

Η ΕΝΝΟΙΑ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ

Βιολογική παραγωγικότητα. Η ροή της ενέργειας και η κυκλοφορία των θρεπτικών είναι δυο ζωτικής σημασίας διαδικασίες για την ανάπτυξη των οργανισμών και τη λειτουργία των οικοσυστημάτων. Παίζουν σημαντικό ρόλο στο ρυθμό παραγωγής νέας οργανικής ύλης, που είναι γνωστή ως *βιολογική παραγωγικότητα*. Πρέπει να επισημάνουμε εδώ ότι υπάρχει διαφορά ανάμεσα στην παραγωγικότητα, που είναι ο ρυθμός με τον οποίο παράγεται η βιομάζα και στην *ιστάμενη μάζα*, που είναι η ποσότητα βιομάζας που υπάρχει μια ορισμένη στιγμή στο οικοσύστημα. Η μελέτη της βιολογικής παραγωγικότητας αποτελεί ένα πολύ σημαντικό κομμάτι της οικολογίας γιατί καταδεικνύει την αποδοτικότητα των διαφορετικών τύπων οικοσυστημάτων και έχει μεγάλη σημασία για τη βελτίωση της παραγωγής στα αγροτικά οικοσυστήματα που δημιουργεί ο άνθρωπος.

Βασικοί τύποι παραγωγικότητας. Υπάρχουν δύο τύποι παραγωγικότητας.

- (α') Η πρωτογενής παραγωγικότητα, η οποία αναφέρεται στην παραγωγή νέας οργανικής ύλης στο επίπεδο των αυτότροφων οργανισμών (φυτά).
- (β') Η δευτερογενής παραγωγικότητα, η οποία αναφέρεται στην παραγωγή νέας οργανικής ύλης στο επίπεδο των ετερότροφων οργανισμών (ζώα).

Ο καθένας από τους παραπάνω τύπους μπορεί να χωριστεί περαιτέρω στη μικτή και στην καθαρή παραγωγικότητα.

- (γ') Η μικτή παραγωγικότητα είναι η συνολική ποσότητα της οργανικής ύλης που παράγεται.
- (δ') Η καθαρή παραγωγικότητα είναι το ποσό της οργανικής ύλης που απομένει στο οικοσύστημα, αφού μέρος της έχει καταναλωθεί για την απόκτηση της απαραίτητης για την αναπνοή ενέργειας.

Αναφερόμαστε στη μικτή πρωτογενή παραγωγικότητα (συνολική ποσότητα υδατανθράκων που παράγεται στα φυτά από τη φωτοσύνθεση) και στην καθαρή πρωτογενή παραγωγικότητα (ποσότητα οργανικής ύλης που απομένει αφού ένα μέρος της χρησιμοποιηθεί για την αναπνοή).

Άρα

Καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα = μικτή πρωτογενής – απώλειες αναπνοής.

Ομοίως...

Στη μικτή δευτερογενή παραγωγικότητα έχουμε τη συνολική ποσότητα οργανικής ύλης που αφομοιώνεται από τα ζώα μέσω της τροφής τους, ενώ στην καθαρή δευτερογενή παραγωγικότητα την ποσότητα της οργανικής ύλης που απομένει μετά την κατανάλωση μέρους αυτής για την αναπνοή.

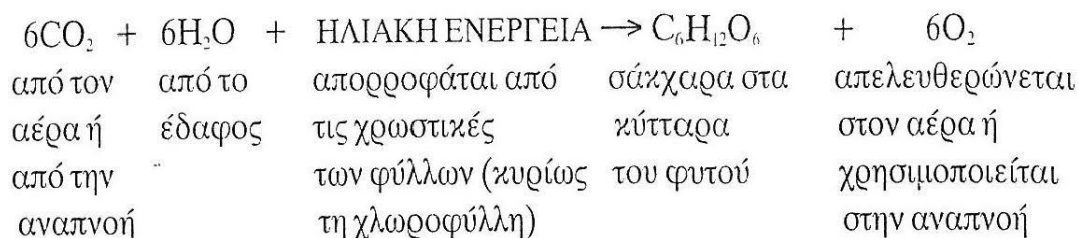
Καθαρή δευτερογενή παραγωγικότητα = μικτή δευτερογενής – απώλειες αναπνοής.

ΒΑΣΙΚΕΣ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΕΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ

Οι λίγες λεπτομερείς ποσοτικές μελέτες που έχουν γίνει πάνω στην πρωτογενή παραγωγικότητα, έχουν αποκαλύψει πολύ αργούς ρυθμούς. Η καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα καθορίζεται από τους σχετικούς ρυθμούς της φωτοσύνθεσης (όταν έχουμε παραγωγή υδατανθράκων) και της αναπνοής (όταν έχουμε κατανάλωση υδατανθράκων). Για να κατανοήσουμε τους παράγοντες που περιορίζουν και ελέγχουν την πρωτογενή παραγωγικότητα, πρέπει να εξετάσουμε τις δύο αυτές βασικές διεργασίες με μεγαλύτερη λεπτομέρεια.

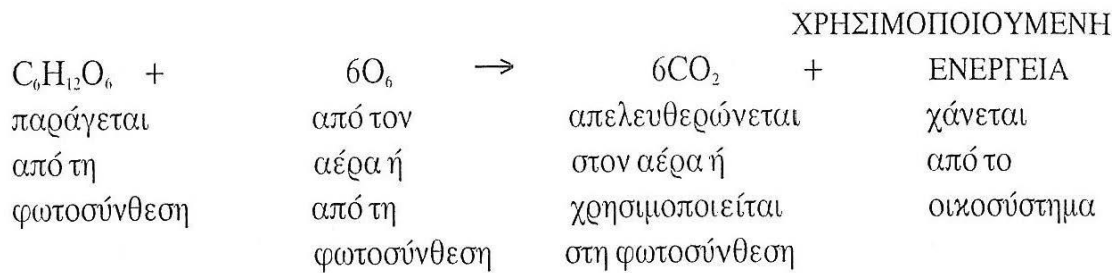
Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης.

- (α') Μικρό μόνο τμήμα της διαθέσιμης στα φυτά ηλιακής ενέργειας χρησιμοποιείται στην πραγματικότητα για τη φωτοσύνθεση. Το μεγαλύτερο μέρος της ανακλάται, περνάει μέσα από τα φυτά ή μετατρέπεται σε θερμότητα. Εκτιμάται ότι κατά προσέγγιση, το 1-5% της συνολικής προσπίπτουσας στην επιφάνεια της βλάστησης ενέργειας μετατρέπεται σε τροφή. Παρ' όλο που το ποσοστό αυτό είναι μικρό, η ενέργεια που δεσμεύεται είναι αρκετή, ώστε να διατηρεί τη ζωή στη Γη.
- (β') Η χρήση της ηλιακής ενέργειας για τη σύνθεση υδατανθράκων κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης γίνεται μέσα από πολλές και πολύπλοκες χημικές αντιδράσεις όπου χρησιμοποιούνται διάφορα ένζυμα ως καταλύτες. Η συνολική αντίδραση μπορεί να παρασταθεί συνοπτικά ως ακολούθως:



- (γ') Τα σάκχαρα που παράγονται κατά τη φωτοσύνθεση έχουν αρκετούς πιθανούς προορισμούς. Μπορεί να αποθηκευτούν, αφού μετατραπούν σε σχετικά σταθερές και πλούσιες σε ενέργεια ενώσεις όπως το άμυλο. Μπορεί να συνδυαστούν με άλλα μόρια σακχάρων για το σχηματισμό εξειδικευμένων υδατανθράκων όπως η κυτταρίνη ή μπορεί να συνδυαστούν με άλλες ενώσεις και θρεπτικά συστατικά για το σχηματισμό των πολύπλοκων μορίων των πρωτεϊνών, των χρωστικών και των ορμονών. Όλοι αυτοί οι μετασχηματισμοί και οι αντιδράσεις απαιτούν ενέργεια η οποία αποκτάται από την αναπνοή.

Η διαδικασία της αναπνοής. Η αναπνοή είναι βασικά η αντίστροφη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Περιλαμβάνει πολύπλοκες αντιδράσεις όπου χρησιμοποιούνται πολλά από τα ένζυμα της φωτοσύνθεσης. Η συνολική αντίδραση μπορεί να παρασταθεί συνοπτικά ως ακολούθως:



Υπό κανονικές συνθήκες η διαδικασία της φωτοσύνθεσης είναι μέχρι και 30 φορές ταχύτερη από την αναπνοή. Λαμβάνει, όμως, χώρα μόνο όταν υπάρχει φως. Σε όλα τα φυτά ένα μεγάλο ποσοστό της ενέργειας χρησιμοποιείται στην αναπνοή. Το ποσοστό των υδατανθράκων που καταναλώνονται για αυτό το σκοπό ποικίλλει από 10% ως 75% και εξαρτάται από παράγοντες όπως το είδος και η ηλικία του φυτού.

ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΛΕΓΧΟΥΝ ΤΟ ΡΥΘΜΟ ΤΗΣ ΦΩΤΟΣΥΝΘΕΣΗΣ

Φως. Σημαντικό ρόλο παίζουν η ποιότητα (μήκος κύματος) και η ένταση του φωτός.

- (α') Η ηλιακή ενέργεια απορροφάται από τις χρωστικές του φυτού. Η σημαντικότερη από αυτές είναι η χλωροφύλλη, που επειδή είναι πράσινη απορροφάει στο κόκκινο και στο μπλε. Το πράσινο ανακλάται από τη χλωροφύλλη και δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί από τα φυτά εκτός εάν διαθέτουν επιπρόσθετες χρωστικές (συνήθως καφέ ή μπλε) οι οποίες μπορούν να απορροφούν το πράσινο φως. Η ποιότητα, συνεπώς, ή το μήκος κύματος του φωτός που φτάνει στο φυτό μπορεί να αποτελεί περιοριστικό παράγοντα στη φωτοσύνθεση.
- (β') Η ένταση του φωτός καθορίζει το πραγματικό ποσό της προσπίπτουσας στην επιφάνεια του φυτού ενέργειας και συνεπώς το ποσό της ενέργειας που διατίθεται για τη φωτοσύνθεση. Εργαστηριακές έρευνες έχουν δείξει ότι σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού, τα φυτά μπορούν να μετατρέπουν την απορροφούμενη ηλιακή ενέργεια με μια απόδοση περίπου 20%. Κάτω από έντονο φωτισμό η απόδοση ελαττώνεται προοδευτικά μέχρι το 8%.

Το φαινόμενο αυτό ισχύει για όλα τα φυτά που φωτοσυνθέτουν, από τα μικροφύκη μέχρι τα μεγάλα δέντρα, και φαίνεται να οφείλεται στην αδυναμία εναρμόνισης του φωτοσυνθετικού μηχανισμού με την αύξηση της εισερχόμενης ενέργειας. Ακόμα, όμως, και σε περιπτώσεις άφθονου φωτισμού, άλλα απαραίτητα συστατικά όπως το διοξείδιο του άνθρακα, μπορεί να περιορίζουν τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Εάν η ένταση του φωτός είναι πολύ μεγάλη ενδέχεται να προκαλέσει βλάβες στο φυτό καταστρέφοντας τη χλωροφύλλη του.

- (γ') Εάν όλες οι άλλες προϋποθέσεις ικανοποιούνται, το ποσό της φωτεινής ενέργειας που μπορεί να χρησιμοποιήσει το φυτό καθορίζεται από το ποσό που μπορεί να απορροφήσει, δηλαδή από την ποσότητα της υπάρχουσας χλωροφύλλης. Ορισμένα είδη φυτών, όπως τα ψυχανθή και τα δημητριακά, είναι προσαρμοσμένα να ζουν σε περιβάλλοντα υψηλής ηλιοφάνειας και περιέχουν ένα μεγάλο ποσοστό φωτοσυνθετικών ιστών στα φύλλα τους. Άλλα φυτά περιέχουν μικρότερες

ποσότητες φωτοσυνθετικών ιστών και συνεπώς έχουν λιγότερη χλωροφύλλη. Εάν εκτεθούν σε υψηλής έντασης ακτινοβολία, η χλωροφύλλη τους γίνεται κορεσμένη και δεν μπορεί να απορροφήσει όλο το φως που της διατίθεται.

Διοξειδίο του άνθρακα. Διαχέεται μέσα στο φυτό από την ατμόσφαιρα. Στα περισσότερα φυτά η διάχυση αυτή συντελείται μέσα από τους πόρους των φύλλων τους γνωστούς ως *στόματα*, τα οποία συνήθως είναι ανοιχτά κατά τη διάρκεια της ημέρας, ενώ τη νύχτα κλείνουν. Η πρόσληψη του διοξειδίου του άνθρακα είναι παθητική διαδικασία, αλλά επηρεάζεται από αρκετούς παράγοντες, κυρίως από τις σχετικές συγκεντρώσεις του αερίου μέσα και έξω από το φυτό και από το άνοιγμα των στομάτων. Σε πολλές περιπτώσεις, το διοξειδίο του άνθρακα που διαχέεται στο φυτό δεν είναι αρκετό για να χρησιμοποιηθεί το σύνολο της ηλιακής ενέργειας που απορροφήθηκε από τη χλωροφύλλη. Με τον τρόπο αυτό το διοξειδίο του άνθρακα συχνά αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για τη φωτοσύνθεση.

Νερό. Εάν το φυτό δεν έχει αρκετό νερό, τα στόματά του κλείνουν και αρχίζει να μαραίνεται. Κάτω από τέτοιες συνθήκες όλες οι μεταβολικές διαδικασίες του φυτού συμπεριλαμβανομένης της φωτοσύνθεσης, επιβραδύνονται.

Θρεπτικά. Ένα φυτό, για να φωτοσυνθέσει αποδοτικά, πρέπει να έχει αρκετές ποσότητες όλων των θρεπτικών που απαιτούνται για την παρασκευή της χλωροφύλλης και των ενζύμων που παίρνουν μέρος στη φωτοσύνθεση. Από αυτή την άποψη, είναι σημαντικά πολλά ιχνοστοιχεία ή μικροθρεπτικά. Το μαγνήσιο, για παράδειγμα, συμμετέχει στο σχηματισμό ενός πολύ σημαντικού τμήματος του μορίου της χλωροφύλλης.

Θερμοκρασία. Ο ρυθμός όλων των χημικών διαδικασιών επηρεάζεται από τη θερμοκρασία. Ο κανόνας του Hoff μας λέει ότι για κάθε αύξηση της θερμοκρασίας κατά 10°C (18°F), η ταχύτητα μιας χημικής αντίδρασης διπλασιάζεται. Αυτό είναι εν μέρει μόνο σωστό όσον αφορά στις χημικές αντιδράσεις των οργανικών ενώσεων, που η ταχύτητα τους γενικά αυξάνεται, μέχρι μια μέγιστη τιμή στη βέλτιστη θερμοκρασία, ενώ πέραν της θερμοκρασίας αυτής η ταχύτητα γρήγορα ελαττώνεται. Στις υψηλές θερμοκρασίες, τα ένζυμα που βοηθούν την αντίδραση καθίστανται ανενεργά.

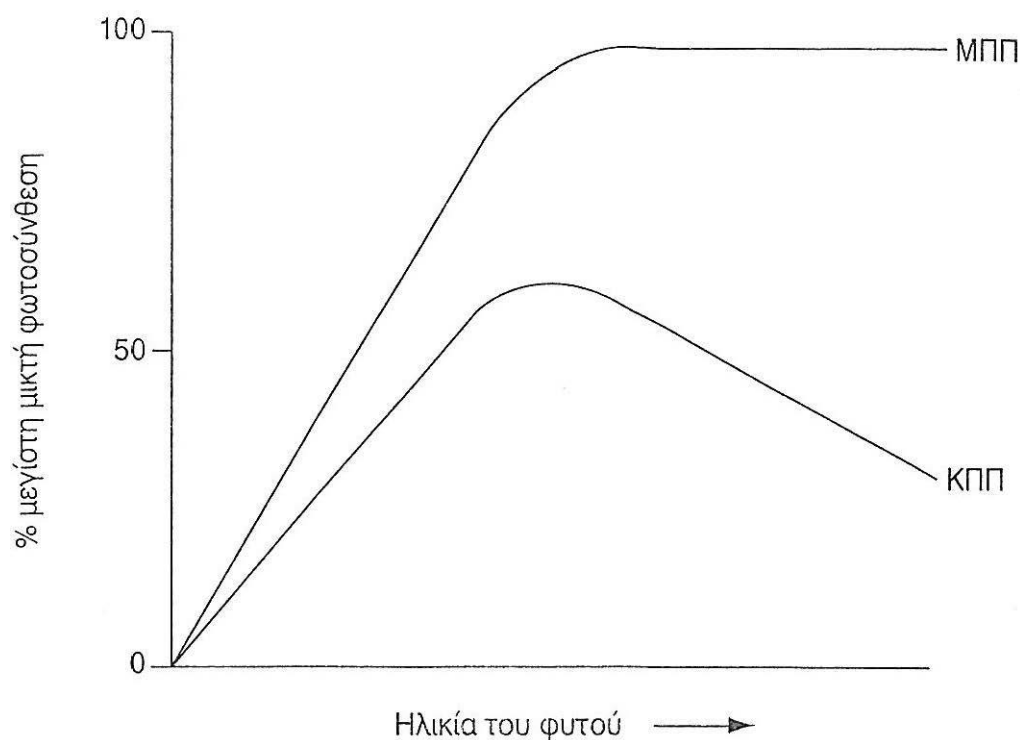
Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΔΟΜΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΣΥΝΘΕΣΗΣ ΤΗΣ ΚΟΙΝΟΤΗΤΑΣ ΣΤΗΝ ΠΡΩΤΟΓΕΝΗ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑ

Η πρωτογενής παραγωγικότητα μπορεί να παρουσιάζει έντονες διαφοροποιήσεις ακόμα και ανάμεσα σε οικοσυστήματα που λειτουργούν κάτω από πανομοιότυπες κλιματικές και εδαφικές συνθήκες. Το φαινόμενο αυτό είναι κυρίως αποτέλεσμα της διαφοράς στη σύνθεση και τη δομή των κοινοτήτων τους.

Είδος και ηλικία του φυτού. Οι ρυθμοί ανάπτυξης των διαφορετικών ειδών που ανταγωνίζονται μεταξύ τους μέσα στο ίδιο οικοσύστημα, μπορεί να διαφέρουν σημαντικά. Επιπλέον, η παραγωγικότητα μεταβάλλεται με την ηλικία. Τα περισσότερα φυτά, παρουσιάζουν μέγιστη παραγωγικότητα σε νεαρή ηλικία. Η γρήγορη ανάπτυξη στη αρχή, παρουσιάζει πλεονεκτήματα από οικολογική άποψη, καθώς βοηθάει στον ανταγωνισμό. Το κριθάρι, για παράδειγμα, έχει τη δυνατότητα να μετατρέπει σε τροφή το 14% σχεδόν της

προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας κατά τη διάρκεια των λίγων πρώτων μηνών της ανάπτυξης του.

Οι υψηλοί αυτοί ρυθμοί παραγωγικότητας διατηρούνται για μικρό μόνο χρονικό διάστημα. Καθώς αυξάνεται το μέγεθος του φυτού, τα ποσά ενέργειας που απαιτούνται για τη συντήρηση του μεγαλώνουν. Με την ωρίμανση του φυτού, το ποσοστό της μικτής πρωτογενούς παραγωγικότητας που απομένει ως πλεόνασμα για την καθαρή πρωτογενή παραγωγικότητα σταδιακά ελαττώνεται (Σχ. 11).



Σχ. 11. Γενικές μεταβολές στο μόρφωμα της παραγωγικότητας ενός φυτού με την αύξηση της ηλικίας τους.
ΜΠΠ: Μικτή πρωτογενής παραγωγικότητα.
ΚΠΠ: Καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα.

Σκίαση. Το γεωμετρικό σχήμα των φυτών και η πυκνότητα τους παίζουν σημαντικό ρόλο στην αποδοτικότητα του οικοσυστήματος. Το καλαμπόκι, για παράδειγμα, όπως και το ζαχαροκάλαμο είναι από το πιο αποδοτικά και παραγωγικά καλλιεργούμενα φυτά. Έχουν σχετικά πλατιά και όρθια φύλλα, ώστε να συνδυάζουν τη μέγιστη έκθεση φωτοσυνθετικής επιφάνειας με την ελάχιστη αμοιβαία σκίαση.

Στα σύνθετα φυσικά οικοσυστήματα, όπως είναι τα δάση, μπορεί να υπάρχουν αρκετοί όροφοι βλάστησης όπως η κόμη των δέντρων, ο όροφος του στρώματος των θάμνων και ένας όροφος χαμηλών φυτών στο έδαφος του δάσους. Το ποσό της ηλιακής ενέργειας που είναι διαθέσιμο για τα παραεδαφιαία αυτά στρώματα καθορίζεται από χαρακτηριστικά της κόμης όπως είναι το σχήμα των δέντρων, το ύψος τους και η ανακλαστικότητα του φυλλώματος τους.

Βασικές διεργασίες δευτερογενούς παραγωγικότητας

Η μικτή δευτερογενή παραγωγικότητα προκύπτει από το συνολικό ποσό της οργανικής ύλης που αφομοιώνεται από τα ζώα. Εκφράζει την οργανική ύλη που περνάει στην επιφάνεια του πεπτικού συστήματος. Η τροφή μπορεί να αποθηκευτεί σε μορφή υδατανθράκων, πρωτεϊνών, λιπών, να μετασχηματιστεί σε σχετικά απλές ενώσεις ή να μετασχηματιστεί σε πιο σύνθετα οργανικά μόρια. Εφόσον τα ζώα δεν παράγουν τα ίδια την τροφή τους, αντιμετωπίζουν το πρόβλημα της μετατροπής των υλικών που λαμβάνουν ως τροφή, σε κατάλληλα υλικά ώστε να χρησιμοποιηθούν στο δικό τους σώμα.

Θρέψη των φυτοφάγων. Η πέψη της τροφής είναι δυσκολότερη για τα φυτοφάγα συγκριτικά με τα σαρκοφάγα, όχι μόνο επειδή χρειάζεται να μετατρέπουν τη φυτική ύλη σε ζωική, αλλά και επειδή χρειάζεται να αποδομούν τα κυτταρινικά κυτταρικά τοιχώματα των φυτών, προτού το περιεχόμενο των κυττάρων αυτών γίνει χωνεύσιμο.

Η κυτταρίνη είναι μια πολύ ανθεκτική ουσία την οποία πολύ λίγα ζώα όπως τα ξυλοφάγα σκαθάρια μπορούν να χωνέψουν από μόνα τους. Τα περισσότερα φυτοφάγα ζώα χρειάζονται την παρουσία μικροοργανισμών (κυρίως αναερόβια βακτήρια και πρωτόζωα) στο πεπτικό τους σύστημα για το σπάσιμο της κυτταρίνης σε μικρότερα μόρια, που στη συνέχεια θα χρησιμοποιήσουν. Η διαδικασία αυτή απαιτεί αρκετό χρόνο και για αυτό η τροφή γενικά παραμένει στα σώματα των φυτοφάγων περισσότερο χρόνο από ότι στα σώματα των σαρκοφάγων. Τα φυτοφάγα ζώα μπορούν να χωριστούν σε δύο ομάδες ανάλογα με τη θέση του πεπτικού συστήματος στο οποίο γίνεται η χώνευση της κυτταρίνης.

- (α') *Μηρυκαστικά.* Στα ζώα αυτά, στα οποία περιλαμβάνονται τα βοοειδή, τα πρόβατα, οι αντιλόπες και οι καμήλες, οι μικροοργανισμοί που χωνεύουν την κυτταρίνη βρίσκονται μέσα στο πεπτικό τους σύστημα. Τα στομάχια των μηρυκαστικών συχνά χωρίζονται σε τέσσερα τμήματα, το μεγαλύτερο από τα οποία ονομάζεται *προστόμαχος*. Αυτό λειτουργεί ως ένας χώρος ζύμωσης, για την πέψη της κυτταρίνης.
- (β') *Μη μηρυκαστικά.* Στα φυτοφάγα αυτά ζώα όπως είναι τα ποντίκια, οι λαγοί και οι σκίουροι, οι μικροοργανισμοί που χωνεύουν την κυτταρίνη βρίσκονται μέσα σε ένα μικρό σάκο που ονομάζεται τυφλό έντερο (*caecum*) και ο οποίος βρίσκεται στο σημείο όπου συνδέονται το παχύ και το λεπτό έντερο. Η θέση αυτή είναι λιγότερο αποδοτική διότι η διάσπαση συμβαίνει μετά το στομάχι και συνεπώς τα προϊόντα της πέψης έχουν μικρότερες πιθανότητες να απορροφηθούν.

Επιπλέον τα μη μηρυκαστικά ζώα έχουν λιγότερους μικροοργανισμούς από τα μηρυκαστικά για την πέψη της κυτταρίνης. Ορισμένα ζώα έχουν ξεπεράσει το πρόβλημα αυτό περνώντας την τροφή τους μέσα από το πεπτικό τους σύστημα δύο φορές μια διαδικασία γνωστή ως *ελαφριά πέψη*. Η τροφή, για παράδειγμα, που τρώνε οι λαγοί χωνεύεται μόνο κατά ένα μέρος κατά τη διάρκεια του πρώτου περάσματος της μέσα από το πεπτικό σύστημα. Στη συνέχεια αποβάλλεται από την έδρα με τη μορφή σβώλων, οι οποίοι ξανατρώγονται για να συμπληρωθεί η πέψη.

Η διατροφή των σαρκοφάγων οργανισμών. Οι σαρκοφάγοι οργανισμοί δεν μπορούν να χωνέψουν καθόλου την κυτταρίνη. Η τροφή που αποκτούν από τα σώματα των φυτοφάγων οργανισμών έχει ήδη μετατραπεί σε ζωική ύλη και έχει γενικά υψηλότερη θερμιδική αξία από τη φυτική ύλη. Καθώς η οργανική ύλη ανεβαίνει στα τροφικά επίπεδα, μετατρέπεται σε μόρια τροφής υψηλότερου ενεργειακού περιεχομένου.

Η αναπνοή των ετερότροφων οργανισμών. Η αναπνοή είναι αυτή που παρέχει την απαιτούμενη ενέργεια για τη διεξαγωγή όλων των απαραίτητων μεταβολικών διεργασιών στους φυτοφάγους και στους σαρκοφάγους οργανισμούς. Σε όλα τα ζώα, η αποδοτικότητα στη μετατροπή της ενέργειας είναι χαμηλή και έτσι στο κάθε τροφικό επίπεδο, τα ποσά ενέργειας που χάνονται από το οικοσύστημα είναι μεγάλα. Οι απώλειες από την αναπνοή συνεισφέρουν σημαντικά στη μικτή δευτερογενή παραγωγικότητα μέσα στα οικοσυστήματα, τα πραγματικά ποσά, όμως, ποικίλλουν ανάλογα με τη θέση του ζώου στην τροφική αλυσίδα. Ζώα όπως οι λύκοι που βρίσκονται σε υψηλά τροφικά επίπεδα, χρειάζονται να καταναλώνουν σχετικά περισσότερη ενέργεια στη μετακίνηση για την ανεύρεση θηράματος, από την ενέργεια που καταναλώνουν ζώα χαμηλότερων τροφικών επιπέδων, όπως τα κουνέλια, για να φάνε την τροφή τους.

Οικολογική αποδοτικότητα

Εκφράζει την απόδοση της μεταφοράς της ενέργειας από το ένα τροφικό επίπεδο στο επόμενο

Μικτή οικολογική αποδοτικότητα: $(C_p/C_e) * 100$

C_p θερμιδικό περιεχόμενο θηράματος που καταναλώθηκε από τον θηρευτή

C_e θερμιδικό περιεχόμενο τροφής που καταναλώθηκε από το θήραμα

Αποδοτικότητα τροφικής αλυσίδας:

Αποτελεί πιο εκλεπτυσμένο τρόπο μέτρησης της μικτής οικολογικής αποδοτικότητας

Αποδοτικότητα τροφικής αλυσίδας = $(C_p/C_s) * 100$

C_p θερμιδικό περιεχόμενο θηράματος που καταναλώθηκε από τον θηρευτή

C_s θερμιδικό περιεχόμενο τροφής που προσφέρθηκε στο θήραμα, χωρίς απαραίτητα να έχει καταναλωθεί από αυτό.

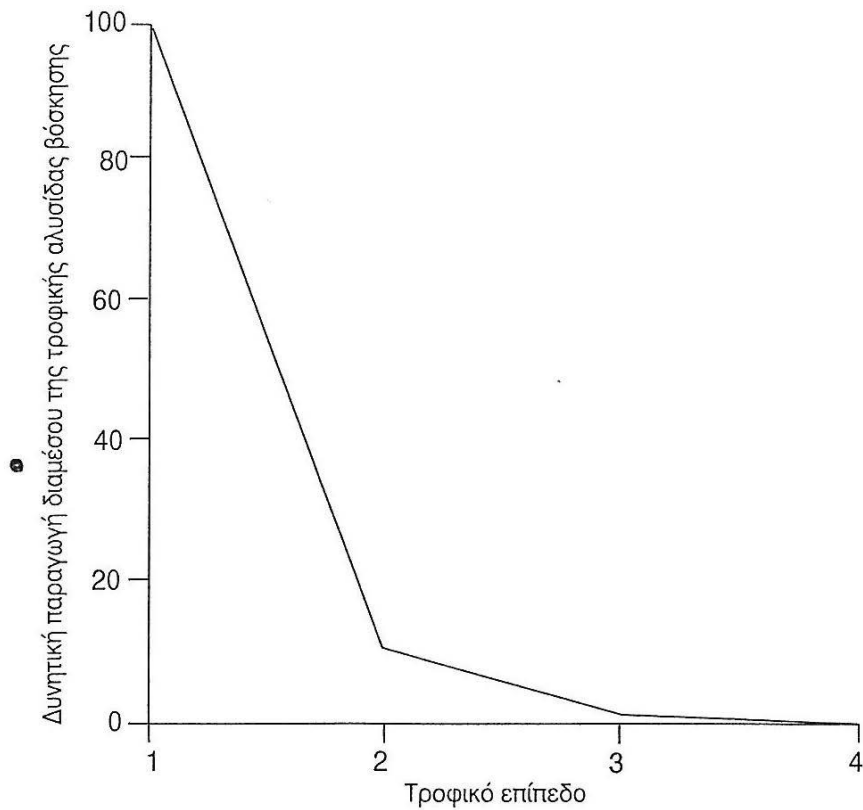
Μετρήσεις της οικολογικής αποδοτικότητας. Έχουν γίνει προσπάθειες για τη μέτρηση της οικολογικής αποδοτικότητας και στο εργαστήριο και μέσα στα φυσικά συστήματα. Το 1959, ο Slobodkin εξέτασε τις αλληλεπιδράσεις σε μια απλή υδατική τροφική αλυσίδα που απαρτίζεται από: Παραγωγούς, φυτοφάγους, σαρκοφάγους

Βρήκε ότι η μέγιστη μικτή οικολογική αποδοτικότητα που μπορούσε να επιτύχει το σύστημα κυμαινόταν γύρω στο 13%. Το υπόλοιπο ποσοστό της ενέργειας χανόταν κατά τη διάρκεια της μεταφοράς. Ο Slobodkin βρήκε ότι όταν το σύστημα μεταβαλλόταν με τρόπο που να μεγαλώνει ο ρυθμός της «θήρευσης» (υπερβόσκηση των φυτοφάγων οργανισμών), η μικτή οικολογική αποδοτικότητα ελαττωνόταν κατά 75%, επειδή χανόταν η ενέργεια των παραγωγών.

Οι λίγες μελέτες που έγιναν σε φυσικά συστήματα, υποδεικνύουν πως οι τιμές της μικτής οικολογικής αποδοτικότητας σπάνια υπερβαίνουν το 10%. Αυτό είναι πολύ σημαντικό, αφού σημαίνει πως σε ένα τυπικό οικοσύστημα το 90% περίπου της ενέργειας χάνεται ανάμεσα στα τροφικά επίπεδα μιας τροφικής αλυσίδας βόσκησης. Ακόμα και στα πιο παραγωγικά νεανικά στάδια ανάπτυξης, η απόδοση της μεταφοράς ενέργειας στα ζώα, σπάνια είναι μεγαλύτερη από 35%. Μπορεί αρχικά να φανεί περίεργη η τόσο χαμηλή αποδοτικότητα της παραγωγικότητας στα οικοσυστήματα, πρέπει, όμως, να έχουμε υπόψη μας ότι στο σύστημα ασκούνται πολλές εξελικτικές πιέσεις. Σε προτεραιότητα ως προς την οικολογική αποδοτικότητα τίθενται επιλεκτικές δυνάμεις για αναπαραγωγή, διαφυγή από τους θηρευτές ή διατήρηση της χωροκράτειας.

Επιπτώσεις στο μήκος των τροφικών αλυσίδων. Έχουμε ήδη επισημάνει ότι ο αριθμός των κρίκων μιας τροφικής αλυσίδας περιορίζεται από τη διαφυγή της ενέργειας και μέσα αλλά και ανάμεσα στα τροφικά επίπεδα. Η ύπαρξη ενός είδους σε ένα τροφικό επίπεδο εξαρτάται όχι μόνο από την ικανότητα του να αφομοιώνει αρκετή ενέργεια που θα αντισταθμίσει τις απώλειες εξαιτίας της αναπνοής και της θήρευσης, αλλά, επίσης, και από το αν διαθέτει αρκετή καθαρή παραγωγικότητα που του επιτρέπει να αναπυχθεί.

Από τη στιγμή που η μικτή οικολογική αποδοτικότητα των περισσότερων οικοσυστημάτων είναι μόνο 10%, η διαθέσιμη στους οργανισμούς ενέργεια ελαττώνεται εκθετικά με το πέρασμά της από τις τροφικές αλυσίδες (βλ. Σχ. 12). Εάν η ενέργεια που χρειάζονται οι οργανισμοί στο κάθε τροφικό επίπεδο ελαττωνόταν με τον ίδιο τρόπο, οι τροφικές αλυσίδες θα μπορούσαν να έχουν έναν απεριόριστο αριθμό κρίκων. Στην πραγματικότητα, όμως, συμβαίνει ακριβώς το αντίθετο. Οι οργανισμοί που βρίσκονται στα υψηλά τροφικά επίπεδα τείνουν να χάνουν περισσότερη ενέργεια στην αναπνοή από τους οργανισμούς στα χαμηλότερα τροφικά επίπεδα.



Σχ. 12. Σχετική δινητική παραγωγή διαμέσου της τροφικής αλυσίδας βόσκησης θεωρώντας ότι η παραγωγικότητα στο επίπεδο των αυτότροφων ισούται με 100 μονάδες.

Οι τιμές του Πίνακα 1 δείχνουν ότι καθώς ανεβαίνουμε στα τροφικά επίπεδα, οι ενεργειακές απαιτήσεις των οργανισμών, γενικά αυξάνονται. Συνεπώς, η καθαρή παραγωγικότητα των υψηλών τροφικών επιπέδων είναι μικρή και ο αριθμός των κρίκων στις τροφικές αλυσίδες περιορισμένος.

ΠΙΝΑΚΑΣ 1
ΠΑΡΑΔΕΙΓΜΑΤΑ ΤΩΝ ΑΠΩΛΕΙΩΝ ΕΞΑΙΤΙΑΣ ΤΗΣ ΑΝΑΠΝΟΗΣ ΣΕ ΑΡΚΕΤΑ ΤΡΟΦΙΚΑ
ΕΠΙΠΕΔΑ ΚΑΙ ΣΕ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΑ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

<i>Ποσοστιαίες απώλειες από την αναπνοή</i>				
<i>Οικοσύστημα</i>	<i>Παραγωγός</i>	<i>Φυτοφάγοι</i>	<i>Σαρκοφάγοι 1ης τάξης</i>	<i>Σαρκοφάγοι 2ης τάξης</i>
Λίμνη Mendota στο Wisconsin	22,3	36,1	47,8	66,7
Βάλτος Cedar Lake στη Minnesota	25,0	38,1	58,1	—
Silver Springs στη Florida	57,5	56,1	82,5	61,9
Salt Marsh στη νότια Carolina	77,5	77,7	81,3	—

Οι αριθμοί παριστάνουν την επί τοις εκατό διαφορά μεταξύ της μικτής και της καθαρής παραγωγικότητας. Τα στοιχεία είναι των: Lindemann 1942, Odum 1957 και Teal 1962.

Ένα όριο επιβάλλεται όταν οι οργανισμοί φτάσουν να έχουν μηδενική καθαρή παραγωγικότητα. Στα περισσότερα μικρά οικοσυστήματα (όπως, για παράδειγμα, στην περίπτωση της Cedar Lake Bog του Πίνακα 1) αυτό συμβαίνει στο επίπεδο των σαρκοφάγων ζώων πρώτης τάξης, αλλά ακόμα και στα μεγάλα παραγωγικά οικοσυστήματα, σπάνια υπάρχουν περισσότερα από πέντε τροφικά επίπεδα.

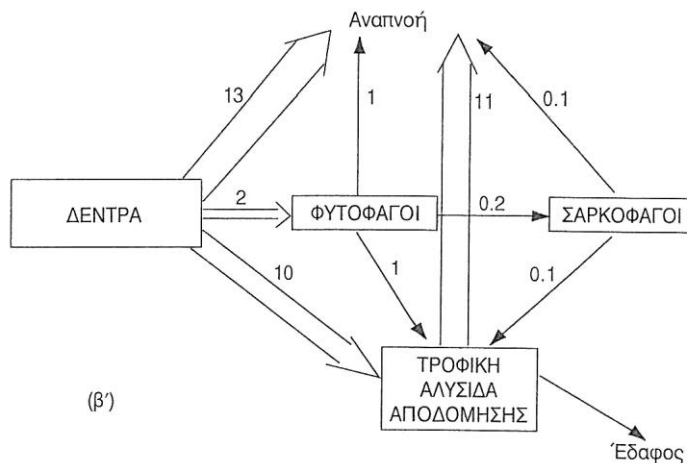
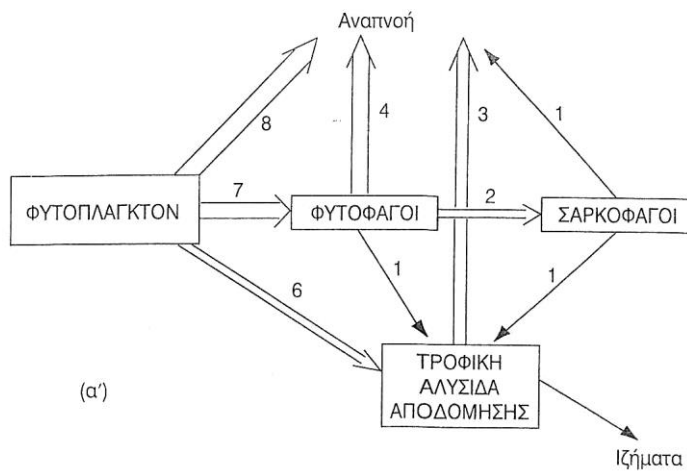
ΟΙΚΟΛΟΓΙΚΕΣ ΑΠΟΔΟΤΙΚΟΤΗΤΕΣ ΤΩΝ ΤΡΟΦΙΚΩΝ ΑΛΥΣΙΔΩΝ ΒΟΣΚΗΣΗΣ ΚΑΙ ΑΠΟΔΟΜΗΣΗΣ

Συγκριτικές αποδόσεις. Οι τροφικές αλυσίδες βόσκησης και αποδόμησης διαφέρουν σημαντικά στις οικολογικές αποδόσεις τους. Είναι, συνεπώς, σημαντικό όταν εξετάζεται η λειτουργία ενός οικοσυστήματος να καθορίζεται το ποσοστό της ενέργειας που ρέει μέσα από κάθε τροφική αλυσίδα. Στις περισσότερες περιπτώσεις η τροφική αλυσίδα αποδόμησης είναι πολύ λιγότερο αποδοτική από την τροφική αλυσίδα βόσκησης.

Οι οργανισμοί που αποσυνθέτουν είναι πολύ ενεργητικοί, παράγουν μεγάλα ποσά θερμότητας κατά την αναπνοή τους και έτσι απελευθερώνουν πολύ ενέργεια από το οικοσύστημα. Σε πολλά χερσαία οικοσυστήματα όπως, για παράδειγμα, στα δάση (βλ. Σχ. 13), η τροφική αλυσίδα αποσύνθεσης παίζει ένα σημαντικό ρόλο στη μεταφορά της ενέργειας μέσα από τα τροφικά επίπεδα. Στις περιπτώσεις αυτές, ένα μεγάλο ποσοστό της συνολικής διαφυγής ενέργειας από το οικοσύστημα οφείλεται σε απώλειες ενέργειας από την τροφική αλυσίδα αποσύνθεσης.

Αντίθετα, στην πλειοψηφία των θαλάσσιων οικοσυστημάτων, όπως σε αυτό που παριστάνεται στο Σχ. 13, οι τροφικές αλυσίδες αποσύνθεσης μεταφέρουν ένα μικρότερο

ποσοτό της συνολικής ενεργειακής ροής. Οι απώλειες, ωστόσο, εξαιτίας της αναπνοής εξακολουθούν να είναι μεγάλες όταν συγκριθούν με αυτές της τροφικής αλυσίδας βόσκησης.



Σχ. 13. Η ροή της ενέργειας μέσα από τις τροφικές αλυσίδες βόσκησης και αποδόμησης. (α') Υδατικές αλυσίδες. (β') Δασική κοινότητα (Τροποποιημένη από τον Odum, 1971).

Αναερόβιες και αερόβιες τροφικές αλυσίδες αποδόμησης. Η οικολογική αποδοτικότητα της τροφικής αλυσίδας αποδόμησης εξαρτάται από πολλούς παράγοντες όπως είναι η θερμοκρασία και η οξύτητα, κυρίως, όμως, επηρεάζεται από το ενεργειακό περιεχόμενο της σαπρομάζας. Κάτω από αερόβιες συνθήκες, οι αποδομητές χρησιμοποιούν την κανονική διαδικασία της αναπνοής για να απελευθερώσουν ενέργεια. Σε πολλές, ωστόσο, περιοχές όπου συσσωρεύεται η σαπρομάζα (π.χ. στο βυθό των λιμνών) παρατηρείται έλλειψη οξυγόνου. Στις περιπτώσεις αυτές το σπάσιμο των οργανικών ενώσεων και η απελευθέρωση ενέργειας πρέπει να γίνεται υπό αναερόβιες συνθήκες.

Ένας από τους σημαντικότερους τρόπους είναι η ζύμωση κατά την οποία τα μεγάλα μόρια διασπώνται σε μικρότερα χωρίς την προσθήκη οξυγόνου. Η ενέργεια που απελευθερώνεται είναι πολύ μικρότερη από εκείνη που προκύπτει από αερόβιες διεργασίες, είναι, όμως,

αρκετή για το μεταβολισμό των αποδομητών. Η ζύμωση καταλήγει σε μερική διάσπαση της οργανικής ύλης που με τη σειρά της οδηγεί σε συσσώρευση μη αποσυντιθέμενης σαπρομάζας. Αυτό σημαίνει ότι η μικτή οικολογική αποδοτικότητα της αναερόβιας τροφικής αλυσίδας αποσύνθεσης είναι μικρότερη από αυτήν της αερόβιας, διότι μεγάλο μέρος της ενέργειας της τροφής δεν περνάει στα επόμενα τροφικά επίπεδα.

ΜΕΘΟΔΟΙ ΜΕΤΡΗΣΗΣ ΤΗΣ ΠΡΩΤΟΓΕΝΟΥΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ

Επειδή η πρωτογενής παραγωγικότητα είναι μια διαδικασία με μεγάλη οικολογική σημασία, πρέπει να δώσουμε προσοχή και στον τρόπο μέτρησης της. Η γνώση των τεχνικών μέτρησης δίνει μια εικόνα των προβλημάτων που ανακύπτουν όταν συγκρίνουμε τις τιμές που προκύπτουν από μελέτες διαφορετικών οικοσυστημάτων, και μας βοηθάει να κατανοήσουμε γιατί δεν έχουν γίνει πολλές εργασίες ποσοτικού χαρακτήρα. Οι περισσότερες μετρήσεις γίνονται έμμεσα, και βασίζονται σε μεγέθη όπως είναι το ποσό της παραγόμενης ύλης, το ποσό της πρώτης ύλης που καταναλώνεται ή το ποσό των παραπροϊόντων που απελευθερώνονται. Πρέπει να έχουμε υπόψη ότι σε όλες τις παραπάνω περιπτώσεις οι διεργασίες και τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης εξισορροπούνται εν μέρει από εκείνα της αναπνοής.

Η μέθοδος του θερισμού.

- (α') Με αυτή τη μέθοδο προσδιορίζεται το βάρος της νέας ύλης που παρήχθη από τα φυτά. Εκφράζεται είτε άμεσα ως ξηρό βάρος είτε έμμεσα ως θερμιδική αξία. Και στις δύο, όμως, περιπτώσεις, η μέτρηση γίνεται ανά μονάδα επιφάνειας και ανά μονάδα χρόνου. Από τη στιγμή που μετράται το πραγματικό βάρος της νέας ύλης, η μέθοδος του θερισμού αποτελεί μια μέθοδο μέτρησης της καθαρής πρωτογενούς παραγωγικότητας.
- (β') Η μέθοδος αυτή είναι περισσότερο κατάλληλη για τη μελέτη χερσαίων οικοσυστημάτων όπου δεν ασκείται βόσκηση, όπως, για παράδειγμα, στις καλλιέργειες των ετήσιων φυτών. Μπορεί να εφαρμοστεί, επίσης, και σε φυσικά οικοσυστήματα όπου κυριαρχούν ετήσια φυτά και η βόσκηση δεν είναι έντονη.

Κάτω από τις συνθήκες αυτές, είναι προτιμότερο οι δειγματοληψίες της παραγωγικότητας να γίνονται ανά χρονικά διαστήματα σε σειρά σταθμών σε όλη τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου αντί για μία γενική εκτίμηση στο τέλος της περιόδου. Και αυτό γιατί στα φυσικά οικοσυστήματα τα φυτά έχουν το κάθε ένα διαφορετική διάρκεια ζωής. Έτσι, ορισμένα ενδέχεται να μαραθούν πριν το τέλος της περιόδου και να μη συνυπολογιστούν στην παραγωγικότητα.

Η μέθοδος του θερισμού είναι απλή, αλλά αφήνει πολλά περιθώρια λάθους, θα πρέπει, για παράδειγμα, να συμπεριληφθούν στη μέτρηση όλα τα ριζικά συστήματα. Στην πράξη, επίσης, όλα τα οικοσυστήματα περιλαμβάνουν φυτοφάγους οργανισμούς ακόμα και αν πρόκειται για τα απαρατήρητα έντομα που τρέφονται από τα σπαρτά.

Η μέθοδος του οξυγόνου (μέθοδος της διαφανούς και σκουρόχρωμης φιάλης).

(α') Επειδή το οξυγόνο αποτελεί παραπροϊόν της φωτοσύνθεσης, υπάρχει συγκεκριμένη σχέση ανάμεσα στην παραγωγικότητα και στην ποσότητα οξυγόνου που απελευθερώνεται από ένα φυτό. Μέρος αυτού, ωστόσο, καταναλώνεται στην αναπνοή, γεγονός που πρέπει να λαμβάνεται υπόψη στους υπολογισμούς. Η μέτρηση του οξυγόνου εφαρμόζεται κυρίως στις περιπτώσεις των υδατικών οικοσυστημάτων όπου κύριοι παραγωγοί είναι τα μικροφύκη.

(β') Από το ίδιο βάθος παίρνουμε δύο ίσα δείγματα νερού (που περιέχουν μικροφύκη). Το ένα δείγμα τοποθετείται σε μια διαφανή φιάλη, ενώ το άλλο τοποθετείται σε μια φιάλη σκούρου χρώματος. Αφού μετρήσουμε το περιεχόμενο τους σε οξυγόνο τις σφραγίζουμε και τις ξαναγυρνάμε στο αρχικό βάθος.

(γ') Οι δύο φιάλες αφήνονται στο ίδιο σημείο για 1 ως 12 ώρες. Κατά το χρονικό αυτό διάστημα, το περιεχόμενο τους σε οξυγόνο μεταβάλλεται. Στη σκουρόχρωμη φιάλη γίνεται αναπνοή με κατανάλωση οξυγόνου, ενώ στη διαφανή γίνεται και αναπνοή και φωτοσύνθεση. Εφόσον η φωτοσύνθεση έχει γρηγορότερους ρυθμούς από την αναπνοή, το οξυγόνο που παράγεται είναι περισσότερο από αυτό που καταναλώνεται κατά την αναπνοή. Και στις δύο περιπτώσεις οι ρυθμοί της αναπνοής θεωρούνται ίσοι.

(δ') Μετά την πάροδο συγκεκριμένου χρόνου ξαναμετράμε το περιεχόμενο σε οξυγόνο των δύο φιαλών. Το οξυγόνο που παρήχθη από τη φωτοσύνθεση είναι ίσο με το οξυγόνο που μετρήσαμε στη διαφανή φιάλη συν αυτό που καταναλώθηκε στη σκουρόχρωμη από την αναπνοή. Η μέτρηση του παραγόμενου οξυγόνου μας προσφέρει μια ένδειξη της πρωτογενούς παραγωγικότητας των μικροφυκών.

(ε') Η παραπάνω τεχνική χρησιμοποιείται ευρύτατα στα υδατικά οικοσυστήματα, παρουσιάζει, όμως, αρκετά μειονεκτήματα. Ένα από αυτά είναι ότι μπορεί να εφαρμοστεί μόνο για τους μικρού μεγέθους παραγωγούς. Επιπλέον, προϋποθέτει πως η αναπνοή προχωράει με τους ίδιους ρυθμούς στο φώς όπως και στο σκοτάδι. Η αναπνοή και η φωτοσύνθεση, όμως, έχουν πολλά ένζυμα (που καταλύουν τις διάφορες αντιδράσεις) κοινά, πράγμα που συσχετίζει τις ταχύτητες των δύο αυτών διαδικασιών και κάνει την παραπάνω παραδοχή αμφισβητήσιμη.

Μέθοδοι του διοξειδίου του άνθρακα. Κατά τη φωτοσύνθεση καταναλώνεται διοξείδιο του άνθρακα και έτσι το ποσό που απορροφάται από τα φυτά μπορεί να ληφθεί ως ένδειξη της πρωτογενούς παραγωγικότητας. Όπως και στην περίπτωση του οξυγόνου, η επίδραση της αναπνοής πρέπει να ληφθεί υπόψη.

Η μέτρηση του διοξειδίου του άνθρακα αποτελεί κατάλληλη μέθοδο εκτίμησης της πρωτογενούς παραγωγικότητας των χερσαίων οικοσυστημάτων. Μπορεί να εφαρμοστεί σε απλά φύλλα, σε φυτά, ακόμη και σε ολόκληρες κοινότητες. Δυο είναι οι κύριες τεχνικές που εν γένει χρησιμοποιούνται.

- (α') Η μέθοδος του εγκλεισμού είναι κατάλληλη για μετρήσεις που αφορούν σε τμήματα φυτών ή σε ολόκληρα φυτά μικρού, όμως, μεγέθους. Κατ' αρχάς επιλέγονται δύο δείγματα με όσο το δυνατό μεγαλύτερο βαθμό ομοιότητας. Το ένα

δείγμα εσωκλείεται σε ένα ανοιχτόχρωμο δοχείο, ενώ το άλλο σε σκουρόχρωμο. Αντίθετα με ότι γίνεται στη μέθοδο του οξυγόνου, ο αέρας εδώ επιτρέπεται να μπαίνει και να βγαίνει από τα δοχεία μέσα από σωλήνες.

Το ποσό του διοξειδίου του άνθρακα που καταναλώνεται κατά τη φωτοσύνθεση, προσδιορίζεται με τη μέτρηση των συγκεντρώσεων του διοξειδίου του άνθρακα στον αέρα που περνάει μέσα από τους σωλήνες προς και από το κάθε δοχείο. Θα είναι ίσο με το άθροισμα του διοξειδίου που παρήχθη στο σκουρόχρωμο δοχείο (διοξείδιο από την αναπνοή) και αυτού που καταναλώθηκε στο διαφανές (διοξείδιο που απορροφήθηκε κατά τη φωτοσύνθεση, αλλά παρήχθη κατά την αναπνοή).

Η μέθοδος αυτή παρουσιάζει τα ίδια μειονεκτήματα με την προηγούμενη. Τα δείγματα θερμαίνονται με συνέπεια να μεταβάλλονται οι ρυθμοί της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής.

- (β') Ορισμένα από τα μειονεκτήματα της μεθόδου του εγκλεισμού αποφεύγονται με τη χρήση της μεθόδου μέτρησης του διοξειδίου του άνθρακα, επειδή στην περίπτωση αυτή οι μετρήσεις γίνονται χωρίς δοχεία. Οι μετρήσεις του διοξειδίου του άνθρακα γίνονται με αισθητήρες, οι οποίοι είναι τοποθετημένοι σε κάθετο σωλήνα όρθιο μέσα στην κοινότητα με τέτοιο τρόπο που η κορυφή του να βρίσκεται σε υψηλότερο σημείο από τα φυτά.

Οι μεταβολές των συγκεντρώσεων του διοξειδίου του άνθρακα μέσα και επάνω από την κοινότητα μπορούν να ληφθούν ως ένδειξη της παραγωγικότητας. Κατά τη διάρκεια της νύχτας, η συγκέντρωση του διοξειδίου του άνθρακα μέσα στην κοινότητα αυξάνεται εξαιτίας της αναπνοής, ενώ τη μέρα ελαττώνεται εξαιτίας της φωτοσύνθεσης. Οι διαφορές ανάμεσα στις ημερήσιες και τις νυχτερινές συγκεντρώσεις δείχνουν το ποσό του διοξειδίου που χρησιμοποιήθηκε για τη φωτοσύνθεση.

Η αεροδυναμική αυτή μέθοδος δείχνει να παρουσιάζει πολλές δυνατότητες μελλοντικής ανάπτυξης, παρουσιάζει, όμως, το σημαντικό μειονέκτημα ότι μπορεί να εφαρμοστεί μόνο σε συνθήκες άπνοιας. Ο άνεμος διώχνει το διοξείδιο του άνθρακα και παραποιεί τις ενδείξεις.

Η μέθοδος της οξύτητας. Στα υδατικά οικοσυστήματα η οξύτητα του νερού είναι συνάρτηση του διαλυμένου σε αυτό διοξειδίου του άνθρακα. Οι μεταβολές στην οξύτητα μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως δείκτης παραγωγικότητας. Η σχέση ανάμεσα στην οξύτητα και στο διαλυμένο διοξείδιο του άνθρακα είναι αρκετά σύνθετη και γι' αυτό οι εκάστοτε ερμηνείες πρέπει να αφορούν στο συγκεκριμένο μόνο οικοσύστημα. Η μέθοδος αυτή μπορεί να παράγει αρκετά λάθη, επειδή την οξύτητα του νερού ενδέχεται να την επηρεάζουν και άλλοι παράγοντες (όπως π.χ. η περιεκτικότητα σε θρεπτικά).

Η εξάντληση των πρώτων υλών. Η παραγωγικότητα μπορεί να μετρηθεί με βάση το ρυθμό εξάντλησης πρώτων υλών όπως τα νιτρικά και τα φωσφορικά. Με τη μέθοδο αυτή μετράται η καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα του οικοσυστήματος ιδιαίτερα στα μεγάλα υδατικά οικοσυστήματα όπως οι λίμνες και οι ανοιχτές θάλασσες όπου τα θρεπτικά συσσωρεύονται κατά τη διάρκεια του χειμώνα και καταναλώνονται την άνοιξη.

Το κύριο μειονέκτημα της μεθόδου είναι ότι η κατανάλωση των πρώτων υλών μπορεί να αναπληρώνεται από την επάνοδο τους μέσα από την ανακύκλωση των θρεπτικών.

Ραδιενεργοί ανιχνευτές. Με τη μέθοδο αυτή εισάγεται στο οικοσύστημα γνωστή ποσότητα «σημασμένου» υλικού το οποίο μπορεί να ταυτοποιηθεί από την ακτινοβολία του. Στις διαθέσιμες ποσότητες διοξειδίου του άνθρακα μπορεί, για παράδειγμα, να εισαχθεί ραδιενεργός άνθρακας [^{14}C]. Στη συνέχεια παρακολουθείται η αφομοίωση του από τα φυτά, που προσφέρει μια ακριβή εκτίμηση της παραγωγικότητας.

Η τεχνική αυτή είναι δαπανηρή και απαιτεί πολύπλοκο εξοπλισμό, το κύριο πλεονέκτημά της, όμως, είναι ότι μπορεί να εφαρμοστεί σε ένα ευρύ φάσμα οικοσυστημάτων και η διαταραχή που προκαλεί στο σύστημα είναι πολύ μικρότερη σε σχέση με άλλες μεθόδους.

Η μέθοδος της χλωροφύλλης. Η παραγωγικότητα συνδέεται με το ποσό της υπάρχουσας χλωροφύλλης. Ο λόγος αφομοίωσης για ένα φυτό ή ένα οικοσύστημα είναι ο ρυθμός της παραγωγικότητας ανά γραμμάριο χλωροφύλλης. Η συγκέντρωση της χλωροφύλλης μπορεί να προσδιοριστεί μέσα από σχετικά απλές διαδικασίες που απαιτούν την εξαγωγή των χρωστικών από τα φυτά. Το συνολικό ποσό χλωροφύλλης ανά μονάδα επιφάνειας είναι γενικά μεγαλύτερο στα χερσαία οικοσυστήματα από ότι στα υδατικά.

Αν γνωρίζουμε το λόγο αφομοίωσης, τη συγκέντρωση της χλωροφύλλης και το ποσό της ηλιακής ενέργειας που φτάνει στα φυτά, τότε μπορούμε να υπολογίσουμε τη μικτή πρωτογενή παραγωγικότητα.

Η τεχνική αυτή παρουσιάζει δυνατότητες εφαρμογής σε πολλά οικοσυστήματα.

Η ΠΡΩΤΟΓΕΝΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑ ΣΤΑ ΦΥΣΙΚΑ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

Αιτίες μεταβολής της πρωτογενούς παραγωγικότητας.

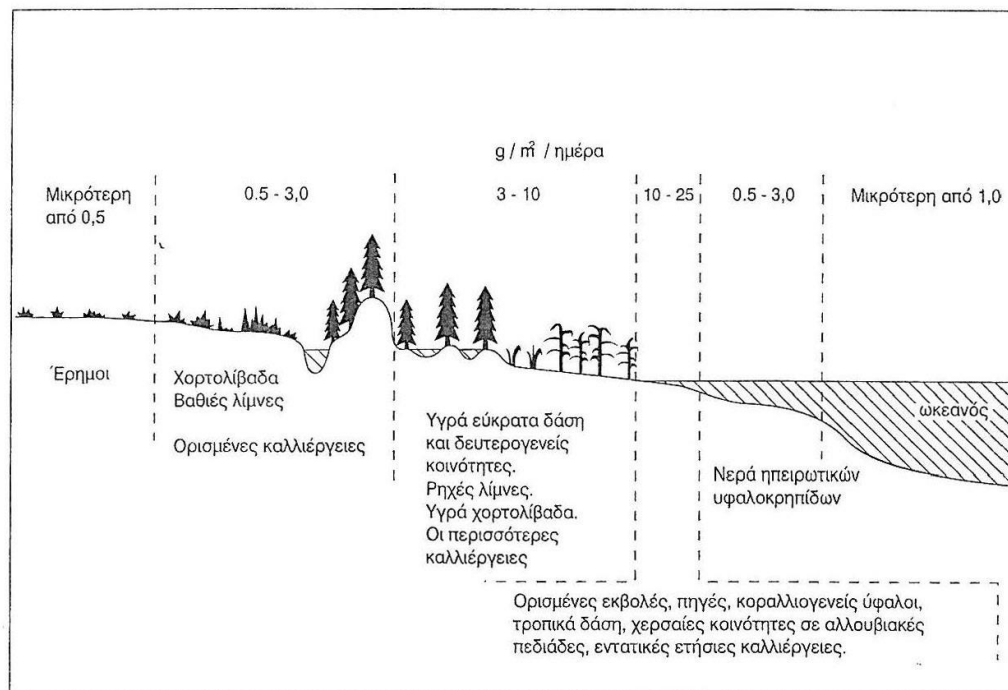
Διάφορες μετρήσεις της πρωτογενούς παραγωγικότητας στα φυσικά οικοσυστήματα δείχνουν μεγάλες αποκλίσεις της παραγωγικότητας και στο χώρο και στο χρόνο. Οι διαφορές αυτές μπορούν να αποδοθούν σε τρεις βασικές αιτίες.

- (α') *Ένταση και διάρκεια της ηλιακής ακτινοβολίας.* Οι ετήσιες εισροές της ηλιακής ενέργειας επάνω στον πλανήτη ποικίλλουν σημαντικά, παρουσιάζοντας τις μέγιστες τιμές στους τροπικούς και τις ελάχιστες στους πόλους. Οι μέγιστες, συνεπώς, δυνατότητες ετήσιας παραγωγικότητας παρουσιάζονται στους τροπικούς και ελαττώνονται με την αύξηση του γεωγραφικού πλάτους. Σε εποχιακό επίπεδο, η χαμηλή ενεργειακή εισροή των εύκρατων περιοχών αντισταθμίζεται εν μέρει από τις μεγάλης διάρκειας ημέρες του καλοκαιριού. Εάν ληφθούν υπόψη μόνο οι θερινοί μήνες, η εισροή ενέργειας στα εύκρατα γεωγραφικά πλάτη είναι αρκετά υψηλή.
- β') *Περιβαλλοντικοί περιορισμοί.* Ακόμα και στην περίπτωση που η ηλιακή ενέργεια είναι άφθονη, η πρωτογενής παραγωγικότητα μπορεί να περιορίζεται από περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως είναι η έλλειψη νερού, οι χαμηλές θερμοκρασίες και η ανεπάρκεια θρεπτικών. Οι περιβαλλοντικοί αυτοί έλεγχοι στην

κατανομή και τη λειτουργία των οργανισμών εξετάζονται με λεπτομέρεια στα Κεφάλαια 5 και 6 μπορούμε, όμως, προς το παρόν να πούμε πως τα θερμά κλίματα είναι περισσότερο παραγωγικά από τα ψυχρά και τα υγρά περισσότερο παραγωγικά από τα ξηρά.

- (γ') *Σύνθεση και δομή της κοινότητας.* Όπως επισημάναμε παραπάνω στο ίδιο Κεφάλαιο (βλ. Σχ. 11 και 12), παράγοντες όπως η παρουσία ορισμένων ειδών, το σχήμα των φυτών ή η απόσταση μεταξύ τους έχουν ιδιαίτερη επίδραση στην πρωτογενή παραγωγικότητα.

Εκτιμήσεις της παραγωγικότητας στα φυσικά οικοσυστήματα. Όλες σχεδόν οι μετρήσεις που έχουν γίνει στα φυσικά οικοσυστήματα έδειξαν πολύ χαμηλούς ρυθμούς μικτής πρωτογενούς παραγωγικότητας. Στα 1963, ο αμερικάνος E.P. Odum, αποπειράθηκε να παρουσιάσει μια γενική εκτίμηση της μικτής πρωτογενούς παραγωγικότητας σε ορισμένα επιλεγμένα οικοσυστήματα του κόσμου. Τα αποτελέσματά του, που είναι σήμερα ευρέως αποδεχτά, έδειξαν ότι ορισμένοι τύποι οικοσυστημάτων είναι σχετικά μη παραγωγικοί, ενώ άλλοι παρουσιάζουν μία εκπληκτική γονιμότητα.



Σχ. 14. Η παγκόσμια κατανομή της πρωτογενούς παραγωγής. (Από Odum, 1971).

- (α') *Σχετικά μη παραγωγικά (άγονα) οικοσυστήματα.* Περιλαμβάνουν ορισμένα τμήματα ανοιχτής θάλασσας και τις ερήμους. Η παραγωγικότητα είναι μικρότερη από $0.1 \text{ g/m}^2/\text{ημέρα}$.

- (β') **Μετρίως παραγωγικά οικοσυστήματα.** Περιλαμβάνουν τις ημερημι-κές λιβαδικές εκτάσεις, τις θαλάσσιες ακτές, τις ρηχές λίμνες και τα ξηρά δάση. Η παραγωγικότητα κυμαίνεται από 1 έως 10 g/m²/ημέρα.
- (γ') **Πολύ παραγωγικά οικοσυστήματα.** Περιλαμβάνουν τις εκβολές των ποταμών, τα κοραλλιογενή συστήματα, τα υγρά δάση, τις προσχωσιγενείς (αλλουβιακές) πεδιάδες και τις εντατικά καλλιεργούμενες αγροτικές περιοχές. Η παραγωγικότητα κυμαίνεται από 10 ως 20 g/m²/ημέρα.

Ο Odum βρήκε ότι μερικές φορές, και για μικρές χρονικές περιόδους, σε ορισμένες πειραματικές καλλιέργειες ή σε ρυπασμένα ύδατα παρουσιάζονται ρυθμοί παραγωγικότητας μεγαλύτεροι των 20g/m²/ημέρα.

Γενικές επισημάνσεις γύρω από την παραγωγικότητα των οικοσυστημάτων. Από τα δεδομένα του Odum και άλλων μελετητών, έχουν σχηματοποιηθεί ορισμένα γενικά πρότυπα της παγκόσμιας κατανομής της πρωτογενούς παραγωγικότητας.

- (α') Ένα πολύ μεγάλο ποσοστό της επιφάνειας της γης ανήκει στην κατηγορία της χαμηλής παραγωγικότητας, είτε λόγω έλλειψης νερού (όπως στις έρημους) είτε λόγω ανεπάρκειας θρεπτικών (όπως στη θάλασσα).
- (β') Η παραγωγικότητα των ωκεανών είναι αισθητά χαμηλότερη από αυτή της χέρσου παρά τη μεγαλύτερη έκταση και τη γονιμότητά τους. Οι αιτίες της διαφοροποίησης αυτής είναι αρκετές. Οι κυριότερες είναι το μεγαλύτερο ποσοστό φωτός που απορροφάται και ανακλάται από το νερό από ότι από την ατμόσφαιρα, το μεγάλο ποσοστό ενέργειας που καταναλώνεται στην αναπνοή από το φυτοπλαγκτόν και η ανεπάρκεια των θρεπτικών, ιδιαίτερα στα επιφανειακά στρώματα.
- (γ') Τα περισσότερα παραγωγικά οικοσυστήματα είναι πολύ ανοιχτά συστήματα που διαθέτουν μεγάλες δυνατότητες επικοινωνίας με άλλα οικοσυστήματα. Οι εκβολές, για παράδειγμα, τα έλη και οι κοραλλιογενείς ύφαλοι δέχονται μεγάλες εισροές από τα παρακείμενα συστήματα. Τα ημίκλειστα συστήματα που διαθέτουν περισσότερο αυτόαρκεις κύκλους θρεπτικών είναι γενικά λιγότερο παραγωγικά.
- (δ') Φαίνεται πως υπάρχει ένα καθορισμένο ανώτατο όριο στην αποδοτικότητα με την οποία η ηλιακή ενέργεια μπορεί να δεσμευτεί και να χρησιμοποιηθεί για την παραγωγικότητα σε οιαδήποτε μεγάλη κλίμακα. Αυτό το μέγιστο έχει ήδη επιτευχθεί σε ορισμένα φυσικά οικοσυστήματα όπως είναι οι κοραλλιογενείς ύφαλοι.

Η ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑ ΣΤΑ ΑΓΡΟΤΙΚΑ ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

Εκτιμήσεις της παραγωγικότητας.

- (α') Η μέση αξιοποίηση της ηλιακής ενέργειας που γίνεται από τα φυσικά οικοσυστήματα είναι από 2 ως 7 φορές μεγαλύτερη της αντίστοιχης εκμετάλλευσης που γίνεται από μια μέση καλλιέργεια. Το γεγονός αυτό έχει μεγάλη σημασία

καθώς είναι ξεκάθαρο ότι τα περισσότερα από τα σύγχρονα μορφώματα της παραγωγής τροφής είναι μη αποδοτικά.

Μετρήσεις της πραγματικής καθαρής πρωτογενούς παραγωγικότητας που έγιναν στα πλαίσια του Διεθνούς Βιολογικού Προγράμματος (IBP) το 1975 έδειξαν πως είναι λίγα τα φυσικά οικοσυστήματα που προσεγγίζουν έστω, τα θεωρητικά όρια της παραγωγικότητας. Όταν τα φυσικά συστήματα αντικαθίστανται από καλλιέργειες, η αποδοτικότητα συνήθως ελαττώνεται. Η μέση παγκόσμια παραγωγικότητα στις καλλιέργειες των δημητριακών, για παράδειγμα, κυμαίνεται γύρω στα 2 g/m²/ημέρα, τιμή αρκετά μικρή αν συγκριθεί με την παραγωγικότητα των περισσότερων φυσικών συστημάτων.

Οι τιμές της πραγματικής καθαρής παραγωγικότητας προσεγγίζουν τις θεωρητικές μόνο σε συγκεκριμένα τροπικά αγροτικά συστήματα, όπως στις καλλιέργειες των ζαχαροκάλαμων, και σε ορισμένες εντατικές αγροτικές καλλιέργειες των εύκρατων περιοχών (Πίν. 2). Σε ετήσια βάση, η μέση αποδοτικότητα της μικτής παραγωγικότητας σε τροπικές καλλιέργειες, χωρίς άρδευση, κυμαίνεται ανάμεσα στο 0.5% και στο 1%.

ΠΙΝΑΚΑΣ 2
ΣΧΕΣΕΙΣ ΜΕΤΑΞΥ ΤΗΣ ΜΙΚΤΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΚΑΘΑΡΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΤΗΤΑΣ
ΣΕ ΕΝΤΑΤΙΚΕΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ

	<i>cal/m²/ημέρα %</i>				
	<i>ΗΑ</i>	<i>ΜΠ</i>	<i>ΚΠ</i>	<i>ΜΠ/ΗΑ</i>	<i>ΚΠ/ΜΠ</i>
Φυτεία Ζαχαροκάλαμου στη Χαβάη	4000	306	190	7,6	62
Αρδευόμενη καλλιέργεια αραβοσίτου στο Ισραήλ	6000	405	190	6,8	47
Καλλιέργεια Ζαχαρότευτλων στην Αγγλία	2650	202	144	7,7	72

ΗΑ: Ηλιακή Ακτινοβολία, ΜΠ: Μικτή Παραγωγικότητα, ΚΠ: Καθαρή Παραγωγικότητα. Τα δεδομένα αφορούν στις εννοϊκές συνθήκες της αυξητικής περιόδου και είναι από τον Monteith, 1965.

- (β') Σε οιαδήποτε κλιματική περιοχή τα αγροτικά συστήματα που εκμεταλλεύονται πληρέστερα την ηλιακή ενέργεια είναι εκείνα τα οποία διαθέτουν μια ετήσια καλλιέργεια με πυκνή κομοστέγη. Στις μεσογειακές περιοχές της Ευρώπης, για παράδειγμα, το μικτό σύστημα δέντρων και χλόης, που αποτελούν τα ελαιόδεντρα με το σιτάρι και το κριθάρι από κάτω, είναι πολύ αποδοτικό. Η πλειοψηφία αντίθετα των δυτικών τεχνικών καλλιέργειας τείνει να αφήνει μεγάλα κενά διαστήματα ανάμεσα στα φυτά. Το γεγονός αυτό οδηγεί σε ελάττωση της ποσότητας της χλωροφύλλης ανά μονάδα χώρου που εκτίθεται στην ηλιακή ακτινοβολία και έτσι η εκμεταλλεύσιμη ενέργεια καθίσταται και αυτή μικρότερη.
- (γ') Όλες οι μετρήσεις της παραγωγικότητας στη γεωργία αποκαλύπτουν επιπρόσθετες προσφορές ενέργειας. Οι καλλιέργειες απαιτούν κατανάλωση

πρόσθετης ενέργειας με μορφή καυσίμων για τις μηχανές (τρακτέρ), αλλά και ενέργειας για την παρασκευή λιπασμάτων και εντομοκτόνων. Όταν όλα αυτά ληφθούν υπόψη, η γεωργία φαίνεται πως είναι ακόμα λιγότερο αποδοτική.

Συνέπειες για την ανθρώπινη διατροφή.

- (α') Εφόσον η πραγματική παραγωγικότητα των φυσικών και των αγροτικών συστημάτων είναι χαμηλή, θα περίμενε κανείς να υπάρχουν αρκετές δυνατότητες για αύξηση της απόδοσης. Αυτό μπορεί να επιτευχθεί με την ελαχιστοποίηση των περιοριστικών παραγόντων (π.χ. με την άρδευση όταν το νερό είναι αυτό που περιορίζει την παραγωγικότητα), με την αναπαραγωγή καλλιεργειών που έχουν μεγαλύτερες αποδόσεις και με τη βελτίωση των γεωργικών τεχνικών, ώστε να κατακρατούνται, για παράδειγμα, οι μέγιστες ποσότητες ηλιακής ενέργειας ανά μονάδα επιφάνειας και παράλληλα να ελαχιστοποιείται η αμοιβαία σκίαση των φυτών. Η πλειοψηφία των ειδικών εκφράζει αμφιβολίες για το αν η συνδυασμένη χρήση των μεθόδων αυτών μπορεί να υπερδεκαπλασιάσει την παραγωγή τροφής, αύξηση που κατά προσέγγιση ισοδυναμεί με το ρυθμό της πληθυσμιακής αύξησης σήμερα.
- (β') Η μειωμένη αποδοτικότητα της πρωτογενούς παραγωγικότητας στη γεωργία επιτείνεται από το γεγονός ότι μεγάλο μέρος του πληθυσμού καταλαμβάνει δευτερογενή τροφικά επίπεδα. Είδαμε στα προηγούμενα ότι μεγάλο ποσοστό της ενέργειας χάνεται όταν περνάει μέσα από την τροφική αλυσίδα. Ένα στρέμμα καλλιέργειας σιτηρών μπορεί να συντηρήσει πολύ περισσότερους ανθρώπους από ότι τα ζώα που ζουν από ένα στρέμμα τριφυλλιού. Παρ' όλο που η καθαρή πρωτογενής παραγωγικότητα των μικρών σε ηλικία βοοειδών μπορεί να φτάσει το 35%, το νούμερο αυτό πέφτει στο 11% όταν τα ζώα μεγαλώσουν.

Η αυξανόμενη πίεση στα παγκόσμια αποθέματα τροφής μπορεί να υποχρεώσει τον άνθρωπο να κοντύνει τις τροφικές αλυσίδες και να αξιοποιήσει περισσότερο διαθέσιμο χώρο για βρώσιμα φυτά.