

NOT FOR PUBLIC RELEASE

Τι πρέπει να γνωρίζει ο εκπαιδευτικός

για

ΤΗΝ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ

Κωνσταντίνος Κορφιάτης

Στέφανος Παρασκευόπουλος

ΓΕΝΙΚΕΣ ΑΡΧΕΣ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ

Α. ΠΛΗΘΥΣΜΟΙ

Η μελέτη των πληθυσμών

Όταν ένας ερευνητής εξετάζει την κατάσταση του φυσικού περιβάλλοντος σε μια περιοχή, ή τις τροφικές σχέσεις σε ένα οικοσύστημα, ή την επίδραση μιας ρυπογόνου ουσίας σε έναν οργανισμό, το ερώτημα στο οποίο τελικά πρέπει να δώσει απάντηση είναι το πως θα μεταβληθεί στο μέλλον το πληθυσμιακό μέγεθος του είδους, ή των ειδών, που αποτελούν το αντικείμενο της παρατήρησής του. Χρησιμοποιώντας διαφορετική διατύπωση, ο οποιοσδήποτε ρύπος, χημική ουσία, κλπ., έχει ενδιαφέρον στο βαθμό που επηρεάζει τις γεννήσεις, τους θανάτους και τις μεταναστεύσεις ενός είδους. Ο στόχος είναι να κατανοηθεί γιατί το πληθυσμιακό μέγεθος είναι όσο είναι τη δεδομένη χρονική στιγμή, και να προβλεφθεί η μεταβολή του στο μέλλον. Εάν για παράδειγμα ο ερευνητής ασχολείται με τη προστασία ενός σπάνιου είδους φυτού, θα καταγράψει τις διαφοροποιήσεις του πληθυσμού του από θέση σε θέση και θα προσπαθήσει να βρει γιατί ορισμένες μικροθέσεις ευνοούν τις γεννήσεις και αποτρέπουν τον θάνατο. Όταν μελετά ένα πληθυσμό παρασιτικών εντόμων σε μια καλλιέργεια, έχει ως τελικό στόχο να αυξήσει το μελλοντικό πληθυσμιακό μέγεθος της καλλιέργειας και να μειώσει το μελλοντικό πληθυσμιακό μέγεθος του παρασίτου. Σε όλες τις περιπτώσεις, αυτό που τον ενδιαφέρει είναι ο αριθμός των ατόμων ενός πληθυσμού και η διανομή τους, οι δημογραφικές διεργασίες (γεννήσεις, θάνατοι, μεταναστεύσεις) που επηρεάζουν τα παραπάνω χαρακτηριστικά και με ποιο τρόπο αυτές οι δημογραφικές διεργασίες επηρεάζονται από τους περιβαλλοντικούς παράγοντες.

Επομένως, σε κάθε περίπτωση, η στοιχειώδης οικολογική διαδικασία είναι αυτή που εκφράζεται με την παρακάτω απλή εξίσωση:

$$N_{\text{μέλλον}} = N_{\text{τώρα}} + \Gamma - \Theta + E - M$$

Με άλλα λόγια, το μέγεθος ενός πληθυσμού σε μια μελλοντική στιγμή $N_{\text{μέλλον}}$ εξαρτάται από το σημερινό πληθυσμό, συν τις γεννήσεις αλλά και τους εοικισμούς που θα συμβούν στο συγκεκριμένο διάστημα, μείον τους θανάτους αλλά και τις

μεταναστεύσεις. Το τι θα συμβεί στο πληθυσμό επομένως, είναι αποτέλεσμα του ισοζυγίου μεταξύ κερδών (γεννήσεις, εποικισμοί) και απωλειών (θάνατοι, μεταναστεύσεις). Μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι, σε κάθε περίπτωση, η τελική τιμή του ισοζυγίου είναι αποτέλεσμα δυναμικών διαδικασιών (γεννήσεις, θάνατοι, μεταναστεύσεις, εποικισμοί).

I. Περιγραφή ενός πληθυσμού

Πληθυσμός είναι το σύνολο ατόμων του ίδιου είδους τα οποία διαβιούν σε μία περιοχή και τα οποία αναπαράγονται μεταξύ τους.

Στη πράξη είναι αρκετές φορές δύσκολο να καθοριστούν τα όρια ενός πληθυσμού, ειδικά σε περιοχές όπου διαφορετικοί πληθυσμοί του ίδιου είδους βρίσκονται αρκετά κοντά μεταξύ τους. Για τη μελέτη αυτών των περιπτώσεων, χρησιμοποιείται τα τελευταία χρόνια η έννοια του μεταπληθυσμού. Ο μεταπληθυσμός είναι ένα σύνολο επιμέρους πληθυσμιακών ομάδων (του ίδιου είδους), οι οποίες συνδέονται μεταξύ τους μέσω ατόμων που μεταναστεύουν από την μία ομάδα στην άλλη.

Η περιγραφή ενός πληθυσμού είναι σχετικά απλή, όσο και χρήσιμη διαδικασία. Δεν έχουμε παρά να χωρίσουμε τον πληθυσμό σε ηλικιακές κατηγορίες (ή σε αναπτυξιακά στάδια) και να καταγράψουμε τον αριθμό των γεννήσεων και των θανάτων που παρατηρούμε σε κάθε ηλικιακή κατηγορία. Γνωρίζοντας αυτά τα στοιχεία μπορούμε να προσδιορίσουμε την *θνησιμότητα* (ή αντίστροφα την βιωσιμότητα) και την *γεννητικότητα* των ατόμων κάθε ηλικιακής κατηγορίας. Η θνησιμότητα ορίζεται ως η πιθανότητα ενός ατόμου του πληθυσμού να πεθάνει πριν να φτάσει στην επόμενη ηλικιακή κατηγορία (ή αντίστροφα, η βιωσιμότητα είναι η πιθανότητα ενός ατόμου να επιβιώσει μέχρι την επόμενη ηλικιακή κατηγορία). Η γεννητικότητα είναι ο κατά κεφαλή αριθμός γεννήσεων.

Με τα συγκεκριμένα στοιχεία κατασκευάζουμε **πίνακες ζωής**, όπως ο ακόλουθος, ο οποίος αφορά έναν πληθυσμό προβάτων:

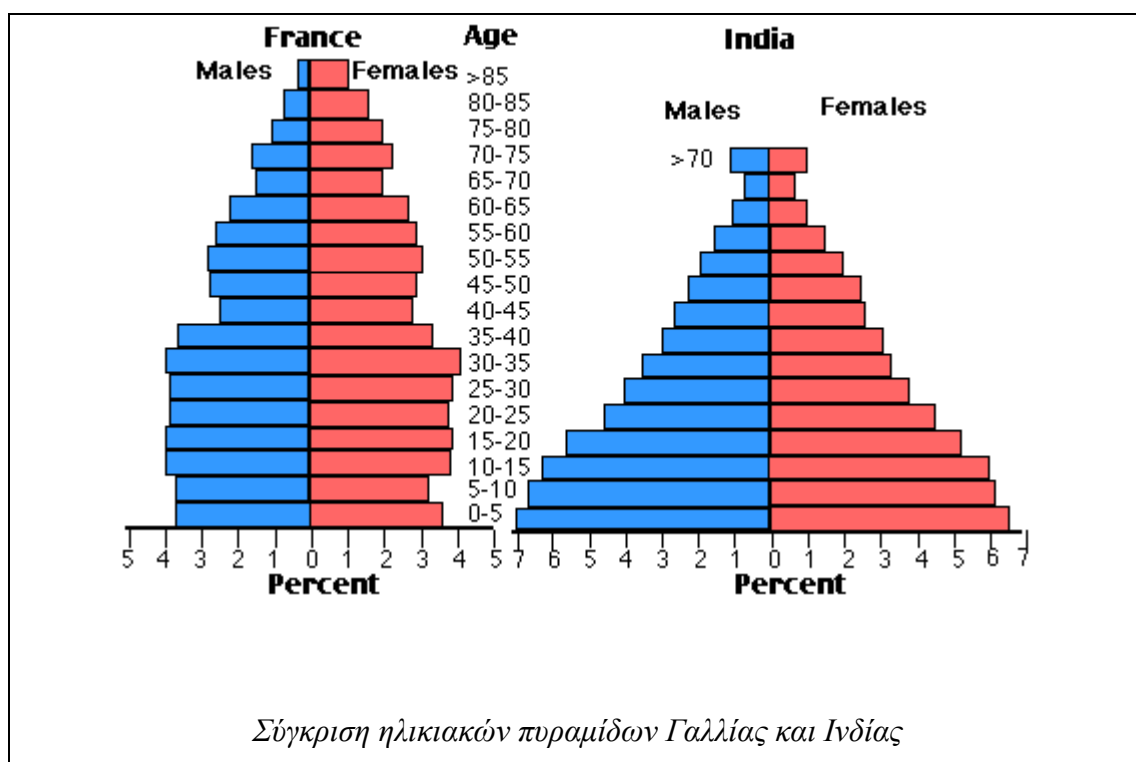
<i>Ηλικία (σε χρόνια, x)</i>	<i>Πιθανότητα επιβίωσης στην ηλικία x</i>	<i>Αριθμός απογόνων ανά μητέρα ηλικίας x</i>
0	1.000	0.000
1	0.845	0.045
2	0.824	0.391
3	0.795	0.472
4	0.755	0.484
5	0.699	0.546
6	0.626	0.543
7	0.532	0.502
8	0.418	0.468
9	0.289	0.459
10	0.162	0.433
11	0.060	0.421

Από τους πίνακες ζωής μπορούμε να εξάγουμε χρήσιμα συμπεράσματα για την κατάσταση ενός πληθυσμού, όπως το ποσοστό επιβίωσης των νεαρών ατόμων μέχρι την αναπαραγωγική ηλικία, τις ηλικιακές κατηγορίες που συνεισφέρουν στην αναπαραγωγή του πληθυσμού, κ.α.

Από τον πίνακα ζωής, συνάγεται και η ηλικιακή δομή ενός πληθυσμού, ή ηλικιακή πυραμίδα, όπως διαφορετικά λέγεται, δηλαδή η ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων ηλικιακών κατηγοριών στο σύνολο του πληθυσμού.

Η ηλικιακή πυραμίδα είναι χρήσιμο εργαλείο ανάλυσης της κατάστασης ενός πληθυσμού. Δείτε για παράδειγμα το επόμενο σχήμα, στο οποίο παρουσιάζονται οι

ηλικιακές πυραμίδες των πληθυσμών της Γαλλίας και της Ινδίας, αντίστοιχα: Το 20% του πληθυσμού της Ινδίας είναι μικρότερο των 15 ετών. Όταν ένα τόσο μεγάλο μπλοκ πληθυσμού περάσει στο αναπαραγωγικό στάδιο, τότε ο ρυθμός γεννήσεων του πληθυσμού θα αυξηθεί πάρα πολύ. Στη Γαλλία αντίθετα, κάθε ηλικιακή ομάδα είναι περίπου όμοια με την επόμενη, εκτός από τις ομάδες των μεγάλων ηλικιακών κατηγοριών. Ηλικιακές δομές όπως αυτή της Γαλλίας, που έχουν σχεδόν πάψει να μοιάζουν με πυραμίδα, είναι ενδεικτικές πληθυσμών όπου η θνησιμότητα δεν επηρεάζεται από άλλα γεγονότα εκτός από τη γήρανση (όπως μαζικοί θάνατοι από επιδημίες, λιμούς κ.α).



Ηλικιακή πυραμίδα με πλατιά βάση όπως αυτή της Ινδίας, είναι χαρακτηριστικό πληθυσμού:

- με μεγάλη γεννητικότητα
- μικρή βιωσιμότητα
- που έχει προοδεύσει πρόσφατα στο περιορισμό της παιδικής και βρεφικής θνησιμότητας.

Ρύθμιση πληθυσμιακού μεγέθους: ενδοπληθυσμιακές σχέσεις και ενδοειδικός ανταγωνισμός

Εάν θεωρήσουμε έναν απομονωμένο πληθυσμό στον οποίο δεν συμβαίνουν ούτε μεταναστεύσεις, ούτε εποικισμοί, τότε η μεταβολή του πληθυσμιακού μεγέθους εξαρτάται από τη διαφορά γεννήσεων και θανάτων. Ο ρυθμός αυτής της μεταβολής είναι η διαφορά γεννητικότητας και θνησιμότητας, τις οποίες ορίσαμε στην προηγούμενη ενότητα. Έχουμε δηλαδή:

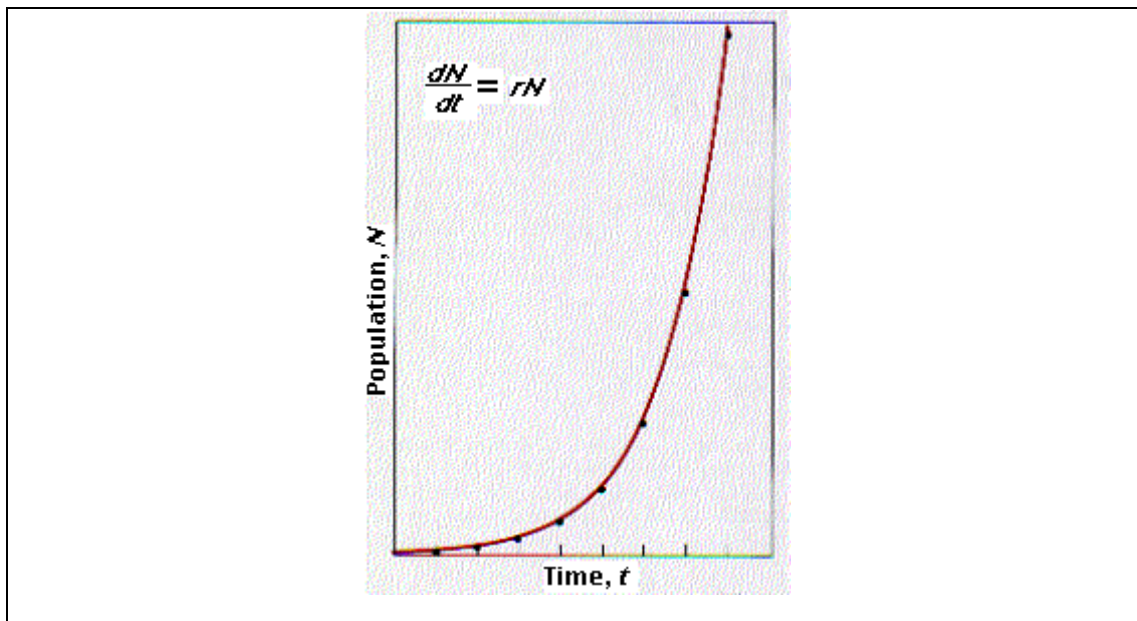
$$r=b-d,$$

όπου b είναι η γεννητικότητα του πληθυσμού, d η θνησιμότητα και r ο ρυθμός μεταβολής, ή ρυθμός αύξησης του πληθυσμού.

Σε ένα περιβάλλον το οποίο καλύπτει χωρίς περιορισμό τις τροφικές και άλλες απαιτήσεις των μελών του πληθυσμού, ο πληθυσμός ακολουθεί τον ενδογενή ρυθμό αύξησης και αυξάνεται εκθετικά. Η μεταβολή του πληθυσμού εκφράζεται από την ακόλουθη εξίσωση:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Το κλάσμα dN/dt εκφράζει το ρυθμό μεταβολής του πληθυσμού (N) και το r το ρυθμό αύξησης. Η επίλυση της εξίσωσης αυτής μας δίνει γραφικές παραστάσεις της ακόλουθης μορφής:



Πρότυπο εκθετικής πληθυσμιακής μεταβολής

Το πρότυπο αυτό πληθυσμιακής μεταβολής, το οποίο αποκαλούμε πρότυπο εκθετικής πληθυσμιακής αύξησης, ακολουθούν κατά κύριο λόγο πληθυσμοί βακτηρίων, εντόμων, ορισμένων ειδών ψαριών, καθώς και πληθυσμοί φυτών και ζώων που θα βρεθούν σε περιβάλλον όπου κανένας παράγοντας δεν περιορίζει την αύξηση τους (πχ. φυτοφάγα ζώα που θα βρεθούν σε περιβάλλοντα με άφθονη τροφή και χωρίς σαρκοφάγα ζώα).

Ωστόσο, η εκθετική αύξηση ενός πληθυσμού δεν μπορεί να συνεχιστεί απεριόριστα σε ένα πεπερασμένο πλανήτη! Οι εκθετικά αυξανόμενοι πληθυσμοί εξαντλούν γρήγορα τους περιβαλλοντικούς πόρους και πολύ συχνά η ελάττωση τους πραγματοποιείται τόσο γρήγορα, όσο και η αύξησή τους. Χαρακτηριστικό είναι το ακόλουθο παράδειγμα:

Το καλοκαίρι του 1980 σε ένα δάσος της Νέας Αγγλίας η πεταλούδα *Porthetria dispar* άφησε εκατοντάδες χιλιάδες αυγά στα δέντρα του δάσους.

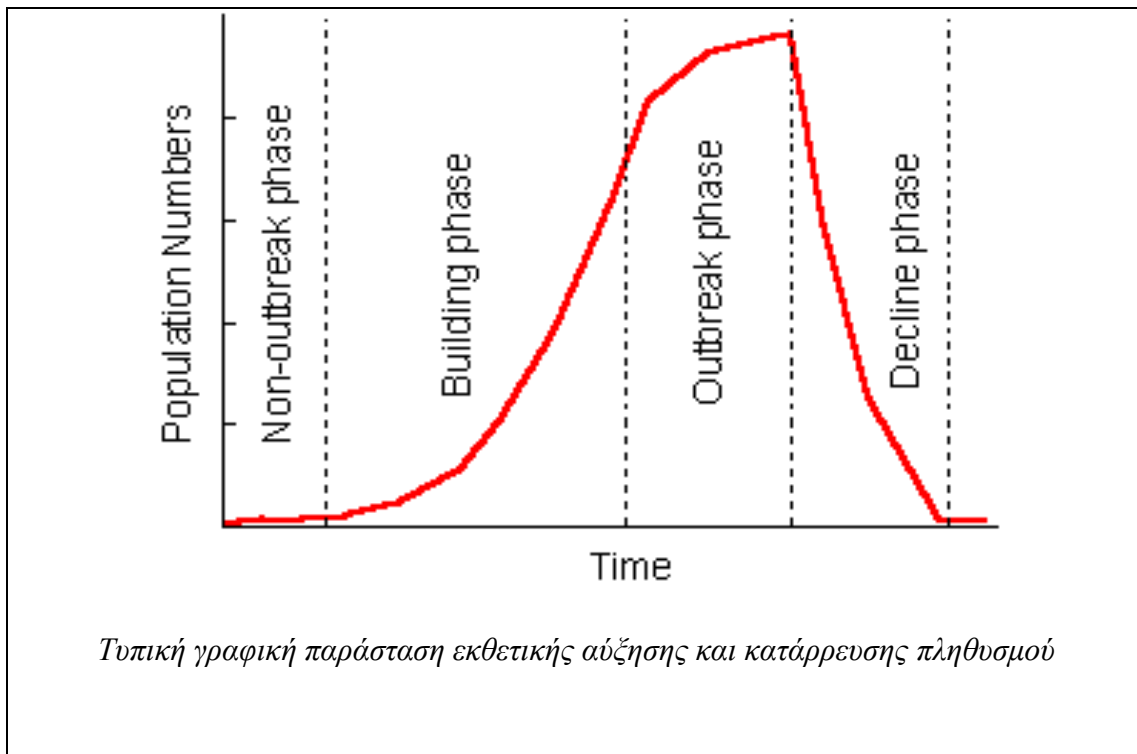
Τον Μάιο του 1981, οι νεαρές κάμπιες που βγήκαν από τα αυγά, άρχισαν να τρέφονται με το φύλλωμα των δέντρων.

Τα αποτελέσματα ήταν δραματικά:

- οι κάμπιες χρειάζονταν μόνο 72 ώρες για να καταστρέψουν ολοκληρωτικά μια οξιά 20 μέτρων ύψους, και μόνο 25 ώρες για τη καταστροφή ενός πεύκου ύψους δέκα μέτρων.
- Μεγάλα τμήματα του δάσους έμοιαζαν σαν να είχαν καεί
- Η προσβολή ήταν τόσο έντονη που τα περισσότερα δέντρα έχασαν και το τελευταίο τους φύλλο πριν οι κάμπιες ολοκληρώσουν τον κύκλο τους

Ακολούθησε ο μαζικό θάνατος των ατόμων αυτού του πληθυσμού: ελάχιστα άτομα κατάφεραν να μεταμορφωθούν σε πεταλούδες.

Η μορφή της μεταβολής αυτού του πληθυσμού, ήταν, προσεγγιστικά, η ακόλουθη:



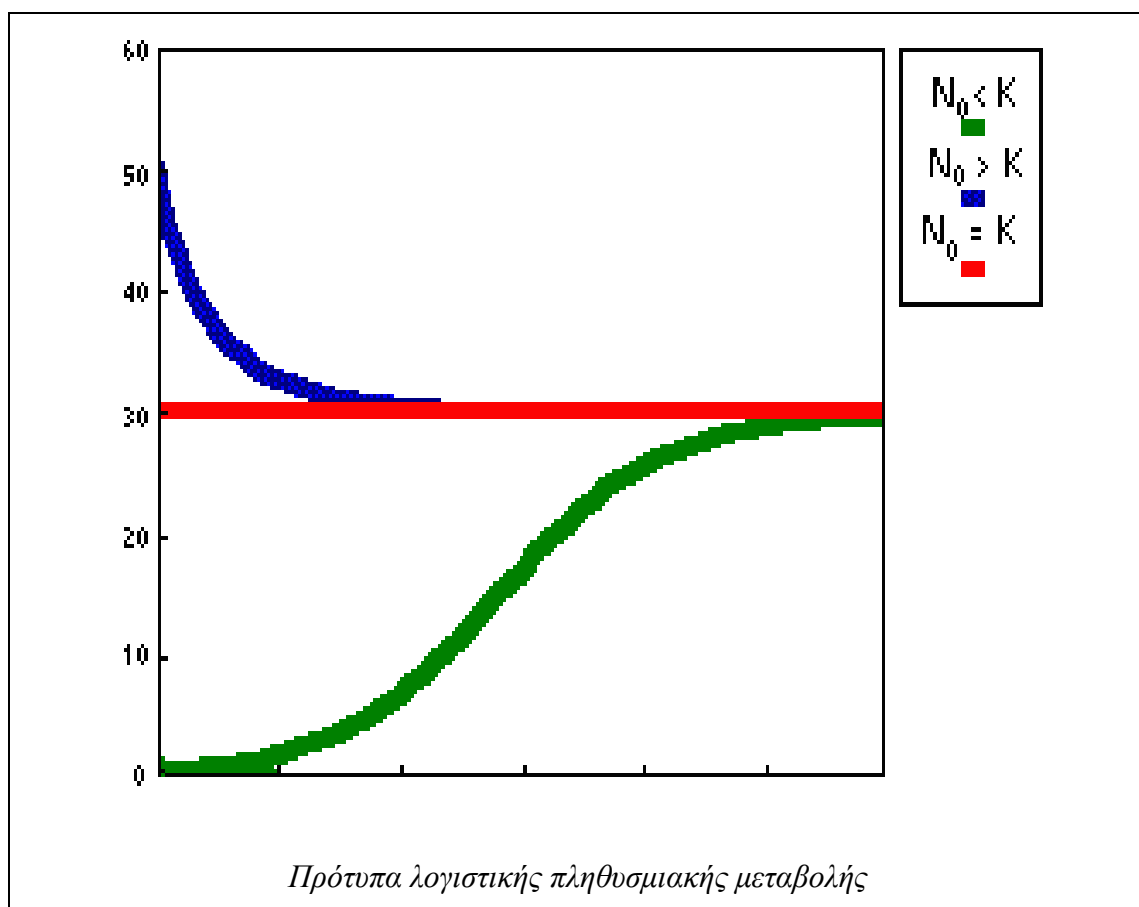
Το περιβαλλοντικό όριο που συναντά κάθε πληθυσμός, ονομάζεται **φέρουσα ικανότητα**, ή **βιοχωρητικότητα του περιβάλλοντος** και συμβολίζεται με **K**. Αντιπροσωπεύει τον ανώτατο αριθμό ατόμων που μπορούν να επιβιώσουν σε ένα συγκεκριμένο περιβάλλον. Καθώς ένας πληθυσμός αυξάνεται οι διαθέσιμοι πόροι για κάθε άτομο του πληθυσμού περιορίζονται. Κατά συνέπεια αναπτύσσεται ανταγωνισμός μεταξύ των μελών του πληθυσμού για την απόκτηση όσο το δυνατόν μεγαλύτερου μεριδίου από τους διαθέσιμους περιορισμένους πόρους. Το είδος αυτό του ανταγωνισμού μεταξύ μελών του ίδιου πληθυσμού (και άρα του ίδιου είδους) ονομάζεται **ενδοειδικός ανταγωνισμός**. Το χαρακτηριστικό των πληθυσμών που ακολουθούν το εκθετικό πρότυπο αύξησης είναι ότι εξαιτίας ακριβώς του ταχύτατου ρυθμού αύξησής τους, ο ενδοειδικός ανταγωνισμός εκδηλώνεται απότομα σε μεγάλες πληθυσμιακές πυκνότητες και γι' αυτό έχει καταστροφικά αποτελέσματα για το μέλλον του πληθυσμού. Στις περιπτώσεις εκθετικής αύξησης, εάν δεν παρέμβει κάποιος εξωτερικός παράγοντας (πχ. κάποιος θηρευτής, όπως θα δούμε σε επόμενες ενότητες), ο πληθυσμός ακολουθεί την αυτοκαταστροφική πορεία που περιγράψαμε στο παράδειγμα.

Αντίθετα, σε άλλους πληθυσμούς, ο ενδοειδικός ανταγωνισμός εκδηλώνεται σταδιακά, καθώς αυξάνεται το πληθυσμιακό μέγεθος. Οι πληθυσμοί αυτοί

ακολουθούν το επονομαζόμενο λογιστικό πρότυπο αύξησης το οποίο εκφράζεται από την ακόλουθη εξίσωση:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

Όπως προκύπτει εύκολα από τη μελέτη της συγκεκριμένης εξίσωσης, όσο ο πληθυσμός N προσεγγίζει τη φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος, ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού μειώνεται για να γίνει τελικά μηδέν, όταν $N=K$. Παρατηρούμε ότι η τιμή $N=K$ αποτελεί σταθερό σημείο ισορροπίας, καθώς στην περίπτωση όπου το $N > K$, ο ρυθμός μεταβολής dN/dt είναι αρνητικός και άρα το πληθυσμιακό μέγεθος τείνει να επιστρέψει στην τιμή K . Αντίστοιχα, όταν N μικρότερο του K , ο ρυθμός μεταβολής είναι θετικός, άρα ο πληθυσμός αυξάνεται μέχρι να προσεγγίσει το K , όπως αναπαρίσταται στην ακόλουθη γραφική παράσταση:



Μια διαφορετική περίπτωση ενδοπληθυσμιακών σχέσεων (το φαινόμενο Allee)

Η μορφή των πληθυσμιακών σχέσεων που περιγράφεται από την λογιστική εξίσωση, αντιπροσωπεύει μια κατάσταση όπου η αύξηση της πυκνότητας του πληθυσμού συνδέεται γραμμικά με την αύξηση του ανταγωνισμού και προκαλεί άμεση μείωση του ρυθμού αύξησης του πληθυσμού. Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις όπου η επίδραση της πυκνότητας στις ενδοειδικές σχέσεις είναι περισσότερο περίπλοκη. Χαρακτηριστικό είναι το ακόλουθο παράδειγμα:

Τα ακάρεα *Scheloribates latipes* είναι μικρά αρθρόποδα τα οποία χρησιμοποιούνται συχνά σε εργαστηριακά πειράματα για τη μελέτη πληθυσμιακών σχέσεων. Σε ένα σχετικό πείραμα¹ τοποθετήθηκαν άτομα του συγκεκριμένου είδους σε μικρό δοχείο με εξασφαλισμένες άριστες συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας. Στο δοχείο προστέθηκαν και κομμάτια λειχήνα, ο οποίος αποτελεί τη καλύτερη τροφή για το συγκεκριμένο ακάρεο. Να προσθέσουμε εδώ ότι οι *Scheloribates latipes* προτιμούν να βόσκουν την τροφή τους μεμονωμένα και όχι να μοιράζονται πολλά άτομα μαζί το ίδιο κομμάτι τροφής. Η βόσκηση των κομματιών του λειχήνα παρεμποδίζει την ανάπτυξη μυκητικών υφών, οι οποίες στις συνθήκες του πειράματος μπορούν να αναπτυχθούν πολύ γρήγορα και να καλύψουν μεγάλο μέρος του δοχείου με τα ακάρεα. Να αναφέρουμε επίσης ότι αρσενικά ακάρεα αφήνουν τους σπερματοφόρους σάκους τους σε καθαρά σημεία του δοχείου, ενώ τα θηλυκά τους αναζητούν για να αποθέσουν τα αυγά τους. Είναι προφανές ότι η ανάπτυξη μυκητικών υφών στο χώρο του πειράματος, αφενός προκαλεί προβλήματα στις μετακινήσεις των ακάρεων, αφετέρου περιορίζει την ύπαρξη ελεύθερων χώρων για την απόθεση των αυγών και των σπερματοφόρων σάκων.

Έστω ότι ξεκινάμε το πείραμα με τέσσερα κομμάτια τροφής και δύο ακάρεα, ένα αρσενικό και ένα θηλυκό. Το κάθε ζώο τρέφεται από ένα κομμάτι τροφής και αφήνει ανεκμετάλλευτα τα άλλα δύο με συνέπεια την ανάπτυξη μυκητικών υφών. Σε κάποια στιγμή το αρσενικό άκαρι θα προσπαθήσει να περιπλανηθεί προς αναζήτηση σημείων για την απόθεση των σπερματοφόρων του. Κατά τη μετακίνησή του θα συναντήσει αρκετά εμπόδια από τις μυκητικές υφές οι οποίες έχουν αναπτυχθεί και θα δαπανήσει αρκετή ενέργεια για να τα παρακάμψει, ενώ και ο αριθμός των σπερματοφόρων θα

¹ Η περιγραφή του πειράματος προέρχεται από το βιβλίο «Εισαγωγή στην Οικολογία» του Γ. Π. Στάμου

είναι περιορισμένος εξαιτίας της έλλειψης ελεύθερων χώρων στη περιοχή. Παρόμοια, και το θηλυκό θα μετακινηθεί κάποια στιγμή σε αναζήτηση σπερματοφόρων για να αποθέσει τα αυγά του. Το θηλυκό, εκτός από την ενέργεια που διαθέτει για την παράκαμψη των υφών, αναγκασμένο να διατρέξει μεγαλύτερες από το κανονικό αποστάσεις ώστε να συναντήσει τα λιγοστά σπερματοφόρα, καταναλώνει μεγάλη ποσότητα ενέργειας, την οποία διαφορετικά θα επένδυε στην αύξηση του μεγέθους των αυγών. Το μέγεθος των αυγών είναι σημαντικός παράγοντας καθορισμού της βιωσιμότητας των νεαρών ατόμων.

Εάν πραγματοποιήσουμε το ίδιο πείραμα με δύο επιπλέον άτομα, ένα αρσενικό και ένα θηλυκό, και τέσσερα κομμάτια τροφής, τότε θα υπάρχει ένα κομμάτι τροφής διαθέσιμο για κάθε άκαρι, ενώ εμποδίζεται η ανάπτυξη υφών, καθώς όλα τα κομμάτια της τροφής βρίσκονται υπό επεξεργασία. Κατ' αυτόν τον τρόπο, ο χώρος του πειράματος παραμένει καθαρός και κατάλληλος για την απόθεση σπερματοφόρων και αυγών, ενώ οι μετακινήσεις των ακάρεων είναι πιο εύκολες και σύντομες. Αυτό συνεπάγεται αύξηση του ενεργειακού ποσοστού που διατίθεται στην αναπαραγωγή, δηλαδή αύξηση της συνεισφοράς κάθε ατόμου στη μελλοντική ανέλιξη του πληθυσμιακού μεγέθους. Η αύξηση επομένως του πληθυσμιακού μεγέθους από δύο σε τέσσερα άτομα ενεργεί θετικά στη δυναμική του πληθυσμού. Ωστόσο αυτό θα πάψει να ισχύει εάν ο πληθυσμός συνεχίσει να αυξάνεται. Εάν για παράδειγμα στο δοχείο προστεθούν άλλα δέκα ακάρεα, διατηρώντας σταθερή την ποσότητα της τροφής, τότε η εικόνα αντιστρέφεται. Τα άτομα βρίσκονται σε συνεχή κίνηση για την αναζήτηση ελεύθερου κομματιού τροφής και κατάλληλων χώρων για την απόθεση σπερματοφόρων και αυγών. Η ρύπανση και η υποβάθμιση των συνθηκών που προκαλεί η αυξημένη ποσότητα ζωικών απορριμμάτων είναι ένας επιπλέον παράγοντας μείωσης της γεννητικότητας και αύξησης της θνησιμότητας.

Όπως προκύπτει από όσα αναφέρθηκαν, στις μεσαίες πληθυσμιακές συγκεντρώσεις υπερέχουν οι σχέσεις συνεργασίας μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού, ενώ ανταγωνισμός κυριαρχεί στις μεγάλες πληθυσμιακές συγκεντρώσεις. Στις μικρές πυκνότητες η αύξηση του πληθυσμού λειτουργεί θετικά για τη δυναμική του πληθυσμού, ενώ το αντίθετο συμβαίνει στις μεγάλες πυκνότητες. Το πρότυπο αυτό, το οποίο είναι γνωστό ως πρότυπο Allee, έχει ένα σημείο άριστης πυκνότητας, όπου ο ρυθμός με τον οποίο συμβαίνουν τα δημογραφικά γεγονότα παίρνει μέγιστη τιμή για τη γεννητικότητα και ελάχιστη για τη θνησιμότητα (βλ. διάγραμμα). Στο διάγραμμα

παρατηρούμε επίσης ότι πληθυσμός που ακολουθεί το πρότυπο Allee έχει δύο σημεία ισορροπίας όπου $b-d=0$ (το K' και το K στο διάγραμμα - μπορείτε να εξηγήσετε γιατί το K' είναι σημείο ασταθούς ισορροπίας; ποιο από τα δύο σημεία ισορροπίας είναι επιθυμητό εάν στοχεύουμε στην διατήρηση του συγκεκριμένου πληθυσμού;)

- Και στην περίπτωση του μοντέλου Allee, όπως και στη περίπτωση της λογιστικής εξίσωσης, οι ενδοπληθυσμιακές σχέσεις αναπτύσσονται σε σχέση με πόρους που βρίσκονται σε έλλειψη.
- Οποιαδήποτε μορφή και αν έχουν οι ενδοπληθυσμιακές σχέσεις, συνεργασίας ή ανταγωνισμού, το τελικό τους αποτέλεσμα είναι η μεταβολή των δημογραφικών γεγονότων (γεννήσεις, θάνατοι) ενός πληθυσμού.

Προσαρμοστικές στρατηγικές

Οργανισμοί που ζουν σε ευμετάβλητα περιβάλλοντα (όπως εποχιακά πλημμυρισμένα έλη, ζώνες της παλίρροιας, κ.α), ή σε "νέα" περιβάλλοντα (πχ. το περιβάλλον που δημιουργείται μετά από φωτιά, ή όταν ένας αγρός παύει να καλλιεργείται), στηρίζονται στην ταχύτητα εξάπλωσής τους προκειμένου να 'προλάβουν' τους ανταγωνιστές τους. Είναι επομένως πληθυσμοί που ακολουθούν το εκθετικό πρότυπο αύξησης, και για να το πετύχουν αυτό έχουν αναπτύξει ένα σύνολο χαρακτηριστικών που τους προσδίδουν μεγάλη τιμή ενδογενούς ρυθμού αύξησης (r). Γι αυτό το λόγο ονομάζουμε αυτούς τους οργανισμούς, οργανισμούς **r-στρατηγικής**.

Τα χαρακτηριστικά που συνήθως διαθέτουν οι οργανισμοί r-στρατηγικής είναι:

- μικρή διάρκεια ζωής. Το κοινό ποντίκι, με μέγιστη διάρκεια ζωής τρία χρόνια, είναι οργανισμός που ακολουθεί την r-στρατηγική.
- Έναρξη της αναπαραγωγικής δραστηριότητας από τα πρώτα στάδια του βιολογικού κύκλου.
- Μικρές σε διάρκεια και συχνές περιόδοι κυοφορίας. Η μύγα παράγει εφτά γενιές απογόνων κάθε χρόνο (από 120 απόγονους κάθε φορά).
- Μεγάλος αριθμός απογόνων. Ορισμένα είδη στρειδιών παράγουν ένα εκατομμύριο αυγά σε κάθε αναπαραγωγική περίοδο
- Δεν δείχνουν ιδιαίτερη φροντίδα στα μικρά τους, η θνησιμότητα των οποίων είναι πολύ μεγάλη.
- Διαθέτουν ιδιαίτερα επιτυχημένους μηχανισμούς για να εξαπλώνονται σε νέα περιβάλλοντα.

Αντίθετα, σε ένα περιβάλλον όπου διαβιούν πολλοί οργανισμοί που ανταγωνίζονται μεταξύ τους για την επιβίωση, ευνοούνται οι οργανισμοί που ακολουθούν την **K-στρατηγική**, οργανισμοί δηλαδή που σχηματίζουν σταθερούς πληθυσμούς κοντά στη φέρουσα ικανότητα (K) του περιβάλλοντος. Αυτοί οι οργανισμοί δεν έχουν να κερδίσουν κάτι από ένα μεγάλο ρυθμό πληθυσμιακής αύξησης.

Οι οργανισμοί K-στρατηγικής έχουν τα ακόλουθα χαρακτηριστικά:

- Διαβιούν σε σταθερά περιβάλλοντα, όπως για παράδειγμα ένα ώριμο δάσος.

- Ζουν αρκετά χρόνια, όπως οι ελέφαντες και οι θαλάσσιες χελώνες.
- Αρχίζουν την αναπαραγωγική τους δραστηριότητα κάπως αργά στο βιολογικό τους κύκλο.
- Έχουν μακρές περιόδους κυοφορίας. Ένα μωρό του ανθρώπινου είδους θέλει 9 μήνες για να γεννηθεί.
- Παράγουν μικρό αριθμό απογόνων. Τα περισσότερα είδη πουλιών για παράδειγμα γεννούν λιγότερα από 12 μικρά κάθε χρόνο.
- Φροντίζουν και συχνά εκπαιδεύουν τα μικρά τους.
- Έχουν αναπτύξει τεχνικές αποτελεσματικής εκμετάλλευσης ακόμα και της πιο μικρής δυνατότητας επιβίωσης που τους αφήνουν οι ανταγωνιστές τους.

Η ανάλυση της στρατηγικής ενός πληθυσμού δίνει πολύτιμες πληροφορίες για τη σωστή διαχειριστική πρακτική που πρέπει να ακολουθήσουμε απέναντί του:

Σε ένα πληθυσμό r-στρατηγικής πρέπει να βρίσκουμε τρόπους να διατηρούμε χαμηλό το πληθυσμιακό του μέγεθος, αφαιρώντας για παράδειγμα άτομα από όλες τις ηλικιακές κατηγορίες του πληθυσμού - και από τις αναπαραγωγικές ηλικίες- καθώς το αναπαραγωγικό δυναμικό αυτών των οργανισμών επιτρέπει την ταχύτατη αύξηση του πληθυσμού. Το πρόβλημα σε αυτές τις περιπτώσεις είναι η σωστή εκτίμηση του κατώτατου μεγέθους του πληθυσμού έτσι ώστε να αποφεύγεται η πληθυσμιακή έκρηξη, αλλά ταυτόχρονα να μην κινδυνεύσει ο πληθυσμός από κάποιο αιφνίδια μείωσή του, πχ. από κάποια αρρώστια.

Σε πληθυσμούς K-στρατηγικής, προτιμάται η απομάκρυνση των ατόμων μεγάλης ηλικίας, που δεν συμβάλλουν στην αναπαραγωγή. Η απομάκρυνση των ατόμων αυτών δεν επηρεάζει την αναπαραγωγική δυναμική του πληθυσμού, ενώ επιπλέον αφήνει περισσότερους τροφικούς πόρους στα υπόλοιπα άτομα. Διαχειριστικές πρακτικές όπως το μέγεθος των 'ματιών' στα δίχτυα, η αραίωση δασικών συστάδων με την αφαίρεση μερικών μεγάλων δέντρων, το ελεγχόμενο κυνήγι μεγάλων σε μέγεθος (και άρα και σε ηλικία) χορτοφάγων θηλαστικών, αποτελούν εφαρμογές στη πράξη της αναφερθείσας διαχειριστικής λογικής.

II. Αλληλεπιδράσεις μεταξύ πληθυσμών

Όταν δύο πληθυσμοί βρεθούν στο ίδιο περιβάλλον, θα επηρεάσουν ο ένας την πορεία του άλλου. Η επίδραση αυτή μπορεί να είναι επικερδής, μπορεί να είναι όμως ζημιογόνα, είτε για τον έναν από τους δύο, είτε και για τους δύο πληθυσμούς.

Η αλληλεπίδραση μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών μπορεί να έχει μία από τις παρακάτω μορφές:

Ανταγωνισμός, όπου ο κάθε πληθυσμός επηρεάζει τον άλλο αρνητικά, καθώς δεν του επιτρέπει την αποκλειστική χρήση ή κατανάλωση ενός περιορισμένου πόρου.

Θήρευση, όπου ο πληθυσμός του θηρευτή έχει προφανή αρνητική επίδραση στον πληθυσμό της λείας, αλλά ο ίδιος έχει προφανή κέρδη από αυτή τη σχέση. Συνήθως η διαδικασία της θήρευσης έχει τη μορφή της θανάτωσης της λείας και κατανάλωσης όλης ή μέρους της από τον θηρευτή (διαφορετική είναι η περίπτωση της κατανάλωσης του φυλλώματος των φυτών από τα φυτοφάγα ζώα, η οποία ωστόσο μπορεί να θεωρηθεί ως μία μορφή θήρευσης).

Παρασιτισμός. Είναι σχέση παρόμοια με αυτή της θήρευσης, με τη διαφορά ότι ο ξενιστής (δηλαδή ο οργανισμός που επηρεάζεται αρνητικά) δεν θανατώνεται άμεσα, αλλά υπόκειται την εκμετάλλευση του παράσιτου για κάποιο χρονικό διάστημα.

Σχέσεις συμβίωσης. Πρόκειται για είδος αλληλεπίδρασης από την οποία ωφελούνται και οι δύο συμμετέχοντες πληθυσμοί, ή τουλάχιστον δεν βλάπτεται κάποιος από τους δύο. Ορισμένες σχέσεις συμβίωσης είναι υποχρεωτικές (οι συμμετέχοντες οργανισμοί δεν μπορούν να επιβιώσουν ξεχωριστά), ενώ άλλες δεν είναι αναγκαίες για την επιβίωση των οργανισμών.

Σχέσεις ουδετερότητας, όταν δεν παρατηρείται καμία αλληλεπίδραση μεταξύ δύο πληθυσμών που διαβιούν στο ίδιο περιβάλλον. Η ουδετερότητα είναι πιθανόν ανύπαρκτη στη φύση, γιατί ακόμα και όταν απουσιάζουν οι άμεσες σχέσεις, υπάρχουν έμμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ πληθυσμών σε κάθε οικοσύστημα.

Ανταγωνισμός

Ανταγωνισμός μεταξύ οργανισμών του ίδιου ή διαφορετικού είδους παρουσιάζεται συνήθως με έμμεσο τρόπο, όταν οι οργανισμοί αυτοί πρέπει να χρησιμοποιήσουν πηγές οι οποίες βρίσκονται σε περιορισμένη ποσότητα. Ανταγωνισμός μπορεί επίσης να εμφανισθεί με περισσότερο άμεσο τρόπο, όταν δύο οργανισμοί ανταγωνίζονται για τον έλεγχο μιας περιοχής, για την κατάληψη περιοχής με άφθονο φως (στη περίπτωση των φυτών), για την κατοχή χώρου φωλιάσματος, κ.α.

Οι ανταγωνιστικές σχέσεις επηρεάζουν αρνητικά τον βαθμό προσαρμογής και την πληθυσμιακή πυκνότητα των ανταγωνιστών. Αυτό συμβαίνει για πολλούς λόγους: επενδύοντας ενέργεια και χρόνο στον ανταγωνισμό ένας οργανισμός, διαθέτει λιγότερα αποθέματα για την διατήρησή του και την αναπαραγωγή του. Επίσης, έχοντας να μοιραστεί με άλλους μία τροφική πηγή η οποία βρίσκεται σε περιορισμένη ποσότητα, δεν μπορεί να καλύψει τις ενεργειακές του ανάγκες.

Ο **ενδοειδικός** ανταγωνισμός συμβαίνει μεταξύ ατόμων του ίδιου είδους και συνήθως του ίδιου πληθυσμού και μελετήσαμε την εκδήλωσή του και την λειτουργία του στην παρουσίαση της λογιστικής εξίσωσης και του προτύπου Allee. Ο **διαειδικός** ανταγωνισμός αφορά οργανισμούς που ανήκουν σε πληθυσμούς διαφορετικών ειδών. Αποτελεί πλεονέκτημα για κάποιο είδος να μπορέσει να αποφύγει τον ενδοειδικό ανταγωνισμό και τα προβλήματα που αυτός δημιουργεί. Για τον λόγο αυτό ο ενδοειδικός ανταγωνισμός, ή μάλλον ή προσπάθεια αποφυγής του, αποτελεί σημαντικό εξελικτικό παράγοντα, ο οποίος μπορεί να οδηγήσει σε έντονες μορφολογικές, λειτουργικές, συμπεριφορικές, ή φυσιολογικές διαφοροποιήσεις και μακροπρόθεσμα, ακόμα και στην δημιουργία νέων ειδών.

Το επίπεδο του ανταγωνισμού ποικίλλει σε σχέση με την διαθεσιμότητα του πόρου που πρέπει να διαμοιραστεί. Κατά συνέπεια υπάρχει μικρός ή καθόλου ανταγωνισμός σε περιβάλλοντα με μεγάλη επάρκεια πόρων, ενώ στην αντίθετη περίπτωση ο ανταγωνισμός είναι ιδιαίτερα έντονος.

Διαειδικός ανταγωνισμός και μοντέλα Lotka-Volterra

Ο διαειδικός ανταγωνισμός είναι ο κύριος παράγοντας διαμόρφωσης της δομής των ζωικών και φυτικών κοινοτήτων. Το κύριο ερώτημα των ερευνών στο φαινόμενο του

διαειδικού ανταγωνισμού είναι: μπορούν τα ανταγωνιζόμενα είδη να συνυπάρξουν ή όχι, και ποιοι είναι οι παράγοντες που καθορίζουν την έκβαση του ανταγωνισμού;

Οι απαντήσεις στα ερωτήματα αυτά μας βοηθούν να αντιμετωπίσουμε πρακτικά προβλήματα που αφορούν:

- στην προστασία από τον έντονο ανταγωνισμό ειδών που κινδυνεύουν με εξαφάνιση
- στη πρόβλεψη των συνεπειών από την εισαγωγή νέων ειδών σε ένα οικοσύστημα
- στην χρησιμοποίηση ανταγωνιστικών ειδών για την εκδίωξη βλαβερών ειδών (πχ. εντόμων), από καλλιεργούμενες εκτάσεις.

Η επίδραση που δέχεται ένας πληθυσμός N_1 από έναν ανταγωνιστικό πληθυσμό N_2 , εξαρτάται από το μέγεθος του N_2 αλλά και από την ανταγωνιστική ικανότητα των ατόμων του N_2 . Τα αντίστοιχα ισχύουν και για την επίδραση του N_1 στον N_2 . Τις επιδράσεις αυτές μπορούμε να τις εκφράσουμε τροποποιώντας κατάλληλα τη λογιστική εξίσωση, έτσι ώστε να συμπεριλάβει και την επίδραση του ανταγωνισμού του ενός πληθυσμού στον άλλον.

Συγκεκριμένα, για τον πληθυσμό N_1 η πληθυσμιακή μεταβολή μπορεί να περιγραφεί από την εξίσωση:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 * N_1 * [K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2] / K_1$$

και αντίστοιχα για τον πληθυσμό N_2 :

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 * N_2 * [K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1] / K_2$$

Ο συντελεστής α , ονομάζεται συντελεστής ανταγωνισμού και εκφράζει την ανταγωνιστική ικανότητα του είδους, ως την κατά άτομο ανταγωνιστική επίδραση του ενός πληθυσμού στον άλλο.

Το σύστημα των δύο εξισώσεων που προέκυψε με αυτό τον τρόπο, είναι το μοντέλο διαειδικού ανταγωνισμού Lotka-Volterra.

Από τη διερεύνηση των εξισώσεων προκύπτει ότι ο παράγοντας που καθορίζει την έκβαση της ανταγωνιστικής σχέσης, είναι η σχέση μεταξύ της έντασης του διαειδικού ανταγωνισμού και της έντασης του ενδοειδικού ανταγωνισμού. Συγκεκριμένα:

I) Εάν α) η επίδραση (α_{21}) του πληθυσμού N1 στο N2 είναι ισχυρότερη από την ένταση του ενδοειδικού ανταγωνισμού (α_{22}) μεταξύ των μελών του N2, αλλά β) η επίδραση (α_{12}) του πληθυσμού N2 στο πληθυσμό N1 είναι μικρότερης έντασης από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού N1 (α_{11}), τότε ο πληθυσμός N2 εξαφανίζεται και ο πληθυσμός N1 επικρατεί.

Συνοπτικά: εάν $\alpha_{21} > \alpha_{22}$ και $\alpha_{12} < \alpha_{11}$, τότε ο πληθυσμός N2 εξαφανίζεται.

Στην αντίθετη περίπτωση εξαφανίζεται ο πληθυσμός N1. Δηλαδή, εάν $\alpha_{21} \ll \alpha_{22}$ και $\alpha_{12} \gg \alpha_{11}$, τότε οδηγούμαστε στην εξαφάνιση του πληθυσμού N1.

II) Εάν η επίδραση του διαειδικού ανταγωνισμού είναι και στους δύο πληθυσμούς ισχυρότερη από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό κάθε πληθυσμού, τότε προκύπτει κατάσταση ασταθούς ισορροπίας, όπου το τελικό αποτέλεσμα εξαρτάται από τις αρχικές τιμές των παραμέτρων του μοντέλου

Συμβολικά: $\alpha_{21} > \alpha_{22}$ και $\alpha_{12} > \alpha_{11}$.

III) Εάν, αντίθετα, και στους δύο πληθυσμούς ο ενδοειδικός ανταγωνισμός υπερισχύει του διαειδικού, τότε οι δύο πληθυσμοί οδηγούνται σε πιθανή συνύπαρξη στο συγκεκριμένο οικοσύστημα.

Δηλαδή, εάν $\alpha_{11} > \alpha_{12}$ και $\alpha_{22} > \alpha_{21}$, τότε έχουμε συνύπαρξη των δύο πληθυσμών. Ωστόσο, η διαδικασία της συνύπαρξης συνεπάγεται και διαφοροποίηση στο τρόπο χρήσης του κοινού πόρου από τους οργανισμούς των δύο πληθυσμών, όπως περιγράψαμε στην ενότητα που ακολουθεί.

Η «αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού» και η συνύπαρξη ανταγωνιστών

Η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού διατυπώθηκε στην δεκαετία του '30 από τον V. Gause, και λέει ότι δύο είδη με ταυτόσημες οικολογικές απαιτήσεις δεν μπορούν να ζήσουν μαζί στο ίδιο μέρος την ίδια χρονική περίοδο. Η απόλυτη οικολογική ταύτιση είναι αδύνατη. Η δήλωση αυτή συνεπάγεται ότι αναγκαστικά υπάρχουν οικολογικές διαφορές μεταξύ δύο ειδών που συνυπάρχουν. Καθώς είναι απίθανο δύο οργανισμοί, ακόμα και του ίδιου είδους, να είναι απόλυτα ταυτόσημοι, η παρατήρηση κάποιων διαφορών μεταξύ δύο πληθυσμών δεν αρκεί για να επικυρώσει την υπόθεση του ανταγωνιστικού αποκλεισμού. Ωστόσο, μας είναι χρήσιμη για να

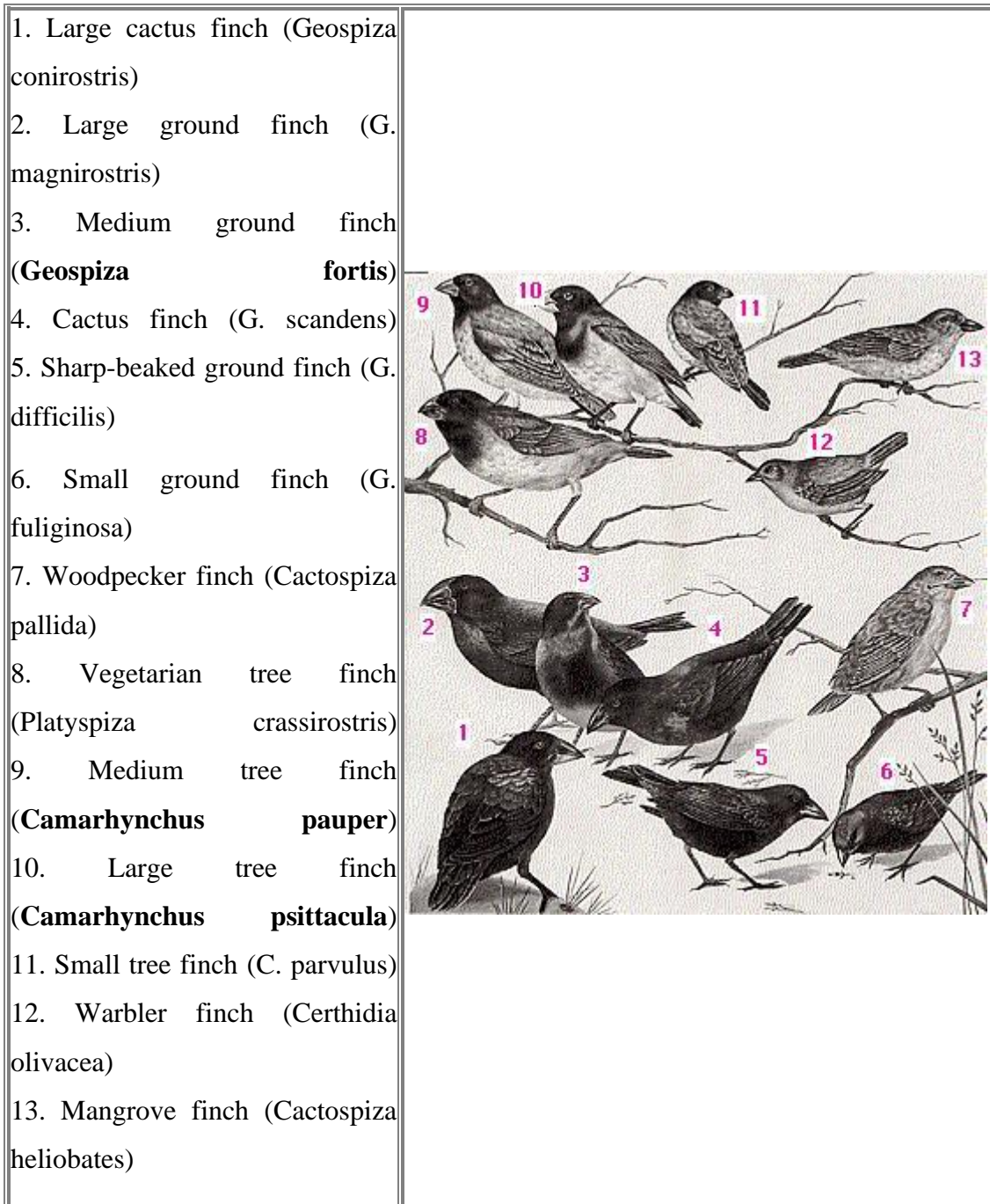
μας θυμίζει ότι κάποια διαφοροποίηση είναι αναγκαία για τη συνύπαρξη ανταγωνιζόμενων πληθυσμών σε κορεσμένα περιβάλλοντα.

Η διαφοροποίηση, ως απαραίτητη προϋπόθεση της συνύπαρξης ανταγωνιζόμενων πληθυσμών είναι η σημαντικότερη εξελικτική συνέπεια του διαειδικού ανταγωνισμού. Η οικολογική ποικιλότητα και η πολύπλοκη δομή των φυσικών οικοσυστημάτων οφείλουν πολλά σε αυτή τη διαδικασία.

Έχουν μελετηθεί πολλές περιπτώσεις πληθυσμών συγγενικών ειδών που ζουν στην ίδια περιοχή. Τα είδη αυτά έχουν, όπως είναι φυσικό, πολλές μορφολογικές, φυσιολογικές, συμπεριφορικές και οικολογικές ομοιότητες. Ως αποτέλεσμα ο διαειδικός ανταγωνισμός είναι ιδιαίτερα έντονος και προκαλεί διαφοροποιήσεις στην οικολογία των ειδών αυτών. Παραδείγματα τέτοιων διαφοροποιήσεων είναι η ξεχωριστή παρουσία των ειδών στα «μικροπεριβάλλοντα» της περιοχής (υπάρχουν συγγενικά είδη εντόμων, όπου τα άτομα του ενός είδους ζουν στην πάνω πλευρά ενός φύλλου και τα άτομα του άλλου είδους στην κάτω πλευρά του ίδιου φύλλου), διαφοροποίηση στις τροφικές προτιμήσεις, δραστηριοποίηση κάθε είδους σε διαφορετικές ώρες της ημέρας ή της νύκτας από τα υπόλοιπα είδη. Όλες αυτές οι διαφορές θεωρούνται ως προσπάθειες αποφυγής του έντονου ανταγωνισμού.

Άλλες έρευνες έχουν δείξει ότι συγγενικά είδη παρουσιάζουν μεγάλες ομοιότητες όταν ζουν σε ξεχωριστές περιοχές, οι οποίες απουσιάζουν στις περιοχές που ζουν μαζί. Οι διαφορές που παρουσιάζονται αφορούν το μέγεθος του σώματος, το σχήμα και το μέγεθος του ράμφους, το σχήμα των σαγονιών κ.α. Σχετικές παρατηρήσεις έχουν γίνει σε είδη σαλιγκαριών, πουλιών, θηλαστικών και εντόμων.

Η χαρακτηριστικότερη μελέτη των εξελικτικών συνεπειών του διαειδικού ανταγωνισμού είναι η μελέτη του Δαρβίνου για τους σπίνους των νησιών Galapagos (βλ. σχήμα), η οποία αποτέλεσε και τη βάση για την δαρβινική θεωρία της εξέλιξης: από έναν αρχικό πολύ μικρό πληθυσμό ενός μόνο είδους που έφτασε στα νησιά αυτά από την ηπειρωτική Αμερική, "προέκυψαν" - σε ένα διάστημα μερικών εκατομμυρίων ετών- δεκατρία ενδημικά είδη των νησιών Galapagos.



Οι σπίνοι των νησιών Galapagos

- τα είδη 1 έως 7 της φωτογραφίας κινούνται στο έδαφος ή σε χαμηλούς θάμνους και τρέφονται με σπόρους διαφόρων μεγεθών (διαθέτοντας και τα ανάλογα ράμφη).
- Τα είδη 8 έως 13 είναι δενδρόβιοι σπίνοι και διαθέτουν ράμφη προσαρμοσμένα σε διατροφή με έντομα.
- Το είδος 7 έχει ράμφος που μοιάζει με αυτό του δρυοκολάπτη. Το χρησιμοποιεί για να ανοίγει τρύπες σε ξυλώδεις κορμούς.

- Το είδος 12 μοιάζει περισσότερο με αηδόνι, παρά με σπίνο.
- Θεωρείται πάρα πολύ πιθανό ότι ο έντονος ανταγωνισμός οδήγησε το είδος 9 (*C. rauper*) σε εξαφάνιση από μερικά από τα νησιά του συμπλέγματος Galapagos.
- Τα άτομα του είδους 10 (*C. psittacula*) που ζουν στο νησί Isabela (ένα από τα νησιά Galapagos), έχουν πανομοιότυπο ράμφος με τα άτομα του είδους 9 (*C. rauper*) που ζουν στο νησί Floreana, στοιχείο που συνεπάγεται ότι τρέφονται με τον ίδιο τύπο και μέγεθος εντόμων. Εντούτοις, τα άτομα του είδους *C. psittacula* που ζουν στο νησί Floreana, μαζί με το είδος *C. rauper*, διαθέτουν πολύ μεγαλύτερο ράμφος και επομένως έχουν διαφορετικές τροφικές προτιμήσεις. Το γεγονός αυτό θεωρείται ως εξελικτική προσαρμογή των ατόμων *C. psittacula* που βρέθηκαν στο νησί Floreana, προκειμένου να μπορέσουν να συνυπάρξουν με τα άτομα του *C. rauper*.

Θήρευση

Η θήρευση είναι ένα φαινόμενο που το παρατηρούμε να εκτυλίσσεται στη φύση, ενώ εύκολη είναι και η επιστημονική του μελέτη. Εύκολα επίσης συμπεραίνουμε ποιος κερδίζει και ποιος χάνει από τη διαδικασία της θήρευσης.

Ο θηρευτής που έχει μεγαλύτερες ικανότητες από τα υπόλοιπα άτομα του ίδιου πληθυσμού στη σύλληψη της λείας, έχει περισσότερες πιθανότητες επιβίωσης και επιτυχούς αναπαραγωγής. Είναι ευνόητο ότι η φυσική επιλογή θα τείνει να αυξήσει την ικανότητα των θηρευτών να βρίσκουν, να συλλαμβάνουν και να καταναλώνουν τη λεία τους. Αντίστοιχα, όμως η φυσική επιλογή ευνοεί την ανάπτυξη χαρακτηριστικών που βοηθούν τα άτομα της λείας να ξεφεύγουν από τους θηρευτές τους. Είναι προφανές ότι αυτές οι δύο επιλεκτικές δυνάμεις κινούνται προς αντίθετες κατευθύνσεις: όσο η λεία αναπτύσσει τεχνικές αποφυγής της θήρευσης, τόσο ο θηρευτής αναπτύσσει περισσότερο αποτελεσματικούς μηχανισμούς σύλληψης. Μακροπρόθεσμα, αυτή η κλιμάκωση οδηγεί σε πολύπλοκα, όσο και ιδιόρρυθμα προσαρμοστικά χαρακτηριστικά. Σκεφτείτε για παράδειγμα, την πολύπλοκη διαδικασία κυνηγιού που ακολουθούν τα λιοντάρια και οι λύκοι, τις κολλώδεις και ευέλικτες γλώσσες που διαθέτουν πολλές σαύρες, βάτραχοι και άλλοι θηρευτές, το τρόπο θανάτωσης της λείας που ακολουθούν οι βόες, αλλά και την ικανότητα

αλλαγής χρωμάτων πολλών οργανισμών, την ανάπτυξη ιδιόρρυθμης γλώσσας μετάδοσης μηνυμάτων συναγερμού από πολλά είδη, κλπ.

Χαρακτηριστικό είναι το παράδειγμα αντιμετώπισης του γερακιού από το ψαρόνι. Το γεράκι *Falco peregrinus* είναι από τους πλέον δεινούς κυνηγούς. Συλλαμβάνει το θήραμά του στον αέρα και σχεδόν πάντα εν κινήσει. Διαθέτει οξεία όραση που του επιτρέπει να αναζητά τη λεία του από μεγάλο υψόμετρο έτσι ώστε να μην γίνεται αντιληπτό. Όταν την εντοπίσει εφορμά επάνω της με ταχύτητα που προσεγγίζει τα 300 χιλιόμετρα την ώρα! Από την άλλη πλευρά, τα ψαρόνια συνηθίζουν να πετούν σε αραιό και άτακτο σχηματισμό. Ωστόσο, όταν αντιληφθούν ένα γεράκι συσπειρώνονται σε ένα ιδιαίτερα συμπαγές σχήμα με ελάχιστα κενά μεταξύ των πουλιών. Το γεράκι αποφεύγει να επιτεθεί σε μια τόσο συμπαγή μάζα, φοβούμενο πιθανότατα δικό του τραυματισμό από τη σφοδρή σύγκρουση με το αδιάσπαστο σμήνος των ψαρονιών.

Συστήματα λείας- θηρευτή

Ας φανταστούμε έναν πληθυσμό λείας και έναν πληθυσμό θηρευτή, στους οποίους δεν παρατηρείται ενδοειδικός ανταγωνισμός. Σε αυτή την περίπτωση ο πληθυσμός της λείας θα αυξανόταν εκθετικά εάν δεν υπήρχε ο θηρευτής. Ωστόσο η θήρευση περιορίζει την αύξηση του πληθυσμού, ενώ ενδέχεται να προκαλέσει και μείωσή του εάν η πυκνότητα των θηρευτών αυξηθεί πολύ. Αντίστροφα, ο πληθυσμός του θηρευτή θα μειωνόταν εκθετικά εάν απουσίαζε η λεία. Παρουσία της λείας, η μεταβολή του πληθυσμιακού μεγέθους του θηρευτή εξαρτάται από την ευκολία σύλληψης της λείας.

Η σχέση αυτή εκφράζεται από το ακόλουθο σύστημα δύο εξισώσεων των Lotka-Volterra:

$$\frac{dN_\lambda}{dt} = rN_\lambda - aN_\lambda N_\theta$$

$$\frac{dN_\theta}{dt} = bN_\lambda N_\theta - dN_\theta$$

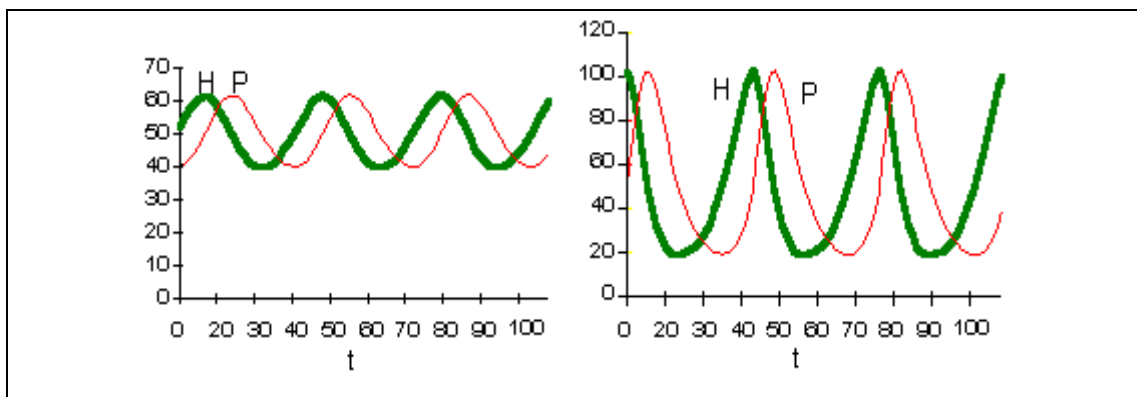
N_θ και N_λ είναι οι πληθυσμιακές πυκνότητες θηρευτή και λείας αντίστοιχα.

a είναι ο συντελεστής θήρευσης, δηλ. η ικανότητα του θηρευτή να συλλαμβάνει τη λεία.

b είναι ο αναπαραγωγικός ρυθμός του θηρευτή ανά μονάδα λείας που καταναλώνει, δηλ. σε ελεύθερη απόδοση το κέρδος του θηρευτή από το κυνήγι, το οποίο κατευθύνεται στην αναπαραγωγή.

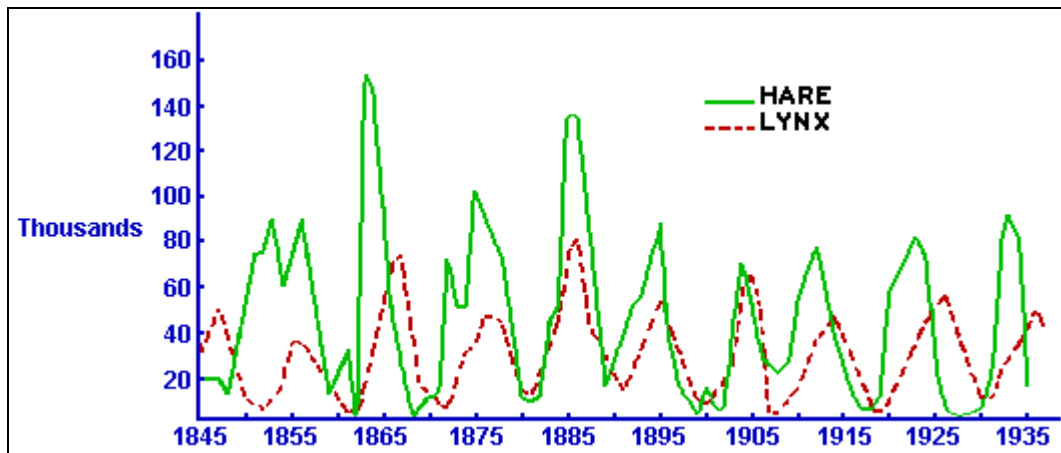
d είναι η θνησιμότητα του θηρευτή.

Η επίλυση αυτών των εξισώσεων μας δίνει γραφικές παραστάσεις όπως οι ακόλουθες:



Παρατηρούμε ότι και οι δύο πληθυσμοί ταλαντώνονται αρμονικά, χωρίς να καταλήγουν σε σταθερό σημείο ισορροπίας. Ο πληθυσμός του θηρευτή (P) ακολουθεί τις μεταβολές του πληθυσμού της λείας με διαφορά φάσης $T = \frac{1}{4}$. Το διαφορετικό εύρος των ταλαντώσεων στα δύο διαγράμματα, οφείλεται στις αρχικές τιμές των παραμέτρων του μοντέλου.

Στο ακόλουθο παράδειγμα, οι πληθυσμοί του λαγού και του θηρευτή του, του λίγκα, στα δάση του Hudson Bay στον Καναδά, ακολουθούν περιοδικές ταλαντώσεις οι οποίες επαναλαμβάνονται ανά δεκαετία:



Περιοδικές πληθυσμιακές ταλαντώσεις λείας (λαγοί) και θηρευτή (λύγκες)

Υπενθυμίζουμε ότι το μοντέλο που σχολιάσαμε αναφέρεται σε πληθυσμούς χωρίς πυκνοεξάρτηση. Σε πληθυσμούς με πυκνοεξάρτηση (που είναι και περισσότερο κοινή περίπτωση σε πραγματικούς πληθυσμούς), τα αποτελέσματα είναι διαφορετικά.

Παρασιτισμός

Ο παρασιτισμός είναι φαινόμενο παρόμοιο με αυτό της θήρευσης, με τη διαφορά ότι ο οργανισμός που προσβάλλεται (ο ξενιστής) δεν θανατώνεται ακαριαία, αλλά συνεχίζει να ζει για αρκετό διάστημα. Ωστόσο υπάρχουν πολλές μορφές παρασιτισμού: παρασιτικά είδη σφιγγών αφήνουν τα αυγά τους μέσα σε άλλα έντομα, τα οποία τα τρώγουν λίγο-λίγο και τελικά τα σκοτώνουν οι λάρβες που γεννιούνται.

Τα *εκτοπαράσιτα* εκμεταλλεύονται την εξωτερική επιφάνεια των ξενιστών τους. Είναι συνήθως τσιμπούρια ή άλλα ακάρεα.

Τα *ενδοπαράσιτα* ζουν στο εσωτερικό του οργανισμού που παρασιτούν και αποτελούν παράγοντες εκδήλωσης διαφόρων ασθενειών. Πολλά ενδοπαράσιτα είναι απόλυτα εξαρτημένα από τον ξενιστή τους. Το σκουλήκι 'ταινία' δεν διαθέτει πεπτικό σύστημα, ενώ οι διάφοροι ιοί δεν μπορούν να υπάρξουν έξω από το σώμα του ξενιστή τους.

Ειδική μορφή παρασιτισμού αποτελεί ο *κοινωνικός παρασιτισμός*, ο οποίος περιλαμβάνει κλοπές, σκλάβωμα και τον αναπαραγωγικό παρασιτισμό. Ο τελευταίος παρατηρείται σε είδη πουλιών τα οποία αφήνουν τα αυγά τους σε φωλιές άλλων ειδών τα οποία τα κλωσουν και στη συνέχεια ανατρέφουν και τα νεογνά μαζί με τα δικά τους.

Ο παρασιτισμός προκαλεί παρόμοιες αλλαγές στους πληθυσμούς των ξενιστών με τα συστήματα λείας-θηρευτή. Χαρακτηριστική είναι η περίπτωση του αγριόγαλου στη Σκωτία: Ο πληθυσμός του παρουσιάζει έντονες ταλαντώσεις κάθε 4 έως 8 χρόνια, οι οποίες δεν μπορούν να αποδοθούν στο κυνήγι του. Αντίθετα οφείλονται σε έναν παρασιτικό νηματώδη (είδος σκουληκιού), ο οποίος επηρεάζει αρνητικά την γεννητικότητα των άρρωστων πουλιών και προκαλεί αυξημένη θνησιμότητα. Θεραπεία αριθμού πουλιών σε συγκεκριμένες περιοχές είχε ως αποτέλεσμα την εξάλειψη των ταλαντώσεων του πληθυσμιακού μεγέθους του αγριόγαλου στις περιοχές αυτές.

Σχέσεις συμβίωσης

Ο όρος αναφέρεται σε σχέσεις αμοιβαίου κέρδους, ή έστω όπου ο ένας κερδίζει αλλά ο άλλος δεν βλάπτεται. Οι σχέσεις αυτού του τύπου είναι αρκετά διαδεδομένες στη φύση: κάποια είδη πουλιών αναζητούν τη τροφή τους στο τρίχωμα της πλάτης των νεροβούβαλων (έτσι το πουλί τρέφεται, ενώ ο νεροβούβαλος απαλλάσσεται από τα παράσιτα), ενώ άλλα τσιμπολογούν στα σαγόνια των κροκοδείλων (εδώ πάλι το πουλί τρέφεται, ενώ ο κροκόδειλος απολαμβάνει δωρεάν καθαρισμό δοντιών!). Οι λειχήνες είναι 'προϊόν' της συμβίωσης ενός μύκητα και ενός φύκου. Ο μύκητας παρέχει τον στηρικτικό ιστό, ενώ το φύκος φωτοσυνθέτει. Γενικότερα, υπάρχουν εκατοντάδες περιπτώσεις συμβίωσης μεταξύ ενός ετερότροφου και ενός φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Στα είδη που συμμετέχουν σε σχέσεις αυτού του τύπου περιλαμβάνονται σπόγγοι, θαλάσσιες ανεμώνες, κ.α.

Συμβιωτικές σχέσεις αναπτύσσονται πολύ συχνά μεταξύ μυκήτων και φυτικών ριζών. Οι μύκητες αναπτύσσονται μεταξύ των εξωτερικών κυττάρων των δευτερευόντων ριζών και βοηθούν το φυτό να απορροφήσει ανόργανα στοιχεία από το έδαφος. Κάποια είδη μυκήτων παράγουν αντιβιοτικές ουσίες, οι οποίες προστατεύουν το φυτό από παράσιτα και βακτήρια. Σε αντάλλαγμα, οι μύκητες αυτοί τρέφονται με τα φωτοσυνθετικά προϊόντα των φυτών.

Χαρακτηριστική είναι επίσης η περίπτωση αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων τα οποία αναπτύσσονται στις ρίζες ορισμένων ποωδών φυτών και με τις ανόργανες ενώσεις

του αζώτου τις οποίες παράγουν, βοηθούν τα φυτά να αναπτυχθούν σε εδάφη φτωχά σε άζωτο.

Η μελέτη των σχέσεων αυτής της μορφής στηρίζεται στις εξισώσεις Lotka-Volterra για τον διαειδικό ανταγωνισμό, οι οποίες τροποποιούνται κατάλληλα για να εκφράσουν την θετική επίδραση των συμβιωτικών σχέσεων στους συμμετέχοντες οργανισμούς.

Βιολογικός έλεγχος

Μια από τις πλέον ενδιαφέρουσες πρακτικές εφαρμογές των γνώσεων που διαθέτουμε για τα φαινόμενα του διαειδικού ανταγωνισμού, των σχέσεων θήρευσης και των σχέσεων παρασιτισμού, είναι ο βιολογικός έλεγχος. Ο βιολογικός έλεγχος αφορά κυρίως στην προσπάθεια ελάττωσης του πληθυσμού «ενοχλητικών» ειδών χρησιμοποιώντας τους φυσικούς τους εχθρούς και όχι χημικά εντομοκτόνα και παρασιτοκτόνα.

Τα περισσότερα από τα είδη που θεωρούμε ως προβληματικά για μια φυσική περιοχή ή για καλλιεργούμενες εκτάσεις, είναι φυτά ή ζώα (κυρίως έντομα), τα οποία εισβάλλουν σε μια περιοχή χωρίς τη 'συνοδεία' των εχθρών τους. Με την συνεχή αύξηση μετακίνησης ανθρώπων και αγαθών το πρόβλημα αυτό γίνεται όλο και οξύτερο.

Παραδείγματα βιολογικού ελέγχου

- Στα 1887 ένα έντομο το οποίο μεταφέρθηκε στην Αμερική από την Αυστραλία κατέστρεφε τους πορτοκαλεώνες της Καλιφόρνιας. Ένας αμερικανός εντομολόγος πήγε στην Αυστραλία με σκοπό να βρει ένα φυσικό εχθρό αυτού του εντόμου. Πράγματι, γύρισε με ένα είδος σκαθαριού, το οποίο γρήγορα ελάττωσε και έθεσε υπό έλεγχο το πληθυσμό του βλαβερού εντόμου. Το 1946 ωστόσο η επιδημία

ξαναχτύπησε τους πορτοκαλεώνες. Η αιτία ήταν η χρήση του ισχυρού εντομοκτόνου DDT, το οποίο εξόντωσε το σκαθάρι. Μόνο μετά την αλλαγή στο τρόπο χρήσης των εντομοκτόνων και στην επανεισαγωγή του συγκεκριμένου σκαθαριού στους πορτοκαλεώνες, τέθηκε ξανά υπό έλεγχο ο πληθυσμός του επιβλαβούς εντόμου.

- Εκτός από θηρευτές έχουν χρησιμοποιηθεί και βακτήρια (δηλ. παράσιτα) για τον έλεγχο επιβλαβών οργανισμών. Το βακτήριο *Bacillus popilliae* έχει χρησιμοποιηθεί για τον έλεγχο του 'γιαπωνέζικου σκαθαριού', ενώ το *Bacillus thuringiensis* έχει χρησιμοποιηθεί για την καταπολέμηση πολλών εντόμων.

- Η φραγκοσυκιά εξαπλώθηκε στην Αυστραλία καλύπτοντας εκατομμύρια εκτάρια βοσκοτόπων και εκτοπίζοντας τα κτηνοτροφικά φυτά. Το 1924 εισήχθη από την Αργεντινή στην Αυστραλία το λεπιδόπτερο *Cactoblastis cactorum*, οι κάμπιες του οποίου είναι ακόρεστοι καταναλωτές της φραγκοσυκιάς. Πράγματι, σε λίγα χρόνια οι κάμπιες είχαν καθαρίσει τα βοσκοτόπια από τις φραγκοσυκιές, χωρίς να βλάψουν ούτε ένα γηγενές είδος.

- Ωστόσο, η χρησιμοποίηση της ίδιας κάμπιας το 1957 στην Καραϊβική, δεν είχε τα ίδια αποτελέσματα. Έως το 1989 το συγκεκριμένο είδος είχε εξαπλωθεί μέχρι την Φλόριδα και απειλούσε με εξαφάνιση 5 τοπικά είδη κάκτων!

Καθώς και ο βιολογικός έλεγχος δεν είναι απαλλαγμένος κινδύνων, πρέπει να τηρούνται κάποιοι κανόνες, όπως:

Επιλογή φυσικών εχθρών που οι προτιμήσεις τους περιορίζονται αποκλειστικά στο είδος που θέλουμε να καταπολεμήσουμε.

Προσεκτική δοκιμασία του είδους, ώστε να είναι εξασφαλισμένο ότι δεν θα στραφεί σε άλλες τροφικές πηγές από τη στιγμή που θα περιορίσει σημαντικά τον πληθυσμό του βλαβερού οργανισμού.

Αποφυγή εισαγωγής ξενικών ειδών σε ένα οικοσύστημα, για οποιοδήποτε λόγο.

B. ΒΙΟΚΟΙΝΟΤΗΤΕΣ

Τα είδη μιας περιοχής που συνδέονται μεταξύ τους με κάποιες από τις σχέσεις που περιγράψαμε στο προηγούμενο κεφάλαιο (διαειδικό ανταγωνισμό, θήρευση, συμβίωση, παρασιτισμό), συγκροτούν μια **βιοκοινότητα**. Η ποικιλία των σχέσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των διαφορετικών πληθυσμών έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία βιοκοινοτήτων με πολύπλοκη δομή και με μεγάλη ποικιλία διεργασιών που εκτυλίσσονται στο εξωτερικό τους.

Η πολυπλοκότητα της οργάνωσης των βιοκοινοτήτων, ως αποτέλεσμα των περίπλοκων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των πληθυσμών που τις αποτελούν, εκφράζεται παραστατικά στο ακόλουθο παράδειγμα από τον E. Pianka (1994): Η συγκεκριμένη βιοκοινότητα περιελάμβανε τέσσερα είδη πουλιών, τέσσερα είδη λουλουδιών και δύο είδη ακάρεων. Τα τρία από τα τέσσερα είδη πουλιών ήταν κολυμπρί της οικογένειας *Trochilidae* και ανταγωνίζονταν μεταξύ τους για το νέκταρ των τεσσάρων ειδών φυτών. Είναι προφανές ότι τα πουλιά λειτουργούσαν και ως μεταφορείς της γύρης από άνθος σε άνθος, συντελώντας έτσι αποφασιστικά στην αναπαραγωγή των φυτών. Ωστόσο, καθώς το μήκος της στεφάνης του άνθους διέφερε από είδος σε είδος, κάθε πουλί προτιμούσε το άνθος που ταίριαζε καλύτερα στο μήκος του ράμφους του. Το είδος *Eugenes fulgens* που είχε το μακρύτερο ράμφος, ήταν το μόνο που μπορούσε να ρουφήξει το νέκταρ από το φυτό *Centropogon talamancensis* που είχε την μακρύτερη στεφάνη. Όμως, το κολυμπρί *Pantrepe insignis* έκλεβε νέκταρ από το ίδιο φυτό τρυπώντας τη βάση της στεφάνης! Το τέταρτο είδος πουλιού, το *Diglossa plumbea*, έκλεβε με τον ίδιο τρόπο νέκταρ και από τα τέσσερα είδη φυτών. Τα δύο είδη ακάρεων που ζούσαν μέσα στα άνθη των φυτών μετακινούνταν από λουλούδι σε λουλούδι 'σκαρφαλώνοντας' στις μύτες των πουλιών! Ωστόσο, το ένα είδος ακάρεως βρισκόταν αποκλειστικά στα δύο είδη φυτών του γένους *Centropogon*, ενώ το άλλο άκαρι αποκλειστικά στα άλλα δύο είδη φυτών. Πειράματα έδειξαν ότι και τα δύο είδη ακάρεων μπορούσαν να ζήσουν μόνα τους και στα τέσσερα είδη των φυτών της βιοκοινότητας, αλλά δεν μπορούσαν να 'συγκατοικήσουν' στο ίδιο άνθος. Όταν βρίσκονταν μαζί άτομα των δύο ειδών ο ανταγωνισμός ήταν τόσο έντονος, ιδιαίτερα μεταξύ των αρσενικών, ώστε παρατηρήθηκε επανειλημμένα ακόμα και θανάτωση του αντίπαλου αρσενικού. Τα δύο είδη ακάρεων επομένως μοίρασαν μεταξύ τους τα είδη των φυτών έτσι ώστε να

αποφύγουν τον έντονο ανταγωνισμό. Με ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρατηρήθηκε ότι τα πουλιά που επισκέπτονταν τα φυτά του γένους *Centropogon* δεν επισκέπτονταν τα άλλα δύο είδη φυτών, και το αντίστροφο. Με αυτό το τρόπο τα ακάρεα δεν διέτρεχαν το κίνδυνο να βρεθούν σε λάθος λουλούδι!

Σε αυτή την μικρή βιοκοινότητα των δέκα ειδών παρατηρήθηκαν επομένως σχέσεις άμεσου και έντονου ανταγωνισμού (μεταξύ των ακάρεων), ανταγωνισμού για τροφή (μεταξύ των πουλιών), σχέσεις παρασιτισμού (μεταξύ των φυτών και των 'κλεφτών' του νέκταρ) και σχέσεις συμβιωτικής συνεργασίας (μεταξύ των πουλιών και των φυτών και μεταξύ των πουλιών και των ακάρεων).

Εικόνα Pianka σ. 209

Η μελέτη της δομής μιας βιοκοινότητας αφορά τους τρόπους που τα διάφορα μέλη της συνδέονται μεταξύ τους, όπως και τα χαρακτηριστικά της βιοκοινότητας που αναδύονται από αυτές τις αλληλεπιδράσεις.

Κάποιες από τις σημαντικές ιδιότητες μιας βιοκοινότητας είναι οι ακόλουθες:

- η βιοποικιλότητα, δηλαδή ο αριθμός των ειδών που απαντούν σε μια βιοκοινότητα. Η ποικιλότητα μετριέται με τη χρήση διαφόρων δεικτών βιοποικιλότητας (στη διεθνή βιβλιογραφία έχουν παρουσιαστεί πάνω από σαράντα αντίστοιχοι δείκτες). Με τους δείκτες βιοποικιλότητας μετράμε όχι μόνο τον αριθμό των ειδών αλλά και το πληθυσμό κάθε είδους.

- Η ανθεκτικότητα μιας βιοκοινότητας, αφορά τη δυνατότητα μιας βιοκοινότητας να διατηρήσει τη δομή της και τις λειτουργίες της απέναντι σε εξωτερικές πιέσεις (πχ. βόσκηση).

- Η ικανότητα ανάκαμψης μιας βιοκοινότητας, η οποία περιγράφει την ταχύτητα που μια διαταραγμένη βιοκοινότητα μπορεί να επανέλθει στην αρχική της κατάσταση (πχ μετά από μια περίοδο ξηρασίας).

- Η συνεκτικότητα αφορά τον αριθμό των σχέσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των ειδών που συμμετέχουν στη βιοκοινότητα,

- Η ετερογένεια των σχέσεων που αναπτύσσονται μεταξύ των πληθυσμών.

Οι σχετικές τιμές των ιδιοτήτων αυτών καθορίζουν τη πορεία μιας βιοκοινότητας στο χρόνο. Το τελευταίο έχει άμεση σχέση με το γεγονός ότι στα πλαίσια μιας βιοκοινότητας παρατηρούνται συνεχώς εξαφανίσεις ειδών, αλλά και εγκαθίδρυση καινούριων. Για παράδειγμα, στη περίπτωση που ο αριθμός των ειδών μιας βιοκοινότητας είναι σχετικά μεγάλος, αλλά οι τιμές της συνεκτικότητας και της ετερογένειας των σχέσεων είναι σχετικά χαμηλές, τότε η συγκεκριμένη βιοκοινότητα χαρακτηρίζεται από ισορροπία όσο αφορά τον συνολικό αριθμό των ειδών που την αποτελούν, υφίσταται όμως αρκετές αλλαγές ως προς τα συγκεκριμένα είδη από τα οποία αποτελείται.

Έχει επίσης διαπιστωθεί ότι δεν έχουν όλα τα είδη μιας βιοκοινότητας την ίδια σπουδαιότητα για τη διατήρηση της δομής της. Αντίθετα υπάρχουν είδη των οποίων η παρουσία επηρεάζει αποφασιστικά τη κατάσταση πολλών άλλων ειδών της βιοκοινότητας και η εξαφάνισή τους αλλάζει πολλές φορές ολοκληρωτικά το πλέγμα των σχέσεων σε μια βιοκοινότητα. Για παράδειγμα, έχει παρατηρηθεί ότι η βόσκηση αυξάνει στις περισσότερες περιπτώσεις τη βιοποικιλότητα σε μια περιοχή. Σε συγκεκριμένο πείραμα, η βιοκοινότητα των φυτών ενός βοσκότοπου περιελάμβανε 20 είδη. Όταν σταμάτησε η βόσκηση, όταν έφυγαν δηλαδή τα χορτοφάγα ζώα από τη

περιοχή, τα πιο ψηλά χόρτα επισκίασαν τα υπόλοιπα και δεν τους επέτρεψαν να επιβιώσουν. Το αποτέλεσμα ήταν ότι μόνο 11 είδη φυτών απέμειναν στη περιοχή.

Ένα αντίστοιχο παράδειγμα προέρχεται από παρατηρήσεις σε μια ζωϊκή βιοκοινότητα της παλιρροιακής ζώνης, η οποία περιελάμβανε 15 είδη ζώων. Όταν από αυτά τα είδη απομακρύνθηκαν οι αστερίες, η βιοκοινότητα γνώρισε μεγάλη εξάπλωση των στρειδιών και αργότερα των μυδιών τα οποία εκτόπισαν τελικά πολλά άλλα είδη. Στη βιοκοινότητα απέμειναν τελικά μόλις οκτώ είδη. Αποδείχθηκε επομένως ότι οι αστερίες διαδραμάτιζαν θεμελιώδη ρόλο στη διατήρηση της δομής και της σταθερότητας της βιοκοινότητας.

Διαδοχή

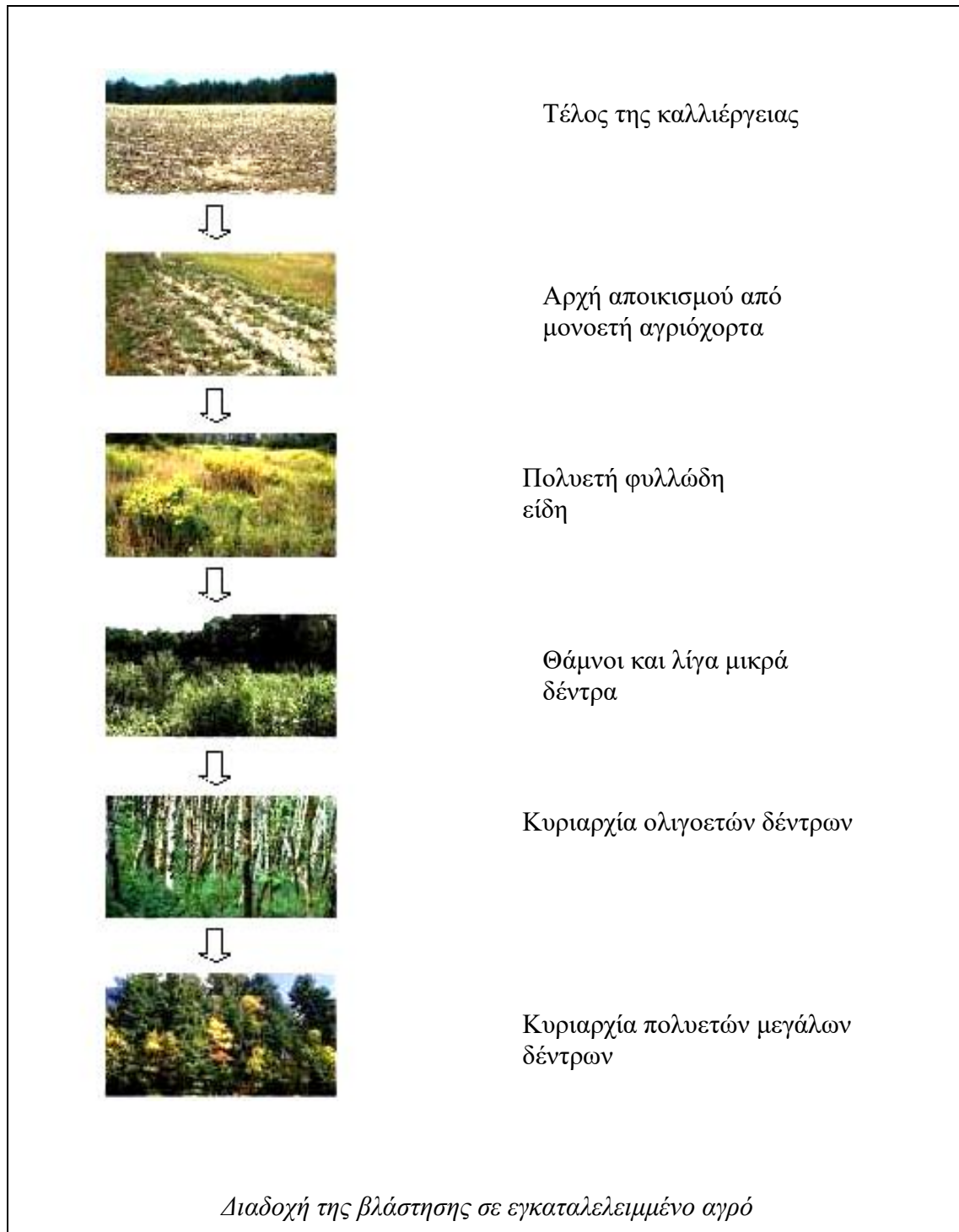
Υπάρχουν βιοκοινότητες που βρίσκονται σε διαδικασία μακρόχρονων μεταβολών όσο αφορά το είδος και τον αριθμό των οργανισμών που τις αποτελούν. Για αρκετούς μελετητές μάλιστα, όλες οι βιοκοινότητες διέρχονται συνεχείς αλλαγές μικρότερης ή μεγαλύτερης κλίμακας. Το φαινόμενο είναι περισσότερο μελετημένο στις φυτικές βιοκοινότητες και είναι γνωστό ως **διαδοχή**. Η πορεία της διαδοχής εξαρτάται από τις κλιματικές και γεωλογικές συνθήκες, τις διαταραχές που επηρεάζουν μια βιοκοινότητα, τα προσαρμοστικά χαρακτηριστικά των κοντινών ειδών και τις τροποποιήσεις που τα είδη προκαλούν στο περιβάλλον τους.

Στις περισσότερες περιπτώσεις η διαδικασία της διαδοχής ξεκινά όταν μια διαταραχή επηρεάσει σημαντικά την κατάσταση της υπάρχουσας βιοκοινότητας. Τέτοιες διαταραχές μπορούν να προκληθούν από φωτιά, παρατεταμένη ξηρασία, επιδρομή εντόμων, έντονη βόσκηση ή υλοτομία, ρύπανση, αλλά και ανεμοστρόβιλους, χιονοστιβάδες, αμμοθύελλες, ή κατολισθήσεις.

Χαρακτηριστικές περιπτώσεις όπου μπορούμε να μελετήσουμε το φαινόμενο της διαδοχής είναι η αναδημιουργία των φυτικών και ζωικών κοινοτήτων ενός δάσους μετά από πυρκαγιά, η κάλυψη ενός εγκαταλειμμένου αγρού από τη φυσική βλάστηση, αλλά και η ανάπτυξη της βλάστησης σε εδάφη που 'απελευθερώνονται' με την υποχώρηση των παγετώνων.

Όταν ένα χωράφι παύει να καλλιεργείται, αρχικά αποικίζεται από ποώδη, κυρίως μονοετή, αγριόχορτα, τα οποία αποκαλούνται 'πρωτοπόρα' είδη. Στα επόμενα πρώιμα στάδια της διαδοχής η περιοχή κατακλύζεται από φυλλώδη πολυετή φυτά. Στα

μεσαία στάδια της διαδοχής εμφανίζονται θάμνοι και δέντρα με ολιγοετή διάρκεια ζωής. Στη συνέχεια οι παρουσίες των θάμνων γίνεται όλο και πιο αραιή, τα μικρά ολιγοετή είδη δέντρων κυριαρχούν, ενώ εμφανίζονται και τα πρώτα πολυετή είδη δέντρων. Στο τελικό στάδιο της διαδοχής τα μεγάλα πολυετή δέντρα κυριαρχούν στη περιοχή.



Στην περίπτωση πυρκαγιάς, μία από τις συνέπειες είναι η απώλεια με τη καύση, των θρεπτικών για τα φυτά ουσιών του εδάφους, κυρίως του αζώτου. Ο περιορισμός αυτός δεν επηρεάζει τα ψυχανθή φυτά, τα οποία καλύπτουν τις ανάγκες τους σε άζωτο χάρη στα συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια τα οποία αναπτύσσονται στις ρίζες τους. Ως αποτέλεσμα, τα δύο πρώτα χρόνια μετά τη πυρκαγιά το έδαφος καλύπτεται από ψυχανθή ποώδη φυτά. Ωστόσο η δραστηριότητα των ψυχανθών εμπλουτίζει το έδαφος με άζωτο και με αυτό το τρόπο προετοιμάζει τις συνθήκες για την 'εισβολή' και επικράτηση άλλων ειδών στη καμένη περιοχή. Σε λίγα χρόνια η βιοκοινότητα της περιοχής έχει αποκτήσει τη σύνθεση που είχε πριν από την φωτιά.

Διαφορετική περίπτωση μελέτης της διαδικασίας δημιουργίας βιοκοινοτήτων προσφέρουν οι ηφαιστειακές εκρήξεις: Το 1883 το ηφαίστειο Krakatau, μεταξύ Ιάβας και Σουμάτρας, εξερράγη επανειλημμένα στη διάρκεια τριών μηνών. Το Krakatau και δύο γειτονικά νησιά καλύφθηκαν ολοκληρωτικά από λάβα, ηφαιστειακή σκόνη και στάχτη. Η θερμοκρασία ήταν τόσο υψηλή ώστε για μήνες μετά το νερό της βροχής εξατμιζόταν αμέσως με το που έπεφτε στο έδαφος. Σε αυτές τις συνθήκες είναι απίθανο να επέζησε οποιοσδήποτε οργανισμός. Η επανακατοίκιση του νησιού έγινε από είδη που ζούσαν στην Ιάβα και στη Σουμάτρα (απόσταση περίπου 25 χλμ. από το Krakatau). Μέχρι το 1921 ο αριθμός των ειδών πουλιών είχε φτάσει το αναμενόμενο, σύμφωνα με τα οικολογικά θεωρητικά μοντέλα, μέγεθος. Ο αριθμός των ειδών της ορνιθοπανίδας παρέμενε σταθερός τα επόμενα χρόνια, άλλαζε ωστόσο η σύνθεση της βιοκοινότητας, νέα είδη δηλαδή προστίθεντο ενώ άλλα εξαφανίζονταν. Αντίθετα, τόσο ο αριθμός, όσο και τα είδη των φυτών άλλαζαν για αρκετά χρόνια μετά. Η βιοκοινότητα των φυτών, εξαιτίας της αργής διαδικασίας μεταφοράς σπόρων από περιοχή σε περιοχή, καθυστερεί, σε σχέση με τις βιοκοινότητες των μετακινούμενων οργανισμών, να φτάσει σε κάποιο επίπεδο ισορροπίας.

Γενικά, στη διαδικασία διαδοχής και επαναδημιουργίας βιοκοινοτήτων ισχύουν τα ακόλουθα:

- Τα είδη που απαντούν σε μεταγενέστερα στάδια της διαδοχής διαφέρουν στη προσαρμοστική τους στρατηγική από τα είδη που εξαπλώνονται στα πρώιμα στάδια. Συγκεκριμένα στα πρώιμα στάδια πλεονεκτούν οι πληθυσμοί που ακολουθούν την r-στρατηγική, ενώ στα μεταγενέστερα οι πληθυσμοί K-στρατηγικής.

- Οι πρώτοι αποικιστές μια περιοχής συχνά τροποποιούν το περιβάλλον, καθιστώντας το περισσότερο ευνοϊκό για τους οργανισμούς που πρόκειται να ακολουθήσουν.
- Οι σχέσεις μεταξύ των οργανισμών μιας βιοκοινότητας είναι ιδιαίτερα σημαντικές για την πορεία της διαδοχής.

Γ. ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

Η έννοια του οικοσυστήματος

Μέχρι τώρα ασχοληθήκαμε μόνο με τις σχέσεις μεταξύ των ζωντανών οργανισμών. Ωστόσο οι ζώη ενός οργανισμού εξαρτάται από παράγοντες όπως η θερμοκρασία, το νερό, το φως, το έδαφος, κ.α. οι οποίοι ονομάζονται *αβιοτικοί παράγοντες*, σε αντίθεση με τους *βιοτικούς παράγοντες* που είναι οι ζωντανοί οργανισμοί. Η βιοκοινότητα μιας περιοχής μαζί με τους αβιοτικούς παράγοντες με τους οποίους συνδέεται, αποτελούν ένα **οικοσύστημα**. Ενώ στο επίπεδο της βιοκοινότητας το ενδιαφέρον εστιάζεται στις σχέσεις μεταξύ των οργανισμών, στο επίπεδο του οικοσυστήματος το ενδιαφέρον μετατοπίζεται στις αλληλεπιδράσεις των οργανισμών με το αβιοτικό περιβάλλον και ιδιαίτερα στις ανταλλαγές ύλης και ενέργειας.

Η δομή ενός οικοσυστήματος (δηλαδή τα βιοτικά και αβιοτικά στοιχεία από τα οποία αποτελείται) βρίσκεται σε άμεση σχέση με τις λειτουργίες που επιτελούνται σε αυτό: Η δομή καθορίζει τις λειτουργίες που μπορούν να πραγματοποιηθούν σε ένα οικοσύστημα, αλλά και οι λειτουργίες τροποποιούν τη δομή ενός οικοσυστήματος, μεταβάλλοντας για παράδειγμα τον αριθμό των ειδών, ή μεταβάλλοντας τα επίπεδα οργάνωσης ενός οικοσυστήματος, όπως θα δούμε στις ενότητες που ακολουθούν.

Όσο αφορά στη δομή ενός οικοσυστήματος, σχεδόν σε όλα τα οικοσυστήματα θα βρούμε στοιχεία του ανόργανου περιβάλλοντος, καθώς και ζωντανούς οργανισμούς τους οποίους κατατάσσουμε σε τρεις κατηγορίες, ανάλογα με τη θέση τους στη τροφική πυραμίδα: παραγωγούς, καταναλωτές και αποικοδομητές.

Παραγωγοί είναι οι οργανισμοί που μετατρέπουν τα ανόργανα υλικά σε οργανικές ενώσεις τις οποίες μπορούν να χρησιμοποιήσουν τόσο οι ίδιοι όσο και οι υπόλοιποι ζωντανοί οργανισμοί για τις διάφορες βιολογικές τους λειτουργίες. Οι οργανισμοί αυτοί επομένως μπορούν να 'κατασκευάσουν' μόνοι τους τη τροφή τους, γι' αυτό ονομάστηκαν παραγωγοί. Η ικανότητα μετατροπής των ανόργανων στοιχείων σε οργανικές ουσίες ανήκει στους οργανισμούς που μπορούν να φωτοσυνθέτουν (δηλ. σε όλα τα φυτά), και προϋποθέτει τη χρήση της ενέργειας του ήλιου. Στη κατηγορία των φωτοσυνθετικών οργανισμών ανήκουν, εκτός από τα φυτά, κάποιοι μικρο-οργανισμοί όπως τα φύκη και τα κυανοβακτήρια. Στην κατηγορία των παραγωγών ανήκει επίσης και μια μικρή ομάδα οργανισμών (κυρίως βακτηρίων), οι οποίοι

χημειοσυνθέτων, παράγουν δηλαδή την τροφή τους χρησιμοποιώντας την ενέργεια που παράγουν κάποιες χημικές ενώσεις και όχι την ενέργεια του ήλιου. Όλοι οι οργανισμοί αυτής της κατηγορίας ονομάζονται και **αυτότροφοι**.

Τα ζώα κατατάσσονται στην κατηγορία των **καταναλωτών**, γιατί παίρνουν 'έτοιμες' οργανικές ενώσεις από τα φυτά, είτε άμεσα όπως τα φυτοφάγα ζώα, είτε έμμεσα, όπως τα σαρκοφάγα, τρώγοντας άλλα ζώα.

Οι **αποικοδομητές** είναι οργανισμοί οι οποίοι επιτελούν την ακριβώς αντίθετη διαδικασία από τα φυτά: μετατρέπουν την νεκρή οργανική ύλη σε ανόργανες ενώσεις.

Τόσο οι καταναλωτές, όσο και οι αποικοδομητές, αποκαλούνται και **ετερότροφοι** οργανισμοί, επειδή παίρνουν έτοιμες τις οργανικές ενώσεις από άλλους οργανισμούς και δεν τις κατασκευάζουν μόνοι τους, όπως τα φυτά.

Τα κυριότερα αβιοτικά στοιχεία του περιβάλλοντος είναι το έδαφος, το νερό, η ατμόσφαιρα και η ηλιακή ακτινοβολία.

Το **έδαφος** είναι μια ιδιαίτερα σύνθετη δομή. Περιέχει αποσθρωμένα πετρώματα, σωματίδια ορυκτών υλικών, οργανικό υλικό και πολλούς οργανισμούς. Το έδαφος παρέχει θρεπτικά υλικά, νερό, φώλιασμα και υπόστρωμα στήριξης για πολλούς οργανισμούς, φυτά και ζώα.

Η **ατμόσφαιρα** παρέχει διοξείδιο του άνθρακα για τη φωτοσύνθεση και οξυγόνο για την αναπνοή των οργανισμών. Αποτελεί κρίσιμο στάδιο στο κύκλο πολλών θρεπτικών στοιχείων, συμπεριλαμβανομένου και του νερού. Επίσης, χαρακτηριστικά της ατμόσφαιρας που έχουν σχέση με το κλίμα μιας περιοχής, όπως η θερμοκρασία και η υγρασία είναι σημαντικά για το είδος των οργανισμών που μπορούν να επιβιώσουν σε μια συγκεκριμένη περιοχή.

Το **νερό** είναι το σημαντικότερο σε ποσότητα συστατικό των ζωντανών ιστών. Είναι το μέσο με το οποίο μεταφέρονται τα θρεπτικά συστατικά στα φυτά, ενώ είναι απαραίτητο και στη φωτοσύνθεση.

Η **ηλιακή ακτινοβολία** είναι το απαραίτητο ενεργειακό μέσο για την πραγματοποίηση της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης. Επίσης ζεσταίνει την ατμόσφαιρα και συμμετέχει στη πραγματοποίηση του κύκλου του νερού, καθώς ρυθμίζει την εξάτμισή του στην ατμόσφαιρα. Το ηλιακό φως και για την ακρίβεια, η μεταβολή της διάρκειας της ημέρας κατά την εναλλαγή των εποχών, όπως και η

εναλλαγή φωτός και σκότους κατά την διάρκεια ενός 24ωρου, διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση διάφορων δραστηριοτήτων πολλών ζώων, όπως η μετανάστευση.

Οι διαδικασίες οι οποίες επιτελούνται σε ένα οικοσύστημα σχετίζονται με τη ροή της ύλης (των θρεπτικών υλικών) και της ενέργειας μέσα σε αυτό. Όσο αφορά τα βιοτικά στοιχεία ενός οικοσυστήματος, είναι μέσα από τη τροφική διαδικασία όπου μεταφέρονται και ανταλλάσσονται θρεπτικά υλικά και ενέργεια διαμέσου των ζωντανών οργανισμών. Γι' αυτό το λόγο, το *τροφικό πλέγμα* είναι κύριο στοιχείο της δομής ενός οικοσυστήματος.

Υπάρχουν οικοσυστήματα στα οποία λείπει κάποιο από τα κύρια δομικά στοιχεία και κατά συνέπεια δεν είναι σε θέση να επιτελέσουν τις αντίστοιχες λειτουργίες. Χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι τα οικοσυστήματα στα βάθη των ωκεανών. Στα μεγάλα βάθη δεν φτάνει το ηλιακό φως, επομένως δεν μπορούν να υπάρξουν και να φωτοσυνθέσουν τα φυτά. Σε αυτά τα οικοσυστήματα συναντάμε μόνο καταναλωτές και αποικοδομητές οι οποίοι τρέφονται από τις οργανικές ουσίες που βυθίζονται από τα ανώτερα στρώματα του νερού. Παράδειγμα ατελούς οικοσυστήματος μπορούν να θεωρηθούν και οι ανθρώπινες πόλεις, στις οποίες κυριαρχούν οι καταναλωτές (ο ανθρώπινος πληθυσμός), ενώ σχεδόν απουσιάζουν οι παραγωγοί και οι αποικοδομητές: Ένα αστικό οικοσύστημα για να συντηρηθεί πρέπει να εισάγει τρόφιμα που έχουν παραχθεί αλλού και ταυτόχρονα να εξάγει αλλού τα απορρίμματά του.

Η ροή των θρεπτικών στοιχείων (βιογεωχημικοί κύκλοι)

Οι ζωντανοί οργανισμοί χρειάζονται 20 με 30 χημικά στοιχεία για να πραγματοποιήσουν τις διάφορες μεταβολικές διεργασίες. Τα στοιχεία αυτά τα χαρακτηρίζουμε **θρεπτικά στοιχεία**, εξαιτίας της σημασίας τους για την επιβίωση των οργανισμών.

Διακρίνουμε δύο κύριες κατηγορίες θρεπτικών στοιχείων, ανάλογα με την απαιτούμενη από τους οργανισμούς ποσότητά τους.

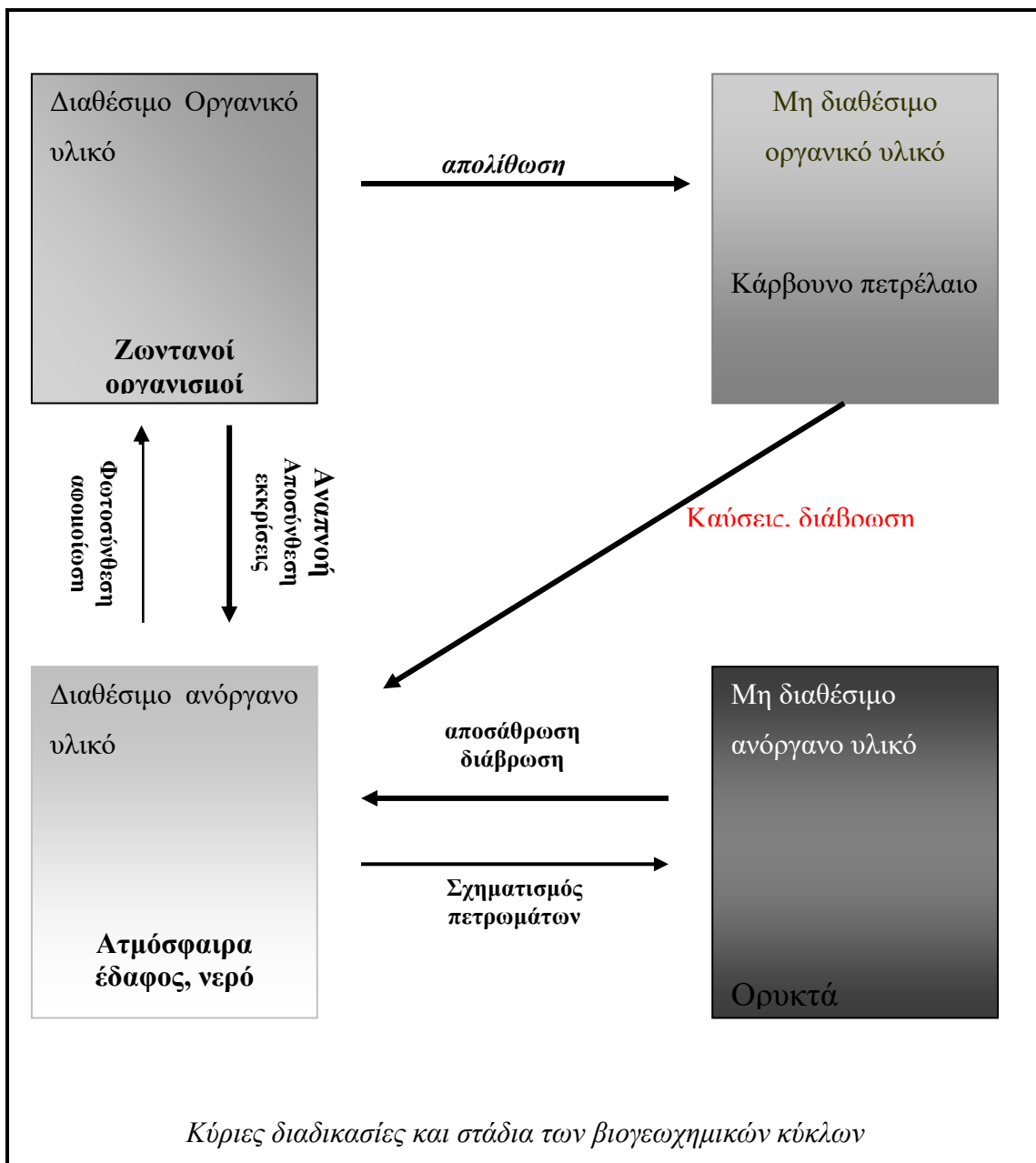
Τα *μακροθρεπτικά στοιχεία* είναι αυτά που αποτελούν περισσότερο από το 0.2% του ξηρού βάρους των οργανισμών. Από αυτά, το οξυγόνο, το υδρογόνο, το άζωτο και ο φώσφορος, αποτελούν περισσότερο από το 1% του ξηρού βάρους κάθε οργανισμού. Άλλα μακροθρεπτικά στοιχεία είναι το θείο, το χλώριο, το ασβέστιο, ο χαλκός, ο σίδηρος, το μαγνήσιο, το κάλιο και το νάτριο.

Τα *μικροθρεπτικά στοιχεία* αποτελούν λιγότερο από το 0.2% του ξηρού βάρους των οργανισμών. Σε αυτά περιλαμβάνονται το βόριο, το βρώμιο, το χρώμιο, το αργίλιο, το κοβάλτιο, το ιώδιο, το μαγγάνιο, το μολυβδαίνιο, το σελήνιο, το πυρίτιο, το στρόντιο, το τιτάνιο, το βανάδιο, το γάλλιο, το φθόριο, ο κασσίτερος και ο ψευδάργυρος.

Οι κύριες 'δεξαμενές' των στοιχείων αυτών είναι η ατμόσφαιρα, η λιθόσφαιρα (το έδαφος και τα αποσθρωμένα πετρώματα) και η υδρόσφαιρα. Τα περισσότερα από τα στοιχεία αυτά βρίσκονται σε μορφή που δεν είναι αφομοιώσιμη από τους οργανισμούς. Για να έρθουν σε μορφή αξιοποιήσιμη από τους οργανισμούς πρέπει να συμβούν τόσο μεταβολικές αντιδράσεις στο σώμα των οργανισμών, όσο και αβιοτικές χημικές αντιδράσεις. Τα θρεπτικά στοιχεία βρίσκονται στο πλανήτη Γη, σε ποσότητες οι οποίες δεν είναι απεριόριστες. Το γεγονός ότι δεν εξαντλούνται με τη χρήση τους από τους ζωντανούς οργανισμούς, οφείλεται στο ότι κάθε στοιχείο επιστρέφει, μετά τη χρησιμοποίησή του από τους ζωντανούς οργανισμούς, και την πραγματοποίηση πολύπλοκων αντιδράσεων, στην αρχική του μορφή, έτοιμο να ξαναχρησιμοποιηθεί.

Η κατανόηση της πορείας καθενός θρεπτικού στοιχείου απαιτεί τη γνώση διαδικασιών που περιλαμβάνουν τη βιολογία των οργανισμών, τη γεωλογική διαθεσιμότητα του στοιχείου και την οργανική και ανόργανη χημική του συμπεριφορά. Λόγω της συμμετοχής βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων στην

πορεία ενός θρεπτικού στοιχείου, αποκαλούμε την όλη διαδικασία **βιογεωχημικό κύκλο**.



Τα θρεπτικά στοιχεία καθίστανται διαθέσιμα με τις ακόλουθες διαδικασίες:

Διάβρωση- αποσάθρωση

Η αποσάθρωση των πετρωμάτων είναι από τις κύριες αιτίες τροφοδότησης των οικοσυστημάτων με θρεπτικά συστατικά. Κάποια από τα θρεπτικά συστατικά τα οποία απελευθερώνονται με την αποσάθρωση των πετρωμάτων είναι το ασβέστιο, το μαγνήσιο, ο σίδηρος, ο φώσφορος, και όλα τα ιχνοστοιχεία.

Αντίθετα, ο άνθρακας, το οξυγόνο και το άζωτο, δεν ακολουθούν κάποια διαδικασία αποσάθρωσης. Η κύρια πηγή απελευθέρωσης αυτών των στοιχείων στην ατμόσφαιρα είναι η αποικοδόμηση του οργανικού υλικού.

Ατμοσφαιρική δέσμευση

Μεγάλες ποσότητες θρεπτικών συστατικών εισέρχονται στα οικοσυστήματα από την ατμόσφαιρα, και κυρίως:

- ο άνθρακας, με τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης
- το άζωτο με τις βροχοπτώσεις και τις αστραπές
- το θείο, το ασβέστιο, το νάτριο με τις βροχοπτώσεις

Αζωτοδέσμευση

Η αζωτοδέσμευση είναι μια βιοχημική διαδικασία κατά την οποία το άζωτο δεσμεύεται σε οργανική μορφή από τους ζωντανούς οργανισμούς. Η διαδικασία αυτή πραγματοποιείται από περιορισμένο αριθμό ειδών, κυρίως βακτήρια, κυανοβακτήρια και ακτινομύκητες.

Μετανάστευση

Οι μετακινήσεις των ζωντανών οργανισμών συμβάλλουν συχνά σημαντικά στη διάθεση ποσοτήτων θρεπτικών συστατικών στα οικοσυστήματα, όπως στις περιπτώσεις που μεταναστευτικά πουλιά συγκεντρώνονται σε μεγάλους αριθμούς σε συγκεκριμένες περιοχές προκειμένου να αναπαραχθούν.

Άλλες, ωστόσο διαδικασίες έχουν ως αποτέλεσμα την απομάκρυνση θρεπτικών στοιχείων από τα οικοσυστήματα. Οι κυριότερες από αυτές είναι:

Εδαφική διάβρωση

Η διάβρωση του εδάφους είναι η σημαντικότερη αιτία απώλειας θρεπτικών ουσιών από ένα οικοσύστημα. Αποτελεί ιδιαίτερα σημαντικό πρόβλημα σε αγροτικά και δασικά οικοσυστήματα, όπου η βόσκηση, η ξύλευση και η εντατική καλλιέργεια αφήνουν το έδαφος γυμνό από βλάστηση. Όταν η επιφάνεια του εδάφους δεν καλύπτεται από βλάστηση, τότε είναι εύκολη η απώλεια χώματος από τον δυνατό αέρα, ή από το νερό της βροχής.

Στράγγιση

Πολλές φορές το νερό περνάει από την επιφάνεια του εδάφους σε κατώτερα στρώματα και μπορεί να καταλήξει σε υπόγειες "δεξαμενές" νερού, πολύ κάτω από την επιφάνεια του εδάφους, ή να μετακινηθεί υπόγεια και να καταλήξει σε λίμνες, ποτάμια, ή στη θάλασσα. Με αυτό τον τρόπο χάνονται από τα εδαφικά οικοσυστήματα μεγάλες ποσότητες θρεπτικών στοιχείων. Η στράγγιση είναι πιο συχνή σε υποβαθμισμένα οικοσυστήματα. Σε υγιή οικοσυστήματα, η ανεπτυγμένη βλάστηση και η ομαλή ανακύκλωση των θρεπτικών στοιχείων, εμποδίζει την απώλειά τους εξαιτίας της στράγγισης.

Απώλειες αερίων

Απώλειες θρεπτικών συμβαίνουν όταν περιβαλλοντικές συνθήκες ευνοούν την απώλεια θρεπτικών σε αέρια μορφή. Όταν η διαδικασία της αποικοδόμησης είναι αναερόβια, πολλά θρεπτικά στοιχεία μετατρέπονται σε αέρια και φεύγουν στην ατμόσφαιρα. Αυτό ισχύει χαρακτηριστικά στην περίπτωση του αζώτου. Μετρήσεις στην Ολλανδία έδειξαν ότι σχεδόν το 80% των αζωτούχων λιπασμάτων που ρίχνονται στις καλλιέργειες χάνεται, μετατρέπόμενο σε αέριο άζωτο, με τη διαδικασία της απονιτροποίησης (βλ. ενότητα για τον κύκλο του αζώτου).

Μετανάστευση

Οι μετακινήσεις ζωντανών οργανισμών γίνονται αιτία τόσο για την είσοδο θρεπτικών στοιχείων σε ένα οικοσύστημα, όσο και για την απώλεια τους. Παρόμοια, η αφαίρεση της βλάστησης μιας περιοχής από τον άνθρωπο συνεπάγεται την απώλεια πολύ σημαντικών ποσοτήτων θρεπτικών στοιχείων από ένα οικοσύστημα.

Ο κύκλος του άνθρακα

Όλη η ζωή στηρίζεται στο στοιχείο του άνθρακα. Είναι το κύριο χημικό στοιχείο κάθε οργανικού υλικού, από τα ορυκτά καύσιμα, μέχρι σύνθετα μόρια όπως το DNA και το RNA που ελέγχουν την γενετική αναπαραγωγή των οργανισμών.

Ο άνθρακας βρίσκεται αποθηκευμένος στο πλανήτη στις ακόλουθες κύριες 'δεξαμενές': α) σε οργανικά μόρια στο σώμα των οργανισμών, β) στην ατμόσφαιρα με τη μορφή διοξειδίου του άνθρακα, γ) ως οργανικό υλικό στο έδαφος, δ) στα ορυκτά καύσιμα και σε πετρώματα όπως ο ασβεστόλιθος και ο δολομίτης και ε) ως ανθρακικό ασβέστιο στο κέλυφος θαλάσσιων οργανισμών.

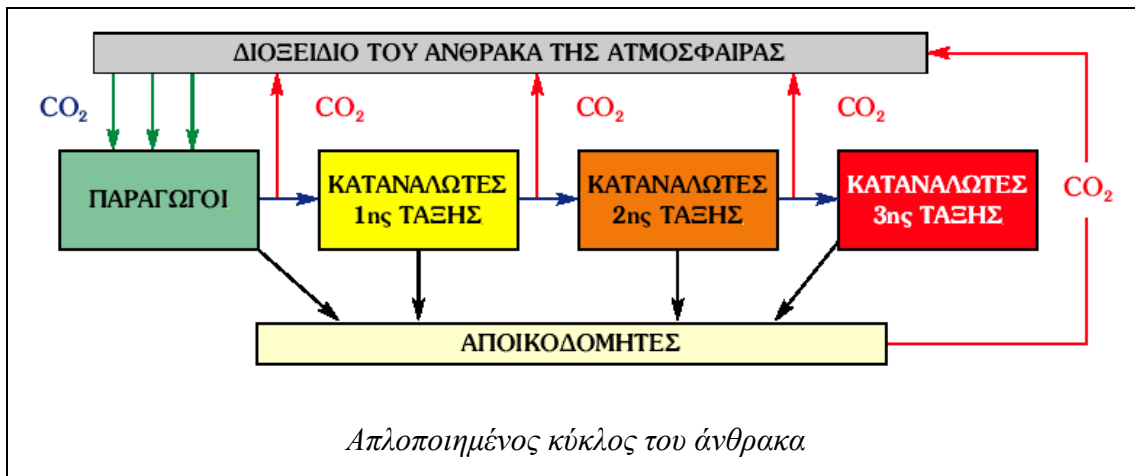
Οι ζωντανοί οργανισμοί αποκτούν τον άνθρακα που χρειάζονται κυρίως από τη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα της ατμόσφαιρας. Αυτό το επιτυγχάνουν οι αυτότροφοι οργανισμοί, κυρίως τα φυτά, τα οποία με τον μηχανισμό της φωτοσύνθεσης, τη χρησιμοποίηση της ηλιακής ενέργειας και του νερού μετατρέπουν τα μόρια του διοξειδίου του άνθρακα σε μόρια γλυκόζης. Μέρος των μορίων της γλυκόζης μεταφέρεται διαμέσου της διατροφής και στους ετερότροφους οργανισμούς.

Η ίδια διαδικασία πραγματοποιείται και στα υδάτινα περιβάλλοντα, όπου το διοξείδιο του άνθρακα διαχέεται στο νερό και προσλαμβάνεται από τα φυτά και το φυτοπλαγκτόν. Επίσης, ορισμένοι θαλάσσιοι οργανισμοί, όπως τα στρείδια, τα κοράλλια, μερικά πρωτόζωα και μερικά μικροφύκη, χρησιμοποιούν το διοξείδιο του άνθρακα μαζί με ασβέστιο για να δημιουργήσουν το κέλυφος τους ή άλλα μέλη του οργανισμού τους.

Ο άνθρακας απελευθερώνεται από τους ζωντανούς οργανισμούς με τη μορφή αερίου διοξειδίου του άνθρακα, διαμέσου της διαδικασίας της αναπνοής. Η διαδικασία της αναπνοής πραγματοποιείται και σε ζώα και σε φυτά και έχει ως συνέπεια την διάσπαση σύνθετων οργανικών μορίων σε άλλα απλούστερα στοιχεία και διοξείδιο του άνθρακα. Διοξείδιο του άνθρακα παράγουν και οι αποικοδομητές κατά τη διαδικασία της αποικοδόμησης της νεκρής οργανικής ύλης, όταν η διαδικασία είναι αερόβια. Στην περίπτωση της αναερόβιας αποικοδόμησης παράγονται άλλα αέρια όπως το μεθάνιο.

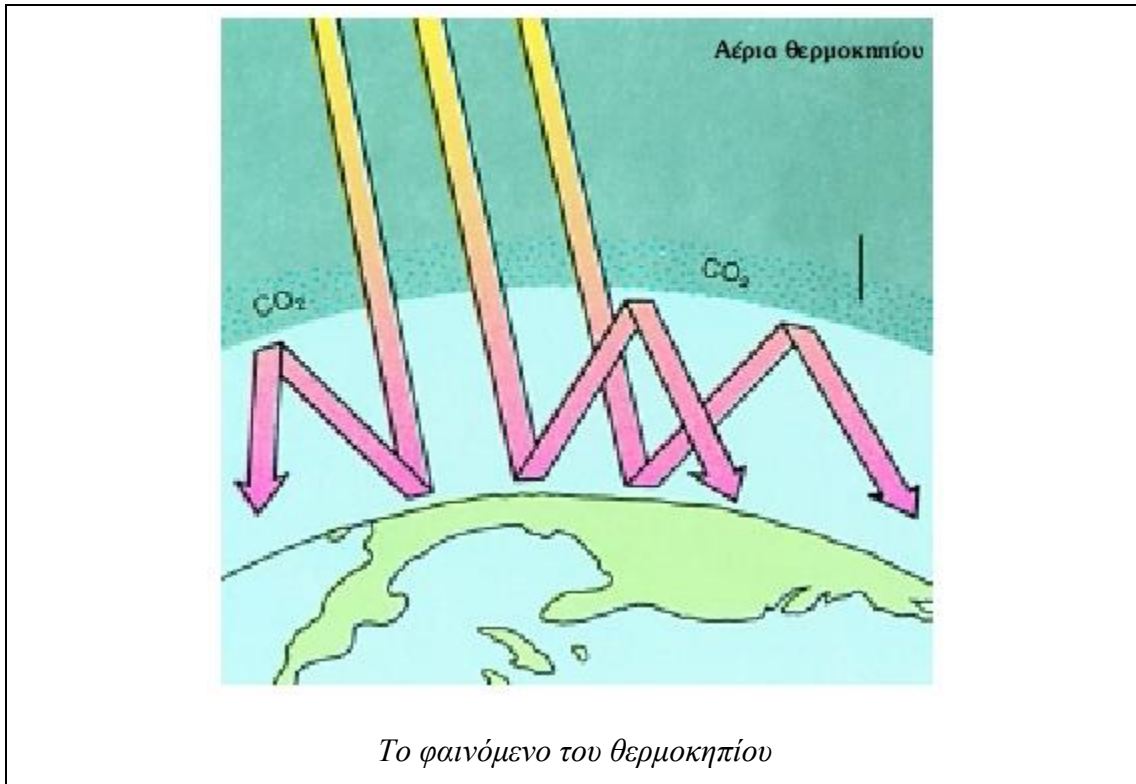
Μέρος του νεκρού οργανικού υλικού, ιδιαίτερα στους ωκεανούς, δεν αποσυντίθεται από τους αποικοδομητές, αλλά καταλήγει στο πυθμένα, όπου μετατρέπεται σε

ασβεστολιθικά κυρίως ιζήματα. Με αντίστοιχες διαδικασίες και σε αναερόβιες συνθήκες μεγάλης συγκέντρωσης και συμπίεσης, το νεκρό οργανικό υλικό μετατρέπεται σε πετρέλαιο, γαιάνθρακα, ή φυσικό αέριο.



Διοξείδιο του άνθρακα απελευθερώνεται στην ατμόσφαιρα και από τις καύσεις ξύλου, φυσικού αερίου, πετρελαίου, ή κάρβουνου, δηλαδή από ανθρώπινες δραστηριότητες. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την συνεχή αύξηση της συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, η οποία υπολογίζεται σε περίπου 20% στη διάρκεια του 20ου αιώνα. Τα μόρια του διοξειδίου του άνθρακα απορροφούν μέρος της θερμότητας που διαφορετικά θα διέφευγε από την ατμόσφαιρα της γης προς το διάστημα, με συνέπεια να αυξάνεται σταδιακά η θερμότητα της επιφάνειας του πλανήτη.

Η διαδικασία αυτή που είναι γνωστή ως "φαινόμενο του θερμοκηπίου", είναι πιθανό να προκαλέσει δραματικές αλλαγές στο κλίμα της γης, αύξηση της στάθμης της θάλασσας, αύξηση της συχνότητας εμφάνισης των λεγόμενων ακραίων καιρικών φαινομένων, ερημοποίηση περιοχών κ.α. Τα μέχρι στιγμής δεδομένα δεν επαρκούν για την εξαγωγή ασφαλών εκτιμήσεων για την πορεία του "φαινομένου του θερμοκηπίου" και τους κινδύνους που εγκυμονεί για το μέλλον του πλανήτη. Υπάρχουν, ωστόσο ενδείξεις όπως: λιώσιμο παγετώνων και παγόβουνων, εμφάνιση θάμνων σε περιοχές της Αλάσκας στις οποίες φύτρωνε μόνο αραιό χορτάρι και μετανάστευση πουλιών και πεταλούδων προς τα βόρεια ενωρίτερα απ' ό,τι συνήθιζαν.



Ο κύκλος του οξυγόνου

Το οξυγόνο είναι από τα πλέον απαραίτητα στοιχεία για τη ζωή, καθώς όλες οι διαδικασίες που απολήγουν σε απελευθέρωση ενέργειας απαιτούν τη συμμετοχή του.

Η κύρια πηγή οξυγόνου για τους ζωντανούς οργανισμούς είναι η ατμόσφαιρα. Σε αντίθεση με τα περισσότερα στοιχεία, το οξυγόνο μπορεί να χρησιμοποιηθεί απευθείας στην αέρια μορφή του από τους ζωντανούς οργανισμούς. Η ποσότητα του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα διατηρείται σταθερή με την παράλληλη λειτουργία δύο διαδικασιών: τις φωτοσύνθεσης και της αναπνοής. Με την αναπνοή, όλοι οι οργανισμοί δεσμεύουν ατμοσφαιρικό οξυγόνο, ενώ με την φωτοσύνθεση τα πράσινα φυτά απελευθερώνουν οξυγόνο στην ατμόσφαιρα.

Αέριο οξυγόνο βρίσκεται διαλυμένο και στο νερό, το οποίο χρησιμοποιούν οι υδρόβιοι οργανισμοί για την διαδικασία της αναπνοής. Η διαλυτότητα και η κατανομή του οξυγόνου σε μια υδάτινη μάζα επηρεάζεται κυρίως από τη θερμοκρασία, τη διαθεσιμότητα φωτός και την αλατότητα του νερού, την ατμοσφαιρική πίεση (υψόμετρο), τους ρυθμούς προσφοράς του από την ατμόσφαιρα, την ένταση και την έκταση της κυκλοφορίας του νερού και την αφθονία

φωτοσυνθετικών οργανισμών. Για παράδειγμα, σε βαθιές θάλασσες με μεγάλη παραγωγικότητα και ανυπαρξία υδάτινων ρευμάτων, δημιουργούνται ζώνες με ανεπάρκεια οξυγόνου. Επίσης το φαινόμενο του ευτροφισμού (βλ. επόμενη ενότητα) είναι συχνά υπεύθυνο για την έλλειψη οξυγόνου σε υδάτινα οικοσυστήματα.

Ο κύκλος του αζώτου

Το άζωτο αποτελεί συστατικό πολλών βιομορίων όπως των νουκλεϊνικών οξέων και των πρωτεϊνών. Αν και το άζωτο αφθονεί στην ατμόσφαιρα, δεν μπορεί να αξιοποιηθεί από τους παραγωγούς στη μορφή με την οποία βρίσκεται σ' αυτή (μοριακό άζωτο). Για το λόγο αυτό η εισαγωγή του ατμοσφαιρικού αζώτου στις τροφικές αλυσίδες των οικοσυστημάτων γίνεται με τη διαδικασία της αζωτοδέσμευσης, η οποία μετατρέπει το ατμοσφαιρικό άζωτο σε μορφές αξιοποιήσιμες από τους παραγωγούς.

Η αζωτοδέσμευση διακρίνεται σε ατμοσφαιρική και βιολογική. Κατά την ατμοσφαιρική αζωτοδέσμευση το άζωτο της ατμόσφαιρας αντιδρά είτε με τους υδρατμούς, σχηματίζοντας αμμωνία, είτε με το ατμοσφαιρικό οξυγόνο, σχηματίζοντας νιτρικά ιόντα. Η απαραίτητη ενέργεια προσφέρεται από τις ηλεκτρικές εκκενώσεις (αστραπές, κερανοί). Η αμμωνία και τα νιτρικά ιόντα μεταφέρονται με τη βροχή στο έδαφος. Η ατμοσφαιρική αζωτοδέσμευση αντιπροσωπεύει το 10% της συνολικής αζωτοδέσμευσης.

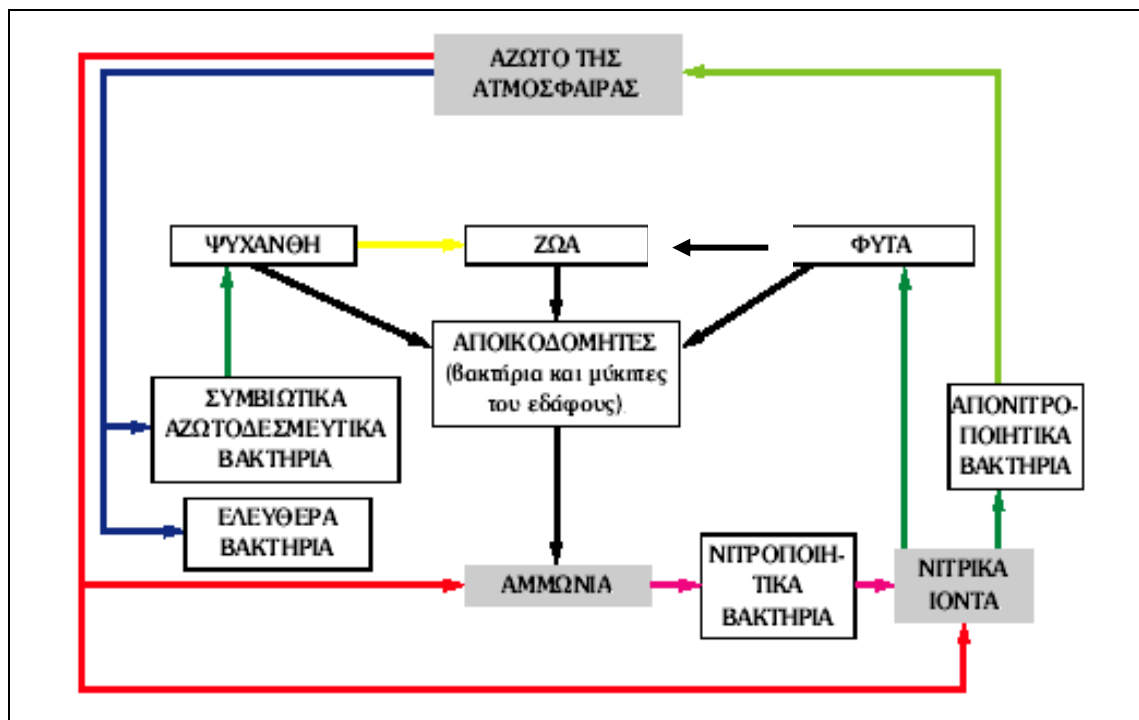
Η βιολογική αζωτοδέσμευση πραγματοποιείται από ελεύθερους ή συμβιωτικούς μικροοργανισμούς. Σημαντικότερα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια είναι αυτά που ζουν συμβιωτικά στις ρίζες των ψυχανθών (όπως είναι το τριφύλλι, η μπιζελιά, η φασολιά, η φακή, η σόγια) σε ειδικά εξογκώματα (φυμάτια). Αυτά τα βακτήρια έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν το ατμοσφαιρικό άζωτο και να το μετατρέπουν σε νιτρικά ιόντα, τα οποία μπορούν να απορροφηθούν από τα ψυχανθή. Γι' αυτό το λόγο άλλωστε τα όσπρια είναι πλούσια σε πρωτεΐνες. Η βιολογική αζωτοδέσμευση κατέχει το 90% της συνολικής αζωτοδέσμευσης.

Τα φυτά χρησιμοποιούν τα νιτρικά ιόντα που προσλαμβάνουν από το έδαφος προκειμένου να συνθέσουν τις αζωτούχες ενώσεις τους όπως τις πρωτεΐνες και τα νουκλεϊνικά οξέα. Το άζωτο που περιέχεται στις ουσίες αυτές διακινείται μέσω των

τροφικών αλυσίδων στις διάφορες τάξεις των καταναλωτών προκειμένου να χρησιμοποιηθεί για την παραγωγή πρωτεϊνών.

Όμως τόσο τα φυτά όσο και τα ζώα εγκαταλείπουν στο έδαφος νεκρή οργανική ύλη (καρπούς, φύλλα, νεκρά σώματα, τρίχωμα κτλ.) που φυσικά περιέχει άζωτο. Τα ζώα επιπροσθέτως αποβάλλουν αζωτούχα προϊόντα του μεταβολισμού τους, όπως είναι η ουρία και το ουρικό οξύ. Όλες αυτές οι ουσίες διασπώνται από τους αποικοδομητές του εδάφους μέσα από μια διαδικασία που καταλήγει στην παραγωγή αμμωνίας. Η αμμωνία που συγκεντρώνεται στο έδαφος, υφιστάμενη τη δράση των νιτροποιητικών βακτηρίων του εδάφους, μετατρέπεται τελικά σε νιτρικά ιόντα τα οποία παραλαμβάνονται από τα φυτά. Έτσι κλείνει ένας κύκλος αζώτου στο εσωτερικό του οικοσυστήματος. Να σημειωθεί ότι τα φυτά μπορούν να χρησιμοποιήσουν ως πηγή αζώτου και την αμμωνία. Ωστόσο προτιμούν τα νιτρικά άλατα, γιατί η αμμωνία είναι τοξική ουσία ιδιαίτερα σε ψηλές συγκεντρώσεις.

Πώς όμως επανέρχεται το άζωτο που έχει απομακρυνθεί από την ατμόσφαιρα πίσω σ' αυτήν; Την εργασία αυτή αναλαμβάνουν τα απονιτροποιητικά βακτήρια του εδάφους μετατρέποντας τα νιτρικά ιόντα σε αέριο μοριακό άζωτο, το οποίο επιστρέφει στην ατμόσφαιρα.



Ο κύκλος του αζώτου

Βιομηχανική αζωτοδέσμευση και ευτροφισμός

Η βιομηχανική αζωτοδέσμευση είναι ένας ακόμα τρόπος δέσμευσης του ατμοσφαιρικού αζώτου (εκτός από την βιολογική και την ατμοσφαιρική δέσμευση), ο οποίος οφείλεται αποκλειστικά στην ανθρώπινη δραστηριότητα. Συγκεκριμένα, κατά τη διαδικασία παραγωγής λιπασμάτων δεσμεύεται ατμοσφαιρικό άζωτο σε συνθήκες μεγάλης πίεσης και θερμοκρασίας, και μετατρέπεται τελικά σε αμμωνία ή νιτρική αμμωνία, η οποία χρησιμοποιείται ως λίπασμα στις γεωργικές καλλιέργειες. Η βιομηχανική δέσμευση του αζώτου είναι τόσο έντονη ώστε το άζωτο που δεσμεύεται από την ατμόσφαιρα είναι πλέον περισσότερο από το άζωτο που απελευθερώνεται στην ατμόσφαιρα από τα απονιτροποιητικά βακτήρια. Είναι χαρακτηριστικό ότι πάνω από το μισό της συνολικής αζωτοδέσμευσης οφείλεται στη σύγχρονη γεωργία, είτε εξαιτίας της βιομηχανικής αζωτοδέσμευσης, είτε εξαιτίας της αύξησης καλλιέργειας ψυχανθών όπως η σόγια. Αυτό σημαίνει ότι η συγκέντρωση αζώτου στην ατμόσφαιρα θα αρχίσει πιθανά να μειώνεται. Δεν αποκλείεται όμως η περίσσεια αμμωνιακών αλάτων στα γήινα οικοσυστήματα να προκαλέσει τελικά αύξηση της δράσης των απονιτροποιητών και έτσι να αποκατασταθεί η ποσοτική ισορροπία του ατμοσφαιρικού αζώτου.

Η εντατική χρήση λιπασμάτων προκαλεί το πρόβλημα που είναι γνωστό ως ευτροφισμός. Υπολογίζεται ότι μόνο το ένα τρίτο της παγκόσμια χρησιμοποιούμενης ποσότητας λιπασμάτων δεσμεύεται από τα φυτά. Το υπόλοιπο παρασύρεται από τη βροχή, ή αποστραγγίζεται σε υπόγειες δεξαμενές νερού, και τελικά καταλήγει σε λίμνες, ποτάμια, ή θάλασσες, προκαλώντας μεγάλη αύξηση της υδρόβιας βλάστησης, ιδιαίτερα του φυτοπλαγκτού. Με το φυτοπλαγκτόν αυξάνεται και το ζωοπλαγκτόν, το οποίο εξαρτάται τροφικά από αυτό. Παράλληλα, με το θάνατο όλων αυτών των οργανισμών και την αποσύνθεση της νεκρής οργανικής ύλης αυξάνεται η δραστηριότητα των αποικοδομητών. Όλα αυτά τα γεγονότα έχουν ως συνέπεια την αύξηση κατανάλωσης του οξυγόνου με ρυθμό μεγαλύτερο από την παραγωγή του. Έτσι η ποσότητα του οξυγόνου που βρίσκεται διαλυμένη στο νερό γίνεται ολοένα μικρότερη, με αποτέλεσμα ανώτεροι οργανισμοί του οικοσυστήματος, όπως τα ψάρια, να πεθαίνουν από ασφυξία.

Ο κύκλος του φωσφόρου

Ο φώσφορος είναι σημαντικό θρεπτικό στοιχείο το οποίο αποτελεί συστατικό των νουκλεϊνικών οξέων (DNA, RNA), φωσφολιπιδίων και ουσιών που εμπλέκονται στον μεταβολισμό της ενέργειας.

Εξειδικευμένα βακτήρια αναλαμβάνουν την αποδέσμευση του φωσφόρου από τους νεκρούς οργανικούς ιστούς και την απέκκριση του στο έδαφος με τη μορφή φωσφορικών αλάτων. Με την μορφή αυτή ο φώσφορος μπορεί να προσληφθεί από τα φυτά και να ξαναενσωματωθεί σε ενώσεις χρήσιμες για τη θρέψη των ζωντανών οργανισμών.

Σε αντίθεση με το άζωτο, ο φώσφορος δεν υπάρχει καθόλου στην ατμόσφαιρα. Διαφέρει επίσης από το άζωτο στο ότι ο φώσφορος απορροφάται πολύ εύκολα από την επιφάνεια ιζημάτων, πετρωμάτων, ή του εδάφους. Αυτό μπορεί να απομακρύνει ποσότητες φωσφόρου από την τροφική αλυσίδα, ιδιαίτερα σε μέρη που δεν υπάρχουν αρκετά φυτά (όπως στους σκοτεινούς πυθμένες ωκεανών, ή βαθιών λιμνών). Με τις διαδικασίες της διάβρωσης και αποσάθρωσης των πετρωμάτων ο φώσφορος επανέρχεται στη διάθεση των φυτών, αλλά οι διαδικασίες αυτές είναι ιδιαίτερα μακρόχρονες.

Φωσφορούχα πετρώματα χρησιμοποιούνται για την παρασκευή λιπασμάτων. Τα λιπάσματα που περιέχουν φώσφορο είναι υπεύθυνα για το φαινόμενο του ευτροφισμού (όπως και τα αζωτούχα λιπάσματα), γιατί μεγάλο μέρος τους καταλήγει σε υδάτινα οικοσυστήματα.

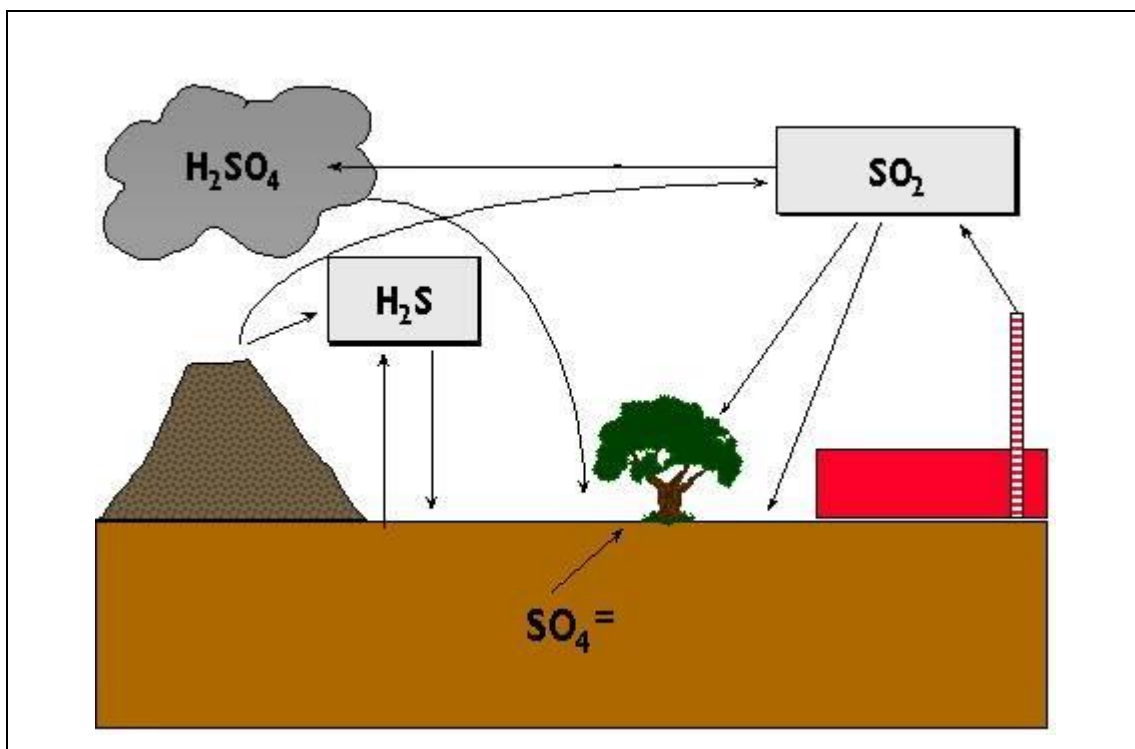
Ο κύκλος του θείου

Το θείο αποτελεί πολύτιμο συστατικό πολλών αμινοξέων.

Η κυκλοφορία του θείου διαμέσου της τροφικής αλυσίδας είναι σχετικά απλή: Οι απεκκρίσεις των οργανισμών, καθώς και οι νεκροί οργανικοί ιστοί περιέχουν θείο, το οποίο απελευθερώνεται από τους αποικοδομητές με τη μορφή υδρόθειου (H₂S). Στη συνέχεια, εξειδικευμένα βακτήρια μετατρέπουν το υδρόθειο σε θειικά ιόντα τα οποία μπορούν να προσλάβουν εκ νέου τα φυτά και να τα ενσωματώσουν στα αμινοξέα και τις πρωτεΐνες.

Το θείο δεν είναι εύκολα διαλυτό στοιχείο, με αποτέλεσμα να συσσωρεύεται σε ιζήματα και να σχηματίζει ενώσεις αδιάλυτες στο νερό. Σε αυτή τη μορφή το θείο δεν είναι διαθέσιμο στους ζωντανούς οργανισμούς. Αντίστοιχα όμως, νέες ποσότητες θείου καθίστανται διαθέσιμες με την αποσάθρωση θειούχων πετρωμάτων όπως ο γύψος.

Οι εκρήξεις ηφαιστειών, αλλά και η καύση ορυκτών καυσίμων, απελευθερώνουν θείο στην ατμόσφαιρα, συνήθως με τη μορφή υδρόθειου, το οποίο αρχικά μετατρέπεται σε διοξείδιο του θείου και στη συνέχεια σε θειικό οξύ. Το θειικό οξύ καταλήγει στην επιφάνεια της γης με τις βροχοπτώσεις, όπου ασκεί ιδιαίτερα τοξική επίδραση στα φυτά. Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό ως όξινη βροχή και έχει προκαλέσει μεγάλες καταστροφές δασών σε πολλές περιοχές του πλανήτη.



Ο κύκλος του θείου

Ο κύκλος του νερού

Το νερό καλύπτει το μεγαλύτερο τμήμα της Γης, οριοθετεί τα υδάτινα οικοσυστήματα και καθορίζει τις ιδιότητές τους. Είναι το μέσο με το οποίο τα θρεπτικά συστατικά εισέρχονται και κυκλοφορούν στο εσωτερικό των αυτότροφων

οργανισμών. Το νερό αποτελεί σημαντικό τμήμα των ζωντανών ιστών (το 75% του ωπού βάρους τους) και συμβάλλει στη θερμορύθμιση τόσο των φυτικών όσο και των ζωικών οργανισμών. Χρησιμοποιείται επίσης στη διαδικασία της φωτοσύνθεσης.

Αν και η ποσότητα του νερού που υπάρχει στην ατμόσφαιρα δεν είναι μεγάλη, εντούτοις, χάρη στην κινητικότητά του, είναι διαθέσιμο στα οικοσυστήματα και στους οργανισμούς. Εκτιμάται ότι η συχνότητα ανακύκλωσης του νερού είναι 30 φορές ανά έτος.

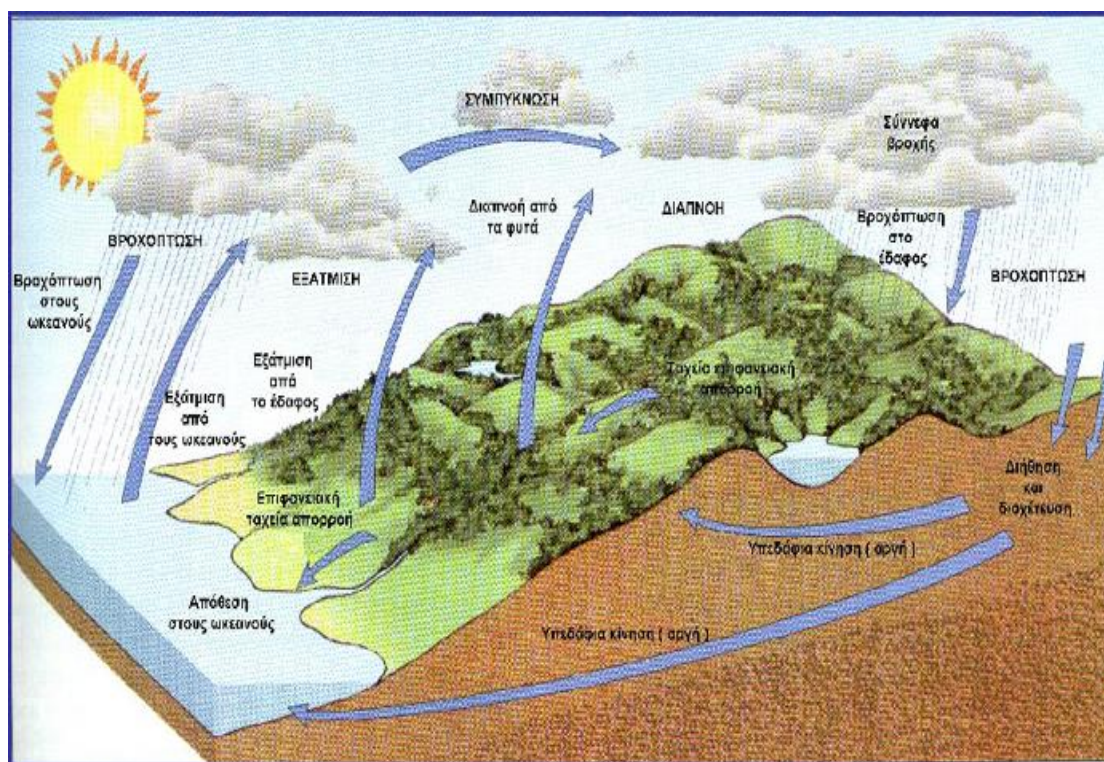
Η κυκλοφορία του νερού στηρίζεται κυρίως στην εξάτμιση, στη διαπνοή των φυτών και στις κατακρημνίσεις. Με την εξάτμιση το νερό απομακρύνεται με τη μορφή υδρατμών από οποιαδήποτε επιφάνεια. Η εξάτμιση του νερού από την επιφάνεια των φύλλων ονομάζεται επιδερμική εξάτμιση και διακρίνεται από τη διαπνοή, που είναι η απομάκρυνση του νερού μέσω των στομάτων, των πόρων δηλαδή της επιδερμίδας των φύλλων. Το νερό του εδάφους, που είναι πλούσιο σε θρεπτικά στοιχεία, απορροφάται από τις ρίζες των φυτών και κυκλοφορεί στο εσωτερικό τους. Φθάνοντας στα φύλλα απομακρύνεται με τη διαπνοή από τα στόματά τους, μέσω των οποίων γίνεται επίσης η ανταλλαγή των αερίων μεταξύ των φυτών και της ατμόσφαιρας (είσοδος διοξειδίου του άνθρακα και αποβολή οξυγόνου κατά τη φωτοσύνθεση, αντίστροφα κατά την αναπνοή).

Η διαπνοή, αποτελώντας την «κινητήρια δύναμη» για τη μεταφορά των θρεπτικών στοιχείων στο εσωτερικό των φυτικών οργανισμών, συνδέεται αναπόσπαστα με τους βιογεωχημικούς κύκλους των στοιχείων που εισέρχονται μέσω των φυτών στις τροφικές αλυσίδες των οικοσυστημάτων. Με τις κατακρημνίσεις (δηλαδή τη βροχή, το χιόνι, το χαλάζι) το νερό απομακρύνεται από την ατμόσφαιρα και γίνεται διαθέσιμο στα υδάτινα και στα χερσαία οικοσυστήματα. Η ανταλλαγή του νερού μεταξύ των ωκεανών και της ατμόσφαιρας αποτελεί ένα σχετικά απλό μηχανισμό, καθώς περιλαμβάνει μόνο τις διαδικασίες της εξάτμισης και των κατακρημνίσεων. Αντιθέτως, το τμήμα του κύκλου που αφορά την ξηρά είναι περισσότερο πολύπλοκο, διότι σ' αυτήν οι πιθανές πορείες του νερού είναι περισσότερες. Το νερό που πέφτει στην ξηρά μπορεί:

- Να εξατμιστεί.
- Να εισχωρήσει στο υπέδαφος και στο σύστημα των υπόγειων υδάτων.
- Να προσληφθεί από τα φυτά και να απομακρυνθεί με τη διαπνοή.

- Να απομακρυνθεί με την επιφανειακή απορροή από το χερσαίο περιβάλλον.

Τα φυτά παίζουν καθοριστικό ρόλο στην απορρόφηση του νερού από το έδαφος. Σε μικρές λεκάνες απορροής, όπου αφαιρέθηκαν όλα τα δέντρα, ο όγκος του επιφανειακού νερού αυξήθηκε πάνω από 200%. Το νερό αυτό κατέληξε στη θάλασσα, ενώ, αν είχε διεισδύσει στο έδαφος, θα είχε τελικά αποδοθεί πίσω στην ατμόσφαιρα με τη διαπνοή. Τα επιφανειακά ρέοντα ύδατα απομακρύνουν και τα θρεπτικά συστατικά που περιέχονται στο έδαφος. Αυτά τα συστατικά θα καταλήξουν τελικά στους υδάτινους αποδέκτες. Γι' αυτό το λόγο τα δέλτα των ποταμών εμφανίζουν πολύ υψηλή παραγωγικότητα.



Ο κύκλος του νερού

