

Γ. Π. Στάμου

# ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ

**Εισαγωγή  
στην οικολογία των πληθυσμών**



*Κάθε γνήσιο αντίτυπο φέρει την υπογραφή του συγγραφέα*

ISBN 978-960-456-120-9

© Copyright, 2008, Εκδόσεις ΖΗΤΗ, Γεώργιος Π. Στάμου

---

*Το παρόν έργο πνευματικής ιδιοκτησίας προστατεύεται κατά τις διατάξεις του Ελληνικού νόμου (Ν.2121/1993 όπως έχει τροποποιηθεί και ισχύει σήμερα) και τις διεθνείς συμβάσεις περί πνευματικής ιδιοκτησίας. Απαγορεύεται απολύτως η άνευ γραπτής άδειας του εκδότη κατά οποιοδήποτε τρόπο ή μέσο αντιγραφή, φωτοανατύπωση και εν γένει αναπαραγωγή, εκμίσθωση ή δανεισμός, μετάφραση, διασκευή, αναμετάδοση στο κοινό σε οποιαδήποτε μορφή (ηλεκτρονική, μηχανική ή άλλη) και η εν γένει εκμετάλλευση του συνόλου ή μέρους του έργου.*

---



**Φωτοστοιχειοθεσία  
Εκτύπωση**

**Π. ΖΗΤΗ & Σια ΟΕ**

180 χλμ Θεσ/νίκης-Περαίας  
Τ.Θ. 4171 • Περαία Θεσσαλονίκης • Τ.Κ. 570 19  
Τηλ.: 2392.072.222 - Fax: 2392.072.229  
e-mail: info@ziti.gr

**Βιβλιοπωλείο**

**ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΖΗΤΗ**

Αρμενοπούλου 27 • 546 35 Θεσσαλονίκη  
Τηλ. 2310.203.720, Fax 2310.211.305  
e-mail: sales@ziti.gr

[www.ziti.gr](http://www.ziti.gr)

**Σ**τους καιρούς μας η οικολογία και μαζί της η μοριακή βιολογία μοιάζουν ευνοημένα πεδία της επιστήμης της βιολογίας. Δε συμμερίζομαι αυτή τη γνώμη. Αντίθετα και παρά την αντίληψη που φαίνεται να κυριαρχεί γενικά θεωρώ την οικολογία ως το πιο παρεξηγημένο και γι' αυτό το πιο αδικημένο πεδίο της επιστήμης της βιολογίας. Παρεξηγημένο γιατί για τον κοινό νου και όχι μόνο γι' αυτόν η οικολογία θεωρείται ως πεδίο που έχει να κάνει πρώτα και κύρια με την κοινωνία και τα προβλήματά της. Κι αν αυτό δεν είναι σε τελευταία ανάλυση λάθος, δεν παύει ωστόσο να αδικεί την επιστήμη όταν εμφανίζει την οικολογία να καταστροφολογεί σχετικά με την κατάσταση του πλανήτη, τη βιοποικιλότητα που χάνεται, το οικοσύστημα που υποβαθμίζεται και τόσα άλλα κοινότυπα. Κοντολογίς, στο οικολογικό προσκήνιο κυριαρχεί η ευκολία, ο βερμπαλισμός, το αυτονόητο. Και είναι αυτό αδικία γιατί, σαν όλα τα άλλα πεδία της επιστήμης, η οικολογία είναι πρώτα απ' όλα μια πειθαρχία με τους δικούς της αυστηρούς κανόνες, τις προϋποθέσεις της, τις παραδοχές της. Άλλο τώρα αν πρόκειται για επιστημονική πειθαρχία που βρίσκεται σε διαρκή και προπάντων άμεση συνδιαλλαγή με την κοινωνία

Ωστόσο, το ζήτημα δεν είναι το ότι η οικολογία συνδιαλέγεται με την κοινωνία, το ζήτημα είναι το πώς συνδιαλέγεται. Πολλοί υιοθετούν τον εύκολο δρόμο της γενίκευσης και της αοριστολογίας. Αυτό το δρόμο τον βρήκα πάντα ατελέσφορο και ανιαρό. Ειδικά σε τούτο το βιβλιαράκι που απευθύνεται κατά κύριο λόγο σε βιολόγους επιχείρησα να μιλήσω για την οικολογία με τρόπο συγκεκριμένο. Δεν ξέρω αν το πέτυχα.

Και να κλείσω τούτο το μικρό σημείωμα με αναγκαίες ευχαριστίες. Πρώτα και κύρια αυτές πηγαινούν στις δύο άμεσες συνεργάτριες με τις οποίες δουλεύουμε πάνω σε θέματα πληθυσμιακής οικολογίας, την Ε. Παπαθεοδώρου, με την οποία παρεμπιπτόντως διδάσκουμε από κοινού το μάθημα της Δυναμικής των Πληθυσμών και τη Μ. Αργυροπούλου. Υστερα στους πολλούς διδάκτορες και υποψήφιους διδάκτορες με τους οποίους ψάξαμε με κέφι όλα τούτα τα ζητήματα.

*Θεσσαλονίκη Οκτώβριος 2008*

|   |    |
|---|----|
| <b>1. Εισαγωγή</b>                                      |    |
| 1.1 Το πεδίο ορισμού της οικολογίας .....               | 9  |
| 1.2 Η οικολογική μέθοδος .....                          | 10 |
| <b>2. Δυναμική πληθυσμών χωρίς αυτορύθμιση</b>          |    |
| 2.1 Η Καταστατική Εξίσωση της Οικολογίας .....          | 17 |
| 2.2 Πρότυπα Πληθυσμιακών Μεταβολών .....                | 18 |
| 2.3 Μαθηματικά Πρότυπα .....                            | 19 |
| 2.3.1. Εκθετική ή Γεωμετρική Πληθυσμιακή Μεταβολή ..... | 20 |
| 2.3.2. Πιθανολογική εκδοχή .....                        | 23 |
| 2.4 Πληθυσμοί r-στρατηγικής .....                       | 27 |
| <b>3. Δυναμική πληθυσμών με αυτορρύθμιση</b>            |    |
| 3.1 Λογιστική Αύξηση .....                              | 29 |
| 3.2 Ισορροπία πληθυσμιακών συστημάτων .....             | 33 |
| 3.3 Οργανισμοί και Φυσικό Περιβάλλον .....              | 36 |
| 3.4 Μαθηματικά πρότυπα .....                            | 41 |
| 3.4.1. Πρότυπο λογιστικής αύξησης .....                 | 41 |
| 3.4.2. Χρονική υστέρηση .....                           | 42 |
| 3.5 Πληθυσμοί K- στρατηγικής .....                      | 44 |
| 3.6 Αρχές πληθυσμιακής διαχείρισης .....                | 45 |
| 3.7 Η δυναμική του ανθρώπινου πληθυσμού .....           | 45 |
| <b>4. Ασυνεχή μοντέλα πληθυσμιακής αύξησης</b> .....    | 49 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>5. Αύξηση πληθυσμού σε μεταβαλλόμενο περιβάλλον</b> | 53  |
| <b>6. Πληθυσμοί με ηλικιακή δομή</b>                   |     |
| 6.1 Συνεχή μοντέλα: Πίνακες ζωής                       | 56  |
| 6.2 Ασυνεχή μοντέλα: Μητρωτικά μοντέλα                 | 60  |
| <b>7. Εκμετάλλευση φυσικών πληθυσμών</b>               |     |
| 7.1 Γενικά προβλήματα                                  | 67  |
| 7.2 Άριστη εκμετάλλευση                                | 69  |
| 7.2.1. Η αλιεία της γλώσσας στη Β. θάλασσα             | 69  |
| 7.2.2. Η αλιεία της σαρδέλας στον Ειρηνικό             | 75  |
| 7.3 Υπερεκμετάλλευση πληθυσμού                         | 78  |
| 7.3.1 Η αλιεία της φάλαινας                            | 80  |
| 7.3.2 Υπερεκμετάλλευση και εξαφάνιση ειδών             | 82  |
| 7.3.3. Πληθυσμιακή αραίωση                             | 84  |
| <b>8. Διαχείριση φυσικών πληθυσμών</b>                 |     |
| 8.1 Εμπλουτισμός                                       | 87  |
| 8.1.1 Το αλιεύμα της λεστιάς στη λίμνη του Λαγκαδά     | 88  |
| 8.2 Έλεγχος φυσικών πληθυσμών                          | 92  |
| 8.2.1. Ανάλυση k-παραγόντων                            | 96  |
| <b>9. Διανομή των οργανισμών στο χώρο</b>              |     |
| 9.1 Διανομή των οργανισμών στο χώρο                    | 101 |
| 9.2 Πρότυπα χωροδιανομής                               | 103 |
| 9.3 Τύποι μετακίνησης                                  | 104 |
| 9.4 Μεταπληθυσμιακά μοντέλα                            | 106 |
| 9.4.1 Το μοντέλο Levins                                | 106 |
| 9.4.2. Το μοντέλο Hanski                               | 108 |
| <b>10. Ανάλυση βιωσιμότητας</b>                        |     |
| 10.1 Γενικές αρχές διαχείρισης                         | 111 |
| 10.2 Η στοχαστικότητα της πληθυσμιακής ανέλιξης        | 114 |
| 10.2.1. Πρακτικά προβλήματα                            | 117 |
| 10.2.2. Πεδίο εφαρμογής της μεθόδου                    | 118 |

|  |     |
|--|-----|
| 10.2.3. Βασική δομή των πληθυσμιακών μοντέλων .....            | 120 |
| 10.2.4. Παραμετροποίηση των μοντέλων .....                     | 121 |
| 10.2.5. Ο μαυρόγυπας της Δαδιάς .....                          | 126 |
| <b>11. Διαειδικός ανταγωνισμός</b>                             |     |
| 11.1 Ανταγωνισμός και ισορροπία .....                          | 131 |
| 11.2 Μοντέλα διαειδικού ανταγωνισμού .....                     | 136 |
| 11.3 Ο διαειδικός ανταγωνισμός στη φύση .....                  | 137 |
| <b>12. Τροφικές σχέσεις</b>                                    |     |
| 12.1 Τροφική συμπεριφορά των οργανισμών .....                  | 141 |
| 12.2 Οικοενεργητική .....                                      | 143 |
| 12.3 Τροφικές σχέσεις και δημογραφία .....                     | 147 |
| 12.4 Μοντέλα λείας-θηρευτή .....                               | 149 |
| 12.4.1 Το μοντέλο Lotka-Volterra .....                         | 151 |
| 12.5 Συστήματα λείας-θηρευτή και διαχείριση .....              | 155 |
| 12.5.1 Βιολογικός έλεγχος .....                                | 155 |
| 12.5.2 Φυσικά συστήματα λείας-θηρευτή .....                    | 160 |
| 12.5.3 Συστήματα λείας θηρευτή και διαχείριση άγριας πανίδας . | 163 |
| 12.5.4 Είδη λείας ως δίαιτα θηρευτών .....                     | 166 |
| 12.5.5 Οι θηρευτές ως είδη-κλειδιά .....                       | 167 |
| <b>13. Πληθυσμιακές εκρήξεις</b>                               |     |
| 13.1 Παράγοντες πολλαπλασιαστές .....                          | 169 |
| 13.2 Θεωρία καταστροφών .....                                  | 173 |
| <b>Βιβλιογραφικό σημείωμα</b> .....                            | 181 |

## 1.1

## Το πεδίο ορισμού της οικολογίας

Παρόλο που τους βιολόγους απασχόλησαν κατά καιρούς ζητήματα που σήμερα συνιστούν αντικείμενο της επιστήμης της οικολογίας, η τελευταία συγκροτήθηκε ως αυτόνομο πεδίο της βιολογίας πριν από λίγες δεκαετίες στα πλαίσια των δαρβινικών αντιλήψεων οι οποίες αναπτύχθηκαν στο τέλος του 19<sup>ου</sup> αιώνα. Οι λόγοι που καθυστέρησαν την ανάπτυξη της οικολογίας είναι πολλοί και δεν θα μας απασχολήσουν εδώ. Θα σημειώσουμε μόνον ότι μία από τις συνέπειες αυτής της καθυστέρησης είναι και η αδυναμία διατύπωσης ενός ορισμού ευρείας αποδοχής για ένα πεδίο της επιστήμης που βρίσκεται ακόμη σε φάση αλματώδους ανάπτυξης. Μεταξύ των οικολόγων κυκλοφορεί ως ανέκδοτο ότι είναι δυνατό να δοθούν τόσοι ορισμοί της οικολογίας όσοι είναι και οι ενασχολούμενοι μ' αυτήν. Με δεδομένες τις παραπάνω δυσκολίες θεωρώ εδώ αποτελεσματικότερο να αποφύγω την περιπέτεια διατύπωσης ορισμού. Αντ' αυτού θα περιοριστώ στη σκιαγράφηση του αντικειμένου της επιστήμης της οικολογίας.

Όπως φαίνεται και στο Διάγραμμα 1, η οικολογία ασχολείται με τη διερεύνηση των αιτίων που διέπουν τη συγκρότηση των πληθυσμιακών συστημάτων, των βιοκοινοτήτων, των οικοσυστημάτων και (σε μερικές περιπτώσεις) των ανώτερων βιολογικών δομών (διαπλά-



**Διάγραμμα 1.** Επίπεδα οργάνωσης της ζωής. Το αντικείμενο μελέτης της οικολογίας αφορά τους πληθυσμούς, τις βιοκοινότητες και τα οικοσυστήματα.

σεις, βιόσφαιρα) ή και ακόμα των κατωτέρων, όπως οι οργανισμοί. Θα επιμείνω στο γεγονός ότι η διαπραγμάτευση αυτών των ζητημάτων γίνεται σε σχέση με τις μεταβολές των βιοτικών και αβιοτικών στοιχείων του περιβάλλοντος (Διάγραμμα 2). Η αναφορά στις περιβαλλοντικές παραμέτρους συνιστά το ιδιαίτερο σημείο που διαχωρίζει σαφώς την οικολογία από άλλα πεδία της επιστήμης της βιολογίας. Για παράδειγμα, η μελέτη των βιολογικών φαινομένων στο επίπεδο του πληθυσμού δεν αποτελεί αντικείμενο μόνο της οικολογίας. Άλλα πεδία, όπως η γενετική και η εξέλιξη, ασχολούνται επίσης με τα τεκταινόμενα σ' αυτό το επίπεδο βιολογικής οργάνωσης. Η διαφορά της οικολογικής προσέγγισης έγκειται στην οπτική γωνία. Για την οικολογία το κέντρο βάρους της προσέγγισης μετατοπίζεται προς την πλευρά του περιβάλλοντος είτε αυτό δηλώνεται ρητά είτε όχι.

Περιβάλλον  
(Βιοτικά και Αβιοτικά στοιχεία)

Οικολογικό Σύστημα

**Διάγραμμα 2.** Το οικολογικό σύστημα ορίζεται εντός των ορίων που καθορίζουν τα βιοτικά και τα αβιοτικά στοιχεία του περιβάλλοντος.

## 1.2

### Η οικολογική μέθοδος

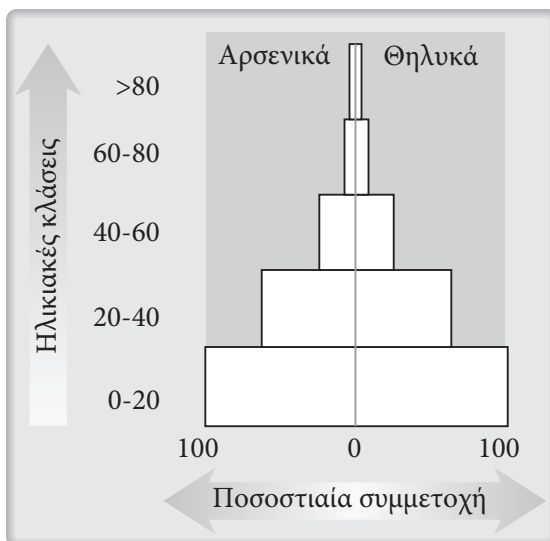
Η οικολογική μεθοδολογία, όπως και αυτή των άλλων πεδίων της επιστήμης της βιολογίας, υπακούει στις επιταγές που επιβάλουν οι διάφορες εκδοχές του δυτικού ορθολογισμού που διέπουν την ανάπτυξη των επιστημών. Έτσι, είναι μεθοδολογικά θεμιτό (στην πράξη αποτελεί τον κανόνα), να οριστεί το προς μελέτη σύστημα λίγο ως πολύ αυθαίρετα και να περιγραφεί η δομή του με βάση αφηρημένες παραμέτρους. Για παράδειγμα, ο πληθυσμιακός οικολόγος νομιμοποιείται να ορίσει το πληθυσμιακό σύστημα ως το σύνολο των οργανισμών μεταξύ των οποίων ανταλλάσσεται γενετική πληροφορία και να μελετήσει τη δομή και τη δυναμική του με βάση το ισοζύγιο ανάμεσα στις γεννήσεις και τους θανάτους. Με το σχετικά αυθαίρετο αυτόν ορισμό αποκλείονται από τη μελέτη υπαρκτά φαινόμενα που αφορούν σε σχέσεις ανάμεσα σε άτομα που ανήκουν σε διαφορετικούς πληθυσμούς (π.χ. φαινόμενα διαειδικού ανταγωνισμού, θήρευσης, παρασιτισμού κ.ά.) χωρίς αυτό να μειώνει στο ελάχιστο την αποτελεσματικότητα της προσέγγισης.

Αναφορικά με τα πληθυσμιακά συστήματα, βασική δομική παράμετρος είναι το πληθυσμιακό μέγεθος ή πυκνότητα,  $N_t$ , δηλαδή ο μέσος αριθμός ατόμων του πληθυσμού που σε δεδομένη στιγμή κατέχουν μια ορισμένη μονάδα χώρου. Η έννοια «πυκνότητα» είναι αφηρημένη καθόσον ορίζεται ως ο μέσος όρος που

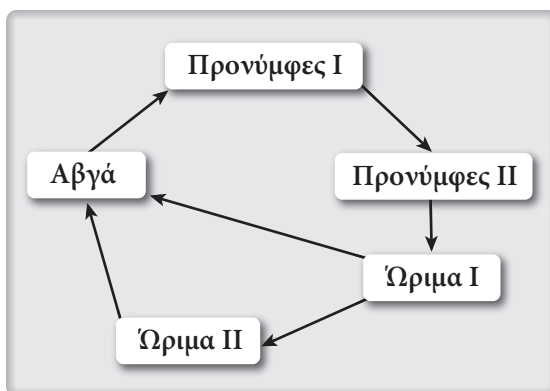


αντιπροσωπεύει την πραγματικότητα. Έτσι, για παράδειγμα, μπορεί να γραφεί ότι το έτος 2003 η πληθυσμιακή πυκνότητα μιας χώρας ήταν 79 κάτοικοι/km<sup>2</sup>. Η τιμή αυτή είναι μέση αντιπροσωπευτική και γι' αυτό αφηρημένη. Οι πραγματικές πυκνότητες είναι αυτές που καταγράφονται στα χωριά και τις πόλεις αυτής της χώρας.

Μια άλλη άξια λόγου παρατήρηση, σχετικά με την έννοια της πυκνότητας, έχει να κάνει με τη μονάδα του χώρου όπου αυτή αναφέρεται. Ο χώρος αναφοράς συναρτάται τόσο με το μέγεθος του υπό μελέτη οργανισμού όσο και με το βιότοπο, όπου αυτός διαβιεί. Αν, όπως είδαμε, η μονάδα αναγωγής για τους ανθρώπινους πληθυσμούς είναι το km<sup>2</sup>, η πυκνότητα της μικροπανίδας του εδάφους ορίζεται ως ο αριθμός ατόμων/m<sup>2</sup> και αυτή των θαλάσσιων διατόμων εκφράζεται σε αριθμό ατόμων/cm<sup>3</sup>. Άλλες χρήσιμες πληθυσμιακές παράμετροι είναι η ηλικιακή δομή, δηλαδή η ποσοστιαία συμμετοχή των διαφόρων ηλικιακών κλάσεων στον πληθυσμό (Διάγραμμα 3), η διάρκεια βιολογικού κύκλου, δηλαδή το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί από τη γέννηση έως το θάνατο του οργανισμού (Διάγραμμα 4), η γεννητικότητα και η θνησιμότητα. Οι δύο τελευταίες περιγράφουν το ρυθμό με τον οποίο συμβαίνουν τα δημογραφικά γεγονότα, δηλαδή οι γεννήσεις και οι θάνατοι. Η γεννητικότητα και η θνησιμότητα συνιστούν βασι-

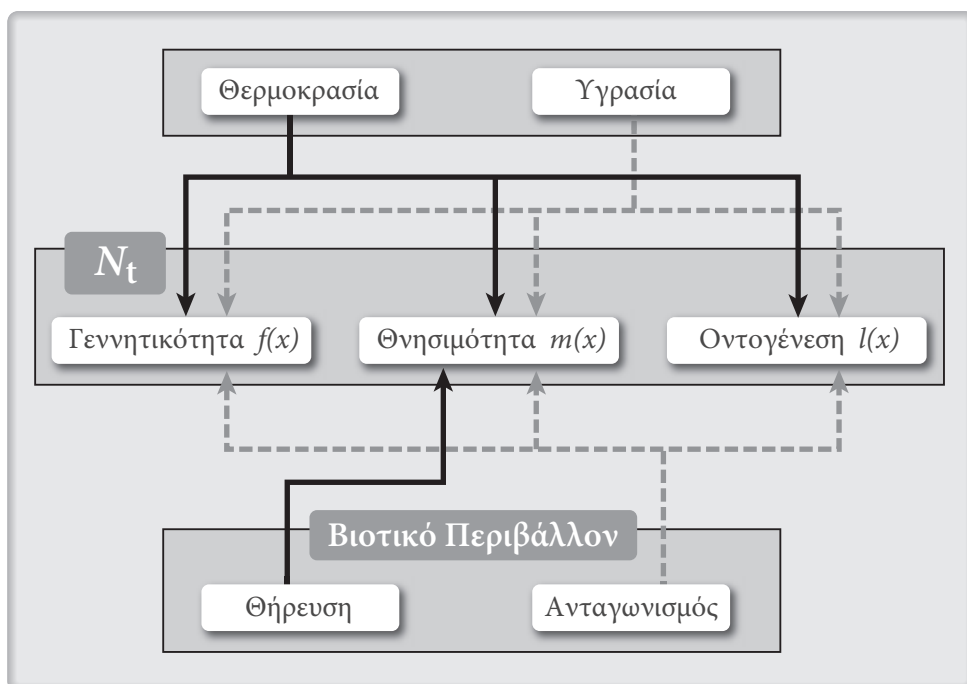


**Διάγραμμα 3.** Πυραμίδα ηλικιών υποθετικού πληθυσμού ανθρώπων. Ο πληθυσμός χωρίζεται σε κλάσεις ηλικιών όπου το εμβαδόν των παραλληλογράμμων ισοδυναμεί με την ποσοστιαία συμμετοχή των αντιστοίχων κλάσεων επί της αρχικής.



**Διάγραμμα 4.** Διαγραμματική απεικόνιση βιολογικού κύκλου υποθετικού εντόμου.

κές δημογραφικές παραμέτρους. Στην περίπτωση που η οντογένεση του οργανισμού (έντομα, ακάρεα κ.ά.) περιλαμβάνει διακριτά στάδια (προνυμφικά, νυμφικά κλπ.), μια τρίτη βασική δημογραφική παράμετρο συνιστά η διάρκεια ανάπτυξης των σταδίων της οντογένεσης. Η μεταβολή της πληθυσμιακής πυκνότητας με το πέρασμα του χρόνου, δηλαδή η δυναμική του πληθυσμού εξαρτάται από τις τιμές που παίρνουν οι δημογραφικές παράμετροι (Διάγραμμα 5).



**Διάγραμμα 5.** Γραφικό μοντέλο δυναμικής πληθυσμού εδαφικού ακάρεος στη φυλλοστρωμή του δάσους του Χολομόντα. Με συνεχή γραμμή αναπαρίσται η δράση των σπουδαιότερων βιοτικών και αβιοτικών συνιστωσών του περιβάλλοντος επί των δημογραφικών παραμέτρων γεννητικότητα  $f(x)$ , θνησιμότητα  $m(x)$  και διάρκεια οντογένεσης  $l(x)$ . Με διακεκομμένη γραμμή συμβολίζεται η δράση δευτερευουσών συνιστωσών του περιβάλλοντος επί των ίδιων παραμέτρων.

Τον ορισμό του συστήματος ακολουθεί η περιγραφή της δομής του. Η περιγραφή της δομής του οικολογικού συστήματος δεν είναι ανεξάρτητη από τα ερωτήματα που θέτει κάθε φορά η έρευνα. Στην περίπτωση πληθυσμιακού συστήματος, οι ερωτήσεις αυτές έχουν να κάνουν με τις αιτίες για τις οποίες σε μια δεδομένη στιγμή η πληθυσμιακή πυκνότητα είναι μεγάλη ή μικρή, τους λόγους για τους οποίους η πυκνότητα μεταβάλλεται με το πέρασμα του χρόνου, τις μεταβολές της ηλικιακής δομής του πληθυσμού και τα συναφή. Είναι γεγονός ότι, σύμ-

φωνα με τις επιταγές του οικολογικού ορθολογισμού, εκδοχής του επιστημονικού ορθολογισμού, η περιγραφή του συστήματος και η διατύπωση ερωτημάτων είναι διαδικασίες αλληλένδετες και συνιστούν μέρος αυτού που ονομάζεται συγκρότηση του αντικειμένου της έρευνας.

Η συγκρότηση του αντικειμένου της έρευνας εμπλέκει και μια τρίτη διαδικασία που έχει να κάνει με τη μέθοδο περιγραφής του οικολογικού συστήματος και τον τρόπο με τον οποίο θα απαντηθούν οι ερωτήσεις που θέτει η έρευνα.

Στην οικολογία, όπως άλλωστε και σε άλλα πεδία της βιολογίας, η χρησιμοποιούμενη μέθοδος είναι αυτή των προτύπων ή μοντέλων. Οι οικολόγοι διατυπώνουν πρότυπα, δηλαδή αφηρημένες κατασκευές, π.χ. διαγράμματα, μαθηματικές εξισώσεις κ.ά., που συνδέουν τις παραμέτρους και παράγουν απαντήσεις στα ερωτήματα. Η δομή των μοντέλων ή προτύπων σχετίζεται με τη δομή του οικολογικού συστήματος και η λειτουργία τους αποδίδει τις αντίστοιχες πραγματικές λειτουργίες. Η αντιστοιχία μεταξύ των στοιχείων του πραγματικού κόσμου και των στοιχείων του μοντέλου που διατυπώνεται προκειμένου να τον περιγράψει, σπάνια συνιστά ισομορφική περιγραφή του πρώτου. Συνήθως τα μοντέλα δε συνιστούν αναπαραστάσεις της πραγματικότητας. Πρόκειται για απλοποιημένες διανοητικές κατασκευές που χρησιμοποιούνται ως εργαλεία, προκειμένου να κατανοηθεί η πραγματικότητα. Έτσι, λόγου χάρη, το διάγραμμα που παρουσιάζει την εξέλιξη ενός φαινομένου με το πέρασμα του χρόνου, π.χ. της θερμοκρασίας σώματος του ασθενούς, δεν είναι η πραγματικότητα, ούτε την αναπαριστά. Η πραγματικότητα της θερμοκρασίας του ασθενούς είναι πολύπλοκο βιολογικό φαινόμενο. Το διάγραμμα, από την πλευρά του, είναι μια απλή εικόνα στο χαρτί που διευκολύνει την κατανόηση του φαινομένου. Ανάλογες παρατηρήσεις μπορούν να γίνουν για όλα τα μοντέλα που χρησιμοποιούνται στη βιολογία και όχι μόνο σ' αυτήν. Η πραγματική δομή του DNA απέχει πολύ από την αισθητικά άψογη εικόνα των δύο αντιπαράλληλων νουκλεοτιδικών αλυσίδων των Watson & Crick, ενώ οι ευθείες γραμμές που εκπροσωπούν απλούς και πολλαπλούς χημικούς δεσμούς μπορούν να εκληφθούν μόνον ως απλά σημεία (σήματα), που παραπέμπουν στην πολύπλοκη πραγματικότητα της βιοχημείας. Να σημειώσουμε ότι τα διανοητικά εργαλεία-μοντέλα που έχουν στη διάθεσή τους οι βιολόγοι δεν έχουν μόνο τη μορφή της εικόνας. Υπάρχουν μοντέλα λεκτικά, όπως για παράδειγμα η περιγραφή του ολότυπου ενός είδους και μοντέλα μαθηματικά, όπως αυτά που χρησιμοποιεί η δυναμική πληθυσμών.

Τα μοντέλα, ως αναλυτικά εργαλεία, επιδιώκεται να έχουν γενική ισχύ, δηλαδή να αποδίδουν σε γενικές γραμμές τις αιτίες που επιβάλλουν τις μεταβολές των οικολογικών μεγεθών. Εκτός της γενικότητας, τα μοντέλα οφείλουν να είναι ρεαλιστικά. Κατά μία έννοια αυτό σημαίνει ότι οι απαντήσεις που προκύπτουν από αυτά οφείλουν να βρίσκουν εφαρμογές κατά την αντιμετώπιση πραγματι-

κών προβλημάτων, όπως για παράδειγμα η προστασία κινδυνεύοντος είδους, η διαχείριση λιβαδότοπων, η διατύπωση αλιευτικών πρακτικών κλπ.

Τα μοντέλα κατέχουν θέση ενδιάμεση μεταξύ θεωρίας και πραγματικότητας. Στην πράξη, τα μοντέλα αναλαμβάνουν το ρόλο της αντιστοίχισης του αφηρημένου κόσμου που περιγράφει σε γενικές γραμμές η θεωρία με τον πραγματικό κόσμο. Ανάλογα με το ρόλο που διεκπεραιώνουν στο πλαίσιο μιας θεωρίας, τα μοντέλα χωρίζονται σε κατηγορίες.

Τα θεωρητικά σχήματα βρίσκονται πιο κοντά στη θεωρία και παράγουν μια γενική εικόνα ενός από τους πιθανούς κόσμους οι οποίοι μπορούν να παραχθούν στα πλαίσια αυτής της θεωρίας. Για παράδειγμα, η έννοια του  $r$ - $K$  συνεχούς, για το οποίο θα γίνει λόγος αργότερα, εξειδικεύει στα πλαίσια της νεοδαρβινικής θεωρητικής σύνθεσης, έναν κόσμο ντετερμινιστικό, όπου τα δημογραφικά χαρακτηριστικά των οργανισμών συγκροτούν στρατηγική, η οποία με τη σειρά της θεωρείται ως απόκριση των οργανισμών στους περιβαλλοντικούς περιορισμούς.

Τα εργαλεία διερεύνησης εναλλακτικών υποθέσεων χρησιμεύουν για τη διερεύνηση των ορίων ισχύος μιας θεωρητικής πρότασης. Ο κόσμος τον οποίο περιγράφει το  $r$ - $K$  συνεχές βασίζεται στην υπόθεση ότι κάθε μεταβολή του μεγέθους ενός πληθυσμού έχει ως αποτέλεσμα την ακαριαία ρύθμιση της τιμής των δημογραφικών παραμέτρων (το φαινόμενο θα συζητηθεί διεξοδικότερα σε επόμενο κεφάλαιο). Προκειμένου να διερευνηθεί η αξιοπιστία αυτής της θεωρητικής πρότασης είναι δυνατό να χρησιμοποιηθεί ένα μαθηματικό μοντέλο, να μελετηθεί η συμπεριφορά του στο χαρτί ή τον υπολογιστή και να συγκριθεί με τη συμπεριφορά πραγματικών πληθυσμιακών συστημάτων.

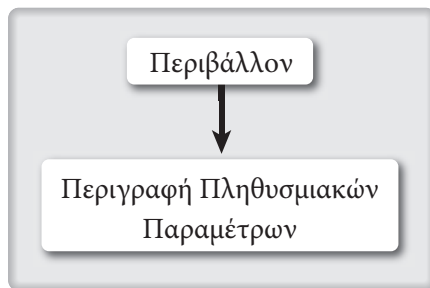
Τα εργαλεία προσομοίωσης πραγματικών οικολογικών συστημάτων χρησιμεύουν για την εκτίμηση των παραμέτρων που περιγράφουν τη συμπεριφορά τους. Τέλος, τα μοντέλα πειραματικού σχεδιασμού ορίζουν τις ερωτήσεις που θέτει η έρευνα καθώς και τη μορφή των απαντήσεων που ενδέχεται να προκύψουν από την πειραματική διαδικασία.

Από όσα περιγράφηκαν πιο πάνω, προκύπτει ότι η συγκρότηση του αντικείμενου των διαφόρων πεδίων της οικολογίας συνεπάγεται τρεις αλληλένδετες και αδιάσπαστες διαδικασίες:

- ♦ *τον καθορισμό και την περιγραφή της δομής του οικολογικού συστήματος μέσω των κατάλληλων παραμέτρων*
- ♦ *τη διατύπωση ερωτημάτων που μπορούν να απαντηθούν με βάση τις τιμές που παίρνουν αυτές οι παράμετροι και τέλος*
- ♦ *τη διατύπωση προτύπου/ων (μοντέλου/ων) που συνδέει σε αιτιακή σχέση τις δομικές παραμέτρους και παράγει απαντήσεις στα ερωτήματα που θέτει η έρευνα. Τα μοντέλα χαρακτηρίζονται από γενικότητα και ρεαλισμό.*

Η πιο πάνω συζήτηση αφορούσε στη συγκρότηση του αντικειμένου της επιστήμης της οικολογίας και παραδειγματικά εστίασε στη διαδικασία συγκρότησης του αντικειμένου της δυναμικής πληθυσμών. Ας σημειωθεί, ωστόσο, ότι σε κανένα σημείο της παραπάνω συζήτησης δεν έγινε μνεία στις περιβαλλοντικές παραμέτρους. Εντούτοις, το αντικείμενο της δυναμικής πληθυσμών συνιστά μέρος του αντικειμένου της επιστήμης της οικολογίας. Αυτό συμβαίνει επειδή, παρόλο που η σημασία του περιβάλλοντος μπορεί να μη δηλώθηκε ρητά κατά τη συγκρότηση του συγκεκριμένου ειδικού ερευνητικού αντικειμένου, όμως η αναφορά στο περιβάλλον διέπει άρρητα το όλο εγχείρημα. Αυτό σημαίνει ότι οι οικολόγοι μπορούν, για ειδικούς κάθε φορά λόγους, να ορίζουν το υπό μελέτη σύστημα λίγο ως πολύ αυθαίρετα και να μελετούν τη δυναμική του ως αποτέλεσμα της εσωτερικής συμπεριφοράς των δομικών του παραμέτρων, έχουν όμως πάντα στο νου τους το περιβάλλον στο οποίο ανήκει αυτό το σύστημα (Διάγραμμα 6).

Στην πράξη, η κάθε θεωρητική πρόταση, όπως και το κάθε μοντέλο αναφέρονται σε πραγματικά οικολογικά συστήματα που αναπτύσσονται σε συγκεκριμένα περιβάλλοντα. Μόνο τότε το υπό συγκρότηση ερευνητικό αντικείμενο αποκτά ακέραιο το οικολογικό του νόημα. Εδώ αξίζει να σημειωθεί παρενθετικά ότι κατά τη σημερινή φάση ανάπτυξης της οικολογικής θεωρίας, το περιβάλλον θεωρείται σχεδόν πάντα ως εξωτερικό σε σχέση με το οικολογικό σύστημα και αυτό συνιστά μία από τις μεγαλύτερες αδυναμίες του θεωρητικού πυρήνα της οικολογίας.



**Διάγραμμα 6.** Το αντικείμενο της δυναμικής πληθυσμών συγκροτείται στο πλαίσιο που καθορίζει το περιβάλλον.



Όπως αναφέρθηκε και στο προηγούμενο κεφάλαιο, η δυναμική των πληθυσμών είναι ειδικό πεδίο στα πλαίσια της οικολογίας και επιδιώκει να περιγράψει τις μεταβολές της πληθυσμιακής πυκνότητας και της ηλικιακής σύνθεσης των πληθυσμών με το πέρασμα του χρόνου. Βασικό μέλημα της δυναμικής των πληθυσμών είναι να διερευνήσει τις αιτίες που επιβάλλουν αυτές τις μεταβολές. Η μέθοδος με την οποία επιχειρείται να περιγραφούν οι οικολογικές δομές και να απαντηθούν οι ερωτήσεις είναι αυτή των μοντέλων.

## 2.1

### Η Καταστατική Εξίσωση της Οικολογίας

Ας εξετάσουμε τα αποτελέσματα της τελευταίας απογραφής για το πολεοδομικό συγκρότημα της Θεσσαλονίκης του έτους 2001. Τα δεδομένα έδειξαν ότι το πληθυσμιακό μέγεθος της πόλης αυξήθηκε από το 1991 κατά περίπου 12%. Η μεταβολή αυτή είναι το αποτέλεσμα του ισοζυγίου ανάμεσα στις γεννήσεις που πραγματοποιήθηκαν στη διάρκεια της δεκαετίας 1991-2001 (+Γ), τους θανάτους που συνέβησαν σ' αυτό το χρονικό διάστημα (-Θ), καθώς επίσης και στο πλήθος των νέων εποίκων που μετανάστευσαν εδώ από αλλού (+Ε), πλην το πλήθος αυτών που εγκατέλειψαν την πόλη για να ζήσουν αλλού (-Μ). Έτσι, το πληθυσμιακό μέγεθος της πόλης κατά το 2001 ( $N_{2001}$ ) προκύπτει αν στο πληθυσμιακό μέγεθος της πόλης κατά το 1991 ( $N_{1991}$ ) προστεθούν τα πληθυσμιακά κέρδη (γεννήσεις και εποικισμοί) και αφαιρεθούν οι πληθυσμιακές απώλειες (θάνατοι και μεταναστεύσεις). Η γενική (καταστατική) εξίσωση της δυναμικής πληθυσμών έχει τη μορφή:

$$N_{t+1} = N_t + \text{κέρδη} - \text{απώλειες}$$

ή

$$N_{t+1} = N_t + \Gamma + E - \Theta - M$$

Η εξίσωση αυτή ισχύει για όλα σχεδόν τα οικολογικά φαινόμενα που εμφανίζουν δυναμικό χαρακτήρα. Συγκεκριμένη εφαρμογή της εξίσωσης θα γίνει στα επόμενα κεφάλαια.

Στο προηγούμενο παράδειγμα, το ισοζύγιο μεταξύ πληθυσμιακών κερδών και απωλειών ήταν θετικό και το πληθυσμιακό μέγεθος της πόλης της Θεσσαλονίκης αυξήθηκε. Το ουσιαστικό ερώτημα για την οικολογία είναι το αν, τότε και σε ποιο επίπεδο θα ισορροπήσει η πληθυσμιακή πυκνότητα. Στα ερωτήματα αυτά θα επιχειρήσουμε να απαντήσουμε στα επόμενα κεφάλαια, εδώ θα περιοριστούμε στην παρουσίαση ενός παραδείγματος από τη βιογεωγραφία, ώστε να γίνει μια πρώτη διευκρίνιση των βασικών όρων της οικολογίας σταθερότητα και ισορροπία.

Ένα από τα γνωστότερα ερωτήματα της βιογεωγραφίας έχει να κάνει με τον αριθμό των ειδών που ζουν σε ένα οικολογικό νησί (νησί, με την ευρύτερη έννοια, θεωρείται βιότοπος τόσο απομακρυσμένος από άλλους με ανάλογη φυσιολογία, λειτουργικότητα κλπ. ώστε να θεωρείται απομονωμένος). Κατά την ισχύουσα θεωρία της βιογεωγραφίας ο αριθμός των ειδών σε ένα οικολογικό νησί παραμένει σταθερός στο χρόνο μόνον όταν τα νέα είδη που εποικίζουν το νησί είναι σε αριθμό ίσα με εκείνα που μεταναστεύουν από το νησί ή εξαφανίζονται για κάποιους λόγους. Όταν δηλαδή το ισοζύγιο *κέρδη-απώλειες* είναι μηδενικό. Όπως μπορεί πολύ εύκολα να συναχθεί από το παράδειγμα, η έννοια της σταθερότητας έχει χαρακτήρα δυναμικό: Ο αριθμός των ειδών παραμένει σταθερός ως αποτέλεσμα της δυναμικής ισορροπίας ανάμεσα σε δύο διαδικασίες που διεξάγονται αενάως, αυτής του εποικισμού του νησιού με νέα είδη και αυτής της μετανάστευσης ή εξαφάνισης ειδών από το νησί.

## 2.2

### Πρότυπα Πληθυσμιακών Μεταβολών

Σε ορισμένους πληθυσμούς τα δημογραφικά γεγονότα, γεννήσεις και θάνατοι (για λόγους απλοποίησης της συζήτησης ας αγνοήσουμε τους εποικισμούς και τις μεταναστεύσεις), συμβαίνουν με τρόπο ασυνεχή. Θεωρήστε για παράδειγμα υποθετικό πληθυσμό εντόμων που αφήνει αυγά το φθινόπωρο (Διάγραμμα 7). Αφού πρώτα αφήσουν τα αυγά τους τα ώριμα άτομα πεθαίνουν μαζικά στις αρχές του χειμώνα. Τα αυγά διαχειμάζουν και τα νεαρά έντομα εκκολάπτονται την άνοιξη. Κατά τη διάρκεια της άνοιξης και του καλοκαιριού τα μη ώριμα στάδια (προνυμφικά και νυμφικά) εξελίσσονται διαδοχικά και φθάνουν στη φάση της ωρίμασης το φθινόπωρο.

Είναι φανερό ότι σε κάθε εποχή τα άτομα που συγκροτούν τον πληθυσμό έχουν την ίδια περίπου ηλικία. Αυτό συμβαίνει γιατί οι διαδοχικές γενιές αυτών



των πληθυσμών δεν επικαλύπτονται. Οι μεταβολές στο πληθυσμιακό μέγεθος, δηλαδή η δυναμική του πληθυσμού εμφανίζει ασυνέχειες.

Να σημειωθεί παρενθετικά ότι ως διάρκεια γενιάς ορίζεται ο χρόνος που μεσολαβεί ανάμεσα στη γέννηση ενός οργανισμού και τη στιγμή που αυτός θα γεννήσει τον πρώτο του απόγονο. Είναι προφανές ότι στο επίπεδο του πληθυσμού αναφερόμαστε στη μέση αντιπροσωπευτική διάρκεια γενιάς αφού τα άτομα που τον συγκροτούν δεν είναι όλα όμοια. Αντίθετα, ο πληθυσμός εμφανίζει ποικιλομορφία. Στην περίπτωση που συζητάμε και η οποία αφορά ασυνεχή πληθυσμιακή ανέλιξη, η έρευνα καλείται να αναλύσει τις αιτίες που προκαλούν τις μεταβολές στο πληθυσμιακό μέγεθος από τη μια γενιά στην άλλη.

Σε άλλους πληθυσμούς, όπως για παράδειγμα στους ανθρώπινους, τα δημογραφικά γεγονότα συμβαίνουν συνεχώς. Εδώ οι μεταβολές του πληθυσμιακού μεγέθους έχουν χαρακτήρα συνεχή. Στα πλαίσια αυτών των πληθυσμών σε κάθε χρονική στιγμή αντιπροσωπεύονται όλες οι ηλικίες, αν και με διαφορετικό ποσοστό η καθεμία και οι γενιές επικαλύπτονται. Εδώ, το πρόβλημα της δυναμικής πληθυσμών είναι η διερεύνηση των αιτιών που επιβάλλουν τις μεταβολές του πληθυσμιακού μεγέθους από τη μία χρονική στιγμή στην άλλη. Όπως προκύπτει από τα παραπάνω μεταξύ συνεχών και ασυνεχών φαινομένων υφίσταται διαφορά στη χρονική κλίμακα αναφοράς.



**Διάγραμμα 7.** Οντογενετική ανέλιξη υποθετικού εντομοπληθυσμού.

## 2.3 Μαθηματικά Πρότυπα

Ας επιχειρήσουμε να περιγράψουμε με όρους μαθηματικών το πρόβλημα της δυναμικής πληθυσμών στη μία και την άλλη από τις προηγούμενες περιπτώσεις. Στην περίπτωση πληθυσμού με μη επικαλυπτόμενες γενιές το μαθηματικό πρότυπο θα μπορούσε να έχει την ακόλουθη μορφή:

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

Στην ομιλούμενη γλώσσα, το νόημα αυτής της εξίσωσης είναι το ακόλουθο: Το πληθυσμιακό μέγεθος που στη γενιά  $t$  είναι  $N_t$ , για κάποιους λόγους και με κά-

ποιους τρόπους που περιγράφει συνοπτικά η ποσότητα  $f(N_t)$ , την επόμενη γενιά θα είναι  $N_{t+1}$ . Το πόσο θα είναι το  $N_{t+1}$  εξαρτάται από το πόσο είναι το  $N_t$ . Αυτό σημαίνει ότι η κατάσταση του συστήματος στο άμεσο μέλλον της επόμενης γενιάς εξαρτάται από την κατάσταση του στο παρόν.

Στην περίπτωση πληθυσμών των οποίων το μέγεθος μεταβάλλεται συνεχώς (επικαλυπτόμενες γενιές) το αντίστοιχο μαθηματικό πρότυπο έχει τη μορφή:

$$\frac{dN}{dt} f(N_t)$$

Στην περίπτωση λοιπόν φαινομένου που εμφανίζει συνεχή μεταβολή, η ποσότητα που ενδιαφέρει είναι η μεταβολή του πληθυσμιακού μεγέθους  $dN$  στο ελάχιστο διάστημα χρόνου  $dt$ , δηλαδή η ταχύτητα ή ρυθμός της μεταβολής  $dN/dt$ .

Το νόημα της πιο πάνω εξίσωσης αποδίδεται στην ομιλούμενη γλώσσα ως εξής: Το πληθυσμιακό μέγεθος που σε κάποια χρονική στιγμή  $t$  είναι  $N_t$ , για κάποιους λόγους και με κάποιους τρόπους (τους λόγους και τους τρόπους περιγράφει συνοπτικά η ποσότητα  $f(N_t)$ ) μεταβάλλεται από τη μια χρονική στιγμή στην άλλη με ρυθμό  $dN/dt$ .

Μετά τη διατύπωση της γενικής μορφής που έχουν τα μοντέλα δυναμικής πληθυσμών θα ακολουθήσει η εξειδίκευσή τους. Αυτό θα πει ότι το δεύτερο σκέλος των εξισώσεων θα πάρει συγκεκριμένη μορφή με βάση παραδοχές που εδράζονται στη βιολογία του οργανισμού, η δυναμική του οποίου μας ενδιαφέρει.

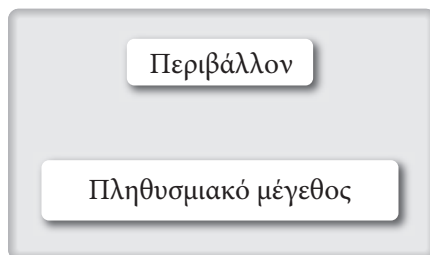
### 2.3.1. Εκθετική ή Γεωμετρική Πληθυσμιακή Μεταβολή

Το απλούστερο πληθυσμιακό σύστημα που μπορεί κανείς να φανταστεί έχει τα ακόλουθα χαρακτηριστικά (Διάγραμμα 8):

**α.** Ο πληθυσμός είναι απομονωμένος και συγκροτεί κλειστό σύστημα ούτως ώστε η δυναμική του να παραμένει ανεπηρέαστη από εποικισμούς και μεταναστεύσεις.

**β.** Οι ρυθμοί με τους οποίους πραγματοποιούνται οι γεννήσεις και οι θάνατοι είναι ανεξάρτητοι από την ηλικία των ατόμων που συγκροτούν τον πληθυσμό. Αυτό σημαίνει ότι σε δεδομένη χρονική στιγμή όλα τα άτομα του πληθυσμού έχουν την ίδια πιθανότητα να δώσουν απογόνους.

**γ.** Το περιβάλλον, βιοτικό και αβιοτικό, δεν επιδρά και έτσι δε θέτει κανέναν πε-



**Διάγραμμα 8.** Ποιοτικό μοντέλο αύξησης πληθυσμού ελεύθερου περιβαλλοντικών περιορισμών.

ριορισμό στην ανάπτυξη του πληθυσμιακού μεγέθους. Αυτό σημαίνει ότι μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού δεν αναπτύσσονται κανενός είδους περιοριστικές σχέσεις.

Στην πράξη, οι συνθήκες  $\alpha$  ως  $\gamma$  ικανοποιούνται όταν συντρέχουν και δευτερεύουσες προϋποθέσεις. Για παράδειγμα, για να ισχύει η προϋπόθεση ( $\beta$ ) στην περίπτωση γονοχωριστικού είδους θα πρέπει όλα τα θηλυκά άτομα να έχουν την ίδια πιθανότητα να γονιμοποιηθούν. Αυτό με τη σειρά του προϋποθέτει ότι τα άτομα διανέμονται στο χώρο με τρόπο τυχαίο κοκ.

Αν ικανοποιούνται οι συνθήκες  $\alpha$  ως  $\gamma$ , τότε ο ρυθμός με τον οποίο θα μεταβάλλεται το πληθυσμιακό μέγεθος θα είναι σταθερός και θα εξαρτάται μόνον από τη βιολογική ιδιοσυστασία του είδους.

Να σημειωθεί παρενθετικά ότι στη δυναμική πληθυσμών, οι ταχύτητες μεταβολής των φαινόμενων εκφράζονται ως κατά κεφαλήν ρυθμοί. Έτσι, η γεννητικότητα,  $b$ , εκφράζεται ως ο αριθμός θηλυκών ατόμων που παράγει ένα θηλυκό άτομο στη μονάδα του χρόνου. Παρατηρείται ακόμη, ότι για τη δυναμική πληθυσμών τα άτομα θεωρούνται ως αναπαραγωγικές μηχανές, ώστε να λαμβάνονται υπόψη μόνον εκείνα που μπορούν να πραγματοποιήσουν αυτό το σκοπό και να δώσουν απογόνους, δηλαδή τα θηλυκά, ενώ αγνοούνται τα αρσενικά.

Ας συμβολίσουμε το σταθερό κατά κεφαλή ρυθμό πληθυσμιακής μεταβολής με  $r$ . Όπως αναφέρθηκε, το  $r$  αντανakλά τη βιολογική ιδιοσυστασία του είδους και μετρά το ρυθμό αύξησης (ή μείωσης) του πληθυσμού όταν αυτό διαβιώνει υπό ιδεατές συνθήκες και ονομάζεται ενδογενής ή έμφυτη ικανότητα για αύξηση. Σύμφωνα με την καταστατική εξίσωση της δυναμικής το  $r$  μπορεί να εκφραστεί ως εξής:

$$r = \text{κέρδη} - \text{ζημίες}$$

δηλαδή: 
$$r = b - d$$

όπου  $b$  = κατά κεφαλή ρυθμός γεννήσεων και  
 $d$  = κατά κεφαλήν ρυθμός θανάτων.

Όταν οι γεννήσεις υπερβαίνουν τους θανάτους, δηλαδή αν  $b > d$  τότε  $r > 0$ , δηλαδή ο κατά κεφαλήν ρυθμός μεταβολής του πληθυσμιακού μεγέθους είναι θετικός και το αντίθετο συμβαίνει όταν οι θάνατοι υπερβαίνουν τις γεννήσεις, δηλαδή αν  $b < d$  οπότε  $r < 0$ .

Αν υποθέσουμε ότι ο πληθυσμός, για τον οποίο γίνεται εδώ λόγος, εμφανίζει συνεχή μεταβολή (επικαλυπτόμενες γενιές). Όπως προαναφέρθηκε, η εξίσωση της δυναμικής αυτού του πληθυσμού είναι:

$$\frac{dN}{dt} f(N_t)$$

Στο σημείο αυτό το πρόβλημα της δυναμικής έγκειται στην εξειδίκευση του δευτέρου σκέλους της εξίσωσης, δηλαδή της συνάρτησης  $f(N_t)$ . Με άλλα λόγια, το πρόβλημα έγκειται στην ακριβή διατύπωση των λόγων για τους οποίους μεταβάλλεται το πληθυσμιακό μέγεθος και την περιγραφή του τρόπου με τον οποίο πραγματοποιείται αυτή η μεταβολή. Για το σκοπό αυτό εργαζόμαστε ως εξής: Ο όρος  $dN/dt$  συμβολίζει το ρυθμό μεταβολής του πληθυσμιακού μεγέθους. Όπως όμως αναφέρθηκε προηγούμενα, η δυναμική ενδιαφέρεται για ρυθμούς κατά κεφαλήν. Ο όρος  $dN/dt$  ανάγεται στο ένα άτομο, μετατρέπεται δηλαδή σε ρυθμό κατά κεφαλήν, αν διαιρεθεί με το σύνολο των ατόμων,  $N_t$ , που συγκροτούν τον πληθυσμό. Συνεπώς, ο κατά κεφαλήν ρυθμός μεταβολής είναι:

$$\frac{dN}{N_t dt}$$

Όμως, για τον πληθυσμό για τον οποίο συζητάμε εδώ ο ρυθμός αυτός θεωρήθηκε σταθερός και ίσος με  $r$ . Συνεπώς:

$$\frac{dN}{N_t dt} = r$$

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

Η τελευταία εξίσωση είναι διαφορική πρώτου βαθμού και από μαθηματική άποψη επιλύεται εύκολα και δίνει:

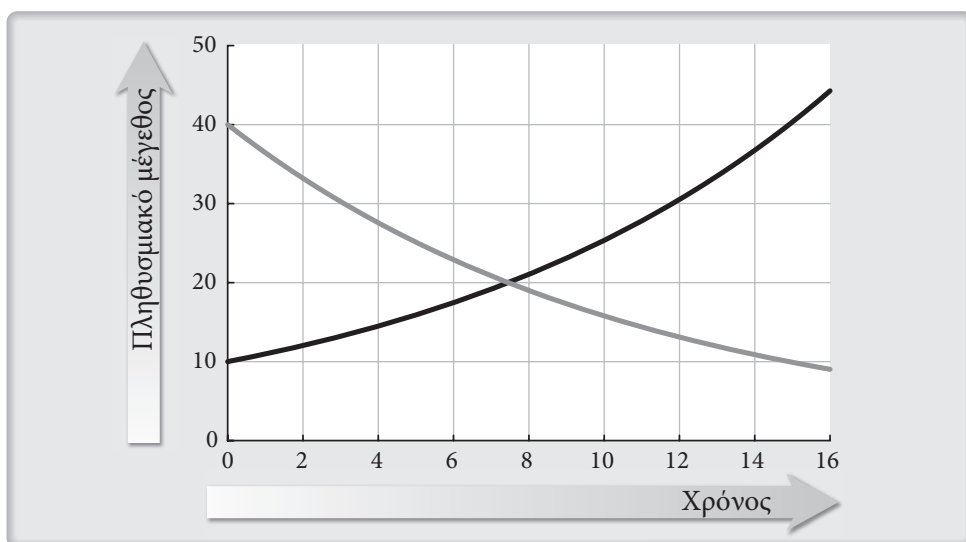
$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Από την εξίσωση αυτή προκύπτει ότι αν το πληθυσμιακό μέγεθος κατά τη χρονική στιγμή  $t=0$  που αρχίζει η παρατήρηση, είναι  $N_0$  (αρχικό πληθυσμιακό μέγεθος), τότε το μέγεθος αυτό σε μια επόμενη χρονική στιγμή  $t$  θα μεταβληθεί εκθετικά ανάλογα του χρόνου που μεσολάβησε,  $e^{rt}$  και θα γίνει  $N_t$ .

Αν  $r > 0$ , ο πληθυσμός αυξάνει απεριόριστα με την πάροδο του χρόνου και μάλιστα με τρόπο εκθετικό ή γεωμετρικό (γεωμετρική πρόοδος). Αντίθετα, αν  $r < 0$ , ο πληθυσμός μειώνεται με την πάροδο του χρόνου και μάλιστα με τρόπο γεωμετρικό και τείνει στην εξαφάνιση (Διάγραμμα 9). Ο τύπος αυτός της μεταβολής αναφέρεται συχνά και ως Μαλθουσιανός.

Η παραπάνω εκτενής παρουσίαση αποσκοπούσε στο να καταδείξει τον τρόπο με τον οποίο οι οικολόγοι διατυπώνουν υποθέσεις καθώς επίσης και τον τρόπο που συνδέουν αυτές τις υποθέσεις και κατασκευάζουν προβλεπτικά μοντέλα.

Αυτός όμως ήταν ο ένας λόγος που μας οδήγησε στο πιο πάνω εγχείρημα. Ο άλλος είναι η κατάδειξη των ερμηνευτικών δυνατοτήτων που διαθέτουν τα μοντέλα. Παρόλο, λοιπόν, που από μια πρώτη ματιά οι υποθέσεις που υπόκεινται



**Διάγραμμα 9.** Εκθετική μεταβολή πληθυσμού. Ο ρυθμός πληθυσμιακής μεταβολής  $r$  είναι 0.093. Πληθυσμός με αρχικό μέγεθος  $N_0=10$  άτομα αυξάνει με το πέρασμα του χρόνου συνεχώς και μετά από 16 χρονικές μονάδες το μέγεθός του αγγίζει τα 45 άτομα. Άλλος Πληθυσμός με  $N_0=40$  άτομα και  $r=-0.093$  μειώνεται με το πέρασμα του χρόνου ως την εκμηδένιση

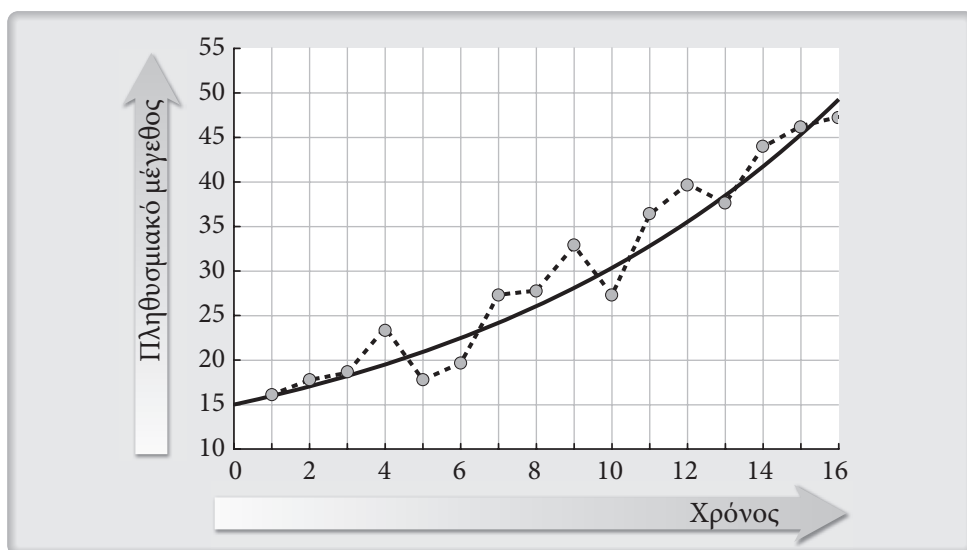
του Μαλθουσιανού προτύπου εμφανίζονται ως μη ρεαλιστικές, το πρότυπο αυτό μπορεί να προσομοιώσει πραγματικά συστήματα με αποδεκτή πιστότητα. Πράγματι, γεωμετρική αύξηση εμφανίζουν στον πεδίο πολλοί μικροβιακοί πληθυσμοί, εντομοπληθυσμοί κ.ά. Το σημαντικότερο όμως είναι ότι, όπως θα δούμε, η περαιτέρω διερεύνηση του μοντέλου το καθιστά παραγωγικό, ιδιαίτερα από την άποψη της διατύπωσης προσαρμοστικών στρατηγικών βιολογικού κύκλου.

### 2.3.2. Πιθανολογική εκδοχή

Ας υποθέσουμε ότι με τη βοήθεια ενός λογισμικού τρέχουμε στον υπολογιστή το μοντέλο που μόλις παρουσιάστηκε. Οσοσδήποτε φορές κι αν επαναλάβουμε τη διαδικασία το μοντέλο θα παράγει μια και την αυτή τιμή πληθυσμιακού μεγέθους την κάθε χρονική στιγμή. Μοντέλα αυτού του είδους ονομάζονται ντετερμινιστικά ή προσδιοριστικά. Αυτό συμβαίνει επειδή οι τιμή της παραμέτρου  $r$  από την οποία εξαρτώνται οι προβλέψεις που παράγει το μοντέλο παραμένει σταθερή και δεν αλλάζει από τη μια στιγμή στην άλλη, αλλά ούτε και κατά τις διαδοχικές προσομοιώσεις του μοντέλου στον υπολογιστή.

Όμως, στον πραγματικό κόσμο, οι τιμές των δημογραφικών παραμέτρων, όπως εδώ του ενδογενούς ρυθμού αύξησης, σπάνια παραμένουν σταθερές από

τη μια στιγμή στην επόμενη. Αντίθετα, ο κανόνας ορίζει ότι με μια ορισμένη πιθανότητα οι βιολογικές διαδικασίες έχουν ετούτο ή εκείνο το αποτέλεσμα και επομένως την κάθε χρονική στιγμή και εντός ενός ορίου, οι τιμές των παραμέτρων θα αποκλίνουν η μία από την άλλη. Αποτέλεσμα αυτού του γεγονότος είναι ότι, παρόλο που περιγράφει τη γενική εκθετική τάση του φαινομένου, η καμπύλη που παράγει το μοντέλο της δυναμικής πληθυσμών στην πιθανολογική του εκδοχή δεν θα διαθέτει πια την κανονικότητα που συναντήσαμε στο προηγούμενο κεφάλαιο (Διάγραμμα 10).



**Διάγραμμα 10.** Πιθανολογική εκδοχή της εκθετικής αύξησης. Οι προβλέψεις του μοντέλου απεικονίζονται με κύκλο, ενώ με συνεχή γραμμή απεικονίζονται οι προβλέψεις του ντετερμινιστικού μοντέλου.

Η θεώρηση της πιθανολογικής εκδοχής του μοντέλου παραπέμπει ευθέως στην έννοια της στοχαστικότητας ή τυχειότητας που διέπει τα βιολογικά φαινόμενα. Διακρίνονται τρεις μορφές τυχειότητας. Η περιβαλλοντική στοχαστικότητα αναφέρεται στην αδυναμία ακριβούς πρόβλεψης της τιμής των περιβαλλοντικών μεταβλητών, ας πούμε της αυριανής θερμοκρασίας αέρα. Η δημογραφική στοχαστικότητα αφορά στην αδυναμία ακριβούς πρόβλεψης της τιμής των δημογραφικών μεταβλητών, το αν δηλαδή ένα πουλί θα γεννήσει δύο ή τρία αυγά. Η γενετική στοχαστικότητα, τέλος, παραπέμπει στη γενετική ποικιλομορφία, όπου η δομή του γενετικού υλικού διαφοροποιείται από το ένα άτομο στο άλλο μέσα σε κάποια όρια.

Η κάθε μορφής στοχαστικότητα, η κάθε μια με το δικό της ιδιαίτερο τρόπο,

επιβάλλει διακυμάνσεις στα πληθυσμιακά μεγέθη, με τον κίνδυνο εξαφάνισης, ιδίως των μικρού μεγέθους πληθυσμών, να είναι πάντα παρών.

Στην περίπτωση της εκθετικής αύξησης μια ιδέα για το μέσο εύρος της διακύμανσης του μεγέθους του πληθυσμού δίνει ο τύπος:

$$Var(N_t) = N_0 \frac{b+d}{b-d} e^{(b-d)t} (e^{(b-d)t} - 1)$$

Ανεξάρτητα από την πολυπλοκότητα της μαθηματικής έκφρασης, που άλλωστε δεν ενδιαφέρει εδώ, μπορεί να παρατηρηθεί ότι ο τύπος περιέχει την ποσότητα  $b-d=r$  αλλά και τις ποσότητες  $b+d$  και  $N_0$ . Το γεγονός αυτό έχει τη δική του σημασία τόσο για την ανάλυση και την ερμηνεία των μεταβολών των φυσικών πληθυσμών, όσο και για την οργάνωση των πολιτικών παρέμβασης σ' αυτούς. Πράγματι, οι αποκλίσεις από τις αναμενόμενες πυκνότητες εξαρτώνται όχι μόνο από την διαφορά  $b-d=r$ , αλλά και από τις απόλυτες τιμές των παραμέτρων  $b$  και  $d$ . Με άλλα λόγια, η σχέση μεγέθους των τιμών γεννητικότητας και θνησιμότητας δε φτάνει. Ακόμα και για μεγάλες τιμές του  $r$  η επιβίωση του πληθυσμού είναι επισφαλής αν ψηλές τιμές γεννητικότητας συνοδεύονται από το ίδιο ψηλές τιμές θνησιμότητας. Επιπλέον, τα σχέδια διαχείρισης των πληθυσμών δεν μπορούν να στηριχθούν μονάχα στη θεώρηση των τιμών των δημογραφικών παραμέτρων. Καθοριστικό ρόλο για το μέλλον του πληθυσμού έχει και το αρχικό μέγεθος  $N_0$ .

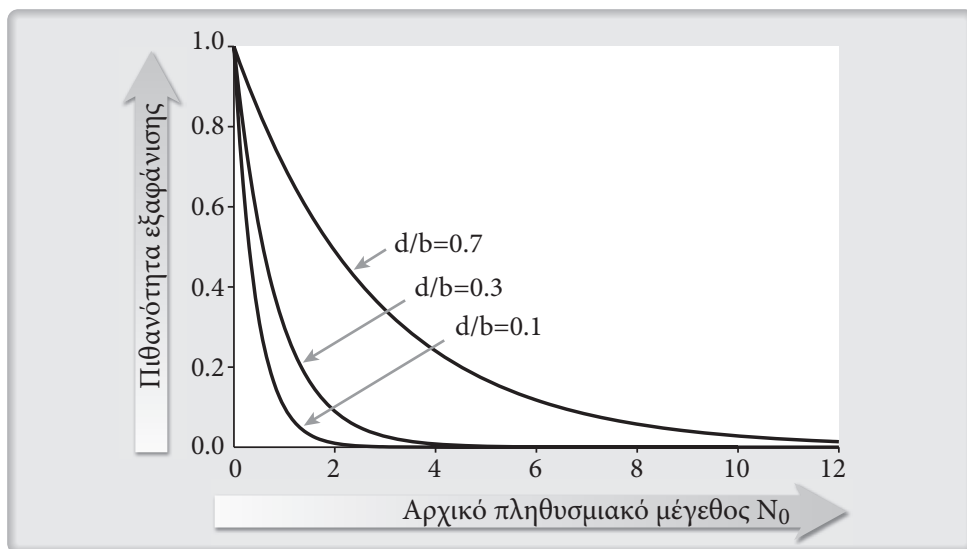
Από την πλευρά της, η πιθανότητα εξαφάνισης ενός πληθυσμού με αρχικό μέγεθος  $N_0$  και εκθετική μεταβολή είναι:

1. για  $b \leq d$  βεβαιότητα με την πάροδο του χρόνου, ενώ
2. για  $b > d$  είναι

$$p_0(t) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0}$$

Από τα παραπάνω γίνεται πρόδηλο ότι η ύπαρξη του πληθυσμού δεν είναι εξασφαλισμένη ακόμα και αν οι γεννήσεις υπερβαίνουν τους θανάτους ( $b > d$ ), αφού υπάρχει μια καθορισμένη πιθανότητα εξαφάνισης, που οφείλεται σε τυχαίες διακυμάνσεις του πληθυσμιακού μεγέθους. Όπως μπορεί να διαπιστώσει κανείς ρίχνοντας μια ματιά στον τύπο η πιθανότητα αυτή γίνεται τόσο μικρότερη όσο η παράμετρος  $b$  είναι μεγαλύτερη της  $d$ , εξαρτάται δηλαδή από το λόγο  $d/b$ , αλλά και από τις απόλυτες τιμές των παραμέτρων  $b$  και  $d$ . Η πιθανότητα εξαφάνισης εξαρτάται ακόμα από το αρχικό μέγεθος του πληθυσμού και είναι τόσο μικρότερη όσο μεγαλύτερο είναι το μέγεθος του αρχικού πληθυσμού (Διάγραμμα 11).

Το πιθανολογικό μοντέλο είναι δυνατό να γενικευθεί ώστε να επεκταθεί και σε φαινόμενα μετανάστευσης και αποικισμού. Έτσι, αν κατά την κατασκευή του μο-



**Διάγραμμα 11.** Πιθανότητα εξαφάνισης πληθυσμού. Η πιθανότητα μειώνεται με την αύξηση του αρχικού πληθυσμιακού μεγέθους. Η καμπυλότητα των γραφημάτων μεγαλώνει όσο μεγαλύτερη είναι η γεννητικότητα από τη θνησιμότητα, όσο δηλ. μικραίνει ο λόγος  $d/b$ .

ντέλου εκτός της γεννητικότητας  $b$  και της θνησιμότητας  $d$  συμπεριληφθεί και η παράμετρος  $v$  που μετρά το ρυθμό μετανάστευσης προκύπτουν τα ακόλουθα:

1. για  $b > d$  ο πληθυσμός αυξάνει εκθετικά με το πέρασμα του χρόνου και μάλιστα με ρυθμό  $b - d = r$ . Στην περίπτωση αυτή η συνεισφορά των εποικιστών στην αύξηση του πληθυσμού είναι ασήμαντη.
2. για  $b = d$  η αύξηση του πληθυσμιακού μεγέθους οφείλεται μόνο στον εποικισμό και
3. για  $b < d$  η ίδια η ύπαρξη του πληθυσμού βασίζεται στους εποικιστές και μόνο.

Ανακεφαλαιώνοντας παρατηρούμε ότι:

- ♦ **Απουσία περιβαλλοντικών περιορισμών το μέγεθος του πληθυσμού μεταβάλλεται εκθετικά.**
- ♦ **Ακόμα κι αν οι γεννήσεις υπερτερούν των θανάτων υφίσταται πάντοτε μια πιθανότητα εξαφάνισης του πληθυσμού λόγω της τυχαιότητας που διέπει τα φαινόμενα της ανέλιξης των πληθυσμιακών μεγεθών.**
- ♦ **Η πιθανότητα εξαφάνισης μειώνεται με το μέγεθος του αρχικού πληθυσμού.**



Επειδή διαβιούν σε περιβάλλον ελεύθερο περιορισμών, τα άτομα των πληθυσμών που ακολουθούν το Μαλθουσιανό πρότυπο δεν επενδύουν μεγάλα ποσά ενέργειας στη γονική φροντίδα ή την ανάπτυξη αμυντικών μηχανισμών, (π.χ. αυξημένο σωματικό μέγεθος, ειδικές ανατομικές κατασκευές, φυσιολογικές προσαρμογές όπως η λαθροβίωση κλπ.), που θεωρούνται προσαρμογές των οργανισμών έναντι των περιορισμών που θέτουν τα βιοτικά και αβιοτικά στοιχεία του περιβάλλοντος. Αντίθετα, οι οργανισμοί αυτοί επενδύουν την περίσσια ενέργεια στην αναπαραγωγή. Η αναπαραγωγική διαδικασία πραγματοποιείται συνήθως εφάπαξ, ενώ η διάρκεια γενιάς είναι σύντομη. Οι πληθυσμοί που εμφανίζουν αυτά τα γνωρίσματα χαρακτηρίζονται ως πληθυσμοί  $r$ -στρατηγικής και κατέχουν το ένα άκρο μιας ευθείας επί της οποίας ταξιθετούνται οι δυνατές στρατηγικές βιολογικού κύκλου. Το Μαλθουσιανό πρότυπο λοιπόν μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως θεωρητικό σχήμα που διευκολύνει την ομαδοποίηση οργανισμών που εμφανίζουν ομοειδή χαρακτηριστικά βιολογικού κύκλου.

Το Μαλθουσιανό πρότυπο μπορεί να χρησιμοποιηθεί και ως εργαλείο πρόβλεψης της μελλοντικής συμπεριφοράς πληθυσμών που αποικίζουν οικολογικά κενά. Ως οικολογικά κενά χαρακτηρίζονται ρόλοι σε κάποιο σύστημα (π.χ. στο τροφικό πλέγμα) που, αν και απαραίτητοι, εγκαταλείπονται για κάποιους λόγους από προϋπάρχοντες πληθυσμούς. Για παράδειγμα, πλήρες οικολογικό κενό δημιουργείται μετά από εκχερσώσεις, ενώ εντοπισμένο κενό έχουμε στην περίπτωση εξαφάνισης είδους λόγω υπερεκμετάλλευσης.

Υποθέστε ότι ορισμένος αριθμός ατόμων,  $N_0$ , που συγκροτούν πληθυσμό  $r$ -στρατηγικής αποικίζουν το οικολογικό κενό. Εδώ, το πληθυσμιακό μέγεθος αυξάνει γεωμετρικά και ο πληθυσμός υπερεκμεταλλεύεται τους περιβαλλοντικούς πόρους, π.χ. τα τροφικά διαθέσιμα. Χωρίς μηχανισμούς πληθυσμιακής αυτορρύθμισης, ο πληθυσμός θα εξακολουθήσει να αυξάνει εκρηκτικά μέχρι τη στιγμή εξάντλησης των περιβαλλοντικών πόρων. Τότε, και για το συγκεκριμένο πληθυσμό, το περιβάλλον καταρρέει και παρατηρούνται είτε φαινόμενα μαζικής θνησιμότητας, είτε μετανάστευσης προς άλλο κενό οπότε το πληθυσμιακό μέγεθος μειώνεται εκθετικά.

Σενάρια όπως το παραπάνω μπορούν να προταθούν αναφορικά με τους οργανισμούς που αποικίζουν τα πρανή νεοκατασκευασθέντων δρόμων, περιοχές μετά από πυρκαγιά κλπ. Ας εξετάσουμε την περίπτωση των πυρκαγιών. Η φωτιά έχει ως συνέπεια την ολοσχερή σχεδόν έλλειψη αζώτου στο έδαφος των καμένων περιοχών. Μετά τη φωτιά η περιοχή αποικίζεται από σπόρους αζωτοδε-

σμευτικών ποωδών φυτών (για να μην αναφέρουμε τη διαθεσιμότητα σπόρων στο έδαφος, γνωστή ως τράπεζα σπερμάτων). Τα φυτά αυτά, αυτόνομα ως προς τη διαθεσιμότητα του εδάφους σε άζωτο, μπορούν να αναπτυχθούν ανεξάρτητα από τον περιβαλλοντικό περιορισμό που συνιστά η έλλειψή του. Το πληθυσμιακό μέγεθος των αποικιστών αυξάνει γεωμετρικά. Τα φυτά κατακαλύπτουν τις καμένες περιοχές σε τέτοιο βαθμό ώστε η μετά τη φωτιά φάση στα λιβαδικά συστήματα να ονομάζεται και «πρελούδιο των ποωδών».

Οι νέοι έποικοι εμπλουτίζουν το έδαφος με μεγάλες ποσότητες αζώτου. Το γεγονός αυτό, ενώ για τα μη αζωτοδεσμευτικά φυτά σημαίνει αναβάθμιση, για τους αποικιστές σημαίνει κατάρρευση, αφού εξαντλείται ο πόρος «έλλειψη αζώτου» που τα ευνοούσε και συνεπώς για αυτά ο βιότοπος καταρρέει. Υπό την πίεση νέων αποικιστών το πληθυσμιακό μέγεθος των αζωτοδεσμευτικών φυτών μειώνεται εκθετικά ως το μηδενισμό του.

Η επιλογή του παραδείγματος δεν ήταν τυχαία. Αποσκοπούσε να καταδείξει τη σχετικότητα των όρων αναβάθμιση-υποβάθμιση και πόρος σε έλλειψη καθώς επίσης να παρουσιάσει με τρόπο παραδειγματικό έναν από τους σπουδαιότερους οικολογικούς μηχανισμούς, αυτόν της οικολογικής διαδοχής, για τον οποίο όμως δεν θα επεκταθούμε εδώ. Θα σημειώσουμε μόνον ότι η πυρκαγιά συνιστά παραδοσιακή διαχειριστική πρακτική των λιβαδότοπων του Ελλαδικού και γενικότερα του Μεσογειακού χώρου. Με τις επαναλαμβανόμενες κατά τακτά χρονικά διαστήματα φωτιές, οι βοσκοί αποσκοπούν στην αύξηση της βοσκοϊκανότητας του λιβαδιού εκμεταλλευόμενοι την αύξηση της βιομάζας των αζωτοδεσμευτικών ποωδών φυτών που συμβαίνει μετά τη φωτιά.