



**ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ**
Τμήμα Γεωλογίας και Γεωπεριβάλλοντος

**ΣΗΜΕΙΩΣΕΙΣ ΑΠΟ ΤΙΣ ΠΑΡΑΔΟΣΕΙΣ ΤΟΥ ΜΑΘΗΜΑΤΟΣ
«ΠΑΛΑΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΑ – ΟΙΚΟΣΤΡΩΜΑΤΟΓΡΑΦΙΑ»**

ΛΕΚΤΟΡΑΣ Χ. ΝΤΡΙΝΙΑ

Αθήνα 2005

1. Η Επιστήμη της Παλαιοοικολογίας

1.1. Τι είναι η Παλαιοοικολογία;

Οικολογία: Κλάδος των βιολογικών επιστημών που έχει ως αντικείμενο μελέτης τους πληθυσμούς των οργανισμών και τις αλληλεξαρτήσεις που αναπτύσσονται τόσο μεταξύ τους όσο και με το περιβάλλον στο οποίο ζουν (βιοτικό και αβιοτικό). Στο αβιοτικό περιβάλλον ανήκουν η ηλιακή ακτινοβολία, ο άνεμος, η υγρασία, το οξυγόνο, το διοξείδιο του άνθρακα, τα διάφορα συστατικά της ατμόσφαιρας, του εδάφους και του νερού κ.ά., ενώ στο βιοτικό έμβιοι οργανισμοί του ίδιου είδους ή διαφορετικών.

Σαν κλάδος των φυσικών επιστημών η οικολογία έχει ιστορία σχεδόν 100 ετών ενώ για πρώτη φορά εμφανίστηκε το 1868, όταν ο Ερνέστος Χέκελ, Γερμανός Βιολόγος και Δαρβινιστής, θεμελίωσε την Οικολογία, δηλαδή την Οικονομία της Φύσης ως την «επιστήμη των σχέσεων των ζώντων οργανισμών με το περιβάλλον». Η οικολογία θεμελιώθηκε ως οργανωμένη και ανεξάρτητη επιστήμη από τα μέσα της δεκαετίας του 1950, με τη σημαντική συμβολή της βοτανικής και της ζωολογίας, που ασχολούνται με την ταξινόμηση, τη γεωγραφική κατανομή και την προσαρμογή των φυτικών και ζωικών οργανισμών στα διάφορα περιβάλλοντα. Επίσης, ο κλάδος της οικολογίας συνεργάζεται με άλλες επιστήμες και επιστημονικούς κλάδους, όπως η φυσιολογία, η γενετική, η κλιματολογία, η γεωλογία, η ωκεανολογία, η χημεία, η φυσική, ακόμη και η κοινωνιολογία, η δημογραφία, η οικονομία, τα μαθηματικά, η ιστορία κ.ά.

Επιμέρους κλάδοι της οικολογίας είναι η αυτοοικολογία, που ασχολείται με τη μελέτη των σχέσεων ενός είδους ή ενός οργανισμού με το περιβάλλον του, και η συνοικολογία, που μελετά τις σχέσεις διαφορετικών ειδών, που ανήκουν, όμως, στην ίδια ομάδα με το περιβάλλον τους.

Το αντικείμενο της **Παλαιοοικολογίας** μελετά τις σχέσεις των απολιθωμένων οργανισμών με τα φυσικά και βιολογικά περιβάλλοντα του παρελθόντος. Ο Ager (1979) καθορίζει την Παλαιοοικολογία ως τη μελέτη του πως και που ζούσαν οι οργανισμοί στο παρελθόν. Βασίζεται στους ακόλουθους κλάδους:

- Παλαιοντολογική ταξινόμηση
- Γεωχημεία
- Παλαιοβιολογία
- Παλαιοκλιματολογία

- Παλαιοωκεανογραφία
- Γεωλογία
- Ιζηματολογία

Στις αρχές του 20^{ου} αιώνα, οι Sanderson (1929) και Lamont (1934), στις πρώτες οικολογικές μελέτες που πραγματοποίησαν σε απολιθωμένο υλικό, συσχέτισαν τα κελύφη των βραχιονοπόδων με τους διάφορους τρόπους διαβίωσης σε διαφορετικά περιβάλλοντα. Στο τέλος της δεκαετίας του 50 – αρχές 60, η Παλαιοοικολογία καθιερώνεται ως ένα νέο και συναρπαστικό αντικείμενο της Παλαιοντολογίας (Ager, 1963; Hecker, 1965). Επιπλέον, κατά τη διάρκεια της δεκαετίας του 60, αναπτύσσεται η Παλαιοοικολογία των απολιθωμένων κοινωνιών η οποία συνοδεύεται από στατιστικές αναλύσεις που αφορούν στη σύσταση και στην κατανομή των ζωικών και φυτικών συγκεντρώσεων και από διερεύνηση της βιομάζας και της τροφικής δομής των παλαιών κοινοτήτων (Boucot, 1981).

Όπως η Παλαιοντολογία έτσι και η Παλαιοοικολογία χρειάζεται ένα χρονικό πλαίσιο.

Η Παλαιοοικολογία μπορεί να διαιρεθεί στα εξής πεδία:

Λειτουργική μορφολογία - Ερμηνεία των μορφολογικών χαρακτηριστικών γνωρισμάτων των απολιθωμένων οργανισμών από την άποψη της βιολογικής λειτουργίας τους. Επίσης, ερμηνείες του τρόπου ζωής και της οικολογίας των απολιθωμένων οργανισμών βάσει της μορφολογίας τους. Βασίζεται στο γεγονός ότι η δομή και η συμπεριφορά των οργανισμών είναι προσαρμοσμένες στο φυσικό περιβάλλον.

Παλαιοαυτοοικολογία: μελέτη των συνθηκών διαβίωσης ενός μοναδικού απολιθωμένου είδους και πως αυτό το είδος σχετίζεται με το περιβάλλον του (βασίζεται στη Λειτουργική Μορφολογία).

Ειδικότερα η Παλαιοαυτοοικολογία εξετάζει:

- Ποιες οι συνθήκες επιβίωσης και επιτυχούς αναπαραγωγής ενός οργανισμού
- Ποιες συνθήκες ο απολιθωμένος οργανισμός απέφυγε κατά τη διάρκεια της ζωής του
- Ποιες διεργασίες περιόριζαν την κατανομή και την αφθονία αυτού του οργανισμού
- Ποια η λειτουργική μορφολογία του οργανισμού αυτού.

Παλαιοοικολογία πληθυσμού - η μελέτη των απολιθωμένων πληθυσμών ενός ενιαίου είδους.

Παλαιοσυνηκολογία: η μελέτη των απολιθωμένων κοινωνιών

Ειδικότερα η Παλαιοσυνολογία εξετάζει:

- Σύσταση μιας κοινωνίας
- Απολιθωμένες συναθροίσεις
- Εξέλιξη των απολιθωμένων συναθροίσεων μέσα στον χρόνο
- Ποικιλότητα και αφθονία
 1. Αφθονία: αριθμός των ατόμων ενός είδους
 2. Ταξονομική ποικιλότητα: αριθμός των ειδών
 3. Επικράτηση

Εξελικτική Παλαιοοικολογία: μελετά τα φαινόμενα που λειτουργούν μόνο στη μεγάλη κλίμακα των εκατομμυρίων ετών του γεωλογικού χρόνου, και είναι άορατα στους οικολόγους του σύγχρονου βιόκοσμου. Ουσιαστικά απαντά στα ερωτήματα: ποιο είναι το καθεστώς της ποικιλότητας της ζωής διαμέσου του χρόνου, και ποιο είναι το καθεστώς των σημαντικότερων οικολογικών μεταβολών μέσω του χρόνου; Είναι γνωστό ότι οι μεταβολές στην ατμόσφαιρα, υδρόσφαιρα, λιθόσφαιρα συνεπάγονται την εξέλιξη της βιόσφαιρας. Η Εξελικτική Παλαιοοικολογία διαφωτίζει τον τρόπο αυτής της εξέλιξης καθώς και της εξαφάνισης διαφόρων ειδών με βάση της περιβαλλοντικές μεταβολές.

Τα **απολιθώματα**, τα διατηρημένα υπολείμματα οργανισμών που έζησαν σε διάφορους περιόδους κατά το παρελθόν παρέχουν τις πιο άμεσες ενδείξεις της εξέλιξης. Δυστυχώς και το αρχείο των απολιθωμάτων έχει αρκετά προβλήματα. Το αρχείο είναι ασυμπλήρωτο και η ερμηνεία του είναι δύσκολη. Υπάρχουν αρκετές αβεβαιότητες στη χρονολόγηση των απολιθωμάτων, στην ένταξή τους σε ταξινομικές ομάδες καθώς και στην αναπαράσταση των παλαιοπεριβαλλόντων. Μόνο ένα μικρό κλάσμα όλων των οργανισμών και των ειδών που έχουν ζήσει στη Γη βρίσκονται ως απολιθώματα.

Παρόλα αυτά, η ιστορία της ζωής δεν είναι κατανοητή χωρίς αναφορές στην ιστορία της εξέλιξης. Παρομοίως, η ανάπτυξη της προσαρμοστικότητας, του τρόπου συμπεριφοράς και των βιολογικών σχέσεων σε συνδυασμό με τις μακροπρόθεσμες μεταβολές στη δομή των κοινοτήτων μπορούν να τυποποιηθούν σε μοντέλα που αφορούν εξελικτικά παραδείγματα (Boucot, 1983).

Ετσι ο John Phillips (1800-1874) όρισε τρεις μεγάλες εποχές με βάση τα απολιθώματα και την ποικιλότητα (Παλαιοζωικός, Μεσοζωικός, Καινοζωικός). Πιο πρόσφατα ο Serkoski μιλάει για τρεις εξελικτικές πανίδες, του Καμβρίου, του Παλαιοζωικού και την σύγχρονη.

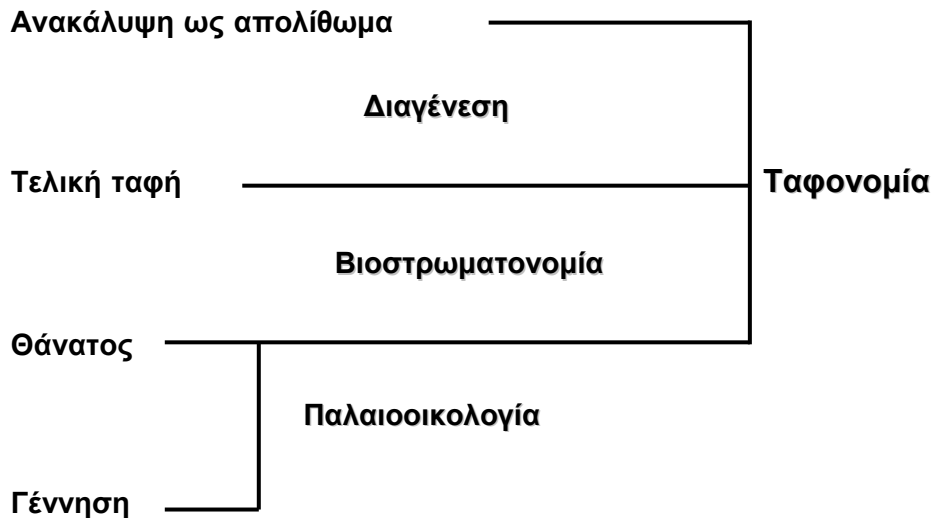
Σήμερα μιλάμε για την εξελικτική Παλαιοοικολογία η οποία συνεισφέρει στην κατανόηση των μεταβολών πάνω στον πλανήτη μας.

Η **Ταφονομία**, κλάδος της παλαιοντολογίας, ασχολείται με την μελέτη των διεργασιών και των προϋποθέσεων απολίθωσης. Ο Efremon (1940) όρισε την Ταφονομία ως την Επιστήμη των νόμων της ταφής.

Στην κυριολεξία η λέξη σημαίνει επιστήμη της ταφής και περιλαμβάνει όλα τα χημικά φαινόμενα και τις μεταμορφώσεις που αφορούν στο φυσικό οργανισμό (φυτό ή ζώο) από τη στιγμή που πεθαίνει μέχρι τη στιγμή που ανακαλύπτουμε το απολίθωμά του.

Ένας κλάδος της ταφονομίας είναι η βιοστρωματονομία, η οποία αναλύει όλους τους περιβαλλοντικούς παράγοντες που επιδρούν στο ζώο ή στο φυτό από τη στιγμή που πεθαίνει μέχρι τη στιγμή που θάβεται από τα γεωλογικά ιζήματα, αναγκαία συνθήκη για τη μετέπειτα μετατροπή του σε απολίθωμα.

Η Διαγένεση απολιθωμάτων δίνει στοιχεία για το τι συνέβη στα οργανικά λείψανα μετά την ταφή τους από διαταράξεις που οφείλονται σε οργανισμούς που δημιουργούν οπές, φωλεές ή τρέφονται από τα ιζήματα ή επιφέρουν άλλες διαγενετικές μεταβολές.



Οικοστρωματογραφία: Οι απολιθωμένες συναθροίσεις μπορούν μερικές φορές να χρησιμοποιηθούν για να σκιαγραφήσουν συσχετιζόμενες με τον χρόνο στρωματογραφικές μονάδες. Αυτές οι οικοστρωματογραφικές ζώνες είναι παρόμοιες με, ή ακόμα και συνώνυμες με τις βιοζώνες.

Η Οικοστρωματογραφία και η παραδοσιακή ζωνική στρωματογραφία μπορούν να θεωρηθούν πτυχές του πεδίου της γενικής βιοστρωματογραφίας. Από τη ζωνική

στρωματογραφία προκύπτουν οι χρονικές μονάδες ή το χρονικό πλαίσιο της αναφοράς για άλλες μορφές βιοστρωματογραφικής ανάλυσης. Η Οικοστρωματογραφία, μια εφαρμογή γνώσης των σύγχρονων οικολογικών σχέσεων και των οικολογικών βιογεωγραφικών προτύπων, στις ερμηνείες των απολιθωμάτων και των πετρωμάτων που τα περιέχουν, πρέπει να πραγματοποιείται στα πλαίσια των χρονικών μονάδων. Η Οικοστρωματογραφία, επομένως, ακολουθεί μετά από και εξαρτάται από τη ζωνική στρωματογραφία. Δεν πρέπει να αναπτύσσεται σε αντίθεση με τη ζωνική στρωματογραφία.

1.2. Μερικοί Ορισμοί

Στην Παλαιοοικολογία χρησιμοποιούνται διάφοροι ορισμοί. Θα αναφερθούμε στους κυριότερους καθώς αυτοί θα αναφέρονται συχνότερα.

Κοινωνία: ομάδα οργανισμών που ζουν στο ίδιο περιβάλλον με αλληλοεξάρτηση.

Συνάθροιση: όλοι οι οργανισμοί που βρίσκονται μαζί σε ένα στρώμα.

Συγκέντρωση: σύνολο οργανισμών που ζουν στην ίδια περιοχή κάτω από τις ίδιες συνθήκες.

Επιβιώντες οργανισμοί: οργανισμοί που ζουν στην επιφάνεια του ιζήματος και διακρίνονται σε επιπανίδα και επιχλωρίδα.

Επιπανίδα: ζωικοί οργανισμοί που ζουν επί ενός υποστρώματος ή επί ενός άλλου οργανισμού.

Επιχλωρίδα: φυτικοί οργανισμοί που ζουν επί άλλων φυτών.

Ενδοπανίδα: ζωικοί οργανισμοί που ζουν εντός του υποστρώματος.

Μειοπανίδα: ενδιάμεση πανίδα που ζει εντός του πορώδους του ιζήματος.

Βιοκοινωνία: κοινωνία ζώντων οργανισμών, κοινωνία που δημιουργήθηκε όταν οι οργανισμοί ήταν εν ζωή.

Κατοικία ή διαμονή: ο τύπος του χώρου όπου ένας οργανισμός ζει.

Βιότοπος: ο χώρος, το περιβάλλον όπου ζουν οι οργανισμοί.

Βιοεπαρχία: μεγαλύτερης εκτάσεως βιότοπος ή περισσότεροι βιότοποι σε μεγαλύτερο γεωγραφικό χώρο.

Βιογεωγραφικές επαρχίες: κοινωνίες σε παγκόσμια κλίμακα οι οποίες κατέχουν καθορισμένα τμήματα της υδρογείου. Τα όρια των βιογεωγραφικών επαρχιών καθορίζονται από κλιματικά ή και φυσικά φράγματα.

Βιόσφαιρα: ο χώρος της γήινης σφαίρας όπου υπάρχουν έμβιοι οργανισμοί συμπεριλαμβανομένων και των οργανισμών αυτών.

Βιώμη: είναι μια περιοχή στη γήινη επιφάνεια που έχει ένα ορισμένο σύνολο χαρακτηριστικών.

Οικοσύστημα: το σύνολο των οργανισμών που ζουν σε ένα περιβάλλον και αυτό το περιβάλλον.

Οικολογική φωλιά: ο μικρότερος χώρος σε ένα οικοσύστημα που διαθέτει ιδιαίτερες παραμέτρους για την ανάπτυξη ορισμένων ειδών.

1.3. Βασικές αρχές της Παλαιοοικολογίας

Στην Παλαιοοικολογία καθώς και στην Οικολογία, οι εξής βασικές αρχές πρέπει να λαμβάνονται υπόψη:

Προσαρμογή στο περιβάλλον: κάθε ζωντανός ή νεκρός οργανισμός έχει προσαρμοστεί και ζει σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον.

- Στενοτοπικός οργανισμός: όταν το συγκεκριμένο περιβάλλον στο οποίο ένας οργανισμός ζει είναι πολύ μικρό και η διασπορά του στον χώρο είναι περιορισμένη.
- Ευρυτοπικός οργανισμός: όταν το συγκεκριμένο περιβάλλον στο οποίο ένας οργανισμός ζει είναι πολύ μεγάλο και η διασπορά του στον χώρο είναι μεγάλη.
- Κοσμοπολίτικος οργανισμός: η διασπορά του καλύπτει σημαντικό μέρος της βιόσφαιρας.

Προσαρμογή σε τρόπο ζωής: κάθε οργανισμός είναι προσαρμοσμένος και ζει με ένα συγκεκριμένο τρόπο ζωής. Διαφορετικές ομάδες οργανισμών που έχουν προσαρμοστεί και ζουν με τον ίδιο τρόπο ζωής, παρουσιάζουν ομοιότητες οι οποίες όμως είναι επιφανειακές. Αντίθετα συγγενείς οργανισμοί που ζουν με διαφορετικό τρόπο, διαφέρουν μεταξύ τους. Παράδειγμα ομοιότητας λόγω ίδιου τρόπου ζωής αποτελούν το σκυλόψαρο (αρτίγονος ιχθύς), ο ιχθυόσαυρος (απολιθωμένο ερπετό) και το δελφίνι (αρτίγονο θηλαστικό). Και οι τρεις αυτοί οργανισμοί ζουν κολυμπώντας με τον ίδιο τρόπο ζωής. Αιτία του κοινού αυτού

τρόπου ζωής είναι να παρουσιάζουν επιφανειακά ομοιότητες αν και ανήκουν σε τελείως διαφορετικές ταξονομικές ομάδες.

Οικολογικοί περιορισμοί: κάθε οργανισμός ελέγχεται στη διασπορά του από τους περιορισμούς του περιβάλλοντος στο οποίο έχει προσαρμοστεί και ζει. Ο άνθρωπος αν και παρουσιάζει τη μεγαλύτερη πάνω στη γη διασπορά, σχετικά με τους άλλους οργανισμούς, περιορίζεται στο χερσαίο περιβάλλον και δεν μπορεί να ζήσει παρά μόνο σε αυτό. Το περιβάλλον στο οποίο ζει κάθε οργανισμός εξαρτάται από μια ολόκληρη σειρά παραγόντων και εάν έστω κι ένας από αυτούς διαταραχθεί, είναι αδύνατη η συνέχιση διαβίωσης του οργανισμού σε αυτό το περιβάλλον και ακόμα και η ύπαρξή του.

- Νόμος του ελαχίστου: ο καθοριστικός για την ύπαρξη και διασπορά ενός οργανισμού παράγων είναι εκείνος ο οποίος αντιπροσωπεύεται στο ελάχιστο (θερμοκρασία, υγρασία, αλμυρότητα, τροφική παροχή κλπ.)

Εξάρτηση από άλλους οργανισμούς: κάθε οργανισμός εξαρτάται έμμεσα ή άμεσα από τα περισσότερα ή όλα τα μέλη της κοινωνίας στην οποία ζει.

1.4. Περιορισμοί Μαρτυριών

Στην Παλαιοοικολογία υπάρχουν περιορισμοί σχετικά με τις μαρτυρίες, τα τεκμήρια που προκύπτουν από την μελέτη των απολιθωμάτων και τις επεξηγήσεις που από αυτήν δίνονται. Τα σημαντικότερα σημεία των περιορισμών αυτών είναι:

Περιορισμοί απολιθώσεως: Οι περιορισμοί αυτοί ελέγχουν το τι μπορεί να έχει συμβεί σε έναν οργανισμό από τον θάνατό του μέχρι να απολιθωθεί.

Ζώα χωρίς σκληρούς ιστούς και φυτά που από τα κυτταρικά τους τοιχώματα απουσιάζουν συγκεκριμένες χημικές ουσίες, αντιπροσωπεύονται δυσανάλογα λίγο στο αρχείο των απολιθωμάτων καθώς αποσυντίθενται εύκολα και γρήγορα. Επίσης, πολλά από τα σχηματισμένα απολιθώματα καταστρέφονται από τη διάβρωση και τις τεκτονικές διεργασίες, ενώ κάποια άλλα είναι μη προσβάσιμα καθώς βρίσκονται σε βαθιά στρώματα. Το σχετικά πρόσφατο αρχείο των απολιθωμάτων είναι περισσότερο πλήρες και γι' αυτό γνωρίζουμε τόσα για τους οργανισμούς και το περιβάλλον τους κατά το Πλειστόκαινο.

Ακόμη και εάν οι οργανισμοί έχουν απολιθωθεί και τα απολιθώματά τους έχουν βρεθεί, παραμένουν τα προβλήματα ερμηνείας. Τα περισσότερα απολιθώματα αποτίθενται κάτω από το νερό και διατηρούνται στα ιζήματα. Μπορεί όμως οι οργανισμοί, αφού πεθάνουν και

πριν απολιθωθούν, να έχουν παρασυρθεί μακριά εξαιτίας του ανέμου ή των ρευμάτων του νερού. Ως αποτέλεσμα μπορεί να συνυπάρχουν στα ίδια ιζήματα είδη που δεν βρίσκονταν στις ίδιες κοινότητες

Παρά αυτούς τους περιορισμούς, οι πληροφορίες για τη ζωή στη γη μπορούν να αποκτηθούν καλύτερα ή μόνο από τα απολιθώματα. Μόνο τα απολιθώματα καταγράφουν με βεβαιότητα τα είδη των οργανισμών που υπήρξαν σε συγκεκριμένες περιόδους και περιοχές κατά το παρελθόν. Τα απολιθώματα παρέχουν τις ηλικίες όταν διαφορετικές ταξινομικές γραμμές έζησαν και υπήρξαν σε συγκεκριμένες περιοχές. Εξαιτίας της ασυμπλήρωτης φύσης του αρχείου, οι οργανισμοί μπορεί να ήταν παρόντες για άγνωστο χρόνο πριν διατηρηθούν τα γνωστά τους απολιθώματα. Τα απολιθώματα τεκμηριώνουν τμήμα της τεράστιας ποικιλότητας της προϊστορικής ζωής και κάποια από τα σημαντικότερα γεγονότα της ιστορίας των γενεαλογικών γραμμών: ειδογενέσεις και διαφοροποιήσεις, διευρύνσεις και συρρικνώσεις των κατανομών, καθώς και εξαφανίσεις.

Συγκεκριμένα, δίνουν πληροφορίες για τα γνωρίσματα παλιότερων αντιπροσώπων ή και προγονικών μορφών της γραμμής. Επίσης, μπορούν να χρονολογηθούν και να δώσουν σχετικά ακριβή πληροφορία για το πότε έζησαν στη Γη αντιπρόσωποι συγκεκριμένων γενεαλογικών γραμμών. Αυτή η χρονολόγηση βοηθά στη βαθμονόμηση των κλαδογραμμάτων με μονάδες πραγματικού και όχι σχετικού χρόνου.

Επίσης, τεκμηριώνουν τις τοποθεσίες όπου υπήρχαν παλιότερα οι οργανισμοί δίνοντας απαντήσεις σε βιογεωγραφικούς γρίφους (π.χ. αρκετές ενδημικές μορφές είναι υπολείμματα πολύ πιο ποικίλων και ευρέως εξαπλωμένων γενεαλογικών γραμμών). Βέβαια, πρέπει να έχουμε υπόψη ότι τα περιβάλλοντα μπορεί να ήταν πολύ διαφορετικά από ό,τι σήμερα. Τα απολιθώματα μαζί με άλλα υλικά που έχουν διατηρηθεί μαζί τους προσφέρουν ανεκτίμητη πληροφορία για τη φύση (κλίμα, βλάστηση, βιοτικές κοινότητες, τοπίο) παλαιότερων περιβαλλόντων.

Περιορισμοί της ερμηνείας: ελέγχουν τις επεξηγήσεις που δίδονται από την μελέτη των απολιθωμάτων.

- Μόνον ορισμένα περιβάλλοντα αντιπροσωπεύονται στα πετρώματα ακριβώς ίδια όπως ήταν στο παρελθόν.
- Πολλά αν όχι τα περισσότερα των απολιθωμάτων διατηρούνται σε περιβάλλοντα διαφορετικά από εκείνα στα οποία ζούσαν.

- Είναι αδύνατον να δοθούν αποδεικτικά συμπεράσματα για την οικολογία οργανισμών που έχουν εξαφανιστεί.
- Η συσχέτιση παλαιοπεριβαλλόντων με σημερινά δεν έχει καμία αξία εφόσον οι γεωγραφικοί παράγοντες έχουν μεταβληθεί.

2. Εισαγωγή στη Βιόσφαιρα

Ορισμός της Βιόσφαιρας: Ο όρος «βιόσφαιρα» δημιουργήθηκε από τον Ρώσο επιστήμονα Vladimir Vernadsky στα 1929. Η βιόσφαιρα είναι η ζώνη ζωής της γης και περιλαμβάνει όλους τους ζώντες οργανισμούς συμπεριλαμβανομένου και του ατόμου, και όλη την οργανική ύλη που δεν έχει ακόμα αποσυντεθεί. Επίσης αποκαλείται και οικόσφαιρα.

2.1 Οργάνωση της ζωής: Είδη, Πληθυσμοί, Κοινότητες, και Οικοσυστήματα

Οι επιστήμονες έχουν αναγνωρίσει ότι η ζωή μπορεί να οργανωθεί σε διάφορα διαφορετικά επίπεδα λειτουργίας και πολυπλοκότητας. Αυτά τα λειτουργικά επίπεδα είναι: τα είδη, οι πληθυσμοί, οι κοινότητες, και τα οικοσυστήματα.

Είδη

Τα είδη είναι τα διαφορετικά είδη οργανισμών που βρίσκονται στη γη. Ένας ακριβέστερος καθορισμός των ειδών είναι *ομάδα διασταύρωσης οργανισμών που δεν αναπαράγονται συνήθως με τα μέλη άλλων ομάδων*. Εάν ένα είδος διασταυρώνεται ελεύθερα με άλλα είδη, δεν θα ήταν πλέον ένα ευδιάκριτο είδος οργανισμού. Ο ορισμός αυτός είναι πιο ξεκάθαρος στα ζώα. Εντούτοις, σε μερικά είδη φυτών διασταυρώσεις μπορούν να πραγματοποιηθούν μεταξύ των μορφολογικά και φυσιολογικά διαφορετικών ειδών βλάστησης. Σε αυτήν την περίπτωση, ο ορισμός του είδους που δίνεται εδώ δεν είναι κατάλληλος.

Πληθυσμοί

Ο πληθυσμός περιλαμβάνει όλα τα άτομα ενός δεδομένου είδους σε μια συγκεκριμένη περιοχή ή της περιοχής σε έναν ορισμένο χρόνο. Οι πληθυσμοί περιέχουν *γενετική παραλλαγή* μέσα τους και μεταξύ άλλων πληθυσμών. Ακόμη και τα θεμελιώδη γενετικά χαρακτηριστικά όπως το χρώμα ή το μέγεθος τρίχας μπορούν να διαφέρουν ελαφρώς από άτομο σε άτομο. Το πιο σημαντικό, δεν είναι όλα τα μέλη του πληθυσμού ίσα στη δυνατότητά τους να επιζήσουν και να αναπαραγάγουν.

Κοινότητες

Η Κοινότητα αναφέρεται σε όλους τους πληθυσμούς σε μια συγκεκριμένη περιοχή ή στην περιοχή σε έναν ορισμένο χρόνο. Η δομή της περιλαμβάνει πολλούς τύπους

αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών. Μερικοί από αυτούς περιλαμβάνουν την απόκτηση και τη χρήση των τροφίμων, του χώρου, ή άλλων περιβαλλοντικών πόρων. Άλλοι περιλαμβάνουν τη θρεπτική ανακύκλωση μέσω όλων των μελών της κοινότητας και αμοιβαία ρύθμιση του μεγέθους των πληθυσμών. Σε όλες αυτές τις περιπτώσεις, οι δομημένες αλληλεπιδράσεις των πληθυσμών οδηγούν στις καταστάσεις στις οποίες τα άτομα ρίχνονται στις προσπάθειες ζωής ή θανάτου.

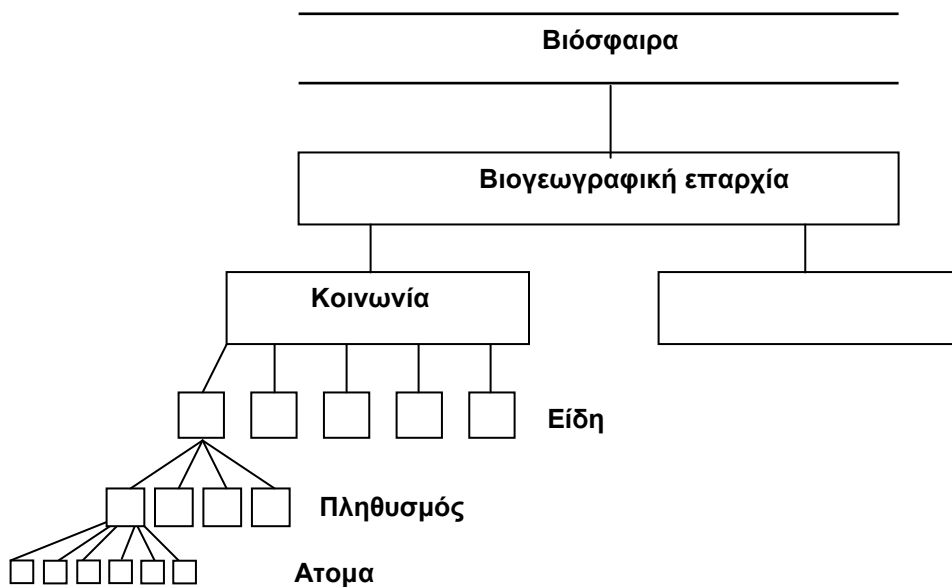
Γενικά, οι οικολόγοι θεωρούν εκείνο η κοινότητα που έχει υψηλή ποικιλομορφία είναι *πιο σύνθετη* και *σταθερή* από μια κοινότητα που έχει χαμηλή ποικιλομορφία.

Οικοσυστήματα

Τα οικοσυστήματα είναι δυναμικές οντότητες που αποτελούνται από τη βιολογική *κοινότητα* και το αβιοτικό περιβάλλον. Η αβιοτική και η βιοτική σύνθεση και δομή ενός οικοσυστήματος καθορίζονται από την κατάσταση διάφορων αλληλένδετων περιβαλλοντικών παραγόντων. Αλλαγές σε οποιοδήποτε από αυτούς τους παράγοντες (παραδείγματος χάριν: θρεπτική διαθεσιμότητα, θερμοκρασία, ένταση φωτός, και πυκνότητα πληθυσμών ειδών) θα οδηγήσει στις δυναμικές αλλαγές στη φύση αυτών των συστημάτων.

Η ιεραρχική δομή της βιόσφαιρας:

Ατομα → πληθυσμός → είδος → κοινωνία → βιογεωγραφική επαρχία → βιόσφαιρα.



2.2. Αβιοτικοί παράγοντες και κατανομή των ειδών

Οι γεωγραφικές κατανομές των φυτικών και ζωικών ειδών δεν καθορίζονται ποτέ με ακρίβεια κατά τη διάρκεια του χρόνου. Τα γεωγραφικά εύρη κατανομής των οργανισμών μετατοπίζονται, επεκτείνονται, ή συρρικνώνονται. Αυτές οι αλλαγές είναι το αποτέλεσμα δύο αντιπαραβαλλόμενων διαδικασιών: της αποίκησης και εγκατάστασης και της τοπικής εξαφάνισης.

Η αποίκηση και η εγκατάσταση πραγματοποιούνται όταν οι πληθυσμοί επεκτείνονται σε νέες περιοχές. Διάφοροι παράγοντες μπορούν να κινήσουν αυτήν την διαδικασία συμπεριλαμβανομένου της διαταραχής - μερική ή πλήρης αλλαγή της κοινότητας ή του οικοσυστήματος από βιοτικούς ή αβιοτικούς παράγοντες -και της αβιοτικής περιβαλλοντικής αλλαγής.

Η τοπική εξαφάνιση οδηγεί στην αποβολή των πληθυσμών από το σύνολο ή μέρους του προηγούμενου εύρους κατανομής τους. Μπορεί να προκληθεί από βιοτικές αλληλεπιδράσεις ή, και από αβιοτική περιβαλλοντική μεταβολή.

Με τον όρο «βιοτική αλληλεπίδραση» εννοούμε την αμοιβαία επιρροή μεταξύ δύο ή περισσότερων παρόμοιων οργανισμών ή ατόμων διαφορετικού είδους. Σημαντικές βιοτικές αλληλεπιδράσεις είναι:

1. Ο ανταγωνισμός - η αλληλεπίδραση όπου δύο ή περισσότεροι οργανισμοί στον ίδιο χώρο απαιτούν τους ίδιους πόρους (π.χ., τρόφιμα, νερό, διευθέτηση χώρου).
2. Η αλληλοβοήθεια - όπου δύο είδη αυξάνουν την προσαρμοστικότητά τους μετά από αλληλεπίδραση με άλλα είδη. Οι αλληλεπιδράσεις αυτές μεταξύ των ειδών μπορούν να είναι δύο τύπων: συμβιοτικές (όπου τα είδη αλληλεπιδρούν φυσικά και η σχέση τους είναι βιολογικά ουσιαστική για την επιβίωση) ή ασυμβιοτικές (όπου τα είδη ζουν ανεξάρτητα παρόλα αυτά δεν μπορούν να επιζήσουν το ένα χωρίς το άλλο).
3. Η αρπακτικότητα -βιολογική αλληλεπίδραση μεταξύ ειδών όπου το αρπακτικό είδος καταναλώνει το θήραμα είδος.
4. Ο παρασιτισμός -βιολογική αλληλεπίδραση μεταξύ ειδών όπου το παρασιτικό είδος ζει με τον οικοδεσπότη είδος.
5. Amensalism -όπου ένας είδος υποφέρει από την άποψη της προσαρμογής, ενώ η προσαρμογή των άλλων ειδών δεν αλλάζει.
6. Commensalism -βιολογική αλληλεπίδραση μεταξύ ειδών όπου ένα είδος ωφελείται

ενώ τα υπόλοιπα δεν δείχνουν καμία επίδραση.

2.3. Διασπορά, Αποίκιση, και Εγκατάσταση των ειδών

Πολλοί από τους διαφορετικούς τύπους οργανισμών που κατοικούν στη γη έχουν τη δυνατότητα να κινηθούν. Αυτή η μετακίνηση μπορεί να ολοκληρωθεί είτε παθητικά είτε ενεργά. Η ενεργός μετακίνηση απαιτεί από τον οργανισμό να χρησιμοποιήσει κάποιο προσάρτημα για να αρχίσει το περπάτημα, το τρέξιμο, το πέταγμα ή την κολύμβηση. Στην παθητική μετακίνηση, ο οργανισμός χρησιμοποιεί κάποια εξωτερική δύναμη για να προκαλέσει τη κίνηση. Παραδείγματος χάριν, πολλά φυτά χρησιμοποιούν τον αέρα για τη διασπορά σπόρου, ενώ οι προνύμφες στρειδιών μπορούν παθητικά να ταξιδέψουν μεγάλες αποστάσεις με τα θαλάσσια ρεύματα.

Ενας κοινός λόγος για τον οποίο οι οργανισμοί μετακινούνται είναι για να διασκορπιστούν σε νέους βιότοπους. Η διασπορά μπορεί να οριστεί ως η κυκλοφορία των ατόμων μακριά από άλλα του ίδιου είδους. Στις περισσότερες περιπτώσεις, οι οργανισμοί διασκορπίζονται για να δραπετεύσουν από την επιρροή των γονέων και των αμφιθαλών τους. Εντούτοις, η διασπορά μπορεί επίσης να περιλάβει ένα μεγάλο στοιχείο της ανακάλυψης. Με την εύρεση νέων κατάλληλων βιότοπων τα άτομα μπορούν να αυξήσουν το εύρος του είδους τους. Ένα μεγαλύτερο εύρος καθιστά τα είδη καλύτερα από την άποψη της εξέλιξης.

Μόλις διασκορπιστεί, ένα άτομο μπορεί να αποικήσει σε μια νέα περιοχή εάν είναι απαλλαγμένη άλλων οργανισμών και εάν οι απαραίτητες αβιοτικές απαιτήσεις και οι όροι υπάρχουν για την επιβίωσή του. Περιοχές μέσα στα οικοσυστήματα απαλλάσσονται από τους οργανισμούς ύστερα από μια διαταραχή. Μια διαταραχή μπορεί να προκληθεί από την αρπακτικότητα, τις μεταβολές του κλίματος, τους σεισμούς, τα ηφαιστεια, την πυρκαγιά, ακόμη και από τον αντίκτυπο μιας σταγόνας βροχής. Συχνά η προσπάθεια για την επιβίωση δεν τελειώνει με την αποίκηση ενός ατόμου σε μια κενή περιοχή. Με το που θα αποικήσει σε μια περιοχή ένα άτομο μπορεί να μην είναι σε θέση να εγκατασταθεί μακροπρόθεσμα λόγω των αβιοτικών και βιοτικών επιρροών.

2.4. Αβιοτικοί παράγοντες και όρια ανοχής

Τα περισσότερα είδη εμφανίζονται να περιορίζονται από αβιοτικούς παράγοντες, όπως η θερμοκρασία, η διαθεσιμότητα υγρασίας, και οι εδαφολογικές θρεπτικές ουσίες. Κανένα

είδος δεν προσαρμόζεται για να επιζήσει υπό όλες τις συνθήκες που βρίσκονται στη γη. Όλα τα είδη έχουν συγκεκριμένα όρια ανοχής στους φυσικούς παράγοντες που επηρεάζουν άμεσα την επιβίωση ή την αναπαραγωγική τους. Το εύρος της μεταβολής ενός αβιοτικού παράγοντα μέσα στο οποίο ένα είδος μπορεί να επιζήσει και να λειτουργήσει ορίζεται συνήθως ως εύρος ανοχής. Το επίπεδο μέσα στο εύρος ανοχής στο οποίο ένα είδος ή ένας πληθυσμός μπορούν να λειτουργήσουν αποτελεσματικότερα καλείται βέλτιστο εύρος ανοχής.

Το 1840, ο *J. Liebig* πρότεινε ότι οι οργανισμοί περιορίζονται γενικά από μόνο έναν ενιαίο φυσικό παράγοντα ο οποίος παρέχεται σε πολύ μικρό βαθμό σχετικά με την γενική απαίτηση. Συγχρόνως οι οικολόγοι δέχτηκαν αυτήν την ιδέα τόσο πολύ ώστε την κάλεσαν Νόμο του ελάχιστου του *Liebig* και προσπάθησαν να καθορίσουν τον ενιαίο περιοριστικό παράγοντα που ελέγχει την αύξηση των πολυάριθμων ειδών. Εντούτοις, πολλές μελέτες έχουν δείξει ότι η θεωρία του *Liebig* είναι ανεπαρκής για να εξηγήσει τα εύρη κατανομής ενός μεγάλου αριθμού από τα είδη. Σε αυτές τις περιπτώσεις, οι επιστήμονες θεωρούν ότι οι σύνθετες αλληλεπιδράσεις μεταξύ διάφορων φυσικών παραγόντων είναι αρμόδιες για αυτήν την κατανομή.

Οι σημαντικότεροι παράγοντες που επιδρούν στην κατανομή των διαφόρων ειδών στη βίοςφαιρα είναι οι ακόλουθοι:

A. Θερμοκρασία

1. Γενικά: γρηγορότερη ανάπτυξη σε θερμότερες περιοχές, μικρότερο μέγεθος σωμάτων σε θερμότερες περιοχές, αναπαραγωγή νωρίς στις θερμότερες περιοχές
2. Διακύμανση θερμοκρασίας μικρότερη στα χαμηλά γεωγραφικά πλάτη. Οι οργανισμοί λιγότερο ανεκτικοί στην παραλλαγή θερμοκρασίας.
3. Οι διακυμάνσεις είναι οι πιο ακραίες στα ηπειρωτικά καθεστώτα.
4. Απολιθωμένα φυτά και ζώα ως παλαιοκλιματικοί δείκτες:
 - Κατανομή των κοραλλιών
 - Κατανομή των Τρηματοφόρων
 - Κατανομή των ερπετών και των αμφιβίων

B. Οξύγνο

1. Συνήθως όχι τόσο σημαντικός παράγοντας στα ηπειρωτικά περιβάλλοντα.
2. Θαλάσσια και εσωτερικών υδάτων συστήματα

- Αεροβικός
- Δυσαιεροβικός (< 1 ml/l O₂): τυπικά κάτω από τα βάθη 400m
- Ζώνη Ελαχίστου Οξυγόνου μεταξύ 600 και 1000m (η περισσότερη αποσύνθεση της βυθιζόμενης οργανικής ουσίας συμβαίνει σε αυτό το επίπεδο)
- Αναερόβιος (< 0.1 ml/l O₂): αυτή η κατάσταση εμφανίζεται στους στάσιμες, στρωματοποιημένες υδάτινες μάζες.

Γ. Αλατότητα

1. Συνολικό διαλυμένο άλας ανά όγκο του ύδατος

- Γλυκό νερό 0 - 0.5 ppt
- Υφαλμυρό 0.5 - 30 ppt
- Κανονικό θαλάσσιο 30 - 40 ppt (mean of 35 ppt)
- Υπερύαλο 40 - 80 ppt
- Αλμη >80 ppt

2. Ευρύαλοι οργανισμοί: Μπορούν να αντέξουν μεγάλο εύρος αλατότητας

3. Στενόαλοι οργανισμοί: Στενή ανοχή στις μεταβολές της αλατότητας.

Δ. Βάθος και Φως

1. Ευφωτική ζώνη: Το φως μπορεί να διαπεράσει σε περίπου 200m βάθος της υδάτινης στήλης, συνήθως διαπερνά μόνο σε περίπου 50 μ.

2. 80% του φωτός απορροφάται συνήθως στα ανώτερα 10 μ.

3. Με το βάθος η θερμοκρασία μειώνεται και το ποσό διαλυμένου οξυγόνου μειώνεται.

4. CCD περίπου 3000-4000 μ.

- Κάτω από αυτό το επίπεδο ο ωκεανός είναι ακόρεστος σε ανθρακικό υλικό.

Ε. Υπόστρωμα

1. Σκληρό, βραχώδες
2. Μαλακό, λασπώδες
3. Μεταποτιζόμενη άμμος
4. Χονδροειδείς άμμος και βούρκος (καμία λάσπη)

5. Έδαφος

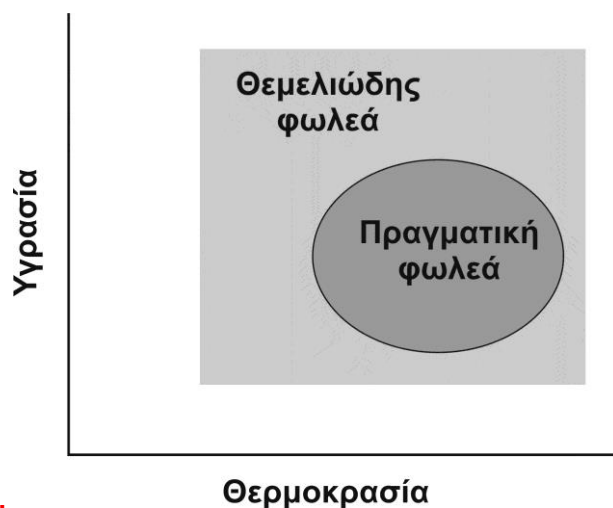
2.5. Η Έννοια της οικολογικής φωλεάς

Για ένα είδος για να διατηρήσει τον πληθυσμό του, τα άτομά του πρέπει να επιζήσουν και να αναπαραγάγουν. Ορισμένοι συνδυασμοί περιβαλλοντικών συνθηκών είναι απαραίτητοι για τα άτομα κάθε είδους για να ανεχτούν το φυσικό περιβάλλον, να λάβουν την ενέργεια και τις θρεπτικές ουσίες, και να αποφύγουν τα αρπακτικά ζώα. Οι συνολικές απαιτήσεις ενός είδους για όλους τους πόρους και τις φυσικές καταστάσεις καθορίζουν που μπορεί να ζήσει και πόσο άφθονο μπορεί να είναι σε οποιαδήποτε θέση μέσα στο εύρος του. Αυτές οι απαιτήσεις καλούνται οικολογική φωλεά .

Δηλαδή με τον όρο «οικολογική φωλεά» εννοούμε όλες τις φυσικές, χημικές και βιολογικές συνθήκες που απαιτούνται από ένα είδος για την επιβίωση, την αύξηση και την αναπαραγωγή. Δύο περαιτέρω υποδιαιρέσεις αυτής της έννοιας είναι θεμελιώδης φωλεά και η πραγματική φωλεά.

Η *θεμελιώδης φωλεά* περιγράφει τη συνολική σειρά των περιβαλλοντικών συνθηκών που είναι κατάλληλες για την ύπαρξη ειδών χωρίς τα αποτελέσματα του ανταγωνισμού και της αρπακτικότητας από άλλα είδη.

Η *πραγματική φωλεά* περιγράφει το τμήμα της θεμελιώδους φωλεάς που ένα είδος καταλαμβάνει πραγματικά.



2.6. Ποικιλότητα ειδών και βιοποικιλότητα

Οι βιολόγοι δεν είναι απολύτως βέβαιοι για το πόσα διαφορετικά είδη ζουν στη γη. Οι εκτιμήσεις για τον αριθμό των ειδών που υπάρχουν στη γη κυμαίνονται από 2 εκατομμύρια ως περίπου 100 εκατομμύρια. Μέχρι σήμερα, περίπου 2,1 εκατομμύρια είδη έχουν ταξινομηθεί, πρώτιστα στους βιότοπους των μέσων γεωγραφικών πλατών. Τα περισσότερα από τα αταξινόμητα είδη σε αυτόν τον πλανήτη είναι ασπόνδυλα. Αυτά τα είδη είναι συχνά δύσκολο να βρεθούν και να προσδιοριστούν λόγω του μικρού μεγέθους τους και του γεγονότος ότι ζουν σε βιότοπους που είναι δύσκολο να εξερευνηθούν. Στα τροπικά δάση, η καταχώρηση των ειδών είναι αρκετά περιορισμένη λόγω αυτού του τελευταίου λόγου. Οι επιστήμονες υπολογίζουν ότι αυτή η ενιαία βιώμη μπορεί να περιέχει 50- 90% της βιοποικιλότητας της γης.

Πολλά είδη έχουν εξαφανιστεί κατά τη διάρκεια της γήινης γεωλογικής ιστορίας. Ο αρχικός λόγος για αυτές τις εξαφανίσεις είναι περιβαλλοντική αλλαγή ή βιολογικός ανταγωνισμός. Από την αρχή της βιομηχανικής επανάστασης, ένας μεγάλος αριθμός βιολογικά ταξινομημένων ειδών έχει εξαφανιστεί λόγω των ενεργειών των ανθρώπων. Αυτή η εξαφάνιση περιλαμβάνει 83 είδη θηλαστικών, 113 είδη πουλιών, 23 είδη αμφιβίων και ερπετών, 23 είδη ψαριών, περίπου 100 είδη ασπόνδυλων, και πάνω από 350 είδη φυτών. Οι επιστήμονες μπορούν μόνο να υπολογίσουν τον αριθμό αταξινόμητων ειδών που έχουν εξαφανιστεί. Με τη χρήση διάφορων μεθόδων αναγωγικών, οι βιολόγοι υπολογίζουν ότι το 1991 μεταξύ 4000 έως 50.000 αταξινόμητα είδη εξαφανίστηκαν κυρίως στους τροπικούς κύκλους, λόγω των δραστηριοτήτων μας. Αυτό το ποσοστό εξάλειψης είναι περίπου 1.000 έως 10.000 φορές μεγαλύτερο από το φυσικό ποσοστό εξάλειψης ειδών (2 - 10 είδη ετησίως) πριν από την εμφάνιση του ανθρώπου. Η συνεχής εξάλειψη των ειδών σε αυτόν τον πλανήτη από τις ανθρώπινες δραστηριότητες είναι ένα από τα μέγιστα περιβαλλοντικά προβλήματα που απασχολούν την ανθρωπότητα.

Αρκετές φορές κατά τη διάρκεια της ιστορίας της Γης έχουν υπάρξει περίοδοι μαζικών εξαφανίσεων, όταν πολλά είδη εξαφανίστηκαν σε ένα σχετικά μικρό χρονικό διάστημα (μερικά εκατομμύρια έτη είναι σχετικά μικρό χρονικό διάστημα όταν συγκρίνεται με την ηλικία της γης). Οι επιστήμονες είναι αβέβαιοι για τα αίτια που προκάλεσαν τις μαζικές αυτές εξαφανίσεις. Οι πιθανές εξηγήσεις για τις μαζικές εξαφανίσεις περιλαμβάνουν τις αλλαγές κλίματος ή καταστροφές όπως η γη που χτυπιέται από έναν μετεωρίτη. Από την αρχή του χρόνου, πέντε ή έξι μαζικές εξαφανίσεις έχουν πραγματοποιηθεί. Περαιτέρω, θεωρείται ότι από όλα τα είδη που κατοίκησαν πάνω στη γη περίπου το 99% έχει τώρα εξαφανιστεί.

Σημαντικά γεγονότα εξαφάνισης κατά τη διάρκεια του Φανεροζωικού:

Ημερομηνία του γεγονότος εξαφάνισης	Τοις εκατό είδη που χάνονται	Επηρεασθέντα είδη
65 εκατομμύρια έτη πριν (κρητιδικός)	85 %	Δεινόσαυροι, φυτά (εκτός από τις φτέρες και τα φέροντα σπόρους), θαλάσσια σπονδυλωτά και ασπόνδυλα. Τα περισσότερα θηλαστικά, πουλιά, χελώνες, κροκόδειλοι, σαύρες, φίδια, και αμφίβια παρέμειναν απρόσβλητοι.
213 Εκατομμύρια έτη πριν (Τριαδικό)	44 %	Θαλάσσια σπονδυλωτά και ασπόνδυλα.
248 Εκατομμύρια έτη πριν (Πέρμιο)	75-95 %	Θαλάσσια σπονδυλωτά και ασπόνδυλα.
380 Εκατομμύρια έτη πριν (Δεβόνιο)	70 %	Θαλάσσια ασπόνδυλα.
450-440 εκατομμύρια έτη πριν (Ορδοβίσιο)	50 %	Θαλάσσια ασπόνδυλα.

Η αξιολόγηση του αριθμού των διαφορετικών οργανισμών που ζουν σε αυτόν τον πλανήτη είναι γενικά δύσκολη. Πρώτα απ' όλα, οι βιολόγοι στερούνται έναν ακριβή καθορισμό του είδους. Η έννοια ενός είδους αναφέρεται συχνά σε έναν πληθυσμό των φυσικά παρόμοιων ατόμων που μπορούν επιτυχώς να ζευγαρώσουν το ένα με το άλλο, αλλά δεν μπορούν να παραγάγουν εύφορους απόγονους με άλλους οργανισμούς. Εντούτοις, πολλά είδη αποτελούνται από διάφορους ευδιάκριτους πληθυσμούς που μπορούν να διασταυρώσουν ακόμα κι αν επιδεικνύουν φυσιολογικές και ανατομικές διαφορές. Οι επιστήμονες ανέπτυξαν την έννοια της βιοποικιλότητας για να υπερνικήσουν μερικές από τις δυσκολίες της έννοιας του είδους. Για την επίτευξη αυτού του στόχου, η βιοποικιλότητα περιγράφει την ποικιλότητα της ζωής στα ακόλουθα τρία βιολογικά επίπεδα:

- *Γενετικό επίπεδο ή γενετική ποικιλότητα* - Η γενετική ποικιλομότητα αναφέρεται στο συνολικό αριθμό των γενετικών χαρακτηριστικών που εκφράζονται και που τοποθετούνται σε όλα τα άτομα που περιλαμβάνουν ένα ιδιαίτερο είδος
- *Επίπεδο ειδών ή ποικιλότητα ειδών* - Η ποικιλότητα ειδών είναι ο αριθμός διαφορετικών ειδών που διαβιούν σε μια περιοχή. Όπως αναφέρεται ανωτέρω, ένα είδος είναι μια ομάδα φυτών ή ζώων ικανά να διασταυρωθούν και να παραγάγουν βιώσιμο απόγονο υπό φυσικές συνθήκες.
- *Επίπεδο οικοσυστήματος ή ποικιλότητα οικοσυστήματος* - Η ποικιλότητα οικοσυστήματος είναι η παραλλαγή των βιότοπων, των τύπων κοινοτήτων, και των αβιοτικών περιβαλλόντων μιας δεδομένης περιοχής.

3. Εισαγωγή στην έννοια του Οικοσυστήματος

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, το οικοσύστημα ορίστηκε ως μια δυναμική οντότητα που αποτελείται από μια βιολογική κοινότητα και που συνδέεται με το αβιοτικό περιβάλλον. Συχνά οι δυναμικές αλληλεπιδράσεις που εμφανίζονται μέσα σε ένα οικοσύστημα είναι πολυάριθμες και σύνθετες. Τα οικοσυστήματα επίσης πάντα υποβάλλονται σε αλλαγές στα βιοτικά και αβιοτικά συστατικά τους. Μερικές από αυτές τις αλλαγές αρχίζουν πρώτα με μια αλλαγή στη κατάσταση ενός συστατικού του οικοσυστήματος που μεταβάλλεται απότομα και επηρεάζει και τα άλλα συστατικά λόγω των αλληλεπιδράσεων μεταξύ τους.

Τα τελευταία χρόνια, ο αντίκτυπος των ανθρώπων έχει προκαλέσει διάφορες δραματικές αλλαγές σε ποικίλα οικοσυστήματα που βρίσκονται στη γη. Οι άνθρωποι χρησιμοποιούν και τροποποιούν τα φυσικά οικοσυστήματα μέσω της γεωργίας, της δασονομίας, της αναψυχής, της αστικοποίησης, και της βιομηχανίας. Ο προφανέστερος αντίκτυπος των ανθρώπων στα οικοσυστήματα είναι η απώλεια στη βιοποικιλότητα. Ο αριθμός των εξαφανίσεων που προκαλούνται από την ανθρώπινη κυριαρχία στα οικοσυστήματα έχει αυξηθεί σταθερά από την έναρξη της Βιομηχανικής επανάστασης. Η συχνότητα των εξαφανίσεων των ειδών συσχετίζεται το μέγεθος του ανθρώπινου πληθυσμού στη γη το οποίο συσχετίζεται άμεσα με την κατανάλωση των πόρων, τη μεταβολή στη χρήση γης, και την περιβαλλοντική υποβάθμιση. Άλλες ανθρώπινες επιδράσεις στα οικοσυστήματα περιλαμβάνουν τις εισβολές ειδών σε νέους βιότοπους, αλλαγές στην αφθονία και την κυριαρχία των ειδών στις κοινότητες, τροποποίηση των βιογεωχημικών κύκλων (ανακύκλωση των χημικών ουσιών μέσω της βιόσφαιρας, της λιθόσφαιρας, της υδρόσφαιρας και της ατμόσφαιρας), τροποποίηση της υδρολογικής ανακύκλωσης, ρύπανση, και κλιματολογική αλλαγή.

3.1. Κύρια συστατικά των οικοσυστημάτων

Τα οικοσυστήματα αποτελούνται από ποικίλα αβιοτικά και βιοτικά συστατικά που λειτουργούν αλληλένδετα. Μερικά από τα σημαντικότερα συστατικά είναι: *έδαφος, ατμόσφαιρα, ακτινοβολία από τον ήλιο, νερό, και ζώντες οργανισμοί.*

Τα εδάφη είναι πιο σύνθετα από τα απλά ιζήματα. Περιέχουν ένα μίγμα από διαβρωμένα

τεμάχια πετρωμάτων, ιδιαίτερα τροποποιημένα εδαφολογικά ορυκτά, οργανική ουσία, και ζώντες οργανισμούς. Τα εδάφη παρέχουν θρεπτικές ουσίες, νερό, και χώρο διαμονής για τους οργανισμούς. Η βλάστηση που βρίσκεται πάνω από στο έδαφος συνδέεται στενά με την ανάπτυξη ενός οικοσυστήματος μέσω της τροφικής ανακύκλωσης.

Η *ατμόσφαιρα* παρέχει στους οργανισμούς που βρίσκονται μέσα στα οικοσυστήματα το διοξείδιο του άνθρακα για φωτοσύνθεση και το οξυγόνο για αναπνοή .

Η *ηλιακή ακτινοβολία* χρησιμοποιείται στα οικοσυστήματα για να θερμάνει την ατμόσφαιρα και εξατμίσει και να διαπνεύσει το νερό στην ατμόσφαιρα. Το φως του ήλιου είναι επίσης απαραίτητο για φωτοσύνθεση . Η φωτοσύνθεση παρέχει την ενέργεια για την αύξηση των φυτών και το μεταβολισμό, και την οργανική τροφή για άλλες μορφές ζωής.

Ο περισσότερος ζωντανός ιστός αποτελείται από ένα πολύ υψηλό ποσοστό σε νερό, το οποίο μπορεί να υπερβαίνει το 90 %. Το πρωτόπλασμα πολύ λίγων κύτταρων μπορεί να επιζήσει εάν η περιεκτικότητα σε νερό είναι κάτω από 10 %, και τα περισσότερα σκοτώνονται εάν το νερό είναι λιγότερο από 30-50 %. Το νερό είναι το μέσο από το οποίο οι ορυκτές θρεπτικές ουσίες εισάγονται και μεταφέρονται στα φυτά. Είναι επίσης απαραίτητο για τη διόγκωση των φύλλων και απαιτείται για τις φωτοσυνθετικές χημικές αντιδράσεις. Τα φυτά και τα ζώα λαμβάνουν το νερό τους από τη γήινη επιφάνεια και το έδαφος. Η αρχική πηγή αυτού του νερού είναι τα ατμοσφαιρικά κατακρημνίσματα.

Τα οικοσυστήματα αποτελούνται από διάφορα αβιοτικά και βιοτικά συστατικά. Τα αβιοτικά συστατικά ενός οικοσυστήματος περιλαμβάνουν διάφορους φυσικούς και χημικούς παράγοντες.

Οι φυσικοί παράγοντες που έχουν τη μέγιστη επίδραση στο οικοσύστημα είναι:

- φως του ήλιου και σκιά
- μέση θερμοκρασία
- μέση βροχόπτωση και κατανομή βροχοπτώσεων
- αέρας
- γεωγραφικό πλάτος και ύψος
- φύση του εδάφους (για τα χερσαία οικοσυστήματα)
- πυρκαγιά (για τα χερσαία οικοσυστήματα)
- ρεύματα ύδατος (για τα υδρόβια οικοσυστήματα)
- ποσό εν αιωρήσει στερεού υλικού (για τα υδρόβια οικοσυστήματα)

Οι χημικοί παράγοντες είναι:

- Επίπεδα ύδατος και αέρα στο έδαφος
- Επίπεδα θρεπτικών ουσιών που διαλύονται στα εδάφη (για τα χερσαία) και στο ύδωρ (για τα υδρόβια)
- Επίπεδα των φυσικών ή τεχνικών τοξικών ουσιών που διαλύονται στο έδαφος και στο ύδωρ
- Αλατότητα του ύδατος για τα υδρόβια οικοσυστήματα
- Επίπεδα διαλυμένου οξυγόνου στα υδρόβια οικοσυστήματα

Τα είδη που απαρτίζουν ένα οικοσύστημα ανάλογα με τις ιδιότητές τους μπορούν να διακριθούν στις ακόλουθες κατηγορίες:

- Εγγενή είδη* – τα οποία ζουν κανονικά και αναπτύσσονται σε ένα ιδιαίτερο οικοσύστημα.
- Είδη μετανάστες* – τα οποία έχουν μεταναστεύσει σε ένα οικοσύστημα ή που έχουν σκόπιμα ή τυχαία εισχωρήσει σε ένα οικοσύστημα.
- Είδη δείκτες* – τα οποία χρησιμεύουν ως μια έγκαιρη προειδοποίηση ότι μια κοινωνία ή ένα οικοσύστημα υποβιβάζεται.
- Είδη κλειδιά* – τα οποία διαδραματίζουν έναν ρόλο που έχει επιπτώσεις σε πολλούς άλλους οργανισμούς σε ένα οικοσύστημα. Η απώλεια ενός είδους κλειδί μπορεί να οδηγήσει στις απότομες μειώσεις των πληθυσμών και την εξάλειψη άλλων ειδών που εξαρτώνται από αυτό.

4. Κύκλος Διατροφής

4.1. Βασικές Αρχές- Ορισμοί

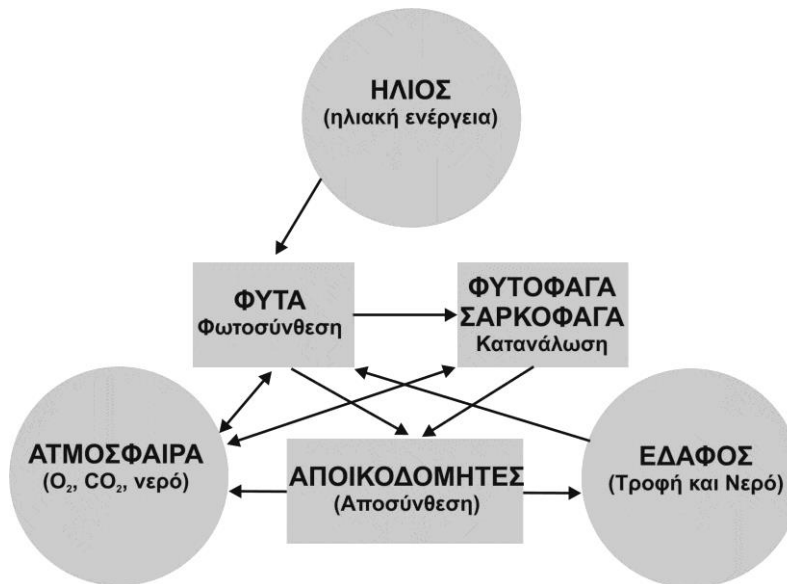
Τα οικοσυστήματα αποτελούνται από ποικίλους οργανισμούς που μπορούν να ταξινομηθούν ως παραγωγοί, καταναλωτές, ή αποικοδομητές .

Οι παραγωγοί ή αυτότροφοι, είναι οργανισμοί που μπορούν να κατασκευάσουν τις οργανικές ενώσεις που χρησιμοποιούν ως πηγές ενέργειας και θρεπτικές ουσίες. Οι περισσότεροι παραγωγοί είναι πράσινα φυτά που μπορούν να κατασκευάσουν τα τρόφιμά τους μέσω της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης .

Οι καταναλωτές ή ετερότροφοι λαμβάνουν την ενέργεια και τις θρεπτικές ουσίες τους καταναλώνοντας άμεσα ή έμμεσα τους παραγωγούς. Μπορούμε να διακρίνουμε δύο κύριους τύπους καταναλωτών. Τα φυτοφάγα είναι καταναλωτές που τρώνε φυτά για την ενέργειά τους και θρεπτικές ουσίες. Οι οργανισμοί που τρέφονται από τα φυτοφάγα καλούνται σαρκοφάγα. Τα σαρκοφάγα μπορούν επίσης να καταναλώσουν άλλα σαρκοφάγα. Τα φυτά και τα ζώα παρέχουν την οργανική ουσία στο εδαφολογικό σύστημα μέσω των ιστών τους κατά τον θάνατό τους. Καταναλωτικοί οργανισμοί που τρέφονται με αυτήν την οργανική ουσία, είναι γνωστά ως αποικοδομητές. Η οργανική ουσία που καταναλώνεται από τους αποικοδομητές μετατρέπεται τελικά πάλι σε ανόργανες θρεπτικές ουσίες στο έδαφος. Αυτές οι θρεπτικές ουσίες μπορούν έπειτα να χρησιμοποιηθούν από τα φυτά για την παραγωγή των οργανικών ενώσεων.

Η μελέτη των σχέσεων διατροφής των οργανισμών αποτελεί τμήμα της οικολογικής έρευνας. Μέχρι σήμερα οι παλαιοντολόγοι είχαν αγνοήσει σε μεγάλο βαθμό την πιθανότητα να υπάρχουν σχέσεις διατροφής μεταξύ των διαφόρων απολιθωμένων ταξινομικών ομάδων. Παρόλο που η τροφή δεν είναι πάντα κύριος περιοριστικός παράγοντας, αποτελεί ένα ουσιαστικό μέρος της ζωής ενός οργανισμού κι έχει άμεση σχέση με τη δομή των βιοκοινωνιών.

Το ακόλουθο γραφικό πρότυπο περιγράφει τα σημαντικότερα τμήματα ενός οικοσυστήματος και τις αλληλεξαρτήσεις τους:



Τελευταία ορισμένες παλαιοντολογικές μελέτες ασχολήθηκαν με τους τροφικούς όρους:

- Τροφικές ομάδες: κοινωνίες σαν ομάδες οργανισμών με παρόμοιες τροφικές συνήθειες.
- Τροφική δομή οικοσυστημάτων:
 - Ποιος τρώει ποιον
- Τροφική αλυσίδα: μια ακολουθία ή αλυσίδα οργανισμών που υπάρχουν σε μια φυσική κοινωνία, στην οποία κάθε κρίκος της αλυσίδας τρέφεται με αυτόν που βρίσκεται από κάτω και καταναλώνεται από αυτόν που βρίσκεται από πάνω. Τα φυτά βρίσκονται στη βάση της τροφικής αλυσίδας και τα μεγάλα σαρκοφάγα στη κορυφή.
- Τροφικό δίκτυο: ένα σύνθετο μοντέλο αλληλοσυνδεόμενων τροφικών αλυσίδων μέσα σε μια κοινωνία. Οι οργανισμοί συνδέονται με τόξα που δείχνουν την διεύθυνση απώλειας της ενέργειας.
- Τροφικό επίπεδο: ένα επίπεδο διατροφής ή κρίκος της τροφικής αλυσίδας.

Οι οργανισμοί σύμφωνα με τον τρόπο διατροφής τους διακρίνονται σε:

Αυτότροφοι: οργανισμοί που συνθέτουν οργανική ύλη από ανόργανα συστατικά (CO₂, H₂O, θρεπτικά άλατα) με τη διεργασία της φωτοσύνθεσης.

- δέσμευση της ηλιακής ενέργειας μέσα στους ιστούς των οργανισμών κι έτσι δημιουργείται η αρχή της τροφικής αλυσίδας.
- Απελευθέρωση στο περιβάλλον οξυγόνου
- Η φωτοσύνθεση δεν είναι ο μοναδικός τρόπος παραγωγής οργανικού υλικού.
- Σύνθεση από τα βακτήρια που χρησιμοποιούν H₂S σαν πρώτη ύλη.

Ετερότροφοι: οργανισμοί που δεν μπορούν να συνθέσουν πλούσια σε υδρογονάνθρακες μόρια και είναι παρασιτικοί ή σαπροφυτικοί.

- οι παρασιτικοί ετερότροφοι οργανισμοί ζουν πάνω σε άλλους ζωντανούς οργανισμούς.
- Οι σαπροφυτικοί ετερότροφοι οργανισμοί εξαρτώνται από νεκρούς οργανισμούς και την αποσυντιθεμένη οργανική ύλη.

Από τροφική άποψη οι οργανισμοί διακρίνονται σε:

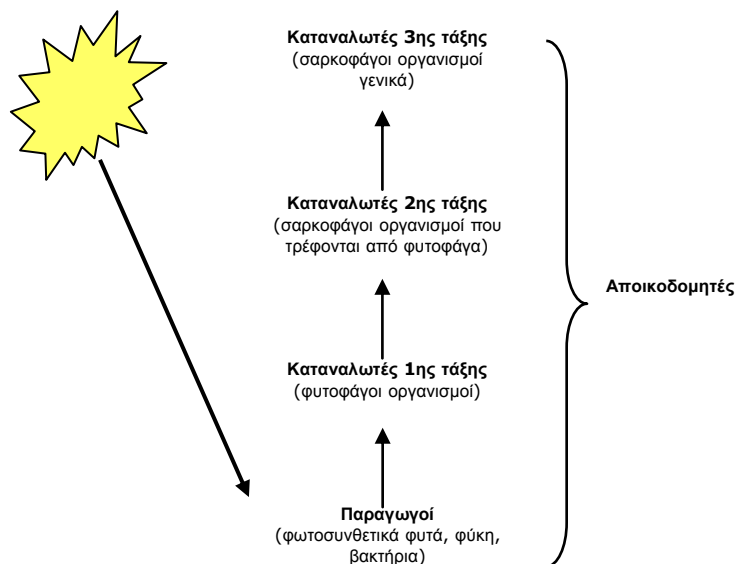
Παραγωγοί: αυτότροφα φωτοσυνθετικά φυτά τα οποία καταλαμβάνουν το πρώτο τροφικό επίπεδο μιας τροφικής αλυσίδας.

Καταναλωτές: έχουν σαν πηγή ενέργειας τη χημική ενέργεια που βρίσκεται δεσμευμένη μέσα στις οργανικές ουσίες άλλων ζωντανών οργανισμών.

Καταναλωτές 1ης τάξης: τρέφονται από τους παραγωγούς (φυτοφάγα ζώα).

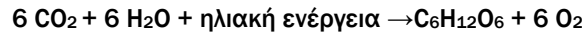
Καταναλωτές 2ας τάξης: σαρκοφάγα που τρέφονται από φυτοφάγα.

Αποικοδομητές: βρίσκονται στο τέλος της τροφικής αλυσίδας (σαπρόφυτα, βακτήρια) και κλείνουν τον κύκλο μετατρέποντας την οργανική ύλη των νεκρών οργανισμών σε ανόργανα συστατικά.



Τα φυτά ως πρωτογενείς παραγωγί:

Φωτοσύνθεση:



δηλ. διοξείδιο του άνθρακα + νερό + ηλιακό φως \rightarrow γλυκόζη + οξυγόνο

Η ενέργεια του φωτός απορροφάται από την χλωροφύλλη

Τα ζώα ως καταναλωτές

Αναπνοή = το αντίθετο της φωτοσύνθεσης



Μετατροπή του οργανικού υλικού σε νερό και διοξείδιο του άνθρακα

Γενικά, κατανάλωση οξυγόνου και αποδέσμευση διοξειδίου του άνθρακα

4.2. Ροή ενέργειας στα οικοσυστήματα

Πολλές από τις σημαντικότερες σχέσεις μεταξύ των ζώντων οργανισμών και του περιβάλλοντος ελέγχονται τελικά από το ποσό της διαθέσιμης εισερχόμενης ενέργειας που παραλαμβάνεται στη γήινη επιφάνεια από τον ήλιο. Είναι αυτή η ενέργεια που βοηθά στην ανάπτυξη των βιοτικών συστημάτων. Η ενέργεια του ήλιου επιτρέπει στα φυτά την μετατροπή ανόργανων χημικών ουσιών σε οργανικές ενώσεις.

Μόνο ένα πολύ μικρό ποσοστό του φωτός του ήλιου που παραλαμβάνεται στη γήινη επιφάνεια μετασχηματίζεται στη βιοχημική μορφή. Διάφορες μελέτες έχουν πραγματοποιηθεί για να καθορίσουν αυτό το ποσό.

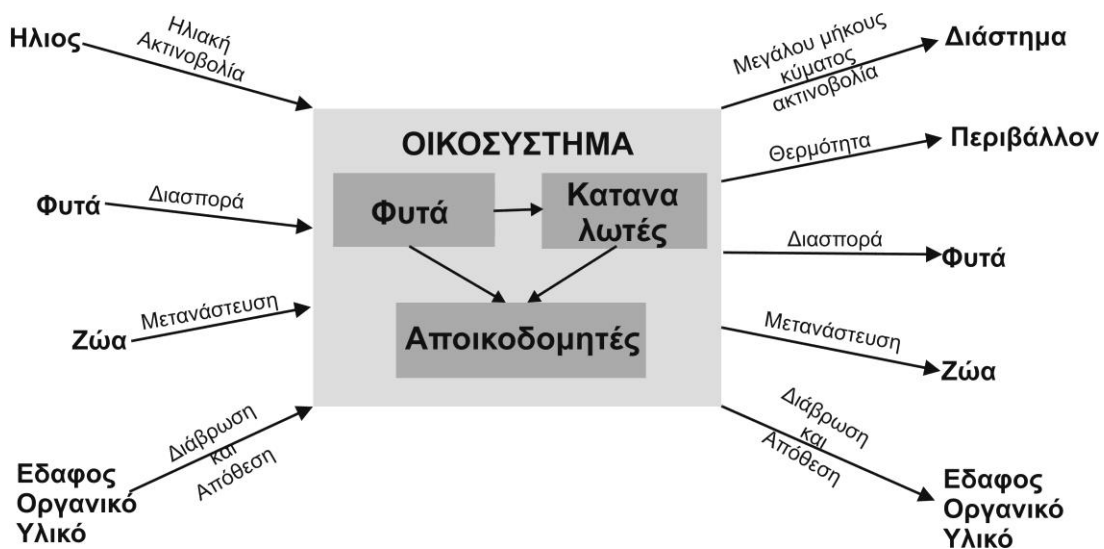
Οι ζώντες οργανισμοί μπορούν να χρησιμοποιήσουν την ενέργεια με βασικά δύο μορφές: ακτινοβόλος ή σταθερή. Η ακτινοβόλος ενέργεια υπάρχει υπό μορφή ηλεκτρομαγνητικής ενέργειας, όπως το φως. Η σταθερή ενέργεια είναι η πιθανή χημική ενέργεια που βρίσκεται στις οργανικές ουσίες. Αυτή η ενέργεια μπορεί να απελευθερωθεί κατευθείαν με την αναπνοή. Οι οργανισμοί που μπορούν να πάρουν την ενέργεια από τις ανόργανες πηγές και να την μετατρέψουν σε ενεργειακά πλούσια οργανικά μόρια καλούνται αυτότροφοι. Εάν αυτή η ενέργεια προέρχεται από το φως τότε αυτοί οι οργανισμοί καλούνται φωτοσυνθετικοί αυτότροφοι. Στα περισσότερα οικοσυστήματα τα φυτά είναι οι κυρίως φωτοσυνθετικοί αυτότροφοι οργανισμοί.

Οι οργανισμοί που απαιτούν τη σταθερή ενέργεια που βρίσκεται στα οργανικά μόρια για την επιβίωσή τους καλούνται ετερότροφοι. Οι ετερότροφοι που λαμβάνουν την ενέργειά τους από τους ζώντες οργανισμούς καλούνται καταναλωτές. Οι καταναλωτές μπορούν να είναι δύο βασικών τύπων: Καταναλωτές και αποικοδομητές. Οι καταναλωτές που καταναλώνουν

φυτά είναι γνωστοί ως φυτοφάγοι. Οι σαρκοφάγοι είναι καταναλωτές που καταναλώνουν φυτοφάγους ή άλλους σαρκοφάγους οργανισμούς. Οι αποικοδομητές είναι φυτοφάγοι οργανισμοί που λαμβάνουν την ενέργειά τους είτε από τους νεκρούς οργανισμούς είτε από τις οργανικές ενώσεις που διασκορπίζονται στο περιβάλλον.

Με το που θα δημιουργηθεί από τα φυτά, η οργανική ενέργεια μπορεί να κινηθεί μέσα στο οικοσύστημα μέσω της κατανάλωσης ζώσας ή νεκρής οργανικής ουσίας. Κατά την αποσύνθεση οι χημικές ουσίες που μετατράπηκαν σε οργανικές ενώσεις επιστρέφουν στην ανόργανη μορφή τους και μπορούν να ληφθούν από τα φυτά για άλλη μια φορά. Η οργανική ενέργεια μπορεί επίσης να κινηθεί από ένα οικοσύστημα προς ένα άλλο με ποικίλες διαδικασίες. Αυτές οι διαδικασίες περιλαμβάνουν: ζωική μετανάστευση, ζωική συγκομιδή, συγκομιδή φυτών, διασπορά φυτικών σπόροι, διύλιση, και διάβρωση .

Το ακόλουθο διάγραμμα διαμορφώνει τις διάφορες εισαγωγές και τα αποτελέσματα της ενέργειας σε ένα χαρακτηριστικό οικοσύστημα:

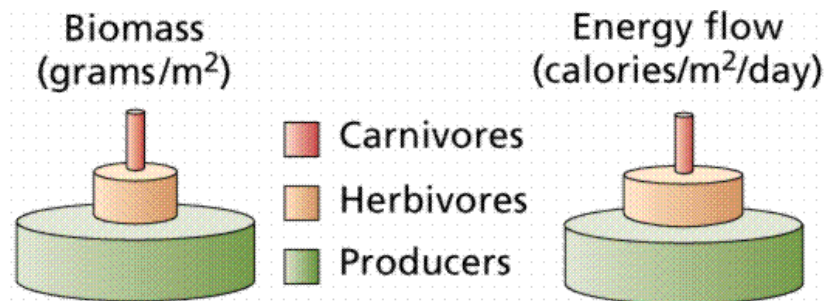


Πρωτογενής παραγωγικότητα: ο ρυθμός με τον οποίον η ηλιακή ενέργεια δεσμεύεται με τη φωτοσύνθεση και αποθηκεύεται στον παραγωγό. Η πρωτογενής παραγωγικότητα έχει παγκόσμια κατανομή. Εφόσον η ηλιακή ενέργεια δεσμευτεί, έχει γίνει το πρώτο βήμα και από εκεί και πέρα συνεχίζεται η κυκλοφορία της ύλης και ενέργειας στο οικοσύστημα.

Η μεταφορά ενέργειας μέσα από όλες τις βαθμίδες οργανισμών και η εξάρτηση των διαφόρων επιπέδων μεταξύ τους ονομάζεται *τροφική αλυσίδα* ή *τροφικό πλέγμα*.

Σε κάθε πέρασμα προς το ανώτερο τροφικό επίπεδο υπάρχει απώλεια ενός μέρους ενέργειας (σύμφωνα με τους θερμοδυναμικούς νόμους). Αυτή η απώλεια είναι της τάξεως του 50% για τους παραγωγούς και του 90% για τους καταναλωτές. Δηλαδή όσο μακραίνει η τροφική αλυσίδα τόσο η ενέργεια με τη μορφή διαθέσιμης οργανικής ύλης μειώνεται.

Μπορούμε εξ' ίσου να μετρήσουμε αυτή τη διαδικασία με τη *βιομάζα*, τη μάζα δηλαδή της ζωντανής ύλης εκφραζομένης σε βάρος ή σε Kcal. Έτσι μπορούμε να δώσουμε μία επιπλέον εικόνα της προηγούμενης διαδικασίας με τις πυραμίδες βιομάζας, όπου συγκρίνουμε τη βιομάζα των διαφόρων τροφικών επιπέδων ενός συγκεκριμένου οικοσυστήματος. Σε ένα οικοσύστημα υπάρχει άμεση σχέση ανάμεσα στη βιομάζα και στην ενέργεια που καταναλώνεται από ένα οργανισμό, καθώς και ανάμεσα στη βιομάζα, την ενέργεια και το μεταβολισμό. Οι μικρότεροι οργανισμοί έχουν λιγότερες απαιτήσεις σε ενέργεια και επομένως αρκούνται σε μικρής έκτασης περιοχές για την εύρεση της τροφής τους. Με αυτό τον τρόπο επωφελούνται από τη μωσαϊκότητα του περιβάλλοντος. Αντίθετα, οι μεγάλοι οργανισμοί έχουν μεγαλύτερες ενεργειακές απαιτήσεις και χρειάζονται μεγάλους ζωτικούς χώρους.



4.3. Βιογεωχημικοί κύκλοι

Ενώ η ενέργεια μπορεί και να μην ανακυκλώνεται μέσω ενός οικοσυστήματος, οι χημικές ουσίες μπορούν.

Οι διάφορες ανόργανες θρεπτικές ουσίες, με τη βοήθεια των οργανισμών, εισάγονται στην ατμόσφαιρα, στους ωκεανούς, και ακόμη και στα πετρώματα. Από την στιγμή που αυτά τα χημικά ανακυκλώνονται μέσω του βιολογικού και του γεωλογικού κόσμου, μιλάμε για *βιογεω-χημικούς κύκλους*. Κάθε χημική ουσία έχει το μοναδικό κύκλο της, αλλά όλοι οι κύκλοι έχουν μερικά στοιχεία από κοινού.

Ταμιευτήρες είναι εκείνα τα μέρη του κύκλου όπου η χημική ουσία παρακρατείται σε μεγάλες ποσότητες για μεγάλες χρονικές περιόδους.

Στις δεξαμενές ανταλλαγής, αντίθετα, η χημική ουσία παρακρατείται για μόνο ένα σύντομο χρονικό διάστημα. Το χρονικό διάστημα που μια χημική ουσία παραμένει σε μια δεξαμενή ανταλλαγής ή σε έναν ταμιευτήρα καλείται χρόνος διαμονής.

Οι ωκεανοί είναι ταμιευτήρες νερού, ενώ ένα σύννεφο είναι δεξαμενή ανταλλαγής. Το νερό μπορεί να παραμείνει σε έναν ωκεανό για χιλιάδες έτη, αλλά σε ένα σύννεφο για μερικές ημέρες, στην καλύτερη περίπτωση.

Η βιοτική κοινωνία περιλαμβάνει όλους τους ζώντες οργανισμούς. Αυτή η κοινωνία μπορεί να χρησιμεύσει ως μια δεξαμενή ανταλλαγής (αν και για μερικές χημικές ουσίες όπως ο άνθρακας, που δεσμεύεται στη Sequoia για χίλια έτη, μπορεί να φανεί περισσότερο σαν ένας ταμιευτήρας), και επίσης χρησιμεύει για την μετακίνηση των χημικών από το ένα στάδιο του κύκλου στο άλλο. Παραδείγματος χάριν, τα δέντρα του τροπικού δάσους φέρνουν το νερό στην επιφάνεια του εδάφους για να εξατμιστεί στην ατμόσφαιρα. Επιπλέον, τα ενδοσυμβιωτικά κοράλλια παίρνουν τον άνθρακα από το νερό και τον μετατρέπουν σε ασβεστόλιθο. Η ενέργεια για το μεγαλύτερο μέρος της μεταφοράς των χημικών ουσιών από μια θέση σε άλλη παρέχεται είτε από τον ήλιο είτε από τη θερμότητα που απελευθερώνεται από το μανδύα και τον πυρήνα της γης. Παρόλο που όλες οι ανόργανες ουσίες ανακυκλώνονται, θα εστιάσουμε σε μόνο 1 των σημαντικότερων κύκλων – τον κύκλο του άνθρακα.

Ο Κύκλος του Άνθρακα

Όλη η ζωή είναι βασισμένη στον άνθρακα. Ο άνθρακας είναι το σημαντικότερο χημικό συστατικό της περισσότερης οργανικής ύλης, από τα απολιθωμένα καύσιμα έως τα σύνθετα μόρια (DNA και RNA) που ελέγχουν τη γενετική αναπαραγωγή στους οργανισμούς. Παρόλα αυτά όσον αφορά στο βάρος, ο άνθρακας δεν είναι ένα από τα αφθονότερα στοιχεία μέσα στον γήινο φλοιό. Στην πραγματικότητα, η λιθόσφαιρα αποτελείται μόνο κατά 0,032% σε βάρος, σε άνθρακα. Σε σύγκριση, το οξυγόνο και το πυρίτιο αποτελούν αντίστοιχα 45,2% και 29,4% των πετρωμάτων της γήινης επιφάνειας.

Ο άνθρακας αποθηκεύεται στον πλανήτη μας στους ακόλουθους ταμιευτήρες :

(1) σαν οργανικά μόρια στους ζώντες και τους νεκρούς οργανισμούς που βρίσκονται στη βιόσφαιρα

- (2) σαν αέριο διοξείδιο του άνθρακα στην ατμόσφαιρα
- (3) ως οργανική ουσία μέσα στα εδάφη
- (4) στην λιθόσφαιρα ως απολιθωμένα καύσιμα και στις αποθέσεις ιζηματογενών πετρωμάτων όπως είναι ο ασβεστόλιθος, ο δολομίτης και η κριτήδα και
- (5) στους ωκεανούς ως διαλυμένο ατμοσφαιρικό διοξείδιο του άνθρακα και σαν ανθρακικό ασβέστιο στα κελύφη των θαλασσίων οργανισμών.

Πίνακας: Κατ' εκτίμηση σημαντικά αποθέματα του άνθρακα στη γη.

Ταμειυτήρες	Ποσό σε δισεκατομμύρια μετρικών τόνων
Ατμόσφαιρα	578 (as of 1700) - 766 (as of 1999)
Εδαφολογική οργανική ουσία	1500 -1600
Ωκεανός	38,000 -40,000
Θαλάσσια ιζήματα και ιζηματογενή πετρώματα	66,000,000 - 100,000,000
Χερσαία φυτά	540 -610
Αποθέσεις απολιθωμένων καυσίμων	4000

Τα οικοσυστήματα αποκτούν το μεγαλύτερο μέρος του διοξειδίου του άνθρακα από την ατμόσφαιρα Ένας αριθμός αυτότροφων οργανισμών έχουν ειδικούς μηχανισμούς που επιτρέπουν την απορρόφηση αυτού του αερίου στα κύτταρά τους. Με την προσθήκη νερού και ενέργειας από την ηλιακή ακτινοβολία, οι οργανισμοί αυτοί φωτοσυνθέτουν για να μετατρέψουν χημικά το διοξείδιο του άνθρακα σε μόρια γλυκόζης. Αυτά τα μόρια μπορούν έπειτα να τροποποιηθούν χημικά από τους ίδιους τους οργανισμούς μέσω της μεταβολικής προσθήκης άλλων στοιχείων για να παραγάγουν τις πιο σύνθετες ενώσεις όπως πρωτεΐνες, κυτταρίνη, και αμινοξέα . Μερική από την οργανική ουσία που παράγεται από τα φυτά περνά στους ετερότροφους οργανισμούς μέσω της κατανάλωσης.

Το διοξείδιο του άνθρακα εισάγεται στα ύδατα του ωκεανού από απλή διάχυση . Διαλυμένο στο νερό της θάλασσας, το διοξείδιο του άνθρακα μπορεί να παραμείνει όπως είναι ή μπορεί να μετατραπεί σε ανθρακικό άλας ή σε διπτανθρακικό άλας (HCO_3^-). Ορισμένες

μορφές ζωής της θάλασσας καθορίζουν βιολογικά το διπτανθρακικό άλας με το ασβέστιο (ασβέστιο + 2) στα προϊόντα ανθρακικού ασβεστίου (CaCO₃). Αυτή η ουσία χρησιμοποιείται για την παραγωγή κελυφών και άλλων τμημάτων του σώματος από οργανισμούς όπως τα κοράλλια, τα μαλάκια, τα στρείδια, μερικά πρωτόζωα, και μερικά φύκη. Όταν αυτοί οι οργανισμοί πεθαίνουν, τα κελύφη και τμήματα του σώματος τους βυθίζονται στον ωκεάνιο πυθμένα και συσσωρεύονται ως πλούσιες σε ανθρακικό ασβέστιο αποθέσεις. Μετά από μακριές χρονικές περιόδους, αυτές οι αποθέσεις φυσικά και χημικά μετατρέπονται σε ιζηματογενή πετρώματα. Οι ωκεάνιες αποθέσεις είναι κατά πολύ οι μεγαλύτεροι ταμιευτήρες άνθρακα στον πλανήτη.

Ο άνθρακας απελευθερώνεται από τα οικοσυστήματα με τη μορφή αερίου διοξειδίου του άνθρακα με τη διαδικασία της αναπνοής. Η αναπνοή πραγματοποιείται και στα φυτά και στα ζώα και περιλαμβάνει την διάσπαση των βασισμένων στον άνθρακα οργανικών μορίων σε αέριο διοξειδίου του άνθρακα και σε κάποιες άλλες ενώσεις. Η τροφική αλυσίδα περιέχει διάφορους οργανισμούς των οποίων ο αρχικός οικολογικός ρόλος είναι η αποσύνθεση της οργανικής ουσίας στα αβιοτικά συστατικά της.

Κατά τη διάρκεια των αρκετών δισεκατομμυρίων ετών της γεωλογικής ιστορίας, η ποσότητα διοξειδίου του άνθρακα που βρίσκεται στην ατμόσφαιρα έχει μειωθεί σημαντικά. Οι ερευνητές θεωρητικολόγησαν ότι αυτή η αλλαγή είναι η απάντηση στην αύξηση της ηλιακής παραγωγής κατά τη διάρκεια του ίδιου χρονικού διαστήματος. Πιο υψηλά επίπεδα διοξειδίου του άνθρακα βοήθησαν στη ρύθμιση της γήινης θερμοκρασίας σε επίπεδα ελαφρώς πιο υψηλά από τα σημερινά. Αυτές οι μέτριες θερμοκρασίες επέτρεψαν την άνθηση της ζωής των φυτών παρά τη χαμηλότερη παραγωγή σε ηλιακή ακτινοβολία. Το έντονο φαινόμενο του θερμοκηπίου, λόγω της μεγαλύτερης συγκέντρωσης του αερίου διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, συμπλήρωσε την παραγωγή της ενέργειας θερμότητας μέσω πιο υψηλών επιπέδων ακτινοβολίας. Δεδομένου ότι ο ήλιος έγινε εντονότερος, διάφοροι βιολογικοί μηχανισμοί κλείδωσαν βαθμιαία μερικό από το ατμοσφαιρικό διοξείδιο του άνθρακα στα απολιθωμένα καύσιμα και στα ιζηματογενή πετρώματα. Εν περιλήψει, αυτή η ρυθμιστική διαδικασία έχει κρατήσει τη γήινη μέση θερμοκρασία ουσιαστικά σταθερή κατά τη διάρκεια του χρόνου. Μερικοί επιστήμονες προτείνουν ότι αυτά τα φαινόμενα είναι απόδειξη της *Υπόθεσης της Gaia*.

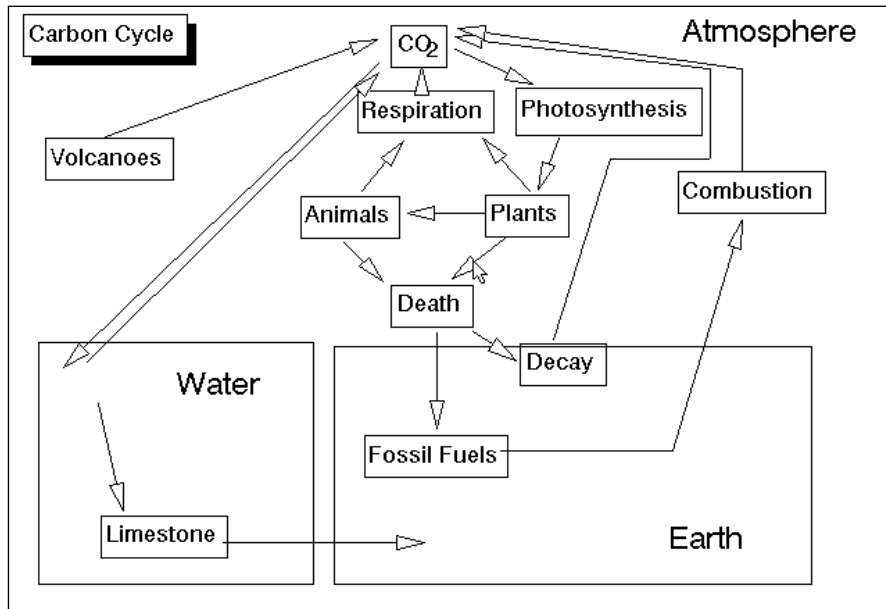
[Το 1965, ο J.E. Lovelock δημοσίευσε την πρώτη επιστημονική εργασία σχετικά με την Υπόθεση της Gaia. Η υπόθεση της Gaia δηλώνει ότι η θερμοκρασία και η σύνθεση της γήινης επιφάνειας ελέγχονται ενεργά από τη ζωή στον πλανήτη. Προτείνει ότι εάν οι αλλαγές στη σύνθεση των αερίων, τη θερμοκρασία ή την κατάσταση οξείδωσης της γης προκαλούνται από τις εξωγήινες, βιολογικές,

γεωλογικές, ή άλλες διαταραχές, η ζωή ανταποκρίνεται σε αυτές τις αλλαγές με την τροποποίηση του αβιοτικού περιβάλλοντος μέσω της αύξησης και του μεταβολισμού. Με πιο απλά λόγια, οι βιολογικές απαντήσεις τείνουν να ρυθμίσουν την κατάσταση του γήινου περιβάλλοντος στην εύνοιά τους.

- Αυτή η θεωρία είναι **σημαντική** στη Φυσική Γεωγραφία και σε άλλες επιστήμες της Γης για τους ακόλουθους λόγους:
- Η θεωρία της Gaia προτείνει ότι το αβιοτικό και βιοτικό περιβάλλον αποτελείται από πολλές σύνθετες αλληλεξαρτήσεις
- Πολλές από αυτές τις σύνθετες αλληλεξαρτήσεις είναι αρκετά λεπτές και μπορούν να αλλάξουν από την ανθρώπινη δραστηριότητα όταν ξεπεράσουν ένα κρίσιμο σημείο και
- Η θεωρία προτείνει ότι οι άνθρωποι πρέπει να μάθουν να σέβονται τη Γη με τη μείωση της σκόπιμης τροποποίησής των γήινων αβιοτικών και βιοτικών στοιχείων.]

Ο άνθρακας αποθηκεύεται στην λιθόσφαιρα και σε ανόργανη και οργανική μορφή. Ανόργανες αποθέσεις του άνθρακα στην λιθόσφαιρα περιλαμβάνουν απολιθωμένα καύσιμα όπως λιγνίτης, πετρέλαιο, και φυσικό αέριο, και ανθρακικά ιζηματογενή πετρώματα όπως είναι ο ασβεστόλιθος. Οι οργανικές μορφές άνθρακα της λιθόσφαιρας περιλαμβάνουν απορρίμματα, οργανική ουσία, και ουσίες που βρίσκονται στα εδαφικά χουμικά συστατικά. Μερικό διοξείδιο του άνθρακα απελευθερώνεται από το εσωτερικό της λιθόσφαιρας κοντά στα ηφαίστεια. Το διοξείδιο του άνθρακα που απελευθερώνεται από τα ηφαίστεια εισάγεται στη λιθόσφαιρα όταν πλούσια σε άνθρακα ιζήματα και ιζηματογενή πετρώματα υποβυθίζονται και μερικώς λειώνουν κάτω από τεκτονικές ζώνες.

Η μετακίνηση του άνθρακα, με πολλές μορφές του, μεταξύ της βιόσφαιρας, ατμόσφαιρας, ωκεανούς, και γεώσφαιρας περιγράφεται από τον κύκλο άνθρακα, που διευκρινίζεται στο παρακείμενο διάγραμμα. Ο κύκλος άνθρακα είναι ένας από τους βιογεωχημικούς κύκλους (Μετακίνηση των στοιχείων ή των ενώσεων, όπως ο άνθρακας, μέσω των ζώντων οργανισμών και του αβιοτικού περιβάλλοντος). Στον κύκλο υπάρχουν διάφοροι ταμιευτήρες, του άνθρακα (που αντιπροσωπεύονται από τα κουτιά) και διαδικασίες με τις οποίες οι διάφοροι ταμιευτήρες ανταλλάσσουν τον άνθρακα (τα βέλη).



Εξοικειωνόμαστε όλοι με το πώς η ατμόσφαιρα και η βλάστηση ανταλλάσσουν τον άνθρακα. Τα φυτά απορροφούν το CO₂ από την ατμόσφαιρα κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης, που καλείται επίσης και πρωτογενής παραγωγή, και απελευθερώνουν CO₂ πίσω στην ατμόσφαιρα κατά τη διάρκεια της αναπνοής. Μια άλλη σημαντική ανταλλαγή του CO₂ εμφανίζεται μεταξύ των ωκεανών και της ατμόσφαιρας. Το διαλυμένο CO₂ στους ωκεανούς χρησιμοποιείται από το θαλάσσιο βιόκοσμο στη φωτοσύνθεση.

Δύο άλλες σημαντικές διαδικασίες είναι η καύση των απολιθωμένων καυσίμων και η μεταβολή της χρήσης γης. Στη καύση απολιθωμένων καυσίμων, ο λιγνίτης, το πετρέλαιο, το φυσικό αέριο, και η βενζίνη καταναλώνονται από τη βιομηχανία, τις εγκαταστάσεις παραγωγής ενέργειας, και τα αυτοκίνητα. Παρατηρείστε ότι τα βέλη πηγαίνουν μόνο προς μία κατεύθυνση: από τη βιομηχανία στην ατμόσφαιρα. Η μεταβαλλόμενη χρήση γης είναι ένας ευρύς όρος που καλύπτει έναν πλήθος των ουσιαστικά ανθρώπινων δραστηριοτήτων. Περιλαμβάνουν τη γεωργία, την αποδάσωση, και την αναδάσωση.

5. Φύση και Ταξινόμηση Περιβαλλόντων

Περιβάλλον ονομάζεται το σύνολο των εξωτερικών επιδράσεων οι οποίοι επενεργούν σε ένα οργανισμό. Με τον όρο περιβάλλον εννοούμε κάθε εξωτερικό παράγοντα ή επίδραση, η οποία ασκεί ρυθμιστική δράση σε ένα οργανισμό στο να διαμορφώνει την ζωή και την ανάπτυξή του. Σαν εξωτερικές επιδράσεις λογίζονται τα φυσικά περιβαλλοντικά φαινόμενα όπως τα καιρικά φαινόμενα αλλά και το σύνολο των μη έμβιων στοιχείων όπως οι άνεμοι, η υγρασία και οι φυσικοί σχηματισμοί πάνω στους οποίους αναπτύσσονται όλες οι οικολογικές σχέσεις μεταξύ των οργανισμών και αποτελούν το αβιοτικό περιβάλλον. Ακόμα στις εξωτερικές επιδράσεις λογίζονται και οι υπόλοιποι έμβιοι οργανισμοί οι οποίοι αναπτύσσονται, δημιουργώντας οικολογικές σχέσεις, αλληλεπιδρώντας μεταξύ τους, ενώ στο σύνολό τους αποτελούν το βιοτικό περιβάλλον.

Το περιβάλλον στο οποίο τα απολιθώματα ζούσαν και στο οποίο οι απόγονοί τους συνεχίζουν να ζουν σαν ένας σημερινός εφήμερος πληθυσμός είναι αναγκαίο να αναλυθεί και να ταξινομηθεί ώστε όλοι οι ερευνητές να έχουν κοινά σημεία αναφοράς.

Το περιβάλλον ενός οργανισμού διαιρείται σε:

- Φυσικό περιβάλλον
- Χημικό περιβάλλον
- Βιολογικό περιβάλλον

Οι παράγοντες που επιδρούν σε κάθε περιβάλλον έχουν καταγραφεί ως εξής:

Φυσικοί Παράγοντες

- Θερμοκρασία
- Συνθήκες φωτός
- Ακτινοβολία
- Πίεση
- Βαρύτητα
- Ήχος
- Βάθος νερού
- Κολλώδες και διάχυση του αέρα και του νερού
- Ατμοσφαιρικές συνθήκες
- Κινητικότητα του νερού

- Συνθήκες της γήινης επιφανείας, περιλαμβανομένων του είδους και του πάχους του εδάφους.
- Γεωμορφολογία της γήινης επιφανείας και του θαλασσίου πυθμένα.
- Ιζηματολογικές συνθήκες του πυθμένα
- Απόσταση από την ακτή
- Γεωγραφικό σχήμα της υδάτινης μάζας
- Γεωγραφικές συνθήκες της παρακείμενης χέρσου
- Γεωγραφικό πλάτος και μήκος.

Χημικοί Παράγοντες

- Αλμυρότητα νερού
- Συγκέντρωση ιόντων υδρογόνου
- Χημική προστασία
- Ιχνοστοιχεία
- Κολλοειδή
- Περιεκτικότητα σε διοξείδιο του άνθρακα στον αέρα και το νερό
- Περιεκτικότητα αζώτου στον αέρα και το νερό
- Περιεκτικότητα οξυγόνου στον αέρα και το νερό
- Περιεκτικότητα υδρόθειου στον αέρα και το νερό
- Ενδεχόμενες οξειδωση - αναγωγή
- Άλλοι χημικοί παράγοντες όπως περιεκτικότητα ασβεστίου
- Περιεκτικότητα οργανικού άνθρακα στον αέρα και το νερό.

Βιολογικοί παράγοντες

- Οργανισμοί συνέταιροι (που ζουν στο ίδιο περιβάλλον)
- Σχέσεις συμβίωσης με άλλα είδη, περιλαμβανομένης της κοινής ωφελείας και συνδετησίας.
- Σχέσεις ανταγωνιστικές με άλλα είδη, περιλαμβανομένης της αντιβίωσης, υπερίσχυσης και άμιλλας.
- Κινητικότητα
- Αναλογίες γεννήσεων και θανάτων
- Αναλογίες αυξήσεων και ελαπτώσεων του πληθυσμού.

Πολλοί από αυτούς τους παράγοντες δεν αναγνωρίζονται στην απολιθωμένη κατάσταση, θα πρέπει όμως να λαμβάνονται υπόψη σαν πιθανοί παράγοντες οι διάφορες περιπτώσεις.

Ο παλαιοικολόγος αναφέρεται στο περιβάλλον κατά προσέγγιση καθώς ενώ αναφέρεται στο περιβάλλον που ο οργανισμός ζούσε, θεωρεί ουσιαστικά το περιβάλλον που ο οργανισμός έχει ταφεί. Είναι σαφές ότι το περιβάλλον που ο οργανισμός ζει αφορά την οικολογία, ενώ το περιβάλλον στο οποίο ο οργανισμός έχει ταφεί αφορά την ιζηματολογία.

Ηπειρωτικά περιβάλλοντα

Η ταξινόμηση των μη θαλάσσιων περιβαλλόντων βασίζεται σε διάφορους παράγοντες όπως στη βλάστηση, στο γεωγραφικό πλάτος, στη θερμοκρασία και το κλίμα. Στην παλαιοοικολογία μια τέτοια ταξινόμηση δεν μπορεί να ισχύσει πάντοτε καθώς αφορά παράγοντες πολλές φορές υποθετικούς. Οι γεωλόγοι στη χερσαία περιοχή θεωρούν χώρο διαβρώσεως οπότε υπάρχουν περιορισμένες συνθήκες που ελέγχουν την απόθεση ιζημάτων και απολιθωμάτων. Δίδεται η ακόλουθη ταξινόμηση:

Χερσαίο περιβάλλον

- Ενδοχώρες
- Αιολικοί σχηματισμοί
- Εδάφη
- Ηφαιστειακή τέφρα
- Παγετώδεις αποθέσεις

Ποτάμια περιβάλλοντα

- αποθέσεις ποταμών
- δέλτα
- ποταμοκόλποι

Ελώδη περιβάλλοντα

- Αποθέσεις βάλτου

Λιμναία περιβάλλοντα

- γλυκών υδάτων
- Λιμνοθαλάσσια

Αποθέσεις σπηλαίων και ρωγμών

Η ταξινόμηση αυτή δεν καλύπτει όλα τα μη θαλάσσια περιβάλλοντα αλλά μόνο όσα εναποτίθενται ιζήματα με απολιθώματα.

Μεταξύ θαλάσσιου και μη θαλάσσιου περιβάλλοντος υπάρχουν τα μεταβατικά περιβάλλοντα.

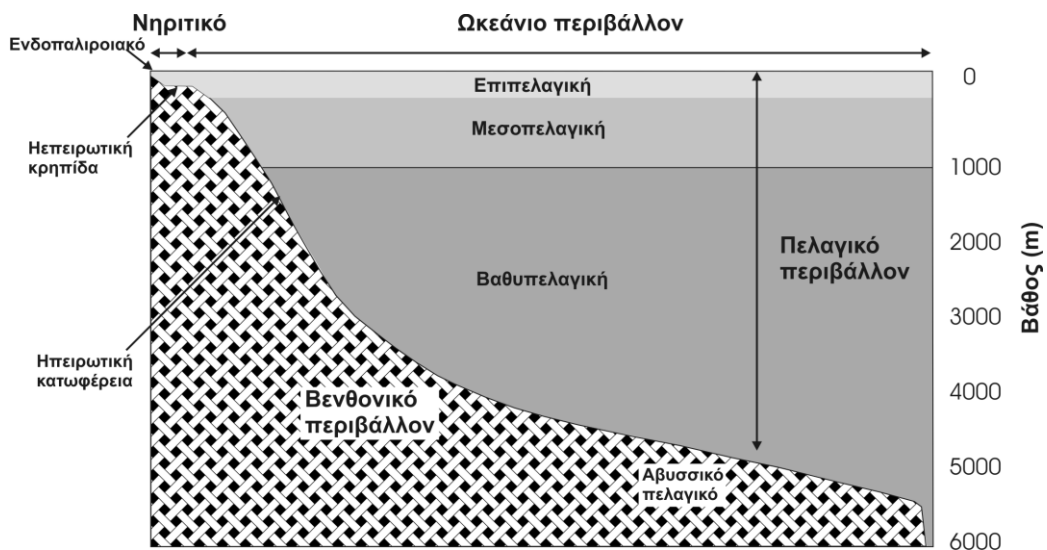
6. Το Θαλάσσιο Οικοσύστημα

Η πλειονότητα των απολιθωμάτων και των απολιθωμένων κοινωσιών διατηρούνται σήμερα στα θαλάσσια περιβάλλοντα τα οποία αντιπροσωπεύουν ένα φάσμα που κυμαίνεται από θαλάσσιες περιθωριακές συνθήκες έως αβυσσικά βάθη.

Υπάρχουν δύο κύριες θαλάσσιες επαρχίες: η βενθονική (πυθμένας) και η πελαγική (υδάτινη στήλη).

Το βενθονικό περιβάλλον με βάση το βάθος χωρίζεται:

- Ενδοπαλιρροιακή ζώνη – η περιοχή μεταξύ χαμηλής και υψηλής παλίρροιας.
- Υπονηριτική ζώνη: από την χαμηλή παλίρροια έως το ηπειρωτικό χείλος της κρηπίδας.
- Βαθύαλη ζώνη: από το ηπειρωτικό χείλος έως τα 2000 μ. (ηπειρωτική κατωφέρεια).
- Αβυσσική ζώνη: από 2000-6000 μ.
- Ζώνη hadal: βάθος μεγαλύτερο των 6000 μ.



Φάσμα των θαλασσιών περιβαλλόντων από τις θαλάσσιες περιθωριακές συνθήκες έως τα αβυσσικά βάθη.

Το πελαγικό περιβάλλον διακρίνεται:

- Νηριτική ζώνη – ρηχά ύδατα στην ηπειρωτική κρηπίδα.
- Ωκεάνια ζώνη – βαθιά ύδατα στους ανοικτούς ωκεανούς κάτω από το ηπειρωτικό χείλος. Διακρίνεται:
 - ✓ Επιπελαγική ζώνη – από την επιφάνεια της θάλασσας μέχρι τα 200 μ.
 - ✓ Μεσοπελαγική ζώνη – από 200 – 1000 μ.
 - ✓ Βαθυπελαγική ζώνη – από 1000 – 2000 μ.
 - ✓ Αβυσσοπελαγική ζώνη – από 2000 – 6000 μ.
 - ✓ Hadal-πελαγική ζώνη - >6000 μ.

Με βάση το βάθος διείσδυσης του φωτός διακρίνονται οι ακόλουθες ζώνες:

- Ευφωτική ζώνη: λαμβάνει χώρα η φωτοσύνθεση. Ορίζεται από το βάθος των 20 μ. πάνω στην κρηπίδα μέχρι τα 100 μ. στον ανοικτό ωκεανό, εξαρτώμενη από τα ρεύματα θολερότητας.
- Δυσφωτική ζώνη: παρόλο που περνάει φως, δεν πραγματοποιείται φωτοσύνθεση. Ορίζεται από το βάθος των 100 έως τα 200 μ.
- Αφωτική ζώνη: Όχι φως.



Σχηματικό σκαρίφημα των θαλασσιών περιβαλλόντων.

Οι θαλάσσιοι οργανισμοί διακρίνονται σε επιπλέοντες οργανισμοί (πλαγκτόν), σε κολυμβητικούς (νηκτόν) και σε αυτούς που διαβιούν στον πυθμένα (βένθος).

Πλαγκτόν είναι οι οργανισμοί εκείνοι που επιπλέουν στην υδάτινη στήλη και δεν μπορούν να αντισταθούν στα θαλάσσια ρεύματα. Διακρίνεται σε φυτοπλαγκτόν και ζωοπλαγκτόν.

Νηκτόν: θαλάσσιοι ιχθύες, θαλάσσια ερπετά, θηλαστικά κλπ.

Βένθος: οργανισμοί που διαβιούν πάνω στον πυθμένα (επιπανίδα) ή μέσα στο ίζημα του πυθμένα (ενδοπανίδα).

Μερικοί οργανισμοί αλλάζουν τρόπο ζωής από πελαγικό αρχικά σε βενθονικό μετέπειτα.

Σε ένα θαλάσσιο οικοσύστημα, σημαντικό ρόλο παίζει η θερμοκρασία. Η θερμοκρασία ελέγχει τον ρυθμό των χημικών αντιδράσεων στους οργανισμούς και συνεπώς τον ρυθμό ανάπτυξης και δραστηριότητάς τους. Συνεπώς:

- Αύξηση κατά 10° της θερμοκρασίας, διπλασιάζει τον ρυθμό δραστηριότητας.
- Σε πολικά ύδατα, οι διάφοροι οργανισμοί αναπτύσσονται με πιο αργούς ρυθμούς, αναπαράγονται λιγότερο συχνά και ζουν περισσότερο συγκριτικά με τους οργανισμούς των τροπικών υδάτων.
- Η ανεκτικότητα στις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας ποικίλει ανάμεσα στα είδη και κατά τη διάρκεια της ζωής ενός οργανισμού.
- Η θερμοκρασία εμμέσως ελέγχει τους οργανισμούς περιορίζοντας ή προωθώντας τους εχθρούς τους.

6.1. Ομάδες Μικροαπολιθωμάτων

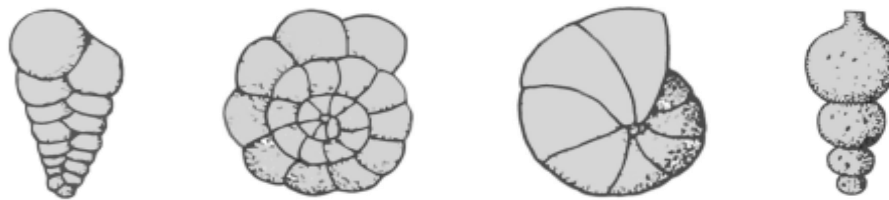
I. ΠΡΩΤΙΣΤΑ (μονοκύτταροι οργανισμοί)

A. ΖΩΙΚΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

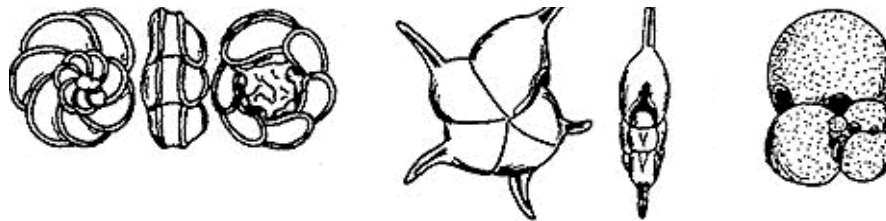
1. ΤΡΗΜΑΤΟΦΟΡΑ

- Βενθονικά: Κάμβριο –σήμερα
- Πλαγκτονικά: Ιουρασικό – σήμερα
- Κέλυφος από ασβεστίτη ή αραγωνίτη ή συμφύρματα
- 0.1 – 3 mm (μερικά μεγαλύτερα έως 1cm)
- Ανθρακικά ιζήματα, βιοστρωματογραφία, θαλάσσια παλαιοπεριβαλλοντική ερμηνεία, παλαιοθερμοκρασίες με τη χρήση σταθερών ισοτόπων.

Βενθονικά Τρηματοφόρα



Πλαγκτονικά Τρηματοφόρα



2. ΡΑΔΙΟΛΑΡΙΑ

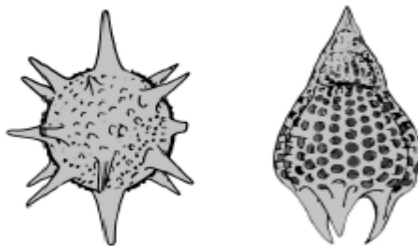
-Κάμβριο – σήμερα

-Πυριτικά

-0.1-2mm

-Βιοστρωματογραφία, ιλύς από ραδιολάρια στις αβυσσικές πεδιάδες.

-Θαλάσσια πλαγκτονικά



Ραδιολάρια

Β. ΦΥΤΙΚΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

1. ΔΙΑΤΟΜΑ

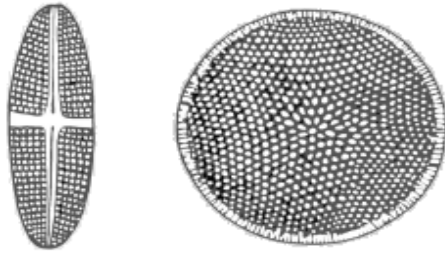
-Κρητιδικό – σήμερα

-Πυριτικά

-0.05-0.02 mm (μερικά έως 1 mm)

-Βιοστρωματογραφία, παλαιοπεριβαλλοντική ερμηνεία, διατομίτης ή γη διατόμων, σημαντικό τμήμα της τροφικής αλυσίδας (φυτοπλαγκτόν).

-Θαλάσσια και μη θαλάσσια. Πλαγκτονικά ή προσκολλημένα.



Διάτομα

2. ΚΟΚΚΟΛΙΘΟΦΟΡΑ (ασβεστολιθικό ναννοπλαγκτόν).

-Κατ. Ιουρασικό – σήμερα

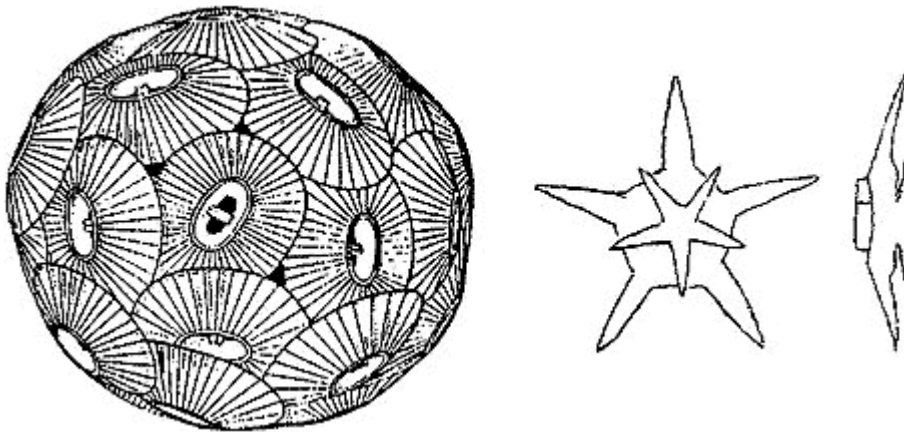
-Ασβεστιπικά

-0.002-0.02 mm

-Η βάση της θαλάσσιας τροφικής αλυσίδας, βιοστρωματογραφία.

-Μόνο θαλάσσια και πλαγκτονικά

Ασβεστολιθικά ναννοαπολιθώματα



3. ΔΙΝΟΜΑΣΤΙΓΩΤΑ

-Σιλούριο – σήμερα

-Από οργανικό υλικό

-5μm – 2mm

-Ουσιαστικό τμήμα της τροφικής αλυσίδας (φυτοπλαγκτόν), βιοστρωματογραφία, παλαιοπεριβαλλοντική ερμηνεία.

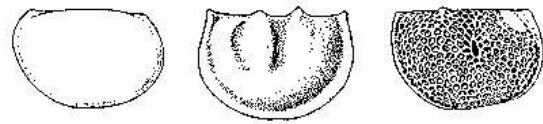
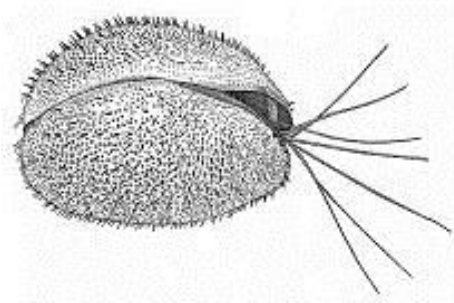
-Θαλάσσια και λιμναία, κυρίως πλαγκτονικά. Μερικά συμβιώνουν, άλλα παρασιτικά (ζωοξανθέλλες στα κοράλλια).

II. ΠΟΛΥΚΥΤΤΑΡΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

A. ΖΩΙΚΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

1. ΟΣΤΡΑΚΩΔΗ

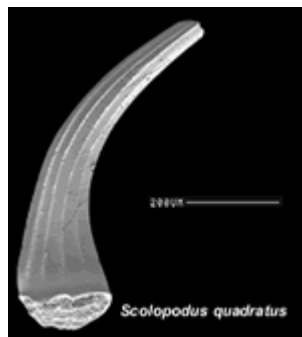
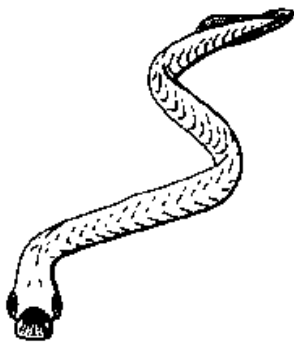
- Κάμβριο-σήμερα
- Ανθρακικά (μερικά οργανικά)
- 0.5-3.0 mm (μερικά μεγαλύτερα)
- Βιοστρωματογραφία, παλαιοπεριβαλλοντική ερμηνεία
- Θαλάσσια, λιμναία, υφάλμυρα.



Οστρακώδη

2. ΚΩΝΟΔΟΝΤΑ

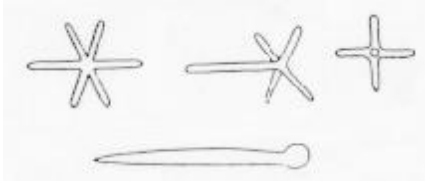
- Κάμβριο – Αν. Τριαδικό
- Φωσφορικά
- 0.5-1.5 mm (μερικά μέχρι 10 mm, άλλα 0.1 mm)
- Βιοστρωματογραφία, θαλάσσια παλαιοπεριβαλλοντική ερμηνεία, το χρώμα τους δείκτης παλαιοθερμοκρασιών.



Κωνόδοντα

3. ΒΕΛΟΝΕΣ ΣΠΟΓΓΩΝ

- Κάμβριο – σήμερα
- Ανθρακικές ή πυριτικές
- συστατικά των πυριτολίθων
- Προσκολλημένα στον θαλάσσιο πυθμένα, κυρίως θαλάσσια.



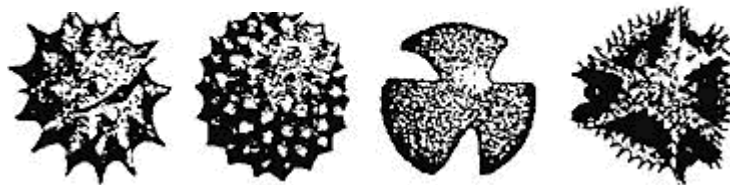
Βελόνες σπόγγων

B. ΦΥΤΙΚΟΙ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

1. ΣΠΟΡΟΙ ΚΑΙ ΚΟΚΚΟΙ ΓΥΡΕΩΣ

- Σπόροι από φύκη: Σιλούριο-σήμερα
- Κόκκοι γύρεως από γυμνόσπερμα: Αν. Λιθανθρακοφόρο-σήμερα.
- Κόκκοι γύρεως από αγγειόσπερμα: Κρητιδικό – σήμερα.
- Οργανικό υλικό
- 0.02-0.08 μm, μερικά μέχρι 0.2 mm.
- Βιοστρωματογραφία, παλαιοπεριβαλλοντική, παλαιοκλιματική ερμηνεία.
- Από χερσαία φυτά, απολιθώματα σε ηπειρωτικά και μεταβατικά περιβάλλοντα

Παλινόμορφα



7. Στοιχεία Παλαιοοικολογίας των Τρηματοφόρων

7.1. Συστηματική Ταξινόμηση

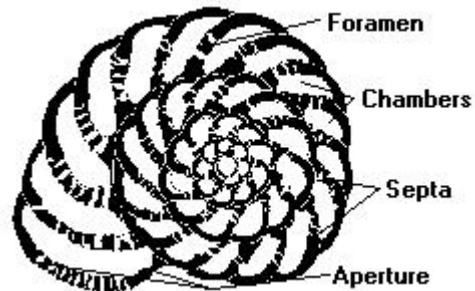
Kingdom: **Protista**

Subkingdom: **Protozoa**

Pylum: **Sarccomastigophora Honigberg**

Class: **Granuloreticulosea De Saedeleer**

Order: **Foraminifera**



Τα Τρηματοφόρα ταξινομούνται κατά κύριο λόγο ανάλογα με τη σύσταση και τη μορφολογία του κελύφους τους.

- Φύση κελύφους
- Δομή κελύφους
- Συναρμογή κελύφους

Διακρίνονται οι παρακάτω υποτάξεις Τρηματοφόρων:

- Υπόταξη **Allogromiina** (κυρίως βενθονικά, ενδοπανίδα ή μειοπανίδα, δεν διατηρούνται)
- Υπόταξη **Textulariina** – Συμφυρματοπαγή (βενθονικά ευθυτενή ή περιελιγμένα)
- Υπόταξη **Fusulinina** – Μικροκοκκώδης δομή (βενθονικά)
- Υπόταξη **Miliolina** – Πορσελανώδη (βενθονικά).
- Υπόταξη **Rotallina** – Υαλώδη (βενθονικά και πλαγκτονικά)

7.2. Εξέλιξη

Τρηματοφόρα με σκληρά κελύφη σπανίζουν μέχρι το **Δεβόνιο**.

Δεβόνιο ► **Fusulinina** (ανθίζουν στο Αν. Λιθανθρακοφόρο – Πέρμιο, εξαφανίζονται στο τέλος του Παλαιοζωικού)

Κατ. Λιθανθρακοφόρα ► **Miliolina**

Μεσοζωικός ► Rotaliina

Ιουρασικός ► Textulariina

Οι πρώτες μορφές Τρηματοφόρων ήταν βενθονικές.

Οι πρώτες πλαγκτονικές μορφές εμφανίστηκαν στο **Μ. Ιουρασικό** στα στρώματα του βορείου περιθωρίου της Τηθύος και στις επιηπειρωτικές λεκάνες της Ευρώπης.

Μεροπλαγκτονικές μορφές ► οι βενθονικοί οργανισμοί που αποκτούν πλαγκτονικό τρόπο ζωής στο τέλος της ζωής τους.

Κρητιδικό ► υψηλή θαλάσσια στάθμη & φαινόμενο θερμοκηπίου ► διαφοροποίηση πλαγκτονικών Τρηματοφόρων. Μεγάλες εξαφανίσεις στο **Αν. Κρητιδικό**.

Παλαιόκαινο ► ταχεία εξελικτική άνθιση ► globigerinids & globorotalids.

Ηώκαινο ► μεγάλα βενθονικά τρηματοφόρα: nummulitids, soritids, orbitids.

Μειόκαινο ► εξαφανίζονται τα orbitids, τα μεγάλα τρηματοφόρα μικραίνουν.

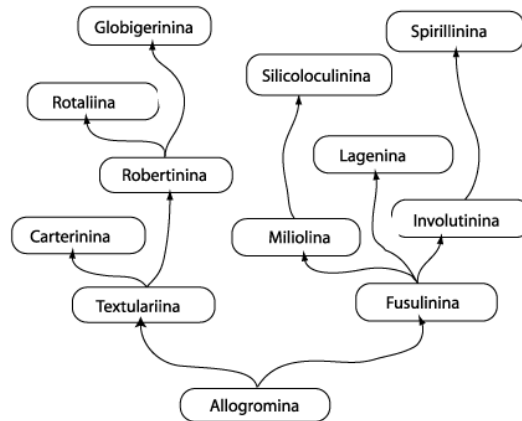
Αύξηση του αριθμού των ειδών των πλαγκτονικών τρηματοφόρων κατά τις θερμές κλιματικές περιόδους του **Ηωκαίνου** και **Μειοκαίνου**.

7.3. Χρήση

- ✓ Βιοστρωματογραφία (π.χ. Globigerinina)
- ✓ Παλαιοπεριβαλλοντική αναπαράσταση
- ✓ Παλαιωκεανογραφία
- ✓ Παλαιοκλιματολογία
- ✓ Διερεύνηση πετρελαίου (πλαγκτονικά Τρηματοφόρα)

Π.χ. Ανασύσταση παλαιοβάθους με τη χρήση απολιθωμένων συναθροίσεων Τρηματοφόρων.

Ανασύσταση παλαιοθερμοκρασιών με τη χρήση ισοτοπικών αναλύσεων στα Τρηματοφόρα.



Υποτάξεις Τρηματοφόρων και προβλεπόμενη φυλογένεση (Tappan & Loeblich, 1988).
Μεταξύ των υποτάξεων μόνον η Fusulinina έχει εκλείψει.

7.4. Γιατί είναι χρήσιμα

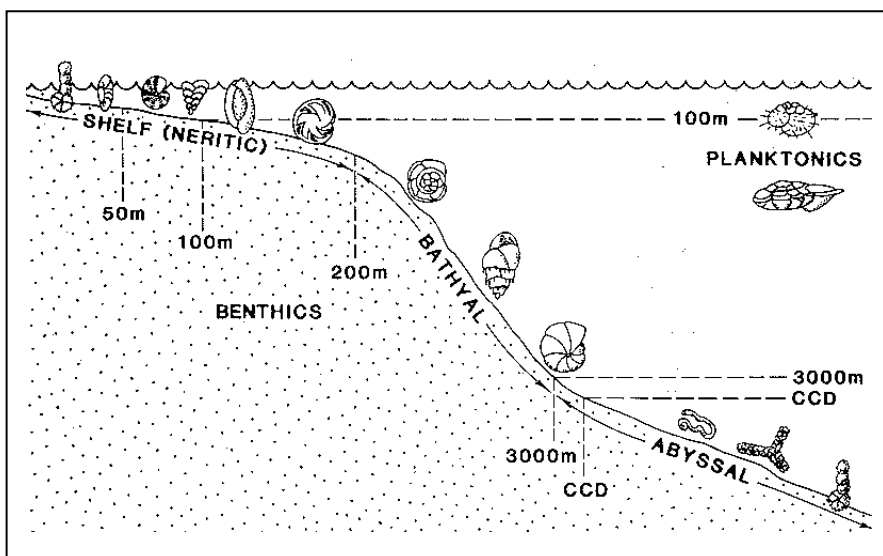
- ✓ Είναι άφθονα
- ✓ Καλή διατήρηση του κελύφους στο ιζηματογενές αρχείο.
- ✓ Μικρά σε μέγεθος
- ✓ Μεγάλος αριθμός σε μικρά δείγματα
- ✓ Ευρεία κατανομή στα θαλάσσια περιβάλλοντα
- ✓ Υψηλή ταξονομική ποικιλότητα

Αποτέλεσμα: Αποτυπώνουν τις περιβαλλοντικές μεταβολές

7.5 Κατανομή των Σύγχρονων Τρηματοφόρων

- Τα βενθονικά Τρηματοφόρα περιορίζονται σε στενό εύρος βάθους ή υποστρώματος ή έχουν χαρακτηριστική ανοχή στις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας και της αλμυρότητας. Τα περισσότερα ζουν σε συνθήκες κανονικής θαλάσσιας αλμυρότητας, υπάρχουν όμως μορφές χαρακτηριστικές λιμνοθαλάσσιες.
- Τα περισσότερα Τρηματοφόρα ζουν σε περιοχές κανονικής οξυγόνωσης, παρόλο που μορφές βαθιών υδάτων ανθίσταται σε χαμηλά επίπεδα οξυγόνου.
- Ελώδης περιοχές χαρακτηρίζονται από *συμφυρματοπαγείς* μορφές.

- Οι λιμνοθάλασσες χαρακτηρίζονται από υαλώδη ασβεστολιθικά είδη.
- Τα παράκτια περιβάλλοντα (0-50 μ.βάθος) φιλοξενούν υφάλμυρες μορφές και πορσελανώδη είδη.
- Τα μεγάλα Τρηματοφόρα που συμβιώνουν με φύκη βρίσκονται σε μικρά βάθη διότι τα φύκη χρειάζονται φως για φωτοσύνθεση. Σε όλα αυτά τα ρηχά περιβάλλοντα, τα *πλαγκτονικά Τρηματοφόρα* είναι σπάνια ή απουσιάζουν.
- Στην εξωτερική κρηπίδα (50-200 μ.) επικρατούν οι υαλώδεις μορφές, τα *πλαγκτονικά Τρηματοφόρα* είναι πιο συχνά.
- Σε βαθύαλα βάθη (200-2500 μ.) επικρατούν τα ευθυτενή δίσειρα ή τρίσειρα συμφυρματοπαγή Τρηματοφόρα, καθώς και υαλώδη και μερικά πορσελανώδη είδη. Τα *πλαγκτονικά Τρηματοφόρα* αφθονούν.
- Σε αβυσσικά βάθη (2500-6000 μ.) επικρατούν απλές συμφυρματοπαγείς μορφές όταν το βάθος είναι κάτω από το CCD όπου το ανθρακικό ασβέστιο διαλύεται. Πάνω από το CCD επικρατούν τα *πλαγκτονικά Τρηματοφόρα*.
- Τα περισσότερα *πλαγκτονικά Τρηματοφόρα* ζουν σε συγκεκριμένο τμήμα της υδάτινης στήλης, συνεπώς είναι καλοί δείκτες της θερμοκρασίας και της αλμυρότητας της υδάτινης μάζας που ζουν.



Κατανομή των
σύγχρονων
Τρηματοφόρων στο
Θαλάσσιο
Οικοσύστημα

7.6. Περιοριστικοί Παράγοντες στην κατανομή των Τρηματοφόρων

7.6.1. ΑΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Θερμοκρασία

Είναι ένας από τους πιο καθοριστικούς παράγοντες στην κατανομή των οργανισμών. Αποτελεί περιοριστικό παράγοντα και παίζει σημαντικό ρόλο στον προσδιορισμό των βιογεωγραφικών επαρχιών.

Η θερμοκρασία επηρεάζει τον μεταβολισμό των οργανισμών.

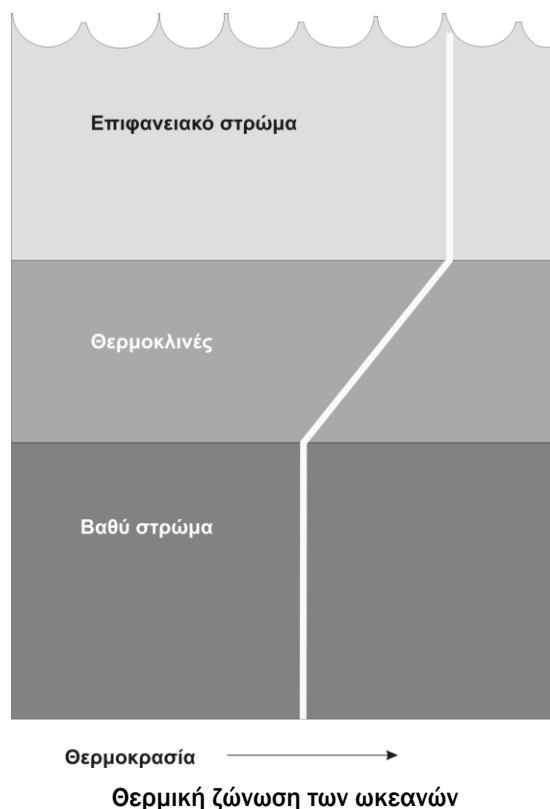
Η πλειονότητα των θαλασσίων ασπονδύλων ζει σε θερμοκρασία που κυμαίνεται από 1,7° C – 30° C. Λίγοι οργανισμοί που ζουν σε θερμές πηγές προτιμούν θερμοκρασίες μέχρι 55° C ενώ τα βακτήρια είναι γνωστό ότι ζουν σε νερά θερμοκρασίας 100° C. Οι περισσότεροι οργανισμοί ζουν σε ένα στενό εύρος θερμοκρασίας το οποίο καθορίζεται από την κατάλληλη θερμοκρασία για αναπαραγωγή και ανάπτυξη. Παρόλα αυτά πολλοί οργανισμοί έχουν την ικανότητα να προσαρμόζονται σε κυμαινόμενες θερμοκρασίες.

Η θερμοκρασία στους ωκεανούς σε μεσαία και χαμηλά γεωγραφικά πλάτη μειώνεται απότομα μέχρι τη βάση του θερμοκλινούς¹ στα 1000μ και μετά πιο σταδιακά κάτω από αυτό το επίπεδο και φτάνει θερμοκρασία περίπου 2° C στον ωκεάνιο πυθμένα. Στα μεσαία γεωγραφικά πλάτη όπου υπάρχει αρκετή διαφορά στην θερμοκρασία μεταξύ θέρους και χειμώνα, υπάρχει ένα εποχιακό θερμοκλινές το οποίο αναπτύσσεται σε βάθη μερικών δεκάδων μέτρων στους καλοκαιρινούς μήνες και σε πιο μεγάλο βάθος (200-300μ) τον χειμώνα.

Στα υψηλά γεωγραφικά πλάτη η θερμοκρασία είναι ομοιόμορφα χαμηλή κάτω από τα επιφανειακά στρώματα εκτός από ένα συγκεκριμένο ψυχρό στρώμα σχετικά χαμηλής αλμυρότητας στα 50-100μ.

Η θερμοκρασία μεταβάλλεται με τα γεωγραφικά πλάτη και παίζει σημαντικό ρόλο στην γεωγραφική κατανομή των οργανισμών. Επειδή η κυκλοφορία των επιφανειακών ωκεάνιων υδάτων γίνεται με μεγάλα ρεύματα, το καθένα με το δικό του θερμοκρασιακό εύρος, η κατανομή των βενθονικών και πλαγκτονικών κοινοτήτων παρουσιάζει απότομες ασυνέχειες στα όρια των υδάτινων μαζών.

¹ Το θερμοκλινές είναι το μεταβατικό στρώμα μεταξύ των επιφανειακών υδάτων και των υδάτων μεγάλου βάθους. Τα όρια του θερμοκλινούς καθορίζονται από την θερμοκρασία των υδάτων. Τα επιφανειακά ύδατα και τα βαθιά ψυχρά ύδατα έχουν σχετικά ομοιόμορφη θερμοκρασία, αντίθετα το θερμοκλινές αντιπροσωπεύει τη μεταβατική ζώνη των δύο αυτών στρωμάτων.



Παρόλο που η θερμοκρασία είναι περιοριστικός παράγοντας στην κατανομή πολλών ειδών είναι δύσκολο να τεκμηριωθεί η επίδρασή της στις απολιθωμένες πανίδες. Παρόλα αυτά, τα όρια των περισσότερων παλαιοβιογεωγραφικών επαρχιών ορίζονται κυρίως από την θερμοκρασία. Οι πιο ολοκληρωμένες παλαιοντολογικές μελέτες έχουν πραγματοποιηθεί σε μικροαπολιθώματα. Συνεπώς τεκμηριώθηκαν οι λεπτομέρειες του κλιματικού αρχείου με τον συσχετισμό των κυκλικών διακυμάνσεων των ψυχρών και θερμών υδάτων συγκεντρώσεων μικροαπολιθωμάτων με το αρχείο των ισοτόπων O. Ο συσχετισμός αυτός έδειξε ότι το κλίμα μεταβάλλεται σε χρονική κλίμακα 20.000, 40.000 και 100.000 χρ. γνωστοί ως κύκλοι Milankovitch.

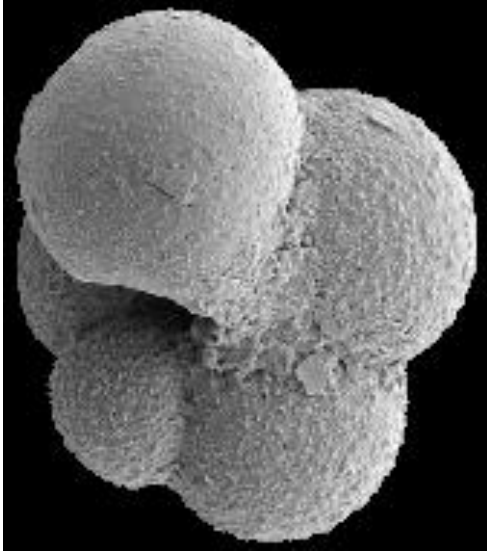
Γενικά η ποικιλότητα των συγκεντρώσεων τρηματοφόρων ελαττώνεται προς τα υψηλά γεωγραφικά αλλά η ποικιλότητα επηρεάζεται και από άλλους παράγοντες όπως η παροχή τροφικών στοιχείων.

Τα μακροαπολιθώματα δεν είναι αξιόπιστοι δείκτες παλαιών θερμοκρασιών.

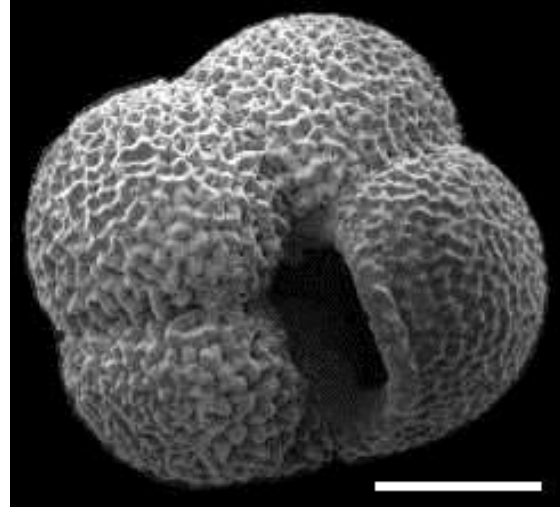
Γενικά η αφθονία κελυφοφόρων οργανισμών αυξάνει προς τον ισημερινό συνεπώς η παρουσία μεγάλου πάχους κελυφοφόρων ασβεστολίθων είναι καλός δείκτης χαμηλών γεωγραφικών πλατών παρόλο που υπάρχουν εξαιρέσεις. Η μορφολογία μακροαπολιθωμάτων μπορεί να χρησιμοποιηθεί σαν δείκτης θερμοκρασίας σε ορισμένες

περιπτώσεις. Δίθυρα υψηλών γεωγραφικών πλατών έχουν λεπτό κέλυφος χωρίς διακόσμηση, μικρού μεγέθους με δακτύλιους ανάπτυξης που αναπτύσσονται αργά. Μορφές προσκολλημένες στο υπόβαθρο γενικά απουσιάζουν (πχ όστρες). Με την αύξηση της θερμοκρασίας των υδάτων τα κελύφη γίνονται πιο διακοσμημένα.

- Τα βενθονικά Τρηματοφόρα είναι πολύ ανεκτικά στις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας. Γνωστά από τροπικές έως πολικές περιοχές. Ζουν σε θερμοκρασίες από 1-50° C. Όμως, μεμονωμένες ομάδες έχουν περιορισμένες αντοχές (βιότοποι).
- «Ψυχρών υδάτων» πανίδες που ζουν στα ψυχρά ύδατα των ωκεανών και σε αβαθή ύδατα υψηλών γεωγραφικών πλατών είναι ομοιόμορφα κατανεμημένες και στα δύο ημισφαίρια.
- «Θερμών υδάτων» πανίδες από χαμηλά γεωγραφικά πλάτη είναι επίσης ομοιόμορφες.
- Ειδικότερα τα χαρακτηριστικά των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων (σχήμα, φορά περιέλιξης και μέγεθος) εξαρτώνται από τη θερμοκρασία .
- Π.χ. η παρουσία της αριστερόστροφης και δεξιόστροφης περιέλιξης στο πλαγκτονικό Τρηματοφόρο *Neogloboquadrina pachyderma* σχετίζεται άμεσα με την θερμοκρασία των υδάτων.
- Σε υψηλά γεωγραφικά πλάτη (κάτω από 10° C) επικρατούν κατά 90% αριστερόστροφα άτομα.
- Σε θερμοκρασίες από 10° – 15° C, 50-90% των ατόμων είναι αριστερόστροφα.
- Σε μέσα γεωγραφικά πλάτη με θερμοκρασία υδάτων 15° C, πάνω από 50% των ατόμων είναι δεξιόστροφα.
- Η επίδραση της θερμοκρασίας στη φορά περιέλιξης του κελύφους χρησιμοποιείται για την αναπαράσταση παλαιοθερμοκρασιών και παλαιών γεωγραφικών πλατών σε Νεογενείς στρωματογραφικές ακολουθίες.
- Κύκλος αναπαραγωγής Τρηματοφόρων και θερμοκρασία:
 - Κύκλος αναπαραγωγής: τα βέλτιστα όρια θερμοκρασίας για την αναπαραγωγή είναι διαφορετικά σε διαφορετικά επίπεδα αλμυρότητας και pH.
 - Τα πιο στενά όρια θερμοκρασίας στην περίοδο της αναπαραγωγής.
 - Ωρίμανση του ατόμου σε ευρύτερα όρια θερμοκρασίας
 - Απλή επιβίωση: ευρύτερα όρια θερμοκρασίας.



Δεξιόστροφη *N. pachyderma*

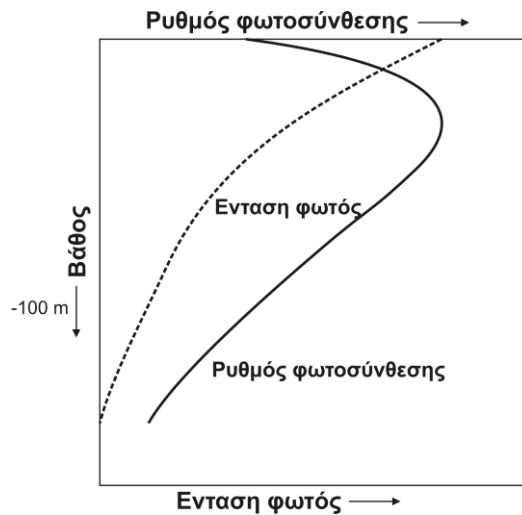


Αριστερόστροφη *N. pachyderma*

Ένταση φωτός

- Το φως αποτελεί την κύρια πηγή ενέργειας για τους παραγωγούς οργανισμούς στη βάση της τροφικής αλυσίδας.
- Παραγωγοί οργανισμοί που κατασκευάζουν μόνοι τους οργανικό υλικό ονομάζονται **αυτότροφοι** εν αντιθέσει με τους **ετερότροφους** οργανισμούς που χρησιμοποιούν το ήδη σχηματισμένο από άλλους οργανισμούς, οργανικό υλικό.
- Διάτομα, δινωμαστιγινά, κοκκολιθοφόρα και μερικά κυανοβακτήρια αποτελούν φυτοπλαγκτόν το οποίο εξαρτάται από το φως.
- Βενθονικά φύκη είναι οι κύριοι πρωτογενείς παραγωγοί των παράκτιων περιοχών.
- Η πρωτογενής παραγωγικότητα του πλαγκτού επηρεάζεται κυρίως από την ένταση του φωτός και την παροχή σε τροφικά στοιχεία.
- Η ένταση του φωτός ελαττώνεται εκθετικά με το βάθος με αποτέλεσμα η περισσότερη φωτοσυνθετική δραστηριότητα να σταματάει σε βάθος 150 μ.
- Ο υψηλότερος ρυθμός φωτοσύνθεσης παρατηρείται στα 10-20 μ. κάτω από την επιφάνεια της θάλασσας και όχι στην επιφάνεια της θάλασσας όπου η υψηλή ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας εμποδίζει την φωτοσύνθεση δημιουργώντας φωτο-οξειδωτικές αντιδράσεις.

- Ιδιαίτερα σημαντική στα μεγάλα Τρηματοφόρα με ενδοσυμβιώντες. Η κατανομή των συμβιωτικών μορφών περιορίζεται στην ευφωτική ζώνη, σε σχετικά θερμές, τροπικές περιοχές.
- Το εύρος βάθους που τα ενδοσυμβιωτικά είδη τρηματοφόρων καταλαμβάνουν σχετίζεται άμεσα με το είδος των συμβιωτών και στο είδος της φωτοσύνθεσης που αυτοί κάνουν.



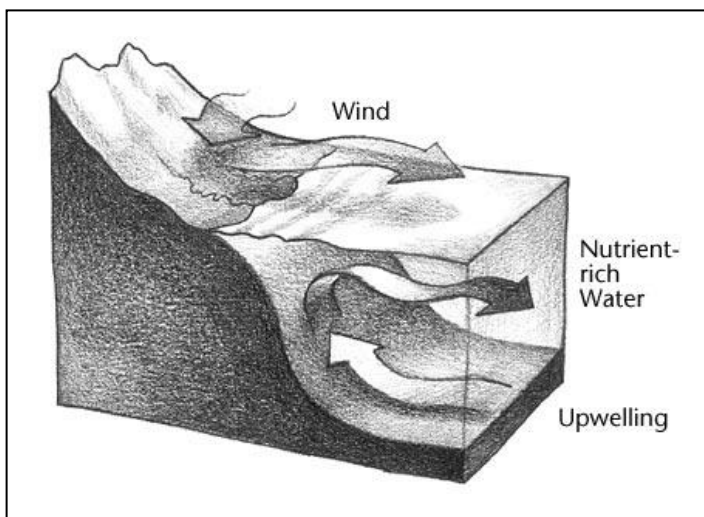
Γενικευμένο σχήμα που απεικονίζει την κατακόρυφη μεταβολή της έντασης του φωτός σε συνδυασμό με την μεταβολή του ρυθμού φωτοσύνθεσης, σε μια καθαρή θαλάσσια υδάτινη στήλη με ομοιογενή κατανομή φυτοπλαγκτού (τροποποιημένο σχήμα, Barnes & Mann, 1991).

- Ορισμένοι τύποι διατόμων είναι πολύ ικανοί στην φωτοσύνθεση σε σχετικά χαμηλά επίπεδα φωτός και αυτό επιτρέπει στο φιλοξενούμενο τρηματοφόρο είδος να καταλαμβάνει μεγάλο φάσμα βάθους (κάτω από την ευφωτική ζώνη στα 130 μ.).
- Τρηματοφόρα είδη που συμβιώνουν με ερυθρά και πράσινα φύκη περιορίζονται σε μικρά βάθη.

Ωκεάνια ρεύματα

- Επιδρούν στην κατανομή του ιζήματος και είτε εμποδίζουν είτε προάγουν την διασπορά των Τρηματοφόρων ανάλογα με τις επικρατούσες τοπικές συνθήκες. Η ευρεία κατανομή πολλών Τρηματοφόρων υποδηλώνει ότι τα ωκεάνια ρεύματα έπαιξαν σημαντικό ρόλο στη διασπορά της ομάδας αυτής.

- Τα ανοδικά ρεύματα (upwelling) είναι μια διεργασία κατά την οποία ψυχρό νερό μεταφέρεται από τα βάθη των ωκεανών. Το ψυχρό αυτό νερό μεταφέρει τροφικά στοιχεία τα οποία τρέφουν τη βάση της τροφικής αλυσίδας: το φυτοπλαγκτόν και το ζωοπλαγκτόν.
- Δύο παράγοντες επηρεάζουν το ποσό της πρωτογενούς παραγωγικότητας των ωκεανών: το φως και τα τροφικά στοιχεία. Το φως μεταβάλλεται εποχιακά, κυρίως στα υψηλά γεωγραφικά πλάτη. Υψηλά επίπεδα τροφικών στοιχείων συνήθως συσχετίζονται με περιοχές ανοδικών ρευμάτων ενώ αντίθετα χαμηλά επίπεδα συσχετίζονται με καθοδικά ρεύματα.
- Οι παράκτιες περιοχές συνήθως χαρακτηρίζονται από υψηλότερη παραγωγικότητα από ότι οι ανοικτοί ωκεανοί. Εκτός από το ηλιακό φως και το διοξείδιο του άνθρακα από την ατμόσφαιρα, τα φυτά απαιτούν για την ανάπτυξή τους ορισμένα τροφικά στοιχεία. Η παροχή των τροφικών αυτών στοιχείων είναι γενικά μεγαλύτερη κοντά στις ακτές.
- Τα βαθιά νερά των ωκεανών είναι εμπλουτισμένα σε τροφικά στοιχεία εξαιτίας της χημικής διεργασίας κατά την οποία το οργανικό υλικό των ωκεανών ανακυκλώνεται. Μετά τον θάνατο των φυτών και των ζώων που ζουν στους ωκεανούς, άνθρακας και άλλα τροφικά συστατικά που υπάρχουν στα κύτταρά τους, βυθίζονται μέσα στα βαθιά νερά των ωκεανών. Πολύ αργά, τα κύτταρα αποσυντίθενται και διαλύονται. Η διεργασία αυτή εμπλουτίζει τα βαθιά νερά με τροφικά στοιχεία.



Σχηματική απεικόνιση του μηχανισμού δημιουργίας των ανοδικών ρευμάτων (upwelling).

Οξυγόνο

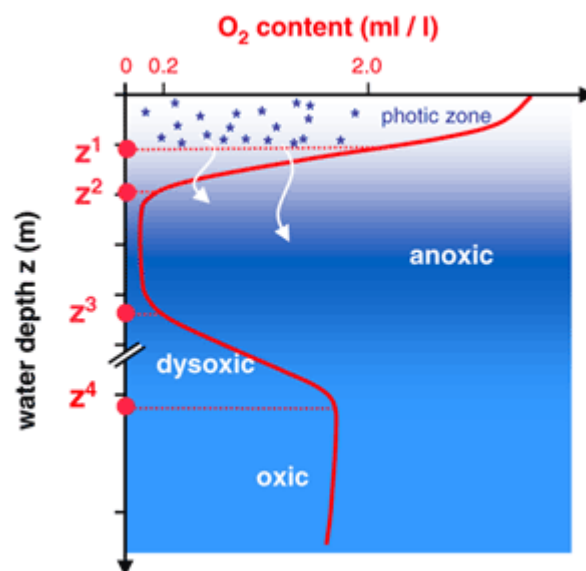
- Τα Τρηματοφόρα είναι κυρίως περιορισμένα σε κανονικής οξυγόνωσης ύδατα, παρόλο που μερικές μορφές επιβιώνουν και σε χαμηλά επίπεδα οξυγόνωσης. Η σύσταση της βενθονικής πανίδας της κατωφέρειας και της εξωτερικής κρηπίδας επηρεάζεται περιοδικά από ανοδικά ρεύματα (upwelling) υδάτων πλούσια σε τροφικά στοιχεία και φτωχά σε οξυγόνο.
- Σε αυτή την περίπτωση υπάρχει αξιοσημείωτη αύξηση των ενδοπανιδικών μορφών.
- Π.χ. η αφθονία και μορφολογία των ειδών του γένους *Bolivina* σχετίζεται με το διαλυμένο οξυγόνο. Είδη που ζουν σε περιβάλλοντα με υψηλά επίπεδα οξυγόνου (κρηπίδα) έχουν μικρά, ογκώδη κελύφη, ενώ είδη σε περιβάλλοντα χαμηλού οξυγόνου (βάθη λεκάνης) έχουν μεγάλα, συμπιεσμένα κελύφη. Η αφθονία των ειδών είναι επίσης μεγαλύτερη σε συγκεντρώσεις χαμηλού οξυγόνου (αυτό συμβαίνει διότι τα συμπιεσμένα κελύφη έχουν μεγάλη αναλογία επιφανείας προς όγκο το οποίο διευκολύνει την ανταλλαγή αερίων).
- Όλοι οι ευκαρυωτικοί οργανισμοί χρειάζονται οξυγόνο για τον μεταβολισμό τους.
- Οι απαιτήσεις σε οξυγόνο γενικά αυξάνουν με το μέγεθος και τη δραστηριότητα ενός οργανισμού.
- Το περιεχόμενο οξυγόνο στο θαλάσσιο νερό κυμαίνεται από 8.5 έως 0 ml/l, αλλά συνήθως έχει τιμές από 6 έως 1ml/l.
- Το οξυγόνο αποτελεί περιοριστικό περιβαλλοντικό παράγοντα όταν οι τιμές τους πέσουν κάτω από 2 ml/l.
- Στα ανώτερα ωκεάνια στρώματα ο ρυθμός με τον οποίον το οξυγόνο προστίθεται στο θαλάσσιο νερό - ύστερα από διάλυση από την ατμόσφαιρα ή με τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης του φυτοπλαγκτόν - εξισορροπείται από τις απώλειες κατά την αναπνοή και τις οξειδωτικές διεργασίες.
- Κάτω από την ευφωτική ζώνη, το οξυγόνο δεν ανανεώνεται με την φωτοσύνθεση αλλά καταναλώνεται από την οργανική αναπνοή και την μικροβιακή διάσπαση του οργανικού υλικού, με αποτέλεσμα την μείωση των επιπέδων σε διαλυμένο οξυγόνο στο νερό.
- Συνεπώς, τα υψηλότερα επίπεδα οξυγόνου παρατηρούνται στο ανώτερο τμήμα του ωκεανού, ενώ κάτω από τα 100 μ. αυτά ελαττώνονται σταδιακά δημιουργώντας τελικά την Ζώνη Ελάχιστου Οξυγόνου (Oxygen Minimum Zone - OMZ), όπου το οξυγόνο φτάνει στις χαμηλότερες τιμές του.

- Κάτω από την OMZ τα επίπεδα οξυγόνου παρουσιάζουν εκ νέου αύξηση εξαιτίας της έντονης κυκλοφορίας οξυγονομένων υδάτων.
- Η ταξινόμηση των επιπέδων οξυγόνου ενός περιβάλλοντος αναφέρεται στο περιεχόμενο διαλυμένο επίπεδο: Οξικό, Δυσοξικό, Υπο-οξικό, Ανοξικό.
- Άλλη ταξινόμηση βασίζεται στις παρούσες βιοφάσεις: Αναερόβιες (<0.1 ml/l O₂), Δυσαιερόβιες (0.1-1.0 ml/l O₂), Αερόβιες (>1.0 ml/l O₂).
- Ανάπτυξη μειωμένων σε οξυγόνο υδάτινων μαζών (OMZ/ABW)

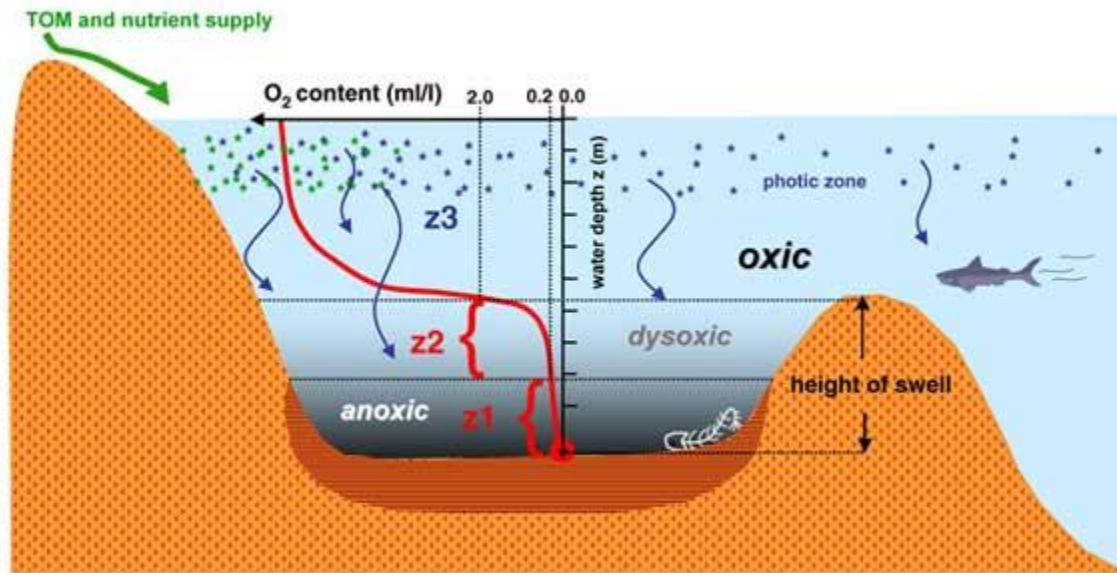
Επειδή η πρωτογενώς παραχθείσα θαλάσσια οργανική ουσία (MOM) κατά τη διάρκεια της εισροής και του ενταφιασμού της είναι πιο ευαίσθητη στην υποβάθμιση και την οξειδωση από την χερσογενή οργανική ουσία (TOM), υπάρχουν δύο πιθανά σενάρια για τη δημιουργία και διατήρηση της MOM. Αυτά τα σενάρια μπορούν να αναπτυχθούν όταν η απαίτηση σε οξυγόνο πλησιάζει την παροχή οξυγόνου. Γενικά, το ποσοστό κατανάλωσης οξυγόνου αυξάνει με την παραγωγικότητα των επιφανειακών υδάτων και μειώνεται με το βάθος ύδατος, ή όταν η ανανέωση των μαζών ύδατος εμποδίζεται.

Το πρώτο σενάριο είναι το σενάριο της ζώνης ελαχίστου οξυγόνου (OMZ). Συνδέεται άμεσα με τον υψηλό ρυθμό παραγωγικότητας, καθώς συνθήκες μειωμένης οξυγόνωσης στην υδάτινη στήλη μπορούν να αναπτυχθούν όταν επικρατεί έντονη αύξηση φυτοπλαγκτού προκληθήσα από ανοδικά ρεύματα η οποία οδηγεί σε υψηλή κατανάλωση οξυγόνου.

Ζώνη ελάχιστου οξυγόνου (OMZ) ως αποτέλεσμα της ενισχυμένης πρωτογενούς παραγωγικότητας λόγω ανοδικών ρευμάτων.



Το δεύτερο σενάριο είναι το ανοξικό σενάριο του πυθμένα της θάλασσας (ABW). Περιγράφει τη μειωμένη περιεκτικότητα σε οξυγόνο στο κατώτατο στρώμα του ύδατος λόγω της αργόστροφης κυκλοφορίας ή της στασιμότητας των μαζών ύδατος. Αυτό το σενάριο μπορεί να αναπτυχθεί ως αποτέλεσμα μιας περιορισμένης λεκάνης με περιορισμένη μαζική ανταλλαγή ύδατος με τον ανοικτό ωκεανό, ως αποτέλεσμα της στρωματοποίησης πυκνότητας ή αλατότητας, ή ως αποτέλεσμα της υψηλής εισροής χερσογενούς οργανικής ουσίας που εισάγεται. Αυτό το σενάριο είναι ανεξάρτητο από τις τιμές της πρωτογενούς



παραγωγικότητας.

▪ Βιοφάσεις συσχετιζόμενες με το περιεχόμενο σε O₂

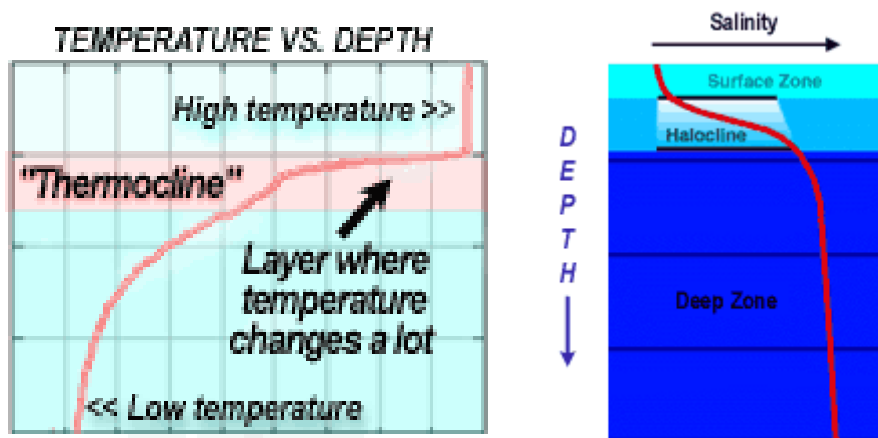
- **Αναερόβια:** Καλά στρωματοποιημένες αποθέσεις όπου απουσιάζουν επιτόπια μάκρο- και μικροαπολιθώματα και μικροβιοαναδεύσεις. Περιέχουν καλά διατηρημένα υπολείμματα νηκτικών σπονδυλωτών, πλαγκτονικών και επιπελαγικών ή με άλλο τρόπο μεταφερμένων ασπόνδυλων.
- **Περίπου Αναερόβια:** Στρωματοποιημένες αποθέσεις με μικροβενθονικά απολιθώματα, απουσία μακροβένθους. Συχνή παρουσία μεταφερμένων σπονδυλωτών και ασπόνδυλων οργανισμών. Αμυδρή παρουσία μικροβιοανάδευσης.
- **Εξαερόβια:** Στρωματοποιημένες αποθέσεις με επιτόπιους επιβενθονικούς μακρο-ασπόνδυλους οργανισμούς (δίθυρα, μαλάκια, βραχιονόποδα).

- **Δυσσερόβια:** Βιοαναδευμένες αποθέσεις με χαμηλής ποικιλότητας συγκεντρώσεις μικρών μακροβενθονικών απολιθωμάτων ή με καθόλου απολιθώματα. Ποικιλότητα, μέγεθος και βάθος διείσδυσης των βιογενών οπών ελαττώνονται συστηματικά με την ελάττωση του περιεχομένου οξυγόνου.
- **Αερόβια:** Βιοαναδευμένες αποθέσεις με ποικίλες συγκεντρώσεις σχετικά μεγάλων μακροβενθονικών οργανισμών. Ποικίλα ιχνοαπολιθώματα ως αποτέλεσμα της περιβαλλοντικής ενέργειας, της συνοχής του υποστρώματος, αλμυρότητας κλπ.

Αλμυρότητα

Η αλμυρότητα είναι ένα μέτρο των διαλυμένων αλάτων στο θαλάσσιο νερό. Υπολογίζεται ως το ποσό άλατος (σε γραμμάρια) που διαλύεται σε 1.000 γραμμάρια νερού της θάλασσας. Σε μεγάλο μέρος των ωκεανών, υπάρχει μια χαρακτηριστική διαφορά μεταξύ της αλμυρότητας της επιφανειακής ζώνης και της βαθιάς ζώνης. Αν και η αλατότητα αυξάνεται γενικά με το βάθος υπάρχει ένα ευδιάκριτο στρώμα όπου ο ρυθμός αύξησης είναι πολύ μεγάλος. Το στρώμα αυτό ονομάζεται Halocline (αλοκλινές).

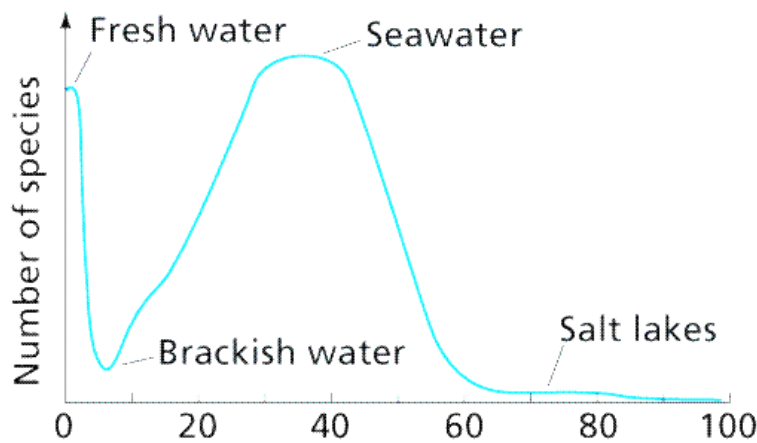
Τα περισσότερα ωκεάνια ύδατα έχουν σχετικά ομοιόμορφα επίπεδα αλμυρότητας στα οποία η πλειονότητα των θαλασσίων οργανισμών είναι καλά προσαρμοσμένη.



Γενικά η αλμυρότητα γίνεται σημαντικός περιοριστικός παράγοντας στα περιθωριακά θαλάσσια περιβάλλοντα, υφάλμυρα ή υπερύαλα.

Οι περισσότεροι ωκεανοί και θάλασσες έχουν αλμυρότητα 30-40‰. Η πανιδική ποικιλότητα είναι γενικά υψηλή μέσα σε αυτό το εύρος και ελαττώνεται σε υψηλότερες και χαμηλότερες αλμυρότητες. Οι πανίδες που αντέχουν σε υφάλμυρα νερά (από 30-0,5‰) συνίσταται κυρίως από ευρύαλα θαλάσσια είδη.

- Τα βενθονικά τρηματοφόρα εμφανίζονται σε ευρύ φάσμα αλμυροτήτων, από γλυκά ύδατα (σπάνια) έως υπερύαλες συνθήκες πάνω από 50‰. Τα περισσότερα πλαγκτονικά είδη περιορίζονται σε θαλάσσιες αλμυρότητες 30-40‰.
- Η ποικιλότητα ελαττώνεται με την ελάττωση της αλμυρότητας, έτσι λιμναία περιβάλλοντα δεν παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλία ειδών.
- Πειράματα στο υαλώδες ενδοπανιδικό γένος *Ammonia* έδειξε ότι τα κελύφη μειώνονται σε μέγεθος και το τοίχωμα τους γίνεται λεπτότερο με την μείωση της αλμυρότητας. Όσο χαμηλότερη είναι η αλμυρότητα τόσο μειωμένη είναι η απέκκριση του ανθρακικού ασβεστίου.
- Αλμυρότητα τυπικού ωκεανού: 35-45‰. Σε βαθιά θαλάσσια περιβάλλοντα: αλμυρότητα σταθερή. Υφάλμυρα περιβάλλοντα: 18-40‰. Κανονικά θαλάσσια περιβάλλοντα 30-40‰. Υπεράλμυρες συγκεντρώσεις: 40-75‰. Η αλμυρότητα ποικίλει με την μεταβολή της θερμοκρασίας, Διακόσμηση, πάχος τοιχώματος, μέγεθος κελύφους.



Ταξινόμηση των επιπέδων αλμυρότητας και γενικευμένη σχέση της ποικιλότητας των ειδών σε σχέση με την αλμυρότητα.

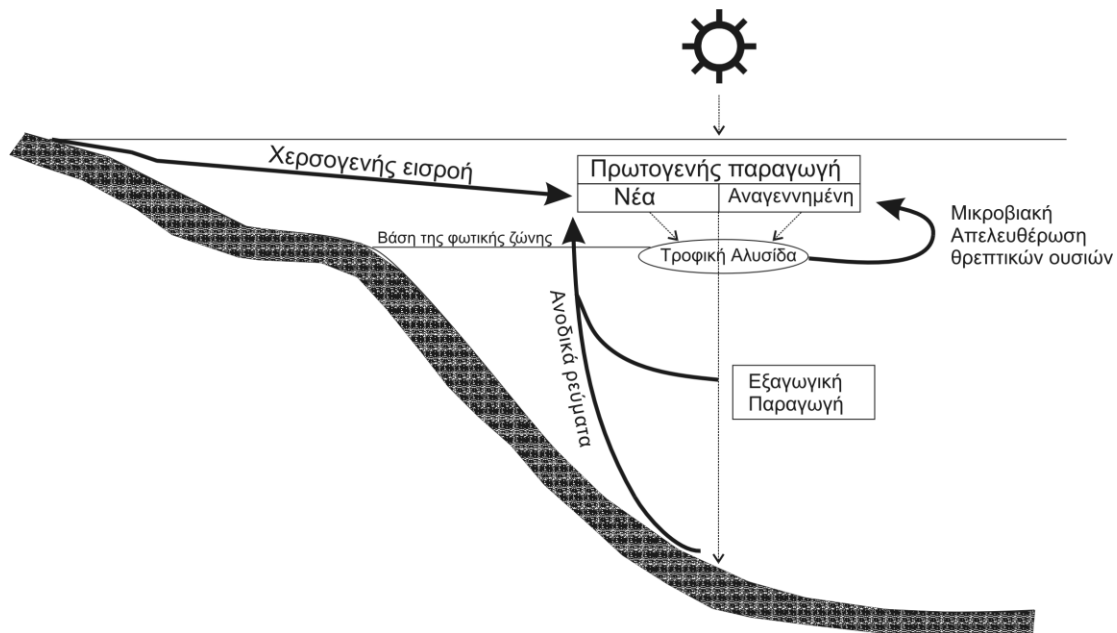
Διαθεσιμότητα Τροφής

- Ανόργανες και οργανικές ύλες ουσιαστικές για την ανάπτυξη των φυτών. Μαζί με το φως ελέγχουν την παραγωγικότητα.
- Σημαντικότερα τροφικά στοιχεία: άζωτο, φωσφόρος, σίδηρο, πυρίτιο. Το N σημαντικό για την σύνθεση αμινοξέων, πρωτεϊνών και νουκλεϊνικών οξέων: σημαντικά για την ανάπτυξη των οργανισμών.
- Φωσφόρος: σημαντικός για τον μεταβολισμό.
- Παρόλο που το N το πιο άφθονο αέριο στην ατμόσφαιρα και βρίσκεται και διαλυμένο στο θαλάσσιο νερό, δεν είναι διαθέσιμο για οργανικό μεταβολισμό παρά μόνον στη μορφή οξειδίων. Μερικά βακτήρια συνθέτουν αμμωνία η οποία μετατρέπεται σε νιτρικά οξείδια μέσα στην τροφική αλυσίδα.
- N παρέχεται στον ωκεανό από την ατμόσφαιρα και τους ποταμούς. Αντίθετα ο φωσφόρος προέρχεται από την ηπειρωτική διάβρωση.
- Η περισσότερη οργανική παραγωγή λαμβάνει χώρα στα επιφανειακά ύδατα των ωκεανών διότι είναι απαραίτητο το φως για φωτοσύνθεση. Αλλά είναι η διαθεσιμότητα σε N και φωσφόρο που καθορίζει την γεωγραφική και χρονική ποικιλότητα της παραγωγικότητας. Ο χάρτης ωκεάνιας παραγωγικότητας δείχνει ότι υψηλά επίπεδα βρίσκονται στις ηπειρωτικές κρηπίδες όπου τα ηπειρωτικώς προερχόμενα τροφικά στοιχεία είναι πολλά και επίσης σε ωκεάνιες περιοχές όπου υπάρχουν ανοδικά ρεύματα τα οποία μεταφέρουν τροφικά στοιχεία από τα βαθύτερα τμήματα των ωκεανών.
- Αναγνώριση περιοχών με ανοδικά ρεύματα (upwelling):
- Ψυχρά ανοδικά ρεύματα: παράκτια βιογεωγραφική κατανομή της *Globigerina bulloides*.
- Πιο ολιγοτροφικές συνθήκες: *Gl. ruber*.
- Βιογενείς πυριτικές αποθέσεις από διάτομα και ακτινόζωα.
- Φωσφορικές αποθέσεις: υψηλά τροφικά επίπεδα, υψηλή παραγωγικότητα.
- Σκουρόχρωμες πλούσιες σε ανθρακικό υλικό άργιλοι:
- ανοδικά ρεύματα πλούσια σε τροφικά στοιχεία ή
- ύδατα του πυθμένα με ανοξικές συνθήκες και με μέτρια παραγωγικότητα.
- Ριζική αλλαγή στην ανακύκλωση τροφής σε συνδυασμό με κλιματικές μεταβολές αποτελεί ένα από τα κύρια αίτια των μεγάλων εξαφανίσεων στο τέλος του Ορδοβίσιου, στο Μέσο-

Ανώτερο Ηώκαινο και στο Μειόκαινο: Ψύχρανση στα υψηλά γεωγραφικά πλάτη δημιουργεί *urwelling* και μετατροπή των ολιγοτροφικών σε ευτροφικά οικοσυστήματα με ελάττωση της ποικιλότητας.

- Θρεπτικές ουσίες είναι οι ανόργανες και οργανικές ουσίες που είναι απαραίτητες για την ανάπτυξη των φυτών. Μαζί με το φως ασκούν πλήρη έλεγχο στην παραγωγικότητα.
- Η περισσότερη οργανική παραγωγή λαμβάνει χώρα στα επιφανειακά στρώματα των ωκεανών όπου υπάρχει φως απαραίτητο για την φωτοσύνθεση. Η παροχή αζώτου και φωσφόρου καθορίζει την γεωγραφική και χρονική κατανομή της παραγωγικότητας.
- Υψηλά επίπεδα ωκεάνιας παραγωγικότητας εντοπίζονται στις ηπειρωτικές κρηπίδες - όπου τα θρεπτικά επίπεδα ηπειρωτικής προέλευσης είναι υψηλά - και σε περιοχές των ωκεανών όπου υπάρχουν ανοδικά ρεύματα (*urwelling*) που μεταφέρουν θρεπτικά συστατικά από πιο βαθιές περιοχές.
- Στα τμήματα του ωκεανού όπου η παροχή θρεπτικών στοιχείων είναι σταθερή αλλά σχετικά χαμηλή, η **πρωτογενής παραγωγή** (δέσμευση του άνθρακα από τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς) δημιουργεί **νέα παραγωγή** με τη μορφή του φυτοπλαγκτού.
- Το οργανικό υλικό ανακυκλώνεται ικανοποιητικά διαμέσου της τροφικής αλυσίδας και θρεπτικά συστατικά απελευθερώνονται για περαιτέρω ανάπτυξη (**αναγεννημένη παραγωγή**). Συνεπώς υπάρχει μικρή πώση οργανικού υλικού από την ευφωτική ζώνη (**εξαγωγική παραγωγή**).
- Σε περιπτώσεις όπου υπάρχουν ρεύματα θολερότητας ή πιο συχνά ανοδικά ρεύματα - *urwelling*, η παροχή θρεπτικών ουσιών είναι υψηλή και συσχετίζεται με νέα παραγωγή. Σαν αποτέλεσμα, μεγάλα ποσά οργανικού υλικού εξάγονται σε μεγάλα βάθη. Το οργανικό αυτό υλικό βυθίζεται με τη μορφή του Διαλυμένου Οργανικού Υλικού (*Dissolved Organic Matter - DOM*), ή σαν κοκκώδες οργανικό υλικό (*Particulate Organic Matter - POM*) το οποίο υφίσταται ιζηματογένεση και δημιουργεί πλούσιες σε οργανικό υλικό ιλύες.
- Ωκεανοί, θαλάσσιες λεκάνες και λίμνες με χαμηλά επίπεδα παροχής θρεπτικών συστατικών αναφέρονται σαν **ολιγοτροφικά** συστήματα. Σταθερά, φτωχά σε θρεπτικά συστατικά συστήματα δημιουργούν οικοσυστήματα με μεγάλο αριθμό ειδών (υψηλή ποικιλότητα) αλλά μικρό αριθμό ατόμων.

- Συστήματα όπου υπάρχει πλούσια παροχή σε θρεπτικά συστατικά, αναφέρονται σαν **ευτροφικά** και χαρακτηρίζονται από υψηλή παραγωγικότητα, αφθονία ατόμων και σχετικά μικρό αριθμό ειδών.
- Υψηλά επίπεδα θρεπτικών ουσιών μπορεί να σχετίζονται με δυνατά ανοδικά ρεύματα (upwelling) που δημιουργούνται σε πλούσια σε τροφικά στοιχεία ύδατα, ή με υψηλή εισροή θρεπτικών ουσιών από τη χέρσο.
- Η αύξηση της παροχής τροφικών στοιχείων γενικά συνδέεται με κλιματικές μεταβολές, με αλλαγή στο καθεστώς κυκλοφορίας των υδάτων των ωκεανών ή με μεταβολές της θαλάσσιας στάθμης.
- Οι κλιματικές μεταβολές επηρεάζουν την παροχή τροφής καθορίζοντας κάθε φορά το θερμικό καθεστώς στους ωκεανούς: σταθερά, θερμά κλίματα δημιουργούν ολιγοτροφικούς ωκεανούς ενώ κατά τις παγετώδεις περιόδους επικρατούν οι ευτροφικοί ωκεανοί. Οι κλιματικές μεταβολές επηρεάζουν επίσης και το ποσό των γλυκών υδάτων που εισέρχεται στους ωκεανούς από την χέρσο.
- Βιολογικές ενδείξεις υψηλής παραγωγικότητας σε περιοχές με ανοδικά ρεύματα αποτελούν η αφθονία ορισμένων ειδών Τρηματοφόρων, τα πλαγκτονικά γαστερόποδα, συγκεκριμένοι τύποι δινωμαστιγωτών, τα πυριτικά διάτομα και τα ραδιολάρια.
- Τροφικά συστατικά: διαλυμένα διττανθρακικά, φωσφορικά και νιτρικά. Φτωχές σε οξυγόνο λεκάνες, αυξημένα ποσά οργανικού υλικού π.χ. *Globocassidulina*, *Uvigerina peregrina*, *Cassidulina*. Δελταϊκά συστήματα και γόνιμα νερά: υψηλό ποσοστό τροφής: *Bolivina*, *Uvigerina*, *Cassidulina*, *Epistominella*, *Florilus*, *Fursenkoina*, *Nonionella*.
- Η βενθονική βιομάζα ακολουθεί την παγκόσμια κατανομή του οργανικού άνθρακα στα ιζήματα η οποία είναι υψηλότερη στην ηπειρωτική κρηπίδα και ελαττώνεται απότομα σε μεγάλα βάθη.
- Η αφθονία των πλαγκτονικών και βενθονικών Τρηματοφόρων εξαρτάται άμεσα από την παροχή σε τροφικά στοιχεία.
- Η κύρια πηγή τροφής των βενθονικών οργανισμών αποτελείται από οργανικό υλικό που καταπέφτει από την υδάτινη στήλη.
- Τα γένη *Bulimina*, *Globobulimina*, *Bolivina*, *Uvigerina*, *Fursenkoina* είναι ενδοπανιδικά και δεν σχετίζονται άμεσα με την παροχή οργανικού υλικού και τροφικών στοιχείων από την υδάτινη στήλη. Αντίθετα, είναι ιζηματοφάγοι οργανισμοί.

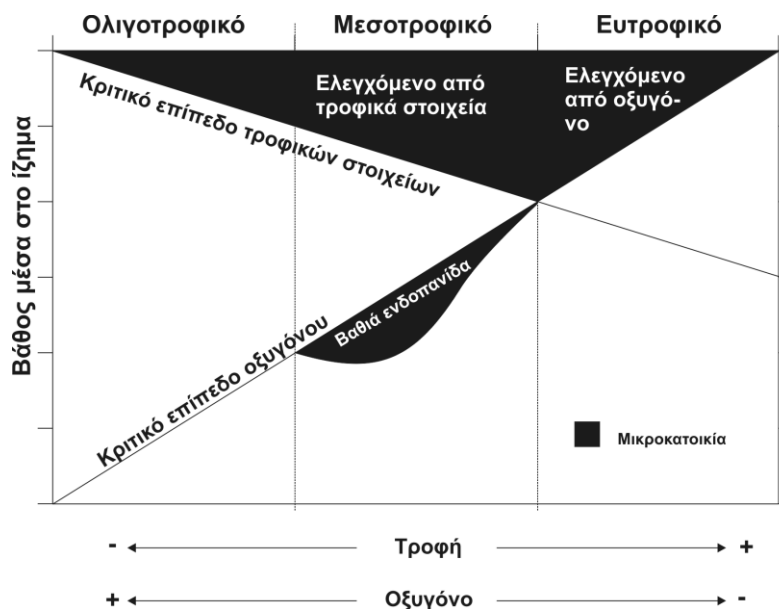


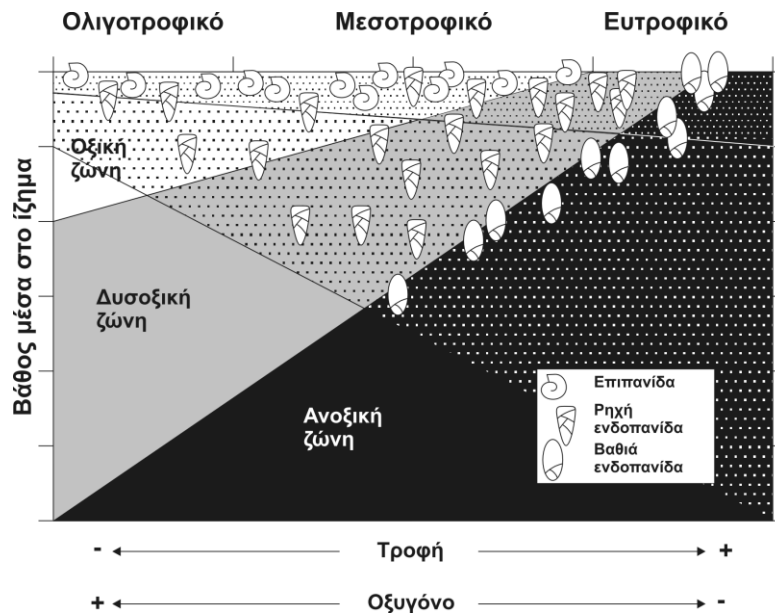
Ο κύκλος αναπαραγωγής τροφικών στοιχείων και οργανικού υλικού μέσα στον ωκεανό.

- Η παροχή τροφής αποτελεί περιοριστικό παράγοντα στην κατακόρυφη κατανομή των Τρηματοφόρων στην κατώτερη κατωφέρεια και στα περιβάλλοντα αβυσσικής πεδιάδας.
- Η παροχή τροφικών στοιχείων (οργανικό υλικό) και το ποσοστό σε οξυγόνο αποτελούν τους πιο σημαντικούς παραμέτρους για τα Τρηματοφόρα.
- Όσο υψηλότερη είναι η παροχή οργανικού υλικού, τόσο χαμηλότερο είναι το περιεχόμενο οξυγόνο στο νερό.
- **TROX-model: Trophic conditions and Oxygen concentrations**
 - Το βάθος μέσα στο ίζημα όπου οι οργανισμοί μπορούν να ζήσουν καθορίζεται από την περιεκτικότητα σε οξυγόνο.
 - Όταν υπάρχει οξυγόνο, η κατακόρυφη κατανομή των οργανισμών καθορίζεται από την παροχή τροφής.

- Το βάθος της μικροκατοικίας καθορίζεται από την ύπαρξη ενός κρίσιμου τροφικού επιπέδου στα ολιγοτροφικά περιβάλλοντα, ενώ περιορίζεται από ένα κρίσιμο επίπεδο οξυγόνου στις ευτροφικές περιοχές.
- Σε πολύ ολιγοτροφικές περιοχές απουσιάζουν τα ενδοπανιδικά είδη.
- Σε πιο ευτροφικές περιοχές η θέση της μικροκατοικίας βαθαίνει.
- Σε τελείως ευτροφικά περιβάλλοντα όπου υπάρχει περίσσεια τροφής, το βάθος διείσδυσης της ενδοπανίδας καθορίζεται από το περιεχόμενο οξυγόνο.
- Από ολιγοτροφικά σε πιο ευτροφικά περιβάλλοντα, το βάθος της μικροκατοικίας μεγαλώνει και το μέγεθος της οικολογικής φωλεάς αυξάνει: αύξηση του ποσοστού της ενδοπανίδας.
- Στα τελείως ευτροφικά περιβάλλοντα, που ελέγχονται από το οξυγόνο, το βάθος της μικροκατοικίας μικραίνει και η ενδοπανιδική οικολογική φωλεά μειώνεται.

Μοντέλο που επεξηγεί το βάθος ζωής μέσα στο ίζημα των βενθονικών τρηματοφόρων (μαύρη περιοχή) σε σχέση με τη παροχή σε τροφικά στοιχεία και τη συγκέντρωση σε οξυγόνο.





Κατανομή της επιφανίδας, της ρηχής ενδοπανίδας και της βαθιάς ενδοπανίδας των βενθονικών τρηματοφόρων στα θαλάσσια ιζήματα, σε σχέση με τη συγκέντρωση οξυγόνου στον νερό των πόρων του ιζήματος και τη παροχή ευμετάβλητου οργανικού υλικού (πυκνές κουκίδες) καθώς και αργά διασπώμενου οργανικού υλικού (αραιές κουκίδες).

Σύσταση υποστρώματος

- Το μέγεθος του κόκκου του ιζήματος είναι η πιο εύκολη προσδιοριζόμενη φυσική παράμετρος που οι παλαιοντολόγοι μπορούν να συσχετίσουν με την κατανομή της πανίδας. Παρόλα αυτά ο ρόλος του υποστρώματος ως περιοριστικός παράγοντας είναι αρκετά πιο πολύπλοκος. Η επιλογή του υποστρώματος γίνεται με βάση μια μεγάλη ποικιλία κριτηρίων. Μερικά κριτήρια είναι το μέγεθος του κόκκου του ιζήματος, τα θαλάσσια ρεύματα, τα ρεύματα θολερότητας, το οργανικό κάλυμα των κόκκων, την ανωμαλία της επιφανείας του υποστρώματος, διείσδυση φωτός, χημισμός υδάτων.
- Η βιοανάδευση του ιζήματος επηρεάζει επίσης την κατανομή της πανίδας.
- Παλαιοοικολογία: Σημαντικές πληροφορίες σχετικά με την φύση του υποστρώματος υποδεικνύουν τα διάφορα είδη ιχνοαπολιθωμάτων. Τα ιχνοαπολιθώματα απεικονίζουν τις δραστηριότητες των ζώων οι οποίες με την σειρά τους αντιπροσωπεύουν τη φύση του ιζήματος μέσα στο οποίο ζουν. Η διατήρηση των ιχνών γίνεται πιο ευδιάκριτη καθώς το ιζήμα γίνεται πιο σκληρό, έτσι ιχνοαπολιθώματα σε χαλαρό ιζήμα συμπιέζονται εύκολα και

τα όρια είναι ασαφή ενώ αντίθετα ιχνοαπολιθώματα σε συμπαγή ιζήματα δεν συμπιέζονται και έχουν σαφή περιγράμματα.

- Η μορφολογία των επιπανιδικών και ενδοπανιδικών οργανισμών απεικονίζει τη φύση του υποστρώματος που αυτοί ζουν.
- Η κινητικότητα του ιζήματος και η θολερότητα των υδάτων αποτελούν σημαντικούς περιοριστικούς παράγοντες σε μερικά παράκτια περιβάλλοντα. Οι επιπανιδικοί οργανισμοί κυρίως επηρεάζονται σημαντικά από την κινητικότητα των υποστρωμάτων αλλά τα περισσότερα ζώα έχουν δυσκολίες στο να επιζήσουν σε πολύ ευκίνητη άμμο. Μερικά ενδοπανιδικά ζώα έχουν προσαρμοστεί στην αστάθεια του ιζήματος δημιουργώντας γρήγορα βαθιές οπές. Τα ζώα μπορούν να κάνουν οπές προς τα κάτω εάν βρίσκονται σε κίνδυνο εξαιτίας της διάβρωσης του ιζήματος ή μπορεί να κάνουν οπές προς τα πάνω εάν κινδυνεύουν από ενταφιασμό εξαιτίας γρήγορης ιζηματογένεσης.
- Λίγοι οργανισμοί επιβιώνουν σε πολύ ευκίνητα υποστρώματα και μόνο ελάχιστοι επιπανιδικοί οργανισμοί επιβιώνουν σε συνθήκες υψηλής ενέργειας στην ακτή ή στο ανώτερο τμήμα του μετώπου της ακτής.

Βάθος

Η επίδραση του βάθους του ύδατος σε έναν οργανισμό φαίνεται μέσω της αύξησης της υδροστατικής πίεσεως. Αυτή μπορεί να έχει φυσικές και χημικές επιπτώσεις. Το νερό δεν υφίσταται σημαντικές μετατροπές με την αύξηση της πίεσεως, ούτε οι μαλακοί ιστοί και τα κελύφη των οργανισμών. Τα αέρια από την άλλη πλευρά υφίσταται σημαντικές μεταβολές με την αύξηση της πίεσης που οφείλεται στην αύξηση του βάθους του ύδατος.

Κατά δεύτερον το βάθος επηρεάζει την διαλυτότητα του ανθρακικού ασβεστίου.

- Τα βενθονικά τρηματοφόρα παρουσιάζουν μια ζώνωση βάθους. Με την αύξηση του βάθους η μια συγκέντρωση αντικαθίσταται από την άλλη. Αυτή η ζώνωση διαφέρει από περιοχή σε περιοχή όσον αφορά τα ανώτερα και κατώτερα όρια επικράτησης ορισμένων ειδών. Το γεγονός ότι οι τοπικές ζωνώσεις διαφέρουν μεταξύ τους φανερώνει ότι αυτές πρέπει να εξαρτώνται από πολλές άλλες παραμέτρους εκτός από την απλή αύξηση της υδροστατικής πίεσης.
- Είναι αδύνατη η αναπαράσταση των βαθυμετρικών ζωνώσεων από όλα τα μέρη του κόσμου. Ο λόγος είναι ότι η βαθυμετρική κατανομή ενός είδους εξαρτάται σε μεγάλο

βαθμό από το τοπικό καθεστώς και τις συγκεκριμένες φυσικοχημικές συνθήκες μιας συγκεκριμένης περιοχής. Παρόλα αυτά δύο όρια εμφανίζονται σχεδόν σε κάθε ζώνωση:

- Ενα σημαντικό «σπάσιμο» εμφανίζεται στα 50-80 μ. Η ζώνη πάνω από αυτό το όριο (νηριτική και υπονηριτική/ζώνη θολερότητας) κατοικείται από πολύ ανεκτικά είδη. Η ζώνη αυτή χαρακτηρίζεται από μεταβολές στα ρεύματα θολερότητας, στην μεταφορά ιζήματος, στη δράση των κυμάτων και των άλλων θαλασσίων ρευμάτων, στην αλμυρότητα και την θερμοκρασία. Σε πολλές περιοχές στο βάθος των 50-80 μ. συμπίπτει το κατώτερο όριο της ευφωτικής ζώνης. Με την αύξηση του βάθους ο ρυθμός μεταβολής των παραπάνω παραμέτρων ελαττώνεται με αποτέλεσμα την αύξηση του αριθμού των ειδών.
- Ενα άλλο σημαντικό «σπάσιμο» εμφανίζεται στα 750-1000 μ. Αυτό το σπάσιμο συμπίπτει με το τέλος των κατάλληλων συνθηκών (σταθερό περιβάλλον, αφθονία τροφής) της κρηπίδας και της ανώτερης βαθύαλης ζώνης. Η κατώτερη βαθύαλη ζώνη χαρακτηρίζεται από πολύ μικρές μεταβολές στο περιβάλλον και από χαμηλό ποσό διαθέσιμης τροφής. Μόνον είδη προσαρμοσμένα σε τέτοια περιβάλλοντα μπορούν να αντέξουν τέτοιου είδους περιορισμούς.

7.6.2. ΒΙΟΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Θέση στην τροφική αλυσίδα.

- Τα Τρηματοφόρα παίζουν σημαντικό ρόλο στα κατώτερα τροφικά επίπεδα της θαλάσσιας τροφικής αλυσίδας, με μικροφυτοφάγους, σαρκοφάγους, πτωματοφάγους και ιζηματοφάγους αντιπροσώπους.

Πορώδες κελύφους

- Ο αριθμός και το μέγεθος των πόρων στο τοίχωμα του κελύφους των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων ποικίλει ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος. Το πορώδες του κελύφους του είδους *Orbulina universa* αυξάνει προς τις τροπικές περιοχές του Ινδικού ωκεανού. Οι παράγοντες που ελέγχουν την μεταβολή του πορώδους είναι άγνωστοι. Πιο πιθανοί η πυκνότητα του νερού, η θερμοκρασία και το φως. Εφαρμογή στην αναπαράσταση των παλαιών γεωγραφικών πλατών.

7.7. Η επίδραση των περιοριστικών παραγόντων στα διάφορα περιβάλλοντα

Πολυάριθμες μελέτες που αφορούν στην οικολογία των βενθονικών Τρηματοφόρων κατέδειξαν ένα ευρύ φάσμα περιβαλλοντικών παραγόντων που επηρεάζουν την κατανομή των ειδών. Ειδικότερα στα μικρά βάθη, ο αριθμός των παραμέτρων που παίρνουν μέρος είναι αρκετά μεγάλος κι επιπλέον ποικίλει σε συνάρτηση με τον χώρο και τον χρόνο. Συνεπώς οι ρηχής θάλασσας περιοχές γενικά χαρακτηρίζονται από ένα σύνθετο μωσαϊκό βιοφάσεων.

Καθώς η ποικιλία των φυσικο-χημικών παραμέτρων βαθμιαία ελαττώνεται με την αύξηση του βάθους, τα βαθυτέρων υδάτων περιβάλλοντα έχουν την τάση να είναι πιο ομοιογενή. Παράμετροι όπως η αλμυρότητα, η υδροδυναμική ενέργεια και η διείσδυση του φωτός, οι οποίες είναι πολύ σημαντικές στις αβαθείς περιοχές, απότομα χάνουν την σημασία τους προς τα βαθύτερα ύδατα. Τα περιβάλλοντα βαθέων υδάτων, τα οποία μπορεί να περιλαμβάνουν μεγάλα τμήματα της ηπειρωτικής κρηπίδας, είναι γενικά περισσότερο ομοιογενή στην οριζόντια παρά στην κατακόρυφη διεύθυνση. Αυτός είναι προφανώς και ο κύριος λόγος που πολλά είδη παρουσιάζουν μια καλά καθορισμένη βαθυμετρική κατανομή σε ευρείες περιοχές.

Η σχέση μεταξύ της κατανομής των ειδών και της βαθυμετρίας αποτελεί από παλιά, θέμα μελέτης της οικολογίας των βενθονικών τρηματοφόρων. Η αρχική μεγάλη έμφαση που δόθηκε στην κατανομή κατά βάθος είναι ευκόλως κατανοητή, αφού το βάθος αποτελούσε τη μόνη παράμετρο που μπορούσε να υπολογιστεί. Ο λόγος που πολλές επακόλουθες εργασίες επικεντρώθηκαν στη βαθυμετρία είναι ότι η ζώνωση βάθους αποτελεί ένα σπουδαίο εργαλείο για την εκτίμηση του παλαιοβάθους, παρόλο που από την αρχή σχεδόν έγινε αντιληπτό ότι αυτή ήταν περιορισμένης γεωγραφικής σημασίας. Μεμονωμένα, το βάθος δεν θεωρείται περιοριστικός παράγοντας και είναι ίσως μοναδικής σπουδαιότητας αφού άλλοι παράγοντες είναι σε έναν βαθμό εξαρτημένοι από αυτόν. Η μόνη μεταβλητή που εξαρτάται άμεσα από το βάθος είναι η υδροστατική πίεση. Η πίεση επηρεάζει άμεσα τον μεταβολισμό των οργανισμών.

Πάντως σε περιβαλλοντικές μελέτες το ενδιαφέρον μετατοπίζεται από το βάθος στις υδάτινες μάζες (δηλ. τα σχετικά ομογενή υδάτινα σώματα τα οποία μπορούν να περιγραφούν με τη βοήθεια της θερμοκρασίας και της αλμυρότητας).

Παρόλο που η σχέση πανίδας/υδάτινης μάζας φαίνεται να είναι σταθερή για μεγάλες περιοχές, διαφορετικά είδη ή συνδυασμός ειδών μπορεί να χαρακτηρίζουν μια περιορισμένη υδάτινη μάζα του θαλάσσιου χώρου. Η σχέση πανίδας/υδάτινης μάζας διαφέρει από την μία

θάλασσα στην άλλη εξαιτίας της μεταβολής των μη-συντηρητικών ιδιοτήτων των υδάτων, κυρίως του περιεχόμενου οξυγόνου και της ανθρακικής συγκέντρωσής.

Παράμετροι που σχετίζονται με το υπόβαθρο γενικά, καθώς και το περιεχόμενο σε οργανικό άνθρακα των ιζημάτων επηρεάζει κατά πολύ την κατανομή των βενθονικών τρηματοφόρων.

Συμπερασματικά, η ιδέα της υδάτινης μάζας υπαινίσσεται ότι το μοναδικό περιβάλλον για τα βενθονικά Τρηματοφόρα το οποίο υποτίθεται πως είναι μια υδάτινη μάζα, καθορίζεται από τον συνδυασμό της θερμοκρασίας και της αλμυρότητας παρά από κάθε μία παράμετρο χωριστά. Οι μεταβολές στην αλμυρότητα επηρεάζουν την κατανομή των βενθονικών τρηματοφόρων κυρίως στα παράκτια περιβάλλοντα.

Σε βαθύτερα περιβάλλοντα δύο άλλες μεταβλητές θεωρούνται πως ελέγχουν την κατανομή των βενθονικών τρηματοφόρων: οι συγκεντρώσεις σε οξυγόνο και ανθρακικό υλικό.

Φως και τροφικά στοιχεία είναι σημαντικά στην πρωτογενή παραγωγικότητα στα επιφανειακά θαλάσσια ύδατα. Τα τροφικά στοιχεία είναι γενικά πιο άφθονα στις ρηχές θαλάσσιες περιοχές και στις περιοχές με ανοδικά ρεύματα αλλά γενικά η τροφή αφθονεί στα νηριτικά οικοσυστήματα και μετατρέπεται σε περιοριστικό παράγοντα για την παραγωγή βιομάζας στα βαθιά θαλάσσια ύδατα. Παρόλα αυτά, οι μεταβολές με τον χρόνο στο ποσοστό των τροφικών στοιχείων που φθάνουν στην επιφάνεια παίζουν σημαντικό ρόλο στον προσδιορισμό της φύσεως των οικοσυστημάτων πχ εάν αυτά είναι ευτροφικά ή ολιγοτροφικά συστήματα.

Στα βαθιά ύδατα, το φως, η τροφή και κατά τόπους το O είναι περιοριστικοί παράγοντες. Η πρωτογενής παραγωγικότητα περιορίζεται στην ευφωτική ζώνη, συνεπώς παραγωγικοί οργανισμοί δεν υπάρχουν στα βαθιά περιβάλλοντα. Το περισσότερο οργανικό υλικό που δημιουργείται στην ευφωτική ζώνη καταναλώνεται στην υδάτινη στήλη έτσι η διαθεσιμότητα τροφής σε μεγάλα βάθη είναι περιορισμένη. Τα επίπεδα O είναι γενικά χαμηλά στην ΟΜΖ. Πολύ χαμηλά επίπεδα O σχετίζονται και με τμήματα των ωκεάνιων λεκανών όπου υπάρχει στασιμότητα των υδάτων. Στα μεσαία βάθη, οι θαλάσσιες συνθήκες και το περιβάλλον δεν είναι έντονα στρεσαρισμένο. Οι μεταβολές της αλμυρότητας είναι μικρές, τα ρεύματα θολερότητας είναι μικρής έντασης, εκτός κατά τη διάρκεια θυέλων, το υπόστρωμα είναι σχετικά ομοιόμορφο και οι μεταβολές της θερμοκρασίας δεν είναι υπερβολικές. Τα τροφικά επίπεδα αφθονούν για μια άφθονη και ποικίλη πανίδα και η επαφή ιζήματος-νερού είναι καλά οξυγονωμένη εκτός από έντονα επικλυσιγενή επεισόδια.

7.8. Τρόπος Ζωής των βενθονικών Τρηματοφόρων

- *Μικροκατοικία* (microhabitat): ένα συγκεκριμένο μικροπεριβάλλον – ένας συγκεκριμένος χώρος πάνω ή μέσα στο ίζημα.
- *Θέση ζωής* (life position): η θέση του οργανισμού σε σχέση με το υπόβαθρο.
- *Τρόπος διατροφής* (feeding strategy): ο τρόπος με τον οποίον οι οργανισμοί συλλέγουν την τροφή τους πχ. αιωρηματοφάγοι οργανισμοί, ιζηματοφάγοι οργανισμοί κλπ.
- Τα συμφυρματοπαγή βενθονικά Τρηματοφόρα της ηπειρωτικής κρηπίδας χαρακτηρίζονται από την παρουσία τριών διαφορετικών μορφολογικών ομάδων, με διαφορετικό τρόπο διατροφής και θέση ζωής. Με σειρά αφθονίας αυτές είναι:
 - ενδοπανιδικοί, σκαπτικοί οργανισμοί που τρέφονται από βακτήρια, με επιμηκυσμένο κέλυφος.
 - επιπανιδικοί, φυτοφάγοι και πτωματοφάγοι οργανισμοί με επιπεδοσπειροειδές ή τροχοσπειροειδές κέλυφος.
 - επιπανιδικοί, επιφυτικοί, φυτοφάγοι οργανισμοί με τροχοσπειροειδές κέλυφος.
- Η αφθονία των ενδόπανιδικών Τρηματοφόρων σε σχέση με τις επιπανιδικές μορφές θεωρείται άμεσα συνδεδεμένη με την παρουσία οργανικού άνθρακα και την παροχή τροφικών στοιχείων κάτω από την επιφάνεια του ιζήματος.
- Άμεσος συσχετισμός των τροχοσπειροειδών μορφών με τις επιπανιδικές κατοικίες και των επιμηκυσμένων ευθυτενών κελυφών με τις ενδοπανιδικές μικροκατοικίες.
- Υπάρχουν όμως και εξαιρέσεις.

Παράγοντες που ελέγχουν την μικροκατοικία

- Παροχή τροφής
- Συγκέντρωση οξυγόνου
- Σταθερότητα οικοσυστήματος
- Ανταγωνισμός και συμβίωση
- Όλοι αυτοί οι παράγοντες είναι άμεσα συσχετιζόμενοι
- Παρόλα αυτά η βασική παράμετρος που ελέγχει μια μικροκατοικία είναι η εισροή οργανικού υλικού, η μεταφορά του οργανικού υλικού από τα επιφανειακά ύδατα στον πυθμένα.

7.9. Τα Τρηματοφόρα ως παλαιοπεριβαλλοντικοί δείκτες

Ποικιλότητα

Η ποικιλότητα ορίζεται σαν τον αριθμό των ειδών που υπάρχουν σε μια ζωντανή κοινωνία. Στην πραγματικότητα είναι αδύνατο να εξετάσουμε όλη την κοινωνία γι' αυτό είναι αναγκαία η παρατήρηση των πιο συχνών και χαρακτηριστικών ειδών. Ο αριθμός των ειδών παραπέμπεται σ'έναν ειδικό πίνακα που έχει μια μαθηματική παρουσία και αντιπροσωπεύει την ποικιλότητα ενός πρότυπου δείγματος. Υπάρχουν όμως τα εξής ερωτήματα: 1) πόσο μεγάλο πρέπει να είναι ένα δείγμα για να είναι αντιπροσωπευτική η ποικιλότητα, 2) αν τα συχνά είδη αντιμετωπίζονται με τον ίδιο τρόπο με τα μη συχνά.

Στην παλαιοντολογία όλα αυτά τα ερωτήματα έχουν σημασία αρκεί βέβαια η έννοια του είδους να είναι η ίδια για όλους τους ερευνητές. Απαραίτητη προϋπόθεση βέβαια είναι ο διαχωρισμός των αυτόχθονων από τα αλλόχθονα είδη.

• *Ποικιλότητα*- Η ποικιλότητα των ειδών θεωρείται το μέτρο της επιδράσεως του περιβαλλοντικού stress στις κοινωνίες των βενθονικών Τρηματοφόρων.

- Μια πρώτη προσέγγιση της ποικιλότητας γίνεται απλά με τον αριθμό των ειδών σε κάθε δείγμα.

- Διάγραμμα Fischer: Η αφθονία των ειδών (ποικιλότητα) σε μια συνάθροιση τρηματοφόρων είναι γνωστό ότι ποικίλει αισθητά σε συνάρτηση με την αλμυρότητα, θερμοκρασία, υπόστρωμα κλπ.

- Σχεδιάζοντας τον αριθμό των ειδών προς τον αριθμό των ατόμων σε μια λογαριθμική κλίμακα, λαμβάνουμε ένα μέτρο της ποικιλότητας την λεγόμενη τιμή α για μια συνάθροιση.

- Γενικά, τιμές του $\alpha \leq 5$ υποδεικνύουν υφάλμυρο ή υπερύαλο περιθωριακό θαλάσσιο περιβάλλον (παρόλο που μπορεί να δείχνει κανονικές θαλάσσιες συνθήκες με υψηλή επικράτηση ενός είδους).

- Όταν $\alpha > 7$, έχουμε κανονικό θαλάσσιο περιβάλλον κρηπίδας έως κατωφέρεια ή υπερύαλη κρηπίδα.

- Μειονεκτήματα

Ο πίνακας δεν είναι μαθηματικώς σωστός.

Η ποικιλότητα εξαρτάται από το μέγεθος του δείγματος.

Ο πίνακας δεν λαμβάνει υπόψη του την αναλογία των ειδών.

-Τελευταία για τον υπολογισμό της ποικιλότητας χρησιμοποιείται η συνάρτηση Shannon-Weaner H(S), η οποία αποτελεί μια πολύ καλή παράμετρο συγκέντρωσης που λαμβάνει υπόψη τις αναλογίες και των μη διαδεδομένων ειδών, ενώ είναι ανεξάρτητη από το μέγεθος του δείγματος.

$$H(s) = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

όπου M ο αριθμός των ειδών, και p_i η αναλογία στη συγκέντρωση του i είδους ($p_i = n_i/N$, όπου n_i είναι ο αριθμός των ατόμων του είδους i και N ο συνολικός αριθμός των ατόμων).

- Η επικράτηση (Dominance) υποδεικνύει το είδος που κυριαρχεί ή που αριθμητικώς υπερτερεί σε ένα συγκεκριμένο είδος.
 - Υψηλή ποικιλότητα και χαμηλή επικράτηση αντιπροσωπεύουν χαμηλά επίπεδα οικολογικού stress και συνήθως χαρακτηρίζουν σχετικά σταθερά και καλά οξυγονωμένα θαλάσσια περιβάλλοντα.
 - Τιμές του $H(S) > 2.1$ χαρακτηρίζουν κανονικά θαλάσσια περιβάλλοντα.

Οι κοινωνίες ποικίλουν όσον αφορά στη ποικιλότητα των ειδών

- Είδος - Μία ομάδα οργανισμών με παρόμοια δομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά οι οποίοι έχουν κοινούς προγόνους.
- Ποικιλότητα ειδών – δύο συστατικά
 - Αριθμός ειδών
 - Σχετική αφθονία ειδών

Ένα παράδειγμα

Κοινωνία 1: 25A 25B 25Γ

Κοινωνία 2: 73A 1B 1Γ

Ποια κοινωνία έχει μεγαλύτερο αριθμό ειδών;

Ποια κοινωνία έχει μεγαλύτερη σχετική αφθονία;

Ποια κοινωνία έχει μεγαλύτερη ποικιλότητα;

Επίδραση του γεωγραφικού πλάτους – Ο αριθμός των ειδών γενικά αυξάνει από τις πολικές και τις εύκρατες ζώνες προς τις τροπικές.

Επίδραση μεγέθους – Ο αριθμός των ειδών σε ένα νησί αυξάνει καθώς αυξάνει το μέγεθος του νησιού.

Επίδραση απόστασης – ο αριθμός των ειδών σε ένα νησί μειώνεται με την αύξηση της απόστασης από την κυρίως χώρα.

- Γιατί η αφθονία των ειδών αυξάνεται με την ελάττωση του γεωγραφικού πλάτους;

Για τέσσερις κύριους λόγους:

- Πολικές και εύκρατες ζώνες είναι οικολογικώς νεώτερες και ακόμα συνεχίζουν να συγκεντρώνουν είδη.
- Περιβαλλοντικές διακυμάνσεις είναι πιο ακραίες στα υψηλά γεωγραφικά πλάτη δυσχεραίνοντας την εξειδίκευση.
- Υψηλότερη αρπακτικότητα στους τροπικούς οδηγεί στην αύξηση της ποικιλότητας του συνυπάρχοντος θηράματος.
- Μεγαλύτερη παραγωγικότητα στους τροπικούς στηρίζει περισσότερα είδη και δημιουργεί περισσότερα καταφύγια.
- Η σημασία της ποικιλότητας των ειδών
 - Αυξημένη βιοποικιλότητα θα πρέπει γενικά:
 1. Να αυξήσει την χρονική σταθερότητα μιας κοινότητας.
 2. Να αυξήσει την βιομάζα μιας κοινότητας και / ή την παραγωγικότητα.
 3. Να μειώσει το ποσό των μη – καταναλωμένων περιορισμένων τροφικών στοιχείων.
 4. Να αυξήσει την αποθήκευση των τροφικών στοιχείων.
 5. Να μειώσει την εισβολή εξωγενών ειδών
- Γενικά οι δείκτες ποικιλότητας επιτρέπουν την σύγκριση δύο κατοικιών, πριν και μετά από καταστροφές, stress κλπ.
- Παράγοντες που επηρεάζουν την ποικιλότητα των ειδών:
 - Χρόνος
 - Ανομοιογένεια χώρου
 - Ανταγωνισμός

- Αρπαγή
- Περιβαλλοντική σταθερότητα
- Παραγωγικότητα
- Παράδειγμα υπολογισμού ποικιλότητας

Είδη	Συχνότητα	Pi	ln(Pi)	Pi*ln(Pi)
#1	84	0.3281	-1.1144	-0.3656
#2	4	0.0156	-4.1589	-0.0650
#3	91	0.3555	-1.0343	-0.3677
#4	34	0.1328	-2.0188	-0.2681
#5	43	0.1680	-1.7840	-0.2997
Σύνολο	256	1		-1.3661

$$H = -(-1.3661)$$

$$H = 1.36$$

Επικράτηση

Η έννοια "επικράτηση" έχει ορισθεί από τον Walton το 1964 σαν το ποσοστό του πιο συχνού είδους σε μια συγκέντρωση. Η επικράτηση λοιπόν αποτελεί ένα κριτήριο για εξηγήσουμε τη δημιουργία μιας συγκεντρώσεως όμως στην στρωματογραφία πρέπει να έχουμε υπόψη μας ότι μπορεί να έχουμε περισσότερα του ενός επικρατούντα είδη.

Δομή τοιχώματος κελύφους

Η δομή του τοιχώματος χρησιμοποιείται στη συστηματική ταξινόμηση των Τρηματοφόρων.

Επιπλέον χρησιμοποιείται για τη διάκριση περιβαλλόντων και παλαιοπεριβαλλόντων τουλάχιστον μέχρι το Κρητιδικό.

Αυτό το είδος ανάλυσης χρησιμοποιείται ειδικότερα στα αβαθή θαλάσσια περιβάλλοντα.

-Τα πορσελανώδη είδη υπερβαίνουν το 20% στα κανονικά θαλάσσια ύδατα και στις υπερύαλες λιμνοθάλασσες ενώ είναι <20% στις περιοχές κρηπίδας.

-Τα συμφυρματοπαγή είδη επικρατούν στα υφάλμυρα και αβυσσικά περιβάλλοντα (κάτω από την CCD).

Σχήμα κελύφους και περιβάλλον.

Το σχήμα κελύφους των βενθονικών Τρηματοφόρων αποτελεί συνδυασμό πολύπλοκων παραγόντων. Υπάρχει ένας καλός συσχετισμός μεταξύ του σχήματος του κελύφους και του περιβάλλοντος μέσα στο οποίο τα Τρηματοφόρα ζουν.

-Υπερύαλα και υφάλμυρα περιβάλλοντα παρουσιάζουν ένα μικρότερο φάσμα μορφολογικών ποικιλιών (επικρατούν τα επιπεδοσπειροειδή, τροχοσπειροειδή, τα miliolids). Ευθυτενή κελύφη συνήθως απουσιάζουν από αυτά τα περιβάλλοντα.

-Ευθυτενή κελύφη γενικά εμφανίζονται σε χαμηλής ενέργειας ζώνες στην κρηπίδα, στη κατωφέρεια και στα βαθύαλα περιβάλλοντα.

-Τα πορσελανώδη κελύφη αφθονούν στην κρηπίδα και σπανίζουν στην κατωφέρεια και στη βαθειά θάλασσα.

Χαρακτηριστικές συναθροίσεις Τρηματοφόρων

Σύγχρονα και παλαιά περιβάλλοντα (από περιθωριακά θαλάσσια έως αβυσσικά) μπορούν επίσης να αναγνωριστούν με βάση χαρακτηριστικές συναθροίσεις (βιότοποι).

Αναγνώριση αυτών των χαρακτηριστικών συναθροίσεων εξαρτάται από την συστηματική ταξινόμηση (τουλάχιστον σε επίπεδο γένους).

Π.χ. λιμνοθάλασσες και περιοχές εσωτερικής κρηπίδας χαρακτηρίζονται από την παρουσία των *Ammonia*, *Elphidium*, *Peneroplis*, *Quinqueloculina*. Αντιπρόσωποι του τελευταίου γένους περιορίζονται σε αυτά τα περιβάλλοντα.

7.10. Παλαιοβαθυμετρική ανάλυση

Παλαιοντολογικά κριτήρια

Η παλαιοβαθυμετρική ανάλυση με βάση μικροπαλαιοντολογικά κριτήρια στηρίζεται σε ορισμένες γενικές αρχές:

- Ορισμένα είδη είναι περιορισμένα σε ρηχά νερά εξαιτίας της εξάρτησής τους από το φως, θερμοκρασία κλπ.
- Σύγχρονα είδη βενθονικών οργανισμών δείχνουν προτίμηση σε στενά όρια βάθους κι έτσι μπορούμε να συμπεράνουμε ότι τις ίδιες προτιμήσεις είχαν και οι απολιθωμένοι συγγενείς τους.
- Σύγχρονοι τύποι σε διαφορετικές ομάδες οργανισμών παρουσιάζουν ομοιότητες στην μορφολογία ή στην συμπεριφορά οι οποίες μπορούν να συσχετιστούν με το βάθος.
- Ποικιλότητα, αναλογία πλαγκτονικών προς βενθονικές μορφές και άλλες στατιστικές ιδιότητες συσχετίζονται με το βάθος.

Προκειμένου να υπολογιστούν οι αλλαγές στο παλαιοβάθος κατά τη διάρκεια μιας απόθεσης προσδιορίζουμε ορισμένες κύριες παραμέτρους. Επομένως, για κάθε δείγμα α) υπολογίζουμε το ποσοστό των πλαγκτονικών τρηματοφόρων ($\%P/(P+B)$), όπου το P είναι ο αριθμός ατόμων των πλαγκτονικών τρηματοφόρων και το B είναι ο αριθμός ατόμων των βενθονικών τρηματοφόρων, β) καθορίζουμε την ποικιλότητα των ειδών (που ορίζεται ως ο Fischer-α δείκτης, γ) υπολογίζουμε τα παλαιοβάθη με τη χρησιμοποίηση διαφόρων εκφράσεων, δ) τέλος, συγκρίνουμε κάθε συνάθροιση βενθονικών τρηματοφόρων με άλλες πρόσφατες συναθροίσεις από τη διαθέσιμη βιβλιογραφία.

1. Ποσοστό πλαγκτονικών τρηματοφόρων

Η απλή εφαρμογή της αναλογίας πλαγκτονικών - βενθονικών οργανισμών μπορεί να μας δώσει οικολογικά-παλαιοοικολογικά συμπεράσματα και κατά ακολουθία μπορούμε να χαρακτηρίσουμε το παλαιοπεριβάλλον. Λαμβάνοντας υπόψη την αναλογία πλαγκτονικών-βενθονικών τρηματοφόρων μπορούμε να βγάλουμε συμπεράσματα για το παλαιοπεριβάλλον απόθεσης του ιζήματος αυτού με βάση το απλό σκεπτικό ότι η αναλογία πλαγκτονικών - βενθονικών μεγαλώνει με το βάθος.

Πολλοί ερευνητές έχουν επισημάνει μια γενική τάση αύξησης του ποσοστού των πλαγκτονικών τρηματοφόρων με το αυξανόμενο βάθος ύδατος στις σύγχρονες θάλασσες

(Grimsdale & van Morkhoven 1955; Stehli & Creath 1964, Biswas 1976 και άλλοι), και χρησιμοποιούν αυτήν την σχέση στην ερμηνεία του βάθους απόθεσης απολιθωμένων ιζημάτων. Επιπλέον, ο Murray (1976) δηλώνει ότι αυτή η μέθοδος δίνει ένα μέτρο της εγγύτητας ή της απομόνωσης από τον ανοικτό ωκεανό ή/και πληροφορίες για τα θαλάσσια ρεύματα. Επίσης, οι Grimsdale & Morkhoven (1955) προτείνουν ότι αυτή η μέθοδος μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να προσδιορίσει δοκιμαστικά το μεταφερμένο υλικό όπως είναι οι τουρβιδιτικές αποθέσεις, οι οποίες μεταφέρουν το ίζημα και τη βενθονική πανίδα κατά μήκος της κατωφέρειας με αποτέλεσμα στο μειωμένο ποσοστό πλαγκτονικών τρηματοφόρων συγκριτικά με αυτό που θα επικρατούσε σε ένα κανονικό πελαγικό ίζημα.

Κατά συνέπεια, αν η αναλογία P/B αυξάνει, πράγματι θα αυξάνει και ο αριθμός των πλαγκτονικών οργανισμών γεγονός το οποίο μπορεί να οφείλεται εκτός από την αύξηση του βάθους σε συνθήκες που ευνοούν την ανάπτυξη αυτή, σε θαλάσσια ρεύματα ή σε εποχιακές αυξητικές τάσεις του πλαγκτόν, οπότε η μελέτη και των ιζηματολογικών συνθηκών αποθέσεως ενός πετρώματος είναι απαραίτητη. Υπάρχει επίσης και η περίπτωση να έχουμε περίσσεια ή έλλειψη οξυγόνου οπότε υπάρχουν και οι ανάλογες επιπτώσεις στον λόγο P/B.

Πολλοί ερευνητές υπογράμμισαν τη σημασία των θρεπτικών ουσιών για την αναλογία P/B, ειδικότερα για τα βενθονικά τρηματοφόρα. Το ποσοστό των βενθονικών τρηματοφόρων είναι αντιστρόφως ανάλογο προς το βάθος επειδή το ποσοστό αναπαραγωγής τους εξαρτάται από το ποσό οργανικής ουσίας που φθάνει στον πυθμένα της θάλασσας. Επειδή η πυκνότητα των πλαγκτονικών και βενθονικών τρηματοφόρων εξαρτάται από την οργανική ροή, και το ποσό οργανικής ουσίας που φθάνει στον πυθμένα της θάλασσας μειώνεται με το αυξανόμενο βάθος ύδατος λόγω της οξειδωσης, η αναλογία P/B θα πρέπει να αυξάνεται με το βάθος. Άλλες παράμετροι όπως η θερμοκρασία, αλατότητα, υπόστρωμα ή η κυκλοφορία των υδάτων μπορούν να διαδραματίσουν έναν δευτερεύοντα ρόλο.

Όπως τεκμηριώνεται από τις πρόσφατες μελέτες, το υψηλό ποσοστό των πλαγκτονικών τρηματοφόρων υποδεικνύει ένα τουλάχιστον εξωνηριτικό περιβάλλον με τα βάθη ύδατος να υπερβαίνουν τα 150 μ (Hemleben et al., 1989). Στις σύγχρονες θάλασσες, το ποσοστό των ατόμων των πλαγκτονικών τρηματοφόρων τείνει να αυξηθεί από < 10% στο περιορισμένο παράκτιο περιβάλλον σε > 95% στον ανοικτό ωκεανό σε βάθη > 1000 μ (Gibson 1989).

Εκτός λοιπόν του ότι ο προσδιορισμός του λόγου P/B είναι μια πολύ αποτελεσματική μέθοδος για τον καθορισμό του παλαιοβάθους, έχει και το πλεονέκτημα ότι απαιτεί την ελάχιστη δουλειά πάνω στην συστηματική ταξινόμηση των βενθονικών και των πλαγκτονικών οργανισμών (απλό διαχωρισμό των πλαγκτονικών από τις βενθονικές μορφές).

2. Ποικιλότητα Ειδών (δείκτης Fischer- α)

Σύμφωνα με τους Murray (1968, 1991) και Peet (1974), η ποικιλότητα των ειδών που αντιπροσωπεύεται από τον δείκτη α μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την εξαγωγή του παλαιοβάθους. Ο Williams (1964) και ο Murray (1968) διαπίστωσαν ότι συναθροίσεις με χαμηλό α (<10) περιέχουν πανίδες κρηπίδας, και συναθροίσεις με υψηλό α (>10) περιλαμβάνουν βαθύαλες πανίδες. Ο Murray (1991) κατέδειξε ότι, γενικά, υψηλότερη τιμή του δείκτη α αξία υποδηλώνει μεγαλύτερο βάθος. Εντούτοις, όλα αυτά αποτελούν γενικότητες, και πρέπει πάντα να χρησιμοποιούνται από κοινού με άλλα κριτήρια για να αξιολογήσουμε τα παλαιοβάθη.

3. Εκτίμηση Παλαιοβάθους

Για να καθορίσουμε τον χρόνο και το εύρος των κάθετων κινήσεων στις διάφορες ιζηματογενείς λεκάνες, αρκεί να προσπαθήσουμε να αναδημιουργήσουμε τις παραλλαγές στην παλαιοβαθυμετρία (Van Hinte, 1978; Hardenbol et al., 1981). Για αυτόν τον λόγο, τα τρηματοφόρα αποτελούν χρήσιμα εργαλεία. Οι Van der Zwaan et al. (1990) καθόρισαν μια στατιστική έκφραση για τη σχέση μεταξύ της βαθυμετρίας και του ποσοστού των πλαγκτονικών τρηματοφόρων σε σχέση με τον συνολικό απολιθωμένο πληθυσμό τρηματοφόρων (%P):

$$\text{Depth (m)} = e^{3.58718 + (0.03534 * \%P)} \quad (1.1)$$

Όπου %P = $100 * P / (P + B - S)$, και P είναι το ποσό των πλαγκτονικών τρηματοφόρων, το B είναι το ποσό των βενθονικών τρηματοφόρων και το S είναι το ποσό δεικτών περιβαλλοντικής πίεσης, που είναι είδη βενθονικών τρηματοφόρων που αντέχουν στα χαμηλά επίπεδα οξυγόνου.

%P τιμές 0 και 100 παράγουν βάθος 36 και 1238m, αντίστοιχα.

Οι Van der Zwaan et al. (1990) απέρριψαν διάφορα είδη από το βενθονικό πληθυσμό, επειδή αυτά θεωρήθηκαν ενδοπανιδικά και επομένως όχι άμεσα εξαρτώμενα από τη ροή της οργανικής ουσίας στον πυθμένα της θάλασσας, η οποία αποτελεί τη βάση για τη σχέση βάθους της εξίσωσης (1.1). Αυτά τα ενδοπανιδικά είδη που απορρίφθηκαν από τον υπολογισμό του %P είναι τα βενθονικά γένη *Bulimina*, *Bolivina*, *Globobulimina*, *Uvigerina* και *Fursenkoina*.

Οι περισσότερες μελέτες εξέτασαν τη σχετική αφθονία των πλαγκτονικών τρηματοφόρων στα κανονικά θαλάσσια περιβάλλοντα. Η μόνη μελέτη που εξετάζει συγκεκριμένα την

αφθονία των πλαγκτονικών τρηματοφόρων κοντά στα δέλτα είναι αυτή των de Rijk et al. (1999).

Οι de Rijk et al. (1999) διαπίστωσαν ότι το βάθος και το ποσοστό των πλαγκτονικών στο συνολικό πληθυσμό των τρηματοφόρων συσχετίζονται μέσω της έκφρασης:

$$Depth=e^{((\%P+81.9)/24)}$$

4. Είδη συσχετιζόμενα με το βάθος

Η σύγκριση της απολιθωμένης πανίδας με το βιότοπο του πιο στενού ζωντανού συγγενή της μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον υπολογισμό μιας δεδομένης ιζηματογενούς ακολουθίας.

Ιζηματολογικά κριτήρια

- Γεωμετρικά κριτήρια
- Κριτήρια που βασίζονται στη σύσταση
 - Υπερπαλιρροιακή-Ενδοπαλιρροιακή ζώνη: φύκη, στρωματολιθικοί ασβεστόλιθοι, δολομίτες, εβαπορίτες.
 - Ρηχή νηριτική ζώνη: ωλιθικοί ασβεστόλιθοι με φύκη με μικρίτη, χαμοσίτη και φωσφορίτη. Αμμοί με επίπεδη και διασταυρούμενη στρώση, βενθονικοί οργανισμοί με χαμηλό δείκτη ποικιλότητας, ερματυπικά κοράλλια, ανθρακικά φύκη.
 - Βαθιά νηριτική, ρηχή βαθύαλη ζώνη: Γλαυκονίτης και φωσφορίτης σε μεγάλη αφθονία, σιδηρομαγνησιούχα συγκρίματα πλούσια σε σίδηρο, άργιλοι.
 - Βαθιά βαθύαλη, αβυσσική ζώνη: λεπτόκοκκα ιζήματα, χαμηλής περιεκτικότητας σε οργανικό υλικό και ανθρακικό υλικό, σιδηρομαγνησιούχα συγκρίματα πλούσια σε μαγνήσιο και ιχνοστοιχεία.

Μέθοδοι παλαιοβαθυμετρίας

- Η παρουσία κάθε απολιθώματος υποδεικνύει ένα πιθανό εύρος βάθους μέσα στο οποίο το απολιθώμα αυτό ζούσε. Το κοινό διάστημα εύρους βάθους για όλα τα απολιθώματα ενός δείγματος προσδιορίζει το παλαιοβαθυμετρικό ευρος του δείγματος αυτού.
- Προσέγγιση του παλαιοβάθους από δεδομένα απολιθωμάτων στην ουσία είναι πολύ δύσκολη. Παρόλο που η κατανομή ορισμένων ειδών φαίνεται να συσχετίζεται με την

υδροστατική πίεση, η προσέγγιση σε άμεσους δείκτες βάθους είναι περιορισμένη με αποτέλεσμα τα παλαιοβαθυμετρικά δεδομένα να είναι έμμεσα.

- Ποιοτική μέθοδος

- Σύγκριση με τις σύγχρονες παρουσίες ορισμένων ειδών ή συναθροίσεων.

Παράδειγμα:

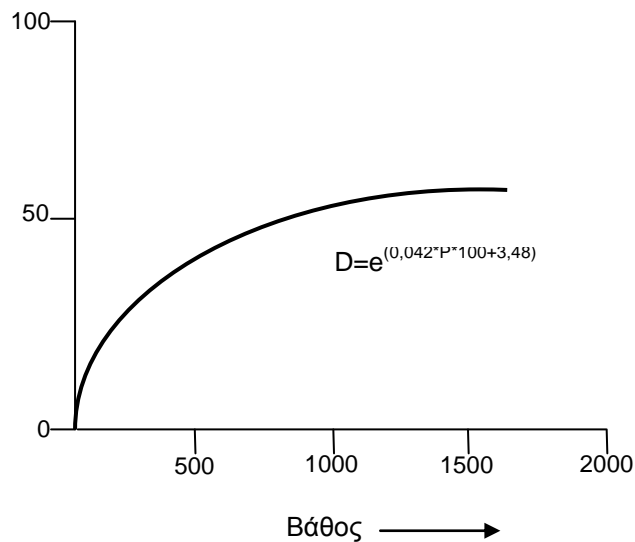
	S.p.1	Sp.2	Sp.3	Sp.4	Sp.5	Sp.6	Sp.7	Sp.8	Sp.9	Sp.10	Sp.11	Sp.12
Εσω νηριτική												
Μέση νηριτική												
Εξω νηριτική												
Βαθύαλη												

Προσδιορισμός περιβάλλοντος με τη χρήση γνωστών παλαιοβαθυμετρικών κατανομών.

- Αναγνώριση οικοφαινοτυπικών τάσεων (βένθος και πλαγκτόν). Ενα παράδειγμα της μεθόδου αυτής είναι η μορφοτυπική ταξινόμηση των ψαμμιτικών τρηματοφόρων, των οποίων το σχήμα του κελύφους συνδέεται με τις διατροφικές συνήθειές τους και το παλαιοπεριβάλλον.
- Προσοχή στη χρήση σύγχρονων βαθυμετρικών κατανομών γενών ή ειδών για τον προσδιορισμό παλαιοβαθυμετρικών κατανομών συγγενικών απολιθωμένων μορφών. Οι βαθυμετρικές προτιμήσεις μπορεί να αλλάξουν με τον χρόνο. Γενικά όμως είδη όπως *Epistomina*, *Hoeglundina*, *Reinholdella* ήταν και είναι πάντοτε συνδεδεμένα με ιζήματα αβαθών υδάτων.
- Η ποικιλότητα των ειδών αποτελεί έναν άλλο γενικό δείκτη που απεικονίζει την ευκολία με την οποία τα Τρηματοφόρα αποικούν σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον. Μικρός αριθμός ειδών αντιπροσωπεύει περιβαλλοντικό stress με μόνον συγκεκριμένα είδη ικανά να επιβιώσουν.

- Ποσοτική μέθοδος

- Με τον προσδιορισμό της σχετικής αφθονίας (π.χ. πλαγκτονικά προς βενθονικά, συμφυρματοπαγή προς βενθονικά τρηματοφόρα, ποσοστό περιελιγμένων πλαγκτονικών, ποσοστό ραδιολάρια ή οστρακωδών), αριθμός ειδών, επικράτηση ειδών, οντογενετική ηλικία.
- Παράδειγμα η χρήση της αναλογίας πλαγκτονικών προς βενθονικά τρηματοφόρα για τον υπολογισμό του παλαιοβάθους, με τη χρήση μιας πρότυπης καμπύλης.



- Η μέθοδος αυτή δεν μπορεί να εφαρμοστεί σε πολύ βαθιά περιβάλλοντα κοντά ή κάτω από το CCD και σε πολύ ρηχά περιβάλλοντα (0% πλαγκτονικά δίνουν περίπου βάθος 32 μ.).
- Και στα δύο αυτά περιβάλλοντα συμφυρματοπαγή τρηματοφόρα αποτελούν το μεγαλύτερο ποσοστό της συνολικής πανίδας τρηματοφόρων.
- Σε αποθέσεις βαθέων υδάτων, φάσεις διαλυτοποίησης προσδιορίζονται από την ανάλυση των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων και τη διατήρηση των νανοαπολιθωμάτων.
- Οι μέθοδοι αυτοί υποδεικνύουν έναν ή περισσότερους περιβαλλοντικούς παράγοντες που μπορεί να είναι χημικοί (αλμυρότητα, pH, περιεκτικότητα σε οξυγόνο, τροφικά στοιχεία, διοξείδιο του άνθρακα), φυσικοί (θερμοκρασία, ενεργειακό επίπεδο

υποστρώματος, διείσδυση φωτός, ρεύματα θολερότητας, κυκλοφορία) ή βιολογικοί (σχέσεις μέσα στη κοινότητα, μεταξύ των κοινοτήτων, βλάστηση).

- Οι περισσότεροι από αυτούς τους παράγοντες αποτελούν δείκτες βάθους.
- Προβλήματα προκύπτουν από τα επαναεπεξεργασμένα και μεταφερμένα απολιθώματα.
- Παλαιοβαθυμετρικές εκτιμήσεις είναι πιο αξιόπιστες σε περιοχές όπου η κατανομή της σύγχρονης πανίδας, το απολιθωμένο αρχείο και η τοπική γεωλογική ιστορία είναι γνωστά.

7.11. Πολυμεταβλητή Ανάλυση - Αναγνώριση Κοινοτήτων

Η κατανομή των ειδών στη φύση είναι γενικά πολύπλοκη. Η περιοχή μέσα στην οποία ένα είδος βρίσκεται έχει ανώμαλα όρια, είναι ασυνεχή και κυματιστά. Η αφθονία των ειδών ποικίλει κατά πολλούς τρόπους. Εάν θεωρήσουμε όλα τα είδη μαζί, λίγα από αυτά έχουν συνεχή όρια και κατανομές αφθονίας. Το πρόβλημα, λοιπόν, για την αναγνώριση μιας κοινότητας είναι η αναγνώριση των φυσικών ομάδων των οργανισμών οι οποίες αντιπροσωπεύουν τα μοντέλα κατανομής των περιβαλλοντικών παραμέτρων και τα βιολογικά δομικά χαρακτηριστικά.

Επειδή ο αριθμός των οργανισμών μπορεί να είναι μεγάλος, η τάση, κυρίως στις ημέρες πριν την ύπαρξη των μεγάλης χωρητικότητας computers, ήταν να χρησιμοποιούνται μόνο τα πιο άφθονα είδη, δηλ. τα επικρατέστερα, στις διάφορες αναλύσεις. Τώρα, όμως, ακόμα και τα πιο σπάνια είδη μπορούν να συμπεριληφθούν σε μια παλαιοοικολογική ανάλυση. Σήμερα, η κατανομή των απολιθωμένων οργανισμών διερευνάται στατιστικώς με την χρήση της ανάλυσης ομαδοποίησης (cluster analysis) η οποία βασίζεται σε διάφορους συντελεστές ομοιότητας και απόστασης. Δυο βασικές προσεγγίσεις, η Q-mode και η R-mode αναλύσεις, χρησιμοποιούνται για την αναγνώριση των κοινοτήτων. Και οι δυο αναλύσεις είναι έγκυρες αλλά οδηγούν σε διαφορετικά αποτελέσματα και ερμηνείες.

Q-mode Ανάλυση

Τα διάφορα δείγματα συγκρίνονται μεταξύ τους, κι αυτά τα οποία είναι σχετικά όμοια, ομαδοποιούνται σε κοινότητες, έτσι ώστε ο μέσος όρος ομοιομορφίας των δειγμάτων, δηλ. η ομοιογένεια, να είναι μεγαλύτερη μέσα σε κάθε κοινότητα παρά μεταξύ των κοινοτήτων. Αυτό αποτελεί την πιο συχνή προσέγγιση στην οικολογία και παλαιοοικολογία. Ο Peterson

(1915) χρησιμοποίησε την Q-mode ανάλυση μ'έναν ποιοτικό τρόπο, στην κλασσική του μελέτη για τους ζωντανούς οργανισμούς στο Katar. Η επακόλουθη δεύτερη μελέτη των πρωταρχικών του δεδομένων με computers η οποία βασίζεται στην Q-mode ανάλυση (Stephenson, Williams and Cook, 1972) έδωσε μια πολύ καλή σύγκριση των αποτελεσμάτων για την αναγνώριση μιας κοινότητας πριν και μετά την χρήση των computers. Τα όρια τα οποία σχεδιάζονται μεταξύ των γειτονικών κοινοτήτων σχηματίζουν ένα περιγραφικό χάρτη κατανομής των κοινοτήτων. Στην γεωλογία η ομάδα των πετρωμάτων που περιέχει μια κοινότητα απολιθωμάτων ονομάζεται βιοφάση.

Οποιοσδήποτε ορίζοντας χρόνου μέσα σε μια βιοφάση αντιπροσωπεύει την χαρτογραφημένη κατανομή της κοινότητας στην επιφάνεια της γης σ'αυτήν τη συγκεκριμένη χρονική στιγμή. Σύγκριση των δειγμάτων στην Q-mode ανάλυση γίνεται κυρίως με βάση την ταξινομική σύνθεση (σύσταση) αλλά μπορεί επίσης να βασίζεται και σε άλλες ιδιότητες όπως τα μορφολογικά χαρακτηριστικά.

R-mode Ανάλυση

Τα ατομικά taxa συγκρίνονται όσον αφορά την κατανομή τους στα δείγματα. Εκείνα τα taxa τα οποία συνυπάρχουν ομαδοποιούνται μαζί, ενώ taxa με αποκλειστικές κατανομές δεν μπορούν να συσχετιστούν και έτσι τοποθετούνται σε διαφορετικές κοινότητες. Οι κοινότητες οι οποίες προκύπτουν είτε από την Q-mode είτε από την R-mode ανάλυση χαρακτηρίζονται από συχνά είδη τα οποία σε μεγάλο βαθμό είναι περιορισμένα σε μια μοναδική κοινότητα (υψηλός βαθμός πιστότητας). Αλλά σχετικά είδη μέσα στην ίδια κοινότητα θα είναι εκείνα τα οποία δεν είναι τόσο άφθονα αλλά χαρακτηρίζονται επίσης από υψηλή πιστότητα καθώς επίσης και συχνά είδη με χαμηλή πιστότητα.

Το πλεονέκτημα της R-mode ανάλυσης είναι ότι αυτή δίνει έμφαση στην συνύπαρξη μεταξύ των ειδών κι έτσι φανερώνει δυνατές βιολογικές αλληλεπιδράσεις. Από την άλλη πλευρά, όμως, μια συγκέντρωση σ'ένα ατομικό δείγμα είναι συνήθως δύσκολο να συσχετιστεί με τις κοινότητες που καθορίζονται από την R-mode ανάλυση διότι αυτά τα δείγματα μπορεί να περιέχουν χαρακτηριστικά είδη παραπάνω από μιας κοινότητας και, συγχρόνως, ορισμένα από τα είδη τα οποία θεωρούνται διαγνωστικά μιας κοινότητας μπορεί να απουσιάζουν. Σαν αποτέλεσμα, οι R-mode κοινότητες είναι πιο δύσκολο να χαρτογραφηθούν για να χρησιμοποιηθούν για τον καθορισμό των βιοφάσεων. Κι επειδή οι Q-mode κοινότητες σχηματίζουν εξ'ορισμού χαρτογραφήσιμες ενότητες, οι οποίες μπορούν άμεσα να συγκριθούν με ιζηματογενείς φάσεις, η Q-mode ανάλυση θεωρείται η πιο κοινή μέθοδος στην παλαιοοικολογία.

7.12. Δείκτης Οξυγόνωσης Βενθονικών Τρηματοφόρων

Η οξυγόνωση των υδάτων του πυθμένα είναι μία από τις πιο σημαντικές, αλλά και πιο δύσκολες όσον αφορά στην ερμηνεία της, παραμέτρους του θαλάσσιου παλαιοπεριβάλλοντος. Επειδή τα βενθονικά ασβεστολιθικά τρηματοφόρα αποτελούν έναν από τους πιο ευαίσθητους δείκτες διαλελυμένου οξυγόνου, χρησιμοποιούνται για την αναπαράσταση του παλαιοπεριβάλλοντος απόθεσης των ιζημάτων. Οι μεταβολές της συγκέντρωσης διαλελυμένου οξυγόνου στην διεπαφή ιζήματος-νερού καθώς και άλλοι συσχετιζόμενοι με αυτόν παράγοντες, όπως το περιεχόμενο σε οργανικό άνθρακα των ιζημάτων, παίζουν κυρίαρχο ρόλο στη σύνθεση των βενθονικών συναθροίσεων και στα μορφολογικά χαρακτηριστικά των Τρηματοφόρων που τις αποτελούν, συμπεριλαμβανομένου της μορφολογίας, του μεγέθους και του πάχους του κελύφους τους.

Οι υπολογισμοί του περιεχομένου οξυγόνου στα βαθιά ύδατα των διαφόρων λεκανών βασίζονται σε έναν αριθμό παραμέτρων, οι οποίοι συμπεριλαμβάνουν την ένταση της βιοαναμόχλευσης του ιζήματος, τον λόγο οργανικού άνθρακα/θείου, ισότοπα θείου, συγκεντρώσεις σπάνιων στοιχείων καθώς και την μορφολογία, το μέγεθος και το πάχος του κελύφους των Τρηματοφόρων.

Επιπλέον κριτήρια για τον υπολογισμό της οξυγόνωσης των υδάτων του πυθμένα βασίζονται στη σχέση ειδικών μορφολογικών χαρακτηριστικών και επιπέδων οξυγόνου καθώς και στις μικροκατοικίες των βενθονικών ασβεστολιθικών Τρηματοφόρων.

Διάφορα είδη τρηματοφόρων αποδόθηκαν σε συνθήκες χαμηλού-οξυγόνου από τις προτιμήσεις τους για βαθιές ενδοπανιδικές μικροκατοικίες. Η σχέση μεταξύ των ειδών βαθιάς ενδοπανίδας και ρηχής ενδοπανίδας-επιπανίδας έχει καθιερωθεί ως Δείκτης Οξυγόνου Βενθονικών Τρηματοφόρων (BFOI) και είναι βαθμονομημένος στην περιβαλλοντική συγκέντρωση οξυγόνου.

Το νερό της θάλασσας μπορεί να διαλύσει οξυγόνο μέχρι 6-8.5 ml/l ανάλογα με τη θερμοκρασία ύδατος, πίεση οξυγόνου στην ατμόσφαιρα και την αλατότητα, αλλά αυτό πραγματοποιείται μόνο σε ή κοντά στην επιφάνεια ύδατος όπου η φωτοσύνθεση και ο ατμοσφαιρικός ανεφοδιασμός διατηρούν ένα υψηλό επίπεδο οξυγόνου. Η κατανάλωση υπερβαίνει την παραγωγή κάτω από την ευφωτική ζώνη όπου η μείωση της περιεκτικότητας σε οξυγόνο είναι εμφανής. Το επίπεδο οξυγόνωσης αυξάνεται πάλι στα μεγάλα ωκεάνια θαλάσσια βάθη (γενικά κάτω από 1000m), εξαιτίας του ανεφοδιασμού ψυχρών, σχετικά πυκνών και πλούσιων σε οξυγόνο- υδάτων από τα κατώτατα ρεύματα, από τις πολικές ή υποπολικές περιοχές.

Μια άλλη δυνατότητα για μειωμένη οξυγόνωση είναι οι περιορισμένες λεκάνες με θετικές ισορροπίες ύδατος, όπου οι χαμηλές αλατότητες των υδάτων επιφάνειας προκαλούν τη στρωματοποίηση πυκνότητας με αποτέλεσμα τα στάσιμα, χωρίς οξυγόνο ύδατα του πυθμένα.

Μια τρίτη δυνατότητα είναι το παράκτιο ανέβασμα των νερών, το οποίο μπορεί να παραγάγει μειωμένη οξυγόνωση εξαιτίας της υψηλής παραγωγικότητας και την μετέπειτα μεγάλη κατανάλωση οξυγόνου από την οξείδωση της καταπίπτουσας οργανικής ουσίας.

Το BFOI αναπτύχθηκε αρχικά από τον Kaiho (1991). Ο Kaiho (1991) διαίρεσε τα βενθονικά τρηματοφόρα σε τρεις κύριες ομάδες σύμφωνα με τη μορφολογία του κελύφους:

1. αναερόβιες μορφές
2. αεροβικές μορφές και
3. ενδιάμεσες ή υποοξικές μορφές

Το BFOI είναι μια εμπειρική αναλογία των δυσοξικών και οξικών μορφών που ορίστηκε ως:

$$[O/(O+D)*100]$$

όπου το O είναι ο αριθμός των οξικών ειδών και D ο αριθμός των δυσοξικών ειδών. Όταν $O=0$ και $D+S>0$ (S είναι ο αριθμός των υποοξικών δεικτών) τότε η αξία του BFOI δίνεται από

$$[S/(S+D)-1]*50$$

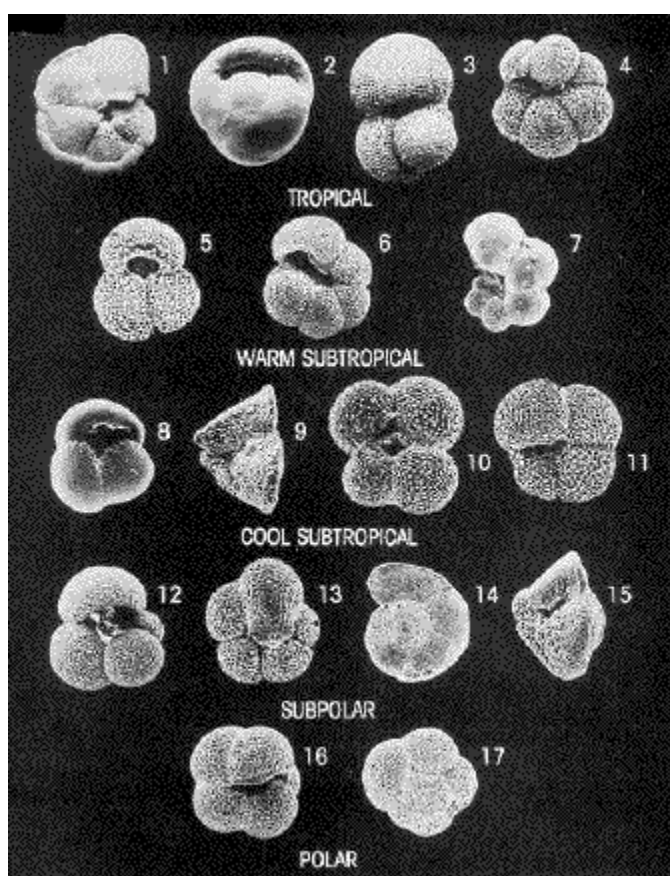
Τρία κύρια τμήματα τιμών του BFOI καθορίζονται: οξικές τιμές, που κυμαίνονται από 100 έως 0, και αντιπροσωπεύουν συνθήκες διαλυμένου οξυγόνου $> 1.2 \text{ ml/l}$, υποοξικές τιμές που κυμαίνονται από 0 έως -40 και αντιπροσωπεύουν συνθήκες διαλυμένου οξυγόνου μεταξύ 1.3 έως 0.3 ml/l και δυσοξικές τιμές, που κυμαίνονται από -40 έως -55, και αντιπροσωπεύουν συνθήκες διαλυμένου οξυγόνου από μεταξύ 0.3 έως 0.1 ml/l .

Οι συγκεντρώσεις των βενθονικών τρηματοφόρων που ζουν σε αυτές τις συνθήκες οξυγόνου έχουν συγκεκριμένα χαρακτηριστικά. Αυτές οι συγκεντρώσεις προτείνουν ότι ο δείκτης οξυγόνου μπορεί να παρέχει πληροφορίες για τα ποσά διαλυμένου οξυγόνου στα καινοζωικά ύδατα του πυθμένα, υποθέτοντας ότι τα σύγχρονα βενθονικά τρηματοφόρα μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως ανάλογα.

8. Στοιχεία Οικολογίας – Παλαιοοικολογίας των Πλαγκτονικών Τρηματοφόρων

8.1. Εισαγωγή

Τα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα ζουν επιπλέοντας στην υδάτινη στήλη των ανοικτών ωκεανών και εκκρίνουν ένα ασβεστολιθικό κέλυφος. Είναι δηλαδή πελαγικά Πρωτόζωα, μεγέθους 50-400 μm που ζουν σε τροπικά όσο και σε πολικά ύδατα. Έχουν μεγάλη γεωγραφική εξάπλωση γιατί μεταφέρονται κυρίως από τα θαλάσσια θερμά ρεύματα σε μεγάλες αποστάσεις.



Τα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα είναι σημαντικοί βιοστρωματογραφικοί δείκτες και χρησιμοποιούνται ευρέως στον προσδιορισμό ηλικίας των στρωμάτων, εξαιτίας της μεγάλης τους αφθονίας στα ιζήματα, στο μεγάλο αριθμό ειδών που υπάρχουν, αλλά κυρίως εξαιτίας του σύντομου χρονικού εύρους ζωής τους.

Η χρησιμότητα των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων, ως κλιματικών δεικτών των ωκεανών, έγινε αρχικά κατανοητή από τον Murray, ο οποίος παρατήρησε ότι τα είδη των πλαγκτονικών

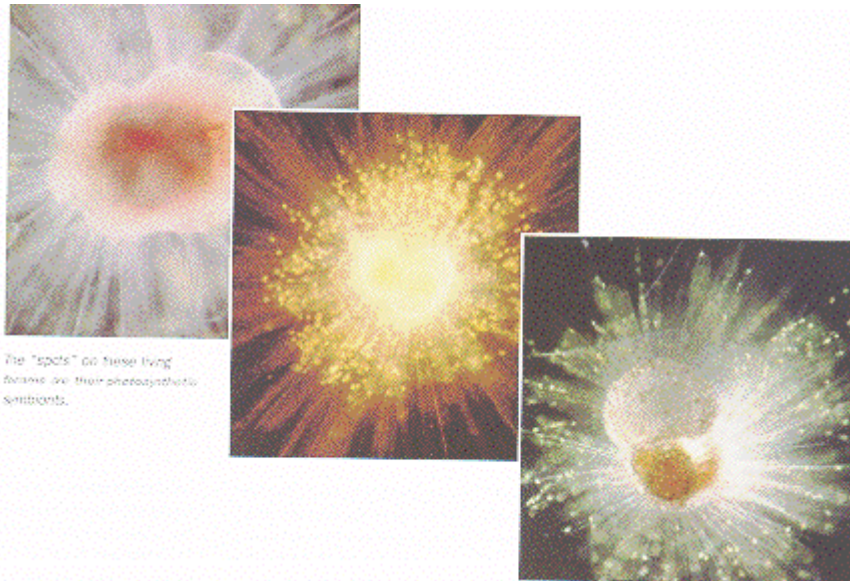
Τρηματοφόρων είναι κατανεμημένα σε παγκόσμιες ζώνες οι οποίες συνδέονται με τις επιφανειακές θερμοκρασίες των υδάτων. Ο ίδιος ερευνητής, επίσης ανέφερε ότι τα περισσότερα είδη βρίσκονται στην τροπική περιοχή, ότι μειώνονται σε αριθμό στην εύκρατη περιοχή και ότι μόνο δύο ή τρία είδη υπάρχουν στις πολικές περιοχές.

Ως εκ τούτου, τα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα αποτελούν ένα πολύ σημαντικό μέσο για την περιγραφή των διαφοροποιήσεων του κλίματος που έχουν λάβει χώρα κατά το παρελθόν, σε παγκόσμιο και τοπικό επίπεδο. Καταγραφές υψηλής ευκρίνειας της επιφανειακής θαλάσσιας παραγωγικότητας (SSP: Sea Surface Productivity) και επιφανειακής θαλάσσιας θερμοκρασίας (SST: Sea Surface Temperature) βασίζονται στην ποιοτική ανάλυση των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων και πιστοποιούνται από τις αναλύσεις των ισοτόπων του Οξυγόνου στο ασβεσπιτικό τους κέλυφος.

Πλαγκτονικά Τρηματοφόρα

- ✓ Ακανθώδη πλαγκτονικά τρηματοφόρα
- ✓ Μη-ακανθώδη πλαγκτονικά τρηματοφόρα

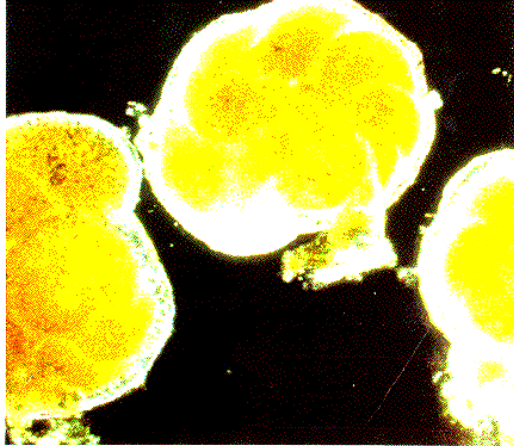
Οι άκανθες μετά την αναπαραγωγή των ατόμων σπάνε. Οι τύποι με άκανθες χαρακτηρίζονται από μια εξωτερική αυλακωμένη επιφάνεια.



The "spines" on these living
radiolaria are their photosynthetic
symbionts.

Ακανθώδη πλαγκτονικά Τρηματοφόρα

Πολλά από τα ακανθώδη αυτά τρηματοφόρα φιλοξενούν συμβιωτικά φύκη μέσα στο πρωτόπλασμά τους. Κατά τη διάρκεια της ημέρας, αφήνουν αυτά τα φύκη να βγουν έξω από το κέλυφος έτσι ώστε να φωτοσυνθέσουν ενώ τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα απορροφούν τα απορρίμματα τους.



Μη ακανθώδη πλαγκτονικά Τρηματοφόρα

8.2. Εξάπλωση των Πλαγκτονικών Τρηματοφόρων

Οι πελαγικοί οργανισμοί εξαιτίας του τρόπου ζωής τους (παθητική επίπλευση) παρουσιάζουν ευρεία εξάπλωση.

Οι συνθήκες περιβάλλοντος δεν είναι ομοιόμορφες, γι' αυτό και τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα δεν έχουν ομοιόμορφη εξάπλωση. Οι παράγοντες οι οποίοι καθορίζουν την εξάπλωση των ειδών είναι: α) παροχή τροφής, β) θερμοκρασία, γ) βάθος, δ) φως, ε) αλμυρότητα, στ) ποσότητα αιωρούμενων ιζημάτων.

A) Τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα τρέφονται από το ίδιο το πλαγκτόν και μάλιστα από το φυτοπλαγκτόν ή από τα μονοκύτταρα φύκη και τα διάτομα. Είναι φανερό ότι τα τρηματοφόρα αφθονούν εκεί όπου υπάρχει μεγάλη παροχή τροφής.

Η πλουσιότερη περιοχή σε πλαγκτόν είναι τα ανώτερα 100 μ του θαλάσσιου νερού λόγω του φωτός. Επίσης υψηλό ποσοστό τροφικών στοιχείων υπάρχει εκεί που συναντώνται ρεύματα πλούσια σε πλαγκτόν (ανοικτή θάλασσα, ακτές).

Β) Η θερμοκρασία είναι πολύ σημαντικός παράγοντας. Υπάρχουν πανίδες τυπικές για θερμά ύδατα και βιοκοινωνίες για ψυχρά. Εκτός από τα είδη που ζουν σε θερμά ψυχρά ή ψυχρότερα ύδατα υπάρχουν και εποχιακά είδη.

Κατά τους θερινούς μήνες υπάρχει αφθονία πλαγκτονικών τρηματοφόρων ενώ κατά τους χειμερινούς μήνες η έλλειψη του ηλιακού φωτός έχει ως αποτέλεσμα μικρότερη παροχή τροφής. Έτσι, η ετήσια παραγωγή των τρηματοφόρων των πολικών περιοχών δεν υπερβαίνει εκείνη των τροπικών (κατά τους θερινούς μήνες στα πολικά νερά έχουμε αύξηση του αριθμού των διατόμων και επομένως αύξηση τροφής).

Τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα αποτελούν χρήσιμους δείκτες θερμοκρασίας.

Αναφέρουμε ενδεικτικά:

Αρκτικά και Ανταρκτικά είδη: *Neogloboquadrina dutertrei*, *Neogloboquadrina pachyderma*

Εύκρατα: *Globigerina bulloides*, *Globorotalia inflata*, *Globorotalia crassula*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Globorotalia hirsuta*.

Θερμά-Τροπικά: *Orbulina universa*, *Globigerinella siphonifera*, *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Globorotalia tumida*, *Globorotalia scitula*, *Sphaeroidinella dehiscens*, *Globorotalia menardii*.

Γ) Από μελέτες φαίνεται ότι τα είδη ζουν σταθερά στο ίδιο βάθος εκτός από το είδος *Orbulina universa*, το μέγεθος του οποίου είναι αντιστρόφως ανάλογο με το βάθος που ζει.

Υπάρχουν είδη που ζουν σε περιβάλλοντα διαφορετικής πυκνότητας νερού. Εξάλλου η θερμοκρασία μεταβάλλεται με το βάθος. Αναφέρονται τα είδη: *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, τα οποία ζουν σε αβαθή περιβάλλοντα, τα είδη *Globorotalia menardii*, *Puleniatina obliqueoculata* που ζουν σε μεγαλύτερο βάθος και σε ακόμα μεγαλύτερο βάθος τα *Globorotalia tumida*, *Globorotalia truncatulinoides*.

Στον καθορισμό των κλιματικών συνθηκών με βάση τις συγκεντρώσεις πλαγκτονικών τρηματοφόρων πρέπει να λαμβάνεται υπόψη το βάθος.

Δ) Το φως έχει σχέση με την παροχή τροφής και όχι απευθείας με τα τρηματοφόρα. Παρατηρήθηκε σε διάφορες μελέτες ότι σε διαφορετικές θερμοκρασίες οι πανίδες δεν διέφεραν μεταξύ τους κι από αυτό συμπεραίνουμε ότι μεταξύ των δύο θέσεων λήψεως δειγμάτων υπάρχει μεγάλη σχέση προς το γεωγραφικό πλάτος.

Ε) Το περιβάλλον ιζηματογένεσης παίζει πολλές φορές σημαντικό ρόλο. Σε πολλές περιπτώσεις, η απουσία πλαγκτονικών τρηματοφόρων στα ιζήματα οφείλεται σε ιζήματα με άμμους και αργίλους.

Είναι αναγκαίο επομένως να μην υπάρχουν αιωρούμενα ιζήματα για την ανάπτυξη πλαγκτονικών τρηματοφόρων (απαιτείται καθαρότητα ιζήματος).

Στ) Η αλμυρότητα, γενικά, δεν αποτελεί ρυθμιστικό παράγοντα. Αναφέρονται όμως είδη τα οποία ευδοκιμούν σε συγκεκριμένα ποσοστά αλμυρότητας.

8.3. Οικολογία

Τα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα χρησιμοποιούνται ευρέως στις παλαιωκεανογραφικές και παλαιοκλιματικές αναπαραστάσεις (και κατά συνέπεια στη διάκριση των "αρκτικών", "υποαρκτικών", "μεταβατικών", "υποτροπικών" και "τροπικών" πανιδικών επαρχιών. Παρόλα αυτά, οι επαρχίες αυτές δεν αντικατοπτρίζουν απολύτως τις κατανομές των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων στα επιφανειακά ύδατα. Οι κατανομές συχνότητας διαφόρων ειδών καθώς και οι μέγιστες τιμές των κατανομών αυτών, στην πραγματικότητα υφίστανται ουσιαστικές αλλαγές κατά τη διάρκεια του χρόνου οι οποίες οφείλονται στις εποχιακές μεταβολές των υδρογραφικών συνθηκών. Η λεπτομερής μελέτη του υδρογραφικού καθεστώτος συνήθως διαφωτίζει τους παράγοντες που προκαλούν τη διαφοροποίηση μεταξύ των συγκεντρώσεων των επιφανειακών υδάτων και των συγκεντρώσεων του πυθμένα. Παραδείγματος χάρη, η κυκλοφορία των υδάτων μπορεί να δημιουργήσει και να διατηρήσει υδάτινα σώματα αποτελούμενα από συγκεκριμένες ομάδες ειδών.

Λόγω των προτιμητέων θερμοκρασιακών ευρών που παρατηρήθηκαν για μεμονωμένα είδη πλαγκτονικών Τρηματοφόρων, ορισμένα είδη θεωρούνται ότι προτιμούν περιβάλλοντα θερμών υδάτων, ενώ άλλα περιβάλλοντα ψυχρών υδάτων. Επιπλέον, ορισμένα είδη φαίνεται πως ευδοκιμούν σε περιοχές όπου επικρατούν ανοδικά ρεύματα και συνεπώς επηρεάζονται από επιπλέον περιβαλλοντικές παραμέτρους όπως είναι η διαθεσιμότητα τροφικών στοιχείων.

Η ποικιλότητα των πλαγκτονικών ειδών στην οριζόντια, κατακόρυφη και εποχική κατανομή επηρεάζεται άμεσα από τις μεταβολές των υδρογραφικών συνθηκών στην ανώτερη υδάτινη στήλη. Ετσι, περιοχές όπου επικρατούν απότομες μεταβολές και πολύ ασταθή θερμικά περιβάλλοντα, χαρακτηρίζονται από πολλαπλές εποχικές συγκεντρώσεις των πλαγκτονικών Τρηματοφόρων.

Η δυναμική αλληλεπίδραση μεμονωμένων οργανισμών και πληθυσμών με τα φυσικά και βιοτικά στοιχεία του περιβάλλοντος είναι μεγάλης σημασίας, προκειμένου να καταλάβουμε τα ποικίλα χαρακτηριστικά των ωκεάνιων οικοσυστημάτων.

Ανάμεσα στα χαρακτηριστικά αυτά είναι:

- η παραγωγικότητα των ωκεανών,
- οι παράγοντες που ελέγχουν την κατανομή και το εύρος των οργανισμών σε μια γεωγραφική περιοχή,
- η αφθονία και η γονιμότητα των ειδών,
- η παροχή ηλιακής ενέργειας στο θαλάσσιο οικοσύστημα και
- η ποιοτική και ποσοτική ανάλυση των απολιθωμάτων για την αναβίωση παλαιών περιβαλλόντων και την ερμηνεία της ιστορίας της Γης.

Τα σύγχρονα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα είναι μείζονος σημασίας για τη μελέτη των πρόσφατων και παλαιών οικοσυστημάτων, εξαιτίας της ευρείας εμφάνισής τους στα ιζήματα των ωκεανών και εξαιτίας του γεγονότος ότι φτιάχνουν ανθρακικά κελύφη που συμβάλλουν ουσιαστικά στη σύσταση των πανίδων των μικροαπολιθωμάτων.

Τα πλαγκτονικά Τρηματοφόρα και τα κοκολιθωφόρα σε συνδυασμό με τα διάτομα και τα ραδιολάρια, παρέχουν συνεχή και εμφανή στοιχεία για την αναβίωση του παλιοκλίματος, της οικολογίας και της γεωλογικής ιστορίας της Γης.

Ετσι, η αποσαφήνιση της πρόσφατης οικολογίας των οργανισμών, όπως προκύπτει από αναλύσεις πληθυσμών και βιοκοινωνιών στο φυσικό τους περιβάλλον, καθώς και η πειραματική μελέτη περιβαλλοντικών παραγόντων που ελέγχουν την ανάπτυξή τους, τη ζωτικότητα τους και την τελική μορφολογία του κελύφους μέσω προσεκτικών εργαστηριακών αναλύσεων, είναι μεγάλης σημασίας για να καταλάβουμε και να γνωρίσουμε τα σύγχρονα οικοσυστήματα και να φτιάξουμε ένα συνδυαστικό κρίκο παλαιών και σύγχρονων περιβαλλόντων.

Οι σημαντικές έννοιες που ενδιαφέρουν για την αναβίωση παλαιών περιβαλλόντων είναι:

- Γεωγραφική κατανομή των ειδών και περιβάλλον διαβίωσης στο νερό (ορίζοντες ζωής και θανάτου).
- Ζωτικότητα και χρόνος ζωής (εν μέρει γνωστό από την τελική μορφολογία του κελύφους), σε συνδυασμό με σημαντικούς περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως ποιότητα και ποσότητα φωτός, θερμοκρασία, αλμυρότητα και είδος και ποσότητα τροφής.
- Εποχιακή κατανομή και γεωγραφικό πρότυπο πληθυσμών.

- Κοινωνική διάρθρωση
- Ερμηνεία της αυτοοικολογίας σε σχέση με την συνοικολογία των ειδών.

8.4. Κατανομή των Πλαγκτονικών Τρηματοφόρων

Οριζόντια Κατανομή

Οι πρώτες περιγραφές πλαγκτονικών τρηματοφόρων οφείλονται στον D' Orbigny (1826). Τότε, επικρατούσε η άποψη ότι τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα ζουν στον πυθμένα. Σύγχρονες μελέτες, όσον αφορά την γεωγραφική εξάπλωση διαφόρων ειδών, βασισμένες σε σύγχρονες παρατηρήσεις, απέδειξαν την ευρεία εμφάνιση των πλαγκτονικών τρηματοφόρων γενικότερα στην επιφάνεια του νερού όσο και σε βαθύτερα στρώματα αυτού.

Γενικά, οι συγκεντρώσεις πλαγκτονικών τρηματοφόρων διακρίνονται σε 5 μεγάλες ομάδες πανίδων.

- 1) πολικές
- 2) υποπολικές
- 3) μεταβατικές-εποχιακές
- 4) υποτροπικές
- 5) τροπικές

Αν και η εξάπλωση των ειδών σε διάφορες γεωγραφικές επαρχίες φαίνεται ότι σχετίζεται με την θερμοκρασία των υδάτων, οι παράγοντες που ελέγχουν την αφθονία και το εύρος των πλαγκτονικών τρηματοφόρων είναι μάλλον πιο πολύπλοκοι. Άλλοι παράγοντες εκτός από τη θερμοκρασία και την αλμυρότητα είναι:

- το είδος και η αφθονία τροφής
- σύσταση της τροφής
- καθαρότητα των υδάτων
- υδροδυναμική των υδάτων (ρεύματα).

Εποχιακή κατανομή

«Διάφορες ομάδες ειδών αντικαθιστούν η μια την άλλη σε εποχιακό επίπεδο».

Η περιοχή ανοδικών ρευμάτων συνδέεται με την αφθονία μικρού μεγέθους πλαγκτονικών τρηματοφόρων όπως είναι τα είδη *Globigerina bulloides* και *Turborotalita quinqueloba*.

Τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα με κέλυφος μεγαλύτερο των 333μm που βρέθηκαν κατά την περίοδο Ιουλίου-Αυγούστου, ήταν πιο άφθονα στην ευφωτική ζώνη, με τους περισσότερους πληθυσμούς να σχετίζονται με τα μέγιστα επίπεδα παραγωγικότητας και χλωροφύλλης.

Πληθυσμοί ώριμων τρηματοφόρων μεγαλύτερων των 333μm, που βρέθηκαν το Νοέμβριο-Δεκέμβριο ήταν λιγότερο άφθονα κατά έναν παράγοντα (από τους έξι που ελέγχουν την εξάπλωση των ειδών) απ' ό,τι την περίοδο Ιουλίου-Αυγούστου. Υπήρχε μεγάλη μείωση στον αριθμό των ψυχρών υδάτων από 74% της συνολικής συγκέντρωσης Ιουλίου και Αυγούστου σε 10% κατά τον Νοέμβριο-Δεκέμβριο. Επίσης, η επί τις % παρουσία των ειδών θερμών υδάτων ανέβηκε από 29% κατά τον Ιούλιο-Αύγουστο σε 68%.

Η αλλαγή της πανίδας των πλαγκτονικών τρηματοφόρων στην περίπτωση αυτή δεν έχει σχέση με διαφοροποιήσεις στη θερμοκρασία αλλά με την παραγωγή τροφής.

Τα εποχιακά είδη είναι *Globigerina bulloides* και *Orbulina universa* (καλοκαιρινά είδη).

Μια εμφανής ανθρακική κρούστα χαρακτηρίζει το κέλυφος της αριστερόστροφα περιελιγμένης *Neogloboquadrina pachyderma* κατά την διάρκεια της εποχιακής υψηλής παραγωγικότητας (χειμώνας-υποαρκτικές θερμοκρασίες). Οι δεξιόστροφα περιελιγμένες *Neogloboquadrina pachyderma* με λεπτότερη κρούστα εμφανίζονται κατά τη διάρκεια του χρόνου, αλλά αφθονούν κατά την διάρκεια θερμών περιόδων, σε περιόδους όπου το φυτοπλαγκτόν αφθονεί.

Κάθετη Κατανομή (βάθος)

Το προτιμητέο βάθος διαμονής σχετίζεται με την μορφολογία του κελύφους, την ύπαρξη συμβιωτών, την διακόσμηση κελύφους και εξαρτάται από τον κύκλο αναπαραγωγής. Τα ακανθώδη κέλυφη, όπως είναι το κέλυφος της ομάδας των *Globigerinids*, υπάρχουν πολύ άφθονα στα επιφανειακά ύδατα ενώ μερικά μη ακανθώδη κέλυφη βρίσκονται σε μεγαλύτερο βάθος.

Ο κάθετος διαχωρισμός των ειδών είναι περισσότερο εμφανής σε θερμά ύδατα από ό,τι σε ψυχρά, εξαιτίας της ευρείας ποικιλότητας των φυσικών και βιοτικών μεταβλητών.

μια ακολουθία ειδών, προοδευτικά πηγαίνοντας από την επιφάνεια προς τα βαθύτερα σημεία: *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*.

Η *Neogloboquadrina dutertrei* (κέλυφος χωρίς άκανθες) παρουσιάζει μεγάλη αφθονία στα 25-50μ. Αυτό είναι το διάστημα που αντιστοιχεί στο βαθύ θερμοκλινές που αποτελεί περιοχή

υψηλής παραγωγικότητας. Σε αντίθεση, τα είδη με ακανθώδες κέλυφος *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus* μαζί με τα μη ακανθώδη *Globigerinita glutinata*, ήταν πιο άφθονα ακριβώς στο στρώμα ανάμειξης των υδάτων.

Συμπερασματικά, μπορούμε να πούμε ότι τα είδη που είναι ευαίσθητα στην παράμετρο αλμυρότητα είναι τα ακόλουθα: *Globigerinoides obliquus*, το οποίο παρουσιάζει προτίμηση σε υψηλής αλμυρότητας ύδατα, *Globigerina falconensis*, το οποίο σχετίζεται με υψηλή αλμυρότητα, *Globorotalia menardii*, χαμηλής αλμυρότητας είδος και *Globigerinoides sacculifer*, η αφθονία του οποίου εξαρτάται από την αλμυρότητα με υψηλές συγκεντρώσεις στα μεσαία πλάτη του Ατλαντικού.

Τα πλέον χαρακτηριστικά είδη θερμοκρασίας των υδάτων θεωρούνται τα *Globigerinita glutinata*, *Turborotalita quinqueloba*, *Globorotalia scitula*, τα οποία είναι χαρακτηριστικά είδη ψυχρών υδάτων, ενώ τα *Globigerinella siphonifera* *Globigerinoides obliquus*, *Globigerinoides trilobus*, *Globoturborotalita apertura*, *Globorotalia menardii* θεωρούνται είδη θερμών υδάτων.

Τα είδη που θεωρούνται δείκτες θαλάσσιας παραγωγικότητας είναι: *Globoturborotalita apertura*, το οποίο θεωρείται χαρακτηριστικό είδος oligοτροφικών συνθηκών, *Globigerina bulloides*, *Turborotalita quinqueloba* και *Neogloboquadrina acostaensis*, τα οποία είναι χαρακτηριστικά ευτροφικά είδη.

Η αντικατάσταση που συμβαίνει στα είδη του γένους *Globorotalia* όπου το είδος *G. menardii* αντικαθίσταται από το είδος *G. conomiozea*, με κωνικό κέλυφος, δείχνει ψύχρανση των υδάτων.

9. Παλαιοκλιματική Ανάλυση

9.1. Μέθοδοι μέτρησης παλαιοθερμοκρασιών με τη χρήση των σταθερών ισοτόπων οξυγόνου

9.1.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Ο προσδιορισμός παλαιοθερμοκρασιών με τα ισότοπα οξυγόνου είναι η πιο γνωστή και η πιο διαδεδομένη από τις ποικίλες γεωχημικές μεθόδους για την ερμηνεία των παλαιοπεριβαλλόντων. Αυτό συμβαίνει διότι η θεωρία πίσω από τον μηχανισμό αυτών των τεχνικών είναι κατανοητή στα πλαίσια φυσικών και χημικών ορίων και τα σφάλματα των φυσιολογικών παραγόντων είναι σχετικά μικρά.

Η ιδέα της χρησιμοποίησης των ισοτόπων οξυγόνου που βρίσκονται στη σύσταση των απολιθωμάτων για τον καθορισμό των παλαιοπεριβαλλοντικών συνθηκών, αναπτύχθηκε για πρώτη φορά από τον H. C. Urey (1947). Η πρωταρχική εφαρμογή που είχε στο μυαλό του ήταν ο διαχωρισμός θαλάσσιων και υφάλμυρων απολιθωμάτων, αλλά από την μελέτη της θεωρίας της συμπεριφοράς των ισοτόπων η δυνατότητα προσδιορισμού παλαιοθερμοκρασιών έγινε σύντομα φανερή.

Ακριβείς προσδιορισμοί στη σύσταση με ισότοπα C γίνονται εφικτοί σαν παράγωγα της ανάλυσης ισοτόπων O. Παρόλο που οι παράγοντες που ελέγχουν την σύσταση των απολιθωμάτων σε ισότοπα C είναι πολύπλοκοι, χρήση αυτών γίνεται για τις περιβαλλοντικές ερμηνείες και ιδιαίτερα για τον διαχωρισμό θαλάσσιων από χερσαίες συνθήκες.

Ισότοπα άλλων στοιχείων μπορούν επίσης να χρησιμοποιηθούν σε παλαιοοικολογικές μελέτες. Μερικές εργασίες έχουν γίνει για τον υπολογισμό ισοτόπων Ca και Mg σε σκελετικό υλικό καθώς επίσης και μελέτες ισοτόπων θείου τα οποία έχουν επίδραση στη βιολογική δραστηριότητα.

9.1.2. ΦΥΣΙΚΗ ΧΗΜΕΙΑ

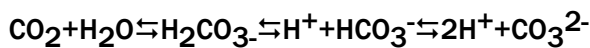
Οι πιο γνωστές εφαρμογές της μελέτης των ισοτόπων στην γεωλογία, βασίζονται στη διάσπαση των ραδιενεργών ισοτόπων όπως το U^{238} , K^{40} και ο C^{14} με σκοπό το προσδιορισμό της γεωλογικής ηλικίας. Σ' αυτό το κεφάλαιο θα συζητηθούν οι εφαρμογές των σταθερών, μη-ραδιενεργών ισοτόπων του οξυγόνου και του άνθρακα. Περίπου το 99,76%

του ατμοσφαιρικού οξυγόνου αποτελείται από το ισότοπο O^{16} , 0,04% από το O^{17} και 0,20% από O^{18} (Nier, 1950). Δύο σταθερά ισότοπα του C, C^{12} και C^{13} , επίσης βρίσκονται σε φυσικά υλικά με ποσοστό 98,9% και 1,1%. Το ραδιενεργό ισότοπο C^{14} επίσης υπάρχει στη φύση σε μικρά ποσά.

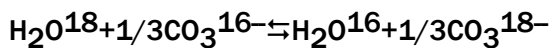
Επειδή τα ισότοπα ενός στοιχείου διαφέρουν μόνον στον αριθμό των νετρονίων στον ατομικό πυρήνα, συμπεριφέρονται παρόμοια αλλά όχι ταυτόσημα στις χημικές αντιδράσεις.

Η αμυδρή διαφορά βάρους επίσης προκαλεί διαφορετική συμπεριφορά στις φυσικές αντιδράσεις. Οι φυσικές και χημικές διαφορές έχουν σαν αποτέλεσμα τις διαφορές σε αναλογία των ισοτόπων οξυγόνου στο σκελετικό υλικό. Όσο μεγαλύτερες είναι οι διαφορές του ατομικού βάρους τόσο μεγαλύτερη είναι η κλασματοποίηση των φυσικών και χημικών διεργασιών. Έτσι στην περίπτωση του οξυγόνου, διαφορές στην σχετική αφθονία μεταξύ του O^{18} και O^{16} θα είναι μεγαλύτερες από εκείνες μεταξύ του O^{17} και O^{16} ή O^{17} και O^{18} . Παρακάτω θα θεωρήσουμε τις διαφορές στην σχετική αφθονία των O^{18} και O^{16} διότι μετριοούνται πιο εύκολα.

Τα άτομα του οξυγόνου και του άνθρακα είναι παρόντα στους ανθρακικούς σκελετούς με την μορφή του ιόντος CO_3^{2-} . Κατά τη διάρκεια της διεργασίας σχηματισμού σκελετού αυτά τα ιόντα πρέπει υποθετικά να είναι σε χημική ισορροπία με το οξυγόνο και τον άνθρακα του νερού μέσα στο οποίο ο σκελετός σχηματίζεται μέσα από μία σειρά χημικών αντιδράσεων.



Εξαιτίας των αμυδρών χημικών διαφορών, τα διαφορετικά ισότοπα οξυγόνου και άνθρακα δεν συμπεριφέρονται με τον ίδιο τρόπο σε αυτήν την σειρά των αντιδράσεων κι έτσι για να ελαττωθεί η ελεύθερη ενέργεια του συστήματος οι ισοτοπικές αναλογίες στα διάφορα μέλη των αντιδράσεων διαφέρουν. Καθώς εμείς ενδιαφερόμαστε για το τελευταίο μέλος αυτής της σειράς των αντιδράσεων, μπορούμε να απλοποιήσουμε την αντίδραση για να δείξουμε την ισοτοπική ανταλλαγή του νερού και ανθρακικού ιόντος:



Η σταθερά ισορροπίας K για αυτήν την αντίδραση είναι:

$$K = \frac{[H_2O^{16}][CO_3^{18-}]^{1/3}}{[H_2O^{18}][CO_3^{16-}]^{1/3}}$$

όπου οι ποσότητες στις αγκύλες δείχνουν μοριακές συγκεντρώσεις. Για απλοποίηση, ο παράγοντας κλασματοποίησης α χρησιμοποιείται συνήθως στην συζήτηση του ισοτοπικού διαχωρισμού ή της κλασματοποίησης. Αυτός ο παράγοντας κλασματοποίησης για την παραπάνω αντίδραση είναι:

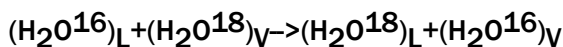
$$\alpha = \frac{(O^{18}/O^{16})_{CO_3^{2-}}}{(O^{18}/O^{16})_{H_2O}}$$

$$\text{ή } (O^{18}/O^{16})_{CO_3^{2-}} = \alpha (O^{18}/O^{16})_{H_2O}$$

όπου $(O^{18}/O^{16})_{CO_3^{2-}}$ δίνει τον λόγο του O^{18} προς O^{16} στο ανθρακικό ιόν και $(O^{18}/O^{16})_{H_2O}$ δίνει τον λόγο των αντίστοιχων ισοτόπων στο νερό. Εάν τα ισότοπα έχουν ίδια χημική συμπεριφορά τότε το α και το K γίνονται ίσα με 1. Στην πραγματικότητα, στους $25^\circ C$, το $\alpha = 1,021$ για την παραπάνω αντίδραση, το οποίο δείχνει ότι το O^{18} συγκεντρώνεται ελαφρώς περισσότερο στο ανθρακικό ιόν παρά στο νερό. Όπως θα δούμε παρακάτω, η εξάρτηση της θερμοκρασίας από τον παράγοντα κλασματοποίησης κάνει δυνατό τον προσδιορισμό παλαιοθερμοκρασιών.

Η παραπάνω σχέση δείχνει ότι σε μία δεδομένη θερμοκρασία η αναλογία O^{18}/O^{16} στο ανθρακικό ιόν ποικίλει άμεσα από τον λόγο O^{18}/O^{16} στο νερό με το οποίο το ανθρακικό ιόν έχει εξισωθεί. Με άλλα λόγια εάν το α έχει μία σταθερή τιμή, η τιμή του $(O^{18}/O^{16})_{CO_3^{2-}}$ ποικίλει άμεσα από το $(O^{18}/O^{16})_{H_2O}$. Ετσι οποιοσδήποτε παράγοντας προκαλεί την αλλαγή του $(O^{18}/O^{16})_{H_2O}$ φαίνεται στην τιμή του $(O^{18}/O^{16})_{CO_3^{2-}}$.

Οι Epstein and Mayeda (1953) καθώς και άλλοι ερευνητές έδειξαν ότι ο λόγος $(O^{18}/O^{16})_{H_2O}$ δεν είναι σταθερός και κατά έναν τρόπο μπορεί αυτός να συσχετιστεί με περιβαλλοντολογικούς παράγοντες. Η βασική αιτία αυτών των μεταβολών είναι ότι κατά τη φυσική διεργασία της εξάτμισης, μόρια νερού κλασματοποιούνται εξ'αιτίας του περιεχομένου τους σε ισότοπα οξυγόνου. Αυτή η κλασματοποίηση σχηματικά αντιπροσωπεύεται από :



όπου $(H_2O^{16})_L$ είναι η αφθονία των μοριακών στοιχείων σε υγρή φάση, $(H_2O^{18})_V$ η αφθονία των μοριακών στοιχείων σε αέρια φάση κλπ. Η κλασματοποίηση των ισοτόπων αντιπροσωπεύεται από:

$$a=(O^{18}/O^{16})_L / (O^{18}/O^{16})_V$$

Στους 25°C, η αξία του a γι'αυτήν την φυσική αντίδραση είναι $a=1,008$. Δηλαδή, ο λόγος του H_2O^{18} προς H_2O^{16} στην υγρή φάση είναι κατά 0.8% υψηλότερος από τον λόγο H_2O^{18}/H_2O^{16} στην αέρια φάση. Αυτή η φυσική κλασματοποίηση οφείλεται στη διαφορά της πίεσης των ατμών του μορίου του H_2O^{16} το οποίο έχει υψηλότερη πίεση ατμών, συνεπώς εξατμίζεται στην αέρια φάση πιο άμεσα από το μόριο H_2O^{18} . Όταν το νερό εξατμίζεται η αέρια φάση θα έχει λόγο H_2O^{18}/H_2O^{16} που θα είναι 0,8% χαμηλότερη από την υγρή φάση. Έτσι, όταν νερό συμπυκνώνεται από την αέρια φάση σε υγρή, το υγρό θα έχει λόγο H_2O^{18}/H_2O^{16} που θα είναι 0,8% υψηλότερος από τον λόγο στην υγρή φάση από την οποία σχηματίζεται.

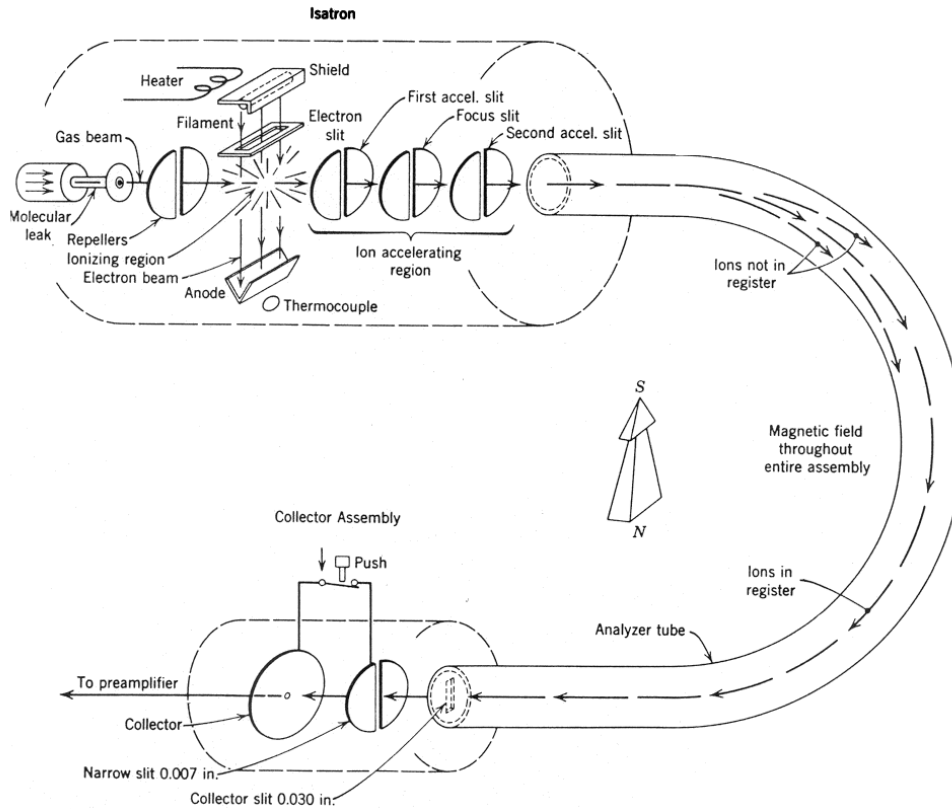
9.1.3. ΜΕΤΡΗΣΗ ΤΩΝ ΙΣΟΤΟΠΙΚΩΝ ΑΝΑΛΟΓΙΩΝ

Οι ισοτοπικές αναλογίες του οξυγόνου και του άνθρακα μετριοούνται με τον φασματογράφο μάζας το οποίο είναι ένα όργανο σχεδιασμένο από τον Nier. Αυτό το σύστημα απαιτεί το δείγμα να είναι στην μορφή αερίου. Διοξείδιο του άνθρακα χρησιμοποιείται ως αέριο εξ'αιτίας της ευκολίας παρασκευής του και χειρισμού του. Το CO_2 παρασκευάζεται από το δείγμα με αντίδραση με ορθοφωσφορικό οξύ. Η μέθοδος παρασκευής είναι χρήσιμη διότι χημική κλασματοποίηση μπορεί να λαμβάνει χώρα κατά την αντίδραση του οξέως:



Απ'ότι φαίνεται από την αντίδραση μόνο τα 2/3 του O_2 του δείγματος πηγαίνει στο CO_2 . Το υπόλοιπο αντιδρά με τα ιόντα υδρογόνου και σχηματίζει H_2O .

Το CO_2 εισάγεται μέσα στον φασματογράφο μάζας. Κατά την είσοδο του ιονίζεται από βομβαρδισμό ηλεκτρονίων σε ιόντα διοξειδίου του άνθρακα. Τα ιόντα επιταχύνονται μέσα σε ένα ηλεκτροστατικό πεδίο και κατόπιν αναδύονται μέσα σε ένα μαγνητικό πεδίο. Κατόπιν τα ιόντα διαθλώνται σε ένα ποσοστό το οποίο εξαρτάται από την μάζα τους (τα ελαφρύτερα ιόντα διαθλώνται περισσότερο από τα βαρύτερα ιόντα). Τα ιόντα καταλήγουν σε συλλέκτες και το ποσό του φορτίου, το οποίο μετρείται με τη βοήθεια ηλεκτρικού ρεύματος, θα είναι ανάλογο με τον αριθμό των ιόντων κάθε μάζας. Η ακρίβεια των μετρήσεων των ισοτόπων μεγαλώνει ύστερα από σύγκριση του δείγματος μας με τις τιμές ενός πρότυπου δείγματος.



9.1.4. ΜΕΤΡΗΣΗ ΠΑΛΑΙΟΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΩΝ ΜΕ ΤΑ ΙΣΟΤΟΠΑ ΤΟΥ ΟΞΥΓΟΝΟΥ

Είναι γενικά αποδεκτή από τους παλαιοκλιματολόγους η ακόλουθη αρχή: όταν υπάρχει παραπάνω από ένα σταθερό ισότοπο σε ένα κοινό στοιχείο (όπως το οξυγόνο, το υδρογόνο, ο άνθρακας), κατά την αλλαγή της κατάστασης της ύλης (π.χ. από την υγρή φάση στην αέρια ή, από την στερεά φάση στην υγρή), ή κατά τις χημικές και βιολογικές μεταβολές, παρατηρείται αλλαγή στο ποσοστό των βαρύτερων ισωτόπων, η οποία είναι συνάρτηση της θερμοκρασίας, στην οποία σημειώνεται η αλλαγή της κατάστασης της ύλης. Είναι επομένως προφανές ότι μπορούμε να προσδιορίσουμε στοιχεία παλαιοθερμοκρασιών από την ισοτοπική σύσταση ενός απολιθώματος.

Έχουν γίνει πολλές μελέτες με την χρήση διαφόρων ισοτοπικών αναλογιών όπως $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$, $^{41}\text{K}/^{39}\text{K}$ που εξαρτώνται από την θερμοκρασία (LIBBY 1972). Ξεχωριστή είναι η εργασία του Αμερικάνου νομπελίστα UREY ο οποίος πειραματίστηκε σε Ιουρασικούς και Κρητιδικούς βελεμνίτες της Σκωτίας, μελετώντας τις αλλαγές των ισωτόπων οξυγόνου στο CaCO_3 .

Υπάρχουν ως γνωστόν τρία ισότοπα οξυγόνου, ^{16}O , ^{17}O , ^{18}O , στο νερό, σ'όλες του τις φάσεις, αφού τα 8/9 του όγκου του νερού είναι οξυγόνο. Το ποσοστό ^{17}O (0,04%) είναι αμελητέο γι αυτό αγνοείται ενώ το ^{18}O βρίσκεται σε ποσοστό 0,02%. Τα πιο σπουδαία ισότοπα του νερού είναι: $^1\text{H}_2^{16}\text{O}$, $^1\text{H}^2\text{H}^{16}\text{O}$ και $^1\text{H}_2^{18}\text{O}$ και βρίσκονται σε αναλογίες 997600, 320 και 2000 μέρη στο εκατομμύριο, αντίστοιχα. Θα εξετάσουμε εδώ, πως το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) επηρεάζεται από τα ατμοσφαιρικά φαινόμενα (το δευτέριο - ^2H - και το βαρύ υδρογόνο υφίστανται παρόμοιες αλλαγές). Οι μετρήσεις γίνονται με φασματογράφο μάζας.

Δεδομένου ότι το ^{18}O είναι σταθερό ισότοπο, το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) δεν αλλάζει με το χρόνο. Όταν όμως το οξυγόνο ανταλλάσσεται μεταξύ διαφορετικών ουσιών, κάτω από διαφορετικό θερμικό περιβάλλον ή όταν το νερό αλλάζει φάση, τότε η αναλογία των ισotόπων οξυγόνου στο κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) μεταβάλλεται, και μάλιστα εκλεκτικά, με τη θερμοκρασία, καθώς το οξυγόνο περνάει από τη μια φάση στην άλλη, όπως ακριβώς η απόσταξη διαχωρίζει ουσίες διαφορετικού βαθμού πητικότητας. Αυτό ακριβώς συμβαίνει στα ισότοπα οξυγόνου κατά την εξάτμιση στην επιφάνεια των ωκεανών και σ'όλες τις διεργασίες συμπύκνωσης που ακολουθούν. Κάτι ανάλογο επίσης γίνεται όταν βιολογικοί οργανισμοί χρησιμοποιούν το νερό του ωκεανού, δηλαδή το CO_2 και διαλυτό στο νερό όξινο ανθρακικό ασβέστιο, για να φτιάξουν CaCO_3 για τα κελύφη τους.

Οι παράγοντες κλασματοποίησης του ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), που αντιστοιχούν σε ισορροπία μεταξύ των διαφόρων φάσεων του νερού, είναι οι εξής: Η πίεση ατμού του βαρέως ισotόπου H_2^{18}O , είναι μικρότερη από αυτή του H_2^{16}O , το δε κλάσμα πίεσης ατμού του $\text{H}_2^{18}\text{O}/\text{H}_2^{16}\text{O}$ είναι μικρότερο (0,990) από το αντίστοιχο κλάσμα για το CaCO_3 και το υγρό νερό (1,025), στους 25°C .

Αποτέλεσμα αυτής της κλασματοποίησης είναι ότι το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) είναι πάντα μικρότερο στην ατμόσφαιρα από ότι στον ωκεανό ή στα προϊόντα συμπύκνωσης, γιατί κατά τη συμπύκνωση σταγονιδίων νερού ή πάγου, από την αέρια φάση, η εκλεκτική διεργασία είναι τέτοια, ώστε να υπάρχουν, περισσότερα βαριά ισotόπα στην υγρή και στερεή φάση. Το ίδιο συμβαίνει και κατά το σχηματισμό του CaCO_3 στα κελύφη των διαφόρων οργανισμών: Η ποσότητα του βαρέως ισotόπου ^{18}O στο ανθρακικό ασβέστιο είναι μεγαλύτερη από αυτή στο νερό.

Όλες αυτές οι κλασματοποιήσεις εξαρτώνται από τη θερμοκρασία στην οποία συμβαίνουν (αφού μεταβολή της θερμοκρασίας είναι συνδεδεμένη με τη μεταβολή της κινητικής ενέργειας των μορίων και μεταβολή της μάζας). Έτσι το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) στους υδρατμούς της ατμόσφαιρας εξαρτάται από τη θερμοκρασία της επιφάνειας των τροπικών ωκεανών, όπου γίνεται το μεγαλύτερο μέρος της εξάτμισης στη γη. Το ίδιο κλάσμα στα πολικά παγοκαλύμματα, εξαρτάται από το αντίστοιχο κλάσμα στους υδρατμούς της ατμόσφαιρας και από τη θερμοκρασία που επικρατεί μέσα στην ατμόσφαιρα στο επίπεδο συμπύκνωσης, κατά το χρόνο του σχηματισμού χιονιού, πάνω από το στρώμα πάγου. Τέλος, το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) στα ιζήματα του CaCO_3 , που αποτίθενται στο βυθό των ωκεανών, με το θάνατο των οργανισμών, εξαρτάται από τη θερμοκρασία του νερού στα βάθη εκείνα που έζησαν οι οργανισμοί.

Είναι λοιπόν προφανές ότι, αν μετρηθούν τα κλάσματα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), στους ωκεανούς και την ατμόσφαιρα, οι διαφορές τους μπορεί να μας δώσουν τις εξής παραμέτρους θερμοκρασίας:

- 1) Σε παγοκαλυμμένες επιφάνειες δείχνουν τη θερμοκρασία της ατμόσφαιρας τη στιγμή που αρχίζει να σχηματίζεται το χιόνι.
- 2) Στο CaCO_3 των ωκεανών (που προέρχεται από κατάλοιπα πλαγκτονικών ειδών, είτε της επιφάνειας, είτε διαφόρων βαθών), δείχνουν τις θερμοκρασίες νερού, στα στρώματα εκείνα όπου ζούσαν οι οργανισμοί αυτοί.
- 3) Στο CaCO_3 του πυθμένα των ωκεανών (που προέρχεται από κατάλοιπα των εκεί ζώντων βενθονικών ειδών), δείχνουν τη θερμοκρασία του πυθμένα των ωκεανών, όταν ζούσαν οι οργανισμοί αυτοί.

Οι τιμές αυτές εκφράζονται συνήθως σαν σχετικές αποκλίσεις δ , της τιμής του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) κάποιου δείγματος όπου το οξυγόνο μεταπηδά σε διάφορες φάσεις (π.χ. σε δείγμα ατμοσφαιρικών κατακρημνισμάτων) από την τιμή του κλάσματος αυτού, που έχει βρεθεί σε πρότυπο (standard) μέσο ωκεάνιο νερό, "SMOW" (standard mean ocean water). Οι τιμές δ δίδονται σε μέρη ανά 1000 (‰).

$$\delta = \frac{[^{18}\text{O}/^{16}\text{O}]_{\text{δείγμα}} - [^{18}\text{O}/^{16}\text{O}]_{\text{SMOW}}}{[^{18}\text{O}/^{16}\text{O}]_{\text{SMOW}}}$$

Πολλοί ερευνητές, μετά από μακράς σειράς παρατηρήσεις, έχουν διατυπώσει εμπειρικές σχέσεις για την κλασματοποίηση του ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) που επιβεβαιώνουν το γεγονός ότι το

κλάσμα αυτό μεταβάλλεται με τη θερμοκρασία. Οι πιο αξιόπιστες απ'αυτές τις σχέσεις, είναι οι ακόλουθες:

Ο DANSGAARD (1964) δίνει μια τέτοια σχέση, που περιλαμβάνει τις σημερινές μέσες ετήσιες τιμές του δ (από παρατηρήσεις βροχοπτώσεων) σε σχέση με τη μέση ετήσια θερμοκρασία, που δείχνουν σχεδόν γραμμική συσχέτιση σε τόπους με ωκεάνιο τύπο κλίματος. Συγκεκριμένα, η μέση ετήσια θερμοκρασία T_a του επιφανειακού αέρα και οι αποκλίσεις δρ του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) σε μια αντίστοιχη χρονοσειρά παρατηρήσεων μέσης ετήσιας βροχόπτωσης, συνδέονται με την εμπειρική σχέση:

$$0.7T_a = \delta r + 13.6$$

από την οποία προκύπτει ότι το κλάσμα ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) αλλάζει κατά 1‰ για μια αλλαγή της θερμοκρασίας κατά 0,7°C.

Η χρησιμότητα αυτής της σχέσης είναι μεγάλη, αφού μας δίνει τη δυνατότητα να προσδιορίζουμε τις αλλαγές που πιθανά μπορεί να έχει υποστεί η θερμοκρασία, από τους αρχαιότετους χρόνους μέχρι σήμερα και φυσικά τις τιμές των παλαιοθερμοκρασιών. Αυτό γίνεται αρκεί να προσδιορίσουμε τις τιμές των αποκλίσεων δ του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) των ισοτόπων οξυγόνου, όπως αναπτύχθηκε προηγούμενα. Στο σημείο αυτό θα πρέπει να αναφέρουμε ότι η δυνατότητά μας να χρησιμοποιήσουμε το ωκεάνιο νερό, για τον προσδιορισμό της πρότυπης τιμής SMOW πηγάζει από το γεγονός ότι ο ωκεανός είναι ο προμηθευτής του νερού των ατμοσφαιρικών κατακρημνισμάτων, το οποίο αφού ανακυκλώνεται με τις διαδικασίες εξάτμισης, συμπύκνωσης, υετόπτωσης, καταλήγει πάλι σ'αυτόν.

Μια άλλη χρήσιμη εμπειρική σχέση δίνει ο EPSTEIN (1953) όπου:

$$T_o = 0.14(\delta_F - \delta_o)^2 - 4.3(\delta_F - \delta_o) + 16.5$$

Με αυτήν την σχέση μπορεί να προσδιοριστεί η μέση θερμοκρασία T_o των ωκεανών, στην οποία σχηματίστηκαν τα κελύφη τρηματοφόρων (Foraminifera). Τα δ_F και δ_o είναι οι αποκλίσεις του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) από την πρότυπη (standard) τιμή SMOW, στα τρηματοφόρα και στο σημερινό ωκεάνιο νερό (σε βάθη ανάλογα με εκείνα που έζησαν τα τρηματοφόρα) αντίστοιχα. Επειδή δε οι διαφορές ($\delta_F - \delta_o$) κυμαίνονται μεταξύ -1 και +1, ο όρος που έχει τη διαφορά αυτή στο τετράγωνο, μπορεί να παραληφθεί, χωρίς σημαντικό σφάλμα, οπότε:

$$T_o = -4.3(\delta_F - \delta_o) + 16.5$$

Είναι προφανές ότι τις μεγαλύτερες τιμές θερμοκρασίας τις παίρνουμε όταν η διαφορά ($\delta_F - \delta_o$) παίρνει αρνητικές τιμές. Μια αλλαγή στην απόκλιση των ισοτόπων οξυγόνου κατά 1‰ αντιστοιχεί σε αλλαγή της θερμοκρασίας των ωκεανών κατά 4.3°C.

Κατά τους υπολογισμούς των τιμών των αποκλίσεων (δ) του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), σε διάφορα δείγματα, από την πρότυπη τιμή SMOW, θα πρέπει να είμαστε επιφυλακτικοί, κυρίως εξαιτίας του ότι η πρότυπη τιμή μπορεί να μην αντιπροσωπεύει μέσες συνθήκες. Αυτό μπορεί να συμβεί στις εξής περιπτώσεις:

- Τα γλυκά ύδατα έχουν μικρότερη τιμή του κλάσματος ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) από αυτή που έχουν τα νερά των ωκεανών, όπως έχει προκύψει από σημερινές παρατηρήσεις. Έτσι το νερό της θάλασσας κοντά σε ποτάμια δεν αντιπροσωπεύει τον ωκεανό, λόγω μίξης αυτού με το γλυκό νερό.
- Σε περιπτώσεις ατμοσφαιρικών κατακρημνισμάτων η αρνητική τιμή του δ είναι τόσο μεγαλύτερη όσο ψυχρότερη είναι η πηγή του κατακρημνίσματος. Έτσι σε ατμοσφαιρικά κατακρημνίσματα που δημιουργούν παγετώνες, λόγω της επαναλαμβανόμενης εξάτμισης και βροχόπτωσης ή χιονόπτωσης του νερού, στο δρόμο του από τον ωκεανό, η τιμή SMOW δεν αντιπροσωπεύει μέσες συνθήκες. Το ίδιο συμβαίνει σε περιπτώσεις ατμοσφαιρικών κατακρημνισμάτων που πέφτουν σε χαμηλά γεωγραφικά πλάτη (ή στα μεσαία γεωγραφικά πλάτη το καλοκαίρι) λόγω της διακύμανσης των θερμοκρασιών (στις οποίες γίνονται οι συμπυκνώσεις) συναρτήσεως του υψομέτρου και λόγω των αναπτυσσόμενων εκεί νεφών μεταφοράς.
- Σε περιπτώσεις προσδιορισμού του ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) στο CaCO_3 των βιολογικών σχηματισμών του βυθού, η αναλογία του κλάσματος πρέπει να διορθώνεται, γιατί αλλοιώνεται με την πάροδο του χρόνου, αφού επιπροστίθενται νέες αποθέσεις. Μόνο οι βελεμνίτες (εξαιτίας του βαρέως σκελετού τους) είναι απαλλαγμένοι από αυτό το σφάλμα.

Παρόλες τις επιφυλάξεις που διατυπώσαμε προηγουμένως, η αξία των μεθόδων προσδιορισμού παλαιοθερμοκρασιών με τα ισότοπα οξυγόνου παραμένει μεγάλη. Θα αναφέρουμε μερικούς λόγους για να το αιτιολογήσουμε αυτό.

Το σταθερό σφάλμα του δ , που εισάγεται κατά την εφαρμογή της μεθόδου ισοτόπων οξυγόνου, σε παλαιοθερμοκρασιακούς προσδιορισμούς παγετωδών αποθέσεων, είναι γύρω

στο 0.2 ανά 1000 και είναι ισότιμο με 0.3°C. Συνεπώς η μέθοδος αυτή μας επιτρέπει να ξεχωρίσουμε διαχρονικά τα στρώματα πάγου (στην στρωματογραφία των παγετώνων), σε βάθη μεγαλύτερα από αυτά που μπορούμε με άλλους τρόπους. Έτσι οι JOHNSON *et al.* (1972), έδωσαν με τη μέθοδο αυτή την εποχιακή διακύμανση της θερμοκρασίας στους πάγους της Γροιλανδίας, ηλικίας 8.300 ετών, από τα 1000 μέτρα βάθος και πάνω, ενώ με άλλες μεθόδους η στρωματογραφία των πάγων της Γροιλανδίας είχε δώσει αποτελέσματα μέχρι τα 400 μέτρα βάθους.

Όσον αφορά τα σφάλματα της μεθόδου, κατά τους προσδιορισμούς σε CaCO₃, είναι και αυτά τέτοιας τάξης μεγέθους, ώστε οι επιφυλάξεις μας να μην ανατρέπουν την αξία των συμπερασμάτων όπως αυτά της εργασίας του EMILIANI (1966α). Αυτός, με έρευνες ισοτόπων οξυγόνου στο CaCO₃ των ωκεανών, σε πολλά μέρη του κόσμου, έδειξε ότι η θερμοκρασία των επιφανειακών νερών των ωκεανών, στα μέσα πλάτη του βορείου και νοτίου ημισφαιρίου, είχε μια βραδεία πτώση τα 150 τελευταία εκατομμύρια χρόνια, από ένα μέσο όρο 23°C σε 17°C που είναι σήμερα. Εξ'άλλου η θερμοκρασία των επιφανειακών υδάτων των ωκεανών, στα ψηλά πλάτη, που τροφοδοτούν τα αβυσσικά νερά όλων των ωκεανών της Γης (και έχουν περίπου την ίδια θερμοκρασία μ'αυτά) μειώθηκε από 14°C, που ήταν 75 εκατομ. χρόνια πριν, σε 11°C, 30 εκατομ. χρόνια πριν, και από κει και πέρα πιο απότομα, σε 3°C τα τελευταία εκατομμύρια χρόνια.

Ενα άλλο παράδειγμα εφαρμογής της μεθόδου ισοτόπων οξυγόνου αποτελούν οι αναλύσεις των ισοτόπων οξυγόνου στον πυθμένα της Καραϊβικής θάλασσας, για τα τελευταία 420.000 χρόνια, όπου δίνονται οι επαναλαμβανόμενοι κύκλοι παγετώνων και ημιπαγετώνων του τεταρτογενούς (τα αποτελέσματα, για τον Ειρηνικό και τον Ατλαντικό είναι σχεδόν τα ίδια).

Είναι λοιπόν φανερό ότι, παρ'όλους τους περιορισμούς που μπαίνουν κατά την εφαρμογή των μεθόδων προσδιορισμού παλαιοθερμοκρασιών, με ισότοπα οξυγόνου, η αξία των αποτελεσμάτων έχει τεράστια παλαιοκλιματική απήχηση.

9.1.5. ΕΡΜΗΝΕΙΑ ΤΩΝ ΙΣΟΤΟΠΙΚΩΝ ΑΝΑΛΟΓΙΩΝ

Οι αλλαγές στην ισοτοπική σύσταση του πρωτογενούς ασβεστίτη, οφείλονται στις αντίστοιχες αλλαγές της ισοτοπικής σύστασης του νερού των ωκεανών, λόγω των μεταβολών των παγοκαλυμμάτων και της κλασμάτωσης που προκαλεί η θερμοκρασία και η αλμυρότητα. Τα ισότοπα του οξυγόνου, αντανακλούν τις μεταβολές μεταξύ των μεσοπαγετωδών και των

παγετωδών περιόδων, βοηθούν στην εξαγωγή συμπερασμάτων επί της θερμοκρασίας και της αλμυρότητας μιας συγκεκριμένης περιοχής, δίνουν στοιχεία για την κυκλοφορία στους ωκεανούς, αν μελετηθούν ταυτοχρόνως και τα ισότοπα του άνθρακα, και δίνουν στοιχεία τέλος, για την πρωτογενή παραγωγικότητα, τα παγκόσμια ανθρακικά αποθέματα και για τα επίπεδα του CO₂ σε παρελθούσες εποχές.

Το ανθρακικό ασβέστιο, όταν κρυσταλλώνεται αργά στους ωκεανούς, είναι ελαφρά εμπλουτισμένο σε ¹⁸O σε σχέση με το νερό, πράγμα που γίνεται λιγότερο έντονο όμως με την αύξηση της θερμοκρασίας.

Ο Emiliani (1955, 1966) έδειξε ότι οι ισοτοπικές μεταβολές του ανθρακικού ασβεστίου των τρηματοφόρων, υφίσταται ημιπεριοδικές αλλαγές που σχετίζονται με τη διαδοχή των παγετωδών και των μεσοπαγετωδών περιόδων (περίπου 1,8%, που εκφράζει μεταβολή 8° C, στην Καραϊβική και στον Ισημερινό Ατλαντικό). Κατά τον ίδιο ερευνητή, το 70% αυτής της μεταβολής οφείλεται στις θερμοκρασιακές αλλαγές και το υπόλοιπο 30% στην αλλαγή της ισοτοπικής σύστασης του νερού. Σύμφωνα όμως με άλλους ερευνητές, αυτό που συμβαίνει είναι μάλλον το αντίθετο, δηλαδή το 70% της μεταβολής είναι εκείνο που οφείλεται στην αλλαγή της ισοτοπικής σύστασης των υδάτων. Συνεπώς, κατά τους δεύτερους, τα σχετικά δεδομένα από τη μελέτη των τρηματοφόρων, δεν αντανακλούν τόσο τις θερμοκρασιακές μεταβολές, όσο τις μεταβολές στον όγκο των παγοκαλυμμάτων της χέρσου. Οι ίδιοι ερευνητές πρότειναν την αρίθμηση των παγετωδών και μεσοπαγετωδών εποχών, σαν βαθμίδες ισοτόπων οξυγόνου. Καθόρισαν έτσι 19 βαθμίδες, με τους περιπούς αριθμούς να παριστούν τις μεσοπαγετώδεις περιόδους (1 το Ολόκαινο) και τους ζυγούς τις παγετώδεις, (2 η τελευταία παγετώδης περίοδος). Επιπροσθέτως, οι Imbrie et al. (1984) και Prell et al. (1986) προκειμένου να γίνουν εφικτές πιο λεπτομερείς στρωματογραφικές συσχετίσεις, καθόρισαν 56 ισοτοπικά «επεισόδια», αναπαριστώντας τα με μέγιστα κι ελάχιστα εντός των 19 βαθμίδων που προαναφέρθηκαν.

Μέσω των ισοτόπων του οξυγόνου, μπορούν επίσης να προσδιοριστούν και οι μεταβολές της αλμυρότητας, δεδομένου ότι όσο αυξάνει ο λόγος ¹⁸O/¹⁶O αυξάνει και η αλμυρότητα. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι η υπερβολική εξάτμιση φέρνει στην αέρια φάση περισσότερο από το ελαφρύ H₂¹⁶O, και συμπυκνώνει έτσι το H₂¹⁸O ενώ φυσικά αυξάνει και την αλμυρότητα. Σημειώνεται αντίθετα, ότι τα κατακρημνίσματα και το προερχόμενο από την τήξη των πάγων της χέρσου νερό, ελαττώνουν τόσο το λόγο ¹⁸O/¹⁶O, όσο και την αλμυρότητα των επιφανειακών υδάτων.

Τα δεδομένα συνεπώς των τρηματοφόρων σχετικά με τις ισοτοπικές αναλογίες του οξυγόνου, αφορούν εν κατακλείδι την περιβάλλουσα συγκέντρωση του $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, που ελέγχεται γενικά από τις αλλαγές στα παγκόσμια αποθέματα πάγου, από την εξάτμιση, από τις βρογχοπτώσεις κι επίσης από το νερό της τήξης των πάγων. Πρέπει επίσης να αναφερθεί σχετικά με το λόγο $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ πως λαμβάνει χώρα και κλασμάτωση που οφείλεται στην επηρεαζόμενη από τη θερμοκρασία απόθεση του ασβεστίτη από τα τρηματοφόρα.

Έχει ακόμα παρατηρηθεί ότι αρκετά τρηματοφόρα παρουσιάζουν συγκεντρώσεις ισοτόπων διαφορετικές από αυτές που προβλέπει η σχετιζόμενη με τη θερμοκρασία εξίσωση, φαινόμενο που ορίστηκε από τον Urey το 1947, ως “vital effect”. Το τελευταίο οφείλεται στις αλλαγές του μικροενδιαιτήματος κατά την οντογένεση και την ανάπτυξη του οργανισμού και δευτερευόντως στη φυσιολογία του οργανισμού, στην επαναισπνοή του ήδη εκπνευσμένου διοξειδίου του άνθρακα και στη συμβολή σε αυτό και των συμβιωτικών οργανισμών. Λόγω αυτού του φαινομένου, έχει προσδιοριστεί από ποικίλες μελέτες μια σχετική διόρθωση για το $\delta^{18}\text{O}$ σε διάφορα τρηματοφόρα. Αλλα είδη πάντως δείχνουν να είναι πάντα σε ισορροπία εν σχέσει με τα περιβάλλοντα ύδατα. Για τα είδη που δεν βρίσκονται σε ισορροπία με την ισοτοπική αναλογία των περιβαλλόντων υδάτων, τα «vital effects» φαίνονται πάντως να είναι σταθερά στο χρόνο. Επίσης πρέπει να αναφερθεί ότι οι διορθώσεις για τις οποίες έγινε λόγος προηγουμένως, δε λαμβάνουν υπ’ όψιν τις αλλαγές βάθους κατά τη διάρκεια της ζωής των τρηματοφόρων, παράγοντα όμως σημαντικού, αφού επηρεάζει την αλμυρότητα και τη θερμοκρασία και άρα και τις ισοτοπικές αναλογίες του οξυγόνου.

Η χρήση των ισοτόπων του οξυγόνου στην εκτίμηση της επιφανειακής αλμυρότητας

Η αλμυρότητα δεν επηρεάζεται άμεσα από τα τρηματοφόρα αλλά από άλλους άγνωστους παράγοντες που επηρεάζουν τα τελευταία.

Η επιφανειακή αλμυρότητα συνδέεται σχεδόν πάντα με την επιφανειακή θερμοκρασία, η οποία με την σειρά της αποτυπώνει τις μεταβολές της στην κατανομή των τρηματοφόρων.

Μέθοδοι βελτίωσης της αναπαραγωγισιμότητας των δεδομένων των ισοτόπων από τα πλαγκτονικά και τα βενθονικά τρηματοφόρα

Αν και η ανάλυση των ισοτόπων οξυγόνου και άνθρακα αποτελεί σήμερα ένα από τα σημαντικότερα εργαλεία στην παλαιωκεανογραφία και οι φασματογράφοι μάζας που χρησιμοποιούνται είναι πλέον πολύ υψηλής ακρίβειας, υπεισέρχονται εντούτοις περιορισμοί, όταν η ερμηνεία βασίζεται σε πολύ μικρά δείγματα. Οι τελευταίοι, τίθενται λόγω των αποτελεσμάτων της οντογένεσης, της εποχικότητας, της βιοαναμόχλευσης και της δειγματοληψίας. Μια απόκλιση 0,1 στο λόγο $\delta^{18}\text{O}$ αναπαριστά απόκλιση στην εκτίμηση της

αλμυρότητας πάνω από 0,3‰ (σε περιοχές όπως π.χ. στο Β. Ατλαντικό, όπου η μεταβολή της αλμυρότητας λόγω των παγετώνων είναι 3‰ η απόκλιση αυτή καθίσταται σημαντική), ενώ απόκλιση 0,1‰ του $\delta^{13}\text{C}$ προκαλεί απόκλιση 10% με 20% από την πραγματική τιμή. Για την αποφυγή των παραπάνω, έχει προσδιοριστεί ένα βέλτιστο βάρος ή μέγεθος ατόμου σχετικά με τα τριηματοφόρα, καθώς και ένα μέγεθος δείγματος τέτοιο, ώστε να επιτυγχάνεται με αυτό καλή αναπαραγωγιμότητα.

Η επίδραση του μεγέθους του δείγματος (δηλαδή του αριθμού των ατόμων που περιλαμβάνει το κάθε δείγμα) στη μέτρηση, οφείλεται αφενός στο ότι μεμονωμένα τριηματοφόρα μπορεί να έχουν ζήσει σε πολύ διαφορετικά βάθη το ένα με το άλλο και αφετέρου, στο γεγονός πως στα ιζήματα ο όγκος ενός δείγματος αντιπροσωπεύει 90-170 χρόνια ιζηματογένεσης και περιλαμβάνει συνεπώς και άτομα που μπορεί να αντιπροσωπεύουν διαφορετικές συνθήκες.

9.1.6. ΟΝΟΜΑΤΟΛΟΓΙΑ

- Εμπλουτισμός/μείωση – είναι η περίσσεια / εξάντληση ενός συγκεκριμένου είδους ισότοπου σε ένα δείγμα συγκρινόμενο με το ίδιο είδος ισότοπου από κάποιο πρότυπο δείγμα.
- Στην ουσία μετράμε αναλογίες που τις εκφράζουμε σε ποσοστά ‰ :

$$\delta = \frac{R_{\text{sample gas}} - R_{\text{πρότυπο}}}{R_{\text{πρότυπο}}} \times 1000$$

+ve δ = εμπλουτισμός

-ve δ = μείωση

9.1.7. ΤΟ ΣΥΓΧΡΟΝΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

•Κλειδί για την ερμηνεία των παλαιοπεριβαλλόντων από ιστοπικά δεδομένα είναι η κατανόηση των σύγχρονων παραμέτρων.

Το νερό παρέχει αναλογίες $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$:

- θαλάσσια κελύφη
- λιμναία κελύφη
- αυθιγενής ασβεστίτης
- διάτομα
- σπηλαιοθέματα
- calcretes

Το $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ υφίσταται μεταβολή

- κατά την μεταβολή της φάσης
- κατά την αλληλεπίδραση με ατμό
- κατά τις μεταβολικές διεργασίες

9.1.8. ΒΑΣΙΚΟΙ ΤΑΜΙΕΥΤΗΡΕΣ ΝΕΡΟΥ

- Ωκεάνιο Νερό

97,25% της υδρόσφαιρας

Καλύπτει το 70% της επιφάνειας της Γης.

Μέσο βάθος = 3.8 χλμ

Ολικός όγκος = $1,37 \times 10^9$ χλμ³

$\delta^{18}\text{O} = 0 \pm 1$ ‰

Αποκλίσεις από αυτές τις τιμές σε επιφανειακά ύδατα εξαιτίας:

- Εξάτμιση
- Σχηματισμός παγετωδών καλυμμάτων
- Προσθήκη μετεωρικού ύδατος (βροχή, ποτάμια, λιώσιμο πάγων)

Βαθιά ωκεάνια ύδατα έχουν συγκεκριμένο $\delta^{18}\text{O}$ και αλμυρότητα:

- Β. Ατλαντικός +0.05
- Ειρηνικός -0.15
- Ανταρκτικός -0.40

-κατά το Τεταρτογενές υπήρχαν διακυμάνσεις +/- ($\delta^{18}\text{O}$) εξαιτίας της ανάπτυξης και καταστροφής των παγετωδών καλυμμάτων

- Μετεωρικό Νερό

A. μετεωρικά κατακρημνίσματα

B. παγετώδη καλύμματα

Γ. υπόγεια ύδατα

Δ. επιφανειακά ύδατα

- Οι φυσικές διεργασίες που είναι υπεύθυνες για την παραγωγή/μεταφορά/συμπύκνωση των ατμοσφαιρικών υδρατμών προκαλούν μεγάλες διακυμάνσεις στις ισοτοπικές αναλογίες των μετεωρικών υδάτων.

Ολικό φάσμα του $\delta^{18}\text{O}$ στα φυσικά κατακρημνίσματα +4 έως -62 ‰

Η ισοτοπική σύσταση σχετίζεται με: -θερμοκρασία, -υψόμετρο, -γεωγραφικό μήκος, -γεωγραφικό πλάτος.

Γενικά αέριες μάζες παρουσιάζουν μείωση στο βαρύ ισότοπο ^{18}O κατά τη διάρκεια προοδευτικής συμπύκνωσης.

- Θερμοκρασία

Το $\delta^{18}\text{O}$ στο μετεωρικό νερό συσχετίζεται με την θερμοκρασία του αέρα

$$\delta^{18}\text{O}=0.695T-13.6$$

(T=μέση ετήσια θερμοκρασία επιφανειακού αέρα)

- Υψόμετρο

Αύξηση υψομέτρου προκαλεί προοδευτική μείωση στα βαριά ισότοπα

2 ‰ μείωση για κάθε κατακόρυφη αύξηση υψομέτρου κατά 1 χλμ.

- Παγετώδη καλύμματα

Πάγος=2.15% της υδρόσφαιρας και 70% των γλυκών υδάτων της Γης.

Το $\delta^{18}\text{O}$ ποικίλει με την θερμοκρασία, υψόμετρο, γεωγραφικό πλάτος κλπ., με παρόμοιο τρόπο με το μετεωρικό νερό.

Πάγος και χιόνι είναι ισοτοπικώς εξαντλημένα.

Σχηματισμός χιονιού και πάγου παρέχει πληροφορίες για τις εποχιακές διακυμάνσεις θερμοκρασίας.

9.1.9. Η ΙΣΟΤΟΠΙΚΗ ΣΥΣΤΑΣΗ ΤΟΥ ΟΞΥΓΟΝΟΥ ΣΤΑ ΚΕΛΥΦΗ ΤΩΝ ΤΡΗΜΑΤΟΦΟΡΩΝ

- Καθώς τα Τρηματοφόρα κατασκευάζουν το κέλυφός τους, η ενσωματωμένη αναλογία $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ μεταβάλλεται στον χώρο και στον χρόνο.
- Η αναλογία στα κελύφη των απολιθωμάτων στα ανθρακικά ιζήματα ποικίλει σε συνάρτηση με:
 - ❑ Την ισοτοπική σύσταση του νερού από το οποίο το ανθρακικό υλικό δημιουργείται.
 - ❑ Την θερμοκρασία των υδάτων
 - ❑ Την αλμυρότητα
 - ❑ Τον βαθμό διαλυτοποίησης
 - ❑ Τον βαθμό βιοαναμόχλευσης
 - ❑ Άλλους βιολογικούς παράγοντες

Συμπερασματικά:

- Η ισοτοπική σύσταση των ωκεάνιων υδάτων ποικίλει εξαιτίας της ισοτοπικής διάσπασης λόγω εξάτμισης και συμπύκνωσης.
- Το βαρύ ισότοπο ^{18}O αυξάνει σε περιεκτικότητα κατά τη διεργασία της εξάτμισης καθώς το ελαφρύ ισότοπο ^{16}O εξατμίζεται πιο εύκολα.
- Η ισοτοπική σύσταση των κελυφών των μικροαπολιθωμάτων του ωκεάνιου πυθμένα (κυρίως τρηματοφόρα) απεικονίζει τη παλαιοσύσταση του ωκεάνιου ύδατος αφού οι οργανισμοί αυτοί χρησιμοποιούν το οξυγόνο για να κατασκευάσουν τα κελύφη τους.
- Για αύξηση της θερμοκρασίας κατά 1°C υπάρχει μείωση κατά $0,2\%$.
- Αυτό αρκεί για την εκτίμηση της θερμοκρασίας του νερού μέσα στο οποίο οι οργανισμοί έζησαν.
- Τα πλαγκτονικά τρηματοφόρα που ζουν στην ευφωτική ζώνη η οποία επηρεάζεται από τον άνεμο, τη βροχή, την ηλιακή ακτινοβολία, αντιπροσωπεύουν τοπικές κλιματικές συνθήκες.
- Το παγκόσμιο κλιματικό καθεστώς χαρακτηρίζεται από μικρές δυναμικές διακυμάνσεις του κλίματος.
- Για την αναπαράσταση του παγκόσμιου κλιματικού καθεστώτος χρησιμοποιούνται τα βενθονικά τρηματοφόρα.

- Ενδοβενθονικά είδη απεικονίζουν τη σύσταση των υδάτων των πόρων η οποία είναι διαφορετική από την ισοτοπική σύσταση του θαλάσσιου ύδατος.
- Ανάμειξη του καθεστώτος των υδάτων του πυθμένα και των πόρων αντιπροσωπεύεται από είδη που διαβιούν στον ανώτερο τμήμα του ιζήματος.
- Επιβενθονικοί οργανισμοί αντιπροσωπεύουν τις παγκόσμιες κλιματικές συνθήκες.

9.2. Πόσο έχει μεταβληθεί η παγκόσμια θερμοκρασία;

- ❖ Πτώση θερμοκρασίας 10 βαθμούς κατά το τέλος του Κρητιδικού.
- ❖ Τάση αναθέρμανσης κατά το Παλαιόκαινο.
- ❖ Κατά το τέλος του Ηωκαίνου, δραματική παγκόσμια ψύχρανση. Πτώση θερμοκρασίας κατά 12 βαθμούς.

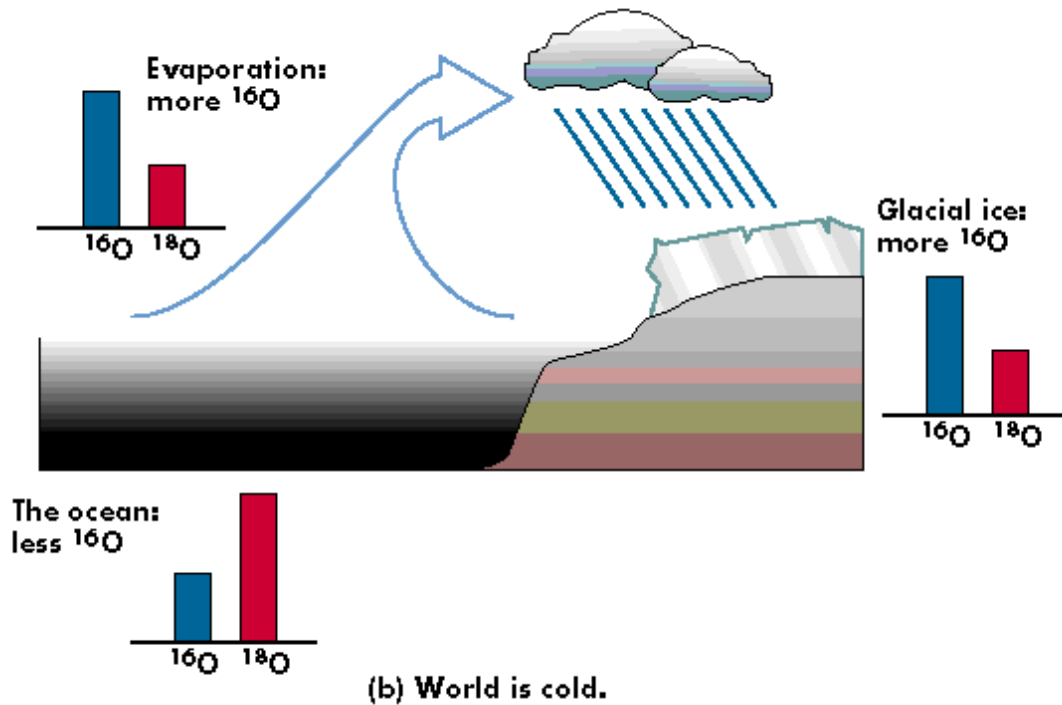
Αποτελέσματα:

- A. Εξαφάνιση πολλών ειδών θαλασσίων μαλακίων.
- B. Εξαφάνιση πολλών πλαγκτονικών και βενθονικών τρηματοφόρων και πολλών οστρακωδών.
- Γ. Ανάπτυξη των πρώτων παγετωδών καλυμμάτων στην Ανταρκτική.
- Δ. Ψυχρά, πυκνά πολικά ύδατα ρέουν κατά μήκος του ωκεάνιου πυθμένα. Η θερμοκρασία των υδάτων του πυθμένα πέφτει 4-5 βαθμούς.
Τα ψυχρά, πυκνά πολικά ύδατα περιέχουν περισσότερο διαλυμένο οξυγόνο.
Περισσότερο οξυγόνο στα ύδατα του πυθμένα.
- E. Ανοδικά ρεύματα επηρεάζουν σε παγκόσμια κλίμακα το κλίμα.
- ΣΤ. Παγκόσμια πτώση της στάθμης της θάλασσας καθώς τα παγετώδη καλύμματα σχηματίζονται.
- Z. Το παγκόσμιο κλίμα γίνεται πιο ψυχρό και ξηρό από ποτέ.
- ❖ Συνεχιζόμενη ψύχρανση από το Κατ. Ολιγόκαινο μέχρι το Αν. Πλειόκαινο, όταν η Εποχή των Παγετώνων ξεκινά. Κλίμα πιο ψυχρό, πιο ξηρό με εποχιακές διακυμάνσεις.
- ❖ Αν. Πλειόκαινο και Πλειστόκαινο έντονες κλιματικές διακυμάνσεις.

- ❖ Η Εποχή των Παγετώνων χαρακτηρίζεται από πολλές επεκτάσεις των παγετώνων με μεσοδιαστήματα πιο θερμών μεσοπαγετωδών διαστημάτων.
- ❖ Η κλιματική κυκλικότητα – περιοδικότητα της Εποχής των Παγετώνων δεν έχει ακόμα τελειώσει.

Γιατί ξεκίνησε η Εποχή των Παγετώνων:

1. Αποτέλεσμα της τεκτονικής των λιθοσφαιρικών πλακών. (Μία μεγάλη ηπειρωτική μάζα επικεντρώνεται σε έναν πόλο και απομονώνεται από την επίδραση των τροπικών υδάτων).
2. Σχηματίζεται ο Ισθμός του Παναμά ο οποίος προκαλεί την απόκλιση των μεγάλων ωκεάνιων ρευμάτων (Gulf Stream) από τον βορρά, προσδίδοντας έτσι υγρό αέρα και περισσότερο χιόνι.
3. Κύκλοι MILANKOVITCH – διακυμάνσεις στις τροχιακές παραμέτρους της γης.
 - Μεταβολές στην απόσταση και στην γωνιακή σχέση μεταξύ της Γης και του Ηλιου εξαιτίας των περιοδικών διακυμάνσεων της τροχιάς της Γης.
 - Οι κύκλοι στα ισότοπα οξυγόνου στα κελύφη των τρηματοφόρων έχουν περιοδικότητα 92.500 έτη.
 - 41.000 έτη οι μεταβολές στην κλίση του άξονα της Γης.
 - 22.000 έτη η μετάπτωση των ισημεριών εξαιτίας των μικρής κλίμακας ταλαντώσεων του άξονα της Γης.



9.3. Κύκλοι Milankovitch

Οι κύκλοι MILANKOVITCH πήραν το όνομά τους από έναν Σέρβο μαθηματικό ο οποίος πρώτος υπολόγισε την περίοδο και τα αποτελέσματα αυτών των κύκλων.

Η θεωρία του Milankovitch βασίζεται στην άποψη ότι οι διακυμάνσεις στην εποχιακή κατανομή της εισερχόμενης ηλιακής ακτινοβολίας παρουσιάζουν σταθερή περιοδικότητα (23.000, 41.000 και 100.000 χρόνια) και είναι ο κύριος παράγοντας δημιουργίας και καταστροφής των παγετωδών καλυμμάτων του Τεταρτογενούς. Βέβαια τα ρυθμικώς ενστρωμένα θαλάσσια ιζήματα δεν αποτελούν χαρακτηριστικό μόνο των παγετωδών και μεσοπαγετωδών περιόδων των τελευταίων 2.5 εκατομ. ετών, αλλά έχουν παρατηρηθεί και στα περισσότερα πελαγικά ανθρακικά ιζήματα Κρητιδικής και Καινοζωικής ηλικίας.

Βασική αρχή της θεωρίας του Milankovitch αποτελεί το γεγονός ότι οι κυκλικές διακυμάνσεις της κλίσεως του άξονα της Γης εξαρτώνται από την αλληλεπίδραση των βαρυτικών δυνάμεων στο σύστημα περιστροφής Ηλιος-Γη-Σελήνη, καθώς και τις επιδράσεις των άλλων πλανητών στο ηλιακό μας σύστημα. Οι τροχιακές διαταραχές που προκαλούνται από τις επιδράσεις αυτές δημιουργούν διακυμάνσεις στην εκκεντρότητα (με κύριες περιόδους 400.000 και 100.000 χρόνια), στη λοξότητα (με κύρια περίοδο 41.000 χρόνια) και στην μετάπτωση ισημεριών (με κύριες περιόδους 23.000 και 19.000 χρόνια).

Οι διακυμάνσεις της τροχιακής συμπεριφοράς της Γης επηρεάζουν έντονα τις κλιματικές συνθήκες, διότι επιδρούν στην κατανομή της ηλιακής ακτινοβολίας που φθάνει στην επιφάνειά της ανάλογα με το γεωγραφικό πλάτος και την εποχή.

Οι τροχιακές αυτές επιδράσεις απεικονίζονται σε διάφορους σχετικούς δείκτες παλαιοκλιματικών και παλαιοωκεανογραφικών μεταβολών (π.χ. ισότοπα οξυγόνου, συγκεντρώσεις μικροπανίδας, συγκέντρωση ιζήματος κλπ), που διατηρούνται στα επιφανειακά αλλά και στα βαθύτερα επίπεδα των ωκεανών. Έτσι, οι παγετώδεις και μεσοπαγετώδεις κλιματικές διακυμάνσεις προκαλούν μεταβολές στην παραγωγή και διατήρηση του οργανικού άνθρακα και των ανθρακικών και πυριτικών συστατικών στους ωκεανούς, καθώς και μεταβολές στην παροχή χερσογενούς υλικού.

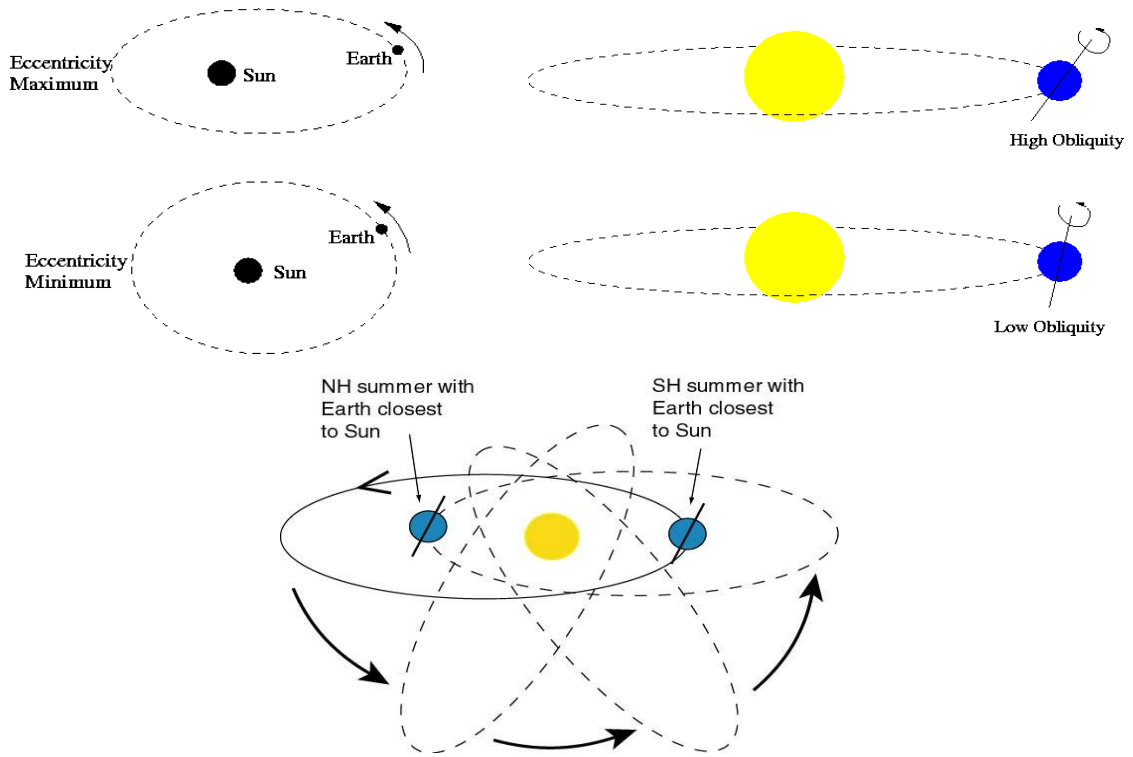
Η πρόοδος που σημειώνεται τελευταία στη μελέτη των ιζηματογενών ρυθμών απέδειξε τη χρησιμότητά τους ως μέσο αναπαράστασης παλαιοωκεανογραφικών και παλαιοατμοσφαιρικών συνθηκών. Παρόλα αυτά για την κατανόηση της σημασίας αυτών των παλαιοφαινομένων που απεικονίζονται στους ιζηματογενείς ρυθμούς είναι απαραίτητη η διερεύνηση του μηχανισμού που προκάλεσε το σχηματισμό τους. Είναι φανερό ότι οι μηχανισμοί που ελέγχουν την ιζηματογένεση καθώς και οι δημιουργούμενες ιζηματογενείς φάσεις είναι πολύ ευαίσθητες στις κλιματικές μεταβολές που οφείλονται στους τροχιακούς κύκλους της Γης.

Τα ιζήματα της Μεσογείου προσφέρονται για τέτοιου είδους μελέτες, διότι εξαιτίας του γεωγραφικού της πλάτους και της μορφολογίας της λεκάνης, τα ιζήματα αυτά είναι ιδιαίτερα ευαίσθητα στις καταγραφές αστρονομικά ελεγχόμενων κλιματικών μεταβολών.

ΕΚΚΕΝΤΡΟΤΗΤΑ: εκφράζει το μέτρο του βαθμού ελλειπτικότητας της τροχιάς της Γης και κυμαίνεται από σχεδόν μηδέν (κυκλική τροχιά) έως 0.06 (ελλειπτική τροχιά).

ΛΟΞΟΤΗΤΑ: περιγράφει τη γωνία μεταξύ του άξονα περιστροφής και του τροχιακού επιπέδου και κυμαίνεται από 22° έως 25° .

ΜΕΤΑΠΤΩΣΗ ΙΣΗΜΕΡΙΩΝ: εκφράζει την κίνηση του άξονα της Γης γύρω από έναν κύκλο (κατά μία κυκλική περιστροφή).



10. Μέθοδοι μέτρησης Παραγωγικότητας των Θαλάσσιων υδάτων

10.1. Συγκέντρωση οργανικού άνθρακα στα θαλάσσια ιζήματα

Γενικά, είναι γνωστό ότι τα ιζήματα της ηπειρωτικής κρηπίδας και της ανώτερης ηπειρωτικής κατωφέρειας είναι εμπλουτισμένα σε οργανικό άνθρακα, ενώ αντίθετα, ιζήματα ανοικτών ωκεάνιων περιβάλλοντων εμφανίζουν χαμηλό περιεχόμενο σε αυτό. Επιπλέον, διαφορετικοί μηχανισμοί που ελέγχουν τη δημιουργία και συγκέντρωση του οργανικού άνθρακα στο θαλάσσιο περιβάλλον έχουν ως αποτέλεσμα διαφορές στη σύσταση και στο ποσοστό αυτού στα επιμέρους περιβάλλοντα. Από την στιγμή που αυτοί οι μηχανισμοί εξαρτώνται από το περιβάλλον, δηλαδή ελέγχονται από κλιματικούς και παλαιοωκεανογραφικούς παράγοντες, το περιεχόμενο σε οργανικό άνθρακα στα θαλάσσια ιζήματα χαρακτηρίζει το περιβάλλον απόθεσης των ιζημάτων. Συνεπώς, μεταβολές στο περιεχόμενο του οργανικού άνθρακα στα θαλάσσια ιζήματα αντιπροσωπεύουν μεταβολές στο παλαιοπεριβάλλον.

Η μελέτη του θαλάσσιου οργανικού άνθρακα και η μεταβολή του με τον χρόνο δίνει πληροφορίες σχετικά με τις μεταβολές στην παραγωγικότητα των επιφανειακών υδάτων και/ή τις μεταβολές στο περιεχόμενο οξυγόνο στα πιο βαθιά ύδατα. Από την στιγμή που η επιφανειακή παραγωγικότητα επηρεάζει τις ανταλλαγές του CO₂ μεταξύ του ωκεανού και της ατμόσφαιρας, μεταβολές στη βιοπαραγωγικότητα μπορεί να επηρεάσουν την συγκέντρωση του ατμοσφαιρικού CO₂ το οποίο αποτελεί σημαντικό παράγοντα διαμόρφωσης του παγκοσμίου κλίματος. Συνεπώς, οι μεταβολές της συγκέντρωσης του οργανικού άνθρακα έχουν σημαντικές εφαρμογές στην κατασκευή ποσοτικών μοντέλων που αφορούν τον μηχανισμό των κλιματικών μεταβολών.

Επιπλέον, η μελέτη του χερσογενούς οργανικού υλικού στα θαλάσσια ιζήματα και οι μεταβολές του με την πάροδο του χρόνου μπορεί να δώσει πληροφορίες για την κλιματική εξέλιξη των γειτονικών ηπείρων.

Τέλος, η έρευνα της ποσότητας και ποιότητας του οργανικού υλικού σε θαλάσσια ιζήματα από διαφορετικά περιβάλλοντα μπορεί να οδηγήσει στη δημιουργία αποθετικών μοντέλων, τα οποία συνεισφέρουν στην ερμηνεία του σχηματισμού των απολιθωμένων πλούσιων σε οργανικό υλικό ιζημάτων και ιζηματογενών πετρωμάτων.

Γενικά, η δυνατότητα απόθεσης και διατήρησης του οργανικού άνθρακα είναι πιο μεγάλη στις παράκτιες περιοχές από ότι στα ανοικτά ωκεάνια περιβάλλοντα.

Οι παράγοντες που επηρεάζουν την συγκέντρωση του οργανικού άνθρακα είναι:

- α) η αύξηση παραγωγής θαλάσσιου οργανικού άνθρακα
- β) η αύξηση διατήρησης του οργανικού άνθρακα
- γ) η αύξηση τροφοδοσίας χερσογενούς προελεύσεως οργανικού άνθρακα.

Επιπλέον, ο βαθμός διατήρησης του οργανικού άνθρακα στα θαλάσσια περιβάλλοντα ελέγχεται από πολλούς παράγοντες συμπεριλαμβανομένου του περιεχομένου οξυγόνου στα ύδατα του θαλάσσιου πυθμένα, τον ρυθμό ιζηματογένεσης, το ποσοστό βιοαναμόχλευσης των ιζημάτων και την σύσταση του οργανικού υλικού.

Γενικά, περιβάλλοντα όπου το οξυγόνο απουσιάζει, χαρακτηρίζονται από ιζήματα με υψηλό περιεχόμενο σε οργανικό υλικό.

10.2. Μέθοδοι εκτίμησης παλαιοπαραγωγικότητας

- Υπολογισμός του ποσοστού του περιεχόμενου θαλάσσιου οργανικού άνθρακα με τη βοήθεια του υπολογισμού του ποσοστού του βιογενούς οπαλίου (διάτομα, ραδιολάρια), του ανθρακικού ασβεστίου (τρηματοφόρα, κοκκόλιθοι) και φωσφατών.
- Προσδιορισμός της σχέσεως του οργανικού άνθρακα προς τον ρυθμό ιζηματογένεσης.
- Προσδιορισμός των συγκεντρώσεων πανίδας και χλωρίδας.
- Μετρήσεις σταθερών ισοτόπων του άνθρακα και του αζώτου.
- Προσδιορισμός των υπαρχόντων βιοδηλωτικών ιχνών.
- Προσδιορισμός των συγκεντρώσεων ιχνοστοιχείων (Cd, Ba, Cu).

Επιπλέον, πρέπει να τονιστεί ότι ο υπολογισμός των τιμών του $\delta^{13}\text{C}$ στα βενθονικά τρηματοφόρα αποτελεί δείκτη του ολικού διαλυμένου CO_2 στα βαθιά ύδατα και δίνει πληροφορίες σχετικά με την τοπική επιφανειακή ωκεάνια παραγωγικότητα. Κατά την ερμηνεία των δεδομένων του $\delta^{13}\text{C}$ πρέπει να λαμβάνεται υπόψη ότι το ποσοστό και η σύνθεση του CO_2 στα βαθιά ύδατα ελέγχεται κυρίως από δύο παράγοντες: α) από την τοπική επιφανειακή παραγωγικότητα και την κατακόρυφη κατανομή του οργανικού άνθρακα και β) από τον ρυθμό ανανέωσης σε οξυγόνο των βαθέων υδάτων. Ο υπολογισμός των τιμών του

$\delta^{13}\text{C}$ στα ενδοπανιδικά είδη (*Uvigerina peregrina*) και στα επιβενθικά είδη (*Cibicidoides wuellerstorfi*) βοηθά στον διαχωρισμό των δύο αυτών παραγόντων.

10.3. Σταθερά ισότοπα άνθρακα

- Ο άνθρακας αποτελείται από δύο σταθερά ισότοπα: ^{12}C και ^{13}C .
- Η αναλογία $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ στο οργανικό και ανόργανο υλικό είναι περίπου 0,01 και φτάνει μέχρι 10% στη φύση ανάλογα με το που έχει παρθεί το δείγμα (ατμόσφαιρα, χερσογενές οργανικό υλικό, θαλάσσιο οργανικό υλικό, φυτικό και ζωικό οργανικό υλικό).
- Διερεύνηση των μεταβολών της βιολογικής δραστηριότητας, του περιεχομένου σε τροφικά συστατικά των υδάτινων μαζών, συνθήκες των υδάτων του πυθμένα.
- Από τα ασβεστολιθικά νανοαπολιθώματα, τα πλαγκτονικά και βενθονικά Τρηματοφόρα λαμβάνουμε σημαντικές πληροφορίες για την παλαιοπαραγωγικότητα και τον χημισμό των ωκεάνιων υδάτων.
- Σύνδεση μεταξύ της ιστορίας της κλιματικής εξέλιξης και του ιζηματογενούς αρχείου.
- Η ανθρακική σύσταση των απολιθωμάτων απεικονίζει τη σύσταση σε διαλυμένο άνθρακα του νερού μέσα στο οποίο οι οργανισμοί κατασκεύασαν το ανθρακικό κέλυφός τους.
- Εσωτερικοί και εξωτερικοί παράμετροι οδηγούν σε μεταβολές στην ισοτοπική σύσταση του θαλάσσιου νερού.
- Ο άνθρακας - ^{12}C χρησιμοποιείται κυρίως κατά τη φωτοσύνθεση: $^{12}\text{C} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow ^{12}\text{CH}_2 + \text{O}_2$.
- $\delta^{13}\text{C} = \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{δείγμα}} - ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{πρότυπο}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{πρότυπο}}} \times 1000$
- Τα επιφανειακά νερά στα οποία πραγματοποιείται φωτοσύνθεση παρουσιάζουν μειωμένο ^{12}C το οποίο εγκλωβίζεται μέσα στο οργανικό υλικό και συνεπώς απομακρύνεται από τα επιφανειακά νερά με την ιζηματογένεση.
- Συνεπώς τα επιφανειακά νερά είναι εμπλουτισμένα σε ^{13}C και περιέχουν σχετικά υψηλές τιμές $\delta^{13}\text{C}$.
- Η υψηλή πρωτογενής παραγωγικότητα και η φωτοσύνθεση προκαλούν την απομάκρυνση του ^{12}C .

- Η απομάκρυνση αυτή από τα επιφανειακά νερά οδηγεί σε εμπλουτισμό σε **12-C** σε μεγαλύτερα βάθη όπου λόγω οξείδωσης κατά την κατακάθιση του οργανικού υλικού απελευθερώνεται **12-C**.

10.4. Η ισοτοπική σύσταση του C στα κελύφη των Τρηματοφόρων

- Η ισοτοπική σύσταση του άνθρακα στα ανθρακικά κελύφη των Τρηματοφόρων εξαρτάται από:
 - ❑ Ισοτοπική σύσταση των υδάτων.
 - ❑ Θερμοκρασία (σε μικρότερο βαθμό)
 - ❑ Χημισμό υδάτων
 - ❑ Βιολογικούς παράγοντες
- Οι πρωτογενείς παγκόσμιες κλιματικές μεταβολές (παγετώδεις-μεσοπαγετώδεις περίοδοι) προκαλούν μεταβολές στη μάζα της ηπειρωτικής βιόσφαιρας. Τα φυτά προσλαμβάνουν **12-C**. Συνεπώς κατά τη διάρκεια των παγετώνων, όπου η ηπειρωτική βιόσφαιρα είναι σημαντικά μειωμένη, οι ωκεανοί στερούνται **13-C**.
- Τα Τρηματοφόρα μεταβολίζουν τον C και τον χρησιμοποιούν για την κατασκευή του πρωτοπλάσματος και του κελύφους τους.
- Ο οργανικός άνθρακας στερείται **13-C**.
- Τα επιφανειακά ύδατα σε παραγωγικές περιοχές είναι εμπλουτισμένα σε **13-C**.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- AGER, D.V., 1963. Principles of Paleocology, McGraw Hill, N.Y., 37pp.
- BERGER, W.H. & DIESTER-HAASS, L., 1988. Paleoproductivity: the benthic/planktonic ratio in foraminifera as productivity index. *Marine Geology*, 81, 15-25.
- BERNHARD, J.M., 1986. Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene. *Journal of Foraminiferal Research*, 16, 207-215.
- BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R., 1976. Recent Foraminifera. Junk, the Hague, 515pp.
- BOUCOT, A.J., 1981. Principles of Benthic Marine Paleocology. N.Y. Academic Press, 463pp.
- FISHER, R.A., CORBET, A.S. & WILLIAMS, C.B., 1943. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12, 42-58.
- GIBSON, T.G., 1989. Planktonic/benthonic foraminiferal ratios: modern patterns and Tertiary applicability. *Mar. Micropaleontol.*, 15, 29-52.
- GRIMSDALE, T.F. & VAN MORKHOVERN, F.P.C.M., 1955. The ratio between pelagic and benthonic foraminifera as a means of estimating depth of deposition of sedimentary rocks. *Proceedings of World Petroleum Congress*, 4th, Rome, Sect. 1/D4, 473-491.
- HALLOCK, P., ROTTGER, R. & WETMORE, K., 1991. Hypotheses on form and function in foraminifers. In: Lee, J.J., Anderson, O.R. (Eds), *Biology of Foraminifera*, Academic Press, 41-72.
- IMBRIE, J. & KIPP, J.G., 1971. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a late Pleistocene Caribbean core. In: Turekian K.K. (Ed.). *The Late Cenozoic Glacial ages*, Yale University Press, New Haven, Conn., 71-181.
- JONES, R.W. & CHARNOCK, M.A., 1985. "Morphogroups" of agglutinated foraminifera. Their life positions and feeding habits and potential applicability in (paleo)ecological studies. *Rev. Paleobiol.*, 4, 311-320.
- JORISSEN, F.J., 1999. Benthic foraminiferal microhabitats below the sediment-water interface. In: Sen Gupta, B.K. (ed.). *Modern Foraminifera*, Kluwer, 161-179.
- JORISSEN, F.J., DE STIGTER, H.C. & WIDMARK, J.G.V., 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.*, 26, 3-15.
- KAIHO, K. 1991. Global changes of Paleogene aerobic/anaerobic benthic foraminifera and deep-sea circulation. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 83, 65-85.
- KAIHO, K., 1994. Benthic foraminiferal dissolved oxygen index and dissolved oxygen levels in the modern ocean. *Geology*, 22, 719-722.

- LINKE, P. & LUTZE, G.F., 1993. Microhabitat preferences of benthic foraminifera—a static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition. *Mar. Micropaleontol.*, 20, 215-234.
- MARGALEF, R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press, pp 111.
- MILLER, K.G., WRIGHT, J.D. & FAIRBANKS, R.G., 1991. Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy and margin erosion. *J. Geophys. Res.*, 96, 6829-6848.
- MURRAY, J.W., 1991. Ecology and paleoecology of Benthonic Foraminifera. Longman Scientific and Technical, London, 1-274.
- PHLEGER, F.B., 1960. Ecology and distribution of Recent Foraminifera. Johns Hopkins Press, Baltimore, pp. 297.
- RIJK, S., TROELSTRA, S.R. & ROHLING, E.J., 1999. Benthic Foraminiferal distribution in the Mediterranean sea. *Journal of Foraminiferal Research*, 29, 93-103.
- SEN GUPTA, B.K. & MACHAIN-CASTILLO, M.L., 1993. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Mar. Micropaleontol.*, 20, 183-201.
- SEPKOSKI, 1996. Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global data bases. In: Global events and event stratigraphy in the Paleozoic.
- VAN DER ZWAAN, G.J., 1982. Paleoecology of the Late Miocene Mediterranean foraminifera. *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 25.
- VAN DER ZWAAN, G.J., JORISSEN, F.J. & DE STIGTER, H.C., 1990. The depth dependency of planktonic/benthic foraminiferal ratios: Constraints and applications. *Marine Geology*, 95, 1-16.