

ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ
ΚΑΙ ΕΠΙΣΤΗΜΕΣ
ΤΟΥ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

Επιμέλεια

Μιχάλης Μοδινός
Ηλίας Ευθυμόπουλος

ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΣΤΟΧΑΣΤΗΣ

ΔΙΕΠΙΣΤΗΜΟΝΙΚΟ ΙΝΣΤΙΤΟΥΤΟ
ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΩΝ ΕΡΕΥΝΩΝ (ΔΙΠΕ)

ού περιεχο-
ίσεις μας σε
όν Ερευνών

ής, 1998

ΕΧΩΔΕ

σεων

5234373.

10445.

2N

Θέματα συστημικής οικολογίας

Κίμων Χατζημήτριος*

Ως γνωστόν, η οικολογία είναι η επιστήμη που μελετά τις σχέσεις μεταξύ οργανισμών και περιβάλλοντος. Σε αντίθεση με περιγραφικές προσεγγίσεις, η συστημική οικολογία έχει ως κεντρικό στόχο τη διερεύνηση της λειτουργίας της φύσης. Προσδοκία αυτής της προσέγγισης είναι ότι, ξεπερνώντας τις μονοδιάστατες μεθόδους του τύπου “ένα πρόβλημα - μία λύση”, η κατανόηση της λειτουργίας θα δώσει τη δυνατότητα ορθής διαχείρισης του περιβάλλοντος και αντιμετώπισης των σύγχρονων περιβαλλοντικών προβλημάτων.

Η έννοια του οικοσυστήματος είναι πρωτεύουσα στη θεώρηση αυτή και χρησιμεύει τόσο στη θεωρητική και εφαρμοσμένη έρευνα, όσο και στη συνειδητοποίηση των περιβαλλοντικών προβλημάτων από τους μη ειδικούς. Σημειώνεται ότι οι τέσσερις αρχές της εκλαϊκευμένης οικολογίας (Barry Commoner) : “Η φύση ξέρει καλύτερα”, “Όλα αλληλοεξαρτώνται”, “Το καθετί κάπου πηγαίνει” και “Δεν υπάρχει τζάμπα γεύμα” αναφέρονται ουσιαστικά στην έννοια του οικοσυστήματος.

Το οικοσύστημα μπορεί να οριστεί σχετικά ικανοποιητικά ως ένα πεπερασμένο σύνολο έμβιων οργανισμών και ανόργανων υλικών. Καταλαμβάνει συγκεκριμένη έκταση και έχει καθορισμένη δομή, ανάμεσα δε σ’ αυτό και στο περιβάλλον υπάρχουν αλληλεπιδράσεις και ανταλλαγές ύλης και ενέργειας που συντελούν στη δη-

(*) Επίκουρος καθηγητής οικολογίας στο Ε.Μ.Π.

μιουργία μιας οργανωμένης λειτουργικής ενότητας. Όταν πρόκειται για το σύνολο του πλανήτη, το αντίστοιχο οικοσύστημα ονομάζεται βιόσφαιρα. Είναι φανερό ότι το οικοσύστημα έχει τη διπλή ιδιότητα να αποτελεί μία μονάδα και ταυτόχρονα ένα σύνολο στοιχείων. Τα στοιχεία είναι συνδεδεμένα με σχέσεις ή αλληλεπιδράσεις και η υπαρξη της αλληλεξάρτησης επιβάλλει τη μη αναγωγή της συμπεριφοράς του συστήματος σε απλό άθροισμα των ιδιοτήτων των μερών του (οργανισμός).

Το οικοσύστημα είναι μια πολύπλοκη έννοια. Η κατανόηση και ο χειρισμός της παρουσιάζει κατά κανόνα δυσκολίες και προβλήματα. Ωστόσο, αποτελεί ένα επιτυχές παράδειγμα όπου η θεωρητική έννοια του συστήματος εφαρμόζεται στην φυσική πραγματικότητα. Η δράση εξωτερικών παραγόντων, ενώ γίνεται αισθητή διαμέσου μιας ή περισσότερων από τις συνιστώσες του, επηρεάζει το οικοσύστημα σε μεγαλύτερο ή μικρότερο βαθμό ως ενιαίο σύνολο. Προκαλώντας δράσεις και αλυσιδωτές αντιδράσεις, διαταράσσει το οικοσύστημα, απομακρύνοντάς το πρόσκαιρα από μια κατάσταση ισορροπίας, οδηγώντας το σε μια νέα ισορροπία ή, σε ακραία περίπτωση, προκαλώντας την κατάρρευσή του. Κατά κανόνα, ένα φυσικό οικοσύστημα διατηρείται σε κατάσταση δυναμικής ισορροπίας, όπου διάφορες διεργασίες ελέγχου, ρύθμισης και ανάδρασης παίζουν θεμελιώδη ρόλο. Η παρατηρούμενη, όμως, σταθερότητα του οικοσυστήματος βρίσκεται σε απόλυτη εξάρτηση από τη συνεχή και κανονική ροή ενέργειας μέσα από τις δομές του. Χάρη σ' αυτή την οργάνωση, όταν το οικοσύστημα απομακρύνεται σχετικά λίγο από την κατάσταση ισορροπίας, παράγονται εσωτερικές μεταβολές, οι οποίες το επαναφέρουν σ' αυτήν. Σε ορισμένες περιπτώσεις, η ικανότητα αυτή υπάρχει και για πολύ μεγάλες διαταραχές.

Παράλληλα, αν το οικοσύστημα δεν έχει ακόμα φθάσει στην ωριμότερη μορφή του (climax), εξελίσσεται με αργό ρυθμό προς αυτή μέσα από διαδοχικές καταστάσεις ισορροπίας, οπότε έχουμε το φαινόμενο της οικολογικής διαδοχής.

Θεωρία συστημάτων

Ο όρος "σύστημα" είναι πλατιά διαδεδομένος σήμερα και χρησιμοποιείται σε πολλές και διαφορετικές περιπτώσεις. Μπορούμε να μιλάμε για συστήματα φυσικά, βιολογικά, οικολογικά, οικονομικά, κοινωνικά, ιδεολογικά, πολιτικά, πολιτιστικά, θρησκευτικά, εξουσίας, διοικητικά, νομοθετικά, νομισματικά, πολεοδομικά, βιομηχανικά, αγροτικά, ασφαλιστικά, υγείας, παιδείας, μεταφορών, επικοινωνιών κλπ.

Η επιστημονική χρήση του όρου αρχίζει από τη φυσική και ειδικότερα τη θερμοδυναμική, όπου ορίζεται ως σύστημα "το τμήμα του Σύμπαντος που εξετάζουμε" σε αντίθεση με το περιβάλλον, δηλαδή "το υπόλοιπο μέρος του Σύμπαντος".

Ωστόσο, η γενική χρήση των συστημάτων σε πολλές επιστήμες ήδη από το 1930 βασίστηκε στη γενική θεωρία συστημάτων, που είναι ένας ιδιαίτερος επιστημονικός κλάδος και περιλαμβάνει ένα σύνολο μαθηματικών μεθόδων. Αντικείμενό του είναι η αναζήτηση των γενικών ιδιοτήτων και χαρακτηριστικών της συμπεριφοράς των συστημάτων. Ιδρυτής του θεωρείται ο αυστριακός καταγωγής Καναδός θεωρητικός βιολόγος Ludwig von Bertalanffy.

Ένας ικανοποιητικός ορισμός του συστήματος, όπως νοείται στη γενική θεωρία συστημάτων, είναι : “Πεπερασμένο σύνολο αλληλεπιδρώντων μερών το οποίο μπορεί να θεωρηθεί ως μία ενότητα”. Σημειώνεται ότι :

1. Το σύστημα έχει όρια, δεν μπορεί να είναι άπειρο.
2. Αποτελείται από διαφορετικά μέρη, τα οποία είναι συγκεκριμένα ή αφηρημένα, απλά ή σύνθετα.
3. Χρειάζεται να υπάρχει αλληλεπίδραση μεταξύ των μερών του. Ορισμένοι συγγραφείς απαιτούν η αλληλεπίδραση αυτή να μην είναι επαναληπτική ή γραμμική.
4. Αναγκαία προϋπόθεση είναι το σύστημα να δημιουργεί μία νέα μονάδα, σε ένα διαφορετικό επίπεδο περιγραφής απ’ αυτό των μερών του. Αυτό σημαίνει ότι η σύνδεση μεταξύ των μερών δεν είναι απλά σωρευτική, αλλά δημιουργική, δηλαδή φτιάχνει νέα χαρακτηριστικά και ιδιότητες στο επίπεδο του συστήματος.

Η ανάγκη χρησιμοποίησης των συστημάτων στη βιολογία, στην οικολογία, όπως και στις κοινωνικές επιστήμες οφείλεται στο ότι τα φαινόμενα που εξετάζουν χαρακτηρίζονται από μεγάλη πολυπλοκότητα. Γι’ αυτό χρειάζεται μια θεώρηση που δίνει βάρος μάλλον στη μελέτη της οργάνωσης του αντικειμένου παρά της ίδιας της υλικής δομής του.

Πρέπει να σημειωθεί ότι η νέα αυτή θεώρηση εστιάζει σε άλλο επίπεδο από εκείνο της φυσικής περιγραφής του συστήματος, αλλά δεν έρχεται σε αντίθεση με αυτήν. Χαρακτηριστικά αντικείμενα που εξετάζει είναι η οργάνωση, η διαφοροποίηση, η ιεραρχία, η πληροφορία, η επικοινωνία, ο έλεγχος κλπ. Η μελέτη των προβλημάτων στη βάση της σχέσης ανάμεσα στα μέρη και το όλον ορίζεται ως συστημική προσέγγιση.

Έννοια και χρήση μοντέλων στην οικολογία

Το μοντέλο μπορεί να οριστεί ως “απλοποιημένη αναπαράσταση της πραγματικότητας”. Ο ευρύς αυτός ορισμός περιλαμβάνει πολλά υλικά ή νοητικά αντικείμενα, π.χ. κάθε διανοητική εικόνα είναι ένα μοντέλο. Στις θετικές επιστήμες το μοντέλο χρησιμοποιείται ως βασικό εργαλείο για μια ανακατασκευή της φύσης με στόχο τη μελέτη της. Με αυτή την έννοια είναι “ένα υποθετικό σύστημα αρκετά ρεαλιστικό ώστε να προσεγγίζει ικανοποιητικά το στόχο της μελέτης”. Συνώνυμα του μοντέ-

λου που συναντώνται στις επιστημονικές του χρήσεις είναι: υπόδειγμα, πρότυπο, ομοίωμα.

Η διαδικασία κατασκευής του μοντέλου περιλαμβάνει κατά κανόνα τα εξής στάδια :

1. Προσδιορισμός αντικειμενικού στόχου.
2. Επιλογή των αναγκαίων παραμέτρων για το δεδομένο επίπεδο περιγραφής (με δεδομένη κάποια απώλεια πληροφορίας κατά την άνοδο προς το πιο πάνω επίπεδο).
3. Απλοποίηση του συστήματος με την παράλειψη των μη σημαντικών στοιχείων.
4. Διατύπωση τεχνητών υποθέσεων για τη διευκόλυνση της μελέτης.
5. Εξαγωγή και έλεγχος αποτελεσμάτων.

Η χρησιμοποίηση μοντέλων στην επιστήμη αποβλέπει σε δύο διαφορετικούς στόχους: την εξήγηση και την πρόβλεψη φαινομένων. Στους δύο αυτούς στόχους αντιστοιχούν δύο τύποι μοντέλων:

* Τα τακτικά μοντέλα, που είναι περισσότερο εμπειρικά και εφαρμόζονται κυρίως σε συγκεκριμένες περιπτώσεις, στοχεύοντας στην πρόβλεψη. Έχουν συνήθως πρακτική κατεύθυνση, στηρίζονται σε μεγάλο αριθμό υποθέσεων με πολλές λεπτομέρειες, έχουν σχετικά στενό πεδίο και καταλήγουν σε ποσοτικά συμπεράσματα με πρακτική περισσότερο αξία.

* Τα στρατηγικά μοντέλα, που είναι περισσότερο αφηρημένα και γενικά, προωθούν τη διερεύνηση των βασικών μηχανισμών και αιτιακών σχέσεων που διέπουν τη λειτουργία του συστήματος και στοχεύουν κυρίως στην εξήγηση. Έχουν συνήθως θεωρητική κατεύθυνση, περιέχουν θεμελιώδεις έννοιες, στηρίζονται σε λίγες και απλές υποθέσεις, έχουν σχετικά ευρύ πεδίο και καταλήγουν περισσότερο σε ποιοτικά συμπεράσματα.

Οι δύο αυτές κατηγορίες μοντέλων αποτελούν τα άκρα ενός ουσιαστικά συνεχούς φάσματος. Τα περισσότερα από τα μοντέλα που χρησιμοποιούνται στη θεωρητική ή πρακτική έρευνα ανήκουν σε κάποιο σημείο του φάσματος, έχουν δηλαδή ένα μείγμα από χαρακτηριστικά και των δύο κατηγοριών, ανάλογα με το στόχο της μελέτης και τις δυνατότητες προσέγγισης του αντικειμένου. Τα μοντέλα χαρακτηρίζονται πάντοτε από τρεις ιδιότητες :

- η γενικότητα είναι η δυνατότητα εφαρμογής του μοντέλου σε διαφορετικές καταστάσεις
- ο ρεαλισμός είναι ο βαθμός αντιστοιχίας ανάμεσα στη λογική δομή του μοντέλου και στην πραγματικότητα που υποτίθεται ότι αντιπροσωπεύει
- η ακρίβεια είναι η δυνατότητα του μοντέλου να αναπαράγει ποσοτικά την πραγματικότητα με τα αποτελέσματά του.

Το τέλειο μοντέλο είναι ουτοπία. Ειδικότερα, δεν είναι δυνατόν να μεγιστοποιηθούν ταυτόχρονα η γενικότητα, ο ρεαλισμός και η ακρίβεια. Ο κατάλληλος συν-

δυασμός τριπτώσεις και γενικό χάριν της στήμονες ικότητας και τα μοντέλα να θυσιάσει

Τα μοντε είτε σε οικη κής των πλ κών ή ενέρ ρεί να είναι ραματικά, προσομοιά διοριστικά.

Κατάστα

Η κατάστα σύστημα αν μεταβλητές τών σε μια αταβλητές αλ μες τροχιές η χρονική τ Αν η αλλαγ σταθεί με μ ση αυτή το και καλούν η συμπεριφ βλητές που

Όταν η κ σημείο ισορ ποια χρονικ στιγμή. Η ει ορίζεται ως δηλαδή υπε τότε το συγ

δυσασμός των τριών ιδιοτήτων καθορίζει τη χρήση των μοντέλων στις διάφορες περιπτώσεις. Τα οικολογικά μοντέλα που χρησιμοποιούνται συνήθως από βιολόγους και γενικά επιστήμονες των εργαστηρίων θυσιάζουν κατά κανόνα τη γενικότητα χάριν της ακρίβειας και του ρεαλισμού. Τα μοντέλα που προτείνονται από επιστήμονες με μαθηματική προέλευση συχνά θυσιάζουν το ρεαλισμό χάριν την γενικότητας και της ακρίβειας. Πολλοί, ωστόσο, σημαντικοί επιστήμονες θεωρούν ότι τα μοντέλα που δημιουργούν τη θεωρητική βάση της οικολογίας είναι προτιμότερο να θυσιάζουν την ακρίβεια δίνοντας το βάρος στη γενικότητα και στο ρεαλισμό.

Τα μοντέλα στην οικολογία εφαρμόζονται συχνά είτε σε συστήματα πληθυσμών είτε σε οικοσυστήματα. Στην πρώτη περίπτωση στοχεύουν στη μελέτη της δυναμικής των πληθυσμών. Στη δεύτερη περίπτωση περιγράφουν συνήθως τις ροές υλικών ή ενέργειας ανάμεσα σε διάφορα μέρη του οικοσυστήματος. Τα μοντέλα μπορεί να είναι είτε βιολογικά, δηλαδή απλοποιημένα συστήματα που μελετώνται πειραματικά, είτε μαθηματικά, τα οποία διερευνώνται με αναλυτικές μεθόδους ή με προσομοιώσεις. Τα τελευταία μπορεί να διέπονται από πλήρη αιτιότητα (προσδιοριστικά) ή να ακολουθούν στατιστικές κατανομές (στοχαστικά).

Κατάσταση και ευστάθεια συστήματος

Η κατάσταση ενός συστήματος είναι θεμελιώδης έννοια. Αν θεωρήσουμε ότι το σύστημα αναπαριστάται (δηλαδή σχηματίζεται μια ολοκληρωμένη εικόνα του) με n μεταβλητές σ' έναν χώρο n διαστάσεων, τότε το σύνολο των τιμών των n μεταβλητών σε μια ορισμένη χρονική στιγμή ορίζει τη κατάσταση του συστήματος. Οι n μεταβλητές αλλάζουν ωστόσο τιμές στη διάρκεια του χρόνου, σχηματίζοντας ισάριθμες τροχιές στο χώρο των n διαστάσεων. Η συμπεριφορά του συστήματος (δηλαδή η χρονική του εξέλιξη) μπορεί να παρασταθεί με το σύνολο αυτών των τροχιών. Αν η αλλαγή των μεταβλητών γίνεται με ορισμένους όρους, τότε μπορεί να παρασταθεί με μια μαθηματική εξίσωση (συνήθως διαφορική εξίσωση). Στην περίπτωση αυτή το σύνολο των εξισώσεων περιγράφει τη συμπεριφορά του συστήματος και καλούνται καταστατικές εξισώσεις. Απαραίτητο είναι να καθορίζεται πλήρως η συμπεριφορά του συστήματος, το οποίο σημαίνει ότι πρέπει να εκλέγουμε μεταβλητές που να είναι επαρκείς για να περιγράψουν τις μεταβολές του συστήματος.

Όταν η κατάσταση του συστήματος είναι στάσιμη, τότε το σύστημα βρίσκεται σε σημείο ισορροπίας. Αυτό σημαίνει ότι αν το σύστημα βρεθεί στο σημείο αυτό κάποια χρονική στιγμή, τότε θα παραμείνει στο ίδιο σημείο και την επόμενη χρονική στιγμή. Η ευστάθεια αποτελεί ιδιότητα του συγκεκριμένου σημείου ισορροπίας και ορίζεται ως προς αυτό. Αν το σύστημα απομακρυνθεί από το σημείο ισορροπίας, δηλαδή υποστεί μια διατάραξη, και έχει την τάση να επιστρέψει στο ίδιο σημείο, τότε το συγκεκριμένο σημείο ισορροπίας είναι ευσταθές. Αντίθετα, αν το σύστημα

που έχει διαταραχθεί συνεχίζει να απομακρύνεται από το σημείο ισορροπίας, τότε το σημείο αυτό είναι ασταθές.

Υπάρχει διαφορά των βαθμών ευστάθειας, ανάλογα με το πόσο μεγάλη διαταραχή μπορεί να αντέξει το σημείο ισορροπίας. Στην περίπτωση που η επιστροφή του συστήματος στο σημείο ισορροπίας είναι δυνατή μόνο για μικρές απομακρύνσεις απ' αυτό, τότε πρόκειται για τοπική ευστάθεια. Θα υπάρχει επομένως μια συγκεκριμένη περιοχή γύρω από το σημείο ισορροπίας, απ' όλα τα σημεία της οποίας το σύστημα θα έχει την τάση να μετακινηθεί προς αυτήν. Η περιοχή αυτή ονομάζεται περιοχή έλξης του σημείου ισορροπίας. Εάν, αντίθετα, η επιστροφή στο σημείο ισορροπίας συμβαίνει και σε περίπτωση μεγάλης απομάκρυνσης, τότε πρόκειται για συνολική ευστάθεια. Στην περίπτωση αυτή είναι προφανές ότι, σε οποιαδήποτε κατάσταση κι αν βρίσκεται το σύστημα, θα έχει την τάση να μετακινηθεί προς τη συγκεκριμένη κατάσταση ισορροπίας που κατέχει την ιδιότητα της συνολικής ευστάθειας. Σε μια τέτοια περίπτωση επομένως κανένα άλλο σημείο ισορροπίας δεν είναι δυνατόν να υπάρξει.

Η ευστάθεια των σημείων ισορροπίας έχει ως φυσικό ανάλογο το ανάγλυφο ενός τοπίου. Τα κατώτατα σημεία των βυθισμάτων αντιστοιχούν στα ευσταθή σημεία και οι κορυφές των λόφων στα ασταθή, το δε σύστημα παριστάνεται με μια κυλιόμενη σφαίρα. Η κορυφογραμμή γύρω από ένα βύθισμα αντιστοιχεί στο όριο της περιοχής έλξης του.

Οι παραπάνω τύποι συμπεριφοράς αντιστοιχούν σε συστήματα που μπορούν να θεωρηθούν γραμμικά. Στη γενικότερη περίπτωση που η συμπεριφορά του συστήματος μετά τη διατάραξη δεν μπορεί να περιγραφεί με γραμμικές εξισώσεις, έχουμε περισσότερο πολύπλοκα υποδείγματα, ανάμεσα στα οποία ξεχωριστό ενδιαφέρον παρουσιάζει ο οριακός κύκλος. Στην περίπτωση αυτή, αντί για ένα σημείο ισορροπίας, υπάρχει σε δισδιάστατο χώρο φάσεων μια κλειστή καμπύλη γραμμή, όχι αναγκαστικά κυκλική, η οποία ονομάζεται οριακός κύκλος. Η κατάσταση του συστήματος τείνει να συμπέσει με κάποιο σημείο της γραμμής (ευστάθεια) ή τείνει να απομακρυνθεί απ' αυτό (αστάθεια). Σε διάγραμμα μεταβλητών - χρόνου ο οριακός κύκλος αντιστοιχεί σε ταλαντώσεις των μεταβλητών με σταθερό πλάτος. Αν οι μεταβλητές είναι τρεις, ο οριακός κύκλος γίνεται οριακή σφαίρα του τρισδιάστατου χώρου των φάσεων και για n μεταβλητές έχουμε αντίστοιχα σχήματα σε αντίστοιχους χώρους φάσεων n διαστάσεων. Έτσι ένα σύστημα είναι δυνατόν να έχει έναν τύπο ευστάθειας, παρ' όλο που καμία από τις μεταβλητές δεν παρουσιάζει αριθμητική στασιμότητα.

Κυκλική συμπεριφορά μπορεί να παρατηρηθεί και σε μια ειδική περίπτωση, όπου το σύστημα δεν παρουσιάζει ευστάθεια ή αστάθεια, αλλά βρίσκεται σε αδιάφορη ισορροπία. Πρόκειται για τη λεγόμενη συντηρητική ταλάντωση, δηλαδή ταλάντωση με στάσιμο πλάτος που εξαρτάται από τις αρχικές συνθήκες. Κάθε μεταβολή στην τιμή των μεταβλητών προκαλεί μόνιμη μεταβολή στο πλάτος των ταλα-

ντώσεων, δηλαδή των. Σε ακραία σημείο, δηλαδή σε κλασικό πληθυσμών θηγαυονισμό) κάπο

Δυναμική πλ

Κεντρικό ζήτημα ρότητας των ουξύ πληθυσμών. βλημα της δυναμίας. Η ύπαρξη γηση των μοντέλη πολυπλοκότητα, τη συγκρόσεγγίσεις περιορ συντελούν σε μιράγοντες μοροδράσεων, ο ενδομοιογένειας που κλπ. Άλλοι παροτρων λόγω εξέλιταβολές δεν είναι

Το μέγεθος το αριθμός ατόμων. Αν υποθεθεί ότι μεταβλητή : N

Μπορούν να 1. $dN/dt = C$, όπου σμός. Η πυκνότητα σημαίνει ότι ο αριθμται αντιστρόφως 2. $dN/dt = r \cdot N$, όπου τικό μοντέλο, όπου η αύξηση ανά άτομωτετικός ρυθμός (ρυθμός γεννήσε

ντώσεων, δηλαδή ένα μόνιμο μικρότερο ή μεγαλύτερο κύκλο στο χώρο των φάσεων. Σε ακραία περίπτωση, ο κύκλος μπορεί να μικρύνει τόσο πολύ ώστε να γίνει σημείο, δηλαδή οι μεταβλητές να έχουν χρονικά στάσιμες τιμές χωρίς ταλαντώσεις. Κλασικό παράδειγμα συντηρητικής ταλάντωσης είναι η αλληλεπίδραση δύο πληθυσμών θηρευτή και θηράματος χωρίς αυτορρύθμιση (ενδοπληθυσμιακό ανταγωνισμό) κάποιου εκ των δύο.

Δυναμική πληθυσμών

Κεντρικό ζήτημα για την οικονομία αποτελεί η αναζήτηση των αιτιών της σταθερότητας των οικοσυστημάτων, οι οποίες συνδέονται με τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ πληθυσμών. Η σταθερότητα είναι το μεγαλύτερο θεωρητικό και πρακτικό πρόβλημα της δυναμικής πληθυσμών, αλλά και γενικότερα της θεωρητικής οικολογίας. Η ύπαρξη σταθερότητας είναι και το σημαντικότερο κριτήριο για την αξιολόγηση των μοντέλων που προσπαθούν να εξηγήσουν τα φαινόμενα. Ωστόσο, η μεγάλη πολυπλοκότητα των οικοσυστημάτων δεν επιτρέπει, προς το παρόν τουλάχιστον, τη συγκρότηση μιας θεωρίας για τη σταθερότητα. Έτσι, οι θεωρητικές προσεγγίσεις περιορίζονται στη διερεύνηση σταθεροποιητικών παραγόντων, οι οποίοι συντελούν σε μικρό ή μεγάλο βαθμό στην εξήγηση της σταθερότητας. Τέτοιοι παράγοντες μπορούν να είναι η ποικιλότητα ειδών ή φυσικών συνθηκών ή αλληλεπιδράσεων, ο ενδοπληθυσμιακός ανταγωνισμός, η ύπαρξη χωρικής ή χρονικής ανομοιογένειας που δημιουργεί δυνατότητες καταφυγίου των μειούμενων πληθυσμών κλπ. Άλλοι παράγοντες, όπως οι μακροπρόθεσμες φυσικές μεταβολές των παραμέτρων λόγω εξέλιξης των πληθυσμών, όπως και οι αντίστοιχες ανθρωπογενείς μεταβολές δεν είναι, κατά κανόνα, σταθεροποιητικοί.

Το μέγεθος του πληθυσμού είναι ο συνολικός αριθμός ατόμων σ' έναν χώρο. Ο αριθμός ατόμων ανά μονάδα επιφάνειας ονομάζεται πυκνότητα του πληθυσμού. Αν υποθεθεί ότι όλα τα άτομα είναι όμοια, τότε η πυκνότητα περιγράφεται με μία μεταβλητή: N .

Μπορούν να εξεταστούν διάφοροι τρόποι χρονικής μεταβολής της πυκνότητας:

1. $dN/dt = C$, όπου C σταθερά. Τότε θα είναι $N = \sigma \cdot t + N_0$, όπου N_0 ο αρχικός πληθυσμός. Η πυκνότητα του πληθυσμού είναι γραμμική συνάρτηση του χρόνου. Αυτό σημαίνει ότι ο αριθμός γεννήσεων ανά άτομο δεν είναι σταθερός, αλλά μεταβάλλεται αντιστρόφως ανάλογα με την πυκνότητα.
2. $dN/dt = r \cdot N$, όπου r σταθερά. Τότε θα είναι $N = N_0 \cdot e^{rt}$. Πρόκειται για το εκθετικό μοντέλο, όπου ο πληθυσμός αυξάνεται ανάλογα με την πυκνότητά του, δηλαδή η αύξηση ανά άτομο του πληθυσμού είναι σταθερή. Η παράμετρος r ονομάζεται εσωτερικός ρυθμός φυσικής αύξησης. Δεχόμαστε ότι $r = \gamma - \theta$, όπου γ η γεννητικότητα (ρυθμός γεννήσεων) και θ η θνησιμότητα (ρυθμός θανάτων) του πληθυσμού. Σε πε-

ρίπτωση που $\gamma < \theta$, τότε η ανωτέρω εξίσωση γράφεται : $dN/dt = -r \cdot N$, δηλαδή ο πληθυσμός παρουσιάζει εκθετική μείωση. Η εφαρμογή του εκθετικού μοντέλου προϋποθέτει ότι ο διαθέσιμος χώρος και οι διαθέσιμοι πόροι για τον πληθυσμό είναι άπειροι, δηλαδή ότι η αύξησή του δεν εμποδίζεται από κανένα περιοριστικό παράγοντα.

3) $dN/dt = r \cdot N - q \cdot N^2$. Ο αρνητικός όρος β' βαθμού που έχει προστεθεί μειώνει την ταχύτητα αύξησης για μεγάλες τιμές του N (αρνητική αντίδραση). Πρόκειται για το λογιστικό μοντέλο, όπου ο πληθυσμός αυτοπεριορίζεται, δηλαδή η κατ' άτομο αύξηση του πληθυσμού είναι φθίνουσα συνάρτηση του N .

Αν θέσουμε $K = r/q$, έχουμε :

$$dN/dt = r \cdot N - r/K \cdot N^2 \quad \text{ή} \quad dN/dt = r \cdot N (1 - N/K)$$

Παρατηρούμε ότι:

- αν $N \ll K$, τότε $dN/dt \approx r \cdot N$ (αύξηση σχεδόν εκθετική)
- αν $N < K$, τότε $dN/dt > 0$ (αύξηση θετική, αλλά μικρότερη από εκθετική)
- αν $N = K$, τότε $dN/dt = 0$ (μηδενική αύξηση, άρα σταθερός πληθυσμός)
- αν $N > K$, τότε $dN/dt < 0$ (αύξηση αρνητική (μείωση) μέχρις ότου $N = K$)

Από τα ανωτέρω προκύπτει ότι το K έχει την έννοια της φέρουσας ικανότητας (χωρητικότητας) του περιβάλλοντος ως προς τον εξεταζόμενο πληθυσμό, δηλαδή αντιστοιχεί στη μέγιστη τιμή πυκνότητας του πληθυσμού που είναι βιώσιμη στον συγκεκριμένο χώρο. Το φαινόμενο της αυτοπεριοριζόμενης αύξησης αποδίδεται σε ανταγωνισμό μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού για τους διαθέσιμους πόρους (ενδοπληθυσμιακός ανταγωνισμός).

Ο εκθετικός και ο λογιστικός τρόπος αύξησης ενός πληθυσμού αποτελούν απλοστευμένες περιγραφές φαινομένων που συμβαίνουν στη φύση και είναι στην πραγματικότητα πολύ πολυπλοκότερα. Και τα δύο αυτά μοντέλα δεν αποβλέπουν στην πιστή αναπαραγωγή πειραματικών δεδομένων στα οποία έχουν βασιστεί. Αποτελούν μάλλον προσεγγίσεις στρατηγικού χαρακτήρα, που στοχεύουν περισσότερο στην κατανόηση των φυσικών διεργασιών. Αναδεικνύουν για τον σκοπό αυτό βασικές έννοιες, που συμπυκνώνουν την ουσία της κάθε προσέγγισης. Στην περίπτωση του εκθετικού μοντέλου, τέτοια είναι η έννοια του εσωτερικού ρυθμού φυσικής αύξησης του πληθυσμού, ενώ στην περίπτωση του λογιστικού μοντέλου είναι η έννοια της φέρουσας ικανότητας του περιβάλλοντος.

Οι δυνατότητες αλληλεπίδρασης μεταξύ δύο πληθυσμών είναι πολλές και περισσότερες ακόμα είναι οι συνέπειες αυτής της αλληλεπίδρασης πάνω στους δύο πληθυσμούς. Το πραγματικό γεγονός ότι σε έναν πληθυσμό το κάθε άτομο είναι γενετικά διαφορετικό απ' όλα τα άλλα οδηγεί σε σημαντικές διαφορές ως προς τον τρόπο με τον οποίο το κάθε άτομο δρα ή υφίσταται τα αποτελέσματα της δράσης άλλων ατόμων του ίδιου ή άλλου πληθυσμού. Υπάρχει μια φυσική τάση στους βιολόγους να κατατάσσουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ πληθυσμών ανάλογα με

τις βιολογικές δ
την εκπληκτική
είδη ανταγωνίζε
μεύουν το ένα γ
δεν έχει ελπίδα
λεπίδραση αποτι

Ένας απλός
αλληλεπιδράσει
σματα που φέρον
κής θεώρησης τα
τι τα συμπεράσμ
νως σε μαθηματι
νται ως θετικά, ε
ται, μειώνεται ή
σωση π.χ. dN_1/dt
τική επίδραση α
πίδραση ενός άλ

Συμβίωση, αν

Αν δεχτούμε ότι
μεταβολή της πυ
ληλεπιδράσεις α
του πληθυσμού /

Οι ενδιαφέρον
+, που ορίζει
-, που ορίζει
-, που ορίζει

Πρέπει να ση
ντα που επηρεάζ
πορεία της εξέλι

Η συμβίωση ε
που έχει, όμως, μ
και που δεν απο
κή πληθυσμών.

Στη συμβιωτικ
θετικά από την
επιβιώνει, αλλά
τητα του περιβά

τις βιολογικές διεργασίες που λαμβάνουν χώρα. Ωστόσο, αν αναλογιστεί κανείς την εκπληκτική ποικιλία των τρόπων με τους οποίους τα διάφορα φυτικά ή ζωικά είδη ανταγωνίζονται για το χώρο ή την τροφή ή αλληλοϋποστηρίζονται ή χρησιμοποιούν το ένα για τροφή του άλλου, φαίνεται καθαρά πως μια τέτοια κατάταξη δεν έχει ελπίδα να λειτουργήσει αποτελεσματικά. Τελικά, η κάθε βιολογική αλληλεπίδραση αποτελεί και μια ξεχωριστή περίπτωση.

Ένας απλός τρόπος για να ξεπεραστεί αυτή η δυσκολία είναι η κατάταξη των αλληλεπιδράσεων με βάση όχι τις διεργασίες που συμβαίνουν, αλλά τα αποτελέσματα που φέρνουν. Η προσέγγιση αυτή είναι η φυσική κατάληξη της μαθηματικής θεώρησης των πληθυσμών και έχει, πέρα από την απλότητα, το πλεονέκτημα ότι τα συμπεράσματά της μεταφράζονται αμέσως σε ποσοτικές σχέσεις και επομένως σε μαθηματικά μοντέλα. Τα αποτελέσματα της αλληλεπίδρασης χαρακτηρίζονται ως θετικά, αρνητικά ή ουδέτερα, ανάλογα με το αν ο ένας πληθυσμός αυξάνεται, μειώνεται ή παραμένει αδιάφορος από την παρουσία του άλλου. Από την εξίσωση π.χ. $dN_1/dt = \alpha_1 N_2 - \beta_1 N_3^2$ συμπεραίνουμε ότι ο πληθυσμός N_1 υφίσταται θετική επίδραση από τον πληθυσμό N_2 , αρνητική από τον N_3 ενώ είναι ουδέτερη η επίδραση ενός άλλου πληθυσμού N_4 που είναι ενδεχομένως παρών.

Συμβίωση, ανταγωνισμός και θήρευση

Αν δεχτούμε ότι οι αλληλεπιδράσεις δύο πληθυσμών έχουν ποσοτική επιρροή στη μεταβολή της πυκνότητάς τους, μπορούμε να ταξινομήσουμε όλες τις δυνατές αλληλεπιδράσεις ανάλογα με τη θετική ή αρνητική επιρροή ή την απουσία επιρροής του πληθυσμού Α πάνω στον Β ή αντίστροφα.

Οι ενδιαφέρουσες από τις ανωτέρω αλληλεπιδράσεις είναι οι περιπτώσεις:

- + +, που ορίζεται ως συμβίωση
- -, που ορίζεται ως ανταγωνισμός
- +, που ορίζεται ως θήρευση

Πρέπει να σημειωθεί ότι η αλληλεπίδραση μεταξύ πληθυσμών συνιστά παράγοντα που επηρεάζει τη φυσική επιλογή, επομένως διαμορφώνει σ' έναν βαθμό την πορεία της εξέλιξης των αντίστοιχων ειδών.

Η συμβίωση δύο πληθυσμών είναι μια πολύ σημαντική βιολογική λειτουργία, που έχει, όμως, μάλλον περιορισμένες επιπτώσεις στις μεταβολές των πληθυσμών και που δεν αποτέλεσε μέχρι σήμερα αντικείμενο σημαντικής μελέτης στη δυναμική πληθυσμών.

Στη συμβιωτική λειτουργία ο ρυθμός αύξησης του κάθε πληθυσμού επηρεάζεται θετικά από την παρουσία του άλλου. Αν ο ένας πληθυσμός εξαφανιστεί, ο άλλος επιβιώνει, αλλά αυξάνεται βραδύτερα και αντιμετωπίζει μειωμένη φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος.

Στη φύση παρατηρείται συχνά ανταγωνισμός πληθυσμών που διεκδικούν κοινό χώρο ή τροφή. Ο ανταγωνισμός εκμετάλλευσης εκδηλώνεται όταν η διαθεσιμότητα ενός πόρου για τον κάθε πληθυσμό είναι μειωμένη λόγω της χρήσης του πόρου από τον άλλο. Ο ανταγωνισμός παρέμβασης εκδηλώνεται μέσω ειδικής συμπεριφοράς (π.χ. υπεράσπιση επικράτειας) ή επίδρασης χημικής μορφής (π.χ. με τοξική ουσία) στον ανταγωνιστή, ώστε να εμποδιστεί η χρήση του πόρου απ' αυτόν. Γενικά, αναγκαία προϋπόθεση για την ύπαρξη ανταγωνισμού είναι η σημαντική επικάλυψη των οικολογικών (ecological niches) των δύο πληθυσμών.

Μία δυνατή έκβαση του ανταγωνισμού είναι ο εκτοπισμός του πιο αδύναμου ανταγωνιστή. Σημαντική θέση της θεωρητικής οικολογίας είναι η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού, σύμφωνα με την οποία ο ανταγωνισμός δύο πληθυσμών για τον ίδιο πόρο δεν μπορεί να διαρκέσει για απεριόριστο χρόνο, διότι κάποια στιγμή ο ένας πληθυσμός θα εκτοπιστεί. Η έκβαση αυτή μπορεί να είναι αναγκαία μόνον όταν οι ικανότητες των δύο ειδών και οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι σταθερές. Τα ανταγωνιζόμενα είδη που καταφέρνουν να εξελιχθούν, ώστε να επιτύχουν επαρκή διαφοροποίηση των οικολογικών, μπορούν να συνεχίσουν να συνυπάρχουν. Επίσης είναι δυνατόν να συνυπάρχουν ανταγωνιστές όταν η μεταβλητότητα του περιβάλλοντος δεν αφήνει αρκετά χρονικά περιθώρια στο συγκριτικό πλεονέκτημα του ενός, ώστε να επικρατήσει πλήρως επί του άλλου. Οι εξισώσεις που περιγράφουν τον ανταγωνισμό σύμφωνα με το λογιστικό μοντέλο μπορούν να είναι:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1 N_1 - \alpha_{21} N_1 N_2 - q_1 N_1^2 & \text{ή} & \quad dN_1/dt = (r_1 - \alpha_{21} N_2) N_1 - q_1 N_1^2 \\ dN_2/dt &= r_2 N_2 - \alpha_{12} N_1 N_2 - q_2 N_2^2 & \text{ή} & \quad dN_2/dt = (r_2 - \alpha_{12} N_1) N_2 - q_2 N_2^2 \end{aligned}$$

Παρατηρούμε ότι ο ρυθμός αύξησης του κάθε πληθυσμού μειώνεται λόγω της παρουσίας του άλλου. Το κάθε άτομο των δύο πληθυσμών υφίσταται έναν διπλό ανταγωνισμό: ενδοπληθυσμιακό και διαπληθυσμιακό. Αν ο ένας πληθυσμός εξαφανιστεί, ο άλλος αυξάνεται ταχύτερα και απολαμβάνει αυξημένη φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος.

Οι ανωτέρω εξισώσεις δεν μπορούν να λυθούν αναλυτικά. Για να διερευνηθούν τα σημεία ισορροπίας του συστήματος, τις γράφουμε ως εξής :

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1 N_1 (1 - (N_1 + \alpha_{21}^* N_2) / K_1) \\ dN_2/dt &= r_2 N_2 (1 - (N_2 + \alpha_{12}^* N_1) / K_2) \end{aligned}$$

$$\text{όπου } K_1 = r_1/q_1, K_2 = r_2/q_2, \alpha_{12}^* = \alpha_{12} K_1/r_1, \alpha_{21}^* = \alpha_{21} K_2/r_2$$

Τοποθετώντας τις ευθείες $K_1 = N_1 + \alpha_{21}^* N_2$ και $K_2 = N_2 + \alpha_{12}^* N_1$ στο χώρο των φάσεων (χώρος δύο διαστάσεων N_1 και N_2 , όπου ο χρόνος απουσιάζει) και κάνοντας σχετική διερεύνηση, βρίσκεται ότι:

– Αν $K_1 < K_2/\alpha_{21}^*$ τότε το σύστημα συνυπάρχει κάθε πληθυσμο αύξηση του αν διαρκέσει απε-
– Σε κάθε περίευσταθή ισορρο-
Ανάλογα με τις πληθυσμούς, εν

Παρ' όλο που ανταγωνισμού, τα π του ανταγωνιστικού αποκλεισμάτι, η έρευνα ρόμοιων ειδών πως π.χ. λόγω λογής) ή μεταβί-
σω περιοδικής

Τα απλά μονο-
χαρακτήρα. Βε-
να οδηγήσει σε-
συνύπαρξη των-
ντώσεις της πυ-

Ας περάσουμε-
δραση που παρ-
ρευτής) χρησιμ-
μενα της θήρευ-
κριτήρια:

– το κατά πόσ-
του χωρίς νο-
– το κατά πόσ-
στη διάρκεια

Προκύπτουν-
θηρευτές που φ-
και πολλά φυτ-
θηρευτές που κ-
περισσότερα φ-
θηρευτές που φ-
ορισμένα έντομο

– Αν $K_1 < K_2/\alpha^*_{12}$, δηλαδή $K_1 < r_2/\alpha_{12}$ και ταυτόχρονα $K_2 < K_1/\alpha^*_{21}$, δηλαδή $K_2 < r_1/\alpha_{21}$ τότε το σύστημα έχει ευσταθή ισορροπία, δηλαδή οι δύο ανταγωνιστικοί πληθυσμοί συνυπάρχουν μόνιμα. Αυτό συμβαίνει επειδή η αύξηση της πυκνότητας του κάθε πληθυσμού εμποδίζει τη δική του αύξηση περισσότερο απ' όσο εμποδίζει την αύξηση του ανταγωνιστή του. Στην περίπτωση αυτή ο ανταγωνισμός μπορεί να διαρκέσει απεριόριστο χρόνο, διότι έχει αρκετά μικρή ένταση.

– Σε κάθε περίπτωση όπου η προηγούμενη συνθήκη δεν ισχύει, το σύστημα δεν έχει ευσταθή ισορροπία, επομένως ο ανταγωνισμός δεν μπορεί να διαρκέσει για πολύ. Ανάλογα με τις τιμές των παραμέτρων, θα επικρατήσει τελικά ο ένας από τους δύο πληθυσμούς, ενώ ο άλλος θα εκτοπιστεί.

Παρ' όλο που η ανωτέρω διερεύνηση βασίζεται σε ένα πολύ απλό μοντέλο ανταγωνισμού, τα ποιοτικά συμπεράσματά της καλύπτουν όλες τις δυνατές εκβάσεις του ανταγωνισμού δύο ειδών. Γίνεται φανερό η ισχύς της αρχής του ανταγωνιστικού αποκλεισμού, η οποία, όμως, μοιάζει να μην έχει καθολική εφαρμογή. Πράγματι, η έρευνα έχει δείξει ότι υπάρχουν στη φύση παραδείγματα συνύπαρξης παρόμοιων ειδών, όπου ο ανταγωνισμός είναι μειωμένος για διάφορους λόγους, όπως π.χ. λόγω μεταβλητότητας των ιδιοτήτων των ειδών (π.χ. μέσω φυσικής επιλογής) ή μεταβλητότητας του περιβάλλοντος (π.χ. μέσω επιλεκτικής θήρευσης, μέσω περιοδικής διακύμανσης φυσικών παραγόντων κλπ.).

Τα απλά μοντέλα ανταγωνισμού αποτελούν και αυτά προσεγγίσεις στρατηγικού χαρακτήρα. Βασικό ποιοτικό συμπέρασμά τους είναι ότι ο ανταγωνισμός μπορεί να οδηγήσει σε εκτόπιση του ενός ανταγωνιστή ή, υπό ορισμένες προϋποθέσεις, σε συνύπαρξη των δύο πληθυσμών, αλλά δεν μπορεί να προκαλέσει μόνιμες ταλαντώσεις της πυκνότητας των πληθυσμών.

Ας περάσουμε τώρα στην έννοια της θήρευσης. Ως θήρευση νοείται η αλληλεπίδραση που παρατηρείται στη φύση, κατά την οποία άτομα ενός πληθυσμού (θηρευτής) χρησιμοποιούν ως τροφή άτομα άλλου πληθυσμού (θήραμα). Τα φαινόμενα της θήρευσης μπορούν να χωριστούν σε κατηγορίες, ανάλογα με τα εξής δύο κριτήρια:

- το κατά πόσον ο θηρευτής φονεύει το θήραμα ή καταναλίσκει μόνο ένα μέρος του χωρίς να το φονεύσει
- το κατά πόσον ο θηρευτής επιτίθεται μόνο σε ένα ή σε πολλά είδη θηράματος στη διάρκεια της ζωής του.

Προκύπτουν έτσι 4 κατηγορίες θηρευτών :

- θηρευτές που φονεύουν πολλά θηράματα, όπως π.χ. τα περισσότερα σαρκοφάγα και πολλά φυτοφάγα ζώα
- θηρευτές που καταναλώνουν μόνο ένα μέρος από πολλά θηράματα, όπως π.χ. τα περισσότερα φυτοφάγα
- θηρευτές που φονεύουν μόνο ένα θήραμα στη διάρκεια της ζωής τους, όπως π.χ. ορισμένα έντομα παράσιτα άλλων εντόμων

θηρευτές που καταναλίσκουν ένα μέρος από ένα μόνο θήραμα στη διάρκεια της ζωής τους, όπως π.χ. τα τυπικά παράσιτα.

Πρέπει να σημειωθεί ότι οι τροφικές σχέσεις που αναφέρθηκαν ανωτέρω δεν συμπίπτουν πάντα με την έννοια της θήρευσης ως ποσοτικής αλληλεπίδρασης δύο πληθυσμών. Οι τροφικές σχέσεις μεταξύ δύο πληθυσμών στη φύση μπορούν να επιφέρουν μείωση του ενός πληθυσμού και αύξηση του άλλου, αλλά μπορούν ενίοτε να προκαλούν ωφέλεια και στους δύο πληθυσμούς, ουδέτερη επίδραση στον ένα και θετική στον άλλο κλπ.

Η θήρευση ως ποσοτική αλληλεπίδραση δύο πληθυσμών περιγράφεται από τις κλασικές εξισώσεις Lotka - Volterra :

$$dN_1/dt = r_1 N_1 - \alpha_{21} N_1 N_2$$

$$dN_2/dt = -r_2 N_2 + \alpha_{12} N_1 N_2$$

οι οποίες βασίζονται στο εκθετικό μοντέλο, αλλά μπορούν να διατυπωθούν αντίστοιχα και για το λογιστικό.

Παρατηρούμε ότι αν $N_2=0$ (απουσία θηρευτή), ο πληθυσμός του θηράματος αυξάνεται. Αν ωστόσο $N_1=0$ (απουσία θηράματος), ο πληθυσμός του θηρευτή μειώνεται εκθετικά, διότι υποτίθεται ότι ο θηρευτής δεν έχει άλλη πηγή τροφής πλην του θηράματος. Σε περίπτωση που ο θηρευτής διαθέτει εναλλακτική πηγή τροφής, η δεύτερη εξίσωση πρέπει να γραφεί χωρίς το σημείο (-) στον όρο $r_2 N_2$.

Από τις ανωτέρω εξισώσεις είναι φανερό ότι ο ρυθμός αύξησης του θηράματος μειώνεται λόγω της παρουσίας του θηρευτή, ενώ ο ρυθμός αύξησης του θηρευτή αυξάνεται λόγω της παρουσίας του θηράματος.

Η αντικατάσταση της γραμμικής λειτουργικής απόκρισης με άλλη πιο πολύπλοκη είναι χρήσιμη όταν υπάρχουν ικανοποιητικά πειραματικά δεδομένα. Αλλιώς, είναι προτιμότερη η παραμονή στην γραμμική σχέση, διότι αποτελεί οπωσδήποτε έγκυρη προσέγγιση. Μία άλλη δυνατότητα είναι η εισαγωγή ηλικιακής δομής στα μοντέλα, η οποία αποτελεί διαρθρωτική αλλαγή που δίνει άλλα αποτελέσματα.

Οι ανωτέρω εξισώσεις προϋποθέτουν ότι η αλληλεπίδραση θηρευτή-θηράματος προκαλεί ακαριαίες επιπτώσεις στους δύο πληθυσμούς. Αυτό μπορεί να ισχύει για τη θνησιμότητα, αλλά όχι και για τη γεννητικότητα, η αύξηση της οποίας προϋποθέτει κάποιο χρόνο για να υλοποιηθεί.

Η γραφική παράσταση του ανωτέρω συστήματος δείχνει περιοδικές ταλαντώσεις. Οι ταλαντώσεις έχουν την ίδια περίοδο για τους δύο πληθυσμούς, αλλά διαφορά φάσης, δηλαδή η αύξηση ή η μείωση του θηρευτή έπεται της αντίστοιχης του θηράματος. Οι ταλαντώσεις είναι σταθερού πλάτους αν εφαρμοστεί το εκθετικό μοντέλο και φθίνουσες αν ο πληθυσμός του θηράματος ακολουθεί το λογιστικό μοντέλο. Και στις δύο περιπτώσεις το σύστημα ισορροπεί σε κάποιο σημείο τιμών των N_1 και N_2 , αλλά στην πρώτη περίπτωση η ισορροπία είναι αδιάφορη (ουδέτερη), ενώ στη δεύτερη περίπτωση είναι ευσταθής.

Στην περίπτου του περιβάλλον θηρευτή. Στην αν νίζεται, ενώ ο τ νότητας του πε

Ανάλογο φαί πίας, όταν οι αι ροπίας, ώστε οι να πλησιάζουν τους δύο πληθυ τυχαίο λόγο να πωλεσθεί ο θηρι φανιστεί στη σι πτώσεις, το σύ

Σταθεροποιη καταφυγίου, η ε ρευση και στους λειψης τροφής.

θηράματος, ή χε του θηρευτή, τα

Το κλασικό μ θηρευτή-θηράμο ρός: αυξημένος τή, ο οποίος τεί σε μειωμένο πλι ράματος κ.ο.κ.

Τα απλά μονι οτικό συμπέρασ πληθυσμών, αλλ

Στρατηγικές :

Ο πληθυσμός εί στο πλαίσιο της δεν αποτελούν στοιχεία στα οπ σκονται σε τυχα ή το γονίδιο έχο

Η χρονική πρ

Στην περίπτωση της ευσταθούς ισορροπίας, θα πρέπει η φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος για το θήραμα να είναι αρκετά μεγάλη ώστε να θρέψει τον θηρευτή. Στην αντίθετη περίπτωση, το σύστημα καταρρέει, διότι ο θηρευτής εξαφανίζεται, ενώ ο πληθυσμός του θηράματος ισορροπεί στην τιμή της φέρουσας ικανότητας του περιβάλλοντος.

Ανάλογο φαινόμενο μπορεί να συμβεί στην περίπτωση της αδιάφορης ισορροπίας, όταν οι αρχικές τιμές των πυκνοτήτων απέχουν αρκετά από το σημείο ισορροπίας, ώστε οι ταλαντώσεις τους να έχουν υπερβολικά μεγάλο πλάτος, δηλαδή να πλησιάζουν τον οριζόντιο άξονα. Αυτό σημαίνει ότι κάθε τόσο ο ένας από τους δύο πληθυσμούς φτάνει σε πολύ χαμηλή πυκνότητα, οπότε μπορεί για κάποιο τυχαίο λόγο να μην μπορέσει να ανακάμψει, άρα να εξαφανιστεί. Τότε, αν μιν απωλεσθεί ο θηρευτής, το θήραμα θα επιβιώσει, αν δε απωλεσθεί το θήραμα, θα εξαφανιστεί στη συνέχεια και ο θηρευτής λόγω έλλειψης τροφής. Και στις δύο περιπτώσεις, το σύστημα θα έχει καταρρεύσει.

Σταθεροποιητικό ρόλο και στις δύο περιπτώσεις μπορεί να παίξει η έννοια του καταφυγίου, η οποία δίνει στα θηράματα τη δυνατότητα προφύλαξης από τη θήρευση και στους θηρευτές τη δυνατότητα προφύλαξης από την εξάντληση λόγω έλλειψης τροφής. Το καταφύγιο μπορεί να είναι χωρικό, όπως π.χ. κρησφύγετο του θηράματος, ή χρονικό, όπως π.χ. η ύπαρξη βιολογικών σταδίων του θηράματος ή του θηρευτή, τα οποία δεν συμμετέχουν στη θήρευση.

Το κλασικό μοντέλο Lotka - Volterra έχει μια γενική ιδιότητα των συστημάτων θηρευτή-θηράματος, δηλαδή την τάση προς ταλάντωση. Ο μηχανισμός είναι φανερός: αυξημένος πληθυσμός θηράματος τείνει να φέρει αυξημένο πληθυσμό θηρευτή, ο οποίος τείνει να προκαλέσει μειωμένο πληθυσμό θηράματος, ο οποίος οδηγεί σε μειωμένο πληθυσμό θηρευτή, ο οποίος τείνει να φέρει αυξημένο πληθυσμό θηράματος κ.ο.κ.

Τα απλά μοντέλα θήρευσης έχουν και αυτά στρατηγικό χαρακτήρα. Βασικό ποιοτικό συμπέρασμά τους είναι ότι η θήρευση οδηγεί σε ταλαντώσεις τα μεγέθη των πληθυσμών, αλλά κατά κανόνα δεν προκαλεί εκτόπιση κάποιου απ' αυτούς.

Στρατηγικές επιβίωσης πληθυσμών

Ο πληθυσμός είναι το σύστημα που βρίσκεται στο κατώτατο επίπεδο περιγραφής στο πλαίσιο της επιστήμης της οικολογίας. Το άτομο (οργανισμός) ή το γονίδιο δεν αποτελούν οικολογικά συστήματα, διότι, σε αντίθεση με τον πληθυσμό, τα στοιχεία στα οποία διαιρούνται δεν είναι αυτόνομα, αλλά ειδικευμένα, δεν βρίσκονται σε τυχαίες θέσεις, ούτε είναι απομακρυσμένα στο χώρο. Επίσης το άτομο ή το γονίδιο έχουν σύνορα, πέρα από τα οποία δεν μπορούν ν' αναπτυχθούν.

Η χρονική ποσοτική μεταβολή του πληθυσμού πραγματοποιείται υπό την επί-

- Η παράμετρος **K**, ήτοι η φέρουσα ικανότητα του περιβάλλοντος. Αναφέρεται σε ορισμένο χρονικό διάστημα, και δεν αποτελεί ανώτατο όριο, αλλά σημείο ισορροπίας. Είναι ανεξάρτητη από την κατάσταση του πληθυσμού και εξαρτάται από τις περιβαλλοντικές συνθήκες.

Οι θεμελιώδεις αυτές παράμετροι συμβάλλουν στον προσδιορισμό δύο βασικών στρατηγικών επιβίωσης των πληθυσμών:

- στρατηγική **r** : τάση για αύξηση του **r**, επένδυση στη γεννητικότητα
- στρατηγική **K** : τάση για αύξηση του **K**, επένδυση στη βιωσιμότητα.

Κάθε οικολογική εκδήλωση ή συμπεριφορά μπορεί να θεωρηθεί ως στοιχείο στρατηγικής **r** ή **K**. Παραδείγματα:

- **r** : Γενικά το μικρό μέγεθος
- **K** : Γενικά το μεγάλο μέγεθος
- **r** : Επένδυση ενέργειας στην αύξηση της βιομάζας του πληθυσμού μέσω αναπαραγωγής. Επιτυγχάνεται η επιβίωση του πληθυσμού ακόμα και μετά από καταστροφή (99% θάνατοι).

K : Επένδυση ενέργειας σε αποθέματα και μηχανισμούς προστασίας του ατόμου από τις δυσμενείς επιδράσεις του περιβάλλοντος. Ο πληθυσμός επιβιώνει μετά από καταστροφή μόνο αν διασωθεί ένας ελάχιστος αριθμός ατόμων.

r : Μεγάλος αριθμός απογόνων (σπόροι, αυγά κλπ.). Ευκολία διάδοσης του σπόρου. Σύντομη διάρκεια ζωής, πολλές αναπαραγωγικές γενιές. Αύξηση χρόνου γονιμότητας σε σχέση με χρόνο ζωής (πολλά είδη εντόμων, ψαριών, μικρών θηλαστικών, ζιζάνια, αγριάδα, σπόροι συκιάς κλπ.).

K : Αποθέματα λίπους ή θρεπτικών ουσιών, χειμερία νάρκη, ανθεκτικοί σπόροι, μεγάλη διάρκεια ζωής, θήλασμα, νυμφικές επιδείξεις, περιποίηση απογόνων. Πολύπλοκα συστήματα άμυνας έναντι επιθέσεων από εχθρούς. Κοινωνική συμπεριφορά, (μεγάλα ερπετά, πουλιά, θηλαστικά, αναπαραγωγή των άλμπατρος. Είδη με όστρακα, γούνες κλπ. Μεγάλα μακρόβια δέντρα. Βελανίδια κλπ).

Η ταχύτητα της εξέλιξης είναι συνάρτηση των στρατηγικών επιβίωσης :

- r** : γρήγορη εξέλιξη, ευνοεί τη δημιουργία νέων ειδών
- **K** : αργή ή ανύπαρκτη εξέλιξη (τελειοποιημένα είδη, π.χ. άλμπατρος).

Οι πρώτοι άποικοι ενός νέου περιβάλλοντος (οικολογικό κενό) έχουν στρατηγική **r**, είναι ευκαιριακοί πληθυσμοί με μεγάλη ικανότητα μετανάστευσης. Επωφελούνται από την απουσία ανταγωνισμού και καταλαμβάνουν ταχύτατα το χώρο. Μπορούν ευκολότερα ν' αντιμετωπίσουν το μεταβλητό ή ασταθές περιβάλλον και τα απρόβλεπτα φαινόμενα. Στην ανάγκη μεταναστεύουν αλλού. Προς το τέλος της οικολογικής διαδοχής θα εγκατασταθούν στο περιβάλλον οι μόνιμοι, ώριμοι κάτοικοι. Επωφελούνται από τη σταθερότητα που επικρατεί, την προβλεψιμότητα των μεταβολών, έχουν μάθει (!) να είναι αποτελεσματικοί στην εκμετάλλευση των πόρων. Μπορούν ν' αντιμετωπίσουν έντονο ανταγωνισμό και επιθέσεις και επικρατούν σταδιακά. Δεν μπορούν να ανορθωθούν εύκολα αν ο πληθυσμός μει-

ωθεί πολύ, γι' αυτό χρειάζονται περισσότερη φροντίδα προστασίας.

Στη φύση οι στρατηγικές **r** και **K** αποτελούν τις ακραίες περιπτώσεις ενός συνεχούς φάσματος ενδιάμεσων στρατηγικών. Η επικράτηση της μίας ή της άλλης σε μεγαλύτερο βαθμό συντελεί στην αντίστοιχα μικρότερη ή μεγαλύτερη σταθερότητα των οικοσυστημάτων.

Αντιστοιχία με κοινωνικά φαινόμενα: Μια κοινωνία που προωθεί την εντατική παραγωγή και κατανάλωση, παράγει πολλά απόβλητα, δεν ενδιαφέρεται για περιορισμό της σπατάλης, επιδιώκει την ταχεία αύξηση, εμφανίζει χαρακτηριστικά στρατηγικής **r**. Μια κοινωνία που προωθεί τον έλεγχο παραγωγής και κατανάλωσης, δίνει έμφαση στην ποιότητα, στην αντοχή, στην αποτελεσματικότητα, στην αξιοποίηση των αποβλήτων, επιδιώκει μικρή ή μηδενική αύξηση εμφανίζει χαρακτηριστικά στρατηγικής **K**. Ο θεσμός του γάμου αποτελεί σαφή εκδήλωση στρατηγικής **K**, αλλά το χαρέμι έχει στοιχεία στρατηγικής **r**. Ο περιορισμός της γυναικάς στα οικογενειακά της καθήκοντα είναι στρατηγική **r**, ενώ η χειραφέτησή της έχει στοιχεία στρατηγικής **K**. Ανάλογη διάκριση μπορεί επομένως να γίνει και μεταξύ θρησκειών όπως ο μωαμεθανισμός και ο χριστιανισμός. Γενικά η ανάπτυξη του πολιτισμού αποτελεί βαθμιαία επικράτηση στοιχείων στρατηγικής **K**.

Λειτουργία οικοσυστημάτων

Ένας αξιολογικός τρόπος μελέτης και κατανόησης της λειτουργίας των οικοσυστημάτων είναι η ανάλυση των ανταλλαγών ύλης και ενέργειας που πραγματοποιούν με το περιβάλλον τους, καθώς και των ροών ύλης και ενέργειας ανάμεσα στα διάφορα τμήματα του οικοσυστήματος. Κατάλληλα μαθηματικά εργαλεία για την ανάλυση αυτή μπορούν να είναι τα μοντέλα με διαμερίσματα. Η βασική ιδέα είναι η διαίρεση του οικοσυστήματος (ή του οποιουδήποτε συστήματος) σε πεπερασμένο αριθμό διαμερισμάτων, τα οποία συνδέονται μεταξύ τους με ποσοτικές ανταλλαγές. Η κατάσταση του συστήματος καθορίζεται από τις τιμές των περιεχομένων όλων των διαμερισμάτων. Η χρονική μεταβολή του συστήματος καθορίζεται από τις τιμές των ροών μεταξύ των διαμερισμάτων. Το ζητούμενο της ανάλυσης είναι κυρίως η διερεύνηση της ύπαρξης και της σταθερότητας των σημείων ισορροπίας του συστήματος.

Τα μοντέλα αυτά έχουν χρησιμοποιηθεί πολύ για τη μελέτη της ενεργειακής κατάστασης των οικοσυστημάτων.

Τα αποτελέσματα της προσομοίωσης του συστήματος μπορούν ν' αξιολογηθούν με βάση γενικά κριτήρια, όπως : η ύπαρξη ευσταθούς σημείου ισορροπίας στο οποίο το σύστημα φθάνει σχετικά σύντομα, η μη υπερβολική ευαισθησία του συστήματος σε αλλαγές των παραμέτρων κλπ. Δεδομένου ότι τέτοια γενικά μοντέλα δεν μπορούν να δώσουν ακριβή αναπαράσταση της πραγματικότητας, είναι προτιμώ-

τερο οι παρα

Εάν το ισολογιστικό βιομάζα μάζες των οικοσυστημάτων. Αν $E < 0$ τότε σε φάση c το οικοσύστημα $E < 0$ ή $E = 0$ δεινισμού αυξάνεται

Είναι γνωστό και αντιστροφές της φωτός $CO_2 + H_2O +$ οργανική ύλη

Είναι φανερό σύστημα ενέργειας σχέση ατροφη σχέση έχουμε :

Αν $E > 0$, τότε

Αν $E < 0$, τότε

Αν $E = 0$, τότε

Από τα ανωτέρω που δεν αντιστοιχούν κλπ.), (κυρίως νέα αντιστοιχία) ή αλλά αφαιρείται

Στη διάρκεια λαδής ή βιόσφαιρας κατά τις οποίες νόμιμη βιομάζα ρυθμίζοντας όλη υπήρξαν και δεινισμού πυρκαγιάς

τερο οι παραδοχές στις οποίες βασίζονται να είναι οι απλούστερες δυνατές.

Εάν το ισοζύγιο ενέργειας ενός οικοσυστήματος είναι μηδέν ($E=0$), τότε η συνολική βιομάζα του οικοσυστήματος είναι σταθερή. Ακόμα και αν οι επί μέρους βιομάζες των διαμερισμάτων εμφανίζουν αυξομειώσεις, μπορούμε να πούμε ότι το οικοσύστημα βρίσκεται σε μια σταθερή κατάσταση, όπως είναι π.χ. ένα ώριμο δάσος. Αν $E<0$, τότε η συνολική βιομάζα αυξάνεται, οπότε το οικοσύστημα βρίσκεται σε φάση ανάπτυξης. Αν αντίθετα $E>0$, τότε η συνολική βιομάζα μειώνεται και το οικοσύστημα βρίσκεται σε φάση παρακμής. Σημειώνεται ότι οι σχέσεις $E>0$, $E<0$ ή $E=0$ δεν σημαίνουν αναγκαστικά ότι όλες οι βιομάζες των επί μέρους διαμερισμάτων αυξάνονται, μειώνονται ή μένουν σταθερές αντίστοιχα.

Είναι γνωστό ότι η ροή της ενέργειας από το οικοσύστημα προς το περιβάλλον και αντιστρόφως εξαρτάται κυρίως από τις ακόλουθες βασικές χημικές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής:

$CO_2 + H_2O + \text{ακτινοβολία} \rightarrow \text{οργανική ύλη} + O_2$ (φωτοσύνθεση)

$\text{οργανική ύλη} + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + \text{θερμότητα}$ (αναπνοή).

Είναι φανερό ότι η ισότητα ή η ανισότητα ανάμεσα στην εισερχόμενη στο οικοσύστημα ενέργεια (ακτινοβολία) και στην εξερχόμενη (θερμότητα) επιφέρουν ανάλογη σχέση ανάμεσα στην εισερχόμενη και εξερχόμενη ποσότητα CO_2 και αντίστροφη σχέση ανάμεσα στην εξερχόμενη και στην εισερχόμενη ποσότητα O_2 . Έτσι έχουμε :

Αν $E>0$, τότε το οικοσύστημα είναι παραγωγός O_2 και καταναλωτής CO_2 .

Αν $E<0$, τότε το οικοσύστημα είναι καταναλωτής O_2 και παραγωγός CO_2 .

Αν $E=0$, τότε τα ισοζύγια O_2 και CO_2 είναι μηδενικά .

Από τα ανωτέρω προκύπτει ότι ένα ώριμο οικοσύστημα, δηλαδή ένα οικοσύστημα που δεν αναπτύσσεται πλέον διότι έχει φθάσει σε σταθερή κατάσταση (δάσος, θάλασσα κλπ.), δεν παράγει O_2 ούτε καταναλώνει CO_2 . Τέτοια λειτουργία επιτελούν κυρίως νέα αναπτυσσόμενα οικοσυστήματα (π.χ. δάσος που εγκαθίσταται σε άδενδρη έκταση) ή οικοσυστήματα που μέρος της παραγωγής τους δεν αποσυντίθεται, αλλά αφαιρείται από τον άνθρωπο (π.χ. καλλιέργειες, δάση υπό εκμετάλλευση κλπ.)

Στη διάρκεια ορισμένων γεωλογικών εποχών το οικοσύστημα του πλανήτη, δηλαδή η βιόσφαιρα, βρέθηκε σε καταστάσεις όπου $E>0$. Τέτοιες ήταν οι περιόδους κατά τις οποίες σχηματίστηκαν τα κοιτάσματα ορυκτών καυσίμων, οπότε η αυξανόμενη βιομάζα δεν μπορούσε να αποσυντεθεί και αποθηκεύτηκε στο έδαφος, περικλείοντας όλη την επιπλέον ενέργεια του οικοσυστήματος. Πιθανώς επίσης να υπήρξαν και καταστάσεις όπου $E<0$, όπως π.χ. οι περιόδους της εξαφάνισης των δεινοσαύρων ή άλλων ανάλογων καταστροφών ή οι περιόδους πολύ εκτεταμένων δασικών πυρκαγιών.

Πολυπλοκότητα και σταθερότητα των οικοσυστημάτων

Ένα από τα θεωρητικά προβλήματα της οικολογίας είναι ότι σε επίπεδο οικοσυστημάτων παρατηρείται σταθερότητα, ενώ σε κατώτερα επίπεδα, όπως π.χ. στους πληθυσμούς, παρατηρείται έλλειψη ευστάθειας. Το πρόβλημα της προέλευσης της παρατηρούμενης σταθερότητας παραμένει άλυτο. Ισχυρός είναι πάντως ο πειρασμός να συνδεθεί η σταθερότητα με την πολυπλοκότητα ή με την ποικιλότητα των οικοσυστημάτων.

Η σταθερότητα ενός συστήματος είναι μαθηματική έννοια η οποία ορίζεται στο χώρο των φάσεων. Σημαίνει ότι το σύστημα παραμένει μονίμως περίπου στην ίδια κατάσταση. Συνεκτικότητα ενός συστήματος είναι το σύνολο των σχέσεων που συνδέουν τα μέρη του. Η πολυπλοκότητα αντιστοιχεί στον αριθμό υποσυστημάτων που μπορούν να συνεργαστούν με κάποιο στόχο, ενώ η ποικιλότητα αντιστοιχεί στον αριθμό των υποσυστημάτων που μπορούν να δράσουν ανεξάρτητα. Στην περίπτωση των οικοσυστημάτων, η ποικιλότητα μπορεί να νοηθεί ως ο αριθμός διαφορετικών ειδών του οικοσυστήματος ή ως μία μαθηματική έκφραση που εξαρτάται απ' αυτόν. Η πολυπλοκότητα των οικοσυστημάτων μπορεί να νοηθεί ως αριθμός αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών (π.χ. το σύνολο των σχέσεων σ' ένα τροφικό πλέγμα), ή ως μια μαθηματική έκφραση που εξαρτάται απ' αυτόν. Είναι προφανές ότι μεγαλύτερη ποικιλότητα του οικοσυστήματος σημαίνει μεγαλύτερη πιθανότητα ύπαρξης πολύπλοκου δικτύου σχέσεων, επομένως και μεγαλύτερη πολυπλοκότητα.

Χρειάζεται να γίνει διάκριση ανάμεσα στην ικανότητα του οικοσυστήματος να είναι σταθερό απέναντι σε μικρές διαταραχές και στην αντίστοιχη ικανότητά του να επανέρχεται στην προγενέστερη κατάσταση μετά από μεγάλες διαταραχές. Το ξεπέραςμα των σχετικά μικρών διαταραχών μέσα σ' ένα γενικά προβλεπτό περιβάλλον συμβιβάζεται με μεγάλη πολυπλοκότητα. Η πολυπλοκότητα είναι, όμως, μία εύθραυστη κατάσταση, η οποία γίνεται δυνατή χάρη κυρίως στη στασιμότητα του περιβάλλοντος. Πολύπλοκα φυσικά συστήματα τείνουν σε απλοποίηση όταν συναντούν διαταράξεις που ξεπερνούν την κανονική εμπειρία τους. Αντίθετα, ένα μη προβλεπτό περιβάλλον απαιτεί ένα μάλλον απλό και εύρωστο οικοσύστημα.

Η προσπάθεια σύνδεσης πολυπλοκότητας και σταθερότητας βασίστηκε σε διάφορα επιχειρήματα που συνοψίζονται ως εξής:

- τα απλά μαθηματικά μοντέλα θηρευτή-θηράματος καταλήγουν σε μη ευσταθή συστήματα
- τα εργαστηριακά πειράματα με απλά συστήματα θηρευτή - θηράματος καταλήγουν επίσης σε αστάθεια
- τα οικοσυστήματα των απομονωμένων νησιών (που είναι σχετικά απλά) παρουσιάζουν μικρή αντίσταση σε εισαγωγή νέων ειδών
- οι πληθυσμιακές εκρήξεις συμβαίνουν πολύ συχνότερα σε μονοκαλλιέργειες και λιγότερο σε περισσότερο φυσικά οικοσυστήματα. Δεν παρατηρούνται πληθυσμιακές εκρήξεις σε τροπικά δάση

- τα παρόσαχουν εφαρμοσ-
- τα οικοσυσ-
λες ταλαντώσε
εξαλείψει).

Οι θεωρητι-
αντεπιχειρήμα

- τα απλά μ
τα πολυπλοκό

- υπάρχουν
είναι σταθερές

- τα σημαν
τροπικά κλπ.

- τα νησιά ε
χουν και πολύ

- η σταθερό
δατικό ανάλογο

αστερία

- τα φυσικά
συνεξέλιξης τό

ρο παραμέτρα
σύγκριση τροπ

να φυσικό σύσ

Περιοριστικά

Κάθε παράγων
λέγεται περιορ
σχέση με την ε
ότι οι οργανισ
δας των αναγκ
στη μελέτη των
“νόμος του ελκ

Η επέκταση
βιοκοινότητας
ρος πλησιάζει
νοχής της τείν
μπορεί ν' απο
μέρους του. Φ

– τα παράσιτα δημιουργούν πιο σοβαρά προβλήματα σε καλλιέργειες όπου έχουν εφαρμοστεί πολλά ή ισχυρά φυτοφάρμακα

– τα οικοσυστήματα των βόρειων και των αρκτικών περιοχών εμφανίζουν μεγάλες ταλαντώσεις (διότι η πολυπλοκότητά τους δεν είναι αρκετά μεγάλη ώστε να τις εξαλείψει).

Οι θεωρητικοί και πειραματικοί οικολόγοι έχουν, όμως, αναπτύξει και πολλά αντεπιχειρήματα που συνοψίζονται ως εξής:

– τα απλά μαθηματικά μοντέλα δυναμικής πληθυσμών δεν είναι ευσταθή, αλλά τα πολυπλοκότερα είναι πιο ασταθή

– υπάρχουν φυσικές μονοκαλλιέργειες (π.χ. παραλιακή ελώδης βλάστηση) που είναι σταθερές

– τα σημαντικά παράσιτα που εμφανίζουν πληθυσμιακές εκρήξεις (ακρίδες, τρωκτικά κλπ.) έχουν μεγάλη ποικιλία εχθρών

– τα νησιά δεν εμφανίζουν έλλειψη σταθερότητας, απλώς είναι ευάλωτα. Υπάρχουν και πολύπλοκα συστήματα που είναι ευάλωτα (π.χ. παράσιτο καστανιάς)

– η σταθερότητα του πολύπλοκου συστήματος των κοραλλιογενών υφάλων (υδατικό ανάλογο του τροπικού δάσους) δοκιμάστηκε από την εισβολή ενός είδους αστερία

– τα φυσικά οικοσυστήματα, πολύπλοκα ή όχι, είναι προϊόντα μακρόχρονης συνεξέλιξης των πληθυσμών τους. Η εξέλιξη μπόρεσε να βρει τον, ίσως μικρό, χώρο παραμέτρων που δίνουν στο σύστημα μακροπρόθεσμη σταθερότητα. Έτσι, η σύγκριση τροπικού δάσους με αγροτικό σύστημα είναι άτοπη, διότι συγκρίνεται ένα φυσικό σύστημα, προϊόν εξέλιξης, με ένα τεχνητό.

Περιοριστικοί παράγοντες σε διάφορα περιβάλλοντα

Κάθε παράγων που τείνει να μειώσει τη δυνατότητα αύξησης σ' ένα οικοσύστημα λέγεται περιοριστικός παράγων. Η περιοριστική του δυνατότητα μπορεί να έχει σχέση με την ενέργεια, τα υλικά, τις αβιοτικές συνθήκες ή τη βιοκοινότητα. Η ιδέα ότι οι οργανισμοί μπορούν να ελέγχονται από τον πιο αδύνατο κρίκο της αλυσίδας των αναγκών τους οφείλεται στον Justus Liebig (1840), που ήταν πρωτοπόρος στη μελέτη των ανόργανων λιπασμάτων για τις καλλιέργειες, και είναι γνωστή ως "νόμος του ελαχίστου".

Η επέκταση της αρχής αυτής μπορεί να διατυπωθεί ως εξής: Η ανάπτυξη μιας βιοκοινότητας (ή ενός πληθυσμού) εξαρτάται από ένα σύνολο όρων και όποιος όρος πλησιάζει περισσότερο (προς τα κάτω ή προς τα πάνω) το αντίστοιχο όριο ανοχής της τείνει να γίνει περιοριστικός παράγων. Πρόκειται για μια αρχή που μπορεί ν' αποδειχθεί πολύ χρήσιμη στη μελέτη οποιουδήποτε οικοσυστήματος ή μέρους του. Φυσικά, έσχατοι παράγοντες που περιορίζουν την ανάπτυξη της βιό-

σφαιρας είναι η προσπίπτουσα ηλιακή ακτινοβολία και οι νόμοι της θερμοδυναμικής.

Η αξία της προσέγγισης μέσω της έννοιας του περιοριστικού παράγοντα οφείλεται στο ότι ο μελετητής μπορεί να διερευνήσει το οικοσύστημα, βρίσκοντας μ' αυτό τον τρόπο την άκρη του νήματος μέσα σε πολύπλοκες καταστάσεις. Χαρακτηριστικές είναι οι περιπτώσεις του νερού σε πολλά χερσαία οικοσυστήματα, του οξυγόνου σε μερικούς υδατικούς πληθυσμούς και των θρεπτικών αλάτων σε υδατικά οικοσυστήματα.

Η ακτινοβολία είναι ο σημαντικότερος φυσικός παράγων και μπορεί να γίνει περιοριστικός παράγων, όταν έχει πολύ μικρή ή πολύ μεγάλη ένταση (π.χ. ευφωτική ζώνη στα υδατικά οικοσυστήματα, υπεριώδης ακτινοβολία στα χερσαία). Ταυτόχρονα, η περιοδικότητά της (ημερήσια και ετήσια) ρυθμίζει τις δραστηριότητες μεγάλου αριθμού οργανισμών. Η θερμοκρασία είναι επίσης πολύ σημαντικός φυσικός παράγων και μπορεί να γίνει περιοριστικός παράγων όταν πάρει ακραίες τιμές. Η σημασία της είναι μεγαλύτερη στα χερσαία παρά στα υδατικά οικοσυστήματα.

Το νερό είναι πολύ σημαντικός και συχνά περιοριστικός παράγων στα χερσαία οικοσυστήματα (π.χ. έρημος), ενώ δεν μπορεί προφανώς να περιορίσει τα υδατικά οικοσυστήματα. Σε οικοσυστήματα όπως οι υγρότοποι μπορεί να αποτελέσει ρυθμιστικό παράγοντα. Ανάλογο ρόλο μπορεί να παίξει στους παράκτιους υγροτόπους η αλατότητα, η οποία προφανώς είναι σημαντικός παράγων μόνο για τα υδατικά οικοσυστήματα. Σε χερσαία οικοσυστήματα όπου το νερό δεν βρίσκεται σε αφθονία, σημαντικός ρυθμιστικός παράγων μπορεί να είναι η φωτιά.

Ένα σύνολο ανθρωπογενών περιοριστικών παραγόντων σχετίζεται με τη ρύπανση. Εδώ μπορεί κανείς να διακρίνει:

- τις ουσίες που βλάπτουν λόγω της υπερβολικής τους ποσότητας, παρ' όλο που δεν είναι ξένες προς τα φυσικά οικοσυστήματα (π.χ. νεκρή οργανική ύλη στα νερά). Στις περιπτώσεις αυτές, τα φυσικά οικοσυστήματα διαθέτουν μια σχετική αφομοιωτική ικανότητα, αν η ρύπανση ξεπεράσει κάποια όρια

- τις ουσίες που βλάπτουν λόγω της τοξικότητάς τους, ακόμα και σε πολύ μικρές ποσότητες (π.χ. μερικά βαριά μέταλλα ή οι ραδιενεργές ουσίες). Στις περιπτώσεις αυτές μόνον η αποφυγή της ρύπανσης επιτρέπει την κανονική ανάπτυξη των οικοσυστημάτων.

Η έννοια του περιοριστικού παράγοντα επιτρέπει την κατανόηση βασικών οικολογικών φαινομένων, χωρίς να είναι αναγκαία η λεπτομερής ανάλυση της δομής και της λειτουργίας των αντίστοιχων οικοσυστημάτων. Έτσι, δίνει τη δυνατότητα να εξηγήσει κανείς τη διαδοχή των διαφόρων φάσεων της βιόσφαιρας με σενάρια όπως το ακόλουθο:

- Φάση πρώτη: Δημιουργία της Γης (πριν από 4,5 δισ. έτη). Δεν υπάρχει ζωή. Πιθανοί περιοριστικοί παράγοντες: υψηλή θερμοκρασία, ραδιενέργεια, ατυχία (μη δημιουργία πολύπλοκων οργανικών μορίων).

- Φάση υπέρ (δημιουργία σίδηρο) στην (βαρύτεροι απ (Super Nova, ζωή. Πιθανοί : βασικών στοιχείων ή ίσως νται με τη δημιουργία σε 4,55 δισ. έτη, 1 Γης).

- Φάση δεύτερη (φωτοσυνθετική ενέργεια (οι οργανισμοί σε περι

- Φάση τρίτη (πριν 2,5 δισ. έτη). Η ζωή εξελίσσεται παράγοντες: τελικώς η βαρύτητα

- Φάση τέταρτη (δημιουργία της). Μεγάλη επιρροή των πλανητών στην ξηρά.

- Φάση πέμπτη (σταθεροποίηση της βιόσφαιρας, παραγωγή των θρεπτικών

Στη διάρκεια της ταξινόμησης (σύγκριση) παράγοντα που εξελίσσεται και ανοίγει το έδαφος

- Φάση έκτη (φωτοσύνθεσης) επιβάδας του όριου επιφάνεια του νερού

– Φάση υπό-πρώτη: Δημιουργία του Σύμπαντος (Big Bang πριν από 15 δισ. έτη). Δημιουργία των βαριών ατομικών πυρήνων (βαρύτεροι από το ήλιο, μέχρι τον σίδηρο) στην καρδιά αστέρων. Δημιουργία των πολύ βαριών ατομικών πυρήνων (βαρύτεροι από τον σίδηρο, μέχρι το ουράνιο) σε έκρηξη υπερκαινοφανούς αστέρα (Super Nova, πριν από 4,55 δισ. έτη). Περίοδος όπου (προφανώς;) δεν υπάρχει ζωή. Πιθανοί περιοριστικοί παράγοντες διαδοχικά: έλλειψη χωροχρόνου, έλλειψη βασικών στοιχείων (C, O, N κλπ.) και στη συνέχεια έλλειψη ορισμένων ιχνοστοιχείων ή ίσως υψηλή θερμοκρασία ή ακτινοβολία. Ευνοϊκές συνθήκες δρομολογούνται με τη δημιουργία του ηλιακού συστήματος. Πιθανώς να έχουν δημιουργηθεί νωρίτερα σε άλλη περιοχή του Σύμπαντος (ακόμα και πριν από την έκρηξη πριν 4,55 δισ. έτη, η οποία βρίσκεται στην αφετηρία παραγωγής των συστατικών της Γης).

– Φάση δεύτερη: Δημιουργία ζωής (πριν από 3,6 δισ. έτη). Αποτελείται από μη φωτοσυνθετικά βακτήρια που ζουν στα νερά. Πιθανός περιοριστικός παράγων: ενέργεια (οι οργανισμοί τη λαμβάνουν από διασπάσεις ανόργανων και οργανικών ουσιών σε περιορισμένες ποσότητες).

– Φάση τρίτη: Κατάκτηση φωτοσύνθεσης. Εμφάνιση οξυγόνου στην ατμόσφαιρα (πριν 2,5 δισ. έτη). Μείωση διοξειδίου του άνθρακα και μεθανίου στην ατμόσφαιρα, πτώση της θερμοκρασίας (μεγάλη παγετώδης περίοδος πριν από 2,3 δισ. έτη). Η ζωή εξακολουθεί να είναι περιορισμένη στα νερά. Πιθανοί περιοριστικοί παράγοντες: τα θρεπτικά άλατα αζώτου, φωσφόρου, πυριτίου, σιδήρου κλπ. (ή αλλιώς η βαρύτητα) στα νερά και η υπεριώδης ακτινοβολία στην ξηρά.

– Φάση τέταρτη: Κατάκτηση της ξηράς. Αύξηση του οξυγόνου στην ατμόσφαιρα, δημιουργία της στιβάδας του όζοντος. Εμφάνιση φυτών και ζώων (0,6 δισ. έτη). Μεγάλη επέκταση των δασών, δημιουργία των κοιτασμάτων ορυκτών καυσίμων. Πιθανοί περιοριστικοί παράγοντες: τα θρεπτικά άλατα στα νερά, ίσως το νερό στην ξηρά.

– Φάση πέμπτη: Ισορροπία του κύκλου του άνθρακα (100 εκατομμύρια έτη). Σταθεροποίηση των ποσοτήτων οξυγόνου και διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα λόγω εξίσωσης φωτοσύνθεσης και αναπνοής, μη περαιτέρω ανάπτυξη της βιόσφαιρας, παύση δημιουργίας ορυκτών καυσίμων. Πιθανοί περιοριστικοί παράγοντες: τα θρεπτικά άλατα στο νερό, το διοξείδιο του άνθρακα στην ξηρά.

Στη διάρκεια αυτής της φάσης (πριν από 165 εκατομμύρια έτη) μία κοσμική καταστροφή (σύγκρουση με αστεροειδή) αποτελεί στιγμιαίο ισχυρό περιοριστικό παράγοντα που εξαφανίζει πολλά είδη (π.χ. δεινόσαυροι), ανατρέπει τις ισορροπίες και ανοίγει το δρόμο στην ανάπτυξη των θηλαστικών.

– Φάση έκτη: Επιπτώσεις βιομηχανικού πολιτισμού (150 έτη). Πιθανή αύξηση φωτοσύνθεσης λόγω αυξημένης παρουσίας διοξειδίου του άνθρακα. Μείωση της στιβάδας του όζοντος με πιθανή αύξηση δυσκολιών επιβίωσης στην ξηρά και στην επιφάνεια του νερού, άρα πιθανή μείωση φωτοσύνθεσης. Πιθανή εκδήλωση περιο-

ριστικών παραγόντων όπως πυρηνικός χειμώνας (επιπτώσεις ανάλογες με κοσμική καταστροφή), ατμοσφαιρική ρύπανση με αιωρούμενα στερεά, ρύπανση με βαριά μέταλλα, ρύπανση με τοξικές οργανικές ουσίες, μείωση βιοποικιλότητας, ερημοποίηση. Ενδεχόμενη μείωση δράσης περιοριστικού παράγοντα στους ωκεανούς (σίδηρος).

Βιβλιογραφία

- Begon M., Mortimer M. and Thompson D.J., *Population ecology*, Blackwell, 1996.
- Bertalanffy L.V., *General System Theory*, Penguin, 1973.
- Cancela da Fonseca J.P., *Analyse des systemes ecologiques*, Informatique et Biosphere, Paris 1978.
- Colinvaux P., *Ecology 2*, Wiley, 1993.
- Hastings A., *Population Biology*, Springer, 1996.
- Levins R., *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press, 1968.
- Lovelock J., *The ages of GAIA*, Norton, 1988.
- May R. M., *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, 1974.
- May R. M., *Theoretical Ecology*, Blackwell, 1981.
- Maynard Smith J., *Models in Ecology*, Cambridge University Press, 1974.
- Odum E.P., *Ecology*. Holt, Rinehart and Winston, 1963.
- Odum E.P., *Fundamentals of Ecology*, 3d edition, Saunders, 1971.
- Royama T., *Analytical Population Dynamics*, Chapman and Hall, 1992.
- Ρώσσης Γ., *Φιλοσοφία των Επιστημών της Ζωής και της Υγείας*, εκδ. Τσαπέπα, Αθήνα 1986.
- Williamson M. H., *The analysis of biological populations*, Edw. Arnold, 1972.
- Χατζημπίρος Κ., "Μοντέλα για το Περιβάλλον: Έννοια και Χαρακτηριστικά Μοντέλων", Ομάδα Θεωρητικής Βιολογίας, Αθήνα 1982.
- Χριστούλας Δ., Χατζημπίρος Κ. και Ανδρεαδάκης Α., *Μαθήματα Οικολογίας*, ΕΜΠ, Αθήνα 1995.

Περιβαλ

Τα θεσμικά
 λες δημόσι
 οποίο το πολι
 χους και τρόπ
 δεσ-στόχους, ρ
 ποία θεωρούντ
 κά κείμενα δια
 Η έννοια τη
 χόμενο των κρ
 μόσια πολιτικί
 κατάσταση, συ
 και έχει επιπτώ
 Η έννοια το
 κής είναι εκ φύ
 επιθυμητού κα
 ψη συμφωνίας
 θώς και σχετικι

(*) Επίκ. καθηγι