. Η φάση της διαίρεσης είναι εξαρτώμενη από το οξυγόνο, μα μπορεί να πραγματοποιηθεί στο σκοτάδι (Tamiya και συνεργάτες, 1953). Η φάση της φωτοσύνθεσης και της μεγένθυσης του κυττάρου αποτελείται κυρίως από την πρωτεϊνοσύνθεση και το φωτοσυνθετικό κλάσμα, που καθώς τα κύτταρα πλησιάζουν την διαίρεση, αυξάνει και γίνεται κάπου μεταξύ 3 και 4 και το κυτταρικό προϊόν γίνεται πιο μικρό (Niihei και συνεργάτες, 1954). Η συνέχεια των αλλαγών στους ρυθμούς φωτοσύνθεσης δείχνει ίδια για όλα τα φύκη που μελετήθηκαν σε συγχρονισμένες καλλιέργειες, π.χ. για το *Skeletonema costatum* (Jorgensen, 1966), μα οι αλλαγές στο φωτοσυνθετικό κλάσμα δεν έχουν παρατηρηθεί

πάντοτε (Senger, 1970). Είναι ενδιαφέρον ότι ο Sorokin (1965) διαχώρισε δυο ομάδες μεγεθών για τα κύτταρα από μη συγχρονισμένες καλλιέργειες της *Chlorella* και βρήκε ότι τα μικρότερα, νεαρότερα κύτταρα είχαν υψηλότερο ρυθμό φωτοσύνθεσης απ' ότι τα μεγαλύτερα και γηραιότερα και επιβεβαίωσε έτσι ότι η κυκλική αλλαγή, που παρατηρείται στις συγχρονισμένες καλλιέργειες δεν είναι ο μόνος τρόπος μεταβολής. Ο Gimmler και οι συνεργάτες του (1969) βρήκαν ότι η απελευθέρωση γλυκολικού οξέος από το *Ankistrodesmus braunii* άλλαζε κατά τη διάρκεια του κύκλου ζωής του. Στις συγχρονισμένες καλλιέργειες η απελευθέρωση ήταν υψηλή κατά τη φάση της υψηλής φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, φτάνοντας σε ένα μέγιστο 6 ώρες μετά την αρχή της φωτεινής περιόδου. Περιοδική απελευθέρωση οργανικού φωσφόρου σε σύγχρονες καλλιέργειες *Chlorella*, παρατηρήθηκε από τον Soeder (1970).

Λίγες μελέτες των θαλασσιών φυτοπλαγκτονικών ειδών σε συγχρονισμένες καλλιέργειες έχουν γίνει, μα αποτελέσματα μελετών με τη *Dynaliella tertiolecta* (Erpley και Coat Sworth, 1966) και το *Coccolithus huxleyi* (Paasche, 1967) είναι σε γενική συμφωνία με αυτά που μόλις περιγράφηκαν για τα είδη του γλυκού νερού. Ο Erpley και συνεργάτες του το 1971 μελέτησαν την αφομοίωση του *Skeletonema costatum* σε καλλιέργειες χημειοστάτη, που είχαν έλλειψη σε άζωτο και ήταν μερικώς συγχρονισμένες από κύκλους φωτός / σκότους και βρήκαν ότι η απορρόφηση των νιτρικών και του αμμωνιακού αζώτου συνέβαιναν κυρίως κατά την ημέρα. Υπό όμοιες συνθήκες το *Coccolithus huxleyi* αφομοίωνε αυτές τις μορφές αζώτου με ένα ρυθμό ικανό να κρατά τις συγκεντρώσεις των θρεπτικών

συστατικών σε χαμηλά επίπεδα, και την ημέρα και την νύχτα. Η δραστηριότητα των ενζύμων που βοηθούσαν στην αφομοίωση του αζώτου ήταν παρόλα αυτά υψηλότερη την ημέρα, παρά την νύχτα, στο *Coccolithus huxleyi*, δίνοντας ενδείξεις για μία ομοιότητα με το *Skeletonema costatum*. Και τα δύο αυτά είδη μπορούν να διαιρούνται κυτταρικά στο σκοτάδι. Τα *Brachiomonas*, *Dunaliella* και *Monochrysis* βρέθηκε ότι συμπεριφέρονταν παρόμοια, από τους Quraishi και Spenser (1971). Το *Phaeodactylum tricornutum* και το θαλάσσιο είδος *Chlorella ovalis* έδειξαν ένα διαφορετικό τύπο συμπεριφοράς, με τη διαίρεση να περιορίζεται στην φωτεινή περίοδο. Αυτές οι εργαστηριακές μελέτες δείχνουν ότι οι μεταβολικοί κύκλοι των πλαγκτονικών φυκών μπορεί να διαφέρουν, ανάλογα με τη φωτοπερίοδο.

2.7 Προσαρμογή.

Εδώ θα εξεταστούν μερικές αλλαγές στην μεταβολική πορεία, οι οποίες συμβαίνουν σαν αντίδραση στις περιβαλλοντικές συνθήκες και οι οποίες φαίνεται να προσφέρουν ένα ξεκάθαρο βιολογικό πλεονέκτημα. Αυτές οι αλλαγές είναι βασικά της ίδιας φύσεως με αυτές, που αναφέρθηκαν στην προηγούμενη παράγραφο. Η επιλογή των μεταλλαγμένων ατόμων, που είναι ικανά για καλύτερες αποδόσεις, υπό συγκεκριμένες συνθήκες, είναι δυνατή με τα φύκη. Ο Kumar (1964) για παράδειγμα, έφτιαξε σειρές ενός μονοκυτταρικού γαλαζοπράσινου φύκου, το οποίο εμφάνιζε αντίσταση στα διάφορα αντιβιοτικά. Αλλά οι μελέτες της γενετικής προσαρμογής είναι ελάχιστες σε ότι έχει σχέση με το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν.

Συχνά έχει παρατηρηθεί ότι τα κύτταρα των φυκών που αναπτύχθηκαν υπό εντάσεις φωτός περιοριστικές, περιέχουν περισσότερη φωτοσυνθετική χρωστική, απ' ό,τι αυτά που μεγαλώνουν σε υψηλότερες εντάσεις. Αυτό μελετήθηκε με τη *Chlorella vulgaris* από τον Steemann Nielsen και τους συνεργάτες του (1962). Κύτταρα που αναπτύχθηκαν στα 3klux (υπό σκιά) εμφάνιζαν υψηλότερους ρυθμούς φωτοσύνθεσης ανά κύτταρο σε σχέση με αυτά που αναπτύχθηκαν στα 30klux (υπό φως), σε εντάσεις φωτός χαμηλές, που να αποτελούν περιοριστικό παράγοντα. Όταν όμως αυτοί οι ρυθμοί εκφράστηκαν ως άνθρακας παγιωμένος ανά μονάδα χλωροφύλλης έγιναν παρόμοιοι. Η καλύτερη επίδοση των κυττάρων που αναπτύχθηκαν υπό σκιά, σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού, λοιπόν, μπορεί να αποδοθεί στο μεγαλύτερο ποσό χλωροφύλλης ανά κύτταρο, που δίνει καλύτερη εκμετάλλευση του φωτός. Ο μέγιστος ρυθμός φωτοσύνθεσης ανά κύτταρο υπό συνθήκες κορεσμού του φωτός ήταν λίγο μεγαλύτερος στην *C. vulgaris* που αναπτυσσόταν στα 30klux, από αυτή που αναπτυσσόταν στα 3klux, πράγμα που δείχνει ότι το φυτό έχει μεγαλύτερα ποσά ενζύμων ασχολούμενα με τις διαδικασίες της φωτοσύνθεσης, υπό συνθήκες χαμηλού φωτισμού. Κατά τη μεταφορά από την μία ένταση στην άλλη τα κύτταρα χρειάστηκαν 24 με 36h - χρόνο λίγο περισσότερο από μία γενιά - για να φτάσουν στην κατάλληλη συγκέντρωση χλωροφύλλης. Ο Jorgensen (1969) που εκτέλεσε παρόμοια πειράματα με άλλα φύκη, βρήκε ότι αυτά εντάσσονταν σε δύο ομάδες. Μία η οποία περιείχε διάφορα είδη χλωροφυκών, το *Monodus* και το γαλαζοπράσινο φύκος *Synecoccus elongatus* που συμπεριφέρονταν σαν την *Chlorella vulgaris*. Η άλλη ομάδα που αποτελούσαν από τα *Skeletonema*

costatum, *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia palea*, *N. closterium* και *Scenedesmus quadricauda* διέφερε στο ότι το ποσό της χλωροφύλλης ανά κύτταρο παρέμενε αμετάβλητο κατά την ανάπτυξη σε διαφορετικές εντάσεις φωτός. Η μόνη παρατηρηθείσα προσαρμογή στη φωτοσύνθεση ήταν σχετική με τον φωτοκορεσμένο ρυθμό, ο οποίος φαινόταν να εξαρτάται από την παραγωγή περισσότερων ενζύμων από αυτά που ασχολούνταν με τις σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης, σε υψηλές εντάσεις φωτός. Είναι μάλλον ασήμαντο το ότι τα δύο θαλάσσια είδη *S. costatum* και *N. closterium*, τα μόνα που ερευνήθηκαν από τον Jørgensen ανήκουν σε αυτή την δεύτερη ομάδα. Όπως θα δούμε, η προσαρμογή στην επικρατούσα ένταση του φωτός μπορεί να συμβεί σε φυσικούς πληθυσμούς.

Προσαρμογή στις χαμηλές θερμοκρασίες συμβαίνει επίσης στα πλαγκτονικά φύκη. Οι Steemann Nielsen και Jørgensen (1968) έδειξαν ότι με τις άλλες (πλήν της θερμοκρασίας) παρόμοιες συνθήκες οι ρυθμοί της φωτοσύνθεσης είναι σχεδόν οι ίδιοι σε κύτταρα της *Skeletonema costatum* αναπτυσσόμενα στους 7°C και στους 20°C. Όμως ο σχετικός ρυθμός ανάπτυξης των κυττάρων σε χαμηλές θερμοκρασίες, είναι λιγότερος του μισού από αυτόν που έχουν σε υψηλότερες θερμοκρασίες. Σε συμφωνία με αυτό, τα κύτταρα που είναι σε χαμηλές θερμοκρασίες είναι μεγαλύτερα και περιέχουν πιο πολύ πρωτεΐνη απ' ό,τι τα άλλα. Αυτό υποστηρίζει την υπόθεση ότι η επιβραδυντική επίπτωση στη φωτοσύνθεση, στις χαμηλές θερμοκρασίες δεν ισχύει σε κύτταρα που έχουν προσαρμοστεί έτσι, που να περιέχουν υψηλότερες συγκεντρώσεις φωτοσυνθετικών ενζύμων. Το θαλάσσιο μαστιγωτό *Dunaliella tetriolecta* βρέθηκε από τους Morris και

Farrell (1971) να φωτοσυνθέτει πιο έντονα στους 12°C από ότι στους 20°C και ο ρυθμός ανάπτυξης ήταν περίπου ο ίδιος και στις δυο θερμοκρασίες. Τα κύτταρα που αναπτύσσονται στη χαμηλότερη θερμοκρασία περιέχουν υψηλότερες συγκεντρώσεις διαλυτής πρωτεΐνης, έχουν εντονότερη δράση του ενζύμου "ριβουλόζη διφωσφορική καρβοξυλάση" που επιδρά στον κύκλο παγίωσης του άνθρακα και δείχνουν έναν αυξημένο ρυθμό πρωτεϊνοσύνθεσης από το φωτοσυνθετικά δημιουργημένο διοξείδιο του άνθρακα. Με το θαλάσσιο διάτομο *Phaeodactylum tricornutum* τα κύτταρα που αναπτύσσονται στους 5°C φωτοσυνθέτουν πιο γρήγορα από αυτά που αναπτύσσονται στους 10°C, μα παρόμοιο αποτέλεσμα δεν βρέθηκε κατά τη σύγκριση κυττάρων που αναπτύσσονταν στους 10°C με άλλα που αναπτύσσονταν στους 20°C. Αυτά τα αποτελέσματα φαίνεται να υποστηρίζουν την υπόθεση του Steeman Nielsen και του Jorgensen (1968), μα οι Morris και Glover (1974) έδειξαν ότι σε καλλιέργειες φυάλης, όπως αυτές που χρησιμοποιήθηκαν σε αυτή τη δουλειά, υπάρχει ένα κορύφωμα της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας μετά από μια περίοδο που κυμαίνεται ανάλογα με τη θερμοκρασία και συγκρίνοντας υλικό που συλλέχθηκε μετά από καθορισμένο χρόνο, από καλλιέργειες υψηλής και χαμηλής θερμοκρασίας, κάποιος συγκρίνει κύτταρα σε διαφορετικές φυσιολογικές συνθήκες. Όταν ληφθεί αυτό υπ' όψιν καταλαβαίνουμε ότι δεν υπάρχουν στοιχεία πως η προσαρμογή σε χαμηλότερες θερμοκρασίες είναι μια συνέπεια της αυξημένης συγκέντρωσης των ενζύμων που απαιτούνται για την παγίωση του διοξειδίου του άνθρακα. Έτσι αν και η θερμοκρασιακή προσαρμογή δείχνει να γίνεται πραγματικά, εξήγηση για αυτή δεν υπάρχει. Όπως λέμε

αλλού οι σχετικοί ρυθμοί φωτοσυνθέσεως και αναπνοής είναι σημαντικοί, πλακτονικά φύκη που προσαρμόζονται σε χαμηλές θερμοκρασίες απαιτούν πολύ χαμηλές εντάσεις φωτός για την αντιστάθμιση.

3. ΥΠΑΡΧΟΥΣΑ ΣΟΔΕΙΑ: ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΚΑΙ ΑΥΞΗΣΗ ΤΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΣΤΟ ΠΕΔΙΟ.

Το ποσό του φυτοπλαγκτού που υπάρχει σε μια δοθείσα μάζα νερού σε συγκεκριμένο χρονικό σημείο λέγεται υπάρχουσα σοδειά ή βιομάζα. Ο ακριβής προσδιορισμός αυτού του ποσού παρουσιάζει πολλές δυσκολίες, μα μέθοδοι για να γίνει κάτι τέτοιο έχουν δοθεί από τους Strickland και Parsons (1968) Strickland (1972) και Vollenweider (1957). Επιπλέον αν και ασχολείται μόνο με το γλυκό νερό, ένα άρθρο από τους Lund και Talling (1957) μπορεί να είναι χρήσιμο ιδιαίτερα για να επισημάνει τα προβλήματα που μπορεί να προκύψουν.

Η κατανομή του φυτοπλαγκτού στη θάλασσα σπάνια είναι ομοιόμορφη και συνήθως είναι εξαιρετικά ανομοιογενής. Οριζοντίως οι ανομοιογενείες είναι συνήθως ελλειπτικές και κυμαίνονται σε μέγεθος από λίγα μέτρα ως εκατοντάδες χιλιόμετρα. Μακρόστενες κορδέλες ή ραβδώσεις μερικών μέτρων μήκους είναι συνηθισμένες και μπορεί να σχηματίσουν ένα σχέδιο *superimposed* σε αυτή των ανομοιογενών (Bainbridge 1957). Ο Steele (1961) συζήτησε λίγο την εξέλιξη των ανομοιογενών σε σχέση με τους ρυθμούς ανάπτυξης και την πλευρική διάχυση, λόγω δινών. Πληροφορίες σχετικές με εξαιρετικά πυκνούς πληθυσμούς, έχουν συνοψισθεί από τον Hart (1966). Είδη που κολυμπούν ή πλέουν στην επιφάνεια μπορεί να συγκεντρωθούν σε μια απάνεμη ακτή ή σε περιοχές που ισχύει το φαινόμενο καταβύθισης

δημιουργώντας ερυθρές παλίρροιες (δες *Strickland 1972*). Υπό συνθήκες ισχυρής ανάμιξης, η κάθετη κατανομή του φυτοπλαγκτού μπορεί να ομοιογενοποιηθεί, μα αν η ανάδευση σταματήσει, οι μη κινητές μορφές που είναι πιο πυκνές από το νερό θα τείνουν να βυθιστούν και θα συγκεντρώνονται χαμηλά, ενώ μορφές ελαφρότερες από το νερό θα ανεβαίνουν στην επιφάνεια και οι κινούμενες μορφές μπορεί να παραμείνουν σε ενδιάμεσα βάθη. Αυτό συμβαίνει ιδιαίτερα με τα σχετικά μεγάλα, ταχέως κινούμενα είδη των δινομαστιγιωτών, που μπορεί να συγκεντρωθούν σε στρώματα μόνο λίγα cm παχιά. Προβλήματα σχετικά με τη μικροδιαστρωμάτωση, συζητήθηκαν από τον *Cassie (1963)* και ένας δειγματολήπτης για λεπτά οριζόντια στρώματα περιγράφηκε από τους *Parker και άλλους (1968)*.

Τα δίχτυα συλλογής πλαγκτόν είναι ακατάλληλα για ποσοτική δουλειά σε σχέση με τη πρωτογενή παραγωγικότητα. Οι *Holmes και Anderson (1963)* βρήκαν, ότι μεγαλύτερο ποσοστό από το μισό της φωτοσύνθεσης σε δείγματα θαλασσινού νερού από το νότιο-ανατολικό Ειρηνικό εκτελούνταν από πλαγκτονικά φύκη που περνούσαν μέσα από ένα δίχτυ με άνοιγμα ματιών 35 μm . Οι *Saido και Tauzsue (1965)*, έλαβαν παρόμοια αποτελέσματα στον Ινδικό Ωκεανό και οι *Platt και Suba Rao (1973)*, έδωσαν έμφαση στην συμβολή του νανοπλαγκτού (το οποίο εκείνοι καθορίζουν ως το έχων διάμετρο 5 - 65 μm) στη πρωτογενή παραγωγικότητα. Ο *Keynolds (1973)*, που χρησιμοποίησε μια ροομετρική μέθοδο για τον καθορισμό του υπερπλαγκτού (το οποίο είναι αυτό που έχει διάμετρο μικρότερη των 15 μm), συμπέρανε ότι στη θάλασσα *Barents* και σε μερικά άλλα Βόρεια νερά μπορεί σε αυτό να περιέχεται το 90% της συνολικής χλωροφύλλης *a* του

νερού. Δείγματα που παίρνονται με ένα μη μεταλλικό συλλέκτη, μπορεί να είναι αντιπροσωπευτικά της ολικής συγκέντρωσης του φυτοπλαγκτού, μα πρέπει να θυμόμαστε ότι η συνήθης ωκεανογραφική πρακτική της λήψεως δειγμάτων σε κάποια βάθη, μπορεί να μην βρει μεγάλες τοπικές συγκεντρώσεις φυτοπλαγκτού και μπορεί να αποτύχει να δώσει μια ακριβή εκτίμηση της συγκεντρώσεώς του. Στατικές μελέτες υπό τους Hasle (1954) και τους Barnes και Hasle (1957), δίνουν μια ιδέα της διακύμανσης που μπορεί να υπάρξει. Αντλίες μπορεί να χρησιμοποιηθούν για να παρθούν ακέραια δείγματα, από τα οποία αντιπροσωπευτικά υποδείγματα μπορεί να παρθούν και, αν και έχουν αρκετά πλεονεκτήματα, δεν χρησιμοποιούνται συχνά.

Το φυτοπλαγτόν σε ένα δείγμα νερού μπορεί να συγκεντρωθεί μέσω της καθίζησης, της φυγοκέντρωσης, ή της διήθησης και εκτιμάται μέσω της μέτρησης κυττάρων (ή του καθορισμού του όγκου τους), ή από την εκτίμηση του ποσού μερικών χημικών συστατικών. Η αναγνώριση και η μέτρηση των αριθμών των διαφορετικών ειδών είναι κοπιαστικό και μη απαραίτητο για πολλούς σκοπούς, μα αναμφισβήτητα παρέχει πληροφορίες που δεν μπορούν να αποκτηθούν με άλλους τρόπους. Όταν δείγματα κρατούνται για να εξεταστούν, κατόπιν πρέπει να θυμόμαστε ότι δεν υπάρχει ένα και μόνο συντηρητικό κατάλληλο για όλα τα είδη των πλαγκτονικών φυκών (δες Strickland, 1972). Ηλεκτρονική διαστατικοί μετρητές σωματιδίων (Coulter μετρητές) είναι ικανοί να δώσουν σημαντικά αποτελέσματα με αξενικές καλλιέργειες εργαστηρίου, μα πρέπει να χρησιμοποιούνται με μεγάλη προσοχή σε φυσικούς πληθυσμούς, οι οποίοι περιέχουν πολλά συντρίματα, καθώς και άλλους οργανισμούς διαφορετικών μεγεθών και

σχημάτων. Αν οι μέσες διαστάσεις των κυττάρων καθοριστούν, οι αριθμοί μπορούν να μετατραπούν σε όγκους, σε εμβαδό κυτταρικής επιφάνειας, ή άλλες σταθερές εκτίμησης της βιομάζας (Reid και άλλοι, 1970). Ο Paasche (1960) έδειξε, με αναφορά σε δείγματα από τη Νορβηγική θάλασσα ότι αριθμός, όγκος και εμβαδόν επιφανείας, δίνουν σημαντικά διαφορετικές εντυπώσεις, για τη σημαντικότητα των διαφορετικών ειδών και ότι, από αυτές τις τρεις, η τελευταία συνδέεται πιο στενά με τη φωτοσυνθετική δραστηριότητα. Η χλωροφύλλη α, ή άλλες φωτοσυνθετικές χρωστικές, χρησιμοποιούνται συχνά σαν μέτρο της βιομάζας (Strickland και Parsons 1968, UNESCO 1966), μα πρέπει να θυμόμαστε ότι, όπως τα άλλα χημικά συστατικά, τα ποσά ανά κύτταρο μπορεί να κυμαίνονται ευρέως και ότι η φωτοσυνθετική δραστηριότητα δεν έχει σταθερή σχέση με τη συγκέντρωση των χρωστικών (δες τα προηγούμενα). Παρομοίως, σχέσεις με τις οποίες ο άνθρακας στα κύτταρα εκτιμάται από τον όγκο, μπορούν μόνο να θεωρηθούν ότι πλησιάζουν την πραγματική κατάσταση (Reid και άλλοι 1970, Strickland 1972). Ο Hobson και άλλοι (1973) χρησιμοποιώντας μια τέτοια μέθοδο, υπολόγισε τον άνθρακα του φυτοπλαγκτού να κυμαίνεται από λιγότερο του 10μg/lt στον κόλπο του Μεξικού, ως 750μg/lt στα πλούσια σε θρεπτικά συστατικά νερά, έξω από τις ακτές του Peru. Μεταξύ των χημικών ουσιών που χρησιμοποιούνται ως μέτρο της βιομάζας, η καλύτερη φαίνεται να είναι η συγκέντρωση της τριφωσφορικής αδενοσίνης. Αυτή μπορεί να καθοριστεί από την φωτοβολία που παράγεται, στην πολύ ευαίσθητη αντίδραση λουσιφερίνης - λουσιφεράσης (Holm - Hansen 1969, Strickland 1972).

Ο ρυθμός ανάπτυξης του φυτοπλαγκτού εξαρτάται εν πρώτοις από τον ρυθμό της παρατηρούμενης φωτοσύνθεσης και δεύτερον από το πόσο υπερτερούν ποσοτικώς τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης, σε σχέση με αυτά που καταναλώθηκαν για την αναπνοή. Μια και ο συντελεστής θερμότητας της αναπνοής είναι γενικά υψηλότερος από αυτόν της φωτοσύνθεσης, αυτή η ποσοτική ανωτερότητα είναι μικρότερη, όσο υψηλότερη είναι η θερμοκρασία. Αναφορά έχει ήδη γίνει για ένα ακραίο παράδειγμα, αυτού στην *Fragilaria sublinearis* και η ίδια σχέση δείχνει να ισχύει για το *Mutatis mutandis* και το φυτοπλαγκτόν γενικότερα. Ο ρυθμός αύξησης της βιομάζας σε μια δοθείσα μάζα νερού δεν πρέπει να μπερδεύεται με τον ρυθμό της ανάπτυξης, από τη στιγμή που ένας φυσικός πληθυσμός υπόκειται σε συνεχή μείωση, από τη βύθιση και τη θήρευση. Μια εμπειρική εξίσωση, η οποία αντιπροσωπεύει αυτή την κατάσταση είναι αυτή που δίνεται από τον Riley (1963b)

$$\frac{dP}{dt} = P(P_n - R - G) \quad (\text{εξ. 10}) \quad \text{όπου,}$$

P = ο συνολικός πληθυσμός φυτοπλαγκτού ανά μονάδα θαλάσσιας επιφάνειας,

P_n = ένα φωτοσυνθετικό γινόμενο,

R = ένας συντελεστής της αναπνοής του φυτοπλαγκτού και

G = ένας συντελεστής θήρευσης.

Η P_n εκτιμάται εμπειρικά από μετρήσεις της προσπίπτουσας ακτινοβολίας, της διαφάνειας του νερού, του βάθους του αναμιγνυόμενου στρώματος και

της συγκέντρωσης των φωσφορικών (παρμένα ως ενδεικτικά της συγκέντρωσης των θρεπτικών συστατικών). Η αναπνοή του φυτοπλαγκτού υπολογίστηκε από πειραματικά στοιχεία και θεωρήθηκε ότι αυξάνει εκθετικά με την άνοδο της θερμοκρασίας. Ο συντελεστής θήρευσης θεωρήθηκε ότι είναι αναλογικός του παρατηρούμενου φυτοφάγου πληθυσμού. Αυτό το μοντέλο δίνει μια ετήσια περιοδικότητα της ποσότητας του φυτοπλαγκτού, παρόμοια με αυτή που πραγματικά υπάρχει και όταν τα στοιχεία εξεταστούν με την χρήση της εξίσωσης (εξ. 10), μέσω της κατά προσέγγιση ολοκλήρωσης, επί μικρών περιόδων χρόνου, κατά τις οποίες οι περιβαλλοντικές συνθήκες θεωρούνται σταθερές, λαμβάνονται καμπύλες οι οποίες δείχνουν σύμφωνες (μέσα σε λογικά πλαίσια), με αυτές που βασίζονται στις παρατηρούμενες τιμές.

Από μια περιεκτική σειρά παρατηρήσεων, στις οποίες περιλαμβάνονται μετρήσεις της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής της χλωροφύλλης, κατά την εξέλιξη μιας ανθοφορίας αλγών, στην οποία συμμετείχαν πολλά είδη, οι Platt και Subba Rao (1970) συμπέραναν ότι η ανθοφορία πέρασε από εκθετικές, στατικές και γεροντικές φάσεις, ανάλογες με αυτές μιας καλλιέργειας φυάλης. Παρ' όλα αυτά δεν παρατηρήθηκε τάση να αποθηκευτούν λίπη κατά την γεροντική φάση.

4. Ο ΚΑΘΟΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ.

4.1 Γενικές παρατηρήσεις.

Με βάση τον ορισμό που δόθηκε πρωτίτερα, η πρωτογενής παραγωγή πρέπει να καθορίζεται με όρο τις αλλαγές στην ελεύθερη ενέργεια. Αυτό δεν είναι πρακτικό για τους συνήθεις σκοπούς και αντίθετα, συνήθως μετράται ως αλλαγή στο ποσό ενός εκ των ουσιών που εμπλέκονται (εξίσωση 1). Είναι ελάχιστα πιθανό να προσδιοριστούν αλλαγές μέσα στο νερό και δύσκολο να εκτιμηθεί το ξηρό βάρος της παραχθείσας οργανικής ύλης. Η εξαφάνιση του διοξειδίου του άνθρακα από το νερό, η μετατροπή του άνθρακα σε οργανική ύλη και η παραγωγή οξυγόνου, παρ' όλα αυτά, μπορούν να καθοριστούν με σχετική ευκολία. Επιπροσθέτως, από τη στιγμή που η ανάπτυξη σχετίζεται με τη φωτοσύνθεση, αλλαγές στο ποσό των θρεπτικών συστατικών που χρησιμοποιούνται στην ανάπτυξη, π.χ. φωσφορικά και πυρίτιο, μερικές φορές έχουν χρησιμοποιηθεί για την εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Αφού η φωτοσύνθεση εξαρτάται από τη χλωροφύλλη, το ποσό αυτής στο νερό συχνά χρησιμοποιείται ως η βάση για την πρόβλεψη των ρυθμών της πρωτογενούς παραγωγικότητας.

Σχεδόν πάντα, γίνονται εκτιμήσεις σε σχετικά μικρά δείγματα νερού, που βρίσκονται σε δοχεία γυαλιού, πλαστικού ή περιστασιακά πυριτίου. Συλλογή ενός δείγματος και εγκλεισμός του σε ένα δοχείο, αμέσως επιφέρει

αλλαγές, οι οποίες μπορούν να επιδράσουν στο φυτοπλαγκτόν σοβαρά. Μια συσκευή εφευρέθηκε, η οποία επιτρέπει δείγματα να λαμβάνονται και να κρατούνται για την περίοδο της παρατήρησης στο βάθος από το οποίο προήλθαν, χωρίς να τα φέρει στην επιφάνεια (Dyson και άλλοι 1965, Watt 1965). Ειδικά, πρέπει να προσέχουμε για να εξασφαλίσουμε ότι το δείγμα δεν εκτίθεται σε υψηλή ένταση φωτός όταν έρχεται στην επιφάνεια και μεταφέρεται στην πειραματική φιάλη, καθώς και έκθεση λίγων λεπτών μπορεί να έχει σαν αποτέλεσμα την αναστολή της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας, ο οποία μπορεί να διαρκέσει αρκετές ώρες (Goldman και άλλοι 1963, Doty και άλλοι 1965). Λαμβάνοντας υπόψη αυτό, οι καθορισμοί θα έπρεπε κατά προτίμηση να αρχίζουν και να τελειώνουν την αυγή ή το σούρουπο. Οι αλλαγές στην πίεση που συμβαίνουν όταν ένα δείγμα φέρνεται στην επιφάνεια μπορεί επίσης να επηρεάσουν την φωτοσυνθετική δραστηριότητα (Vidaver, 1972), αν και αυτή η πιθανότητα δεν φαίνεται να έχει ερευνηθεί. Το μπουκάλι που χρησιμοποιείται για τον καθορισμό μπορεί να αλλοιώσει τις συνθήκες φωτισμού ή τη χημική σύσταση του θαλασσινού νερού, είτε με τη διάλυση υλικών από τα τοιχώματά του, είτε με την απορρόφηση διαλυμένων συστατικών.

Ότι τέτοιες επιδράσεις μπορεί κατά καιρούς να είναι σημαντικές δείχνεται από συγκρίσεις μεταξύ προσδιορισμών που έγιναν σε πλαστικές και γυάλινες φιάλες. Συγκρίνοντας μετρήσεις πρωτογενούς παραγωγικότητας που έγιναν σε γυάλινα *Jena* και σε ακρυλικά πλαστικά μπουκάλια οι Ilmanirta και Hauala (1972), βρήκαν ότι τα τελευταία έδωσαν χαμηλότερες τιμές κοντά στην επιφάνεια του νερού, προφανώς λόγω της μεγαλύτερης διαφάνειάς

τους στην υπεριώδη ακτινοβολία, αλλά υψηλότερες τιμές σε μεγαλύτερα βάθη, γιατί συνάμα εξέπεμπαν περισσότερο ορατό φως. Μερικοί τύποι τοξικών μπορεί να απελευθερώνουν τοξικά υλικά και είναι καλό να δοκιμάζουμε κάθε νέο υλικό με το οποίο τα δείγματα έρχονται σε επαφή, πριν αρχίσουμε τους καθορισμούς. Βάζοντας το δείγμα σε ένα μπουκάλι προάγουμε τη βακτηριακή ανάπτυξη, γιατί παρέχουμε στα βακτήρια μεγάλη επιφάνεια για να αναπτυχθούν (τα τοιχώματα του μπουκαλιού). Οπότε, σε ένα δείγμα που επωάζεται 24h ή λιγότερο, σε υψηλές θερμοκρασίες, η ισορροπία μεταξύ πλαγκτονικών φυκών και βακτηρίων θα είναι σοβαρά διαταραγμένη, πράγμα που έχει επιπτώσεις στη φωτοσύνθεση και την αναπνοή. Τα ρεύματα του νερού, τα οποία μπορεί να είναι πολύ σημαντικά για την ανταλλαγή υλικών μεταξύ κυττάρου και νερού, είναι διαφορετικά σε ένα μπουκάλι απ' ότι στο ελεύθερο νερό. Τελικά, ένα μπουκάλι με δείγμα κρατείται σε μια καθορισμένη θέση σε ένα deck ή ένα εργαστηριακό επωαστή ή αιωρείται σε ένα καθορισμένο βάθος με ένα καλώδιο, ούτως ώστε ένα κύτταρο φυσικού πληθυσμού να κινείται ενεργητικά ή παθητικά σε μια μεγαλύτερη ή μικρότερη κάθετη απόσταση. Η διαφορά στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα ενός κυττάρου σε ένα μπουκάλι - δειγματολήπτη, που κρατείται για μια περίοδο ωρών σε επωαστική πυκνότητα στην επιφάνεια του νερού και ενός, το οποίο κινείται γρήγορα από σθεναρά ρεύματα μεταξύ της επιφάνειας και βάθους, με περιοριστική ένταση φωτός, αναμένεται να είναι σημαντική.

Τέτοιες πηγές αβεβαιότητας μπορεί να εξαλειφθούν, αν στα πειράματά μας ακολουθούμε πιστά τις χρονικές αλλαγές της συγκέντρωσης του

διοξειδίου του άνθρακα ή του οξυγόνου στη στήλη του ύδατος. Παρ' όλα αυτά οι ανταλλαγές με την ατμόσφαιρα και (αν το νερό είναι ρηχό) με τον πυθμένα και η πλευρική μετατόπιση, αυξάνουν τις αμφιβολίες και οι εκτιμήσεις που λαμβάνονται με τη μέθοδο αυτή, δεν θεωρούνται μεγάλης σημασίας. Τα προβλήματα που προκύπτουν αναλύθηκαν από τον Strickland (1960). Συγκρίσεις αποτελεσμάτων που πάρθηκαν με τη μέθοδο καθορισμού της συγκέντρωσης του οξυγόνου σε μπουκάλια και στη στήλη του ύδατος, στην απλή περίπτωση των ρηχών στάσιμων γλυκέων υδάτων, τα δείχνουν να είναι στην ίδια τάξη μεγέθους, πλήρης συμφωνία μεταξύ των τιμών παρατηρήθηκε μόνο για μία από τις τέσσερις ομάδες παρατηρήσεων (Talling, 1957a).

Για αυτό το λόγο είναι σύνηθες να βασίζονται εκτιμήσεις της πρωτογενούς παραγωγής σε καθορισμούς που έγιναν σε δείγματα που κρατήθηκαν σε μπουκάλια. Αυτά μπορεί να βρίσκονται επί τόπου στη θάλασσα ή σε ένα μηχάνημα, το οποίο λιγότερο ή περισσότερο αναπαράγει τις συνθήκες που υπάρχουν στη θάλασσα. Στην επιτόπια μέθοδο τα δείγματα συλλέγονται από κατάλληλα βάθη και τους επιτρέπεται να φωτοσυνθέτουν στα βάθη από τα οποία προήλθαν. Τα βάθη πρέπει να επιλέγονται έτσι ούτως ώστε να δίνουν τις περισσότερες πληροφορίες για τη φωτοσύνθεση σε σχέση με το βάθος. Έτσι βάθη, στα οποία μόνο το 100, 50, 25, 12.5, 6.25 και 1.56% του προσπίπτοντος φωτός φτάνει, μπορούν να χρησιμοποιηθούν μετά από ένα προκαταρκτικό καθορισμό του συντελεστή απορρόφησης του νερού. Η μέθοδος κατά την οποία χρησιμοποιείται ένα μόνο δείγμα πλαγκτού και υποπολλαπλάσια αυτού εκτίθενται σε διαφορετικά

βάθη, δεν θα αναφερθεί εδώ, γιατί δεν λαμβάνει υπόψιν την πιθανή άνιση κατανομή του φυτοπλαγκτού ή την προσαρμογή των κυττάρων στις διαφορετικές συνθήκες φωτισμού. Κατά την έκθεση, τα μπουκάλια πρέπει να αιωρούνται ούτως ώστε να σκιάζονται κατά το δυνατόν λιγότερο από το πλοίο ή από τη σημαδούρα, όπως για παράδειγμα να αιωρούνται από μία κεραία με μία σημαδούρα σε κάθε άκρο της.

Μια που η επιτόπια μέθοδος απαιτεί την παραμονή ενός σκάφους στον χώρο για αρκετές ώρες, άλλες μέθοδοι συνήθως προτιμούνται, αν και δίνουν μικρότερη προσέγγιση στις φυσικές συνθήκες. Οι Steeman Nielsen και Aabye Jensen (1957-9) περιέγραψαν ένα υδρόλουτρο που προσαρμόζεται στη θαλάσσια θερμοκρασία, στο οποίο τα μπουκάλια θα μπορούσαν να εκτεθούν σε τεχνητό φως, ενώ θα βρίσκονται επάνω σε ένα περιστρεφόμενο δίσκο. Έτσι εξασφαλίζουμε την ανάδευση και την ίση κατανομή του φωτός. Ο καθορισμός της αποτελεσματικής πυκνότητας που δημιουργείται στα μπουκάλια είναι σχετικά δύσκολος. Αυτοί οι ερευνητές χρησιμοποίησαν την φωτοσυνθετική αντίδραση του φυτοπλαγκτού ως μέσο διαβάθμισης. Η πυκνότητα στην οποία έφτανε η κάθε μπουκάλια, άλλαζε μέσω της χρήσης διχτυωτών φίλτρων από καλώδιο που τοποθετούνταν γύρω τους. Καθορισμοί που πάρθηκαν (α) από την επιφάνεια, (β) από ένα βάθος στο οποίο φτάνει το 10% του προσπίπτοντος φωτός και (γ) από ένα βάθος όπου φτάνει το 1% του προσπίπτοντος φωτός έγιναν σε αντίστοιχες πυκνότητες στο μηχάνημα. Η παραγωγή (P) σε mg C m^{-2} ημέρα⁻¹ πάρθηκε μέσω της εμπειρικής εξίσωσης (που τροποποιήθηκε από τον Strickland 1960, 1965)

$$P = \frac{1}{5} (2P_{100} + 2P_{10} + P_1) \frac{D}{2} N K \quad (\text{εξ. 11})$$

όπου P_{100} είναι η φωτοσύνθεση σε mgC m^{-3} στα 1.800 lux σε επιφανειακό νερό, P_{10} είναι η φωτοσύνθεση σε ίδιες μονάδες, σε ίδια ένταση φωτός στο δείγμα (β), P_1 είναι ότι και παραπάνω στο δείγμα (γ), D το βάθος σε m , στο οποίο η ένταση του φωτός είναι 1% του ολικού γαλάζιου και πράσινου φωτός που προσπίπτει στην επιφάνεια και N ο αριθμός των ωρών από την Ανατολή ως τη Δύση. K είναι μία σταθερά, η οποία εξαρτάται από τον επωαστήρα και τη θαλάσσια τοποθεσία. Στους τροπικούς έχει μία τιμή περίπου 1,0 με πυκνότητα επώασης 18.000 lux. Όπου το φυτοπλαγκτόν είχε μια λογικά ομοιόμορφη κάθετη κατανομή, αυτή η μέθοδος έδωσε τιμές σύμφωνες με τα επιτόπια αποτελέσματα κατά $\pm 20\%$.

Λιγότερο εμπειρικές προσεγγίσεις χρησιμοποιούν την παρατηρούμενη σχέση μεταξύ του ρυθμού της φωτοσύνθεσης και της έντασης του φωτός (εικόνα 1). Ο Ryther (1956) θεώρησε μια ιδανική καμπύλη για ένα δοσμένο τύπο φυτοπλαγκτού, από την οποία μαζί με μία ημερήσια τιμή ακτινοβολίας ένας παράγοντας R θα μπορούσε να υπολογιστεί. Αυτός ο R θα συσχέτιζε την ολική παραγωγή στην ευφωτική ζώνη σε mgC m^{-2} ημέρα⁻¹, με τον μέγιστο ρυθμό της φωτοσύνθεσης (P_{max}) σε mgC m^{-3} ημέρα⁻¹ μετρημένες σε έναν επωαστή τεχνητού φωτός.

$$P = \frac{R}{K} P_{\text{max}} \quad (\text{εξ. 12})$$

όπου K είναι ο συντελεστής της απορρόφησης του φωτός ανάλογα με το βάθος. Το να λαμβάνεις υπο μέτρηση ανόμοια κατανομή φυτοπλαγκτού σε

σχέση με το βάθος είναι μία προσέγγιση που ερευνήθηκε εξονυχιστικά από τον Sorokin. Αναφορές και ένας περιληπτικός απολογισμός στα αγγλικά της περίπλοκης μεθόδου του, δόθηκαν από τον Strickland (1965). Ο Rodhe (1965), από μία ανάλυση βασισμένη σε μεθόδους που αναπτύχθηκαν από τον Talling (1957b), σχετικά με την φωτοσύνθεση ανάλογα με το βάθος σε μία πλειάδα λιμνών, έδωσε μία εξίσωση η οποία δίνει καλές εκτιμήσεις της φωτοσύνθεσης, σε περιπτώσεις όπου το φυτοπλαγκτόν είναι ομοιόμορφα κατανεμημένο. Αυτό θα το δούμε πιο αναλυτικά παρακάτω.

Κατά το σχεδιασμό επωαστήρων για καθορισμούς πρωτογενής παραγωγικότητας, ειδική προσοχή πρέπει να δοθεί στην πηγή του φωτός, μια και όπως είδαμε αυτό μπορεί να έχει σημαντικές επιπτώσεις στη φωτοσύνθεση. Η φασματική σύνθεση του φωτός της ημέρας είναι τόσο ανόμοια με αυτή του φωτός που περνά μέσα από το θαλασσινό νερό, που είναι καλό, αν χρησιμοποιηθεί φυσικό φως, να απομακρυνθούν ακτινοβολίες με μήκος κύματος κάτω των 400nm και άνω των 600nm με φίλτρα. Η δυσκολία στη μίμηση του υποθαλάσσιου φωτός με τεχνητές πηγές τονίστηκε από τον Strickland. Οι λάμπες φθορισμού δίνουν φως με διαφορετική σύνθεση φάσματος από αυτή του ημερήσιου φωτός. Οι λευκές (γαλακτερές) λάμπες φθορισμού αντικαθίστανται καλύτερα από γαλάζιες και πράσινες λάμπες φθορισμού ή από λάμπες τουγκστενίου (*tungsten lamp*) με ένα γαλάζιο φίλτρο (Strickland, 1965). Σύγκριση πέντε διαφορετικών μεθόδων, οι οποίες χρησιμοποιούσαν επωαστήρες, έδειξε ένα μέσο συντελεστή διακύμανσης της τάξης του 26%. Οι τιμές που πάρθηκαν ήταν όλες μικρότερες και μερικές φορές ως του 50% των τιμών από παράλληλες επιτόπιες έρευνες.

Λαμβάνοντας υπόψιν ότι η πρωτογενής παραγωγικότητα ανά μονάδα χώρου κυμαίνεται μέχρι και στο 20πλάσιο από μέρος σε μέρος και από ώρα σε ώρα, αυτές οι διαφορές δεν είναι σημαντικές, μα καλό είναι πάντα να ελέγχουμε τις μεθόδους που χρησιμοποιούν επωαστήρα με αυτές που η έρευνα γίνεται επί τόπου (Doty και άλλοι, 1965).

4.2 Μέθοδος οξυγόνου.

Αυτή η μέθοδος, η οποία παρουσιάστηκε από τους Gaarder και Gran (1927) βασικά αποτελείται από μετρήσεις στις αλλαγές της συγκέντρωσης του οξυγόνου σε υπο-δείγματα νερού που βρίσκονται σε διαφανείς και αδιαφανείς μπουκάλες. Το οξυγόνο συνήθως μετράται με την τεχνική Winkler ή ηλεκτροχημικά (Wollenweider, 1974). Η αύξηση του ποσού του οξυγόνου στη διαφανή μπουκάλια είναι μέτρο του ρυθμού της παρατηρούμενης φωτοσύνθεσης. Υποθέτοντας ότι η αναπνοή δεν επηρεάζεται από το φως, η προσθήκη σε αυτήν μιας ποσότητας ίση με το ποσό του οξυγόνου που καταναλώνεται στην αδιαφανή μπουκάλια, δίνει μια εκτίμηση του ολικού ρυθμού της φωτοσύνθεσης.

Έχουμε ήδη δει ότι η υπόθεση πως η αναπνοή του φυτοπλαγκτού δεν επηρεάζεται από το φως είναι μια υπεραπλούστευση και επίσης υπάρχει η υποψία ότι η βακτηριακή αναπνοή μπορεί να διαφέρει στα διαφανή και στα αδιαφανή μπουκάλια. Ο Steemann Nielsen (1955, 1958) βρήκε στοιχεία ότι το φως με κάποιο τρόπο μείωνε την βακτηριακή δραστηριότητα σε μπουκάλια, που περιείχαν ολιγοτροφικό νερό της θάλασσας. Ο ίδιος το 1955

υπέθεσε ότι αυτό μπορεί να οφείλεται στην παραγωγή αντιβιοτικών από τα πλαγκτονικά φύκη στο φως και επειδή η έκκριση γλυκολικού οξέος από τα φωτοσυνθετικά φύκη δείχνει να είναι ο κανόνας και ο Sieburth (1968) υπέθεσε ότι μικροζώνες οξέος μπορεί να αποθαρρύνουν την βακτηριακή προσκόληση, αυτή η υπόθεση δείχνει λογική.

Ακόμη και αν οι διαθέσιμες αναλυτικές τεχνικές πιεστούν ως τα όριά τους, είναι δύσκολο να ανιχνευθεί παραγωγή οξυγόνου σε ρυθμούς κατώτερους των $2\text{mg} \text{ O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ανά 12ωρη έκθεση στο φως. Δεν συνίσταται να προσπαθήσει κάποιος να ανιχνεύσει χαμηλότερους ρυθμούς μέσω της μεγαλύτερης έκθεσης, λόγω της βακτηριακής ανάπτυξης και των αβεβαιοτήτων που αυτός εισάγει. Οπότε η μέθοδος δεν είναι κατάλληλη για χρήση σε φυτοπλαγκτονικές συγκεντρώσεις κατώτερες του $1\text{mg} \text{ χλωροφύλλης } a \text{ m}^{-3}$ (Vollenweider, 1974).

Αν και πρακτικά δεν είναι σημαντικό, πρέπει να θυμόμαστε ότι η βακτηριακή φωτοσύνθεση ή η φωτοφωσφοριλίωση και οι διαδικασίες που εξαρτώνται από αυτήν, μπορούν να συνεισφέρουν στην αποθήκευση χημικής ενέργειας σε ορισμένα από τα καλλιεργούμενα φύκη.

4.3 Η μέθοδος του ραδιενεργού άνθρακα.

Σε αυτή τη μέθοδο που εισήγαγε ο Steemann Nielsen (1952), η ενσωμάτωση του ^{14}C , ο οποίος προσφέρεται ως διττανθρακική ρίζα στο κυτταρικό υλικό, υπό φως λαμβάνεται ως μέτρο της φωτοσύνθεσης. Λεπτομέρειες σχετικές με αυτήν την τεχνική δίνονται από πολλούς (Stemann

Nielsen και Aabye Jensen 1957-9, Doty και Oguri 1958, Steemann Nielsen 1958, Strickland 1960, Saijo και Ichimura 1961, Jitts 1961, Steemann Nielsen 1964a, Dyson και άλλοι 1965, Strickland και Parsons 1968, Vollenweider 1974), αλλά κάποια σημεία πρέπει να αναφερθούν εδώ. Είναι βεβαίως σημαντικό πρώτα από όλα, τα διττανθρακικά, να είναι ελεύθερα από τοξικές ουσίες. Δεν πρέπει να νομίσουμε ότι τα διττανθρακικά δια του ^{14}C , που πωλούνται στο εμπόριο είναι μη τοξικά και αν υπάρχει αμφιβολία είναι προτιμότερο να ετοιμάζουμε το διττανθρακικό δείγμα, χρησιμοποιώντας ανθρακικό βάριο στο αρχικό στάδιο (Vollenweider 1974). Μερικά εμπορικά διαλύματα ανθρακικού νατρίου περιέχουν ένα σημαντικό ποσό ραδιενεργού υλικού, το οποίο κατακρατείται από τα φίλτρα των μεμβρανών. Αυτό το υλικό, το οποίο φαίνεται να είναι οργανικό μπορεί να απομακρυνθεί από υψηλής έντασης υπεριώδη ακτινοβολία (Morris και άλλοι 1971a, Williams και άλλοι 1972). Ο προσδιορισμός του διαλύματος των διττανθρακικών είναι μία πηγή δυσκολίας. Μέχρι πρόσφατα, οι περισσότεροι ερευνητές χρησιμοποιούσαν ένα μετρητή ροής αερίων, ο οποίος δεν είχε παράθυρα για να μετρήσουν την β - ακτινοβολία που εκπέμπεται από τον ^{14}C και να καθορίσουν την δραστικότητα των διαλυμάτων τους, μετά την καθίζηση του διοξειδίου του άνθρακα ως ανθρακικού βαρίου. Το ανθρακικό βάριο απορροφά μέρος της β - ακτινοβολίας και η προέκταση της δραστηριότητας σε μηδέν πυκνότητα συνιστά μία πηγή σφαλμάτων. Για να αποφύγει αυτή την δυσκολία ο Steemann Nielsen, 1965 (δες Vollenweider, 1969) πρότεινε την απόλυτη απορρόφηση του διοξειδίου του άνθρακα σε ένα υποπολλαπλάσιο διαλύματος από τη *Chlorella* με ακόλουθη ανάλυση της

ραδιενέργειας υπό τις ίδιες συνθήκες, όπως αυτές που χρησιμοποιούνταν για το φυσικό φυτοπλαγκτόν. Η μέτρηση μέσω της καταμέτρησης των σπινθοβολημάτων είναι ίσως η πιο ικανοποιητική μέθοδος (Jitts, Vollenweider 1974). Για να αποφευχθεί η απώλεια των διαλυτών συστατικών που περιέχουν ^{14}C από κύτταρα που έχουν υποστεί ζημιές, η οποία μπορεί πολλές φορές να είναι σημαντική (Arthur και Rigler, 1967), είναι σημαντικό το φιλτράρισμα να γίνεται υπό χαμηλή αναρρόφηση. Η καθίζηση του ^{14}C στη μορφή του ανθρακικού ασβεστίου, η οποία κατακρατείται από το φίλτρο μαζί με τα κύτταρα των πλαγκτονικών φυκών, είναι άλλη πηγή σφάλματος. Μπορεί να αποφευχθεί από την έκθεση του στεγνού φίλτρου σε αναθυμιάσεις υδροχλωρικού οξέος για λίγα λεπτά. Η πλύση με διάλυμα υδροχλωρικού οξέος είναι λιγότερο ικανοποιητική (Mc Allister 1961a, Steemann Nielsen 1964a, Wetzel 1965). Αυτή η προφύλαξη πρέπει πάντα να παίρνεται με νερά που περιέχουν *Coccolithophoridae*, τα οποία σχηματίζουν ασβεστώδεις πλάκες. Ίσως μάλιστα θα έπρεπε να εκτελείται για όλα τα δείγματα νερού, αφού ο Wetzel (1965) το βρήκε απαραίτητο με μία ποικιλία δειγμάτων γλυκού νερού. Οι Goldman και Mason (1962) παρόλα αυτά βρήκαν ότι σε μερικά είδη γλυκού νερού, τα ανθρακικά μπορεί να προϋπάρχουν μαζί με σίδηρο, σε μια μορφή η οποία δεν αποσυντίθεται εύκολα από το υδροχλωρικό οξύ. Κατακράτηση πιθανόν μέσω απορρόφησης του ^{14}C - διττανθρακικών και των εξωκυτταρικών προϊόντων του ^{14}C από φίλτρα μεμβρανών, μπορεί να αποτελεί μια σημαντική πηγή σφαλμάτων, υπό ορισμένες συνθήκες (Nalewajko και Lean, 1972). Όταν χρησιμοποιούμε την μέθοδο μέτρησης των σπινθοβολημάτων, η απορρόφηση από τα διάτομα

πρέπει να ληφθεί υπ' όψιν (Pugh, 1970). Ο Wallen και Geem (1968) βρήκαν ότι υπήρχε μια απώλεια ραδιενέργειας περίπου κατά 30% όταν φυτοπλαγκτόν που περιέχει ^{14}C και βρίσκεται σε φίλτρα μεμβρανών, αποθηκευόταν σε ένα ξηραντή για 24h. Αυτή η απώλεια δεν αυξανόταν σε περίπτωση παρατεταμένης αποθήκευσης, μέχρι το όριο των οκτώ εβδομάδων. Αυτή φαίνεται να είναι μία σημαντική πηγή σφάλματος για τη μέθοδο του ^{14}C , η οποία φαίνεται να αγνοήθηκε απ' όλους τους ερευνητές. Τέλος, η διάκριση μεταξύ των ισοτόπων ^{12}C και ^{14}C μπορεί να είναι εξαιρετικά μεγάλη. Ο Steemann Nielsen (1963) συμπέρανε ότι $^{14}\text{CO}_2$ αφομοιώνεται περίπου 5% πιο αργά από ότι το $^{12}\text{CO}_2$. Αυτή η πηγή σφαλμάτων συχνά αγνοείται (e.g. Vollenweider, 1974), μα πρόσφατη εργασία πάνω στη μεταβολική κλασμάτωση των σταθερών ισοτόπων ^{12}C και ^{13}C από το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν (Degens και άλλοι, 1968), υποστηρίζει την ιδέα ότι μπορεί να μην είναι αγνοήσιμη. Όταν κάνουμε μετρήσεις σε ωκεανικά νερά είναι επαρκές να χρησιμοποιούμε πίνακες, όπως αυτοί του Buch, για να καθορίσουμε την ολική περιεκτικότητα σε ανόργανο άνθρακα του νερού. Για τα υφάλμυρα τροπικά νερά είναι καλό να χρησιμοποιούμε κατευθείαν καθορισμένες τιμές (Subba Rao, 1965).

Η σύγκριση των μεθόδων από τέσσερις ομάδες, που χρησιμοποιούσαν το ίδιο δείγμα φυτοπλαγκτού έδωσε αποτελέσματα με ένα συντελεστή διακύμανσης μόνο 20%, μικρό σε σχέση με το 34% που ίσχυε όταν οι τεχνικές συγκρίνονταν με επιτόπιες μετρήσεις. Το τελευταίο, δείχνει ότι οι συνθήκες επώασης και τα βάθη δειγματοληψίας είναι κύριες πηγές διακύμανσης στην τεχνική του ^{14}C (Dotty και άλλοι, 1965).

Ακόμα και αν αυτές οι πηγές λάθους αποφευχθούν, θα υπάρχουν σοβαρές δυσκολίες στην ερμηνεία. Υπό κάποιες συνθήκες, είναι πιθανό ότι η φωτοαφομοίωση των οργανικών συστατικών μπορεί να συμβεί παράλληλα ή αντί της φωτοσυνθετικής αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα (Weissner, 1970). Αυτό οδηγεί σε μικρότερη αύξηση, ανά άτομο άνθρακα που αφομοιώνεται στη χημική ενέργεια, απ' ό,τι με την κανονική φωτοσύνθεση. Αφού όμως, ο ^{14}C που προστίθεται σε ανόργανη μορφή δεν ισοδυναμεί με τον οργανικά δεσμευόμενο άνθρακα, δεν θα ανιχνευτεί από την μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα. Η αντίδραση της οργανικής χημείας, με την οποία ο ^{14}C παγιάζεται, μπορεί να διαφέρει ανάλογα με τις καρβοξυλικές ομάδες και δεν αντιπροσωπεύει κάποιο σημαντικό κέρδος στη χημική ενέργεια, σε σχέση με τις αλυσίδες υδατανθράκων, οι οποίες αντιπροσωπεύουν ένα σημαντικό κέρδος στη χημική ενέργεια. Ο Fogg (1963) υπέθεσε ότι ο πρότερος τύπος παγίωσης κυριαρχεί στα ετοιμοθάνατα κύτταρα. Όπως είδαμε, προϊόντα της φωτοσύνθεσης διαφεύγουν από τα υγιή κύτταρα και έτσι δεν ανιχνεύονται από τη συμβατική τεχνική του ραδιενεργού άνθρακα, στην οποία μόνο η ραδιενέργεια της μοριακής ύλης ανιχνεύεται. Διαδικασίες για τον προσδιορισμό της παγίωσης στα εξωκυτταρικά προϊόντα, περιεγράφησαν από τον Watt (1966), τον Fogg (στο Vollenweider, 1974) και τον Thomas (1971). Η παρουσία σε μερικά εμπορικά διαλύματα $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ μικρών ποσοτήτων οργανικής ύλης που περιέχει ^{14}C , είναι μία πιθανή πηγή λάθους, η οποία μπορεί να αποφευχθεί μέσω της φωτοοξειδωσίας του μολυσματικού υλικού, με υπεριώδη ακτινοβολία (Williams και άλλοι, 1972). Σε πειράματα, στα οποία η παγίωση σε οργανική διαλυμένη ουσία στο

διήθημα έχει καθοριστεί, όπως και αυτή σε μοριακή ύλη, αυτή η απώλεια φαίνεται να είναι σημαντική. Παρατηρήσεις, οι οποίες θα περιγραφούν αργότερα από τον *Antia* και άλλους (1963), δείχνουν ότι έως και 40% του άνθρακα παγιώνεται από το φυτοπλαγκτόν, σε εσωτερικά νερά της περιοχής του Ειρηνικού, μπορεί να απελευθερώνεται ως εξωκυτταρικό προϊόν. Ο *Fogg* και άλλοι (1965), βρήκαν για αυτό μία τιμή 7% σε δείγματα της Βόρειας θάλασσας, ο *Jitts* (1967) μία μέση τιμή 18% για δείγματα από τον Νότιο Ινδικό ωκεανό. Ο *Horne* και άλλοι (1969) 1 - 2% για εσωτερικά νερά της Ανταρκτικής, ο *Samuel* και άλλοι 1 - 20% για τα εσωτερικά νερά του *Cochin* στην Νότια Ινδία, οι *Anderson* και *Zentschel* (1970), 1 - 49% για ολιγοτροφικά νερά στον ΒΑ Ειρηνικό ωκεανό και ο *Thomas* (1971) μεταξύ 7% για στόμια ποταμών στις ΝΑ Η.Π.Α. και 44% για τη θάλασσα των Σαργασσών. Μία πρώτη ένδειξη για την αναλογία που πρέπει να περιμένουμε σε μία θαλάσσια περιοχή δίνεται από την παρατήρηση ότι η σχετική έκταση της έκκρισης αυξάνει με την αυξανόμενη ολιγοτροφία.

Σημαντική αβεβαιότητα υπάρχει σχετικά με το αν η παγίωση του ^{14}C , η οποία παρατηρείται σε φωτισμένα μπουκάλια, αντιπροσωπεύει τον ολικό ή τον παρατηρούμενο ρυθμό φωτοσύνθεσης ή κάτι ενδιάμεσο. Πρόσφατα παγιωμένος άνθρακας, μπορεί κατά προτίμηση να χρησιμοποιηθεί για την αναπνοή ή κατά προτίμηση για την σύνθεση. Μια και το διοξείδιο του άνθρακα παγιώνεται με ετεροτροφικές διαδικασίες, καθώς και με τη φωτοσύνθεση και η παγίωση του ^{14}C παρατηρείται στο σκοτάδι, όπως και στο φως, προκύπτει η ερώτηση αν οι τιμές υπό φως πρέπει να διορθώνονται για αυτό ή όχι. Αυτές οι δύο ερωτήσεις είναι χωριστές, αλλά συνδεδεμένες. Ο

Ryther (1956), από μία σύγκριση των αποτελεσμάτων του ^{14}C για σκοτεινή πρόσληψη μαζί με παράλληλες διευκρινήσεις με τη μέθοδο του οξυγόνου, συμπέρανε ότι η μέθοδος του ^{14}C δίνει μία εκτίμηση του παρατηρούμενου ρυθμού φωτοσύνθεσης. Οι Steemann Nielsen και Hansen (1959), πίστευαν ότι αντιπροσωπεύει κάτι μεταξύ παρατηρούμενου και ολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης και πρότειναν τους συντελεστές 0,96 και 1,06 για την διόρθωση των παρατηρούμενων τιμών, ούτως ώστε να δοθούν ο παρατηρούμενος και ο ολικός ρυθμός φωτοσύνθεσης αντίστοιχα. Ο Fogg (1963) με τα αποτελέσματα που έλαβε από ένα γαλαζοπράσινο πλαγκτονικό φύκος, είπε ότι η μέθοδος του ^{14}C έδινε μία μέτρηση του ολικού ρυθμού φωτοσύνθεσης. Οι σχέσεις μεταξύ φωτοσύνθεσης και αναπνοής μπορεί να κυμαίνονται ανάλογα με τα είδη, την φυσιολογική κατάσταση των κυττάρων και περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως η ένταση του φωτός και οι συγκεντρώσεις του CO_2 και του O_2 . Ο Morris και άλλοι (1971a) επιβεβαίωσαν και με καλλιέργειες και με φυσικούς πληθυσμούς ότι ο ρυθμός ενσωμάτωσης του ^{14}C υπό φως σε σχέση με αυτόν υπό σκοτάδι, αυξάνει με την αυξανόμενη συγκέντρωση κυττάρων, όπως βρέθηκε να ισχύει με το φυτοπλαγκτόν των γλυκών νερών και από τον Fogg (1958). Χωρίς εξονυχιστικούς φυσιολογικούς ελέγχους, είναι αδύνατον να πεί κανείς σε οποιαδήποτε στιγμή ποιά αποτελέσματα του ^{14}C αντιπροσωπεύουν τον ολικό ή τον παρατηρούμενο ρυθμό φωτοσύνθεσης. Αυτό που φαίνεται εμφανώς, είναι ότι υπό της προϋπόθεση ότι η αναλογία των ετερότροφων οργανισμών δεν είναι υψηλή, η παγίωση του ^{14}C υπό φως, δεν θα έπρεπε να διορθώνεται με την αφαίρεση των τιμών που αντιστοιχούν στην παγίωση υπό σκότος (Morris και άλλοι,

1971a). Ο κύκλος του τρικαρβοξυλικού οξέος του Krebs, οι αντιστρεπτές αποκαρβοξυλιώσεις, οι οποίες είναι σημαντικά υπεύθυνες για την λήψη του ^{14}C από το CO_2 , υπό σκότος, τελικά συνεχίζουν και οι δύο στα φύκη με τον ίδιο ρυθμό στο φως, όπως και στο σκοτάδι (Marsh και άλλοι, 1965). Παρ' όλα αυτά, όλη η δουλειά στη διαδρομή του άνθρακα δείχνει ότι η ονομασία των ενδιάμεσων αυτού του κύκλου, τα οποία προέρχονται από το $^{14}\text{CO}_2$ καταστέλεται στο φώς και μία άλλη ομάδα ενδιάμεσων ονομάζεται αντί για αυτά (Rabinowitch, 1956). Επιπλέον, είναι κοινή παραδοχή ότι η ενσωμάτωση του ^{14}C στην μοριακή ύλη, υπό σκότος, σε δείγματα από τον πυθμένα της ευφωτικής ζώνης, συχνά ισοδυναμεί ή υπερβαίνει αυτό στα αντίστοιχα δείγματα υπό φως. Η σημασία αυτής της σκοτεινής παγίωσης είναι δυσνόητη. Ο Sorokin (1965) και ο Vollenweider (1974) είπαν ότι αποτελεί μία ένδειξη της ετεροτροφικής αφομοίωσης από τα βακτήρια.

Για κάποιες ώρες, μερικές φορές και οκτώ ώρες (Fogg και άλλοι, 1965), οι ρυθμοί της φωτοσύνθεσης, οι καθοριζόμενοι με τη μέθοδο του ^{14}C , μπορεί να παραμείνουν σταθεροί. Αν και με μακρύτερες χρονικά εκθέσεις μπορεί να υπάρξει απόκλιση από τη γραμμικότητα. Στη βάση όπου έχουμε πειράματα με φυτοπλαγκτόν γλυκού νερού, στα οποία συγκρίνουμε το άθροισμα των τιμών που λήφθηκαν από διαδοχικές μικρές εκθέσεις, με μονές μακρές εκθέσεις, οι Vollenweider και Nauwerck (1961) συμπέραναν ότι, για να αποφευχθεί η απώλεια ^{14}C από διάφορες διαδικασίες, τα επιτόπια πειράματα δεν πρέπει να διαρκούν πάνω από 4 - 6 ώρες.

Διακυμάνσεις μεταξύ όμοιων καθορισμών με την μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα, κυρίως προκύπτουν από τη δειγματοληψία, οι δυσκολίες της

οποίας έχουν ήδη παρουσιαστεί. Ο Dyson και άλλοι (1965) έκανε παρόμοιες εκτιμήσεις με τα ίδια δείγματα επιφανειακού νερού, σε τρεις διαφορετικές τοποθεσίες και παρατήρησε ένα μέσο συντελεστή διακύμανσης, της τάξεως του 17%. Οι μέσοι συντελεστές διακύμανσης, μεταξύ δειγμάτων παρμένων από το ίδιο βάθος, με γρήγορη διαδοχή και μεταξύ δειγμάτων παρμένων από τη στήλη του ύδατος σε διαδοχικές βολές, ήταν αντίστοιχα 21% και 11%. Συμπέραναν ότι δύο μετρήσεις μπορούν να θεωρηθούν σημαντικά διαφορετικές, αν η μία ήταν κατά 80% μεγαλύτερη από την άλλη.

Ο Watt (1971) χρησιμοποίησε την τεχνική του ραδιενεργού άνθρακα για να μπορέσει να εκτιμήσει τους ρυθμούς πρωτογενούς παραγωγικότητας, για το κάθε είδος, σε ένα μικρό φυτοπλαγκτονικό πληθυσμό. Αυτό επιτυγχάνεται με το συνδυασμό του μετρήματος με το υγρό σπινθηροβόλημα, με τον προσδιορισμό των ειδών, με μετρήσεις κυττάρων και μετρήσεις χαρακτήρων από ραδιοαυτογράφους. Στοιχεία από τον ΒΑ Ατλαντικό έδειξαν ότι η πρωτογενής παραγωγή από τα είδη του νανοπλαγκτού, ήταν συνήθως μεγαλύτερη, από αυτή για την οποία προϊδέαζε η βιομάζα τους. Πολλά είδη βρέθηκαν να συνεισφέρουν σημαντικά στη βιομάζα, μα όχι στη πρωτογενή παραγωγή.

4.4 Σύγκριση των μεθόδων οξυγόνου και ραδιενεργού άνθρακα.

Μια και αυτές οι δύο μέθοδοι πέφτουν σε διαφορετικά σφάλματα, δεν πρέπει να περιμένουμε από αυτές πάντα να συμφωνούν, μα με ενεργές

σχετικά συγκεντρωμένες αιωρήσεις πλαγκτονικών φυκών, οι οποίες βρίσκονται υπό μέτριες συνθήκες, συνήθως αποδίδουν σύμφωνα αποτελέσματα με ένα φωτοσυνθετικό ποσοστό λίγο περισσότερο από το αρμονικό. Αυτό βρέθηκε για εργαστηριακές καλλιέργειες (Ryther 1956, Steemann Nielsen 1965, Fogg 1963), μα και για φυσικό φυτοπλαγκτόν σε μία ευτροφική τροπική εκβολή ποταμού, για την πλειοψηφία των αποτελεσμάτων που πάρθηκαν σε πάνω από ένα χρόνο (Qasim και άλλοι, 1969). Για μία άλλη περίπτωση, στους τροπικούς ποταμούς, σ' ένα κόλπο στο Nosy Be (Μαγαδασκάρη) ο Sournia (1968), βρήκε τις δύο μεθόδους να συμφωνούν, μα με μία φαινομενική τιμή για το φωτοσυνθετικό κλάσμα 2,76. Παρ' όλα αυτά, ο Mc Allister (1961b) βρήκε σοβαρές ασυμφωνίες, όταν προσαρμοσμένες στη σκιά καλλιέργειες του *Syracosphaera carterae*, εκτέθηκαν σε υψηλές εντάσεις φωτός. Σε αυτή την περίπτωση το οξυγόνο καταναλώθηκε πιθανόν εξαιτίας της φωτοαναπνοής και φωτοοξειδωσης, οι οποίες πρέπει να υπερέβησαν τη φωτοσύνθεση, ενώ η παγίωση του ^{14}C παρέμεινε σχετικά υψηλή, πιθανόν εξαιτίας της ανάληψής της από αντιδράσεις καρβοξυλίωσης, χωρίς ακόλουθη μείωση. Τα αποτελέσματα του Tanahachi και άλλων (1971) με το *Rhaeodactylum tricornutum* που αναπτύχθηκε σε χαμηλές εντάσεις φωτός, διέφεραν σημαντικά από αυτά του Mc Allister. Πάρ' αυτά, τα αποτελέσματα τους έδειξαν μία εξάρτηση από το χρόνο, όταν αυτό αναγνωριζόταν οι δύο μέθοδοι έδιναν σύμφωνα αποτελέσματα. Ο Mc Allister (1961b) εξέθεσε μπουκάλια, στα οποία χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος του οξυγόνου και άλλα που χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος του ^{14}C για τον ίδιο χρόνο στο φως, ούτως ώστε το αποτέλεσμα που παρατηρούσε να είναι

πραγματικό. Οι Strickland και Terhune (1961) έκαναν καθορισμούς του διοξειδίου του άνθρακα που έφευγε από το νερό και του άνθρακα που παγιωνόταν στο κυτταρικό υλικό, καθώς και μετρήσεις με τη μέθοδο του οξυγόνου και του ραδιενεργού άνθρακα σε επιτόπια πειράματα στη θάλασσα, χρησιμοποιώντας έναν μεγάλο πλαστικό σάκο. Συμφωνία βρέθηκε μεταξύ της πρόσληψης διοξειδίου του άνθρακα και της απόδοσης οξυγόνου, με μία φωτοσυνθετική αναλογία 1:1, μα και η μέθοδος απόλυτου καθορισμού του άνθρακα και η τεχνική του ραδιενεργού άνθρακα κατά επανάληψη έδειξαν ότι μόνο το 60% περίπου του διοξειδίου του άνθρακα που εξαφανίζεται από το νερό εμφανίζεται ως άνθρακας μέσα στα φυτοπλαγκτονικά κύτταρα (Mc Allister και άλλοι, 1961, Antia και άλλοι, 1963). Όπως είπαμε παραπάνω αυτό φαίνεται να είναι ένδειξη της απελευθέρωσης εξωκυτταρικών προϊόντων της φωτοσύνθεσης, ενώ η μη τροποποιημένη τεχνική του ραδιενεργού άνθρακα μετρά μόνο την παγίωση στα κύτταρα. Ο Mc Allister και άλλοι (1964) συμπέραναν από εργαστηριακά πειράματα με τα *Sceletomena Costatum*, *Dunaliella Tertiolecta* και άλλα φύκη ότι υπάρχει μια παρόμοια έλλειψη συμφωνίας, η οποία κυμαίνεται σε εύρος ανάλογα με τα είδη, τη φυσιολογική κατάσταση και την ένταση του φωτός.

Για να συνοψίσουμε πρέπει να καταλάβουμε ότι οι δύο μέθοδοι έχουν σοβαρούς περιορισμούς. Υπό την προϋπόθεση ότι η πρωτογενής παραγωγή είναι αρκετή για να γίνουν ακριβείς μετρήσεις, μέσα σε 24 ώρες ή λιγότερο, η μέθοδος του οξυγόνου φαίνεται να δίνει πιο ουσιαστικά αποτελέσματα. Η μέθοδος του ραδιενεργού άνθρακα είναι πάραυτα πιο ευαίσθητη και η μόνη που μπορεί να χρησιμοποιηθεί ικανοποιητικά στα ολιγοτροφικά νερά, μα θα

πρέπει να ληφθεί υπ' όψιν η απελευθέρωση των εξωκυτταρικών προϊόντων της φωτοσύνθεσης.

4.5 Η μέθοδος της χλωροφύλλης

Η φωτοσύνθεση εξαρτάται από τη χλωροφύλλη, έτσι μπορούμε να υποθέσουμε ότι η συγκέντρωση της χλωροφύλλης ενός δείγματος νερού μπορεί να θεωρηθεί ως ενδεικτικό του φωτοσυνθετικού δυναμικού του. Από τη στιγμή που η συγκέντρωση της χλωροφύλλης του θαλασσινού νερού είναι καθορισμένη, μπαίνουμε σε πειρασμό να χρησιμοποιήσουμε αυτή την θεωρία ως βάση για την εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας, ασχέτως της αμφισβητήσιμης θεωρητικής της αξίας. Με μία διαδικασία τόσο περίπλοκη όπως η φωτοσύνθεση, δεν αναμένουμε καμία σταθερή σχέση ανάμεσα στο φωτοσυνθετικό ρυθμό (ακόμα και υπό σταθερές συνθήκες έντασης φωτός) και οποιουδήποτε συμμετέχοντα παράγοντα στη διαδικασία. Παρ' όλα αυτά, οι Ryther και Yentsch (1957) πρότειναν την χρήση της ακόλουθης σχέσης για τον καθορισμό του ρυθμού της φωτοσύνθεσης. Το P σε $gC\ m^{-2}\ ημέρα^{-1}$.

$$P = \frac{R}{K} \times C \times 3,7 \quad (\text{εξ. 13})$$

R είναι η σχετική φωτοσύνθεση, καθοριζόμενη εμπειρικά για την κάθε τιμή της επιφανειακής ακτινοβολίας. K είναι ο συντελεστής απορρόφησης ανά μέτρο νερού, C είναι τα gC χλωροφύλλης ανά m^3 και ο παράγοντας 3,7 η μέση τιμή για τον αριθμό αφομοίωσης. Οι εκτιμώμενες με αυτήν την μέθοδο τιμές και αυτές που καθορίζονται με την τεχνική του οξυγόνου συμφωνούν

για έναν αριθμό θαλάσσιων περιοχών, στις οποίες η πρωτογενής παραγωγικότητα κυμαινόταν κατά μία τάξη μεγέθους. Αυτή η συμφωνία μπορεί να είναι κάπως παραπλανητική, μια και κάποιες από τις επιτόπιες διευκρινήσεις έγιναν σε κάπως μακρές χρονικά περιόδους. Παρ' αυτά οι Platt και Suba Rao (1973) βρήκαν για μία ανοιξιότικη ανθοφορία των αλγών σε έναν όρμο στην ακτή της νέας Σκωτίας, ότι το 64% της διακύμανσης στο φωτοσυνθετικό δείκτη τους K_b^2 μπορούσε να μετρηθεί μέσω των αλλαγών στη συγκέντρωση της χλωροφύλλης *a*, συγκρινόμενο με το 9% μέσω του βάθους, 7% μέσω του αριθμού των κυττάρων και 4% μέσω των θρεπτικών.

Για μία συγκεκριμένη περίπτωση, η μέθοδος της χλωροφύλλης μπορεί να δίνει ικανοποιητικά αποτελέσματα, μα δεν θα πρέπει να χρησιμοποιείται χωρίς να ληφθούν υπ' όψιν οι παράγοντες που προκαλούν τα σφάλματα. Όπως είπαμε προτούτερα, ο αριθμός αφομοίωσης κυμαίνεται σημαντικά μεταξύ των εργαστηριακά αναπτυσσόμενων φυτών και υπάρχει σύγκριση ως προς την επίδραση σε αυτόν συνθηκών, όπως η έλλειψη θρεπτικών συστατικών. Το πρόβλημα είναι παρόμοιο για φυσικούς πληθυσμούς. Οι Platt και Suba Rao (1973) έκαναν πίνακα με τιμές από την βιβλιογραφία. Αν και μερικοί ερευνητές e.g Steel και Baird (1961) παρατήρησαν μετρίως σύμφωνες τιμές, άλλοι όπως ο El - Sayed (1967) κατέγραψαν μία διακύμανση άνω του εκατονταπλασίου, η οποία επί του παρόντος δεν μπορεί να σχετιστεί με συγκεκριμένους παράγοντες. Ο Strickland (1965) συμπέρανε ότι η έλλειψη θρεπτικών συστατικών στη θάλασσα μείωσε τον αριθμό αφομοίωσης του φυτοπλαγκτού, μα άλλες παρατηρήσεις δείχνουν το αντίθετο. Έτσι οι Steel και Baird (1961) κατέγραψαν εποχιακές αλλαγές στον

αριθμό αφομοίωσης, με αυξήσεις από 1 την άνοιξη σε περίπου 2 το καλοκαίρι και μία παρακμή το φθινόπωρο, σε δύο περιοχές της Βόρειας θάλασσας, οι οποίες συμφωνούσαν με την ιδέα ότι η έλλειψη θρεπτικών συστατικών προκαλεί την αύξηση. Ο Taguchi (1970) βρήκε μία παρόμοια αλλαγή στον κόλπο Akueshi στο Hokkaido ο αριθμός αφομοίωσης ήταν 0,83 το Φεβρουάριο, όταν τα θρεπτικά συστατικά ήταν σε ένα υψηλό επίπεδο, μα 6,7 το Μάιο, όταν η μέγιστη συγκέντρωση της άνοιξης άρχιζε να παρακμάζει. Ο Steemann Nielsen και ο Hantsen (1959) και ο Yentsch (1965) βρήκαν μία σχέση μεταξύ του αριθμού αφομοίωσης και της έντασης του φωτός, σύμφωνα με την οποία το πλαγκτόν περιείχε κύτταρα από τον πυθμένα της ευφωτικής ζώνης, τα οποία είχαν χαμηλό αριθμό αφομοίωσης. Η στατιστική ανάλυση των εκτεταμένων δεδομένων που πάρθηκαν από τον El - Sayed (1967) δείχνουν ότι οι παρατηρούμενες διακυμάνσεις δεν μπορούσαν να μετρηθούν μέσω της παρουσίας ανενεργούς χλωροφύλλης ή παραγώγων χλωροφύλλης στα δείγματα. Καμιά διαφορά στον αριθμό αφομοίωσης για σταθμούς στην Αργεντινή δεν βρέθηκε μεταξύ χειμώνα και καλοκαιριού. Στο πέρασμα του Drane παράγοντα υπήρχε μία στατιστικώς σημαντική διαφορά μεταξύ των τιμών του χειμώνα (0,83) και του καλοκαιριού (9,98).

Είναι πάντα απαραίτητο φυσικά να γίνεται διάκριση μεταξύ της φωτοσυνθετικά ενεργούς χλωροφύλλης και της ανενεργούς χλωροφύλλης ή των παραγώγων της σε ετοιμοθάνατο υλικό. Οι Ryther και Yentsch (1957) μέτρησαν την χλωροφύλλη φασματοφωτομετρικά στο μήκος κύματος, όπου παρουσιαζόταν η μέγιστη απορρόφηση της χλωροφύλλης στο ερυθρό

φάσμα του φωτός. Αυτή η μέθοδος δεν αποκλείει την παρεμβολή από τα προϊόντα της αποσύνθεσης. Ο Yentsch (1965) προσδιόρισε την χλωροφύλλη και το προϊόν της αποσύνθεσής της, την φαεοφυτίνη, ξεχωριστά μέσω μίας ροομετρικής μεθόδου και βρήκε ότι η παρουσία ολοένα και περισσότερων ποσοτήτων ανενεργούς φαεοφυτίνης, καθώς τα δείγματα παίρνονταν από μεγαλύτερο βάθος, ήταν ένας παράγοντας, μεταξύ άλλων, που συνεισέφερε στην μείωση του αριθμού αφομοίωσης ανάλογα με την αύξηση του βάθους. Παρ' όλα αυτά, όπως βρήκε ο Anderson (1964) στον ΒΑ Ειρηνικό, αυτή η πηγή λάθους είναι συνήθως αγνοήσιμη. Πρέπει να θυμόμαστε επίσης ότι το απορροφόμενο φως από τις βοηθητικές χρωστικές - χλωροφύλλη *c*, καροτενοειδή και φυκομπιλίνες - μπορούν επίσης να είναι αποτελεσματικές στην φωτοσύνθεση. Ο Currie (1958) βρήκε έναν καλύτερο συσχετισμό της φωτοσύνθεσης με την ολική ποσότητα των χρωστικών, από ότι με τη χλωροφύλλη *a* μόνο.

4.6 Άλλες μέθοδοι.

Όπως έχουμε δει, η ακριβής εκτίμηση της φωτοσύνθεσης μέσω του καθορισμού της πρόσληψης του διοξειδίου του άνθρακα σε ελεύθερα νερά για επιτόπια πειράματα είναι συνήθως μη δυνατή. Υπό ευνοϊκές συνθήκες η πρόσληψη του διοξειδίου του άνθρακα μπορεί να καθοριστεί από αλλαγές στο pH ή από άμεση ανάλυση, μα λόγω της σχετικά υψηλής ανθρακικής συγκέντρωσης η ακρίβεια δεν είναι υψηλή και η μέθοδος είναι μη πρακτική αν ο ρυθμός παραγωγής είναι μικρότερος των $250 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-3}$ (Strickland,

1965). Ο Απία και άλλοι (1963) χρησιμοποίησαν τη μέθοδο του pH επιτυχώς σε ένα μεγάλο όγκο θαλασσινού νερού, που παρέμεινε επί τόπου κλεισμένο μέσα σε μια πλαστική σακούλα. Έμμεσοι υπολογισμοί της πρωτογενούς παραγωγικότητας μέσω της πρόσληψης θρεπτικών συστατικών, όπως νιτρικών και φωσφορικών, έγιναν από τον Cooper (1958), τον Strerle (1958) και τους Dugdale και Goering (1967). Λαμβάνοντας υπό όψη τις μάλλον εύκαμπτες σχέσεις ανάμεσα στη φωτοσύνθεση και τη πρόσληψη θρεπτικών συστατικών και την ταχύτερη ανακύκλωση στοιχείων, όπως ο φώσφορος, πράγμα που δεν είναι γνωστό αν συμβαίνει, φαίνεται ότι αυτή η μέθοδος δεν μπορεί να κάνει περισσότερα από το να δώσει το κατώτερο όριο του παρατηρούμενου ρυθμού φωτοσύνθεσης. Ο Zlobin το 1972 όμως υπολόγισε την πρωτογενή παραγωγή θεωρώντας ένα αυτοκαταλυτικό τύπο για την πρόσληψη των φωσφορικών κατά την ανοιξιάτικη ανθοφορία και κάνοντας μια πρόβλεψη σε αυτόν για την περίπτωση της ανακύκλωσης.

5 . Η ΣΧΕΣΗ ΤΩΝ ΡΥΘΜΩΝ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΠΟΥ ΚΑΘΟΡΙΖΟΝΤΑΙ ΕΠΙ ΤΟΠΟΥ ΜΕ ΤΟΥΣ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΟΥΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ.

5.1 Η εικόνα ανάλογα με το βάθος

Η προσπίπτουσα ενέργεια μειώνεται εκθετικά καθώς εισέρχεται μέσω οπτικώς ομοιόμορφου νερού (εικόνα 2α.) σύμφωνα με την εξίσωση

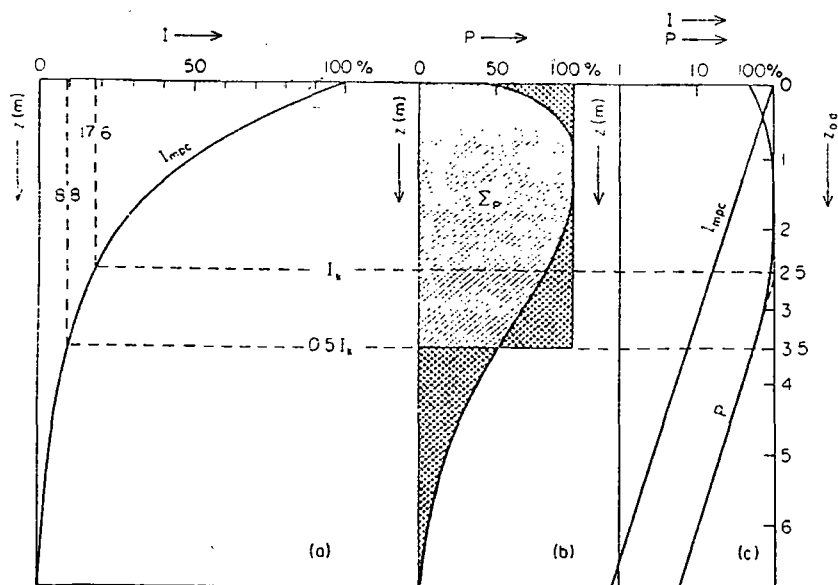
$$I_z = I_0 \cdot e^{-kz} \quad (\text{εξ. 14})$$

όπου : I_0 είναι η ένταση του φωτός στην επιφάνεια του νερού

I_z η ένταση σε βάθος z

k ο συντελεστής απορρόφησης του νερού για τα συγκεκριμένα μήκη κύματος. Από αυτή τη σχέση και από αυτή μεταξύ του ρυθμού της φωτοσύνθεσης και της έντασης του φωτός , όπως αυτή περιγράφεται στην αρχή της εργασίας στην παράγραφο "απαραίτητα για τη φωτοσύνθεση και την ανάπτυξη", είναι δυνατό να θεωρήσουμε ότι η διακύμανση του στιγμιαίου ρυθμού της φωτοσύνθεσης ανάλογα με το βάθος μπορεί να αντιπροσωπεύεται από μια οικογένεια καμπυλών από τις οποίες ένα όριο θα

όταν το προσπίπτον φως έχει μια ένταση ήδη περιοριστική για τη φωτοσύνθεση και η καμπύλη φωτοσύνθεσης - βάθους είναι παράλληλη αυτής της έντασης του φωτός με το βάθος.



Εικόνα 2: Το μοντέλο του Talling για τη σχέση φωτοσύνθεσης - βάθους, όπως τροποποιήθηκε από τον Rodhe, για να λαμβάνει υπ' όψιν την απαγόρευση από την ένταση του φωτός. Το $0,5 I_k$ εκτιμάται ότι εμφανίζεται σε I_{mpc} (ένταση του πιο διεσδυτικού φάσματος) = 8,8% του πλήρους επιφανειακού φωτισμού, ο οποίος αντιστοιχεί σε $Z_{0,d} = 3,5$ (α) διεύσδυση του φωτός, (β) φωτοσύνθεση και (γ) διεύσδυση του φωτός και φωτοσύνθεση λογαριθμιζόμενα έναντι του οπτικού βάθους.

Σε μια φωτεινή ημέρα ($> 85 \text{ dcm}^{-2}\text{ημέρα}^{-1}$) οι εντάσεις κοντά στην επιφάνεια θα είναι απαγορευτικές έτσι ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης αυξάνει με το βάθος και φτάνει σε ένα μέγιστο σε βάθος ίσο μέχρι και 5 m ή πιο κάτω από την επιφάνεια, κάτω από το οποίο το φως γίνεται περιοριστικός παράγοντας και η εκθετική μειούμενη καμπύλη εκπροσωπεί τη σχέση φωτός - βάθους (Εικόνα 2 b). Η μορφή της καμπύλης του βάθους θα κυμαίνεται βεβαίως τόσο κατά την ημέρα όσο και σε ένα δοσμένο βάθος κοντά στην επιφάνεια. Υπό συνθήκες έντονου φωτισμού η ωριαία διακύμανση της φωτοσύνθεσης θα δείχνει κορυφές το πρωί και το βράδυ με ένα ελάχιστο το

μεσημέρι . Σε μεγαλύτερα του προαναφερόμενου βάθη αντίθετα , όπου το φως πάντα είναι περιοριστικός παράγοντας, θα υπάρχει ένα μέγιστο το μεσημέρι. Τέτοιες καμπύλες ελήφθησαν από τον Takahashi και άλλους (1973) για εκβολή του ποταμού Faser. Αλληπάλληλες διευκρινήσεις της φωτοσύνθεσης σε διαστήματα μεγαλύτερα της μια ημέρας, παρά όλα αυτά σπάνια έχουν γίνει και οι συνήθεις καμπύλες φωτοσύνθεσης - βάθους βασίζονται σε διευκρινήσεις που έγιναν μέσα σε μια ημέρα ή σε μισή ημέρα (σχήμα 2).

Συνήθως το ζητούμενο στους προσδιορισμούς της πρωτογενούς παραγωγικότητας είναι να ληφθεί μια τιμή για τη φωτοσύνθεση, η οποία λαμβάνει χώρα ανά μονάδα χρόνου στη στήλη του ύδατος, ανά μονάδα χώρου της επιφάνειας του νερού. Αυτό μπορεί να επιτευχθεί μέσω της επιπεδομετρικής ολοκλήρωσης των καμπύλων φωτοσύνθεσης - βάθους, αλλά έγιναν προσπάθειες να κατασκευαστούν και μαθηματικά μοντέλα με τη βοήθεια των οποίων να ληφθούν ολοκληρωμένες τιμές. Ο Talling (1957b, 1961) βρήκε ότι αν τα επιφανειακά φαινόμενα του περιορισμού και του κορεσμού αγνοηθούν, η ολική φωτοσύνθεση σε μια ομογενή στήλη του ύδατος αντιπροσωπεύεται από τη σχέση:

$$\Sigma P = \frac{n \times P_{\max}}{K_e} \times \ln \frac{I_0}{0,5 \times I_k} \quad (\text{εξ. 15})$$

Σε αυτή τη σχέση η είναι η πυκνότητα του φυτοπλαγκτονικού πληθυσμού και τα άλλα σύμβολα είναι τα ίδια με του τύπου 14 και της εικόνας 1.

Αυτό υπονοεί ότι η ολοκληρωθείσα τιμή για τη φωτοσύνθεση είναι αριθμητικώς ίση με το εμβαδό ενός ορθογωνίου, η μία πλευρά του οποίου είναι ανάλογη του μέγιστου φωτοσυνθετικού ρυθμού που δείχνει να έχει ο πληθυσμός και η άλλη του βάθους $Z_{0.5I_0}$ στο οποίο ο κορεσμός του φωτός της φωτοσύνθεσης παύει. Ο Rodhe (1965) το χρησιμοποίησε αυτό ως βάση για σύγκριση της πρωτογενούς παραγωγικότητας των λιμνών. Όταν οι παρατηρούμενοι σε αυτές ρυθμοί φωτοσύνθεσης παριστάνονταν γραφικώς ως ποσοστό επί τοις εκατό του μεγίστου ρυθμού σε αναλογία με το οπτικό βάθος $Z_{0.5}$ (κάθε μονάδα του οποίου αντιστοιχεί σε ένα στρώμα σε μέτρα, το οποίο προκαλεί μια μείωση στο μισό της έντασης του μήκους κύματος της μέγιστης διείσδυσης) οι καμπύλες, ακόμα και για τους πιο δύστροπους τύπους λιμνών, ήταν περισσότερο ή λιγότερο σύμφωνες, δείχνοντας την ίδια αντίδραση στο φως. Τιμές οι οποίες πάρθηκαν από τους Steemann, Nielsen και Aabye Jensen (1957 - 59) για θαλάσσιες περιοχές με ευρέως διαφορετική παραγωγικότητα, όταν παριστανόταν γραφικώς με τον ίδιο τρόπο, έδιναν μια σχεδόν όμοια εικόνα. Το μοντέλο που παρουσιάζεται με γενικούς όρους στην εικόνα 2 έδινε εκτιμήσεις για δώδεκα λίμνες, οι οποίες είχαν παραγωγικότητες ως και 40-πλάσιες η μία της άλλης, οι οποίες συμφωνούσαν ικανοποιητικά με τις παρατηρούμενες τιμές με τις ατομικές διακυμάνσεις να μην υπερβαίνουν το $\pm 7\%$. Παραταύτα συχνά δεν είναι δυνατόν να καθορίσεις το $0.5 I_0$ μα αφότου βρέθηκε αυτή η τιμή παρατηρείται σε ένα βάθος μεταξύ 3 και 3.5 μέτρων όπου η ένταση του φωτός αντιστοιχεί σε 12.5 και 8.8% της προσπίπτουσας τιμής μπορεί να

χρησιμοποιηθεί η γενίκευση ότι το $Z_{0.5\mu\text{m}}$ ισούται με το βάθος σε μέτρα, όπου το 10% του φωτός φτάνει.

$$\Sigma P = P_{\max} Z_{0.1\mu\text{m}} \quad (\text{εξ. 16})$$

όπου $Z_{0.1\mu\text{m}}$ είναι το βάθος στο οποίο η ένταση του πιο διεισδυτικού χρώματος, συνήθως του πράσινου, μειώνεται στο 1/10 της επιφανειακής του τιμής. Αυτό δίνει μια λιγότερο ακριβή μα δεκτή εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας ανά μονάδα χώρου.

Ο Vollenweider (1965) τόνισε τη σημασία της διάκρισης μεταξύ της στιγμιαίας ολοκλήρωσης του ρυθμού και της ημερήσιας ολοκλήρωσης του ρυθμού. Η μέθοδος του ραδιενεργού άνθρακα μπορεί να υπόκειται σε λάθη αν τα πειράματα συνεχιστούν για περισσότερο από 4 με 6 ώρες. Αλλά αν οι καθορισμοί γίνουν για μικρό χρονικό διάστημα, παραμένει μόνο το πρόβλημα της μετατροπής των αποτελεσμάτων σε ημερήσιους ρυθμούς. Μια και το ακριβές σχήμα της καμπύλης φωτοσύνθεσης - βάθους δεν είναι μεγάλης σημασίας για την εκτίμηση του ημερήσιου ρυθμού σε σχέση με την ημερήσια διακύμανση της έντασης του φωτός, ο πιο ευθύς τρόπος για να γίνει το δεύτερο είναι να πάρουμε την καμπύλη της ακτινοβολίας για την ημέρα που μας ενδιαφέρει και να καθορίσουμε επιπεδομετρικά τη περιοχή κάτω από αυτή την καμπύλη και το μέρος αυτής, στη διάρκεια του οποίου έγινε η έκθεση. Ο λόγος μεταξύ αυτών των δύο περιοχών μπορεί τότε να χρησιμοποιηθεί ως παράγων μετατροπής για την εκτίμηση του ημερήσιου ρυθμού από τον ρυθμό έκθεσης (Vollenweider 1974). Τέτοιες μετατροπές

διευκολύνονται αν η διάρκεια των εκθέσεων, αντί να είναι καθορισμένος χρόνος, διαλεχθεί να είναι ένα σταθερό κλάσμα της φωτεινής διάρκειας της ημέρας. Αυτό επιτυγχάνεται με τη διαίρεση της περιόδου ανάμεσα στην ανατολή και τη δύση του ηλίου σε πέντε ίσα μέρη και κάνοντας την έκθεση κατά τη διάρκεια των περιόδων 2 και 3. Υπολογισμοί έδειξαν ότι περίπου το 55 - 60% της ολικής ημερήσιας παραγωγής λαμβάνει χώρα κατά τις δύο αυτές περιόδους, ασχέτως της μείωσης του ρυθμού κατά την ημέρα.

Τέτοια μοντέλα αν και ικανοποιητικά σε αρκετές περιπτώσεις είναι υπερ απλουστευμένα. Οι παράγοντες που αναμιγνύονται στον περιορισμό της φωτοσύνθεσης κοντά στην επιφάνεια του νερού δεν είναι πλήρως κατανοητοί. Συχνά ο περιορισμός μπορεί να είναι πιο πολύ εμφανής, παρά αληθινός και η μείωση του ρυθμού της φωτοσύνθεσης προς την επιφάνεια του νερού να είναι απλώς το αποτέλεσμα της μείωσης του αριθμού των κυττάρων, που οφείλεται στη μετανάστευση. Η υπεριώδης και η ορατή ακτινοβολία σχετίζονται και οι δύο με τον περιορισμό στα γλυκά νερά (Amah Belay, δεν εκδόθηκε). Πειράματα σε καλλιέργειες δείχνουν ότι εντάσεις του ορατού φωτός περίπου ίσες με το $1/3$ της εντάσεως κατά τη πλήρη ηλιοφάνεια, αρχίζουν να γίνονται περιοριστικός παράγοντας (Qasim και άλλοι, 1972). Ο Takahashi και άλλοι (1971) έδειξαν και με καλλιέργειες του *Phaeodactylum tricornutum* και με φυσικούς πληθυσμούς ότι ο φωτοπεριορισμός οφείλεται σε μια μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού παρά στην αύξηση της έκκρισης των προϊόντων. Ο περιορισμός στο *P.tricornutum* αναπτύχθηκε μόνο σε υλικό αναπτυγμένο σε χαμηλές εντάσεις φωτός και εκτεθειμένο σε υψηλές εντάσεις φωτός για 1 ως 2 ώρες. Με τα κύματα να

δρουν ως κυλινδρικοί φακοί, τα κύτταρα μπορεί να εκτεθούν σε εντάσεις πολλές φορές ανώτερες αυτής του πλήρους ηλιακού φωτός, για περιόδους που πλησιάζουν το 1 δευτερόλεπτο, αλλά από εργαστηριακά πειράματα φαίνεται ότι τέτοια μικρή έκθεση σε έντονο φως δεν έχει περιοριστικά αποτελέσματα (Rabinowitch 1945). Οι συνθήκες κορεσμού του οξυγόνου βρέθηκαν να επηρεάζουν δυσμενώς τη φωτοσύνθεση στα φύκη του γλυκού νερού τα οποία καλλιεργούνταν (Stewart και Pearson 1970) και μπορεί να έχουν τις ίδιες επιπτώσεις επί τόπου. Η έλλειψη θρεπτικών συστατικών φαίνεται να προδιαθέτει το φυτοπλαγκτόν ευνοϊκά στον φωτοπεριορισμό (Takahashi και άλλοι 1973). Η επιδεκτικότητα σε αυτούς τους παράγοντες κυμαίνεται κατά τα διάφορα στάδια του κύκλου των κυττάρων (Tamiya 1964) και οι επιπτώσεις μπορεί να είναι σύνθετες. Η ικανότητα πρόσληψης επί τόπου του θαλάσιου φυτοπλαγκτού σε ένταση φωτός παρόμοια αυτής που έχουμε σε εργαστηριακές καλλιέργειες παρουσιάστηκε από τους Ryther και Hanson (1959). Αυτή η πρόσληψη συμβαίνει μόνο όταν η στήλη του ύδατος είναι σταθερή και τα δείγματα παίρνονται από διαφορετικά βάθη υπό συνθήκες ανάμειξης. Τότε όλα δείχνουν την ίδια σχέση μεταξύ φωτοσύνθεσης και έντασης του φωτός. Κύτταρα τα οποία πάρθηκαν από περιοχές κοντά στην επιφάνεια της θάλασσας δείχνουν να περιορίζονται λιγότερο υπό συνθήκες πλήρους ηλιοφάνειας, από αυτά που πάρθηκαν από ένα βάθος στο οποίο μόνο το 1% του προσπίπτοντος φωτός περνά και τα οποία περιορίζονται σημαντικά σε εντάσεις φωτός ίσες με το 1/4 της έντασης του φωτός κατά τη πλήρη ηλιοφάνεια. Βεβαίως αυτά τα δεύτερα είναι πιο ικανά από φωτοσυνθετικής απόψεως από τα επιφανειακά,

υπό συνθήκες φωτισμού χαμηλής εντάσεως. Το αποτέλεσμα αυτής της προσαρμογής είναι ότι αυξάνονται οι φωτοσυνθετικοί ρυθμοί κοντά στην επιφάνεια και στο χαμηλότερο σημείο της ευφωτικής ζώνης υπό συνθήκες έντονου φωτισμού, αλλά μειώνονται κοντά στην επιφάνεια υπό συνθήκες ημίφωτος. Αυτές οι παρεκτροπές είναι έκδηλες κατά τη σύγκριση των καμπύλων φωτοσύνθεσης - βάθους με τη καμπύλη πρότυπο που μας δίνει το μοντέλο του Rodhe (εικόνα 2).

Έγιναν προσπάθειες να κατασκευαστούν μοντέλα που να λαμβάνουν υπό όψη τους τον περιορισμό και την προσαρμογή. Ο Fee (1969) προώθησε μια αριθμητική λύση του μοντέλου του Vollenweider η οποία ίσχυε για αρκετά είδη και επίπεδα περιορισμού της φωτοσύνθεσης από το φως. Ένα ψηφιακό κομπιούτερ χρησιμοποιείται για να κάνει τη στατιστική του περιοριστικού παράγοντα και να ολοκληρώσει το μοντέλο αριθμητικά, ως προς το χρόνο και το βάθος. Οι πληροφορίες που απαιτούνται είναι η καμπύλη φωτοσύνθεσης - βάθους, P_{max} , K_e και η διακύμανση της ακτινοβολίας σε σχέση με το χρόνο. Ο Vollenweider (1970) πρότεινε πιο επεξεργασμένα μοντέλα, τα οποία λαμβάνουν υπό όψη την προσαρμογή του φυτοπλαγκτού σε συνθήκες αλλαγής του φωτός. Ένα μοντέλο που χρησιμοποιήθηκε από το Takahashi και άλλους (1972) παίρνει τους κυριότερους παράγοντες: ένταση φωτός, θερμοκρασία και νιτρικά άλατα με την υπόθεση ότι μόνο ένας είναι περιοριστικός, σε οποιοδήποτε δοθέν μέρος και χρόνο. Αυτό το μοντέλο συμφωνεί αρκετά με τις παρατηρούμενες τιμές, εκτός αν πρόκειται για επιφανειακά δείγματα για τα οποία το μοντέλο φαίνεται να υπερτονίζει τον φωτοπεριορισμό.

Στην εξίσωση 15, οι όροι η και K_0 είναι σε κάποιο εύρος αντίστροφα σχετιζόμενοι, μια και το ίδιο το φυτοπλαγκτόν απορροφά μέρος του διεισδύοντος φωτός. Για αυτό το λόγο υπάρχει μια τάση οι χαμηλοί ρυθμοί φωτοσύνθεσης ανά μονάδα όγκου να αντισταθμίζονται από φωτοσύνθεση που λαμβάνει χώρα σε μεγαλύτερο βάθος. Αν και το εύρος των συγκεντρώσεων χλωροφύλλης που βρίσκονται στη θάλασσα είναι τέτοιο που η συγκέντρωση μιας περιοχής μπορεί να είναι ως και χίλιες φορές υψηλότερη μιας άλλης, το εύρος της πρωτογενούς παραγωγής είναι τέτοιο που η σχέση μεταξύ υψηλότερης - χαμηλότερης τιμής είναι το ότι η μια είναι πενηκονταπλάσια της άλλης. Σε νερό χωρίς σωματίδια και έγχρωμες οργανικές διαλυμένες ουσίες, το βάθος στο οποίο φτάνει η ευφωτική ζώνη (εκεί που το 1% του προσπίπτοντος φωτός φτάνει) είναι περίπου 140m. Σε μια από τις λιγότερο παραγωγικές περιοχές των θαλασσών, τη θάλασσα των Σαργασσών, το βάθος της ευφωτικής ζώνης είναι περίπου 120m. Ο Steemann Nielsen (1963) έδωσε μια καμπύλη σχετική με το βάθος του φωτοσυνθετικού στρώματος και το μέγιστο ρυθμό της φωτοσύνθεσης ανά μονάδα χώρου. Οι Takahashi και Parsons (1972) βρήκαν ότι το σταθερό απόθεμα χλωροφύλλης a ανά μονάδα χώρου, μειώνεται λογαριθμικά με το βάθος της ευφωτικής ζώνης και έδωσαν ένα πίνακα του υπολογισθέντος ημερησίου παρατηρούμενου ρυθμού φωτοσύνθεσης για διάφορα ποσά χλωροφύλλης a , υπό διαφορετικά επίπεδα ακτινοβολίας. Σύμφωνα με αυτόν η πρωτογενής παραγωγικότητα φτάνει σε ένα μέγιστο των $1.8 \text{ gr m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ στη μέγιστη τιμή της χλωροφύλλης, η οποία είναι 260 mgr m^{-2}

χλωροφύλλης *a* θεωρώντας ότι έχουμε ένα αριθμό αφομοίωσης 1.0 σε μια στήλη ύδατος με ύψος μικρότερο του 1m.

Ο Platt (1969) καθόρισε ένα δείκτη, K_b^z , (διαστάσεων m^{-1}), ο οποίος αντιπροσωπεύει τη συνεισφορά στο συντελεστή απορρόφησης της φωτεινής ενέργειας σε οποιοδήποτε βάθος, η οποία οφείλεται στη φωτοσύνθεση. Θα πρέπει να ισούται με την απορρόφηση του φωτός από φωτοσυνθετικές χρωστικές, πολλαπλασιαζόμενη με έναν παράγοντα που αντιπροσωπεύει την αποτελεσματικότητα χρησιμοποίησης του φωτός κατά την φωτοσύνθεση και είναι περίπου ίσος με το λόγο της φωτοσύνθεσης προς την ενέργεια του φωτός σε ένα δοσμένο βάθος, όταν και οι δύο μετρώνται σε θερμίδες. Αυτός μπορεί να είναι χρήσιμος ως δείκτης συγκρίσεων μα υπάρχουν εμφανείς δυσκολίες στον καθορισμό του.

5.2 ΗΜΕΡΗΣΙΑ ΔΙΑΚΥΜΑΝΣΗ ΣΤΟΥΣ

ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΤΙΚΟΥΣ ΡΥΘΜΟΥΣ

Καθώς η ένταση του φωτός κυμαίνεται κατά τη διάρκεια της ημέρας, έτσι ο ρυθμός της φωτοσύνθεσης σε οποιοδήποτε βάθος θα ακολουθεί τη χαρακτηριστική πορεία που ήδη περιγράφηκε υπό την προϋπόθεση ότι το μέσο κύτταρο του πληθυσμού διατηρεί μια σταθερή μεταβολική συμπεριφορά και δραστηριότητα. Τέτοια όμως σταθερότητα είναι ασύνηθες να συμβεί. Η φωτοσύνθεση και η ανάπτυξη θα παράγουν αλλαγές στο εξωτερικό και εσωτερικό περιβάλλον, οι οποίες μπορεί να επηρεάσουν το ρυθμό της φωτοσύνθεσης και οι ενδογενείς ρυθμοί στο μεταβολισμό μπορεί να

εκδηλωθούν σε οποιοδήποτε εύρος αν ο πληθυσμός συγχρονιστεί σε αντίδραση στη φυσική αλληλοδιαδοχή φωτός - σκότους. Είναι καλά θεμελιωμένο ότι οι ημερήσιοι ρυθμοί στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα είναι εμφανείς από το φυτοπλαγκτόν. Οι Doty και Oguni (1957) χρησιμοποιώντας τη μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα βρήκαν ότι ένα δείγμα τροπικού φυτοπλαγκτού που πάρθηκε από την επιφάνεια είχε φωτοσυνθετική δραστηριότητα στις 8π.μ. περίπου 6 φορές μεγαλύτερη από αυτή που είχε υπό τις ίδιες συνθήκες στις 7μ.μ. Και άλλοι έλαβαν παρόμοια αποτελέσματα, οι Yentsch και Ryther (1957) ανέφεραν μια διπλάσια διακύμανση κατά τη διάρκεια της ημέρας σε δείγματα που πάρθηκαν έξω από το Woods Hole. Παρόμοιοι ρυθμοί έχουν καταγραφεί για τα γλυκά νερά (Ohle 1961, Vollenweider και Nanpueck 1961). Το εύρος της διακύμανσης φαίνεται να κυμαίνεται ανάλογα με το πλάτος. Έτσι διακυμάνσεις μέχρι του δεκαπλασίου έχουν παρατηρηθεί στον Ισημερινό, ενώ καμιά διακύμανση δεν φαίνεται να συμβαίνει στις 75° (Doty 1959), αλλά στοιχεία που επεξεργάστηκαν οι Platt και Suba Rao (1973) έδειξαν μόνο μια μάλλον ακανόνιστη κλίση αυτού του είδους. Το εύρος αυτών διακυμάνσεων δείχνει ότι πρέπει να συνδέονται με την ίδια την φωτοσύνθεση παρά με την αναπνοή και συνοδεύονται από αλλαγές στη χλωροφύλλη (Yentsch & Ryther 1957), αν και η διακύμανση είναι ακόμα προφανής όταν οι ρυθμοί αναφέρονται ανά μονάδα ποσότητας χλωροφύλλης (Sournia 1967). Πολλές εξηγήσεις σχετικές με τη λειτουργία του μηχανισμού έχουν δωθεί. Μπορεί να οφείλεται εν μέρη στην κατανάλωση θρεπτικών συστατικών κατά την έντονη αφομοίωση. Οι Steeman, Nielsen και Jorgensen (1962) θεώρησαν ότι ο ρυθμός της

σύνθεσης της χλωροφύλλης μειώνεται σε υψηλές εντάσεις φωτός και ότι εξαιτίας της βόσκησης ένα μεγαλύτερο ποσοστό των χρωστικών είναι σε μια ανενεργή μορφή, από ένα σημείο της μέρας και μετά. Ο Ohle (1961) δεν βρήκε στοιχεία ενδογενών ρυθμών στους πληθυσμούς του γλυκού νερού που μελέτησε και υπέδειξε την συσσώρευση των αποβλήτων εντός των κυττάρων ως το αίτιο της παρακμής. Πάραυτα φαίνεται πιθανό ότι ενδογενείς ρυθμοί, οι οποίοι συμβαίνουν στο θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν (Sweely & Mastings 1962, Erpley και άλλοι 1971) είναι ο κύριος εμπλεκόμενος παράγοντας. Αν η διαίρεση των κυττάρων λαμβάνει χώρα κατά τις ώρες του σκότους, τότε από εργαστηριακές έρευνες θα ήταν αναμενόμενο ότι τα νεαρά κύτταρα που θα κυριαρχούν το πρωί θα είναι πιο ενεργά από φωτοσυνθετικής απόψεως, από ότι τα ώριμα κύτταρα που θα παραχθούν αργότερα κατά τη διάρκεια της ημέρας. Ένας κύκλος 12 ωρών φωτός 12 ωρών σκότους σαν αυτό που βρίσκουμε στους τροπικούς, θα ήταν αναμενόμενο ένα μεγαλύτερο ποσοστό συγχρονισμού από ότι το συνεχές φώς των μεγάλων πλατών, κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού.

Ο Vollenweider (1965) πρότεινε ένα μαθηματικό μοντέλο που λαμβάνει υπόψη την ασυμετρία της ημερήσιας πορείας της φωτοσύνθεσης.

5.3 Διοξείδιο του άνθρακα.

Το ελεύθερο διοξείδιο του άνθρακα και το μη σχετιζόμενο καρβονικό οξύ προσλαμβάνονται άμεσα από τα κύτταρα των φυκών που φωτοσυνθέτουν, μα υπάρχει ακόμα αβεβαιότητα σχετικά με το αν το διττανθρακικό ιόν

χρησιμοποιείται άμεσα από όλα τα είδη. Ο Degens και άλλοι (1968) συμπέραναν από πειράματα σχετικά με την επίπτωση της θερμοκρασίας στους σχετικούς ρυθμούς πρόσληψης του ^{12}C και ^{13}C , ότι τα *Skeletonema Costatum* και *Cyclotella* πάντα κάνουν άμεση χρήση του μοριακού διοξειδίου του άνθρακα και όχι άλλες μορφές του. Αν μόνο οι μη σχετιζόμενες μορφές λαμβάνονται, αυτές μπορεί μερικές φορές στο θαλασσινό νερό να είναι περιοριστικές του ρυθμού όπως βρήκε ο Paascke (1964) για το *Coccolithus huxleri* σε υψηλές εντάσεις φωτός. Από την άλλη μεριά τα διττανθρακικά και ανθρακικά ιόντα σχηματίζουν ένα απόθεμα ανόργανου άνθρακα, το οποίο σπάνια μειώνεται σημαντικά από τη φωτοσύνθεση, μόνο στην ανοικτή θάλασσα. Ο Talling (1960) δεν βρήκε μείωση στον ρυθμό της φωτοσύνθεσης του *Chaetocheros affinis* για κυτταρικές συγκεντρώσεις από 19 ως 46 mm^3 σε φυσικό θαλασσινό νερό μετά από επώαση για περιόδους 1-3 ώρες επί τόπου. Ο Deuser (1970) πάραυτα βρήκε μια μετρήσιμη μείωση στο διαθέσιμο άνθρακα κατά τη διάρκεια περιόδων έντονης φυτοπλακτονικής ανάπτυξης στη Μαύρη θάλασσα.

5.4 Συγκεντρώσεις θρεπτικών συστατικών.

Αν και δεν υπάρχει αμφιβολία ότι υπάρχει μια γενική αναλογία μεταξύ της πρωτογενούς παραγωγής και της διαθεσιμότητας των θρεπτικών, οποιαδήποτε στιγμή μπορεί να υπάρχει μικρή σχέση μεταξύ του ρυθμού της φωτοσύνθεσης από το φυτοπλαγκτόν και τη συγκέντρωση των θρεπτικών συστατικών. Αυτό πρέπει να το περιμένουμε εν όψη της ικανότητας των

φυκών να αποθηκεύουν θρεπτικά συστατικά, όπως φωσφορικά και άζωτο, επιπλέον των αναγκών και να αποθηκεύουν φωτοσυνθετικά προϊόντα που δεν αφομοιώθηκαν κατά την ανάπτυξη όπως υδατάνθρακες ή λίπη. Οι Platt & Suba Rao (1973) τόνισαν ότι με τη χρήση παρόμοιων επιτόπιων καθορισμών της πρωτογενούς παραγωγικότητας, στατιστικά σημαντικές διαφορές μπορούν να εντοπιστούν μεταξύ αποτελεσμάτων από σταθμούς που βρίσκονταν εντός περιορισμένης θαλάσσιας περιοχής. Τέτοιες διαφορές μπορεί να οφείλονται στο απόθεμα θρεπτικών συστατικών, μα εξαιρετικά προσεγμένος πειραματικός σχεδιασμός θα ήταν απαραίτητος για να αποδειχθεί αυτή η άποψη.

Η ενεργοποίηση της φωτοσύνθεσης (αυτής που μετράται από τη μέθοδο του ^{14}C) με τη προσθήκη θρεπτικών δίνει ένα ευαίσθητο μέσο εργασίας πάνω στο περιορισμό, λόγω έλλειψης θρεπτικών συστατικών στα φυσικά νερά. Σε δείγματα νερού από τη θάλασσα των Σαργασσών οι Ryther και Guillard (1959) βρήκαν σε 24ωρα πειράματα αυτού του είδους ότι τα νιτρικά ή τα φωσφορικά άλατα είχαν μικρή επίπτωση, ενώ η ενεργοποίηση συνέβη με την προσθήκη πυριτικών αλάτων ή ενός μείγματος ιχνοστοιχείων σιδήρου. Ο Thomas (1969) πάραυτα βρήκε ότι το άζωτο ήταν κατά πάσα πιθανότητα το πιο πιθανό περιοριστικό στοιχείο στον Ανατολικό Ισημερινό, Ειρηνικό Ωκεανό και είναι πιθανό αυτό να αληθεύει για τις περισσότερες θαλάσσιες περιοχές (Strickland 1972). Ο McLaughlin (στο Orpenheimer, 1966) ανέφερε τη χρήση μιας παρόμοιας τεχνικής κατά την εκτίμηση σε κύτταρα της έλλειψης βιταμίνης B_{12} . Προσθήκη αυτής της βιταμίνης σε κύτταρα που είχαν έλλειψη σε B_{12} προκάλεσε αυξήσεις στην αφομοίωση του

$^{14}\text{CO}_2$ μετά από πάροδο 24 ώρων. Οι επιπτώσεις της αυξημένης διαθεσιμότητας θρεπτικών συστατικών επί τόπου, πιο καθαρά φαίνεται από αποτελέσματα που παίρνονται από τη θάλασσα των Σαργασσών. Εδώ μια προαναγγελθείσα κορύφωση στην πρωτογενή παραγωγή κατά το Μάρτιο και τον Απρίλιο σχετίστηκε με τα αναβλύζοντα ρεύματα (Menrel και Ryther 1960), τα οποία έφεραν θρεπτικά συστατικά, μεταξύ των οποίων η βιταμίνη B_{12} φαίνεται να είναι μεγάλης σπουδαιότητας (Menrel και Sparth 1962). Πάραυτα, σε άλλες θαλάσσιες περιοχές η συγκέντρωση της βιταμίνης δεν φαίνεται να περιορίζει τη πρωτογενή παραγωγή (Strickland 1972).

Ο Morris και άλλοι (1971b) χρησιμοποίησαν την έξαρση της παγίωσης υπό συνθήκες σκότους του $^{14}\text{CO}_2$ από το νιτρικό αμμώνιο, ως μέτρο του βαθμού της έλλειψης αζώτου στο φυσικό φυτοπλαγκτόν. Συμπέραναν ότι, αν και το απόθεμα αζώτου μπορεί να περιορίζει το μέγεθος του πληθυσμού, εν πολλοίς με τον ίδιο τρόπο όπως σε ένα χημειοστάτη, οι πληθυσμοί οι οποίοι μελέτησε δεν παρουσίαζαν από φυσιολογικής απόψεως έλλειψη αζώτου.

5.5 ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗ ΕΞΩΚΥΤΤΑΡΙΚΩΝ ΠΡΟΪΟΝΤΩΝ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ

Έχουμε ήδη δει ότι αυτό είναι ένα φυσικό συμβάν στη θάλασσα. Από παρατηρήσεις που έγιναν στα γλυκά νερά, όπως και στα θαλάσσια είναι πιθανό να γίνουν τρεις έγκυρες γενικεύσεις σχετικές με την έκταση αυτής της απελευθέρωσης:

➤ Δεν εξαρτάται από την παρουσία ιδιαίτερων ειδών ή κλάσεων φυκών. Βρέθηκε π.χ και σε καλλιέργειες του *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*) και του *Dicrateria* (*Haptophyceae*) καθώς και σε φυσικούς πληθυσμούς κυριαρχούμενους από διάτομα και δινοφύκη (Samuel και άλλοι 1971).

➤ Αν και το σχετικό εύρος τείνει να είναι σταθερό σε όλο το βάθος της ευφωτικής ζώνης, αυξάνει αξιοσημείωτα προς την επιφάνεια, όταν η φωτοσύνθεση περιορίζεται από το φως. Αυτό φαίνεται πιο καθαρά από αποτελέσματα που έχουν παρθεί από τα γλυκά νερά (Watt 1966). Έχει όμως αναφερθεί και για το θαλάσσιο φυτοπλαγκτόν από τον Hogue και άλλους (1969) και από τον Thomas (1971). Ανάλογα με τις περιστάσεις μέχρι και το 90% του παγιωμένου άνθρακα μπορεί να εκκριθεί. Μια παρόμοια αύξηση παρατηρείται σε εργαστηριακά πειράματα υπό συνθήκες υψηλής εντάσεως φωτός και το φαινόμενο δείχνει καλύτερα ερμηνευόμενο ως μια υπερχείλιση λόγω περιορισμού από το φως με τον κύκλο παγίωσης του άνθρακα να είναι λιγότερο σχετικός από την αφομοίωση των προϊόντων του κατά την ανάπτυξη.

➤ Αν και το απόλυτο ποσό των εξωκυτταρικών προϊόντων μειώνεται καθώς η πυκνότητα του φυτοπλαγκτονικού πληθυσμού μειώνεται, το σχετικό ποσό αυξάνει. Οι Anderson και Zeutschel (1970) βρήκαν το ποσοστό του ολικού παγιωμένου άνθρακα, που απελευθερώθηκε με αυτή τη μορφή, να είναι μεγαλύτερο στα ολιγοτροφικά νερά στις παράκτιες και τις πιο απομακρυσμένες περιοχές του Βορειο - ανατολικού Ειρηνικού και να φτάνει ως και το 49% συγκρινόμενο με το 10% των πιο ευτροφικών νερών. Έδωσαν δύο εξισώσεις με x τη διαλυμένη οργανική ύλη που

βρέθηκε σε $\text{mgC m}^{-3}(\text{1/2 ημέρας})^{-1}$ και y την ιδιαίτερη παγίωση σε ημέρας^{-1} . Για ιδιαίτερες μετρήσεις έξω από τις ακτές της California και του Oregon που έλαβαν χώρα στις 15 και 31 Ιουλίου 1969

$$\log x = 0,68 \log y - 0,46 r = 0,865 \quad (\text{εξ. 17})$$

υφωτική ζώνη:

$$\log x = 0,66 \log y + 0,03r = 0,932 \quad (\text{εξ. 18})$$

ο συντελεστής συσχέτισης. Ο Thomas (1971) βρήκε μία r που κυμαινόταν από 7% σε στόμια ποταμών έξω από την California , μέχρι 21% σε παράκτια νερά έξω από τις NA H.Π.Α. και στην θάλασσα των Σαργασσών . Ο Horne και οι συνεργάτες βρήκαν 1 - 2% σε νερά της Ανταρκτικής με υψηλή παραγωγικότητα 10 και $50 \text{mg χλωροφύλλης } a \times \text{m}^{-3}$, ενώ ο Samuel και οι συνεργάτες (1971) κατέγραψαν μεταξύ 5%, για δείγματα με $117 \text{mg } a \times \text{m}^{-3}$ και 18,9% για αυτά με $0,54 \text{mg χλωροφύλλης } a \times \text{m}^{-3}$ σε τροπικά νερά, κοντά στο Cochin . Πάλι αυτά τα ευρήματα φαίνεται να είναι εν πολλοίς μία επίπτωση ενός φαινομένου υπερχειμάζησης που προκαλείται όταν η αφομοίωση των φωτοσυνθετικών προϊόντων

κατά την ανάπτυξη είναι περιορισμένη, λόγω έλειψης θρεπτικών συστατικών (Ιγνατιάδης, 1973).

5.6 Εποχιακή περιοδικότητα.

Οι εποχιακές διακυμάνσεις στην βιομάζα του φυτοπλαγκτού τείνουν να συμμορφωθούν με διαδικασίες, οι οποίες κυμαίνονται ανάλογα με το πλάτος (Cushing, 1959b). Στις πολικές θάλασσες υπάρχει μία και μόνη κορύφωση του φυτοπλαγκτού στις αρχές του καλοκαιριού, στην οποία η πυκνότητα του πληθυσμού μπορεί να είναι και χίλιες φορές μεγαλύτερη αυτής που είναι το χειμώνα. Στις εύκρατες περιοχές, μία παρόμοια κορύφωση υπάρχει την άνοιξη, η οποία ακολουθείται από μία παρακμή το καλοκαίρι και συνήθως από μία δευτερεύουσα κορύφωση το φθινόπωρο. Στις τροπικές θάλασσες η συνηθισμένη κατάσταση είναι τέτοια, όπου μόνο μικρές αυξήσεις, ως και 5πλάσιες της βιομάζας του φυτοπλαγκτού, συμβαίνουν. Οι παράγοντες που καθορίζουν αυτές τις εποχιακές αλλαγές είναι πολλοί και οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ τους είναι σύνθετες (δες Fogg, 1965), μα με μία πρώτη προσέγγιση μπορούν να εξηγηθούν με τη βοήθεια της εξίσωσης του Riley (εξ. 10), στην οποία οι καθοριστικοί παράγοντες είναι: ένας φωτοσυνθετικός παράγοντας, η αναπνοή και η βόσκηση. Οι τελευταίοι δύο κυμαίνονται ανάλογα με τη θερμοκρασία. Μια και η φωτοσύνθεση θεωρείται ότι είναι ανάλογη της βιομάζας, σε αυτήν την εξίσωση πρέπει να περιμένουμε ότι η εποχιακή διακύμανση στην πρωτογενή παραγωγικότητα θα έδειχνε παρόμοιες συμπεριφορές, ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος. Αν και σειρές

μετρήσεων, οι οποίες θα συνεχίζονταν για μία περίοδο ανάπτυξης σε μία δοθείσα θαλάσσια περιοχή σπάνια έχουν γίνει, οι διαθέσιμες πληροφορίες εν πολλοίς κρίνουν αναληθή αυτή τη θεωρία. Στα ανοικτά του νησιού Signy της ομάδας νήσων South Orkney (60° 43'N) ο Horne και οι συνεργάτες του βρήκαν ότι η πρωτογενής παραγωγή ήταν παράλληλη της φυτοπλαγκτονικής βιομάζας, κατά τη διάρκεια μιάς περιόδου 60 ημερών του Αυστραλιανού καλοκαιριού, δείχνοντας μόνο μία κορύφωση τον Φεβρουάριο. Οι τιμές κατά τη χειμερινή περίοδο δεν καθορίστηκαν, μα ήταν πιθανόν αμελητέες και το παρατηρούμενο εύρος ήταν μεταξύ 75 και 250 mgC m² h⁻¹. Ο Anderson (1964) βρήκε ότι η πρωτογενής παραγωγή στα Ωκεανικά ύδατα έξω από τις ακτές της Washington και του Oregon (40° - 48° B), έδειχναν ένα χειμερινό ελάχιστο, ακολουθούμενο από μία μεγάλη αύξηση την άνοιξη, κατόπιν ένα καλοκαιρινό ελάχιστο και μία μικρότερη φθινοπωρινή παύση. Πάρ'αυτά, υπήρχε μικρή εποχιακή αλλαγή στο υπάρχον απόθεμα και το εύρος των τιμών της πρωτογενούς παραγωγής που παρατηρήθηκαν, ήταν μόνο μεταξύ 5 και 25mgC m³ ημέρα⁻¹. Οι Ryther και Yentsch (1958) συμπέραναν ότι η διακύμανση στην πρωτογενή παραγωγή, που κυμαίνεται από 5 - 10 φορές της αρχικής ποσότητας, ήταν τυπική για τα νερά της Ν.Υόρκης (39° με 41° B). Σ' ένα τροπικό στόμιο ποταμού στην νοτιοδυτική ακτή της Ινδίας (9° 58' B), δεν υπήρχε καθορισμένη διαδικασία διακύμανσης στην πρωτογενή παραγωγικότητα και είχε εύρος από 121 έως 586mgC m² ημέρα⁻¹ (Qasin και άλλοι, 1969). Μία διαβάθμιση μεταξύ της μικρής εποχιακής διαφοράς στην πρωτογενή παραγωγικότητα στις 4° N και μία καλά καθορισμένης περιοδικότητας με μέγιστα την άνοιξη και το φθινόπωρο και ελάχιστα το καλο-

καίρι και το χειμώνα στις 12° N, παρατηρήθηκε από τον Gnillen και συνεργάτες του (1971) για τα παράκτια Περουβιανά νερά. Όμως, εν όψει των περιπλοκών που εισήγαγαν τα αναβλύζοντα ρεύματα σε αυτήν την περιοχή, αυτή η τέλεια συμφωνία με την θεωρητική εικόνα πρέπει να θεωρηθεί ως πιθανόν συμπτωματική.

Πέρα από το ποσό της φωτοσυνθετικής βιομάζας, ο άλλος παράγοντας που είναι εμφανώς σημαντικός στον καθορισμό της εποχιακής περιοδικότητας της πρωτογενούς παραγωγής είναι το ποσό της ηλιακής ακτινοβολίας. Ο Ryther (1956) υπολόγισε την ημερήσια σχετική φωτοσύνθεση στην ευφωτική ζώνη για κάποιες ημέρες, με διαβαθμίσεις μεταξύ των σκοτεινότερων και φωτεινότερων ημερών του χρόνου και έλαβε μία καμπύλη με σταδιακά μειούμενη κλίση, η οποία όμως δεν έφτανε τον κορεσμό. Παρόλα αυτά, ο Qasin και οι συνεργάτες του (1969) συμπέραναν πως, σε ένα τροπικό στόμιο ποταμού, σε γεωγραφικό πλάτος 9° 58' B οι μηνιαίες διακυμάνσεις στην ολική ηλιακή ακτινοβολία δεν ήταν επαρκώς μεγάλες για να προκαλέσουν εποχιακές αλλαγές στην παραγωγή. Ένας ακόμη σημαντικός παράγοντας είναι η απώλεια των φυτοπλαγκτονικών κυττάρων, λόγω βύθισης ή βόσκησης. Ο Mc Allister και οι συνεργάτες του (1960), που έκαναν καθορισμούς πάνω στην παραγωγικότητα επί μία περίοδο 6 εβδομάδων, τον Ιούλιο και τον Αύγουστο, σ' ένα γεωγραφικό πλάτος 15° 50' B στον ΒΑ Ειρηνικό Ωκεανό, βρήκαν ένα σχεδόν ομοιόμορφο ρυθμό πρωτογενούς παραγωγής. Θρεπτικά συστατικά, θερμοκρασία και φως δεν περιόριζαν την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού και φαινόταν πως η πρωτογενής παραγωγή παρέμενε σε ένα σχετικά χαμηλό επίπεδο, μέσω της βύθισης και της βόσκησης.

σης. Οι Menzel και Ryther (1960) έθεσαν ένα παράδειγμα μίας προαναγγελθείσας κορύφωσης (σε μία κατά τα άλλα ομοιόμορφη, χαμηλών ρυθμών πρωτογενή παραγωγή, που παρέμενε έτσι το μεγαλύτερο μέρος του χρόνου), που οφειλόταν στην εισαγωγή θρεπτικών από το φαινόμενο ανάβλυσης.

Μία προσπάθεια να συσχετισθούν η εποχιακή διακύμανση της πρωτογενούς παραγωγής με στιγμιαία καθοριζόμενες τιμές όλων των κύριων παραγόντων που θα μπορούσαν να την επηρεάσουν, έγινε στην λίμνη Maggiore στην Ιταλία από τον Goldman και συνεργάτες του (1968). Εκτελέστηκε μία κλιμακωτή, πολλαπλή ανάλυση παλινδρόμησης με στοιχεία που πάρθηκαν από την μέτρηση 28 μεταβλητών, σε 9 βάθη, σε 14 διαφορετικές ημέρες, μεταξύ Μαΐου και Δεκεμβρίου. Μια στενή σχέση βρέθηκε να υπάρχει μεταξύ της πρωτογενούς παραγωγής και της ηλιακής ακτινοβολίας που προσπίπτει στην επιφάνεια του νερού, κατά τη διάρκεια κάθε περιόδου επώασης του ^{14}C . Η σχέση όμως δεν ήταν απόλυτη. Σε μία προσπάθεια να ερμηνευτούν οι παράγοντες που προκαλούν τις αποκλίσεις, οι τιμές μετατράπηκαν για να εκλείψουν οι επιπτώσεις της άνισης κάθετης κατανομής του φυτοπλαγκτού και διαφορές στην απόλυτη τιμή της φωτοσύνθεσης. Οι προκύπτουσες τιμές της σχετικής φωτοσύνθεσης, όταν τις αντιπαραβάλλουμε με την ένταση του φωτός για κάθε περίπτωση, δεν αποκαλύπτουν κάποια απλή σχέση που να υφίσταται και δεν υπάρχει ένδειξη στο καλούπι συσχέτισης ότι οποιαδήποτε, από τις 27 άλλες μεταβλητές, θα μπορούσε να είναι υπεύθυνη για την ανεξήγητη διακύμανση της πρωτογενούς παραγωγής. Έτσι, οι ερευνητές κατέληξαν ότι ακαθόριστες μετα-

βλητές, όπως η φυσιολογική κατάσταση του φύκους, πρέπει να έχουν σημαντικές επιπτώσεις. Όπως ήδη τονίσαμε, η φυσιολογική κατάσταση του φύκους μπορεί να έχει μικρή σχέση με τις συγκεντρώσεις των θρεπτικών συστατικών στο νερό που τα περιβάλλει, σε μία συγκεκριμένη στιγμή. Όμως, είναι πιθανό να είναι χρήσιμο να ερευνήσουμε τη σχέση ανάμεσα στη σχετική φωτοσύνθεση και τις συγκεντρώσεις των θρεπτικών συστατικών, κάποια μελλοντική στιγμή.

Παρόμοιες μελέτες στη θάλασσα ήταν λιγότερο εκτεταμένες. Οι Platt και Subba Rao (1970) έκαναν παρατηρήσεις κατά την ανοιξιότικη ανθοφορία των φυκών στον κόλπο της St. Margaret's στην Νέα Σκωτία και βρήκαν ότι 64% της διακύμανσης του φωτοσυνθετικού δείκτη K_p , μπορούσε να υπολογιστεί μέσω της διακύμανσης στη συγκέντρωση της χλωροφύλλης και, όπως στη λίμνη Maggiore, η πρωτογενής παραγωγή δεν συνδεόταν σημαντικά με συγκεντρώσεις θρεπτικών συστατικών. Ίσως το πιο ενδιαφέρον αποτέλεσμα ήταν η επιβεβαίωση ότι υπάρχει μία αρνητική σχέση ανάμεσα στην πρωτογενή παραγωγή ανά μονάδα βιομάζας (μετρούμενη από το K_p) και στην ποικιλία των ειδών.

6. ΤΟΠΙΚΕΣ ΜΕΛΕΤΕΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ.

6.1 Γενικές παρατηρήσεις

επί των χρονικών διακυμάνσεων

και των διακυμάνσεων των σχετιζόμενων με τον χώρο.

Έχουμε δει ότι η εκτίμηση της πρωτογενούς παραγωγικότητας, η οποία γίνεται ανά μονάδα εμβαδού θαλάσσιας επιφάνειας, σε μία περίοδο 24 ωρών, είναι πλήρης περιπλοκών και πρέπει να καταβληθεί μεγάλη προσπάθεια για να πάρουμε ένα μετρίως ακριβές αποτέλεσμα. Εξαιτίας της έλειψης ομοιγένειας στην κατανομή του φυτοπλαγκτού και των διακυμάνσεων του καιρού, εκτιμήσεις οι οποίες έγιναν σε διαδοχικές ημέρες μπορεί να διαφέρουν σημαντικά και να δίνουν την εντύπωση ότι ελλήφθησαν στην τύχη (Steele, 1961). Είναι απαραίτητο να κάνουμε κανονικές εκτιμήσεις σε τακτά διαστήματα, για δύο ή περισσότερες εποχές, αν θέλουμε να λάβουμε μία αξιόπιστη εκτίμηση σχετικά με την πρωτογενή παραγωγικότητα μίας συγκεκριμένης θαλάσσιας έκτασης.

Ευτυχώς, ακόμα και λίγες εκτιμήσεις μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να δώσουν μία σχετικά ακριβή εικόνα της χρονικής και της σχετιζόμενης με το χώρο διακύμανσης της πρωτογενούς παραγωγικότητας σε μία συγκεκριμένη θαλάσσια περιοχή, αν βοηθητικές πληροφορίες είναι

διαθέσιμες και χρησιμοποιηθούν έξυπνα. Οι μεταξύ διαδοχικών ημερών διακυμάνσεις, που προκαλούνται από τις διαφορετικές συνθήκες φωτισμού, είναι μικρές κατά το καλοκαίρι στις εύκρατες περιοχές, μα μεγάλες το χειμώνα (Steemann Nielsen και Hansen, 1961). Ο Berge (1958) που έκανε εκτεταμένους καθορισμούς της πρωτογενούς παραγωγικότητας στην Νορβηγική θάλασσα, στα τέλη Μαΐου και τον Ιούνιο, βρήκε ότι οι ρυθμοί παραγωγής ήταν χαρακτηριστικοί των υδάτινων μαζών. Μία περιοχή παραγωγής, που εκτεινόταν νότια του Spitzbergen προς την Ισλανδία, βρέθηκε να περιέχει νερό αλατότητας μεταξύ 35‰ και 35,15‰ και να μοιάζει με μία περιοχή διατροφής ρεγγών. Έτσι η θέση δεν είναι σημαντική όταν γίνονται διευκρινήσεις κοντά στο κέντρο μιάς υδάτινης μάζας και είναι αρκετό, για να γίνουν ακριβείς μετρήσεις, να καθοριστεί η εποχιακή διακύμανση. Η πρωτογενής παραγωγικότητα όμως σε ένα σταθμό, όπου δύο διαφορετικές υδάτινες μάζες συναντώνται, θα έχει μεγάλες διακυμάνσεις σε μικρά χρονικά διαστήματα, ανάλογα με το ποιάς υδάτινης μάζας η πρωτογενής παραγωγικότητα κυριαρχεί. Γνώση της υδρογραφίας της περιοχής θα είναι χρήσιμη για την επιλογή σταθμών, που θα παρέχουν όσο το δυνατόν περισσότερες πληροφορίες. Έτσι μία μελέτη στο Baie des Chaleurs του Καναδά (48° Β, 65° Δ) έδειξε ότι το σχεδιάγραμμα της πρωτογενούς παραγωγικότητας του ορίζοντα ταιριάζει με αυτό που είναι αναμενόμενο θεωρητικά, από την ύπαρξη ενός συστήματος κυκλωνικής περιστροφής. Η υψηλή παραγωγικότητα σχετίζεται με ψυχρά, πλούσια σε θρεπτικά συστατικά νερά, που ήρθαν στην επιφάνεια από την περιστροφή ανατολικά της περιστροφής στον κόλπο του St. Lawrence, η υψηλή παραγωγικότητα είναι

μικρότερη (Legendre και Watt, 1970). Οι συνθήκες σε μία ακτή, όπου το φαινόμενο ανάβλυσης συμβαίνει, μπορεί να είναι πιο σύνθετες. Ο Strickland και οι συνεργάτες του (1969a) συνάντησαν δύο ξεχωριστά είδη συνθηκών στα παράκτια νερά, στα ανοικτά της Β.Χιλής και του Περού, μία περιοχή με έντονο το φαινόμενο ανάβλυσης. Στη μία το νερό περιείχε πολλά θρεπτικά συστατικά και ένα ενεργητικά αναπτυσσόμενο απόθεμα φυτοπλαγκτού, η βιομάζα του οποίου όμως ήταν σχετικά χαμηλή (γαλάζιο νερό). Στην άλλη υπήρχαν χαμηλότερες συγκεντρώσεις θρεπτικών συστατικών και ένα μεγάλο απόθεμα φυτοπλαγκτού (καφέ νερό). Το καφέ νερό είχε την υψηλότερη παραγωγικότητα ανά μονάδα χώρου. Η αιτία αυτών των διαφορών δεν μπορεί να καθοριστεί με βεβαιότητα, μα φαίνεται πως το φυτοπλαγκτόν στο γαλάζιο νερό ελέγχεται μέσω βόσκησης. Η επίπτωση αυτής της βόσκησης πολλαπλασιάζεται με την προσθήκη υδάτινων μαζών που δεν περιέχουν φυτοπλαγκτόν. Όπως τόνισε ο Goldberg (1971) η εισαγωγή ποτάμιων υδάτων μπορεί να επηρεάζει την πρωτογενή παραγωγικότητα με πολλούς τρόπους:

α) Μέσω της εισροής, διασκορπίσης ή απομάκρυνσης με ιζηματοποίηση θρεπτικών συστατικών.

β) Αλλάζοντας την διείσδυση του φωτός, μέσω της εισροής αιωρούμενων σωματιδίων ή δυσδιάλυτων έγχρωμων ουσιών.

γ) Επηρεάζοντας την σταθερότητα της στήλης του ύδατος. Ένα χαμηλής πυκνότητας επιφανειακό στρώμα αυξάνει την σταθερότητα και μπορεί να αυξήσει την παραγωγή, μέσω της μείωσης της τάσης των κυττάρων να βυθιστούν κάτω από τη ζώνη που επιτυγχάνεται η φωτοσύνθεση.

Μία από τις μεγάλες επιπτώσεις της εκβολής του ποταμού *Columbia* είναι η αλλαγή του συγχρονισμού των συμβάντων στον εποχιακό κύκλο, μέσω του επηρεασμού του βάθους του αναμιγνυόμενου στρώματος. Πάραυτα, η ολική ετήσια παραγωγή ήταν παρόμοια εντός και εκτός του χώρου ανάμιξης. Τα θρεπτικά συστατικά που εισάγονταν από τον ποταμό φαινόταν ότι χρησιμοποιούνταν σε περιοχές υψηλής παραγωγής, ακριβώς έξω από το στόμιο του ποταμού (Anderson, 1964).

Η πιθανότητα μακροπρόθεσμων αλλαγών στην πρωτογενή παραγωγικότητα μιάς δοθείσας θαλάσσιας περιοχής δεν θα πρέπει να παραβλέπεται. Ο Russel και οι συνεργάτες του (1971) ανέφεραν αλλαγές στα θρεπτικά άλατα, στο πλαγκτόν και στα νεαρά ψάρια, οι οποίες συνέβαιναν έξω από το *Plymouth*, από το 1924. Αυτή η περιοχή μπορούσε να παρέχει άφθονη αλιευτική σοδειά στην δεκαετία του '20, μα κατόπιν στη δεκαετία του '30 παρήκμασε. Στα πρόσφατα έτη υπήρξε μία αύξηση στην πρωτογενή παραγωγή, από την οποία σωστά προβλέφθηκε ότι οι άφθονες αλιευτικές σοδειές θα επαναληφθούν. Αυτό φαίνεται να είναι ένα συμβάν στα πλαίσια των γενικών αλλαγών στο Β. Ατλαντικό, τις οποίες ο Robinson (1970) επέδειξε μέσω της μεθόδου στοιχειακής ανάλυσης αποτελεσμάτων που ελήφθησαν από τον διαχρονικό καταγραφέα πλαγκτού, κατά την περίοδο 1958 - 1969. Αν και υπήρξε μία αύξηση του φυτοπλαγκτού στο κανάλι της Μάγχης, στον Β. Ατλαντικό, ως σύνολο υπήρξε μία εμφανής παρακμή και υπήρξε μία προοδευτική καθυστέρηση στον χρόνο του εαρινού πολλαπλασιασμού και στη Βόρειο θάλασσα και στο Β. Ατλαντικό, κατά την περίοδο

1948 - 69. Πιθανόν αυτές οι αλλαγές να οφείλονται σε διακυμάνσεις της διάχυσης Αρκτικών νερών στον Ατλαντικό (Cooper, 1965).

Αν και είναι απίθανο να γίνει αναδρομή σε όλη τη δουλειά που έγινε στην πρωτογενή παραγωγικότητα διαφορετικών θαλάσσιων περιοχών, φαίνεται επιθυμητό να δοθούν λίγα παραδείγματα και συστάσεις - κλειδιά. Ειδάλως, ειδωμένες από άλλη σκοπιά οι τιμές που δόθηκαν, είναι τιμές ραδιενεργού άνθρακα, που δεν λαμβάνουν υπόψιν την αναπνοή.

6.2 Εύκρατες περιοχές.

Οι πιο εκτεταμένες έρευνες της πρωτογενούς παραγωγής στη Βόρειο θάλασσα έγιναν πριν η χρήση της μεθόδου του ραδιενεργού άνθρακα να γίνει κοινή πρακτική. Ο Steele (1956, 1958) εξέληξε ένα μαθηματικό μοντέλο του κύκλου παραγωγής των φυτών, με μέσα από τα οποία έκανε θεωρητικές εκτιμήσεις της παραγωγής, τις οποίες σύγκρινε με εκτιμήσεις βασιζόμενες στην κατανάλωση των φωσφορικών. Για το βόρειο μέρος της Βόρειας θάλασσας (58° με 61° Β, 2° Δ με 3° Α) οι θεωρητικές εκτιμήσεις εκυμαίνοντο από $60 - 120 \text{ grC m}^{-2} \text{ \acute{e}\tau\omicron\varsigma^{-1}}$, ενώ οι παρατηρούμενες τιμές κυμαίνονταν από $45 - 110 \text{ grC m}^{-2} \text{ \acute{e}\tau\omicron\varsigma^{-1}}$, δηλαδή ήταν περίπου παρόμοιες. Επειδή η ανακύκλωση του φωσφόρου θεωρούταν αμελητέα, αυτές οι δεύτερες εκτιμήσεις είναι κατά πάσα πιθανότητα χαμηλότερες των κανονικών. Στην ίδια θαλάσσια περιοχή, μία σύγκριση μεταξύ των μεθόδων του ραδιενεργού άνθρακα με των φωσφορικών, έδειξε μία εντός λογικών πλαισίων συμφωνία (Steele, 1957), μα υπό την πιθανότητα σφαλμάτων στον καθορισμό της συ-

γκέντρωσης του διαλύματος του δείκτη που χρησιμοποιήθηκε (δες Steemann Nielsen, 1965) και εξαιτίας του ότι δεν ελήφθη υπόψιν η απελευθέρωση των εξωκυτταρικών προϊόντων, οι εκτιμήσεις που έγιναν με τη μέθοδο του άνθρακα είναι και αυτές μάλλον χαμηλές. Από μετρήσεις με τη μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα που έγιναν από ένα Δανέζικο φαρόπλοιο, στο Kattegat ($58^{\circ} 50' B$, $11^{\circ} 40' A$), επί μία περίοδο 7 ετών, ο Steemann Nielsen (1964b) εκτίμησε ότι ο ολικός ρυθμός πρωτογενούς παραγωγής ήταν $67\text{grC m}^{-2} \text{έτος}^{-1}$ κατά μέσο όρο. Ένα ενδιαφέρον χαρακτηριστικό που βρέθηκε σε αυτόν τον σταθμό, ήταν ο υψηλός βαθμός παραγωγής που παρατηρήθηκε το χειμώνα και ήταν αποτέλεσμα της διαστρωμάτωσης της στήλης του ύδατος και της ανεπαρκούς βόσκησης από το ζωπλαγκτόν. Στο Great Belt ($55^{\circ} 20' B$, $11^{\circ} 0' A$) άλλη μία σειρά παρατηρήσεων, που έγιναν για πάνω από 5 χρόνια, έδωσαν μία μέση τιμή $59\text{grC m}^{-2} \text{έτος}^{-1}$. Εδώ η κάθετη ανάμιξη ήταν μεγαλύτερη τον χειμώνα και η αντίστοιχη παραγωγή ήταν μικρότερη αυτήν την εποχή. Για τα ηπειρωτικά νερά στα ανοιχτά της Ν.Υόρκης (39° με $41^{\circ} B$, 71° με $74^{\circ} \Delta$) οι Ryther και Yentsch (1958), χρησιμοποιώντας τις μεθόδους ραδιενεργού άνθρακα και χλωροφύλλης, βρήκαν την ημερήσια παραγωγή να κυμαίνεται από $0,20 - 1,0\text{grC m}^{-2} \text{ημέρα}^{-1}$. Η εκτιμώμενη ετήσια παραγωγή μειώθηκε από $160\text{grC m}^{-2} \text{έτος}^{-1}$, στα ρηχά παράκτια νερά, στα $100\text{grC m}^{-2} \text{έτος}^{-1}$ στην ηπειρωτική κατωφέρεια.

Στον ΒΑ Ειρηνικό Ωκεανό ($50^{\circ} B$, $145^{\circ} \Delta$) η φωτοσυνθετική παραγωγικότητα βρέθηκε να είναι περίπου $0,20\text{grC m}^{-2} \text{ημέρα}^{-1}$ για μία περίοδο άνω των 6 εβδομάδων μέσα στο καλοκαίρι (Mc Allister και συνεργάτες του, 1960). Πρακτικά όλη η φωτοσύνθεση γινότανε από οργανισμούς

που περνούσαν μέσα από το λεπτότερο πλαγκτονικό δίκτυο. Ο Anderson (1964) βρήκε στα ανοιχτά των ακτών της Washington και του Oregon (43° με 48° Β, 124° με 128° Δ) ότι οι μέσοι ημερήσιοι ρυθμοί ήταν μεταξύ 0,17 και 0,42 grC m⁻² ημέρα⁻¹, που αντιστοιχούσαν σε ένα ετήσιο ρυθμό παραγωγής της τάξης του 60grC m⁻² έτος⁻¹ και εντός και εκτός του χώρου ανάμιξης του ποταμού Columbia και 152grC m⁻² έτος⁻¹ σε μία περιοχή που συνέβαινε το φαινόμενο ανάβλυσης. Κατά το καλοκαίρι, έξω από τις νότιες ακτές της Ιαπωνίας (30° με 35° Β, 136° με 141° Α), οι ημερήσιοι ρυθμοί παραγωγής βρέθηκαν να κυμαίνονται μεταξύ 0,07 και 0,15grC m⁻² ημέρα⁻¹, στα ωκεανικά νερά και από 0,30 σε 0,50grC m⁻² ημέρα⁻¹, στα παράκτια νερά (Ichimura και Saijo, 1959).

6.3 Τροπικές περιοχές.

Ο Steemann Nielsen (1959) τόνισε ότι σε ανοικτές τροπικές θάλασσες η παραγωγικότητα δεν σχετίζεται με τη θερμοκρασία, μα όπως και αλλού η ανατροφοδότηση με θρεπτικά συστατικά είναι αποφασιστικής σημασίας. Έτσι, χαμηλή πρωτογενής παραγωγή βρέθηκε στα χαμηλότερα γεωγραφικά πλάτη, στο κεντρικό τμήμα των αντικυκλωνικών δινών και υψηλή πρωτογενής παραγωγή συμβαίνει εκεί που τα ρεύματα αποκλίνουν και το φαινόμενο ανάβλυσης λαμβάνει χώρα, όπως για παράδειγμα στα όρια μεταξύ του νότιου ρεύματος του Ισημερινού και του αντιρεύματος στα ανατολικά μέρη των τριών ωκεανών, κατά αντιστοιχία υπάρχει μιά

ντίστροφη σχέση μεταξύ του μεγέθους της πρωτογενούς παραγωγής και του βάθους του θερμοκλινοῦς.

Η πρωτογενής παραγωγή σε μία περιοχή αντικυκλωνικής κυκλοφορίας, τη θάλασσα των Σαργασσών, είναι θέμα διαφωνιών, αφότου ο Steemann Nielsen (1952) βρήκε χρησιμοποιώντας την μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα μία τιμή $0,05 \text{ grC m}^{-2} \text{ ημέρα}^{-1}$, πολύ χαμηλότερη από το $0,46$ το οποίο ανέφεραν ο Riley και οι συνεργάτες του (1949) που χρησιμοποίησαν την μέθοδο του οξυγόνου. Επιπροσθέτως, στα σφάλματα που προκύπτουν λόγω της έλλειψης ευαισθησίας της μεθόδου του οξυγόνου, όταν αυτή χρησιμοποιείται σε ολιγοτροφικά νερά, λειτουργούν οι εποχιακές διακυμάνσεις. Όπως ήδη τονίσαμε, η παραγωγικότητα σε αυτή την περιοχή ανυψώνεται σε μία μεγάλη τιμή κατά το χρονικό διάστημα του φαινομένου ανάβλυσης. Οι Menzel και Ryther (1960) βρήκαν τιμές παρόμοιες με αυτές που βρήκε ο Steemann Nielsen για το μεγαλύτερο μέρος του χρόνου, μα παρατήρησαν ότι ο ρυθμός της πρωτογενούς παραγωγής έφτανε μία κορυφή των $0,83 \text{ grC m}^{-2} \text{ ημέρα}^{-1}$ κατά την άνοιξη, δίνοντας μία ημερήσια παραγωγή $72 \text{ grC m}^{-2} \text{ έτος}^{-1}$ στα 32° B , 65° Δ . Ο σίδηρος φαίνεται να είναι το ιχνοστοιχείο που περιορίζει την πρωτογενή παραγωγή σε αυτήν την περιοχή (Ryther και Guillard, 1959). Ο Thomas, 1969 έδειξε μέσω πειραμάτων τροφικού εμπλουτισμού στον ανατολικό Ισημερινό στον Ειρηνικό Ωκεανό, ότι το άζωτο ήταν το πιο πιθανό περιοριστικό θρεπτικό συστατικό σε νερά χαμηλής παραγωγικότητας και νοτίως και βορείως του Ισημερινού, ενώ σε νερά του Ισημερινού όπου εμφανιζόταν το φαινόμενο ανάβλυσης, κανένα θρεπτικό συστατικό δεν περιόριζε την ανάπτυξη του φυτοπλαγκτού. Ο Hobson και

οι συνεργάτες του (1973) ανέφεραν ένα μέγιστο ρυθμό των 9grC m^{-2} ημέρα⁻¹ στα πλούσια σε θρεπτικά συστατικά νερά του Περού. Αυτός φαίνεται να είναι ο ύψιστος ημερήσιος ρυθμός που παρατηρήθηκε μέχρι στιγμής. Η επίπτωση των μουσώνων στην περιοχή της ινδικής υποηπείρου είναι σημαντική. Στα ανοιχτά της δυτικής ακτής της Ινδίας η αυξημένη παραγωγικότητα γενικά τον Ιούλιο σχετίζεται με τον ΝΔ μουσώνα που προκαλεί την ανάμιξη των επιφανειακών νερών με τα νερά των κατώτερων στρωμάτων (Subrahmanyan, 1960). Στον Ινδικό ωκεανό το νανοπλαγκτόν μεγέθους μικρότερου των $110\mu\text{m}$ είναι υπεύθυνο για μεγάλο μέρος της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας (Saijo 1964, Saijo και Takeske 1965). Παράκτια νερά στους τροπικούς συνήθως εμφανίζουν υψηλή πρωτογενή παραγωγικότητα, η οποία μπορεί να σχετίζεται με τους υψηλούς ρυθμούς αναδημιουργίας των θρεπτικών συστατικών στα ιζήματα, πράγμα που είναι συνέπεια της υψηλής θερμοκρασίας (Steemann Nielsen, 1959). Στα προστατευόμενα παράκτια νερά του Puerto Rico (18° Β, 67° Δ), σε βάθος 0,5 - 5m, πλούσια σε ανθοφορίες των *Phytoflagellates*, βρέθηκαν να δίνουν τιμές πρωτογενούς παραγωγικότητας μεταξύ 0,8 και $8,3\text{grC m}^{-2}$ ημέρα⁻¹ (Burkholder και συνεργάτες, 1967). Σε ένα μολυσμένο και με θολά νερά τροπικό στόμιο ποταμού το Cochín Backwater (9° 58' Β, 76° 15' Α) το φως και όχι τα θρεπτικά συστατικά περιόριζαν την παραγωγή (Qasín και συνεργάτες, 1969). Ο παρατηρούμενος ρυθμός πρωτογενούς παραγωγής εκτιμούνταν με τρεις ανεξάρτητες μεθόδους (ραδιενεργού άνθρακα, οξυγόνου και χλωροφύλλης), οι οποίες έδιναν αρμονικά αποτελέσματα με ένα μέσο όρο της τάξης 124grC m^{-2} έτος⁻¹.

6.4 Περιοχές της Αρκτικής και της Ανταρκτικής.

Αν και φαίνεται ότι το φυτοπλαγκτόν των μεγάλων πλατών και στο Νότο και στο Βορά κυριαρχείται από διάτομα, αυτό το συμπέρασμα μπορεί να είναι εσφαλμένο, μια και η λήψη των δειγμάτων έχει γίνει κυρίως με δίκτυα (Allen, 1971). Η Zernova (1970) βρήκε ότι τα διάτομα αποτελούσαν πάνω από το 99% του ολικού αριθμού των κυττάρων σε δείγματα που συλλέχθησαν με φυάλες Nansen, από τον Νότιο ωκεανό. Πάραυτα, ο Balech (1970) υποστηρίζει ότι το *Dictyocha speculum* μερικές φορές ξεπερνά σε αριθμό οποιοδήποτε είδος διατόμου. Η Hasle (1969) που ανέλυσε δείγματα από φυάλες συλλογής Nansen, από το Ν. Ειρηνικό ωκεανό συμπέρανε ότι τα διάτομα ήταν κυρίαρχα στα νερά της Ανταρκτικής, αν και τα νανοπλαγκτονικά μαστιγωτά ήταν συνήθως αριθμητικώς πιο άφθονα. Βρήκε ότι τα δινομαστιγωτά ήταν σπάνια. Η *Phaeocystis* είναι σε αφθονία κατά καιρούς και στην Αρκτική και στην Ανταρκτική (δες για αναφορές τον Allen, 1971). Η φυσιολογία του φυτοπλαγκτού του ψυχρού νερού απαιτεί περαιτέρω μελέτη. Το πρόβλημα της προσαρμογής στις χαμηλές θερμοκρασίες παραμένει άλυτο και ενδείξεις ότι η αφομοίωση των δυσδιάλυτων οργανικών ουσιών παίζει κάποιο ρόλο στην επιβίωση, κατά τις μεγάλες περιόδους σκότους, θέλουν επιβεβαίωση (Fogg και Horn 1970, Allen 1971).

Υδρογραφικώς τα νερά της Αρκτικής και της Ανταρκτικής είναι αρκετά διαφορετικά. Τα πρώτα περιβάλλονται από γη και το νερό εισχωρεί σε αυτά από τα λίγα ανοίγματα του Ατλαντικού και του Ειρηνικού ωκεανού, δημιουργώντας σύνθετες ζώνες ανάμιξης. Ο Νότιος ωκεανός περιβάλλει την ήπειρο

της Ανταρκτικής. Η επικράτηση των δυτικών ανέμων και η απουσία μεγάλων μαζών γης συνδυάζονται για να δημιουργήσουν ένα σχετικά ομοιόμορφο περι-πολικό περιβάλλον, με την Ανταρκτική σύγκλιση σαν εμφανές όριο στο Βορρά. Οι κινήσεις των υδάτων στο Νότιο ωκεανό φέρνουν πλούσια σε θρεπτικά συστατικά ύδατα του πυθμένα στην επιφάνεια, ενώ το φαινόμενο ανάβλυσσης είναι σπάνιο στην περιοχή την Αρκτικής. Κατά συνέπεια υπάρχουν σημαντικές διαφορές στις συγκεντρώσεις των θρεπτικών συστατικών, όπως των φωσφορικών, νιτρικών και πυριτικών. Οι μέσες τιμές υπολογισμένες από τον Allen (1971) ήταν 3 - 40 φορές υψηλότερες για την Ανταρκτική σε σχέση με την Αρκτική. Εν όψει αυτού και του γεγονότος ότι τα χαρακτηριστικά είδη φυτοπλαγκτού που βρίσκονται στους δύο ωκεανούς είναι διαφορετικά, δεν αποτελεί έκπληξη ότι κάποιοι πιστεύουν πως υπάρχουν διαφορές και στη φυσιολογία των φυκών (Allen, 1971).

Η Αρκτική περιοχή, η οποία καθορίζεται ως η υδάτινη μάζα η οποία, τουλάχιστον ως τα 100 - 200 μέτρα βάθος, παράγεται αποκλειστικά από την πολική θάλασσα, γενικά θεωρείται ότι είναι μη παραγωγική. Παρατηρήσεις που έγιναν στην κεντρική Βόρεια πολική θάλασσα από τον σταθμό άλφα του Drift, το επιβεβαίωσαν αυτό (Αγγλία, 1959). Οι Sokolova και Solon'yeva (1971) που έκαναν εκτιμήσεις από τον Απρίλιο ως τον Οκτώβριο σε παράκτια νερά στην ακτή του Murmansk, βρήκαν τις υψηλότερες τιμές πρωτογενούς παραγωγικότητας να είναι περίπου $30 \text{mgC m}^{-3} \text{ ημέρα}^{-1}$. Τα αποτελέσματά τους έδειχναν μία ετήσια παραγωγή της τάξης των 20gC m^{-2} . Τα υπό την Αρκτική νερά φαίνεται να είναι πολύ παραγωγικά, αν και οι εκτιμήσεις πρωτογενούς παραγωγικότητας σε αυτά φαίνεται να είναι λίγες.

Οι πληροφορίες για την πρωτογενή παραγωγικότητα στο Νότιο ωκεανό επανεξετάστηκαν από τον *Ei-Sayed* (1966, 1967, 1970a). Σχετικά μικρή φωτοσυνθετική δραστηριότητα ($\leq 15\text{mgC m}^{-2} \text{ώρα}^{-1}$) βρέθηκε στο πέρασμα του *Drake*, στην ανατολική θάλασσα του *Weddell*, στην θάλασσα *Bellinghausen*, τον τομέα του Ειρηνικού ωκεανού μεταξύ 75° και 150° Δ (*Ei-Sayed*, 1967) και τον τομέα του Ανταρκτικού και Ινδικού ωκεανού μεταξύ 40° Δ και 100° Α (*Saijo* και *Kawashima*, 1964). Υψηλές τιμές ($\geq 15\text{mgC m}^{-2} \text{ώρα}^{-1}$) βρέθηκαν ανατολικά της *Tierra del Fuego*, στον χώρο πλησίον των νήσων των νοτίων *Ορκάδων*, στην ΝΔ θάλασσα του *Weddell*, στη θάλασσα του *Ross* και στα νερά δυτικά της χερσονήσου της Ανταρκτικής (*Ei-Sayed*, 1967). Ο *Ei-Sayed* (1967) κατέγραψε $3,2\text{grC m}^{-2} \text{ημέρα}^{-1}$ τον Φεβρουάριο του 1965, στο στενό του *Gerlache* ($64^\circ 30' \text{ N}$, $62^\circ 30' \text{ Δ}$) και οι *Mandelli* και *Burkholder* (1966) ανέφεραν μία τιμή της τάξης των $3,62\text{grC m}^{-2} \text{ημέρα}^{-1}$, κοντά στην νήσο *Deception* ($63^\circ 0' \text{ N}$, $60^\circ 30' \text{ Δ}$). Ο *Horne* και οι συνεργάτες του (1969) που έκαναν παρατηρήσεις για τα παράκτια νερά έξω από τη νήσο *Signy* ($60^\circ 43' \text{ N}$, $45^\circ 38' \text{ Δ}$) βρήκαν μία κορύφωση στην πρωτογενή παραγωγικότητα της τάξης των $250\text{mgC m}^{-2} \text{ώρα}^{-1}$ στις αρχές του Φεβρουαρίου το 1967 και υπολόγισαν την ολική για την εποχή να είναι 130grC m^{-2} . Μία πυκνή κηλίδα φυτοπλαγκτού σε ένα τμήμα της θάλασσας του *Weddell* ($74^\circ 59' \text{ N}$, $60^\circ 57' \text{ Δ}$), προσβάσιμη μόνο με παγοθραυστικό, βρέθηκε από τον *Ei-Sayed* (1971) να έχει μία πρωτογενή παραγωγή $65\text{mgC m}^{-2} \text{ώρα}^{-1}$, ισοδύναμο αυτής σε ημερήσια βάση είναι ο αριθμός $1,56\text{grC m}^{-2}$. Αυτές οι τιμές (που είναι τόσο υψηλές, όσο κάθε άλλη που καταγράφηκε στους ωκεανούς) δείχνουν ότι η χαμηλή θερμοκρασία δεν είναι περιοριστικός παράγοντας και είναι σύμφωνες με αυτό που θα αναμενόταν σε

περιόδους μακρών ημερών και αφθονίας θρεπτικών συστατικών. Το πρόβλημα είναι να εξηγηθούν οι χαμηλές τιμές, οι οποίες προκύπτουν στο μεγαλύτερο μέρος του Νότιου ωκεανού. Φαίνεται πιθανό, όπως οι Saijo και Kawashima (1964) υποστήριξαν, ότι το βάθος του αναμιγνυόμενου στρώματος είναι συνήθως μεγαλύτερο αυτού του ευτροφικού στρώματος και έτσι το μέσο ποσό φωτός που δέχεται κάθε κύτταρο είναι χαμηλό. Αυτή η άποψη ενισχύεται από το γεγονός ότι η πρωτογενής παραγωγικότητα είναι χαμηλή στην Ανταρκτική σύγκλιση, όπου η κάθετη ανάμιξη είναι έντονη (El-Sayed και Mandelli 1965, Hasle 1969), ενώ είναι υψηλή υπό σταθερές συνθήκες που δημιουργούνται ανάμεσα στον θρυμματισμένο και τον στρωματοποιημένο πάγο (Hasle 1969, El-Sayed 1971).

Ο θαλάσσιος πάγος που καλύπτει το 12% της συνολικής επιφάνειας των ωκεανών, μπορεί να παρέχει άσυλο για την ανάπτυξη, με έντονους ρυθμούς, των φυκών. Παρέχει ένα σύνθετο περιβάλλον (Bunt 1963, Weeks 1966, El-Sayed 1971b) με ένα εύρος κατοίκων, οι ακραίες περιπτώσεις του οποίου αντιπροσωπεύονται από το αμυδρά φωτισμένο υπόστρωμα των χαλαρά συναθροιζόμενων παγοκρυστάλλων και από τους φακούς του χαμηλής αλατότητας λιωμένου νερού, που βρίσκονται στην επιφάνεια του πυκνού και σκληρού άνω στρώματος. Διάτομα, χρυσοφύκη και πράσινα μαστιγωτά είναι συχνά ευρισκόμενα εν αφθονία, ενώ τα δεινομαστιγωτά όχι και τόσο. Αυτή η παγετική χλωρίδα φαίνεται να είναι ξεχωριστή της αληθινής πλαγκτονικής χλωρίδας (Bunt, 1966). Μελέτες με αξενικές καλλιέργειες διατόμων θαλασσινού πάγου έδειξαν ότι αυτά προσαρμόζονται στη χαμηλή θερμοκρασία και στη χαμηλή ένταση φωτός. Ο Bunt (1967)

βρήκε ότι η ένταση αντιστάθμισης για τη *Fragilaria sublinearis* στους 6,8°C ήταν περίπου 0,0005ly min⁻¹ ή 70lux, περίπου το 0,17 της εντάσεως που συνήθως παίρνεται ως σημείο αντιστάθμισης για τα πλαγκτονικά φύκη και σε χαμηλότερες θερμοκρασίες, ακόμα χαμηλότερες εντάσεις αναμένονται να προκύψουν. Η πρωτογενής παραγωγικότητα στο θαλάσσιο πάγο είναι δύσκολο να μετρηθεί, μα ο Bunt (1966), που αναφέρει ένα ρυθμό κορύφωσης της τάξης των 3,8mgC m⁻³ ώρα⁻¹, κάνει μία δοκιμαστική εκτίμηση της τάξης των 0,1 μετρικών τόνων × εκτάριο⁻¹ × έτος⁻¹ (10gr m⁻² έτος⁻¹), η οποία είναι χαμηλή συγκρινόμενη με τιμές για το πλαγκτόν, στα ανοιχτά νερά της Ανταρκτικής. Μετρήσεις που έγιναν με την μέθοδο του ¹⁴C, με καταδύσεις κάτω από τον θαλάσσιο πάγο της Αρκτικής, έδωσαν τιμές οι οποίες κυμαίνονταν από 7,7mgC m⁻² ώρα⁻¹, κοντά στην κορύφωση μιας κηλίδας φυκών, ως 0,3mgC m⁻² ώρα⁻¹, ακριβώς πριν την τήξη (Clasby και συνεργάτες, 1973).

6.5 Συμπεράσματα.

Συμπερασματικά μπορούμε να πούμε ότι στις ανοιχτές θάλασσες έχουμε μεγάλη ποικιλία παραγωγής πρωτογενών οργανισμών. Στις τροπικές θάλασσες, όπου γίνεται ανάμιξη των θαλάσσιων μαζών των δύο ημισφαιρίων και αύξηση της θερμοκρασίας, έχουμε αυξημένη παραγωγή. Στις βόρειες θάλασσες παρουσιάζεται περιοδικά αύξηση ή παρακμή της παραγωγικότητας και αυτό οφείλεται στα ρέοντα ύδατα από τις αρκτικές περιοχές. Φανερό σημάδι της αύξησης είναι η αύξηση των αλιευμάτων. Στις πολικές περιοχές η πρωτογενής παραγωγή παραμένει σχετικά σε σταθερά επίπεδα,

όσον αφορά είδη που έχουν προσαρμοστεί κατάλληλα στις χαμηλές θερμοκρασίες. Στις κλειστές θάλασσες έχουμε δύο κατηγορίες, αυτές που ανανεώνεται το νερό μόνο από την θάλασσα και αυτές στις οποίες ρέουν ποτάμια ή αναβλύζουν ύδατα. Στην πρώτη περίπτωση η αύξηση της παραγωγικότητας οφείλεται στην ανανέωση των υδάτων και στα θρεπτικά στοιχεία που μεταφέρονται με την ανταλλαγή αυτή. Στην δεύτερη περίπτωση η αύξηση της παραγωγικότητας οφείλεται στα θρεπτικά συστατικά και στα ιχνοστοιχεία που υπάρχουν κυρίως στο ίζημα των νερών αυτών.

Τελικά μπορούμε να πούμε ότι σε γενικές γραμμές η αύξηση της παραγωγικότητας οφείλεται σε φυσικοχημικές παραμέτρους, όπως: θερμοκρασία, S, O₂, θρεπτικά συστατικά και ιχνοστοιχεία που υπάρχουν στην περιοχή.

Προτείνουμε λοιπόν στις περιοχές, όπως ο Σαρωνικός, ο Θερμαϊκός κ.λπ., που είναι βεβαρυμένες από φερτά υλικά να βοηθηθεί η πρωτογενής παραγωγή με ανθρώπινη επέμβαση, όπως αύξηση των θρεπτικών συστατικών και κυρίως νιτρικών και φωσφορικών αλάτων.

7. Η ΟΛΙΚΗ ΕΣΟΔΕΙΑ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΣΤΟΥΣ ΩΚΕΑΝΟΥΣ.

Ο Riley (1944) υπολόγισε την ετήσια μικτή παραγωγή της υδρόσφαιρας να είναι $14,6 \times 10^{10}$ μετρικοί τόνοι παγιωμένου άνθρακα, υπό την προϋπόθεση ότι έχουμε μια μέση παραγωγή περίπου 1grC m^{-2} ημέρα⁻¹, όπως δείχνουν οι μετρήσεις οξυγόνου. Οι Steemann Nielsen και Aabye Jensen (1957, 1959) με βάση δικές τους εκτιμήσεις που έγιναν με τη μέθοδο του ραδιενεργού άνθρακα εκτίμησαν την μέση ημερήσια μικτή παραγωγή σε όλες τις θάλασσες να είναι περίπου $0,15\text{grC m}^{-2}$ ημέρα⁻¹, που έδινε αντίστοιχα μία μικρότερη ολική παραγωγή. Ο Vallentyne (1965) αναθεώρησε αυτές τις εκτιμήσεις. Χρησιμοποιώντας μία φωτοσυνθετική αναλογία της τάξης του 1,25 και θεωρώντας την καθαρή παραγωγικότητα να είναι το 60% της μικτής. Υπό αυτές τις προϋποθέσεις, η εκτίμηση του Riley για το θαλάσσιο περιβάλλον πέφτει στους 6×10^{10} μετρικούς τόνους C ανά έτος. Μετά από διορθώσεις για την αποφυγή σφάλματος στην εκτίμηση της αυτο-απορρόφησης *back - scattering in standards* ($\times 1,47$) και στην απελευθέρωση των εξωκυτταρικών προϊόντων της φωτοσύνθεσης ($\times 1,25$), η εκτίμηση της καθαρής παραγωγικότητας από τους Steemann Nielsen και Aabye Jensen γίνεται της τάξης των $2,2 - 2,8 \times 10^{10}$ μετρικούς τόνους C ανά έτος. Από έναν επανυπολογισμό ρωσικών εκτιμήσεων, που έγιναν με τη χρήση του ραδιενεργού άνθρακα, οι Bruyevich και Ivanenkov (1971) κατέληξαν σε ένα μέγεθος $4,4 \times 10^{10}$ μετρικών τόνων C ανά έτος. Οι Platt και Suba Rao (1973), παίρνοντας νέα δεδομένα κατά νου, έδωσαν μία εκτίμηση της τάξης των $3,1 \times 10^{10}$ μετρικών τόνων C ανά έτος. Αν και κανένας εκ των

δύο τελευταίων ζευγών δεν φαίνεται να έλαβε υπ' όψιν του τα εξωκυτταρικά προϊόντα, για αυτό το λόγο οι εκτιμήσεις τους μπορεί να είναι χαμηλές. Μπορεί να θεωρηθεί ότι η σοδειά για τους ωκεανούς είναι περίπου η ίδια με αυτή που υπολογίστηκε για την ξηρά, δηλαδή της τάξης των $2,2 - 3,2 \times 10^{10}$ μετρικών τόνων C ανά έτος. Σε όρους χρήσης ακτινοβολίας, η οποία φτάνει στην επιφάνεια της γης, οι θάλασσες έχουν χαμηλότερη απόδοση σε ότι αφορά την πρωτογενή παραγωγή, η οποία είναι της τάξης του 0,2%, ενώ για την ξηρά είναι 0,4%.

8. Η ΠΙΘΑΝΟΤΗΤΑ ΑΥΞΗΣΗΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΘΑΛΑΣΣΙΟΥ ΦΥΤΟΠΛΑΓΚΤΟΥ.

Πολλές μέθοδοι για τη λήψη αυξημένης σοδειάς από τη θάλασσα, π.χ. καλλιέργεια οστρακοειδών, εξαρτάται από την ικανότητα των οργανισμών να συγκεντρώνουν τροφή, η οποία παράγεται σε μία περιοχή μεγαλύτερου όγκου από αυτόν που καταλαμβάνουν και έτσι δεν περιλαμβάνει καμία αύξηση στην πρωτογενή παραγωγή (Ryther και συνεργάτες, 1972).

Σε προσπάθειες να αυξηθεί η πρωτογενής παραγωγή ένα όριο έχει τεθεί από τη φύση του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και τη διείσδυση του φωτός στο νερό. Η μέγιστη συγκέντρωση χλωροφύλλης *a*, που περιέχεται στην ευφωτική ζώνη φαίνεται να είναι περίπου $0,30\text{gr m}^{-2}$ λιγότερη από το $1,0\text{gr m}^{-2}$ που βρίσκεται σε κλειστές γήινες κοινωνίες, στις οποίες τα ανώτερα φυτά αποτελούν ένα πολύ πιο αποτελεσματικό σύστημα απορρόφησης και διάχυσης του φωτός (Talling 1961, Takahashi και Parsons 1972). Φαίνεται απίθανο το ότι αυτός ο περιορισμός, που είναι κληρονομικός στο υδρόβιο περιβάλλον, μπορεί να ξεπεραστεί χωρίς συσκευές διάχυσης και ανάδευσης, οι οποίες είναι μη πρακτικές σε μεγάλη κλίμακα.

Πάραυτα είναι μόνο σε εξαιρετικά ευνοημένες περιοχές, όπου αυτό το όριο επιτυγχάνεται και συνήθως η διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών καθορίζει το ποσό της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Η προσθήκη

λιπασμάτων, η οποία είναι πραγματοποιήσιμη μόνο σε κλειστές θαλάσσιες περιοχές, αναμφισβήτητα ενεργοποιεί την παραγωγή του φυτοπλαγκτού, αν και στην πράξη δεν είναι εύκολο να εξασφαλιστεί ότι αυτό θα καταλήξει στην αυξημένη παραγωγή ενός δευτερογενούς παραγωγού, τον οποίο εμείς έχουμε διαλέξει (Costlow, 1969). Η δυνατότητα να αντληθεί νερό από μεγάλο βάθος πλούσιο σε νιτρικά, φωσφορικά και άλλα θρεπτικά συστατικά στην επιφάνεια, για να συντηρήσει αυξημένη φυτοπλαγκτονική παραγωγικότητα, έχει εξεταστεί (Roels και συνεργάτες 1971, Da Silva 1971). Εκεί όπου η άντληση γίνεται κοντά στην ακτή το κόστος της μπορεί να αποσβεστεί μέσω της χρήσης κρύου νερού για την παραγωγή γλυκού νερού, κλιματισμού ή ηλεκτρικής ενέργειας, μέσω της διαδικασίας του Claude. Στην ανοιχτή θάλασσα το νερό από το μεγάλο βάθος μπορεί να είναι υποπροϊόν λατόμευσης του πυθμένα. Ένα σχέδιο - πιλότος που λειτουργεί στην βορειότερη ακτή του St. Croix (17° 40' Β, 64° 50' Δ) έδειξε ότι με νερό μεγάλου βάθους, που περιέχει τουλάχιστον 35μgρ ατόμων NO_3^- ή N ανά λίτρο, σοδειές που πλησιάζουν τα 11gρC m⁻² ημέρα⁻¹ μπορεί να ληφθούν (Roels και συνεργάτες, 1971). Πάραυτα, η οικονομική βιωσιμότητα αυτού του σχεδίου πρέπει να τεκμηριωθεί.

Ο συνδυασμός της καλλιέργειας φυκών και της απομάκρυνσης υδάτων υπονόμων ή άλλων οργανικών αποβλήτων, ο οποίος έδειξε να είναι εφικτός στα γλυκά νερά και που σχετικά με αυτόν υπάρχουν αρκετές γνώσεις (Oswald, 1970), μπορεί επίσης να λειτουργήσει και στο θαλασσινό νερό. Εξαρτάται από τη συσχετιζόμενη ανάπτυξη φυκών και βακτηρίων. Τα βακτήρια δίνουν διοξείδιο του άνθρακα και αμμωνία για την ανάπτυξη των

φυκών, μέσω της αποικοδόμησης της οργανικής ύλης και το οξυγόνο που παράγεται κατά την φωτοσύνθεση των φυκών επιταχύνει τη δράση των βακτηρίων. Πιθανόν άμεση φωτο-αφομοίωση ορισμένης οργανικής ύλης από τα φύκη επίσης συμβαίνει. Η σοδειά των φυκών μπορεί να είναι 1,5 μετρικοί τόνοι ξηρού βάρους ανά ένα εκατομύριο γαλόνια νερού υπονόμου ή 150 μετρικοί τόνοι ανά εκτάριο ανά έτος (περίπου $16,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ ημέρα}^{-1}$). Ίσως είναι πιθανόν να χρησιμοποιηθούν φύκη που παρήχθησαν με αυτή τη μέθοδο σαν ανθρώπινη τροφή ή τροφή ζώων, μα υπό τις παρούσες συνθήκες είναι πιο αποδεκτό να μετατραπούν σε τροφή οστρακοειδών ή άλλων ζώων. Οι συνθήκες έντονου ευτροφισμού τείνουν να γίνουν ασταθείς, καρκινοβατόντας μεταξύ αεροβικών και αναεροβικών συνθηκών, σύμφωνα με το ποσό του φωτός που λαμβάνεται και άλλες συνθήκες και είναι μη κατάλληλο ως κατοικία για δευτερογενείς παραγωγούς, που είναι χρήσιμοι ως φαγητό. Ο Ryther και οι συνεργάτες του (1972) περιέγραψαν πειράματα - πιλότους πάνω σε αυτό που ονόμαζαν ελεγχόμενο ευτροφισμό. Σε αυτά, θαλασσινό νερό εμπλουτισμένο με νερά υπονόμων χρησιμοποιείται για την ανάπτυξη φυτοπλαγκτού. Το νερό τότε ανακυκλώνεται μέσω δεξαμενών που περιέχουν στρείδια και άλλα δίθυρα. Οι καλλιέργειες φυκών πέτυχαν μία σοδειά της τάξης των 8 gC ξηρού βάρους m^{-2} ημέρα⁻¹ και σε μία περίοδο 30 ημερών με θερμοκρασία 7 - 10°C, τα στρείδια αφαίρεσαν το 77% των φυκών που έμπαιναν στο σύστημα, μετατρέποντας το 22% του φιλτραριζόμενου υλικού σε σάρκα. Αυτά τα αποτελέσματα μας κάνουν να ελπίζουμε για ένα αποτελεσματικό μέσο, με το οποίο θα αποφεύγουμε τη ρύπανση και θα λαμβάνουμε περισσότερο φαγητό από τη θάλασσα.

9. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Allen, M. B. (1971). *Ann. Rev. Ecol. System.* **2**, 261.
- Allen, M. B. and Arnon, D. I. (1955). *Physiol. Plant.* **8**, 653.
- Anderson, G. C. (1964). *Limnol. Oceanogr.* **9**, 284.
- Anderson, G. C. and Zeutschel, R. P. (1970). *Limnol. Oceanogr.* **15**, 402.
- Antia, N. J., McAllister, C. D., Parsons, T. R., Stephens, K. and Strickland, J. D. H. (1963). *Limnol. Oceanogr.* **8**, 166.
- Arnon, D. I. and Wessel, G. (1953). *Nature, Lond.* **172**, 1039.
- Arthur, C. R. and Rigler, F. H. (1967). *Limnol. Oceanogr.* **12**, 121.
- Bainbridge, R. (1957). *Biol. Rev.* **32**, 91.
- Balech, E. (1970). In "Antartic Ecology" (M. W. Holdgate, ed.) Vol. 1, pp. 143 - 147. Academic Press, London.
- Barnes, H. and Hasle, G. R. (1957). *Nytt Magasin for Botanikk*, **5**, 113.
- Berge, G. (1958). *Rapp. Cons. Explor. Mer.* **144**, 85.
- Bruyevich, S. and Ivanenkov, V. N. (1971). *Oceanology*, **11**, 694.
- Bunt, J. S. (1963). *Nature, Lond.* **199**, 1255.
- Caperon, J. (1968). *Ecology*, **49**, 866.
- Carlucci, A. F. and Silbernagel, S. B. (1969). *J. Phycol.* **5**, 64.
- Cassie, R. M. (1963). *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **1**, 223.
- Cooper, L. H. N. (1958). *Rapp. Cons. Explor. Mer.* **144**, 35.
- Currie, R. I. (1958). *Rapp. Cons. Explor. Mer.* **144**, 96.

- Da Silva, P. de C. M. (1971). In "Fertility of the Sea" (J. D. Costlow, Jr., ed.), Vol. 2 pp. 463 - 468. Gordon and Breach, New York.
- Doty, M. S. (1959). *J. Mar. Biol. Ass. India*. **1**, 66.
- Droop, M. R. (1961b). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **41**, 69.
- Ebata, T. and Fujita, Y. (1971). *Plant Cell Physiol. Tokyo*, **12**, 533.
- El-Sayed, S. Z. (1970b). In "Symposium on Antarctic Ice and Water Masses" Tokyo. pp. 35 - 54.
- Eppley, R. W. and Thomas, W. H. (1969). *J. Phycol.* **5**, 375.
- Fee, E. J. (1969). *Limnol. Oceanogr.* **14**, 906.
- Fogg, G. E. (1956). *Ann. Bot. N. S.* **20**, 265.
- Fogg, G. E. (1975). *Primary Productivity*.
- Fries, L. (1966). *Physiol. Pland.* **19**, 800.
- Fuhs, G. W. (1969). *J. Phycol.* **5**, 312.
- Goldman, C. R. and Mason, D. T. (1962). *Science, N. Y.* **136**, 1049.
- Guillard, R. R. L. and Hellebust, J. A. (1971). *J. Phycol.* **7**, 330.
- Harvey, H. W. (1955). "The Chemistry and Fertility of Sea Waters", 224pp. Cambridge University Press.
- Hasle, G. R. (1969). *Hvalradets Skrifter*, No 52, 1.
- Hill, M. N. (ed.) (1963). "The Sea", Vol. 2, 554 pp. Interscience, New York.
- Horne, A. J., Fogg, G. E. and Eagle, D. J. (1969). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **49**, 393.
- Ichimura, S. and Saijo, Y. (1959). *Bot. Mag. Tokyo*, **72**, 193.
- Ignatiades, L. (1973). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 923.
- Jorgensen, E. G. (1966). *Physiol. Plant*, **19**, 789.

- Kumar, H. D. (1964). *J. Exp. Bot.* **15**, 232.
- Lewin, J. C. (1966). *J. Exp. Bot.* **17**, 473.
- McAllister, C. D. (1961). *Limnol. Oceanogr.* **6**, 483.
- Morris, I. and Farrell, K. (1971). *Physiol. Plant.* **25**, 372.
- Myers, J. and Clarke, L. B. (1944). *J. Gen. Physiol.* **28**, 103.
- Nalewajko, C. and Lean, D. R. S. (1972). *J. Phycol.* **8**, 37.
- Ohle, W. (1961). *Verh. Int. Ver. Limnol.* **14**, 113.
- Paasche, E. (1968). *Physiol. Plant.* **21**, 66.
- Parker, B. C., Leeper, G. and Hurni, W. (1968). *Limnol. Oceanogr.* **13**, 172.
- Parsons, T. R., Stephens, K. and Strickland, J. D. H. (1961). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **18**, 1001.
- Platt, T. (1969). *Limnol. Oceanogr.* **14**, 653.
- Qasim, S. Z., Bhattathiri, P. M. A. and Devassy, U. P. (1972). *Mar. Biol.* **16**, 22.
- Rabinowitch, E. I. and Govindjee. (1969). "Photosynthesis" 273pp. Jonh Wiley & Sons, New York.
- Reynolds, N. (1973). *Br. phycol. J.* **8**, 135.
- Riley, G. A., Stommel, H. and Bumpus, D. F. B. (1949). *Bull. Bingham Ocean. Coll.* **12**, 1.
- Robinson, G. A. (1970). *Bull. Mar. Ecol.* **6**, 33.
- Ryther, J. H. and Menzel, D. W. (1959). *Limnol. Oceanogr.* **4**, 492.
- Saijo, Y. (1964). *J. Oceanogr. Soc. Jap.* **19**, 187.
- Sorokin, C. (1965). *Biochim. Biophys. Acta*, **94**, 42.
- Steele, J. H. (1956). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **35**, 1.
- Steeman Nielsen, E. (1952), *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **18**, 117.

- Strickland, J. D. H. (1960). *Fish. Res. Bd. Can. Bull. No 122*, 172pp.
- Suba Rao, D. V. (1965). *Aust. J. Mar. Freshw.* **16**, 273.
- Takahashi, M. and Parsons, T. R. (1972). *Indian J. Mar. Sci.* **1**, 61.
- Talling, J. F. (1957). *Proc. R. Soc. B.* **147**, 57.
- Tamiya, H. (1966). *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **17**, 1.
- Thomas, J. P. (1971). *Mar. Biol.* **11**, 311.
- Thomas, W. H. (1966). *J. Phycol.* **2**, 17.
- Tolbert, N. E. and Zill, L. P. (1956). *J. Biol. Chem.* **222**, 895.
- UNESCO (1966) "Monographs on Oceanographic Methodology 1". UNESCO Paris, 69pp.
- Vallentyne, J. P. (1965). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **18**, Suppl. 309.
- Vollenweider, R. A. (1965). *Mem Ist. Ital. Idrobiol.* **18**, Suppl. 425.
- Watt, W. D. (1965). *Limnol. Oceanogr.* **10**, 298.
- Wetzel, R. G. (1965). *Ecology*, **46**, 540.
- Williams, P. J. ie B., Berman, T. and Holm-Hansen, O. (1972). *Nature. New Biology*, **236**, 91.
- Yentsch, C. S. (1963). *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **1**, 157.
- Zernova, V. V. (1970). In "Antartic Ecology" (M. W. Holdgate, ed.), Vol. 1. pp. 136 - 142. Academic Press, London.
- Zlobin, V. S. (1972). *Oceanology*, **12**, 550.