

# ΜΕΡΟΣ ΔΕΥΤΕΡΟ

## Δομή και λειτουργία του οικοσυστήματος

### 1. Γενικά για τη δομή και τη λειτουργία του οικοσυστήματος

Η δομή καθορίζει τις λειτουργίες οι οποίες επιτελούνται μέσα στο οικοσύστημα, αλλά και αντιστρόφως, οι λειτουργίες επενεργούν πάνω στη δομή του τροποποιώντας την λειτουργία.

Ο απλούστερος τρόπος διαίρεσης των συστατικών ενός οικοσυστήματος είναι ο **δομικός**. Υπάρχουν ασφαλώς, διάφορες παραλλαγές της δομικής διαίρεσης ενός οικοσυστήματος, κοινός τόπος των οποίων είναι ότι, τα βιοτικά συστατικά του χωρίζονται από τα αβιοτικά (Daubenmire 1968, Dajoz 1972, Ντάφης 1974, Odum 1983).

Για την ευκολότερη όμως ανάλυση και μελέτη του οικοσυστήματος θεωρούμε ότι είναι σκόπιμη η διαίρεσή του στις ακόλουθες δομικές μονάδες (Παπαναστάσης και Νοϊτσάκης 1992).

#### **(1). Οργανικά και ανόργανα συστατικά**

Στα οργανικά συστατικά περιλαμβάνονται κυρίως οι πρωτεΐνες, οι υδατάνθρακες, τα λίπη κ.λ.π. Στα ανόργανα συστατικά περιλαμβάνονται το νερό, το διοξείδιο του άνθρακα, το οξυγόνο, το άζωτο, τα φωσφορικά άλατα κ.λ.π., τα οποία παίρνουν μέρος στα βιογεωχημικά κυκλώματα.

#### **(2). Φυσικοί παράγοντες**

Στους φυσικούς παράγοντες περιλαμβάνονται η ηλιακή ακτινοβολία, ο αέρας, το νερό, το έδαφος με το γεωλογικό υπόθεμα και οι κλιματικές συνθήκες, αντικείμενα που εξετάσαμε στο προηγούμενο μέρος. Μεταξύ των κλιματικών συνθηκών ιδιαίτερη σημασία έχει η υγρασία, η θερμοκρασία και η εξατμισοδιαπνοή.

#### **(3). Οργανισμοί παραγωγής**

Στους οργανισμούς πρωτογενούς παραγωγής περιλαμβάνονται τα χλωροφυλλούχα κυρίως φυτά, τα οποία είναι και τα μόνα ικανά να σχηματίζουν πολύπλοκες οργανικές ενώσεις π.χ. υδατάνθρακες, πρωτεΐνες και λίπη, από απλές ανόργανες ουσίες π.χ. CO<sub>2</sub> και άλλα ανόργανα συστατικά, δια μέσου της φωτοσύνθεσης με τη βοήθεια της χλωροφύλλης και της ηλιακής ενέργειας. Συνεπώς, οι

**αυτότροφοι** αυτοί οργανισμοί ονομάζονται και **παραγωγοί** και αποτελούν την κύρια πηγή τροφής για τους **καταναλωτές**, οι οποίοι διαιρούνται σε **οργανισμούς κατανάλωσης** ή **μακροκαταναλωτές** και σε **οργανισμούς αποσύνθεσης** ή **μικροκαταναλωτές**.

Στους οργανισμούς κατανάλωσης (μακροκαταναλωτές) περιλαμβάνονται οι **καταναλωτές πρώτου βαθμού**, στους οποίους ανήκουν τα φυτοφάγα ζώα, καθώς και τους **καταναλωτές δεύτερου ή μεγαλύτερου βαθμού**, τους οποίους αποτελούν τα διάφορα σαρκοφάγα ζώα.

Στην κατηγορία των οργανισμών αποσύνθεσης υπάγονται όλοι οι **σαπροφυτικοί μικροκαταναλωτές**, όπως π.χ. τα βακτήρια και οι μύκητες, οι οποίοι συντελούν στην λειτουργία της ανοργανοποίησης του οργανικού υλικού.

## 2. Τρόποι κατανόησης της ρύθμισης της λειτουργίας του Οικοσυστήματος

Η πρωτογενής παραγωγή αναδεικνύει το μέγεθος της ροής της ενέργειας και της κυκλικής διαδρομής των χημικών στοιχείων μέσα στα οικοσυστήματα. Τα πιο παραγωγικά συστήματα είναι τα δάση της βροχής της τροπικής ζώνης, οι κοραλλιογενείς ύφαλοι και τα δέλτα των ποταμών, όπου οι ευνοϊκοί συνδυασμοί της υψηλής θερμοκρασίας, του άφθονου ύδατος και του έντονου ηλιακού φωτός προωθούν τάχιστα την φωτοσύνθεση και την αφομοίωση. Όμως, η ανάπτυξη των φυτών ασφαλώς εξαρτάται και από την αναγέννηση (ανάπλαση) των χημικών στοιχείων με τη βοήθεια των βιολογικών διαδικασιών, οι οποίες από μόνες τους είναι πολύ ευαίσθητες απέναντι στις συνθήκες της θερμοκρασίας, της υγρασίας, και μερικές άλλες. Πως λοιπόν θα μπορέσουμε να ξεδιαλύνουμε τους παράγοντες αυτούς, οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για τη ρύθμιση της λειτουργίας του οικοσυστήματος; Η συσχέτιση της παραγωγής με τους φυσικούς παράγοντες δεν παρέχουν μια εξήγηση «**αιτίου – αιτιατού**» (αιτίας - αποτελέσματος), διότι οι φυσικοί παράγοντες πρέπει να ασκήσουν την επίδρασή τους στην παραγωγή δια μέσου μιας ποικιλίας διαδρομών.

Διευκρινιστικά, θα μπορούσαμε να πούμε ότι είναι σχετικά απλό θέμα να ρυθμιστεί η λειτουργία του οικοσυστήματος, εάν χρησιμοποιηθεί, για παράδειγμα, αναγκαστικά και μέχρι εξαντλήσεώς της μόνο μια μοναδική πηγή για την παραγωγή. Ο,τιδήποτε θα έλεγχε την προμήθεια της πηγής αυτής, θα μπορούσε να ελέγξει και τη λειτουργία του οικοσυστήματος, με τον ίδιο ακριβώς τρόπο με το οποίο το πεντάλ της επιτάχυνσης ελέγχει την ταχύτητα κίνησης του αυτοκινήτου. Αλλά δυστυχώς, ακόμη και κάτω από τις πλέον ευνοϊκές συνθήκες, τα φυτά αφομοιώνουν μόνο το 1 έως 2% της ενέργειας του φωτός που φτάνει στην επιφάνεια της γης. Ακόμη, ούτε όλες οι ποσότητες του ύδατος, οι οποίες εισέρχονται στο σύστημα, διαφεύγουν με την διαπνοή από τις επιφάνειες των φυτών, ενώ τα φυτά δεν εξαντλούν τα απαραίτητα για την λειτουργία τους χημικά στοιχεία από το έδαφος.

Ας μην μας εκπλήσσει λοιπόν το γεγονός ότι, οι οικολόγοι έχουν πολλά να κάνουν ακόμη για να μπορέσουν να επιλύσουν τον έλεγχο της παραγωγικότητας στα πιο πολλά οικοσυστήματα. Τα δεδομένα μπορεί να επιτρέπουν να γίνονται ευρείες συγκρίσεις της λειτουργίας, οι απλές όμως συσχετίσεις μεταξύ των πόρων, των φυσικών συνθηκών και της παραγωγής, δείχνουν απλά και μόνο ότι οι εξωτερικοί παράγοντες είναι μόνο ρυθμιστές και δεν υποδεικνύουν πως και που αυτοί δρουν. Είναι συνεπώς, η **σύγκριση** η πρώτη προσέγγιση για να κατανοήσουμε τη λειτουργία του οικοσυστήματος.

Μια δεύτερη προσέγγιση για την κατανόηση της λειτουργίας του οικοσυστήματος είναι ο **πειραματισμός**. Δυστυχώς όμως, όπως είναι γνωστό, τα

πειράματα στην κλίμακα του οικοσυστήματος είναι πολύ δύσκολο να διεξαχθούν. Με ποιο τρόπο θα μπορούσε κάποιος, για παράδειγμα, να εξαλείψει τα αζωτοποιητικά βακτήρια από το έδαφος, χωρίς να αλλάξει τις συνθήκες και τους πόρους που σχετίζονται με αυτά; Σε όποια οικοσυστήματα έχουν διεξαχθεί πειράματα (π.χ. προσθήκη ύδατος ή χημικών στοιχείων σ' ένα σύστημα) είναι δύσκολο να διασφαλιστεί ποιο βήμα ή ποια βήματα επηρεάζονται κατά την κυκλική διαδρομή των κρίσιμων χημικών στοιχείων ή οψέποτε παρατηρούνται αντιδράσεις, οι οποίες να προσομοιάζουν (μιμούνται) με τις φυσικές αλλαγές στα συστήματα.

Μια τρίτη προσέγγιση, μετά την σύγκριση και τον πειραματισμό, είναι η **κατασκευή μοντέλων** (modeling) για τη λειτουργία του οικοσυστήματος, με τη βοήθεια της μελέτης της συμπεριφοράς των μαθηματικών ή των ηλεκτρικών αναλογιών των συστημάτων, σε ευθεία ανταπόκριση με την προσαρμογή των συμβολικών ή ηλεκτρικών ισοδυνάμων των πόρων και των συνθηκών. Η προσέγγιση αυτή απαιτεί λεπτομερή γνώση όλων των κρίσιμων διαδικασιών, οι οποίες ρυθμίζουν τη λειτουργία του οικοσυστήματος, κάτι που απλά μπορεί να ερμηνευθεί ως ο,τιδήποτε ήθελε παρουσιαστεί στο σύστημα, συμπεριλαμβανομένης και της αξιολόγησης των επιμέρους μερών του μοντέλου με την διενέργεια παρατηρήσεων και πειραματισμών *in situ*.

Η προσέγγιση με τη δημιουργία μοντέλων των συστημάτων απετέλεσε και αποτελεί μια μείζονα εστία δραστηριοτήτων για πολλούς ερευνητές. Οι πρώτες προσπάθειες έλαβαν σάρκα στα πλαίσια του Διεθνούς Βιολογικού Προγράμματος (International Biological Program), κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 60 και τις αρχές της δεκαετίας του 70, ιδιαίτερα στα προγράμματα των βιομάτων της τούντρας και των ποολίβαδων (Ricklefs 1990). Σταδιακά όμως, τα μοντέλα έχουν καταστεί τόσο πολύπλοκα και σε τέτοιο σημείο ώστε, πολλές φορές, να έχουν εκμηδενιστεί οι γενικές τους αξίες. Ακόμη και αυτά τα οποία έχουν αναπτυχθεί, ώστε να καταστεί δυνατό να αντικατοπτριστούν κάποια ειδικά οικοσυστήματα, εξαρτήθηκαν από τις λανθασμένες, μερικές φορές, συμπεριφορές των συγκεκριμένων διαδικασιών. Εκείνο το οποίο παραμένει αδιαμφισβήτητο όμως είναι ότι, **για να κατασκευαστεί ένα μοντέλο το οποίο θα προσομοιάζει με τις πολυπλοκότητες της φύσης, αυτό θα πρέπει να ρυθμιστεί με θρησκευτική προσήλωση σε μια μακριά λίστα ανεπιβεβαίωτων, ακόμη, μεταβλητών.**

Στο δεύτερο μέρος που βρισκόμαστε, έχουν επιλεγεί και παρουσιάζονται εκείνα τα μοντέλα, από μια σειρά ποικίλων μοντέλων, τα οποία κατά την άποψή του γράφοντος αποτελούν απλά μοντέλα συστημάτων. Τα μοντέλα αυτά θα χρησιμοποιηθούν για να κατανοηθούν αρτιότερα και πληρέστερα οι έννοιες και οι διαδικασίες της λειτουργίας του οικοσυστήματος, με τον περιορισμένο σκοπό να απολάβουμε μερικές ιδέες, οι οποίες θα μας είναι χρήσιμες για τον έλεγχο της λειτουργίας του οικοσυστήματος και τις οποίες θα χρησιμοποιήσουμε στη συνέχεια για να ερμηνεύσουμε συγκεκριμένες παρατηρήσεις και πειραματικά αποτελέσματα.

## Κεφάλαιο Πέμπτο

### Τροφικές δομές και σχέσεις του οικοσυστήματος

#### 5.1. Οι τροφικές σχέσεις

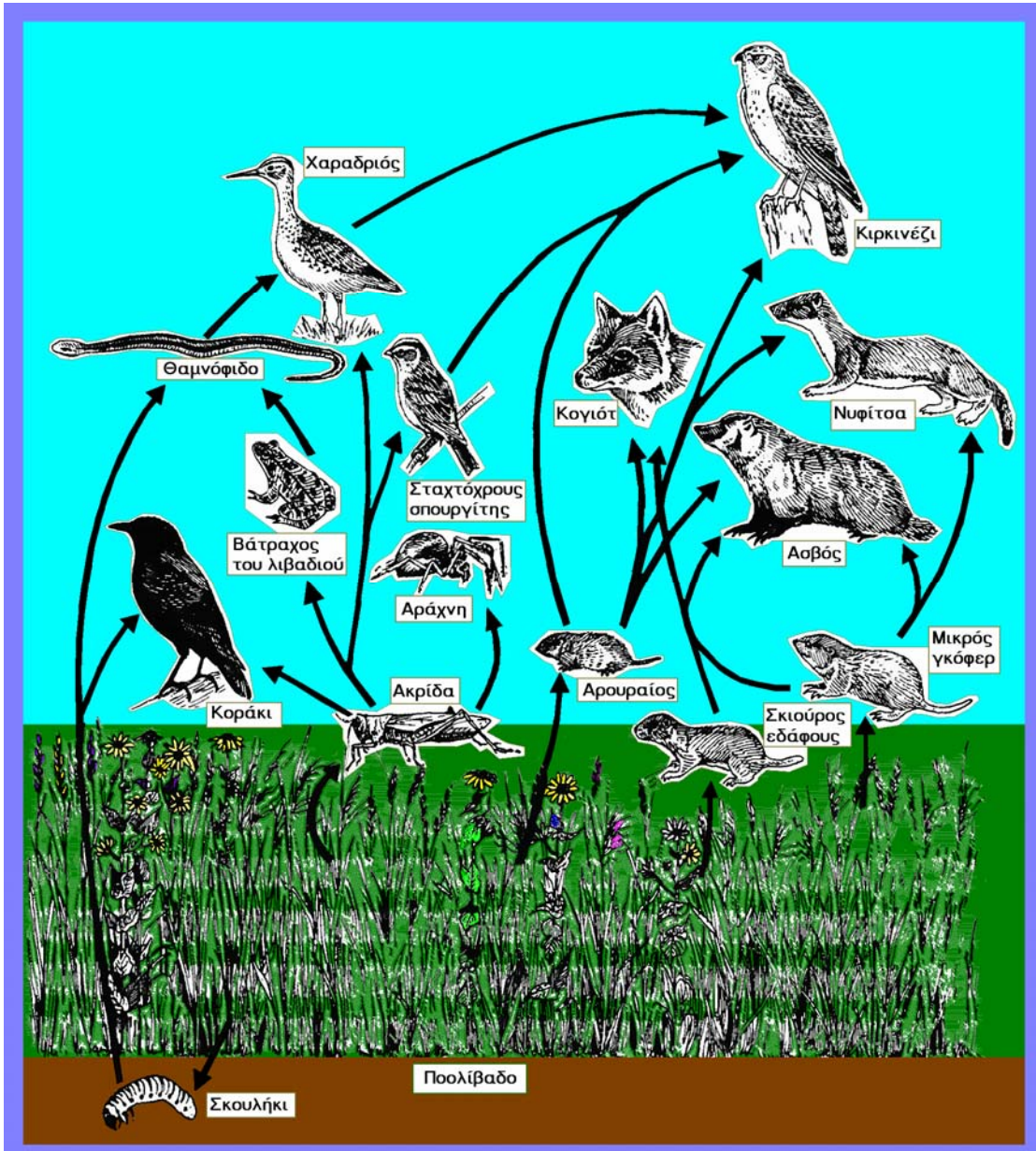
Σε κάθε χερσαίο οικοσύστημα η ποσότητα της βιομάζας των φυτών εξαρτάται και περιορίζεται, τόσο από τη διαθεσιμότητα της ηλιακής ενέργειας, όσο και από την ικανότητα των πράσινων φυτών να δεσμεύουν την ηλιακή ενέργεια, ώστε τελικά να παραχθούν οργανικές ενώσεις, οι οποίες σε τελική ανάλυση αποτελούν τα «καύσιμα της ζωής».

Η μεταφορά της ηλιακής ενέργειας στους οργανισμούς παραγωγής και η στη συνέχεια ροή της προς τις διάφορες δομικές μονάδες του οικοσυστήματος, ολοκληρώνεται εξαιτίας των τροφικών σχέσεων, οι οποίες υφίστανται μεταξύ των δομικών μονάδων. Οι σχέσεις αυτές απεικονίζονται με τη μορφή διαφόρων διαγραμμάτων, τα οποία είναι γνωστά ως **τροφική αλυσίδα** (food chain), **τροφικό δίκτυο** (food web) και **οικολογική πυραμίδα** (ecological pyramid).

Η τροφική σχέση, η ονομαζόμενη **τροφική αλυσίδα** παρουσιάζει διάφορα επίπεδα. Οργανισμοί οι οποίοι ικανοποιούν τις ανάγκες τους από την ίδια πηγή κι απέχουν εξίσου από αυτήν, ανήκουν στο ίδιο **τροφικό επίπεδο** (food level). Το σύνολο των τροφικών επιπέδων αποτελεί τους **κρίκους** της τροφικής αλυσίδας. Οι τροφικές αλυσίδες δεν είναι απλές και μεμονωμένες αλλά διακλαδίζονται, διότι στην ουσία δεν υπάρχει οργανισμός, ο οποίος να τρέφεται αποκλειστικά από έναν άλλο, γεγονός το οποίο ισχύει ιδιαίτερα για τους οργανισμούς, οι οποίοι βρίσκονται περί το τέλος της τροφικής αλυσίδας. Οι διακλαδώσεις των τροφικών αλυσίδων σχηματίζουν το **τροφικό δίκτυο**. Κάθε οικοσύστημα έχει τις δικές του αλληλεπιδράσεις μεταξύ των τροφικών αλυσίδων έτσι ώστε, να μπορούμε να πούμε ότι κάθε οικοσύστημα έχει τη δική του τροφική δομή.

## 5.2. Οι τροφικές αλυσίδες

Η αποθηκευόμενη από τα φυτά ενέργεια, με μια σειρά διαδικασιών, η οποία ονομάζεται **τροφική αλυσίδα** (Εικόνα 5.1) και αφορούν, τόσο την κατανάλωση της τροφής, όσο και την καταναλισκόμενη τροφή, διέρχεται δια μέσου του οικοσυστήματος. Συνήθως, οι τροφικές αλυσίδες είναι περιγραφικές. Όταν όμως λειτουργούν διαγραμματικά, αποτελούνται από μια σειρά βελών, το καθένα από τα οποία στοχεύει από το ένα είδος προς το άλλο, για το οποίο και αποτελεί πηγή τροφής.



**Εικόνα 5.1.** Το τροφικό δίκτυο σε μια λιβαδική βιοκοινότητα. Τα βέλη «ρέουν» από τα είδη τα οποία τρώγονται (εδώδιμα) προς τους καταναλωτές.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Bird (1930).

Στην **Εικόνα 5.1** για παράδειγμα, τα ποώδη φυτά καταναλώνονται από τις ακρίδες, οι ακρίδες καθίστανται η τροφή για τους αργιλόχρους σπουργίτες, και οι

σπουργίτες είναι τα θηράματα των κικρινεζιών (αρπακτικά γεράκια ή γεράκια του λιβαδιού). Η σχέση αυτή μπορεί να γραφτεί ως εξής:

**Πόα** → **Ακρίδα** → **Σπουργίτης** → **Κικρινέζι**

Όμως, όπως άλλωστε δείχνει και το διάγραμμα της **Εικόνας 5.1**, καμία σχέση δεν είναι τελείως γραμμική. Οι πόροι, ιδιαίτερα στην αρχή της αλυσίδας, μοιράζονται. Το ίδιο φυτό τρώγεται από μια ποικιλία θηλαστικών και εντόμων και το ίδιο ζώο καταναλώνεται από πολλά αρπακτικά. Έτσι, οι τροφικές αλυσίδες διασυνδέονται για να σχηματίσουν ένα **τροφικό δίκτυο**, η πολυπλοκότητα του οποίου ποικίλει τόσο μέσα στα οικοσυστήματα, όσο και μεταξύ των οικοσυστημάτων.

### 5.2.1. Οι οργανισμοί οι οποίοι συμμετέχουν στις τροφικές αλυσίδες

Οι συμμετέχοντες σ' ένα τροφικό δίκτυο οργανισμοί μπορούν να διακριθούν σε δύο μεγάλες ομάδες:

- α) τους **οργανισμούς κατανάλωσης (μακροκαταναλωτές)**, και
- β) τους **οργανισμούς αποσύνθεσης (μικροκαταναλωτές)**.

Οι οργανισμοί κατανάλωσης περιλαμβάνουν τους **καταναλωτές πρώτου βαθμού**, στους οποίους ανήκουν τα φυτοφάγα ζώα, καθώς και τους **καταναλωτές δεύτερου ή μεγαλύτερου βαθμού**, τους οποίους αποτελούν τα διάφορα σαρκοφάγα ζώα. Στους οργανισμούς αποσύνθεσης υπάγονται όλοι οι **σαπροφυτικοί μικροκαταναλωτές**, όπως για παράδειγμα τα βακτήρια και οι μύκητες, οι οποίοι συμμετέχουν και υλοποιούν την λειτουργία της ανοργανοποίησης της οργανικής ύλης, τελικό αποτέλεσμα της οποίας είναι η παραγωγή ανόργανων θρεπτικών στοιχείων, τα οποία μπορούν στη συνέχεια να χρησιμοποιηθούν και πάλι από τα φυτά. Τέλος, στην ανοργανοποίηση της οργανικής ουσίας σημαντικό ρόλο παίζουν και τα ζώα, τα οποία είναι γνωστά και ως **νεκροφάγα ζώα**.

#### 5.2.1.1. Καταναλωτές πρώτου βαθμού (φυτοφάγοι οργανισμοί)

Η διατροφή με φυτικούς ιστούς είναι ο ξενιστής των καταναλωτών των φυτών, των **φυτοφάγων οργανισμών** (herbivores). Αυτοί έχουν την ικανότητα να μετατρέπουν την αποθηκευμένη στους φυτικούς ιστούς ενέργεια σε ζωικό ιστό. Ο ρόλος τους στην κοινότητα είναι ουσιώδης, δεδομένου ότι χωρίς αυτούς, τα υψηλότερου βαθμού τροφικά επίπεδα δεν θα μπορούσαν να υπάρξουν. Ο Άγγλος Οικολόγος Charles Eldon στο κλασικό του σύγγραμμα *Animal Ecology* (1927), εισηγήθηκε να χρησιμοποιηθεί ο όρος «key industry» (βιομηχανία κλειδί) για να καταδείξει ότι τα ζώα τα οποία τρέφονται από τα φυτά βρίσκονται σε τέτοια πληθώρα, ώστε πολλά άλλα ζώα να εξαρτώνται από αυτά για την διατροφή τους.

Μόνο οι φυτοφάγοι οργανισμοί είναι προσαρμοσμένοι να διαβιώνουν στη βάση μιας υψηλής κυτταρικής διαίτας. Η διαφοροποίηση στη δομή των δοντιών, τα περίπλοκα στομάχια, τα μεγάλα μήκους έντερα, ένα καλά ανεπτυγμένο τυφλό έντερο και η συμβίωση της χλωρίδας και της πανίδας, είναι μερικές από τις παραμέτρους οι οποίες αναδεικνύουν τον βαθμό της προσαρμογής. Ας πάρουμε για παράδειγμα τα μηρυκαστικά, και πιο συγκεκριμένα ένα ελάφι. Τα ελάφια έχουν τέσσερα στομαχικά διαμερίσματα. Καθώς αυτά βόσκουν, κόβουν την τροφή τους γρήγορα και το υλικό το οποίο καταναλώνουν κατεβαίνει στο πρώτο και το δεύτερο στομάχι (η μεγάλη κοιλία), όπου πολτοποιείται με την προσθήκη του νερού, μαλακώνει με τη συνδρομή της μυϊκής

δράσης και ζυμώνεται με τη βοήθεια των βακτηρίων. Τα βακτήρια μετατρέπουν μέρος των κυτταρινών, των αμύλων και των σακχάρων σε μικρής αλυσίδας πτητικά λιπαρά οξέα. Τα οξέα αυτά απορροφούνται ταχύτατα από την κυκλοφορία του αίματος και οξειδώνονται για να προσδώσουν στα θηλαστικά την κύρια μορφή της ενέργειας. Με την ησυχία τους (βλέπε στάλος), τα μηρυκαστικά επαναφέρουν στη στοματική κοιλότητα το άπεπτο τμήμα, το μασούν τελείως και το επανακαταπίνουν.

Τα λαγόμορφα είδη (κουνέλια, λαγοί, «πίκας»), έχουν ένα απλό στομάχι και ένα μεγάλο τυφλό έντερο. Κατά τον σχηματισμό των κοπρανωδών σβώλων, μέρος του πεφθέντος υλικού προσβάλλεται από τους μικροοργανισμούς του στομάχου και αποβάλλεται στο μεγάλο έντερο με τη μορφή υγρών, μαλακών σβώλων, οι οποίοι περιβάλλονται από μια πρωτεϊνικής υφής μεμβράνη. Οι μαλακοί σβώλοι, οι οποίοι ας σημειωθεί παρουσιάζουν υψηλότερη περιεκτικότητα σε πρωτεΐνη και χαμηλότερη σε ακατέργαστες ίνες από τις αντίστοιχες περιεκτικότητες των σκληρών κοπρανωδών σβώλων, επαναπέπτονται (το φαινόμενο της κοπροφαγίας). Το ποσό των κοπράνων τα οποία ανακυκλώνονται με την κοπροφαγία είναι αρκετά υψηλό, με ποσοστά τα οποία ποικίλουν από 50 έως 80%. Η επανάπεψη αυτή θεωρείται ότι είναι σημαντική για δύο λόγους. Ο πρώτος λόγος διότι παρέχει βακτηριολογικά συντιθέμενες βιταμίνες Β και ο δεύτερος διότι εξασφαλίζει μια περισσότερο πλήρη πέψη του ξηρού υλικού και μια καλύτερη χρησιμοποίηση της πρωτεΐνης.

### 5.2.1.2. Καταναλωτές δευτέρου βαθμού (σαρκοφάγοι οργανισμοί)

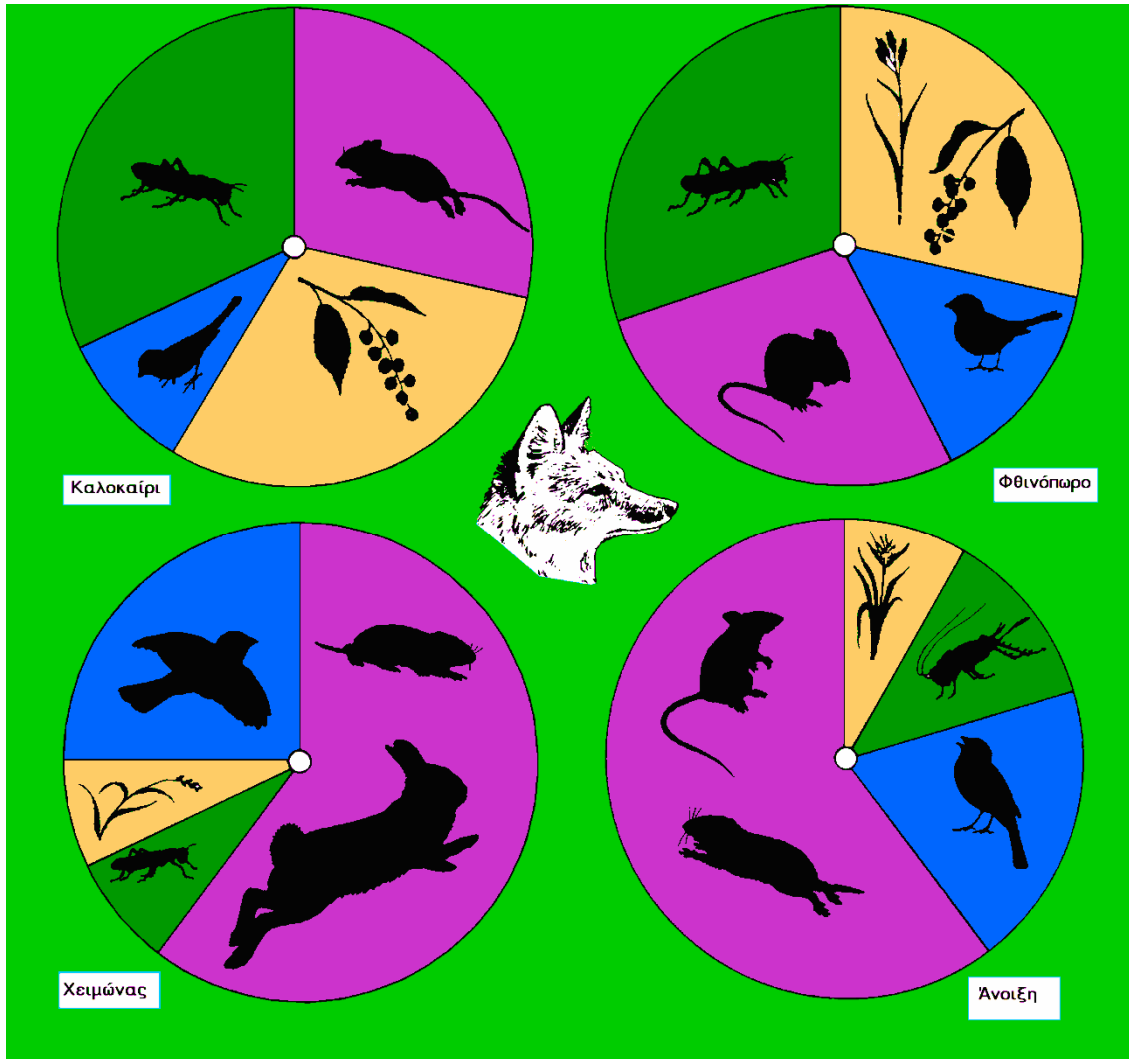
Οι φυτοφάγοι οργανισμοί είναι με τη σειρά τους η πηγή της ενέργειας για τους **σαρκοφάγους οργανισμούς** (carnivores). Με απλά λόγια αυτοί είναι τα ζώα τα οποία τρέφονται με άλλα ζώα. Στη λαϊκή σκέψη, οι σαρκοφάγοι οργανισμοί θεωρούνται ότι είναι οι μεγαλύτεροι οργανισμοί, οι οποίοι φονεύουν και τρώνουν τα μικρότερα θηράματα. Κατά μια όμως ευρύτερη έννοια, και κάτω από μια λειτουργική θεώρηση, κάθε οργανισμός ο οποίος τρέφεται από τους (ζωικούς) ιστούς κάποιου άλλου οργανισμού θεωρείται σαρκοφάγος. Συνεπώς, με την παραδοχή αυτή, στην κατηγορία των σαρκοφάγων μπορούμε να εντάξουμε και τα **παράσιτα** (parasites).

Οι οργανισμοί οι οποίοι απευθείας τρέφονται με τα φυτοφάγα βόσκοντα ζώα, ορίζονται ως **πρώτου βαθμού σαρκοφάγοι οργανισμοί** ή **δευτέρου βαθμού καταναλωτές**. Οι σαρκοφάγοι οργανισμοί του πρώτου βαθμού αντιπροσωπεύουν μια πηγή ενέργειας για τους **σαρκοφάγους οργανισμούς του δευτέρου βαθμού**. Ο τυπικός σαρκοφάγος οργανισμός είναι πολύ καλά προσαρμοσμένος για την δίαιτα της σάρκας. Τα γεράκια και οι κουκουβάγιες έχουν αιχμηρά νύχια για να κρατούν το θήραμα και γαμπό ράμφος για να ξεσκίζουν τη σάρκα του. Τα θηλαστικά σαρκοφάγα έχουν κυνόδοντες για να δαγκώνουν και να διεισδύουν εύκολα στη σάρκα. Οι γομφίοι τους έχουν ατροφήσει, αλλά πολλά είδη παρουσιάζουν οξείς χόνδρινους κοπτήρες ή δόντια, ικανά να αποσπών σάρκες.

### 5.2.1.3. Άλλες ομάδες καταναλωτών

Όλοι οι καταναλωτές δεν είναι δυνατόν να τοποθετηθούν πλήρως σε ένα τροφικό επίπεδο, επειδή πολλοί από αυτούς δεν περιορίζουν την διατροφή τους μόνο σε ένα επίπεδο. Οι αλεπούδες (*vulpes spp.*) για παράδειγμα, τρέφονται με βατόμουρα, με μικρά τρωκτικά και πολλές φορές με νεκρά ζώα. Έτσι λοιπόν, παρατηρούμε να καλύπτουν τα επίπεδα τόσο του φυτοφάγου όσο και του σαρκοφάγου οργανισμού, δρουν όμως πολλές φορές και ως νεκροφάγα ζώα. Μερικά ψάρια τρέφονται και με

φυτική αλλά και με ζωική ύλη. Το κατά βάση φυτοφάγο λευκοπόδαρο ποντίκι τρέφεται επίσης με έντομα, μικρά πουλιά και μεγάλα αυγά. Οι διατροφικές συνήθειες πολλών ζώων ποικίλουν με τις εποχές, με τα στάδια του βιολογικού τους κύκλου, και με το μέγεθος και την ανάπτυξη του οργανισμού. Συνεπώς, οι καταναλωτές οι οποίοι διατρέφονται με φυτική και ζωική ύλη ονομάζονται **παμφάγοι** (omnivores) (Εικόνα 5.2).



**Εικόνα 5.2.** Το παράδειγμα του παμφάγου οργανισμού της αλεπούς, οι διατροφικές συνήθειες της οποίας είναι εποχιακές. Ο συγχρονισμός της άνθισης και της έναρξης των δραστηριοτήτων της αναπαραγωγής επηρεάζουν την διαθεσιμότητα της τροφής μέσα στο έτος. Ας σημειωθεί η κυριαρχία στη διαίτα της των καρπών και των εντόμων κατά το θέρος και των τρωκτικών κατά το φθινόπωρο και την άνοιξη.

Στην ανοργανοποίηση της οργανικής ουσίας σημαντικό ρόλο παίζουν και πολλά ζώα. Αυτά είναι οι καλούμενοι **νεκροφάγοι οργανισμοί** (scavengers), οργανισμοί οι οποίοι διατρέφονται με νεκρά φυτικά και ζωικά υλικά. Ανάμεσα σ' αυτούς θα βρούμε τους τερμίτες και τα διάφορα είδη σκαθαριών, τα οποία τρέφονται με νεκρό και αποσυντιθέμενο ξύλο, αλλά και τα καβούρια ή τα άλλα ασπόνδυλα θαλασσινά, τα οποία διατρέφονται με τα αιωρούμενα στο νερό φυτικά μέρη. Οι προνύμφες του οίστρου του αλόγου, οι κατσαρίδες, τα όρνια, και οι γλάρροι είναι μερικά μόνο από τα πολλά είδη ζώων τα οποία τρέφονται με τα υπολείμματα των ζώων. Οι νεκροφάγοι



οργανισμοί μπορεί να θεωρούνται είτε φυτοφάγοι, είτε σαρκοφάγοι, είτε τέλος, σαπροφάγοι οργανισμοί.

Τα **σαπρόφυτα** (saprophytes) είναι τα ομόλογα φυτικά είδη των νεκροφάγων οργανισμών. Βασίζουν την διατροφή τους στα νεκρή φυτική και ζωική ύλη, κυρίως όμως, στη φυτική. Επειδή δεν χρειάζονται ως ενεργειακή πηγή το φως του Ήλιου, μπορούν να διαβιώσουν στο βαθύ σκοτάδι και στις σκοτεινές σπηλιές. Παραδείγματα αυτών είναι τα βακτήρια και οι μύκητες, οι οποίοι συντελούν στην λειτουργία της ανοργανοποίησης του οργανικού υλικού, τελικό αποτέλεσμα της οποίας είναι η παραγωγή ανόργανων θρεπτικών στοιχείων, τα οποία μπορούν να χρησιμοποιηθούν και πάλι από τα φυτά.

Αναλυτικότερα, η δραστηριότητα των σαπροφυτικών μικροκαταναλωτών μπορεί να διακριθεί σε τρία επίπεδα (Van Dyne 1980):

**α) στον κατακερματισμό του νεκρού οργανικού φυτικού ή ζωικού υλικού.** Αποτέλεσμα αυτού είναι να δημιουργείται μία τεράστια εξωτερική επιφάνεια, η οποία είναι περισσότερο ευάλωτη στην παραπέρα δραστηριότητά τους,

**β) στην ενζυμική τους δράση πάνω στην οργανική ουσία.** Το γεγονός αυτό διευκολύνει την ανοργανοποίησή της σε συνδυασμό με την σύνθεση νέων οργανικών ουσιών (π.χ. εκτοκρινών), οι οποίες μπορούν είτε να ευνοούν, είτε να παρακωλύουν την αύξηση και την παραγωγή του οικοσυστήματος, και

**γ) στην επανακατανομή του οργανικού και ανόργανου υλικού μέσα στο έδαφος.** Διαδικασία η οποία δημιουργεί ευνοϊκότερες συνθήκες απελευθέρωσης θρεπτικών στοιχείων.

Τέλος, οι **αποικοδομητές** (αποσυνθετικοί παράγοντες = decomposers) αποτελούν την τελευταία θα λέγαμε ομάδα καταναλωτών. Είναι μια υπεραπλουστευμένη άποψη ενός σύνθετου συνόλου οργανισμών. Άλλωστε, όλοι οι καταναλωτές λειτουργούν μέχρις ένα βαθμό, ως αποσυνθετικοί παράγοντες. Αυτοί, είτε μειώνουν με την βοήθεια των ενζύμων μέρος της πεπτής ύλης, είτε την τεμαχίζουν σε μικρότερα κομμάτια, ώστε να καθίσταται προσπελάσιμη από άλλους καταναλωτές, συμπεριλαμβανόμενων των μυκήτων και των βακτηρίων.

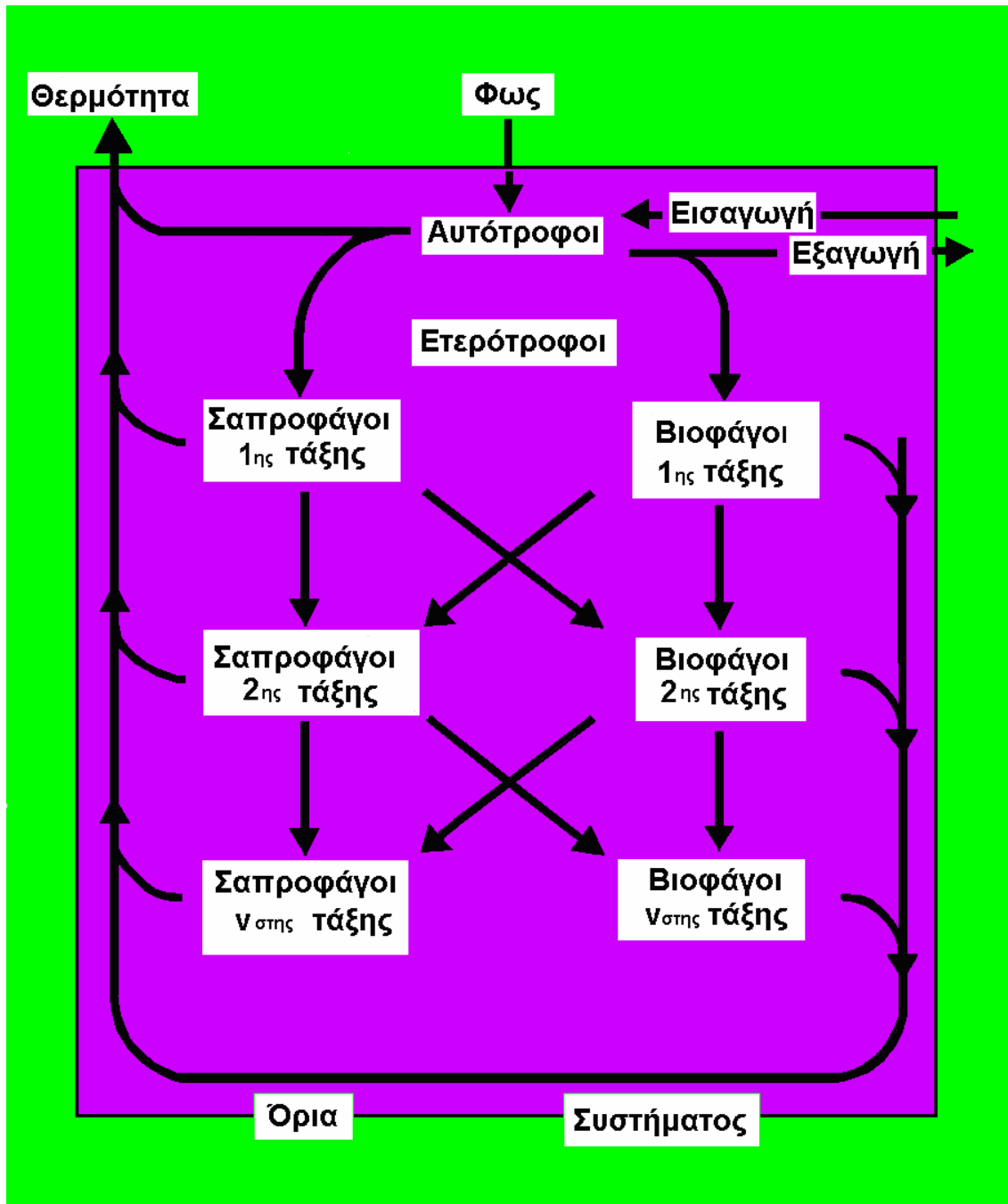
Καταλήγουμε στο συμπέρασμα λοιπόν, ότι η αποσύνθεση αποτελεί μία φυσική διεργασία, βασική για τη λειτουργία του οικοσυστήματος. Οι σαπροφάγοι οργανισμοί, στην προσπάθειά τους να ικανοποιήσουν τις τροφικές τους ανάγκες, δρουν πάνω στο νεκρό φυτικό υλικό, καθώς επίσης και πάνω σε πτώματα, ενώ τα ένζυμα που υπάρχουν, τόσο στα κύτταρα των βακτηρίων, όσο και στα μικκύλια των μυκήτων, είναι υπεύθυνα για πλήθος ειδικών χημικών διεργασιών. Μόνο τα βακτήρια και οι μύκητες ίσως, οι οποίοι μετατρέπουν τα οργανικά σύμπλοκα σε ανόργανα θρεπτικά συστατικά χρησιμοποιήσιμα από τα φωτοσυνθέτοντα φυτά, θα μπορούσαν να θεωρηθούν ότι βρίσκονται εκτός της γενικής ταξινόμησης των φυτοφάγων και των σαρκοφάγων οργανισμών.

## 5.2.2. Οι μείζονες τροφικές αλυσίδες

Μέσα σε κάθε οικοσύστημα, με βάση τον κατά χώρο και χρόνο διαχωρισμό, υπάρχουν δύο κατηγορίες ενεργειακών κινήσεων (**Εικόνα 5.3**):

**(α) η κίνηση της βόσκησης** (grazing food chain), ήτοι: η άμεση κατανάλωση των ζώντων ιστών των αυτότροφων από τους ετερότροφους οργανισμούς, και

**(β) η κίνηση των οργανικών συντριμμάτων** (detrital food chain), ήτοι: η συσσώρευση και η αποσύνθεση των νεκρών οργανισμών (Odum 1983).



**Εικόνα 5.3.** Ένα μοντέλο των κινήσεων βόσκησης και οργανικών συντριμμάτων. Οι δύο ατραποί οδηγούν τους αυτότροφους οργανισμούς (autotrophs), ο ένας προς τους βόσκοντες φυτοφάγους και ο άλλος προς τους τρεφόμενους με οργανικά συντρίμματα (detritus). Ας προσέξουμε τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ αυτών των κινήσεων.

Η ποσότητα της ενέργειας που μετακινείται σε αμφότερες τις διαδρομές ποικίλει για τις διάφορες κοινότητες. Για παράδειγμα, σ' ένα υφάλμυρο έλος που πλημμυρίζει, λιγότερο από το 10% της ζώσας φυτικής ύλης καταναλώνεται από τους φυτοφάγους οργανισμούς και το 90% οδεύει προς τους σαπροφάγους και τους αποικοδομητές. Πραγματικά, οι περισσότεροι από τους οργανισμούς υφάλμυρου έλους που πλημμυρίζει αποκτούν το μεγαλύτερο μέρος της ενέργειάς τους από νεκρά φυτικά υλικά. Το 50% της ενέργειας που κατ' έτος δεσμεύεται σε μια φυτεία δασικής πεύκης χρησιμοποιείται από τους αποικοδομητές. Το υπόλοιπο απομακρύνεται με τη διαδικασία της κάρπωσης

ή αποθηκεύεται στους κορμούς των δένδρων. Σε κάποιες κοινότητες, ιδιαίτερα στα μη βοσκόμενα ποολίβαδα, η μη καταναλισκόμενη οργανική ουσία μπορεί να συσσωρευτεί και τότε τα υλικά για κάποιο χρονικό διάστημα παραμένουν εκτός κυκλοφορίας, ιδιαίτερα μάλιστα, όταν οι συνθήκες δεν είναι ευνοϊκές για την μικροβιακή δραστηριότητα. Ο αποικοδομητής ή η αλυσίδα τροφής των οργανικών συντριμμάτων, λαμβάνουν πρόσθετα υλικά από τα μη χρήσιμα προϊόντα και τα νεκρά σώματα, τόσο των φυτοφάγων, όσο και των σαρκοφάγων οργανισμών.

### 5.2.2.1. Η κίνηση της βόσκησης

Η κίνηση της βόσκησης είναι η πλέον εμφανής ενεργειακή κίνηση (**Εικόνα 5.1**). Τα αγροτικά ζώα τα οποία βόσκουν στα λιβάδια, τα ελάφια τα οποία βόσκουν στα δάση, οι λαγοί οι οποίοι τρέφονται στους παλιούς αγρούς και τα έντομα τα οποία τρέφονται από τα φυτά του κήπου είναι μερικοί βασικοί εκπρόσωποι των ομάδων καταναλωτών της συγκεκριμένης κίνησης. Παρόλη την σπουδαιότητα της, η κίνηση της βόσκησης δεν είναι η μείζων κίνηση, ούτε στα χερσαία οικοσυστήματα, αλλά ούτε και σε πολλά υδατικά. Άλλωστε, μόνο σε μερικά ανοικτού ύδατος υδάτινα οικοσυστήματα οι βόσκοντες φυτοφάγοι οργανισμοί παίζουν το κυρίαρχο ρόλο στη ροή της ενέργειας.

Παρότι τα δεδομένα στην παραγωγή του φυτοπλαγκτόν, οι ρυθμοί διήθησης από το βόσκον ζωοπλαγκτόν και η αποτελεσματικότητα παραγωγής του είναι πολλά και ογκώδη, σχετικά, πολύ λίγα δεδομένα υπάρχουν διαθέσιμα σε ό,τι αφορά την ροή της ενέργειας, τους ρυθμούς βόσκησης, του ρυθμούς απώλειας της βιομάζας για το φυτοπλαγκτόν και της απώλειας της βιομάζας του ζωοπλαγκτόν μέσα στο ίδιο υδάτινο οικοσύστημα. Κάποιες μελέτες παρουσιάζουν τα βόσκοντα πρωτόζωα που τρέφονται από συγκεκριμένα πλαγκτονικά φύκη να καταναλώνουν το 99% του πληθυσμού μέσα σε 7 έως 14 ημέρες.

Στα χερσαία οικοσυστήματα διέρχεται μέσω της κίνησης βόσκησης ένα σχετικά μικρό τμήμα της πρωτογενούς παραγωγής. Σε μια περίοδο τριών ετών μόνο το 2,6% της καθαρής πρωτογενούς παραγωγής ενός δάσους κίτρινης λεύκης χρησιμοποιήθηκε από τους βόσκοντες φυτοφάγους οργανισμούς, μολονότι οι τρύπες που έγιναν στα φύλλα από αυτούς είχαν ως αποτέλεσμα να καταγραφούν απώλειες της φωτοσυνθετικής επιφάνειας σε ποσοστό 7,2%. Ο Andrews και οι συνεργάτες του (1974), μελέτησαν την ροή της ενέργειας σε ένα λιβαδικό οικοσύστημα, στο οποίο ήταν κυρίαρχα είδη οι χαμηλού ύψους πόες (short grass prairie) και περιελάμβανε αβόσκητα, ελαφρώς βοσκόμενα και έντονα βοσκόμενα τεμάχια. Ακόμη και στα έντονα βοσκημένα τεμάχια του ποολίβαδου τα βόσκοντα βοοειδή κατανάλωσαν μόνο το 30 έως 50% της υπέρχειας καθαρής πρωτογενούς παραγωγής. Περίπου το 40 έως 50% της ενέργειας η οποία καταναλώθηκε από τα βοοειδή επέστρεψε στο οικοσύστημα και στην αλυσίδα των οργανικών συντριμμάτων με την μορφή των κοπράνων.

Μολονότι οι διαβιούντες στην επιφάνεια φυτοφάγοι οργανισμοί θεωρούνται ως οι φανεροί καταναλωτές, οι αντίστοιχοι οι οποίοι ζουν μέσα στο έδαφος είναι δυνατό να παρουσιάσουν μια έντονη επίδραση στην πρωτογενή παραγωγή και στην κίνηση της βόσκησης. Ο Andrews και οι συνεργάτες του (1974) στην ίδια έρευνα, βρήκαν ότι μια ομάδα φυτοφάγων που ζουν και τρέφονται κάτω από το έδαφος, αποτελούμενη κυρίως από είδη των γενών *Nematode*, *Scarabaeidae*, και *Carabidae* ήταν υπεύθυνη για το 81,7% της συνολικής αφομοίωσης που υλοποιείται από το σύνολο των φυτοφάγων οργανισμών στα αβόσκητα τεμάχια του ποολίβαδου, για το 49,5% για τα ελαφρώς βοσκόμενα τεμάχια και για το 29,1% στα έντομα βοσκόμενα τεμάχια. Το 90% της κατανάλωσης από τα ασπόνδυλα φυτοφάγα συντελείται κάτω από την επιφάνεια του






εδάφους και το 50% της συνολικής ενέργειας επεξεργάζεται από τα νηματώδη. Στα ελαφρώς βοσκόμενα τεμάχια κατά τη διάρκεια της βοσκήσιμης περιόδου τα βοοειδή καταναλώνουν 46 kcal/m<sup>2</sup> και τα ασπόνδυλα τα οποία ζουν κάτω από το έδαφος καταναλώνουν 43 kcal/m<sup>2</sup>. Όταν σε ένα μεσαίου ύψους ποολίβαδο προστέθηκε ένας νηματώδης, τότε η υπέργεια πρωτογενής παραγωγή αυξήθηκε κατά 30 έως 60%.

Καταλήγουμε λοιπόν στο συμπέρασμα, ότι η κατανάλωση των φυτοφάγων οργανισμών, τα οποία ζουν κάτω από το έδαφος μπορεί να επιβάλλει ένα μεγαλύτερο stress σε ένα λιβαδικό οικοσύστημα, απ' ό,τι οι φυτοφάγοι οργανισμοί, οι οποίοι διαβιούν στην επιφάνεια.

### 5.2.2.2. Η κίνηση των οργανικών συντριμμάτων

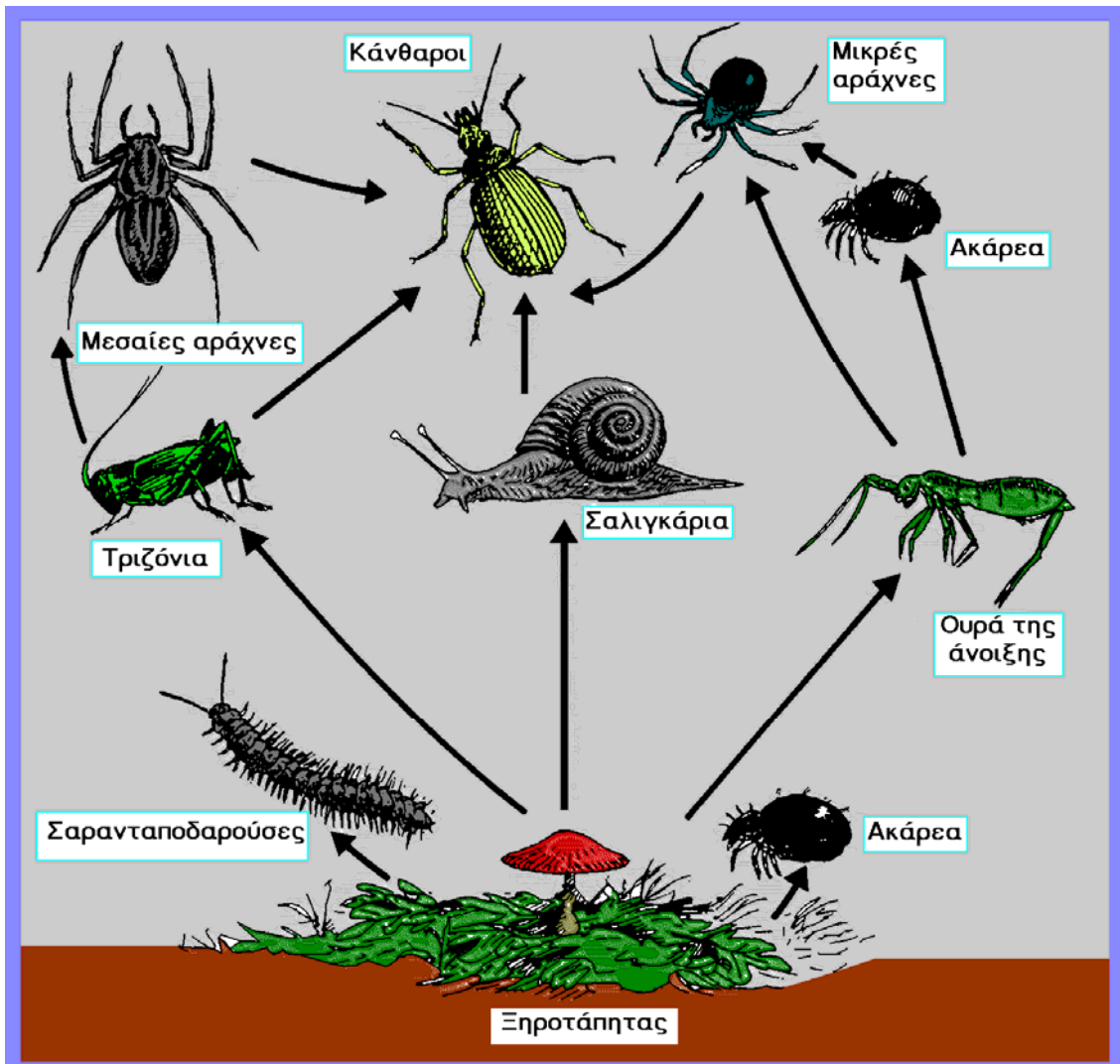
Η κίνηση αυτή είναι πολύ κοινή σε όλα τα οικοσυστήματα, ιδιαίτερα όμως στα χερσαία οικοσυστήματα αυτή αποτελεί τη «μείζονα οδό» της ενεργειακής ροής, εξαιτίας της μικρής καθαρής παραγωγής η οποία χρησιμοποιείται από τους βόσκοντες φυτοφάγους οργανισμούς. Σε ένα δάσος κίτρινης λεύκης (*Liriodendron*), από τη συνολική δεσμευόμενη ποσότητα ενέργειας, το 50% της συνολικής παραγωγής χρησιμοποιείται για την διατήρηση και την αναπνοή, το 13% σφραγίζεται στους νέους ιστούς, το 2% καταναλώνεται από τους φυτοφάγους οργανισμούς, και το 35% χρησιμοποιείται για την τροφική αλυσίδα των οργανικών συντριμμάτων. Από το συνολικό ποσό της ενέργειας το οποίο αποθηκεύεται σε ένα λιβαδικό οικοσύστημα το οποίο υποβόσκειται από τα αγροτικά ζώα, ένα ποσό κυμαινόμενο περίπου από τα 2/3 έως τα 3/5 της ενέργειας επιστρέφει στο έδαφος με τη μορφή νεκρής φυτικής ύλης και λιγότερο από το 1/4 καταναλώνεται από τους φυτοφάγους οργανισμούς. Από την ποσότητα η οποία καταναλώνεται από τους φυτοφάγους οργανισμούς, το 1/2 επιστρέφει στο έδαφος με τη μορφή περιττωμάτων. Στα οικοσυστήματα των αλμυρών ελών, ο κυρίαρχος βόσκων φυτοφάγος οργανισμός, η ακρίδα, καταναλώνει ακριβώς το 2% της καθαρής παραγωγής που είναι διαθέσιμη γι αυτό.

Η φυλλάδα του δάσους, οικοθέση ενός μεγάλου αριθμού ασπόνδυλων τα οποία τρέφονται από τα οργανικά συντρίμματα, είναι η πλέον κατάλληλη πηγή για να αντλήσουμε ένα παράδειγμα του τροφικού πλέγματος των οργανικών συντριμμάτων. Κατά την περιγραφή ενός τέτοιου δικτύου (**Εικόνα 5.4**), εμπλέκονται πέντε ομάδες οι οποίες διατρέφονται από την δασοφυλλάδα. Οι ομάδες αυτές είναι:

-  οι σαρανταποδαρούσες (*Diplopoda*),
-  τα ακάρεα (*Cryptostigmata*),
-  η ουρά της άνοιξης (*Collembola*),
-  τα τριζόνια (*Orthoptera*), και
-  τα σαλιγκάρια (*Pulmonata*).

Από τις ομάδες αυτές, τα ακάρεα και οι ουρές της άνοιξης ήταν τα πλέον σημαντικά μέλη, από την άποψη της διατροφής. Οι φυτοφάγοι αυτοί οργανισμοί αποτέλεσαν την τροφή των μικρών αραχνών (*Arachneidae*) και των ακάρεων - αρπακτικών (*Mesostigmata*). Τα ακάρεα - αρπακτικά τρέφονται με σκουλήκια, μαλάκια, έντομα και άλλα αρθρόποδα, ενώ οι αράχνες τρέφονται με τα ακάρεα - αρπακτικά. Οι ουρές της άνοιξης, τα σαλιγκάρια, οι μικρές αράχνες και τα τριζόνια τρέφονται με κάραβους (σκαθάρια), ενώ, οι μέσου μεγέθους αράχνες τρέφονται με τα τριζόνια και διάφορα άλλα έντομα. Με τη σειρά τους όμως αυτές, γίνονται πρόσθετα προϊόντα δίαιτας για τα σκαθάρια. Τα σκαθάρια, οι αράχνες και τα σαλιγκάρια καταναλώνονται από τα πουλιά και τα μικρά θηλαστικά, μέλη και αυτά μιας κίνησης βόσκησης (Paris 1969). Με τον τρόπο αυτό τα δίκτυα οργανικών συντριμμάτων, μέσο

της θήρευσης, συνδέονται με τις κινήσεις βόσκησης σε υψηλότερα επίπεδα καταναλωτή.



**Εικόνα 5.4.** Μια διατροφική αλυσίδα οργανικών συντριμμάτων στην οποία εμπλέκονται ασπόνδυλα που διαβιώνουν στην δασοφυλλάδα (ξηροτάπητα).

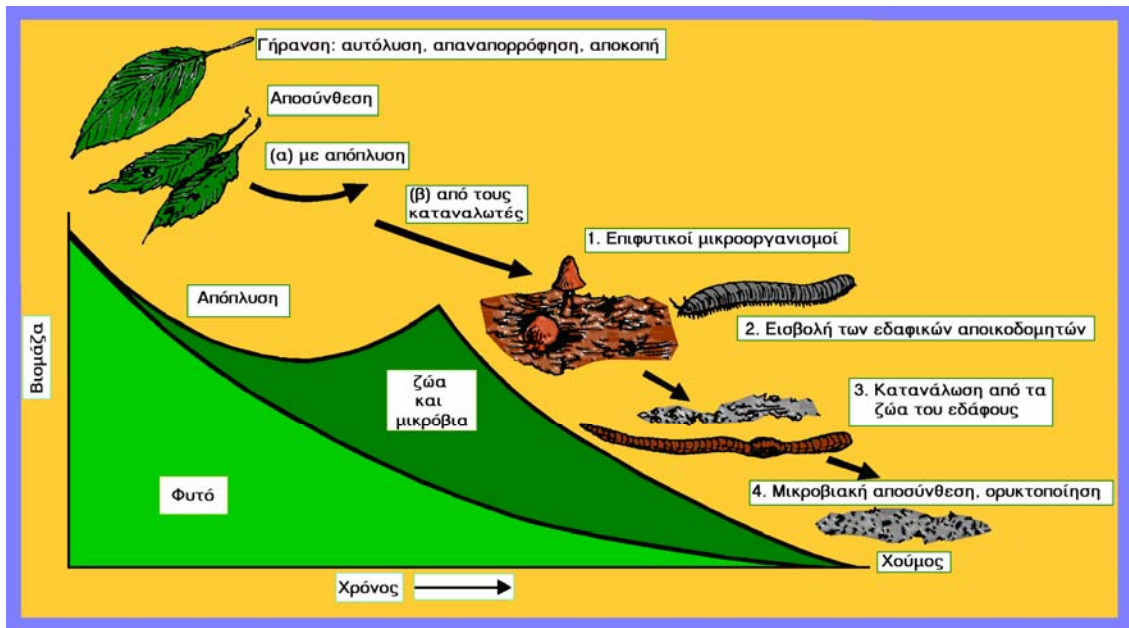
**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Paris (1969).

Οι τροφικές αλυσίδες, στις οποίες εμπλέκονται και οι σαπροφάγοι οργανισμοί, μπορεί να πάρουν δύο κατευθύνσεις: είτε αυτές να οδεύσουν προς τους σαρκοφάγους οργανισμούς, είτε προς τους μικροοργανισμούς. Ο ρόλος τον οποίο διαδραματίζουν αυτές οι ομάδες διατροφής στην τελική διασπορά της ενέργειας έχει ήδη αναφερθεί. Αποτελούν επίσης τροφή για πολυάριθμα άλλα ζώα. Οι γυμνοσάλιαγκες τρώνουν τις λάρβες (κάμπιες) μερικών δίπτερων και κολεοπτέρων, οι οποίες διαβιώνουν στις κεφαλές των μυκήτων και τρώνουν το μαλακό υλικό τους.

### 5.2.3. Η αποσύνθεση

Η αποσύνθεση, ο πυλώνας της κίνησης των οργανικών συντριμμάτων, είναι ο υποβιβασμός της πλούσιας σε ενέργεια οργανικής ύλης από τους καταναλωτές [σε ευρεία έννοια των αποικοδομητών και των καταναλωτών οργανικών συντριμμάτων (detritivores)] σε  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  και ανόργανα στοιχεία. Ενώ η φωτοσύνθεση διαλαμβάνει

την ενοποίηση της ηλιακής ενέργειας και της ανόργανης ύλης στη βιομάζα, η αποσύνθεση συνεπάγεται την απώλεια της θερμικής ενέργειας και την μετατροπή των οργανικών θρεπτικών ουσιών σε ανόργανα στοιχεία. Η αποσύνθεση δεν είναι, όπως συχνά οδηγούμαστε να πιστεύουμε, το τελικό σημείο του τροφικού δικτύου, όπου τα φυτικά και ζωικά υπολείμματα βρίσκονται σε εξελικτική διαδικασία προσβαλλόμενα από τους οργανισμούς αποικοδόμησης. Στην πραγματικότητα, το μεγαλύτερο μέρος της διαδικασίας αποσύνθεσης είναι η μετατροπή της οργανικής ουσίας σε ζωικούς και μικροβιακούς ιστούς, οι οποίοι κατευθύνονται προς νέες τροφικές αλυσίδες (**Εικόνα 5.5**). Η οργανική ουσία, μέσω έμμεσων κατευθύνσεων και σε ποικίλλουσες χρονικές στιγμές, καταλήγει πράγματι στην αντίστοιχη ανόργανη.



**Εικόνα 5.5.** Ένας κύκλος χερσαίας αποσύνθεσης.  
**Πηγή:** Προσαρμογή από τους Stout και συνεργάτες (1976).

Η αποσύνθεση είναι ένα πλέγμα πολλών διαδικασιών, όπως είναι η απόπλυση των διαλυτών συστατικών από την νεκρή οργανική ύλη, ο θρυμματισμός, η βακτηριακή και μυκητιακή διάσπαση, η κατανάλωση βακτηριακών και μυκητιακών οργανισμών από τα ζώα, η έκκριση οργανικών και ανόργανων ουσιών από τους οργανισμούς και η συσσωμάτωση κολλοειδών οργανικών ουσιών σε μεγαλύτερα μόρια. Τα μέγεθος της οργανικής ύλης, επί της οποίας δρουν οι αποικοδομητές, κυμαίνεται από ένα ολόκληρο οργανισμό μέχρι την χονδρόκοκκη οργανική ύλη, και από την λεπτόκοκκη οργανική ύλη μέχρι την διαλελυμένη οργανική ύλη.

Η διαδρομή της αποσύνθεσης αρχίζει την στιγμή κατά την οποία οι φυτοφάγοι οργανισμοί καταναλώνουν τα φυτά και οι σαρκοφάγοι τα θηράματά τους. Το ζώο δεν αντλεί μόνο χημικά στοιχεία και θρεπτικές ουσίες από την τροφή την οποία καταναλώνει, αλλά αποθέτει επίσης, ένα ουσιαστικά μεγάλο μέρος αυτής, δηλ. τα κόπρανα, ως μερικώς αποσυντιθέμενο υλικό. Το ποσό και η φύση του αποτιθέμενου κοπρώδους υλικού, ειδικά από τους φυτοφάγους οργανισμούς, εξαρτάται εν μέρει από το ποσοστό πεπτικότητας των φυτών και εν μέρει, από την ικανότητα του συστήματος πέψης του ζώου να χειρίζεται το φυτικό υλικό.

Μερικά φυτοφάγα ζώα επιλέγουν φυτά τα οποία λογίζονται ως φυτά με χαμηλή περιεκτικότητα λιγνίνης και πέπτουν, από τα θρεπτικά στοιχεία τα οποία διαλύονται εύκολα, το μεγαλύτερο μέρος. Άλλα φυτοφάγα ζώα, όπως για παράδειγμα τα

μηρυκαστικά, βασίζονται για την διάσπαση των κυτταρινών στη μεγάλη κοιλία [(gumen) και (reticulum) (τα δύο πρώτα τμηματικά διαμερίσματα του αποτελούμενου από τέσσερα μέρη στομάχου των μηρυκαστικών)] και παράγουν πτητικά λιπαρά οξέα, μια σημαντική πηγή ενέργειας για τα μηρυκαστικά. Το υλικό το οποίο έχει παραμείνει άπεπτο ή έχει πεφθεί εν μέρει, διέρχεται από το έντερο και είναι στη διάθεση των μικροβίων να το εποικήσουν.

Η αποσύνθεση των φύλλων αρχίζει ενώ ακόμη αυτά βρίσκονται στο φυτό. Καθώς πλησιάζει η γήρανση, τα φυτά επαναπορροφούν προς τις ρίζες και τα ξυλώδη μέρη αυτών το μεγαλύτερο μέρος των θρεπτικών στοιχείων. Κατά τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου, τα φυτά παράγουν ποικίλες ποσότητες **εκτοκρινών**, οι οποίες υποστηρίζουν μια πληθώρα μελών της επιφανειακής μικροχλωρίδας. Οι οργανισμοί αυτοί τρέφονται από τις εκτοκρίνες και από οποιοδήποτε κυτταρικό υλικό το οποίο αποβάλλεται, κυρίως από τα φύλλα. Κατά τη διάρκεια της βροχής, τα ίδια εκκρίματα ξεπλένονται από τα φύλλα, πέφτουν στο έδαφος και λογίζονται ως χρήσιμες θρεπτικές ουσίες.

Ενώ κάποια μικρόβια χρησιμοποιούν τις εκτοκρίνες των φύλλων, υπάρχουν και κάποια άλλα τα οποία χρησιμοποιούν οργανικό υλικό από τις ρίζες των ζωντανών φυτών. Στην περίπτωση αυτή, η περιβάλλουσα τις ρίζες περιοχή του εδάφους αμέσως, υποστηρίζει ένα ξενιστή των μικροβιακών τροφοδοτών στα ριζικά υπολείμματα και στα ριζικά εκκρίματα, τα οποία είναι στοιχεία αποτελούμενα από απλά σάκχαρα, λιπαρά οξέα και αμινοξέα.

### 5.2.3.1. Οι οργανισμοί αποσύνθεσης

Η νεκρή οργανική ύλη, η οποία ονομάζεται **οργανικό σύντριμμα** ή **απότριμμα** (detritus), «δέχεται την επίθεση» των **σαπροφάγων** οργανισμών (saprophages), οργανισμών, οι οποίοι επιβιώνουν τρεφόμενοι με τη νεκρή (οργανική) ύλη. Οι σαπροφάγοι οργανισμοί διαιρούνται σε δύο ομάδες: (α) τους **μικροσκοπικούς** (σαπροφάγους οργανισμούς) και (β) τους **μακροσκοπικούς** (σαπροφάγους οργανισμούς). Σε μια εδαφική στήλη εμβαδού ενός τετραγωνικού μέτρου και βάθους 7 έως 10 εκατοστά ενός δάσους φυλλοβόλων πλατύφυλλων της εύκρατης ζώνης, ο πληθυσμός αμοιτέρων των ομάδων μπορεί να υπερβαίνει σε αριθμό το ένα εκατομμύριο (Smith 1992). Από τους παραπάνω οργανισμούς το 40% περίπου είναι βακτήρια, το 50% περίπου είναι μικροσκοπικοί μύκητες, το 5 έως 9% είναι πρωτόζωα και το 0,05% είναι πραγματικοί μύκητες (μανιτάρια). Τα ορατά με γυμνό οφθαλμό μικρά ζώα, η μικροπανίδα, αποτελεί μόνο το 0,04% του πληθυσμού στο σύνολό του.

Οι διατρεφόμενοι από τα οργανικά συντρίμματα κυρίαρχοι οργανισμοί είναι τα ετερότροφα βακτήρια και οι μύκητες. Τα βακτήρια μπορεί να είναι **αερόβια**, εκείνα τα οποία απαιτούν οξυγόνο, όπως ακριβώς ένας υποδοχέας ηλεκτρονίου, ή μπορεί να είναι **αναερόβια**, τα θεωρούμενα ικανά να προάγουν τις μεταβολικές τους λειτουργίες χωρίς τη βοήθεια του οξυγόνου, απλώς χρησιμοποιώντας μερικά ανόργανα στοιχεία, όπως π.χ. τους οξειδωτές. Τα αναερόβια βακτήρια συνήθως διαβιώνουν στο βούρκο και τα ιζήματα και ως ομάδα αποτελούν τους μείζονες αποικοδομητές της ζωικής ύλης. Οι μείζονες όμως αποικοδομητές του φυτικού υλικού είναι οι μύκητες, οι υφές<sup>1</sup> των οποίων διεισδύουν στην φυτική και τη ζωική ύλη.

---

<sup>1</sup> Υφή = hypha, νημάτιο που σε δεσμίδα σχηματίζει το μυκήλιο των μυκήτων.

Τόσο τα βακτήρια, όσο και οι μύκητες παράγουν ένζυμα, τα οποία είναι απαραίτητα για την διεκπεραίωση εξειδικευμένων χημικών αντιδράσεων. Εκκρίνουν τα ένζυμα στην οργανική ύλη των φυτών και των ζώων και το αποτέλεσμα της δράσης τους το απομυζούν ως τροφή. Μόλις κάποια ομάδα βακτηρίων και μυκήτων ολοκληρώσει την δράση της, στον μέγιστο δυνατό βαθμό, κάποια άλλη ομάδα κινείται προς το οργανικό σύντριμμα για να συνεχίσει τη διαδικασία, με συνέπεια στο οργανικό σύντριμμα να λαμβάνει χώρα μια συνεχής διαδοχή μικροοργανισμών.

Στους μικροοργανισμούς που υπάρχουν στα χερσαία οικοσυστήματα συμπεριλαμβάνονται και πολλά μικροσκοπικά ζώα, τρεφόμενα από τα οργανικά συντρίμματα. Αυτά είναι οι ουρές της άνοιξης, τα ακάρεα, τα χιλιόποδα, οι γαιοσκώληκες, οι νηματώδεις και τα σαλιγκάρια. Οι μεγαλύτεροι σε μέγεθος καταναλωτές οργανικών συντριμμάτων, όπως οι γαιοσκώληκες και οι λάβρες κάμπιας, διαλύουν την οργανική ύλη σε μικρότερα τεμάχια, τόσο με τη χρήση της μηχανικής δράσης, όσο και με τη διαδικασία της πέψης, ανακατεύοντάς τη με το χώμα, στην περίπτωση των γαιοσκωλήκων, και στη συνέχεια την εκκρίνουν προσθέτοντας έτσι και άλλες ουσίες, οι οποίες ερεθίζουν ακόμη περισσότερο την ανάπτυξη των μικροβίων. Οι ίδιοι αυτοί οργανισμοί καταναλώνουν επίσης τα βακτήρια και τους μύκητες, οι οποίοι είναι συνδεδεμένοι με τα οργανικά συντρίμματα, καθώς επίσης και τους μικρούς ασπόνδυλους οργανισμούς και τα πρωτόζωα, τα οποία βρίσκονται προσκολλημένα στο υλικό.

Υπάρχουν επίσης και κάποια άλλα ασπόνδυλα, εκείνα τα οποία τρέφονται με τα μικρόβια και τα οποία ονομάζονται **μικροβιοβόρα**. Τα ασπόνδυλα αυτά τρέφονται με τα μόρια των οργανικών συντριμμάτων, απομακρύνοντας τα υπάρχοντα βακτήρια και τους μύκητες και με τον τρόπο αυτό προετοιμάζουν την επιφάνεια ώστε να επαναποικήσουν σ' αυτή κάποια άλλα μικρόβια. Αυτά έχουν τη δυνατότητα να μειώσουν τους βακτηριακούς και τους μυκητικούς πληθυσμούς, ανακόπτοντας τα αποτελέσματα της αύξησης της πυκνότητας του πληθυσμού των, επισπεύδοντας τον πολλαπλασιασμό των μικροβίων του εδάφους και επιταχύνοντας, με τον τρόπο αυτό, την μικροβιακή δραστηριότητα.

Μεταξύ των **μικροαποικοδομητών** (micro decomposers) και των **μακροαποικοδομητών** (macro decomposers) υφίσταται μια συμπληρωματική σχέση. Οι μακροαποικοδομητές οργανισμοί θρυμματίζουν το υλικό των οργανικών συντριμμάτων, καθιστώντας αυτό διαθέσιμο για τους μικρότερους οργανισμούς, οι οποίοι τρέφονται από τα οργανικά συντρίμματα, καθώς και από τα βακτήρια και τους μύκητες. Σε τελική ανάλυση, το υλικό ελαττώνεται σε ένα μέγεθος στο οποίο ακόμη και αυτή η μικροβιακή δραστηριότητα αδυνατεί να συνεχίσει.

Στο σημείο αυτό, τα βακτήρια αφομοιώνουν τα οργανικά σύμπλοκα, στην πράξη τα συγκεντρώνουν σε μεγαλύτερα μόρια, τα οποία στη συνέχεια, καθίστανται ακόμη μεγαλύτερα με τη βοήθεια της βακτηριακής συσσωμάτωσης. Το υλικό αυτό είναι και πάλι διαθέσιμο για τους μακροαποικοδομητές. Αυτοί με τη σειρά τους είναι δυνατόν να προβούν στην παραγωγή κοπρωδών σβόλων, μεγαλύτερων σε μέγεθος από το υλικό το οποίο πέπτει, δημιουργώντας έτσι, επιφάνειες για μικροβιακή αποίκηση. Με τον τρόπο αυτό, η αποικοδόμηση της οργανικής ύλης μπορεί να διέλθει μεταξύ πολλών τροφικών ομάδων μέχρις ότου αυτή τελικά προσεγγίσει την ανόργανη κατάσταση.

### 5.2.3.2. Η ροή των θρεπτικών στοιχείων

Τα οργανικά συντρίμματα που φτάνουν στην επιφάνεια του εδάφους, στα ρέματα και τις άκρες των υδάτινων σχηματισμών δημιουργούν κατάλληλες συνθήκες,



έτσι ώστε να εποικιστούν από ένα αυξανόμενο πληθυσμό βακτηρίων και μυκήτων. Οι μικροοργανισμοί αυτοί, πολύ γρήγορα, απορροφούν τις πλέον ευδιάλυτες ουσίες και μαλακώνουν τα υλικά, καθιστώντας τα διαθέσιμα για τους διατρεφόμενους με τα οργανικά συντρίμματα οργανισμούς. Μεταξύ των πρώτων, οι οποίοι προσβάλουν το προς αποσύνθεση υλικό είναι οι μύκητες και τα βακτήρια που καταναλώνουν σάκχαρα. Ακολούθως, μόλις η γλυκόζη χρησιμοποιηθεί, το οργανικό σύντριμμα υφίσταται την εισβολή άλλων βακτηρίων και μυκήτων, οι οποίοι τρέφονται από την κυτταρίνη.

Οι μικροοργανισμοί επεξεργάζονται τα φυτικά υπολείμματα, αφομοιώνουν τα θρεπτικά συστατικά και τα ενσωματώνουν στους ιστούς τους. Καθώς τα θρεπτικά συστατικά αποτελούν τμήμα της ζώσας μικροβιακής βιομάζας, αυτά είναι πλέον μη διαθέσιμα για ανακύκλωση. Η διαδικασία αυτή είναι γνωστή και ως **ακίνητοποίηση των θρεπτικών στοιχείων (ουσιών)** (nutrient immobilization). Η ποσότητα της ανόργανης ύλης, η δυνάμενη να δεσμευθεί από τα μικρόβια, ποικίλει σε μεγάλο βαθμό. Κάποια μικρόβια παρουσιάζουν υπερβολική κατανάλωση, πέπτοντας μεγαλύτερες ποσότητες από όσες είναι αναγκαίες για τη συντήρηση και την ανάπτυξη τους. Τα βακτήρια και οι μύκητες ως γνωστόν, είναι οργανισμοί με μικρή διάρκεια ζωής. Πεθαίνουν ή καταναλώνονται από ασπόνδυλα που διαβιούν στην κατακείμενη φυλλάδα. Ο θάνατος και η κατανάλωση, καθώς επίσης και η απόπλυση των διαλυτών θρεπτικών ουσιών από το αποσυντιθέμενο υπόστρωμα, απελευθερώνουν ανόργανα στοιχεία τα οποία εμπεριέχονται στη μικροβιακή και συντριμματική βιομάζα. Η διαδικασία αυτή, γνωστή και ως **μεταλλοποίηση** (mineralization), καθιστά τις θρεπτικές ουσίες διαθέσιμες για χρήση από τα φυτά και τα μικρόβια.

Αντιλαμβανόμαστε λοιπόν, ότι μέσα στο έδαφος λαμβάνει χώρα ένας κύκλος ακινητοποίησης και μεταλλοποίησης. Τα θρεπτικά στοιχεία ακινητοποιούνται στους μικροβιακούς ιστούς πρόσκαιρα και με τον θάνατο των μικροβίων απελευθερώνονται ή μεταλλοποιούνται και στη συνέχεια καθίστανται διαθέσιμα ώστε να επαναπροσληφθούν. Η μικροβιακή πρόσληψη συμβαίνει ταυτόχρονα με την μεταλλοποίηση. Η ποσότητα των διαθέσιμων για τα φυτά θρεπτικών στοιχείων εξαρτάται εν μέρει από το μέγεθος της πρόσληψης τους από τους μικροβιακούς αποικοδομητές.

Η διαδικασία της αποσύνθεσης υποβοηθείται και από τον τεμαχισμό των οργανικών συντριμμάτων. Τεμαχισμός υλοποιούμενος από την ασπόνδυλη μικροπανίδα, η οποία, κατά κύριο λόγο, τρέφεται από την φυλλάδα και τα άλλα υπολείμματα. Αυτή καταναλώνει τμήματα των φύλλων, διασπά την συνέχεια και δημιουργεί, με τον τρόπο αυτό, διόδους εισόδου των μικροβιακών εισβολέων. Η δράση των ασπόνδυλων αυτών, και αναφέρουμε για παράδειγμα τα χιλιόποδα και τους γαιοσκώληκες, είναι τέτοιας έκτασης, ώστε η εκτιθέμενη φυλλική επιφάνεια είναι δυνατόν να αυξηθεί μέχρι και 15 φορές περισσότερο από το αρχικό της μέγεθος.

Επειδή όμως, η καθαρή αφομοίωση των φυτικών οργανικών συντριμμάτων από τους τρεφόμενους από την φυλλάδα οργανισμούς, είναι μικρότερη από 10%, ένα πολύ μεγάλο μέρος των υλικών διέρχεται άπεπτο από το έντερο των οργανισμών αυτών. Συνήθως, αυτοί καταναλώνουν μόνο τους εύκολα πεπτόμενους υδατάνθρακες και τις πρωτεΐνες, ενώ οι ανόργανες ύλες προσβάλλονται εύκολα από τα μικρόβια. Μερικοί τρεφόμενοι από την φυλλάδα οργανισμοί, όπως π. χ. οι γαιοσκώληκες, εμπλουτίζουν το έδαφος με βιταμίνη B<sub>12</sub>. Επιπλέον, αναμιγνύουν την οργανική ύλη με το έδαφος, φέρνοντας την έτσι σε επαφή με άλλα μικρόβια.

Καταλήγοντας λοιπόν συμπεραίνουμε, ότι τα βακτήρια, μέσω της αποσύνθεσης, λειτουργούν πρωτίστως προς την κατεύθυνση της συγκέντρωσης των θρεπτικών ουσιών, παρά για την απελευθέρωσή τους στο περιβάλλον. Το καθήκον αυτό

υλοποιείται σε μεγάλο βαθμό συνήθως από τα φύκη, το ζωοπλαγκτόν και τα ζώα τα οποία τρέφονται από τα οργανικά συντρίμματα.

### 5.2.3.3. Παράγοντες οι οποίοι επιδρούν στην αποσύνθεση

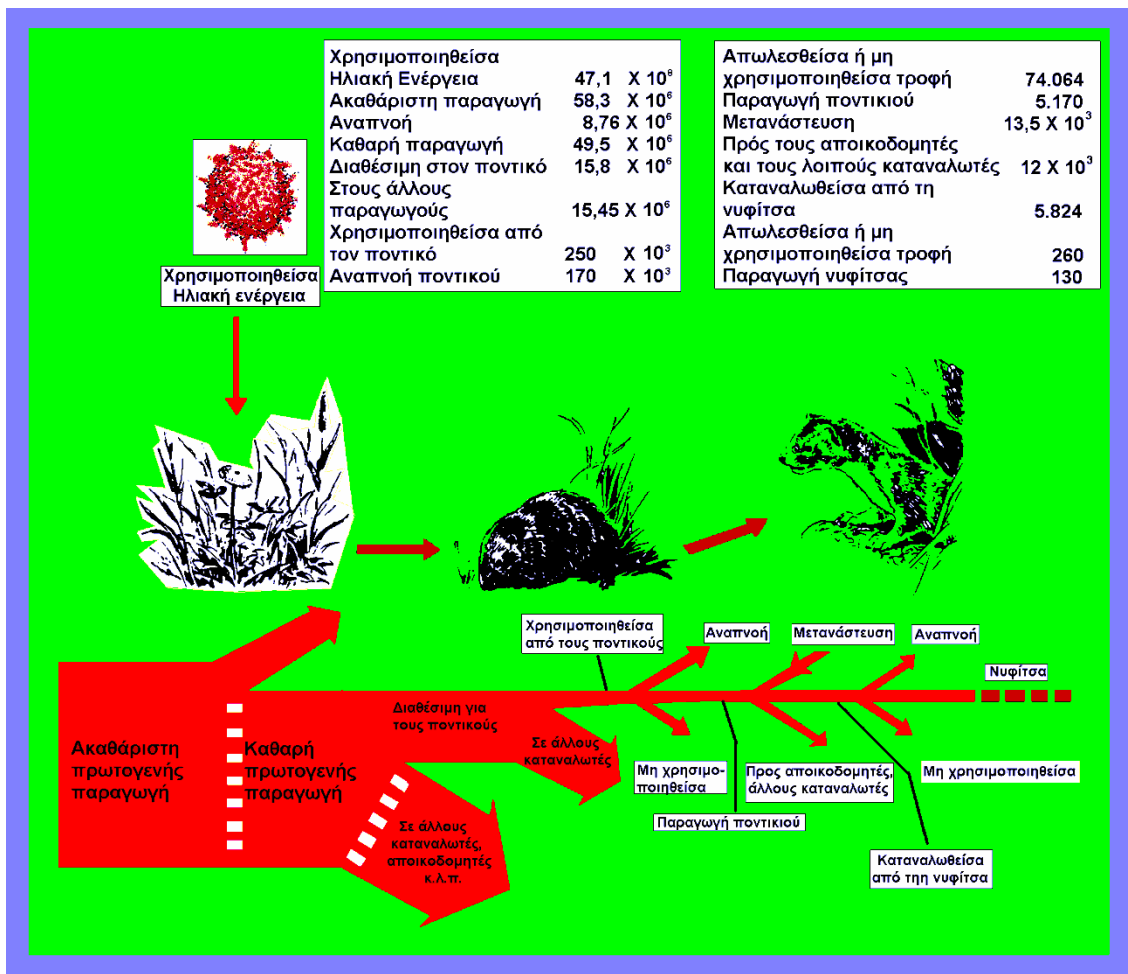
Οι παράγοντες οι οποίοι επηρεάζουν την αποσύνθεση είναι η θερμοκρασία, η υγρασία, η έκθεση στον ορίζοντα, ο τύπος του μικροβιακού υποστρώματος, η βλάστηση, αλλά και κάποιες άλλες μεταβλητές.

Η θερμοκρασία επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την μικροβιακή δραστηριότητα, επιδρώντας στους μεταβολικούς ρυθμούς της. Στους υγροτόπους, η αποσυντιθέμενη φυλλάδα διέρχεται καταστάσεις κυμαινόμενες από τις απόλυτα καταδυτικές έως τις απόλυτα εκτεθειμένες στην ατμόσφαιρα και συνεπώς από τις αναερόβιες μέχρι τις αερόβιες συνθήκες. Οι χαμηλότεροι ρυθμοί αποσύνθεσης λαμβάνουν χώρα κάτω από αναερόβιες συνθήκες, ενώ η αποσύνθεση συντελείται ταχύτερα κάτω από υγρές αερόβιες συνθήκες. Οι εναλλαγές μεταξύ της υγρασίας και της ξηρασίας έχουν ως αποτέλεσμα, η μικροβιακή ανάπτυξη και αναπνοή να αυξάνεται κατά την διάρκεια της περιόδου επανόδου της υγρασίας. Στους υγροτόπους, η αποσύνθεση συντελείται πάρα πολύ γρήγορα, κάτω από τις εναλλαγές ύγρανσης και ξηρότητας. Συνεχείς περίοδοι ξηρασίας και ξηρές συνθήκες ελαττώνουν τόσο την δραστηριότητα, όσο και την ανάπτυξη των μικροβιακών πληθυσμών, παρεμποδίζοντας έτσι την αποσύνθεση.

Η έκθεση στον ορίζοντα, ειδικά όταν αυτή σχετίζεται με την υγρασία και την θερμοκρασία, είναι ένας άλλος παράγοντας, ο οποίος μπορεί είτε να επιταχύνει, είτε να επιβραδύνει την αποσύνθεση. Το υλικό των οργανικών συντριμμάτων, το οποίο βρίσκεται σε ψυχρότερες, υγρότερες και βόρειας έκθεσης πλαγιές, αποσυντίθεται ταχύτερα από το ευρισκόμενο σε αντίστοιχες θερμότερες, ξηρότερες και νότιας έκθεσης πλαγιές.

Η διατροφική σύνθεση των φύλλων του ξηροτάπητα έχει επίσης, μια ισχυρότατη επίδραση στην αποσύνθεση. Φύλλα τα οποία αποσυντίθενται εύκολα και παρουσιάζουν υψηλή γευστικότητα, όπως τα φύλλα της μουριάς και της λεύκης για παράδειγμα, υποστηρίζουν από την αρχή μεγαλύτερους πληθυσμούς αποικοδομητών, σε σύγκριση με τα φύλλα της δρυός και της πεύκης, τα οποία περιέχουν μεγαλύτερα ποσοστά λιγνίνης. Οι γαιοσκώληκες επιδεικνύουν μια εμφανή προτίμηση για τα φύλλα της σημύδας, της φτελιάς και της φλαμουριάς. Προσπίπτουν με μικρότερο ενδιαφέρον και δεν καταναλώνουν πλήρως το σφενδάμι, τρώνε φειδωλά την δρυ και την οξιά και δεν επιθυμούν τις βελόνες της πεύκης και της ελάτης. Διαπιστώνουμε λοιπόν, ότι η αποσύνθεση της φυλλάδας κάποιων ειδών να συντελείται με αργότερο ρυθμό από τον ρυθμό αποσύνθεσης της φυλλάδας κάποιων άλλων. Στο υλικό το οποίο αποσυντίθεται εύκολα, οι αρχικά μεγάλοι πληθυσμοί των μικροβίων υποχωρούν, καθώς η ενέργεια εξαντλείται, ενώ αντιθέτως, παρατηρούμε οι αρχικά χαμηλοί πληθυσμοί των μικροβίων να αυξάνονται, καθώς η αποσύνθεση προχωράει στα περισσότερα ανθεκτικά φύλλα της δρυός και τις βελόνες της πεύκης.

Ένα ερώτημα το οποίο δημιουργείται πολύ συχνά είναι: **Πόσο γρήγορα αποσυντίθεται η οργανική ύλη;** Για να απαντηθεί το ερώτημα αυτό έχουν επινοηθεί πολυάριθμοι μέθοδοι. Μια από αυτές είναι να τοποθετηθεί μια ποσότητα ξηροφυλλάδας με γνωστό βάρος, σε δικτυωτούς σάκους επάνω στον ξηροτάπητα ή επάνω στο έδαφος και να καταγραφεί το βάρος της μέσα σε δεδομένο χρόνο παρατήρησης. Μια άλλη μέθοδος είναι η επίχριση της ξηροφυλλάδας με ραδιενεργό άνθρακα ( $^{14}\text{C}$ ), και η παρακολούθηση της διανομής του άνθρακα μέσα στο έδαφος. Μια τρίτη μέθοδος είναι η μέτρηση της εξέλιξης και της υποχώρησης του  $\text{CO}_2$ , καθώς η αποσύνθεση εξελίσσεται.



**Εικόνα 5.6.** Η ροή της ενέργειας μέσω μιας τροφικής αλυσίδας σε ένα εγκαταλελειμμένο αγρό. Τα σχετικά μεγέθη των βελών υποδηλώνουν την ποσότητα της ενεργείας τα οποία ρέουν μέσα από κάθε διάυλο.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Golley (1960).

## 5.2.4. Η ροή της ενέργειας δια μέσου της τροφικής αλυσίδας

Ένας εμπειρικός οικολογικός κανόνας υπενθυμίζει ότι το μέγεθος της ενέργειας υποδεκαπλασιάζεται καθώς αυτή διέρχεται από το ένα τροφικό επίπεδο στο άλλο. Έτσι, εάν μια φυτική ενέργεια της τάξης των 1.000 kcal καταναλωθεί από ένα φυτοφάγο οργανισμό, μόνο τα 100 kcal θα μετατραπούν σε ιστούς του φυτοφάγου, 10 kcal θα μεταβιβαστούν στην παραγωγή του σαρκοφάγου πρώτου επιπέδου και τέλος, 1 kcal στον δεύτερου επιπέδου σαρκοφάγο. Εντούτοις, βασισμένος σε στοιχεία που έχει στη διάθεσή του, ο Smith (1992) ισχυρίζεται ότι η απώλεια της ενέργειας στο ποσοστό του 90% μπορεί να θεωρηθεί υψηλή, και προσθέτει ότι η αποτελεσματικότητα μετατροπής ποικίλει μεταξύ των διαφόρων ομάδων καταναλωτών (**Πίνακας 5.1**).

Η αποτελεσματικότητα της παραγωγής στα φυτά (καθαρή παραγωγή/ηλιακή ακτινοβολία) είναι χαμηλή, κυμαινόμενη από 0,34%, σε κάποια φυτοπλαγκτόν, μέχρι 0,8 έως 0,9%, στη λιβαδική βλάστηση. Η φυτική παραγωγή, η οποία καταναλώνεται από τους φυτοφάγους οργανισμούς, χρησιμοποιείται με ποικίλουσα αποτελεσματικότητα. Έτσι, εκείνοι οι φυτοφάγοι οργανισμοί, οι οποίοι καταναλώνουν τα πράσινα φυτά, θεωρούνται χρήστες με μεγάλες απώλειες. Δεν συμβαίνει όμως και το αυτό με τους τρεφόμενους με χυμούς φυτοφάγους οργανισμούς. Η μεγαλύτερη απώλεια

ενέργειας συντελείται κατά την αφομοίωση. Οι αποτελεσματικότητες αφομοίωσης μεταξύ ομοιόθερμων και ποικιλόθερμων ποικίλουν ευρέως. Οι ομοιόθερμοι οργανισμοί είναι περισσότερο αποτελεσματικοί από τους ποικιλόθερμους, παρότι τα ποικιλόθερμα σαρκοφάγα ζώα έχουν υψηλή αποτελεσματικότητα αφομοίωσης. Οι αράχνες, οι οποίες θηρεύουν τα ασπόνδυλα και τρέφονται από αυτά, έχουν αποτελεσματικότητες αφομοίωσης (αναβολισμός) πάνω από 90%. Οι ομοιόθερμοι οργανισμοί έχουν χαμηλότερη αποτελεσματικότητα (παραγωγή/αφομοίωση), συγκρινόμενοι με τους ποικιλόθερμους, διότι δαπανούν υψηλά ποσά ενέργειας για την συντήρησή τους ή την αναπνοής τους. Μόνο ένα μικρό ποσοστό της ενέργειας, κυμαινόμενο από 2 έως 10%, την οποία καταναλώνουν οι ομοιόθερμοι φυτοφάγοι οργανισμοί πηγαίνει στην παραγωγή της βιομάζας. Δηλαδή, λιγότερο απ' ό,τι υποδηλώνει ο εμπειρικός κανόνας τον οποίο παραπάνω αναφέραμε, ενώ οι ποικιλόθερμοι μετατρέπουν το 17% της κατανάλωσής τους.

**Πίνακας 5.1.** Αποτελεσματικότητα της αφομοίωση και της παραγωγής στους ομοιόθερμους και τους ποικιλόθερμους οργανισμούς

Αποτελεσματικότητα	Όλα τα ομοιόθερμα	Βόσκοντα Αρθρόποδα	Φυτοφάγα που τρέφονται από χυμούς	Λεπιδόπτερα	Όλα τα ποικιλόθερμα
<b>Αφομοίωση</b>					
A/K	77,50 ± 6,40	37,7 ± 3,5	48,9 ± 4,5	46,2 ± 4,0	41,9 ± 2,3
<b>Παραγωγή</b>					
Π/Κ	2,00 ± 0,46	16,6 ± 1,2	13,5 ± 1,8	22,8 ± 1,4	17,7 ± 1,0
Π/Α	2,46 ± 0,46	45,0 ± 1,9	29,2 ± 4,8	50,0 ± 3,9	44,6 ± 2,1

Πηγή: Smith (1992).

Σε ένα λιβάδι με κυρίαρχα λιβαδικά είδη τις χαμηλές πόες, βρέθηκε ότι η αποτελεσματικότητα της μεταφοράς της ενέργειας (κατανάλωση στο τροφικό επίπεδο n/καθαρή παραγωγή στο επίπεδο n – 1) μεταξύ των ασπόνδυλων καταναλωτών ήταν περίπου 9% για τους φυτοφάγους, 10 έως 28% για τους σαπροφάγους, 38% για τα υπέργεια αρπακτικά και 56% για τα υπόγεια αρπακτικά. Στο οικοσύστημα ενός δάσους φυλλοβόλων πλατύφυλλων η αποτελεσματικότητα παραγωγής του τροφικού επιπέδου (αφομοίωση στο τροφικό επίπεδο n/καθαρή παραγωγή στο επίπεδο n – 1) για τα ασπόνδυλα του ξηροτάπητα και του εδάφους ήταν περίπου 0,11 έως 0,17% για τους σαπροφάγους οργανισμούς, 0,02 έως 0,07% για τους φυτοφάγους οργανισμούς και 0,02% για τα αρπακτικά (Smith 1992).

### 5.3. Τα τροφικά επίπεδα

Εάν όλοι οι οργανισμοί οι οποίοι αποκτούν την τροφή τους με τον ίδιο αριθμό «βημάτων», δηλαδή όλοι όσοι τρέφονται ολοκληρωτικά ή κατά μεγάλο μέρος από τα φυτά, ολοκληρωτικά ή εν μέρει από τους φυτοφάγους οργανισμούς κ.ο.κ., βρίσκονταν όλοι τους σε μια υπέρτερη θέση, η δομή σε μια σειρά σημείων, τα οποία αντιπροσωπεύουν τα τροφικά ή διατροφικά επίπεδα, θα μπορούσε να καταρρεύσει.

Έτσι, σε μια τροφική αλυσίδα κάθε «κρίκος» αναπαριστά ένα τροφικό επίπεδο. Τα ζώα τα οποία τρέφονται αποκλειστικά με τα φυτά, π.χ. η ακρίδα, καταλαμβάνουν ένα επίπεδο. Όμως, τα περισσότερα ζώα των υψηλότερων επιπέδων, όπως η αλεπού για παράδειγμα, συμμετέχουν ταυτόχρονα σε διάφορα τροφικά επίπεδα, επειδή η διαίτα τους παρουσιάζει μια ποικιλότητα. Η συνολική ποσότητα της προσλαμβανόμενης από τους καταναλωτές τροφής, πρέπει να αναλογισθεί μεταξύ των τροφικών επιπέδων στα οποία εμπλέκονται. Το πρώτο τροφικό επίπεδο ανήκει στους παραγωγούς ή τα πράσινα φυτά, το δεύτερο τροφικό επίπεδο στους φυτοφάγους, ή τους πρώτου επιπέδου (πρωτογενείς) καταναλωτές, το τρίτο επίπεδο στους πρώτου επιπέδου (κατώτερους) σαρκοφάγους, ή δευτέρου επιπέδου (δευτερογενείς) καταναλωτές κ.ο.κ. (**Πίνακας 5.2**).

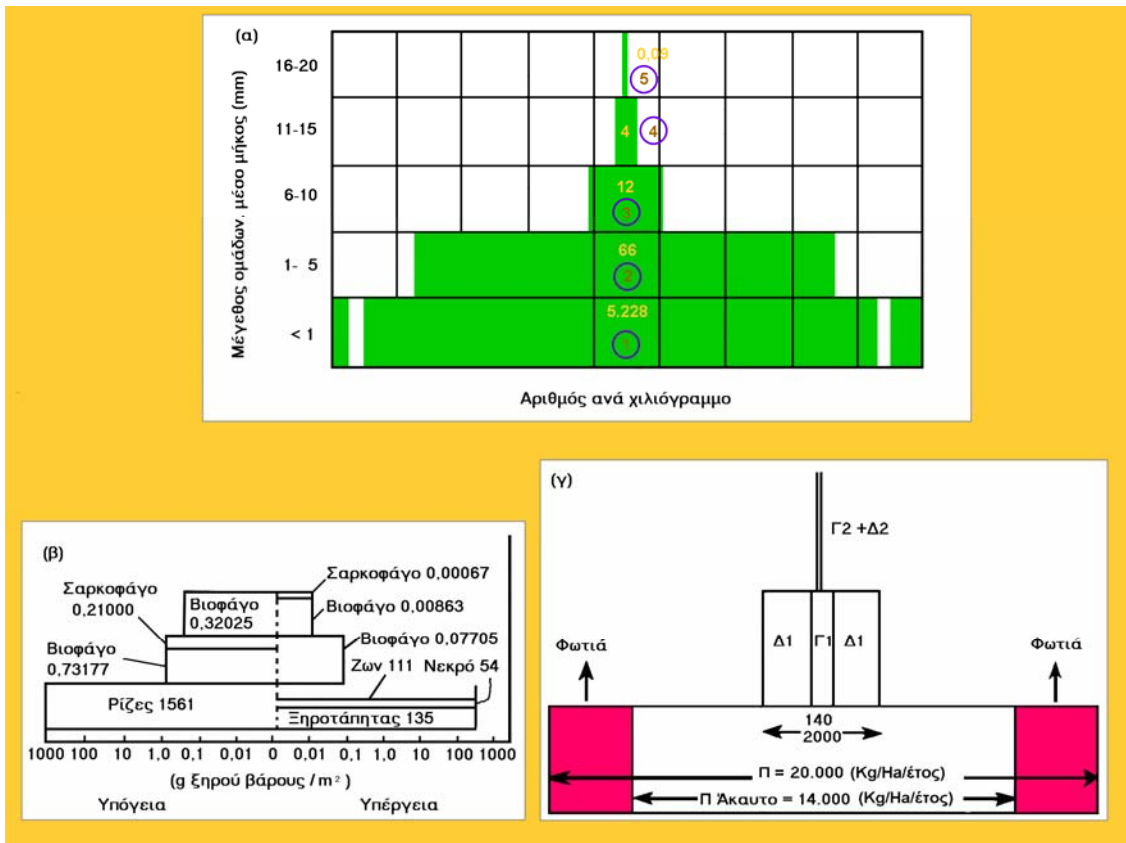
**Πίνακας 5.2.** Λειτουργική κατάταξη οργανισμών σε τροφικά επίπεδα.

Παραγωγοί	Πράσινα φυτά	1 <sup>ο</sup> τροφικό επίπεδο
Πρωτογενείς καταναλωτές	Φυτοφάγοι	2 <sup>ο</sup> τροφικό επίπεδο
Δευτερογενείς καταναλωτές	Κατώτεροι σαρκοφάγοι - Παράσιτα εντόμων	3 <sup>ο</sup> τροφικό επίπεδο
Τριτογενείς καταναλωτές	Ανώτεροι σαρκοφάγοι - Υπερπαρασίτα εντόμων	4 <sup>ο</sup> τροφικό επίπεδο
Τεταρτογενείς καταναλωτές	Σαπροφάγοι	5 <sup>ο</sup> τροφικό επίπεδο

Λογικά, στον πίνακα συμπεριλήφθηκαν και οι αποικοδομητές, σε ένα ξεχωριστό 5<sup>ο</sup> επίπεδο, μολοντί τυπικά τα τροφικά επίπεδα δεν τους συμπεριλαμβάνουν. Οι αποικοδομητές (σαπροφάγοι οργανισμοί) θα έπρεπε να θεωρούνται φυτοφάγοι ή σαρκοφάγοι οργανισμοί, ανάλογα με την πηγή προέλευσης της τροφής τους. Έτσι, οι τρεφόμενοι με νεκρά υλικά φυτικής προέλευσης αποικοδομητές, καθώς επίσης και τα βακτήρια, τα οποία βρίσκονται στην μεγάλη κοιλία των μόνοπλων ζώων ή στα έντερα των τερμιτών, θα έπρεπε να θεωρούνται λειτουργικά φυτοφάγοι ή πρώτου επιπέδου καταναλωτές. Αποικοδομητές τρεφόμενοι με τα σώματα των νεκρών ζώων θα έπρεπε να θεωρούνται δευτέρου επιπέδου καταναλωτές κ.ο.κ. Με τον τρόπο αυτό, σε ένα οικοσύστημα όλα τα διάφορα βήματα κατά την μεταφορά της ενέργειας είναι δυνατό να τοποθετηθούν σε κάποιο τροφικό επίπεδο. Αυτό άλλωστε συνιστά και η μέθοδος προσέγγισης, η οποία χρησιμοποιείται για την κατασκευή των οικολογικών πυραμίδων της βιομάζας και της ενέργειας, οι οποίες θα αποτελέσουν το αμέσως επόμενο θέμα.

#### 5.4. Οι οικολογικές πυραμίδες

Η τροφική δομή μιας βιοκοινότητας μπορεί να απεικονιστεί και με τις **οικολογικές πυραμίδες**. Αυτές σχηματίζονται, όταν τοποθετήσουμε τα διάφορα τροφικά επίπεδα το ένα πάνω στο άλλο, έτσι ώστε, οι σχέσεις μεταξύ των τροφικών επιπέδων να καθίστανται αρκετά εμφανείς. Εάν λοιπόν, αθροίσουμε όλη τη βιομάζα ή τους ζωτικούς ιστούς που περιέχονται σε κάθε τροφικό επίπεδο και ολόκληρη την ενέργεια που μεταφέρεται μεταξύ τους, είμαστε σε θέση να κατασκευάσουμε πυραμίδες βιομάζας και ενέργειας για το οικοσύστημα. Ανάλογα με την παράμετρο που χρησιμοποιείται ως βάση σύγκρισης, υπάρχουν τα παρακάτω τρία είδη πυραμίδων (**Εικόνα 5.7**).



**Εικόνα 5.7.** Παραδείγματα οικολογικών πυραμίδων. (α) Πυραμίδα αριθμών μεταξύ των μεταζώων του ξηροτάπητα ενός δάσους φυλλοβόλου, (β) Πυραμίδα βιομάζας ενός λιβαδιού. (γ) Πυραμίδα ενέργειας μιας σαβάνας.

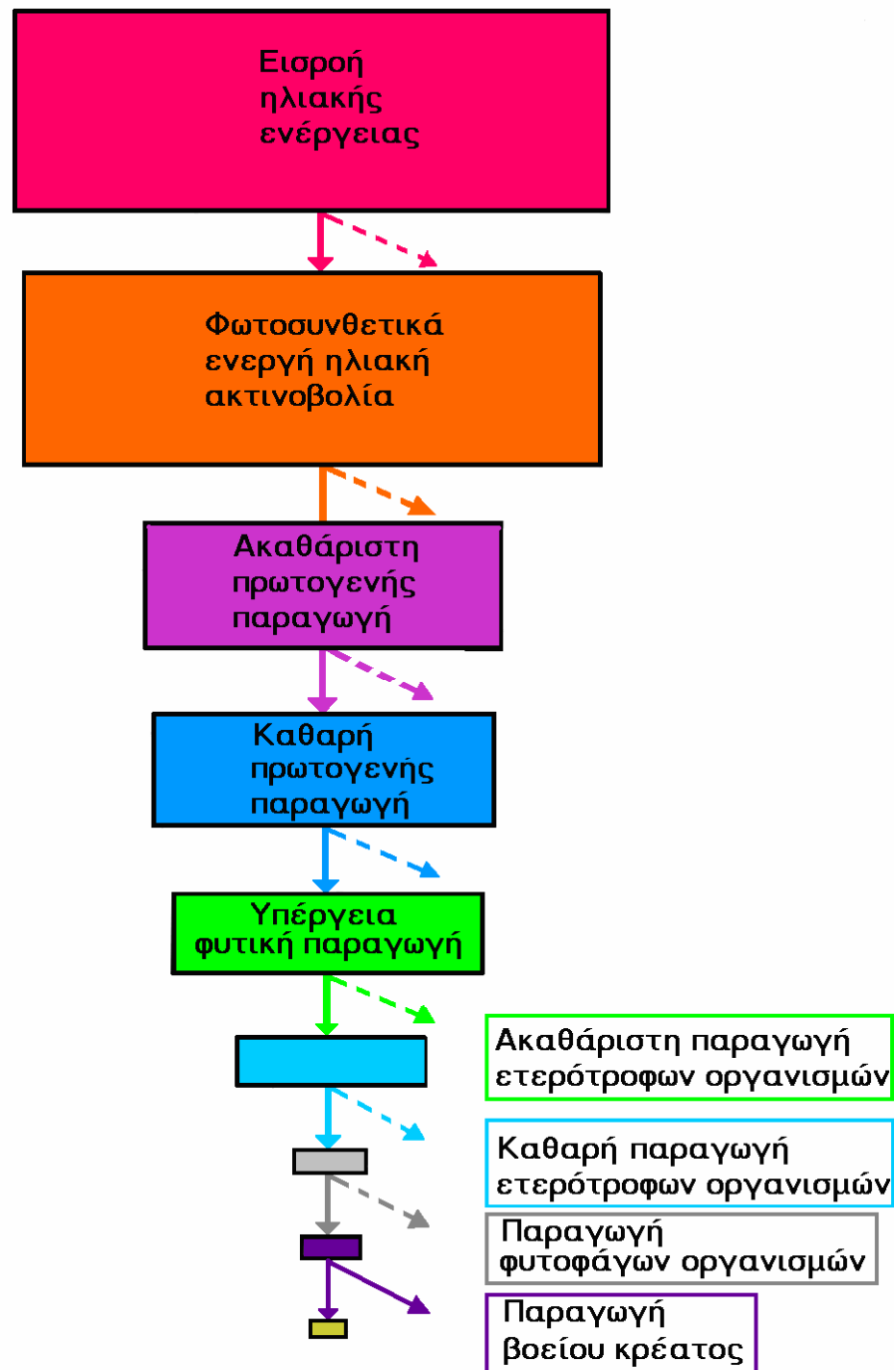
Σ' ένα τυπικό λιβαδικό οικοσύστημα, με βάση την **Εικόνα 5.8**, όλα τα χλωροφυλλούχα φυτά ανήκουν στο πρώτο τροφικό επίπεδο, τα φυτοφάγα ζώα (δηλαδή τα κτηνοτροφικά) ανήκουν στο δεύτερο τροφικό επίπεδο και ο άνθρωπος ανήκει στο τέταρτο επίπεδο. Τα τρία επίπεδα σχηματίζουν την οικολογική πυραμίδα και συνδέονται με την **τροφική αλυσίδα βόσκησης**. Η αλυσίδα αυτή θα πρέπει να διακριθεί από την **τροφική αλυσίδα αποσύνθεσης**, η οποία αρχίζει από την νεκρή οργανική ουσία με τους μικροοργανισμούς και συνεχίζεται με τους νεκροβόρους οργανισμούς και τους εχθρούς τους. Η σύνδεση των δύο αλυσίδων φαίνεται στην **Εικόνα 5.9**.

## (2) Πυραμίδες ενέργειας

Όταν η παραγωγή υπολογίζεται με τους όρους της ενέργειας, οι πυραμίδες εμφανίζουν μόνο την ποσότητα της ενέργειας, η οποία ρέει σε κάθε επίπεδο. Η βάση πάνω στην οποία κατασκευάζεται η πυραμίδα της ενέργειας είναι η παραγόμενη ανά μονάδα χρόνου ποσότητα των οργανισμών ή, αν το διατυπώσουμε κάπως διαφορετικά, ο ρυθμός με τον οποίο η ύλη της τροφής διέρχεται μέσα από την τροφική αλυσίδα.

Μερικοί οργανισμοί έχουν μια μικρή βιομάζα, αλλά η συνολική ενέργεια την οποία αφομοιώνουν μπορεί να είναι σημαντικά μεγαλύτερη από την ενέργεια την οποία αφομοιώνουν άλλοι οργανισμοί με πολύ μεγαλύτερη βιομάζα. Σε μια πυραμίδα βιομάζας, οι οργανισμοί αυτοί θα ήσαν πολύ λιγότερο σημαντικοί για την βιοκοινότητα από ό,τι είναι στην πραγματικότητα. Οι πυραμίδες ενέργειας είναι κεκλιμένες, διότι από

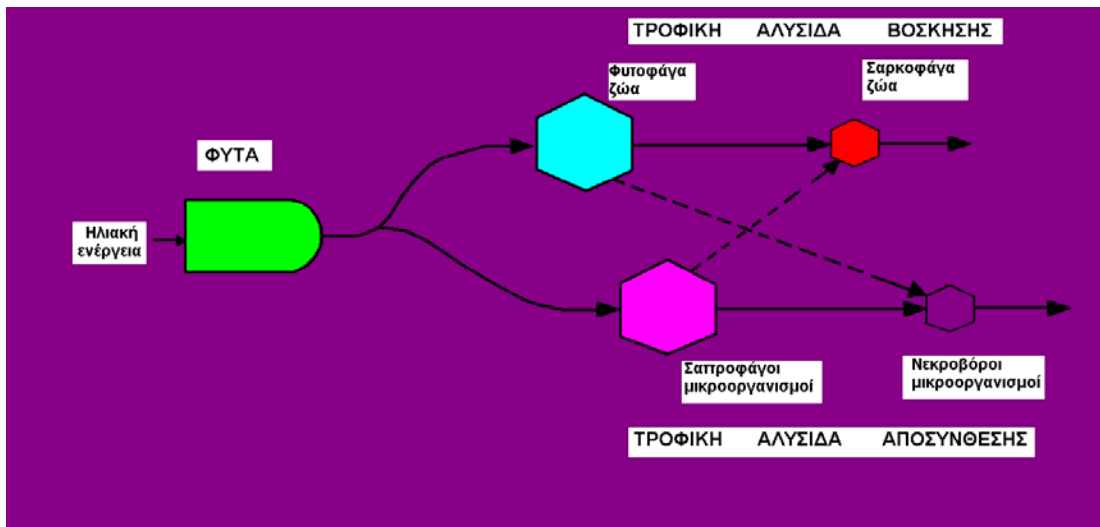
κάθε επίπεδο μεταφέρεται ολιγότερη ενέργεια, απ' όση αποτίθεται σ' αυτό, σύμφωνα και με τον δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής.



**Εικόνα 5.8.** Ροή ενέργειας δια μέσου ενός ποολίβαδικού οικοσυστήματος κατά τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου. Τα ορθογώνια είναι λογαριθμικά ανάλογα με την ποσότητα της ενέργειας σε Kcal που περιέχεται σε κάθε φάση του συστήματος.  
 Πηγή: Van Dyne (1980).

Στις περιπτώσεις κατά τις οποίες οι παραγωγοί έχουν μικρότερη μάζα απ' όση έχουν οι καταναλωτές, και αυτό συμβαίνει ιδιαίτερα στα υδατικά οικοσυστήματα των ανοικτών υδάτινων επιφανειών, η διερχόμενη και η αποθηκευόμενη ενέργεια πρέπει να είναι μεγαλύτερη από αυτή του επομένου επιπέδου. Διαφορετικά, η βιομάζα την οποία

οι παραγωγοί υποστηρίζουν δεν θα μπορούσε να είναι μεγαλύτερη από αυτή την οποία έχουν οι παραγωγοί. Η υψηλή αυτή ενέργεια διατηρείται με μια ταχεία επιστροφή των ανεξάρτητων πλαγκτόν, παρά από μια αύξηση στη συνολική μάζα.



**Εικόνα 5.9.** Ροή ενέργειας σχήματος Y που δείχνει τη σύνδεση μεταξύ των τροφικών αλυσίδων βόσκησης και αποσύνθεσης.

Πηγή: Odum (1983).

### (3) Πυραμίδες αριθμών

Ένας άλλος τύπος πυραμίδων, ο οποίος χρησιμοποιείται συχνά στην οικολογική βιβλιογραφία, είναι η πυραμίδα των αριθμών. Στις πυραμίδες αυτές χρησιμοποιείται ως βάση ο αριθμός των οργανισμών σε κάθε τροφικό επίπεδο. Δεν δείχνει μεταβιβάσεις ενέργειας, ούτε τη χρησιμοποίησή της από τους οργανισμούς. Επινοήθηκε και επιβλήθηκε από τον C. Elton (1927), γι αυτό άλλωστε και στη διεθνή βιβλιογραφία ονομάζεται ως Ελτόνια πυραμίδα (Eltonian pyramid). Ο τύπος αυτός κατέδειξε την μεγάλη διαφορά στον αριθμό των οργανισμών, οι οποίοι εμπλέκονται σε κάθε κρίκο της τροφικής αλυσίδας.

Τέλος, οι πυραμίδες των αριθμών πολύ συχνά συγχέονται, με μια παρόμοια πυραμίδα, στην οποία οι οργανισμοί ομαδοποιούνται σε μεγέθη κατηγοριών και στη συνέχεια τοποθετούνται κατά σειρά αφθονίας. Στην περίπτωση αυτή οι μικρότεροι οργανισμοί είναι και πάλι οι πολυπληθέστεροι, πλην όμως μια τέτοια πυραμίδα δεν εμφανίζει τη σχέση της μιας ομάδας με την άλλη.

### 5.5. Τα τροφικά δίκτυα

Οι τροφικές σχέσεις στη φύση δεν είναι απλές, ευθύγραμμες τροφικές αλυσίδες. Οι τροφικές σχέσεις είναι πολυάριθμες τροφικές αλυσίδες, οι οποίες διασυνδέονται μεταξύ τους και σχηματίζουν ένα πολύπλοκο τροφικό δίκτυο, με όλες τις συνδέσεις να οδηγούν από τους παραγωγούς προς μια σειρά πρώτου και δεύτερου βαθμού καταναλωτές. Όταν σε ένα συγκεκριμένο βιότοπο τα τροφικά δίκτυα είναι ευδιάκριτα, με τις πολυάριθμες τροφικές αλυσίδες διακριτικά χωρισμένες, αναφύονται κάποιες συγκεκριμένες νέες μορφές. Άλλωστε, όλες οι αλυσίδες είναι αλληλένδυτα συνδεδεμένες.



Ανεξάρτητα από την παραγωγικότητα του οικοσυστήματος, κάθε τροφική αλυσίδα σπάνια ξεπερνά τους τέσσερις κρίκους, διότι το μήκος της περιορίζεται απόλυτα από την αδυναμία μεταφοράς της ενέργειας. Έτσι, τα οικοσυστήματα με υψηλή παραγωγικότητα μπορεί να μην υποστηρίζουν μακρύτερες τροφικές αλυσίδες, αλλά μπορεί και υποστηρίζουν περισσότερα είδη, από κάποια άλλα τα οποία εμφανίζουν περισσότερο πολύπλοκα τροφικά δίκτυα.

Από πρώτη ματιά ίσως να φαίνεται ότι οι παμφάγοι οργανισμοί αποτελούν ένα σημαντικό στοιχείο στα τροφικά δίκτυα, η αλήθεια όμως είναι ότι αυτοί δεν κυριαρχούν. Οι παμφάγοι οργανισμοί τυπικά τρέφονται με είδη τα οποία βρίσκονται σε όμορα τροφικά επίπεδα, αναφέρονται όμως, σε δύο διαφορετικούς τύπους τροφής. Η ικανότητα να το κάνουν αυτό περιορίζεται από την μορφολογική και την φυσιολογική κάλυψη του παμφάγου. Για παράδειγμα, τα πουλιά τα οποία έχουν προσαρμοστεί να ξεσκίζουν τις σάρκες, δεν έχουν την κατάλληλη προσαρμογή, ώστε αυτά να τρέφονται με καρπούς ή σπόρους. Τα σαρκοφάγα θηλαστικά με δόντια προσαρμοσμένα να κατασπαράζουν σάρκες και μικρό πεπτικό σύστημα, σχεδιασμένο για την πέψη ζωικής πρωτεΐνης, δεν μπορούν να επιβιώσουν με μια δίαιτα, η οποία θα βασίζεται στις πόες. Στην καλύτερη των περιπτώσεων μπορούν να περιοριστούν στα φρούτα με υψηλή πεπτικότητα. Για το λόγο αυτό, στις τροφικές αλυσίδες στις οποίες κυριαρχούν τα μεγάλα σπονδυλωτά και ασπόνδυλα, η παμφαγία δεν βρίσκεται σε θέση κυρίαρχη. Τουναντίον, τα τροφικά δίκτυα στα οποία κυριαρχούν τα έντομα και οι καταναλωτές οργανικών συντριμμάτων, καθώς και τα αρπακτικά και τα παράσιτα τους, παρουσιάζουν μια περισσότερο πολύπλοκη μορφή της παμφαγίας, στην οποία είναι δυνατόν να εμπλέκεται η τροφοδότηση από μη όμορα τροφικά επίπεδα.

Οι διαιτητικές ανάγκες κάποιων αρπακτικών είναι δυνατόν να επικαλύπτονται για κάποια θηραματικά είδη. Οι αλεπούδες και τα γεράκια για παράδειγμα, τρέφονται με τους ποντικούς. Τα αρπακτικά τα οποία βρίσκονται στις υψηλές θέσεις τρέφονται συνήθως με ένα αριθμό καταναλωτών πρώτου και δεύτερου βαθμού, ή είναι δυνατό να περιορίζονται στη θήρευση ειδών που βρίσκονται σε όμορα τροφικά επίπεδα, τα οποία όμως, ανήκουν σε κατώτερο από αυτούς επίπεδο. Γενικά, όσο περισσότερα είδη θηραμάτων εκμεταλλεύεται ένα ζώο, τόσο λιγότερα είδη αρπακτικών αντιμετωπίζει. Ας πάρουμε για παράδειγμα την αλεπού, η οποία τρέφεται με ένα ευρύ πλέγμα θηραμάτων. Εκτός από τον άνθρωπο, δεν αντιμετωπίζει κάποιον άλλο φυσικό θηρευτή. Αντίθετα, η μικρή κουκουβάγια του γένους *Otus*, η οποία τρέφεται κυρίως με ποντικούς, μπορεί να υποκύψει στη θήρευσή της από την κερασφόρο κουκουβάγια.

Η μελέτη των τροφικών δικτύων εγείρει πολλά ενδιαφέροντα ερωτήματα. Ενδεικτικά ας αναφέρουμε για παράδειγμα μερικά από αυτά:

**Τι καθορίζει το μέγεθος και την πολυπλοκότητα των τροφικών δικτύων και τον αριθμό των τροφικών επιπέδων; Πως τα τροφικά δίκτυα αποκτούν τη δομή τους; Πως τα τροφικά δίκτυα επηρεάζονται από την επιτυχημένη εισβολή των νέων ειδών και την εξαφάνιση άλλων; Τα πολύπλοκα τροφικά δίκτυα είναι περισσότερο σταθερά από τα απλά; Ποιες άλλες διαδικασίες, εκτός της δυναμικής των πληθυσμών και της ενεργειακής ροής, συμβαίνουν σ' αυτά;**

Οι οικολόγοι, για να μπορέσουν να δώσουν απαντήσεις με μερικά από τα παραπάνω ερωτήματα, έχουν προβεί τόσο στην ανάλυση πολυάριθμων πραγματικών τροφικών δικτύων, όσο και των μοντέλων εξομοίωσης πραγματικών τροφικών δικτύων. Οι αναλύσεις τους κατέληξαν στη γενική παραδοχή ότι στα μεταβαλλόμενα περιβάλλοντα, δηλαδή στα περιβάλλοντα τα οποία χαρακτηρίζονται από της συχνές μεταβολές στην υγρασία, τη θερμοκρασία, την αλατότητα, το pH, και τις άλλες παραμέτρους, τα τροφικά δίκτυα τείνουν να εμφανίζουν βραχύτερους τροφικούς κρίκους, σε σύγκριση με τα περισσότερο σταθερά περιβάλλοντα, τα οποία με τη σειρά

τους παρουσιάζουν μεγαλύτερο πλούτο ειδών και περισσότερους τροφικούς κρίκους. Η περιβαλλοντική ποικιλότητα από μόνη της άλλωστε, δεν φαίνεται να εμποδίζει το μέσο ή μέγιστο μήκος της τροφικής αλυσίδας. Τα σε υψηλό βαθμό στρωματωμένα περιβάλλοντα, όπως π. χ τα δάση, έχουν μακρύτερες τροφικές αλυσίδες απ' ό,τι οι πτωχοί σε στρωμάτωση βιότοποι των λιβαδιών, της τούντρας και των ρεμάτων. Τα πλέον ευρέα τροφικά δίκτυα, δηλαδή αυτά με τον μέγιστο αριθμό φυτοφάγων οργανισμών, είναι και τα πλέον βραχέα, ερχόμενα σε αντίθεση με τα στενά τροφικά δίκτυα, στα οποία οι ανώτεροι σαρκοφάγοι οργανισμοί αποτελούν το μεγαλύτερο τμήμα των δικτύων.

Κάποια άλλα ερωτήματα τα οποία έχουν τεθεί είναι επίσης:

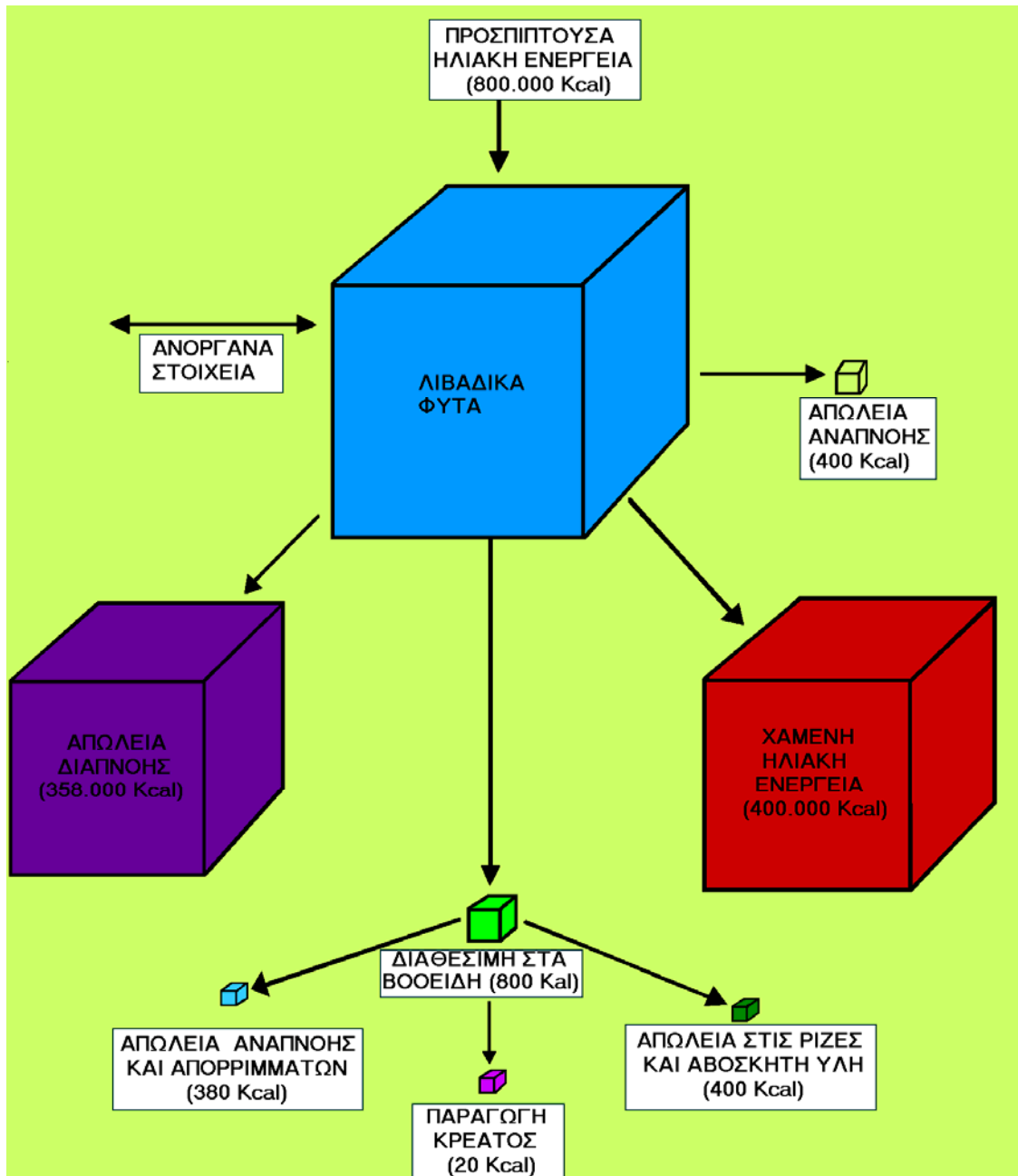
**Πως πρέπει να είναι συνδεδεμένες οι τροφικές αλυσίδες; Αυτές είναι ή όχι προϊόν τυχαίας σύνδεσης;**

Ο P. Yodzis (1988), για να μπορέσει να δώσει κάποιες απαντήσεις, εξομοίωσε την ανάπτυξη ενός τροφικού δικτύου, το οποίο ήταν βασισμένο σε φυσικές παραμέτρους. Αρχίζοντας με ένα συγκεκριμένο αριθμό παραγωγών πρόσθεσε και άλλα νέα είδη, κάθε ένα από τα οποία είχε μια συγκεκριμένη οικολογική αποτελεσματικότητα, προσφέροντας ένα τμήμα της κατανάλωσης στη διάθεση του επόμενου τροφικού επιπέδου, δηλαδή το καθιστούσε και αυτό ένα αρπακτικό είδος. Καθένα, από τα νέα είδη τα οποία προστέθηκαν, έπρεπε να αποκτήσει την απαιτούμενη για αυτό ενέργεια από την διαθέσιμη παραγωγή των άλλων ειδών, καθένα από τα νέα είδη επίσης, είχε να επιλέξει μια πηγή τροφής τμήμα της ήδη χρησιμοποιούμενης από κάποια άλλα είδη και καθένα από τα νέα είδη τέλος, είχε μια συγκεκριμένη συνολική παραγωγή, τμήμα της οποίας έπρεπε να καταστεί διαθέσιμη για τα εκ των υστέρων εισερχόμενα είδη. Τα αποτελέσματά του συνοψίζονται στην ύπαρξη ενός ανώτερου και ενός κατώτερου ορίου αριθμού των ειδών, τα οποία ένα αρπακτικό μπορούσε να καταναλώσει και κατέληξε στο συμπέρασμα ότι υπάρχει ένα σημείο πέρα από το οποίο η συνολική παραγωγή ήταν πάρα πολύ χαμηλή, ώστε να δοθεί η δυνατότητα να εισέλθουν νέα είδη, με αποτέλεσμα, το όριο του μετασχηματισμού της ενέργειας (δηλ. ο δεύτερος νόμος της θερμοδυναμικής) να επιβάλλει μια πρότυπη μορφή στο τροφικό του δίκτυο. Τέλος, βρήκε επίσης ένα βαθμό ομοιότητας μεταξύ του εξομοιωμένου τροφικού δικτύου το οποίο χρησιμοποίησε, με το τροφικό δίκτυο που υπήρχε στην πραγματικότητα.

Τα είδη «γενικευτές» εισβάλουν ευκολότερα στα απλά τροφικά δίκτυα, ενώ οι «εξειδικευτές», οργανισμοί ικανοί να εκμεταλλεύονται μια περιορισμένη πηγή ενέργειας, είναι περισσότερο ικανοί να εισβάλουν στα πολύπλοκα τροφικά δίκτυα. Η απομάκρυνση ενός είδους, το οποίο είναι θήραμα - «γενικευτής», ή ενός είδους, το οποίο είναι αρπακτικό - «γενικευτής» ή κάποιου μέλους μιας απλής, ευθύγραμμης τροφικής αλυσίδας, έχει μικρή επίδραση στο τροφικό δίκτυο. Η απομάκρυνση όμως, ενός είδους «αρπακτικό - κλειδί», μπορεί να εμφανίσει ένα άκρως σημαντικό αποτέλεσμα. Μια τέτοια απομάκρυνση προκαλεί κυρίως, την μέγιστη απώλεια των ειδών στο πιο κάτω τροφικό επίπεδο, όταν μάλιστα το αρπακτικό έχει μια επίδραση ελέγχου στην πυκνότητα ισορροπίας του θηράματος και το θήραμα είναι «γενικευτής» στις τροφικές του συνήθειες. Μια τέτοια απομάκρυνση εμφανίζει το ελάχιστο αποτέλεσμα στην περίπτωση κατά την οποία το αρπακτικό εξασκεί μια επίδραση ελέγχου στην πυκνότητα ισορροπίας του «εξειδικευτού» είδους θηράματος.

Περίληπτικά, μπορούμε να πούμε ότι οι μελέτες εξομοίωσης, τόσο στο ύπαιθρο όσο και στον υπολογιστή, φαίνεται να στηρίζουν την υπόθεση ότι, **τα πολύπλοκα τροφικά δίκτυα είναι λιγότερο σταθερά από τα αντίστοιχα απλά και ότι τα τροφικά δίκτυα δεν είναι τυχαίες συγκεντρώσεις, αλλά μάλλον πρέπει να**

θεωρούνται συγκεντρώσεις που ρυθμίζονται από τις ιδιότητες των υφισταμένων τροφικών δικτύων και της φύσης των εισβαλλόντων ειδών.



**Εικόνα 5.10.** Μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε βόειο κρέας στα λιβάδια της Καλιφόρνιας των Η.Π.Α.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Love, 1970.

Τόσο οι μελέτες οι οποίες έγιναν πάνω σε πραγματικά τροφικά δίκτυα, όσο και αυτές οι οποίες έχουν διεξαχθεί ως εξομοιώσεις τροφικών δικτύων μέσω υπολογιστών, έχουν τις αδυναμίες τους και τα σφάλματά τους. Οι περισσότερες από αυτές υλοποιήθηκαν για να χαρακτηριστούν κάποια περιβάλλοντα και όχι για να εξιχνιαστούν με λεπτομέρεια οι τροφικές σχέσεις. Είναι μάλλον γενικόλογες και γενικευμένες σε σχέση με τα χαμηλά τροφικά επίπεδα, ιδιαίτερα μάλιστα στο επίπεδο του παραγωγού, είναι όμως ταυτόχρονα περισσότερο λεπτομερείς στα ανώτερα τροφικά επίπεδα. Συχνά οι τροφικές σχέσεις μεταξύ τρώγοντος και τρωγόμενου, συνάγονται μάλλον από γενικές

παρατηρήσεις παρά από λεπτομερείς μελέτες των διατροφικών συνηθειών όλων των εμπλεκόμενων ειδών. Από όσες μελέτες έχουν δημοσιευθεί, οι περισσότερες καλύπτουν την κίνηση της βόσκησης και αγνοούν τα τροφικά επίπεδα και τα μετέχοντα στο τροφικό δίκτυο των οργανικών συντριμμάτων είδη, τα οποία θεώρησαν ως μη σημαντικά. Επιπλέον, τα τροφικά δίκτυα ενός οικοσυστήματος ποικίλουν ανάλογα με τις εποχές. Τέλος, τα τροφικά δίκτυα υπόκεινται στην συμπεριφορά βόσκησης των φυτοφάγων, συμπεριλαμβανομένων και των σαρκοφάγων, αλλά και στην ανομοιογένεια και την πολυδιάσπαση του περιβάλλοντος. Τέτοιες κατά χώρο και χρόνο ποικιλότητες εξασθενούν οποιοδήποτε ποσοτικό προσδιορισμό των δεσμών και των λοιπών δομικών πλευρών των τροφικών αλυσίδων.

Τα εξομοιούμενα μέσω υπολογιστού τροφικά δίκτυα προσπάθησαν να μιμηθούν τη φύση. Οι εισροές βασίστηκαν σε σύνολα παραδοχών και όχι σε φυσικές σχέσεις. Τα εξομοιούμενα τροφικά δίκτυα δεν μπορούν να δράσουν με όλες τις εμπλεκόμενες λεπτομέρειες, όπως για παράδειγμα είναι αυτές, οι οποίες σχετίζονται με τη μορφή της βόσκησης, τον αριθμό των θηραμάτων, τη συμπεριφορά και τη διαθεσιμότητα των ειδών κ.α., μολονότι αυτά πρέπει να θεωρούνται χρήσιμα ως εργαλεία, τα οποία βοηθούν στην κατανόηση των φυσικών τροφικών δικτύων,

## 5.6. Η Οικολογική αποτελεσματικότητα

Στην οικολογία, πρωτεύουσα σημασία έχει η ποσότητα της ηλιακής ενέργειας η οποία φτάνει στη μονάδα φωτοσυνθετικής επιφάνειας του οικοσυστήματος και η αποτελεσματικότητα με την οποία η ενέργεια αυτή μετατρέπεται από τους οργανισμούς σε άλλες μορφές.

Η ποσότητα της ηλιακής ακτινοβολίας η οποία φτάνει μέχρι την ατμόσφαιρα της Γης είναι ίση με 1,92 έως 2,00 cal/cm<sup>2</sup> /min ή 8,1 J/ cm<sup>2</sup> /min και ονομάζεται **παγκόσμια ηλιακή σταθερά**. Καθώς η ακτινοβολία αυτή μπαίνει μέσα στην ατμόσφαιρα, ένα μέρος της απορροφάται ή διαχέεται από τα συστατικά της ατμόσφαιρας (υδρατμοί, CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, O<sub>3</sub> κ.λ.π.), οπότε στην επιφάνεια της Γης και κατ' επέκταση στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος των φυσικών οικοσυστημάτων, φτάνουν τα 5,4 J/cm<sup>2</sup>/min. Από την ποσότητα αυτή, το 52% ανήκει στην υπέρυθη περιοχή του ηλιακού φάσματος (>700nm) και το 4% στην υπεριώδη περιοχή (400nm), οπότε η **διαθέσιμη για φωτοσύνθεση ηλιακή ακτινοβολία** (Photosynthesis Available Radiation) είναι το υπόλοιπο 44% ή 2,5 J/cm<sup>2</sup>/min περίπου. Ο συντελεστής μετατροπής αυτής της ακτινοβολίας με φωτοχημική ενέργεια, δηλαδή υδατάνθρακες, δια μέσου της φωτοσύνθεσης είναι περίπου 3% (Zelitch 1971).

**Πίνακας 5.3.** Μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε υδατάνθρακες.

- Ολική ημερήσια ακτινοβολία:	500 cal/cm <sup>2</sup> ή 2092 J/cm <sup>2</sup>
- Διαθέσιμη για φωτοσύνθεση (PAR):	222 cal/cm <sup>2</sup> ή 929 J/cm <sup>2</sup>
- Ολικά φωτόνια (Quanta):	4320 μmol/cm <sup>2</sup>
- Διαθέσιμα για φωτοσύνθεση φωτόνια:	3528 μmol/cm <sup>2</sup>
- Παραγόμενοι υδατάνθρακες:	358 μmol/cm <sup>2</sup>
- Αναπνευστικές απώλειες:	116 μmol/cm <sup>2</sup>
- Καθαρή παραγωγή υδατανθράκων:	237 μmol/cm <sup>2</sup>

**Πηγή:** Army and Greer, 1967.

Οι παραπάνω ποσότητες έχουν γενική ισχύ. Ωστόσο, σε εντατικές γεωργικές καλλιέργειες, ο συντελεστής μετατροπής είναι μεγαλύτερος, όπως φαίνεται και στον **Πίνακα 5.3**, ο οποίος αποτελεί ένα παράδειγμα μετατροπής της ηλιακής ενέργειας σε υδατάνθρακες.

<b>Προσάρτημα 5.1.</b>		
<b>Οικολογικές αποτελεσματικότητες</b>		
Αποτελεσματικότητα αφομοίωσης:	$\frac{\text{Αφομοίωση}}{\text{Κατανάλωση}}$	$\frac{A}{K}$
(μέσα στο τροφικό επίπεδο)		
Αποτελεσματικότητα αύξησης:	$\frac{\text{Παραγωγή}}{\text{Κατανάλωση}}$	$\frac{\Pi}{K}$
Αποτελεσματικότητα παραγωγής:	$\frac{\text{Παραγωγή}}{\text{Αφομοίωση}}$	$\frac{\Pi}{A}$
Αποτελεσματικότητα μεταφοράς ενέργειας:	$\frac{\text{Κατανάλωση στο τροφικό επίπεδο } n}{\text{Παραγωγή στο τροφικό επίπεδο } n-1}$	$\frac{K_n}{\Pi_{n-1}}$

Από τα στοιχεία του πίνακα προκύπτει ότι ο **συντελεστής μετατροπής ενέργειας**, ο οποίος εξ ορισμού εκφράζεται «**από το ηλικό του καθαρού ποσού παραγόμενων υδατανθράκων ( $\mu\text{mol/cm}$ ) προς το ολικό ποσό των φωτονίων  $\mu\text{mol/cm}$** », ανέρχεται σε  $237/4320 = 0,0548$  ή 5,5% περίπου.

Ο συντελεστής ενεργειακής αποτελεσματικότητας δεν είναι σταθερός αλλά επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες. Τέτοιοι παράγοντες είναι η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας, η φωτοσυνθετική ικανότητα των φυτών και η αρχιτεκτονική δομή της φυτοκοινότητας. Πάντως οι συντελεστές είναι διαφορετικοί ακόμη και σε ομοειδή οικοσυστήματα, όπως για παράδειγμα τα διάφορα λιβάδια, εκ των οποίων εκείνα τα οποία απαντούν στις τροπικές και υποτροπικές περιοχές παρουσιάζουν μια γενική τάση αύξησης (1,66% περίπου), ενώ στα λιβάδια της εύκρατης ζώνης οι συντελεστές αποτελεσματικότητας έχουν χαμηλότερες τιμές (0,23% περίπου) (Singh and Joshi 1976). Αλλά και μέσα στην ίδια οικολογική ζώνη υπάρχουν διαφορές, οι οποίες μάλιστα επηρεάζονται και από τη διαχείριση (**Πίνακας 5.4**).

**Πίνακας 5.4.** Συντελεστές ενεργειακής αποτελεσματικότητας (%) ορισμένων λιβαδιών των Η.Π.Α. (Sims and Singh 1971).

Ορεινό βοσκόμενο	1,20
Ορεινό μη βοσκόμενο	0,97
Ερημικό βοσκόμενο	0,13
Ερημικό μη βοσκόμενο	0,16
Πεδινό βοσκόμενο	0,20
Πεδινό μη βοσκόμενο	0,57

Τέλος, θα πρέπει να υπογραμμίσουμε ότι υπάρχει και ο **συντελεστής αυξητικής αποτελεσματικότητας**, ο οποίος εκφράζεται με το λόγο της ενέργειας η οποία

απαιτείται για την αύξηση των ζώων, προς την ενέργεια την οποία προσλαμβάνουν τα ίδια τα ζώα διαμέσου της βόσκησης. Ο συντελεστής αυτός επηρεάζεται επίσης, από πολλούς άλλους παράγοντες, σπουδαιότερος από τους οποίους είναι το βόσκον ζώο και ειδικότερα το είδος, η φυλή και η ηλικία του ζώου, καθώς και ο τρόπος διαχείρισής του. Για παράδειγμα, ο συντελεστής αυξητικής αποτελεσματικότητας των μοσχαριών είναι 6 φορές μεγαλύτερος από τον αντίστοιχο των αγελάδων (Phillipson 1969).

## Κεφάλαιο Έκτο

# Τα βιογεωχημικά κυκλώματα στα οικοσυστήματα

### 6.1. Γενικά

Η ροή της ενέργειας και η ροή των χημικών στοιχείων συνιστούν δύο παράγοντες από τους οποίους εξαρτάται κυρίως, η ύπαρξη ενός κόσμου, ο οποίος ζει και κινείται μέσα στο οικοσύστημα. Αμφότεροι οι παραπάνω παράγοντες επηρεάζουν την αφθονία των οργανισμών, τον μεταβολικό ρυθμό στον οποίο αυτοί ζουν και τέλος, την συνθετικότητα του οικοσυστήματος. Η ενέργεια και τα στοιχεία ρέουν μαζί μέσω του οικοσυστήματος, ως μια ενιαία οργανική ουσία, χωρίς καμία από τις δυο να μπορεί να διαχωριστεί από την άλλη. Η κυκλοφορία των χημικών στοιχείων από το περιβάλλον στους οργανισμούς και αντίστροφα, είναι μια σπουδαία διαδικασία για το οικοσύστημα. Η ροή αυτή ακολουθεί κατά το μάλλον ή ήττον μια κυκλική πορεία, σε αντίθεση με την ενέργεια, της οποίας η πορεία είναι ανοικτή.

Όλα τα χημικά στοιχεία, τα οποία ως γνωστόν αποτελούν τα κύρια χαρακτηριστικά του πρωτοπλάσματος των φυτών και των ζώων, κυκλοφορούν μέσα στο οικοσύστημα με χαρακτηριστικές διαδρομές, οι οποίες καθορίζουν αυτό που ονομάζουμε **βιογεωχημικό κύκλο** ή **βιογεωχημικό κύκλωμα**<sup>2</sup>.

Οι ποσότητες των χημικών στοιχείων τα οποία μεταφέρονται από τη μία θέση του κυκλώματος στην άλλη, μέσα στη μονάδα του χρόνου, έχουν πολύ μεγαλύτερη σημασία από τις ποσότητες οι οποίες υπάρχουν ως αποθέματα σε ορισμένες θέσεις,

---


<sup>2</sup> Χρησιμοποιείται η σύνθετη λέξη **βιογεωχημικός** για να υποδηλώσει το **βιο-** για τα έμβια όντα, **γεω** για το νερό, τα πετρώματα και το έδαφος και **χημικός** για τις εμπλεκόμενες διαδικασίες.

διότι η ταχύτητα, ή αλλιώς ο **ρυθμός ανακύκλωσης**, είναι εκείνος ο οποίος ουσιαστικά συμβάλλει στη λειτουργία του οικοσυστήματος (Odum 1983).

**Πίνακας 6.1.** Μερικά Σημαίνοντα Βιολογικά Στοιχεία.

Στοιχείο	Χρήση
<b>Ανθρακας</b>	Ατομο κλειδί για όλες τις μορφές ζωής. Μαζί με το Οξυγόνο και το Υδρογόνο καλύπτουν τον κύριο όγκο της ζώσας ύλης.
<b>Άζωτο</b>	Συστατικό όλων των πρωτεϊνών, αμινοξέων, και πυρηνικών οξόν. Το μοριακό άζωτο (N <sub>2</sub> ) καλύπτει το 78% του ατμοσφαιρικού αέρα. Τα φυτά μπορούν να το χρησιμοποιήσουν μόνο σε δεσμευμένη μορφή.
<b>Οξυγόνο</b>	Καλύπτει το 21% του ατμοσφαιρικού αέρα. Απαραίτητο για τις οξειδωτικές διαδικασίες.
<b>Θείο</b>	Βασικό συστατικό της πρωτεΐνης. Το έδαφος εφοδιάζεται με τα κατακρημνίσματα και την οργανική ουσία.
<b>Ασβέστιο</b>	Στα ζώα είναι αναγκαίο για τις απαραίτητες, με βάση τα οξέα σχέσεις και πολλές φυσιολογικές διαδικασίες. Δίνει σκληρότητα στο σκελετό των σπονδυλωτών, στον εξωσκελετό των αρθροπόδων και στο κέλυφος των μυδιών. Στα φυτά σχηματίζει ένα συμπαγές υλικό μεταξύ των κυττάρων. Επιτρέπει την κανονική αύξηση των ριζών.
<b>Φωσφόρος</b>	Συστατικό των πρωτεϊνών και πολλών ενζύμων. Μείζων ο ρόλος του στη μεταφορά της ενέργειας στο επίπεδο του κυττάρου.
<b>Μαγνήσιο</b>	Ολοκλήρωμα (απαραίτητο μέρος) της χλωροφύλλης. Δραστηριοποιείται στα ένζυμα των φυτών και των ζώων. Χαμηλή πρόσληψη του προκαλεί τον τέτανο των ποών στα μηρυκαστικά.
<b>Κάλιο</b>	Σχηματισμός αμύλου και σακχάρων στα φυτά. Σύνθεση των πρωτεϊνών, κανονική κυτταρική διαίρεση και μεταβολισμός των υδατανθράκων στα ζώα.
<b>Νάτριο και Χλώριο</b>	Απαραίτητα για τα σπονδυλωτά ζώα. Σημαντικά στην διατήρηση της με οξική βάση ισορροπίας, την οσμωτική πίεση των εξωκυτταρικών ρευστών και στο σχηματισμό και τη ροή των γαστρικών εκκρίσεων.
<b>Σίδηρος</b>	Δραστικό στη αζωτοδέσμευση και τη φωτοσύνθεση, μεταφέρει ηλεκτρόνια, μέρος των σύνθετων πρωτεϊνών που δραστηριοποιούν και μεταφέρουν το οξυγόνο στο αίμα.
<b>Ψευδάργυρος</b>	Σχηματισμός αυξινών στις ουσίες ανάπτυξης των φυτών, συστατικών στων συστημάτων των ενζύμων στα φυτά και τα ζώα.
<b>Χαλκός</b>	Επηρεάζει τον ρυθμό φωτοσύνθεσης, εμπλέκεται στις αντιδράσεις οξείδωσης - ελάττωσης, δραστηριοποιητής ενζύμων.
<b>Μολυβδαίνιο</b>	Καταλύτης στη μετατροπή της αέριας μορφής N σε χρησιμοποιήσιμες μορφές από τα κυανοπράσινα φύκη και τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια.
<b>Ιώδιο</b>	Απαραίτητο για τον θυρεοειδή μεταβολισμό.
<b>Βόριο</b>	Ουσιαστικό για 15 λειτουργίες στα φυτά, συμπεριλαμβανομένου και του μεταβολισμού των υδατανθράκων, του μεταβολισμού του νερού και της μετάθεσης των σακχάρων.
<b>Πυρίτιο</b>	Χρειάζεται από τα διάτομα και τα αγρωστώδη για την στήριξη των δομών τους, παρέχουν αντίσταση στα παθογόνα βακτήρια και μύκητες.
<b>Σελήνιο</b>	Χρειάζεται από τα μηρυκαστικά για την δραστηριοποίηση της Βιταμίνης V.





Για να λειτουργήσει ένα οικοσύστημα πρέπει τα κυκλώματα των θρεπτικών στοιχείων να έχουν οπωσδήποτε κυκλική πορεία. Εάν για κάποιο λόγο, η πορεία γίνει ακυκλική (μη κυκλική), τότε το οικοσύστημα απορυθμίζεται με αποτέλεσμα να προκληθούν δυσμενείς επιδράσεις. Για παράδειγμα, εάν τα φυτοφάγα ζώα αποκλειστούν από ένα λιβαδικό οικοσύστημα, τότε τα χημικά στοιχεία συσσωρεύονται στο πρώτο τροφικό επίπεδο, απενεργοποιούνται και δεν μπορούν να μεταφερθούν στα διάφορα επίπεδα της τροφικής αλυσίδας, γεγονός το οποίο θα οδηγήσει στην υποβάθμιση του οικοσυστήματος.

## 6.2. Τα ουσιώδη θρεπτικά στοιχεία

Τα περισσότερα από τα θρεπτικά στοιχεία που χρειάζονται για τη ζωή υπάρχουν σε ανόργανη μορφή στον φλοιό της Γης. Καθίστανται διαθέσιμα με τη βοήθεια αποσπαστικών και χημικών διαδικασιών και εισέρχονται στους βιογεωχημικούς κύκλους, όταν αυτά προσλαμβάνονται από τα φυτά. Οι ζωντανοί οργανισμοί απαιτούν για την αύξηση, την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή τους τουλάχιστο 30 έως 40 στοιχεία (**Πίνακας 6.1**). Τα πλέον απαραίτητα για τους ζωντανούς οργανισμούς περιορίζονται στο **υδρογόνο**, τον **άνθρακα**, το **άζωτο** και το **θείο**. Είναι αυτά, τα οποία αποκαλούνται και **βασικά στοιχεία**, συγκεντρώνονται στους ζωντανούς ιστούς σε απαιτούμενες ποσότητες γραμμαρίων ανά ημέρα (g/ημέρα) και μετρώνται σε γραμμάρια ανά χιλιόγραμμο (g/kg).

Σε συγκεντρώσεις, χαμηλότερες βέβαια από τις αντίστοιχες των βασικών στοιχείων, είναι απαραίτητη και μια άλλη ομάδα στοιχείων. Στην ομάδα αυτή ανήκουν ο **φωσφόρος**, το **κάλιο**, το **μαγνήσιο** και το **νάτριο**. Βρίσκονται μεν σε συγκεντρώσεις οι οποίες αναγράφονται σε γραμμάρια ανά χιλιόγραμμο (g/kg), αλλά απαιτούνται σε υποδιαίρεση του γραμμαρίου ανά ημέρα. Τα στοιχεία αυτά είναι γνωστά επίσης και ως **μακροστοιχεία** ή **μακρο-θρεπτικά στοιχεία**.

Τα φυτά και τα ζώα για να καλύψουν όλες τις ανάγκες τους χρειάζονται επιπλέον ένα ευάριθμο πλήθος στοιχείων, σε πολύ χαμηλότερες όμως συγκεντρώσεις, τις οποίες μετράμε σε χιλιοστά του γραμμαρίου ή σε μικρογραμμάρια ανά χιλιόγραμμο ιστού (g ή μg/kg). Τα στοιχεία αυτά ονομάστηκαν **ιχνοστοιχεία**, επειδή κατά το παρελθόν, με τις τότε γνωστές αναλυτικές μεθόδους, δεν μπορούσε να καταγραφεί η ποσότητά τους. Σήμερα όμως τα ονομάζουμε **μικροστοιχεία**.

Μεταξύ των στοιχείων αυτών βρίσκονται ο **σίδηρος**, ο **χαλκός**, ο **ψευδάργυρος**, το **ιώδιο**, το **βόριο**, το **πυρίτιο** και το **νικέλιο**. Όλα τα μικροστοιχεία, ιδιαίτερα τα βαρέα μέταλλα, όταν ευρίσκονται σε ποσότητες μεγαλύτερες από όσες απαραίτητα απαιτούνται για τις ανάγκες των οργανισμών, μπορεί να είναι τοξικά.

## 6.3. Οι βιοχημικοί κύκλοι

Όλα τα βασικά θρεπτικά στοιχεία, αλλά και πολλά άλλα ακόμη, στα οποία συμπεριλαμβάνεται ένας αριθμός υλικών τα οποία δημιουργούνται από τον άνθρωπο, όπως για παράδειγμα οι χλωριωμένοι υδρογονάνθρακες, ρέουν με μια αμφίδρομη ροή από τα μη έμβια προς τα έμβια μέρη του οικοσυστήματος, σε ένα κατά το μάλλον ή ήττον κυκλικό μονοπάτι, το οποίο όπως προαναφέρθηκε είναι γνωστό, ως **βιογεωχημικός κύκλος** ή **βιογεωχημικό κύκλωμα**. Ένα τμήμα από το υλικό αυτό επιστρέφει στο άμεσο περιβάλλον σχεδόν τόσο γρήγορα, όσο αυτό απομακρύνεται από

τους οργανισμούς, ενώ ένα άλλο αποθηκεύεται σε βραχύβιες δεξαμενές αποθήκευσης θρεπτικών συστατικών, όπως είναι οι ιστοί των φυτών και των ζώων, το έδαφος και οι αποθέσεις στο βυθό των λιμνών και των υδάτινων σωμάτων. Τέλος, ένα άλλο τμήμα δεσμεύεται χημικά ή θάβεται βαθιά στη Γη, σε μια μακροπρόθεσμη εναποθήκευση πριν αυτό ελευθερωθεί ξανά και καταστεί διαθέσιμο για τους ζωντανούς οργανισμούς. Μεταξύ του εύκολα προσλαμβανόμενου και του σχετικά μη διαθέσιμου υλικού υφίσταται μια αργή αλλά σταθερή ανταλλαγή.

Συνεπώς, μπορούμε να πούμε ότι κάθε κύκλωμα περιλαμβάνει δύο τμήματα:

- ✚ α) τη δεξαμενή αποθήκευσης, η οποία είναι και το μεγαλύτερο τμήμα, έχει ελάχιστη ή μηδενική κινητικότητα και είναι πλούσια σε ανόργανα συστατικά<sup>3</sup>, και
- ✚ β) τη δεξαμενή ανακύκλωσης, η οποία είναι το μικρότερο τμήμα και έχει μεγάλη κινητικότητα στην ανταλλαγή των χημικών στοιχείων μεταξύ των οργανισμών και του περιβάλλοντος.

Σε όλους τους κύκλους των θρεπτικών στοιχείων, τους πιο σημαντικούς ρόλους παίζουν:

- ✚ α) τα πράσινα φυτά, αφού αυτά οργανώνουν τα θρεπτικά στοιχεία σε βιολογικά χρήσιμα συστατικά,
- ✚ β) οι οργανισμοί αποσύνθεσης, αφού αυτοί δημιουργούν τις προϋποθέσεις για να επιστρέψουν στην προηγούμενη απλή στοιχειακή κατάσταση, και
- ✚ γ) το νερό και ο αέρας, αφού αυτά μεταφέρουν τα θρεπτικά στοιχεία μεταξύ των αβιοτικών και των βιοτικών συστατικών του οικοσυστήματος.

Χωρίς τους παραπάνω παράγοντες δεν θα υπήρχε ουδεμία κυκλική ροή των θρεπτικών στοιχείων.

Τέλος, υπάρχουν δύο βασικοί τύποι βιογεωχημικών κυκλωμάτων:

- ✚ α) ο αέριος τύπος, και
- ✚ β) ο ιζηματογενής τύπος.

Στα αέριου τύπου βιογεωχημικά κυκλώματα, η κύρια δεξαμενή των θρεπτικών στοιχείων είναι η ατμόσφαιρα και οι ωκεανοί, ενώ στα ιζηματογενούς τύπου είναι το έδαφος, τα ιζηματογενή πετρώματα και τα άλλου τύπου πετρώματα του φλοιού της Γης. Αμφότερα τα κυκλώματα περιλαμβάνουν βιολογικούς και μη βιολογικούς παράγοντες, οι οποίοι άγονται από τη ροή της ενέργειας, ταυτόχρονα όμως, είναι δεμένοι και με το κύκλωμα του νερού.

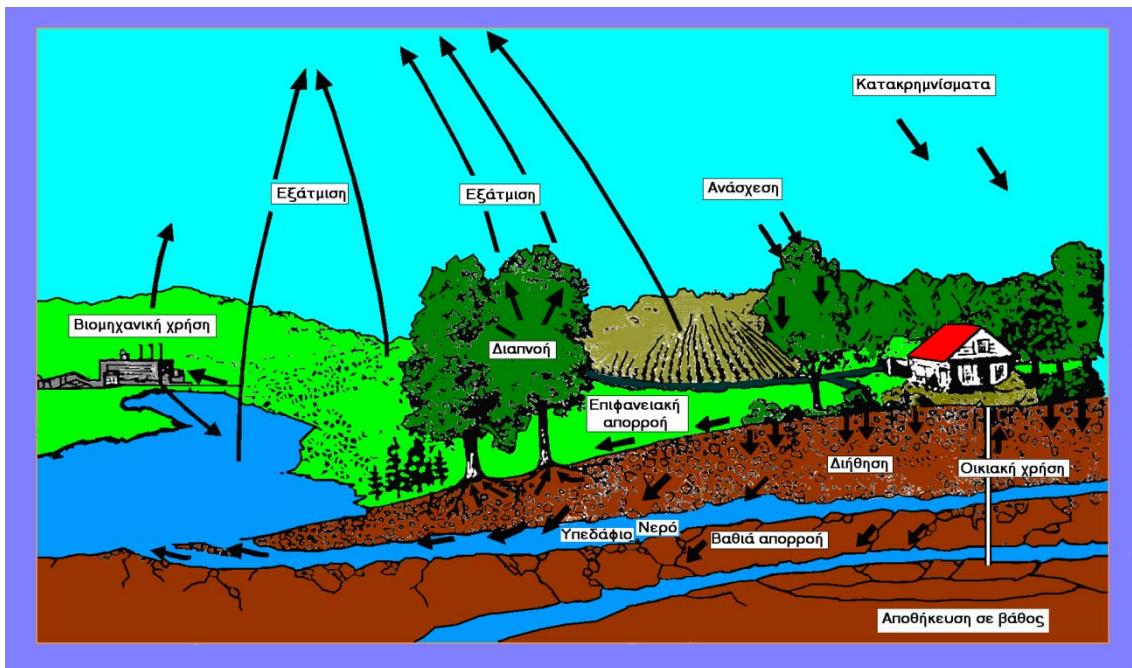
## 6.4. Το κύκλωμα του νερού

Το νερό είναι το μέσο δια του οποίου τα στοιχεία και τα λοιπά υλικά υλοποιούν την ατέρμονη οδύσσειά τους μέσα στο οικοσύστημα. Χωρίς το κύκλωμα του νερού τα βιογεωχημικά κυκλώματα δεν θα υπήρχαν, τα οικοσυστήματα δεν θα λειτουργούσαν και η ζωή δεν θα συνεχίζονταν.

Πίσω από το κύκλωμα του νερού βρίσκεται η κινητήρια δύναμη της ηλιακής ενέργειας (**Εικόνα 6.1**). Ο βασικός μηχανισμός του κυκλώματος στηρίζεται στη θέρμανση της ατμόσφαιρας της Γης και στο ρόλο τον οποίο αυτή παίζει στην εξάτμιση, ενώ τα κατακρημνίσματα είναι εκείνα τα οποία θέτουν σε κίνηση τον μηχανισμό του κυκλώματος. Οι υδρατμοί συνενώνονται στην ατμόσφαιρα με τη μορφή σταγόνων και παγοκρυστάλλων και πέφτουν στη Γη. Ένα μέρος τους φτάνει κατευθείαν στο έδαφος και τα υδάτινα σώματα, ένα άλλο πάνω στη βλάστηση, στον καλύπτοντα το έδαφος

<sup>3</sup> Για το τελευταίο χαρακτηριστικό της μπορεί να ονομαστεί και **ανόργανο απόθεμα**.

ξηροτάπητα και τέλος, ένα άλλο στις αστικές κατασκευές και τους δρόμους. Έτσι, το νερό, μέσα στον χρόνο, μπορεί να αποθηκευθεί, να απορρεύσει επιφανειακά ή να διηθηθεί στα βάθη του εδάφους.



**Εικόνα 6.1.** Ο κύκλος του νερού μέσα από ένα οικοσύστημα ύδατος, με τις σπουδαιότερες κυκλικές διαδρομές του.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Εξαιτίας συγκεκριμένων ανασχετικών φαινομένων, οι διάφορες ποσότητες ύδατος, οι οποίες πολλές φορές μπορεί να είναι σημαντικές, ουδέποτε προσεγγίζουν το έδαφος, αλλά εξατμίζονται πίσω στην ατμόσφαιρα. Στις αστικές περιοχές μεγάλο μέρος των κατακρημνισμάτων προσκρούει στις στέγες, τα πεζοδρόμια, τους δρόμους και τα άλλα σημεία διακίνησης πεζών και οχημάτων, τα οποία είναι αδιαπέραστα από το νερό. Έτσι, το νερό αυτό, δια μέσου των υδρορροών και των συστημάτων αποχέτευσης, κατευθύνεται στα ρέματα και τους ποταμούς.

Το ποσό των συνολικών κατακρημνισμάτων το οποίο φτάνει στο έδαφος, κινείται μέσα σ' αυτό με τη διήθηση, ο ρυθμός της οποίας επηρεάζεται από το είδος και την κλίση του εδάφους, τον τύπο της βλάστησης και τα χαρακτηριστικά των κατακρημνισμάτων. Σε γενικές γραμμές όμως, όσο πιο έντονη είναι η βροχόπτωση, τόσο μεγαλύτερος είναι ο ρυθμός της διήθησης, μέχρις ότου η ικανότητα διήθησης του εδάφους κορεστεί, κατάσταση η οποία εξαρτάται ασφαλώς από το πορώδες του εδάφους.

Όταν το έδαφος υδατοκορεστεί και όταν η έντονη βροχόπτωση ή η ταχεία τήξη του χιονιού υπερκαλύψει την ικανότητα διήθησης του εδάφους, το νερό ρέει στην επιφάνεια του εδάφους, ως επίγεια ροή ή καλύτερα ως **επιφανειακή απορροή**. Στη συνέχεια συγκεντρώνεται σε κοιλάτιδες και ρέματα, όπου η επιφανειακή απορροή αλλάζει μορφή και μετατρέπεται σε **διοχετευμένη ροή**. Στις αστικές περιοχές η επίγεια ροή του νερού διατρέχει τους δρόμους και τα πεζοδρόμια και συγκεντρώνεται στα φρεάτια του δικτύου αποχέτευσης.

Στα αδιατάραχτα εδάφη των δασών οι ρυθμοί διήθησης του νερού είναι μεγαλύτεροι από την ένταση της βροχόπτωσης και δεν παρατηρείται η επιφανειακή απορροή. Στις αστικές περιοχές οι ρυθμοί διήθησης κυμαίνονται από το μηδέν μέχρι

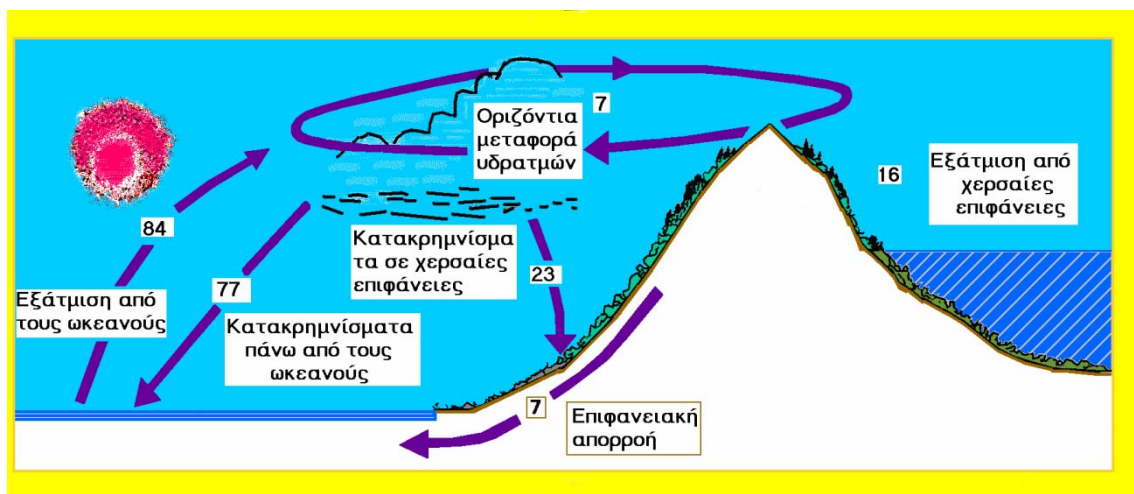
μια τιμή η οποία ξεπερνά την αντίστοιχη της έντασης της βροχόπτωσης, εκεί όπου το έδαφος είναι ανοικτό και ασυμπίεστο. Συνήθως, η επιφανειακή απορροή στις περιοχές αυτές αποτελεί το 85% του συνολικού ποσού των κατακρημνισμάτων, εξαιτίας της χαμηλής διήθησης.

Το νερό εισερχόμενο στο έδαφος θα διεισδύσει και θα σταματήσει σ' ένα αδιαπέραστο στρώμα αργίλου ή άλλης σύστασης πετρώματος, όπου θα συγκεντρωθεί και θα σχηματίσει τα υπόγεια νερά. Από εδώ το νερό βρίσκει το δρόμο του για τις πηγές, τα ρέματα και φυσικά, τα ποτάμια και τις θάλασσες. Ένα μεγάλο μέρος του νερού αυτού χρησιμοποιείται από τους ανθρώπους για οικιακή ή βιομηχανική χρήση, μετά από τις οποίες αυτό επανεισέρχεται στον κύκλο του νερού, αφού αποβάλλεται στα ποτάμια, τα ρέματα ή την ατμόσφαιρα.

Το νερό που παραμένει στην επιφάνεια του εδάφους και της βλάστησης, όπως επίσης και στα επιφανειακά στρώματα των ρεμάτων, των λιμνών και των ωκεανών, **εξατμίζεται**. Η εξατμηση συνιστά μια διαδικασία κατά την οποία τα μόρια νερού που εγκαταλείπουν την επιφάνεια είναι περισσότερα απ' όσα εισέρχονται σ' αυτή. Τα φυτά προσλαμβάνουν το νερό από το έδαφος και το χάνουν μέσω της διαπνοής των φύλλων τους, το οποίο και εξατμίζεται. Η υγρασία αυτή προφανώς συμπυκνώνεται και ξαναπέφτει.

#### 6.4.1. Το νερό μέσα από την παγκόσμια οπτική γωνιά

Τα μόρια του νερού που πέφτουν σε μια ανοιξιάτικη βροχή θα μπορούσαν πριν από μερικές εβδομάδες να ήταν τμήματα του Ρεύματος του Κόλπου και πριν από αυτό τμήματα από το δάσος των τροπικών βροχών του Αμαζονίου. Η τοπική θύελλα είναι απλά ένα τμήμα της μαζικής κίνησης και κυκλοφορίας του νερού γύρω από τη Γη, μια κίνηση η οποία υποδεικνύεται από τις μορφές που παίρνουν οι αλλαγές των νεφών πάνω από το πρόσωπο του πλανήτη. Οι ατμόσφαιρα, οι ωκεανοί, οι εδαφικές μάζες σχηματίζουν ένα μοναδικό γιγαντιαίο υδατικό σύστημα, το οποίο καθοδηγείται από την ηλιακή ενέργεια. Η παρουσία και η κίνηση του νερού σε κάθε τμήμα του συστήματος επηρεάζει την παρουσία και την κίνηση σε όλα τα άλλα τμήματα.



**Εικόνα 6.2.** Το παγκόσμιο ισοζύγιο νερού, καθώς το μέσο ετήσιο ύψος κατακρημνισμάτων των 83,6 cm μετατράπηκε σε 100 μονάδες.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith 1992.

Η ατμόσφαιρα είναι το **σημείο - κλειδί** στο παγκόσμιο σύστημα του νερού. Ανά πάσα στιγμή η ατμόσφαιρα δεν κατακρατεί αποθέματα βροχοπτώσεων, με τη μορφή

ατμού, νεφών και παγοκρυστάλλων, για περισσότερο από 10 έως 11 ημέρες. Έτσι, η εναλλαγή των υδατικών μορίων είναι ταχεία. Σε κάθε δεδομένο σημείο υπάρχουν παγκόσμιες διαφορές στο ποσό της εξάτμισης και της υγρασίας στην ατμόσφαιρα, επειδή η εξάτμιση από τις χερσαίες και τις θαλάσσιες επιφάνειες είναι η πηγή του νερού της ατμόσφαιρας. Η εξάτμιση στα χαμηλότερα γεωγραφικά πλάτη είναι σημαντικά μεγαλύτερη από την εξάτμιση στα υψηλότερα γεωγραφικά πλάτη, αντανakλώντας την μεγαλύτερη θερμότητα, η οποία παράγεται από τις κάθετες ακτίνες του Ηλίου. Η εξάτμιση είναι μεγαλύτερη επάνω από τους ωκεανούς απ' ό,τι αυτή είναι επάνω από τις χερσαίες εκτάσεις. Άλλωστε, στους ωκεανούς ανήκει το 84% της συνολικής εξάτμισης, ποσοστό σημαντικά υψηλότερο, συγκρινόμενο με το ποσό που επανέρχεται με τη μορφή των κατακρημνισμάτων σ' αυτούς (**Εικόνα 6.2**). Το υπόλοιπο 16% ανήκει στις χερσαίες επιφάνειες, μολονότι αυτές δέχονται μεγαλύτερες ποσότητες κατακρημνισμάτων.

Εξεταζόμενο από μια παγκόσμια άποψη, το κύκλωμα του νερού δίνει έμφαση στην στενή αλληλεπίδραση μεταξύ φυσικών και γεωγραφικών περιβαλλόντων της Γης. Έτσι, το πρόβλημα του νερού, συχνά θεωρούμενο με τοπικούς όρους, είναι στην ουσία ένα παγκόσμιο πρόβλημα και τα σχήματα τοπικής διαχείρισης των υδάτων μπορούν να επηρεάσουν τον πλανήτη στο σύνολο του. Τα προβλήματα προκύπτουν, όχι διότι μια ανεπαρκής ποσότητα ύδατος φτάνει στη Γη, αλλά διότι κατανέμεται άνισα στα ανθρώπινα πληθυσμιακά κέντρα. Επειδή οι άνθρωποι έχουν ισχυρά αντιπαρατεθεί στον κύκλο του νερού, οι χρησιμοποιήσιμες πηγές φυσικού νερού έχουν μειωθεί και η ποιότητα έχει υποβαθμιστεί. Η κύκλος του φυσικού νερού δεν ήταν ικανός να αναπληρώσει τα καταστροφικά αποτελέσματα του ανθρώπου πάνω στις πηγές νερού.

#### **6.4.2. Η κατανομή του νερού**

Μολονότι αντιμετωπίζουμε συνήθως το θέμα του νερού ως ένα τοπικό φαινόμενο, όπως για παράδειγμα ένα ρέμα ή μια φθινοπωρινή βροχή, αυτό σχηματίζει μια μοναδική παγκόσμια πηγή, η οποία κατανέμεται στις χερσαίες εκτάσεις, τη θάλασσα και την ατμόσφαιρα και ενοποιείται από ένα **υδρολογικό κύκλο**. Επηρεάζεται από την ηλιακή ενέργεια, από τα ρεύματα της ατμόσφαιρας και των ωκεανών, από τους προϋπολογισμούς θερμότητας, και από το υδατικό ισοζύγιο σε ξηρά και θάλασσα.

Οι ωκεανοί καταλαμβάνουν το 71% της συνολικής επιφάνειας της Γης. Μ' ένα μέσο βάθος 3,8 km μπορούν και κατέχουν το 93 έως 97% των συνολικών υδατικών αποθεμάτων της Γης (**Πίνακας 6.2**). Συνεπώς, τα γλυκέα ύδατα που χρησιμοποιούνται από τον άνθρωπο, αντιπροσωπεύουν μόνο το 3% των συνολικών αποθεμάτων. Από το τελευταίο αυτό, το 75% είναι δεσμευμένο από τα παγόβουνα και τα αιώνια χιόνια<sup>4</sup>. Εάν λοιπόν το 97% των παγκόσμιων υδάτων βρίσκεται στους ωκεανούς και, με τη μορφή πάγου, περιέχεται ένα ποσοστό γύρω στο 2% περίπου, τότε δεν μένει παρά μόνο ένα ποσοστό γύρω στο 1%, στο οποίο ανήκουν τα διαθέσιμα για τις παγκόσμιες ανάγκες γλυκέα ύδατα. Στις λίμνες των γλυκών υδάτων είναι αποθηκευμένο το 0,3% των αποθεμάτων σε γλυκέα ύδατα και ανά πάσα στιγμή οι ποταμοί και τα ρέματα περιέχουν μόνο το 0,005% των αποθεμάτων. Η εδαφική υγρασία ανέρχεται γύρω στο 0,3% και ένα άλλο μικρό τμήμα των γήινων υδάτινων πόρων είναι δεσμευμένο από την ζώσα ύλη.

---

<sup>4</sup> Σύμφωνα με υπολογισμούς οι ποσότητες αυτές επαρκούν να διατηρήσουν για τα επόμενα 900 έτη τον παρόντα ρυθμό ροής όλων των ποταμών της υφηλίου.

**Πίνακας 6.2.** Οι παγκόσμιοι πόροι του νερού.

Πηγή	Όγκος χιλιάδες km <sup>3</sup> (O)	Ετήσιοι Ρυθμοί Απομάκρυνσης (A) και Διαδικασίες		Περίοδος ανανέωσης (T) (T = O/A)
Συνολική ποσότητα ύδατος στη Γη	1.460.000	520	Εξάτμιση	2.800 έτη
Συνολική ποσότητα ύδατος στους ωκεανούς	1.370.000	490	Εξάτμιση	3.100 έτη
Ελεύθερης βαρύτητας ύδατα στο φλοιό της Γης (σε ένα βάθος 5km)	60.000	37	Διαφορά μεταξύ κατάκρημισμάτων και εξάτμισης	37.000 έτη
Ποσό που είναι παρόν στη ζώνη του πραγματικά ανταλλάξιμου ύδατος	4.000	13	Υπόγεια απορροή	4.600 έτη
Λίμνες	750	1,8		300 έτη
Παγόβουνα και αιώνια χιόνια	29.000	—	—	16.000 έτη —
Εδαφική και υπεδάφια υγρασία	65	85	Απορροή	280 ημέρες
Ατμοσφαιρική υγρασία	14	520	Εξάτμιση και υπόγεια απορροή	9 ημέρες
Ύδατα ποταμών <sup>1</sup>	1,2	36,3	Κατακρημνίσματα	12(20) ημέ- ρες <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Δεν υπολογίζεται ή τήξη των παγόβουνων της Ανταρκτικής και της Αρκτικής.

<sup>2</sup> 12 ημέρες για τα μικρά συστήματα ποταμών και 20 ημέρες για τους μείζονες ποταμούς που εκβάλλουν στη θάλασσα.

**Σημείωση:** Μέσο πιθανό σφάλμα 10 έως 15%.

**Πηγή:** Smith (1992).

Πιο σταθερές είναι οι υπόγειες παροχές, οι οποίες κατέχουν το 25% των γλυκών υδάτων. Το υπεδάφιο ύδωρ πληρώνει (γεμίζει) τους πόρους και τις σχισμές μέσα στη Γη, αμέσως μόλις το νερό γεμίσει τους θύλακες και τις κοιλότητες στην επιφάνεια. Εκτιμητές, αναγκαία γενικοί και μη ακριβείς, τοποθετούν το ανανεώσιμο και κυκλικό υπόγειο νερό στα  $7 \times 10^6$  km<sup>3</sup>, ή περίπου το 11% των αποθεμάτων σε καθαρό νερό. Ένα τμήμα της ποσότητας αυτής είναι «κληρονομημένο» στις έρημες περιοχές του πλανήτη, όπου το νερό είναι ηλικίας χιλιάδων ετών, με τη μορφή υδροφόρων στρωμάτων του υπεδάφους. Επειδή το «κληρονομημένο» νερό δεν είναι επαναποδοτέο, η υπερβολική χρήση των υδροφόρων αυτών στρωμάτων για άρδευση κυρίως, αλλά και για άλλους σκοπούς, είναι ταυτόσημη με την «εξόρυξη» των αποθεμάτων. Στο αμέσως προβλέψιμο μέλλον, τα αποθέματα θα μπορούσαν να εξαντληθούν. Ένα άλλο τμήμα των υπόγειων υδάτων, ανερχόμενο στο 14% περίπου, βρίσκεται σε βάθος κάτω από τα

1.000 μέτρα, και είναι γνωστό ως «ορυκτό ύδωρ». Είναι συχνά αλμυρό και δεν συμμετέχει στον υδρολογικό κύκλο.

Η ατμόσφαιρα, με όλα της τα νέφη και την προφανή σύνδεσή τους με τον κύκλο του νερού, περιέχει καθαρό νερό μόνο σε ποσοστό 0,035%. Εντούτοις, είναι η ατμόσφαιρα και οι σχέσεις της με τη χερσαία επιφάνεια και τους ωκεανούς εκείνη, η οποία διατηρεί την κυκλοφορία του νερού πάνω από τη Γη.

Η υγρασία στην ατμόσφαιρα κινείται με τη γενική κυκλοφορία του αέρα. Τα αέρια ρεύματα, εύρους εκατοντάδων χιλιομέτρων, είναι στην πραγματικότητα γιγαντιαίοι, αόρατοι ποταμοί, οι οποίοι κινούνται με τη μορφή μεγάλων στροβίλων πάνω από τη Γη και μόνο ένα μέρος της υγρασίας αυτής πέφτει, σε οποιαδήποτε θέση, με τη μορφή κατακρημνισμάτων.

Το πλεόνασμα των κατακρημνισμάτων έναντι της εξάτμισης, μεταφέρεται προς τη θάλασσα μέσω των ποταμών. Οι ποταμοί είναι οι κυριότεροι μεταφορείς του νερού πάνω στον πλανήτη μας, αφού αυτοί μεταφέρουν πολύ μεγαλύτερες ποσότητες νερού απ' όσες διατηρούν οι κοίτες τους. Αυτοί, συμμετέχοντας στην επιστροφή του νερού στη θάλασσα, προσπαθούν να ισορροπήσουν το έλλειμμα της εξάτμισης των ωκεανών. Οι δεκαέξι (16) κυριότεροι ποταμοί του πλανήτη μας εκβάλλουν στις θάλασσες 13.600 km<sup>3</sup> νερού ετησίως, ποσότητα η οποία αποτελεί το 45% των συνολικών υδάτων, τα οποία μεταφέρονται απ' όλους τους ποταμούς του πλανήτη. Εάν σ' αυτό προσθέσουμε και το νερό το οποίο εκβάλλεται από τους πενήντα (50) επόμενους μεγαλύτερους ποταμούς, οι αντίστοιχοι αριθμοί γίνονται: 17.600 km<sup>3</sup> και το 60% των συνολικών υδάτων.

**Εξάτμιση, κατακρήμνιση, συγκράτηση και μεταφορά** είναι οι σπουδαιότερες διαδικασίες, οι οποίες διατηρούν το νερό στη Γη σε μια κατάσταση ισορροπίας. Στην **Εικόνα 6.2** αναπαριστάνεται, σε όρους των 100 μονάδων, η ποσότητα του νερού η οποία πέφτει στη Γη. Κατά μέσο όρο 84 μονάδες χάνονται από τον ωκεανούς με την εξάτμιση, ενώ 77 μονάδες επιστέφουν με τα κατακρημνίσματα. Οι χερσαίες επιφάνειες χάνουν 16 μονάδες με την εξάτμιση και κερδίζουν 23 μονάδες με τα κατακρημνίσματα. Η απορροή από τις χερσαίες επιφάνειες στους ωκεανούς καλύπτει 7 μονάδες, οι οποίες και ισορροπούν το έλλειμμα από την εξάτμιση στους ωκεανούς. Οι εναπομένουσες αυτές 7 μονάδες κυκλοφορούν με τη μορφή της ατμοσφαιρικής υγρασίας.

Μέσα στα πλαίσια της παγκόσμιας κυκλοφορίας του, το νερό επηρεάζει επίσης και τους προϋπολογισμούς θερμότητας της Γης. Οι υψηλότεροι προϋπολογισμοί θερμότητας επικρατούν στα μικρά Γεωγραφικά Πλάτη, με το χαμηλότερο στις πολικές περιοχές, ενώ η ισορροπία μεταξύ εισερχόμενων και εξερχόμενων ποσοτήτων ψύχους και θερμότητας επιτυγχάνεται στη ζώνη, η οποία καλύπτεται από τον 38<sup>ο</sup> μέχρι τον 39<sup>ο</sup> παράλληλο. Η υπερβολική ψύξη των υψηλότερων Γεωγραφικών Πλατών προλαμβάνεται με τα ωκεάνια ρεύματα και με τη μεταφορά της θερμότητας από την ατμόσφαιρα, με τη μορφή αισθητής και λανθάνουσας θερμότητας σε υδρατμούς, τόσο από τον Βορρά, όσο και από το Νότο.

## 6.5. Οι κύκλοι των αερίων

Επειδή οι κύκλοι των αερίων είναι στενά συνδεδεμένοι με την ατμόσφαιρα και τους ωκεανούς είναι ωσαύτως και έντονα παγκόσμιοι. Τα πλέον σημαντικά αέρια είναι το **άζωτο**, το **οξυγόνο** και το **διοξείδιο του άνθρακα**. Τα τρία αυτά αέρια στις σταθερές ποσότητες του 78, 21 και 0,03% αντίστοιχα, καλύπτουν την ατμόσφαιρα της Γης μαζί με τα υπόλοιπα αέρια (ιχνο)στοιχεία.

Η ατμόσφαιρα της Γης είναι εντελώς διαφορετική με αυτή η οποία προβλέφτηκε για μια Γη χωρίς ζωή και από τις αντίστοιχες ατμόσφαιρες των άλλων πλανητών του

Ηλιακού μας συστήματος. Στις ατμόσφαιρες αυτές κυριαρχεί το διοξείδιο του άνθρακα και μόνο ένα μικρό ίχνος οξυγόνου καταγράφεται. Σε ό,τι αφορά τον σχηματισμό της Γήινης ατμόσφαιρας έχουν καταγραφεί δύο απόψεις. Η πρώτη θεωρεί ότι οι φυσικές δυνάμεις αλληλεπίδρασαν και σχημάτισαν συνθήκες που επιτρέπουν την διατήρηση της ζωής και η ζωή εξελίχθηκε για να προσαρμοστεί στις συνθήκες αυτές. Η δεύτερη θεωρεί ότι οι οργανισμοί εξελίχθηκαν μαζί με το φυσικό περιβάλλον και ευθύς εξ αρχής άμεσα ενεπλάκησαν στην ανάπτυξη και τον έλεγχο του γεωχημικού περιβάλλοντος, με σκοπό τη δημιουργία ευνοϊκών για τους ίδιους συνθηκών. Για παράδειγμα, η δημιουργία των φωτοσυνθετικών φυκιών, αμέσως μετά το σχηματισμό των πρώτων ωκεανών, απελευθέρωσε στην ατμόσφαιρα το O<sub>2</sub>. Άλλωστε, η μικροπανίδα των ωκεανών μέχρι σήμερα συνεχίζει να προμηθεύει το 70% του συνολικού οξυγόνου της γήινης ατμόσφαιρας.

### 6.5.1. Η θεωρία της υπόθεσης της «Γαίας»

Η συνεπής σταθερότητα της ατμόσφαιρας της Γης πάνω από 3,6 δισεκατομμύρια έτη, με την υψηλή περιεκτικότητά της σε O<sub>2</sub>, την χαμηλή περιεκτικότητα σε CO<sub>2</sub> και τις μέτριες θερμοκρασίες υποδηλώνει ένα σύστημα ανάδρασης. Αυτό οδήγησε τους Lovelock και Margulis<sup>5</sup> να διατυπώσουν το αξίωμα της θεωρίας της υπόθεσης της «Γαίας», δηλαδή της παγκόσμιας γεωχημικής ομοιόστασης.

Στην υπόθεση της «Γαίας», ο Lovelock ισχυρίζεται ότι «η βιόσφαιρα είναι μια αυτορυθμιζόμενη οντότητα με την ικανότητα να διατηρεί τον πλανήτη μας υγιή ελέγχοντας το χημικό και φυσικό περιβάλλον». Με άλλα λόγια, η Γη είναι ένα υπερ-οικοσύστημα (όχι όμως και υπερ-οργανισμός, αφού η ανάπτυξή της δεν είναι γενετικά ελεγχόμενη) με πολυάριθμες αλληλεπιδρώσες λειτουργίες και κύκλους ανάδρασης, οι οποίοι μετριάζουν τις ακραίες θερμοκρασίες και διατηρούν την χημική σύνθεση της ατμόσφαιρας και των ωκεανών σχετικά σταθερή. Επίσης, και αυτό αποτελεί το πιο αντιφατικό μέρος της υπόθεσης, η βιοτική κοινότητα παίζει τον μεγαλύτερο ρόλο στην βιοσφαιρική ομοιόσταση και οι οργανισμοί άρχισαν να επιβάλλουν τον έλεγχο, αμέσως μετά την πρωτοεμφανισθείσα μορφή ζωής, πριν από περισσότερα από 3 δισεκατομμύρια έτη. Η αντίθετη υπόθεση, βέβαια, είναι ότι οι απόλυτες γεωλογικές (αβιοτικές) διαδικασίες δημιούργησαν ευνοϊκές συνθήκες για τη ζωή, η οποία στη συνέχεια, σχεδόν προσαρμόστηκε σε αυτές τις συνθήκες.

---

<sup>5</sup> **James Lovelock:** Φυσικός επιστήμονας, ανέπτυξε μια αναλυτική τεχνική που ονομάστηκε ανιχνευτής σύλληψης ηλεκτρονίων, η τεχνολογία της οποίας οδήγησε στην ανακάλυψη ότι τα εντομοκτόνα και τα άλλα υψηλής τοξικότητας κατάλοιπα ήταν παρόντα σε όλα τα πλάσματα της Γης. Εργάστηκε στη NASA όπου εφύρε μηχανήματα για την μέτρηση του περιβάλλοντος στον Άρη. Ασχολήθηκε με την αστρονομία, την κοσμολογία και τη βιολογία για να μπορέσει, όπως θα πει «να παρακολουθήσω ένα διεπιστημονικό ταξίδι στην αναζήτησή του για τη Γαία».

**Lynn Margulis:** Μικροβιολόγος, φίλος και δάσκαλος του Lovelock, και οι δύο δημοσίευσαν μια σειρά άρθρων στα οποία περιλαμβάνονται τα αποδεικτικά στοιχεία για τον βιολογικό έλεγχο του φυσικού περιβάλλοντος και τον σημαντικό ρόλο των μικροοργανισμών στον έλεγχο αυτό.



Η ομοιόσταση περιλαμβάνει τη βιόσφαιρα, την ατμόσφαιρα, τους ωκεανούς και το έδαφος. Όλα αυτά μαζί δημιουργούν ένα σύστημα ανάδρασης, το οποίο διατηρεί ένα άριστο χημικό και φυσικό περιβάλλον για τη ζωή στον πλανήτη Γη. Το σύστημα αυτό της ανάδρασης δεν θα μπορούσε να αναπτυχθεί αλλά ούτε και να διατηρηθεί, χωρίς την κρίσιμη ρυθμιστική δραστηριότητα των πρώτων μορφών ζωής και την συνεχιζόμενη συντονισμένη δραστηριότητα των φυτών και των μικροβίων. Αμφότερα απορροφούν τους κραδασμούς των διακυμάνσεων του φυσικού περιβάλλοντος, οι οποίοι θα συνέβαιναν, εάν απουσίαζε ένα καλά οργανωμένο σύστημα ζωής.



Οι μηχανισμοί ελέγχου της ανάδρασης μέχρι τώρα δεν έχουν ανακαλυφθεί, αλλά φρονούμε ότι οι μικροοργανισμοί είναι οι μοναδικές μορφές ζωής, οι οποίες μπορούν να λειτουργούν ως ένα σύστημα χημιοστατικού ελέγχου, καθιστώντας τη Γη ένα τεράστιο βιοκυβερνητικό σύστημα. Για παράδειγμα, η διατήρηση του ποσοστού του οξυγόνου στο 21% του συνολικού ατμοσφαιρικού αέρα, ώστε αφενός μεν να μεγιστοποιείται ο αερόβιος μεταβολισμός και αφετέρου το ποσοστό αυτό να βρίσκεται ακριβώς κάτω από το επίπεδο το οποίο θα μπορούσε να καταστήσει τη βλάστηση της Γης εύφλεκτη, αποτελεί πιθανόν αποτέλεσμα της μικροβιακής δραστηριότητας. Άλλως, η συσσώρευση του οξυγόνου πάνω από το 21% του ατμοσφαιρικού αέρα θα έπρεπε να απορροφηθεί από την μικροβιακή παραγωγή του μεθανίου (CH<sub>4</sub>), από το μικρό ποσό του ανθρακικού υλικού της ζώσας ύλης που θάβεται ετησίως.

Η θεωρία της υπόθεσης της «Γαίας» παρότι δεν έγινε αποδεκτή απ' όλους τους οικολόγους και τους ασχολούμενους με την ατμόσφαιρα επιστήμονες, θεωρούμε ότι αποτελεί ένα χρήσιμο εργαλείο για να κατανοήσουμε την συμπεριφορά των οικοσυστημάτων και τις αλληλεπιδράσεις του βιοχημικού κύκλου. Οι ενδείξεις φέρονται να φανερώνουν ότι, οι οργανισμοί παίζουν πράγματι ένα δυναμικό ρόλο στον καθορισμό της σύνθεσης πολλών χημικών στοιχείων στο έδαφος, το νερό και την ατμόσφαιρα. Δεν χρειάζεται άλλωστε, να κοιτάξουμε πιο πέρα από το αποτέλεσμα της τρομακτικής επίδρασης που εμείς οι άνθρωποι έχουμε προκαλέσει στη φυσική εμφάνιση της Γης.

## 6.5.2. Ο κύκλος του οξυγόνου

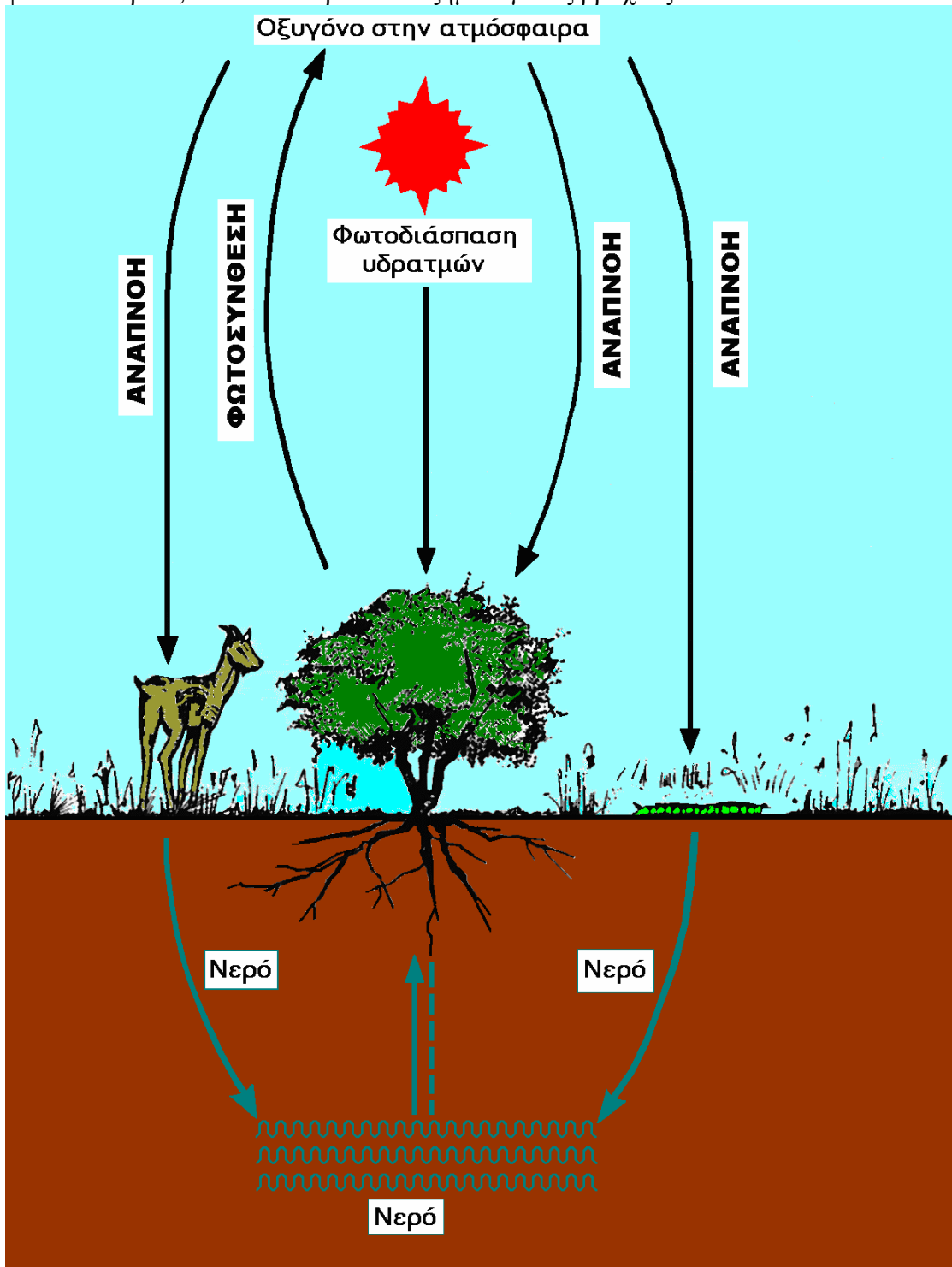
Το οξυγόνο είναι ένα εξαιρετικά δραστικό χημικό στοιχείο. Μπορεί να συνενωθεί με μια σειρά από άλλα στοιχεία και να αντιδράσει αυτόματα με ένα πλήθος οργανικών ουσιών. Ως εκ τούτου θα μπορούσε να ήταν τοξικό για τους οργανισμούς, όπως άλλωστε ισχύει για τα αναερόβια βακτήρια (τα οποία φυσιολογικά αναπτύσσονται σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου), εάν αυτά δεν είχαν αναπτύξει διάφορους προστατευτικούς μηχανισμούς. Ταυτόχρονα όμως, είναι ένα από τα πλέον απαραίτητα στοιχεία για τη ζωή, εφόσον όλες οι διαδικασίες που απολήγουν σε απελευθέρωση ενέργειας, απαιτούν τη συμμετοχή του (π.χ. αναπνοή).

Οι κύριες πηγές του ατμοσφαιρικού οξυγόνου είναι αποκλειστικά δύο:

-  α) η **φωτοδιάσπαση των υδρατμών**, με το υδρογόνο να διαφεύγει στο διάστημα, και
-  β) η **φωτοσύνθεση**, της οποίας, αφότου δημιουργήθηκε ζωή στον πλανήτη, παραπροϊόν αποτελεί το οξυγόνο, προερχόμενο πάλι από τη διάσπαση του νερού.

Καθώς η φωτοσύνθεση και η αναπνοή είναι δύο αντίστροφες πορείες, επιτελούμενες αδιάλειπτα, λογικά δεν θα έπρεπε να υπάρχει στην ατμόσφαιρα συσσώρευση του οξυγόνου. Όμως, η συσσώρευση αυτή συντελέστηκε σε κάποια φάση της ιστορίας της Γης και προέκυψε, εν μέρει τουλάχιστον, με την απομάκρυνση των

προϊόντων της φωτοσύνθεσης από την κυκλοφορία και την εναπόθεσή τους σε γεωλογικούς σχηματισμούς, με τη μορφή είτε του γαιάνθρακα, του πετρελαίου, του φυσικού αερίου, είτε του άνθρακα σε ιζηματογενείς βράχους κ.λ.π.



**Εικόνα 6.3.** Ο κύκλος του οξυγόνου.

**Πηγή:** Βώκου και συνεργάτες (1986).

Το οξυγόνο, εκτός από τη μοριακή ατμοσφαιρική του μορφή, περιέχεται στο νερό και το διοξείδιο του άνθρακα, απ' όπου με οξειδο-αναγωγικές διαδικασίες απελευθερώνεται. Ενσωματωμένο στο διοξείδιο του άνθρακα αντιδρά με ενώσεις του ασβεστίου και σχηματίζει ανθρακικά ιόντα. Με το άζωτο σχηματίζει νιτρικά ιόντα, ενώ

με το σίδηρο οξειδία, όπως ακριβώς ισχύει και για πολλά άλλα μέταλλα, και με τον τρόπο αυτό απομακρύνεται από την κυκλοφορία. Το ίδιο συμβαίνει και όταν, φτάνοντας σε ανώτερα ατμοσφαιρικά στρώματα, μετατρέπεται σε όζον με τη δράση της υπεριώδους ακτινοβολίας. Έτσι, εξαιτίας της μεγάλης δραστηριότητας του οξυγόνου, διαπιστώνουμε ότι ο κύκλος του οξυγόνου γίνεται ιδιαίτερα πολύπλοκος, παρότι φαινομενικά παρουσιάζεται απλός, (φωτοσύνθεση, αναπνοή).

Κατά καιρούς εκφράζεται η ανησυχία ότι η διαρκώς αυξανόμενη χρήση ορυκτών καυσίμων, χρήση η οποία προϋποθέτει κατανάλωση οξυγόνου, και η λόγω της μόλυνσης ή της αποψίλωσης μείωση της φυτικής παραγωγής, η οποία προδήλως έχει και ως συνακόλουθο αποτέλεσμα τη μικρότερη απελευθέρωση οξυγόνου, η ανθρωπότητα θα καταλήξει να βρεθεί αντιμέτωπη με την πιθανή εξάντληση των ατμοσφαιρικών αποθεμάτων του οξυγόνου. Θεωρητικά, αυτό ενέχει μια απειλή για τη ζωή. Ο κίνδυνος όμως, δεν φαίνεται να είναι υπαρκτός, έστω και εάν καταναλωθούν όλα τα αποθέματα των ορυκτών καυσίμων. Και τούτο διότι σ' αυτή την περίπτωση, σύμφωνα με εκτιμήσεις, θα δεσμευόταν μόνο το 3% από το σύνολο του ατμοσφαιρικού οξυγόνου.

### 6.5.3. Ο κύκλος του άνθρακα

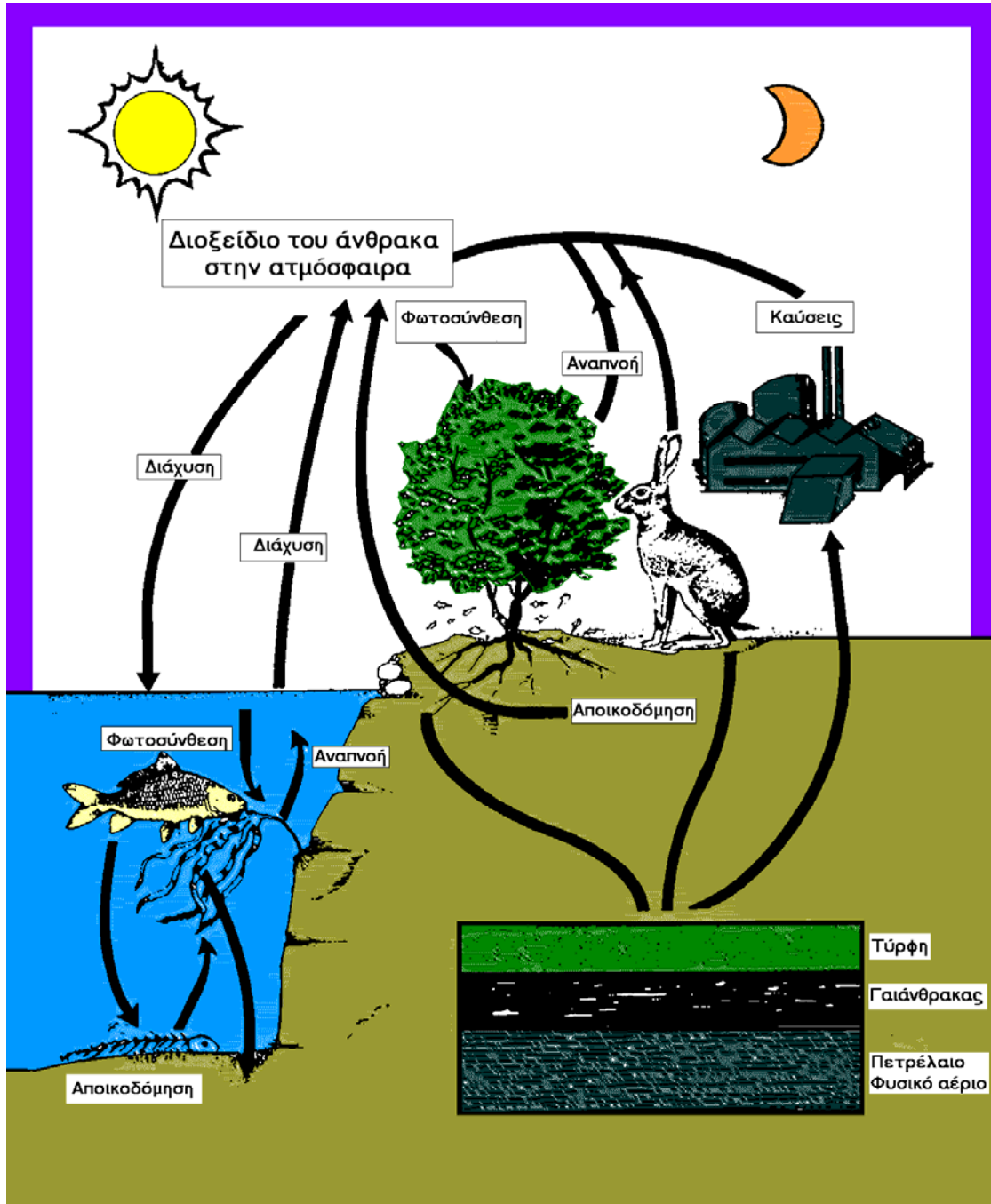
Ο άνθρακας είναι το κινητήριο συστατικό της ζωής. Ο κύκλος του δεν μπορεί να διακριθεί από τη ροή της ενέργειας, αφού σε κάθε διαδικασία ή σε κάθε μεταφορά της ενέργειας συμμετέχει και αυτός. **Άλλωστε, και ο υπολογισμός της ποσότητας άνθρακα ο οποίος δεσμεύεται από τα φυτά, ανά μονάδα επιφανείας και χρόνου, αποτελεί έναν άλλο τρόπο εκτίμησης της παραγωγής.**

Στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης ο άνθρακας, το οξυγόνο και το υδρογόνο, παρουσία φωτός, σχηματίζουν τους υδατάνθρακες. Στη συνέχεια, μέσα από βιοχημικούς μετασχηματισμούς, παράγονται όλες οι άλλες ουσίες, οι οποίες είναι απαραίτητες για τη ζωή των φυτών. Η πρόσθετη παραγωγή, η οποία θα καλύψει τις ανάγκες των φυτοφάγων ζώων, αποθηκεύεται μέσα στα φυτά με τη μορφή πολυσακχαριτών (π.χ. άμυλο) και λιπών. Τα σαρκοφάγα θα ανασυνθέσουν τις ουσίες των οργανισμών, με τους οποίους τρέφονται, σύμφωνα με τις απαιτήσεις της δικής τους ζωής.

Συγχρόνως με τις διαδικασίες αυτές, και για να εξοικονομηθεί η απαραίτητη ενέργεια για την ολοκλήρωση των μετασχηματισμών, όλοι οι οργανισμοί αναπνέουν, ελευθερώνοντας άνθρακα στην ατμόσφαιρα με τη μορφή του διοξειδίου του άνθρακα (CO<sub>2</sub>). Αλλά, και ο περιεχόμενος στα περιττώματα των ζώων και τους ιστούς των νεκρών οργανισμών άνθρακας, πάλι με τη μορφή διοξειδίου του άνθρακα απελευθερώνεται, ύστερα από τη συντονισμένη δράση των αποικοδομητών, οι οποίοι ουσιαστικά και κλείνουν τον κύκλο, κάνοντας τον άνθρακα διαθέσιμο ξανά για τα φυτά (**Εικόνα 6.4**). Η ταχύτητα της ανακύκλωσης του άνθρακα ποικίλει από περιοχή σε περιοχή και εξαρτάται άμεσα από τις επικρατούσες περιβαλλοντικές συνθήκες, όπως αυτές της θερμοκρασίας και της εδαφικής υγρασίας. Στις τροπικές περιοχές για παράδειγμα, η ανακύκλωση ολοκληρώνεται σε λιγότερο από ένα χρόνο ενώ, σε ξηρές περιοχές, αυτή απαιτεί πολλά χρόνια. Αντίστοιχα, στην Ελλάδα η ανακύκλωση του άνθρακα σ' ένα φυλλοβόλο δάσος οξιάς είναι πολύ ταχύτερη απ' ό,τι σ' ένα μεσογειακού τύπου οικοσύστημα.

Τα τελευταία εκατό χρόνια, ο άνθρωπος με τη βιομηχανική του δραστηριότητα, επαναφέρει στην ατμόσφαιρα, με εκπληκτικούς ρυθμούς, άνθρακα ο οποίος είχε σχηματισθεί και αποθηκευθεί στη διάρκεια του άπειρου συγκριτικά γεωλογικού χρόνου. Άμεσο αποτέλεσμα αυτής είναι η αύξηση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του

άνθρακα στην ατμόσφαιρα, με συνέπειες οι οποίες παραμένουν άγνωστες ακόμη, τόσο σε φυσικό, όσο και σε βιολογικό επίπεδο. Αναπάντητα άλλωστε παραμένουν και τα ερωτήματα τα οποία απασχολούν ειδικούς επιστήμονες αλλά και τον απλό κόσμο, αφού η παγκοσμιότητα των επιπτώσεων αυτής της περιβαλλοντικής αλλαγής διεθνοποιεί το πρόβλημα, ερωτήματα τα οποία θα μπορούσαν να διατυπωθούν ως εξής:

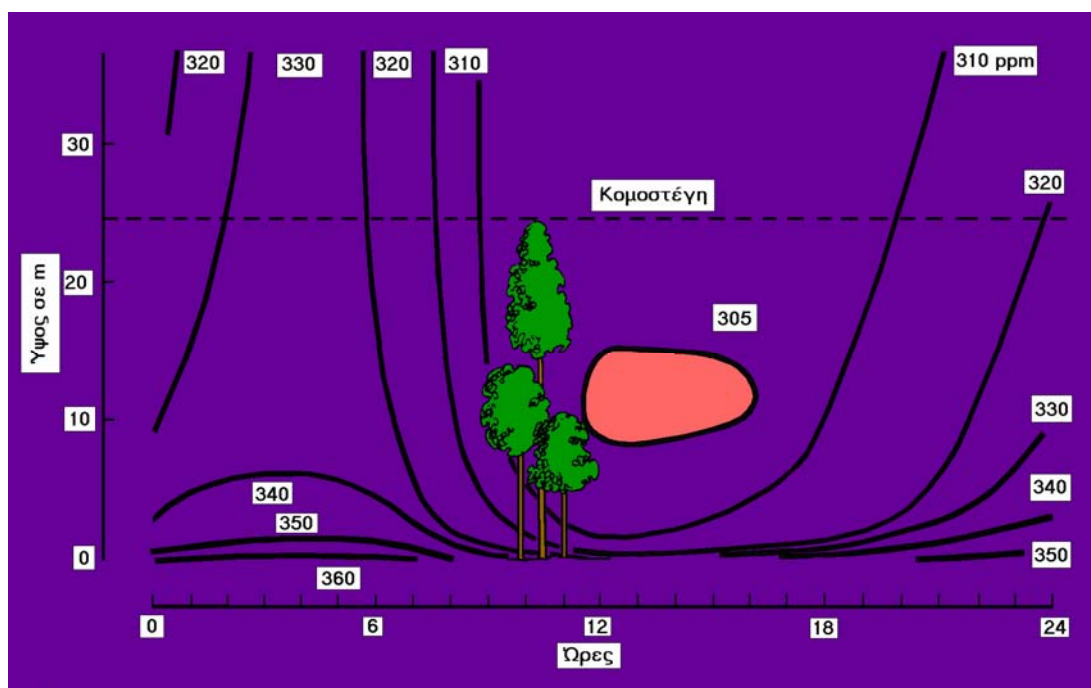


Εικόνα 6.4. Ο κύκλος του άνθρακα.

- ✚ Θα λειώσουν οι αρκτικοί πάγοι εφόσον θεωρητικά η αύξηση της συγκέντρωσης του διοξειδίου του άνθρακα οδηγεί σε αύξηση των θερμοκρασιών ή θα δράσουν αντίρροπες, εξισορροπητικές δυνάμεις;
- ✚ Πώς θα αντιδράσουν οι οργανισμοί, χερσαίοι και υδρόβιοι, σ' ένα περιβάλλον πλούσιο σε διοξείδιο του άνθρακα;

### 6.5.3.1. Ημερήσιες και εποχιακές μορφές

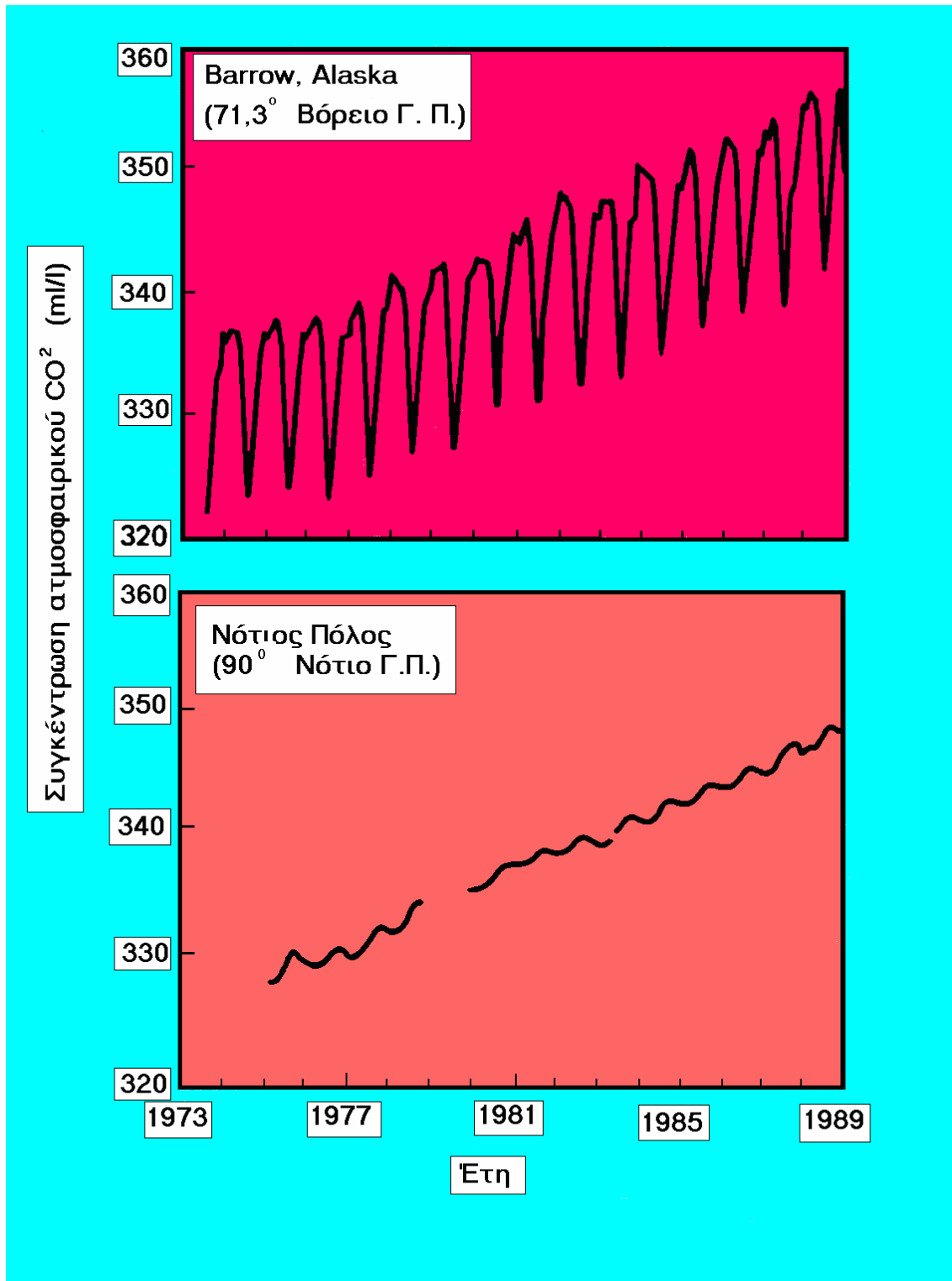
Εάν χρειαστεί κάποτε να μετρήσουμε τις συγκεντρώσεις του διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, πάνω και μέσα σ' ένα δάσος, θα ανακαλύψουμε ότι οι ενδείξεις κατά τη διάρκεια ενός ολόκληρου 24ωρου υφίστανται μια διακύμανση (Εικόνα 6. 5). Την ημέρα, με την έναρξη της φωτοσύνθεσης, τα φυτά αρχίζουν να αφαιρούν από την ατμόσφαιρα ποσότητες διοξειδίου του άνθρακα, με συνέπεια οι συγκεντρώσεις του να πέφτουν απότομα. Το απόγευμα, όταν η θερμοκρασία αυξάνεται και η υγρασία μειώνεται, ο ρυθμός αναπνοής των φυτών αυξάνεται, ο ρυθμός αφομοίωσης του διοξειδίου του άνθρακα υποχωρεί και η συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα αυξάνεται. Με το βασίλειμα του ηλίου, η φωτεινή φάση της φωτοσύνθεσης παύει, από την ατμόσφαιρα δεν αφαιρείται διοξείδιο του άνθρακα και η συγκέντρωσή του στην ατμόσφαιρα αυξάνεται απότομα. Για πληρέστερη πληροφόρηση, εδώ πρέπει να σημειωθεί ότι η ίδια ημερήσια διακύμανση λαμβάνει χώρα και στα υδάτινα οικοσυστήματα.



**Εικόνα 6.5.** Οι ημερήσιες αλλαγές στη συγκέντρωση του CO<sub>2</sub>. Ας σημειωθεί ότι η αύξηση κατά τη διάρκεια της νύκτας πάνω από το δάσος και μέσα σ' αυτό, ιδιαίτερα πάνω από τον κλωροτάπητα, προέρχεται από την αναπνοή των φυτών και τους μικροοργανισμούς του εδάφους.

Κατά όμοιο με τον παραπάνω τρόπο, υπάρχει και μια εποχιακή πορεία στην παραγωγή και την χρησιμοποίηση του διοξειδίου του άνθρακα, πορεία η οποία σχετίζεται τόσο με την θερμοκρασία, όσο και με τη εποχές αύξησης και λήθαργου. Την άνοιξη, όταν η γη πρασινίζει η ημερήσια παραγωγή του διοξειδίου του άνθρακα είναι υψηλή. Όπως έχει καταμετρηθεί, ο ρυθμός της παραγωγής του διοξειδίου του άνθρακα στις νυκτερινές συσσωρεύσεις της άνοιξης και του θέρους μπορεί να είναι δυο έως τρεις φορές υψηλότερες από τις αντίστοιχες του χειμώνα, στην ίδια όμως θερμοκρασία. Η μετάβαση από τους χαμηλότερους ρυθμούς στους υψηλούς, αυξάνει εντυπωσιακά

την στιγμή περίπου που οι οφθαλμοί ανοίγουν και πέφτει το ίδιο γρήγορα στην στιγμή που τα φύλλα των φυλλοβόλων δένδρων το φθινόπωρο αρχίζουν να πέφτουν. Τέτοιες διακυμάνσεις είναι περισσότερο έντονες στο Βόρειο Ημισφαίριο με τις μεγαλύτερες χειραίες του επιφάνειας και την μεγαλύτερη φυτική κάλυψη (Εικόνα 6.6).



**Εικόνα 6.6.** Εποχιακές διακυμάνσεις στις ατμοσφαιρικές συγκεντρώσεις του CO<sub>2</sub> που έγιναν στην Αρκτική και την Ανταρκτική. Στο Βόρειο ημισφαίριο οι διακυμάνσεις είναι εντονότερες, συγκρινόμενες με αυτές του Νότιου ημισφαιρίου.

**Πηγή:** National Oceanic and Atmospheric Administration.

### 6.5.3.2. Ο παγκόσμιος κύκλος του άνθρακα

Το ισοζύγιο του άνθρακα στη Γη είναι στενά συνδεδεμένο με τους τρεις μεγάλους αποθηκευτικούς χώρους ήτοι: την ατμόσφαιρα, τις χερσαίες εκτάσεις και τους ωκεανούς, καθώς και με τις μαζικές κινήσεις γύρω από τον πλανήτη μας. Η συνολική παγκόσμια δεξαμενή του άνθρακα περιέχει μια εκτιμώμενη ποσότητα άνθρακα που ανέρχεται 44.748 γιγατόνους<sup>6</sup>. Μια άλλη ποσότητα που εκτιμάται γύρω στους 4.000 γιγατόνους ευρίσκεται στις γεωλογικές αποθήκες των ορυκτών καυσίμων, ποσότητα η οποία μπορεί να ανακτηθεί (**Εικόνα 6.7**).

Η ατμόσφαιρα είναι η μικρότερη από τις τρεις ενεργές δεξαμενές. Η σημασία



**Εικόνα 6.7.** Οι μεγαλύτεροι ενεργοί αποθηκευτικοί χώροι στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα, σε γιγατόνους.

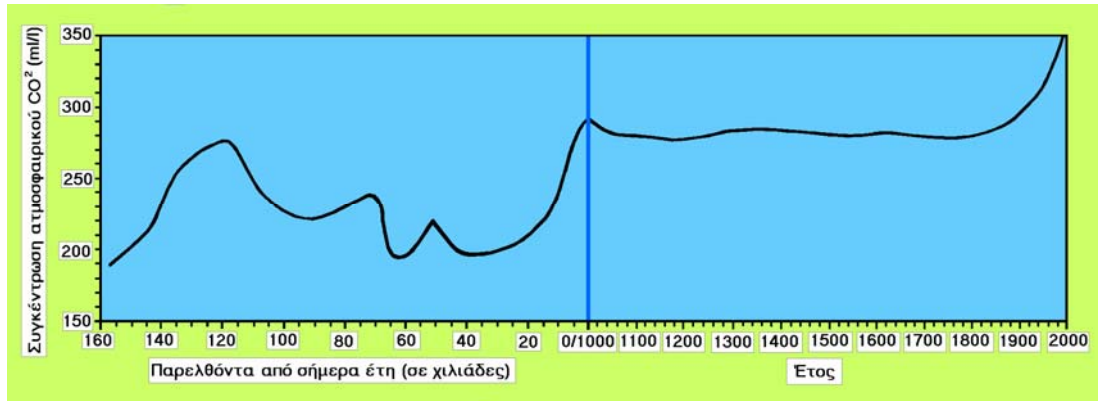
της όμως, ως αγωγού μεταξύ των δύο άλλων αποθηκευτικών χώρων, επισκιάζει το σχετικά μικρό της μέγεθος. Ως γνωστό το διοξείδιο του άνθρακα συνιστά μόλις το 0,03% του ατμοσφαιρικού αέρα ή για την ακρίβεια 315 μικρολίτρα CO<sub>2</sub> ανά λίτρο αέρα. Η ποσότητα του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα έχει αυξηθεί εκθετικά μετά την Βιομηχανική Επανάσταση (**Εικόνα 6.7**), ενδεχομένως αλλάζοντας και το κλίμα της Γης.

Αναλύσεις του αέρα ο οποίος είχε παγιδευτεί σε φυσαλίδες αέρα πολικού πάγου

έδειξαν ότι η ποσότητα του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα κατά τα τελευταία 160.000 έτη μεταβλήθηκε και από τα 200 μικρολίτρα ανά λίτρο που ήταν το ύψος της κατά τον τελευταίο παγετώνα, έφτασε μέχρι τα 260 έως 300 μικρολίτρα ανά λίτρο κατά τη διάρκεια των μεταξύ των παγετώνων περιόδων (**Εικόνα 6.8**). Ο ερχομός της Βιομηχανικής Επανάστασης, από το 1750 μέχρι το 1800, στην διάρκεια της οποίας για τις βιομηχανικές ανάγκες εφαρμόστηκε η καύση του άνθρακα, αύξησε την ποσότητα του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα στο ύψος των 279 μικρολίτρα ανά λίτρο. Γύρω στα 1988 ανέβηκε στα 351 μικρολίτρα ανά λίτρο ή 748 γιγατόνους, κυρίως εξαιτίας της καύσης των ορυκτών καυσίμων (κάρβουνο, πετρέλαιο και φυσικό αέριο). Η ετήσια έγχυση (εισροή) του άνθρακα στην ατμόσφαιρα ανέρχεται στο 0,8% του περιεχόμενου στην ατμόσφαιρα άνθρακα. Το σύνολο αυτών των εισροών προέρχεται από τις γεωλογικές δεξαμενές της Γης, οι οποίες δεν θα μπορούσαν με άλλο τρόπο να εισέλθουν στον παγκόσμιο κύκλο του άνθρακα. Το 60% περίπου των εισροών αυτών παραμένει στην ατμόσφαιρα, ενώ το υπόλοιπο απορροφάται από την χερσαία βλάστηση και τους ωκεανούς. Από παρατηρήσεις ανάμεσα στα έτη 1958 έως 1980 διαπιστώθηκε ότι οι ωκεανοί έχουν γίνει αποδέκτες του 26 έως 34% περίπου του άνθρακα που προήλθε από τα καύσιμα ορυκτά και εισέρευσε στην ατμόσφαιρα.

<sup>6</sup> Ένας γιγατόνος ισούται με ένα δισεκατομμύριο ή 10<sup>9</sup> μετρικούς τόνους.

Οι ωκεανοί θεωρούνται ως η μεγαλύτερη ενεργή δεξαμενή του άνθρακα, καθώς επίσης και ο μεγαλύτερος αποδέκτης. Κατακρατούν μια ποσότητα 37.000 γιγατόνων περίπου ανόργανου άνθρακα, στην πλειονότητα με τη μορφή του αδιάλυτου  $\text{CO}_2$ , και των όξινων ανθρακικών ( $\text{HCO}_3^-$ ) και ανθρακικών ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) ιόντων. Υπάρχουν επίσης, 1.000 γιγατόνοι οργανικού άνθρακα «εν διαλύσει» και 30 γιγατόνοι μοριακού άνθρακα.



**Εικόνα 6.8.** Οι συγκεντρώσεις του  $\text{CO}_2$  στην ατμόσφαιρα από τον τελευταίο παγετώνα και εφεξής. Είναι χαρακτηριστική η εκθετική αύξηση στον ατμοσφαιρικό άνθρακα που αρχίζει με την Βιομηχανική Επανάσταση στον 18<sup>ο</sup> αιώνα.

Όπως καθίσταται ευνόητο, οι ωκεανοί εμφανίζουν μια ισχυρή επίδραση στην συγκέντρωση του  $\text{CO}_2$  στην ατμόσφαιρα. Επιπλέον, ο άνθρακας ανταλλάσσεται τάχιστα ανάμεσα στην ατμόσφαιρα και τις υδάτινες επιφάνειες. Η ανταλλαγή αυτή περιλαμβάνει τις φυσικές διεργασίες της ανάμιξης και της κυκλοφορίας του θαλάσσιου νερού, χημικές διεργασίες στις οποίες εμπλέκονται ανόργανες ενώσεις και ιόντα άνθρακα αλλά και βιολογικές διεργασίες πρωτογενούς παραγωγής και αποσύνθεσης.

Μια μικρή πρόσληψη του  $\text{CO}_2$  μπορεί να συμβεί χωρίς ο άνθρακας να μεταφερθεί στο βάθος, γεγονός το οποίο μειώνει το  $\text{CO}_2$  στα νερά της επιφάνειας κάτω από τα επίπεδα ισορροπίας με την ατμόσφαιρα. Η μεταφορά αυτή ολοκληρώνεται με τη βιολογική άντληση. Το φυτοπλαγκτόν, μέσω της πρωτογενούς παραγωγής, καλύπτει τον αδιάλυτο ανόργανο άνθρακα, περνώντας ένα μεγάλο μέρος του μέσα από τις τροφικές αλυσίδες και μετατρέποντας σημαντικές ποσότητες του άνθρακα σε ανόργανες ανθρακικές ενώσεις, όπως είναι τα όστρακα των θαλάσσιων ασπόνδυλων, ελαττώνοντας έτσι το επίπεδο του ανόργανου  $\text{CO}_2$  στο επιφανειακό νερό. Νεκρή οργανική ύλη, νεκρά σώματα θαλάσσιων οργανισμών και περιττώματα καθιζάνουν στα βαθιά νερά, τα οποία είναι πολύ περισσότερο πλούσια σε άνθρακα απ' ό,τι η επιφάνεια. Ένα τμήμα του υλικού αυτού, καθώς καθιζάνει, υπόκειται σε ανοργανοποίηση και βακτηριακή αποσύνθεση και ένα άλλο μέρος αποτίθεται στον πυθμένα των ωκεανών. Μέρους από αυτό το τελευταίο επιστρέφει στην επιφάνεια, αλλά το μέγιστο ποσοστό παγιδεύεται στο βυθό για 1.000.000.000 έτη. Τα άτομα του άνθρακα στο νερό έχουν χρόνο παραμονής περίπου 1.000.000 έτη, πράγμα που σημαίνει ότι σε 100.000 έτη τα άτομα του άνθρακα αντικαθίστανται πλήρως.

Στη χερσαία δεξαμενή εκτιμάται ότι είναι αποθηκευμένοι 2.400 γιγατόνοι. Το μεγαλύτερο μέρος αυτού του άνθρακα ευρίσκεται υπό καθεστώς βραδείας ανταλλαγής οργανικής ύλης, 420 έως 830 γιγατόνοι στα φυτά και 1.200 έως 1.600 γιγατόνοι στο έδαφος και τα φυτικά υπολείμματα. Μακροπρόθεσμα, οι ανταλλαγές μεταξύ γήινης μάζας και ατμόσφαιρας ευρίσκονται σχεδόν σε ισορροπία, μολονότι βραχυπρόθεσμα παρατηρούνται κάποιες ανισορροπίες. Με την φωτοσύνθεση αφομοιώνονται 62 γιγατόνοι περίπου και άλλοι 62 γιγατόνοι παραμένουν στην επιφάνεια του εδάφους με



τη μορφή φυτικών υπολειμμάτων. Μια ποσότητα, η οποία κατ' εκτίμηση ανέρχεται στους 42 γιγατόνους και είναι ο άνθρακας του εδάφους και των φυτικών υπολειμμάτων, επιστρέφει στην ατμόσφαιρα μέσω της αποσύνθεσης. Τα δάση είναι οι μεγαλύτεροι καταναλωτές άνθρακα, αφού ετησίως δεσμεύουν 36 γιγατόνους περίπου. Είναι επίσης, και οι μεγαλύτερες χερσαίες ενεργές δεξαμενές, διατηρώντας «αποθηκευμένη» μια ποσότητα 1.485 γιγατόνων. Το μεγαλύτερο ποσοστό αυτού του αποθέματος συνιστά το ξυλώδες τμήμα των φυτών με βραδεία ανατροπή, ενώ το μη ξυλώδες βλαστητικό μέρος παρουσιάζει μια πολύ ταχύτερη ανατροπή. Τα τεύκη και οι υγρότοποι αποθηκεύουν στο έδαφος 0,1 έως 0,3 γιγατόνους άνθρακα ετησίως, ενώ τα ξηρά εδάφη των ερήμων ετησίως περίπου 0,10 γιγατόνους άνθρακα, με τη μορφή ανθρακικών. Το ξεχέρσωμα της γης και η καύση των τροπικών δασών συμβάλλουν έτσι, ώστε να επιστρέψουν στην ατμόσφαιρα πάνω από 2,6 γιγατόνοι. Η συμβολή τους όμως στη δόμηση του CO<sub>2</sub> στην ατμόσφαιρα αμφισβητείται. Ωστόσο, εκείνο το οποίο δεν αμφισβητείται είναι ο συνεχής αφανισμός των τροπικών δασών και η εξ αυτού απώλεια μιας μείζονος δεξαμενής CO<sub>2</sub>, μολονότι κάποιος θα ισχυριστούν ότι μηχανισμοί ανάδρασης κατά τους οποίους οι εκπομπές CO<sub>2</sub> οδήγησαν σε αυξημένες προσλήψεις CO<sub>2</sub> από τα φυτά, ενδεχομένως να ισοφαρίσουν την απώλεια της παραγωγής και της αποθήκευσης.

#### 6.5.4. Ο κύκλος του αζώτου

Το άζωτο είναι το βασικό στοιχείο των πρωτεϊνών, οι οποίες με τη σειρά τους αποτελούν το θεμέλιο λίθο της ζωής. Είναι ταυτόχρονα, και το κυριότερο συστατικό της ατμόσφαιρας, συμμετέχοντας στη σύνθεση του ατμοσφαιρικού αέρα κατά 79%. Ωστόσο, οι οργανισμοί είναι σχεδόν ανίκανοι να το χρησιμοποιήσουν στην αέρια μορφή του, τόσο άφθονη στο περιβάλλον τους. Είναι απαραίτητο προηγουμένως να μετατραπεί σε μια χημικά χρήσιμη μορφή, διαδικασία η οποία απαιτεί προσροφά ενέργειας.

Το ελεύθερο μοριακό άζωτο για να χρησιμοποιηθεί πρέπει πρώτα να δεσμευτεί.

Η **δέσμευση του αζώτου** είναι δυνατόν να γίνει με δύο τρόπους:

- ✚ α) με τρόπο **φυσικό** και
- ✚ β) με τρόπο **βιολογικό (Εικόνα 6.9)**.

Στην πρώτη περίπτωση το άζωτο της ατμόσφαιρας ενώνεται είτε με το υδρογόνο των υδρατμών και σχηματίζει αμμωνία (NH<sub>3</sub>), είτε με το οξυγόνο, κάτω από συνθήκες υψηλής ενέργειας και σχηματίζει νιτρικά ιόντα (NO<sub>3</sub><sup>-2</sup>), όπως ακριβώς συμβαίνει με τις ηλεκτρικές εκκενώσεις (κεραυνοί). Τα σχηματισθέντα με τον τρόπο αυτό αμμωνία και τα νιτρικά ιόντα είναι υδατοδιαλυτά και μεταφέρονται στη γη με τη βροχή. Εκτιμήσεις αναφέρουν ότι κάτι λιγότερο από 8,9kg αζώτου ανά εκτάριο (N/ha) ετησίως φθάνουν με τον τρόπο αυτό στη γήινη επιφάνεια και από τη συνολική αυτή ποσότητα τα 2/3 έρχονται με τη μορφή της αμμωνίας, ενώ το 1/3 ως νιτρικό οξύ (H<sub>2</sub>NO<sub>3</sub>).

Στην περίπτωση της βιολογικής δέσμευσης, η οποία είναι και η πιο σημαντική, αφού συμβάλλει κατά 90% περίπου στη συνολική δέσμευση του αζώτου (100 έως 200kg N/ha), διαφορετικοί οργανισμοί και με διαφορετικές διαδικασίες είναι ικανοί να δεσμεύσουν το ατμοσφαιρικό άζωτο. Χαρακτηριστικό όμως είναι ότι, όλοι οι οργανισμοί ανήκουν στις κατώτερες μορφές ζωής. Από τα πανάρχαια χρόνια ήταν γνωστή η τακτική της αμειψισποράς, δηλαδή της εναλλαγής της καλλιέργειας των σιτηρών με την καλλιέργεια των ψυχανθών, ώστε τα τελευταία να εμπλουτίσουν το εξασθενημένο με άζωτο έδαφος. Ωστόσο, δεν είναι τα φυτά, αυτά καθαυτά, τα οποία παρουσιάζουν την ικανότητα αυτή. Είναι τα μικροσκοπικά βακτήρια του γένους *Rizobium*, που συμβιώνουν στις ρίζες των φυτών της οικογένειας των ψυχανθών

(*Fabaceae*), για αυτό άλλωστε και τα βακτήρια αυτά ονομάζονται **συμβιωτικά**. Εκτός από τα βακτήρια αυτά η δέσμευση του αζώτου συντελείται και από άλλα βακτήρια τα οποία ζουν ελεύθερα, καθώς και από κυανοβακτήρια, που και αυτά έχουν την ικανότητα της δέσμευσης του αζώτου. Τα τελευταία, δηλαδή τα κυανοβακτήρια, έχουν την ικανότητα να επιβιώνουν στις πιο ακραίες συνθήκες και συχνά είναι οι μόνοι άποικοι σε ιδιαίτερα αντίξοα περιβάλλοντα, όπως για παράδειγμα στις θερμές πηγές. Μολονότι τα ψυχανθή είναι η πιο γνωστή οικογένεια φυτών, τα οποία μέσα από τη συμβιωτική τους σχέση μπορούν να εκμεταλλευθούν το ατμοσφαιρικό άζωτο, εντούτοις, δεν είναι η μόνη οικογένεια.

Κατά τη διάρκεια της δέσμευσης το μοριακό άζωτο ( $N_2$ ) διασπάται σε δύο άτομα N. Τα ελεύθερα άτομα αζώτου συνδυάζονται με το υδρογόνο για να σχηματίσουν δύο μόρια αμμωνίας. Η διαδικασία αυτή απαιτεί σημαντική ποσότητα ενέργειας, αφού π.χ. για τη δέσμευση 1 g αζώτου από ένα ψυχανθές, τα αζωτοβακτήρια απαιτείται να καταναλώσουν 10 g γλυκόζης.

Στο πεδίο της βιολογικής αζωτοδέσμευσης, μέσα από τις συμβιωτικές σχέσεις κυρίως, υπάρχει σήμερα μεγάλο ερευνητικό ενδιαφέρον. Και τούτο, διότι με κατάλληλους συμβιωτικούς οργανισμούς θα μπορούσε να γίνει ο εμπλουτισμός των φτωχών εδαφών, να μειωθούν οι ανάγκες για αζωτούχα λιπάσματα και ασφαλώς, να μειωθεί και η επιβάρυνση την οποία τα νιτρώδη επιφέρουν στο περιβάλλον.

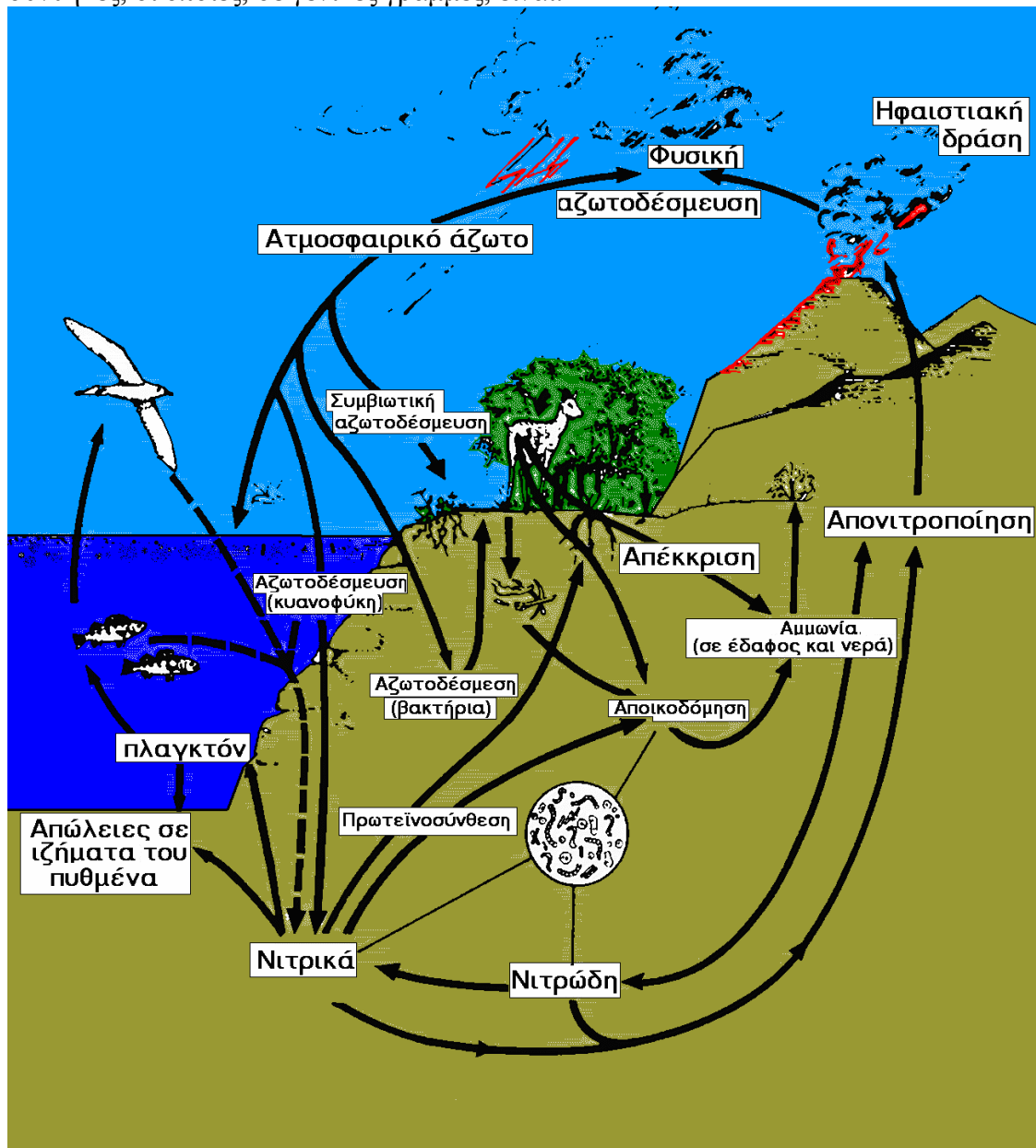
Το δεσμευμένο άζωτο στους χερσαίους και τους υδάτινους χώρους από τους συμβιωτικούς ή μη μικροοργανισμούς, αποτελεί μια από τις δεξαμενές του στοιχείου αυτού για τους υπόλοιπους οργανισμούς. Μια άλλη πηγή αζώτου είναι η ίδια η οργανική ύλη. Τα περιττώματα των ζώων ή οι νεκροί ιστοί των οργανισμών διασπώνται με την αποικοδόμηση και από αυτά απελευθερώνονται αμμωνία και νιτρικά. Όλες αυτές οι οργανικές αζωτούχες ενώσεις μπορούν να υποβληθούν σε μια άλλη φάση του νιτρικού κύκλου, οι διαδικασίες του οποίου φέρονται με τις ονομασίες **αμμωνοποίηση**, **νιτροποίηση** και **απονιτροποίηση** και συντελούνται με τη δράση πάλι των μικροοργανισμών.

Κατά την **αμμωνοποίηση** (ammonification) τα αμινοξέα διασπώνται από τους αποικοδομητές και ελευθερώνουν ενέργεια. Είναι μια μονόδρομη αντίδραση με την αμμωνία τελικό προϊόν της διάσπασης. Τόσο αυτή, όσο και εκείνη η οποία προέρχεται από τη φυσική ή τη βιολογική δέσμευση του αζώτου, μπορεί να απορροφηθεί από τις ρίζες ορισμένων φυτών. Στη συνέχεια, ενσωματώνεται στα αμινοξέα και περνάει στους καταναλωτές των διαφορετικών τροφικών επιπέδων, διαμέσου των τροφικών αλυσίδων. Τα περιττώματα και οι νεκροί ζωικοί και φυτικοί ιστοί διασπώνται σε αμινοξέα, από τα ετερότροφα βακτήρια και τους μύκητες του εδάφους και του νερού.

Η **νιτροποίηση** (nitrification) είναι μια βιολογική διαδικασία κατά την οποία η αμμωνία οξειδώνεται σε νιτρικά και νιτρώδη άλατα, αποδίδοντας ενέργεια. Στην διαδικασία αυτή εμπλέκονται δύο ομάδες μικροοργανισμών. Στην πρώτη ομάδα ανήκει το βακτήριο **Νιτροσομονάδα** (*Nitrosomonas*), το οποίο χρησιμοποιεί ως μοναδική πηγή ενέργειας την αμμωνία του εδάφους, την οξείδωση της οποίας προωθούν σε νιτρώδη ιόντα και το νερό. Τα νιτρώδη ιόντα στη συνέχεια, οξειδώνονται σε νιτρικά, με μια αντίδραση η οποία απελευθερώνει ενέργεια. Την παραμένουσα στο νιτρώδες ιόν ενέργεια εκμεταλλεύεται η δεύτερη ομάδα των βακτηρίων, τα **Νιτροβακτήρια** (*Nitrobacter*), τα οποία και οξειδώνουν τα νιτρώδη ιόντα σε νιτρικά.

Παράλληλα με τη νιτροποίηση συμβαίνει και η **απονιτροποίηση** (denitrification). Είναι μια αντίστροφη διαδικασία, η οποία συντελείται κάτω από συνθήκες έλλειψης οξυγόνου. Στην περίπτωση αυτή, τα νιτρικά χρησιμοποιούνται από τους μικροοργανισμούς, όπως το βακτήριο **Ψευδομονάδα** (*Pseudomonas*) και τους μύκητες, οι οποίοι ως τελικό προϊόν, μεταξύ άλλων, παράγουν αέριο άζωτο. Όπως η

νιτροποίηση, έτσι και η απονιτροποίηση λαμβάνει χώρα κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες, οι οποίες, σε γενικές γραμμές, είναι:



**Εικόνα 6.9.** Ο κύκλος του αζώτου.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Βώκου και συνεργάτες (1986).

- ✚ ο επαρκής εφοδιασμός οργανικής ουσίας,
- ✚ η περιορισμένη παρουσία μοριακού οξυγόνου,
- ✚ το pH που κυμαίνεται ανάμεσα από το 6 και το 7, και
- ✚ μια άριστη θερμοκρασία 60°C.

Με την ικανή και αναγκαία διαδικασία την οποία παραπάνω περιγράψαμε, μπορούμε σύντομα να ανακεφαλαιώσουμε τον κύκλο του αζώτου (**Εικόνα 6.9**).

Οι πηγές του αζώτου κάτω από φυσικές συνθήκες είναι:

- ✚ (α) η δέσμευση του ατμοσφαιρικού αζώτου,
- ✚ (β) οι προσθήκες του ανόργανου αζώτου στη βροχή από πηγές όπως, η δέσμευση από τις αστραπές και το δεσμευμένο «νεαρό» άζωτο από την ηφαιστειακή δραστηριότητα,

- ✚ (γ) η απορρόφηση αμμωνίας από την ατμόσφαιρα για τις ανάγκες των φυτών και του εδάφους, και
- ✚ (δ) η έκκριση αζώτου από τη χρήση αεροζόλ που περιέχουν ανόργανες και οργανικές μορφές αζώτου.

Στα χερσαία οικοσυστήματα, το άζωτο προσλαμβάνεται από τα φυτά, κατά το μεγαλύτερο μέρος με τη μορφή της αμμωνίας ή των νιτρικών, γεγονός εξαρτώμενο από ποικίλες συνθήκες, τα οποία το μετατρέπουν σε αμινοξέα. Τα αμινοξέα μεταφέρονται στους καταναλωτές, οι οποίοι με τη σειρά τους τα μετατρέπουν σε διαφορετικούς τύπους αμινοξέων. Προφανώς, τα περιττώματά τους (ουρία και κόπρανα) και η αποικοδόμηση των νεκρών φυτών και των ζωικών ιστών διασπώνται από τα βακτήρια και τους μύκητες σε αμμωνία. Η αμμωνία με τη δράση των νιτροποιητικών βακτηρίων, μπορεί να χαθεί στην ατμόσφαιρα ως πτητικό αέριο, ή να προσληφθεί άμεσα από τα φυτά. Τα νιτρώδη μπορεί να χρησιμοποιηθούν από τα φυτά, να ακινητοποιηθούν από τα μικρόβια, να αποθηκευθούν στον αποσυντιθέμενο χούμο ή να αποπλυθούν. Το υλικό αυτό μεταφέρεται στα ρέματα, τις λίμνες και προφανώς στη θάλασσα, όπου είναι διαθέσιμο για να χρησιμοποιηθεί από τα υδάτινα οικοσυστήματα.

Και λίγα για τα υδάτινα οικοσυστήματα. Σ' αυτά το άζωτο ανακυκλώνεται με τον ίδιο τρόπο, εκτός από το γεγονός βέβαια ότι απουσιάζουν οι τεράστιες δεξαμενές, οι ευρισκόμενες στον χούμο του εδάφους. Η υδάτινη ζωή συμβάλλει στον κύκλο του αζώτου με την οργανική ουσία και τους νεκρούς οργανισμούς που υπόκεινται σε αποσύνθεση και την επακόλουθη απελευθέρωση της αμμωνίας και τελικά των νιτρωδών.

Κάτω από κανονικές συνθήκες, η απώλεια του αζώτου με την διαδικασία της απονίτρωσης, της εξάτμισης, την απόπλυση, της χρήσης των αεροζόλ και της με οποιοδήποτε άλλο τρόπο μεταφοράς του εκτός του συστήματος, εξισορροπείται από την βιολογική δέσμευση και τις άλλες πηγές. Τα οικοσυστήματα, χερσαία και υδάτινα, συνιστούν, με τρόπο χημικό αλλά και βιολογικό, ένα σύστημα με δυναμικό ισοζύγιο, στο οποίο η οποιαδήποτε αλλαγή μιας φάσης επηρεάζει την επόμενη.

## 6.6. Οι κύκλοι απόθεσης

Τα ανόργανα στοιχεία που απαιτούνται από τους οργανισμούς προσλαμβάνονται αρχικά από τις ανόργανες πηγές. Διαθέσιμες μορφές υπάρχουν με τη μορφή αλάτων διαλυμένων στο νερό του εδάφους, ή στις λίμνες, τα ρέματα και τις θάλασσες. Ο ανόργανος κύκλος ποικίλει από στοιχείο σε στοιχείο, στην ουσία όμως συνίσταται από δύο φάσεις:

- ✚ α) τη **φάση της διάλυσης του άλατος**, και
- ✚ β) τη **φάση του πετρώματος**.

Τα ορυκτά άλατα προέρχονται κατευθείαν από τον φλοιό της Γης μέσα από τη διαδικασία της αποσάθρωσης. Τα διαλυτά άλατα ακολούθως εισέρχονται στο κύκλο του νερού. Μαζί με το νερό κινούνται μέσω του εδάφους στα ρέματα και τις λίμνες και τελικά φτάνουν στις θάλασσες, όπου παραμένουν για ακαθόριστο χρονικό διάστημα. Άλλα άλατα επιστρέφουν στο φλοιό της Γης με την ιζηματογένεση. Αυτά ενσωματώνονται στα στρώματα των ορυκτών αλάτων, την ιλύ και τους ασβεστόλιθους και μετά την αποσάθρωση επανεισέρχονται στο κύκλωμα.

Τα φυτά και πολλά ζώα ικανοποιούν τις απαιτήσεις τους σε ανόργανα στοιχεία από τα ευρισκόμενα στο περιβάλλον τους ανόργανα διαλύματα. Άλλα ζώα προσλαμβάνουν το μεγαλύτερο όγκο των αναγκών τους σε ανόργανα στοιχεία από τα φυτά και τα ζώα τα οποία καταναλώνουν. Μετά το θάνατο των ζωντανών οργανισμών,

μέσω της δραστηριότητας των οργανισμών και των διαδικασιών αποσύνθεσης, τα ανόργανα στοιχεία επιστρέφουν στο έδαφος και το νερό.

Υπάρχουν πολλά διαφορετικά είδη ιζηματογενών κύκλων. Μερικά στοιχεία, όπως π.χ. το θείο, αποτελούν υβριδικές καταστάσεις μεταξύ αερίων και ιζηματογενών, διότι έχουν δεξαμενές, όχι μόνο στο φλοιό της Γης, αλλά και στην ατμόσφαιρα. Άλλα στοιχεία, όπως ο φωσφόρος, είναι πλήρως ιζηματογενή, δηλ. το στοιχείο ελευθερώνεται από το πέτρωμα και αποτίθεται σε αβαθείς και/ή βαθιές αποθέσεις στο βυθό των θαλασσών.

### 6.6.1. Ο κύκλος του φωσφόρου

Ο φωσφόρος συμμετέχει στη δομή των νουκλεϊνικών οξέων, των πρωταρχικών ενώσεων για την ύπαρξη της ζωής. Είναι κατά συνέπεια, απολύτως απαραίτητος για τους οργανισμούς και προσλαμβάνεται από τα φυτά, αποκλειστικά με μορφή διαλυμένη στο νερό. Μολονότι υπάρχει σε αφθονία στη φύση, είναι ουσιαστικά σπάνιος. Και τούτο, διότι με την απαντώμενη συνήθως μορφή, δεν μπορεί άμεσα να χρησιμοποιηθεί. Άλλωστε, υδατοδιαλυτός γίνεται μόνο κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες.

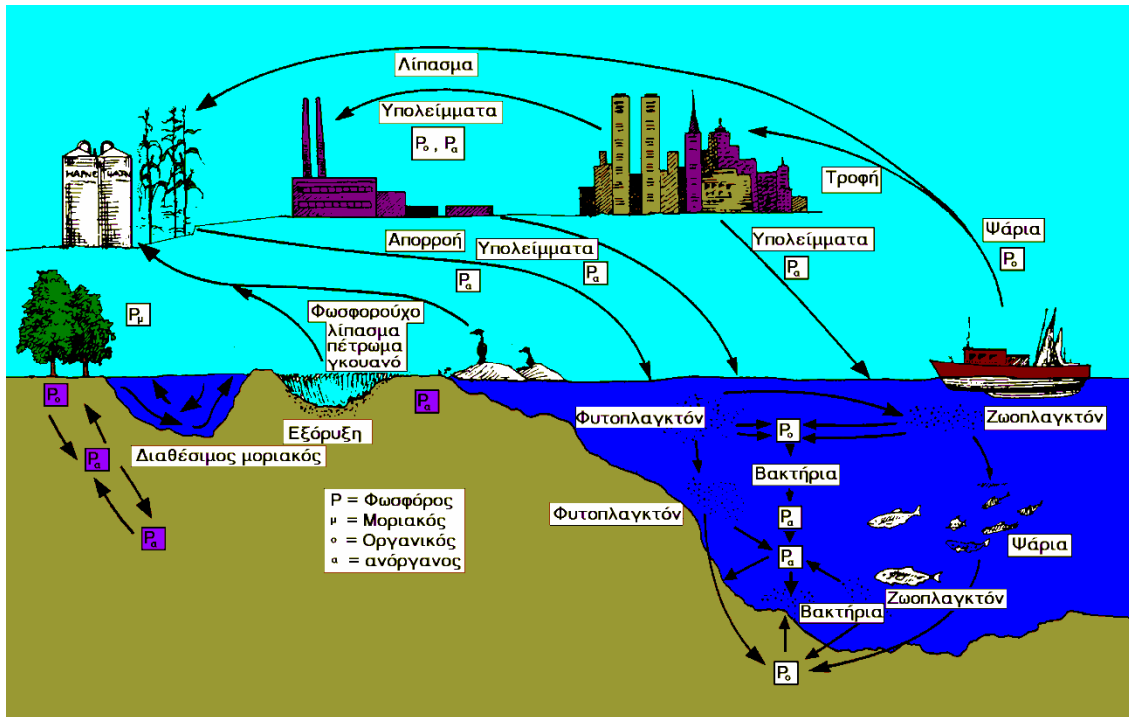
Αφού προσληφθεί από τις ρίζες των φυτών, μεταφέρεται από καταναλωτή κατώτερου σε καταναλωτή ανώτερου τροφικού επιπέδου, ενώ απελευθερώνεται με την αποσύνθεση των περιττωμάτων και των νεκρωμένων ιστών των οργανισμών, ώστε να χρησιμοποιηθεί ξανά από τα φυτά.

Στο χερσαίο περιβάλλον, οι οργανικές φωσφορούχες ενώσεις μετατρέπονται από τα βακτήρια σε ανόργανες ενώσεις. Αυτό όμως δεν ισχύει για το σύνολο του δεσμευμένου στην οργανική ύλη φωσφόρου. Ένα σημαντικό μέρος του μεταφέρεται στις λίμνες και τις θάλασσες. Εκεί, απαντάται με τη μορφή ανόργανων φωσφορικών ενώσεων, οργανικών φωσφορικών ενώσεων και πολλές φορές βρίσκεται ενσωματωμένος σε μικρά τεμαχίδια οργανικού υλικού. Τα ανόργανα φωσφορικά ιόντα προσλαμβάνονται τάχιστα από τους μικροσκοπικούς φυτικούς οργανισμούς (φυτοπλαγκτόν). Αυτοί τρώγονται από μικρούς ζωικούς οργανισμούς (ζωοπλαγκτόν) κ.ο.κ. και με τον τρόπο αυτό ο φωσφόρος μεταφέρεται από κατώτερο σε ανώτερο τροφικό επίπεδο.

Παράλληλα, το ζωοπλαγκτόν απεκκρίνει συνεχώς φωσφόρο, κυρίως σε ανόργανη μορφή, η οποία μπορεί αμέσως να επαναχρησιμοποιηθεί από το φυτοπλαγκτόν. Αντίθετα, οι οργανικές ενώσεις χρησιμοποιούνται από τα βακτήρια, τα οποία με τη δραστηριότητά τους τον απελευθερώνουν σε ανόργανη μορφή. Στο υγρό περιβάλλον όμως, οι επικρατούσες συνθήκες δεν επιτρέπουν τη γρήγορη απελευθέρωσή του από την οργανική ύλη και συνεπώς την ανακύκλωσή του. Έτσι, ένα μεγάλο τμήμα του αποτίθεται στον πυθμένα των λιμνών και των θαλασσών και με τον τρόπο αυτό απομακρύνεται από την κυκλοφορία. Χαρακτηριστική είναι η εκπληκτική ανάπτυξη των φυκιών στα νερά, τα οποία δέχονται απόβλητα πλούσια σε φωσφόρο, γεγονός το οποίο αποδεικνύει ότι, η μικρή παραγωγή της φυτικής βιομάζας οφείλονταν στις χαμηλές συγκεντρώσεις του (**ευτροφισμός**).

Ο άνθρωπος με τη δραστηριότητά του έχει επέμβει έντονα και στην κυκλοφορία του στοιχείου αυτού. Μετατρέποντας ένα μεγάλο τμήμα των φυσικών συστημάτων σε γεωργική γη και συλλέγοντας τη σοδειά της, στερεί το έδαφος από τον φυσικό εμπλουτισμό του με φωσφόρο, εφόσον η αποικοδόμηση της φυτικής παραγωγής δεν γίνεται επί τόπου, και απελευθερώνει κατά συνέπεια το δεσμευμένο φωσφόρο. Έτσι, το έδαφος εξασθενεί και απαιτείται προσθήκη φωσφορούχων λιπασμάτων. Αυτά προέρχονται κυρίως από την εκμετάλλευση φωσφορούχων πετρωμάτων και πολύ λιγότερο από τα πλούσια στο στοιχείο αυτό περιττώματα ψαριών και πουλιών

(«γκουανό»). Επίσης, μια σημαντική ποσότητα του φωσφόρου, η οποία προστίθεται ως λίπασμα στο έδαφος, σχηματίζει με το σίδηρο ή το ασβέστιο αδιάλυτα στο νερό άλατα και απομακρύνεται από την κυκλοφορία. Ένα άλλο τμήμα παρασύρεται στους υδάτινους αποδέκτες (λίμνες, θάλασσες). Εκεί άλλωστε, καταλήγουν και τα αστικά απόβλητα, πλούσια επίσης σε φωσφόρο. Άμεση συνέπεια αυτού είναι η σημαντική αύξηση της υδρόβιας βλάστησης. Πλην όμως, κάτω από τις δυσμενείς συνθήκες τις οποίες το υγρό περιβάλλον δημιουργεί (κυρίως περιορισμένη συγκέντρωση οξυγόνου στο νερό), η πλήρης αποικοδόμησή της δεν είναι δυνατή και ο φωσφόρος τελικά κατακάθεται στον πυθμένα ως ίζημα.



**Εικόνα 6.10.** Ο κύκλος του φωσφόρου.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Ουσιαστικά, ο άνθρωπος με τις τεχνολογικές του δυνατότητες καταφέρνει να κινητοποιεί τον αδρανοποιημένο φωσφόρο. Η φύση όμως, έχοντας προσαρμοστεί στη διάρκεια δισεκατομμυρίων ετών τις λειτουργίες της, αντιδρά σ' αυτή την υπερπροσφορά και μέσα από τις διαδικασίες που προαναφέρθηκαν, καταφέρνει τελικά και τον ακινητοποιεί πάλι, απλώς όμως, με άλλη μορφή και σε άλλο τόπο.

### 6.6.2. Ο κύκλος του θείου

Από τη χημική σκοπιά το θείο είναι ένα εξαιρετικά ενδιαφέρον στοιχείο, αφού μπορεί να «συμπεριφέρεται» με πολλούς και διάφορους τρόπους, σχηματίζοντας ενώσεις, οι οποίες ανήκουν σε τελείως διαφορετικές κατηγορίες. Το θείο είναι συστατικό στοιχείο των πρωτεϊνών καθώς και άλλων οργανικών ενώσεων και ως εκ τούτου έχει μεγάλη σημασία για τη ζωή.

Ο κύκλος του θείου αποτελείται από δύο κύριες φάσεις: (α) την **ιζηματογενή** φάση και (β) την **αέρια** (εδραφική) φάση. Η ιζηματογενής φάση του θείου είναι μακροχρόνια και κατά τη διάρκεια της το θείο, είτε είναι ενσωματωμένο σε ανόργανα φυσικά αποθέματα, είτε βρίσκεται στην οργανική ουσία. Από τα ανόργανα φυσικά

αποθέματα με φυσικές δυνάμεις θα απελευθερωθεί κατά τη διαδικασία της αποσάθρωσης των πετρωμάτων, ενώ από την οργανική ύλη (περιττώματα και νεκροί ιστοί) θα απελευθερωθεί κατά την αποσύνθεσή της, αλλά με τη μορφήθειικών ιόντων ή υδρόθειου. Στη συνέχεια, οι διάφορες κατηγορίες βακτηρίων θα μετατρέψουν το υδρόθειο σεθειικά ιόντα, μορφή με την οποία μπορεί να επαναχρησιμοποιηθεί από τα φυτά, ή σε μοριακό θείο. Αντίθετα, το θείο με την αέρια κατάσταση κυκλοφορεί στην ατμόσφαιρα, σε παγκόσμια κλίμακα, ταχύτατα.

Το θείο εισέρχεται στην ατμόσφαιρα από διάφορες πηγές. Μερικές από αυτές είναι η καύση των ορυκτών καυσίμων, οι ηφαιστειακές εκρήξεις, η επιφάνεια των ωκεανών και τα εκλύόμενα κατά την αποσύνθεση αέρια. Αρχικά εισέρχεται ως υδρόθειο ( $H_2S$ ), γρήγορα όμως οξειδώνεται σε διοξείδιο του θείου ( $SO_2$ ), μια άλλη πτητική ένωση του θείου. Το ατμοσφαιρικό διοξείδιο του θείου, διαλυτό στο νερό, επιστρέφει στη Γη με τις βροχοπτώσεις (**όξινη βροχή**), ως ασθενέςθειικό οξύ ( $H_2SO_4$ ). Από οποιαδήποτε και αν είναι η πηγή προέλευσης, το θείο σε διαλυτή μορφή προσλαμβάνεται από τα φυτά και ενσωματώνεται μέσω μιας σειράς μεταβολικών διαδικασιών, οι οποίες αρχίζουν από τη φωτοσύνθεση και φτάνουν μέχρι τα φέροντα θείο αμινοξέα, π.χ. η κυστίνη. Το θείο από τους παραγωγούς, με τη μορφή αμινοξέων, μεταφέρεται στις ομάδες των καταναλωτών. Αξίζει να επισημανθεί εδώ ότι, πολλά από τα οικολογικά προβλήματα προκαλούνται και προέρχονται από τις διαδικασίες συσσώρευσης του θείου, παρενέργειες της ανθρώπινης δραστηριότητας. Έτσι, ουσίες απαραίτητες για τη ζωή, όπως ταθειικά ιόντα ή το διοξείδιο του θείου, γίνονται οι ίδιες τοξικές, όταν η συγκέντρωσή τους στο περιβάλλον των οργανισμών αυξηθεί.

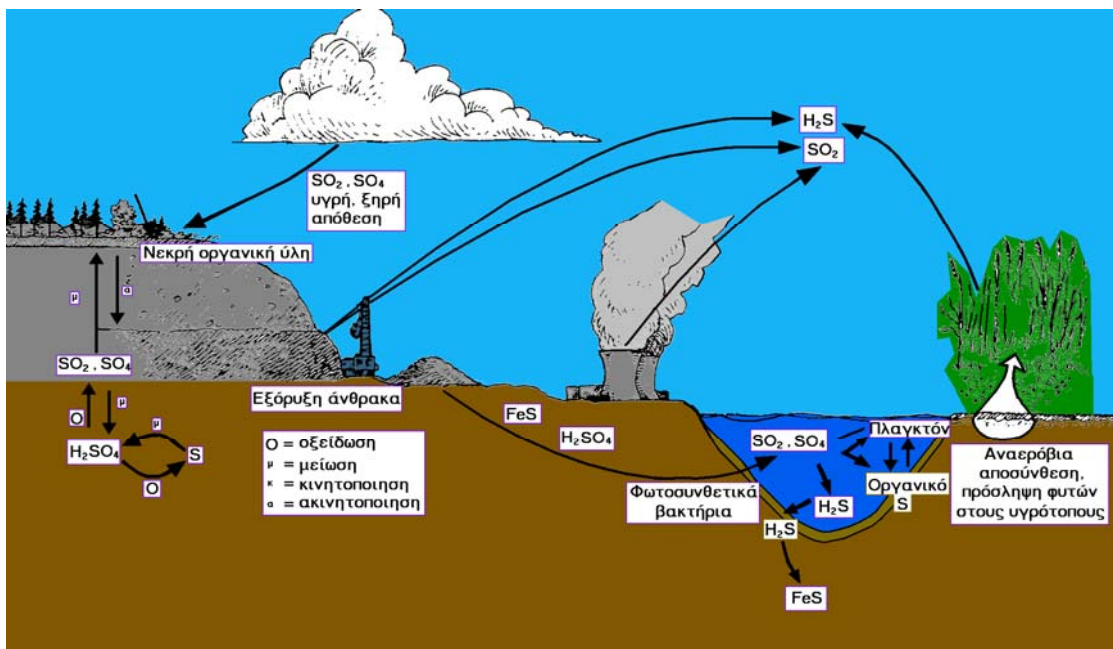
Τα περιττώματα και η νεκρή ύλη μεταφέρουν το θείο πίσω στο έδαφος και τους βυθούς των λιμνών και των θαλασσών, όπου το οργανικό υλικό προσβάλλεται από τα βακτήρια και το θείο απελευθερώνεται ως υδρόθειο ήθειικό άλας. Μια ομάδα βακτηρίων, τα **άχρωμα θειοβακτήρια** μετατρέπουν το υδρόθειο είτε σε στοιχειακό θείο, είτε σεθειικό οξύ. Τα **πράσινα** και τα **πορφυρά** βακτήρια, παρουσία φωτός, χρησιμοποιούν το υδρόθειο ως αποδέκτη οξυγόνου κατά την φωτοσυνθετική οξειδωση του διοξειδίου του άνθρακα. Οι οργανισμοί αυτοί είναι ικανοί να διεκπεραιώσουν την οξειδωση του υδρόθειου σεθειώδες, το οποίο μπορεί να ανακυκλωθεί και να προσληφθεί από τους παραγωγούς ή να χρησιμοποιηθεί από τα βακτήρια που οξειδώνουν το θείο. Τα **πράσινα θειοβακτήρια** μπορούν να διεκπεραιώσουν την μετατροπή του υδρόθειου σε στοιχειακό θείο.

Όμως, κάτω από αναερόβιες (απουσία οξυγόνου) συνθήκες και παρουσία του σιδήρου, σχηματίζεται μια αδιάλυτη στο νερό ένωση θείου – σιδήρου, οθειούχος σίδηρος ( $FeS_2$ ) και με τον τρόπο αυτό το θείο αυτό αποσύρεται από την κυκλοφορία. Οθειούχος σίδηρος, αδιάλυτος σε υψηλό βαθμό κάτω από ουδέτερες και αλκαλικές συνθήκες, υπάρχει στη λάσπη του πυθμένα των βάλτων, των λιμνών, των θαλασσών αλλά και σε ορισμένα πετρώματα, τα οποία περιέχουνθειώδη σίδηρο (ονομάζονται και πυριτικά πετρώματα) και τα οποία βρίσκονται βαθιά μέσα στη γη, κυρίως κάτω από τις αποθέσεις γαιάνθρακα. Αν αυτά τα στρώματα εκτεθούν στον αέρα, και αυτό συμβαίνει με τις εξορύξεις στα ανθρακωρυχεία, αυτόματα παρουσία νερού, σχηματίζονταιθειικός σίδηρος ( $FeSO_4$ ) καιθειικό οξύ ( $H_2SO_4$ ), ενώσεις οι οποίες μεταφέρονται στα υδάτινα συστήματα, τα οποία και καθιστούν ισχυρά όξινα και των οποίων νεκρώνουν την υδρόβια ζωή.

Παρατηρούμε λοιπόν ότι με τον τρόπο αυτό, το θείο των πυριτικών πετρωμάτων, εάν βρεθεί ξαφνικά εκτεθειμένο στις δυνάμεις της αποσάθρωσης, εξαιτίας των ανθρώπινων δραστηριοτήτων, αποβάλλει στα υδάτινα οικοσυστήματα υψηλά φορτίαθειικού οξέος,θειικού σιδήρου και υδροξειδίου του σιδήρου ( $FeOH_3$ ). Οι

ενώσεις αυτές καταστρέφουν την υδρόβια ζωή και μπορούν να μετατρέψουν εκατοντάδες χιλιόμετρων ρεμάτων και ποταμών σε υψηλού βαθμού όξινα ύδατα.

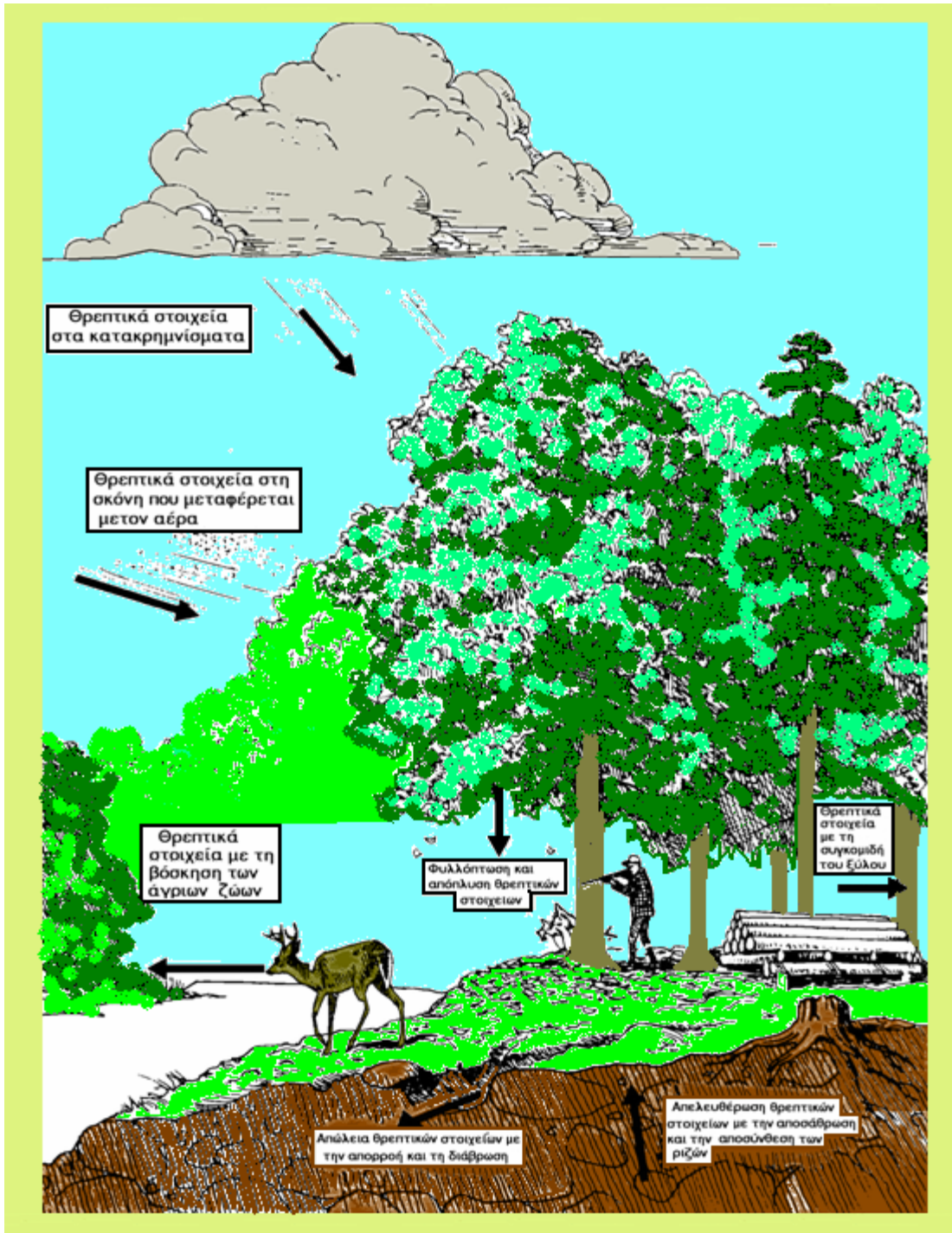
Όπως για το άζωτο, το οξυγόνο και τους λοιπούς αέριους κύκλους, έτσι και για τον κύκλο του θείου η βιόσφαιρα παίζει ένα πολύ σημαντικό ρόλο, μολονότι η ιζηματογενής φάση κάνει τον κύκλο στο σύνολό του πιο πολύπλοκο (Εικόνα 6.11). Στις πηγές του θείου συμπεριλαμβάνονται τα αποσαθρωμένα πετρώματα, ειδικά τα πυριγενή, η διαβρωτική απορροή, η βιομηχανική παραγωγή και η αποσύνθεση της οργανικής ύλης. Ο μεγάλος όγκος του θείου εμφανίζεται το πρώτον ως πτητικό αέριο, το υδρόθειο. Στην υδρόσφαιρα, το έδαφος και την ατμόσφαιρα, το υδρόθειο οξειδώνεται σε θειώδη και θειικά, μορφές με τις οποίες το θείο κυκλοφορεί άμεσα. Η ατμόσφαιρα περιέχει θειικά μόρια, διοξειδία του θείου και υδρόθειο, με αυτό το τελευταίο να είναι το πλέον άφθονο. Οι συγκεντρώσεις του θείου με τη μορφή του υδρόθειου, σε ατμόσφαιρα η οποία δεν έχει ρυπανθεί, εκτιμάται σε  $6 \text{ g/m}^3$  και  $1 \text{ g/m}^3$  με τη μορφή διοξειδίου του θείου. Μέρος του θείου της ατμοσφαιρας ανακυκλώνεται στη στεριά και τη θάλασσα με τα κατακρημνίσματα. Οι συγκεντρώσεις του διοξειδίου του θείου στις βροχοπτώσεις που πέφτουν πάνω από τις στεριές έχουν εκτιμηθεί στα  $0,6 \text{ mg/l}^3$  και πάνω από τις θάλασσες  $0,2 \text{ mg/l}^3$ , εξαιρουμένου του θαλάσσιου ψεκασμού.



**Εικόνα 6.11.** Ο κύκλος του θείου.  
 Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Θεωρείται σχεδόν αδύνατο να εκτιμηθεί η βιολογική επαναφορά του διοξειδίου του θείου, εξαιτίας της πολύπλοκης κυκλικής διαδρομής του στη βιόσφαιρα. Η ετήσια καθαρή αφομοίωση του θείου από τα θαλάσσια φυτά υπολογίζεται ότι είναι της τάξης των 130 εκατομμυρίων τόνων. Εάν η ποσότητα αυτή προστεθεί στην αναερόβια οξείδωση της οργανικής ύλης, καταλήγουμε σε μια συνολική ποσότητα η οποία εκτιμάται περίπου στα 200 εκατομμύρια τόνους. Είναι αποδεδειγμένο ότι, τόσο το θείο το προερχόμενο από τη βιομηχανική δραστηριότητα, όσο και το προερχόμενο από τη χρήση των λιπασμάτων, έχουν ως τελικό αποδέκτη τη θάλασσα. Οι δύο αυτές πηγές είναι προφανώς υπεύθυνες για την αύξηση κατά 50 εκατομμύρια τόνους ετησίως της ποσότητας του θείου που καταλήγει στους ωκεανούς.





**Εικόνα 6.12.** Γενικευμένος προϋπολογισμός των θρεπτικών στοιχείων σε ένα δασικό οικοσύστημα. Οι εισροές των θρεπτικών στοιχείων προέρχονται από τα κατακρημνίσματα, τη σκόνη του αέρα, τα ξηρά φυτικά υπολείμματα, την αποσάθρωση, και την αποσύνθεση των ριζών. Οι εκροές συντελούνται με την συγκομιδή του ξύλου, το κυνήγι, την απορρόφηση, την διάβρωση και απόπλυση.  
**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Smith (1992).

### 6.7. Οι εσωτερικοί κύκλοι θρεπτικών στοιχείων

Πέρα από τους κύκλους των στοιχείων, την κίνηση των οποίων παραπάνω περιγράψαμε, παρατηρούμε επίσης ότι, και μέσα στα συστατικά του οικοσυστήματος λαμβάνει χώρα μια κυκλική ροή των θρεπτικών στοιχείων. Στα κυκλώματα αυτά το κομβικό στοιχείο είναι η βλάστηση, μέσω της οποίας τα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία προσλαμβάνονται. Το ποσό των θρεπτικών στοιχείων τα οποία κινούνται μέσω του οικοσυστήματος επηρεάζεται από την διαθεσιμότητα τους στο έδαφος και το νερό. Η διαθεσιμότητα αυτή με τη σειρά της, εξαρτάται από τις εισροές στις δεξαμενές αποσύνθεσης, το ρυθμό με τον οποίον η αποσάθρωση αποικοδομείται, το ποσό των θρεπτικών στοιχείων τα οποία οδεύουν στην αποθήκευση της βιομάζας και των ιζημάτων του εδάφους, το χούμο και την αποσάθρωση, την απελευθέρωση των θρεπτικών στοιχείων από την δεξαμενή αυτή και την απομάκρυνση τους από τα ζώα που βόσκουν και τρέφονται από την βιομάζα.

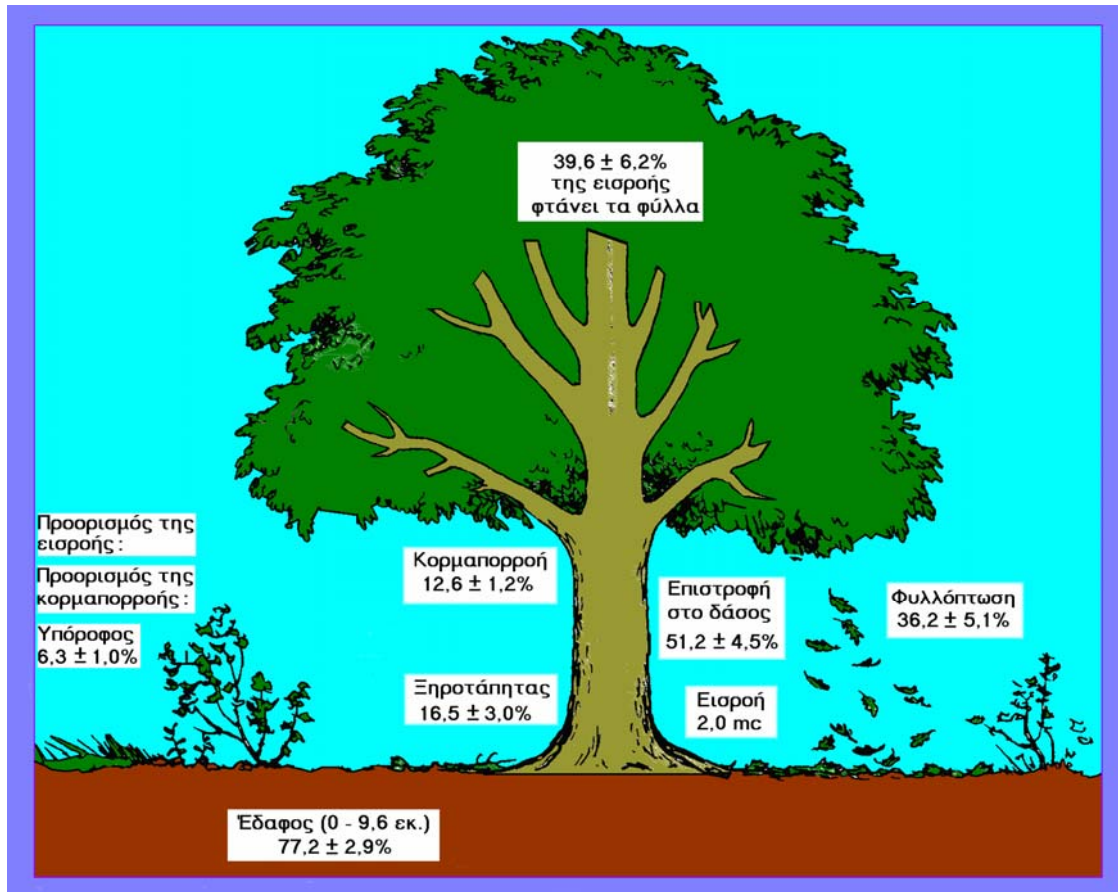
Ο τρόπος με τον οποίο χρησιμοποιούνται τα θρεπτικά στοιχεία εξαρτάται από το μέγεθος των αβιοτικών αποθεμάτων, την αναλογία των θρεπτικών στοιχείων που αποθηκεύονται στις βιοτικές και αβιοτικές ενώσεις, την κίνηση μεταξύ τους και το ρυθμό επιστροφής στη δεξαμενή ανακύκλωσης. Η επιστροφή εξαρτάται από την ταχύτητα με την οποία τα θρεπτικά στοιχεία απελευθερώνονται από την δεξαμενή των οργανικών συντριμμάτων σε μια διαθέσιμη μορφή, την απόπλυση, την αποσύνθεση και στη συνέχεια την επαναπρόσληψη. Τα θρεπτικά στοιχεία απομακρύνονται και προστίθενται, με σταθερό ρυθμό, μέσω φυσικών και τεχνητών διαδικασιών (**Εικόνα 6.12**). Στα οικοσυστήματα των δασών, των θαμνώνων και των λιβαδιών τα θρεπτικά στοιχεία επιστρέφουν κάθε χρόνο στο έδαφος από τα φύλλα, τον ξηροτάπητα, τις ρίζες, τα κόπρανα των ζώων και τα νεκρά σώματα. Τα θρεπτικά αυτά στοιχεία, αφού απελευθερωθούν στο έδαφος μετά την αποσύνθεση, επαναπροσλαμβάνονται πρώτα από τα φυτά και μετά από τα ζώα.

Τους μικρούς αυτούς κύκλους των θρεπτικών στοιχείων μπορούμε να τους παρακολουθήσουμε μέσω των ραδιενεργών ιχνηλατών. Ερευνητές οικολόγοι, εμβολιάζοντας δένδρα λευκής δρυός (*Quercus alba*) με 20 μικροκιουρί του ραδιοϊσοτόπου καίσιο 134 ( $^{134}\text{Cs}$ ), μπόρεσαν να παρακολουθήσουν τα κέρδη, τις απώλειες και τις μεταφορές του ραδιοϊσοτόπου. Το 40% περίπου του  $^{134}\text{Cs}$  που εμβολιάστηκε τον Απρίλιο μετακινήθηκε προς τα φύλλα στις αρχές του Ιουνίου (**Εικόνα 6.13**).

Όταν μετά τον εμβολιασμό έπεσαν οι πρώτες βροχές, άρχισε απόπλυση του ραδιενεργού καϊσίου από τα φύλλα. Γύρω στο Σεπτέμβριο, η απώλεια αυτή έφτασε στο 15% της μέγιστης συγκέντρωσης στα φύλλα. Το 70% της απώλειας του νερού της βροχής φτάνει στο έδαφος, ενώ το υπόλοιπο 30% βρίσκει το δρόμο του στην ξηροφυλλάδα και τον υπόροφο. Όταν τον Οκτώβριο πέφτουν τα φύλλα, μεταφέρουν μαζί τους δυο φορές περισσότερο ραδιενεργό καίσιο από αυτό που αποπλύθηκε από την κομοστέγη με τη βροχή. Τον χειμώνα, το μισό της ποσότητας αυτής αποπλύνεται στο μητρικό πέτρωμα. Από το ραδιενεργό καίσιο του εδάφους το 92% παραμένει στα ανώτερα 10 cm, 2 έτη σχεδόν μετά τον εμβολιασμό. Το 80% του καϊσίου εναποτέθηκε σε μια περιοχή ίση με την προβολή της κόμης στο έδαφος και το 19% εγκαταστάθηκε σε μια περιοχή γύρω από τον κορμό της δρυός. Τα ευρήματα αυτά υποδηλώνουν ότι η διανομή του καϊσίου στο έδαφος επηρεάστηκε σε μεγάλο βαθμό από την απόπλυση μέσω της βροχόπτωσης και της κορμαπορροής.

Η κίνηση των θρεπτικών στοιχείων εκτός του συστήματος επιβραδύνεται από κάποιους εσωτερικούς μηχανισμούς. Ένας από του πλέον σημαντικούς μηχανισμούς για την μείωση των απωλειών είναι ο τάπητας από λεπτές ρίζες, χούμο και μύκητες μυκορριζών κοντά στην επιφάνεια. Τάπητες αυτού του είδους είναι άριστα ανεπτυγμένοι στα τροπικά δάση της βροχής και στα δάση των κωνοφόρων των

περιοχών της εύκρατης ζώνης. Οι τάπητες αυτοί απορροφούν, με απόλυτα φυσικό τρόπο και σχεδόν αμέσως, τα θρεπτικά στοιχεία που εισέρχονται ακόμη και μιας ανεπαίσθητης απόπλυσης. Οι μύκητες των μυκορριζών προσλαμβάνουν τα θρεπτικά στοιχεία από τον αποσυντιθέμενο ξηροτάπητα και τα μεταφέρουν στις ρίζες. Η οξύτητα και η υψηλή περιεκτικότητα σε ταννίνες του ξηροτάπητα εμποδίζουν τη δράση των βακτηρίων τα οποία θα μπορούσαν να καταναλώσουν το διαθέσιμο σε περιορισμένες ποσότητες άζωτο.



**Εικόνα 6.13.** Ο κύκλος του  $^{134}\text{Cs}$  στην άσπρη δρυ.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Witherspoon και τους συνεργάτες (1962).

Ένας άλλος μηχανισμός διατήρησης των θρεπτικών στοιχείων προέρχεται και από τη διατήρηση των φύλλων (αείφυλλα φυτά). Η παχιά εφυμενίδα, η κηρώδης επίστρωση και η χαμηλή περιεκτικότητα σε νερό καθιστούν τα φύλλα περισσότερο ανθεκτικά στη βορά των φυτοφάγων οργανισμών και των παρασίτων, ελατώνοντας τις απώλειες σε θρεπτικά στοιχεία προς του καταναλωτές. Τα ίδια χαρακτηριστικά καθιστούν τα αείφυλλα φυτικά είδη ανθεκτικά στις απώλειες των θρεπτικών στοιχείων με την από τις βροχοπτώσεις απόπλυση. Η πτώση των φύλλων μέσα στο έτος, σε αντίθεση με την αντίστοιχη εποχιακή, επιτρέπουν στα δένδρα να επιστρέφουν τα θρεπτικά στοιχεία στο έδαφος με αργό ρυθμό, σε αντίθεση με την συντελούμενη στα φυλλοβόλα είδη δένδρων ταχεία επιστροφή.

Υπάρχουν και κάποιοι άλλοι έλεγχοι οι οποίοι σχετίζονται με τη ροή της ενέργειας. Ένας τέτοιος μηχανισμός είναι η παρατηρούμενη απόκλιση της ενεργειακής παραγωγής στους φυτικούς πληθυσμούς με χαμηλή βιομάζα και με διαφορετική ανταπόκριση στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Οι πληθυσμοί αυτοί, όταν οι συνθήκες είναι άριστες, αναπαράγονται τάχιστα και προσλαμβάνουν γρήγορα τα θρεπτικά

στοιχεία. Η διαδοχή ενός τέτοιου φυτικού πληθυσμού διασφαλίζει, μέσω των εποχών, τη συνέχεια της ενεργειακής δέσμευσης και της χρησιμοποίησης των θρεπτικών στοιχείων.

Ένας δεύτερος μηχανισμός εναποθέτει την μετατροπή της ενέργειας στα άτομα με τον μεγαλύτερο όγκο και τους αργούς ρυθμούς αναπαραγωγής. Τα άτομα με μεγάλη μάζα είναι ικανά να επιβιώνουν σε μη ευνοϊκές συνθήκες και να αποθηκεύουν μεγάλες ποσότητες θρεπτικών στοιχείων. Μολονότι ο πρώτος μηχανισμός είναι περισσότερο χαρακτηριστικός για υδάτινες συνθήκες και ο δεύτερος για τα χερσαία οικοσυστήματα, κανένας τους δεν λειτουργεί αποκλειστικά σε ένα μόνο τύπο οικοσυστήματος. Στις λίμνες έχουν τις ρίζες τους τα υδροχαρή φυτά και στα δάση παρατηρούμε μια εποχιακή παρέλαση των ποωδών φυτών του υπορόφου.

Κάθε μηχανισμός προνοεί για την διατήρηση των θρεπτικών στοιχείων. Μια μορφή πρόνοιας είναι μια δεξαμενή οργανικής ύλης. Ο ξηροτάπητας, η εδαφική οργανική ύλη και η βιομάζα των αυτότροφων σχηματίζουν μια τέτοια δεξαμενή στα χερσαία οικοσυστήματα, ενώ στα υδάτινα τοιαύτα η δεξαμενή είναι η μοριακή οργανική ύλη.

Η επιστροφή της οργανικής δεξαμενής είναι σχετικά αργή, χονδρικά ένα μέγεθος μικρότερο από την επιστροφή του φυτικού συστατικού. Η οργανική ύλη παίζει ένα ρόλο-κλειδί στα ανακυκλούμενα θρεπτικά στοιχεία, διότι εμποδίζει τις γρήγορες απώλειες από το σύστημα. Μεγάλες ποσότητες θρεπτικών στοιχείων είναι ισχυρά δεσμευμένες στην οργανική ύλη και δεν είναι άμεσα διαθέσιμες. Η απελευθέρωσή τους όμως, μπορεί να δραστηριοποιηθεί από αποικοδομητές οργανισμούς. Εάν όμως η ενέργεια, και ειδικότερα το νερό, είναι περιορισμένη, όπως συμβαίνει στα οικοσυστήματα των ερήμων, τότε η ανακύκλωση είναι ελάχιστη διότι το οικοσύστημα δεν μπορεί να επιτύχει μια ιστάμενη παραγωγή αρκετά μεγάλη από την οποία, με την απόπλυση να προμηθεύεται τα θρεπτικά στοιχεία.

Ένας άλλος μηχανισμός είναι η κατανομή της αποθήκευσης των θρεπτικών στοιχείων μεταξύ των βραχυπρόθεσμων και των μακροπρόθεσμων δεξαμενών των θρεπτικών στοιχείων. Για παράδειγμα, από τα δομικά στοιχεία των ανεξαρτήτων φυτών, - ξύλο, φλοιός, κλαδιά και φύλλα - τα φύλλα ανακυκλώνονται τάχιστα ενώ το ξύλο πάρα πολύ αργά. Τα φύλλα αντιπροσωπεύουν μια βραχύβια δεξαμενή θρεπτικών στοιχείων και το ξύλο μια μακρόβια δεξαμενή. Έτσι, σε ένα ώριμο δάσος, τα θρεπτικά στοιχεία που αποθηκεύονται στην βλάστηση ανακυκλώνονται σε ποικίλης χρονικής διάρκειας διαλείμματα από 1 έως 100 ή περισσότερα έτη. Μια τέτοια κατανομή εμποδίζει τις υπερβολικές απώλειες θρεπτικών στοιχείων και απελευθερώνει θρεπτικά στοιχεία αργά σε βιογεωχημικούς κύκλους.

Η ανακύκλωση των θρεπτικών στοιχείων, ιδιαίτερα μέσα στα δασικά οικοσυστήματα, μπορεί να επηρεαστεί από τα φυλλοφάγα έντομα. Η χρόνια αποφύλλωση έχει ως αποτέλεσμα μια αυξημένη έξοδο του νιτρικού αζώτου από το δάσος το οποίο καταλήγει στα οικοσυστήματα των ορεινών ρεμάτων. Υπάρχει και ένας άλλος αριθμός αλλαγών στη λειτουργία του οικοσυστήματος οι οποίες συνοδεύουν αυτή την έξοδο. Αυξάνεται η παραγωγή των φύλλων ενώ μειώνεται η παραγωγή του ξύλου, καθώς η ενέργεια επενδύεται στη δημιουργία νέου φυλλώματος. Παρατηρούνται μεγάλες εισροές θρεπτικών στοιχείων στον δασικό τάπητα μέσω των περιττωμάτων από τις κάμπιες και την αυξημένη πτώση των ξηρών φύλλων. Αυτό καταλήγει σε μια αυξημένη μικροβιακή δραστηριότητα, συμπεριλαμβανομένων και των νιτροποιητικών βακτηρίων και του συνδυασμένου μεταβολισμού της ξηροφυλλάδας. Το τελικό αποτέλεσμα είναι μια σημαντική αύξηση σε διαθέσιμα θρεπτικά στοιχεία (συμπεριλαμβανομένου και του στοιχειακού αζώτου) στο έδαφος και τον ξηροτάπητα. Η αντίδραση του οικοσυστήματος εμφανίζεται με μια προσωρινή αλλαγή από την

παραγωγή ξύλου στην παραγωγή φύλλων, μια αυξημένη πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων και ένα αυξημένο ρυθμό επιστροφής των θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος και τον ξηροτάπητα. Με τον τρόπο αυτό τα έντομα του δάσους καθίστανται επίσης ένας μηχανισμός ρύθμισης των κύκλων των θρεπτικών στοιχείων.

# Κεφάλαιο Έβδομο

## Η παραγωγή στα οικοσυστήματα

### 7.1. Γενικά

Η παραγωγή στα οικοσυστήματα συνδέεται με την δέσμευση και τη μεταφορά της ενέργειας, έσχατη πηγή της οποίας είναι ο Ήλιος. Η δέσμευση της ηλιακής ενέργειας συντελείται από τα πράσινα φυτά με τη βοήθεια της φωτοσύνθεσης. Η δεσμευμένη ενέργεια ή πιο απλά η **φωτοσύνθεση**, σωρεύεται, με τη μορφή των υδατανθράκων ως φυτική βιομάζα και καθίσταται διαθέσιμη στους οργανισμούς οι οποίοι δεν φωτοσυνθέτουν, αφού την μετατρέψουν σε ετεροτροφική βιομάζα. Η δέσμευση λοιπόν αυτή, αλλά και στη συνέχεια η μεταφορά της ενέργειας, καθοδηγούνται από τη φύση της ενέργειας και τους νόμους που την διέπουν.

### 7.2. Η φύση της ενέργειας

Αν κάποιος αναρωτηθεί ποιος είναι ο μοναδικός κοινός παρανομαστής για τη ζωή πάνω στη γη, δηλαδή, κάτι το οποίο είναι απολύτως ουσιώδες και απαραίτητο για κάθε μας πράξη, μικρή ή μεγάλη, η απάντηση που θα βγει αβίαστα θα είναι η **ενέργεια**. Στα βιβλία της Φυσικής αλλά και στα λεξικά ως **ενέργεια** ορίζεται «η **ικανότητα ή η δυνατότητα παραγωγής έργου**», όπου με τον όρο **έργο**, με την ευρεία έννοια του όρου, **καθορίζεται: «να πράξουμε ή να εκτελέσουμε κάτι**». Η φανταστική ποικιλία των οργανισμών και των διαδικασιών που εμπλέκονται στη διατήρηση των συστημάτων τα οποία υποστηρίζουν τις λειτουργικές διαδικασίες της ζωής (βιοσυστήματα), απαιτούν μεγάλες ποσότητες ενέργειας. Γενικότερα όμως και πιο συνοπτικά, ως πηγή της πρωτογενούς ενέργειας για την κάλυψη των αναγκών των ετερότροφων οργανισμών θεωρείται η τροφή, ενώ για τους αυτότροφους οργανισμούς

πηγή είναι το φως και οι έμμεσες μορφές της ηλιακής ενέργειας (άνεμος και βροχή), παράγοντες οι οποίοι θεωρούνται αναγκαίοι και ικανοί για την φωτοσύνθεση.

Η **ηλιακή ενέργεια** φτάνει στην επιφάνεια του πλανήτη μας είτε με τη μορφή της **θερμικής ενέργειας** είτε ως **ενέργεια του φωτός**. Η θερμική ενέργεια έχει ως προορισμό να θερμάνει τη Γη, ενώ η ενέργεια του φωτός χρησιμοποιείται για την φωτοσύνθεση. Σε αμφοτέρους τις καταστάσεις, η ενέργεια διαδίδεται με τη μορφή της ακτινοβολίας, η οποία διερμηνεύεται απλά, ως η κίνηση των μορίων από ένα σημείο σε κάποιο άλλο. Συνηθίζεται να λέγεται ότι η ενέργεια ρέει, αλλά ροή αυτή δύναται να πραγματοποιηθεί μόνο εφόσον υπάρχει μια πηγή ενέργειας και μια δεξαμενή ενέργειας. Για τη Γη, πηγή ενέργειας είναι ο Ήλιος. Ο πλανήτης μας λοιπόν, απορροφά μέρος της ενέργειας η οποία φτάνει στην επιφάνεια της Γης, ταυτόχρονα όμως θυσιάζει ενέργεια στη δεξαμενή του διαστήματος.

Η θερμική ενέργεια απλώνεται μεταξύ των μορίων στο σύστημα ταχύτατα, χωρίς να δημιουργείται καμιά χημική αντίδραση, προσδίδοντας στα μόρια μια κατάσταση τυχαίας κίνησης και δόνησης. Όσο θερμότερο είναι ένα αντικείμενο, τόσο περισσότερη θερμική ενέργεια απορροφάται και συνεπώς, τόσο μεγαλύτερη δονητική και κυκλική αλλαγή λαμβάνει χώρα. Οι κινήσεις αυτές τείνουν να διασκορπιστούν από ένα θερμό σώμα σε ένα άλλο ψυχρότερο, μεταφέροντας ενέργεια από το ένα στο άλλο. Η ενέργεια των κυμάτων φωτός, από την άλλη πλευρά, ιδιαίτερα στα μήκη κύματος του κυανού και του κόκκινου, διεγείρουν τα ηλεκτρόνια. Η ενέργεια του φωτός ή ουσιαστικά τα πρωτόνια, στέλνουν το καθένα, από ένα ζευγάρι ηλεκτρονίων σε μια υψηλότερη κατάσταση ή τροχιά. Το ηλεκτρόνιο τότε, απελευθερωμένο από το σύντροφό του, είναι έτοιμο να εμπλακεί σε φωτοχημικές αντιδράσεις.

Τέλος, και πάλι από τα εγχειρίδια της Φυσικής είναι γνωστό, ότι η ενέργεια υφίσταται σε δύο μορφές, τη **δυναμική** και την **κινητική** της μορφή. Η δυναμική ενέργεια είναι η ενέργεια η οποία ευρίσκεται σε αναμονή, δηλαδή είναι η ικανή και διαθέσιμη για την εκτέλεση έργου ενέργεια. Η κινητική ενέργεια είναι η ενέργεια κίνησης. Εκτελεί έργο σε βάρος της δυναμικής ενέργειας και το έργο που εκτελείται είναι τουλάχιστο δύο μορφών, ήτοι:

- α) έργο αποθήκευσης της ενέργειας, και
- β) έργο διευθέτησης ή ταξινόμησης της ύλης.

### 7.3. Η ενέργεια στο οικοσύστημα

Η ζωή στον πλανήτη μας δεν θα υπήρχε, αν στον Ήλιο δεν συνέβαινε μια πυρηνική αντίδραση, με την οποία το υδρογόνο μετατρέπεται σε ήλιο. Με την αντίδραση αυτή εκλύεται ενέργεια υπό τη μορφή ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων, μέρος της οποίας φτάνει στη Γη. Η ηλιακή ακτινοβολία που προσπίπτει στο εξωτερικό της γήινης ατμόσφαιρας υπολογίζεται σε 1,92 έως 2,00 cal/cm<sup>2</sup>/min ή 8,1 J/cm<sup>2</sup>/min. Η τιμή αυτή ονομάζεται **παγκόσμια ηλιακή σταθερά**. Η μέγιστη ακτινοβολία που μπορεί να φτάσει στην επιφάνεια της Γης είναι μόνο το 67% της προσπίπτουσας στο εξωτερικό της γήινης ατμόσφαιρας ενέργειας, αφού μέρος της απορροφάται ή διαχέεται από τα συστατικά της ατμόσφαιρας (υδρατμοί, CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, O<sub>3</sub> κ.λ.π.), οπότε, στην επιφάνεια της γης και κατ' επέκταση στην επιφάνεια του φυτοκαλύμματος των φυσικών οικοσυστημάτων, φτάνουν τα 5,4 J/cm<sup>2</sup>/min.

Η ηλιακή ακτινοβολία η οποία φτάνει στην επιφάνεια της Γης αποτελείται από την **άμεση** και από τη **διάχυτη** ακτινοβολία, το άθροισμα των οποίων αποτελεί την **παγκόσμια ακτινοβολία**. Η ένταση της ακτινοβολίας εξαρτάται από το Γεωγραφικό Πλάτος, το υψόμετρο, τη γωνία πρόσπτωσης των ηλιακών ακτίνων, τη νέφωση και τη θολότητα της ατμόσφαιρας. Η διάχυτη ακτινοβολία, συνήθως μικρότερης έντασης από

την άμεση, έχει σημασία για τα μεγάλα Γεωγραφικά Πλάτη, όπου κατά τη διάρκεια του χειμώνα, ισοδυναμεί σχεδόν με την παγκόσμια.

Γενικά, οι μετεωρολογικοί σταθμοί αναφέρουν την παγκόσμια ακτινοβολία, η οποία για την οικολογία έχει και την σπουδαιότερη σημασία. Εντούτοις, για ορισμένες μελέτες η διάκριση των δύο ακτινοβολιών μπορεί να αποβεί σημαντικός παράγοντας διασάφησης ενός φαινομένου.

Η απορρόφηση της ηλιακής ακτινοβολίας δεν είναι ομοιόμορφη σ' όλο της το φάσμα, αλλά διαφέρει, ανάλογα με το μήκος κύματος. Η υπεριώδης ακτινοβολία κάτω από 0,3μ (300 nm) σταματάει απότομα από το στρώμα του όζοντος του εξωτερικού τμήματος της ατμόσφαιρας (25 km ύψος περίπου). Η δημιουργία του οζοντικού αυτού στρώματος επέτρεψε τη δημιουργία ζωής πάνω στη Γη, γιατί η ακτινοβολία αυτή, δηλαδή η κάτω από 300 nm, είναι θανατηφόρα για το πρωτόπλασμα.

Εκτός από την ηλιακή ακτινοβολία οι οργανισμοί δέχονται και την θερμική ακτινοβολία η οποία, σε αντίθεση με την ηλιακή, είναι μακρού μήκους κύματος. Ο τρόπος αυτός έχει το πλεονέκτημα ότι τονίζει το λειτουργικά αδιαίρετο των βιοτικών και αβιοτικών συστατικών του οικοσυστήματος. Η έννοια του αδιαίρετου αναδεικνύεται, όταν παρατηρούμε ότι η ύλη εναλλάσσεται συνεχώς και κυκλικά μεταξύ βιοτικών και αβιοτικών συστατικών. Η ενέργεια άλλωστε, «κινείται», αλλά κατά τρόπο μη κυκλικό, ενώ τα θρεπτικά στοιχεία «κινούνται» με μια κυκλική περιφορά.

#### 7.4. Οι νόμοι της θερμοδυναμικής

Στη φύση συμβαίνουν συνεχώς μετατροπές της ενέργειας από τη μια μορφή στην άλλη. Η ροή της ενέργειας στο οικοσύστημα, δηλαδή η ανάλωση ή η αποθήκευση της ενέργειας, ακολουθεί τους δύο γνωστούς νόμους της θερμοδυναμικής, οι οποίοι είναι:

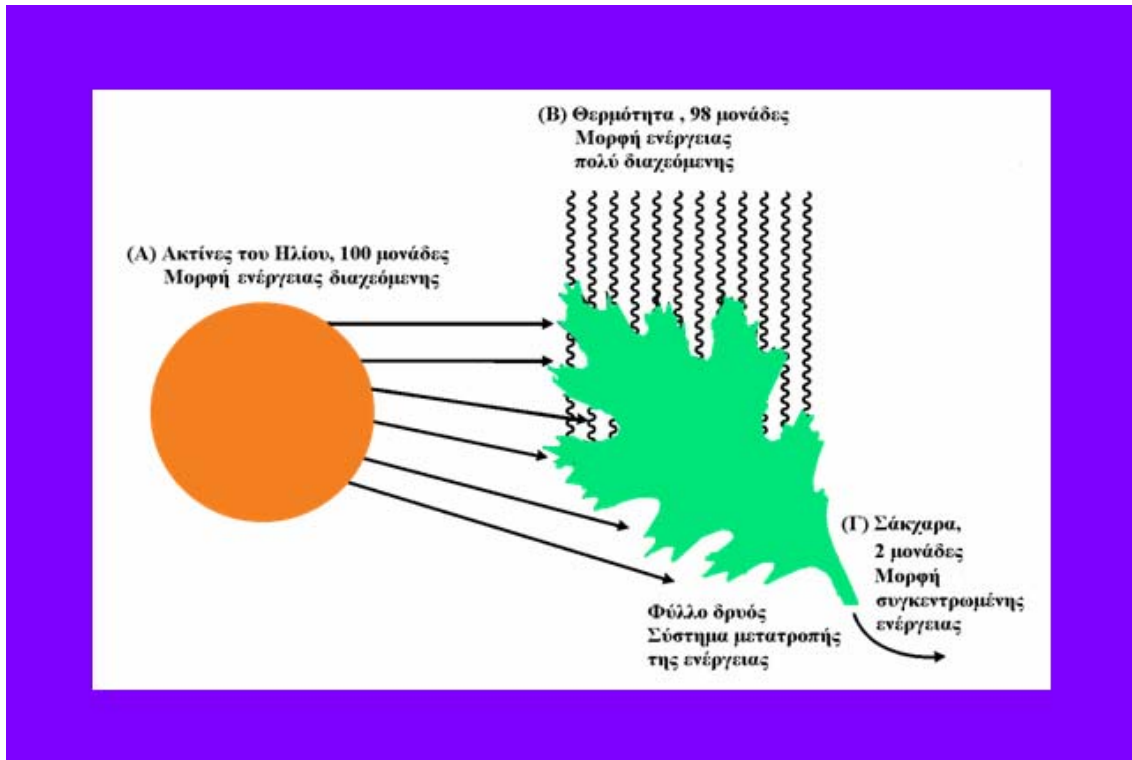
- (1) ο νόμος της διατήρησης της ενέργειας, ο καλούμενος και πρώτος νόμος της θερμοδυναμικής και
- (2) ο νόμος της εντροπίας, ή αλλιώς ο δεύτερος νόμος της θερμοδυναμικής.

Σύμφωνα με τον πρώτο νόμο, «η ενέργεια ποτέ δεν δημιουργείται αλλά και ουδέποτε καταστρέφεται» (Phillipson 1966). Μπορεί να αλλάζει μορφές και να μετατρέπεται από ηλιακή σε χημική, μηχανική ή θερμική και να δρα πάνω στην ύλη με διάφορους τρόπους, αλλά, ανεξάρτητα αυτών τα οποία μεταφέρει και των μετασχηματισμών που δημιουργούνται, δεν παρατηρείται κανένα κέρδος και δεν συμβαίνει καμία απώλεια. Η ενέργεια απλώς μεταφέρεται από τη μια μορφή ή τη μια θέση σε κάποια άλλη. Έτσι για παράδειγμα, όταν ένα ξύλο καίγεται, η δυναμική ενέργεια που υπάρχει στα μόρια του ξύλου εξισώνεται με την κινητική ενέργεια που ελευθερώνεται, η θερμότητα διαφεύγει και η αντίδραση που συντελείται ονομάζεται **εξωθερμική**. Τελικό αποτέλεσμα των μετατροπών της ηλιακής ενέργειας είναι η αύξηση, η ανάπτυξη και η αναπαραγωγή των φυτών και των ζώων και γενικά η εκδήλωση της ζωής μέσα στο οικοσύστημα.

Από την άλλη πλευρά, η ενέργεια από τον περιβάλλοντα χώρο μπορεί να μετατραπεί σε αντίδραση. Και εδώ επίσης, ισχύει ο πρώτος νόμος. Στη φωτοσύνθεση, για παράδειγμα, τα μόρια των προϊόντων της αντίδρασης αποθηκεύουν περισσότερη ενέργεια από τους συντελεστές της αντίδρασης. Η επιπλέον ενέργεια προσλαμβάνεται από την ηλιακή ενέργεια, ώστε να μην παρατηρείται κανένα κέρδος ή καμία απώλεια της συνολικής ενέργειας. Όταν μάλιστα η ενέργεια από το εξωτερικό περιβάλλον εισέρχεται στο σύστημα, με άμεση συνέπεια αυτό να ανυψωθεί σε μια κατάσταση υψηλότερης ενέργειας, τότε η αντίδραση που δημιουργείται καλείται **ενδοθερμική**.



Μολονότι το συνολικό ποσό της ενέργειας που συμμετέχει σε κάθε αντίδραση, ούτε αυξάνεται αλλά και ούτε μειώνεται, όπως στο παράδειγμα της καύσης του ξύλου, διαπιστώνουμε ότι μεγάλο μέρος της εμπλεκόμενης δυναμικής ενέργειας υποβαθμίζεται σε μια μορφή ανίκανη να δώσει επιπλέον έργο. Καταλήγει, με τη μορφή της θερμότητας, σε ένα είδος αποδιοργανωμένων ή τυχαία κατανεμημένων, πάντοτε σε κίνηση, μορίων, τα οποία όμως είναι άχρηστα για παραπέρα μεταφορά. Το μέτρο αυτής της σχετικής αταξίας ονομάζεται **εντροπία**.



**Εικόνα 7.1.** Οι δύο νόμοι της θερμοδυναμικής. Ο πρώτος νόμος απεικονίζεται με την μετατροπή της ηλιακής ενέργειας σε τροφή (σάκχαρο, Γ) με την φωτοσύνθεση (A + B + Γ). Ο δεύτερος νόμος υπαγορεύει ό,τι το (Γ) είναι πάντα λιγότερο από το (A) λόγω της έκλυσης της θερμότητας (B) κατά τη διάρκεια της μετατροπής.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τον Odum (1997).

Οι μετατροπές της ενέργειας από τη μια μορφή στην άλλη δεν γίνονται χωρίς την παραγωγή υποβαθμισμένης μορφής ενέργειας, γεγονός το οποίο αποτελεί και το περιεχόμενο του δεύτερου νόμου της θερμοδυναμικής. Οι υποβαθμισμένες αυτές μορφές, οι οποίες συνήθως εμφανίζονται υπό τη μορφή θερμότητας, αυξάνουν την εντροπία του οικοσυστήματος, δηλαδή αυξάνουν την αταξία του, εξαιτίας της μετατροπής της διαθέσιμης ενέργειας (π.χ. ηλιακής, χημικής κ.λ.π.) σε ενέργεια μη διαθέσιμη (θερμότητα), **Εικόνα 7.1.**

Ο δεύτερος νόμος της θερμοδυναμικής υποδηλώνει ότι όταν η ενέργεια μεταφέρεται ή μετασχηματίζεται, μέρος της ενέργειας αποκτά μια μορφή η οποία δεν μπορεί να περάσει σε μια άλλη παραπέρα μορφή. Κατά τούτο, όταν το κάρβουνο καίγεται σε μια θερμάστρα για να παράξει ατμό, μέρος της ενέργειας δημιουργεί ατμό, ενώ μέρος της χάνεται, με τη μορφή θερμότητας, στον περιβάλλοντα αέρα. Το ίδιο πράγμα συμβαίνει και στην ενέργεια του οικοσυστήματος. Καθώς η ενέργεια μεταφέρεται από τον ένα οργανισμό στον άλλο με τη μορφή της τροφής, ένα μεγάλο μέρος της ενέργειας αυτής υποβαθμίζεται ως θερμότητα - μη δυνάμενη να μεταφερθεί παραπέρα - και η παραμένουσα αποθηκεύεται ως ζωικός ιστός. Αποτέλεσμα του

δεύτερου νόμου είναι η ροή της ενέργειας στο οικοσύστημα να μην σχηματίζει κλειστό κύκλωμα αλλά ανοικτό.

Τα βιολογικά συστήματα φαίνεται ότι δεν προσαρμόζονται στον δεύτερο νόμο, αφού η τάση της ζωής είναι να παράγει τάξη από την αταξία, δηλαδή να μειώνει μάλλον, παρά να αυξάνει την εντροπία. Ο δεύτερος νόμος θεωρητικά εφαρμόζεται σε απομονωμένα, κλειστά συστήματα στα οποία καμία ενέργεια ή ύλη δεν ανταλλάσσεται μεταξύ του συστήματος και του περιβάλλοντος. Ένα απομονωμένο σύστημα προσεγγίζει το **θερμοδυναμικό ισοζύγιο** δηλαδή, το σημείο εκείνο στο οποίο όλη η ενέργεια έχει πάρει εκείνη τη μορφή η οποία πλέον αδυνατεί να αποδώσει έργο. Κατά τούτο ένα κλειστό, απομονωμένο σύστημα τείνει προς μια κατάσταση ελάχιστης ελεύθερης ενέργειας (ενέργεια η οποία να παράγει έργο) και μέγιστη εντροπία, ενώ αντίθετα, ένα ανοικτό σύστημα διατηρεί μια κατάσταση υψηλής ελεύθερης ενέργειας και ως εκ τούτου χαμηλότερης εντροπίας.

Με άλλα λόγια συμπεραίνοντας, παρατηρούμε ότι τα κλειστά συστήματα παρουσιάζουν την τάση της εξάντλησης, γεγονός όμως το οποίο δεν φαίνεται να συμβαίνει και στα ανοικτά συστήματα. Όσο όμως υφίσταται μια σταθερή εισροή ελεύθερης ενέργειας στο σύστημα (κύκλωμα) και μια σταθερή εκροή ενέργειας με τη μορφή θερμότητας και απώλειας, το σύστημα διατηρεί μια σταθερή κατάσταση. Αυτό λοιπόν μας οδηγεί να καταλήξουμε στο σημείο να πούμε ότι, η ζωή είναι ένα ανοικτό σύστημα το οποίο διατηρείται σε μια σταθερή κατάσταση.

## 7.5. Ενέργεια και παραγωγικότητα

Βασική προϋπόθεση της λειτουργίας ενός οικοσυστήματος είναι η μεταφορά ή ροή της ενέργειας από τον ήλιο στους οργανισμούς παραγωγής με τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης κι από εκεί στους καταναλωτές και τελικά στους οργανισμούς αποσύνθεσης.

Η βιολογική παραγωγικότητα των διαφόρων οικοσυστημάτων εξαρτάται, σε τελευταία ανάλυση, από την ηλιακή ενέργεια. Το ποσό της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας στους αυτότροφους οργανισμούς ενός οικοσυστήματος καθώς και η δέσμευση της από τους οργανισμούς αυτούς καθορίζει, κατά βάση, την παραγωγικότητα του οικοσυστήματος. Η παραγωγικότητα υπολογίζεται είτε ως βάρος ξηρής βιομάζας είτε, κατά προτίμηση, ως ενεργειακό περιεχόμενο της ξηρής βιομάζας.

Στην οικολογία με τον όρο παραγωγικότητα εννοούμε **την παραγωγή της ολικής ξηρής βιομάζας, ανά μονάδα επιφανείας εδάφους, ανά μονάδα χρόνου.** Παρατηρούμε λοιπόν, ότι η έννοια της παραγωγικότητας, όπως αυτή εξετάζεται στην οικολογία, δεν έχει άμεση σχέση με την κοινή έννοια της παραγωγικότητας, όπως αυτή αποδίδεται στις οικονομικές επιστήμες. Πρόκειται δηλαδή για βιολογική παραγωγικότητα και όχι για οικονομική παραγωγικότητα.

Η παραγωγικότητα ενός οικοσυστήματος είναι δυνατό να διακριθεί σε τέσσερα στάδια (Odum 1983).

Το **πρώτο στάδιο** αφορά τη **Συνολική Πρωτογενή Παραγωγικότητα.**

Ως συνολική πρωτογενής παραγωγικότητα ορίζεται ο ολικός ρυθμός φωτοσύνθεσης, συμπεριλαμβανομένης και της οργανικής ουσίας η οποία καταναλώνεται για την αναπνοή κατά την περίοδο των μετρήσεων. Η έννοια αυτή είναι γνωστή και ως **ολική φωτοσύνθεση** ή **ολική αφομοίωση.**

Το **δεύτερο στάδιο** αφορά την **Καθαρή Πρωτογενή Παραγωγικότητα.**

Αυτή απεικονίζει το ρυθμό αποθήκευσης της οργανικής ουσίας στους φυτικούς ιστούς, αφού πρώτα αφαιρεθεί η οργανική ουσία που καταναλώνεται. Η

παραγωγικότητα αυτή ονομάζεται επίσης, **φαινόμενη φωτοσύνθεση** ή **καθαρή αφομοίωση**.

Το **τρίτο στάδιο** έχει σχέση με την **Καθαρή Παραγωγικότητα της Κοινότητας**.

Με τον όρο καθαρή παραγωγικότητα της κοινότητας υποδηλώνεται ο ρυθμός αποθήκευσης της οργανικής ουσίας ο οποίος δεν χρησιμοποιείται από τους ετερότροφους οργανισμούς κατά την χρονική περίοδο της μέτρησης, χρόνος ο οποίος συνήθως αναφέρεται σε μία καλλιεργητική περίοδο ή ένα έτος. Με απλά λόγια, αποτελεί τη διαφορά μεταξύ της καθαρής πρωτογενούς παραγωγικότητας και της κατανάλωσης της βιομάζας από τους ετερότροφους οργανισμούς.

Τέλος, το **τέταρτο στάδιο** αναφέρεται στη **Δευτερογενή Παραγωγικότητα**.

Η δευτερογενής παραγωγικότητα είναι, πολύ απλά, ο ρυθμός αποθήκευσης της παραγόμενης ενέργειας από τους καταναλωτές.

### 7.5.1. Η Πρωτογενής Παραγωγή

Η ροή της ενέργειας μέσα στο οικοσύστημα ξεκινάει με τη δέσμευση του ηλιακού φωτός από τα φυτά, μια διαδικασία η οποία από μόνη της απαιτεί κατανάλωση ενέργειας. Γνωρίζουμε ότι ένα φυτό αρχίζει τη δημιουργία του και στη συνέχεια επιβιώνει, κάνοντας χρήση της τροφής που είναι αποθηκευμένη μέσα στο σπόρο (αποθησαυριστικές ουσίες) μέχρις ότου αρχίσει να λειτουργεί ο μηχανισμός της παραγωγής. Άπαξ όμως και ο μηχανισμός της παραγωγής ξεκινήσει, το πράσινο φυτό αρχίζει να σωρεύει ενέργεια. Η συσσωρευμένη από τα φυτά ενέργεια ονομάζεται **παραγωγή** ή πιο συγκεκριμένα **πρωτογενής παραγωγή**, διότι είναι η πρώτη και η βασική μορφή αποθήκευσης της ενέργειας. Ο ρυθμός με το οποίον η ενέργεια σωρεύεται είναι γνωστός, όπως είδαμε παραπάνω και ως **πρωτογενής παραγωγικότητα**. Στην Οικολογία επίσης, χρησιμοποιείται και η έννοια της **Συνολικής Πρωτογενούς Παραγωγής**, και αναφέρεται σε ολόκληρη την ενέργεια του Ηλίου η οποία καθίσταται αφομοιώσιμη, είναι δηλαδή η συνολική φωτοσύνθεση (**Εικόνα 7.1**).

Επειδή τα φυτά, όπως και οι άλλοι οργανισμοί, πρέπει να υπερνικήσουν την τάση την οποία εμφανίζει η ενέργεια να διαχέεται, η ελεύθερη ενέργεια δηλ. η ενέργεια που να είναι διαθέσιμη για την παραγωγή έργου, πρέπει να καταναλώνεται τόσο για την παραγωγή, όπως επίσης και για την αναπαραγωγή και την συντήρηση. Η ενέργεια αυτή παρέχεται από τη **μεταβολική αναπνοή**, την αντίθετη με τη φωτοσύνθεση δραστηριότητα, η οποία καταλήγει στην παραγωγή  $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$  και την απελευθέρωση ενέργειας. Τα περισσότερα φυτά πρέπει να ικανοποιούν τις ανάγκες τους με την **φωτοαναπνοή**<sup>7</sup> και μάλιστα με την φωτοαναπνοή η οποία θα συνδυάζεται με την φωτοσύνθεση και όχι με την φωτοαναπνοή η οποία θα συνδυάζεται και με τον μεταβολισμό. Η φωτοαναπνοή επίσης, λειτουργεί ως ένας αποχετευτικός αγωγός της φωτοσύνθεσης. Η ενέργεια που παραμένει μετά την αναπνοή και αποθηκεύεται με τη μορφή της οργανικής ουσίας, είναι η **Καθαρή Πρωτογενής Παραγωγή** ή με απλά

---

<sup>7</sup> Είναι φαινόμενο ανάλογο με την αναπνοή και παρατηρείται κατά τη διάρκεια της ημέρας παράλληλα με τη φωτοσύνθεση. Αυτό συμβαίνει όταν η διαφορά συγκέντρωσης  $\text{CO}_2$  μεταξύ της ατμόσφαιρας και των θέσεων καρβοξυλίωσης στα φύλλα των φυτών είναι μικρότερη από τη διαφορά συγκέντρωσης  $\text{O}_2$  μεταξύ των ίδιων θέσεων, με συνέπεια να μειώνεται η φωτοσύνθεση και ευνοείται η φωτοαναπνοή.

λόγια αυτή καθεαυτή η **ανάπτυξη του φυτού** και η οποία μπορεί να περιγραφεί με την **εξίσωση 7.1**.

$$\text{Καθαρή Πρωτογενής Παραγωγή (ΚΠΠ)} = \text{Συνολική Πρωτογενής Παραγωγή (ΣΠΠ)} - \text{Αυτοτροφική αναπνοή (A_A)} \quad (7.1)$$

Η παραγωγή συνήθως εκφράζεται σε **χιλιοθερμίδες ανά τετραγωνικό μέτρο** (Kcal/m<sup>2</sup>). Ακόμη, μπορεί να την εκφράσουμε και ως **ξηρή οργανική ουσία σε γραμμάρια ανά τετραγωνικό μέτρο** (g/m<sup>2</sup>). Κάθε φορά όμως, που θα πρέπει να χρησιμοποιηθεί οποιοδήποτε από τα δύο αυτά μέτρα, ώστε να εκτιμηθούν είτε οι αποδοτικότητες είτε κάποιες άλλες σχέσεις, πρέπει να χρησιμοποιείται η ίδια μονάδα μέτρησης, τόσο για τον αριθμητή όσο και για τον παρανομαστή της σχέσης, ή πιο απλά, **να συγκρίνονται μόνο θερμίδες με θερμίδες και γραμμάρια με γραμμάρια**.

### 7.5.1.1. Η βιομάζα

Η Καθαρή Πρωτογενής Παραγωγή σωρεύεται μέσα στο χρόνο και θεωρείται ως η βιομάζα του φυτού. Ένα μέρος αυτής της συσσώρευσης ανατρέπεται, εποχιακά, με την αποσύνθεση, ενώ ένα άλλο μέρος διατηρείται για μια μεγαλύτερη περίοδο ως ζωντανό υλικό. Το ποσό της συσσωρευμένης αυτής οργανικής ουσίας, η οποία ευρίσκεται σε μια δεδομένη περιοχή και μια δεδομένη χρονική στιγμή, καλείται **ιστάμενη φυτική βιομάζα**. Η ποσότητα της βιομάζας εκφράζεται συνήθως σε γραμμάρια ανά τετραγωνικό μέτρο (g/m<sup>2</sup>) ή θερμίδες ανά τετραγωνικό μέτρο (cal/m<sup>2</sup>). Χρησιμοποιούνται επίσης, και κάποια άλλα κατάλληλα μέτρα ανά μονάδα επιφανείας. Παρατηρούμε λοιπόν, η βιομάζα να διαφέρει από την παραγωγή, η οποία όπως προαναφέρθηκε, είναι ο ρυθμός με τον οποίο η οργανική ουσία δημιουργείται με την φωτοσύνθεση και καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι η βιομάζα που υπάρχει σε κάθε δεδομένη χρονική στιγμή δεν είναι η ίδια με την παραγωγικότητα.

### 7.5.1.2. Η κατανομή της βιομάζας

Τα φυτά προϋπολογίζουν την παραγωγή της φωτοσύνθεσης και την κατανέμουν, με ένα τρόπο συστηματικό, στα φύλλα, τους μίσχους, τους βλαστούς, το φλοιό, τις ρίζες, τα άνθη και τους σπόρους. Η ποσοστιαία αναλογία από το σύνολο που κάθε τμήμα του φυτού λαμβάνει, εξαρτάται από τις απαιτήσεις του ίδιου του φυτού για ενέργεια, ανάπτυξη και συντήρηση. Η ακριβής όμως ποσότητα που κατανέμεται σε κάθε τμήμα του φυτού είναι δύσκολο να καθοριστεί, λόγω της χρονοβόρας αλλά και επίπονης απασχόλησης η οποία απαιτείται για να υλοτομηθούν τα δένδρα, να κοπεί η βλάστηση, να ξεριζωθούν οι ρίζες, να διαχωριστεί καθένα από τα τμήματα και να ζυγιστεί, και τέλος, να καθορισθούν τόσο η ενέργεια όσο και τα θρεπτικά τους συστατικά.

Είναι όμως γνωστό, ότι η μορφή της κατανομής ποικίλει για κάθε φυτό. Έτσι, τα μονοκύτταρα πλαγκτονικά φύκη εφοδιάζονται σωστά, στην ουσία απορροφούν, με θρεπτικά συστατικά και φως. Σωρεύουν μεγάλα αποθέματα, αυξάνουν γρήγορα, και διαιρούνται σε νέα άτομα. Η φωτοσύνθεση αυξάνει το μέγεθος του πληθυσμού, το οποίο αποτελεί και ένα μέτρο της ανάπτυξής τους.

Τα ετήσια φυτά αρχίζουν τον βιολογικό τους κύκλο την άνοιξη, με το φύτεμα των σπόρων οι οποίοι εν τω μεταξύ έχουν διαχειμάσει στο έδαφος. Έτσι, το ετήσιο φυτό, είναι απαραίτητο να συμπληρώσει τον βιολογικό του κύκλο μέσα σε μια αυξητική περίοδο, στην οποία αυξητική περίοδο πρέπει ωσαύτως, να κατανείμει και την φωτοσύνθεσή του. Και πρώτα-πρώτα αυτό υλοποιείται στα φύλλα, τα οποία με τη σειρά τους θα εμπλακούν στην φωτοσυνθετική διεργασία, η οποία και πάλι με τη σειρά της ουσιαστικά αυξάνει τη βιομάζα της βλάστησης. Στην περίοδο της ανθοφορίας τα φυτά μειώνουν το ποσό της ενέργειας και τα θρεπτικά συστατικά κατανέμονται στα φύλλα. Δηλαδή, τα φύλλα εφοδιάζονται μόνο με το απαιτούμενο για την αυτοσυντήρησή τους ελάχιστο ποσό και παρατηρείται πράγματι το γεγονός τα κατώτερα φύλλα να νεκρώνονται. Όπως είναι επίσης γεγονός, ό,τι το μεγαλύτερο μέρος της φωτοσύνθεσης διατίθεται για την αναπαραγωγή. Στον ηλίανθο, για παράδειγμα, και στην περίοδο της ανάπτυξής του, η βιομάζα των φύλλων μειώνεται από το 60% περίπου της συνολικής βιομάζας του φυτού, στο 10 έως 20%, ποσοστό το οποίο καταγράφεται τη στιγμή κατά την οποία ωριμάζουν οι σπόροι. Όταν μάλιστα ο ηλίανθος ευρίσκεται σε άνθηση, το 90% της φωτοσύνθεσης του το κατανείμει στην κεφαλή του άνθους και το υπόλοιπο στα φύλλα, το βλαστό και τις ρίζες. Είναι γνωστό τέλος ότι, όταν το ετήσιο φυτό αναπτύσσεται σ' ένα σταθμό ξηρό ή πτωχό σε θρεπτικά συστατικά, πρέπει να κατανείμει στις ρίζες περισσότερη ενέργεια και θρεπτικά συστατικά και λιγότερη στα φύλλα και τα άνθη. Το γεγονός όμως αυτό συνιστά μείωση της ανταγωνιστικής του ικανότητας.

Τα πολυετή φυτά διατηρούν μια βλαστητική δομή για μια περίοδο η οποία διαρκεί από αρκετά έως πολλά έτη. Ο βιολογικός τους κύκλος αρχίζει ως ετήσια φυτά, αλλά από την στιγμή που έχουν εγκατασταθεί, κατανέμουν την φωτοσύνθεσή τους με ένα πολύ διαφορετικό τρόπο. Πριν τα πολυετή αφιερώσουν οποιαδήποτε ενέργεια στην αναπαραγωγή, παροχετεύουν μεγάλες ποσότητες προϊόντων φωτοσύνθεσης στις ρίζες. Σε μερικά είδη οι ρίζες αναπτύσσονται και καθίστανται μαζικά αποθηκευτικά όργανα. Η ενέργεια και τα αποθηκευμένα στις ρίζες θρεπτικά στοιχεία καλύπτουν ένα απόθεμα το οποίο ανασύρουν τα φυτά κατά την έναρξη της πρώιμης ανάπτυξης. Όταν τα πολυετή φυτά είναι έτοιμα να ανθήσουν, παροχετεύουν ενέργεια η οποία οδεύει προς το απόθεμα για την παραγωγή ανθέων και καρπών. Καθώς τα άνθη μαραίνονται και οι καρποί ωριμάζουν, τα πολυετή φυτά στέλνουν, για μια ακόμη φορά, ενέργεια φωτοσύνθεσης στις ρίζες, για να οικοδομήσουν τα αποθέματα τα οποία θα τους χρειαστούν την επόμενη άνοιξη.

Ας πάρουμε για παράδειγμα ένα θερμόβιο φυτό, το αγρωστώδες *Bouteloua gracilis*, ένα C<sub>4</sub> - είδος. Το 85% του δεσμευόμενου με την φωτοσύνθεση καθαρού άνθρακα αλλάζει θέση. Από αυτόν, το 24% περίπου πηγαίνει στους βλαστούς, 24% στο ριζικό κόμβο (κεφαλή), από τον οποίο εκπορεύεται νέα ανάπτυξη και το 52% στις ρίζες. Κάτω από το περιβαλλοντικό stress<sup>8</sup> τα πολυετή φυτά, μη εξαιρουμένων και των αγρωστωδών, τυπικά αποθέτουν το μεγαλύτερο μέρος της φωτοσύνθεσης στις ρίζες και το λιγότερο στα φύλλα και τους βλαστούς.

Τα δένδρα και οι ξυλώδεις θάμνοι ζουν πολλά χρόνια, γεγονός που επηρεάζει τον τρόπο με τον οποίο αυτά κατανέμουν την φωτοσύνθεση. Στην αρχή της ζωής τους τα φύλλα μπορούν να καλύψουν περισσότερο από το μισό της βιομάζας τους (σε ξηρό

---

<sup>8</sup> Όταν ένας παράγοντας του περιβάλλοντος καταστεί περιοριστικός, τότε το φυτό υφίσταται μια τάση Η τάση αυτή, προκειμένου περί έμβιων όντων, είναι προτιμότερο να αναφέρεται με αυτούσιο τον αγγλικό όρο **stress** ή να αποδίδεται στα Ελληνικά, με τον όρο **κακονομία**.

βάρος), αλλά, καθώς τα δένδρα μεγαλώνουν, αποθηκεύουν περισσότερη ανάπτυξη ξύλου. Οι κορμοί και οι βλαστοί καθίστανται παχύτεροι και βαρύτεροι και η σχέση ανάμεσα στα φύλλα και τους ξυλώδεις ιστούς αλλάζει. Πολλές φορές τα φύλλα είναι μόνο το 1 έως 5% της συνολικής βιομάζας του δένδρου. Έτσι, το σύστημα παραγωγής, το οποίο εφοδιάζει με ενέργεια και θρεπτικά στοιχεία, είναι σημαντικά μικρότερο από τη βιομάζα την οποία υποστηρίζει. Το μεγαλύτερο μέρος καταλήγει να γίνει μόνιμα απροσπέλαστο για το φυτό και τελικά θα καταλήξει να είναι διαθέσιμο μόνο για τους αποικοδομητές. Κατά συνέπεια, διαπιστώνεται ότι το πιο μεγάλο μέρος της ενέργειας των ξυλωδών φυτών πηγαίνει στην υποστήριξη και την διατήρηση, και ότι, καθώς τα δένδρα μεγαλώνουν, το ποσό αυτό της ενέργειας αυξάνει.

## Προσάρτημα 7.1.

### Απόδοση Παραγωγής

Η πρωτογενής και δευτερογενής παραγωγή μπορεί με ένα μεγάλο αριθμό τρόπων. Αυτοί που ακολουθούν είναι οι πλέον σημαντικοί, συμπεριλαμβανομένων και αυτών που ενευρίσκονται στα κείμενα του βιβλίου.

#### Όροι

<b>ΣΠΠ</b>	Συνολική (Ακαθάριστη) Πρωτογενής Παραγωγή Καθαρή Πρωτογενής Παραγωγή
<b>ΚΠΠ</b>	Αναπνοή
<b>A</b>	Δευτερογενής Παραγωγή: ανάπτυξη ιστών,
<b>Π</b>	αναπαραγωγή, εξωσκελετική ανάπτυξη, αλλαγή βιομάζας
<b>K</b>	Κατανάλωση: φυτικό υλικό που αναλώθηκε (φαγώθηκε)
<b>E</b>	Απεκρίσεις: κόπρανα, ούρα, αέρια, άλλα προϊόντα
<b>A</b>	Αφομοίωση: απορρόφηση τροφής ή ενέργειας

#### Εξισώσεις

1. **Φωτοσυνθετική αποτελεσματικότητα** = ΣΠΠ /ηλιακή ακτινοβολία
2. **Αποτελεσματικότητα αφομοίωσης, φυτά** = ΣΠΠ /απορροφούμενο φως
3. **Αποτελεσματική Πρωτογενής Παραγωγή** = ΚΠΠ /ΣΠΠ
4. **Αποτελεσματικότητα αφομοίωσης, ζώα** = A /K

Όταν την άνοιξη τα φυλλοβόλα δένδρα εκπτώσσουν τα φύλλα τους, δαπανούν το 1/3 της αποθηκευμένης ενέργειας για την έκπτυξη και την αύξηση των φύλλων. Η δαπάνη αυτή βεβαία, αναπληρώνεται στη διάρκεια της άνοιξης και του θέρους, καθώς τα φύλλα πραγματοποιούν τη φωτοσύνθεση. Μετά τα φύλλα, τα δένδρα δείχνουν την προτίμησή τους στα άνθη, μετά στο κάμβιο, τους οφθαλμούς, την εναπόθεση του αμύλου στις ρίζες και τον φλοιό και στο τέλος στους νέους ανθοφόρους οφθαλμούς. Η αναπαραγωγή και η βλαστητική αύξηση ανταγωνίζονται για το μερίδιο της ενέργειας που θα δεσμεύσουν. **Εάν η φωτοσύνθεση είναι περιορισμένη, τότε η βλαστητική αύξηση προηγείται.** Και επειδή οι απαιτήσεις για την αναπαραγωγή είναι υψηλές, για παράδειγμα αυτή ανέρχεται γύρω στο 15% για τα πεύκα, 20% για την οξιά και 35% και περισσότερο για τα καρποφόρα δένδρα, τα δένδρα μπορούν να φτάσουν σε πληροκαρπία μόνο περιοδικά, ήτοι: μια φορά

κάθε δύο ή τρία έτη τα φυλλοβόλα δένδρα και κάθε δύο έως έξι έτη τα κωνοφόρα.

Καθώς η αυξητική περίοδος τελειώνει, τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης αποσύρονται από τα φύλλα και οι υπερβάλλουσες ποσότητες αποστέλλονται στις ρίζες, στο ξυλέγχυμα, και τους οφθαλμούς.

Στα αειθαλή δένδρα επικρατεί μια τρόπον τινά διαφορετική κατάσταση. Εξαιτίας του φωτοσυνθετικού τους μηχανισμού, μπορούν να λειτουργούν σε όλη τη διάρκεια του έτους, εφόσον φυσικά οι συνθήκες υγρασίας και θερμοκρασίας το επιτρέπουν, και δεν χρειάζεται να απευθυνθούν στα αποθέματα των ριζών για να σχηματίσουν την άνοιξη την νέα τους αύξηση. Μπορούν και υπομένουν και περιμένουν μέχρι το μέσον ή και αργότερα, της αυξητικής περιόδου, για να εκπτύξουν νέους βλαστούς. Έπειτα, τα αειθαλή μπορούν να δημιουργήσουν νέα φωτοσυνθετική ικανότητα η οποία προετοιμάστηκε νωρίτερα την άνοιξη. Για τον ίδιο λόγο, η νέα ανάπτυξη σχηματίζεται τάχιστα και ωριμάζει σε μερικές εβδομάδες.

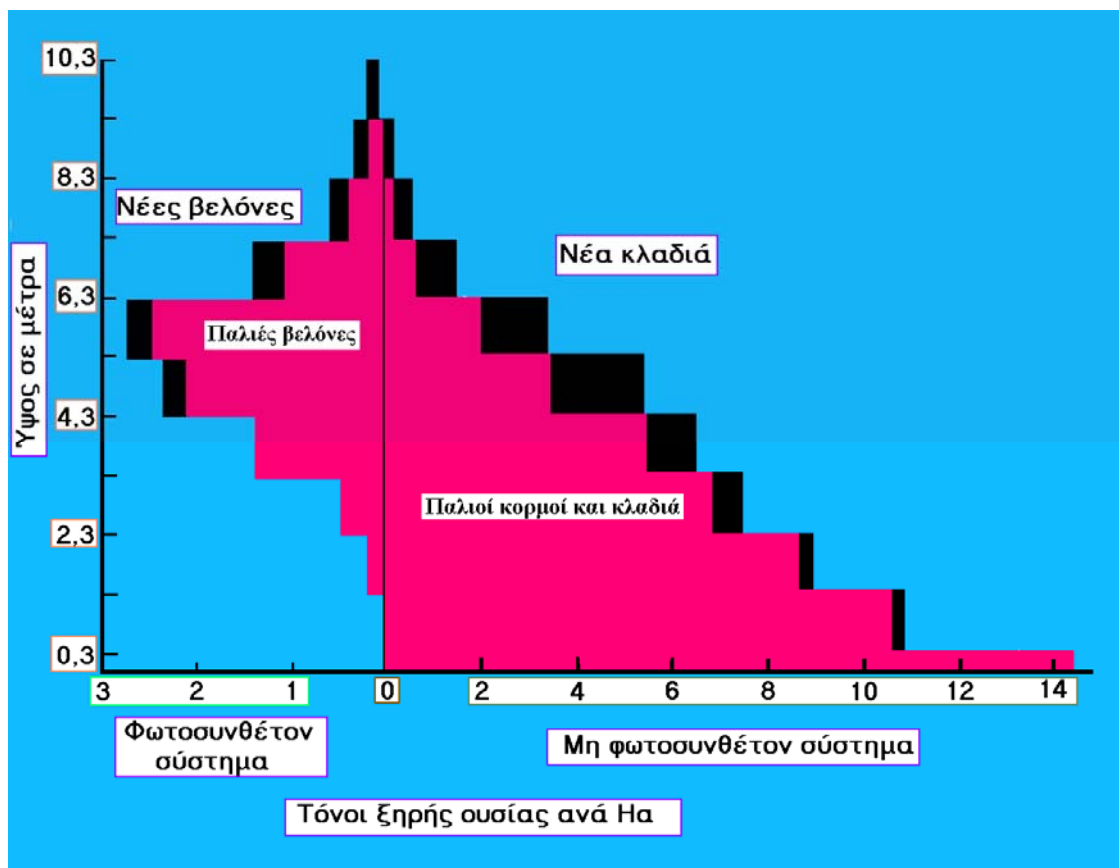
Μετά από μελέτες και έρευνες ειδικών επιστημόνων, έχει καθοριστεί, για μερικές δασοσυστάδες, η κατανομή της βιομάζας στα διάφορα μέρη του δένδρου. Για παράδειγμα, σε ένα νεαρό μικτό δάσος δρυός - πεύκης στις ανατολικές ΗΠΑ, οι ερευνητές βρήκαν ότι το 25% της καθαρής πρωτογενούς παραγωγής κατανέμεται στο ξύλο του κορμού και τον φλοιό, το 40% στις ρίζες, το 33% στα κλαδιά και τα φύλλα και το 2% στα άνθη και τους σπόρους. Σε έρευνες που έγιναν σε θάμνους, βρέθηκε ότι το 54% της καθαρής πρωτογενούς παραγωγής κατανέμεται στις ρίζες, το 21% στον κορμό και το 33% στα φύλλα.

Η ποσοστιαία κατανομή της καθαρής παραγωγής στην υπέργεια και την υπόγεια βιομάζα, στους βλαστούς και τις ρίζες έχουν πολλά να μας πουν για τις υφιστάμενες διαφορές τόσο ανάμεσα στα οικοσυστήματα όσο και μέσα στο ίδιο το οικοσύστημα.

Μια χαμηλή σχέση βλαστού - ρίζας καταδεικνύει ότι το μεγαλύτερο μέρος της καθαρής παραγωγής πηγαίνει στις λειτουργίες (υπο)στήριξης του φυτού. Τα φυτά με μεγάλη βιομάζα ριζών είναι περισσότερο αποτελεσματικοί ανταγωνιστές για την απόκτηση νερού και θρεπτικών στοιχείων και συνεπώς μπορούν και επιβιώνουν με μεγαλύτερη επιτυχία σε δύσκολα περιβάλλοντα, διότι το μέγιστο μέρος της ενεργού βιομάζας ευρίσκεται κάτω από την επιφάνεια του εδάφους. Αντίθετα, τα φυτά που εμφανίζουν υψηλή σχέση βλαστού - ρίζας έχουν το μέγιστο μέρος της βιομάζας τους πάνω από το έδαφος και αφομοιώνουν περισσότερη ενέργεια φωτός, με σχετική κατάληξη την αύξηση της παραγωγικότητας. Οι φυτοκοινότητες της τούνδρας, σε ένα περιβάλλον με μακρούς, κρύους χειμώνες και μια μικρή αυξητική περίοδο, εμφανίζουν ένα λόγο βλαστού - ρίζας τέτοιας τιμής η οποία αντανάκλα άμεσα σε είδη διαβιούντα σ' ένα δύσκολο περιβάλλον. Οι κοινότητες των υγρών ποών και βούρλων εμφανίζουν λόγο βλαστού - ρίζας 1:2,1, οι κοινότητες των νανόμορφων θάμνων 1:3,1, και οι κοινότητες των χαμηλών θάμνων 1:2,0. Ακόμη, η δασωμένη τούντρα έχει μια σχετικά υψηλή για δάσος σχέση, ίση με 1:0,8, ενώ τα νότια ποολίβαδα αυτής έχουν λόγο βλαστού - ρίζας 1:3,0, ενδεικτικό ίσως, των ψυχρών χειμώνων και της περιορισμένης υγρασίας. Στα δασικά οικοσυστήματα, με την υψηλή και πλούσια υπέργεια βιομάζα τους, ο λόγος βλαστούς - ρίζα είναι χαμηλός. Σε σχετική έρευνα, η οποία καταγράφηκε στη δασική μελέτη του Hubbard, στο New Hampshire των ΗΠΑ, ο λόγος μεταξύ βλαστού - ρίζας ήταν 1:0,213 για τα δένδρα, 1:0,5 για τους θάμνους και 1:1,0 για τις πόες (Whittaker *et al.* 1974). Συνεπώς, όπως μπορούμε εύκολα να προβλέψουμε, ο λόγος βλαστούς - ρίζα αυξάνεται, μέσω των ορόφων της βλάστησης, από την κομοστέγη προς το έδαφος

### 7.5.1.3. Η κάθετη κατανομή της βιομάζας

Στο οικοσύστημα η υπέργεια βιομάζα κατανέμεται κάθετα. Η κάθετη κατανομή της βιομάζας των φύλλων στις κοινότητες των χερσαίων οικοσυστημάτων αλλά και η συγκέντρωση του πλαγκτόν και της φυτικής βιομάζας των υδατικών οικοσυστημάτων, η οποία είτε επιπλέει είτε είναι μισοβυθμισμένη, επηρεάζει τη διείσδυση του φωτός, το οποίο με τη σειρά του επηρεάζει την κατανομή της παραγωγής στο οικοσύστημα. Η περιοχή της μέγιστης παραγωγικότητας σε ένα υδατικό οικοσύστημα δεν είναι η ανώτερη επιφάνεια που φωτίζεται από τον Ήλιο, το ισχυρό ηλιακό φως άλλωστε εμποδίζει την φωτοσύνθεση, αλλά κάποιο χαμηλότερο βάθος, το οποίο εξαρτάται από την καθαρότητα του νερού και την πυκνότητα του πλαγκτόν ή από αυτή καθεαυτή την ανάπτυξη της βλάστησης. Καθώς το βάθος μεγαλώνει, η ένταση του φωτός μειώνεται μέχρι του σημείου στο οποίο το συλλαμβανόμενο από τη βλάστηση φως να επαρκεί μόνο για να καλύψει τις αναπνευστικές ανάγκες και η παραγωγή να είναι ίση με την αναπνοή. Το επίπεδο αυτό είναι γνωστό και ως **επίπεδο συμψηφισμού** (compensation level).



**Εικόνα 7.2.** Δομή και παραγωγικά συστήματα ενός μικτού δάσους ελάτης – οξιάς. Οι σκούρες θέσεις αναπαριστούν τα νέα φύλλα- βελόνες και τα νέα κλαδιά. Να σημειωθεί ότι το μεγαλύτερο τμήμα της φωτοσυνθετικής περιοχής ευρίσκονται κάτω από τα υψηλότερα σημεία της κομοστέγης, μια μορφή όμοια με αυτή της κοινότητας του φυτοπλαγκτόν.

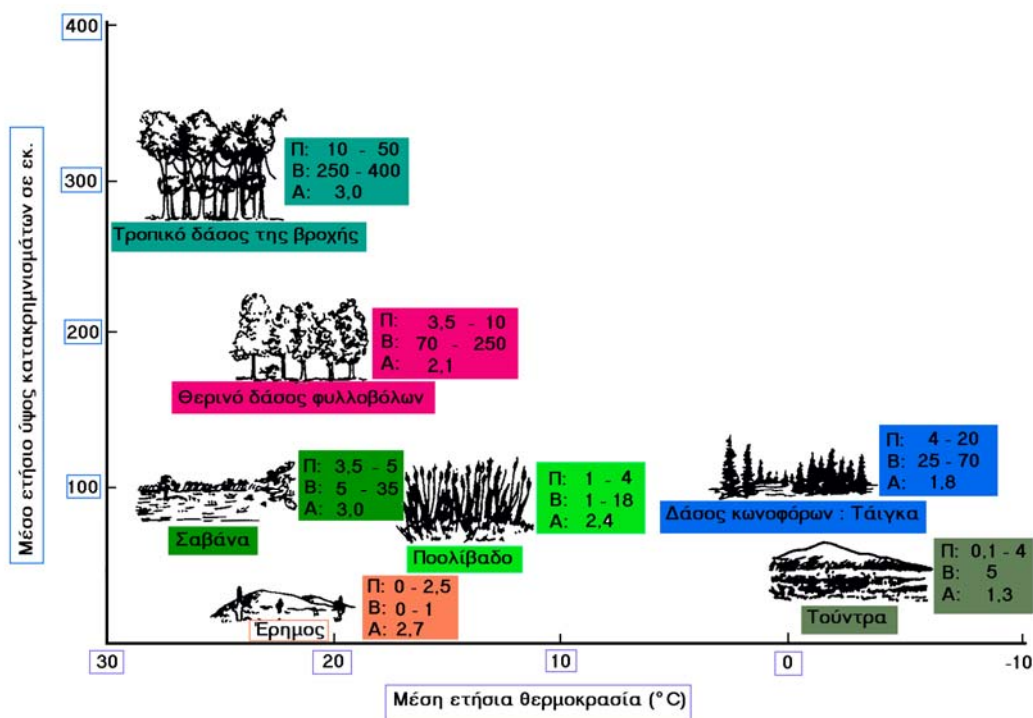
**Πηγή:** Προσαρμογή από τους Whittaker *et al.*, 1974.

Στα δασικά οικοσυστήματα υφίσταται μια παρόμοια κατάσταση. Το μεγαλύτερο ποσό της φωτοσυνθετικής βιομάζας (**Εικόνα 7.2**), καθώς επίσης και η υψηλότερη καθαρή φωτοσύνθεση, δεν βρίσκεται στην κορυφή, όπου παρατηρείται η μέγιστη ένταση του φωτός, αλλά σε κάποιο σημείο χαμηλότερα. Παρά τις μεγάλες διαφορές



τόσο στα φυτικά είδη όσο και στους τύπους των οικοσυστημάτων, οι εγκάρσιες τομές στην κατανομή της βιομάζας των διαφόρων οικοσυστημάτων, φαίνεται να είναι παρόμοιες.

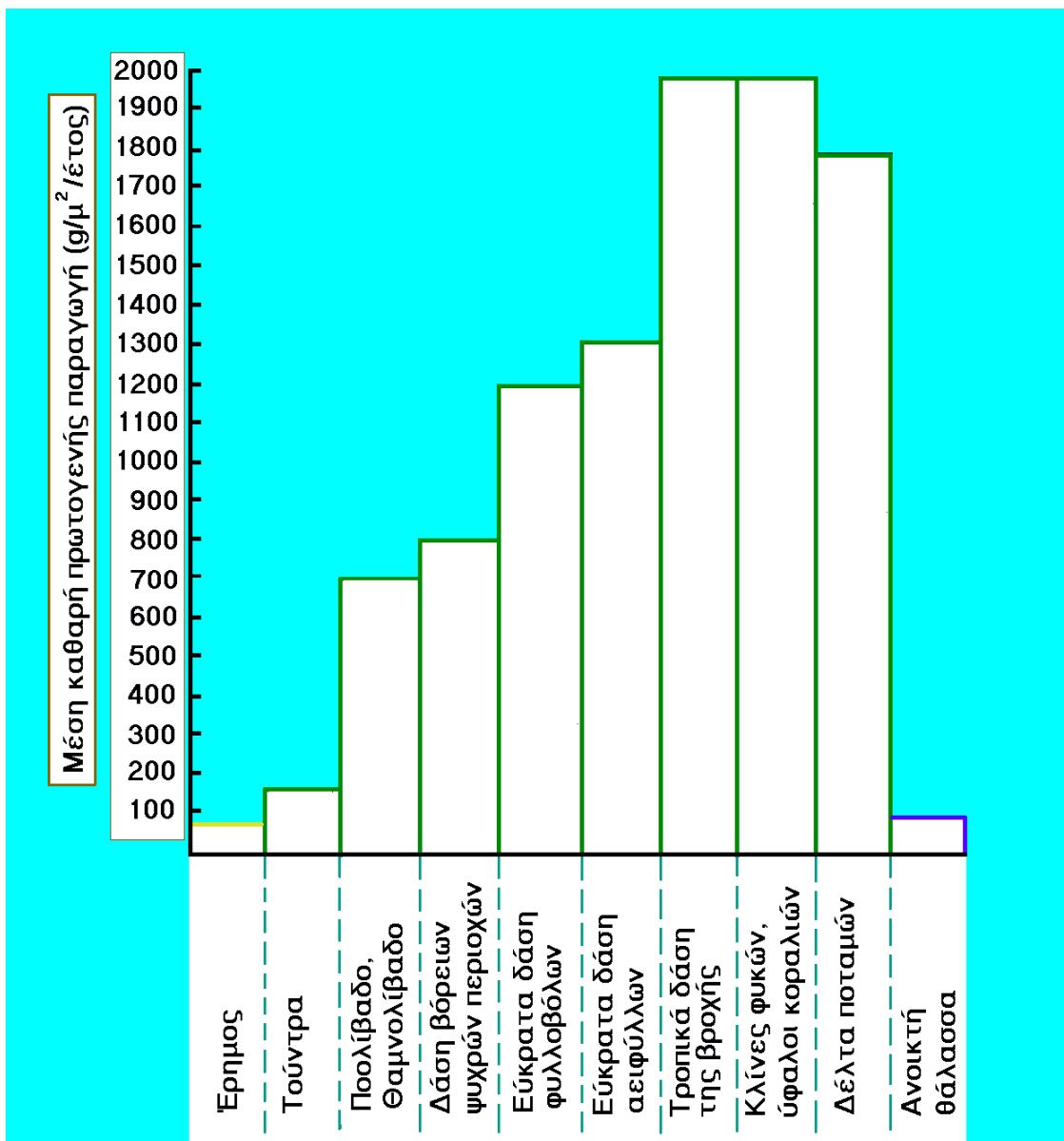
Μέσα στην εγκάρσια τομή, η βιομάζα ποικίλει κατά εποχή αλλά και σε ημερήσια βάση. Στα λιβάδια και τα οικοσυστήματα των παλαιών (εγκαταλειμμένων) αγρών, χάνεται κατ' έτος το μεγαλύτερο μέρος από την καθαρή παραγωγή. Η ιστάμενη παραγωγή σε ζωντανά υλικά σε ένα παλαιό αγρό στο Michigan ήταν στο τέλος του καλοκαιριού περίπου  $4 \times 10^3$  kg/ha, σε σύγκριση με τα 80 kg/ha που ήταν στο τέλος της άνοιξης, ενώ μετά το τέλος του καλοκαιριού, η ιστάμενη παραγωγή σε νεκρό υλικό ήταν περίπου  $3 \times 10^3$  kg/ha. Η υπέργεια βιομάζα ενός λιβαδιού με υψηλή βλάστηση που περιέχει ζωντανή και νεκρή ύλη, ήταν διπλάσια περίπου από αυτή της ιστάμενης παραγωγής, με προστιθέμενη τη ζωντανή ύλη κατά τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου. Η υπέργεια βιομάζα είχε ένα ρυθμό απώλειας περίπου δύο ετών και η υπόγεια βιομάζα των ριζών τεσσάρων. Σε ένα δασικό οικοσύστημα μικτού δάσους δρυός και πεύκης στις Η.Π.Α, το σημαντικά μεγαλύτερο τμήμα της καθαρής παραγωγής δεσμεύονταν με τη μορφή του ξύλου. Τα φύλλα, οι καρποί, τα άνθη, το νεκρό ξύλο και ο φλοιός συνεισέφεραν 4.342 g/m/έτος, σε ένα σύνολο των 6530 g/m/έτος, ή περίπου το 66% της καθαρής πρωτογενούς παραγωγής.



**Εικόνα 7.3.** Κατανομή της πρωτογενούς παραγωγής, της βιομάζας και της εισροής της ηλιακής ακτινοβολίας σε σχέση με τα κατακρημνίσματα και τη θερμοκρασία. Π = πρωτογενούς παραγωγής (τόνοι / ha), B = βιομάζα (τόνοι / ha), και A = εισροής ηλιακής ακτινοβολίας {(A) kcal m<sup>-2</sup> έτος<sup>-1</sup>, 0,3 - 3,0 microns}.

#### 7.5.1.4. Διαφορές στην παραγωγικότητα

Μικρό μέρος της ενέργειας που αφομοιώνεται από τα φυτά οδεύει στην οργανική παραγωγή. Το μεγαλύτερο μέρος από το φως που απορροφείται από τα φυτά μετατρέπεται σε θερμότητα και χάνεται μέσω της μετάδοσης (convection) ή της ακτινοβολίας. Το τμήμα της ενέργειας του φωτός το οποίο χρησιμοποιείται για τη φωτοσύνθεση κατευθύνεται προς την συνολική (ακαθάριστη) παραγωγή και ότι παραμένει μετά την αναπνοή πηγαίνει στην καθαρή παραγωγή. Η αποδοτικότητα της παραγωγής (**Προσάρτημα 7.1**), δηλαδή η σχέση της καθαρής πρωτογενούς παραγωγής προς την συνολική πρωτογενή παραγωγή, είναι κατά μέσο όρο μάλλον υψηλή. Τα φύκη και ο αραβόσιτος έχουν μια αποδοτικότητα από 80 έως 85%, τα φυλλοβόλα δάση 42%, τα λιβάδια 66%, η βλάστηση της τούνδρας 50%, και τα ημιβυθισμένα στο νερό υδροχαρή φυτά 65 έως 75%. Τα πιο αποτελεσματικά φυτά είναι εκείνα, όπως μερικά από τα ποώδη, τα οποία δεν διατηρούν υψηλή, αποτελούμενη από ξυλώδεις ιστούς, υποστηρίζουσα βιομάζα (**Πίνακας 7.1**).



**Εικόνα 7.4.** Συγκριτική παραγωγικότητα των οικοσυστημάτων του πλανήτη μας.

Η παραγωγικότητα του οικοσυστήματος επηρεάζεται κυρίως, από την θερμοκρασία και τα κατακρημνίσματα (**Εικόνα 7.3**). Τέτοιες σχέσεις αναδεικνύουν τις διαφορές στην παραγωγικότητα μεταξύ των χερσαίων οικοσυστημάτων σε όλο τον

πλανήτη, ενώ από τα δεδομένα της **Εικόνας 7.4.** προκύπτει ότι τα πλέον παραγωγικά οικοσυστήματα είναι για μεν τα χερσαία οικοσυστήματα τα δάση των τροπικών βροχών και για τα υδατικά οι κοραλλιογενείς ύφαλοι.

Μερικά οικοσυστήματα παρουσιάζουν με συνέπεια υψηλή παραγωγικότητα. Μια τέτοια υψηλή παραγωγικότητα συνήθως είναι αποτέλεσμα μιας πρόσθετης επιδοματικής εισροής στο σύστημα. Η επιδότηση μπορεί να είναι μια θερμότερη θερμοκρασία, μια υψηλότερη βροχόπτωση, το κυκλοφορούν ή κινούμενο νερό να μεταφέρει τροφή ή πρόσθετα θρεπτικά συστατικά στην κοινότητα. Στη γεωργία τέτοιες επιδοτήσεις περιλαμβάνουν τη χρήση των υγρών καυσίμων για την καλλιέργεια, την εφαρμογή του λιπάσματος και τον έλεγχο των ζιζανίων. Υγρές θέσεις και έλη, οικοσυστήματα στη μεταβατική ζώνη μεταξύ της στεργιάς και του νερού, μπορεί να έχουν μια καθαρή παραγωγικότητα σε 3.300 g/m/έτος. Τα δέλτα των ποταμών, εξαιτίας των αποθέσεων σε θρεπτικά συστατικά από τους ποταμούς και τις πλημμύρες, και οι κοραλλιογενείς ύφαλοι, λόγω των αποθέσεων από τις εναλλασσόμενες πλημμυρίδες, μπορεί να έχουν μια καθαρή παραγωγικότητα που κυμαίνεται μεταξύ 1.000 και 2.500 g/m/έτος. Μεταξύ των επιδοτούμενων γεωργικών οικοσυστημάτων η καλλιέργεια του ζαχαροκάλαμου παρουσιάζει μια καθαρή παραγωγικότητα από 1.700 έως 1.800 g/m/έτος, τα υβρίδια του αραβοσίτου 1.000 g/m/έτος, ενώ σε μερικές τροπικές καλλιέργειες η παραγωγικότητα ανέρχεται στα 3.000 g/m/έτος.

**Πίνακας 7.1.** Εκτιμητές παραγωγικότητας και αναπνοής για μερικούς τύπους οικοσυστημάτων (Άνθρακας kg m<sup>-2</sup> έτος<sup>-1</sup>).

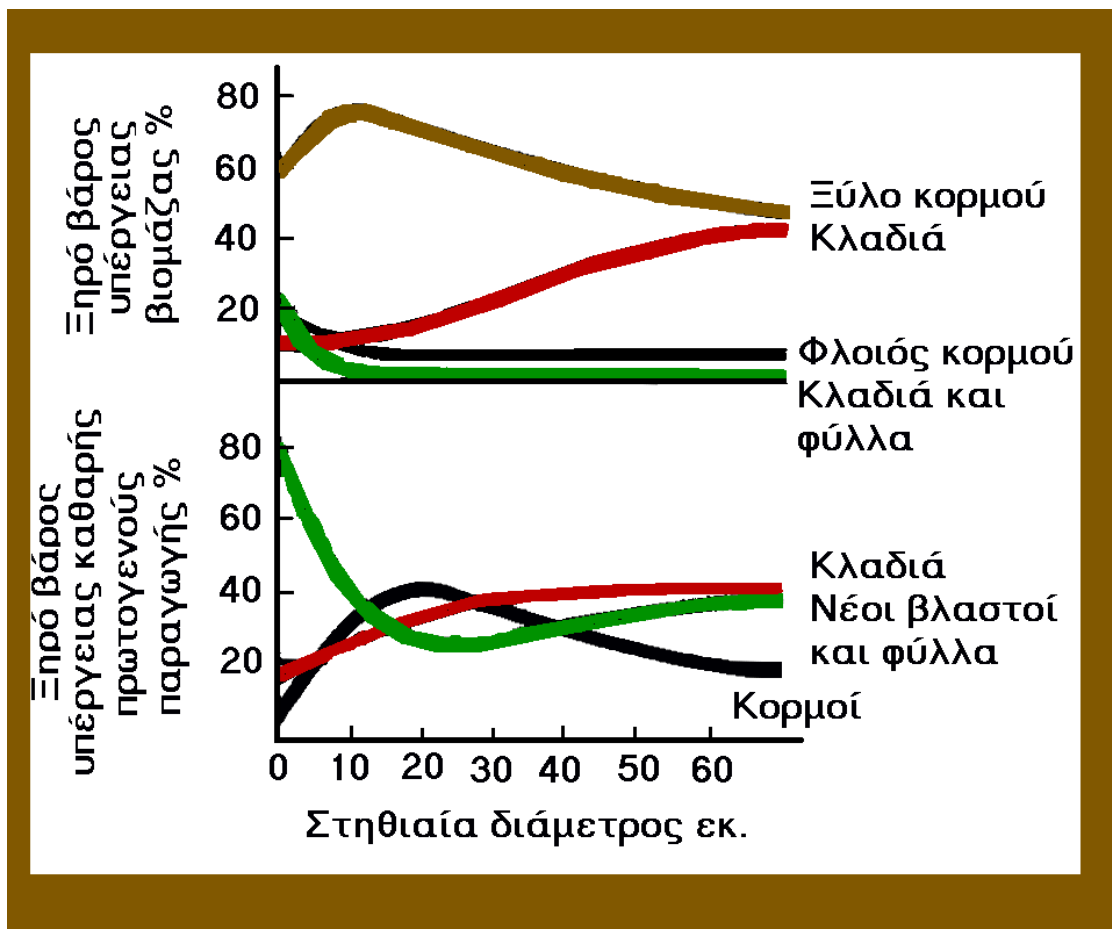
	Δάσος κωνοφόρων	Δάσος φυλλοβόλων	Δάσος Δρυός και Πεύκης	Λιβάδι	Τούντρα	Αγρός με πατάτες	Λιβάδι με λόλιο
Συνολική πρωτογενής παραγωγή (ΣΠΠ)	7,72	1,62	1,32	0,64	0,24	1,29	1,00
Αυτοτροφική αναπνοή (Α <sub>Α</sub> )	7,20	0,94	0,68	0,22	0,12	0,43	0,34
Καθαρή πρωτογενής παραγωγή (ΚΠΠ)	0,52	0,68	0,60	0,42	0,12	0,85	0,66
Ετεροτροφική αναπνοή (Α <sub>Ε</sub> )	0,36	0,52	0,37	0,27	0,11	0,50	0,31
Καθαρή παραγωγή οικοσυστήματος (ΚΠΠ-Α <sub>Ε</sub> )	0,16	0,16	0,27	0,15	0,01	0,36	0,35
Αναπνοή οικοσυστήματος (Α <sub>Ο</sub> = Α <sub>Ε</sub> + Α <sub>Α</sub> )	7,56	1,47	1,05	0,49	0,23	0,93	0,65
Αποδοτικότητα παραγωγής (Α <sub>Ε</sub> /ΣΠΠ)	0,93	0,57	0,52	0,34	0,50	0,34	0,34
Αποτελεσματική παραγωγή (ΚΠΠ/ΣΠΠ)	0,07	0,42	0,45	0,66	0,50	0,66	0,66
Αποδοτικότητα συντήρησης (Α <sub>Α</sub> /ΚΠΠ)	13,80	1,38	1,13	0,51	1,00	0,52	0,52
Κατανομή αναπνοής (Α <sub>Ε</sub> /Α <sub>Α</sub> )	0,05	0,55	0,54	1,26	0,90	0,86	0,91
Παραγωγικότητα οικοσυστήματος (ΚΠΠ/ΣΠΠ)	0,02	0,10	0,20	0,23	0,05	0,28	0,35

### 7.5.1.5. Οι αλλαγές στο χρόνο

Η ετήσια καθαρή παραγωγή μεταβάλλεται με το χρόνο και την ηλικία. Για παράδειγμα, μια φυτεία δασικής πεύκης (*Pinus sylvestris*) στην Αγγλία, επιτυγχάνει μια μέγιστη ετήσια καθαρή παραγωγή της τάξης των 22 X 10<sup>3</sup> kg/ha στην ηλικία των 20 ετών. Αυτή μειώνεται στο ύψος των 12 X 10<sup>3</sup> kg/ha στην ηλικία των 30 ετών. Οι δασωμένες εκτάσεις προφανώς φτάνουν τη μέγιστη ετήσια καθαρή παραγωγή τους στο στάδιο των κορμών, όταν η κυριαρχία των δένδρων και του υπορόφου είναι η μικρότερη (**Εικόνα 7.5**). Το 70% της καθαρής παραγωγής μιας συστάδας ηλικίας 20 έως 40 ετών σωρεύεται σαν αποθηκευμένη βιομάζα. Σε μια συστάδα ηλικίας 450 ετών μόνο το 6 έως 7% της συνολικής φωτοσύνθεσης είναι διαθέσιμη για την καθαρή παραγωγή, και το μεγαλύτερο μέρος αυτής διατίθεται για την αποσύνθεση.

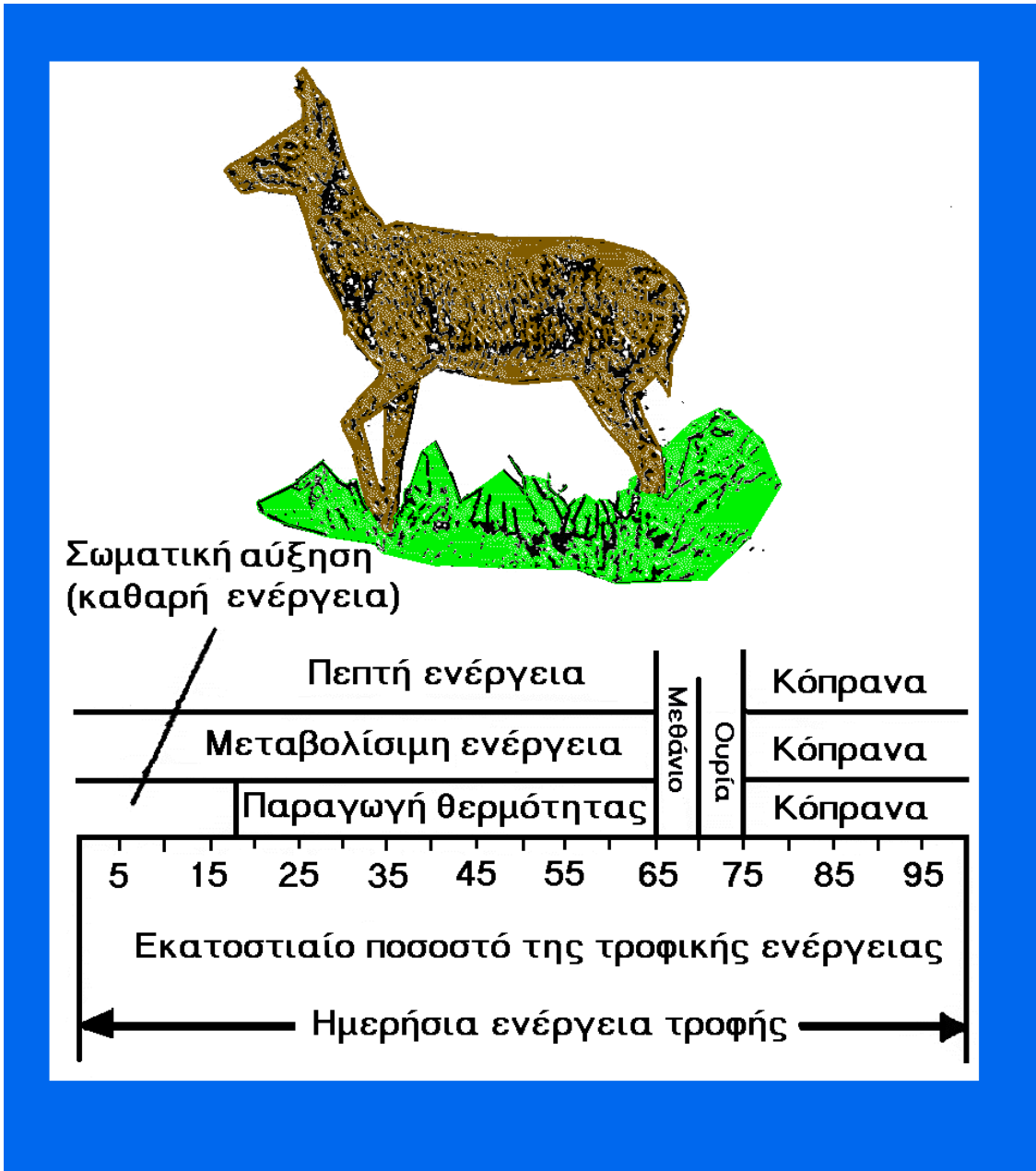
Η παραγωγή είναι γνωστό ότι ποικίλει, όχι μόνο μεταξύ οικοσυστημάτων διαφορετικών τύπων, αλλά ποικίλει και μεταξύ παρόμοιων συστημάτων και ακόμη, από έτος σε έτος, μέσα στα ίδια τα συστήματα. Η παραγωγή επηρεάζεται από τέτοιου είδους

παράγοντες όπως είναι η διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών, τα κατακρημνίσματα, η θερμοκρασία, το μήκος της αυξητικής περιόδου, η χρήση των ζώων και η φωτιά. Για παράδειγμα, η λιβαδική παραγωγή ενός ποολίβαδου μπορεί να ποικίλει κατά ένα συντελεστή 8, μεταξύ των υγρών και ξηρών ετών. Η υπερβόσκηση των ποολίβαδων από μικρά και μεγάλα αγροτικά ζώα ή αποφύλλωση των δασών από έντομα όπως η *Lymantria dispar* (gypsy moth) μπορεί σοβαρά να ελαττώσει την καθαρή παραγωγή. Η φωτιά στα ποολίβαδα μπορεί να αυξήσει την παραγωγικότητα εάν η υγρασία είναι κανονική, αλλά η παραγωγικότητα ελαττώνεται όταν το ύψος των κατακρημνισμάτων είναι χαμηλό. Ένας ανεπαρκής εφοδιασμός με θρεπτικά συστατικά, ειδικά σε φωσφόρο και άζωτο, μπορεί να περιορίσει την καθαρή παραγωγικότητα, όπως μπορεί και η μηχανική βλάβη των φυτών, η ατμοσφαιρική ρύπανση και τα παρόμοια.



**Εικόνα 7.5.** Συσχέτιση της υπέργειας βιομάζας και της παραγωγής σε μέγεθος δένδρων, από 63 δείγματα τριών βασικών ειδών: ψευδοπλάτανου, σημύδας και οξιάς. Να σημειωθεί ότι καθώς τα δένδρα αυξάνουν στο μέγεθος, ο λόγος μεταξύ κλαδιών προς κορμό αυξάνει.

**Πηγή:** Προσαρμογή από τους Whittaker και συνεργάτες (1974).



**Εικόνα 7.6.** Σχετικές αξίες των τελικών προϊόντων της ενέργειας του μεταβολισμού, στο λευκόουρο ελάφι. Σημειώστε το μικρό ποσό της καθαρής ενέργειας που αποκτήθηκε (σωματικό κέρδος) σε σχέση με αυτό που χάθηκε με τη μορφή της θερμότητας, αερίου, ουρίας και κοπράνων. Το ελάφι είναι ένα φυτοφάγο, ένας καταναλωτής πρώτου επιπέδου.

Πηγή: Προσαρμογή από τον R. L. Cowan (1962).

### 7.5.2. Η Δευτερογενής Παραγωγή

Όπως έχουμε ήδη γνωρίσει, **καθαρή παραγωγή** είναι η ενέργεια η οποία διατίθεται στα ετερότροφα συστατικά του οικοσυστήματος. Θεωρητικά τουλάχιστον, ολόκληρη η καθαρή παραγωγή είναι διαθέσιμη στα ζώα που βόσκουν και τους αποικοδομητές, αλλά πολύ σπάνια χρησιμοποιείται για το σκοπό αυτό εξ ολοκλήρου. Η καθαρή παραγωγή, σε οποιοδήποτε οικοσύστημα, μπορεί να διατεθεί σε κάποια άλλη τροφική αλυσίδα εκτός του οικοσυστήματος, εάν αυτή απομακρυνθεί από τους ανθρώπους ή κάποιους άλλους παράγοντες όπως τα αέρια ή τα υδάτινα ρεύματα. Για

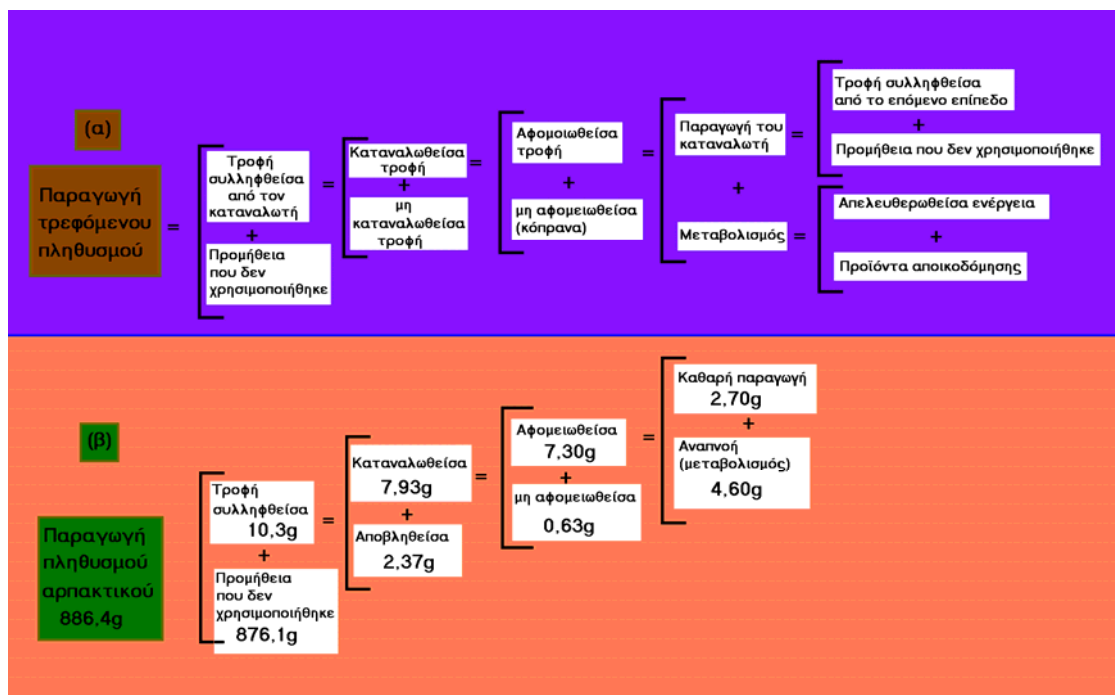
παράδειγμα, ένα ποσοστό γύρω στο 45% της καθαρής παραγωγής ενός αλμυρού έλους χάνεται στο νερό των αποθέσεων του Δέλτα. Το μεγαλύτερο μέρος της ζωντανής ύλης είναι μη διαθέσιμο για τα βόσκοντα ζώα, αφού αυτά δεν μπορούν να τα προσεγγίσουν. Η ζωντανή οργανική ύλη, όσο χρόνο αυτή είναι ζωντανή, είναι μη διαθέσιμη στους αποικοδομητές και στους οργανισμούς που τρέφονται με υπολείμματα της οργανικής αποσύνθεσης, αλλά και τα βόσκοντα ζώα δεν απολαμβάνουν τα νεκρά υλικά. Το ποσό της καθαρής παραγωγής που διατίθεται στους φυτοφάγους οργανισμούς μπορεί να ποικίλει από έτος σε έτος και από τόπο σε τόπο. Η ποσότητα που καταναλώνεται θα ποικίλει με τον τύπο του φυτοφάγου οργανισμού και την πυκνότητα του πληθυσμού.

Έτσι όμως και καταναλωθεί, ένα σημαντικό μέρος του φυτικού υλικού, το οποίο φυσικά εξαρτάται τόσο από το είδος του φυτού που εμπλέκεται όσο και από την πεπτική αποτελεσματικότητα του φυτοφάγου ζώου, είναι πιθανό να διέλθει από το σώμα του ζώου άπεπτο. Η ακρίδα για παράδειγμα, αφομοιώνει μόνο το 30% της ποώδους βλάστησης που καταναλώνει, αφήνοντας το υπόλοιπο 70% να πάει χαμένο. Οι ποντικοί, από την άλλη μεριά, αφομοιώνουν το 85 μέχρι το 90% των τροφών που καταναλώνουν.

Η ενέργεια, αμέσως μετά την κατανάλωσή της, είτε μετατρέπεται και χρησιμοποιείται για τις λειτουργίες της διατήρησης, της ανάπτυξης και της αναπαραγωγής, είτε διέρχεται από το σώμα και εξέρχεται με τη μορφή κοπράνων και ούρων (**Εικόνα 7.6**). Η ενέργεια η οποία χάνεται με τα ούρα μπορεί να μεταβάλλεται, αλλά συχνά είναι υψηλή. Ένα άλλο τμήμα χάνεται με τη μορφή αερίων που προκαλούνται από τις διεργασίες της ζύμωσης. Από την ενέργεια που παραμένει μετά τις απώλειες με τη μορφή των κοπράνων, της ουρίας και των αερίων, τμήμα της χρησιμοποιείται για τις ανάγκες «αύξησης της θερμότητας». Είναι η θερμότητα εκείνη η οποία απαιτείται για την λειτουργία του μεταβολισμού, σε επίπεδο υψηλότερο από τον βασικό μεταβολισμό ή τον μεταβολισμό ανάπαυσης. Η εναπομένουσα ενέργεια είναι διαθέσιμη για τη συντήρηση και την παραγωγή. Περιλαμβάνει την ενέργεια η οποία απαιτείται για την σύλληψη ή την συγκομιδή της τροφής, τη μυϊκή εργασία που ασκείται κατά την καθημερινή ρουτίνα του ζώου και την ενέργεια που απαιτείται για την διατήρηση της σωματικής του ακεραιότητας. Η ενέργεια που χρησιμοποιείται για τη συντήρηση χάνεται με τη μορφή της θερμότητας.

Το κόστος συντήρησης, υψηλότερο για τα μικρά, ενεργά, θερμόαιμα ζώα, είναι δεδομένο ή καλύτερα ανελαστικό. Στα μικρά ασπόνδυλα το ενεργειακό κόστος ποικίλει με τη θερμοκρασία. Ένα θετικό ενεργειακό ισοζύγιο υφίσταται μόνο μέσα σε ένα αρκετά στενό εύρος θερμοκρασιών. Κάτω από τους 5°C οι αράχνες καθίστανται νωθρές, σταματούν να τρέφονται και πρέπει να χρησιμοποιούν αποθηκευμένη ενέργεια για να ικανοποιήσουν τις μεταβολικές τους ανάγκες. Στους 5°C περίπου, η ενέργεια την οποία αφομοιώνουν προσεγγίζει την ενέργεια η οποία χάνεται με την αναπνοή. Από τους 5°C μέχρι τους 20,5°C οι αράχνες αφομοιώνουν περισσότερη ενέργεια από αυτή που χρειάζεται για την αναπνοή τους. Τέλος, πάνω από τους 25°C η ικανότητα της αράχνης να διατηρεί ένα θετικό ενεργειακό ισοζύγιο μειώνεται τάχιστα.

Η παραμένουσα υπόλοιπη ενέργεια, μετά από τις ποσότητες που καταναλώνονται για συντήρηση και αναπνοή, οδεύει προς την παραγωγή, στην οποία περιλαμβάνονται οι νέοι ιστοί, οι λιπώδεις ιστοί και οι νέοι απόγονοι. Η καθαρή αυτή ενέργεια της παραγωγής είναι η **δευτερογενής παραγωγή**. Μέσα στη δευτερογενή παραγωγή δεν υπάρχει κανένα τμήμα ως ακαθάριστη παραγωγή. Αυτό που είναι ανάλογο με την ακαθάριστη παραγωγή είναι ουσιαστικά η αφομοίωση. Η δευτερογενής παραγωγή είναι μέγιστη όταν ο ρυθμός αναπνοής του πληθυσμού και οι ρυθμοί ανάπτυξης των καθέκαστα μελών του είναι υψηλότεροι. Αυτό συνήθως συμβαίνει, για προφανείς λόγους, όταν η καθαρή παραγωγή είναι επίσης υψηλότερη.



**Εικόνα 7.7.** Συστατικά του μεταβολισμού της ενέργειας στη δευτερογενή παραγωγή. **(α).** Γενικό μοντέλο. **(β).** Πραγματικό παράδειγμα ενός πληθυσμού αράχνης που διαμένει στο έδαφος, την άνοιξη.

Τα παραπάνω συνοψίζονται στην **Εικόνα 7.7**. Το σχήμα είναι εφαρμόσιμο σε οποιονδήποτε καταναλωτή οργανισμό, φυτοφάγο ή σαρκοφάγο. Ο φυτοφάγος αποτελεί την πηγή ενέργειας του σαρκοφάγου και όπως στην περίπτωση του φυτού, το οποίο αποτελεί την τροφή του σαρκοφάγου, από τον σαρκοφάγο δεν καταναλώνεται ολόκληρη η ενέργεια που εμπεριέχεται στο σώμα του φυτοφάγου οργανισμού. Μέρος αυτής όπως, δέρμα, οστά και εσωτερικά όργανα, δεν είναι εδώδιμα και πρέπει να προσμετρηθούν ως ίδιες μεταβολικές απώλειες. Σε κάθε μεταφορά είναι σημαντικά μικρότερη η διαθέσιμη ενέργεια για το επόμενο επίπεδο καταναλωτού.

Όπως ακριβώς η καθαρή παραγωγή περιορίζεται από ένα αριθμό μεταβλητών, το ίδιο συμβαίνει και με τη δευτερογενή παραγωγή. Η **ποσότητα**, η **ποιότητα** (συμπεριλαμβανομένης και της κατάστασης των θρεπτικών στοιχείων και της πεπτικότητας), και η **διαθεσιμότητα** της καθαρής παραγωγής αποτελούν τους τρεις κυριότερους περιορισμούς. Κατά τούτο συνεπώς οι παραπάνω περιορισμοί συνιστούν το **βαθμό** στον οποίο η πρωτογενής παραγωγή και η διαθέσιμη δευτερογενής τοιαύτη χρησιμοποιούνται. Αυτό το τελευταίο μπορεί να εξετασθεί, εάν χρησιμοποιήσουμε δύο διαφορετικούς λόγους. Ο πρώτος είναι ο λόγος της αφομοίωσης (η ενέργεια που εξάγεται από την τροφή) προς την κατάποση (η τροφή που πραγματικά τρώγεται), ή **A/K**. Ο λόγος αυτός μετράει την αποτελεσματικότητα με την οποία ο καταναλωτής αντλεί ενέργεια από την τροφή την οποία καταναλώνει. Ο άλλος, είναι ο λόγος της παραγωγικότητας προς την αφομοίωση, ή **Π/A**. Ο λόγος αυτός μετράει την αποτελεσματικότητα με την οποία ο καταναλωτής ενσωματώνει την αφομοιωμένη ενέργεια σε νέο ιστό, ή σε δευτερογενή παραγωγή.

**Πίνακας 7.2.** Δευτερογενής παραγωγή επιλεγμένων καταναλωτών (Kcal/m<sup>2</sup>/έτος).

Είδη	Κατάποση (K)	Αφομοίωση (A)	Αναπνοή (Av)	Παραγωγή (Π)	A/K	Π/K	A/Av
------	--------------	---------------	--------------	--------------	-----	-----	------

Μυρμήγκι συλλέκτης (φ)	34,50	31,00	30,90	0,10	0,89	0,0002	0,99
Ακρίδα φυτών (φ)	41,30	27,50	20,50	7,00	0,67	0,169	0,75
Ακρίδα έλους (φ)	3,71	1,37	0,86	0,51	0,37	0,137	0,63
Αράχνη, μικρή < 1mg (σ)	12,60	11,90	10,00	0,91	0,94	0,151	0,84
Αράχνη, μεγάλη > 10mg (σ)	7,40	7,00	7,30	-3,00	0,95	---	1,04
Σπυργίτης της σαβάνας (π)	4,00	3,60	3,60	0,00	0,90	0,00	1,00
Ποντικός των αγρών (φ)	7,40	6,70	6,60	0,10	0,91	0,014	0,98
Σκίουρος (φ)	5,60	3,80	3,69	0,11	0,68	0,019	0,97
Ποντικός του λιβαδιού (φ)	21,29	17,50	17,00	---	0,82	---	0,97
Αφρικανικός ελέφαντας (φ)	71,60	32,00	32,00	8,00	0,44	---	1,00
Νυφίτσα (κουνάβι) (σ)	5,80	5,50	---	---	0,95	---	---

Σημείωση: φ = φυτοφάγο, σ = σαρκοφάγο, π = παμφάγο

Πηγή: Smith, 1992.

Η ικανότητα του πληθυσμού – καταναλωτή να μετατρέψει την ενέργεια που προσλαμβάνει με την τροφή ποικίλει, ανάλογα με το είδος και τον τύπο του καταναλωτή. Τα έντομα που τρέφονται με φυτικούς ιστούς, όπως για παράδειγμα οι ακρίδες, είναι περισσότερο αποτελεσματικοί παραγωγοί από τα έντομα που τρέφονται με τους χυμούς των φυτών, όπως οι αφίδες για παράδειγμα. Τα έντομα τα οποία ευρίσκονται στα στάδια της λάρβας (κάμπια) είναι περισσότερο αποτελεσματικοί παραγωγοί από τα έντομα που ευρίσκονται στο στάδιο της ωριμότητας. Τα ομοιόθερμα εμφανίζουν μια υψηλή αφομοίωση. Όμως, επειδή χρησιμοποιούν το 98% περίπου της ενέργειας αυτής για το μεταβολισμό, έχουν πενιχρή αποτελεσματικότητα παραγωγής (Πίνακας 7.2). Αντίθετα, τα ποικιλόθερμα χρησιμοποιούν το 79% περίπου της συνολικής τους αφομοίωσης για τις μεταβολικές τους ανάγκες και μετατρέπουν ένα μεγαλύτερο μέρος της αφομοιωθείσας ενέργειας σε βιομάζα από την αντίστοιχη χρησιμοποιούμενη από τα ομοιόθερμα ενέργεια. Η διαφορά όμως, εξισορροπείται από την αποτελεσματικότητα της αφομοίωσης. Τα ποικιλόθερμα εμφανίζουν μια αποτελεσματικότητα γύρω στο 30% στην πέψη της τροφής, ενώ τα ομοιόθερμα έχουν μια αποτελεσματικότητα γύρω στο 70%. Τα ποικιλόθερμα πρέπει να καταναλώσουν περισσότερες θερμίδες για να επιτύχουν επαρκή ενέργεια ώστε να ικανοποιήσουν τις ανάγκες συντήρησης, ανάπτυξης και αναπαραγωγής.



# Κεφάλαιο Όγδοο

## Η λειτουργία του οικοσυστήματος

### 8.1. Οι εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες και ο εσωτερικός έλεγχος ανάδρασης

Είναι γνωστό ότι τα οικοσυστήματα περιλαμβάνουν στη σύνθεσή τους κάποιους πληθυσμούς, οι οποίοι αλληλεπιδρούν μέσα από μια σειρά διαδικασιών, όπως πχ. οι διαδικασίες της θήρευσης, της επικονίασης, της διασποράς των σπερμάτων, της συμβίωσης και του ανταγωνισμού και κάποιες άλλες φυσικές συνιστώσες, οι οποίες, μέσω της αφομοίωσης και της αναδημιουργίας, ανταλλάσσουν την ύλη με κάποιες αντίστοιχες φυσικές και βιολογικές συνιστώσες, δια μέσου των χημικών μετασχηματισμών. Ακόμη, τα οικοσυστήματα λειτουργούν μέσα στο γενικό πλαίσιο και κάποιων άλλων παραγόντων, όπως είναι το φως, η θερμοκρασία, τα κατακρημνίσματα, το μητρικό πέτρωμα και η ατμόσφαιρα, παράγοντες οι οποίοι θεωρούνται **εξωτερικοί**, με την έννοια και κάτω από το πρίσμα ότι, αυτοί υφίστανται και δρουν, ανεξάρτητα από την ανάπτυξη αυτού τούτου του οικοσυστήματος.

Στην ορολογία των οικοσυστημάτων, η κατανόηση της λειτουργίας του οικοσυστήματος απαιτεί τη γνώση του τρόπου με τον οποίο ενσωματώνονται οι **εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες** και οι **εσωτερικοί έλεγχοι ανάδρασης**. Με απλά λόγια, οι εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες είναι οι υλικές εισροές με εξωτερική από το σύστημα προέλευση και οι φυσικές συνθήκες του περιβάλλοντος είναι εκείνες οι οποίες επηρεάζουν τη δομή και τη λειτουργία του οικοσυστήματος. Για να γίνει περισσότερο κατανοητό το πλέγμα των δύο αυτών εννοιών, θα χρησιμοποιήσουμε το παρακάτω απλό παράδειγμα. Ο ρυθμός με τον οποίο ένας κάδος γεμίζει με νερό εξαρτάται από μια εξωτερική δυναμική λειτουργία, που δεν είναι άλλη από την ροή του ύδατος με προέλευση μια βρύση ή ένα κρουνοί. Εάν ο κάδος αυτός εμφανίσει μια οπή στον

πυθμένα του, τότε η οπή αυτή, θεωρούμενη ως μια ιδιότητα του συστήματος, θα μπορούσε να εκληφθεί ως ένας εσωτερικός έλεγχος της ανάδρασης.

Στις εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες οι οποίες έχουν εφαρμογή στο οικοσύστημα συμπεριλαμβάνονται το φως, η θερμοκρασία, οι εισροές της αποσάθρωσης και των κατακρημνισμάτων, η αλατότητα, και ασφαλώς κάποιοι άλλοι, συγγενείς με τους παραπάνω παράγοντες. Οι εσωτερικοί έλεγχοι ανάδρασης προέρχονται από τη χημική συμπεριφορά των στοιχείων στο φυσικό τμήμα του συστήματος και τις ανταποκρίσεις των οργανισμών, τόσο προς το φυσικό περιβάλλον όσο και μεταξύ τους. Όπως έχουμε δει σε προηγούμενο κεφάλαιο, η παραγωγή του οικοσυστήματος εξαρτάται από την αναδημιουργία των θρεπτικών στοιχείων με τη βοήθεια των μικροοργανισμών και κάποιων άλλων παραγόντων. Οι δραστηριότητές τους σχηματίζουν ένα εσωτερικό έλεγχο ανάδρασης, υπό την έννοια ότι αυτοί καθορίζουν την διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων για τα φυτά. Επειδή οι εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες μπορούν και δρουν σε αμφότερες τις φάσεις των διαδικασιών του οικοσυστήματος, δηλαδή, τόσο στη φάση της αφομοίωσης όσο και στη φάση της αναδημιουργίας, δεν θα ήταν εύκολο να γίνει κατανοητός ο έλεγχος της λειτουργίας του οικοσυστήματος, χωρίς να προηγηθεί μια λεπτομερειακή εκτίμηση της επίδρασης των εξωτερικών δυναμικών λειτουργιών σε όλα τα τμήματα της σπείρας του ελέγχου ανάδρασης μέσα στο σύστημα.

Στο σημείο αυτό αναφέρονται δύο θέματα:

Το πρώτο θέμα αφορά **το βαθμό στον οποίο κάθε παρατηρούμενη μεταβολή της λειτουργίας του οικοσυστήματος καθορίζεται από μια αντίστοιχη μεταβολή στις εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές, οι οποίες ευρίσκονται αντιμέτωπες με τις μοναδικές εσωτερικές ιδιότητες των οικοσυστημάτων**. Ήτοι: με απλά λόγια και κάνοντας πάλι χρήση του παραδείγματος με τον κάδο, πρόκειται για τη διαφορά η οποία προκύπτει από τη μεταβολή της ροής του ύδατος, η οποία εισέρχεται από την πηγή προέλευσης (βρύση ή κρουνοί) και η οποία καλείται να αντιμετωπίσει τη μεταβολή, στον αριθμό και το μέγεθος, την οποία θα υποστούν οι οπές στον πυθμένα του κάδου.

Το δεύτερο θέμα αφορά **τα συγκεκριμένα μέσα με τα οποία οι εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές ασκούν την επήρειά τους επάνω στους εσωτερικούς ελέγχους ανάδρασης**.

## 8.2. Οι εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες και η πρωτογενής παραγωγή

Όλοι οι οικολόγοι συμφωνούν και λογικά άλλωστε συμφωνούν, ότι οι βασικές πλευρές της δομής και της λειτουργίας του οικοσυστήματος καθορίζονται από τις εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές. Για να καταστεί δυνατόν η θερμοκρασία και η βροχόπτωση να μεταφραστούν σε γραμμάρια ξηρής ουσίας, είναι γνωστό ότι έχουν σχεδιαστεί διάφοροι χάρτες οι οποίοι, σε παγκόσμια κλίμακα, αναπαριστούν την παραγωγή των χερσαίων οικοσυστημάτων. Οι χάρτες αυτοί έχουν υλοποιηθεί με τη βοήθεια και τη χρήση εξισώσεων πρόβλεψης, οι οποίες βασίζονται σε μικρό αριθμό μελετών. Ένα από τα πιο γνωστά παραδείγματα είναι αυτό του Lieth, (1973). Άλλωστε, από το 1862 περίπου, ο Justus Liebig αναλογίστηκε ότι τα επίπεδα της παραγωγής μπορούν να γενικευθούν, αν από τις τοπικές μελέτες αναχθούν σε παγκόσμιες μορφές, ισχυριζόμενος ότι: **«εάν αναλογιστούμε την επιφάνεια της γης και τη θεωρήσουμε ότι είναι εντελώς καλυμμένη από ένα πράσινο λιβάδι που παράγει 5.000 kg ανά εκτάριο ετησίως, η συνολική περιεκτικότητα της ατμόσφαιρας σε CO<sub>2</sub> θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί για 21 έως 22 έτη, μέχρι εξάντλησης της, εφόσον το CO<sub>2</sub> δεν αντικαθίστατο**». Αυτό μπορεί να θεωρηθεί εντυπωσιακά χαρακτηριστικό, εάν

αναλογιστεί κανείς ότι ο **εκτιμητής της παγκόσμιας παραγωγής του Liebig**, δηλαδή οι 230 έως 240 X 10<sup>9</sup> μετρικοί τόνοι CO<sub>2</sub>, είναι το ποσό το οποίο αφομοιώνεται ετησίως. Και το εντυπωσιακότερο ακόμη είναι ότι, ο εν λόγω εκτιμητής, όχι μόνο προσεγγίζει τους σύγχρονους εκτιμητές, αλλά και είναι ο καλύτερος από οποιονδήποτε άλλο που υπολογίστηκε στο διαρρέυσαν από τότε χρονικό διάστημα (Ricklefs 1990).

Ασφαλώς, η πρόβλεψη του Liebig ήταν μια τυχερή πρόβλεψη. Οι ήπειροι άλλωστε, δεν καλύπτονται ομοιόμορφα με πράσινα λιβάδια. Αλλά, καθώς οι περισσότερες μετρήσεις της τοπικής παραγωγής είχαν στο μεταξύ καταστεί διαθέσιμες για πιθανούς υπολογισμούς, ο εκτιμητής του Liebig μπόρεσε να δοκιμάσει τη σχέση μεταξύ της παραγωγής και των εξωτερικών δυναμικών μεταβλητών (και πιο συγκεκριμένα της θερμοκρασίας και των κατακρημνισμάτων) σε παγκόσμια κλίμακα.

Ο Η. Lieth (1973) συνόλησε την συνολική ετήσια παραγωγή ξηρής ουσίας (g/m<sup>2</sup>), τη μέση θερμοκρασία (°C), και τα ετήσια κατακρημνίσματα (mm) από 53 τοποθεσίες, οι οποίες ήταν κατανεμημένες σε όλα τα μήκη και τα πλάτη του πλανήτη μας. Τα αποτελέσματα τα οποία προέκυψαν από τους υπολογισμούς του έδειξαν ότι:

- + α) **οι εκτιμητές της παραγωγής** έφτασαν έως το 50πλάσιο της χαμηλότερης τιμής, ήτοι, κυμάνθηκαν από 70 μέχρι πάνω από 3.500 g/m<sup>2</sup>,
- + β) **οι εκτιμητές των κατακρημνισμάτων** κυμάνθηκαν από 97 έως 4.500 mm ετησίως, και
- + γ) **οι εκτιμητές της θερμοκρασίας** κυμάνθηκαν από 14,2 έως 27,1 °C.

Ο Ricklefs (1990) χρησιμοποίησε τους πίνακες του Lieth και δημιούργησε μια εξίσωση πρόβλεψης στην οποία συσχέτισε την παραγωγή με την θερμοκρασία και τα κατακρημνίσματα. Αρχικά, τροποποίησε τις τιμές της παραγωγικότητας και των κατακρημνισμάτων σε λογαριθμικούς αριθμούς. Αυτό το έκανε, επειδή τον ενδιέφεραν περισσότερο οι παραγοντικές διαφορές μεταξύ των θέσεων παρά οι αντίστοιχες απόλυτες διαφορές, και ασφαλώς, επειδή αδυνατούσε να χειριστεί τις θερμοκρασίες ομοιόμορφα, διότι μερικές από τις τιμές ήταν αρνητικές (μέσες θερμοκρασίες κάτω από τους 0 βαθμούς Κελσίου). Άλλωστε, κανένας δεν μπορεί να πάρει το λογάριθμο ενός αρνητικού αριθμού !!!

Η εξίσωση που δημιούργησε ο Ricklefs είναι το παρακάτω αλγεβρικό μοντέλο:

$$P = a + bR + cR^2 + dT^2 + eT + fRT \quad (8.1)$$

Όπου: **P** είναι ο λογάριθμος της παραγωγικότητας,

**R** είναι ο λογάριθμος των κατακρημνισμάτων, και

**T** είναι η θερμοκρασία.

Εάν οι τετραγωνικοί όροι ήταν στατιστικά σημαντικοί θα μπορούσαν να εμφανίσουν μια μη ευθύγραμμη σχέση. Μια στατιστικά σημαντική αντίδραση του **R** με τον **T** θα μπορούσε να δείξει συνέργια μεταξύ θερμοκρασίας και κατακρημνισμάτων.

**Πίνακας 8.1.** Συντελεστές πολλαπλής παλινδρόμησης που συσχετίζει την παραγωγικότητα σε ξηρή φυτική ουσία με την θερμοκρασία και τη βροχόπτωση.

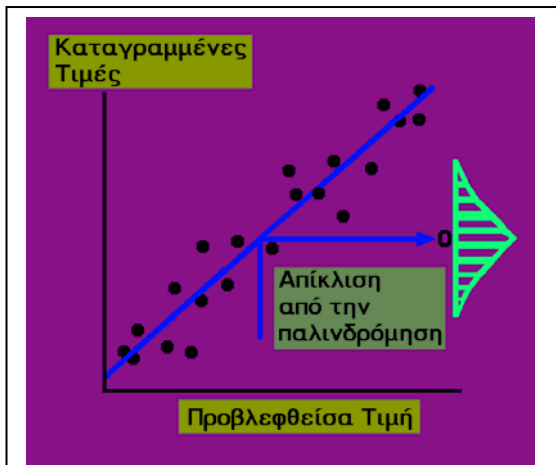
Συντελεστής	Ανεξάρτητη μεταβλητή	Τιμή	Σταθερά απόκλιση
b	log <sub>10</sub> (κατακρημνίσματα, mm)	4,51	1,23
c	[log <sub>10</sub> (κατακρημνίσματα, mm)] <sup>2</sup>	-0,82	0,26
d	θερμοκρασία (°C)	-0,11	0,04
e	θερμοκρασία (°C)	-0,0015	0,0005

f	θερμοκρασία (°C) (κατακρημνίσματα)	X	log <sub>10</sub>	0,053	0,019
---	---------------------------------------	---	-------------------	-------	-------

Πηγή: Ricklefs (1990).

Τα αποτελέσματα από την ανάλυση της εξίσωσης δημιουργούν δύο τύπους πληροφόρησης. Ο πρώτος τύπος αφορά την συμβολή της μεταβολής της θερμοκρασίας και των κατακρημνισμάτων στη μεταβολή της παραγωγής και ο δεύτερος σχετίζεται με το υπόλοιπο ποσό της μεταβολής το οποίο δεν εξηγείται από τη σχέση.

Η μεταβολή της παραγωγής στα χερσαία οικοσυστήματα, πέρα από κάθε αμφιβολία, είναι άμεσα συσχετισμένη με το φυσικό περιβάλλον. Όλοι οι όροι του μοντέλου πρόβλεψης συμβάλλουν, κατά τρόπο σημαντικό και μοναδικό, στη μεταβολή της παραγωγής, παρά το γεγονός ότι θερμοκρασία και κατακρημνίσματα είναι από μόνα τους στενά συνδεδεμένα (**Πίνακας 8.1**).



**Εικόνα 8.1.** Ένα παράδειγμα της παλινδρόμησης των τιμών που παρατηρήθηκαν (π. χ. της παραγωγής) σε σύγκριση με τις τιμές που έχουν προβλεφθεί από διάφορες ανεξάρτητες μεταβλητές (π. χ. θερμοκρασία και βροχόπτωση). Οι εγκάρσιες αποκλίσεις των τιμών περί την γραμμή παλινδρόμησης συνοψίζονται από το ευρισκόμενο στο δεξιό μέρος του διαγράμματος ιστόγραμμα.

Τα σημεία των συντελεστών **b** και **c** δείχνουν ότι η παραγωγικότητα αυξάνεται σε άμεση συσχέτιση με τα κατακρημνίσματα, πάνω από το κατώτερο τμήμα της διακύμανσης (**b** θετικό) και μετά βαίνει παράλληλα (**c** αρνητικό), πιθανώς επειδή κάποιος άλλος παράγοντας καθίσταται περιοριστικός. Όταν η μεταβολή στα κατακρημνίσματα αναλύεται στατιστικά σε παράγοντες, παρατηρούμε ότι υψηλότερες θερμοκρασίες οδηγούν σε μειωμένη παραγωγή (**d** και **e** αρνητικά), επιβεβαιώνοντας την θεωρία ότι το νερό αυξάνεται προοδευτικά στα ψυχρά κλίματα απ' ότι στα θερμά κλίματα. Υπάρχει όμως και μία θετική συνέργια (συνεργασία) μεταξύ της θερμοκρασίας και των βροχοπτώσεων (**f** θετικό), η οποία, εν μέρει, ισοσκελίζει το αποτέλεσμα αυτό. Δηλαδή, τα θερμά, υγρά κλίματα να έχουν υψηλότερη παραγωγικότητα, σε σύγκριση με αυτό που θα προβλεπόταν από τις επιμέρους σχέσεις της παραγωγής προς τα

κατακρημνίσματα και την θερμοκρασία.

Η ανάλυση δείχνει ότι οι εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές είναι, κατά κάποιο τρόπο, υπεύθυνες για μεγάλο μέρος της μεταβολής της παραγωγής στα χερσαία οικοσυστήματα. Η ερώτηση που αναφύεται είναι: **πόση είναι η ευθύνη τους;** Στατιστικά, η επιρροή τους εκτιμάται από τον **συντελεστή μεταβολής**<sup>9</sup> (coefficient determination) ( $R^2$ ), ο οποίος στην περίπτωση μας είναι η αναλογία της μεταβολής της παραγωγής, συσχετισμένη με την μεταβολή της θερμοκρασίας και των κατακρημνισμάτων. Για το σύνολο των δεδομένων του Lieth,  $R^2 = 0,73$ , ήτοι: το 73%

<sup>9</sup> **Συντελεστής μεταβολής** (coefficient determination) ( $R^2$ ). Η αναλογία της μεταβολής μιας (ανεξάρτητης) μεταβλητής η οποία συσχετίζεται με τη μεταβολή μιας άλλης ή περισσότερων (ανεξάρτητων) μεταβλητών.

της μεταβολής στην παραγωγικότητα εξηγείται από το μοντέλο του **Πίνακα 8.1** και το 27% δεν εξηγείται. Ένας άλλος τρόπος για να ερμηνεύσουμε τη μεταβολή είναι να ποσοτικοποιήσουμε τις αποκλίσεις των μεμονωμένων σημείων δεδομένων από το μοντέλο πρόβλεψης (**Εικόνα 8.1**). Στο παράδειγμα αυτό, τα δεδομένα έχουν μια σταθερή απόκλιση ίση με  $0,20 \log_{10}$  μονάδες, πράγμα που σημαίνει ότι τα δύο τρίτα των παρατηρήσεων εμπίπτουν μέσα στις 0,20 μονάδες της ευθείας γραμμής και το 95% εμπίπτει μέσα στις 0,40 μονάδες της ευθείας γραμμής. Μια διακύμανση των 0,40 μονάδων (0,20 πάνω και 0,20 κάτω) ανταποκρίνονται σε ένα παράγοντα του 2,5 και μια διακύμανση των 0,80 μονάδων σε ένα παράγοντα του 6,3.

Η θερμοκρασία και τα κατακρημνίσματα, σαφέστατα και σε μεγάλο βαθμό, «ελέγχουν» την παραγωγή στα χερσαία οικοσυστήματα. Μια θεωρούμενη ανεξήγητη μεταβολή θα μπορούσε να αποδοθεί σε σφάλμα μέτρησης, ή σε εξωτερικούς παράγοντες οι οποίοι δεν συμπεριλαμβάνονται στο μοντέλο, όπως π.χ. η εποχιακή μεταβολή στη θερμοκρασία και τα κατακρημνίσματα, η ηλιακή ακτινοβολία και η κατάσταση των χημικών στοιχείων του εδάφους, για να αναφέρουμε μερικούς και μοναδικούς για κάποια τοποθεσία εσωτερικούς ελέγχους ανάδρασης. Οι τελευταίοι μπορεί να προέρχονται από συγκεκριμένα είδη, πιθανώς κάποια φυτοφάγα τα οποία ενώ παρόντα σε μια τοποθεσία, απουσιάζουν σε κάποιες άλλες. Είναι πολύ πιθανό πάντως, μια άποψη την οποία ενστερνίζονται πολλοί διάσημοι οικολόγοι, ότι για μια ανεξήγητη μεταβολή, να είναι οι βασικότεροι υπεύθυνοι οι πρόσθετοι εξωτερικοί παράγοντες και οι μη σωστές μετρήσεις, όπως είναι επίσης προφανές, ότι ο δείκτης της λειτουργίας του οικοσυστήματος, δηλαδή η καθαρή υπέργεια πρωτογενής παραγωγικότητα, να ανταποκρίνεται στις εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες.

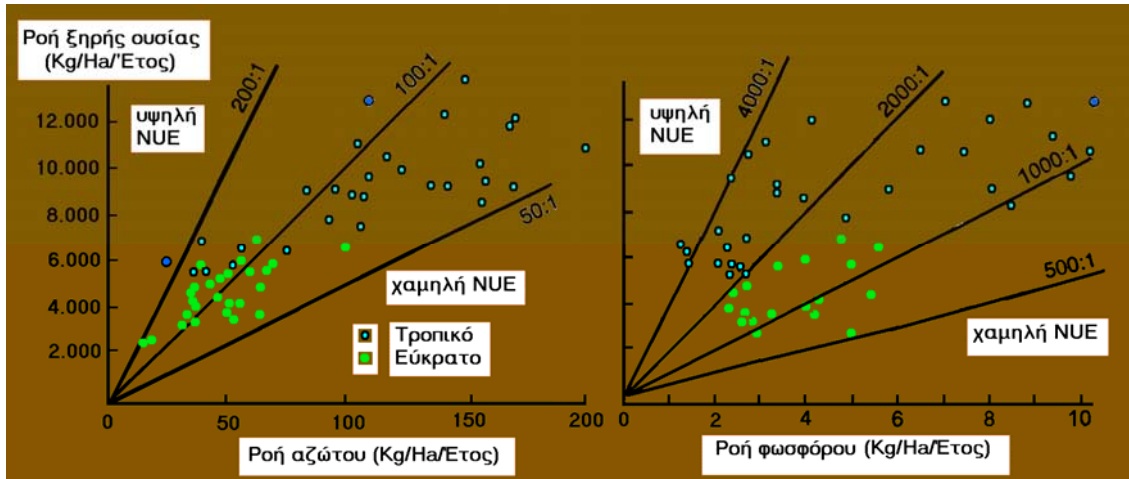
### **8.3. Η εναρμόνιση της ενέργειας και της ροής των στοιχείων στη λειτουργία των οικοσυστημάτων**

Στη λειτουργία του οικοσυστήματος η ενέργεια τυγχάνει της πλέον γενικευμένης κοινής αποδοχής, η διαθεσιμότητα της όμως (εξωτερική δυναμική λειτουργία, φως) μάλλον λίγο έχει να κάνει με τις διαφορές οι οποίες υφίστανται μεταξύ των διαφόρων οικοσυστημάτων. Στο σημείο αυτό το ενδιαφέρον μας θα εστιαστεί στους παράγοντες οι οποίοι ρυθμίζουν τη λειτουργία του οικοσυστήματος και προκαλούν την διαφοροποίησή του. Θα προσπαθήσουμε επίσης, να δώσουμε τις απαντήσεις στο ερώτημα, πως μπορούμε να αναγνωρίσουμε το συστατικό ή τα συστατικά του συστήματος πάνω στο οποίο δρουν οι ρυθμιστές. Τέλος, και εντελώς προεισαγωγικά, θα μπορούσε κάποιος να υποθέσει ότι το στοιχείο του οποίου η ροή εμφανίζει την ισχυρότατη συσχέτιση με την πρωτογενή παραγωγή ασκεί και τον επικυρίαρχο έλεγχο.

Ο Peter Vitousek, ένας οικολόγος με δραστηριότητα στο Πανεπιστήμιο του Stanford και αντικείμενο μελέτης τους φυτικούς οργανισμούς (plant ecologist), προσπάθησε να βρει τα συστατικά αυτά, αφού συνδύασε τη ροή των ανεξάρτητων στοιχείων με τη ροή της ενέργειας μέσα στο σύστημα διαμορφώνοντας τα σ' ένα σύνολο, συλλέγοντας δεδομένα μελετών οι οποίες διεξήχθησαν σε δάση του πλανήτη μας, δάση τα οποία εκτείνονταν από τα υπαρκτικά γεωγραφικά πλάτη μέχρι τα αντίστοιχα τροπικά.

Ωστόσο, είναι γεγονός ότι η ροή της ενέργειας και των χημικών στοιχείων είναι δύσκολο να μετρηθούν με άμεσους τρόπους. Για το λόγο αυτό ο Vitousek (1982) υποκατέστησε την δυνατότητα άμεσης μέτρησης των παραγόντων αυτών με έμμεσους, αλλά παρά ταύτα, λογικούς δείκτες. Όταν το δάσος επιτυγχάνει μια σταθερή κατάσταση, η καθαρή υπέργεια πρωτογενής παραγωγή είναι περίπου ίση με την

παραγωγή του ξηροτάπητα. Ομοίως, η ροή του κάθε στοιχείου είναι σχεδόν ίση με το ποσό του στον ξηροτάπητα. Στις αναλύσεις του συνέκρινε τη ροή της συνολικής ξηρής ουσίας στον ξηροτάπητα (αναλογικά στον άνθρακα και συνεπώς στο περιεχόμενο της ενέργειας) με τη ροή μερικών στοιχείων. Τα δεδομένα για το άζωτο και το φωσφόρο παρουσιάζονται στην **Εικόνα 8.2** στο οποίο διασαφηνίζεται η ανάλυση του Vitousek και το πλέον σημαντικό του συμπέρασμα.



**Εικόνα 8.2.** Η σχέση της ροής της ξηρής ουσίας στον ξηροτάπητα προς τις ροές του αζώτου και του φωσφόρου στα δάση των ευκρατών και των τροπικών ζωνών. (Nutrient Use Efficiency = Αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων).

Πηγή: Προσαρμογή από τον Vitousek, 1982.

Όπως βλέπουμε στα διαγράμματα της εικόνας, η παραγωγή βαίνει παράλληλα πιο κοντά στην ροή του αζώτου απ' ό,τι στην αντίστοιχη του φωσφόρου (ή ομοίως του καλίου). Έτσι, αυτός κατέληξε στο συμπέρασμα, απόλυτα λογικά θα φαινόταν, ότι οι παράγοντες οι οποίοι ρυθμίζουν την κυκλική διαδρομή του αζώτου στα δάση, βασικά έλεγχαν την πρωτογενή παραγωγή.

Η μελέτη του Vitousek απέδειξε επίσης, ότι η παραγωγή δεν είναι ευθέως ανάλογη με τη ροή του αζώτου. Μάλλον, τα δάση με χαμηλές ροές έχουν σχετικά μεγαλύτερη παραγωγή ανά μονάδα ανακυκλούμενου αζώτου (NUE = αποτελεσματικότητα της χρήσης των χημικών στοιχείων), σε σύγκριση με αυτά που εμφανίζουν υψηλές ροές.

Δύο είναι οι παράγοντες που προκύπτουν από την αυξημένη αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων. Ο **πρώτος** είναι ότι τα δένδρα αφομοιώνουν περισσότερη ενέργεια ανά μονάδα αφομοιούμενου θρεπτικού στοιχείου και ο **δεύτερος** και εναλλακτικός, ότι τα δένδρα κατακρατούν τα χημικά στοιχεία για να τα επαναχρησιμοποιήσουν, αφού τα προωθήσουν πρώτα πίσω στα κλαδιά λίγο πριν αρχίσει η φυλλόπτωση. Τις δύο αυτές υποθέσεις δεν είναι δυνατόν να τις ξεχωρίσουμε μεταξύ τους από τα δεδομένα της **Εικόνας 8.2**. Εν πάση όμως περιπτώσει, η αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων είναι απόλυτα μεγαλύτερη εκεί, όπου η ροή των θρεπτικών στοιχείων είναι χαμηλότερη. Και αναφερόμενοι πιο συγκεκριμένα στο φωσφόρο, η αποτελεσματικότητά του είναι μεγαλύτερη στις τροπικές ζώνες σε σύγκριση με τα εύκρατα γεωγραφικά πλάτη.

Επειδή η αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων εν μέρει εκφράζει συγκεκριμένες προσαρμογές του φυτού, και εν μέρει μπορεί να είναι μια τυχαία συνέπεια της διαθεσιμότητας των θρεπτικών στοιχείων, είναι δύσκολο να αποδοθεί ένας ρυθμιστικός ρόλος σε κάποιο στοιχείο, με βάση τις σχέσεις της **Εικόνας**

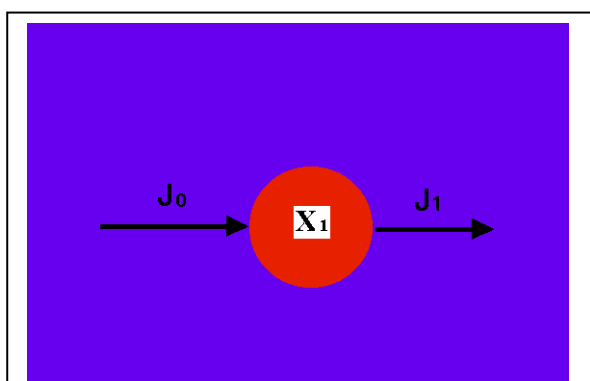
8.2. Έτσι ακριβώς, όπως η αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων ποικίλει τόσο πολύ για το άζωτο, του οποίου η ροή υποθετικά περιορίζει την παραγωγή, τα πρότυπα του φωσφόρου θα μπορούσαν επίσης να αντικατοπτρίζουν διαφορετικές προσαρμογές των φυτών, κάτω από διαφορετικές συνθήκες περιορισμού του φωσφόρου. Λόγω όμως της έλλειψης κάποιου μηχανιστικού μοντέλου της λειτουργίας του οικοσυστήματος, τα πρότυπα αυτά παραμένουν αμφίβολης αξίας.

**Πίνακας 8.2.** Στοιχειακή σύνθεση ως ποσοστό του ξηρού βάρους των φύλλων πλατύφυλλων δένδρων.

	Αριθμός ειδών	N	P	Ca	K
Ζωντανά φύλλα					
Νότιο Οντάριο	34	2,08	0,019 (0,068)	0,721 (0,317)	0,737 (0,269)
Παναμάς	26	(0,41)* 1,87 (0,70)	0,104 (0,046)	1,87 (0,53)	1,233 (0,74)
Φρέσκος ξηροτάπητας φύλλων					
Γκάνα (μικτά είδη)	14	2,10	0,087	2,02	1,00
Ανατολικές Ηνωμένες Πολιτείες		0,68	0,140	2,07	0,65

\* Οι αριθμοί σε παρένθεση είναι οι σταθερές αποκλίσεις μεταξύ των ειδών.  
Πηγή: Ricklefs (1998).

Η αμφιβολία αυτή καθίσταται περισσότερο εμφαντική από κάποια άλλη ανάλυση η οποία βασίζεται μόνο στα δάση της τροπικής ζώνης (Vitousek 1984). Στη αρχή της μελέτης αυτής ο Vitousek συσχετίζει την παραγωγή του ξηροτάπητα (ξηρό βάρος) με την θερμοκρασία και τη βροχόπτωση, όπως ακριβώς έγινε προηγουμένως με τα δεδομένα του Lieth για την πρωτογενή παραγωγή, αφού, όπως αναφέρεται και σε άλλες μελέτες, οι εξωτερικοί δυναμικοί αυτοί παράγοντες ευθύνονται για ένα μεγάλο μέρος, γύρω στο 42%, της διακύμανσης στην παραγωγή του ξηροτάπητα των τροπικών δασών. Στη συνέχεια, συνέκρινε τις μεταβολές των τιμών παραγωγής, οι οποίες



**Εικόνα 8.3.** Αναπαράσταση μιας μονάδας σε ένα μοντέλο οικοσυστήματος με εισροή ( $J_1$ ), εκροή ( $J_0$ ) και μέγεθος μονάδας ή δεξαμενής ( $X_1$ ).

προβλέφθηκαν από το ύψος των κατακρημνισμάτων και τη θερμοκρασία, με τις αποτελεσματικότητες της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων του φωσφόρου και του αζώτου. Τα υπόλοιπα είχαν στατιστικά σημαντική σχέση με την αποτελεσματικότητα της χρήσης του θρεπτικού στοιχείου του φωσφόρου, αλλά όχι την ίδια με αυτή του αζώτου. **Μήπως όμως αυτό σημαίνει ότι ο φωσφόρος ρυθμίζει την παραγωγή;**

Οι αναλύσεις του είναι πολύ δύσκολο να ερμηνευθούν από την επίδραση της κατακράτησης των θρεπτικών στοιχείων στην

αποτελεσματικότητας της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων. Τα περιεχόμενα σε άζωτο και φωσφόρο της ζωντανής βλάστησης δεν είναι σε πολύ καλό βαθμό γνωστά, όπως τα αντίστοιχα περιεχόμενα στον ξηροτάπητα. Αλλά αρκετές μελέτες παρουσιάζουν μικρή διαφορά ανάμεσα στα θερμόβια ( $C_4$  – φυτά) και τα ψυχρόβια ( $C_3$  – φυτά) είδη ή μεταξύ των δασών σε μια ζώνη γεωγραφικού πλάτους (**Πίνακας 8.2**). Η χαμηλότερη αποτελεσματικότητα της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων, όπως υπολογίστηκε από τον ξηροτάπητα, ανταποκρίνεται στα περιεχόμενα του αζώτου και του φωσφόρου της ζωντανής βλάστησης, δείχνοντας ότι οι υψηλότερες αποτελεσματικότητες της χρήσης των θρεπτικών στοιχείων προκύπτουν από τη μεγαλύτερη κατακράτηση των θρεπτικών στοιχείων στη βλάστηση, παρά στις χαμηλότερες απαιτήσεις σε θρεπτικά στοιχεία για την παραγωγή.

Με σκοπό να ξεδιαλύνουμε τους παράγοντες οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για την ρύθμιση της λειτουργίας του οικοσυστήματος, θα αναπτύξουμε απλά μοντέλα συστημάτων με ενσωματωμένες εκφράσεις για τα αποτελέσματα των παραγόντων αυτών. Ακολούθως, θα διερευνήσουμε πως η μεταβολή στους παράγοντες αυτούς παράγει διαγνωστική, μετρήσιμη μεταβολή των ιδιοτήτων του οικοσυστήματος. Αλλά, ας αρχίσουμε με μερικά πιο βασικά θέματα.

#### 8.4. Συστηματική προσέγγιση της παρουσίας των παραγόντων οι οποίοι ρυθμίζουν την λειτουργία του οικοσυστήματος

Κάθε μορφή του οποιουδήποτε θρεπτικού στοιχείου ή της ενέργειας μέσα σε ένα σύστημα είναι μια διακεκριμένη μονάδα (department, διαμέρισμα), το οποίο θα χαρακτηρίσουμε  $X_i$  για την ίση μορφή του (π.χ. οργανικό - N, αμμωνία, νιτρικό άλας), και κάθε μονάδα παρουσιάζει εισροές και εκροές, τις οποίες θα χαρακτηρίσουμε με το  $J_s$ . Ένα σχηματικό διάγραμμα μιας μονάδας ( $X_i$ ) με μια εισροή ( $J_0$ ) και μια εκροή ( $J_1$ ) φαίνεται στην **Εικόνα 8.3**. Εάν η μονάδα είναι νερό στον κάδο μας, τότε  $J_0$  είναι η ροή από την κρήνη και  $J_1$  αυτό το οποίο διαρρέει (διαφεύγει) μέσω της οπής του πυθμένα. Οι νόμοι της διατήρησης της ύλης και της ενέργειας υπαγορεύουν ότι ο ρυθμός αλλαγής της ποσότητας του νερού στον κάδο ( $dX_1 / dt$ ) ισούται με τη διαφορά μεταξύ της εισροής και της εκροής, ή με την αλγεβρική εξίσωση **8.2**:

$$dX_1 / dt = J_0 - J_1 \quad (8.2)$$

Η ποσότητα του νερού στον κάδο ευρίσκεται σε μια σταθερή κατάσταση (ήτοι:  $dX_1 / dt = 0$ ), όταν η εκροή ισούται με την εισροή ( $J_1 = J_0$ ).

Κάθε ροή ( $J$ ) είναι δυνατό να είναι σταθερή ή να ποικίλει, γεγονός το οποίο εξαρτάται από την κατάσταση των άλλων παραγόντων, συμπεριλαμβανομένης και της τιμής των  $X$  και των τιμών των εξωτερικών δυναμικών λειτουργιών. Αυτές τις μεταβαλλόμενες ροές μπορούμε συμβολικά να τις χαρακτηρίσουμε με την **συνάρτηση 8.3**:

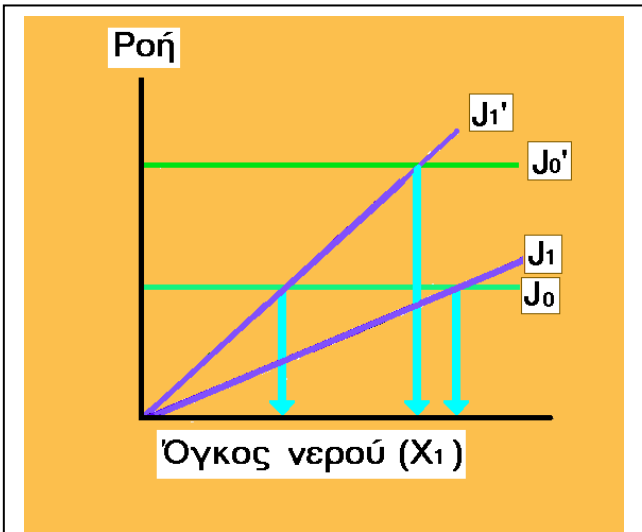
$$J = f(X, S, P) \quad (8.3)$$

Όπου:  $f$  σημαίνει ότι  $J$  είναι μια συνάρτηση των ευρισκόμενων μέσα στην παρένθεση τιμών,

$S$  αναπαριστά την κατάσταση του συστήματος (π.χ. ο αριθμός και το μέγεθος των οπών οι οποίοι υπάρχουν στον πυθμένα του κάδου, η διαθέσιμη για τη



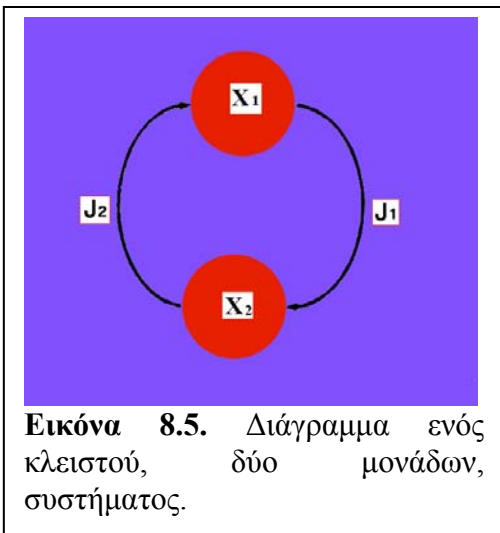
φωτοσύνθεση φυλλική επιφάνεια, η πυκνότητα του πληθυσμού των αζωτοποιητικών βακτηρίων), και **P** συμβολίζει ποικίλες παραμέτρους οι οποίες αντιστοιχούν στις εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες.



**Εικόνα 8.4.** Το αποτέλεσμα της αλλαγής των ρυθμών της εισροής ( $J_0$ ) και της εκροής ( $J_1$ ) στον όγκο του νερού ( $X_1$ ) στον κάδο. Επειδή το νερό εγκαταλείπει τον κάδο μέσω της οπής του πυθμένα, ο ρυθμός της εκροής είναι ανάλογος με την πίεση του νερού στον πυθμένα, και συνεπώς με το βάθος και τον όγκο του νερού.

Επανερχόμενοι στο παράδειγμα του κάδου, ας υποθέσουμε ότι  $J_0$  είναι μια σταθερά, και ότι η  $J_1$  αυξάνει σε ευθεία αναλογία με τον όγκο του ύδατος στον κάδο, ήτοι:  $J_1 = k_1 X_1$ . Καθώς ο κάδος γεμίζει, η ασκούμενη στον πυθμένα του κάδου πίεση του ύδατος αυξάνει τη ροή του ύδατος μέσα από την οπή. (Πρακτικά, αυτή δεν είναι μια γραμμική συνάρτηση, αλλά αν την παρουσιάσουμε έτσι, οι σκοποί μας θα εξυπηρετηθούν καλύτερα). Η ποσότητα του ύδατος στον κάδο ( $X_1$ ) φτάνει σε μια σταθερή κατάσταση, με την προϋπόθεση βέβαια ότι ο κάδος είναι αρκετά μεγάλος, όταν:  $J_0 = k_1 X_1$ . Αυτό μπορεί να τροποποιηθεί για να δείξει ότι η ποσότητα του ύδατος στη σταθερή κατάσταση είναι ίση με  $J_0 / k_1$ . Συνεπώς, όταν η τιμή της δυναμικής λειτουργίας ( $J_0$ )

αυξάνει, το νερό φτάνει στο υψηλότερο επίπεδο του κάδου. Μειώνοντας τη διάμετρο της οπής του πυθμένα (μεταβλητή κατάστασης  $k_1$ ) έχουμε το ίδιο αποτέλεσμα (**Εικόνα 8.4**).



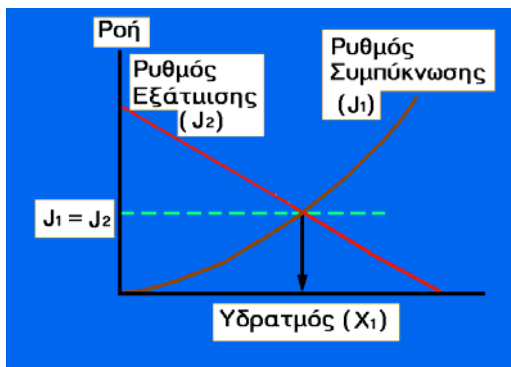
**Εικόνα 8.5.** Διάγραμμα ενός κλειστού, δύο μονάδων, συστήματος.

Τα μοντέλα της μιας μονάδας (κάδος εν προκειμένω) μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να περιγραφούν οργανισμοί ή πληθυσμοί, απαιτούνται όμως, δύο τουλάχιστον μονάδες για να αναπαρασταθεί η εσωτερική κυκλική διαδρομή των στοιχείων μέσα στα οικοσυστήματα, και τα ρεαλιστικά μοντέλα συστημάτων μπορούν να καταστούν περισσότερο πολύπλοκα.

Ας εξετάσουμε λοιπόν την απλούστατη περίπτωση: δύο μονάδες που ανακυκλώνουν ένα στοιχείο μεταξύ τους (**Εικόνα 8.5**). Τα μεγέθη των μονάδων είναι  $X_1$  και  $X_2$ , και οι ροές είναι  $J_1$  και  $J_2$ . Όπως είδαμε παραπάνω, το  $J_s$  αναπαριστά συναρτήσεις. Αυτές μπορεί να

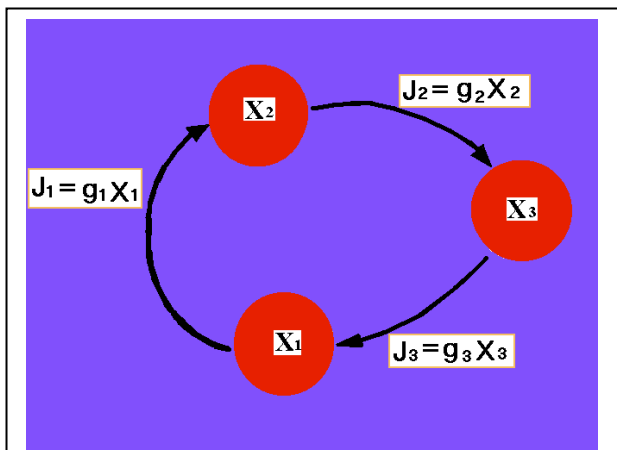
είναι μηδενικού βαθμού, περίπτωση στην οποία το  $J$  είναι σταθερό ( $J = c$ ), πρώτου βαθμού (γραμμική) στην οποία το  $J_1$  είναι μια συνάρτηση του  $X_1$ , ή δεύτερου βαθμού (τετραγωνική), όπου το  $J_1$  είναι συνάρτηση αμφοτέρων των  $X_1$  και  $X_2$ .

Πολύ λίγα πράγματα μπορεί να πει κάποιος για την λειτουργία ενός συγκεκριμένου συστήματος χωρίς να γνωρίζει τις λεπτομέρειες των συναρτήσεων ροής. Το απλό μοντέλο όμως μπορεί να μας οδηγήσει σε μια γενικευμένη κατανόηση μερικών βασικών χαρακτηριστικών. Ο παγκόσμιος κύκλος του ύδατος, για παράδειγμα, μπορεί να θεωρηθεί ότι αποτελείται από δύο μονάδες, την αέρια ( $X_1$ ) και την υγρή ( $X_2$ ). Η γνώση της φυσικής της σταθερής αλλαγής του ύδατος μας επιτρέπει να περιγράψουμε, σε πολύ γενικούς όρους, τις συναρτήσεις για τις ροές. Τα κατακρημνίσματα ( $J_1$ ) είναι μια εξίσωση πρώτου βαθμού η οποία εξαρτάται μόνο από το ( $X_1$ ) αλλά και σε ποικίλες εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες, όπως για παράδειγμα μια απ' αυτές είναι η θερμοκρασία του αέρα. Η ποσότητα του ύδατος η οποία ευρίσκεται στην επιφάνεια της Γης ( $X_2$ ), προφανώς, πολύ λίγο επηρεάζει άμεσα τα κατακρημνίσματα. Ο αέρας, σε μια δεδομένη θερμοκρασία, έχει μια πολύ περιορισμένη ικανότητα συγκράτησης ύδατος στην αέρια του κατάσταση, και έτσι, η συμπύκνωση αυξάνεται δυσανάλογα, καθώς το νερό με την αερίά του κατάσταση αυξάνεται προς αυτό το όριο.



**Εικόνα 8.6.** Με την αύξηση της αέριας μορφής του ύδατος στην ατμόσφαιρα, ο ρυθμός της εξάτμισης αυξάνεται και ο ρυθμός της συμπύκνωσης μειώνεται. Αυτό δημιουργεί ένα επίπεδο ισορροπίας της αέριας μορφής του νερού στην ατμόσφαιρα, στο οποίο σημείο η εξάτμιση ισούται με την συμπύκνωση.

Η εξάτμιση ( $J_2$ ) είναι μια δευτεροβάθμια εξίσωση η οποία εξαρτάται από το εμβαδόν της επιφάνειας του ύδατος (υδάτινες επιφάνειες) (κάποια συνάρτηση του  $X_2$ ), την πίεση του ατμού στην ατμόσφαιρα (αναλογική προς το  $X_1$ ) και τις εξωτερικές δυναμικές λειτουργίες, θερμοκρασία και έκθεση στο ηλιακό φως (ένταση του ηλιακού φωτός). Σε παγκόσμια κλίμακα, τα κατακρημνίσματα προφανώς, έχουν ένα μικρότερο αποτέλεσμα στην συνολική έκταση της επιφάνειας του ύδατος, απ' όση έχει η εξάτμιση στην ατμοσφαιρική αέρια κατάσταση του ύδατος, έτσι ώστε η μονάδα  $X_2$  στη συνάρτηση  $J_2$  θα ήταν δυνατό να αγνοηθεί. Συνεπώς, μπορούμε να σκιαγραφήσουμε τα γενικά χαρακτηριστικά του υδρολογικού κύκλου στο γράφημα, στο οποίο συσχετίζεται το  $J_1$  και το  $J_2$  με το  $X_1$  (Εικόνα 8.6). Το μοντέλο εμφανίζει ότι το σύστημα αποδέχεται μια σταθερή κατάσταση με το  $J_1 = J_2$  στο  $X_1$  και ότι οι αλλαγές στις δυναμικές λειτουργίες επηρεάζουν το  $J_1$  ή το  $J_2$  (αλλαγή στη θερμοκρασία για παράδειγμα) ρυθμίζουν το σημείο ισορροπίας για όλο το σύστημα.



**Εικόνα 8.7.** Διάγραμμα του συστήματος του Lotka με τρεις μονάδες στο οποίο η ροή μεταξύ του ενός με το επόμενο είναι μια λειτουργία μόνο της πρώτης μονάδας.

Τέλος, αξίζει να σημειωθεί ότι το μοντέλο αυτό μπορεί κάλλιστα να χρησιμοποιηθεί για την πρόβλεψη

των καιρικών συνθηκών μιας περιοχής.

### 8.5. Το πρώτο μοντέλο της λειτουργίας του οικοσυστήματος (A. J. Lotka)

Ο A. J. Lotka στο βιβλίο του «Τα στοιχεία της Φυσικής Βιολογίας» (Elements of Physical Biology, 1925), ερεύνησε την συμπεριφορά των βιολογικών συστημάτων, χρησιμοποιώντας τις ιδέες της θερμοδυναμικής και τα εργαλεία των μαθηματικών μοντέλων που δανείστηκε από την μελέτη των χημικών ισοδυνάμων και άλλων φυσικών δεδομένων. Στο διάστημα μερικών σελίδων σκιαγράφησε την εφαρμογή των συστηματικών μοντέλων για την ερμηνεία των κυκλικών διαδρομών των θρεπτικών στοιχείων στα οικοσυστήματα. Χειρίστηκε την συγκεκριμένη υπόθεση των τριών μονάδων (δεξαμενών)  $X_1, X_2, X_3$ , μέσω των οποίων κάποια χημικά στοιχεία ή άλλα μέταλλα, διανύουν ένα κύκλο με ροές  $J_1, J_2, J_3$  (Εικόνα 8.7).

Κάθε αλλαγή σε οποιοδήποτε μονάδα, για παράδειγμα η αλλαγή  $dX_1/dt$ , ισούται με τη διαφορά η οποία παρατηρείται μεταξύ των ροών εντός και εκτός της μονάδας ( $J_3$  και  $J_1$  στην περίπτωση της πρώτης μονάδας 1). Για να επεξηγήσει τη συμπεριφορά ενός τέτοιου συστήματος, περιέγραψε κάθε ροή ως συνάρτηση πρώτου βαθμού  $f_i(X_i)$ , η οποία αυθαίρετα έχει τη μορφή  $g_i X_i$ , όπου  $g_i$  είναι ο ρυθμός στον οποίο το υλικό της μονάδας  $i$  μεταφέρεται στην επόμενη μονάδα. Έτσι,  $dX_1/dt = g_3 X_3 - g_1 X_1$ . Όταν το σύστημα ευρίσκεται σε σταθερή κατάσταση, όλες οι ροές είναι ίσες, ήτοι:  $J_1 = J_2 = J_3$ , ή  $g_1 X_1 = g_2 X_2 = g_3 X_3$ . Επειδή  $X_i = J_i/g_i$  και όλα τα  $J_s$  είναι ίσα, τα μεγέθη των μονάδων ευρίσκονται στις σχετικές αναλογίες της σχέσης 8.4, ήτοι:

$$X_1 : X_2 : X_3 = 1/g_1 : 1/g_2 : 1/g_3 \quad (8.4)$$

Συνεπώς, εάν όλες οι μονάδες του συστήματος περιέχουν ένα σύνολο  $M = (X_1 + X_2 + X_3)$  του ανακυκλούμενου υλικού, το ποσό σε οποιαδήποτε μονάδα είναι η αναλογία στη μονάδα αυτή ( $P_i$ ) επί το σύνολο (δηλαδή,  $P_i \cdot M$ ). Η αναλογία εξαρτάται αυστηρά από τις λειτουργίες  $g_i$  διότι:

$$P_i = \frac{X_i}{X_1 + X_2 + X_3} = \frac{1/g_i}{1/g_1 + 1/g_2 + 1/g_3} \quad (8.5)$$

Μια μικρή αλγεβρική διαφοροποίηση δίνει τις παρακάτω εξισώσεις για το μέγεθος του μονάδας και τη ροή:

$$J = M \left( \frac{g_2 g_3}{g_1 + g_2 + g_3} \right) \quad (8.6)$$

και

$$X_1 = g_1 X_1 = M \left( \frac{g_1 g_2 g_3}{g_1 + g_2 + g_3} \right) \quad (8.7)$$

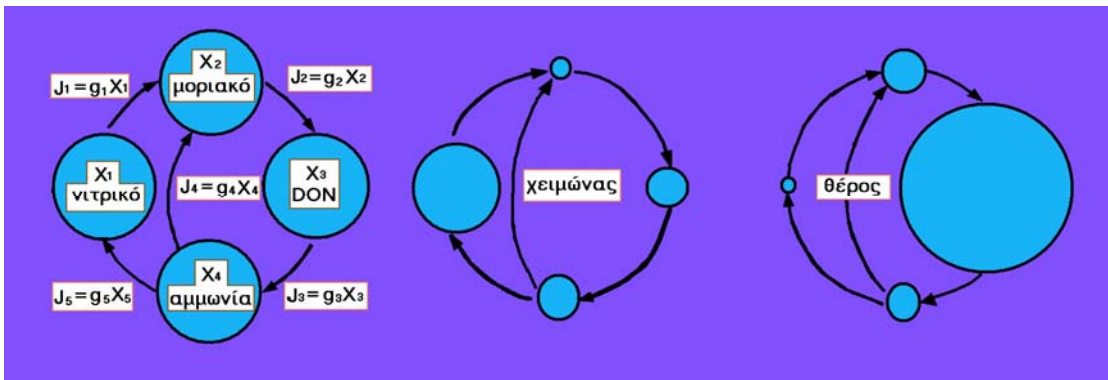
Οι εξισώσεις αυτές υποδηλώνουν ότι η δομή ( $X_s$ ) και η λειτουργία ( $J_s$ ) του συστήματος καθορίζονται από τις λειτουργίες μεταφοράς ( $g_s$ ), οι οποίες ενσωματώνουν τις εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές και τους εσωτερικούς ελέγχους ανάδρασης.

Το παράγωγο της εξίσωσης για  $J$  με αναφορά στο  $g$ , μας λέγει πόσο ευαίσθητο είναι το  $J$  στις αλλαγές της έκφρασης αυτής. Το παράγωγο το οποίο έχει την ίδια μορφή για όλα τα  $g_s$  στο παραπάνω μοντέλο είναι:

$$= M \left[ \frac{dJ}{dg_1} = \frac{g_2 g_3 (g_2 + g_3)}{(g_1 + g_2 + g_3)^2} \right] \quad (8.8)$$

Το ερώτημα λοιπόν είναι: **Μπορούμε να καθορίσουμε πότε οι αλλαγές στο ρυθμό του ( $g$ ) ενός μετασχηματισμού επηρεάζει την συνολική ανακύκλωση ( $J$ ) περισσότερο από την αλλαγή από το ένα στο άλλο;**

Επειδή το  $g_1$  εμφανίζεται μόνο στον παρανομαστή της έκφρασης  $dJ / dg_1$ , όσο μεγαλύτερη είναι η τιμή του  $dg_1$ , σε σχέση με το  $dg_2$  και το  $dg_3$ , τόσο μικρότερη είναι η ευαισθησία του  $J$  προς το  $g_1$ . Κατ' εναλλαγή, όσο το  $g_1$  καθίσταται πολύ μικρό, η ευαισθησία του  $J$  στις αλλαγές του  $g_1$  πλησιάζει ένα μέγιστο του  $Mg_2g_3 / (g_2 + g_3)$ .



**Εικόνα 8.8.** Μοντέλο συστήματος πρώτου βαθμού της κυκλική διαδρομής του αζώτου, στο οποίο εμφανίζονται οι αλλαγές στα μεγέθη των μονάδων μεταξύ καλοκαιριού και χειμώνα.

Πηγή: Μεταφορά από τους Liao και Lean (1978).

Όπως απέδειξε ο Lotka, οι σχετικές ευαισθησίες του  $J$  προς το  $g_1$  και το  $g_2$ , για παράδειγμα, καθορίζονται από το λόγο:

$$\frac{dJ / dg_1}{dJ / dg_2} = \frac{g_2 g_3 (g_2 + g_3)}{g_1 g_3 (g_1 + g_3)} \quad (8.9)$$

Συνεπώς, εάν  $g_1 < g_2$ , τότε  $dJ / dg_2 > dJ / dg_1$ .

Το μαθηματικό αυτό μοντέλο μας λέγει ότι οι διαφορές στη δομή μεταξύ των συστημάτων πιθανόν να προέρχονται από τις διαφορές οι οποίες οφείλονται στους χαμηλότερους ρυθμούς μεταφοράς. Οι χαμηλοί ρυθμοί μεταφοράς επιβραδύνουν τις διαδρομές της ροής των υλικών μέσω ενός συστήματος, αποτέλεσμα το οποίο οδηγεί

στη συσσώρευση του υλικού στην αμέσως επόμενη μονάδα (χώρο ίσως;). Συνεπώς, η υπογραμμισμένη αιτία της μεταβολής στη ροή μέσω ενός συστήματος θα μπορούσε να είναι εμφανής στις αλλαγές των υλικών μεταξύ των μονάδων του συστήματος. Για παράδειγμα, εάν μια αύξηση του J συνοδεύεται από μια αλλαγή του υλικού από το μονάδα 1 προς τα μονάδες 2 και 3, μπορούμε να συμπεράνουμε ότι υπεύθυνη γι αυτό ήταν μια αύξηση στη λειτουργία του  $g_1$ . Για να διευκρινιστούν πληρέστερα οι ρόλοι των μεταβλητών θέσης, των αναδράσεων του εσωτερικού ελέγχου, και των εξωτερικών δυναμικών λειτουργιών στην αλλαγή αυτή, θα απαιτηθεί πρόσθετη μελέτη του συστήματος, αλλά οι προσπάθειες έρευνας θα μπορούν κατά μεγάλο βαθμό να εστιαστούν σωστά, αν ληφθούν σοβαρά υπόψη οι ιδέες του μοντέλου του συστήματος.

## 8.6. Τα μεγέθη των μονάδων και η εκτίμησή τους μέσω των σχετικών ρυθμών μεταφοράς

Η κυκλική διαδρομή του αζώτου μέσα σε μια στήλη ύδατος γενικά ακολουθεί το μονοπάτι (αμμωνία  $\rightarrow$  νιτρικά άλατα)  $\rightarrow$  μοριακό -N  $\rightarrow$  οργανικό άζωτο σε διάλυση [D(issolved) O(rganic) N(itrogen)]  $\rightarrow$  (αμμωνία  $\rightarrow$  νιτρικά)<sup>10</sup>. Οι Liao και Lean (1978) στη μελέτη τους για τους μετασχηματισμούς του αζώτου σε μια υδάτινη στήλη μέσα στον κόλπο του Quinte, Ontario, παρατήρησαν ότι τα μεγέθη κάποιων μονάδων άλλαζαν ριζικά με τις εποχές (**Εικόνα 8.8**). Μεταξύ χειμώνα και καλοκαιριού, το μοριακό και το οργανικό άζωτο σε διάλυση αυξήθηκαν, ενώ τα νιτρικά ελαττώθηκαν. Η αλλαγή αυτή συνεπάγεται ότι η πρωταρχική διαφορά μεταξύ της κυκλικής διαδρομής του αζώτου το καλοκαίρι και το χειμώνα είναι ο ρυθμός της πρόσληψης των νιτρικών από το φυτοπλαγκτόν. Ένα απλό μοντέλο συστήματος πρώτης τάξης θα μας διασαφηνίσει πως μπορούμε να χειριστούμε την ιδέα αυτή.

Όταν το σύστημα της **Εικόνας 8.8** έχει επιτύχει μια σταθερή κατάσταση, οι ροές εντός και εκτός κάθε μονάδας πρέπει να είναι ισορροπημένες. Για παράδειγμα,  $J_2 = J_3$ ,  $J_3 = J_4 + J_5$ , κ.ο.κ. Συνεπώς, κάτω από σταθερές καταστατικές συνθήκες έχουμε το μαθηματικό μοντέλο:

$$g_2 X_2 = g_3 X_3 = (g_4 + g_5) X_4 = g_1 X_1 = g_4 X_4 \quad (8.10)$$

Από τις τελευταίες δύο ποσότητες, μπορούμε να δείξουμε αλγεβρικά ότι  $X_1 / X_2 = g_5 / g_1$ , και κάνοντας τις κατάλληλες αντικαταστάσεις επιτυγχάνουμε τη **σχέση 8.11**:

$$X_1 : X_2 : X_3 : X_4 = \frac{g_5}{g_1(g_4 + g_5)} : 1/g_2 : 1/g_3 : 1/(g_4 + g_5) \quad (8.11)$$

Τοποθετώντας κάθε  $X_i$  ίσο με την αναλογία του επί του συνολικού αζώτου μας επιτρέπει να εκτιμήσουμε τις σχετικές τιμές για τα  $g_i$ s κατά το χειμώνα και το καλοκαίρι (**Πίνακας 8.3**).

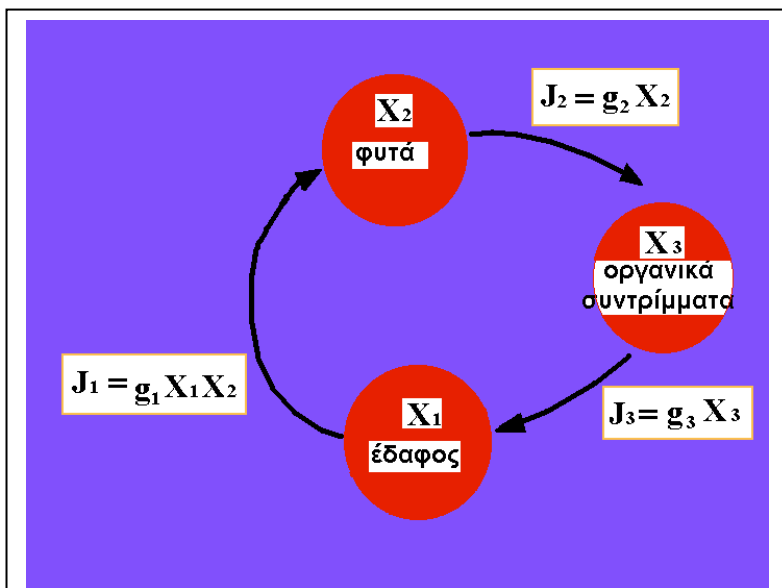
<sup>10</sup> Τα φύκη είναι δυνατόν να αφομοιώνουν είτε αμμωνία είτε νιτρικά άλατα, ενώ τα νιτρόδη μετατρέπονται πολύ εύκολα σε νιτρικά ώστε εδώ αυτό μπορούμε να το αγνοήσουμε.

Οι τιμές αυτές δείχνουν ότι η σχέση  $g_1 / g_5$  είναι χαμηλότερης τάξης μεγέθους κατά την διάρκεια του χειμώνα έναντι αυτής του καλοκαιριού. Το άθροισμα  $g_4 + g_5$  ελαφρά διαφέρει ανάμεσα στις εποχές, σε σχέση με το  $g_2$  και το  $g_3$ , έτσι ώστε να καθίσταται προφανές ότι είναι η τιμή του  $g_1$  η οποία προκαλεί την μείωση μεταξύ καλοκαιριού και χειμώνα (το  $g_1$  περιγράφει το ρυθμό αφομοίωσης του νιτρικού αζώτου από τα φυτά). Στη διάρκεια του χειμώνα αυτό σαφέστατα μειώνεται σε μεγάλο βαθμό συγκρινόμενο με την αζωτοποίηση ( $g_5$ ) και την αμμωνιοποίηση ( $g_3$ ), υποδηλώνοντας ότι κάποιος παράγοντας, όπως για παράδειγμα το φως, μπορεί να περιορίζει την παραγωγή και συνεπώς την αφομοίωση.

**Πίνακας 8.3.** Ρυθμοί μεταφοράς ( $g_1$ ) για το άζωτο στον κόλπο του Quinte, Ontario.

		Χειμώνας	Καλοκαίρι
$g_2$	Παραγωγή διαλυτού οργανικού αζώτου (DON), μετά από βοσκή, έκκριση και διαρροή	8,0	4,1
$g_3$	Αμμωνιοποίηση	4,4	2,0
$g_4 + g_5$	Αφομοίωση της αμμωνίας συν αζωτοποίηση	4,2	4,7
$g_1 / g_5(g_4 + g_5)$		2,4	24,0
$g_1 / g_5$	Λόγος της νιτρικής αφομοίωσης προς την αζωτοποίηση	0,6	5,1

Πηγή: Από τα δεδομένα των Liao και Lean (1978).



**Εικόνα 8.9.** Μοντέλο συστήματος δεύτερου βαθμού της κυκλική διαδρομής του αζώτου, σε ένα δασικό οικοσύστημα. Ας σημειωθεί ότι η αφομοίωση του αζώτου από τα φυτά είναι μια λειτουργία τόσο της διαθεσιμότητας του αζώτου στο έδαφος όσο και της ποσότητας τη ζώσας φυτικής βιομάζας.

Το παραπάνω μοντέλο είναι δυνατό να υπεραπλοποιηθεί ή ακόμη και να παρουσιάζει σε μια υδάτινη στήλη, με εσφαλμένο τρόπο τους μετασχηματισμούς του αζώτου. Απλώς παρουσιάστηκε για να επιδείξει μια απλή προσέγγιση του θέματος. Άλλωστε τα περισσότερα μοντέλα συστημάτων είναι πολύ περισσότερο πολύπλοκα και συχνά περιλαμβάνουν δεκάδες μονάδων και εξισώσεις υψηλότερου βαθμού από τον πρώτο. Στο απλό μοντέλο που παρουσιάστηκε, για παράδειγμα, οι ροές  $J_1$  και  $J_4$  με απόλυτη σχεδόν βεβαιότητα, θα μπορούσαν να αντιπροσωπεύονταν από δευτεροβάθμιες εξισώσεις οι οποίες θα εμπεριείχαν το  $X_2$  (τον πληθυσμό του

φυτοπλαγκτόν ο οποίος πραγματοποιεί την αφομοίωση διότι άλλωστε, τίποτε δεν είναι δυνατό να καταστεί αφομοιώσιμο εν τη απουσία των φυτών).

Περισσότερο ρεαλιστικές εξισώσεις θα μπορούσαν να αναπτυχθούν για συγκεκριμένα συστήματα, αλλά τα απλοποιημένα μοντέλα, όπως αυτό το οποίο ακολουθεί, μπορεί επίσης να υπηρετήσει την άμεση διερεύνηση, σε περισσότερο γενικές συγκρίσεις, της λειτουργίας μεταξύ των οικοσυστημάτων.

### 8.7. Μοντέλο για τα χερσαία οικοσυστήματα [με ενσωματωμένες μονάδες για το έδαφος, τη φυτική βιομάζα και τα οργανικά συντρίμματα (detritus)]

Εάν προσπαθήσουμε να προβούμε σε ακραίες συγκρίσεις μεταξύ των χερσαίων οικοσυστημάτων, θα παρατηρήσουμε, ότι οι μετρήσεις της καθαρής πρωτογενούς παραγωγικότητας  $\{g \text{ (ξηρής ύλης)/m}^2\text{/έτος}\}$  μεταξύ των ερημικών θάμνων (70) και του τροπικού δάσους της βροχής (2.000) απέχουν σχεδόν τριάντα φορές. Η απόκλιση αυτή σχετίζεται ξεκάθαρα με το κλίμα, παρότι οι οικολόγοι δεν έχουν ακόμη μέχρι σήμερα διασαφηνίσει που οι εξωτερικές δυναμικές μεταβλητές ασκούν την επίδρασή τους στο σύστημα. Μια προσέγγιση του θέματος μέσω του συστήματος μπορεί να μας δώσει το μίτο ο οποίος στην περίπτωση αυτή, θα μας οδηγήσει στις λεωφόρους της μελέτης του θέματος.

Ας πάρουμε λοιπόν και πάλι την κυκλική διαδρομή του αζώτου. Θα αναπαραστήσουμε ένα οικοσύστημα το οποίο εμφανίζει τρεις μονάδες. ήτοι: το ανόργανο έδαφος ( $X_1$ ), τη ζώσα φυτική βιομάζα ( $X_2$ ), και τα οργανικά συντρίμματα ( $X_3$ ) με τις αντίστοιχες ροές  $J_1, J_2, J_3$  (Εικόνα 8.9). [Τα ζώα υποβαθμίζονται στην κατάσταση αυτή του ασήμαντου παρασίτου, οι δραστηριότητες των μικροοργανισμών είναι ασαφείς (ή πολύπλοκες) στη ροή  $J_3$ ]. Η ροή  $J_2$  (η ετήσια πτώση των φύλλων και των άλλων συντριμμάτων) και η ροή  $J_3$  (η ορυκτοποίηση των οργανικών συντριμμάτων από τους οργανισμούς) μπορούν να θεωρηθούν ως εξισώσεις πρώτου βαθμού. Η αφομοίωση πρέπει να σχεδιαστεί ως μοντέλο εξίσωσης δευτέρου βαθμού, διότι οι ρυθμοί της εξαρτώνται τόσο από την διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων όσο και την πληθώρα των φυτών.

Συνεπώς, κάτω από συνθήκες σταθερής κατάστασης επιτυγχάνουμε τις σχέσεις:

$$g_1 X_1 X_2 = g_2 X_2 = g_3 X_3 \quad (8.12)$$

και

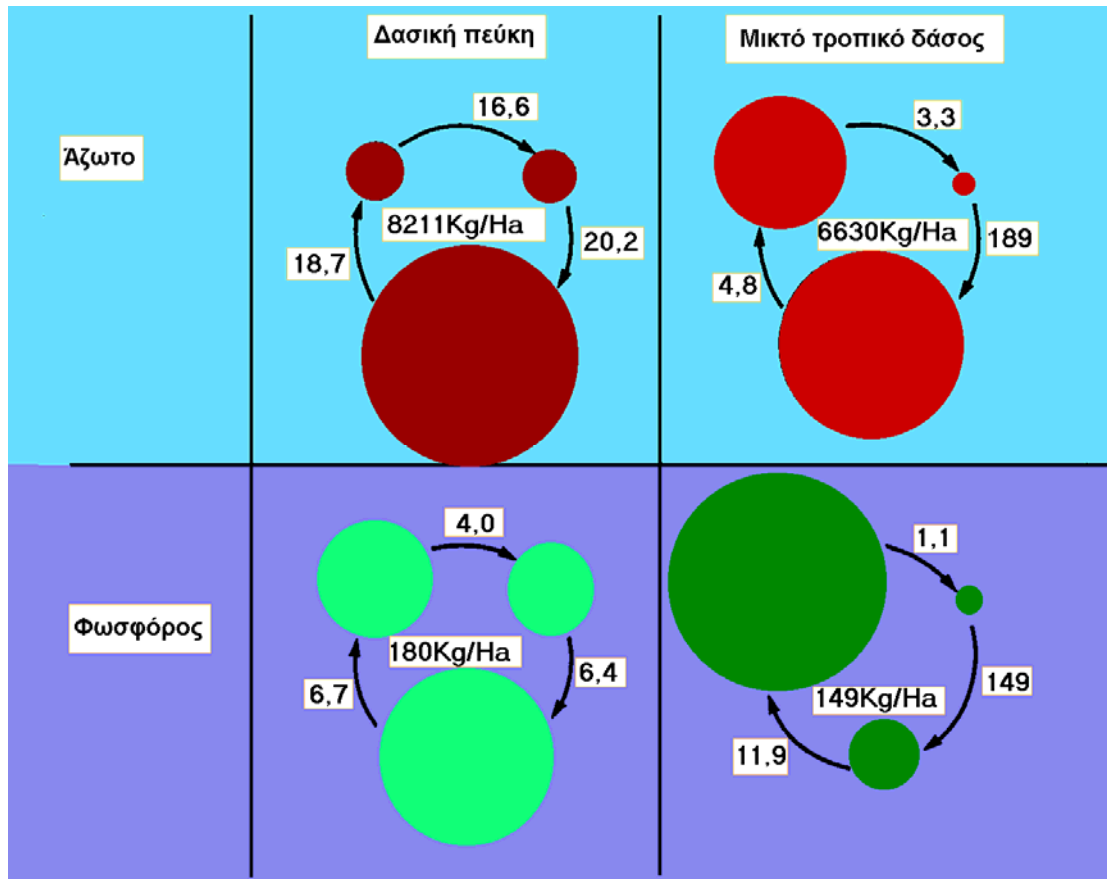
$$X_1 : X_2 : X_3 : X_4 = 1/g_1 : 1/g_2 : 1/g_3 \quad (8.13)$$

Το απλό μοντέλο προσφέρει μερικές εκπλήξεις. Για παράδειγμα, το επίπεδο του ανόργανου αζώτου το έδαφος, ως επί το πλείστον σε νιτρική μορφή ( $X_1$ ) ισούται με το λόγο του  $g_2$  (ρυθμός παραγωγής οργανικών συντριμμάτων) προς το  $g_1$  (ρυθμός αφομοίωσης του αζώτου) και είναι ανεξάρτητο του  $g_3$  (ρυθμός μικροβιακής ανασύνθεσης του ανόργανου αζώτου). Αυτό δεν σημαίνει ότι η ροή του αζώτου είναι ανεξάρτητη από το  $g_3$ . Η εξίσωση η οποία εκφράζει τη ροή, ως μια λειτουργία των ρυθμών του  $g_i$  είναι τρόπον τινά πολυσύνθετη, αλλά με λίγη άλγεβρα είναι δυνατό να παρουσιαστεί με τη μορφή:

$$J = \frac{g_2 g_3 (g_1 - g_2)}{g_1 (g_2 + g_3)} \quad (8.14)$$

Επειδή οι ροές των στοιχείων είναι δύσκολο να μετρηθούν άμεσα, υποχρεούμεθα να εκτιμήσουμε τις σχετικές τιμές των  $g_i$  από τα μεγέθη των μονάδων, διάφορες στους σχετικούς ρυθμούς των μεταφορών μεταξύ των μονάδων, σε διαφορετικά συστήματα μπορεί, εντούτοις, να συνεισφέρει ιδέες στα σημεία του ελέγχου της ανατροφοδότησης.

Ο D. J. Ovington (1962) κατέταξε σε πίνακα του εκτιμητές των διαμερισματικών μεγεθών (μονάδες) των διαφόρων στοιχείων στα δασικά οικοσυστήματα. Για εποπτικούς λόγους, θα συγκρίνουμε τους κύκλους του αζώτου και του φωσφόρου σε μια συστάδα δασικής πεύκης (*Pinus sylvestris*) ηλικίας 47 ετών της Αγγλίας και μιας συστάδας μικτού τροπικού δάσους της Γκάνα ηλικίας 50 ετών, τα διαμερισματικά μεγέθη και τις σχετικές τιμές των οποίων παρουσιάζονται στην **Εικόνα 8.10**.



**Εικόνα 8.10.** Μεγέθη μονάδων και τιμών για το άζωτο και τον φωσφόρο που εκτιμήθηκαν από διαμερισματικά μεγέθη σε συστάδες δασικής πεύκης (Αγγλία, D. J. Ovington, 1962) και τροπικού δάσους (Γκάνα, Greenland & Kowal, 1960).

Οι διαφορές είναι εντυπωσιακές. Στην Αγγλία, για αμφότερα άζωτο και φωσφόρο, οι τιμές των  $g_1$ ,  $g_2$  και  $g_3$  είναι σχεδόν ίσης αξίας. Στον κύκλο του αζώτου του δάσους της Γκάνα, οι τιμές των  $g_1$  και  $g_2$  είναι όμοια αλλά η τιμή του  $g_3$  είναι μεγαλύτερη, σχεδόν δύο κλάσεις μεγέθους. Έτσι, η αναγέννηση των ανόργανων θρεπτικών ουσιών προφανώς οδεύει πολύ πιο γρήγορα στους τροπικούς απ' ό



εύκρατες περιοχές, γεγονός που επιβεβαιώνεται από άμεσες μετρήσεις της αποσύνθεσης του ξηροτάπητα που έκανε ο Olson (1963). Οι σχετικοί ρυθμοί μεταφοράς του φωσφόρου συμπεριφέρονται με όμοιο τρόπο, αλλά αποκαλύπτει μια άλλη διαφορά μεταξύ των δασών των τροπικών και των εύκρατων περιοχών. Στην Γκάνα, ο συντελεστής αφομοίωσης ( $g_1$ ) είναι σχετικά μεγαλύτερος από το ρυθμό με τον οποίο η βλάστηση εγκαταλείπει τις θρεπτικές ουσίες ( $g_2$ ), σε σύγκριση με τις πλησιέστερες ίσες τιμές στην Αγγλία. Οι τιμές αυτές του  $g$  υποδηλώνουν ότι, συγκρινόμενα με τη Μαύρη πεύκη, τα δένδρα του τροπικού δάσους αφομοιώνουν το φωσφόρο περισσότερο αποτελεσματικά και τον κατακρατούν περισσότερο (για παράδειγμα, αποσύροντας τον φωσφόρο στα κλαδιά πριν πέσουν τα φύλλα).

Οι εκτιμηθείσες τιμές για το  $g_s$  της **Εικόνας 8.10**, ρυθμίστηκαν έτσι ώστε οι ροές ( $J$ ) να είναι ίσες με το 1,0, όταν οι μονάδες εκφράζονται ως τμήματα του συνόλου. Συνεπώς, καίτοι τα  $g_s$  είναι αενάως σταθερά, μπορούν να συγκριθούν μεταξύ των τοποθεσιών μόνο, όταν μια από τις ροές είναι γνωστή. Οι ροές, είτε του άζωτου είτε του φωσφόρου, στη Γκάνα προσεγγίζουν προφανώς τις διπλάσιες τιμές αυτών της Αγγλίας και τα συνολικά ποσά των δύο στοιχείων είναι όμοια και στις δύο περιοχές. Έτσι για το άζωτο, αμφότερα τα  $g_1$  και  $g_2$  είναι προφανώς χαμηλότερα στην τροπική τοποθεσία της Γκάνας απ' ό,τι στην αντίστοιχη εύκρατη στην Αγγλία. Για το φωσφόρο, το  $g_1$  είναι πολύ υψηλότερο και το  $g_2$  κάπως χαμηλότερο, Αναμφίβολα όμως, μεταξύ τροπικών και εύκρατων τοποθεσιών, το μεγαλύτερο μέρος της διαφοράς στην συνολική ροή οφείλεται στην τεράστια αύξηση του ρυθμού της αποσύνθεσης του δασικού ξηροτάπητα.

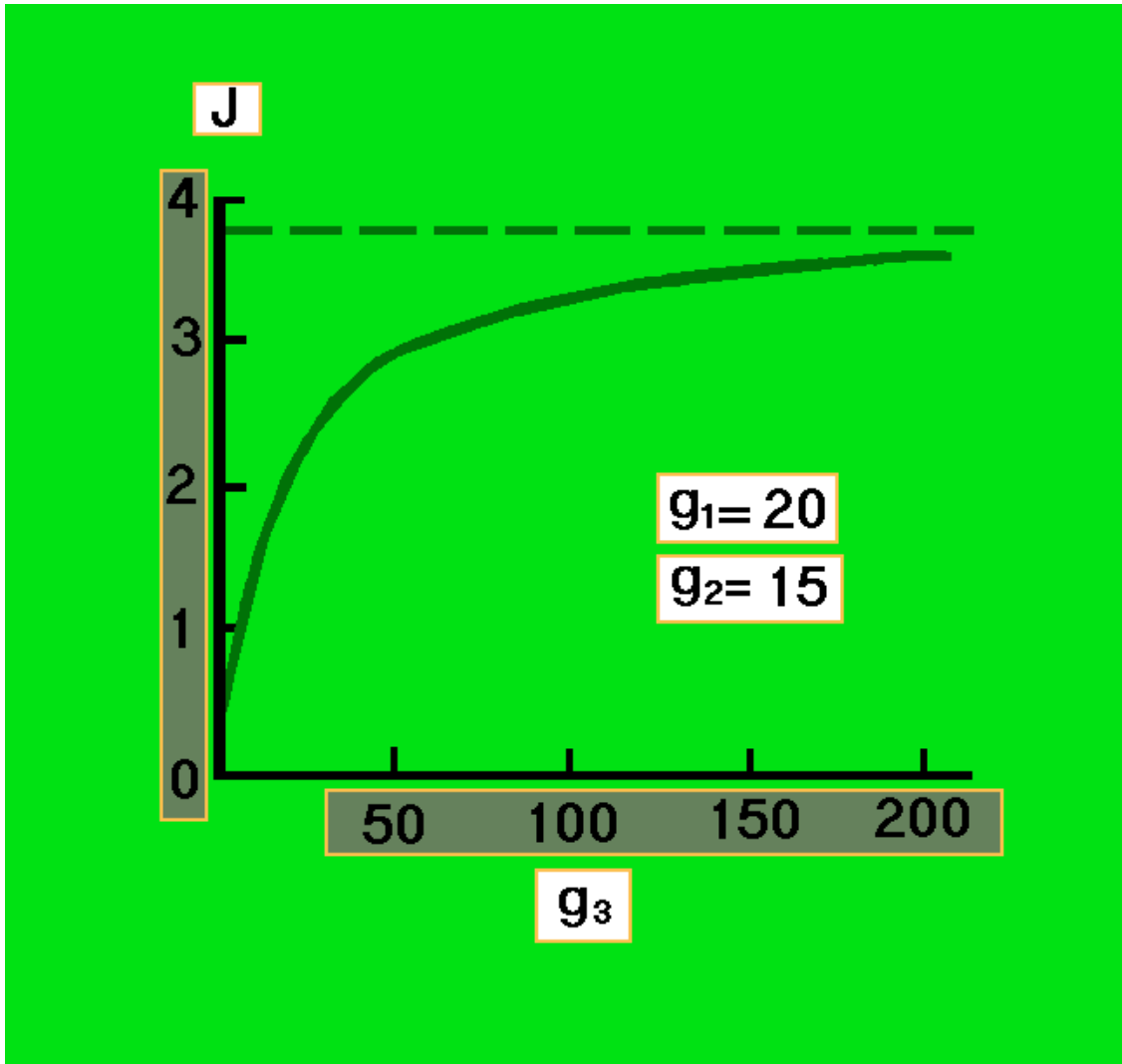
## **8.8. Η ρύθμιση της παραγωγής στα δάση των τροπικών και των «εύκρατων ζωνών»**

Η κατανόηση των διαδικασιών του οικοσυστήματος θα έπρεπε να κρίνεται από τον βαθμό στον οποίο είμεθα πεπεισμένοι ότι μπορούμε να εξηγήσουμε τις μεταβολές στη δομή και την λειτουργία του οικοσυστήματος. Απόπειρες οι οποίες έγιναν για αυτό, σε ότι αφορούσε τη δασική παραγωγή σε παγκόσμια κλίμακα, απέδειξε ότι ευρισκόμεθα ακόμη πολύ μακριά από το να κατανοήσουμε ένα από τα πλέον εντατικά μελετηθέντα συστήματα πάνω στη Γη.

Η μακροχρόνια λίπανση και η άρδευση των δασών έδειξε ότι αμφότερες, βιομάζα και παραγωγή ανά μονάδα βιομάζας ( $X_2$ ), μπορούν να αυξηθούν με την προσθήκη άζωτου, φωσφόρου και ύδατος ( $g_1X_1$ ) (Albrektson και συνεργάτες 1977, Waring 1983). Επειδή οι διάφοροι χειρισμοί στα πειράματα αυτά περιλαμβάνουν τα ίδια είδη των δένδρων, τα οποία αναπτύσσονται στα ίδια εδάφη, το  $g_1$  προφανώς δεν διαφέρει μεταξύ των χειρισμών. Για τον λόγο αυτό η μεταβολή στην παραγωγή και τη βιομάζα προέρχεται από τις αυξημένες εισροές σε ένα ή περισσότερες μονάδες ( $X_1$ ), οι οποίες περιορίζουν την παραγωγή. Επειδή τα πειράματα με την προσθήκη θρεπτικών ουσιών εμπεριέχουν αυξήσεις στο  $X_1$ , μόνο λίγα πράγματα μπορούν να αποκαλύψουν γύρω από τις διαφορές μεταξύ των δασών, εκτός εάν τα κατακρημνίσματα ή οι εισροές των καιρικών φαινομένων συμβάλουν σημαντικά στις μεταβολές. Προφανώς, οι περισσότερες διαφορές στην παραγωγή προέρχονται από τα αποτελέσματα των εξωτερικών δυναμικών λειτουργιών ή των αναδράσεων του εσωτερικού ελέγχου στις λειτουργίες μεταφοράς ( $g_i$ ), οι οποίες δεν είναι δυνατό να χειριστούν εύκολα.

Μετρήσεις στους ρυθμούς αποσύνθεσης του ξηροτάπητα υποδεικνύουν ότι το αποτέλεσμα των εξωτερικών δυναμικών μεταβλητών στο  $g_3$  μπορεί να εξηγήσει μέρος της μεταβολής στην παραγωγή μεταξύ των δασών των ευκράτων και των τροπικών ζωνών. Το αποτέλεσμα αυτό μπορούμε να το δούμε σε ένα δασικό μοντέλο, εάν

μεταβάλλουμε τους ρυθμούς μεταφοράς. Για παράδειγμα, όταν έχουμε  $g_1 = 20$  και  $g_2 = 15$ , η παραγωγή (J) αυξάνεται τάχιστα, καθώς το  $g_3$  αυξάνει γύρω στο 20, και έπειτα, αυξάνει πιο αργά, με παραπέρα αύξηση στο  $g_3$  (Εικόνα 8.11). Η παραγωγή διπλασιάζεται μεταξύ  $g_3 = 10$  και  $g_3 = 60$ , στο σημείο το οποίο το J αποτελεί το 80% της μέγιστης τιμής του, με δεδομένες τις τιμές οι οποίες έχουν καθοριστεί για το  $g_1$  και το  $g_2$ .



**Εικόνα 8.11.** Η σχέση μεταξύ της ροής και του σταθερού ρυθμού αποσύνθεσης των συντριμμάτων ( $g_3$ ) σε ένα μοντέλο συστήματος δεύτερης τάξης ενός δάσους. Η ροή είναι σχετικά ευαίσθητη στη μεταβολή του  $g_3$  στις υψηλές τιμές σε σχέση με το  $g_1$  και το  $g_2$ .

Εάν στις τροπικές ζώνες, το  $g_3$  είναι ομοιόμορφα υψηλό, η παραγωγή θα μπορούσε να είναι σχετικά ευαίσθητη στη μεταβολή του  $g_3$ . Πως όμως θα μπορούσαμε να υπολογίσουμε την μεταβολή της παραγωγής μεταξύ των τροπικών δασών; Ο Vitousek απέδειξε ότι το ήμισυ σχεδόν της μεταβολής της παραγωγής συνδέεται με τη μεταβολή στη θερμοκρασία και τις βροχοπτώσεις. Που δρουν όμως αυτές οι δυναμικές λειτουργίες; Όταν το  $g_3$  είναι ευρέως συγκρινόμενο με το  $g_3$ , το οποίο έχει μια προφανή γενική αλήθεια στις πεδινές περιοχές των τροπικών ζωνών, η εξίσωση για τη ροή μπορεί να απλοποιηθεί:

$$J = g_2 / g_1 (g_1 - g_2)$$

(8.15)

Διότι  $g_3 / (g_2 + g_3)$  είναι περίπου 1. Με το  $g_3$  εκτός εικόνας, το  $J$  μεταβάλλεται μόνο με το  $g_1$  και  $g_2$ , σύμφωνα με τις σχέσεις:

$$dJ / dg_1 = (g_2 / g_1)^2$$

και,

$$dJ / dg_2 = (dJ / dg_1 = (g_1 - 2g_2) / g_1$$

Ας σημειωθεί εδώ ότι, το  $g_1$  εξαρτάται από:

- ✚ τις φυσικές συνθήκες του εδάφους,
- ✚ τις προσαρμογές των φυτών για την πρόσληψη θρεπτικών ουσιών και τη δέσμευση του άνθρακα, και
- ✚ τις αντιδράσεις μεταξύ ριζών, βακτηρίων και μυκήτων,

ενώ το  $g_2$  εξαρτάται από:

- ✚ την αναμενόμενη διάρκεια ζωής των τμημάτων του φυτού, και
- ✚ των μηχανισμών κατακράτησης θρεπτικών στοιχείων.

Επιπλέον, οι προσαρμογές των δένδρων οι οποίες επηρεάζουν το  $g_1$  και το  $g_2$  μπορεί να είναι λειτουργικά αλληλεπιδρώσες κατά τέτοιο τρόπο ώστε να εμποδίζουν την εξελικτική τους ρύθμιση.

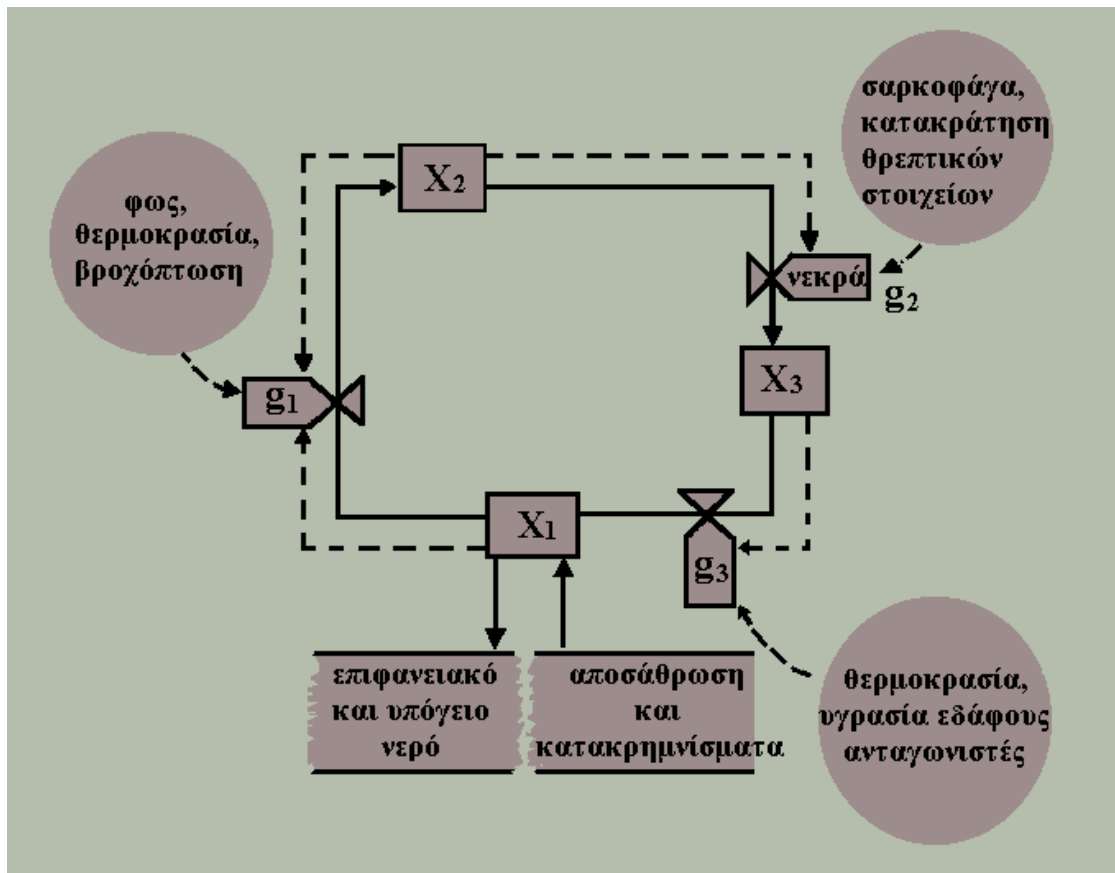
Όλοι αυτοί οι παράγοντες είναι πέρα από την σύγχρονη αντίληψή μας. Τα μοντέλα των συστημάτων τα οποία έχουν αναπτυχθεί στο κεφάλαιο αυτό, ακόμη και τα πιο απλά, μπορούν να υποδείξουν σημεία ελέγχου στις διαδικασίες των οικοσυστημάτων, αλλά συγκεκριμένοι έλεγχοι ανάδρασης μπορούν να καταστούν κατανοητοί μόνο μετά από επιπρόσθετη παρατήρηση και πειραματισμό. Και βεβαίως, τα φυσικά οικοσυστήματα είναι πολύ περισσότερο δυναμικά και πολύπλοκα, από αυτά που παραπάνω υποδείξαμε.

## 8.9. Ο ρόλος - κλειδί της πληροφόρησης και των ελέγχων της ανάδρασης στην ανάλυση του οικοσυστήματος

Τα μοντέλα τα οποία παραπάνω περιγράψαμε, αναπαριστούν τις μονάδες και τις ροές των υλικών ή της ενέργειας, εντός του οικοσυστήματος. Αμφότερες, ροές και μονάδες, ρυθμίζονται από τις λειτουργίες μεταφοράς (τα  $g_s$  στις εξισώσεις που προηγήθηκαν). Οι λειτουργίες μεταφοράς εξαρτώνται, εν μέρει, από τις συνθήκες του περιβάλλοντος και εν μέρει, από την κατάσταση των άλλων μονάδων εντός του οικοσυστήματος. Οι όροι των λειτουργιών μεταφοράς, (για παράδειγμα  $g_3 = g$  [θερμοκρασία, υγρασία, pH, χημεία του ξηροτάπητα, μεγέθη πληθυσμών των μικροβίων και ασπόνδυλων του εδάφους, αντιδράσεις μεταξύ μυκήτων και βακτηρίων, κ. ο. κ.]) εντούτοις, αποτελούν μερικές φορές την ροή των πληροφοριών δια μέσου του συστήματος (Margalef 1958, Kitching 1983). Στα σχεδιαστικά μοντέλα συστημάτων, οι ροές της πληροφόρησης και των υλικών απεικονίζονται πολλές φορές κατά διαφορετικό τρόπο, όπως φαίνεται και από το διάγραμμα του Forrester (1961) της **Εικόνας 8.12**.

Παρότι από μερικούς οικολόγους, ειδικούς στα συστήματα, αποδίδονται στην «πληροφόρηση» μυστηριώδεις σχεδόν ιδιότητες, στην ουσία αυτή απλά συζευγνύει τα

πλείστα όσα κυκλώματα υλικών και ενέργειας που υπάρχουν εντός του ίδιου συστήματος. Ας θεωρήσουμε για παράδειγμα τη ροή της ενέργειας και την κυκλική διαδρομή του αζώτου. Αυτά είναι δυνατόν να παρασταθούν ως ξεχωριστά διαγράμματα μονάδων, παρότι είναι στενά συνδεδεμένα με τις διαδικασίες της **αφομοίωσης** και της **διαφοροποίησης**<sup>11</sup>. Η λειτουργία της μεταφοράς η οποία διέπει τη δέσμευση του άνθρακα (ενέργεια) πρέπει να συσχετίζεται με τη λειτουργία της μεταφοράς η οποία διέπει την αφομοίωση του αζώτου, διότι αμφότερες οι λειτουργίες είναι απαραίτητες για τα φυτά και μάλιστα, σε ένα σχεδόν σταθεροποιημένο λόγο. (Εικόνα 8.13).



**Εικόνα 8.12.** Ένα μοντέλο συστήματος στο οποίο διακρίνονται οι υλικές ροές (συνεχείς γραμμές) και ροές "πληροφόρησης" (διακεκομμένες γραμμές).

**Πηγή:** Δανεισμένο από τον Forrester, 1961.

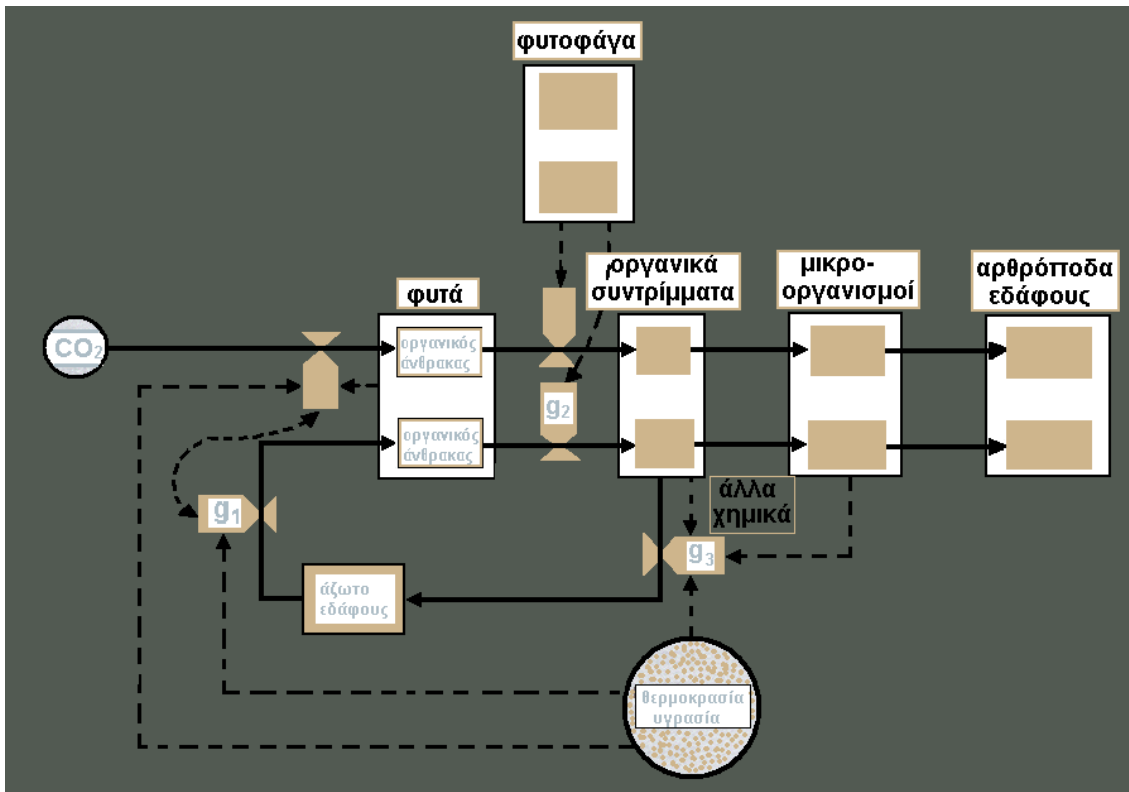
Εκείνο το οποίο μερικοί οικολόγοι ονομάζουν ροή της πληροφόρησης είναι το ισοδύναμο της λειτουργικής ενσωμάτωσης των διαδικασιών των οργανισμών (ο άνθρακας και το άζωτο αφομοιώνονται μαζί), η σχέση των διαδικασιών αυτών προς τις συνθήκες οι οποίες επικρατούν στο περιβάλλον (η παραγωγή αυξάνεται με την εδαφική υγρασία), και οι αντιδράσεις μεταξύ των οργανισμών (τα δένδρα ανταγωνίζονται για τις θρεπτικές ουσίες του εδάφους, οι κάμπιες τρώνε τα φύλλα).

Κατά μεγάλο μέρος, ο λόγος για τον οποίο η ενέργεια και τα υλικά ρέουν μέσω του οικοσυστήματος είναι οι δραστηριότητες των οργανισμών. Η κατανόηση της

<sup>11</sup> **Dissimilation** = βιοχημικός μετασχηματισμός που καταλήγει στην οξείδωση της οργανικής μορφής ενός στοιχείου, και την εν συνεχεία απώλειά του από τη βιολογική μονάδα του οικοσυστήματος.

ρύθμισης της λειτουργίας του οικοσυστήματος συνεπώς, εξαρτάται κατά μεγάλο μέρος, από το πόσο οι οργανισμοί ανταποκρίνονται στις φυσικές συνθήκες και από το πόσο αυτοί αντιδρούν μεταξύ τους ή πως αντιδρούν τα διαφορετικά είδη. Πολλές από αυτές τις σχέσεις αποτελούν τη βάση για τη μελέτη των διαδικασιών οι οποίες αφορούν το αντικείμενο της οικολογίας των πληθυσμών, αντικείμενο το οποίο θα αποτελέσει ξεχωριστό μάθημα διδασκαλίας.

Τέλος, παρότι πολλές από τις λειτουργικές διαδικασίες του πληθυσμού και του οικοσυστήματος είναι διαφορετικές εκφράσεις πολλών κοινών διαδικασιών, οι μελέτες των διαδικασιών του οικοσυστήματος και του πληθυσμού έχουν ακόμη πολλά να προσφέρουν στην επιστήμη της Οικολογίας.



**Εικόνα 8.13.** Μοντέλο που εμφανίζει τις παράλληλες και ζευκτές ροές του αζώτου και του άνθρακα (ενέργεια) εντός του οικοσυστήματος.