

ΜΕΡΟΣ ΠΡΩΤΟ

Η έννοια του οικοσυστήματος

Γενικά

Η έννοια του οικοσυστήματος είναι μια από τις πιο θεμελιώδεις έννοιες στην οικολογία. Αποτελεί την έννοια στην έκφραση της οποίας εκδηλώνεται περισσότερο από κάθε άλλη η βασική φιλοσοφία της οικολογίας, τόσο ως επιστήμης με ολοκληρωμένη θεώρηση της δομής και λειτουργίας της Φύσης, όσο και ως επιστήμης με σαφή κοινωνικό προσανατολισμό.

Το 1935 ο Arthur G. Tansley¹ επινόησε τον όρο **Οικοσύστημα** για τα βιοτικά και τα αβιοτικά συστατικά, τα οποία θεώρησε ως ένα άρρηκτα συνδεδεμένο σύνολο. Η διαπίστωση ότι οι φυτοκοινωνίες ή οι βιοκοινοτικές μονάδες είναι δομημένα σχήματα δεν ήταν για το 1935 κάτι καινούργιο. Το ουσιώδες όμως ήταν ότι, ο Tansley ήθελε να ενσωματώσει σ' αυτή την αντίληψη ότι «(.....) το σύμπλεγμα των φυσικών παραγόντων τα οποία σχηματίζουν αυτό που ονομάζουμε περιβάλλον του «βιώματος», τους παράγοντες κατοικίας με την ευρεία έννοια (.....) αυτά τα οικοσυστήματα (.....) είναι πολυποίκιλης φύσης και μεγέθους (Tansley 1935). Η επιλογή την οποία έκανε στη χρήση της λέξης **σύστημα** έδειχνε καθαρά ότι δεν σκεφτόταν ότι το **οικοσύστημα** ήταν μια λέξη η οποία έμοιαζε με μια περιβάλλουσα έννοια στην οποία χωρούσαν όλα όσα

¹ Ο Sir Arthur Tansley (1871-1955) ήταν ένας διακεκριμένος Άγγλος βοτανολόγος και ένας από τους συνιδρυτές της πρώτης στον κόσμο Οικολογικής επιστημονικής Εταιρίας της *British Ecological Society* (Βρετανική Οικολογική Εταιρία). Το πεδίο της εξειδίκευσής του ήταν η βλάστηση, πλην όμως και σε αντίθεση με ότι συμβαίνει με πολλούς ειδικούς, αυτός είχε ευρύτερα ενδιαφέροντα, ανάμεσα στα οποία ήταν η Γεωλογία, η Φυσιολογία και η Φιλοσοφία της Επιστήμης με την μεθοδολογία της. Αυτός, όχι μόνο αναγνώριζε ότι τα ζώα εξαρτώνται από τα φυτά, αλλά και ότι τα φυτά εξαρτώνται με πολλούς τρόπους από τα ζώα και ότι αμφότερα συνδέονται με τον άβιο κόσμο.

μπορούσαν να επηρεάσουν την βλάστηση, αλλά μια κατάλληλη ονομασία για μια καλά οργανωμένη μονάδα. Η έννοια - κλειδί, όπως αυτή προκύπτει από τα ίδια τα λόγια του, «είναι η ιδέα της προόδου προς την ισορροπία, η οποία ποτέ, ίσως, δεν επιτυγχάνεται, αλλά προς την οποία καθίσταται εφικτή μια προσέγγιση, οσάκις οι δραστηριοποιούμενοι παράγοντες παρουσιάζουν συνέχεια και σταθερότητα για μια αρκετά μακριά χρονική περίοδο» (Tansley 1935).

Το ότι λαμβάνονται υπόψη οι αβιοτικοί παράγοντες του περιβάλλοντος προφανώς δεν ήταν κάτι καινούργιο. Αυτοί αποτελούσαν από την εποχή του Humboldt (-) τον πυρήνα της οικολογικής σκέψης. Η ενσωμάτωση όμως του αβιοτικού περιβάλλοντος σ' ένα ενιαίο σύστημα, με την βιοκοινότητα αποτελεί μια σημαντική και αξιοσημείωτη πρόοδο.

Ο νεολογισμός του Tansley δεν έτυχε της άμεσης και γενικής χρήσης στην οικολογία παρά μόνο μετά το θάνατό του, και μόλις πολύ πρόσφατα έχει καταστεί τμήμα της καθημερινής γλώσσας.

Το επίπεδο του οικοσυστήματος είναι το λογικό επίπεδο γύρω από το οποίο οργανώνεται η θεωρία και η πρακτική στην οικολογία, διότι αποτελεί το χαμηλότερο επίπεδο στην οικολογική ιεραρχία, το οποίο είναι πλήρες, ήτοι: έχει όλα τα απαραίτητα και αναγκαία στοιχεία για την λειτουργία και την επιβίωση σε μακροπρόθεσμο χρονικό ορίζοντα. Για τον ίδιο λόγο, ακούγεται στις ημέρες έντονα επίσης, η διαχείριση του οικοσυστήματος, μετακινούμενοι προς την κατεύθυνση της διαπραγμάτευσης με τα στοιχεία ξέχωρα, ένα ανά πάσα στιγμή, για την διαχείριση του συστήματος ως ένα σύνολο.

Οικοσύστημα ή οικολογικό σύστημα είναι μια οργανωμένη λειτουργική μονάδα, στην οποία υπάρχει στενή αλληλεπίδραση και αλληλεξάρτηση μεταξύ των βιοτικών και των αβιοτικών παραγόντων, υπάρχει δηλαδή μια συνεχής ροή ενέργειας και μια κυκλοφορία θρεπτικών στοιχείων μεταξύ των ζωντανών (βιοτικών) και μη (αβιοτικών) μερών της. Είναι συνεπώς τα οικοσυστήματα, **πολύπλοκα δυναμικά πλέγματα αλληλεπιδράσεων και αλληλεξαρτήσεων μεταξύ των κοινοτήτων οι οποίες τα συνθέτουν και βρίσκονται σε μια συνεχή μεταβολή και εξέλιξη**. Έτσι λοιπόν, όταν ορίζουμε ένα οικοσύστημα δεν αρκεί να καταγράψουμε τα στοιχεία από τα οποία αυτό συντίθεται, πρέπει ταυτόχρονα να προσδιορίσουμε και τις αλληλεπιδράσεις οι οποίες συνεκτικά τα συνδέουν μεταξύ τους.

Για το πολύπλοκο αυτό σύστημα υπάρχουν δύο τρόποι προσέγγισης (Odum 1983). Ο ένας είναι ο **ολικός τρόπος προσέγγισης**, σύμφωνα με τον οποίο το σύστημα εξετάζεται ως μια ενιαία μονάδα, χωρίς να δίνεται ιδιαίτερη σημασία στα συστατικά του μέρη. Ο άλλος είναι ο **μερικός τρόπος προσέγγισης**, με τον οποίο η εξέταση επικεντρώνεται στα διάφορα μέρη του συστήματος χωριστά. Όμως, επειδή στην Οικολογία το άθροισμα των μερών δεν ισούται με το σύνολο, η ολική αντιμετώπιση ενός συστήματος είναι ορθότερη από τη μεμονωμένη μελέτη των μερών του.

Τέλος, από βιολογικής πλευράς, κάθε οικοσύστημα μπορεί να διακριθεί σε δύο μέρη: α) τη **βιοκοινότητα**, η οποία περιλαμβάνει το σύνολο των φυτών (**φυτοκοινότητα**) και των ζώων (**ζωοκοινότητα**) και β) το **βίोटοπο** ή **βιοχώρο** ή **οικότοπο**, ο οποίος περιλαμβάνει το κλιματικό και εδαφικό περιβάλλον στο οποίο ζει η βιοκοινότητα.

Η τοπική οριοθέτηση των οικοσυστημάτων είναι πάντα περισσότερο ή λιγότερο αυθαίρετη. Και τούτο διότι δεν υπάρχουν απaráβαρα φράγματα πάνω στη γη. Ο αέρας και ό,τι μεταφέρει έρχεται από αλλού, όπως άλλωστε από αλλού έρχεται και το νερό που πέφτει σε μια περιοχή. Τα οικοσυστήματα επισκέπτονται πουλιά τα οποία χρησιμοποίησαν για τροφή τους την παραγωγή άλλων τόπων και άνθρωποι οι οποίοι ταξιδεύουν προς αυτά, έφεραν και πήραν υλικά.

Η μοναδική εξαίρεση του κανόνα της αυθαίρετης οριοθέτησης είναι η περίπτωση, όταν θεωρήσουμε ολόκληρη τη **βιόσφαιρα**² ως ένα και μόνο οικοσύστημα. Έτσι, οικοσύστημα μπορεί να είναι ένα χωράφι στον κάμπο της Άρτας, αλλά και ολόκληρος ο κάμπος της Άρτας, το δέλτα του Λούρου ή ολόκληρη η λεκάνη απορροής του, το δάσος οξιάς του Ολύμπου ή όλα τα δάση του Ολύμπου, η πόλη της Άρτας ή ολόκληρη η Ελλάδα κ.ο.κ. Ανάλογα δηλαδή με το που εστιάζουμε το ενδιαφέρον μας και τι θέλουμε να μελετήσουμε, καταλήγουμε στην οριοθέτηση του οικοσυστήματος, εν γνώσει της αυθαιρεσίας στην οποία προβαίνουμε.

Ένα από τα κρίσιμα χαρακτηριστικά των οικοσυστημάτων είναι η σταθερότητά τους. Με τον όρο αυτό εννοούμε την ικανότητα των οικοσυστημάτων να διατηρούνται και να αντιδρούν αποτελεσματικά σε διαταραχές οι οποίες οφείλονται, είτε σε φυσικά αίτια, είτε σε ανθρώπινες επεμβάσεις, έτσι ώστε από μόνα τους να επανέρχονται στη φυσιολογική κατάσταση. Προφανώς ένα χωράφι είναι ένα τελείως ασταθές σύστημα, εφόσον για να διατηρηθεί χρειάζεται συνεχή ανθρώπινη επέμβαση.

Στο πρώτο κεφάλαιο αυτού του μέρους θα μας απασχολήσει το πρότυπο του οικοσυστήματος, όπου εξετάζονται οι βασικές αρχές και οι ορισμοί της οικολογίας των οικοσυστημάτων, παρατίθενται οι μορφές και οι εφαρμογές της θεωρίας της οικολογικής ιεραρχίας, αναλύονται τα είδη των οικοσυστημάτων με βάση τις επικρατούσες απόψεις κατηγοριοποίησής τους και τέλος, γίνεται μια σύντομη αναφορά στην δημιουργία των οικολογικών μοντέλων.

Στο δεύτερο κεφάλαιο θα μας απασχολήσει η οργάνωση και η δομή των βιοκοινοτήτων, αρχής γενομένης από τη φύση της βιοκοινότητας, τις μορφές ανάπτυξης και τις βιοτικές μορφές, την κυριαρχία και την ποικιλότητα των ειδών, τις οριζόντιες και τις εγκάρσιες μορφές της βιοκοινότητας και τέλος, θα αναφερθούμε στις έννοιες της εισδοχής και του οικοτόνου.

Στο τρίτο κεφάλαιο εξετάζονται οι αλλαγές οι οποίες παρατηρούνται στις βιοκοινότητες μέσα στο χρόνο, καταγράφονται οι κατηγορίες των μεταβολών, αναλύονται οι έννοιες της διαδοχής και περιγράφονται τόσο η πρωτογενής και δευτερογενής διαδοχή των χερσαίων οικοσυστημάτων, όσο και η ετερότροφη διαδοχή. Το κεφάλαιο τελειώνει με μια εκτενή αναφορά στο στάδιο της ισορροπίας και την έννοια της ένωσης – climax.

Στο τέταρτο κεφάλαιο αναλύονται οι διαταραχές και οι ανθρώπινες επιδράσεις στα χερσαία οικοσυστήματα. Εξετάζονται οι μικρής και μεγάλης κλίμακας διαταραχές, παρουσιάζονται οι φυσικοί παράγοντες οι οποίοι συμβάλλουν και διαμορφώνουν τις διαταραχές, όπως ο άνεμος, το νερό, η ξηρασία, η φυσική πυρκαγιά, γίνεται όμως και μια σύντομη αναδρομή στην επίδραση του ανθρώπου στην εξέλιξη των οικοσυστημάτων. Τέλος, το κεφάλαιο αυτό τελειώνει με την αναφορά στις έννοιες της σταθερότητας και της ευστάθειας των οικοσυστημάτων.

² **Βιοσφαίρα** είναι ένας ευρέως χρησιμοποιούμενος όρος για όλα τα γήινα οικοσυστήματα τα οποία λειτουργούν μαζί σε μια παγκόσμια κλίμακα.

Κεφάλαιο Πρώτο

Το πρότυπο του οικοσυστήματος

1.1. Βασικές αρχές και ορισμοί της Οικολογίας των Οικοσυστημάτων

Για την μελέτη της Οικολογίας των Οικοσυστημάτων κρίνεται ως απαραίτητη προϋπόθεση, άλλωστε και η προσπάθεια η οποία θα καταβληθεί θα στοχεύει προς αυτή την κατεύθυνση, αρχικά ώστε να διατυπωθούν και στη συνέχεια να αναδειχθούν τόσο το εννοιολογικό, όσο και επιστημολογικό πλαίσιο αυτής, πλαίσια τα οποία, κατά την άποψη πολλών επιφανών διανοητών της οικολογίας, περιγράφονται και αναλύονται από τις παρακάτω επιστημονικές θεωρίες, οι οποίες συσχετίζονται στενά με αυτό το σκέλος της Γενικής Οικολογίας. Οι θεωρίες αυτές είναι:

- ✚ **Θεωρία των Γενικών Συστημάτων** (General Systems Theory). Είναι η επιστημονική θεωρία και φιλοσοφία η οποία ασχολείται με την ιεραρχική τάξη η οποία επικρατεί στη φύση, θεωρούμενη η φύση ως ένα σύνολο ανοικτών συστημάτων με αυξανόμενη όμως πολυπλοκότητα και οργάνωση και με τα έμβια και οικολογικά συστήματα ως τα ειδικά υποσύνολα των βιοσυστημάτων.
- ✚ **Βιοκυβερνητική** (Biocybernetics). Είναι η θεωρία στην οποία διατυπώνονται, με τη βοήθεια της κυβερνητικής, η ρύθμιση των βιοσυστημάτων και η ερμηνεία των φαινομένων της αυτοσταθεροποίησης και της αυτοοργάνωσης τους, μέσω των δύο μηχανισμών σύζευξης της ανάδρασης, είτε αυτοί εμφανίζονται να είναι αποκλίσεις αντίδρασης {αρνητική ανάδραση (negative feedback)}, είτε αποκλίσεις επαύξησης {(θετική ανάδραση (positive feedback))}.
- ✚ **Οικοσυστημολογία** (Ecosystemology). Είναι η θεωρία της διεπιστημονικής έννοιας του οικοσυστήματος με το Συνολικό Ανθρώπινο Οικοσύστημα (Total Human Ecosystem) να θεωρείται ως το ύψιστο επίπεδο της οικολογικής ενσωμάτωσης και την οικόσφαιρα ως μια συμπαγής οντότητα του παγκόσμιου τοπίου καθοριζόμενη κατά χώρο και χρόνο.

Με βάση τις παραπάνω θεωρίες κρίνεται απαραίτητη η διατύπωση και η παράθεση μερικών βασικών εννοιών και όρων, οι οποίες αποτελούν αρκετά χρήσιμα

εργαλεία για την κατανόηση των μελλοντικών κεφαλαίων του εγχειριδίου αυτού, ταυτόχρονα όμως και κίνητρο για παραπέρα μελέτη, για όσους θα ήθελαν να ασχοληθούν με μεγαλύτερο ενδιαφέρον για τις θεματικές αυτές ενότητες.

1.2. Η Γενική Θεωρία των Συστημάτων

Σύμφωνα με τον Miller (1975), η Γενική Θεωρία των Συστημάτων είναι ένα σύνολο αλληλοσχετιζόμενων ορισμών, παραδοχών και προτάσεων οι οποίες ασχολούνται με την πραγματικότητα, ως μια ολοκληρωμένη ιεραρχία οργάνωσης της ύλης και της ενέργειας.

Η Γενική Θεωρία των Συστημάτων σε γενικές γραμμές υποστηρίζει ότι, μολονότι ο κόσμος τον οποίο βιώνουμε είναι σε οποιονδήποτε βαθμό πολύπλοκος ή διαφορετικός, ανακαλύπτουμε σ' αυτόν πάντοτε ποικίλους τρόπους οργάνωσης και η οργάνωση αυτή είναι δυνατό να περιγραφεί από έννοιες και αρχές, οι οποίες είναι ανεξάρτητες από την συγκεκριμένη επικράτεια προς την οποία εμείς προσβλέπουμε. Με τον τρόπο αυτό, εάν δυνηθούμε να αποκαλύψουμε τους γενικούς αυτούς κανόνες που επικρατούν σε κάθε τύπο του συστήματος, καθιστάμεθα ικανοί να αναλύσουμε και να επιλύσουμε τα προβλήματα, τα οποία αναφύονται σε κάθε τομέα. Η προσέγγιση των συστημάτων αυτοδιακρίνεται από την περισσότερο παραδοσιακή αναλυτική προσέγγιση, δίνοντας έμφαση στις αντιδράσεις και τις διασυνδέσεις των διαφορετικών συστατικών του συστήματος. Μολονότι όμως, η προσέγγιση εξ υπαρχής διαλαμβάνει όλους τους τύπους των συστημάτων, στην πράξη εστιάζεται στα πλέον σύνθετα, προσαρμόσιμα και αυτορυθμιζόμενα συστήματα, δηλαδή στα οικοσυστήματα, τα οποία και θα μας απασχολήσουν.

Το «**σύνολο**», η «**τάξη**» και το «**σύστημα**» αποτελούν τους βασικότερους όρους της θεωρίας αυτής, ταυτόχρονα όμως, είναι τα σημεία εκκίνησης για την παραπέρα συζήτηση και αποσάφηση.

Ένα **σύνολο** είναι η συλλογή, σύμφωνα με την άποψη ή την γνώση μας, των διακριτών αντικειμένων ή των στοιχείων εκείνων, τα οποία μπορούν να ομαδοποιηθούν σ' ένα σύνολο (πχ. μολύβια, δένδρα, αριθμοί, κ.λ.π.). Κατά τούτο η Γενική Θεωρία των Συστημάτων, αν χρησιμοποιήσουμε ένα απλό, φυσικό τρόπο έκφρασης, αποτελεί ένα σύνολο σαφών καταστάσεων, ενώ, κατά ένα γενικότερο επιστημονικό τρόπο διατύπωσης, αυτή συνιστά μια θεωρητική αναλογία μοντέλων πραγματικών συστημάτων. Τέλος, σύμφωνα με την συλλογιστική της θεωρίας του συνόλου, αποτελεί ένα ξεκάθαρο υποσύνολο του συνόλου $X : X_s \subset X$.

Μια **τάξη** είναι ένα σύνολο, τα στοιχεία του οποίου διακρίνονται με βάση μια κοινή συνιστώσα. Η επιλογή των χαρακτηριστικών συνιστωσών και η ταξινόμηση των συνόλων των αντικειμένων σύμφωνα με τις συνιστώσες αυτές προέρχεται από μια **αφαιρετική** διαδικασία. Για παράδειγμα, ένα «άλογο» είναι μια τάξη στοιχείων που αναγνωρίζεται από διακριτές ζωολογικές συνιστώσες. Στα οικολογικά πρότυπα «παραγωγοί, καταναλωτές» και τα παρόμοια στοιχεία, ομαδοποιούνται σε διακριτές τάξεις στοιχείων – ήτοι φυτά, ζώα – σύμφωνα με τις **λειτουργικές** τους συνιστώσες, οι οποίες σχετίζονται με το πλέγμα της ροής ενέργεια / ύλη.

Ένα **σύστημα** είναι ένα σύνολο στοιχείων (ή μονάδων) με συγκεκριμένη κατάσταση, συνδεδεμένα μεταξύ τους με σχέσεις, οι οποίες είναι στενότερες από αυτές του περιβάλλοντός τους. Το σύνολο των σχέσεων μεταξύ των στοιχείων αυτών, αλλά και μεταξύ των καταστάσεων τους, συνιστά τη δομή των συστημάτων. Εξαιτίας των σχέσεων αυτών, ένα σύστημα είναι πάντοτε κάτι περισσότερο από το σύνολο των στοιχείων του, είναι ένα «**όλον**» (whole, Sachsse 1971). Η έννοια αυτή της ολότητας αναδύει ποιοτικά χαρακτηριστικά από την συμπεριφορά των λειτουργούντων ως

σύνολο στοιχείων του συστήματος και αποτελεί το **βασικό ολιστικό αξίωμα**. Τέτοια «όλα» είναι, για παράδειγμα, μια μελωδία ή ένα ποίημα, ένα μόριο νερού, ένα πλανητικό σύστημα, ένας όχλος ταραξιών, ή το σύστημα λογικών αριθμών, ανεξάρτητα των λογικών αισθητικών, φυσικών ή φυσιολογικών και λοιπών σχέσεων, οι οποίες συνιστούν το σύστημα.

Στο σημείο αυτό υπεισέρχεται και η έννοια του αλληλεπιδρώντος συστήματος. Ένα **αλληλεπιδρόν σύστημα** είναι μια ειδική τάξη συστημάτων, τα στοιχεία των οποίων συνδέονται (ή συζευγνύονται) μεταξύ τους με μια άμεση αμοιβαία επίδραση. Συνεπώς, εάν κάποιο στοιχείο ενός τέτοιου συστήματος επηρεάζεται, όλα τα υπόλοιπα θα εμπλακούν σ' αυτές τις αμοιβαίες επιδράσεις, ανεξάρτητα από τη φύση των δυνάμεων, οι οποίες επιδρούν στη σύζευξη των στοιχείων αυτών (Sachsse 1971). Ένα τέτοιο σύστημα είναι και το οικοσύστημα.

1.3. Βιοκυβερνητική

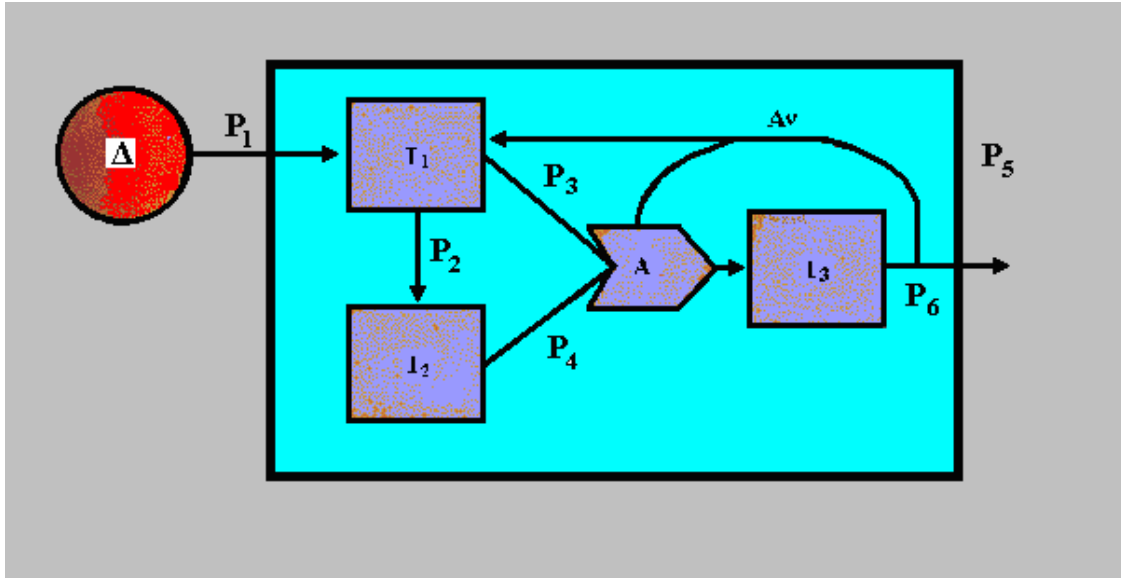
Βιοκυβερνητική, στην πλέον ευρεία έννοια της, ονομάζεται η επιστήμη της συμπεριφοράς της αλληλεπίδρασης των βιοσυστημάτων και είναι κατά συνέπεια, στενά συνδεδεμένη με την Γενική Θεωρία των Συστημάτων (Naveh 1988).

Σύμφωνα με αυτή, η δομή ή η οργάνωση ενός βιοσυστήματος αποτελεί το σύνολο των σχέσεων και των συσχετισμών, οι οποίοι συνδυάζουν τα καθέκαστα στοιχεία του με όλες τις **ισομορφικές** τους σχέσεις. Ασχολείται με την δυναμική των βιοσυστημάτων, στα οποία οι παράγοντες της ενέργειας, της ύλης και οι σχέσεις μεταξύ των στοιχείων της πληροφόρησης περιγράφονται ως **συζεύξεις**. Οι συνιστώσες αυτές διακρίνονται ως «**μαύρα κουτιά**», από τα οποία λαμβάνονται υπόψη μόνο οι σχέσεις εισροής και εκροής τους και στην περίπτωση που κάποια συγκεκριμένη εκροή ενός στοιχείου είναι ταυτόχρονα και η εισροή ενός άλλου συζευγνύονται.

Οι ισομορφικές σχέσεις είναι αναλογίες στη δομή του συνόλου μιας ομάδας βιοσυστημάτων τα στοιχεία των οποίων ενώνονται με όμοιες συζεύξεις, ανεξάρτητα των διαφορετικών ενεργητικών και υλικών πραγματώσεων. Εάν διευθετήσουμε δύο συστήματα, A και B με σύνολα στοιχείων $A=\beta_1, \beta_2, \beta_3$ με τέτοιο τρόπο ώστε, το ένα να είναι η εικόνα του άλλου, τότε οι υφιστάμενες σχέσεις ισοδυναμίας θεωρούνται **ομοιομορφικές** και το φαινόμενο **ομοιομορφία**. Είναι δηλαδή, η εικόνα του κάθε προϊόντος σύζευξης του A, αντανάκλαση προς ένα όμοιο προϊόν σύζευξης του B. Εάν όμως, η διευθέτηση αυτή οδεύσει προς δύο κατευθύνσεις, κάτι το οποίο ωσαύτως είναι πιθανόν να συμβεί, ως συνέπεια θα προκύψει οι σχέσεις ισοδυναμίας των δομικών ιδιοτήτων αμοιβαίων των βιοσυστημάτων να καταστούν ακόμη πιο στενές και περισσότερο τέλειες. Τις σχέσεις αυτές ονομάζουμε **ισομορφικές** και το φαινόμενο **ισομορφία**. Έτσι, αν πάρουμε ως παράδειγμα, το περίγραμμα ενός συγκεκριμένου οικοσυστήματος, αυτό θεωρείται και είναι ισομορφικό ως προς τις πραγματικές κατά χώρο σχέσεις μεταξύ των διαφορετικών στοιχείων του οικοσυστήματος αυτού, ενώ οι τροφικές σχέσεις στις τροφικές αλυσίδες μεταξύ των αρπακτικών και των θηραμάτων τους είναι πάντα ομοιομορφικές και μόνο ο αμοιβαίος κανιβαλισμός μπορεί να περιγραφεί ως ισομορφικός.

Αυτές οι σχέσεις ισοδυναμίας μπορούν να χρησιμοποιηθούν στα οικοσυστήματα για την δημιουργία δομικών προτύπων (μοντέλων). Σ' ένα ομοιομορφικό μοντέλο ενός οικοσυστήματος τα στοιχεία του είναι δυνατόν να αναπαρασταθούν στο επιθυμητό επίπεδο της διάκρισης των τάξεων, των διαμερισμάτων ή των υποσυστημάτων, όπως αυτά εμφανίζονται με τη μορφή συμβόλων, γραμμάτων κ.λ.π. Αντιθέτως, στα ισομορφικά μοντέλα οι δυναμικές τους σχέσεις σχεδιάζονται σε πίνακες ροής. Το μοντέλο του οικοσυστήματος της **Εικόνας 1.1**, είναι ένας συνδυασμός αμοιβαίων.

Η πληροφοριακή σύζευξη λαμβάνει χώρα στα οικοσυστήματα τα οποία ρυθμίζονται με την Βιοκυβερνητική, και μέσω αυτής καθίστανται διαφοροποιημένα από τα φυσικά συστήματα ως προς την ικανότητά την οποία επιδεικνύουν στο επίπεδο της διαδικασίας και ανταλλαγής της πληροφορίας. Θα πρέπει να τονιστεί ότι αυτές οι πληροφοριακές διαδικασίες, παρότι δεσμεύονται στη μεταφορά ενέργειας / ύλης, έχουν διαφορετικές ποιότητες και συνεπώς, δεν είναι αφαιρετικές ως προς το τελευταίο.

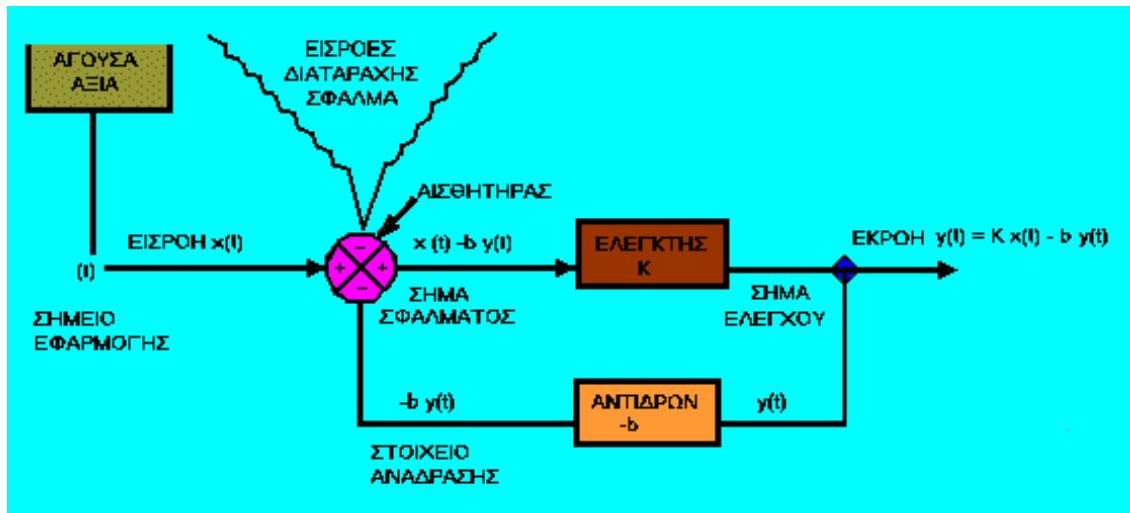


Εικόνα 1.1. Ένα διάγραμμα συστημάτων το οποίο παρουσιάζει τις πέντε βασικές συνιστώσες που είναι πρωταρχικής σημασίας για την κατασκευή μοντέλων οικοσυστημάτων. Δ =δυνάμεις, I = ιδιότητες, P =διάυλοι ροής, A =Αλληλεπιδράσεις και A_v =Αναδράσεις.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Odum (1997).

Ένα σημαντικό εργαλείο για την υλοποίηση αυτής της κυβερνητικής ρύθμισης αποτελεί η **σύζευξη ανάδρασης** (feedback coupling), ή η ανάδραση, όπως θα αναφέρεται του λοιπού στα επόμενα κεφάλαια του βιβλίου. Σε αντίθεση με τις αιτιατές γραμμικές σχέσεις, στις οποίες το ένα μέρος επηρεάζει το άλλο, χωρίς όμως να συμβαίνει το αντίθετο, όπως αυτές εκφράζονται στη μεν επιστήμη της φυσικής με τη σχέση αιτία \longrightarrow αποτέλεσμα, και στην επιστήμη της ψυχολογία; με τη σχέση ερέθισμα \longrightarrow αντίδραση, εκφράζονται στην κυβερνητική κυρίως με τη μορφή αμοιβαίων αιτιατών αποτελεσμάτων \longleftrightarrow , όπου το κάθε ένα μέρος επηρεάζει το άλλο. Έτσι, στα ρυθμιζόμενα από την κυβερνητική συστήματα, οι τιμές εκροής επιδρούν ξανά ή καλύτερα αναδρούν επί των τιμών εισροής του συστήματος, δημιουργώντας κύκλους ανάδρασης, τους οποίους μπορούμε να διακρίνουμε σε **θετικούς** και σε **αρνητικούς**.

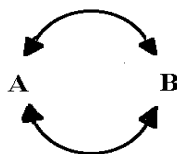
Στις θετικές συζεύξεις ανάδρασης το αποτέλεσμα και η παρενέργειά του αποτελέσματος δρουν στην ίδια κατεύθυνση και επαυξάνουν το ένα το άλλο, είτε αυξάνοντας (η περίπτωση αυτή συμβολίζεται με το +), είτε μειώνοντας (συμβολίζεται με -) το ένα το άλλο. Για παράδειγμα, όσο μεγαλύτερο είναι το ποσοστό των ανθρώπων οι οποίοι ευρίσκονται στην γόνιμη ηλικία ενός πληθυσμού (A), τόσο μεγαλύτερος θα είναι αριθμός των βρεφών (B), τα οποία είναι δυνατόν να συλληφθούν και να γεννηθούν και, εάν γεννηθούν περισσότερα παιδιά, τόσο ταχύτερα θα αυξηθεί ο πληθυσμός ξανά, διότι περισσότεροι άνθρωποι θα φτάσουν με τη σειρά τους στο επίπεδο γονιμότητας.



Εικόνα 1.2. Κλειστό σύστημα ελέγχου αρνητικής ανάδρασης. Χωρίς τη σύζευξη ανάδρασης της εκροής $y(t)$ από την εισροή $x(t)$ θα είχαμε $Kx(t)$, αλλά λόγω του «κέρδους» της ανάδρασης από τον αντιδρώντα, η εκροή είναι $y(t) = Kx(t) - b y(t)$.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Naveh (1988).

Από την άλλη μεριά, στις αρνητικές συζεύξεις ανάδρασης το αποτέλεσμα της εισροής και το αποτέλεσμα της εκροής αντιτίθεται το ένα απέναντι στο άλλο και με τον τρόπο αυτό ελέγχουν και ακυρώνουν το ένα το άλλο. Ένα απλό παράδειγμα της αρνητικής ανάδρασης είναι η περίπτωση του δυναμικού ισοζυγίου το οποίο αναφέρεται στην δυναμική των πληθυσμών των αλεπούδων και των αγριοκουνελιών. Όσο περισσότερα αγριοκούνελα (A) υπάρχουν σ' ένα βιότοπο, τόσο περισσότερες αλεπούδες (B) είναι δυνατόν να τα θηρεύσουν. Αλλά, εάν προστεθούν ακόμη περισσότερες αλεπούδες, τότε περισσότερα αγριοκούνελα θα υποστούν την αρπακτική δράση των αλεπούδων με συνέπεια ο αριθμός τους θα μειωθεί. Το γεγονός αυτό όμως, θα επιδράσει στον πληθυσμό των αλεπούδων που και αυτές με τη σειρά τους θα μειωθούν και σε τελευταία ανάλυση, αυτό θα αποτελέσει την απαρχή της αποκατάστασης ενός μεγαλύτερου πληθυσμού των αγριοκουνελιών.



Στα βιοτικά συστήματα, η ικανότητα της διατήρησης ενός δυναμικού ισοζυγίου ή της ομοιόστασης (homeostasis), ως σύνολο, διασφαλίζεται από ένα μεγάλο αριθμό από στενά αλληλεπιδρώντες νευρικούς, ενδοκρινολογικούς (ορμονικούς) και νευροενδοκρινολογικούς κυβερνητικούς μηχανισμούς ρύθμισης της ανάδρασης. Αυτοί είναι ιεραρχικά διευθετημένοι και χρησιμοποιούν την χημική ή την ηλεκτρική ενέργεια, ή και αμφότερες, ως σημεία πληροφόρησης της ανάδρασης.

Κάθε φυσική, χημική, δημογραφική ή άλλη μεταβλητή, όπως φαίνεται στην **Εικόνα 1.2**, έχει μια επιθυμητή τιμή αναφοράς εισροής ή ένα σημείο αναφοράς, η οποία της παρέχεται ως κατευθυντήρια τιμή από ένα υψηλότερο σύστημα ελέγχου. Η επιθυμητή αυτή τιμή (t) μπορεί να διατηρηθεί σταθερή από ένα **αισθητήρα** (sensor), ο οποίος στα βιοσυστήματα ονομάζεται **αποδοχέας** (receptor) και ο οποίος ανταποκρινόμενος σε κάθε απόκλιση ή σφάλμα, το οποίο εισάγεται από το περιβάλλον μέσω των παραγόντων διαταραχής, ενεργοποιεί ένα κέντρο ρύθμισης, μέσω ενός

σήματος σφάλματος, τον **ελεγκτή** (controller) (K), ως διαφορά μεταξύ της πραγματικής και της επιθυμητής τιμής $X(t) - (t)$ και μετασχηματίζεται σ' ένα σήμα ελέγχου. Το σήμα αυτό λαμβάνεται από έναν **αντιδρώντα** (effector), ή από ένα μετασχηματιστή ανάδρασης, ο οποίος, μέσω των στοιχείων ανάδρασης, αποστέλλει την εκροή του πίσω στον αισθητήρα και τοιουτοτρόπως, με διαδοχική προσέγγιση, διορθώνει το σφάλμα. Αυτό καταγράφεται ως το άθροισμα, ή η διαφορά (-b) μεταξύ των δύο σημάτων, έτσι ώστε, η τελική εκροή $y(t)$, αντί να είναι $K X (t)$, να έχει «κερδίσει» από την σύζευξη της ανάδρασης.

Ενώ στα αρχικά στάδια ανάπτυξης της Κυβερνητικής, δόθηκε έμφαση κυρίως στις αρνητικές συζεύξεις ανάδρασης, θεωρούμενες αυτές ως αντιδρώσες αποκλίσεις, ισορροπούσες και συνεπώς σταθεροποιούσες τις διαδικασίες αμοιβαίας πρόκλησης, σε μεταγενέστερα στάδια η προσοχή εστιάστηκε στις διαδικασίες της διεύρυνσης της αμοιβαίας πρόκλησης των κύκλων θετικής ανάδρασης (Maruyama 1963, 1976). Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, η αυτοοργάνωση επιτυγχάνεται και μπορεί να διατηρηθεί με τις διαδικασίες των αντιδρώντων αποκλίσεων της αυτοσταθεροποίησης. Έτσι, στην εξέλιξη των βιοσυστημάτων η βασική αρχή της αυτοοργάνωσης μπορεί του λοιπού να εξηγηθεί με κύκλους θετικής ανάδρασης, οι οποίοι αυξάνουν την ανομοιογένεια, και συνεπώς την αρνητική εντροπία και την πληροφόρηση.

1.4. Η οικολογική ιεραρχία

Έχοντας εξετάσει μερικές από τις βασικές έννοιες αλλά και κάποιες πρόσφατες απόψεις της Θεωρίας των Γενικών Συστημάτων και της Βιοκυβερνητικής, φτάνουμε στον τρίτο ακρογωνιαίο λίθο της θεωρίας των Οικοσυστημάτων ως Επιστήμης ασχολούμενης με τα ανθρώπινα οικοσυστήματα που είναι η ανθρώπινη Οικοσυστηματολογία. Για το σκοπό αυτό είναι χρήσιμο και απαραίτητο να ξεκινήσουμε με την Οικολογική ιεραρχία.

Στην οικολογία ο όρος **πληθυσμός**, είναι ένας όρος, ο οποίος αρχικά επινοήθηκε για να υποδηλώσει μια ομάδα ανθρώπων, στην συνέχεια όμως διευρύνθηκε, για να συμπεριλάβει ομάδες ανεξάρτητων ατόμων οποιωνδήποτε ειδών, οι οποίες διαβιώνουν μαζί σε μια επιλεγμένη περιοχή (**Εικόνα 1.3**). Στον ενικό αριθμό, ένας πληθυσμός είναι μια ομάδα οργανισμών ομοίων ειδών, οι οποίοι πολλαπλασιάστηκαν και ανατράφηκαν μαζί, ενώ στον πληθυντικό αριθμό οι πληθυσμοί μπορεί να περιλαμβάνουν ομάδες οργανισμών διαφορετικών ειδών που συνδέονται με μια κοινή καταγωγή ή ένα κοινό βίοτοπο (πχ. φυτικοί πληθυσμοί, πληθυσμοί πτηνών, πληθυσμοί πλαγκτόν).

Η **κοινότητα** στην οικολογία χρησιμοποιείται με την έννοια της **βιοτικής κοινότητας** ή της **βιοκοινότητας**, ώστε σ' αυτή να συμπεριληφθούν όλοι οι πληθυσμοί που διαβιώνουν σε μια επιλεγμένη περιοχή. Η κοινότητα και το μη βιοτικό (αβιοτικό) περιβάλλον λειτουργούν μαζί ως ένα **οικολογικό σύστημα** ή αλλιώς ως ένα **οικοσύστημα**. Ένας παράλληλος όρος, ο οποίος χρησιμοποιείται συχνά στην Γερμανική και την Ρωσική βιβλιογραφία είναι ο όρος **biogeocoenosis** (βιογεωσυνένωση), ο οποίος είναι εύκολα για μας να μεταφραστεί ως «η ζωή και η γη λειτουργούν μαζί».

Ομάδες οικοσυστημάτων μαζί με τις δημιουργίες των ανθρώπων συνιστούν τα **τοπία**, τα οποία με τη σειρά τους αποτελούν μεγάλες περιφερειακές μονάδες (τόσο γεωγραφικές, όσο και φυσικές περιοχές), οι οποίες ονομάζονται **βιώματα** (π.χ. ένας ωκεανός, μια εκτεταμένη ποολιβαδική έκταση). Οι μεγάλοι ωκεανοί και οι ήπειροι θεωρούνται **βιογεωγραφικές περιοχές**, και σε κάθε μια από αυτές αποτυπώνεται η δική της χλωρίδα και η δική της πανίδα. **Βιόσφαιρα** είναι ο ευρύτερα χρησιμοποιούμενος όρος για όλα τα ευρισκόμενα επί της Γης οικοσυστήματα, τα οποία λειτουργούν σε μια

παγκόσμια κλίμακα, κατά ένα συνολικό τρόπο. Ο όρος **οικόσφαιρα** χρησιμοποιείται συχνά ως συνώνυμος όρος με την βιόσφαιρα, πλην όμως τα εγχειρίδια της επιστήμης του περιβάλλοντος κάνουν την ακόλουθη διάκριση: βιόσφαιρα = όλη η επίγεια ζωή (όλες οι κοινότητες) και οικόσφαιρα = όλη η επίγεια ζωή και τα επιδρόντα μη έμβια υλικά (όλα τα οικοσυστήματα).

Στην οικολογική ιεραρχία, όλα τα επίπεδα εμπεριέχουν ζωή και βιολογικές διαδικασίες, ώστε με βεβαιότητα μπορούμε να θεωρήσουμε ότι η βιόσφαιρα είναι ένα κομμάτι από τη Γη, στο οποίο οι οργανισμοί μπορούν να ζήσουν, με άλλα λόγια, τα βιολογικά κατοικήσιμα έδαφος, αέρας και νερό. Η βιόσφαιρα ή καλύτερα οικόσφαιρα συγχωνεύεται ανεπαίσθητα, δηλαδή χωρίς διακριτά όρια με την **λιθόσφαιρα** (τα πετρώματα, τα ιζήματα, τον φλοιό και τον πυρήνα της γης), την **υδρόσφαιρα** (επιφανειακό και υπεδάφιο νερό) και την **ατμόσφαιρα**, τις άλλες μείζονες υποδιαιρέσεις του διαστημόπλοιου που ονομάζεται Γη.

1.5. Έλεγχοι στην οικολογική ιεραρχία

Σύμφωνα με την **υπόθεση της Γαίας**³ (Gaia hypothesis), η βιόσφαιρα είναι ένα **κυβερνητικό** (cybernetic) ή **αυτοελεγχόμενο σύστημα**, με υψηλό βαθμό ολοκλήρωσης και αυτοοργάνωσης. Η κυβερνητική στο επίπεδο της βιόσφαιρας όμως, δεν πραγματοποιείται από εξωτερικούς, προσανατολισμένους στο συγκεκριμένο σκοπό ελέγχους, όπως θεωρούνται αυτοί, οι οποίοι επιτελούνται από τους θερμοστάτες και τους χημιοστάτες ή από κάποιες άλλες συσκευές ανάδρασης, δηλαδή τις συσκευές οι οποίες χρησιμοποιούνται για τον έλεγχο της θερμοκρασίας και των άλλων συνθηκών οι οποίες επικρατούν σε μια οικία. Ο έλεγχος είναι μάλλον εσωτερικός και διαχέεται στα υποσυστήματα, περιλαμβάνοντας εκατοντάδες χιλιάδες κυκλικές αναδράσεις και συνεργατικές αντιδράσεις όπως, για να αναφέρουμε ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα, το μικροβιακό δίκτυο, το οποίο ελέγχει τον κύκλο του αζώτου (βακτήρια αζωτοδέσμευσης).

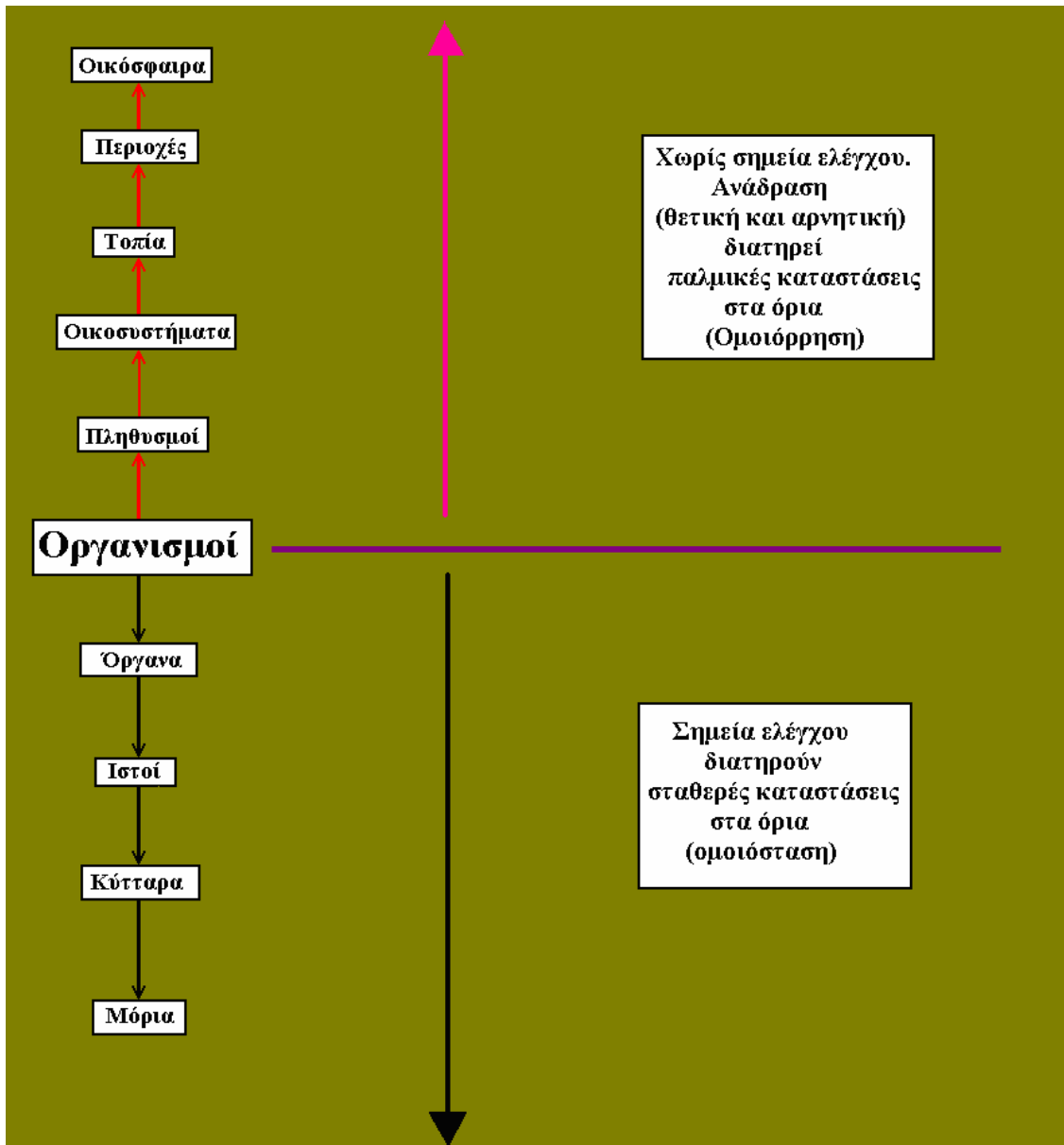
Στην **Εικόνα 1.3** παρουσιάζεται η αντίθεση μεταξύ αυτών των δύο τύπων των ελέγχων στην οικολογική ιεραρχία. Στο επίπεδο του οργανισμού, οι νευρικοί, οι ορμονικοί και οι γενετικοί μηχανισμοί διατηρούν ένα πολύ σφικτό έλεγχο στην

³ Η υπόθεση της Γαίας (Gaia hypothesis) είναι η άποψη την οποία διατύπωσε ο Lovelock (1979). Αυτός ισχυρίζεται ότι, «η βιόσφαιρα είναι μια αυτορυθμιζόμενη οντότητα η οποία έχει την ικανότητα να διατηρεί τον πλανήτη μας υγιή μλέγχοντας το χημικό και το φυσικό περιβάλλον». Με άλλα λόγια, η Γη είναι ένα υπεροικοσύστημα (όχι όμως και ένας υπεροργανισμός, αφού η ανάπτυξή της δεν είναι γενετικά ελεγχόμενη) με πολυάριθμες λειτουργίες αντίδρασης και τροχιές ανάδρασης, οι οποίες μετριάζουν τις ακραίες θερμοκρασίες και διατηρούν την χημική σύνθεση της ατμόσφαιρας και των ωκεανών σχετικά σταθερή. Επίσης, και αυτό είναι το αντιφατικό της υπόθεσης, η βιοτική κοινότητα παίζει τον μεγαλύτερο ρόλο στη βιοσφαιρική ομοιόσταση και οι οργανισμοί άρχισαν να επιβάλλουν τον έλεγχο πριν από περισσότερα από τρία δισεκατομμύρια έτη, αμέσως μόλις εμφανίστηκε η πρώτη μορφή ζωής.

Για να αποδώσουμε «τα του Καίσαρος, τω Καίσαρι», η αντίθετη υπόθεση λέγει ότι η απόλυτες γεωλογικές (αβιοτικές) διαδικασίες ήταν εκείνες οι οποίες δημιούργησαν τις ευνοϊκές συνθήκες για τη ζωή, η οποία ακολούθως σχεδόν προσαρμόστηκε στις συνθήκες αυτές.

Λεπτομέρειες στο τέταρτο κεφάλαιο του δεύτερου μέρους.

ανάπτυξη και τις σωματικές λειτουργίες. Πάνω από το επίπεδο του οργανισμού, ο έλεγχος από τη θετική και την αρνητική ανάδραση είναι πολύ λιγότερο ακριβής, έτσι ώστε, μόλις προσεγγίζονται τα όρια να εμφανιστεί η ανάδραση τότε, η τάση είναι να επικρατήσει μια παλμική μάλλον κατάσταση, παρά μια σταθερή τοιαύτη.



Εικόνα 1.3. Ιεραρχία οργανισμού - οικοσυστήματος και κυβερνητική. Συγκρινόμενη η κυβερνητική με τους ισχυρούς ελέγχους στο επίπεδο του οργανισμού και πιο κάτω, η οργάνωση και η λειτουργία από το οικοσύστημα και πάνω ρυθμίζεται πολύ λιγότερο σφικτά με περισσότερη παλμική και χαοτική συμπεριφορά, αλλά ελέγχονται κατά το μάλλον ή ήττον από εναλλασσόμενες θετικές και αρνητικές αναδράσεις, με άλλα λόγια, εμφανίζουν **ομοιόρρηση** καθώς αντιτίθενται στην **ομοιόσταση**. Η αποτυχία της κυβερνητικής στο να αναγνωρίσει τη διαφορά αυτή κατέληξε σε μεγάλη σύγχυση σχετικά με το πραγματικό γεγονός της «ισορροπίας της φύσης».

Ο Waddington (1975), δημιούργησε τον όρο **ομοιόρρηση** (homeorhesis), χρησιμοποιώντας τις Ελληνικές λέξεις **όμοιος** και **ροή**, θέλοντας αυτός να αποδώσει την διατήρηση της ροής και να καταδείξει την εξελικτική και την οικολογική

σταθερότητα, η οποία βρίσκεται στον αντίποδα της **ομοιόστασης** (homeostasis) [όμοιος και ίσταμαι], τον ευρέως χρησιμοποιούμενο όρο για την φυσιολογική σταθερότητα στο επίπεδο του οργανισμού.

Θα έπρεπε να θεωρείται πολύ λογικό το γεγονός ότι, εμείς οι άνθρωποι δεν μπορούμε να αντιληφθούμε και να κατανοήσουμε πλήρως τη βίωση, αν σκεφτούμε βέβαια ότι, δεν είμεθα εμείς που την έχουμε δημιουργήσει, πόσο μάλλον, αφού δεν έχουμε καταφέρει ακόμη να κατασκευάσουμε ένα απλοποιημένο βιολογικά ελεγχόμενο σύστημα, το οποίο θα υποστηρίζει τη ζωή σ' ένα διαστημικό ταξίδι. Έχουμε πολλά να μάθουμε για το τι πράγματι συμβαίνει στα αδιαπέραστα από το γυμνό μάτι δίκτυα των ωκεανών και των «καστανών ζωνών» των εδαφών και των ιζημάτων, τα οποία καθορίζουν πότε, που και σε ποιο ρυθμό τα χημικά στοιχεία ανακυκλώνονται και τα αέρια ανταλλάσσονται. Ο Lovelock (1979) παραδέχεται ότι η «αναζήτηση της Γης» (δηλαδή η απόδειξη της υπόθεσης) θα είναι μακρά και δύσκολη, αφού τόσο πολλές διαδικασίες θα έπρεπε να συμπεριληφθούν στο δίκτυο ελέγχου ενός τέτοιου μεγέθους.

Εξαιτίας της απουσίας των σημείων αναφοράς, πολλοί επιστήμονες είναι πολύ σκεπτικιστές στο ότι τα οικοσυστήματα και η βίωση λειτουργούν πράγματι ως κυβερνητικά συστήματα, μολονότι οι περισσότεροι αποδέχονται την θέση ότι, στον έλεγχο της χημείας της ατμοσφαιράς και των ωκεανών τους μεγαλύτερους ρόλους παίζουν οι οργανισμοί (Keer 1988). Το γεγονός ότι από καιρού εις καιρόν έχουν συμβεί καταστροφικά γεγονότα, όπως π.χ. η συντριβή των κομητών στη γη, οι μαζικές ηφαιστειακές εκρήξεις και οι παγετώνες, αυτά έχουν προκαλέσει την δημιουργία ερωτηματικών σχετικά με την ομοιόσταση του πλανήτη μας. Όμως, παρά την απώλεια ειδών, κατά την διάρκεια των γεωλογικών και κοσμικών αυτών μεταβολών, η ζωή, όχι μόνο διατηρήθηκε στον πλανήτη, αλλά συνέχισε να διαφοροποιείται και να παίζει ένα ρόλο στην αποκατάσταση ευνοϊκών συνθηκών για τον εαυτόν της. Παρά ταύτα, ακριβώς επειδή η βίωση έχει επιδείξει σε παρελθόντα έτη την ελαστική σταθερότητα να ανακάμπτει, δεν υφίσταται κανένας λόγος να είναι αυτάρεσκη για την ελαστικότητα των σύγχρονων συστημάτων υποστήριξης της ζωής. Οι άνθρωποι, ως ένα πληθυσμιακό είδος και αυτοί, είναι ευνόητο ότι δεν θα έπρεπε να επιβιώσουν, ύστερα από μια καταστροφή, η οποία συντελέστηκε με υπαιτιότητά τους, όπως για παράδειγμα ένας πυρηνικός πόλεμος ή η τοξικοποίηση των ωκεανών. Αλλ' όμως, αν καταφέρουν και επιβιώσουν, όλα τα ανθρώπινα επιτεύγματα, τόσο πολιτισμικά με προβολή στο διηνεκές, όσο και της απλής καθημερινής ζωής, επιτεύγματα τα οποία με τόσο κόπο και με τόσες προσπάθειες υλοποιήθηκαν, θα χαθούν.

1.6. Εφαρμογές της θεωρίας της ιεραρχίας

Τα φαινόμενα της ιεραρχικής οργάνωσης, της λειτουργικής ενσωμάτωσης, της ομοιόστασης και της ομοιόρρησης υποδηλώνουν ότι μπορούμε να αρχίσουμε τη μελέτη της οικολογίας σε οποιοδήποτε από τα ποικίλα επίπεδα, χωρίς να χρειάζεται προηγουμένως να μάθουμε οτιδήποτε απαιτείται, ώστε να γίνουμε κοινωνοί με τα πλησιέστερα σχετικά επίπεδα.

Η αναφερόμενη πρόκληση συνίσταται στην αναγνώριση του μοναδικού χαρακτήρα του επιλεγέντος επιπέδου και στην επινόηση, στη συνέχεια, των κατάλληλων μεθόδων της μελέτης ή/και της δράσης. Άλλωστε, είναι αυτονόητο ή τουλάχιστο πολύ εύκολο να γίνει κατανοητό ό,τι, για τη μελέτη των διαφόρων επιπέδων της βιολογικής οργάνωσης απαιτούνται διαφορετικές διαδικασίες και διαφορετικά εργαλεία. Έτσι για παράδειγμα, για μεν τη μελέτη στο επίπεδο των ειδών με την μέθοδο της διενέργειας δειγματοληψίας των διαφόρων ειδών εντόμων ενός αλμυρού έλους, ένα

απλό δίκτυο είναι αρκετό, ενώ για την μελέτη στο επίπεδο της βιοκοινότητας, είναι εύλογο να απαιτείται ένας περισσότερο πολύπλοκος και πιο ακριβός εξοπλισμός.

Επίσης, για να αποκτήσουμε χρήσιμες απαντήσεις πρέπει να θέσουμε και τα ανάλογα σωστά ερωτήματα. Πολλές φορές οι προσπάθειές μας να επιλύσουμε ένα περιβαλλοντικό πρόβλημα αποτυγχάνει ή συχνά έχει ανεπιθύμητο ή απροσδόκητο αποτέλεσμα, για δύο λόγους. Πρώτον, διότι έχει υποβληθεί ένα λανθασμένο ερώτημα, και δεύτερον, διότι έχουμε εστιάσει το ενδιαφέρον μας σε λανθασμένο επίπεδο. Για παράδειγμα, ψάχνοντας στο νερό για τη αιτία του θανάτου ενός ψαριού, είναι δυνατόν ο παράγοντας ο οποίος προκάλεσε τον θάνατο του ψαριού να αποκαλυφθεί, αλλά η ανακάλυψη του παράγοντα μπορεί να μην εμποδίσει τους μελλοντικούς θανάτους άλλων ψαριών, στην πιθανολογούμενη περίπτωση, κατά την οποία η πηγή του δηλητηρίου προέρχεται από κάποιο άλλο μέρος του περιβάλλοντος τοπίου, έξω από το νερό.

1.7. Είδη οικοσυστημάτων

Όταν το ανθρώπινο μυαλό έρχεται αντιμέτωπο με μια πληθώρα οντοτήτων, όπως ας πούμε ένα σύνολο βιβλίων ή άλλων ειδών ή ακόμη εργασιών, οι οποίες πρέπει να διεκπεραιωθούν στο γραφείο ή το εργοστάσιο, τις οντότητες αυτές πασχίζει να τις τοποθετήσει σε μια σειρά αξιολόγησης ή πιο απλά να τις ταξινομήσει. Οι οικολόγοι δεν έχουν καταλήξει ακόμη στο να ομοφωνήσουν ή τουλάχιστο να συμφωνήσουν, σ' ένα οποιοδήποτε σχήμα ταξινόμησης των τύπων των οικοσυστημάτων, ή τουλάχιστο να καταλήξουν σε μια πρώτη βάση πάνω στην οποία θα μπορούσαν να τοποθετηθούν τα οικοσυστήματα, και η βάση αυτή να είναι η αρμόζουσα. Άλλωστε, πολλές και ποικίλες τροποποιητικές απόψεις και διευθετήσεις μπορεί να καθοδηγήσουν στην ολοκλήρωση ενός τέτοιου εγχειρήματος. Μια καλή βάση για την ταξινόμηση των οικοσυστημάτων μπορούν να αποτελέσουν τα δομικά ή/και τα λειτουργικά χαρακτηριστικά τους. Έτσι, με βεβαιότητα θα μπορούσαμε να ισχυριστούμε ότι, οι διάφοροι τρόποι ταξινόμησης των οικοσυστημάτων σχετίζονται με τον βαθμό ανταπόκρισης, τον οποίον αυτά δύνανται να επιδείξουν στην επίδραση διαφόρων παραμέτρων, οι οποίοι εξαρτώνται από την δομή και την λειτουργία τους.

Για να προσθέσουμε ένα λιθαράκι στο οικοδόμημα της ταξινόμησης θεωρούμε ως τις πλέον επιτυχημένες τις διευθετήσεις που προτείνονται από τον Odum (1997), ο οποίος, από το σύνολο των λύσεων που προτείνονται, προκρίνει την ταξινόμηση των οικοσυστημάτων, είτε με βάση τα βιώματα, είτε τις οικολογικές περιοχές, είτε την ενέργεια. Από τους παραπάνω τρόπους ταξινόμησης εκείνος στον οποίο θα βασίσουμε την περιγραφή των φυσικών χερσαίων οικοσυστημάτων του τρίτου μέρους του βιβλίου αυτού, είναι αυτός των βιωμάτων. Τέλος, και ο προτεινόμενος από τον Ντάφη (1979) τρόπος ταξινόμησης, κρίνεται σκόπιμο αλλά και ταυτόχρονα υποχρέωσή μας απέναντι στην πληρότητα της αντικειμενικής παράθεσης απόψεων και σκέψεων, να παρουσιαστεί στο κεφάλαιο αυτό.

1.7.1. Οικοσυστήματα με βάση τα βιώματα

Το σχήμα της ταξινόμησης με βάση τα βιώματα είναι ένα ευρέως χρησιμοποιούμενο σύστημα, το οποίο βασίζεται σε ευδιάκριτα, εσαεί παρόντα **δομικά μακρο-χαρακτηριστικά**. Έτσι, στα φυσικά χερσαία περιβάλλοντα, αυτή η οποία προβάλλει ως ένα εύκολα αναγνωρίσιμο μακρο-χαρακτηριστικό είναι η βλάστηση, χαρακτηριστικό το οποίο «ενσωματώνει» οργανισμούς, εδάφη και κλίματα. Αντίθετα,

στα υδάτινα περιβάλλοντα, όπου τα φυτά δυνατό να μην είναι ευδιάκριτα, βάζουν τα θεμέλια για την αναγνώριση και ταξινόμηση των οικοσυστημάτων τα κυρίαρχα φυσικά χαρακτηριστικά. Τα οικοσυστήματα όμως αυτά δεν θα αποτελέσουν αντικείμενο του βιβλίου αυτού.

Οι μείζονες τύποι των φυσικών χερσαίων οικοσυστημάτων της βιόσφαιρας, με τους οποίους θα ασχοληθούμε αναλυτικά στο Τρίτο Μέρος του βιβλίου, βασίζονται στην επιλογή την οποία κάναμε, να θεωρηθούν τα βιώματα ως οι άξονες της ταξινόμησης.

1.7.2. Οικοσυστήματα με βάση τις οικολογικές περιοχές

Ένα άλλο σχήμα ταξινόμησης που είναι μάλιστα ευρύτερα διαδεδομένο, χρησιμοποιεί ως βασικό εργαλείο τις **οικοπεριοχές** ή τις **οικολογικές περιοχές** (ecoregions). Περιοχές, οι οποίες είναι βασισμένες σ' ένα συνδυασμό φυσικών και γεωγραφικών παραμέτρων, όπως θα μπορούσαμε να αναφέρουμε για παράδειγμα «την οικολογική περιοχή των Αππαλάχιων ορέων» ή «την οικολογική περιοχή του Δέλτα του Μισισσιπή», περιπτώσεις οι οποίες χαρακτηριστικά αναφέρονται από τον Bailey (1995).

1.7.3. Οικοσυστήματα με βάση την ενέργεια

Η **ενέργεια** μας παρέχει μια εξαιρετική αφετηρία εκκίνησης για τον καθορισμό ενός άλλου τρόπου ταξινόμησης, της λειτουργικής ταξινόμησης των οικοσυστημάτων, αφού αυτή θεωρείται και είναι, ο κοινός παρανομαστής για όλα τα οικοσυστήματα, τα φυσικά και τα τροποποιηθέντα από τον άνθρωπο ή τα ανθρωπογενή.

Το τοπίο, όπως είναι άλλωστε γνωστό, διαιρείται σε τρία περιβάλλοντα ήτοι: το **αναπτυγμένο**, το **καλλιεργημένο** και το **φυσικό περιβάλλον**. Τα τρία αυτά περιβάλλοντα κατηγοριοποιούνται, κάτω από το πρίσμα της χρήσης της ενέργειας, σε τρεις ομάδες οικοσυστημάτων, οι οποίες αντίστοιχα είναι:

1. τα οικοσυστήματα τα οποία χρησιμοποιούν ως κύρια και βασική ενέργεια τα ορυκτά καύσιμα,
2. τα οικοσυστήματα τα οποία χρησιμοποιούν μεν ως βασική την ηλιακή ενέργεια, αλλά ταυτόχρονα επιδοτούνται και από τον άνθρωπο, και
3. τα οικοσυστήματα τα οποία χρησιμοποιούν αποκλειστικά και μόνο ως κύρια πηγή, την ηλιακή ενέργεια.

A. Μη επιδοτούμενα φυσικά οικοσυστήματα λειτουργούντα με βάση την ενέργεια η οποία παρέχεται από τον ήλιο

Τα οικοσυστήματα αυτά είναι εκείνα τα οποία λειτουργούν βασιζόμενα πλήρως ή σχεδόν πλήρως, στην ηλιακή ενέργεια, όπως είναι π.χ. οι ανοικτοί ωκεανοί και τα δάση (πρώτη κατηγορία του **Πίνακα 1.1**). Μολονότι η ενεργειακή τους ισχύς ανέρχεται κατά μέσο όρο περίπου στα 2.000 kcal/m², αυτά καλύπτουν ένα πολύ μεγάλο τμήμα της γήινης επιφανείας και αποτελούν το μεγαλύτερο μέρος του περιβάλλοντος, το οποίο υποστηρίζει την ανθρώπινη ζωή. Οι οργανισμοί που κατοικούν στα οικοσυστήματα αυτά εμφανίζουν αξιοσημείωτες στρατηγικές προσαρμογής στο περιβάλλον και επιβιώνουν χρησιμοποιώντας αποτελεσματικά την ενέργεια και τους λοιπούς άλλους πόρους, οι οποίοι όμως, χωρίς αμφιβολία βρίσκονται σε περιορισμένη ένταση και έκταση.

Πίνακας 1.1. Οικοσυστήματα που ταξινομούνται ανάλογα με την πηγή και το επίπεδο ενέργειας.

	Οικοσυστήματα	Ετήσια ροή ενέργειας (Επίπεδο ισχύος) (kcal/m²)
1.	Μη επιδοτούμενα φυσικά οικοσυστήματα λειτουργούντα με ενέργεια παρεχόμενη από τον ήλιο	1.000 - 10.000 [2.000]
2.	Φυσικά επιδοτούμενα οικοσυστήματα λειτουργούντα με ενέργεια παρεχόμενη από τον ήλιο	10.000 - 40.000 [20.000]
3.	Επιδοτούμενα από τον άνθρωπο οικοσυστήματα λειτουργούντα με ενέργεια παρεχόμενη από τον ήλιο	10.000 - 40.000 [20.000]
4.	Αστικά - Βιομηχανικά οικοσυστήματα λειτουργούντα με ενέργεια παρεχόμενη από ορυκτά καύσιμα	100.000 - 3.000.000 [2.000.000]

Στον **Πίνακα 1.1** οι εντός αγκυλών ευρισκόμενοι αριθμοί αποτελούν εκτιμήσεις μέσης κατά προσέγγιση τάξης. Τα γήινα οικοσυστήματα πρέπει να ερευνηθούν σε περισσότερο επαρκές βάθος, ώστε οι μέσοι όροι που θα υπολογίζονται να εμφανίζουν ικανοποιητικό βαθμό εμπιστοσύνης (Odum 1997).

B. Επιδοτούμενα φυσικά οικοσυστήματα λειτουργούντα με βάση την ενέργεια η οποία παρέχεται από τον ήλιο

Τα οικοσυστήματα αυτά είναι λιγότερο συνηθισμένα οικοσυστήματα, και λειτουργούν με μια **πυκνότητα ενέργειας**⁴ (energy density) η οποία είναι δεκαπλάσια από την ενέργεια την οποία χρησιμοποιούν τα προηγούμενα οικοσυστήματα. Στην ομάδα αυτή θα μπορούσαμε να εντάξουμε αμφότερες τις κατηγορίες 2 και 3 του **Πίνακα 1.1** ήτοι: τα **φυσικά επιδοτούμενα οικοσυστήματα** και τα **οικοσυστήματα τα οποία επιδοτούνται από τον άνθρωπο και λειτουργούν με ενέργεια παρεχόμενη από τον ήλιο**.

Στα φυσικά επιδοτούμενα οικοσυστήματα ανήκουν κυρίως τα δέλτα των ποταμών και μερικά από τα δάση της βροχής των τροπικών περιοχών. Αυτά θεωρούνται ως τα φυσικά παραγωγικά συστήματα της φύσης, τα οποία παρουσιάζουν όχι μόνο ικανότητα υψηλής προστασίας ζωής, αλλά ταυτόχρονα, παράγουν πλεονάζουσα οργανική ουσία, την οποία είναι σε θέση, είτε να την εξάγουν σε άλλα συστήματα, είτε να την αποθηκεύσουν.

Τα επιδοτούμενα από τον άνθρωπο οικοσυστήματα είναι εκείνα τα οικοσυστήματα, τα οποία υποστηρίζονται είτε με κάποια «βοηθητική» καύσιμη ύλη, είτε με κάποια άλλη μορφή ενέργειας της οποίας όμως η παροχή έχει προέλευση τον άνθρωπο, και έχουν ως απώτερο σκοπό την παραγωγή τροφής ή φυτικών ινών. Είναι δηλαδή εκείνα τα οικοσυστήματα, τα οποία ταυτόχρονα με τη λειτουργία τους παράγουν, μαζί με τις άλλες πολύτιμες προσφερόμενες υπηρεσίες, το μεγαλύτερο μέρος των ανθρώπινων, και όχι μόνο, διατροφικών αναγκών. Φωτογραφίζοντας την Γη από

⁴ **Πυκνότητα ενέργειας** (energy density) ή **επίπεδο ισχύος** (power level) είναι η ποσότητα της ενέργειας που καταναλώνεται ανά μονάδα επιφανείας ανά έτος.

ένα αεροπλάνο (αεροφωτογραφίες), τα επιδοτούμενα οικοσυστήματα εμφανίζουν ένα ανοικτό πράσινο χρωματισμό, ο οποίος οφείλεται στην πλούσια παρουσία της χλωροφύλλης, γεγονός το οποίο αποδεικνύεται και από τους υψηλούς ρυθμούς πρωτογενούς παραγωγής. Αντίθετα, στις υπέρυθρες δορυφορικές εικόνες (δορυφόρος), ο χρωματισμός τους είναι ρόδινος φωτεινός.

Γ. Αστικά - Βιομηχανικά οικοσυστήματα λειτουργούντα με βάση την ενέργεια η οποία παρέχεται από τα ορυκτά καύσιμα


Οι τύποι των οικοσυστημάτων της ομάδας αυτής είναι οι πλέον σπάνιοι, χαρακτηρίζονται όμως, μακράν του επομένου, ως πάρα πολύ ενεργοβόρα οικοσυστήματα. Αποτελούν το επιστέγασμα των ανθρώπινων δραστηριοτήτων και μεταξύ των χαρακτηριστικότερων παραδειγμάτων εμφανίζονται οι μεγαλουπόλεις, οι οποίες λίαν εσχάτως συνηθίζεται να ονομάζονται **μητροπολιτικές περιοχές (metropolitan districts)**, με τη βιομηχανική και την περιαστική τους εξάπλωση συμπεριλαμβανόμενων. Τα οικοσυστήματα αυτά παρουσιάζουν πυκνότητα ενέργειας τέτοια, το μέγεθος της οποίας είναι αρκετές τάξεις υψηλότερο (πολλαπλάσιο συνήθως του 10), συγκρινόμενο με αυτό των οικοσυστημάτων, τα οποία λειτουργούν με τη βοήθεια της ενέργειας που παρέχει ο ήλιος.

Η ποσότητα της ενέργειας η οποία ρέει ετησίως μέσα στις βιομηχανοποιημένες μεγαλουπόλεις της Νέας Υόρκης, του Λονδίνου και του Τόκιο, για να αναφέρουμε ως παράδειγμα κάποιες χαρακτηριστικές μητροπολιτικές περιοχές, μετράται σε εκατομμύρια και όχι σε χιλιάδες kcal/m² (κατηγορία 4 του **Πίνακα 1.1.**). Καύσιμα, σε υψηλό βαθμό εμπλουτισμένα, αντικαθιστούν ή στην καλύτερη περίπτωση συμπληρώνουν την ενέργεια του ηλίου, η οποία πράγματι, καθίσταται ενοχλητική με την υπερθέρμανση του σκυροδέματος και της ασφάλτου και την συνολική συνεισφορά της στην παραγωγή του «νέφους». Όταν εξετάζουμε την υψηλή ικανότητα έργου των καυσίμων (συγκρίνοντάς τα με την ηλιακή ενέργεια), η διαφορά στην ενσωματωμένη ενέργεια μεταξύ φυσικών και αστικο-βιομηχανικών συστημάτων είναι ακόμη μεγαλύτερη από αυτή που φαίνεται με την μέτρηση των θερμίδων.

Οι βιομηχανοποιημένες μεγαλουπόλεις είναι στην κυριολεξία «θερμά σημεία». Και αν παρατηρήσουμε τον παγκόσμιο χάρτη, διαπιστώνουμε αυτές να είναι συσσωρευμένες σε συγκεκριμένες περιοχές της Γης, όπως οι ανατολικές και βορειοκεντρικές Ηνωμένες Πολιτείες, η Ευρώπη, το κεντρικό νησί της Ιαπωνίας και σποραδικά σε διάφορες άλλες περιοχές. Δίνουν μάλιστα την εντύπωση νησιών σε μια θάλασσα περιβαλλόντων χαμηλής ισχύος. Οι μεγαλουπόλεις αυτές εμφανίζουν ένα κλίμα το οποίο παρουσιάζει τεράστιες διαφορές από το αντίστοιχο της γειτνιαζουσας με αυτά υπαίθρου. Είναι θερμότερες, με πολύ περισσότερους καπνούς και ψιλοβρόχι και λιγότερο φως του ήλιου, με βασική αιτία την παρουσία σε υψηλές συγκεντρώσεις της σκόνης και του καπνού.

1.7.4. Οικοσυστήματα με βάση διάφορες οικολογικές παραμέτρους

Ένας ενδιαφέρον και συγχρόνως απλός, τρόπος ταξινόμησης των οικοσυστημάτων είναι και αυτός, ο οποίος θέτει ως προϋπόθεση την εκπλήρωση ή μη των διαφόρων παραμέτρων, παραμέτρων οι οποίες θα μπορούσαν να ανταποκριθούν σε κάποια συγκεκριμένα χαρακτηριστικά, τα οποία συνοψίζουμε για πρακτικούς λόγους μάλλον ως ακολούθως:

 βαθμός της οικολογικής ευστάθειας,

- ✚ βαθμός της αλλοίωσής τους από την ανθρώπινη επίδραση,
- ✚ ενεργειακή και τροφική αυτάρκεια,
- ✚ ικανότητα αυτορρύθμισης τους.

Κάτω από το πρίσμα των παραπάνω παραμέτρων, και με γνώμονα το ενδιαφέρον του αντικειμένου μας, το οποίο προπάντων είναι τα χερσαία οικοσυστήματα, μπορούμε να χωρίσουμε τα οικοσυστήματα στις παρακάτω τρεις μεγάλες κατηγορίες:

- ✚ τα φυσικά οικοσυστήματα,
- ✚ τα φυσικά οικοσυστήματα τα οποία είναι επηρεασμένα από την ανθρώπινη δραστηριότητα, και
- ✚ τα ανθρωπογενή (τεχνητά) οικοσυστήματα.

1). Τα φυσικά οικοσυστήματα

Ως φυσικά οικοσυστήματα θεωρούμε εκείνα τα οικοσυστήματα τα οποία έχουν αναπτυχθεί και εξελιχθεί χωρίς την ανθρώπινη επίδραση ή τουλάχιστο εκείνα για τα οποία ο άνθρωπος δεν αποτελεί παρά ένα κρίκο, μίας από τις πολλές τροφικές αλυσίδες του οικοσυστήματος, χωρίς όμως να επηρεάζει με τρόπο «ουσιώδη» τη δομή και την εξέλιξή του.

Στην ώριμή τους μορφή, τα φυσικά οικοσυστήματα διαμορφώνονται με βάση τα παρακάτω χαρακτηριστικά στοιχεία:

- ✚ **Ο υψηλός βαθμός οργάνωσης.** Ο βαθμός οργάνωσης εξαρτάται από τον αριθμό των ειδών σε φυτά και ζώα που συμμετέχουν στη δομή του οικοσυστήματος. Τον πλέον υψηλό βαθμό οργάνωσης έχουν τα δάση. Για παράδειγμα, στα οικοσυστήματα των δρυοδασών της Χαλκιδικής συμμετέχουν πάνω από 350 είδη από τα ανώτερα φυτά και πολύ μεγάλος αριθμός ζώων, και σ' ένα δάσος οξιάς στη Μεσευρώπη καταμετρήθηκαν περισσότερα από 6.500 είδη από κατώτερα και ανώτερα ζώα, εκτός από τα πρωτόζωα (Ντάφης 1979).
- ✚ **Ο υψηλός βαθμός αυτορρύθμισης και η υψηλή οικολογική ευστάθεια.** Το δημιουργούμενο πυκνό πλέγμα τροφικών αλυσίδων, λόγω της μεγάλης ποικιλίας σε φυτά και σε ζώα την οποία αυτά εμφανίζουν, έχει ως συνέπεια τα φυσικά οικοσυστήματα να αποκτούν ένα υψηλό βαθμό αυτορρύθμισης και μια υψηλή οικολογική ευστάθεια.
- ✚ **Η σταθερή συνολική βιομάζα.** Η παραγόμενη συνολική βιομάζα παραμένει σταθερή, παρότι η συνολική παραγωγή των φυσικών οικοσυστημάτων είναι αρκούντως υψηλή, για το λόγο ότι, η παραγωγή του συστήματος καταναλώνεται για τις ανάγκες των μελών του.
- ✚ **Η αυτάρκεια.** Τα οικοσυστήματα αυτά θεωρούνται και είναι αυτότροφα και αντάρκη στις απαραίτητες για την ενέργεια και τα θρεπτικά στοιχεία ποσότητες. Τέτοια φυσικά σταθερά οικοσυστήματα, με υψηλή ικανότητα αυτορρύθμισης (παρθένα δάση), στα οποία η υψηλή παραγωγή καταναλώνεται για τις ανάγκες των μελών τους, εμφανίζονται στον πλανήτη μας σε περιορισμένη κλίμακα. Σε περισσότερο ακόμη περιορισμένη κλίμακα υπάρχουν στη χώρα μας (Παρθένο δάσος Ροδόπης).

2). Φυσικά οικοσυστήματα επηρεασμένα από την ανθρώπινη δραστηριότητα

Ο άνθρωπος έχει την ικανότητα να ρυθμίζει, να τροποποιεί και να καταστρέφει τα οικοσυστήματα, αλλά και να δημιουργεί τεχνητά. Η επέμβαση του ανθρώπου στα

φυσικά οικοσυστήματα χρονολογείται από την εμφάνισή του πάνω στον πλανήτη μας και κυρίως, από την στιγμή που αυτός άρχισε να οργανώνεται σε κοινωνίες. Σήμερα όμως, θεωρούμε ότι η κατάσταση έχει πάρει δραματικές διαστάσεις, αφού, με την ανάπτυξη της τεχνολογικής προόδου, ο άνθρωπος πέτυχε από δευτερεύον και ασήμαντο μέλος στη θρεπτική αλυσίδα των φυσικών οικοσυστημάτων, αυτός να καταστεί ο κύριος καταναλωτής της παραγωγής τους.

Οι λόγοι οι οποίοι οδήγησαν τον άνθρωπο στο να επεμβαίνει ως ρυθμιστής, τροποποιητής ή καταστροφέας των φυσικών οικοσυστημάτων ήταν, αποκλειστικά μπορούμε να πούμε, η κάλυψη των πάσης φύσεως αναγκών του, όπως είναι:

- ✚ οι ανάγκες σε πρώτες ύλες προερχόμενες από τα φυσικά οικοσυστήματα,
- ✚ οι ανάγκες σε τροφή και πρώτες ύλες προερχόμενες από τις γεωργικές καλλιέργειες,
- ✚ οι οικιστικές και πολιτιστικές ανάγκες,
- ✚ οι ανάγκες σε βιομηχανικά προϊόντα.

Ο άνθρωπος για να καλύψει τις ανάγκες που παραπάνω αναφέραμε, είτε προκάλεσε στα αρχικά φυσικά οικοσυστήματα αλλοίωση, είτε δημιούργησε νέα, τεχνητά οικοσυστήματα, οικοσυστήματα τα οποία γενικότερα ονομάζουμε **ανθρωπογενή ή δευτερογενή οικοσυστήματα**, σε αντιδιαστολή με **τα φυσικά ή πρωτογενή οικοσυστήματα**.

Τα ανθρωπογενή ή τα επηρεασμένα από τον άνθρωπο οικοσυστήματα, ανάλογα με το βαθμό αλλοίωσής τους και την οικολογική ευστάθεια την οποία αυτά επιδεικνύουν, μπορούμε να τα κατατάξουμε στις παρακάτω κατηγορίες:

- ✚ **(1). τα συμβιβαστικά, σταθερά και αρκετά παραγωγικά οικοσυστήματα**, όπως π.χ. είναι τα ορθολογικά διαχειριζόμενα δάση, και τα φυσικά λιβάδια,
- ✚ **(2). τα ασταθή, επηρεασμένα από τον άνθρωπο φυσικά οικοσυστήματα**, όπως π.χ. είναι τα πρεμνοφυή δάση, και οι περισσότεροι θαμνώνες, και
- ✚ **(3). τα ασταθή - αυξητικά οικοσυστήματα**, όπως π.χ. είναι οι πάσης φύσεως καλλιεργούμενοι αγροί.

2.1). Συμβιβαστικά οικοσυστήματα

Στα συμβιβαστικά οικοσυστήματα προσπαθούμε να συνδυάσουμε την υψηλή καθαρή παραγωγή των απλών οικοσυστημάτων με την οικολογική ευστάθεια των ώριμων φυσικών οικοσυστημάτων. Αυτό επιτυγχάνεται με τη διατήρηση ενός υψηλού βαθμού οργάνωσης των οικοσυστημάτων αυτών με την εφαρμογή της **αρχής της αειφορίας (των καρπώσεων) (sustainability)**, η οποία με απλά και λίγα λόγια θεωρείται και είναι, η απόληψη ενός μέρους μόνο από την συνολική ετήσια παραγωγή τους.

Στα επηρεασμένα από τον άνθρωπο, αλλά οικολογικά σταθερά, φυσικά συμβιβαστικά οικοσυστήματα ανήκουν ένα μέρος από τα δάση μας (τα ορθολογικά διαχειριζόμενα δάση), ορισμένοι θαμνώνες, ορισμένοι βοσκότοποι (τα φυσικά λιβάδια) και ορισμένες δενδροκαλλιέργειες, από τα οποία παίρνουμε μόνο ένα μέρος από την ετήσια παραγωγή τους και τα οποία διατηρούν μια υψηλή οικολογική ευστάθεια. Τα οικοσυστήματα αυτά χαρακτηρίζονται επίσης και ως αυτότροφα οικοσυστήματα, διότι η ροή της ενέργειας και των θρεπτικών στοιχείων παραμένει κυκλική και στο έδαφος τους διατηρούνται υψηλά αποθέματα από θρεπτικές ουσίες.

Στη χώρα μας μόνο ένα μέρος από τα δάση μας, το οποίο δεν ξεπερνάει άλλωστε τα 15 εκατομμύρια στρέμματα, μπορούν να καταταγούν στην παραπάνω κατηγορία (Ντάφης 1979).

2.2). Ασταθή, επηρεασμένα από τον άνθρωπο, φυσικά οικοσυστήματα

Στην κατηγορία αυτή ανήκουν συλλήβδην όλα τα υπόλοιπα φυσικά οικοσυστήματα, τα οποία εμφανίζονται να είναι επηρεασμένα από τον άνθρωπο, με το να έχουν υποστεί υποβάθμιση εξαιτίας της υπερκάρπωσης και να χαρακτηρίζονται από μια εμφανή οικολογική αστάθεια, όπως είναι ορισμένα πρεμνοφυή δάση, οι περισσότεροι θαμνώνες, οι φρυγανώνες, οι βοσκόμενες εκτάσεις κ.λ.π.

2.3). Ασταθή - αυξητικά οικοσυστήματα

Στα ασταθή οικοσυστήματα των σύγχρονων γεωργικών μονοκαλλιεργειών, τα οποία μπορούν να διατηρηθούν μόνο με συνεχή ανθρώπινη επέμβαση και τα οποία ως εκ τούτου έχουν καταστεί ετερότροφα οικοσυστήματα.

3). Ανθρωπογενή οικοσυστήματα

Τα οικοσυστήματα αυτά αποτελούν τον αντίποδα των φυσικών σταθερών οικοσυστημάτων. Εδώ, η ανθρώπινη επέμβαση και επίδραση οδήγησε στην πλήρη αποδιοργάνωση και την κατάρρευση των φυσικών οικοσυστημάτων. Τα ανθρωπογενή {τεχνητά (οικιστικά – βιομηχανικά)} αυτά οικοσυστήματα έχουν ξεκοπεί, εν μέρει ή στο σύνολο τους, από τη φύση και τους νόμους της. Η μεταφορά ενέργειας και θρεπτικών ουσιών δεν είναι πλέον κυκλική. Δεν υπάρχει αυτάρκεια ενέργειας, ούτε και ανακύκλωση των θρεπτικών ουσιών. Η ενέργεια και οι τροφές εισάγονται από άλλα οικοσυστήματα ή από άλλες πηγές ενέργειας. Η οικολογική ισορροπία δεν είναι απλώς ασταθής αλλά κρίσιμη και τα οικοσυστήματα αυτά χαρακτηρίζονται ως **ασθενή ή νοσούντα**.

Με τη ρύπανση της ατμόσφαιρας και του νερού δημιουργείται συχνά περιβάλλον επικίνδυνο για την ανθρώπινη διαβίωση, ενώ συγχρόνως επηρεάζονται δυσμενώς τα γειτονικά ασταθή ή και σταθερά ακόμη οικοσυστήματα. Ιδιαίτερα η συγκέντρωση SO₂, F, κ.λ.π. στην ατμόσφαιρα, είναι δυνατό να δημιουργήσει επικίνδυνες καταστάσεις για τον άνθρωπο και τα χερσαία οικοσυστήματα, ενώ η ρύπανση των νερών από τα λύματα των βιομηχανιών και των οικισμών οδηγούν επίσης στην αποδιοργάνωση και την κατάρρευση υδατικών οικοσυστημάτων (Θερμαϊκός, Σαρωνικός κ. λ. π.).

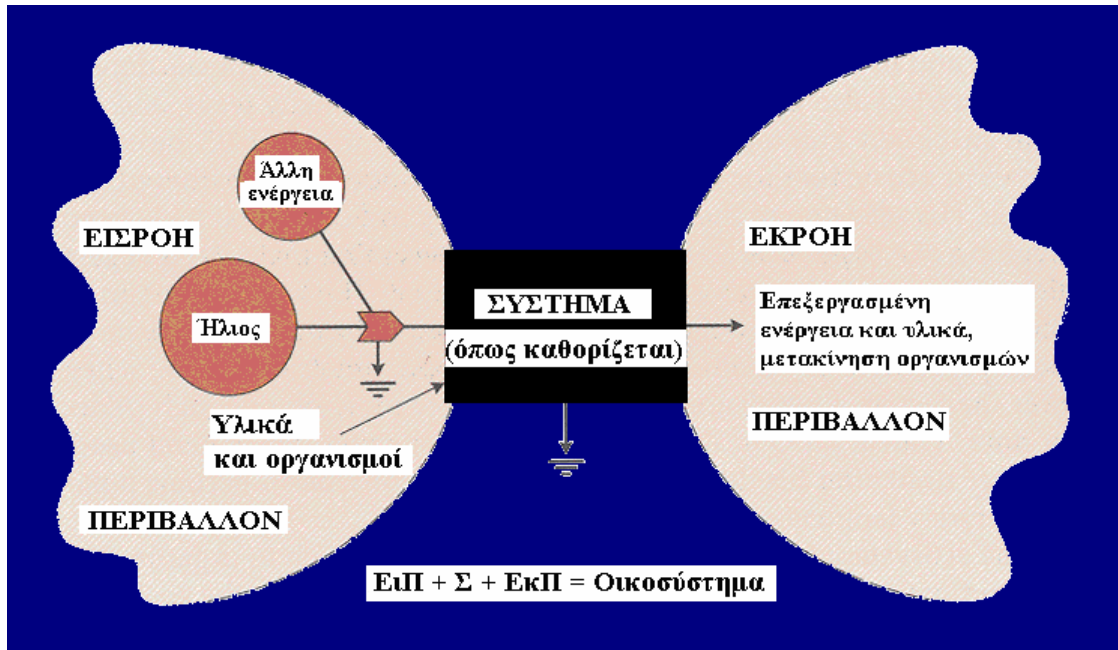
Συμπερασματικά, τα νοσούντα ή ασθενή οικοσυστήματα των οικισμών και των βιομηχανικών περιοχών είναι πλήρως εξαρτώμενα από τα άλλα οικοσυστήματα και από πηγές ενέργειας πέρα από την ηλιακή ενέργεια και επομένως είναι και αυτά ετερότροφα ανοιχτά οικοσυστήματα.

1.8. Μοντέλα Οικοσυστημάτων

Όπως συμβαίνει με όλα τα είδη και τα επίπεδα των βιοσυστημάτων (βιολογικά συστήματα), τα οικοσυστήματα είναι ανοικτά οικοσυστήματα, με την έννοια ότι, τα στοιχεία εισέρχονται και εξέρχονται σταθερά, μολονότι η γενική εμφάνιση και οι βασικές λειτουργίες παραμένουν σταθερές για μεγάλες χρονικές περιόδους. Οι εισροές και οι εκροές αποτελούν ένα σημαντικό μέρος της έννοιας.

Όπως φαίνεται στην **Εικόνα 1.4**, το γραφιστικό μοντέλο (graphic model) ενός οικοσυστήματος μπορεί να αποτελείται από ένα κουτί (ορθογώνιο παραλληλεπίπεδο)

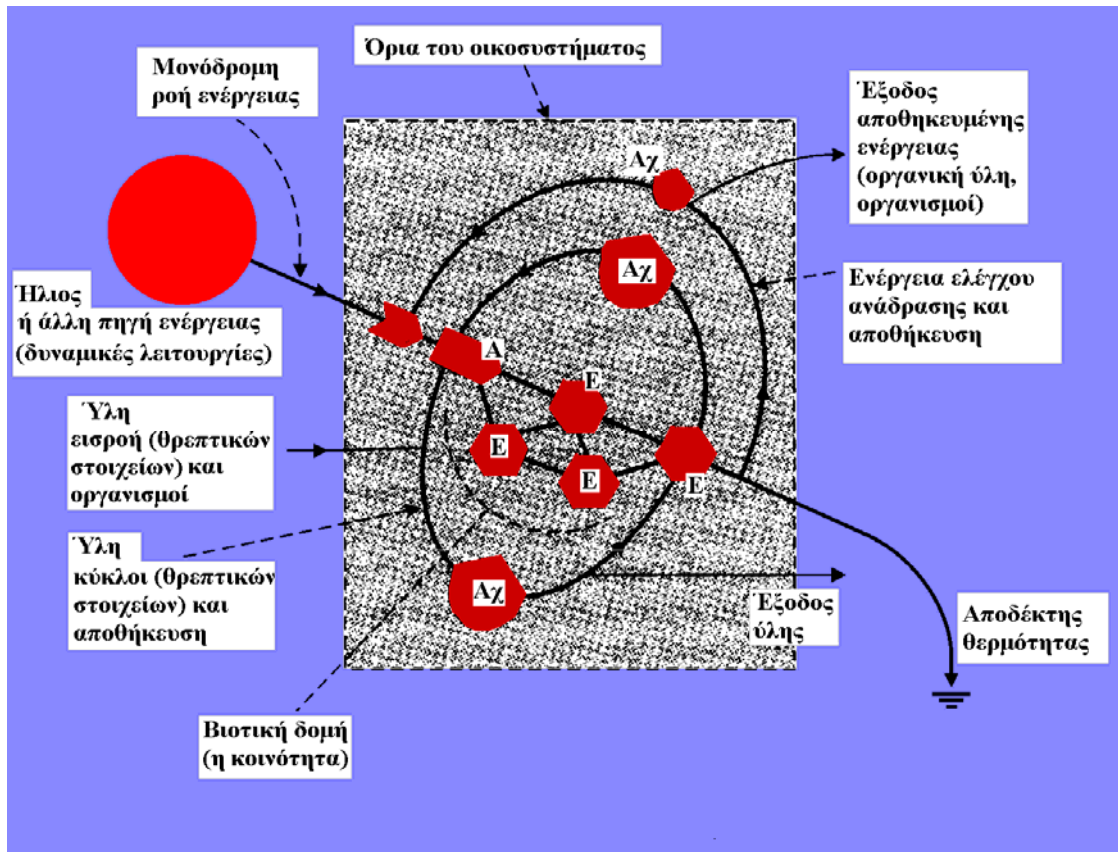
στο οποίο δίνουμε την ονομασία **σύστημα**, το οποίο αναπαριστά την περιοχή η οποία μας ενδιαφέρει και δύο μεγάλες χοάνες τις οποίες θα μπορούσαμε να ονομάσουμε **περιβάλλον εισροής** (input environment) και **περιβάλλον εκροής** (output environment). Τα όρια του συστήματος μπορεί να είναι αυθαίρετα (για οτιδήποτε είναι κατάλληλο ή παρουσιάζει ενδιαφέρον) και να περιγράφουν μια περιοχή, όπως π. χ. μια συστάδα ενός δάσους ή ένα τμήμα μιας παραλίας, ή μπορεί τα όρια να είναι φυσικά, όπως π. χ. οι ακτές μιας λίμνης, η οποία από μόνης της συνιστά ολόκληρο το σύστημα.



Εικόνα 1.4. Μοντέλο οικοσυστήματος, με τη μορφή ενός ανοικτού, θερμοδυναμικά μη ισορροπημένου συστήματος, με έμφαση στο εξωτερικό περιβάλλον, το οποίο και πρέπει να θεωρείται ως ένα αναπόσπαστο μέρος της έννοιας του οικοσυστήματος.

Η ενέργεια αποτελεί μια απαραίτητη εισροή. Ο ήλιος είναι η βασική πηγή ενέργειας για τη βιόσφαιρα και υποστηρίζει απευθείας τα περισσότερα φυσικά οικοσυστήματα μέσα στη βιόσφαιρα. Υπάρχουν όμως, και άλλες πηγές ενέργειας, οι οποίες για πολλά οικοσυστήματα μπορεί να είναι σημαντικές, όπως π. χ. ο άνεμος, η βροχή, η ροή του νερού, ή τα καύσιμα (η μείζων άλλωστε πηγή ενέργειας για τις σύγχρονες πόλεις). Η ενέργεια επίσης, ρέει εκτός του συστήματος με τη μορφή της θερμότητας, αλλά και με άλλες μορφές οι οποίες έχουν προέλθει από ποικίλους μετασχηματισμούς ή διαδικασίες, όπως για παράδειγμα η οργανική ουσία (τροφή, απορρίμματα) και οι ρυπαντές. Το νερό, ο αέρας και τα χημικά στοιχεία, απαραίτητα για τη ζωή, μαζί με όλα τα είδη των διάφορων άλλων υλικών, εισέρχονται στο οικοσύστημα και εξέρχονται απ' αυτό με σταθερούς ρυθμούς. Και ασφαλώς, οι οργανισμοί και τα παράγωγά τους (σπόροι και λοιπά αναπαραγωγικά στάδια) εισέρχονται (εποικούν) ή αναχωρούν (μεταναστεύουν).

Στην **Εικόνα 1.4**, το μέρος που αναγράφεται ως σύστημα του οικοσυστήματος εμφανίζεται με τη μορφή ενός «μαύρου κουτιού», το οποίο από τους δημιουργούς των μοντέλων ορίζεται ως μια μονάδα της οποίας ο γενικός ρόλος ή η γενική λειτουργία μπορεί να αξιολογηθεί, χωρίς να εξειδικευθούν τα περιεχόμενα στο εσωτερικό της. Αν όμως θελήσουμε να κοιτάξουμε το εσωτερικό του μαύρου αυτού κουτιού, ώστε να διαπιστώσουμε πως αυτό είναι οργανωμένο στο εσωτερικό του και να ανακαλύψουμε τι συμβαίνει με όλες αυτές τις εισροές, θα μας βοηθούσε η **Εικόνα 1.5**, με την παρουσίαση του περιεχομένου ενός μοντέλου οικοσυστήματος.

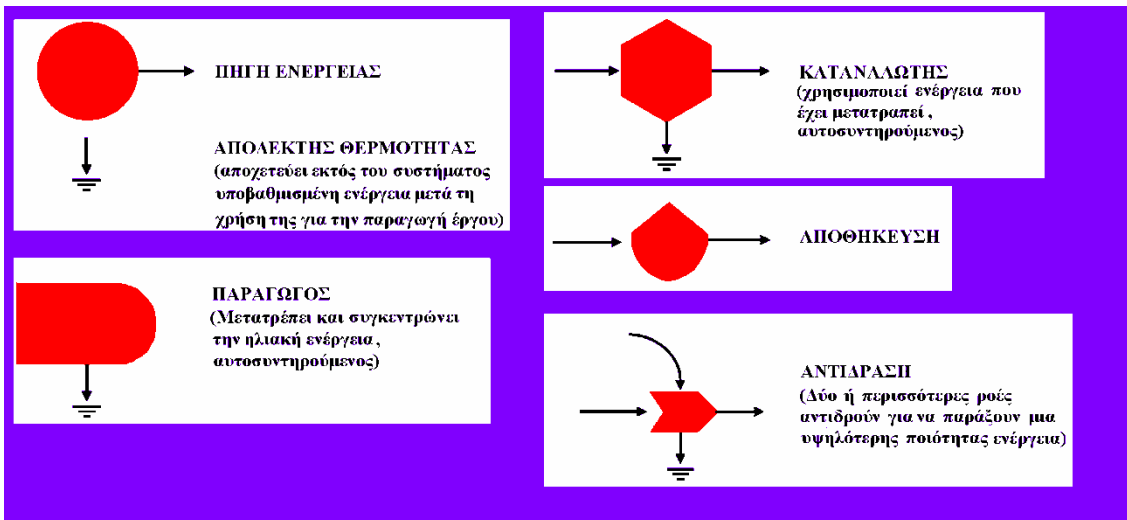


Εικόνα 1.5. Λειτουργικό διάγραμμα οικοσυστήματος με έμφαση στην εσωτερική δυναμική, η οποία περιλαμβάνει τη ροή της ενέργειας, τους κύκλους των υλικών και τους αποθηκευτικούς χώρους (Αζ), και τα τροφικά δίκτυα στα οποία περιλαμβάνονται οι αυτότροφοι (Α) και οι ετερότροφοι (Ε) οργανισμοί.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Odum (1997).

Στην **Εικόνα 1.5** λοιπόν, παρατηρούμε ότι στα διαμερίσματα (κουτιά) του μοντέλου έχουν δοθεί διαφορετικά σχήματα, ανάλογα με τις βασικές τους λειτουργίες, χρησιμοποιώντας τα σύμβολα της «γλώσσας της ενέργειας», όπως αυτή αναπτύχθηκε από τον Odum (1971) και συνοπτικά αλλά και επιλεκτικά, εμφανίζεται στην **Εικόνα 1.6**. Οι κύκλοι αναπαριστούν ανανεώσιμες πηγές ενέργειας, τα σχέδια με το σχήμα σφαίρας πυροβόλου όπλου είναι οι αυτότροφοι οργανισμοί, τα κουτιά που μοιάζουν με δεξαμενή είναι αποθηκευτικοί χώροι, και τα βέλη μέσα στο έδαφος είναι αποδέκτες θερμότητας (όπου η θερμότητα χάνεται). Η γραφιστική αυτή γλώσσα χρησιμοποιείται ως η βασική γλώσσα για την περιγραφή των οικολογικών συστημάτων και φρονούμε ότι, στα πλαίσια του μαθήματος, η χρήση της θα εξυπηρετήσει τα μάλα.

Τα οικοσυστήματα έχουν δύο μείζονες βιοτικές συνιστώσες. Πρώτη συνιστώσα είναι η **αυτοτροφική συνιστώσα**, συνιστώσα ικανή να δεσμεύσει την φωτεινή ενέργεια και να κατασκευάσει τροφή από απλά ανόργανα στοιχεία και ενώσεις (π.χ. νερό, διοξείδιο του άνθρακα, νιτρικά άλατα) με τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης. Γενικά, τα πράσινα φυτά (η βλάστηση στα χερσαία οικοσυστήματα και τα φύκη και τα υδροχαρή φυτά στα υδατικά) συνιστούν το αυτότροφο δομικό συστατικό. Οι οργανισμοί αυτοί είναι δυνατόν να θεωρηθούν και ως **παραγωγοί**.



Εικόνα 1.6. Τα σύμβολα της «γλώσσας της ενέργειας» του Odum που χρησιμοποιούνται στα διαγράμματα των οικολογικών μοντέλων.

Κεφάλαιο Δεύτερο

Ανάπτυξη και εξέλιξη - Μορφές στο χώρο (Οργάνωση και δομή της βιοκοινότητας)

2.1. Οι βιοκοινότητες

Η βιοκοινότητα συνιστά το βιοτικό συστατικό του οικοσυστήματος και αποτελείται από τους πληθυσμούς των φυτών και των ζώων, καλώς οργανωμένα σ' ένα ενιαίο σύνολο. Είναι δηλαδή, μια οποιαδήποτε ομάδα πληθυσμών ειδών, με καθορισμένη τροφική οργάνωση και μεταβολική διαμόρφωση, η οποία ζει σ' ένα δεδομένο τόπο και συνθέτει μια νέα **μονάδα**, αφού τα χαρακτηριστικά της είναι διαφορετικά από τα αντίστοιχα χαρακτηριστικά των ατόμων και των πληθυσμών, τα οποία την συνθέτουν.

Οι βιοκοινότητες διαφέρουν κυρίως, ως προς το μέγεθος. Έτσι, **μεγάλες** ονομάζουμε εκείνες τις βιοκοινότητες οι οποίες χαρακτηρίζονται, όχι μόνο το μεγάλο μέγεθος της έκτασης της περιοχής την οποία καταλαμβάνουν, αλλά και από μια σχετική αυτεξουσιότητα, σε ό,τι αφορά την εξάρτησή τους από τις άλλες βιοκοινότητες. Αντίστοιχα, **μικρές** ονομάζουμε τις βιοκοινότητες οι οποίες είναι μικρής έκτασης και εξαρτώνται ισχυρά από τις γειτονικές βιοκοινότητες (Παπαναστάσης και Νοϊτσάκης 1992).

Η οικολογική σημασία της έννοιας της βιοκοινότητας προέρχεται από το γεγονός ότι, αυτή αποτελείται από οργανισμούς οι οποίοι, κατά οργανωμένο τρόπο, ζουν ο ένας κοντά στον άλλο, μολονότι, τόσο ταξινομικά, όσο και λειτουργικά, οι οργανισμοί είναι αρκετά διαφορετικοί, αφού άλλωστε, ο λειτουργικός ρόλος και η σημασία του κάθε οργανισμού στη βιοκοινότητα είναι διαφορετικός και οπωσδήποτε δεν εξαρτώνται από την ταξινομική θέση του οργανισμού. Οφείλουμε όμως να

δεχθούμε ότι, στις περισσότερες βιοκοινότητες, τα φυτά είναι πολύ σημαντικότερα από τα ζώα.

Ως βάση για τον χαρακτηρισμό μιας βιοκοινότητας πρέπει να λαμβάνεται η τροφή, δηλαδή η ροή της ενέργειας. Έτσι, για τις μεγάλες, τουλάχιστον, βιοκοινότητες η σπουδαιότητα των ειδών τα οποία τις απαρτίζουν, εξαρτάται από τη σημασία την οποία αυτά έχουν, τόσο ως προς τη ροή της ενέργειας, όσο και από την επίδραση που ασκούν πάνω στο περιβάλλον όλων των άλλων οργανισμών. Με βάση λοιπόν τα παραπάνω, δεν είναι δύσκολο να καταλήξουμε στο συμπέρασμα ότι, τα είδη τα οποία έχουν τη μεγαλύτερη σπουδαιότητα στη βιοκοινότητα είναι τα **οικολογικώς κυρίαρχα** είδη, και η σχετική μεταξύ των ειδών αυτών σπουδαιότητα εκφράζεται από το **δείκτη κυριαρχίας**.

Τα κριτήρια πάνω στα οποία βασίζεται η κυριαρχία των ειδών συνήθως διαφέρουν. Θεωρείται πάντως βέβαιο ότι, η απομάκρυνση ενός κυρίαρχου είδους από τη βιοκοινότητα θα επιφέρει μεγαλύτερες διαταραχές από την απομάκρυνση ενός σπάνιου είδους. Αυτό βέβαια, δεν αναιρεί την αυθύπαρκτη σπουδαιότητα των σπάνιων ειδών και δεν σημαίνει επίσης, ότι η τυχόν απομάκρυνση τους είναι μια ενέργεια χωρίς σημασία, αφού είναι γνωστό ότι με την απομάκρυνσή τους θα επέλθει τουλάχιστον, μείωση της **ποικιλομορφίας** της βιοκοινότητας.

2.2. Η φύση της βιοκοινότητας: Δύο απόψεις

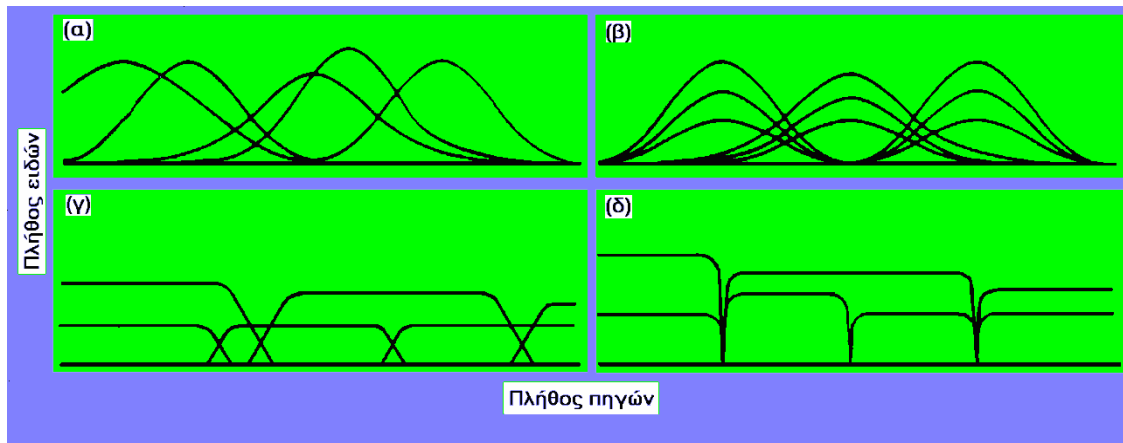
Για πάρα πολλά χρόνια η φύση της βιοκοινότητας αποτέλεσε αντικείμενο μελέτης και συζητήσεων μεταξύ των ειδικών επιστημόνων. Έτσι, ένα από τα απλά ερωτήματα τα οποία ενδεχομένως να προκύπτουν είναι: **Μπορούμε να θεωρήσουμε ως βιοκοινότητα, την κοινότητα η οποία αντιστοιχεί σ' ένα δάσος μαύρης Πεύκης της Πίνδου, το οποίο συνιστά μια ενότητα πραγματική, άμεσα καθορίσιμη, ευκρινώς περιγράψιμη, και σταθερά διακρινόμενη από μια δασοσυστάδα σε μια άλλη; Η, ο όρος βιοκοινότητα αποτελεί μια αφηρημένη έννοια, διαφορετικών πληθυσμών τα οποία συντίθενται σε ομάδες, διότι εμφανίζουν παρόμοιες περιβαλλοντικές απαιτήσεις;** Είναι δύο παραδείγματα ερωτημάτων τα οποία με την παραπάνω μορφή ή με παραπλήσια διατύπωση, εξακολουθούν να τοποθετούνται και να αποτελούν αντικείμενο ανταλλαγής επιχειρημάτων.

Η σύνθεση μιας οποιασδήποτε βιοκοινότητας, κατά ένα μεγάλο μέρος, καθορίζεται από τα είδη τα οποία κατανέμονται σε μια δεδομένη περιοχή και είναι σε θέση να επιβιώσουν στις δεδομένες περιβαλλοντικές συνθήκες, τις οποίες αυτά συναντούν στην συγκεκριμένη περιοχή. Συνήθως, οι σπόροι από πολλά είδη φυτών μεταφέρονται, με τη βοήθεια του ανέμου και τη συνέργια των ζώων, από τον ένα τόπο σ' έναν άλλο. Παρατηρούμε όμως, ότι μόνο αυτοί οι οποίοι είναι γονοτυπικά προσαρμοσμένοι να μεγαλώσουν στο συγκεκριμένο **βιότοπο**⁵, στον οποίο θα καταλήξουν και θα έχουν την ικανότητα να αντεπεξέλθουν με επιτυχία στον

⁵ **Βιότοπος** (*habitat*). Το έτερο βασικό συστατικό των οικοσυστημάτων ήτοι το μέρος όπου συναντάμε ένα οργανισμό ή καλύτερα ένα είδος. Σ' ένα οικοσύστημα συναντάμε πολλούς βιότοπους, οι οποίοι, κατά ένα μεγάλο μέρος, καθορίζονται από τη δομή της βιοκοινότητας. Εξαιτίας όμως του μεγάλου αριθμού των ανόμοιων βιοτόπων οι οποίοι αναπτύσσονται σε όμοια οικοσυστήματα, η σύνθεση των ειδών διαφέρει σημαντικά από οικοσύστημα σε οικοσύστημα.

ανταγωνισμό που θα συναντήσουν και θα υποστούν από τα άλλα είδη, είδη τα οποία είναι ήδη παρόντα στον βióτοπο, θα ριζοβολήσουν και θα ευδοκιμήσουν.

Τα συγκεκριμένα είδη που εποίκησαν μια περιοχή και ο αριθμός των ειδών που πέτυχαν να εγκατασταθούν, είναι αποτέλεσμα ενός συνδυασμένου πλέγματος παραγόντων, το οποίο σπάνια επαναλαμβάνεται σε κάποια άλλη θέση ή σε κάποια άλλη χρονική στιγμή. Η κατεύθυνση και η ταχύτητα του ανέμου, το μέγεθος του σπόρου, οι ασθένειες, η πιθανή καταστροφή του από τα έντομα και τα τρωκτικά, είναι μερικοί από τους παράγοντες, οι οποίοι θα επηρεάσουν την εγκατάσταση της βλάστησης. Το στοιχείο της τύχης παίζει επίσης, σπουδαίο ρόλο. Άλλωστε, ένα προσαρμοσμένο είδος, όχι μόνο μπορεί να εποικίσει μια περιοχή, αλλά έχει την δυνατότητα να εμποδίσει άλλα είδη, εξίσου καλά προσαρμοσμένα με αυτό, να εγκατασταθούν. Σε κάθε όμως περίπτωση, υπάρχει μια συγκεκριμένη μορφή, στην οποία, κατά το μάλλον ή ήττον, παρόμοιες ομάδες εμφανίζονται από θέση σε θέση. Σε τελική ανάλυση όμως, μόνο μία μικρή ομάδα ειδών είναι «εν δυνάμει» κυρίαρχη, διότι μόνο ένας περιορισμένος αριθμός είναι καλά προσαρμοσμένος στο γενικό κλίμα και τα εδάφη της περιοχής που καταλαμβάνουν.



Εικόνα 2.1. Τέσσερα μοντέλα διάρθρωσης των ειδών κατά μήκος των περιβαλλοντικών βαθμίδωσεων. **(α)** Η αφθονία ενός είδους σε μια περιβαλλοντική βαθμίδωση είναι ανεξάρτητη από τις άλλες. Έτσι, η ένωση διαφόρων ειδών κατά μήκος των βαθμίδων μεταβάλλεται με την αντίδραση των ανεξάρτητων ειδών στη βαθμίδα αυτή. **(β)** Η αφθονία ενός είδους συνδέεται με την αφθονία ενός άλλου. Τα δύο ή περισσότερα είδη βρίσκονται πάντοτε σε σύνδεση το ένα με το άλλο. **(γ)** Η διάρθρωση ενός είδους σε μια περιβαλλοντική βαθμίδα είναι ανεξάρτητη του ενός από το άλλο, αλλά η αφθονία και η διάρθρωση κάθε είδους είναι αυστηρά περιορισμένη σε κάποιο σημείο της βαθμίδωσης από τον ανταγωνισμό μεταξύ των ειδών. **(δ)** Η διάρθρωση των ειδών είναι αυστηρά περιορισμένη με την αλλαγή σε κάποια περιβαλλοντική μεταβλητή.

Για τις φυσικές βιοκοινότητες υπάρχουν δύο αντιτιθέμενες απόψεις. Η πρώτη άποψη θεωρεί τις βιοκοινότητες ως **διακεκριμένες φυσικές μονάδες** ή **ενώσεις** (associations). Κατά συνέπεια, και σύμφωνα με την άποψη αυτή, σε μια βιοκοινότητα η διάρθρωση και η αφθονία του κάθε είδους καθορίζεται από την αντίδρασή του απέναντι στα άλλα είδη, τα οποία εμφανίζονται και συνυπάρχουν με αυτό στην ίδια βιοκοινότητα. Τα είδη τα οποία συνιστούν την βιοκοινότητα τυπικά, ανήκουν σε διακεκριμένες ομάδες. Ομάδες συστάδων, όμοιες η μία με την άλλη, σχηματίζουν τις ενώσεις. Οι συστάδες μιας ένωσης ξεχωρίζουν με μεγάλη ευκρίνεια από τις συστάδες άλλων ενώσεων.

Για πρακτικούς λόγους, οι οποίοι σχετίζονται με τη μελέτη και την περιγραφή των βιοκοινοτήτων, η ιδέα των διακεκριμένων, σαφώς καθορισμένων βιοκοινοτήτων πλεονεκτεί. Εντούτοις, υπάρχουν γενικές παρατηρήσεις οι οποίες βεβαιώνουν τη δεύτερη θεωρία, η οποία διατυπώνει τον ισχυρισμό ότι τα είδη που συμμετέχουν σε μια βιοκοινότητα **δεν συνδέονται αποκλειστικά το ένα με το άλλο**. Κάθε είδος, εμφανίζεται να διαρθρώνεται στις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες με το δικό του μάλλον τρόπο, δηλαδή σύμφωνα με τις δικές του αντιδράσεις. Μερικοί οργανισμοί επιβιώνουν μόνο σε κάποιες συγκεκριμένες περιβαλλοντικές διαβαθμίσεις και τείνουν να περιοριστούν σε συγκεκριμένους βιότοπους. Έχουν δηλαδή, μια αυστηρά προκαθορισμένη διάρθρωση πάνω σε μία **περιβαλλοντική βαθμίδωση** (environmental gradient) (Εικόνα 2.1).

Άλλοι όμως, είναι περισσότερο ανθεκτικοί και καταλαμβάνουν μια ευρύτερη κατανομή της περιβαλλοντικής βαθμίδωσης, όπως είναι η υγρασία, η θερμοκρασία, το έδαφος, η έκθεση της πλαγιάς. Η σειρά αυτή των βιοκοινοτήτων, οι οποίες δείχνουν μια **βαθμιαία αλλαγή στην σύνθεση**, ονομάζεται **συνεχές (continuum)**⁶. Στη συνθήκη αυτή μια βιοκοινότητα μπορεί να περιγραφεί ως μια διακριτή περιοχή σε ένα συνεχές. Κάθε βιοκοινότητα είναι κάτι διαφορετικό από τη γειτονική της και η διαφορά αυτή αυξάνει, κατά προσέγγιση, καθώς η μεταξύ τους απόσταση αυξάνεται.

Η προσέγγιση της θεωρίας της βαθμίδωσης δίνει περισσότερη μάλλον έμφαση στα είδη της βιοκοινότητας, παρά σ' αυτή καθαυτή την βιοκοινότητα, ως βασική μονάδα ανάλυσης των αλληλεπιδράσεων και της διάρθρωσης. Τα είδη, ανεξάρτητα από το βιοτικό τους περιβάλλον, ανταποκρίνονται ακολουθώντας τα δικά τους γενετικά χαρακτηριστικά και δεν είναι συνδεδεμένα σε ομάδες συνδέσμων, στους οποίους πρέπει να εμφανίζονται μαζί. Αντίθετα, όταν οι πληθυσμοί των ειδών αποτυπώνονται κατά μήκος μιας περιβαλλοντικής βαθμίδωσης, οι κωνοειδείς καμπύλες επικαλύπτονται με μια σχεδίαση ετερογενή (Εικόνα 2.2). Σύμφωνα με την άποψη αυτή, η βιοκοινότητα θεωρείται ως, **μια συλλογή πληθυσμών των ειδών τα οποία υφίστανται κάτω από όμοιες περιβαλλοντικές συνθήκες**.

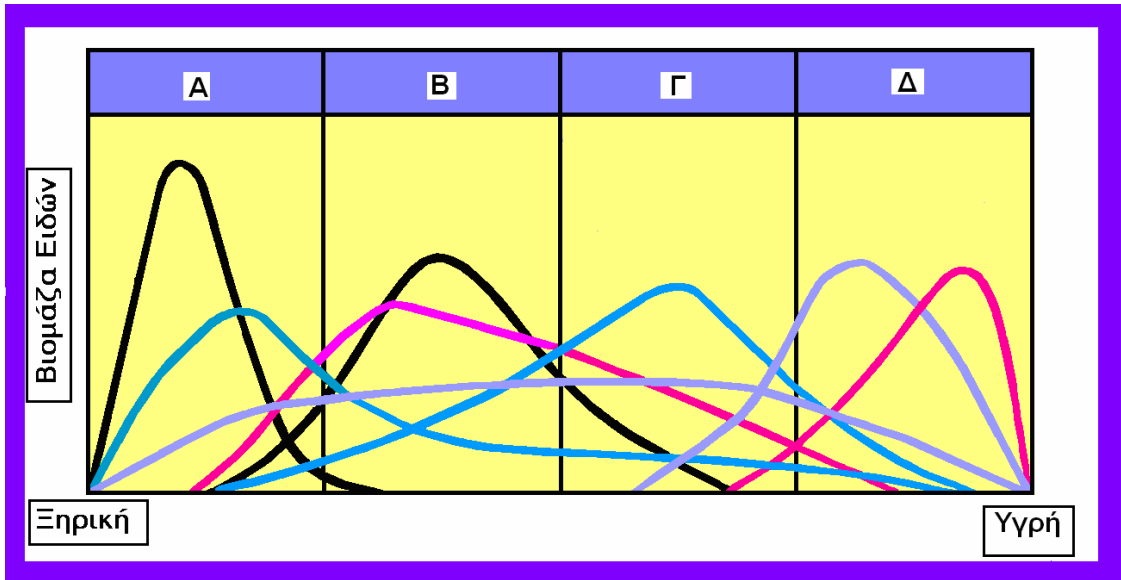
2.3. Μορφές ανάπτυξης φυτών και βιοτικές μορφές

Η μορφή και η δομή των χερσαίων φυτικών κοινοτήτων μπορεί να χαρακτηριστεί από τη φύση της βλάστησης. Έτσι, τα φυτά είναι δυνατόν να είναι ψηλά ή κοντά, αείφυλλα ή φυλλοβόλα, ποώδη ή ξυλώδη, για να επιλέξουμε μερικά χαρακτηριστικά, τα οποία είναι δυνατό να χρησιμοποιηθούν στην περιγραφή κάποιων μορφών ανάπτυξης. Μπορούμε επίσης, να μιλήσουμε για θάμνους, δένδρα και πόες, αλλά και να πάμε ακόμη πιο πέρα και να τα υποδιαιρέσουμε σε ειδικές κατηγορίες όπως, αείφυλλα με βελόνες, αείφυλλα πλατύφυλλα, αείφυλλα σκληρόφυλλα, φυλλοβόλα πλατύφυλλα, δένδρα και θάμνους με αγκάθια, νανώδεις θάμνους, πτέριδες, αγρωστώδη, ποώδη πλατύφυλλα και λειχήνες.

Θεωρούμε ότι, ένα ίσως πολύ χρήσιμο σύστημα είναι αυτό που σχεδιάστηκε από τον Δανό βοτανολόγο Christen Raunkiaer (1937). Πράγματι, ο Raunkiaer, αντί να σταθεί στη μορφή ανάπτυξης του φυτού, ταξινομήσε τον βίο του φυτού, αφού πρώτα τον συσχέτισε με τους εμβρυακούς ή τους μεριστωματικούς ιστούς (ανανεωτικά

⁶ **Συνεχές (continuum)**. Η μορφή της επικάλυψης των ειδών σε μια μεγάλη αλλά διακεκριμένη βιοκοινότητα, με τα συμβάλλοντα είδη να είναι κατανεμημένα κατά μήκος μιας περιβαλλοντικής βαθμίδωσης π.χ. του υψομέτρου.

όργανα), οι οποίοι τον χειμώνα ή την ξηρή περίοδο παραμένουν αδρανείς πάνω από το έδαφος. Στα ανανεωτικά αυτά όργανα περιλαμβάνονται οι οφθαλμοί, οι βολβοί, οι κόνδυλοι, οι ρίζες και οι σπόροι. Ο Raunkiaer λοιπόν, αναγνώρισε πέντε κυρίαρχες **βιοτικές μορφές ή βιομορφές**, οι οποίες απεικονίζονται στην **Εικόνα 2.3** και οι οποίες διακρίνονται στα:



Εικόνα 2.2. Κατανομή της βλάστησης κατά μήκος της βαθμίδας της υγρασίας από την ξηρή στην υγρή κατάσταση. Κάθε είδος ανταποκρίνεται με τον δικό του ανεξάρτητο τρόπο στην υγρασία, η επικάλυψη όμως στην αντίδραση επιτρέπει σε έναν αριθμό ειδών να συνδυάζονται μεταξύ τους. Η φύση της βιοκοινότητας, τα κυρίαρχα και συνδυαζόμενα είδη εξαρτώνται από το σημείο στο οποίο τοποθετούνται τα όρια της βιοκοινότητας. Κάθε χαρακτηριστική βιοκοινότητα προσδιορίζεται από τα δικά της κυρίαρχα είδη, παρότι υπάρχουν μερικά είδη που μοιράζονται με άλλες βιοκοινότητες. Σε κάθε πέρασμα της βαθμίδωσης οι βιοκοινότητες είναι διακριτές, μολονότι μοιράζονται πανταχού παρόντα είδη. Μεταβαλλόμενα όρια βιοκοινοτήτων μπορεί να καταλήξουν σε αλλαγές στην σύνθεση της βιοκοινότητας και τα κυρίαρχα είδη.

α). **Φανερόφυτα** (Phanerophytes): Αυτά είναι οι φυτικοί οργανισμοί των οποίων οι πολυετείς οφθαλμοί βρίσκονται υψηλά στον αέρα και φέρονται εκτεθειμένοι στις ποικίλλουσες κλιματικές συνθήκες. Στη μορφή αυτή ανήκουν τα δένδρα και οι θάμνοι με ύψος πάνω από 25 εκατοστόμετρα, είδη τα οποία θεωρούνται τυπικοί εκπρόσωποι των υγρών και θερμών περιβαλλόντων.

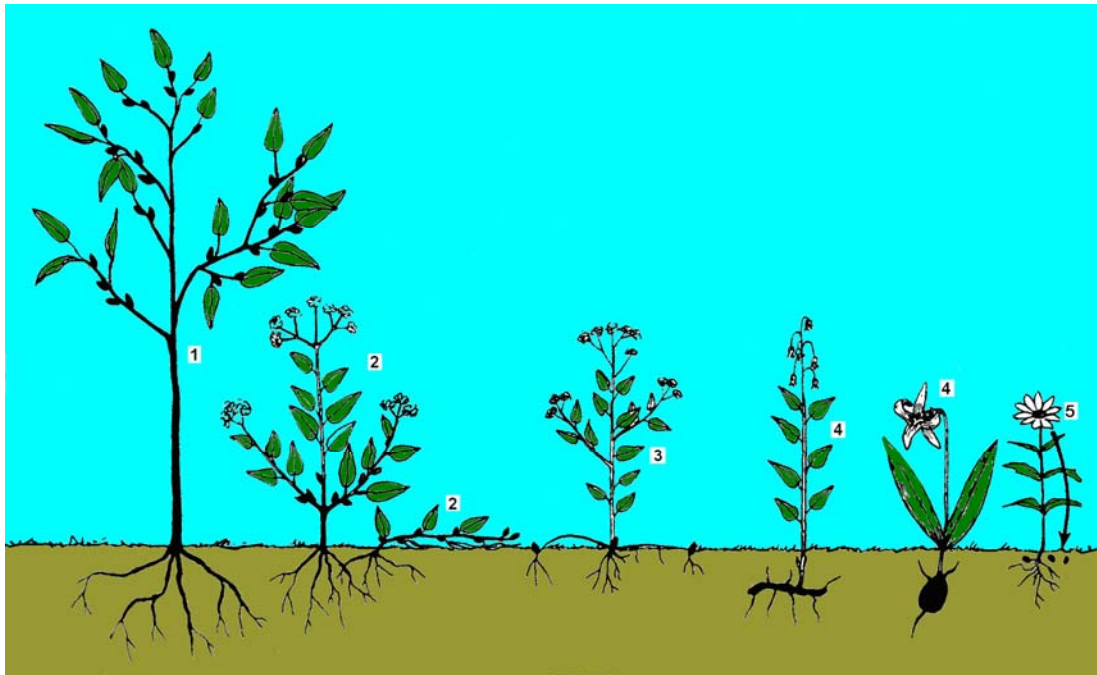
β). **Χαμαιόφυτα** (Chamaephytes): Αυτά είναι οι φυτικοί οργανισμοί των οποίων οι βλαστοί και οι οφθαλμοί βρίσκονται επάνω στην επιφάνεια του εδάφους και σε ύψος περίπου 25 εκατοστόμετρα πάνω απ' αυτή. Οι οφθαλμοί προστατεύονται από τα πεσμένα φύλλα και καλύπτονται από το χιόνι. Είναι τυπικά φυτά των ψυχρών, ξηρών κλιμάτων.

γ). **Ημικρυπτόφυτα** (Hemicryptophytes): Αυτά είναι οι φυτικοί οργανισμοί των οποίων οι πολυετείς οφθαλμοί βρίσκονται στην επιφάνεια του εδάφους, όπου προστατεύονται από το έδαφος και τα φύλλα. Πολλά φυτά χαρακτηρίζονται από τα στρογγυλά τους φύλλα (ροζέτες) και είναι χαρακτηριστικά είδη των ψυχρών και υγρών κλιμάτων.

δ). **Θερόφυτα** (Therophytes): Αυτά είναι ετήσια φυτά, είδη τα οποία συμπληρώνουν τον βιολογικό τους κύκλο μέσα σε μια βλαστητική περίοδο (από τον

σπόρο στον σπόρο). Τα φυτά αυτά επιβιώνουν στις δυσμενείς περιόδους ως σπόροι και είναι χαρακτηριστικά δείγματα των ερήμων και των λιβαδιών.

ε) **Επίφυτα** (Eriphytes): Φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε βάρος ή με τη βοήθεια άλλων φυτών και οι ρίζες τους βρίσκονται στον αέρα.



Εικόνα 2.3. Η μορφή ζωής κατά Raunkier. (1) φανερόφυτα, (2) χαμαίφυτα, (3) ημικρυπτόφυτα (4) γαιόφυτα (κρυπτόφυτα) (5) θερόφυτα. Τα θνήσκοντα μέρη του φυτού είναι μη σκιασμένα σημεία, ενώ τα ανανεωτικά όργανα με οφθαλμούς (ή σπόρους στην περίπτωση των θεροφύτων) είναι τα σκοτεινά.

Σε μια περιοχή ή σε μια βιοκοινότητα, όλα τα είδη μπορούν να ομαδοποιηθούν στις πέντε αυτές τάξεις και η σχέση μεταξύ τους, εκφρασμένη στην εκατοστιαία ποσοτική αναλογία των βιομορφών οι οποίες συνθέτουν τη χλωρίδα μιας περιοχής, αποτελούν το **βιοφάσμα** της περιοχής.

Πίνακας 2.1. Φάσματα βιοτικών μορφών των σπουδαιότερων οικοσυστημάτων.

Βιοκοινότητα	Ph	Ch	He	Cr	Th
Αρκτική Τούντρα	1	23	61	13	2
Εύκρατο δάσος φυλλοβόλων	15	2	49	13	12
Υποτροπικό δάσος	34	23	10	5	15
Δάσος βροχής	54	6	12	3	16
Έρημος	26	7	18	7	42

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Το βιοφάσμα, πρακτικά και σε πολύ μεγάλο βαθμό, εκφράζει τις προσαρμογές των φυτών στο περιβάλλον και ιδιαίτερα στις κλιματικές συνθήκες που επικρατούν σ' αυτό. Έτσι, στις υγρές τροπικές περιοχές με το ομοιόμορφα θερμό και υγρό κλίμα, στις μεν ξηρές περιοχές υπερέχουν τα φανερόφυτα, ενώ στις περιοχές με μεγάλης διάρκειας θερινή ξηρασία επικρατούν τα θερόφυτα, στις εύκρατες περιοχές επικρατούν τα ημικρυπτόφυτα, ενώ στις αλπικές και αρκτικές περιοχές τα ημικρυπτόφυτα και τα χαμαίφυτα. (Πίνακας 2.1 και Εικόνα 2.3).

2.4. Η κυριαρχία των ειδών

Σε γενικές γραμμές, η φύση των βιοκοινοτήτων ελέγχεται, είτε από τις φυσικές, είτε από τις βιοτικές συνθήκες, όπως είναι για παράδειγμα το υπέδαφος, η έλλειψη υγρασίας, η δράση του κύματος, είτε τέλος, από κάποιους συγκεκριμένους βιολογικούς μηχανισμούς. Οι βιολογικά ελεγχόμενες κοινότητες επηρεάζονται συχνά από ένα μόνο είδος ή από μια ομάδα ειδών, οι οποίες μπορούν και τροποποιούν το περιβάλλον. Οι οργανισμοί αυτοί ονομάζονται **κυρίαρχοι** (dominants).

Δεν θα ήταν εύκολο ασφαλώς, να περιγραφεί ή να καθοριστεί ένα κυρίαρχο είδος. Σε μια βιοκοινότητα τα κυρίαρχα είδη είναι δυνατό να είναι εκείνα τα οποία, είτε ανευρίσκονται περισσότερο σε αριθμό, είτε εμφανίζουν την μεγαλύτερη βιομάζα, είτε καταλαμβάνουν τον μεγαλύτερο χώρο, είτε συμβάλλουν, κατά μεγάλο βαθμό, στη ροή της ενέργειας ή στον κύκλο των ανόργανων στοιχείων, είτε ακόμη, κατά κάποιον άλλο τρόπο, μπορούν να ελέγχουν ή να επιδρούν πάνω στα υπόλοιπα μέλη της βιοκοινότητας. Μερικοί οικολόγοι έχουν δώσει τον κυρίαρχο ρόλο σ' όλους αυτούς τους οργανισμούς, οι οποίοι είναι και αριθμητικά ανώτεροι, πλην όμως, δέχονται ότι η αφθονία από μόνη της δεν επαρκεί. Συχνά παρατηρείται ένα φυτικό είδος να εμφανίζει για παράδειγμα, μια ευρεία διάρθρωση σε μια περιοχή, εντούτοις όμως, διαπιστώνεται ότι ασκεί μικρή επίδραση στο σύνολο της βιοκοινότητας. Σ' ένα δάσος, είναι φυσικό αλλά και λογικό συνάμα, τα μικρά σε μέγεθος δένδρα ή τα δένδρα του υπορόφου να υπερτερούν αριθμητικά των μεγάλων ατόμων, η βιοκοινότητα όμως, να ελέγχεται από μερικά μεγάλα άτομα, τα οποία σκιάζουν τα μικρότερα. Σε μια τέτοια περίπτωση, οι κυρίαρχοι οργανισμοί δεν είναι αυτοί οι οποίοι εμφανίζονται αριθμητικά περισσότερο, αλλά εκείνοι οι οποίοι έχουν την μέγιστη βιομάζα ή αλλιώς, εκείνοι οι οποίοι καταλαμβάνουν κάτω από τη κομοστέγη το μεγαλύτερο χώρο, δηλαδή εκείνοι οι οποίοι με τον τρόπο αυτό θα ελέγχουν την διάρθρωση του φωτός. Οι οικολόγοι μετρούν τα κυρίαρχα αυτά είδη με βάση τη βιομάζα ή την οριζόντια προβολή της κομοστέγης στην επιφάνεια του εδάφους (basal area).

Προσάρτημα 2.1.

Μερικά μέτρα της κυριαρχίας

1. **Κυριαρχία** = Ο λόγος της επιφάνειας που καταλαμβάνεται από το Α είδος προς την επιφάνεια της δειγματοληψίας.
2. **Σχετική κυριαρχία** = Ο λόγος της επιφάνειας που καταλαμβάνεται από το Α είδος προς την επιφάνεια που καταλαμβάνεται απ' όλα τα είδη.
3. **Σχετική πυκνότητα** = Ο λόγος του συνόλου των ατόμων του είδους Α προς το σύνολο των ατόμων όλων των ειδών.
4. **Συχνότητα** = Ο λόγος των διαστημάτων ή των σημείων στα οποία τα είδη Α εμφανίζονται προς το συνολικό αριθμό των δειγματοληπτικών επιφανειών ή σημείων.
5. **Σχετική συχνότητα** = Ο λόγος της αξίας της συχνότητας των ειδών Α προς τη συνολική αξία της συχνότητας όλων των ειδών.
6. **Σημαντική αξία** = Σχετική κυριαρχία + Σχετική πυκνότητα + Σχετική συχνότητα

Εάν οι παραπάνω τιμές πολλαπλασιαστούν επί 100 θα εκφράσουν την εκατοστιαία αναλογία.

Ο δείκτης κυριαρχίας του Simpson

$$\text{Κυριαρχία} = \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Όπου: N = ο συνολικός αριθμός ατόμων όλων των ειδών,
 n_i = ο συνολικός αριθμός ατόμων του είδους Α.

Η έννοια της κυριαρχίας συνοδεύεται συνήθως, και από μερικές άλλες διαπιστώσεις. Κατ' αρχήν, τα κυρίαρχα είδη μπορεί να μην είναι, από την έποψη της ροής της ενέργειας και του κύκλου των ανόργανων στοιχείων, τα πιο ουσιαστικά είδη στην βιοκοινότητα, μολονότι αυτό αποτελεί και τον κανόνα. Είναι όμως αδιαφιλονίκητο το γεγονός, ότι τα κυρίαρχα είδη «επιτυγχάνουν» να θεωρούνται κυρίαρχα, καταλαμβάνοντας τον χώρο της **οικοθέσης**⁷, η οποία κατά πάσα πιθανότητα ήταν δυνατό να είχε καταληφθεί στην βιοκοινότητα από κάποια άλλα είδη.

Μολονότι παρατηρούμε ότι τα κυρίαρχα είδη σχηματίζουν συχνά πληθυσμούς άλλων επιπέδων, η κυριαρχία αναγκαστικά, σχετίζεται με τα είδη τα οποία καταλαμβάνουν αυτό το επίπεδο. Εάν κάποιο είδος ή κάποια μικρή ομάδα ειδών πρόκειται να καταστεί κυρίαρχο(η), αυτό(η) πρέπει να συσχετισθεί με ένα συνολικό πληθυσμό ειδών, τα οποία στο σύνολό τους έχουν παρόμοιες οικολογικές απαιτήσεις. Ένα είδος ή κάποια είδη καθίστανται κυρίαρχα, διότι είναι ικανά να εξαντλήσουν το εύρος των περιβαλλοντικών απαιτήσεων με μεγαλύτερη αποτελεσματικότητα απ' ό,τι άλλα είδη του ίδιου επιπέδου. Τα **υποκυρίαρχα** (subdominants) ή αλλιώς τα δευτερεύοντα είδη υπάρχουν, διότι είναι ικανά να καταλάβουν μια οικοθέση ή ένα τμήμα αυτής, την οποία αδυνατούν να καταλάβουν τα κυρίαρχα είδη. Συνεπώς, οι κυρίαρχοι οργανισμοί θεωρούνται και είναι **γενικευτές** (generalists), με ένα μεγάλο εύρος φυσιολογικών ανοχών, ενώ τα υποκυρίαρχα τείνουν να είναι περισσότερο **εξειδικευτές** (specialists) στις περιβαλλοντικές τους απαιτήσεις και περισσότερο περιορισμένα στις φυσιολογικές τους ανοχές.

2.5. Η ποικιλότητα των ειδών

Αν θέλουμε με απλά λόγια να ορίσουμε την **ποικιλότητα** (diversity) των ειδών θα μπορούσαμε πούμε ότι αυτή είναι: **ο αριθμός των ειδών τα οποία υπάρχουν σε μια βιοκοινότητα**. Όσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός αυτός, τόσο μεγαλύτερη και η ποικιλότητα των ειδών.

Τελευταία, η έννοια της ποικιλότητας των ειδών έχει επεκταθεί και αναφέρεται πλέον ως **βιοποικιλότητα** (biodiversity). Η βιοποικιλότητα έχει καταστεί ένας όρος, ο οποίος αρχίζει να βρίσκει το δρόμο του στην δημοφιλή πλέον οικολογική φιλοσοφία, και αναφέρεται **στην ποικιλία των βιοτικών μορφών οι οποίες υπάρχουν, των οικολογικών λειτουργιών τις οποίες εκτελούν και των γενετικών παραλλαγών τις οποίες αυτά περιέχουν**. Η βιοποικιλότητα είναι δυνατό να καταστεί απόλυτα αντιληπτή και να εκτιμηθεί, εάν την μελετήσουμε στο επίπεδο της βιοκοινότητας μέσα από το περιεχόμενο της ποικιλότητας των ειδών.

⁷ **Οικοθέση ή οικοφωλιά ή οικολογικός θώκος (niche)**. Κάθε οργανισμός έχει ένα συγκεκριμένο και πολύ χαρακτηριστικό τρόπο ζωής και αναπαραγωγής ο οποίος καθορίζεται από το σύνολο των προσαρμοστικών του χαρακτηριστικών. Η επιβίωση και η αναπαραγωγή του είναι δυνατή μόνο σε ορισμένα περιβάλλοντα, δηλαδή κάτω από ορισμένους και ενδεδειγμένους συνδυασμούς αβιοτικών και βιοτικών παραγόντων. Ο οργανισμός, με βάση τις πηγές τροφής του καταλαμβάνει μια συγκεκριμένη θέση στα τροφικά πλέγματα και με τη δραστηριότητά του αποκτά ένα ρόλο στη συνολική λειτουργία του οικοσυστήματος στο οποίο συμμετέχει. Όλες μαζί οι τροφικές του προτιμήσεις και συνήθειες, οι αναπαραγωγικές διεργασίες, η συμπεριφορά του, οι αλληλεπιδράσεις με το βίότοπό του αποτελούν την οικοθέση του.

Πίνακας 2.2. Η δομή ενός ώριμου δάσους φυλλοβόλων πλατύφυλλων στις Η.Π.Α.

Είδη	Αριθμός ατόμων	Ποσοστό στη συστάδα
Λεύκη κίτρινη (<i>Liriodendron tulipifera</i>)	76	29,70
Δρυς λευκή (<i>Quercus alba</i>)	36	14,10
Δρυς μαύρη (<i>Quercus velutina</i>)	17	6,60
Ψευδοπλάτανος ζαχαρώδης (<i>Acer saccharum</i>)	14	5,40
Ψευδοπλάτανος κόκκινος (<i>Acer rubrum</i>)	14	5,10
Οξιά αμερικάνικη (<i>Fagus grandiflora</i>)	13	4,70
Σασσαφράς (<i>Sassafras albidum</i>)	12	4,70
Δρυς κόκκινη (<i>Quercus rubra</i>)	12	4,70
Καρυδιά αμερικάνικη (<i>Carya tomentosa</i>)	11	4,30
Κερασιά μαύρη (<i>Prunus serotina</i>)	11	4,30
Πτελιά κόκκινη (<i>Ulmus rubra</i>)	10	3,90
Καρυδιά ωοειδής (<i>Carya ovata</i>)	7	2,70
Καρυδιά καρδιόσχημη (<i>Carya cordiformis</i>)	5	2,00
Καρυδιά η άφυλλη (<i>Carya glabra</i>)	3	1,20
Κρασιά φλώριδας (<i>Cornus florida</i>)	3	1,20
Φράξος αμερικάνικος (<i>Fraxinus americana</i>)	2	0,88
Γάβρος καρολίνας (<i>Carpinus caroliniana</i>)	2	0,88
Μανόλια μεγαλοανθής (<i>Magnolia grandiflora</i>)	2	0,88
Πτελιά αμερικάνικη (<i>Ulmus americana</i>)	1	0,39
Καστανιά μαύρη (<i>Juglans nigra</i>)	1	0,39
Ψευδοπλάτανος μαύρος (<i>Acer nigra</i>)	1	0,39
Ρομπίνια ψευδακακία (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	1	0,39
Οξύδενδρο δενδρώδες (<i>Oxydendrum arboreum</i>)	1	0,39
Αϊλανθος υψηλός (<i>Ailanthus altissima</i>)	1	0,39
	256	100,00

Πίνακας 2.3. Η δομή ενός ώριμου δάσους φυλλοβόλων πλατύφυλλων στις ΗΠΑ.

Είδη	Αριθμός ατόμων	Ποσοστό στη συστάδα
Λεύκη κίτρινη (<i>Liriodendron tulipifera</i>)	122	44,50
Σασσαφράς (<i>Sassafras albidum</i>)	107	39,00
Κερασιά μαύρη (<i>Prunus serotina</i>)	12	6,60
Μανόλια μεγαλοανθής (<i>Magnolia grandiflora</i>)	11	4,40
Ψευδοπλάτανος κόκκινος (<i>Acer rubrum</i>)	10	4,00
Δρυς κόκκινη (<i>Quercus rubra</i>)	8	3,60
Καστανιά η σταχτόχρους (<i>Juglans cinerea</i>)	1	0,40
Καρυδιά ωοειδής (<i>Carya ovata</i>)	1	0,40
Οξιά αμερικάνικη (<i>Fagus grandiflora</i>)	1	0,40
Ψευδοπλάτανος ζαχαρώδης (<i>Acer saccharum</i>)	1	0,40
	274	100,00

2.5.1. Μέτρηση της ποικιλότητας των ειδών

Προσάρτημα 2.2

Δείκτες Ποικιλότητας

Ο δείκτης ποικιλότητας του **Shannon** (1949) είναι ένας από τους πολλούς δείκτες ποικιλότητας. Βασίζεται στη θεωρία της **πληροφορίας** και μετρά το βαθμό της **αβεβαιότητας**. Σύμφωνα μ' αυτόν, εάν η ποικιλότητα είναι χαμηλή, τότε η βεβαιότητα να συλλέξουμε ένα συγκεκριμένο είδος τυχαία, είναι υψηλή. Εάν όμως η ποικιλότητα είναι υψηλή τότε είναι δύσκολο να προβλέψουμε την ταυτότητα του ατόμου που συλλέχθηκε. Υψηλή ποικιλότητα συνεπώς σημαίνει υψηλή αβεβαιότητα.

Ένας άλλος πολύ κοινός δείκτης είναι αυτός του **Simpson** (1949). Αυτός ξεκινάει από μια διαφορετική προσέγγιση, ήτοι: τον αριθμό των περιπτώσεων που θα μπορούσαμε τυχαία να συναντήσουμε ζεύγη ατόμων, προσπαθώντας όμως να βρούμε ένα ζεύγος του αυτού είδους. Αυτός ο δείκτης ποικιλότητας είναι ο αντίστροφος του δείκτη κυριαρχίας του **Simpson** (**Προσάρτημα 2.1**):

$$\text{Ποικιλότητα} = \frac{N(N-1)}{\sum n_i(n_i-1)}$$

ή

$$1 - \frac{\sum n_i(n_i-1)}{N(N-1)}$$

Έτσι, σε μια συλλογή ειδών «υψηλή κυριαρχία σημαίνει χαμηλή ποικιλότητα».

Οι δείκτες των **Shannon** και **Simpson** λαμβάνουν υπόψη τους, αμφότερα τα στοιχεία της αφθονίας και της κανονικότητας των ειδών.

Ένας άλλος δείκτης, πιο απλός όμως, είναι ο δείκτης του **Margalef** (1968):

$$\text{Ποικιλότητα} = (s-1)/\log N$$

Όπου: s είναι ο αριθμός των ειδών, και N είναι ο αριθμός των ατόμων.

Ένας τέτοιος όμως δείκτης δεν εκφράζει τις διαφορές μεταξύ βιοκοινοτήτων που έχουν τα ίδια s και N , και συνεπώς είναι λιγότερο χρήσιμος.

Μέσα στο πλήθος των ειδών τα οποία συγκροτούν την βιοκοινότητα, μερικά είναι πολυπληθή και μερικά είναι σπάνια. Το χαρακτηριστικό αυτό μπορούμε εύκολα να το ανακαλύψουμε εάν μετρήσουμε, σε ένα αριθμό τεμαχίων, όλα τα άτομα, είτε των διαφόρων φυτικών ειδών, είτε των άλλων ζωικών οργανισμών, και στη συνέχεια καθορίσουμε την ποσοστιαία αναλογία του καθενός που συνθέτουν το σύνολο ή τη σχετική αφθονία.

Ας πάρουμε τα αποτελέσματα του **Πίνακα 2.2** ως ένα παράδειγμα, στο οποίο παρουσιάζεται η δομή ενός ώριμου δάσους φυλλοβόλων πλατύφυλλων, το οποίο αποτελείται από 24 είδη με σθηθιαία διάμετρο πάνω από 10 cm. Δύο άτομα, η κίτρινη λεύκη και η λευκή δρυς αποτελούν το 44% περίπου της συστάδας. Τα επόμενα τέσσερα σε αφθονία είδη (δύο είδη ψευδοπλάτανου, η μαύρη δρυς και η αμερικανική οξιά) αποτελούν το καθένα γύρω στο 5% της συστάδας. Εννέα είδη κυμαίνονται από το 1,2 έως το 4,7% της συστάδας, ενώ τα εναπομένοντα εννέα είδη αντιπροσωπεύουν ως ομάδα γύρω στο 5% της συστάδας.

Ο **Πίνακας 2.3** παρουσιάζει μια διαφορετική εικόνα, παρότι η δειγματοληψία έγινε σε παραπλήσια περιοχή με αυτή του προηγούμενου πίνακα. Η φυτοκοινότητα αυτή αποτελείται από δέκα είδη από τα οποία δύο, η κίτρινη λεύκη και το σάσσαφρας, αποτελούν το 84% σχεδόν της συστάδας. Αμφότερες οι δασικές συστάδες απεικονίζουν τις μορφές λίγων σχετικά κοινών ειδών, τα οποία συνδυάζονται με πάρα

πολλά σπάνια είδη.

Οι δύο παραπάνω πίνακες παρουσιάζουν δύο ακόμη χαρακτηριστικά της βιοκοινοτήτας, την **αφθονία** ή τον **πλούτο** (richness) των ειδών και την **κανονικότητα**

ή **ομοιομορφία** (evenness) στην κατανομή των ατόμων μεταξύ των ειδών. Η συστάδα του Πίνακα 2.3 εμφανίζει μεγαλύτερη αφθονία, συγκριτικά με τον Πίνακα 2.4 και η κανονικότητα με την οποία τα άτομα κατανέμονται μεταξύ των ειδών είναι μεγαλύτερη στην πρώτη συστάδα απ' ό,τι στη δεύτερη.

Οι δύο αυτές παράμετροι, η αφθονία και η κανονικότητα των ειδών είναι πολύ χρήσιμες κατά την διαδικασία μέτρησης της ποικιλότητας των ειδών. Έτσι, μια βιοκοινότητα στη βλαστητική σύνθεση της οποίας περιλαμβάνονται λίγα άτομα, πολλών όμως ειδών, παρουσιάζει υψηλότερη ποικιλότητα από αυτή, η οποία θα παρουσίαζε αντίστοιχα μια βιοκοινότητα η οποία εμφανίζει τον ίδιο συνολικά αριθμό ατόμων, αλλά τα πλείστα εξ αυτών να καταχωρούνται σε λιγότερα είδη. Για την καλύτερη κατανόηση των παραπάνω ας πάρουμε το παράδειγμα, στο οποίο έχουμε μια βιοκοινότητα η οποία συντίθεται από δέκα είδη και κάθε είδος αποτελείται από δέκα άτομα το καθένα. Η βιοκοινότητα αυτή έχει μεγαλύτερη ποικιλότητα από μια άλλη, η οποία αποτελείται από δέκα είδη επίσης, αλλά τα 100 συνολικά άτομα κατανέμονται ως εξής: 90, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1.

Για να αξιολογηθεί ποσοτικά η ποικιλότητα των ειδών, έχουν προταθεί αρκετοί δείκτες ποικιλότητας (**Προσάρτημα 2.2**). Ένας από τους πλέον ευρύτερα χρησιμοποιούμενους δείκτες είναι ο **δείκτης του Shannon**, ο οποίος, αφού ήρθε δανεικός από την θεωρία της επικοινωνίας και της πληροφόρησης, προσαρμόστηκε στην Οικολογία, όπως εμφανίζεται στην **σχέση 2.1** που ακολουθεί.

$$H = -\sum(p_i)(\log_2 p_i) \quad (2.1)$$

Όπου: H = η ποικιλότητα των ειδών,

s = ο αριθμός των ειδών,

p_i = η αναλογία των ατόμων του συνόλου των ειδών που ανήκουν το *ιστό* είδος.

Ο δείκτης λαμβάνει υπόψη του τόσο τον αριθμό, όσο και το σχετικό πλήθος των ειδών. Όταν ο δείκτης ποικιλότητας A υπολογίζεται για την σύνθεση των δασών των Πινάκων 2.3. και 2.4. παρατηρούμε ότι, ο πρώτος εμφανίζει δείκτη ποικιλότητας 3,59 και ο δεύτερος 1,87.

Τα δύο συστατικά, **αφθονία των ειδών και κανονικότητα**, μπορούν να ξεχωρίσουν. Ο απλούστερος καθορισμός του πλούτου των ειδών είναι η καταμέτρηση του αριθμού των ειδών. Στο πρώτο δάσος αυτός ήταν 24 και στο άλλο 10. Για να καθοριστεί η κανονικότητα (ομοιομορφία) πρέπει πρώτα να υπολογιστεί το H_{max} , δηλαδή, ποιο θα μπορούσε να ήταν το H , εάν όλα τα είδη της βιοκοινότητας είχαν τον αυτό αριθμό ατόμων.

Ο αριθμός αυτός μπορεί να υπολογιστεί σύμφωνα με την **σχέση 2.2**:

$$H_{max} = I_n S \quad (2.2)$$

Όπου: I_n = ο φυσικός λογάριθμος, και

S = ο αριθμός των ειδών.

Μετά την επίλυση της **σχέσης 2.2** προκύπτει ότι για το πρώτο δάσος το H_{max} είναι 3,18 και για το δεύτερο 2,30.

Τέλος, η κανονικότητα (**J**) καθορίζεται από την **σχέση 2.3**:

$$J = H / H_{max} \quad (2.3)$$

Προσάρτημα 2.3

Ομοιότητα της βιοκοινότητας

Για να μετρηθεί η ομοιότητα των κοινοτήτων υπάρχει διαθέσιμος ένας αριθμός μεθόδων. Η πλέον συχνά συνιστώμενη μέθοδος είναι ο δείκτης **Morisista** (). Δείκτης ο οποίος βασίζεται στον δείκτη κυριαρχίας του **Simpson**. Εντούτοις, υφίστανται δύο απλούστερες προσεγγίσεις του θέματος. Αυτές είναι ο **συντελεστής της κοινότητας** και η **ποσοστιαία επί τοις εκατόν ομοιότητα** του **Sorensen** (). Για την εύρεση του συντελεστή της κοινότητας εφαρμόζουμε την εξίσωση:

$$CC = \frac{2c}{s_1 + s_2}$$

Όπου: **c** = ο αριθμός των ειδών που είναι κοινός σε αμφότερες τις κοινότητες, και
s₁ + s₂ = ο αριθμός των ειδών στις κοινότητες 1 και 2.

Για τα δάση των **πινάκων 2.3 και 2.4**,

όπου: **c** = 9 είδη, **s₁** = 24 είδη, **s₂** = 10 είδη.

Επιλύοντας την παραπάνω σχέση έχουμε:

$$CC = \frac{2 \times 9}{24 + 10} = \frac{18}{34} = 52,9$$

Συντελεστής της κοινότητας δεν θεωρείται η σχετική πληθώρα των ειδών. Αυτός είναι πάρα πολύ χρήσιμος, όταν το μείζον ενδιαφέρον είναι η παρουσία ή η απουσία των ειδών.

Για να υπολογίσουμε την ποσοστιαία (%) ομοιότητα (**PS**), καταρχήν κατατάσσουμε σε πίνακα το πλήθος των ειδών σε κάθε κοινότητα ως ποσοστό. Ακολούθως, προσθέτουμε το χαμηλότερο ποσοστό για κάθε είδος, το οποίο οι κοινότητες έχουν κοινό. Για τα δάση του παραδείγματός μας, 15 είδη είναι αποκλειστικά στη μια ή την άλλη κοινότητα. Το χαμηλότερο ποσοστό για τα 15 αυτά είδη είναι 0 και δεν χρειάζεται αυτά να προστεθούν.

PS = 29,7 + 0,4 + 3,6 + 0,4 + 4,7 + 2,9 + 4,4 + 0,4 + 0,39 = 46.89

Η ποσοστιαία ομοιότητα θεωρείται το σχετικό πλήθος των ειδών σε κάθε κοινότητα.

$$\text{Ποικιλότητα} = (s - 1) / \log N$$

Όπου: **s** = ο αριθμός των ειδών, και

N = ο αριθμός των ατόμων.

Ένας τέτοιος όμως δείκτης, δεν εκφράζει τις διαφορές μεταξύ βιοκοινοτήτων που έχουν τα ίδια **s** και **N**, και συνεπώς είναι λιγότερο χρήσιμος.

Με τα δεδομένα των **Πινάκων 2.3 και 2.4** η κανονικότητα για το πρώτο δάσος είναι 0,78 και για το δεύτερο 0,57. Το πρώτο δάσος, όπως καθίσταται εύκολα αντιληπτό, παρουσιάζει μια μεγαλύτερη κανονικότητα στη διάρθρωση απ' ό,τι το δεύτερο δάσος.

Μέχρι τώρα έχουμε μελετήσει τα μέτρα της ποικιλότητας, όπως αυτή ενυπάρχει μέσα σε μια βιοκοινότητα, και η οποία είναι γνωστή και ως **άλφα ποικιλότητα** (alpha diversity ή α-diversity). Υπάρχει όμως, και η ποικιλότητα μεταξύ των βιοκοινοτήτων, η οποία ονομάζεται **βήτα ποικιλότητα** (beta diversity ή β-diversity), ο υπολογισμός της οποίας γίνεται με βάση διάφορες τεχνικές, όπως είναι για παράδειγμα είναι, οι συντελεστές της κοινότητας, η ποσοστιαία ομοιότητα, τα μέτρα απόστασης και διάφορα άλλα μέτρα, δύο παραδείγματα μάλιστα παρουσιάζονται στο **Προσάρτημα 2.3**.

Τέλος, πρέπει να αναφέρουμε ότι υπάρχει και ένας τρίτος τύπος ποικιλότητας. Αυτός είναι η **γάμα ποικιλότητα** (gamma diversity ή γ-diversity), η οποία περιγράφει την ποικιλότητα σε ένα μεγαλύτερο, περιφερειακό επίπεδο, στην οποία

συμπεριλαμβάνονται και οι αντικαταστάσεις των ειδών, όπως αυτές παρουσιάζονται στις μεγάλες γεωγραφικές περιοχές.

2.5.2. Οι θεωρίες της ποικιλότητας

Η ποικιλότητα των ειδών, τόσο μέσα στη βιοκοινότητα, όσο και μεταξύ των βιοκοινοτήτων, έχει άμεση συνάφεια με τρεις βασικές παραμέτρους. Οι παράμετρος

αυτές είναι ο **χώρος**, ο **χρόνος** και η **διατροφή**, και όπως θα δούμε όλες τους σχετίζονται, έμμεσα ή άμεσα, με την διαφοροποίηση της οικοθέσης.

Είναι παρατηρημένο ότι η ποικιλότητα αυξάνει καθώς αυξάνουν αμφοτέρες **οι οριζόντιες και οι κάθετες μορφές στρωμάτωσης**, διότι έτσι, δημιουργούνται περισσότεροι μικρο-βιότοποι, τους οποίους μπορούν να εκμεταλλευθούν τα είδη και περισσότερες οικοθέσεις, οι οποίες με τη σειρά τους, πρέπει να πληρωθούν από τα είδη αυτά. Είναι άλλωστε απόλυτα αποδεδειγμένο ότι τα ζώα είναι ικανά να μοιράζονται μεταξύ τους τις οικοθέσεις. Όσο λεπτομερέστερο μάλιστα είναι το μοίρασμα, τόσο περισσότερα είδη οργανισμών μπορούν να συνυπάρξουν. Όπως επίσης είναι αποδεδειγμένο, ότι η ποικιλότητα των φυτικών ειδών επηρεάζεται από τις αλλαγές του τύπου του εδάφους, της αποστράγγισης του εδάφους, της κατάστασης των χημικών στοιχείων, του υψομέτρου κ.λ.π.

Αύξηση της ποικιλότητας παρατηρείται και με την **αλλαγή της χρήσης των οικοθέσεων μέσα στη διάσταση του χρόνου**. Πιο έντονες μάλιστα είναι οι εποχιακές αλλαγές. Τα ανοιξιότικα άνθη δίνουν τη θέση τους στα θερινά και αυτά στα φθινοπωρινά. Τα αποδημητικά πτηνά, τα οποία εγκαθίστανται και δημιουργούν τις φωλιές τους σε μια περιοχή κατά την εποχή του θέρους, αντικαθίστανται σ' αυτή από κάποια αντίστοιχα πτηνά της εποχής του φθινοπώρου. Είδη τα οποία δραστηριοποιούνται την ημέρα, καθώς το σκοτάδι πέφτει, αντικαθίστανται από άλλα νυκτόβια ζώα. Τέτοιες χρονικές αλλαγές και αντικαταστάσεις αυξάνουν μέσα σε μια βιοκοινότητα, σε μεγάλο μάλιστα βαθμό, την συνολική ποικιλότητα των ειδών. Συχνά όμως αυτές παραβλέπονται, όταν προσπαθούμε να καθορίσουμε την ποικιλότητα των ειδών.

Την ποικιλότητα ενθαρρύνουν επίσης, **οι λεπτές διαφορές στις διατροφικές συνήθειες**. Για παράδειγμα, μεταξύ των ομάδων των ζώων που φέρουν σπλές, μερικά βόσκουν τους βλαστούς των ξυλωδών φυτών, ενώ άλλα τρέφονται με την ποώδη βλάστηση. Μεταξύ αυτών πάλι, μερικά νέμονται την νέα αύξηση, ενώ άλλα προτιμούν την παλιά. Μερικά τρέφονται με τα αγρωστώδη φυτά, ενώ άλλα προτιμούν και νέμονται τα ποώδη πλατύφυλλα. Με τα παραδείγματα αυτά βλέπουμε λοιπόν, με ποιο τρόπο ο βαθμός της διατροφικής εξειδίκευσης αντανακλάται στην ποικιλότητα.

Παρότι λοιπόν έχει αποδειχθεί ότι οι συνιστώσες του χρόνου, του χώρου και της διατροφής περιγράφονται στις διαφορές της ποικιλότητας, εντούτοις, μερικά ερωτήματα εξακολουθούν να παραμένουν ακόμη αναπάντητα. Έτσι, αν πάρουμε για παράδειγμα την ποικιλότητα των ειδών, το ερώτημα το οποίο προκύπτει είναι: **γιατί παρατηρείται η ποικιλότητα να είναι υψηλότερη στις τροπικές περιοχές σε σύγκριση με τις εύκρατες ή τις αρκτικές περιοχές;** Είναι ένα ερώτημα που για πολλά χρόνια ταλάνισε τους Οικολόγους. Κατέληξαν σε πολλές θεωρίες ή υποθέσεις, οι περισσότερες από τις οποίες είναι δύσκολο, αν όχι αδύνατον, να ελεγχθούν.

Η παλαιότερη θεωρία, ίσως γιατί μας γυρίζει πίσω στον **Alfred Wallace** (1878), είναι η θεωρία του **εξελικτικού χρόνου** (evolutionary time theory). Σύμφωνα λοιπόν με τη θεωρία αυτή, και κάνοντας χρήση κατά λέξη τα λόγια του **Wallace**, «**οι τροπικές περιοχές είναι ένας κόσμος αρχαιότερος από αυτόν ο οποίος αντιπροσωπεύεται από την εύκρατη ζώνη**». Και αν συγκρίνουμε τις τροπικές περιοχές με τις περιοχές οι οποίες βρίσκονται στα βόρεια γεωγραφικά πλάτη, θα συμπληρώναμε ότι αυτές θεωρούνται περιοχές οι οποίες σχετικά, δεν έχουν υποστεί διαταραχές από τη δράση των παγετώνων. Για το λόγο αυτό λοιπόν, τα φυτά και τα ζώα των τροπικών περιοχών είχαν περισσότερο χρόνο να εξελιχθούν, ενώ στις εύκρατες περιοχές τα φυτά και τα ζώα δεν είχαν την εμπειρία του επαρκούς χρόνου, ώστε τα είδη να εκτραπούν και να προσαρμοστούν ή να καταλάβουν το περιβάλλον, το οποίο εν τω μεταξύ είχε αλλάξει πλήρως.

Με τη θεωρία του χρόνου έρχεται σε μεγάλη συσχέτιση και η θεωρία της **κλιματικής σταθερότητας** (climatic stability theory). Σύμφωνα με τη θεωρία αυτή, **τα είδη, σε ένα ασταθές κλίμα, θα ήθελαν να αναπτύξουν αντοχές, αρκετά ευρείες, ώστε να επιτρέπεται σ' αυτά να προσαρμόζονται και να επιβιώνουν σε μια μεγάλη ποικιλία συνθηκών φυσικού περιβάλλοντος, προμήθειας τροφής, κ.λ.π.** Πράγματι, τέτοια είδη θα μπορούσαν να καταλάβουν ευρείες οικοθέσεις. Από την άλλη πλευρά, ένα σταθερό κλιματικό περιβάλλον στο οποίο δεν χρειάζεται να ανταποκρίνονται με απόλυτη συνέπεια, επιτρέπει στα είδη να προσαρμόζονται σε μια ποικιλία μικροκλιματικών βιοτόπων και να εξειδικεύουν τις διατροφικές τους συνήθειες. Στην ουσία, τα είδη καταλαμβάνουν μικρότερες οικοθέσεις.

Ένα κλίμα μπορεί να ποικίλει μέσα στο χρόνο, αλλά με προβλέψιμο τρόπο. Σύμφωνα με τη θεωρία της **κλιματικής προβλεψιμότητας** (climatic predictability theory), **τα είδη έχουν επινοήσει τρόπους, ώστε αυτά να μπορούν να επωφεληθούν από τις εποχικά προβλέψιμες μεταβολές το κλίματος και να προσαρμόζουν τις μεταβολές αυτές στο βιολογικό τους κύκλο.** Τα εποχιακά φυτά, για παράδειγμα, αναπτύσσονται, ανθίζουν, παράγουν καρπούς κατά τη διάρκεια των ευνοϊκών περιόδων του έτους και διέρχονται μια περίοδο λήθαργου, ο οποίος συμπίπτει, είτε με την περίοδο του χειμώνα, είτε με την ξηρή περίοδο. Τα ετήσια φυτά της ερήμου παράγουν σπόρους και ανθίζουν μόνο στις περιόδους με επαρκή ύψος κατακρημνισμάτων. Τα ζώα μεταναστεύουν για ένα περισσότερο ευνοϊκό κλίμα, όταν οι συνθήκες καθίστανται ακραίες ή η τροφή και το νερό σπανίζουν, ή τέλος, όταν διαχειμάζουν ή ξεκαλοκαιριάζουν και επιστρέφουν και δραστηριοποιούνται ξανά μόλις οι περιβαλλοντικές συνθήκες ξαναγίνουν ευνοϊκές για αυτά. Η ικανότητα αυτή, δηλαδή τα είδη να εξειδικεύονται στις προβλέψιμες περιβαλλοντικές συνθήκες και τις καιρικές αλλαγές σε τροφή και άλλους πόρους, καταλήγει σε μια αυξημένη ποικιλότητα των ειδών.

Η υπόθεση της θεωρίας του **ετερογενούς περιβάλλοντος** (heterogeneous environment theory) υποστηρίζει ότι **όσο πιο πολύπλοκη είναι η δομή της βιοκοινότητας, τόσο πιο πολλές πιθανές οικοθέσεις αυτή κατέχει.** Δηλαδή η θεωρία αυτή παρέχει μια σειρά πολλών ευκαιριών ώστε μεταξύ των οργανισμών να δημιουργηθούν νέα είδη, τα οποία θα εκμεταλλευθούν τις οικοθέσεις αυτές. Έτσι, για παράδειγμα, το τροπικό δάσος της βροχής, με την πολύπλοκη κάθετη δομή του, έχει την ευχέρεια να δημιουργεί πάρα πολλές οικοθέσεις και ταυτόχρονα είναι ικανό να υποστηρίξει πολύ περισσότερα είδη από ένα δάσος της εύκρατης ζώνης, ή από ένα ποολίβαδο ή από την τούνδρα της αρκτικής. Μεταβολές στο υψόμετρο και την τοπογραφία, σε τοπικό ή περιφερειακό επίπεδο, προκαλούν την δημιουργία πρόσθετων βιοτόπων, οι οποίοι προσθέτουν στην ποικιλότητα.

Η υπόθεση της θεωρίας της **παραγωγικότητας** (productivity theory) δηλώνει ότι, **όσο περισσότεροι είναι οι διαθέσιμοι πόροι, με τη μορφή χημικών στοιχείων, φυτών ή θηραμάτων, τόσο περισσότερο τα είδη είναι ικανά να εξειδικευθούν.** Έτσι, τα τροπικά δάση της βροχής, με μια μακρά αυξητική περίοδο και μια μεγάλη ποικιλία φυτικών ειδών, εμφανίζουν υψηλή πρωτογενή παραγωγή. Για το λόγο αυτό είναι ικανά να υποστηρίξουν πάρα πολλά είδη ζώων, σε σύγκριση με τις εύκρατες ή τις αρκτικές περιοχές, περιοχές οι οποίες εμφανίζουν πολύ χαμηλότερη παραγωγικότητα. Άλλωστε, σ' ένα οικοσύστημα, όσο περισσότερη είναι η διαθέσιμη ενέργεια σε άμεσα χρησιμοποιήσιμη για τους οργανισμούς μορφή, τόσο περισσότερα είδη αυτό είναι ικανό να στηρίξει. Ασφαλώς, ένα τέτοιο επιχείρημα δεν ισχύει για τα φυτά τα οποία αναπτύσσονται σε σταθμούς, οι οποίοι είναι πλούσιοι σε θρεπτικά συστατικά. Η αυξημένη παρουσία αλλά και η διαθεσιμότητα των θρεπτικών συστατικών οδηγεί σε μια ελάττωση της ποικιλότητας των φυτικών ειδών και στην κυριαρχία ολίγων ειδών,

ακόμη και αν η πρωτογενής παραγωγή είναι υψηλή. Εντούτοις, μια υψηλή πρωτογενής παραγωγή, η οποία είναι σταθερή αλλά και προβλέψιμη, επιτρέπει την συνυπαρξη περισσότερων ειδών απ' όσα θα ήταν δυνατόν να συνυπάρξουν κάτω από ένα λιγότερο προβλέψιμο σύνολο συνθηκών. Επίσης, περισσότερη διαθεσιμότητα σε ενέργεια επιτρέπει μια μεγαλύτερη εξειδίκευση κατά μήκος ενός επιπέδου πόρων.

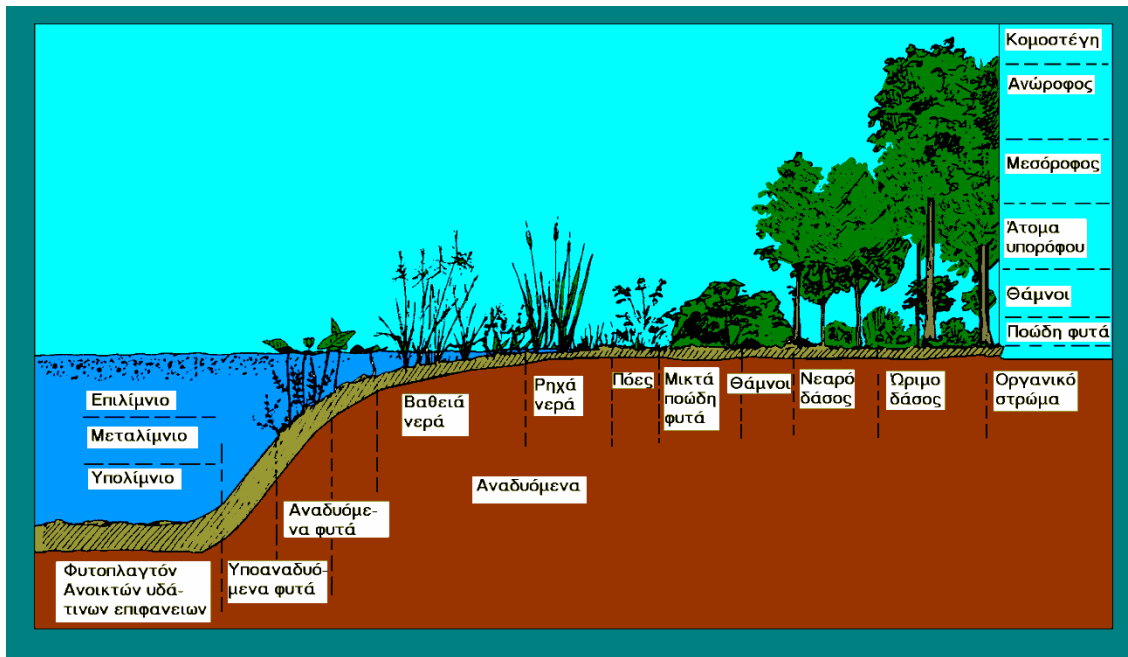
Η υπόθεση της παραγωγής σχετίζεται και με την υπόθεση της θεωρίας του **ανταγωνισμού** (competition theory). Σ' ένα αρκετά ποικίλο περιβάλλον, οι μείζονες δυνάμεις επιλογής προέρχονται από το φυσικό περιβάλλον. Σ' ένα περισσότερο σταθερό περιβάλλον, όπως είναι αυτό των τροπικών, οι δυνάμεις επιλογής είναι ευρέως βιοτικές και ιδιαίτερα ανταγωνιστικές, τόσο μέσα στα είδη, όσο και μεταξύ των ειδών. Ο ανταγωνισμός άλλωστε, ευνοεί την εξειδίκευση, γεγονός το οποίο έχει ως αποτέλεσμα να δημιουργούνται μικρότερες οικοθέσεις.

Τέλος, μια άλλη υπόθεση, η οποία συμπεριλαμβάνει τις σχέσεις μεταξύ των πληθυσμών, είναι η θεωρία της **θήρευσης (αρπαγής)** (predation theory). Η θεωρία αυτή υποστηρίζει ότι **η τυχαία ή η επιλεκτική απομάκρυνση των θηρευόμενων από ένα θηρευτή (αρπακτικό) ειδών, ελαττώνει το επίπεδο ανταγωνισμού μεταξύ τους**. Το γεγονός αυτό επιτρέπει σε περισσότερα είδη να συνυπάρχουν στο ίδιο τόπο, απ' ό,τι θα συνέβαινε, εάν η θήρευση απουσίαζε, διότι οι πληθυσμοί των ανταγωνιστών καλά κρατούν και εμποδίζουν οποιονδήποτε να καταστεί κυρίαρχος.

2.5.3. Οι βαθμιδώσεις της ποικιλότητας

Η ποικιλότητα των ειδών είναι δυνατό να χρησιμοποιηθεί, όχι μόνο για να συγκρίνουμε τις βιοκοινότητες ή τους βιότοπους μέσα σε μια δεδομένη περιοχή, αλλά και όταν εξετάσουμε τα οικοσυστήματα του πλανήτη. Για τους λόγους αυτούς η ποικιλότητα των ειδών διαφοροποιείται στα επίπεδα του πλανήτη. Ταξιδεύοντας βόρεια, από τους τροπικούς προς την Αρκτική, διαπιστώνουμε μείωση του αριθμού των ειδών των φυτών και των ζώων, σε μια **βαθμίδωση του γεωγραφικού πλάτους**. Τα πουλιά που κάνουν τη φωλιά τους στην Κεντρική Αμερική είναι περισσότερα σε αριθμό από τα πουλιά της Νέας Γης. Τα ίδια συμβαίνουν και μεταξύ των θηλαστικών, των ψαριών, των σαυρών και των δένδρων.

Η ποικιλότητα δεν περιορίζεται μόνο στις βαθμιδώσεις του γεωγραφικού πλάτους, επεκτείνεται στις **κατά γεωγραφικό μήκος και καθ' ύψος (και βάθος) βαθμιδώσεις**. Στους ωκεανούς, η ποικιλότητα των ειδών αυξάνεται από τις ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα, όπου η τροφή είναι πλούσια αλλά το περιβάλλον ευμετάβλητο, προς τα βαθιά νερά, όπου η τροφή είναι μεν λιγότερο αφθονη αλλά το περιβάλλον πιο σταθερό. Οι ορεινές περιοχές γενικά, υποστηρίζουν περισσότερα είδη απ' όσα οι πεδινές περιοχές, οι χερσόνησοι έχουν λιγότερα είδη από τις γειτνιαζουσες με αυτές περιοχές, και τα νησιά, μικρά ή απομακρυσμένα, έχουν λιγότερα είδη από τα μεγάλα νησιά ή εκείνα τα οποία βρίσκονται κοντά στις ηπειρωτικές χερσαίες μάζες. Στη Βόρεια Αμερική, πηγαίνοντας από την ανατολή προς τη δύση, παρατηρούμε τον αριθμό των ειδών των χερσαίων πουλιών και των θηλαστικών να αυξάνεται. Αυτή η βαθμιαία μετάβαση από την ανατολή προς τη δύση σχετίζεται με μια αυξημένη ποικιλότητα του περιβάλλοντος, τόσο κατά πλάτος (γεωγραφικό μήκος), όσο και καθ' ύψος (υψομετρικά). Η ανατολική Βόρεια Αμερική έχει πιο ομοιόμορφο ανάγλυφο και κλίμα, με αποτέλεσμα να διατηρεί λιγότερα είδη από την δυτική Βόρεια Αμερική. Εντούτοις, και κατ' εξαίρεση, εξαιτίας των πλέον ευνοϊκών συνθηκών υγρασίας, τα αμφίβια των ανατολικών περιοχών είναι πολυαριθμότερα και διαφέρουν από τα αντίστοιχα του δυτικού τμήματος της ηπείρου, ενώ τα ερπετά είναι μάλλον διαφορετικά στις ζεστές, ξηρές περιοχές της δύσης (Smith 1992).



Εικόνα 2.4. Μια εγκάρσια τομή της άποψης βιοκοινοτήτων σε μια μεταβατική φορά από τις υδατικές προς τις χερσαίες μορφές. Σε αμφοτέρους τις βιοκοινοτήτες, οι ζώνες αποσύνθεσης και δημιουργίας είναι ο όροφος του πυθμένα, ενώ η ζώνη της δέσμευσης της ενέργειας είναι το ανώτερο στρώμα. Η διαστρωμάτωση και η πολυπλοκότητα της βιοκοινοτήτας γίνεται μεγαλύτερη από τις υδατικές προς τις χερσαίες. Η διαστρωμάτωση στις υδατικές βιοκοινοτήτες είναι ευρέως φυσική, επηρεαζόμενη από τις βαθμίδες του οξυγόνου της θερμοκρασίας και του φωτός. Η διαστρωμάτωση στις χερσαίες βιοκοινοτήτες είναι ευρέως βιολογική. Η κυριαρχούσα βλάστηση επηρεάζει τη φυσική δομή της βιοκοινοτήτας και τις μικροκλιματικές συνθήκες της θερμοκρασίας, της υγρασίας και του φωτός. Επειδή το δάσος εμφανίζει τέσσερις με πέντε ορόφους, μπορεί να διατηρήσει μια μεγαλύτερη βιοποικιλότητα απ' ό,τι ένα ποολίβαδο με δύο ορόφους. Επιπλέον και αναδυσόμενες υδρόβιες φυτοκοινοτήτες μπορούν να στηρίξουν μια μεγαλύτερη βιοποικιλότητα απ' ό,τι οι αντίστοιχες των ανοιχτών νερών.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

2.6. Η κατακόρυφη δομή της βιοκοινοτήτας

Ένα διακεκριμένο χαρακτηριστικό της φυτικής βιοκοινοτήτας είναι η κατακόρυφη δομή της, με τρόπο φυσικό αλλά και βιολογικό (**Εικόνα 2.4**). Σε μεγάλο βαθμό καθορίζεται από τη βιοτική μορφή των φυτών (μέγεθος, διακλάδωση και φύλλα), η οποία με τη σειρά της επηρεάζει, αλλά και επηρεάζεται, από την κατακόρυφη βαθμίδωση του φωτός. Η κατακόρυφη δομή της φυτικής κοινότητας δημιουργεί τη φυσική δομή πάνω στην οποία πολλές μορφές του βίου των ζώων είναι προσαρμοσμένες να ζήσουν. Για παράδειγμα, ένα καλά αναπτυγμένο δασικό οικοσύστημα παρουσιάζει αρκετά στρώματα βλάστησης. Από την κορυφή προς την βάση εμφανίζονται κατά σειρά η **κομοστέγη**, ο **ανώροφος**, ο **μεσόροφος**, ο **υπόροφος** (όροφος των θάμνων), ο **χλωροτάπητας** (ο όροφος των ποών) και ο **ξηροτάπητας** (το δασικό πάτωμα). Επίσης, θα μπορούσαμε να συνεχίσουμε, πηγαίνοντας προς τα κάτω στις ρίζες και στα εδαφικά στρώματα.

Η κομοστέγη, η πρωτεύουσα θέση δέσμευσης της ενέργειας, έχει μείζονα επίδραση στο υπόλοιπο δάσος. Εάν είναι αρκετά ανοιχτή, σημαντικές ποσότητες

ηλιακού φωτός θα φτάσουν στα χαμηλότερα στρώματα και οι θάμνοι και οι στρωματώσεις του υπορόφου θα αναπτυχθούν σωστά. Εάν η κομοστέγη είναι κλειστή, τότε οι θάμνοι και ο υπόροφος, ακόμη και τα στρώματα των ποών θα τύχουν μιας φτωχής ανάπτυξης.

Ο υπόροφος συνίσταται από ψηλούς θάμνους, όπως για παράδειγμα η αγράμπελη, δένδρα του υπορόφου, όπως είναι η κρυνιά (*Cornus mass*) και ο γάβρος (*Carpinus orientalis*) και νεότερα σε ηλικία δένδρα, μερικά από τα οποία είναι όμοια με τα άτομα του ανωρόφου. Είδη τα οποία αδυνατούν να αντέξουν τη σκιά και τον ανταγωνισμό θα χαθούν, ενώ προφανώς άλλα θα φτάσουν στην κομοστέγη, αφού μερικά από τα ηλικιωμένα δένδρα θα ολοκληρώσουν τον βιολογικό τους κύκλο ή θα υλοτομηθούν.

Ο όροφος των θάμνων διαφέρει ανάλογα με τον τύπο του δάσους. Στο σημείο αυτό θα ήταν δυνατό να παρατεθεί μια πληθώρα παραδειγμάτων των ειδών που αναπτύσσονται στον όροφο των θάμνων, θα περιοριστούμε όμως να αναφέρουμε ως παράδειγμα ότι, στις νότιες εκθέσεις των δρυοδασών, κάνουν χαρακτηριστική την παρουσία τους οι βάτοι.

Η φύση του χλοοτάπητα εξαρτάται από τις συνθήκες υγρασίας του εδάφους, τη θέση της πλαγιάς, την πυκνότητα του ανωρόφου και την έκθεση της πλαγιάς, συνθήκες οι οποίες μέσα σε μια δασική τοποθεσία από θέση σε θέση ποικίλουν.

Ο τελευταίος όροφος, ο ξηροτάπητας, είναι το μέρος όπου λαμβάνει χώρα η πολύ σημαντική διαδικασία της αποσύνθεσης και όπου τα θρεπτικά συστατικά απελευθερώνονται για να επαναχρησιμοποιηθούν.

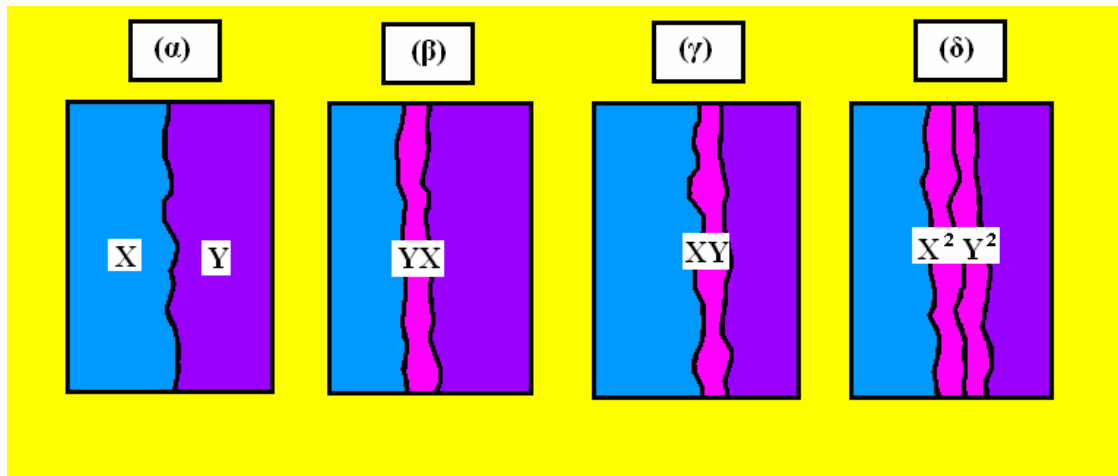
Τα οικοσυστήματα, υδατικά και χερσαία, έχουν παρόμοια βιολογική δομή. Κατέχουν ένα **αυτότροφο** στρώμα, το οποίο συγκεντρώνεται εκεί όπου το φως είναι περισσότερο διαθέσιμο, δεσμεύει την ενέργεια του ηλίου και κατασκευάζει τροφή από τα οργανικά συστατικά. Στα δάση το στρώμα αυτό βρίσκεται στην κομοστέγη, στα ποολίβαδα στο όροφο των ποών, ενώ στις λίμνες και τις θάλασσες βρίσκεται στο ανώτερο στρώμα του ύδατος. Τα οικοσυστήματα επίσης, κατέχουν ένα **ετερότροφο** στρώμα, το οποίο χρησιμοποιεί την τροφή που οι αυτότροφοι οργανισμοί αποθηκεύουν, μεταφέρει ενέργεια και κυκλοφορεί τα υλικά δια μέσου της φυτοφαγίας, της θήρευσης, στην ευρεία έννοιά της και της αποσύνθεσης.

Ο βαθμός της εγκάρσιας στρωμάτωσης επηρεάζει μεγάλως την ποικιλότητα της ζωής των ζώων στην βιοκοινότητα. Μια ισχυρή συσχέτιση υφίσταται μεταξύ της ποικιλότητας του ύψους του φυλλώματος και της ποικιλότητας των πουλιών. Καθώς αυξάνεται η εγκάρσια στρωμάτωση, αυξάνεται και η διαθεσιμότητα των πόρων και του ζωτικού χώρου, ο οποίος επηρεάζει κατά κάποιο βαθμό την εξειδίκευση. Τα ποολίβαδα με τα δυο τους στρώματα, συντηρούν έξι ή επτά είδη πουλιών, είδη που όλα τους κάνουν τις φωλιές στο έδαφος. Ένα δάσος φυλλοβόλων της εύκρατης ζώνης μπορεί να συντηρήσει 30 και περισσότερα είδη, τα οποία θα καταλάβουν τα διάφορα στρώματα.

2.7. Οι οριζόντιες μορφές της βιοκοινότητας

Περπατώντας κατά μήκος ενός παλιού αγρού, θα διέλθουμε μέσα από τεμάχια με αγρωστώδη, μάζες από ημίθαμνους, συμπλέγματα από βάτους, και συνηρεφείς θαμνώνες από πουρνάρια και γάβρους. Συνεχίζουμε στο διπλανό δάσος και διασταυρωνόμαστε μέσα από ένα ανοικτό υπόροφο, με τμήματα από ανθεκτικά στη σκιά δάφνη (*Laurus nobilis*) και τα είδη του βιμπούρνου (*Viburnum spp.*), και φτάνουμε τελικά σε ανοίγματα του δάσους, όπου οι πυκνές λόγχμες από νεόφυτα έχουν καταλάβει τα διάκενα. Παρατηρούμε ότι τα τμήματα της βλάστησης σχηματίζουν μια γρήγορη χλωριδική εναλλαγή κατά μήκος του τοπίου, και δημιουργούν, διαφοροποιημένα στο

χώρο, μια οριζόντια μορφή διαβάθμισης ή καλλίτερα ανομοιομορφίας, η οποία συνεισφέρει στην φυσική πολυπλοκότητα του περιβάλλοντος.



Εικόνα 2.5. Εισδοχή και τύποι οικοτόνου που μπορούν να αναπτυχθούν. **(α)** αλλαγή, στενή εισδοχή χωρίς καμιά ανάπτυξη οικοτόνου. **(β)** Στενός οικοτόνος που δημιουργείται με την προέλαση της Y κοινότητας στην κοινότητα X. **(γ)** Η κοινότητα X προελαύνει και εισέρχεται στην κοινότητα Y για να δημιουργήσει τον οικοτόνο XY. **(δ)** Ιδανική ανάπτυξη οικοτόνου, στον οποίο τα φυτά από τις δύο κοινότητες αλληλοεπελαύνουν για να δημιουργήσουν ένα ευρύ οικοτόνο X^2Y^2 . Ο τύπος αυτός του οικοτόνου θα εξυπηρετήσει τα περισσότερα είδη εισδοχής.

Η ανομοιόμορφη αυτή κατανομή των φυτών δείχνει επιδράσεις, οι οποίες οφείλονται τόσο σε περιβαλλοντικούς, όσο και βιολογικούς παράγοντες. Στις χερσαίες βιοκοινότητες, η δομή του εδάφους, η γονιμότητα του εδάφους, οι συνθήκες υγρασίας και η επίδραση της έκθεσης ως προς τον ορίζοντα επηρεάζουν την μικροκατανομή των φυτών. Μορφές φωτός και σκιάς δημιουργούν και σχηματίζουν την βλάστηση του υπορόφου. Απορροές και μικρές μεταβολές του ανάγλυφου και του μικροκλίματος δημιουργούν πλήρως διαμορφωμένες μορφές της ανάπτυξης των φυτών. Τα βόσκοντα ζώα δημιουργούν δυσδιάκριτα αλλά σημαντικά αποτελέσματα στις κατά χώρο μορφές της βλάστησης, όμοιες με αυτές οι οποίες δημιουργούνται και από τις αβιοτικές διαταραχές, όπως είναι η απόληψη της βιομάζας και οι πυρκαγιές.

Φυτά με αερομεταφερόμενους σπόρους είναι δυνατό να διανεμούνται ευρύτατα, ενώ φυτά με βαρείς σπόρους ή με δεδηλωμένη βλαστητική αναπαραγωγή θα φυτρώσουν και θα φουντώσουν κοντά στα μητρικά φυτά. Φυτά τα οποία παράγουν τοξίνες ή φυτά τα οποία δημιουργούν μεγάλη σκιά, καταπιέζουν μερικά φυτικά είδη και ενθαρρύνουν κάποια άλλα. Οι δεδηλωμένες οριζόντιες μορφές (zonations), δημιουργούνται εξαιτίας των διαφορών του κλίματος ή του εδάφους και εμποδίζουν την ήδη ριζωμένη βλάστηση. Τέτοιες ζωνικές διαμορφώσεις είναι περισσότερο ευδιάκριτες στα έλη και τις μικρές λίμνες. Τέλος, η οριζόντια πολυμορφία των φυτικών βιομορφών επηρεάζει την διανομή των ζωικών βιομορφών κατά μήκος του τοπίου.

2.8. Εισδοχή και Οικοτόνος

Οι έννοιες της εισδοχής και του οικοτόνου είναι στενά συνδεδεμένες με τις οριζόντιες μορφές, μολονότι πολύ συχνά χρησιμοποιούνται συνώνυμα. Μια **εισδοχή** (edge) βρίσκεται εκεί όπου συναντούνται δύο ή περισσότερες φυτικές κοινότητες και

ένας **οικοτόνος** (ecotone) εκεί όπου δύο ή περισσότερες κοινότητες, όχι μόνο συναντιούνται, αλλά και συνενώνονται (**Εικόνα 2.5**).

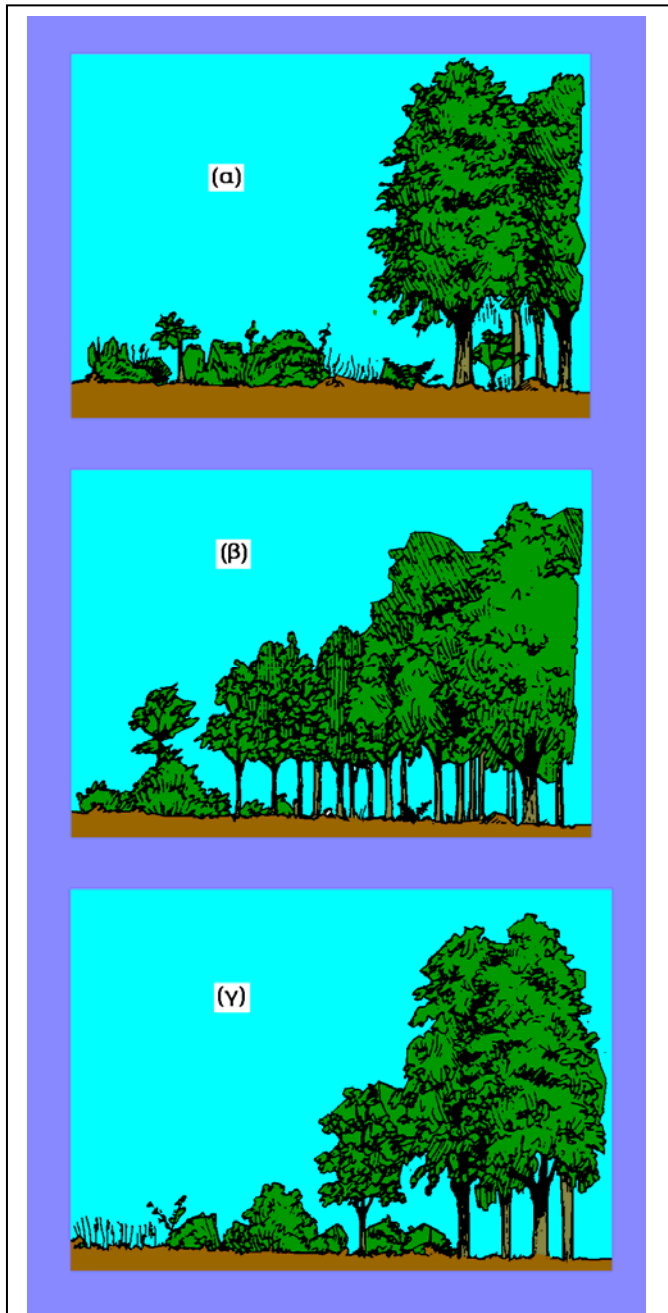
Οι αιτίες από τις οποίες μπορεί να προέλθουν οι εισδοχές είναι οι αλλαγές στον τύπο του εδάφους, οι τοπογραφικές διαφορές, οι γεωμορφικές διαφορές και οι μικροκλιματικές αλλαγές. Επειδή οι συνενούμενοι τύποι βλάστησης καθορίζονται από μακροπρόθεσμα φυσικά χαρακτηριστικά, οι εισδοχές της μορφής αυτής είναι συνήθως σταθερές και μόνιμες και θεωρούνται ως **επίκτητες**.

Άλλης μορφής εισδοχές προέρχονται από τις φυσικές διαταραχές, όπως είναι αυτές της φωτιάς, των θυελλών, των πλημμύρων ή ακόμη και από τις ανθρωπογενούς προέλευσης διαταραχές, όπως είναι η βόσκηση, η ξύλευση, το ξεχέρσωμα και η γεωργική καλλιέργεια. Οι συνενούμενοι βλαστητικοί τύποι είναι διαδοχικοί ή αναπτυξιακοί και είναι δυνατό με την πάροδο του χρόνου να αλλάξουν ή να εξαφανιστούν. Οι αλλαγές αυτές ονομάζονται **επαγωγικές**. Αυτές διατηρούνται μόνο με την επήρεια περιοδικής διαταραχής. Οι επαγωγικές εισδοχές επίσης, μπορεί να είναι απότομες, ή μπορεί να είναι μεταβατικές και θα καταλήξουν σε ένα οικοτόνο.

Οι οικοτόνοι προέρχονται από την ανάμιξη δύο ή περισσοτέρων τύπων βλάστησης. Φυτά, τα οποία εμφανίζουν πλήρη υπεροχή και είναι προσαρμοσμένα στις περιβαλλοντικές συνθήκες της εισδοχής, προχωρούν τόσο μακριά στις βιοκοινότητες, όσο το επιτρέπει η ικανότητά τους να διατηρηθούν με τις δικές τους δυνάμεις. Πέρα από το σημείο αυτό, τα εσωτερικά φυτά όμορων κοινοτήτων διατηρούνται από μόνα τους. Το αποτέλεσμα το οποίο προκύπτει είναι ο οικοτόνος να παρουσιάζει μια μεταβολή στην κυριαρχία.

Τις περιοχές αυτές εμφανίζουν την τάση να εποίκουν κάποια είδη με υψηλή προσαρμοστικότητα. Τα είδη των φυτών των εισδοχών παρουσιάζουν την τάση να είναι είδη ευκαιριακά, μη σκιανθεκτικά, και ανεκτικά σε σχετικά ξηρό περιβάλλον, στο οποίο θα συμπεριλαμβάνεται κι ένας υψηλός ρυθμός εξατμησιδιαπνοής, όπως επίσης, θα παρατηρείται μια ελαττωμένη εδαφική υγρασία και οι θερμοκρασίες θα είναι κυμαινόμενες. Τα είδη των ζώων της εισδοχής είναι συνήθως εκείνα τα οποία, για να ικανοποιήσουν τις ανάγκες τους, χρειάζονται δύο ή περισσότερες φυτοκοινότητες. Για παράδειγμα ο αγριόγαλλος με την τραχηλιά (*Bonassa umbellatus*), για να δημιουργήσει τη φωλιά του, να αναζητήσει το χειμώνα την τροφή του και να αποκτήσει ένα καταφύγιο, απαιτεί νέα διάκενα δασών με μια αφθονία ποωδών φυτών και θάμνων, πυκνές νεοφυτείες, λυγρόκορμα δένδρα και ώριμες συστάδες. Επειδή περνάει το βίο του σε μια περιοχή όχι μεγαλύτερη από 40 έως 80 στρέμματα, η έκταση αυτή πρέπει να μπορεί να ικανοποιήσει όλες τις εποχιακές του απαιτήσεις. Μερικά είδη, όπως ο λουλακής σπίνος, περιορίζονται απόλυτα στις συνθήκες οι οποίες επικρατούν στο χώρο της εισδοχής.

Η ποικιλία και η πυκνότητα της μορφής ζωής είναι συχνά μεγαλύτερες μέσα και γύρω από τις εισδοχές και τους οικοτόνους. Το φαινόμενο αυτό έχει αποκληθεί **επίδραση της εισδοχής** (edge effect). Η επίδραση της εισδοχής επηρεάζεται από την ποσότητα του διαθέσιμου χώρου της εισδοχής δηλαδή, το μήκος, το πλάτος και το βαθμό αντίθεσης μεταξύ όμορων φυτοκοινοτήτων. Όσο μεγαλύτερη είναι η αντίθεση μεταξύ των όμορων φυτοκοινοτήτων, τόσο μεγαλύτερη θα είναι η αφθονία των ειδών (**Εικόνα 2.6**). Μια εισδοχή μεταξύ ενός δάσους και ενός λιβαδιού θα μπορεί να συντηρήσει περισσότερα είδη από μια άλλη μεταξύ ενός νεαρού και ενός ώριμου δάσους. Όσο μεγαλύτερες είναι οι όμορες βιοκοινότητες, τόσο μεγαλύτερες ευκαιρίες δημιουργούνται για την πανίδα και τη χλωρίδα των όμορων βιοκοινοτήτων, καθώς επίσης και ένας μεγαλύτερος αριθμός ειδών, τα οποία ευνοούνται από τις καταστάσεις εισδοχής, θα μπορέσει να καταλάβει την περιοχή αυτή. Εάν τα τμήματα της βλάστησης



Εικόνα 2.6. Η αντίθεση στην εισδοχή είναι σημαντική για την αύξηση της αφθονίας των ειδών. Μια υψηλής αντίθεσης εισδοχή (α) έχει μεγαλύτερη αξία για τα είδη της εισδοχής από μια χαμηλής αντίθεσης εισδοχή (β) διότι ενώνονται δύο εντελώς διαφορετικοί τύποι βλάστησης. Οι χαμηλής αντίθεσης εισδοχές δεν δημιουργούν αρκετές διαφορές μεταξύ των βλαστητικών κοινοτήτων για να καταστούν μέγιστης αξίας για τα είδη της εισδοχής. Μεγαλύτερης αξίας είναι η προωθημένη εισδοχή (γ), όπως αυτή που δημιουργείται από μια ξυλώδη βλάστηση που επελαύνει σε ένα γειτνιαζόντα εγκαταλελειμένο αγρό. Μια προωθημένη εισδοχή δεν παρέχει μόνο μεταβολή στο ύψος αλλά στην ουσία δημιουργεί δύο εισδοχές στο συγκεκριμένο χώρο.

είναι πολύ μικρά για να συντηρήσουν τα χαρακτηριστικά είδη τους, τότε η περιοχή καθίσταται μια ομοιογενής κοινότητα, η οποία κυριαρχείται από τα είδη της εισδοχής.

Η επίδραση της εισδοχής επισυμβαίνει διότι οι περιβαλλοντικές συνθήκες διαφέρουν από τις αντίστοιχες των όμορων βλαστητικών κοινοτήτων, ειδικότερα μάλιστα μεταξύ των όμορων δασών. Για παράδειγμα, η αυξημένη ηλιακή ακτινοβολία σε πρόσφατα δημιουργηθείσα εισδοχή, σε συνδυασμό με την υψηλή θερμοκρασία και την έκθεση στον άνεμο, αποτελούν παράγοντες η δράση των οποίων έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία υψηλών ρυθμών εξάτμισης. Τα φυτά τότε, παρουσιάζουν αυξημένες απαιτήσεις σε εδαφική υγρασία. Η ξαφνική έκθεση στο ηλιακό φως υποβάλλει τα δένδρα σε κακουχία λόγω της αυξημένης ποσότητας της θερμότητας και του φωτός. Μερικά μεσαία, σκιανθεκτικά δένδρα υποχωρούν. Άλλα υποφέρουν από τα ηλιακά «εγκαύματα». Τα ανθεκτικά στο φως είδη αντιδρούν με την αύξηση της κόμης τους και την δημιουργία νέων κλαδιών. Τα αποτελέσματα των μικροκλιματικών αλλαγών είναι πολύ έντονα στις εισδοχές με νότια και δυτική έκθεση, διότι προσλαμβάνουν την μεγαλύτερη ποσότητα ηλιακής ακτινοβολίας. Συνεπώς μια εισδοχή ευνοεί τα ξηρικά, φωτοαπαιτητικά είδη.

Κεφάλαιο Τρίτο

Ανάπτυξη και εξέλιξη - Μορφές στο χρόνο (Η διαδοχή - Αλλαγές στην βιοκοινότητα)

3.1. Γενικά

Όπως κάθε οργανισμός, έτσι και το οικοσύστημα δεν παραμένει αμετάβλητο, αλλά μπορεί και πρέπει να θεωρείται, ότι υπόκειται σε ανάπτυξη και εξέλιξη, βρίσκεται δηλαδή σε μια δυναμική κατάσταση. Αμφότερες οι καταστάσεις μελετώνται με τη διερεύνηση των μεταβολών, οι οποίες συμβαίνουν στη βιοκοινότητα και κυρίως στη φυτοκοινότητα.

Η βιοκοινότητα υπόκειται σε συνεχείς μεταβολές με την πάροδο του χρόνου. Απρόβλεπτες σε μεγάλο βαθμό καιρικές και οικολογικές μεταβολές, εμφάνιση ασθeneιών μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού, μείωση των διαθέσιμων πόρων, οι οποίοι είναι απαραίτητοι για την αύξηση, αποτελούν μερικούς από τους συνηθέστερους παράγοντες, οι οποίοι προκαλούν τις μεταβολές στη βλάστηση. Τις μεταβολές αυτές δεν μπορούμε πάντοτε να τις αντιληφθούμε εύκολα, παρά μόνο όταν με προσοχή παρατηρήσουμε και αναλύσουμε τη δομή και την ολική βιομάζα της βιοκοινότητας, για ένα σχετικά μακρύ χρονικό διάστημα. Υπάρχουν όμως περιπτώσεις, στις οποίες οι μεταβολές είναι εμφανέστερες ακόμη και μέσα σ' ένα ή δύο έτη. Κινητήρια δύναμη αυτών των μεταβολών είναι ο ανταγωνισμός, ο οποίος αναπτύσσεται μεταξύ των φυτών και ο οποίος έχει ως αποτέλεσμα την εμφάνιση και την επικράτηση ή την εξαφάνιση των επιμέρους ατόμων των διαφόρων ειδών.

3.2. Διαχρονικές μεταβολές

3.2.1. Κατηγορίες μεταβολών

Η βλάστηση ενός χερσαίου οικοσυστήματος, και ας πάρουμε για παράδειγμα ένα λιβάδι, δεν παραμένει σταθερή με το χρόνο. Αντίθετα μεταβάλλεται συνεχώς καθώς μεταβάλλονται οι συνθήκες του περιβάλλοντος. Όταν όμως οι συνθήκες του περιβάλλοντος δεν μεταβάλλονται, η ισορροπία μεταξύ γεννήσεων και θανάτων μπορεί να ανατραπεί. Επιμέρους φυτά όλων των ειδών εμφανίζονται και εξαφανίζονται. Αν οι θάνατοι υπερβούν τις γεννήσεις, τότε ορισμένα άτομα εξαφανίζονται, για να πάρουν τη θέση τους κάποια άλλα, τα οποία προέρχονται από τη ίδια ή από μια γειτονική περιοχή. Έτσι, παρατηρούμε η λιβαδική βλάστηση να βρίσκεται σε συνεχή ροή (Miles 1979).

Όταν οι μεταβολές της βλάστησης είναι σύντομες και αντιστρεπτές και έχουν ως αποτέλεσμα να μην επέρχονται με το χρόνο μόνιμες αλλαγές στην αναλογία των κυριαρχούντων ειδών, τότε οι μεταβολές αυτές ονομάζονται **βραχυχρόνιες μεταβολές** ή **διακυμάνσεις**. Τέτοιες μεταβολές συμβαίνουν κατά τη διάρκεια της ημέρας, από εποχή σε εποχή, ή από έτος σε έτος. Μεταβολές όμως συμβαίνουν και προς μια κατεύθυνση, με αποτέλεσμα η βλάστηση να εξελίσσεται μακριά από την αρχική κατάσταση και να επικρατούν νέα είδη σε αντικατάσταση των παλιών. Οι μεταβολές αυτές απαιτούν συνήθως πολύ χρόνο, γι αυτό κατατάσσονται στις **μακροχρόνιες μεταβολές** της βλάστησης.

3.2.2. Βραχυχρόνιες μεταβολές

3.2.2.1. Ημερήσιες μεταβολές

Κατά τη διάρκεια του 24ώρου παρατηρούνται πολλές μεταβολές στη βλάστηση. Πολλές από αυτές συμβαίνουν μέσα στα ίδια τα φυτά, ώστε αυτές να μην είναι ορατές. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν το νερό, το οποίο μετακινείται από τις ρίζες προς τα φύλλα και η οργανική ουσία, η οποία μεταφέρεται από τα φύλλα προς τα άλλα μέρη του φυτού. Στη βλάστηση όμως, κατά τη διάρκεια της ημέρας συμβαίνουν και εξωτερικές μεταβολές, οι οποίες είναι ορατές. Τέτοιες αλλαγές είναι το άνοιγμα και κλείσιμο των ανθέων, η αλλαγή της σύνθεσης λόγω διαφορετικής αύξησης των επιμέρους φυτών κ.ο.κ.

3.2.2.2. Εποχιακές μεταβολές

Οι εποχιακές μεταβολές είναι πολύ πιο ορατές και πολύ πιο σπουδαίες από τις ημερήσιες. Καθώς αλλάζουν οι εποχές, που σημαίνει καθώς αλλάζουν οι θερμοκρασίες, η υγρασία, η φωτοπερίοδος, η βλάστηση μεταβάλλεται, πολλές φορές μάλιστα εντυπωσιακά. Μία κατηγορία μεταβολών είναι οι **φαινολογικές**, κατά τις οποίες τα φυτά από το βλαστικό στάδιο του φθινοπώρου και του χειμώνα μεταφέρονται την άνοιξη στο στάδιο ανθοφορίας, για να ακολουθήσει στη συνέχεια το στάδιο της καρποφορίας και τέλος ο λήθαργος, κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού. Για παράδειγμα, όλα τα είδη ενός λιβαδικού οικοσυστήματος, συνήθως δεν συμπίπτουν στα διάφορα φαινολογικά στάδια, με αποτέλεσμα η σύνθεση της λιβαδικής βλάστησης να είναι διαφορετική στις διάφορες εποχές του έτους.

Αλλά και το βάρος των επιμέρους φυτών μεταβάλλεται κατά τη διάρκεια της αυξητικής περιόδου, με αποτέλεσμα να επηρεάζεται ανάλογα και η παραγωγή.

Τέλος, εποχιακές μεταβολές συμβαίνουν στην υγρασία και στα θρεπτικά συστατικά της βλάστησης. Σε ότι αφορά την υγρασία, η μεταβολή της κατά τη διάρκεια του έτους είναι έντονη με μέγιστο την άνοιξη και ελάχιστο το καλοκαίρι. Έντονη είναι και η μεταβολή η οποία παρατηρείται στην εκατοστιαία περιεκτικότητα της βλάστησης σε ακαθάριστη πρωτεΐνη, με μέγιστο επίσης την άνοιξη και ελάχιστο στο τέλος του καλοκαιριού. Αντίθετα, λιγότερη έντονη είναι η μεταβολή της περιεκτικότητας της βλάστησης σε ακαθάριστη κυτταρίνη.

3.2.2.3. Ετήσιες μεταβολές

Οι μεταβολές της βλάστησης τις οποίες παρατηρούμε από έτος σε έτος είναι αξιόλογες και σημαντικές. Στις μεταβολές αυτές περιλαμβάνονται οι αλλαγές στη σύνθεση της βλάστησης, οι οποίες παρατηρούνται για παράδειγμα, στο ίδιο λιβάδι ανάμεσα σε δύο διαδοχικά έτη. Γενικά, έχει παρατηρηθεί ότι οι ετήσιες μεταβολές στη σύνθεση είναι πολύ μεγαλύτερες σε ποολίβαδα ετήσιων φυτών παρά σε ποολίβαδα πολυετών φυτών (Heady 1958, Papanastasis 1981). Τούτο συμβαίνει, διότι τα ετήσια είδη πολλαπλασιάζονται αποκλειστικά με σπόρους, οι οποίοι είναι περισσότερο ευάλωτοι στις καιρικές συνθήκες, ενώ τα πολυετή φυτά πολλαπλασιάζονται κατά κύριο λόγο με παραβλαστήματα ή ριζοβλαστήματα, γεγονός το οποίο τους εξασφαλίζει μεγαλύτερη ευστάθεια στις περιβαλλοντικές αλλαγές μεταξύ των διαφόρων ετών.

Εντυπωσιακές είναι οι αλλαγές από έτος σε έτος και στο βάρος, τόσο των επιμέρους ειδών, όσο και του συνόλου της παραγωγής. Κύρια αιτία των μεταβολών της βλάστησης από έτος σε έτος είναι το ύψος και η κατανομή των κατακρημνισμάτων. Στο μεσογειακό κλίμα οι μεταβολές του ύψους της βροχής είναι ιδιαίτερα εντυπωσιακές. Σύμφωνα με τους Le Houerou and Hoste (1977), η μέση τετραγωνική απόκλιση του ετήσιου ύψους βροχής (σ) είναι συνάρτηση του αντίστροφου του μέσου ύψους βροχής (R), σύμφωνα με τη σχέση 3.1.

$$\sigma = f(1/R) \quad (3.1)$$

Αυτό σημαίνει, ότι όσο μικρότερο είναι το ετήσιο ύψος βροχής μιας περιοχής, τόσο μεγαλύτερες είναι οι διακυμάνσεις από έτος σε έτος.

3.2.3. Μακροχρόνιες μεταβολές

Σε αντίθεση με τις βραχυχρόνιες μεταβολές ή τις διακυμάνσεις της βλάστησης, οι μακροχρόνιες μεταβολές, εκτός του ότι διαρκούν μακρό χρόνο (1000 χρόνια ίσως και περισσότερο), είναι επί πλέον ευθύγραμμες και αμετάτρεπτες, δηλαδή μη αντιστρεπτές. Τέτοιες μεταβολές, σύμφωνα με τους Heady (1973) και Miles (1979) είναι οι μεταβολές της διαδοχής, οι μεταβολές λόγω μετανάστευσης ειδών, οι ιστορικές μεταβολές και τέλος, οι εξελικτικές μεταβολές.

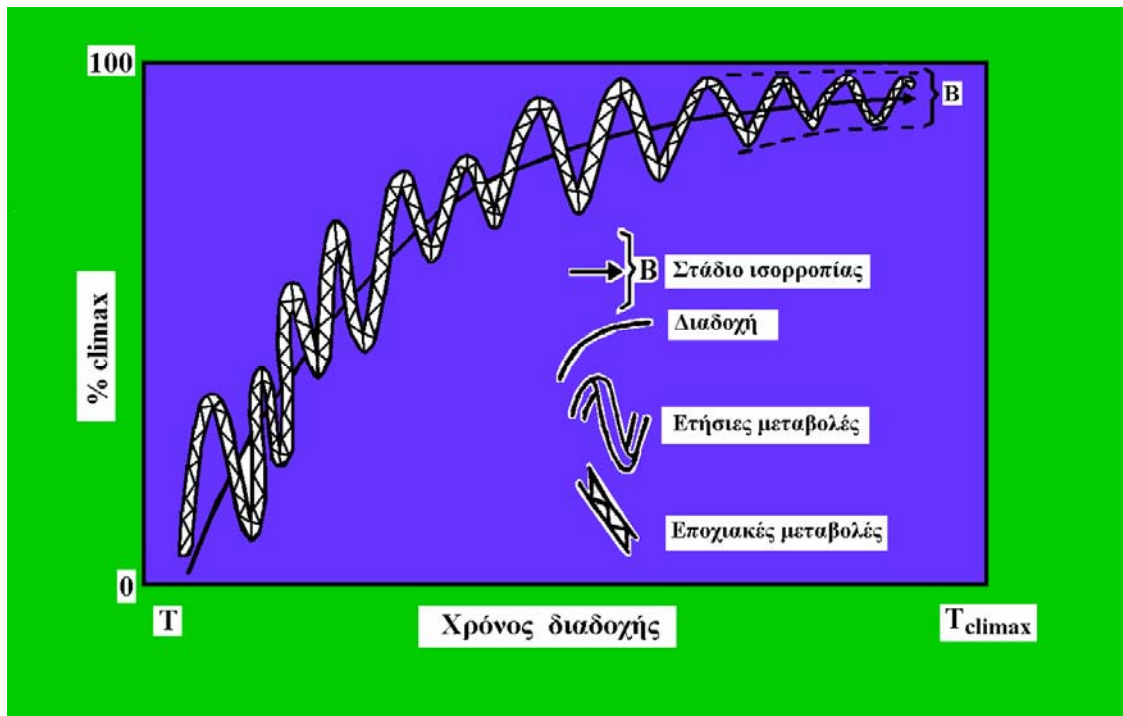
α) **Μεταβολές διαδοχής.** Είναι οι μεταβολές οι οποίες συνοδεύουν την προοδευτική διαδοχή της βλάστησης από το αρχικό στάδιο στο τελευταίο, το οποίο είναι γνωστό και ως **στάδιο - κλίμαξ**.

β) **Μεταβολές λόγω μετανάστευσης ειδών.** Οι μεταβολές αυτές αφορούν τις περιπτώσεις κατά τις οποίες νέα είδη φυτών ή ζώων μεταναστεύουν από μια περιοχή σε μια άλλη, οπότε και η ισορροπία του οικοσυστήματος αλλάζει.

γ) **Ιστορικές μεταβολές.** Είναι οι μεταβολές οι οποίες αναφέρονται σε αλλαγές μεταξύ γεωλογικών εποχών. Η διάρκεια των μεταβολών αυτών είναι αρκούντως μεγάλη γι αυτό και οι μεταβολές αυτές συνήθως συνοδεύονται με αλλαγές κλίματος.

δ) **Εξελικτικές μεταβολές.** Είναι μεταβολές οι οποίες οφείλονται στην εξέλιξη των ειδών ή τη δημιουργία νέων ποικιλιών φυτών και ζώων. Αυτές μάλιστα έχουν ως αποτέλεσμα να προκαλούν ανακατατάξεις στα οικοσυστήματα και να προκύπτει έτσι μια νέα φυσιολογία της βλάστησης ή νέες λειτουργικές διαδικασίες.

Οι μακροχρόνιες μεταβολές δεν είναι ανεξάρτητες από τις διακυμάνσεις της βλάστησης. Αντίθετα, αμφοτέρως συμβαίνουν συγχρόνως, όπως φαίνεται και στο διάγραμμα της **Εικόνας 3.1**, το οποίο δείχνει με ποιο τρόπο οι εποχιακές και ετήσιες διακυμάνσεις εξελίσσονται κατά τη διάρκεια της διαδοχής της βλάστησης. Συνεπώς, οι διακυμάνσεις της βλάστησης δεν ανατρέπουν τη βασική πορεία που ακολουθεί η διαδοχή. Η πορεία αυτή τροποποιείται μόνο από τη μετανάστευση νέων ειδών φυτών ή ζώων, από γεωλογικές, κλιματικές κ. λ. π. μεταβολές και κυρίως από την επέμβαση του ανθρώπου ή των κτηνοτροφικών ζώων που αυτός εκτρέφει.



Εικόνα 3.1. Συνεξέλιξη των εποχιακών και ετήσιων μεταβολών στις βλάστησης με την πρόοδο της διαδοχής από χρόνο 0 μέχρι το τελικό στάδιο της ένωσης – κλίμαξ.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Heady (1973).

3.3. Διαδοχή και στάδιο ισορροπίας

3.3.1. Η έννοια της διαδοχής

Οι εγκαταλειμμένοι αγροί στη σύγχρονη ύπαιθρο Ελλάδα είναι ένα φαινόμενο κοινότυπο και συχνό στη θέα του επισκέπτη των παλαιών γεωργικών περιοχών, ιδιαίτερα μάλιστα των περιοχών εκείνων που κάποτε έσφυζαν από ζωή, όταν η αγροτική έξοδος δεν είχε ακόμη συντελεστεί. Κάνοντας λοιπόν μια αναδρομή στο χρόνο, ο επισκέπτης θα διαπίστωνε ότι όταν οι αγροί αυτοί έπαψαν να φροντίζονται και να καλλιεργούνται, αμέσως γέμισαν από πόες και άλλα μη ξυλώδη φυτά. Εάν

περνούσαν ακόμη λίγα χρόνια, ο ίδιος επισκέπτης θα παρατηρούσε στους ίδιους αγρούς να αναπτύσσεται η θαμνώδης βλάστηση με τη μορφή της επιδρομής και μετά από πολύ λίγο θα έβλεπε να κάνουν την εμφάνισή τους τα δένδρα. Αρκετά χρόνια αργότερα οι εγκαταλειμμένοι αγροί θα (ξανα)γίνουν καλλιεργούμενοι αγροί, αν δεν έχουν γίνει, δάση. Έτσι, σε μια περίοδο αρκετών ετών ένα σύνολο φυτικών ειδών (φυτοκοινότητα) διαδέχεται κάποιο άλλο, μέχρις ότου μια σχετικά σταθερή βλάστηση, συνήθως δασική, καταλάβει την έκταση.

Την αντικατάσταση μέσα στο χρόνο μιας φυτοκοινότητας από μια άλλη ονομάζουμε **διαδοχή**. Είναι δηλαδή η διαδοχή, η **μονοσήμαντη (μονοκατευθυντήρια) μεταβολή της βλάστησης, η οποία περιλαμβάνει την αντικατάσταση μιας φυτοκοινότητας από μια νέα**. Η αντικατάσταση αυτή συνεπάγεται την εμφάνιση και επικράτηση νέων ειδών με αποτέλεσμα η βλάστηση, σε σχέση με το προηγούμενο στάδιο, να αλλάζει εντελώς μορφή. Οι διαδοχικές με την πάροδο του χρόνου αλλαγές της φυτοκοινότητας οφείλονται στις μεταβολές, τις οποίες προκαλεί στο φυσικό περιβάλλον η ίδια η βλάστηση ή κάποιοι άλλοι οργανισμοί και καταλήγουν σε ένα τελικό στάδιο, το οποίο βρίσκεται σε ισορροπία με τους παράγοντες του περιβάλλοντος. Τέλος, ένας περισσότερο επίσημος ορισμός της διαδοχής είναι η **διαδοχική αλλαγή σε είδη, τα οποία σχετικά, είναι περισσότερο πολυπληθή ή κυρίαρχα (αυτά με την υψηλότερη βιομάζα) στην φυτοκοινότητα**.

Για να γίνει περισσότερο κατανοητή η έννοια της διαδοχής των φυτών θα πρέπει να τονιστεί, ότι τα φυτά παρουσιάζουν μια μεγάλη ποικιλία **οικολογικών στρατηγικών**. Οι στρατηγικές αυτές εξελίχθηκαν για να μπορούν τα φυτά να εκμεταλλευτούν στο μέγιστο δυνατό τις διάφορες και πάμπολλες οικοθέσεις που δημιουργούνται σε ένα οικοσύστημα. Τέτοιες οικοθέσεις προκύπτουν, επειδή το οικοσύστημα βρίσκεται σε μια κατάσταση συνεχούς ροής και εξέλιξης, εξαιτίας της αστάθειας και των αλλαγών του περιβάλλοντος, αλλά και των τροποποιήσεων που επιφέρουν οι οργανισμοί του οικοσυστήματος.

Για παράδειγμα, σ' ένα λιβαδικό οικοσύστημα ουσιαστικά μπορούν να διακριθούν δύο ειδών στρατηγικές (Παπαναστάσης και Νοϊτσάκης, 1992). Η πρώτη ονομάζεται **r-στρατηγική** και χαρακτηρίζει εκείνα τα φυτά, τα οποία αυξάνουν γρήγορα, δεν αντέχουν στη σκιά, ο βιολογικός τους κύκλος είναι ετήσιος και παράγουν πολλούς σπόρους, οι οποίοι είναι μακρόβιοι και διασπείρονται εύκολα. Στην κατηγορία αυτή υπάγονται οι ετήσιες πλατύφυλλες πόες και πολλά ζιζάνια. Πρόκειται δηλαδή για φυτά τα οποία εγκαθίστανται σ' ένα λιβάδι, όταν υπάρχουν πολύ ευνοϊκές συνθήκες, όπως είναι ο άφθονος χώρος, τα πολλά θρεπτικά στοιχεία και η έλλειψη ανταγωνισμού από άλλα φυτά. Αυτό συμβαίνει στα λεγόμενα **πρώτα ή τα αρχικά στάδια διαδοχής**. Η αύξηση του αριθμού των φυτών σε αυτά τα στάδια εκφράζεται (μαθηματικά) με τη **σχέση 3.2** (Odum 1983):

$$dN/dt = rN \text{ ή } r = 1/N dN/dt$$

(3.2)

Όπου: **N** = ο αριθμός των φυτών,

t = ο χρόνος,

dN/dt = το διαφορικό του αριθμού των φυτών στη μονάδα του χρόνου, και

r = ο συντελεστής αύξησης με τον οποίο συμβολίζεται η συγκεκριμένη στρατηγική.

Η δεύτερη στρατηγική ονομάζεται **K-στρατηγική** και περιλαμβάνει εκείνα τα φυτά τα οποία αυξάνουν αργά, ζουν πολλά έτη και διαθέτουν το μεγαλύτερο μέρος της βιομάζας τους στην παραγωγή της οργανικής ουσίας. Τα φυτά αυτά παράγουν λίγους σπόρους, οι οποίοι είναι βραχύβιοι, ανθεκτικοί στη σκιά και δεν διασπείρονται εύκολα.

Κάτω από συνθήκες ανταγωνισμού εμφανίζουν μικρότερο δυναμικό παραγωγής, αλλά μεγαλύτερες ικανότητες προσαρμογής και χρησιμοποίησης των περιορισμένων πόρων αύξησης. Τέτοια είναι τα πολυετή φυτά, ποώδη ή ξυλώδη, τα οποία εγκαθίστανται στα λιβάδια στα προχωρημένα στάδια διαδοχής. Η αύξηση στα στάδια αυτά εκφράζεται (μαθηματικά) με τη **σχέση 3.3** (Odum 1983):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (3.3)$$

Η σχέση αυτή διαφέρει από τη προηγούμενη (3.2) διότι περιλαμβάνει και τον παράγοντα $1 - N/K$. Η σταθερά K αντιπροσωπεύει τον μέγιστο αριθμό των φυτών που μπορεί αυτός να «χωρέσει» στο συγκεκριμένο λιβάδι ή η **μέγιστη δυνατή χωρητικότητα** του οικοσυστήματος. Διαγραμματικά οι δύο σχέσεις (3.2 και 3.3) εκφράζουν την εκθετική και την σιγμοειδή αύξηση του αριθμού των φυτών, αντίστοιχα.

3.3.2. Διαδοχή και χρόνος

Ο χρόνος είναι ένας παράγοντας αναπόσπαστος από τη διαδοχή. Ο χρόνος όμως, μετράται με τους όρους της ανθρώπινης εμπειρίας. **Η βλάστηση στην ένωση - climax είναι θεωρητικά μόνιμη, όμως τι είναι μόνιμο; Μήπως η βλάστηση που παραμένει η ίδια για μια περίοδο ή για περισσότερες περιόδους, αντίστοιχες της ανθρώπινης ζωής;** Όμως, με βάση αυτό το σταθερό δεδομένο, η βλάστηση στους παλιούς, τους εγκαταλειμμένους αγρούς μπορεί να αποτελέσει ένωση - climax για τα μυρμήγκια, τα πτηνά ή τους αρουραίους των λιβαδιών.

Οι διαδοχικές κοινότητες έχουν τη δική τους διάρκεια ζωής, η οποία εν μέρει κυριαρχείται από τη μακροβιότητα των φυτών, τα οποία συνιστούν τα διαδοχικά στάδια. Ένας παλιός αγρός με ετήσια ζιζάνια δεν είναι δυνατόν να διατηρηθεί πάνω από 1 έως 2 έτη. Πρόσκοπα είδη από λειχήνες και βρύα πάνω σ' ένα βράχο από γρανίτη, μπορούν να διατηρηθούν για εκατοντάδες έτη. Τα ποώδη στάδια μπορεί να διαρκέσουν 10 έως 15 έτη, ίσως και λιγότερα, πριν αυτά αντικατασταθούν από την ξυλώδη ανάπτυξη. Η ξυλώδης ανάπτυξη σ' ένα στάδιο θαμνώνα, ανεξάρτητα εάν στο στάδιο αυτό εμφανίζονται πραγματικοί θάμνοι ή δένδρα σε θαμνώδη μορφή, τα οποία όμως δεν ξεπερνούν το ύψος των 6 μέτρων, μπορεί να διαρκέσει μια πρόσθετη χρονική περίοδο από 10 έως 15 έτη, μέχρις ότου τα πρόσκοπα δένδρα να αναλάβουν ή να κλείσει η κομοστέγη. Εάν τα δένδρα είναι πρόσκοπα, είδη μη σκιανθεκτικά, το στάδιο μπορεί να διαρκέσει 25 έως 40 έτη πριν τα σκιανθεκτικά είδη καταστούν κυρίαρχα και διατηρηθούν στο σταθμό για τα επόμενα 250 έως 500 έτη.

Η χρονική αυτή προοπτική υπαινίσσεται ότι τα σκιανθεκτικά είδη αντικαθιστούν τα αντίστοιχα μη σκιανθεκτικά και ότι τα δένδρα αντικαθιστούν τους θάμνους. Αυτό όμως, δεν συμβαίνει πάντοτε. Μια πυκνή ανάπτυξη θάμνων, όπως για παράδειγμα τα είδη *Spirea alba*, *Laurus nobilis* και *Hypericum* spp., διεκδικούν ένα σταθμό μόνιμα, για 50, 60 ή ακόμη και 70 έτη, χωρίς καμία ένδειξη αλλαγής. Τα μη σκιανθεκτικά είδη μπορούν να διατηρηθούν σε ένα σταθμό για πολλά έτη. Η κίτρινη λεύκη (*Liriodendron tulipifera*), η ερυθρή πεύκη (*Pinus resinosa*) και η λευκή πεύκη (*P. strobus*), για να αναφέρουμε μερικά μόνο πρόσκοπα είδη δένδρων, μπορούν να εποικίσουν έναν εγκαταλειμμένο αγρό και να παραμείνουν για πάνω από 100 έτη.

3.3.3. Χαρακτηριστικά της διαδοχής των φυτών

Όσο προχωρεί η διαδοχή των φυτών από τα πρώιμα στάδια προς τα προχωρημένα, παρατηρείται μια συνολική αύξηση της βιομάζας, μια γενική τάση να αυξηθεί η ποικιλία των ειδών, ενώ οι κύκλοι των θρεπτικών στοιχείων τείνουν να κλείσουν. Έτσι σκιαγραφεί σε γενικές γραμμές ο Odum (1983) τα κυριότερα χαρακτηριστικά της διαδοχής της βλάστησης σε όλα τα οικοσυστήματα. Αναλυτικότερα αναφέρει ότι:

- 1) **Η συνολική βιομάζα αυξάνει, όσο αυτή προχωρεί από τα πρώιμα στάδια προς τα προχωρημένα και γίνεται μέγιστη στο τελικό στάδιο ισοροπίας. Η καθαρή παραγωγή όμως, και συγκεκριμένα η βοσκήσιμη ύλη μειώνεται και είναι μέγιστη στα πρώτα στάδια, ενώ μηδενίζεται στο τελικό στάδιο διαδοχής.**

Η εξήγηση του φαινομένου αυτού μπορεί να δοθεί, αν ληφθεί υπόψη, ότι η αναπνοή ή η απώλεια ενέργειας από το οικοσύστημα είναι μικρότερη από την φωτοσύνθεση στα πρώιμα στάδια, με αποτέλεσμα να παράγεται καθαρή βιομάζα. Στα προχωρημένα στάδια όμως, η αναπνοή τείνει να εξισωθεί με τη φωτοσύνθεση, πράγμα το οποίο σημαίνει, ότι όση ποσότητα παράγεται, τόση σχεδόν καταναλώνεται ως ενέργεια για τη συντήρηση του οικοσυστήματος.

- 2) **Η ποικιλία των ειδών τείνει γενικά να αυξηθεί από τα πρώιμα προς τα προχωρημένα στάδια διαδοχής.**

Αυτό όμως δεν είναι πάντοτε βέβαιο, και εξαρτάται από το μέγεθος και τον ανταγωνισμό μεταξύ των ειδών αυτών. Για παράδειγμα, σε ένα ποολίβαδο, η αναλογία του αριθμού των ειδών προς τον αριθμό των ατόμων ανά είδος αυξάνεται, όσο προχωρεί η διαδοχή. Όταν όμως το ποολίβαδο αυτό μετατραπεί σε θαμνολίβαδο, τότε η παραπάνω αναλογία θα μειωθεί, επειδή οι θάμνοι είναι ογκώδη φυτά και καλύπτουν περισσότερο χώρο από τα ποώδη είδη.

- 3) **Οι κύκλοι των θρεπτικών στοιχείων τείνουν να κλείσουν, όσο στα διάφορα στάδια η διαδοχή προχωρεί.**

Αυτό σημαίνει, ότι οι απώλειες θρεπτικών στοιχείων από ένα λιβαδικό οικοσύστημα σε προχωρημένο στάδιο διαδοχής είναι πολύ λιγότερες από ένα νεότερο. Για παράδειγμα, όταν ένα λιβάδι βρίσκεται στα πρώιμα στάδια διαδοχής, τότε το έδαφος είναι εκτεθειμένο στη διάβρωση με αποτέλεσμα να υπάρχει απώλεια χημικών στοιχείων, όπως καλίου, ασβεστίου κ.ά. Όταν όμως το σύστημα είναι ώριμο, τότε η βλάστηση καλύπτει πλήρως το έδαφος και η διάβρωση δεν συμβαίνει.

3.3.4. Στάδια διαδοχής των φυτών

Στα φυσικά οικοσυστήματα παρατηρούνται διάφορα στάδια διαδοχής φυτοκοινωνιών, τα οποία, κατά σειρά εμφάνισης, μπορούν να διακριθούν στα εξής:

- ✚ **στάδιο πλατύφυλλων ποών**, στο οποίο κυριαρχούν διάφορες ετήσιες πλατύφυλλες πόες, συμπεριλαμβανομένων και των ψυχανθών,
- ✚ **στάδιο ετήσιων αγρωστώδων**, στο οποίο κυριαρχούν τα ετήσια αγρωστώδη,
- ✚ **μικτό στάδιο**, στο οποίο συνυπάρχουν ετήσια αγρωστώδη και πολυετείς πλατύφυλλες πόες,

- ✚ **στάδιο πολυετών αγρωστωδών**, στο οποίο κυριαρχούν τα πολυετή αγρωστώδη,
- ✚ **στάδιο φρύγανων**, το οποίο αφορά τους φρυγανώνες, με τα φρύγανα να αποτελούν τα κυρίαρχα είδη
- ✚ **στάδιο θάμνων**, το οποίο αφορά την εγκατάσταση και την κυριαρχία των θάμνων,
- ✚ **στάδιο δένδρων**, στο οποίο τα δάση αποτελούν την τελική μορφή.

3.3.5. Είδη διαδοχής των φυτών

Η διαδοχή η οποία αρχίζει από ένα γυμνό έδαφος, στο οποίο δεν υπήρχε προηγουμένως καμιάς μορφής βλάστηση και προσφέρεται για εποίκισμο, καλείται **πρωτογενής διαδοχή**. Μπορεί μάλιστα αυτή να είναι **αυτογενής**, όταν δηλαδή αυτή οφείλεται στην τροποποίηση του περιβάλλοντος από τα ίδια τα φυτά, ή **αλλογενής**, όταν η διαδοχή οφείλεται σε εξωτερικούς παράγοντες, όπως για παράδειγμα ένας παράγοντας είναι το κλίμα.

Μια άλλη μορφή είναι και η **δευτερογενής διαδοχή**. Ονομάζεται δε δευτερογενής, επειδή επισυμβαίνει μετά τη διακοπή της πρωτογενούς διαδοχής ή πιο απλά, μετά τη λήξη της καταστροφής της υπάρχουσας βλάστησης, εξαιτίας φυσικών ή ανθρωπογενών παραγόντων. Ως τέτοιοι παράγοντες είναι δυνατόν να θεωρηθούν η έντονη ξηρασία, η πυρκαγιά, η υπερβόσκηση, μια επιδημική προσβολή από έντομα, η καλλιέργεια με άροτρο ή άλλα μέσα. Στην περίπτωση κατά την οποία ο παράγοντας ο οποίος προκάλεσε την καταστροφή οφείλεται στον άνθρωπο, τότε η δευτερογενής διαδοχή, η οποία ακολουθεί μετά τη λήξη της επίδρασης του παράγοντα αυτού, ονομάζεται **ανθρωπογενής διαδοχή**.

Πολλές φορές ο παράγοντας, ο οποίος καταστρέφει την αρχική βλάστηση, δεν λειτουργεί ακαριαία, αλλά προοδευτικά με αποτέλεσμα να έχουμε μια άλλη μορφή διαδοχής, τη λεγόμενη **οπισθοδρομική διαδοχή**. Στην περίπτωση αυτή συμβαίνει οπισθοδρομική εμφάνιση των διαδοχικών σταδίων τα οποία προηγουμένως αναφέρθηκαν, δηλαδή μια μετακίνηση από τα προχωρημένα στα αρχικά στάδια διαδοχής. Για παράδειγμα, ένας χαρακτηριστικός παράγοντας ο οποίος προκαλεί οπισθοδρομική διαδοχή στα λιβάδια, θεωρείται η υπερβόσκηση.

Τις δυο αυτές βασικές μορφές διαδοχής, ήτοι της πρωτογενούς και της δευτερογενούς, όπως αυτές συμβαίνουν στα χερσαία φυσικά οικοσυστήματα θα τις αναλύσουμε στη συνέχεια.

3.4. Η διαδοχή στα χερσαία οικοσυστήματα

3.4.1. Η πρωτογενής διαδοχή

Την επόμενη φορά που θα επισκεφθούμε την παραλία, ας παρατηρήσουμε για την πρωτογενή διαδοχή τις θίνες (αμμόλοφους, αμμοθίνες). Οι θίνες είναι ένα προϊόν κονιορτοποιημένου βράχου, η άμμος δηλαδή η οποία αποτίθεται με τη βοήθεια του αέρα και του νερού. Κατά μήκος των ακτών των λιμνών και των ωκεανών, τα μόρια του άμμου τοποθετούνται το ένα πάνω στο άλλο σε μακριές ανεμοφτιαγμένες πλαγιές για να σχηματίσουν τις θίνες, οι οποίες κινούνται μπροστά από τον άνεμο και συχνά καλύπτουν τα κτίρια και τα δάση. Οι θίνες, με τις υψηλές θερμοκρασίες επιφανείας κατά την διάρκεια της ημέρας και τις χαμηλές θερμοκρασίες την νύκτα, είναι εχθρικά ή τουλάχιστον αντίξοα περιβάλλοντα για να μπορέσει η ζωή να εποίκισει σ' αυτά. Τα

ποώδη φυτά, και ιδιαίτερα η *Ammophila*, η πόα της ακτής, είναι οι πλέον επιτυχημένοι σκαπανείς (πρόδρομα είδη). Όταν αυτά και τα συνεργαζόμενα με αυτά είδη, όπως τα μπιζέλια της ακτής (*Lathyrus* spp.) και τα ρείκια της παραλίας (*Hudsonia* spp.), έχουν σταθεροποιηθεί, τουλάχιστο κατά ένα τμήμα τους τις θίνες, τότε οι ομαδοπαγείς θαμνώνες, όπως η δαμασκηλιά της ακτής (*Prunus maritima*), εισβάλλουν στην περιοχή. Από το σημείο αυτό η βλάστηση μπορεί να περάσει από το πέυκο στη δρυ ή κατευθείαν στη δρυ.

Η χαμηλή γονιμότητα των θινών ευνοεί τα φυτά με μικρές απαιτήσεις σε θρεπτικά στοιχεία, διότι τα φυτά αυτά εμφανίζουν μια σχετική ανεπάρκεια στο να ανακυκλώσουν τα χημικά στοιχεία, ειδικότερα μάλιστα το ασβέστιο, με συνέπεια η γονιμότητα του εδάφους να διατηρείται χαμηλή. Η χαμηλή γονιμότητα και η σχετική υγρασία, που και αυτή στην άμμο διατηρείται χαμηλή, εμποδίζουν την αντικατάσταση της δρυός από άλλα είδη, τα οποία είναι περισσότερο απαιτητικά σε υγρασία και θρεπτικές ουσίες. Τέτοιες αντικαταστάσεις συμβαίνουν μόνο σε υπήνεμες πλαγιές και σε κοιλότητες όπου το μικροκλίμα είναι πιο συνηθισμένο και μπορεί εκεί να συσσωρευτεί υγρασία.

Αλλουβιακά εδάφη τα οποία πρόσφατα έχουν αποτεθεί στις κοιλάδες των πλημμύρων αντιπροσωπεύουν ένα άλλο άγονο πρωτογενή χώρο. Η πρωτογενής διαδοχή σε μια πλούσια σε θρεπτικά στοιχεία αλλουβιακή κοιλάδα πλημμυρών στην Αλάσκα αρχίζει, όταν οι σπόροι όλων των έποικων ειδών {ιτιά, ράμνος, λεύκη (*Populus balsamifera*) και η λευκή ελάτη} φτάνουν κατά το μάλλον ή ήττον ταυτόχρονα και δημιουργούνται τα αρτίφυτρα. Η ιτιά, με τους ελαφρούς σπόρους της, οι οποίοι με τη βοήθεια του ανέμου διασπείρονται εύκολα, είναι αρχικά το πιο άφθονο είδος, με μικρή όμως διάρκεια ζωής, αφού βόσκειται έντονα από το αγριοκούνελο της περιοχής. Στη συνέχεια κυρίαρχος καθίσταται ο ράμνος, ο οποίος δεσμεύει το άζωτο, αλλά στη συνέχεια και αυτός με τη σειρά του αντικαθίσταται από τη λεύκη και την πολύ μακρόβια λευκή ελάτη. Παρατηρούμε λοιπόν, ότι η πρωτογενής διαδοχή μπορεί να επηρεαστεί τόσο από διάφορα τυχαία γεγονότα, αλλά και από τα χαρακτηριστικά της ιστορίας της ζωής των εποικιστικών ειδών.

Συμπερασματικά, η διαδοχή η οποία αρχίζει σε ένα χώρο, ο οποίος ουδέποτε αποικίστηκε με ζωή, όπως για παράδειγμα ρέει η λάβα ή η πρόσφατα εκτεθείσα σε παγετώνα άργιλος, ονομάζεται **πρωτογενής διαδοχή**.

3.4.2. Η δευτερογενής διαδοχή

Η **δευτερογενής διαδοχή** είναι η διαδοχή η οποία συναντάται συχνότερα στους εγκαταλειμμένους αγρούς και τις μη ορθολογικά εκμεταλλευόμενες θέσεις, θέσεις οι οποίες σε τελική ανάλυση, έχουν προέλθει από την τεχνητή διαταραχή της βλάστησης και οι οποίες πολύ συχνά υπόκεινται σε διάβρωση και οικοδόμηση.

Η διαδοχή σε διαταραγμένη εδαφική επιφάνεια ονομάζεται δευτερογενής, διότι αυτή αρχίζει σε έδαφος το οποίο υποστηρίζει ή κάποτε υποστήριξε μορφή ζωής. Η δευτερογενής διαδοχή μπορεί να αρχίσει από οποιοδήποτε σημείο, κατά μήκος μιας διαβάθμισης διαταραχής, ήτοι από το ανοικτό, γυμνό έδαφος, μέχρι το δάσος που έχει υλοτομηθεί αποψιλωτικά.

Τα είδη τα οποία θεωρούνται ως τα πλέον πιθανά να εποικίσουν τέτοιες θέσεις είναι τα καλούμενα «ζιζάνια», δηλαδή τα είδη τα οποία, σύμφωνα με την απλοϊκή ανθρώπινη άποψη, βρίσκονται εκτός της φυσιολογικής τους θέσης. Παρότι είναι δύσκολο να διασαφηνιστεί, όλα τα «ζιζάνια» έχουν δύο κοινά χαρακτηριστικά. Πρώτον, εισβάλλουν σε περιοχές οι οποίες έχουν τροποποιηθεί εξ αιτίας της ανθρώπινης δράσης. Και πράγματι, μερικά «ζιζάνια» έχουν συνδεθεί με τέτοιους βιότοπους.

Δεύτερον, είναι είδη ξενικά, δηλαδή δεν είναι ενδημικά της περιοχής και ευθύς μόλις τα ενδημικά είδη μετακινηθούν προς την περιοχή αυτή, αυτά εξαφανίζονται.

Ένα από τα κλασσικά παραδείγματα της δευτερεύουσας διαδοχής είναι η μελέτη της Keever, (1950) σ' ένα παλιό αγρό στο Piedmont της Βόρειας Καρολίνα. Να πως περιγράφει ο Smith (1992) το παράδειγμα αυτό. Το έτος κατά το οποίο ο αγρός εγκαταλείφθηκε, η επιφάνεια του καλύφθηκε πλήρως από το καβουρόχορτο (*Digitaria sanguinalis*), οι σπόροι του οποίου βρισκόταν μέχρι εκείνη τη στιγμή στο έδαφος, σε κατάσταση λήθαργου. Οι σπόροι αυτοί φύτρωσαν, ανταποκρινόμενοι αμέσως στις συνθήκες φωτισμού και υγρασίας. Οι απαιτήσεις όμως του καβουρόχορτου από το έδαφος ήταν βραχύβιες και στο τέλος του καλοκαιριού οι σπόροι του ηριγέρονος του καναδικού, ενός ετήσιου χειμερινού είδους, ωρίμασαν, αφού είχαν ήδη μεταφερθεί από τον άνεμο και εγκατασταθεί στον παλιό αγρό. Οι σπόροι του ηριγέρονος φυτρώνουν στις αρχές του χειμώνα και παράγονται ροζέτες. Την επόμενη άνοιξη το ηριγέρον, ξεπερνάει στο ύψος το καβουρόχορτο, και αυτομάτως αυτό καθίσταται κυρίαρχο του χώρου. Κατά τη διάρκεια του θέρους ο αγρός καταλαμβάνεται και από άλλα είδη, όπως το *Aster ericoides* και την *Ambrosia artemisiifolia*. Ο ανταγωνισμός από το *Aster ericoides*, σε συνδυασμό με τα ανασταλτικά αποτελέσματα που προκαλούνται στο ίδιο το φυτό από τις μαρανόμενες ρίζες του ηριγέρονος του καναδικού, επέτρεψαν στο *Aster ericoides* να καταστεί κυρίαρχο.

Με τη έλευση του τρίτου θέρους εισβάλλει στον αγρό ο ανδροπόγωνας (*Andropogon virginicus*), ένα πολυετές ποώδες φυτό το οποίο σχηματίζει πυκνές τούφες. Η άφθονη οργανική του ουσία και η ικανότητά του να εκμεταλλεύεται αποτελεσματικά την υγρασία είναι οι παράγοντες, οι οποίοι επιτρέπουν στον ανδροπόγωνο να κυριαρχήσει. Την ίδια περίπου χρονική στιγμή εισβάλουν στον αγρό τα αρτίφυτρα της πεύκης, τα οποία βρίσκουν χώρο σε ανοικτές θέσεις ανάμεσα από λόχμες του ανδροπόγωνο. Μέσα στα επόμενα πέντε με δέκα έτη τα πεύκα θα είναι αρκετά υψηλά για να σκιάσουν τον ανδροπόγωνο. Ένα στρώμα από τις ισχνά και σε βραδύ ρυθμό αποσυντιθέμενες βελόνες πεύκης εμποδίζουν τους περισσότερους σπόρους της να φτάσουν στο ανόργανο έδαφος, ενώ ταυτόχρονα η πυκνή σκιά, ο ανταγωνισμός για την υγρασία μεταξύ των αρτιφυτρών που ήδη φύτρωσαν με επιτυχία και τα επιπολαιόρριζα μητρικά άτομα εμποδίζουν τα πεύκα να αναγεννηθούν στον εδαφικό σταθμό. Έτσι, ανάμεσα από τα πεύκα αναπτύσσονται διάφορα πλατύφυλλα είδη και καθώς τα πρώτα νεκρώνονται (εάν δεν έχουν εν τω μεταξύ υλοτομηθεί), είναι αυτά τα τελευταία, τα οποία αναλαμβάνουν την επικυριαρχία στο χώρο του αγρού. Στη συνέχεια η ανάπτυξη του δάσους πλατύφυλλων συνεχίζεται.

3.4.3. Η διαδικασία της διαδοχής

Μολονότι η εντύπωση η οποία δίνεται είναι ότι η διαδοχή προχωράει, καθώς ένα σύνολο ειδών αντικαθιστά κάποιο άλλο, εντούτοις, η διαδικασία λαμβάνει χώρα μεταξύ των ανεξάρτητων φυτών, διαφόρων όμως ειδών, τα οποία ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τους διαθέσιμους πόρους. Το αποτέλεσμα επηρεάζεται από διάφορες παραμέτρους τις οποίες θα μπορούσαμε να συνοψίσουμε στο συγχρονισμό της άφιξης, την επιτυχία του εποικισμού και την ικανότητα των ατόμων των φυτικών ειδών να εκμεταλλευτούν τους διαθέσιμους πόρους, μέσα από τους περιορισμούς, όπως αυτοί τίθενται από τα κοινά για όλα τα είδη βιοτικά - ιστορικά χαρακτηριστικά.

Η διαδικασία ή καλύτερα οι μηχανισμοί της διαδοχής έχουν περιγραφεί στη διεθνή βιβλιογραφία με τους όρους των τριών μοντέλων τα οποία και τα χαρακτηρίζουν, ήτοι: τη **διευκόλυνση**, την **ανοχή**, και την **αναστολή**.

Το **μοντέλο της διευκόλυνσης** (facilitation model) αντιμετωπίζει τη διαδοχή ως **αποτέλεσμα το οποίο καθοδηγείται από τους ίδιους τους οργανισμούς.**

Τα είδη των πρώτων σταδίων της διαδοχής τροποποιούν το περιβάλλον και προετοιμάζουν το δρόμο για τα είδη των επόμενων σταδίων. Στην ουσία διευκολύνουν την επιτυχία των τελευταίων.

Το **μοντέλο της ανοχής** (tolerance model) αναφέρεται **στην αντίδραση των βιοτικών - ιστορικών χαρακτηριστικών**, ιδιαίτερα αυτών που σχετίζονται με τον ανταγωνισμό.

Δηλαδή, το μοντέλο αυτό υποστηρίζει, ότι τα ύστερα διαδοχικά είδη, ούτε εμποδίζονται αλλά και ούτε βοηθούνται από τα είδη των πρώτων σταδίων. Τα είδη των ύστερων σταδίων μπορούν να εισβάλλουν σ' ένα σταθμό, να εγκατασταθούν, να καταστούν κυρίαρχα και τέλος να αναπτυχθούν μέχρι του σταδίου της ωριμότητας, με την ταυτόχρονη παρουσία αυτών που προϋπήρχαν. Αυτό επιτυγχάνεται διότι, σ' ένα χαμηλότερο επίπεδο πόρων, τα ύστερα είδη επιδεικνύουν μεγαλύτερη ανοχή, απ' όση επέδειξαν τα προηγούμενα από αυτά είδη. Αντιδράσεις της μορφής αυτής οδηγούν στη δημιουργία βιοκοινοτήτων, οι οποίες συντίθενται από εκείνα τα είδη τα οποία θεωρούνται ικανά να εκμεταλλεύονται με τρόπο αποτελεσματικό τους πόρους, είτε ανταγωνιζόμενα άλλα είδη, είτε χρησιμοποιούντα πόρους οι οποίοι δεν είναι διαθέσιμοι από τα άλλα είδη.

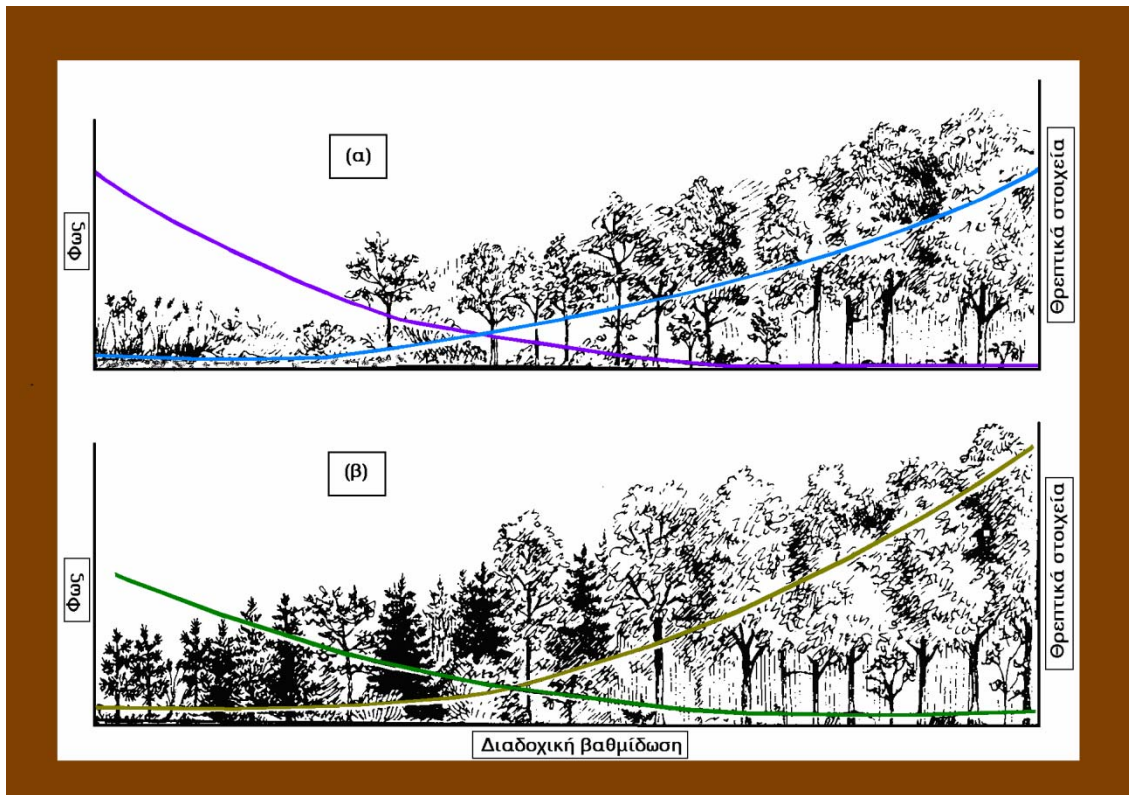
Το **μοντέλο της αναστολής** (inhibition model) θεωρείται ως απολύτως ανταγωνιστικό μοντέλο καθώς, **κανένα είδος δεν είναι ανώτερο από το άλλο.**

Ένας σταθμός ανήκει σ' εκείνα τα είδη, τα οποία έχουν εγκατασταθεί πρώτα και είναι ικανά να διατηρήσουν τις θέσεις τους απέναντι σε οποιονδήποτε εισβολέα. Σ' όλη τη διάρκεια του βίου τους διατηρούν τις θέσεις τους, αλλά τελικοί νικητές θα είναι τα μακρόβια φυτά, ακόμη και στην περίπτωση κατά την οποία τα πρώιμα διαδοχικά είδη μπορεί να τα καταπιέζουν, έστω και για μια μακριά περίοδο.

Προφανώς, σε οποιοδήποτε σταθμικό περιβάλλον, η διαδοχή περιλαμβάνει και τα τρία μοντέλα, καθώς στο σύνολό τους αυτά επηρεάζουν την αποτελεσματικότητα της χρήσης του πόρου και τον ανταγωνισμό μεταξύ των ανεξαρτήτων ειδών, σε αμφότερα τα πρώιμο και ύστερο στάδια. Άπαξ και ένα είδος εποίκησε μια περιοχή, πρέπει να ανταγωνιστεί με άτομα άλλων ειδών, ή ακόμη και με τα άτομα του ίδιου είδους, ώστε να επωφεληθεί από τη διάθεση των προμηθειών των περιορισμένων πόρων και κυρίως του φωτός και των χημικών στοιχείων. Άλλωστε, η διαδοχή επέρχεται, όταν η σχετική διαθεσιμότητα των πόρων αλλάζει μέσα στο χρόνο, κυρίως των προαναφερθέντων παραγόντων, και η ικανότητα των διαφόρων φυτών να ανταγωνίζονται για τους πόρους αυτούς. Καθώς τα φυτά μεγαλώνουν τροποποιούν το περιβάλλον, έτσι ώστε να αλλάζει και η διαθεσιμότητα των πόρων, αφού αλλάζουν οι κανόνες της ανταγωνιστικής διαδοχής. Κανένα είδος δεν μπορεί να επιτύχει την μέγιστη ανταγωνιστική ικανότητα κάτω από όλες τις συνθήκες, με δεδομένο το γεγονός ότι, μεταξύ κάποιων ομάδων χαρακτηριστικών, αναπτύσσεται μια αντίστροφη συσχέτιση. Τα είδη, τα οποία χαρακτηρίζονται κάτω από ένα σύνολο περιβαλλοντικών συνθηκών ως καλοί ανταγωνιστές, είναι δυνατό να είναι κακοί ανταγωνιστές σε κάποιο άλλο.

Τυπικά, στα πρώτα στάδια της διαδοχής, τα εδάφη θεωρούνται φτωχά σε θρεπτικά στοιχεία, και ιδιαίτερα στο άζωτο, αλλά επικρατεί ένας πλούσιος φωτισμός. Τα φυτά, τα οποία κάτω από αυτές τις συνθήκες αναπτύσσονται ικανοποιητικά, αποκτούν στη συνέχεια ένα ανταγωνιστικό πλεονέκτημα. Δηλαδή, καθώς τα φυτά αναπτύσσονται, το έδαφος καλύπτεται και η σκίαση μεγαλώνει, σωρεύεται οργανική ουσία και η υγρασία και η γονιμότητα βελτιώνονται. Κάτω από αυτές τις μεταβαλλόμενες συνθήκες λοιπόν, τα φυτά τα οποία αναδεικνύονται περισσότερο ικανά

να εκμεταλλευθούν τις αυξημένες ποσότητες θρεπτικών στοιχείων και τον ελαττωμένο φωτισμό, αποκτούν το ανταγωνιστικό πλεονέκτημα. Κατά μήκος αυτής της βαθμίδωσης, δηλαδή της μείωσης του φωτισμού και της αύξησης των θρεπτικών στοιχείων, τα φυτικά είδη και οι φυτικές κοινότητες αλλάζουν (Εικόνα 3.2.α).



Εικόνα 3.2. Ανταγωνιστική συμπεριφορά της βλάστησης στην αλλαγή βαθμίδωσης των πόρων καθώς η διαδοχή προχωράει. **(α)** Η διαδοχή σε ένα ανοικτό, γυμνό σταθμό με αφθονία φωτισμού και χαμηλή παροχή θρεπτικών στοιχείων. **(β)** Η διαδοχή σε ένα ανοικτό δευτερογενές περιβάλλον με ένα υψηλό επίπεδο θρεπτικών στοιχείων, τα οποία στηρίζουν μια πρόσκοπη ξυλώδη βλάστηση.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Κάτω από συνθήκες που προσομοιάζουν αυτών της αποψιλωτικής υλοτομίας και των εγκαταλειμμένων αγροτικών εκτάσεων, στις οποίες οι ποσότητες των χημικών στοιχείων είναι σε υψηλά επίπεδα, η βαθμίδωση των πόρων αρχίζει από σχετικά υψηλό σημείο τόσο για τα χημικά στοιχεία, όσο και για το φωτισμό. Τέτοιου είδους συνθήκες ευνοούν τα πρόσκοπα είδη δένδρων, όπως για παράδειγμα τις λεύκες, τις σημύδες και τα πεύκα. Με την πάροδο του χρόνου τα είδη αυτά, όντας μη σκιανθεκτικά, θα αντικατασταθούν από είδη περισσότερο σκιανθεκτικά, μολονότι η ύπαρξη διακένων με πολύ φωτισμό θα επιτρέψουν σε μακρόβια άτομα να διατηρήσουν την θέση τους (Εικόνα 3.2.β).

Μερικά πρόσκοπα φυτικά είδη, όπως πχ. το *Digitaria sanguinalis* (καβουρόχορτο), ελαττώνουν την ανταγωνιστική τους ικανότητα με την παραγωγή χημικών ουσιών, οι οποίες αναστέλλουν την ανάπτυξή τους. Αυτό είναι ένα αποτέλεσμα αλληλοπάθειας που ανοίγει και προετοιμάζει τον δρόμο για την εισβολή νέων ποωδών φυτών τα οποία όμως, δεν επηρεάζονται από τις τοξίνες των παρασίτων. Τα ποώδη φυτά με τη σειρά τους, εμποδίζουν τα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια, έτσι ώστε να επιβραδύνεται η διαδοχή στο επόμενο στάδιο. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται και σε είδη της ύστερης διαδοχής. Το σάσσαφρας (*Sassafras albidum*), ένα είδος

πρόσκοπου δένδρου της ύστερης διαδοχής, αυτοσυντηρείται σε αμιγείς συστάδες, απελευθερώνοντας σε τακτά χρονικά διαστήματα στο έδαφος, φυτικές τοξίνες οι οποίες εμποδίζουν το φύτευμα και την ανάπτυξη άλλων ειδών.

3.4.4. Τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα της βιοκοινότητας

Καθώς η διαδοχή προχωράει, στην βιοκοινότητα λαμβάνουν χώρα κάποιες σημαντικές αλλαγές. Τα πρώτα στάδια της διαδοχής χαρακτηρίζονται από την παρουσία ευκαιριακών ειδών, ειδών τα οποία ανταποκρίνονται πολύ γρήγορα στις διαταραχές και αντεπεξέρχονται απόλυτα σ' ένα καταπιεσμένο περιβάλλον. Τα φυτά αυτά, σε γενικές γραμμές, είναι μικρά, βραδυαυξή, με μικρούς βιολογικούς κύκλους, και παράγουν πολυάριθμους και εύκολα διασκορπιζόμενους σπόρους. Η βιομάζα τους είναι χαμηλή και η πηγή των θρεπτικών στοιχείων είναι σε μεγάλο βαθμό αβιοτική, προερχόμενη κυρίως από το έδαφος, την αερομεταφερόμενη σκόνη και τις βροχοπτώσεις. Με την πρόοδο της διαδοχής από τα ποώδη προς τα ξυλώδη είδη (θάμνους και δένδρα), η βιομάζα συσσωρεύεται και η ποικιλότητα των ειδών αυξάνει. Τα είδη αυτά θεωρούνται βραδυαυξή και μακρόβια. Παράγουν λίγους, βαρείς σπόρους, οι οποίοι πρωταρχικά διασπείρονται με τη βοήθεια των ζώων και τη βαρύτητα. Οι σπόροι τους είναι μεγάλοι, παρέχοντας μια αφθονία θρεπτικών στοιχείων για τις ανάγκες των αρτίφυτρων, η βιωσιμότητα και η διάρκειά τους όμως, είναι περιορισμένη. Τα είδη αυτά θεωρούνται κατά το μάλλον ή ήττον εξειδικευμένα, προσαρμοσμένα για να επιβιώσουν σ' ένα στενό εύρος περιβαλλοντικών συνθηκών. Το μεγαλύτερο μέρος του εφοδιασμού τους σε θρεπτικά στοιχεία προέρχονται από την ταχεία αποσύνθεση της οργανικής ουσίας, η οποία και ανακυκλώνεται μέσω του συστήματος. Με την μετάβαση της κοινότητας στο στάδιο της ωριμότητας, όπου και παρατηρείται συσσώρευση βιομάζας με την μορφή στρωμάτων νέου ξύλου, η ποικιλότητα των ειδών τρόπον τινά μειώνεται και τα θρεπτικά στοιχεία ανακυκλώνονται από το έδαφος και την οργανική ουσία και επιστρέφουν πίσω στα φυτά. Μόνο μια μικρή ποσότητα θρεπτικών στοιχείων χάνεται από το αδιατάραχτο σύστημα.

3.4.5. Η ετερότροφη διαδοχή

Στο εσωτερικό κάθε μείζονος βιοκοινότητας, και ασφαλώς στενά εξαρτώμενες από αυτή για την απαιτούμενη ενέργεια, βρίσκονται διάφορες «μικρο – κοινότητες». Νεκρά δένδρα, σφάγια ζώων και καβαλίνες, αλλά και τρύπες δένδρων, όλα αυτά εφοδιάζουν ένα υπόστρωμα, στο οποίο διαβιώνουν πολλές ομάδες φυτών και ζώων, διαδεχόμενη η μία την άλλη, και στη συνέχεια, εξαφανίζονται για να ενσωματωθούν με το έδαφος. Στα σημεία αυτά η διαδοχή χαρακτηρίζεται από την πρώιμη κυριαρχία των μυκήτων και των τρεφόμενων από την νεκρή οργανική ουσία ασπόνδυλων, και ενώ στην αρχή η βιοκοινότητα εμφανίζει με μια μέγιστη διαθεσιμότητα σε ενέργεια και θρεπτικά στοιχεία, στη συνέχεια, καθώς η διαδοχή προχωράει, παρατηρείται μια σταθερή κάμψη αμφοτέρων.

Όταν μια θύελλα ξεριζώσει ή όταν σπάσει ένα δένδρο και το ξαπλώσει στο έδαφος, το πεσμένο δένδρο καθίσταται το στάδιο διαδοχής των έποικων φυτών ή ζώων, τα οποία θα παραμείνουν σ' αυτό μέχρις ότου το κορμοτεμάχιο αυτό μετασηματιστεί σε τμήμα του δασικού εδάφους. Σ' ένα δένδρο του δάσους που πρόσφατα έπεσε, αμέσως τμήματά του γίνονται καταφύγιο και πηγή πρόσληψης θρεπτικών ουσιών, με πρώτα το φλοιό και το ξύλο του. Οι πρώτοι οργανισμοί, οι οποίοι θα προβούν στην «εξερεύνηση» του πεσμένου δένδρου, είναι τα φλοιοφάγα και τα ξυλοφάγα έντομα, τα

οποία τρυπούν τον φλοιό, σκάβουν και δημιουργούν στοές, στις οποίες εναποθέτουν τα αυγά τους και τρέφονται από τον έσω φλοιό και το κάμβιο, κατακερματίζοντάς το σε μικρά κομμάτια. Καθώς τα έντομα αυτά, τόσο τα ενήλικα όσο και οι λάρβες, τρέφονται, κατασκευάζουν περισσότερες στοές. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν τα έντομα της Αμβροσίας, τα οποία σκάβουν το σομφό ξύλο, κατασκευάζουν στοές στις οποίες μεγαλώνουν μύκητες και από τους τελευταίους ζουν και τρέφονται τα ενήλικα και οι λάρβες της αμβροσίας.

Καθώς η αποσύνθεση προχωράει, το ξύλο μαλακώνει και διατηρούνται μεγαλύτερα ποσά υγρασίας. Τα πιο προσιτά θρεπτικά στοιχεία εξαντλούνται, ενώ παραμένουν τα περισσότερο σύνθετα, δηλαδή οι ισχυρότερα ανθιστάμενες ενώσεις. Στο στάδιο αυτό τα πρόσκοπα είδη των αρθροπόδων εγκαταλείπουν τον κατακείμενο κορμό και αναζητούν ένα νέο. Οι μύκητες, οι οποίοι διαθέτουν ένα πιο πολύπλοκο σύστημα ενζύμων για να διασπών την κυτταρίνη και τη λιγνίνη, αναλαμβάνουν έργο. Τα βρύα και οι λειχήνες ανακαλύπτουν στο μαλακό αποσυντιθέμενο ξύλο την ιδανική οικοθέση. Στο μαλακό ξύλο των κορμοτεμαχίων επίσης, απλώνουν τις ρίζες τους και τα αρτίφυτρα, οι οποίες ρίζες στη συνέχεια, επεκτείνονται και στο σκληρότερο τμήμα των κορμοτεμαχίων, ανοίγοντας έτσι νέους διαδρόμους για την ανάπτυξη μυκήτων στα ενδότερα των κορμοτεμαχίων.

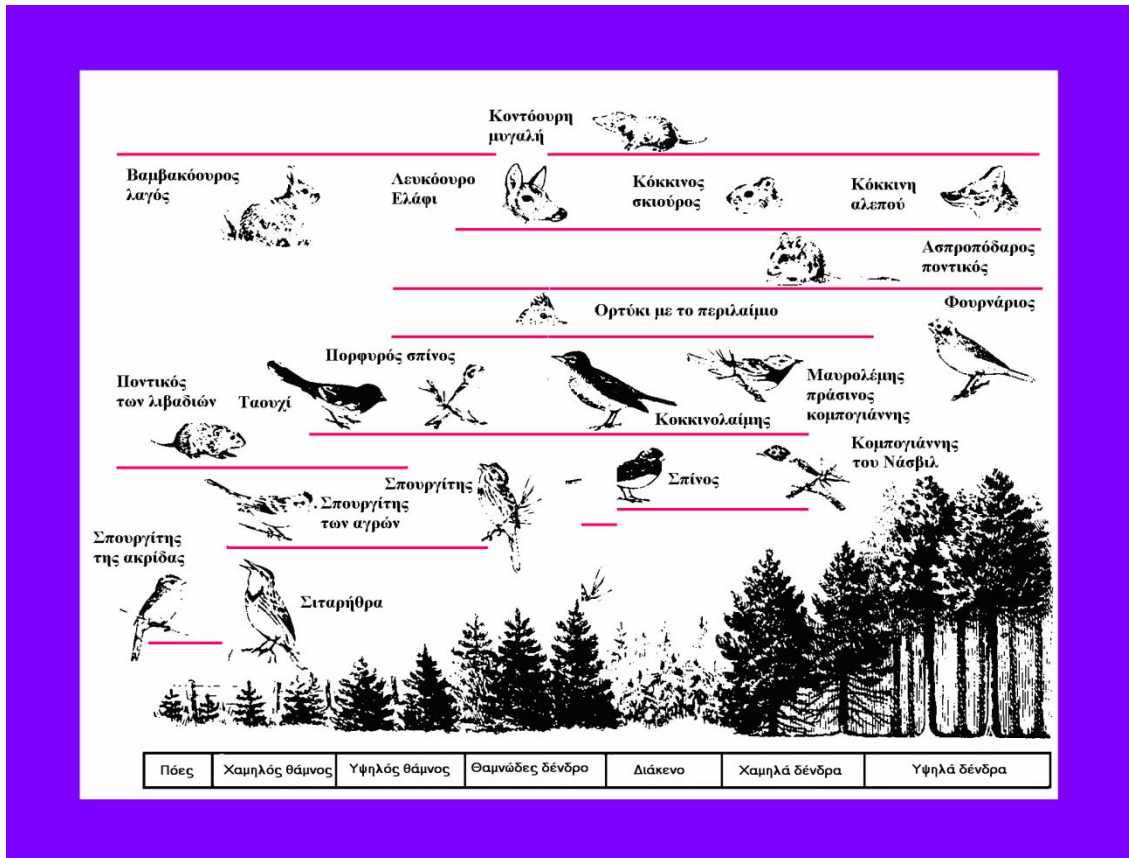
Μετά από όλα αυτά, το κορμοτεμάχιο διασπάται σε ελαφριά καστανά, μαλακά, τετράγωνα τεμάχια, ενώ, ο φλοιός και το σομφό ξύλο εξαφανίζονται. Στο προχωρημένο αυτό στάδιο της αποσύνθεσης, το κορμοτεμάχιο παραθέτει τον μέγιστο δυνατό αριθμό μικρο-οικοθέσεων και ταυτόχρονα την μέγιστη ποικιλότητα ειδών. Πολλά είδη ασπόνδυλων βρίσκουν καταφύγιο στα ανοίγματα και τις διόδους, αλλά και τα διάφορα σαυροειδή και τα ποντίκια βρίσκουν και αυτά καταφύγιο, σκάβοντας στοές στο αποσυντιθέμενο ξύλο. Οι μύκητες και οι άλλοι μικροοργανισμοί είναι άφθονοι, ενώ πολυάριθμα είδη ακάρεων και σκουληκιών τρέφονται από το πλήρως αποσυντεθέν ξύλο και τους μύκητες. Τελικά, το κορμοτεμάχιο θρυμματίζεται σ' ένα καστανό σωρό λιγνίνης, την οργανική ουσία η οποία ανθίσταται στην αποσύνθεση και μοιάζει πολύ με τη φυλλάδα που ευρίσκεται σε πλήρη αποσύνθεση, με όλες τις θρεπτικές ουσίες και την ενέργεια εξαντλημένες και με τελική κατάληξη την ενσωμάτωσή του με το έδαφος.

Οι μικροκοινότητες αυτές παρουσιάζουν τη μια όψη της διαδοχής, είναι δηλαδή η περίπτωση κατά την οποία το υπόστρωμα αλλάζει από τους οργανισμούς που εξαρτώνται από αυτό. Υπάρχει όμως και η άλλη όψη. Είναι αυτή κατά την οποία οι οργανισμοί εκμεταλλευόμενοι ένα περιβάλλον είναι δυνατόν να δημιουργήσουν μια οικοθέση, η οποία δεν ευνοεί την επιβίωσή τους, αλλά δημιουργήσουν ένα ευνοϊκό περιβάλλον για μια άλλη ομάδα οργανισμών. Στο παράδειγμα που παραθέσαμε παραπάνω ξεκινήσαμε με οργανισμούς, οι οποίοι έχουν εξειδικεύσει τη διατροφή τους πάνω στο ξύλο και καταλήξαμε στα είδη των οποίων η διατροφή βασίζεται στους μύκητες και τα μικρά ασπόνδυλα. Μια τέτοια διαδοχή με την πλήρη εξάντληση των πόρων και την ελάττωση της ποικιλότητας των ειδών, βρίσκεται σε πλήρη αντίθεση με τα προηγούμενα παραδείγματα, τα οποία χαρακτηρίζονται από την συσσώρευση της βιομάζας, της ενέργειας και των θρεπτικών στοιχείων μέσω των οποίων η διατροφή και η εξειδίκευση της οικοθέσης αυξάνεται, καθώς η διαδικασία της διαδοχής προχωράει.

3.4.6. Η κοινότητα των ζώων

Με την πρόοδο της διαδοχής παρατηρούνται αλλαγές και στις κοινότητες των ζώων (**Εικόνα 3.3**). Κάθε στάδιο διαδοχής έχει να παρουσιάσει τη δική του ομάδα των ζώων. Επειδή μάλιστα οι κοινότητες των ζώων επηρεάζονται περισσότερο από τα δομικά χαρακτηριστικά παρά από την σύνθεση των ειδών, τα διαδοχικά στάδια των

κοινοτήτων των ζώων είναι δυνατόν να μην ανταποκρίνονται απόλυτα με τα στάδια των φυτικών κοινοτήτων, όπως αυτά αναγνωρίζονται από τους φυτο-οικολόγους. Έτσι για παράδειγμα, τα ζώα αμέσως μετά τον εποικισμό τους στον συγκεκριμένο βιότοπο, στην ουσία ταξινομούν μια νεαρή συστάδα λευκής ή οξιάς, που έχουν ύψος μικρότερο από τα 6 μέτρα, ως το στάδιο διαδοχής του θάμνου. Αντίθετα, ο φυτο-οικολόγος θα θεωρήσει τη νεαρή συστάδα της λευκής ως ένα στάδιο μη σκιανθεκτικού δένδρου και την οξιά ως ένα στάδιο σκιανθεκτικού δένδρου.

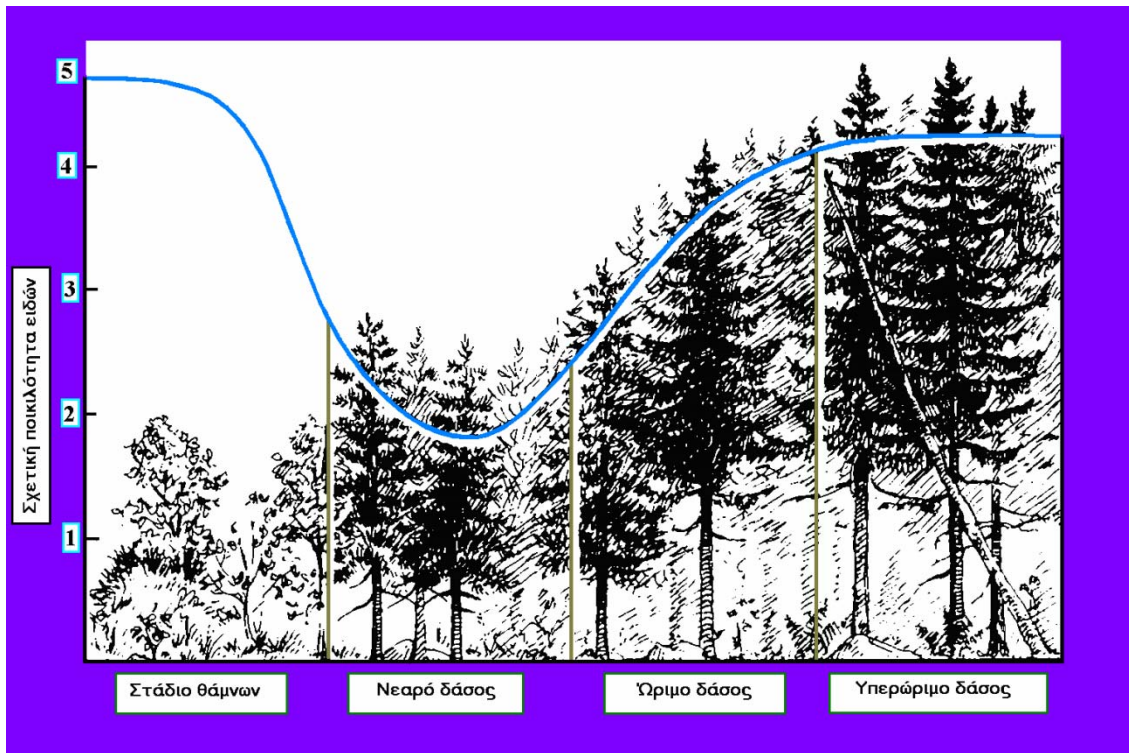


Εικόνα 3.3. Η διαδοχή της άγριας πανίδας σε φυτείες κωνοφόρων της κεντρικής Νέας Υόρκης. Καθώς η πυκνότητα και το ύψος της βλάστησης αλλάζει, μερικά είδη εμφανίζονται ή εξαφανίζονται. Άλλα είδη είναι κοινά σε όλα τα στάδια.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Τα ζώα είναι δυνατόν τάχιστα να χάσουν τον βιότοπό τους, αν η βλάστηση του βιοτόπου αλλάξει. Παίρνοντας για παράδειγμα κάποιες εκτάσεις στην ανατολική περιοχή της Βόρειας Αμερικής (Smith 1992), όπου και είναι πολύ εύκολα να παρατηρηθούν τα διαδοχικά στάδια, διαπιστώνεται ότι τα πρώτα στάδια των χερσαίων λιβαδικών οικοσυστημάτων και των παλιών αγρών δίνουν «στέγη» στις σιταρήθρες, τους αρουραίους (ποντικοί των λιβαδιών) και τις ακρίδες. Όταν εισβάλουν τα ξυλώδη είδη, δηλαδή οι θάμνοι και τα δένδρα, ένα νέο δομικό στοιχείο εμφανίζεται. Τα ζώα του λιβαδιού εξαφανίζονται και τις θέσεις του καταλαμβάνουν τα ζώα των θαμνώνων. Οι θύλακες διεκδικούνται από τα (βορειοαμερικανικά) κοτσύφια και τους (χρυσούς) σπίνους, ενώ οι ποντικοί των λιβαδιών παραχωρούν τις θέσεις τους στους λευκοπόδαρους αρουραίους. Όταν το ύψος των ξυλωδών φυτών ξεπερνάει τα 6 μέτρα και η κομοστέγη κλείνει, τα είδη του θαμνώνου υποχωρούν και αντικαθίστανται από τα πτηνά και τα έντομα της κομοστέγης του δάσους. Η διαδοχή προχωράει στο στάδιο του ώριμου δάσους και προστίθενται περισσότερα δομικά στοιχεία. Νέα είδη εμφανίζονται,

όπως οι σκιούροι των δένδρων, οι δρυκολάπτες και τα πτηνά του δασικού υπορόφου, όπως ο κομπογιάννης με την κουκούλα και ο φουρνάριος.



Εικόνα 3.4. Η σχέση μεταξύ του διαδοχικού σταδίου και του αριθμού των θηλαστικών ειδών που είναι παρόντα στα δάση του Βορειοδυτικού Ειρηνικού.

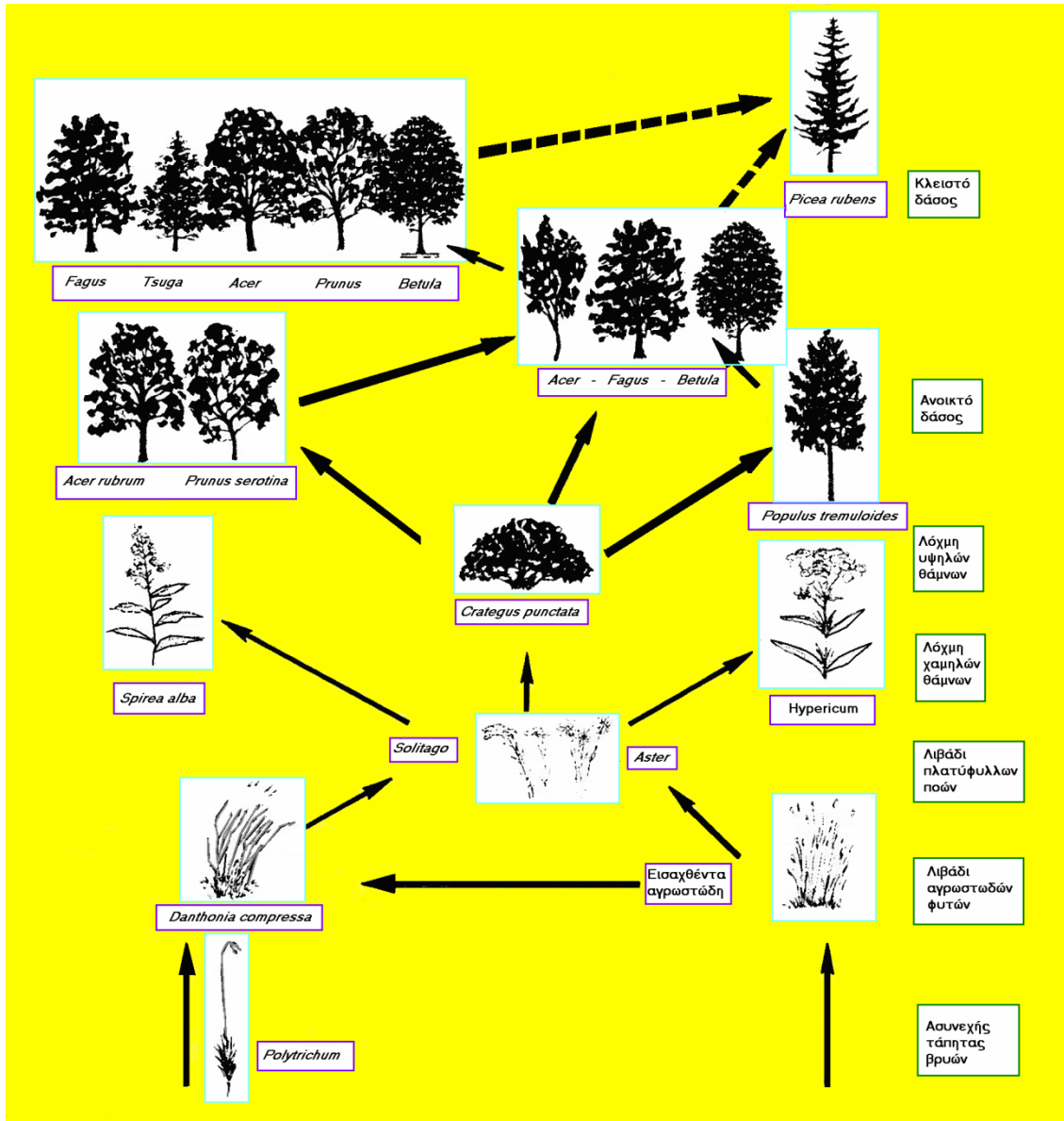
Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Σε αδρές γενικές γραμμές, η ποικιλότητα της ζωής των ζωικών πληθυσμών στα οικοσυστήματα αλλάζει με την πρόοδο της διαδοχής της βλάστησης (Εικόνα 3.4). Τα στάδια των ποών και των θαμνώνων υποστηρίζουν την μέγιστη ποικιλότητα σε είδη του ζωικού βασιλείου. Η επικυριαρχία των νέων φυτικών μορφών θα εξαρτηθεί από την πρωτοπορία την οποία θα επιδείξουν για την κατάκτηση του νέου βιότοπου, ο οποίος και θα προκύψει από την διαδικασία της διαδοχής. Καθώς τα καθέκαστα στάδια διαδοχής αποχωρούν, το ίδιο θα συμβεί και στα ζώα, τα οποία διαβιώνουν και καταλαμβάνουν το βιότοπο. Συνεπώς, διαπιστώνουμε ότι κάποια είδη ζώων εξαρτώνται απόλυτα από τις διαταραχές, οι οποίες αποκαθιστούν ή διατηρούν τα πρώιμα στάδια της διαδοχής. Μεταξύ των ειδών αυτών είναι το ορτύκι, ο βαμβακόουρος λαγός, ο κομπογιάννης του λιβαδιού και η μπεκάτσα.

Οι νεαρές συστάδες των δασών εμφανίζουν την χαμηλότερη ποικιλότητα, η οποία όμως αυξάνει καθώς το δάσος ωριμάζει, επειδή η κομοστέγη είναι πυκνή και από τον υπόροφο λείπει η παρεδαφιαία βλάστηση. Τα δάση με πλούσιο ξυλαπόθεμα, γεγονός το οποίο αμέσως οδηγεί στο συμπέρασμα ότι βρίσκονται στο τελευταίο στάδιο της διαδοχής, εμφανίζουν υψηλή ποικιλότητα σε σύγκριση με τα άλλα στάδια του δάσους, επειδή σ' αυτά ενυπάρχει μια μεγαλύτερη ποικιλία βιοτόπων, μεταξύ των οποίων συμπεριλαμβάνονται νεκρά πεσμένα δένδρα και διάκενα της κομοστέγης. Ιδιαίτερα μάλιστα τα τελευταία, τα οποία έχουν την δυναμική να μπορούν να προκαλέσουν νέα αύξηση από τον υπόροφο.

3.5. Η κατεύθυνση της διαδοχής

Όπως αναφέραμε και παραπάνω ορίζοντας τη διαδοχή, η κλασική θεωρία της διαδοχής διατείνεται πως αυτή είναι μονοσήμαντη (μονοκατευθυντήρια) πορεία και ως εκ τούτου, καθίσταται προβλέψιμη. Είδη ή ομάδες ειδών, τα οποία κάποτε είχαν καταστεί κυρίαρχα δεν θα ξαναγίνουν κυρίαρχα, εκτός εάν παρεμβληθεί κάποια φυσική διαταραχή.



Εικόνα 3.5. Διάγραμμα ροής διαδοχικής ανάπτυξης.

Πηγή: Προσαρμογή από τον R. Fotney (1975).

Είναι δυνατό να προβλέψουμε, με ένα υψηλό βαθμό πιθανότητας και με την προϋπόθεση να έχει αποκλεισθεί οποιαδήποτε παραπέρα διαταραχή, ότι ένα παλιός και τώρα εγκαταλειμμένος αγρός θα ξαναγίνει δάσος. Έχουμε όμως να αντιμετωπίσουμε πολύ μεγαλύτερη δυσκολία, εάν προσπαθήσουμε να προβλέψουμε το είδος του δάσους το οποίο θα δημιουργηθεί, ακόμη και αν γνωρίζαμε το είδος της βλάστησης, η οποία προηγήθηκε στον συγκεκριμένο σταθμό. Και τούτο, διότι κάθε διαδοχική κοινότητα είναι εξατομικευμένη και αποτελεί ένα μοναδικής χρονικής στιγμής προϊόν των

αβιοτικών και βιοτικών δυνάμεων, οι οποίες λειτουργούν για την ανάπτυξή της. Η ακριβής αντίδραση των δυνάμεων αυτών δεν θα επαναληφθεί. Κάθε νέα διαδοχική κοινότητα θα διαπλαστεί από τις τρέχουσες βιοτικές και αβιοτικές εισροές. Η ακριβής πρωτότυπη σύνθεση των ειδών δεν θα αντιγραφεί. Συνεπώς, καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι είναι δυνατό να βρεθούμε στη θέση να μπορούμε να προβλέψουμε τον τύπο της βλάστησης σε μια περιοχή, δεν θα μπορούμε όμως να προβλέψουμε και όλες τις μελλοντικές τοπικές βιοκοινότητες.

Άλλωστε, σύμφωνα με την **Εικόνα 3.5** υπάρχουν πάρα πολλές παράπλευρες διαδρομές που μπορεί να ακολουθήσει μια φυτική διαδοχή. Η κοιλάδα της Cannan στη Δυτική Virginia, μια κοιλάδα σε μεγάλο υψόμετρο περιβαλλόμενη από πανύψηλα βουνά, παλιά καλυπτόταν από δάση ερυθρελάτης και μεγάλα διάκενα. Τα δάση της ερυθρελάτης υλοτομήθηκαν απομιλιτικά, επακολούθησε καύση και οι εκτάσεις μετατράπηκαν σε γεωργικές εκμεταλλεύσεις και βοσκόσιμα λιβάδια. Με τον καιρό πολλές από τις οριακές γεωργικές εκμεταλλεύσεις εγκαταλείφθηκαν και εγκαταστάθηκε η φυσική βλάστηση. Οι διαδοχικές τάσεις στην περιοχή αυτή παρουσίασαν μια ποικιλία, η οποία βρισκόταν σε συνάρτηση με τη φύση του βάρους του εδάφους και του υδατικού ορίζοντα.

Το διάγραμμα της **Εικόνα 3.5** αντανακλά την διαδοχική ανάπτυξη σ' ένα μέτριο, καλά στραγγιζόμενο όξινο έδαφος. Η αφητηρία της διαδοχής ήταν είτε τα βρύα, είτε ένα αυτόχθονο αγρωστώδες η *Danthonia compressa*, είτε τα εισαχθέντα αγρωστώδη. Κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες η διαδοχή μπορεί να περατωθεί με την εγκατάσταση κοινοτήτων των θάμνων της *Spirea alba* και του *Ypericum*, οι συστάδες των οποίων είναι τόσο πυκνές, ώστε η βλαστητική αύξηση κάτω από αυτούς είναι καταπιεσμένη. Σε κάποιες άλλες συνθήκες, η διαδοχή οδηγεί σ' ένα μικτό δάσος ψευδοτσούγκας – οξιάς – σημύδας με μόλις μια ελαφρά ένδειξη, ότι η διαδοχή θα μπορούσε να προχωρήσει προς την εγκατάσταση της ερυθρελάτης (Fotney 1975).

3.5.1. Κυκλική αντικατάσταση

Τα στάδια διαδοχής, όπως συχνά εμφανίζονται ότι είναι μονοκατευθυντήρια, είναι πολλές φορές φάσεις ενός κύκλου βλαστητικής αντικατάστασης. Τέτοιοι κύκλοι παρατηρείται να συμβαίνουν, όταν κάποια περιοδική διαταραχή προκαλεί την επανεκκίνηση μιας διαδικασίας διαδοχής. Οι αλλαγές αυτές αποτελούν μέρος της δυναμικής της βιοκοινότητας, συμβαίνουν συνήθως σε μικρή κλίμακα μέσα στην βιοκοινότητα και επαναλαμβάνονται στο σύνολο αυτής. Κάθε διαδοχική κοινότητα ή κάθε φάση είναι συνδεδεμένη με άλλες, μέσω κανονικών αλλαγών. Τέτοιες κυκλικές αντικαταστάσεις συμβάλλουν ώστε η κοινότητα να αποκτά μια συνέχεια.

Ο άγγλος οικολόγος Andrew Watt (1947) περιέγραψε κάποιους τέτοιους κύκλους, οι οποίοι αφορούσαν τους ερεικώδες της Σκωτίας. Ο Σκωτσέζικος ερεικώνας, (*Calluna*), αντιπροσωπεύει την κορυφή μιας σειράς (βλαστητικών) ανυψώσεων. Μετά την νέκρωση του ερεικώνα, ένας λειχήνας, ο *Cladonia silvatica*, καθίσταται κυρίαρχο είδος και καλύπτει τους νεκρούς βλαστούς των ρεικιών. Ακολούθως, ο λειχήνας αυτός αποσυντίθεται με αποτέλεσμα το έδαφος να εκτεθεί και να καταστεί γυμνό βλάστησης, η έσχατη των καταπτώτικων κοινοτήτων. Το γυμνό έδαφος εποικείται από τα είδη του αρκτοστάφυλου (*Arctostaphylos* spp.) έτσι ώστε, να ξεκινήσει μια νέα ανοδική πορεία. Τα ρείκια ανακαταλαμβάνουν την περιοχή και καθίστανται ξανά κυρίαρχα. Αυτή η μορφή της κυκλικής αντικατάστασης χρονικά είναι σχετικά μεγάλη. Έχουν καταγραφεί όμως και βραχύτεροι κύκλοι.

Στα διάφορα οικοσυστήματα η κυκλική αντικατάσταση είναι κοινή και άκρως σημαντική. Έτσι, η κυκλική διαδοχή σε κοινότητες παλιών αγρών στο Michigan, συχνά

προκαλείται από τις βιοκοινότητες των μυρμηγκιών ή των σκίουρων με την συμμετοχή των λειχήνων, των βρύων, του γαλαζόχορτου του Καναδά και των λάπαθων. Η υπερισχύουσα μορφή της διαδοχικής ανάπτυξης στην παραθαλάσσια τούντρα της Αλάσκας είναι κυκλική, και ελέγχεται πρωταρχικά από τις αλλαγές στο μικροανάγλυφο και την αποστράγγιση.

3.5.2. Οι διακυμάνσεις

Οι διακυμάνσεις είναι **μη διαδοχικές ή βραχυχρόνιες αντιστρεπτές αλλαγές**. Διαφέρουν από τη διαδοχή στο γεγονός ότι η χλωριδική σύνθεση διαχρονικά παραμένει σταθερή. Κανένα καινούργιο είδος δεν εισβάλλει στον σταθμό και τα είδη μπορεί να επανέλθουν στην κυριαρχία. Οι αλλαγές αυτές προέρχονται από περιβαλλοντικές κακουχίες τέτοιου είδους, όπως είναι οι διακυμάνσεις στην υγρασία του εδάφους, ο άνεμος, η βόσκηση κ.τ.λ.

Οι διακυμάνσεις στις δασικές βιοκοινότητες είναι δυνατό να περιλαμβάνουν μεταβολή των ειδών στην αντικατάσταση των διακένων της κομοστέγης. Στα δάση αυτά κάθε είδος τείνει να αντικατασταθεί από τον ανταγωνιστή του. Εάν ένα είδος καταστεί μετρίως άφθονο στην κομοστέγη, είναι δυνατό κάποια εναλλακτικά είδη να καταστούν άφθονα κάτω από αυτή. Έτσι, με την πάροδο του χρόνου, η κυριαρχία στην κορυφή μπορεί να αλλάξει, ευνοώντας παροδικά τα μειονεκτούντα είδη.

3.6. Στάδιο ισορροπίας ή ένωση - climax

Όταν η βλάστηση ενός οικοσυστήματος αφηθεί ανεπηρέαστη από τον άνθρωπο και τις έντονες μεταβολές του περιβάλλοντος, τότε θα φθάσει σ' ένα τελικό στάδιο διαδοχής, το οποίο ονομάζεται **στάδιο ισορροπίας ή ένωση - climax**. Το στάδιο αυτό δεν είναι στατικό, δηλαδή δεν χαρακτηρίζεται από τη στασιμότητα της βλάστησης, αλλά παρουσιάζει, όπως και τα διαδοχικά στάδια, διάφορες μεταβολές. Αυτές όμως οι μεταβολές είναι πολύ περιορισμένες, γιατί η βλάστηση, αλλά και όλο το οικοσύστημα, έχει φτάσει σε μια ισορροπία με τους παράγοντες του περιβάλλοντος και παρουσιάζει το φαινόμενο της **ομοιόστασης**, δηλαδή την αντίσταση στην αλλαγή.

Υπάρχουν πολλές θεωρίες σε σχέση με το ποιος ή ποιοι παράγοντες ρυθμίζουν το είδος και τη μορφή της ένωσης - climax μιας περιοχής. Κατά τον F. E. Clements ο κύριος παράγοντας είναι το κλίμα, γι αυτό και ανέπτυξε τη θεωρία ότι το είδος της τελικής βλάστησης μιας περιοχής προσδιορίζεται από το γενικό κλίμα που επικρατεί, και ονόμασε την ένωση - climax αυτή **κλιμακική**. Η **μονοκλιμακική** θεωρία του Clements αμφισβητήθηκε από τους A. G. Tansley, W. S. Cooper και άλλους, οι οποίοι αντίθετα με αυτόν, υποστήριξαν την **πολυκλιμακική** θεωρία, σύμφωνα με την οποία, σε μια περιοχή υπάρχουν πολλές ενώσεις - climax, ανάλογα, όχι μόνο με το κλίμα, αλλά και με το έδαφος, την τοπογραφία κ.ο.κ. Άλλοι πάλι οικολόγοι, αμφισβήτησαν πλήρως την ύπαρξη ένωσης - climax και διατύπωσαν τη θεωρία, είτε ότι τα φυτά είναι αυτοτελή και δεν δημιουργούν ένωση - climax (με κύριο εκπρόσωπο τον H. A. Gleason), είτε ότι η βλάστηση αποτελεί συνέχεια και δεν μπορεί να χωριστεί σε ενώσεις - climax (με κύριο εκπρόσωπο τον R. H. Whittaker).

Αν και είναι ορθό ότι η βλάστηση αποτελεί συνέχεια στο χώρο, όμως η αναγνώριση ενώσεων - climax αποτελεί χρήσιμη και αναγκαία διαδικασία. Από την άλλη μεριά, ενώ το γενικό κλίμα αποτελεί κυρίαρχο παράγοντα σε μία περιοχή, δεν μπορούν να αγνοηθούν και οι άλλοι παράγοντες του περιβάλλοντος και ιδιαίτερα το έδαφος. Κατά συνέπεια, θα πρέπει να θεωρείται ότι για κάθε περιοχή υπάρχει μια

θεωρητική κλιματική ένωση - climax και ένας αριθμός εδαφικών ενώσεων - climax στις οποίες καταλήγει η βλάστηση, όταν η τοπογραφία, το έδαφος, η φωτιά, το νερό ή άλλες διαταραχές την εμποδίζουν να φτάσει την ένωση - climax, η οποία προσδιορίζεται από το γενικό κλίμα της περιοχής (Odum 1983).

Αντίθετη με την ένωση - climax είναι η λεγόμενη **δυσκλίμαξ**, ένα στάδιο διαδοχής το οποίο παρατηρείται υπό την επήρεια ενός ανθρωπογενούς παράγοντα. Τέτοια περίπτωση αποτελούν πολλά από τα φρυγανολίβαδα της χώρας μας, όπου οι συχνές πυρκαγιές και η υπερβόσκηση διατηρούν τη βλάστηση σ' ένα πρώιμο στάδιο διαδοχής. Ανάλογα με τον παράγοντα ο οποίος δημιουργεί τη δυσκλίμακα, αυτή μπορεί να ονομαστεί **πυρο - κλίμαξ**, όταν προκαλείται από πυρκαγιές, **ζωο - κλίμαξ**, όταν προκαλείται από την υπερβόσκηση, ή **πυρο - ζωο - κλίμαξ**, όταν προκαλείται και από τους δύο παράγοντες (Papanastasis 1977).

Πολλές φορές η ένωση - climax ενός λιβαδιού δεν είναι επιθυμητή από πλευράς παραγωγικότητας, είτε γιατί η διαθέσιμη (καθαρή) παραγωγή δεν είναι αρκετή, είτε γιατί δεν είναι καλής ποιότητας. Το στάδιο αυτό, επειδή βρίσκεται πριν από την ένωση - climax ονομάζεται **υποκλίμαξ**.

Πολλοί σύγχρονοι οικολόγοι δεν αποδέχονται το κλασσικό μοντέλο της διαδοχής της βλάστησης με τελική κατάσταση την αδιατάρακτη ένωση - climax. Αντίθετα, αποδέχονται πολλαπλές «καταστάσεις ισορροπίας» της βλάστησης, οι οποίες δημιουργούνται από απρόβλεπτα γεγονότα, όπως π. χ. φωτιά, υπερβόσκηση, ξηρασία κ.λ.π., σε συνδυασμό με τα συγκεκριμένα είδη φυτών και ζώων. Τα απρόβλεπτα αυτά γεγονότα προκαλούν **διατάραξη** της βλάστησης και την οδηγούν προς πολλαπλές κατευθύνσεις και καταστάσεις (Smith 1988).

Κεφάλαιο Τέταρτο

Οι φυσικές διαταραχές και οι ανθρώπινες επιδράσεις στα οικοσυστήματα

4.1. Γενικά για τις φυσικές διαταραχές

Η φυσική διαταραχή είναι ένα σχετικά διακριτό περιστατικό μέσα στο χρόνο, περιστατικό το οποίο αναστατώνει τα οικοσυστήματα, τις βιοκοινότητες ή τους πληθυσμούς, διαφοροποιεί τους ορόφους και την διαθεσιμότητα των πόρων, δημιουργεί όμως και ευκαιρίες για να εγκατασταθούν νέα άτομα ή νέες αποικίες πληθυσμών.

Οι φυσικές διαταραχές κατανέμονται κατά χώρο και χρόνο και παρουσιάζουν τα παρακάτω βασικά χαρακτηριστικά, τα οποία αφορούν:

- ✚ το **μέγεθος** της διαταραγμένης περιοχής, ήτοι: την έκταση στα όρια της οποίας εμφανίσθηκε η διαταραχή,
- ✚ τη **συχνότητα εμφάνισης**, ήτοι: το μέσο αριθμό των περιστατικών ανά μονάδα χρόνου, τα οποία παρατηρήθηκαν και καταγράφηκαν,
- ✚ τις **ανατροπές**, ήτοι: το μέσο χρόνο ο οποίος διέρρευσε μεταξύ των αλληπάλληλων διαταραχών,
- ✚ την **ένταση**, ήτοι: τη φυσική ισχύ του συμβάντος γεγονότος της διαταραχής ανά περιοχή και χρόνο, και
- ✚ την **σοβαρότητα**, ήτοι: την επίδραση της διαταραχής πάνω στους πληθυσμούς ή τις βιοκοινότητες της περιοχής ή του οικοσυστήματος.

4.2. Το μέγεθος των διαταραχών

Το μέγεθος των διαταραχών παρουσιάζει ένα εύρος, το οποίο μπορεί να κυμανθεί από τις **διαταραχές μικρής κλίμακας**, ήτοι: από μικρά και συνήθη γεγονότα, όπως είναι π.χ. η νέκρωση και η πτώση ενός δένδρου στο δάσος, έως τις **διαταραχές μεγάλης κλίμακας**, στις οποίες ανήκουν μεγάλα γεγονότα, περιστατικά τα οποία

παρατηρούνται πολύ σπάνια, συμβάντα στα οποία εντάσσονται εκτεταμένες περιοχές που σαρώθηκαν από τις πυρκαγιές ή θάφτηκαν κάτω από την ηφαιστειακή λάβα, εκτάσεις οι οποίες αποσπάστηκαν βίαια από τις γαιοκατολισθήσεις ή απογυμνώθηκαν από τις αποψιλωτικές υλοτομικές επεμβάσεις του ανθρώπου. Τα φαινόμενα αυτά θα εξετάσουμε και θα αναλύσουμε στη συνέχεια του κεφαλαίου.

4.2.1. Διαταραχές μικρής κλίμακας

Εκείνο το οποίο συνιστά μια διαταραχή μικρής κλίμακας έχει άμεση εξάρτηση από την κλίμακα του τοπίου, στο οποίο η διαταραχή επισυμβαίνει. Εντούτοις, η απώλεια μιας συδενδρίας σ' ένα περιαστικό ή αστικό αλσύλλιο, ασφαλώς και θα πρέπει να έχει μεγαλύτερη επίδραση από την απώλεια συγκεκριμένων ατόμων ή κάποιων λοχμών, αν το συγκρίνουμε με κάποιο αντίστοιχο γεγονός σ' ένα τεράστιο δάσος.

Στις διαταραχές μικρής κλίμακας ο θάνατος των ατόμων ή των ομάδων μιας δασικής συστάδας διανοίγει την κομοστέγη ή τον υπόροφο αυτής. Οι διαβρωτικές δυνάμεις των κυμάτων αποσπών τα φύκη και τα μύδια από τα σκληρά πετρώδη παλιρροιακά υποστρώματα. Στα λιβάδια, οι ασβοί και οι αρουραίοι σκάβοντας, εκθέτουν στην επιφάνεια τμήματα ανόργανου εδάφους, τα οποία υποβοηθούν στον εύκολο εοικισμό των ποωδών φυτών. Καθώς ένα δένδρο νεκρώνεται ή πέφτει στο δάσος, η πτώση του (τελικά) δημιουργεί κάποιο άνοιγμα στην συνέχεια της κομοστέγης. Σ' όλες τις πιο πάνω περιπτώσεις το αποτέλεσμα της διαταραχής είναι η δημιουργία ενός **διακένου**, ενός σταθμού, ώστε να προκληθεί η **αναγέννηση** και η **νέα ανάπτυξη**.

Είναι παρατηρημένο πως έχουμε την τάση να σκεπτόμαστε τα γνωστά και προσφιλή σε μας φυσικά τοπία, ως τοπία «ακίνητα» στο χρόνο, όπως ακριβώς είναι μια παραστατική εικόνα σε μια φωτογραφία. Έτσι, πολλές φορές για να διατηρήσουμε μια περιοχή όπως θέλουμε να την βλέπουμε, προσπαθούμε να την προστατεύουμε από την φωτιά, τις προσβολές των εντόμων και την επίδραση άλλων γεγονότων που φαίνονται σε μας επιζήμια. Ενεργώντας όμως με τον τρόπο αυτό τροποποιούμε τη φύση, διότι η φύση δεν είναι και ούτε παραμένει σταθερή. Οι διαταραχές άλλωστε, είναι και αυτές ένα μέσο με το οποίο διατηρείται η ποικιλότητα του τοπίου.

Τα διάκενα του δάσους, μικρά ή μεγάλα, είναι σταθμοί με αυξημένη διαθεσιμότητα φωτός, εδάφους, θερμότητας και θρεπτικών στοιχείων, αλλά με μειωμένη εδαφική υγρασία και σχετική υγρασία αέρα. Με αυτή την πληθώρα των πόρων η καταπιεσμένη ανάπτυξη δραστηριοποιείται τάχιστα.

Εάν τα διάκενα είναι μικρά, όπως τα δημιουργούμενα από την νέκρωση ή την απώλεια ενός δένδρου, τυπικά, το αποτέλεσμα που θα προκύψει είναι η **αναδιοργάνωση της βλάστησης**. Έτσι, παρατηρούμε την κορυφή του δένδρου να επεκτείνεται πλευρικά ώστε να καλύψει το κενό, ενώ οι θάμνοι του υπορόφου, τα δενδρύλλια και τα αρτίφυτρα των δασικών δένδρων να αναδύονται από κάτω. Συνήθως, τα μικρά διάκενα ευνοούν την ανάπτυξη των ανθεκτικών ειδών, ώστε σε μια τελική ένωση ή μια ένωση - climax, τα είδη τα οποία θα αντικαταστήσουν τις απώλειες να είναι όμοια με εκείνα του ανωρόφου.

Εάν τα διάκενα είναι μεγάλα, όπως είναι εκείνα τα διάκενα τα οποία δημιουργούνται μετά τη διενέργεια αποψιλωτικών υλοτομιών, τις καταστροφές από προσβολές εντόμων, τις ανεμορριψίες και τις χιονορριψίες, το αποτέλεσμα δυνατόν να παρουσιάσει δύο κατευθύνσεις. Η πρώτη κατεύθυνση αφορά την **αναδιοργάνωση** της (προηγούμενης) βλάστησης και η δεύτερη σχετίζεται με την **εισβολή ευκαιριακών ειδών**. Στα φυλλοβόλα δάση, για παράδειγμα, η μέλλουσα σύνθεση του διάκενου θα καθοριστεί, εν μέρει, από τις ανταγωνιστικές αντιδράσεις της επερχόμενης ανάπτυξης.

Τα μη ανθεκτικά είδη δυνατόν να ανταγωνιστούν με επιτυχία τα ανθεκτικά είδη, τα οποία θα παραμείνουν στον υπόροφο, αφού αυτά είναι ικανά να καλύψουν τα μικρά διάκενα, τα οποία θα εμφανιστούν αργότερα.

Ο σχηματισμός των διακένων και η αντικατάσταση αυτών αποτελεί σημαντική διαδικασία για την διατήρηση της ποικιλότητας στα τροπικά δάση, αφού πράγματι, αμφότερα είναι ουσιώδη για την αναγέννηση πολλών ειδών, τόσο πρόσκοπων, όσο και πρωτοπόρων.

Τα διάκενα καταλήγουν στη δημιουργία «μπαλωμάτων» διαφορετικών σταδίων διαδοχής ή συνθετικής ωριμότητας. Οι χρόνιες διαταραχές μικρής κλίμακας είναι σημαντικές για την διατήρηση του πλούτου των ειδών και της δομικής ποικιλότητας μέσα στο ώριμο δασικό οικοσύστημα.

4.2.2. Διαταραχές μεγάλης κλίμακας

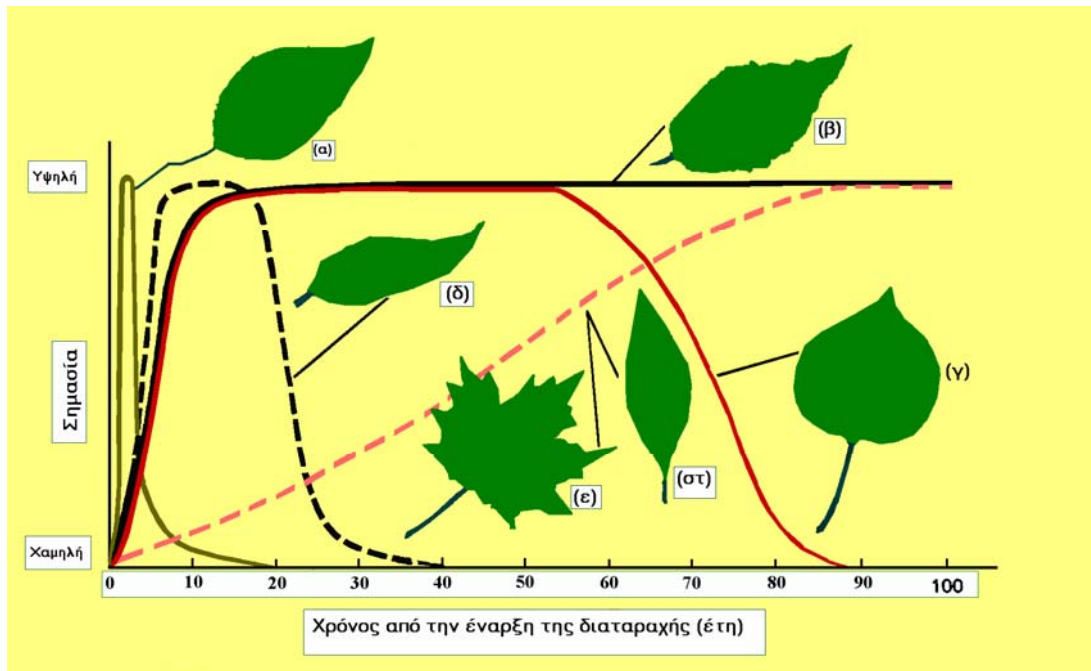
Μεταξύ των διαταραχών μεγάλης κλίμακας εύκολα διακρίνουμε τις (φυσικές) πυρκαγιές, τις (αποψιλωτικές) υλοτομίες, και πολλά άλλα γεγονότα τα οποία δημιουργούν τις απαραίτητες προϋποθέσεις για τον εποικισμό των ευκαιριακών ειδών. Στο ερώτημα: **ποια είδη εποικούν τις περιοχές που διαταράχθηκαν;** η απάντηση: καθορίζεται, σε γενικές γραμμές, από την παρουσία ή μη σπόρων στον συγκεκριμένο σταθμό, την ύπαρξη πλησίον αυτού αρτίφυτρων ή δενδρυλλίων, τις επικρατούσες εδαφικές συνθήκες, το σύνολο του ανταγωνισμού και κάποιες άλλες παρεμφερείς οικολογικές συνθήκες. Έτσι, τα ευκαιριακά είδη για να επωφεληθούν από τις συνθήκες διαταραχής πρέπει να βρίσκονται κοντά στο σταθμό και οι σπόροι τους να μπορούν σε ικανοποιητικούς αριθμούς να φτάνουν στο σταθμό, έτσι ώστε, να διασφαλίζεται η επιβίωση ικανού αριθμού από αυτούς, και τέλος, οι σπόροι να εγκαθίστανται σ' εκείνα τα εδάφη, τα οποία έχουν τα απαραίτητα θρεπτικά στοιχεία εκτεθειμένα και άμεσα προσλήψιμα, με απώτερο σκοπό να ευνοούνται το γρήγορο φύτεμμα και η επιβίωση των αρτιφύτρων.

Μερικά είδη εποικούν μια διαταραγμένη περιοχή με σπόρους ή ρίζες οι οποίοι βρίσκονται σε κατάσταση λήθαργου. Παρότι όμως βρίσκονται σε κατάσταση λήθαργου, η αντίδρασή τους στην αιφνίδια απομάκρυνση της κομοστέγης του δάσους μετά από μια αποψιλωτική υλοτομία, για παράδειγμα, είναι ταχεία.

Ένα συγκεκριμένο παράδειγμα αφορά την κερασιά της Πενσυλβανίας (*Prunus pennsylvanica*) οι σπόροι της οποίας μεταφέρθηκαν σ' ένα δάσος από τα πουλιά ή κάποια μικρά θηλαστικά ή έπεσαν από μια προϋπάρχουσα κερασιά⁸ (Marks 1974). Όταν η συμπαγής κομοστέγη του δάσους απομακρύνεται και οι συνθήκες της υγρασίας, της θερμοκρασίας και φωτισμού καθίστανται ευνοϊκές, οι ευρισκόμενοι σε κατάσταση λήθαργου σπόροι της κερασιάς εκβλαστάνουν και τα νέα δένδρα κερασιάς κυριαρχούν στον σταθμό, παραγκωνίζοντας τις συνυπάρχουσες βατομουριές (*Rubus spp.*), οι οποίες έχουν και αυτές εποικίσει την περιοχή. Εάν τα αρτίφυτρα αναπτυχθούν σε πυκνή διάταξη, η συγκόμωση που θα δημιουργηθεί από τα άτομα της κερασιάς μπορεί να κλείσει σε τέσσερα έτη, εξαφανίζοντας όλα τα άλλα είδη, με εξαίρεση αυτών του ψευδοπλάτανου και της οξιάς (**Εικόνα 4.1.**). Εάν όμως τα νεόφυτα αναπτυχθούν σε μέτρια πυκνότητα, είδη τα οποία διασκορπίζουν τους σπόρους τους με τη βοήθεια του ανέμου, όπως αυτά του γένους *Betulus*, θα εγκατασταθούν και αυτά στο σταθμό. Στα

⁸ Οι σπόροι της κερασιάς αυτής μπορούν να παραμείνουν σε κατάσταση λήθαργου για περισσότερα από 50 έτη.

επόμενα 30 με 40 έτη η κερασιά θα ολοκληρώσει το βιολογικό της κύκλο και θα παραχωρήσει την κυριαρχία του σταθμού στη σημύδα, τον ψευδοπλάτανο και την οξιιά. Εδώ θα πρέπει όμως να τονιστεί, ότι η κερασιά εφοδιάζει το δασικό έδαφος με ένα μεγάλο αριθμό σπόρων, έτοιμων να επανακτήσουν την κυριαρχία του σταθμού, όταν μια καινούργια διαταραχή δημιουργήσει την ευκαιρία να διακόψουν οι σπόροι αυτοί το λήθαργο.



Εικόνα 4.1. Τα είδη προϋποθέτουν διαφορετικούς βαθμούς σημασίας κατά μήκος της διαχρονικής κλιμάκωσης που ακολουθεί μια διαταραχή ενός τυπικού βόρειου δάσους σκληρόξυλων ειδών. Αμέσως μετά την διαταραχή οι βάλτοι (α) κυριαρχούν στον σταθμό, πολύ γρήγορα όμως υποχωρούν χάριν της (κίτρινης) σημύδας (β), της τρέμουσας λεύκης (γ) και της κερασιάς της Πενσυλβάνιας (δ). Η μη ανθεκτική κερασιά αναλαμβάνει την κυριαρχία νωρίς, όμως μέσα στα επόμενα 30 έτη χάνεται από το δάσος. Η σημύδα, ένα ενδιάμεσο είδος, αναλαμβάνει πρώιμη κυριαρχία την οποία διατηρεί και στην ώριμη συστάδα. Η λεύκη, μη ανθεκτικό είδος και αυτή, αρχίζει να υποχωρεί μετά τα 50 έτη, ενώ εν τω μεταξύ ο ψευδοπλάτανος (ε) και η οξιιά (στ), πολύ ανθεκτικά είδη, αποκτούν την κυριαρχία με αργό ρυθμό. Μετά από 100 έτη, στο δάσος κυριαρχούν η οξιιά, ο ψευδοπλάτανος και η σημύδα.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Marks, 1974.

Μολονότι η ανταπόκριση της ξυλώδους βλάστησης σε ευρείας κλίμακας απολήψεις χρήσιμης ξυλείας έχει πλήρως καταστεί κατανοητή, πολύ μικρή σημασία έχει δοθεί στην αντίδραση των σκιανθεκτικών ποωδών φυτών. Ερευνητές έχουν μελετήσει την αντίδραση του ποώδους στρώματος του υπορόφου (χλοοτάπητα) ένα πρεμνοφυές⁹ δάσος μετά την υλοτομία. Η υλοτομία του πρεμνοφυούς δάσους άλλωστε, σημαίνει την αποψίλωση του δάσους και την πλήρη αποκάλυψη της παρεδαφιαίας

⁹ Πρεμνοφυές δάσος είναι το δάσος στο οποίο η παραβλάστηση από το πρέμνο του υλοτομηθέντος ατόμου αποτελεί τη κύρια πηγή αναγέννησης του δάσους, με περίτροπο χρόνο υλοτομίας που κυμαίνεται από 20 έως 40 έτη.

ποώδους βλάστησης, ενέργεια που έχει ως κατάληξη την αύξηση της θερμοκρασίας στην επιφάνεια του εδάφους και την πλήρη έκθεση αυτής στον άπλετο φωτισμό. Τυπικά, τα είδη των ανοικτών βιοτόπων ή/και τα ευκαιριακά είδη θα φυτρώσουν και θα εγκατασταθούν, αλλά πολύ γρήγορα θα αποκλειστούν από την κομοστέγη, η οποία ήδη θα έχει αρχίσει να αναπτύσσεται.

Παρά την διαταραχή, χαρακτηριστικά είδη του δάσους εξακολουθούν να παραμένουν κατά τη διάρκεια ολοκλήρου του κύκλου. Προσαρμοσμένα σε ένα καθεστώς πλούσιου φωτισμού την άνοιξη, προτού τα φύλλα βλαστήσουν, τα φυτά αυτά παρουσιάζουν την ικανότητα να αντέχουν στην πλήρη έκθεση στο ηλιακό φως. Ταυτόχρονα, είναι ικανά να συνυπάρχουν με τα ετήσια και τα πολυετή είδη των ανοικτών βιοτόπων, τα οποία κατανέμουν την σκιά στο έδαφος, όπως ακριβώς κάνει και η κομοστέγη. Καθώς τα ευκαιριακά είδη εξαφανίζονται, οι πόες των δασικών εκτάσεων καθίστανται πάλι κυρίαρχες, και πολύ συχνά δημιουργούν συστάδες ενός και μόνο ποώδους είδους.

4.3. Οι φυσικοί παράγοντες διαταραχών

Από τους πλέον σημαντικούς παράγοντες φυσικών διαταραχών θεωρούνται ο άνεμος, το νερό που κινείται, η ξηρασία, οι φυσικές πυρκαγιές και τα ζώα, οι οποίοι και θα μας απασχολήσουν στη συνέχεια.

4.3.1. Ο άνεμος

Ο άνεμος, ως ένας παράγοντας διαταραχής, θεωρείται τρόπο τινά περίπλοκος σε σχέση με τη διαταραχή την οποία αυτός προκαλεί στη βλάστηση. Δίνει σχήμα στις κόμες των δένδρων, όταν αυτές βρίσκονται εκτεθειμένες στους επικρατούντες ανέμους, επηρεάζει την αύξηση των δένδρων σε ξύλο, ενώ τέλος, πολλές φορές τα ξεριριζώνει από το έδαφος.

Περισσότερο ευαίσθητα στις ανεμορριψίες είναι τα ώριμα άτομα, οι κορμοί των οποίων στερούνται της ευκαμψίας την οποία παρουσιάζουν τα αντίστοιχα νεαρά άτομα. Ευαίσθητα επίσης είναι και τα άτομα, οι ρίζες των οποίων αναπτύσσονται σε αβαθή και κακώς στραγγιζόμενα εδάφη, στα εδάφη δηλαδή που οι ρίζες αδυνατούν να δημιουργήσουν ένα σταθερό δεσμό με αυτό, καθώς αυτές ν απλώνονται κατά μήκος του εδάφους.

Υποψήφια άτομα για να πέσουν από την ισχυρή επίδραση του ανέμου είναι εκείνα τα οποία έχουν αδυνατίσει, εξαιτίας προσβολών από μύκητες, έχουν υποστεί βλάβες από την επιδρομή εντόμων, έχουν δεχθεί κτυπήματα κεραυνών και ιδιαίτερα τα δένδρα των τροπικών δασών, των οποίων η κορυφή είναι έμφορτη επιφύτων. Η επίδραση του ανέμου είναι περισσότερο έντονη στις περιπτώσεις κατά τις οποίες οι συνοδεύοντες τις έντονες χιονοπτώσεις ισχυροί άνεμοι επιβαρύνουν τα δένδρα ή όταν ραγδαίες βροχοπτώσεις μαλακώνουν το έδαφος.

Θύελλες και τυφώνες έχουν προκαλέσει μαζικές καταστροφές σε συστάδες της λευκής πεύκης στη Νέα Αγγλία και στα πευκοδάση των νότιων Πολιτειών των Η.Π.Α.. Ο τυφώνας Hugo, ο οποίος το 1989 έπληξε με σφοδρότητα τις νότιες Πολιτείες των Η.Π.Α., κατέστρεψε και ερήμωσε μεγάλες εκτάσεις από όσες είχαν απομείνει από τις τεράστιες εκτάσεις, οι οποίες κάλυπταν την περιοχή με τα υπερώριμα νότια πευκοδάση, τους φυσικούς βιότοπους του κοκκινοσκούφι δρυκολάπτη, ο οποίος τώρα κινδυνεύει με εξαφάνιση. Το πτηνό αυτό εξαρτάται αποκλειστικά σχεδόν από τα υπερώριμα πευκοδάση, για το λόγο ότι τα δάση αυτά έχουν προσβληθεί από ένα μύκητα, ο οποίος

προσβάλλει το εγκάρδιο ξύλο και μπορούν εύκολα να δημιουργήσουν φωλιές. Η απώλεια των δένδρων αυτών, τα οποία ως σημειωθεί θεωρούνται πάρα πολύ ευαίσθητα στις ζημιές από τη θύελλα, απειλεί παράλληλα και την επιβίωση του δρυοκολάπτη.

Η ευαισθησία των δένδρων στις ζημιές από ανέμους επηρεάζεται από τη θέση την οποία αυτά καταλαμβάνουν στο δάσος. Έτσι, τα άτομα τα οποία γειτνιάζουν με τα κράσπεδα του δάσους και τα άτομα τα οποία αναπτύσσονται κατά μήκος των παρυφών, των δρόμων και των γραμμών μεταφοράς ηλεκτρικής ενέργειας έχουν μεγαλύτερες πιθανότητες να καταρριφθούν από τους ισχυρούς ανέμους, απ' ό,τι τα άτομα εκείνα τα οποία αναπτύσσονται σ' ένα ενδοδασογενές περιβάλλον.

4.3.2. Το κινούμενο νερό

Το κινούμενο νερό αποτελεί ένα πανίσχυρο παράγοντα για την πρόκληση διαταραχών. Μετά από τις σφοδρές καταιγίδες, τα χειμαρρώδη νερά διατρέχουν ταχύτατα τις κοίτες των ποταμών και των ρεμάτων, πολλές φορές αποσπούν τμήματα της όχθης, αλλάζουν τη ροή των ποταμών, μετακινούν και εναποθέτουν φερτά υλικά, και θάβουν ή απομακρύνουν υδρόβιους οργανισμούς.

Στις βραχώδεις παλιρροιακές ακτές τα ισχυρά κύματα αναποδογυρίζουν τεράστιες κροκάλες και αποσπούν άμισχους θαλάσσιους οργανισμούς. Η δράση τους καθαρίζει τα τμήματα του σκληρού υποστρώματος για να δημιουργηθούν νέες αποικίες και να διατηρηθεί έτσι η τοπική ποικιλότητα.

Οι τεράστιοι παλιρροιακοί τυφώνες καταστρέφουν τις αμμοθίνες, οι οποίες έχουν κατασκευαστεί για να προστατευθούν οι ακτές, να αποτραπεί η εισβολή του θαλάσσιου νερού πίσω απ' αυτές και να αλλάξει το σχήμα των νησιών - φραγμάτων.

4.3.3. Η ξηρασία

Η παρατεταμένη ξηρασία παρουσιάζει μια έντονη επίδραση στη χλωριδική σύνθεση και τη δομή των οικοσυστημάτων. Κατά την διάρκεια της μεγάλης ξηρασία του 1930, στα ποολίβαδα του δυτικών περιοχών της Πολιτείας του Κάνσας το *Bouteloua gracilis* με την φυσιολογική του ικανότητα να ανθίσταται στις συνθήκες ξηρασίας, κατέστη δυο φορές πυκνότερο από το ευαίσθητο στην ξηρασία *Bulchoe grass*. Όταν οι βροχές επέστρεψαν, το δεύτερο ανάκαμψε και μέσα σε δύο χρόνια έγινε πέντε φορές πυκνότερο απ' ό,τι το πρώτο (Smith 1992).

Στα δάση των εύκρατων περιοχών η παρατεταμένη ξηρασία μπορεί να οδηγήσει τα επιπολαιόρριζα δασικά δένδρα, π.χ. είδη τσούγκας και σημύδας, τόσο του ανωρόφου, όσο και των δένδρων και των θάμνων του υπορόφου, σε μεγάλη θνησιμότητα.

Η ξηρασία επίσης, δημιουργεί προβλήματα και στους υγροβιότοπους. Προκαλεί συνθήκες κρίσης στην υδρόβια орνιθοπανίδα, αλλά και στις άλλες μορφές ζωής των υγροβιότοπων, με τελικό αποτέλεσμα να μειώνονται σε σημαντικό βαθμό οι πληθυσμοί τους.

Τέλος, στις αφρικανικές σαβάνες η εμφάνιση της ξηρασίας έχει ως αποτέλεσμα την εμφάνιση εκτεταμένων θανάτων στους ζωικούς πληθυσμούς των ελεφάντων, των αντιλοπών, και των άλλων μεγάλων θηλαστικών, με κύρια αιτία την αφυδάτωσης και το λιμό.

4.3.4. Η φωτιά (φυσική πυρκαγιά)

Η φωτιά είναι συνώνυμη με την θαλπωρή και την άνεση, είναι όμως συνυφασμένη και με τον φόβο και την καταστροφή. Στη φύση η φωτιά, ή καλύτερα η φυσική πυρκαγιά, είναι το ίδιο αμφίθυμη. Είναι δυνατόν να είναι και καταστροφέας αλλά και δημιουργός ζωής, ενώ ταυτόχρονα συνιστά έναν από τους κυριότερους και σημαντικότερους συντελεστές της ανάπτυξης της βιοκοινότητας. Στο κεφάλαιο αυτό θα συζητήσουμε για τη φωτιά, με την έννοια του οικολογικού παράγοντα ο οποίος αποδίδεται σ' αυτή και μάλιστα, κάτω από το πρίσμα της φωτιάς που προκαλείται στα οικοσυστήματα από τα φυσικά αίτια.

4.3.4.1. Οι συνθήκες και οι αιτίες της φυσικής πυρκαγιάς

Τρεις είναι οι συνθήκες οι οποίες θεωρούνται αναγκαίες και ικανές για να προσλάβει η φυσική πυρκαγιά την δέουσα οικολογική σημασία, αυτές είναι:

- (1) η συσσώρευση της οργανικής ουσίας σε ποσότητες οι οποίες καθίσταται επαρκείς, ώστε η πυρκαγιά να προκληθεί και να διατηρηθεί,**
- (2) οι ξηρές καιρικές συνθήκες, κατάλληλες για να καταστήσουν το συσσωρευμένο υλικό εύφλεκτο, και**
- (3) η πηγή της ανάφλεξης, με τον κεραυνό και τον άνθρωπο να θεωρούνται ως οι πλέον σημαντικές πηγές.**

Υπάρχουν κάποιες περιοχές στις οποίες οι κλιματικές συνθήκες διατηρούν μια κατάσταση αγωγιμότητας, δηλαδή εκείνες τις συνθήκες, οι οποίες προάγουν και διασπείρουν τις προκαλούμενες από τους κεραυνούς φυσικές πυρκαγιές, χωρίς αυτοί κατ' ανάγκη να συνοδεύονται, σε παγκόσμιο επίπεδο, με βροχοπτώσεις. Οι συνθήκες αυτές περιλαμβάνουν μια υγρή περίοδο, κατά τη διάρκεια της οποίας η καύσιμη ύλη σωρεύεται και μια αντίστοιχη ξηρή περίοδο, κατά την οποία η συσσωρευμένη καύσιμη ύλη μπορεί να καεί. Μεταξύ των περιοχών οι οποίες που παρουσιάζουν τις πιο πάνω συνθήκες συμπεριλαμβάνονται η Αφρική, η νότια και η δυτική Αυστραλία, η δυτική Βόρεια Αμερική και τα νότια πευκοδάση των Η.Π.Α.

Στις δυτικές Η.Π.Α., το 70% των δασικών πυρκαγιών προκαλούνται από τους «ξηρούς» κεραυνούς, οι οποίοι εμφανίζονται κατά την διάρκεια της καλοκαιρινής περιόδου. Οι προκαλούμενες με τον τρόπο αυτό πυρκαγιές, θεωρούνται ως οι πλέον πολυάριθμες για την διάρκεια της αυξητικής περιόδου, ήτοι, από τον Απρίλιο μέχρι τον Αύγουστο.

Μέχρι τώρα, οι φυσικές πυρκαγιές γενικά είναι σοβαρές, αλλά και ως δύναμη επιλογής, έχουν την μεγαλύτερη επίδραση.

Όταν οι άνθρωποι εμφανίζονται επί της σκηνής, η φωτιά καθίσταται ένας ακόμη ισχυρότατος μοχλός επίδρασης πάνω στη βλάστηση, ειδικά μάλιστα, όταν αναφερόμεθα στα οικοσυστήματα των ποολίβαδων, διότι αυτά προσθέτουν μια νέα διάσταση στο φαινόμενο της πυρκαγιάς.

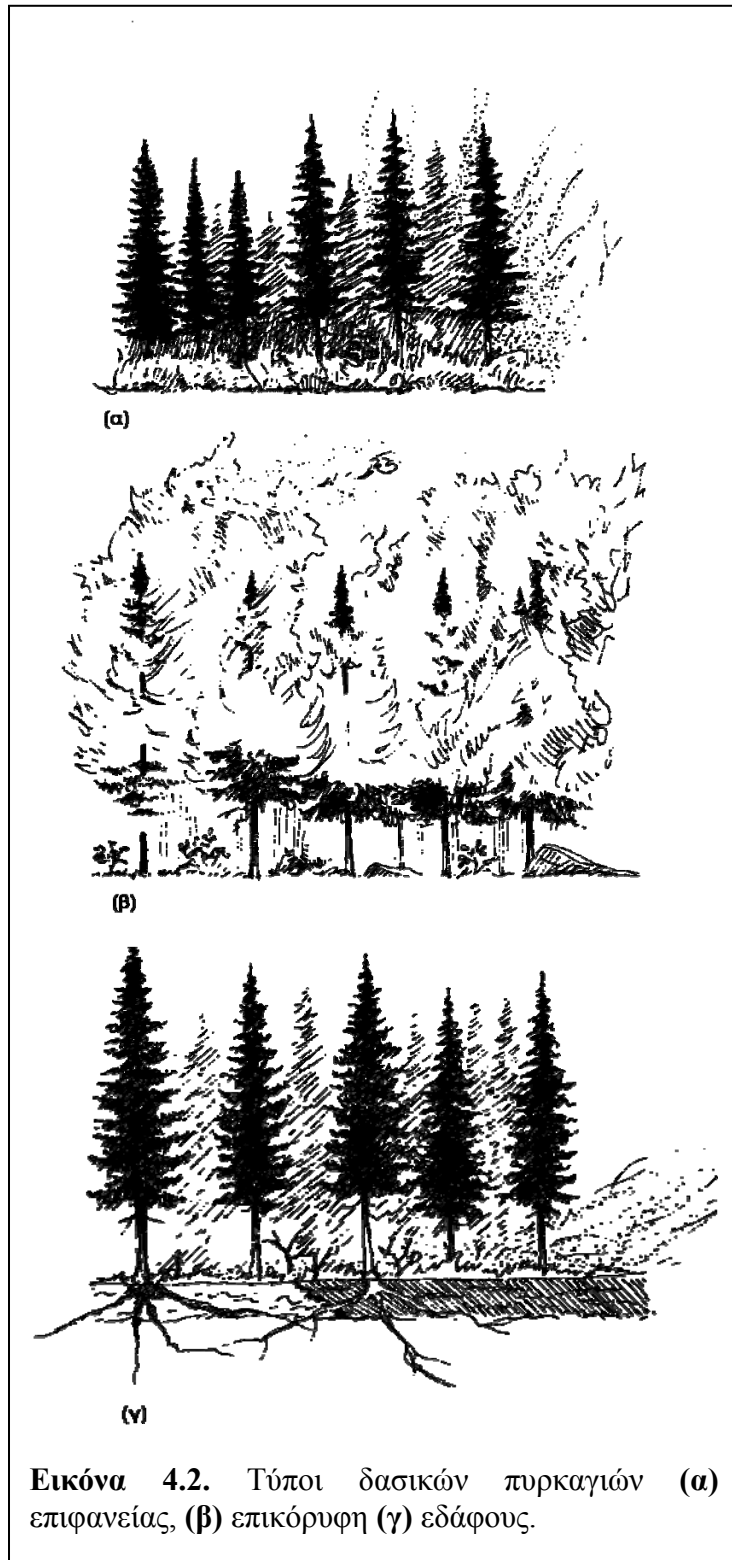
Ενώ οι προκαλούμενες από τους κεραυνούς φυσικές πυρκαγιές είναι τυχαίες και περιοδικές, αντίθετα, οι πυρκαγιές οι προερχόμενες από ανθρώπινες ενέργειες ή από ανθρώπινες παραλήψεις, προκαλούνται ή προκλήθηκαν με σκοπό να καθαριστούν δασικές εκτάσεις από τη βλάστηση και να αποδοθούν στην γεωργική εκμετάλλευση, να

βελτιωθεί η βοσκήσιμη φυτική ύλη, να δημιουργηθούν διάκενα στο περιβαλλοντικό τοπίο και τέλος, για να γίνουν τα ταξίδια ευκολότερα. Υπάρχουν όμως, και άλλες μορφές πυρκαγιών. Είναι εκείνες οι οποίες ξεφεύγουν από του καταυλισμούς και κατακαίγουν τα υπολείμματα.

Οποιαδήποτε και αν είναι η αιτία της πυρκαγιάς, οι περισσότερες από αυτές και ειδικότερα οι προκαλούμενες από τον ανθρώπινο παράγοντα, συμβαίνουν στις μη αυξητικές περιόδους, όταν δηλαδή οι πυρκαγιές τυχαίνει να είναι περισσότερο έντονες και οι καταστροφές πιο σοβαρές. Καθώς το ανθρώπινο γένος επεκτάθηκε από τις περιοχές των ποολίβαδων και της σαβάνας, περιοχές οι οποίες αποτέλεσαν εξελικτικό αποτέλεσμα της φωτιάς, προς τις περισσότερο υγρές δασωμένες περιοχές, εισήγαγαν την φωτιά στους επικρατούντες τύπους της βλάστησης, όπως π.χ. αυτού των σκληρόξυλων δασών, οι οποίοι θεωρούνται ανθεκτικοί στη φωτιά κατά τη διάρκεια της περιόδου των κεραυνών αλλά, πάρα πολύ εύφλεκτοι στην ξηρή άνοιξη και φθινόπωρο.

Σε αρκετές περιοχές της υψηλίου, οι οποίες αντιμετωπίζουν σοβαρά προβλήματα πυρκαγιών, η προφανής καταστροφικότητα της φωτιάς, έχει προκαλέσει την δημιουργία εντατικών προγραμμάτων καταστολής. Η φωτιά, ένας παράγοντας ο οποίος κάποτε ήταν μια

προεξάρχουσα και επιλεκτική δύναμη στο σχηματισμό της φύσης και της ποικιλότητας της βλάστησης, εκμηδενίστηκε από το φυσικό περιβάλλον. Η καταστολή της φωτιάς



Εικόνα 4.2. Τύποι δασικών πυρκαγιών (α) επιφανείας, (β) επικόρυφη (γ) εδάφους.

επιτρέπει στα υπολείμματα και τον ξηροτάπητα να σωρεύονται, στοιχεία τα οποία όταν αναφλεγούν υποστηρίζουν έντονες, καταστροφικές για τα δάση πυρκαγιές. Άλλωστε, τα αποτελέσματα της καταστολής είναι πολλές φορές τόσο καταστρεπτικά για τη βλάστηση, όσο ακριβώς είναι και οι συχνές πυρκαγιές οι οποίες δεν επιτρέπουν στο σύστημα να ανακάμψει. Αμφότερα άλλωστε, διαφοροποιούν τον χαρακτήρα των φυσικών περιοχών.

4.3.4.2. Οι τύποι των φυσικών πυρκαγιών

Ανάλογα με το είδος και την ποσότητα της καύσιμης ύλης, τους επικατατούντες ανέμους, τις άλλες μετεωρολογικές συνθήκες, την εποχή και την βλάστηση, οι φυσικές πυρκαγιές μπορεί να διακριθούν, στις **πυρκαγιές επιφανείας (επιφανειακές)**, τις **πυρκαγιές κορυφής (επικόρυφες)** και τις **πυρκαγιές εδάφους (Εικόνα 4.2)**.

Η **πυρκαγιά επιφανείας**, ο πλέον κοινός τύπος των φυσικών πυρκαγιών, τροφοδοτείται από τα υπολείμματα των υλοτομιών και τον ξηροτάπητα του εδάφους. Αυτή προσβάλλει και θανατώνει την ποώδη βλάστηση και τα νεόφυτα των δασικών δένδρων, ενώ ταυτόχρονα καυαλίζει τις βάσεις (πρέμνα) και κατά περίπτωση τις κορυφές των δένδρων. Οι πυρκαγιές επιφανείας μπορούν και νεκρώνουν τα δένδρα με λεπτό φλοιό, καθώς ο εσωτερικός φλοιός και το προκαλούν την αύξηση στρώμα του κάμβιου, θανατώνονται. Τα δένδρα με χονδρό φλοιό προστατεύονται καλύτερα, όμως και αυτά είναι δυνατό να προσβληθούν και να δημιουργηθούν τραύματα στον κορμό τους, χώροι οι οποίοι θα αποτελέσουν στο μέλλον εστίες και σημεία εισόδου ξυλοφάγων εντόμων και μυκήτων.

Εάν το ύψος της καύσιμης ύλης καταστεί μεγαλύτερο και ο άνεμος ισχυρός, οι πυρκαγιές επιφανείας θα ανέβουν στην κομοστέγη και θα έτσι, θα προκύψουν οι **πυρκαγιές κορυφής**. Οι πυρκαγιές αυτές είναι περισσότερο συνηθισμένες στις συστάδες των κωνοφόρων δασών επειδή, το φύλλωμά τους είναι υπερβολικά εύφλεκτο. Είναι αξιοσημείωτο να τονιστεί ότι, οι πυρκαγιές κορυφής, οι οποίες μετακινούνται από κορυφή σε κορυφή δένδρου με πολύ μεγάλη ταχύτητα, θανατώνουν όλη την υπέργεια βλάστηση. Εντούτοις τα δάση τα οποία αποτελούνται από τα κωνοφόρα είδη της *Pinus banksiana* και της *P. contorta*, απαιτούν ολόκληρη την ανάλωση της κορυφής για να αναγεννηθεί η συστάδα.

Οι **πυρκαγιές εδάφους** θεωρούνται ως οι περισσότερο καταστρεπτικές πυρκαγιές για το λόγο ότι αυτές αναλώνουν την οργανική ύλη μέχρι του σημείου όπου αρχίζει το ανόργανο εδαφικό στρώμα. Επικρατούν κυρίως σε περιοχές στο έδαφος των οποίων προχωρεί σε αρκετό βάθος, αποξηραμένη, μια ελαφριά οργανική ύλη. Οι πυρκαγιές του τύπου αυτού δεν εμφανίζουν φλόγα και είναι εξαιρετικά θερμές και επίμονες, μέχρις ότου ολόκληρη η ποσότητα της καύσιμης ύλης να καταναλωθεί. Στα δάση της πεύκης και της ελάτης, τα οποία παρουσιάζουν μια πλούσια συσσώρευση λεπτών βελονών, η πυρκαγιά μπορεί να κατακάψει ολόκληρη την οργανική ύλη και το οργανικό έδαφος και να φτάσει μάλιστα μέχρι το μητρικό πέτρωμα, σε σημείο μάλιστα στο οποίο πολλές φορές εκμηδενίζονται οι πιθανότητες ο τύπος αυτός της βλάστησης να επανακάμψει.

4.3.4.3. Η συχνότητα των φυσικών πυρκαγιών

Η πυρκαγιά μπορεί να θεωρηθεί ένα τυχαίο, κατά το ήμισυ, επαναλαμβανόμενο φαινόμενο στα οικοσυστήματα. Το πόσο συχνά η πυρκαγιά καίγει μια περιοχή, ο ρυθμός επανεμφάνισής της δηλαδή, εξαρτάται κυρίως από τις περιόδους ξηρασίας, τη

συσσώρευση και την ευφλεκτικότητα της καύσιμης ύλης, το αποτέλεσμα της έντασης της καύσης και την ανθρώπινη παρέμβαση. Στα ποδλίβια της Βόρειας Αμερικής, στην περίοδο πριν από την άφιξη των πρώτων αποίκων, οι πυρκαγιές έκαναν την εμφάνισή τους κάθε δύο έτη, χρόνος ο οποίος θεωρείται επαρκής ώστε, να συσσωρευτούν στην επιφάνεια του εδάφους οι νεκροί βλαστοί, τα πεσμένα φύλλα και γενικότερα όλα τα νεκρά φυτικά υπολείμματα.

Στα δασικά οικοσυστήματα η συχνότητα των πυρκαγιών ποικίλει, όπως αυτό αποδεικνύεται από την παρουσία τραυματικών ενδείξεων πυρκαγιάς στους αυξητικούς δακτυλίους των δένδρων. Οι πυρκαγιές κυμαίνονται από τις ελαφριές επιφανειακές πυρκαγιές, με επανακάμπτουσα συχνότητα η οποία κυμαίνεται από 1 έως 25 έτη, μέχρι τις επικόρυφες πυρκαγιές, με συχνότητα επανεμφάνισης από 25 έως 300 έτη. Οι τύποι όμως δεν είναι πάντοτε απόλυτοι. Για παράδειγμα σε δάση της κόκκινης πεύκης (*Pinus resinosa*) έχει παρατηρηθεί μια επιφανειακή πυρκαγιά, ελαφριάς προς μέτρια έντασης, να εμφανίζεται κάθε 25 έως 30 έτη. Αυτή κάθε 100 έως 300 έτη ακολουθείται από μια επικόρυφη πυρκαγιά.

Έχει διαπιστωθεί ότι τα διάφορα δασικά οικοσυστήματα καίγονται και αναπτύσσονται κάτω από συγκεκριμένης συχνότητας πυρκαγιές, οι οποίες επηρεάζονται από τις αλλαγές του κλίματος. Στα δάση της ποντερόζας πεύκης (*Pinus ponderosa*) των δυτικών περιοχών της Βόρειας Αμερικής, οι συχνές, χαμηλής έντασης πυρκαγιές επιφανείας αποτελούσαν ένα χαρακτηριστικό φαινόμενο για την προεποικιστική περίοδο. Οι πυρκαγιές αυτές εμπόδιζαν την δημιουργία μιας εύφλεκτης δασοφυλλάδας, εξαφάνιζαν την εισδοχή των σκιανθεκτικών κωνοφόρων και αποκλάδωναν φυσικά τα άτομα της συστάδας. Οι Αραιές επικόρυφες πυρκαγιές, οι οποίες έκαναν την εμφάνισή τους κάθε 15 έως 20 έτη, σε συνδυασμό με τις ισχυρές επιφανειακές, καταστροφικές πυρκαγιές κάθε 80 έτη, κατέκαυσαν τα μικτά δάση της τρέμουσας λεύκης (*Populus tremuloides*) και της μπαγκσιανής πεύκης (*Pinus banksiana*). Οι φωτιές όμως αυτές, ταυτόχρονα αναγεννούσαν και τις συστάδες.

Από τις αρχές του 1990 ξεκίνησε στις Η.Π.Α. μια προσπάθεια καταστολής των πυρκαγιών, η οποία είχε ως αποτέλεσμα να ελαττωθεί, σε μεγάλο βαθμό, η συχνότητα τους και να αυξηθούν σε σημαντικό σημείο, τα διαστήματα επανεμφάνισής τους. Αυτή όμως η προσπάθεια αποκλεισμού των πυρκαγιών είχε ως άμεσο αποτέλεσμα να διαφοροποιηθούν τόσο η σύνθεση των ειδών, όσο και η δομή των εξαρτημένων από τις πυρκαγιές οικοσυστημάτων.

4.3.4.4. Τα αποτελέσματα των φυσικών πυρκαγιών στο έδαφος

Η πυρκαγιά δεν επηρεάζει μόνο τη βλάστηση επηρεάζει επίσης και το έδαφος. Κατά κύριο λόγο αυξάνει την θερμοκρασία του εδάφους, παρότι οι διαφορετικές ποσότητες υγρασίας παρέχουν στο έδαφος μόνωση. Η θερμοκρασία του εδάφους δεν ανεβαίνει πάνω από τους 100°C μέχρι τη στιγμή κατά την οποία όλη η υγρασία του εδάφους εξατμιστεί. Ακόμη και στις πλέον έντονες πυρκαγιές η θερμοκρασία σπάνια ξεπερνά τους 200°C σε βάθος 2,5 εκατοστόμετρα και το έδαφος ψύχεται πολύ γρήγορα, μόλις η πυρκαγιά περάσει.

Η σημαντικότερη όμως επίδραση της πυρκαγιάς στο έδαφος είναι ότι, αυτή ελαττώνει την οργανική του ύλη, την οποία αυτή μετατρέπει σε στάχτη, και στην συνέχεια την απελευθερώνει στην ατμόσφαιρα μαζί με το CO₂ και το άζωτο. Το μεγαλύτερο μέρος του αζώτου και του καλίου, σε μορφή άμεσα διαθέσιμη για τα φυτά, χάνεται. Η απώλεια του αζώτου αντικαθίσταται από τα δεσμεύοντα το άζωτο ψυχανθή, η ανάπτυξη των οποίων δραστηριοποιείται από την φωτιά και την αυξημένη δραστηριότητα των μικροοργανισμών του εδάφους.

Καθώς η θερμότητα καταστρέφει την οργανική ύλη, καταλύει ταυτόχρονα και τα συσσωματώματα του εδάφους. Οι μεγάλοι πόροι οι οποίοι βελτιώνουν την διήθηση του ύδατος και τον αερισμό εξαφανίζονται. Η πυκνότητα της μάζας του εδάφους αυξάνεται, ενώ μειώνεται η διαπερατότητα. Αυτό έχει ως συνέπεια την ελάττωση της διήθησης του ύδατος στο έδαφος, την αύξηση της επιφανειακής απορροής και τέλος, την πρόκληση διάβρωσης στις πλαγιές με μεγάλη κλίση.

Οι πυρκαγιές επιδρούν επίσης και στην ικανότητα μερικών εδαφών να παραμένουν υγρά. Το φυτικό υλικό που αποσυντίθεται στα δάση της ποντερόζας πεύκης, στα μικτά δάση από λευκή οξιά και σεγκόβια και στα δάση των σκληρόφυλλων αείφυλλων, οικοσυστήματα τα οποία εμφανίζονται σε διάφορες περιοχές των Η.Π.Α., απελευθερώνει υδατοαποθητικά στοιχεία, μόρια των οποίων κολλούν στο έδαφος και, μεταξύ των καύσεων, σωρεύουν τόσο στην επιφάνεια, όσο και κάτω από αυτή μια στοιβάδα εδάφους, δημιουργώντας έτσι, ένα αδιαπέραστο από το νερό στρώμα.

Κατά τη διάρκεια της πυρκαγιάς η διαβάθμιση της θερμοκρασίας στις αλληπάλληλες εδαφικές στρώσεις δραστηριοποιεί την εξάτμιση και την προς τα κατώτερα εδαφικά στρώματα διήθηση των αδιαπέραστων από το νερό ουσιών, με αποτέλεσμα οι μη διαβρεχόμενες εδαφικές στρώσεις να μετακινούνται και να μεταφέρονται στα μεγαλύτερα βάθη. Τελικά, το βάθος στο οποίο οι ουσίες αυτές μεταφέρονται εξαρτάται από την ένταση της πυρκαγιάς. Εκείνο το οποίο επίσης παρατηρείται είναι, ότι το αδιαπέραστο στρώμα φτάνει και σταθεροποιείται πάνω από ένα άλλο αδιαπέραστο στρώμα, από το οποίο η περαιτέρω προς τα κάτω κίνηση εμποδίζεται.

4.3.4.5. Η ανταπόκριση των φυτικών ειδών

Η πυρκαγιά εμφανίζει και άλλες επιδράσεις στα δασικά οικοσυστήματα. Βάζει σε κίνηση τους μηχανισμούς της αναγέννησης, δραστηριοποιώντας την παραβλάστηση και το φύτευμα των σπόρων. Περιοδικές επιφανειακές πυρκαγιές αποκλαδώνουν τα δάση των κωνοφόρων και το σημαντικότερο, δρουν ως εξυγιαντές, τερματίζοντας τις επιδρομικές εξάρσεις των εντόμων καθώς και διάφορα άλλα παράσιτα.

Τα φυτά, στα επιρρεπή προς την φωτιά οικοσυστήματα, ανταποκρίνονται στις πυρκαγιές με τρεις τρόπους. Ο **πρώτος τρόπος** είναι **ότι τα φυτά μπορούν να επιζήσουν της πυρκαγιάς ως ώριμα άτομα με μικρή ή καθόλου ζημιά**. Ένα βασικό σημείο άμυνας θεωρείται ο φλοιός, αρκετά παχύς για να απομονώνεται το κάμβιο από την καταστροφική θερμαντική δύναμη της επιφανειακής πυρκαγιάς. Επειδή η θερμότητα, η οποία αναπτύσσεται κατά τη διάρκεια της πυρκαγιάς σπάνια είναι ομοιόμορφη γύρω από τη βάση του δένδρου, ένα τμήμα του δένδρου μπορεί να είναι κρύο, ενώ ένα άλλο μέρος μπορεί να καεί μέχρι το κάμβιο. Ένα δεύτερο σημείο άμυνας αποτελεί η ταχεία ανάπτυξη του ατόμου, με την αύξηση της κόμης του αρκετά επάνω από το έδαφος, ώστε αυτό να αποφύγει τις ζημιές από τις πυρκαγιές επιφανείας και να ελαττώσει τους πιθανούς κινδύνους να ανέλθει η πυρκαγιά προς την κορυφή.

Για μερικά φυτά η **νέκρωση της ώριμης συστάδας από την πυρκαγιά είναι ένα μέσο αναγέννησης και διαιώνισης του δάσους**. Αυτό αποτελεί ένα **δεύτερο τρόπο** αντίδρασης. Μια τέτοια καταστροφή έχει ως αποτέλεσμα την δημιουργία ομήλικων συστάδων, συστάδων οι οποίες αυξάνονται και ηλικιώνονται ταυτόχρονα, προκαλώντας σοβαρές αλλά σπάνιες πυρκαγιές. Μια τέτοια αντίδραση λειτουργεί είτε πάνω στο φυτό, είτε μέσα στο έδαφος, αναμένοντας η φωτιά να απελευθερώσει τους σπόρους ή να διεγείρει το φύτευμα. Μερικά κωνοφόρα, όπως για παράδειγμα τα είδη *Pinus banksiana* και *P. contorta*, διατηρούν ανώριμους τους κώνους στα δένδρα για πολλά χρόνια. Οι σπόροι παραμένουν ζωτικοί μέχρις ότου μια επικόρυφη πυρκαγιά

καταστρέψει τη συστάδα. Η θερμότητα διαρρηγνύει τους κώνους, οι σπόροι απελευθερώνονται από τους κώνους και μια ανοικτή σποροκλίνη, επαρκώς λιπαινόμενη από τη στάχτη, προετοιμάζεται. Άλλα είδη βασίζονται στην καταστροφή της συστάδας και στους ερεθιζόμενους από τη φωτιά για να φυτρώσουν σπόρους, οι οποίοι βρίσκονται ήδη αποθηκευμένοι στο έδαφος. Το περίβλημα του σπόρου είναι αδιαπέραστο από το νερό και τους λοιπούς μαλακτικούς παράγοντες μέχρις ότου, η αυξανόμενη θερμοκρασία να διαρρήξει το σκληρό περίβλημα ή να απελευθερώσει το σπόρο από τους ευρισκόμενους στο έδαφος χημικούς ανασταλτικούς παράγοντες, οι οποίοι και έλκουν την προέλευσή τους από την ζωντανή υπερκείμενη βλάστηση. Παραδείγματα τέτοιων σπόρων, οι οποίοι δραστηριοποιούνται με την θερμότητα, είναι οι σπόροι των ψυχανθών των λιβαδιών όπως π.χ. οι σπόροι οι οποίοι ανήκουν στο γένος των τριφυλλιών.

Ένας **τρίτος, ευρέως διαδεδομένος, τρόπος** αντίδρασης των φυτών στην πυρκαγιά είναι η **παραβλάστηση**. Μολονότι η φωτιά νεκρώνει τις κορυφές και το φύλλωμα των δένδρων, μια νέα ανάπτυξη εμφανίζεται με τη μορφή οφθαλμών, οι οποίοι παραβλαστάνουν. Συγκεκριμένα δένδρα, ιδιαίτερα ένας αριθμός ειδών του γένους των ευκαλύπτων (στην Αυστραλία ενδημούν πάνω από 400 είδη), διαθέτουν οφθαλμούς οι οποίοι προστατεύονται κάτω από τον παχύ φλοιό των μεγαλύτερων κλαδιών. Οι οφθαλμοί αυτοί κατορθώνουν και επιβιώνουν από την καταστροφικότητα των επικόρυφων πυρκαγιών και δραστηριοποιούνται για τη δημιουργία νέου φυλλώματος. Άλλα φυτά παραβλαστάνουν από τους οφθαλμούς, οι οποίοι βρίσκονται στις ρίζες, τα ριζώματα, τους ριζικούς κόμβους και τις εξειδικευμένες δομές οι οποίες καλούνται λιγνοκόνδυλοι, και είναι όργανα τα οποία προστατεύονται πάντοτε από το έδαφος. Οι πτέριδες φέρουν στα ριζώματα υπόγειους οφθαλμούς, οι οποίοι ανταποκρίνονται άμεσα στην απώλεια του υπέργειου φυλλώματος. Θάμνοι, όπως οι διάφοροι βάτοι και δένδρα, όπως η φλαμουριά (*Tilia tomentosa*), παραβλαστάνουν έντονα από τις ρίζες. Τέλος, ανάμεσα στους Μεσογειακούς θάμνους κάποια συγκεκριμένα είδη, καθώς επίσης και πολλά είδη δένδρων της Αυστραλίας παραβλαστάνουν από τους λιγνοκόνδυλους.

4.3.4.5. Η ανταπόκριση των ζωικών ειδών

Η πρώτη σκέψη για το θέμα αυτό μπορεί να μας οδηγήσει στην εντύπωση ότι η πυρκαγιά είναι ένας μείζων παράγοντας της καταστροφής της άγριας πανίδας. Σε μια βραχυπρόθεσμη βάση η φωτιά καταστρέφει πλήρως ή εν μέρει, τους βιοτόπους και προκαλεί κάποιες βλάβες ή κάποιους θανάτους, είτε άμεσα, είτε έμμεσα, όπως στην περίπτωση εκείνη κατά την οποία τα αρπακτικά εκμεταλλεύονται την ξαφνική κίνηση των θυμάτων τους, καθώς αυτά εγκαταλείπουν την κρύπτη τους. Στην Αφρικανική σαβάννα, οι ικτίνοι και μερικά άλλα πτηνά είναι εκείνα τα είδη, τα οποία ακολουθούν την πυρκαγιά, κυνηγώντας τα έντομα τα οποία, εξαιτίας της επερχόμενης φωτιάς, αναγκάζονται να πετάξουν. Πολλά ιπτάμενα έντομα, όπως ακρίδες και διάφορα λεπιδόπτερα, πετούν μπροστά από τις φλόγες και συχνά εγκλωβίζονται από καθοδηγούμενα από τον άνεμο σύννεφα αερίων, πλην όμως ένας εκπληκτικός αριθμός διαπερνά την φωτιά σχεδόν αβλαβώς. Τα πτηνά σπάνια επηρεάζονται άμεσα από τη φωτιά, εάν φυσικά εξαιρέσουμε εκείνα τα πτηνά τα οποία φωλιάζουν στην περιοχή όπου εκδηλώθηκε η πυρκαγιά. Η μόνη φανερή απώλεια είναι η απώλεια του βιοτόπου τους και αυτή για μικρό χρονικό διάστημα. Μετά το πέραςμα της πυρκαγιάς, οι πληθυσμοί από μερικά είδη πτηνών μειώνονται, αλλά εκείνα τα πτηνά τα οποία τρέφονται από πηγές οι οποίες βρίσκονται πάνω στο έδαφος, φαίνεται να αυξάνουν.

Πολλά θηλαστικά, ιδιαίτερα εκείνα τα οποία διαβιώνουν μέσα σε στοές, επιβιώνουν μετά την πυρκαγιά. Τα μεγάλα θηλαστικά είναι δεξιοτέχνες στο να αποφεύγουν το μέτωπο της φωτιάς και μεθοδεύουν την επιστροφή τους στις περιοχές που πέρασε η πυρκαγιά, μέσω διακένων και άκαυτων τμημάτων. Για παράδειγμα, στην μεγάλη πυρκαγιά του Yellowstone, το 1988, οι προκληθέντες θάνατοι αφορούσαν μόνο το 1% του πληθυσμού των ελαφιών, κυρίως από εισπνοές καπνού. Το μείζον πρόβλημα το οποίο αντιμετώπισαν τα θηλαστικά αυτά ήταν η βραχυπρόθεσμη έλλειψη τροφής και καταφυγίου (Smith 1992). Ένα άλλο πρόβλημα το οποίο είναι δυνατό να δημιουργηθεί μετά την πυρκαγιά είναι ότι, μεγάλοι πληθυσμοί φυτοφάγων υπερβόσκουν την εγκαθιστάμενη μετά την πυρκαγιά νέα βλάστηση, γεγονός το οποίο έχει ως συνέπεια την εξαφάνιση πολλών επιθυμητών φυτών.

Οι μεγάλες πυρκαγιές τροποποιούν τις οικοθέσεις και πρόσκαιρα εξαφανίζουν εκείνα τα είδη τα οποία εξαρτώνται από αυτές. Ταυτόχρονα, η πυρκαγιά δημιουργεί νέες οικοθέσεις για ένα διαφορετικό σύνολο ειδών, ειδικότερα αυτών τα οποία ευνοούνται από τα ανοικτά και τα θαμνώδη τοπία. Πολλά ζώα ευνοούνται από αμφοτέρως τις καταστάσεις και είναι πραγματικό το γεγονός ότι αυτά εξαρτώνται μεγάλως, από τέτοιου είδους διακυμάνσεις των βιοτόπων τους. Η φωτιά προκαλεί τη δημιουργία ενός μωσαϊκού από θάμνους, δένδρα και διάκενα, οικοθέσεις κατάλληλες για την διαβίωση των ειδών των θαμνώνων.

Μερικά είδη είναι πλήρως εξαρτημένα από τις διαταραχές οι οποίες προκαλούνται λόγω των πυρκαγιών. Για παράδειγμα, από τα πέντε είδη κομπογιάννη, πτηνών του γένους *Sylvia* που διαβιώνουν στους θαμνώνες της Σαρδηνίας, τα δύο έχουν εξάρτηση από τη φωτιά. Το ένα, η *Sylvia sarda*, μπορεί να επανέλθει σε μια οικοθέση έξη έτη μετά την πυρκαγιά, ενώ το άλλο, η *Sylvia undata*, επανέρχεται μόνο στις οικοθέσεις που εμφανίζουν υψηλή, θαμνώδη ανάπτυξη, 18 έως 20 ετών. Από τα υπόλοιπα είδη, δύο είναι προσαρμοσμένα στις επιδράσεις της φωτιάς και ένα ανθεκτικό στις επιδράσεις της (Smith 1992).

4.3.5. Διαταραχές προκαλούμενες από τα ζώα

Σε πολλά οικοσυστήματα στα οποία παραμένουν μεγάλοι πληθυσμοί άγριων ζώων είναι εύκολο κάποιος να αντιληφθεί την επίδραση την οποία αυτά ασκούν στις φυτικές βιοκοινότητες.

Η υπερβόσκηση των φυσικών ποολίβαδων στις νοτιοδυτικές περιοχές των Η.Π.Α. για παράδειγμα, έχει ελαττώσει την οργανική ύλη και κατά συνέπεια τον κίνδυνο εκδήλωσης πυρκαγιάς. Επίσης, σε πολλά σημεία των ανατολικών περιοχών της Βόρειας Αμερικής, μεγάλοι πληθυσμοί του λευκούρου ελαφιού έχουν προκαλέσει την εξαφάνιση συγκεκριμένων ειδών δένδρων από τα δάση, όπως είναι ο λευκός κέδρος και ο αμερικάνικος τάξος, κατέστρεψαν την αναγέννηση και ανέπτυξαν ύψος βόσκησης στα δένδρα, δηλαδή σχημάτισαν ένα όριο ύψους του δένδρου, στο οποίο το ελάφι μπορούσε να φτάσει το φύλλωμα του.

Το οικοσύστημα της σαβάνας επηρεάζεται σε μεγάλο βαθμό από τον αφρικανικό ελέφαντα. Όταν ο πληθυσμός των ελεφάντων βρίσκεται σε ισορροπία με την ποσότητα της βλάστησης και οι κινήσεις τους δεν περιορίζονται, οι ελέφαντες έχουν να παίξουν ένα σημαντικό ρόλο στην δημιουργία και την διατήρηση του δάσους. Όταν όμως τα όρια των αποθεμάτων τα οποία διαθέτει ο βιότοπος για την ικανοποίηση των αναγκών τους εξαντλούνται, οι διατροφικές τους συνήθειες, συνδυασμένες με τις πυρκαγιές καταστρέφουν την χλωρίδα, την πανίδα και το έδαφος. Από την άλλη μεριά, η λεηλασία την οποία πολλές φορές ασκούν οι ελέφαντες στα δένδρα του δάσους, δρα

ως καταλύτης για τις πυρκαγιές, θεωρούμενες αυτές άλλωστε, ως η πρωταρχική αιτία της μετατροπής του δάσους σε ποολίβαδο.

Οι κάστορες δημιουργούν μείζονος σημασίας διαταραχές σε πολλά δασικά οικοσυστήματα των περιοχών της Ευρώπης και της Βόρειας Αμερικής. Με τη δημιουργία φραγμάτων στα ρέματα, τροποποιούν τη δομή και τη δυναμική των οικοσυστημάτων των ορεινών υδάτων. Με τη δημιουργία δεξαμενών πίσω από τα φράγματα, αυτές καθίστανται συλλεκτήριες λεκάνες για τα μεταφερόμενα φερτά υλικά και θέσεις για την αποσύνθεση των οργανικών ουσιών. Από την άλλη μεριά, οι περιοχές προς τα κατάντη πολλές φορές πλημμυρίζουν και έτσι οι κάστορες μπορεί να θεωρηθούν ως οι αυτουργοί της μετατροπής δασικών συστάδων σε υγρότοπους. Τέλος, τρεφόμενοι από τα άτομα της λεύκης, της σημύδας και της ιτιάς, διατηρούν σε μονιμότητα την σύνθεση των συστάδων με τα παραπάνω είδη, η οποία διαφορετικά, θα μπορούσε να αντικατασταθεί από άλλα είδη δευτερεύουσας διαδοχής.

Οι επιδρομές των εντόμων προκαλούν την καταστροφή του φυλλώματος των δασών σε μεγάλες περιοχές, νεκρώνοντας ή εμποδίζοντας την ανάπτυξη των δένδρων. Έχει παρατηρηθεί ότι η θνησιμότητα των δένδρων για τις συστάδες των σκληρόξυλων πλατύφυλλων δασών ανέρχεται στο 10 έως 30%, ενώ φτάνει και μέχρι το 100% για τις συστάδες της οξιάς και της ελάτης μετά από επιδρομή που υπέστησαν τα αντίστοιχα δάση από το λεπιδόπτερο gypsy moth (*Lymantria dispar*). Άλλωστε, και οι παρατηρήσεις που έχουν γίνει σε επιδρομές εντόμων τα οποία προσβάλουν τον φλοιό των πευκών δίνουν περίπου τα ίδια αποτελέσματα.

4.4. Η επίδραση του ανθρώπου

Ο George Perkins Marsh παλιά, πίσω στα 1864, στο βιβλίο του *Man and Nature or Physical Geography as Modified by Human Action* (ο Άνθρωπος και η Φύση ή η Φυσική Γεωγραφία καθώς τροποποιείται από την ανθρώπινη δράση) έγραφε, ότι ο άνθρωπος είναι ένας «.....παράγοντας διαταραχής. Οπουδήποτε βάζει το χέρι του οι αρμονίες της φύσης γίνονται παραφωνίες». Αλήθεια, η παρατήρηση αυτή πόσο ταιριάζει με τις ανθρώπινες δραστηριότητες που αφορούν την ξύλευση (υλοτομικές επεμβάσεις), την γεωργική καλλιέργεια, την εξόρυξη, την αστικοποίηση, αλλά και τις δραστηριότητες που προκαλούν ρύπανση και μόλυνση.

4.4.1. Η ξύλευση (υλοτομικές επεμβάσεις)

Η διαταραχή που προκαλείται από τις υλοτομικές επεμβάσεις εξαρτάται από τις υλοτομικές μεθόδους που εφαρμόζονται. Κατά βάση υπάρχουν και εφαρμόζονται οι **επιλογικές υλοτομίες** και οι **αποψιλωτικές υλοτομίες** ή κάποια μορφή διαχείρισης ομήλικων συστάδων.

Στην περίπτωση των επιλογικών υλοτομιών, τα άτομα ή οι μικρές ομάδες ατόμων υλοτομούνται και απομακρύνονται με κριτήρια επιλογής τα οποία βασίζονται στη θέση την οποία τα άτομα αυτά κατέχουν στη συστάδα και τις δυνατότητες τις οποίες αυτά παρουσιάζουν για μια καλή μελλοντική ανάπτυξη. Οι επιλογικές υλοτομίες δημιουργούν μικρά διάκενα στην κομοστέγη του δάσους και ευνοούν την αναπαραγωγή των ανθεκτικών σε βάρος των μη ανθεκτικών δένδρων. Στην ουσία η σύνθεση του δάσους παραμένει απaráλλακτα η ίδια.

Η διαχείριση των ομήλικων δασών, πρακτική η οποία εφαρμόζεται σε παγκόσμια κλίμακα σε μεγαλύτερο βαθμό από την προηγούμενη μέθοδο, συνίσταται στην συλλήβδην απομάκρυνση του συνολικού ξυλαποθέματος και την επιστροφή στα

αρχικά στάδια της διαδοχής. Εκτός της περιπτώσεως που θα επακολουθήσει μια πυρκαγιά ή θα διαταραχθεί ισχυρά από την διάβρωση, η οποία πιθανόν θα προκληθεί από τις υλοτομικές εργασίες, η περιοχή τάχιστα γεμίζει με τα παρόντα στον υπόροφο αρτίφυτρα, παραβλαστήματα, πόες και θάμνους. Η περιοχή μεταβαίνει γρήγορα από το στάδιο των θάμνων σε ένα ομήλικο νεαρό δάσος κορμιδίων. Άλλωστε, είναι γνωστό ότι πολλά από τα πιο πολύτιμα δασικά δένδρα ανήκουν στην κατηγορία εκείνη, η οποία περιλαμβάνει τα ανθεκτικά προς τα ημι-ανθεκτικά είδη, τα οποία μπορούν να αναγεννηθούν μόνο με την απομάκρυνση των ωρίμων ατόμων και αφού το έδαφος εκτεθεί στο ηλιακό φως.

Στις χώρες στις οποίες προσιδιάζει και εφαρμόζεται η διαχείριση των ομηλικών δασών, επικρατούν τρεις προσεγγίσεις αυτής της μεθόδου διαχείρισης. Η πρώτη σχετίζεται με την αποψιλωτική υλοτομία δασοσυστάδων εμβαδού επιφανείας 11 έως 44 Ha, μέσα σε ευρέα δασικά συμπλέγματα. Η δεύτερη μέθοδος αναφέρεται στην κατά λωρίδες υλοτομία, και αφορά την απομάκρυνση ολόκληρου του εμπορεύσιμων διαστάσεων ξυλώδους όγκου με την ταυτόχρονη παρακράτηση ατόμων σε λωρίδες πλάτους 15 έως 30 μέτρων. Κάθε τρίτη λωρίδα απομακρύνεται και ακολουθεί η υλοτομία των λωρίδων που έχουν παραμείνει, σε δύο υλοτομικές περιόδους που απέχουν μεταξύ τους χρονικό διάστημα δύο έως τέσσερα έτη. Η τρίτη μέθοδος αναφέρεται στις υπόσκιες υλοτομίες, στις οποίες παραμένει ανυλοτόμητο το 10 έως 70% του ξυλώδους κεφαλαίου μετά την πρώτη υλοτομία. Όταν η αναγέννηση «βρει το δρόμο της» απομακρύνονται και τα παραμείναντα ανυλοτόμητα άτομα. Η πρώτη και η δεύτερη μέθοδος της διαχείρισης ομηλικών δασών ευνοούν την αναγέννηση των μη (σκια)ανθεκτικών ειδών. Η μέθοδος των υπόσκιων υλοτομιών διατηρεί μερικά από τα χαρακτηριστικά των παρθένων δασών επιτρέπει όμως και στα μη (σκια)ανθεκτικά είδη να αναγεννιούνται.

Ένα σοβαρό οικολογικό πρόβλημα με τις εκτεταμένες αποψιλωτικές υλοτομίες, οι οποίες διενεργούνται στα κωνοφόρα δάση των περιοχών των Βραχωδών Ορέων, του Βορειοδυτικού Ειρηνικού και των νοτιοανατολικών Πολιτειών των Η.Π.Α., έχει να κάνει με τον χειρισμό των σταθμών μετά την υλοτομία. Αντί τουλάχιστο να βασιστούν για την αναδάσωση του δάσους στην φυσική αναγέννηση του δάσους, η οποία όμως είναι βραδύτερη, οι εταιρείες εκμετάλλευσης του ξύλου πυρπολούν τα υπολείμματα των υλοτομιών, διαταράσσουν το δασικό έδαφος για να εκμηδενίσουν την τυχόν υπάρχουσα ανάπτυξη και αναφυτεύουν τα αποψιλωτικά υλοτομημένα τμήματα με νέα φυτά, τα οποία έχουν παραχθεί σε φυτώρια ή ξανασπέρνουν από αέρος την περιοχή με επιλεγμένα είδη. Το προκύπτον αποτέλεσμα είναι μια μονοκαλλιέργεια ενός εμπορικού δάσους, στο οποίο απουσιάζει η ποικιλότητα της γνήσιας και φυσικά αναγεννώμενης δασοσυστάδας. Στη συνέχεια και επιπρόσθετα, οι μικροί περίτροποι χρόνοι θα αποκλείσουν την επιστροφή των συστάδων με τα μεγάλα άτομα, άκρως απαραίτητα για πολλά είδη τόσο της άγριας πανίδας, όσο και της δασικής χλωρίδας.

Η ξύλευση αναπόφευκτα αλλάζει την σύνθεση και τη δομή του αναγεννώμενου δάσους. Σπάνια η σύνθεση των νεοδημιουργούμενων δασών, ιδιαίτερα των προοριζόμενων για βιομηχανική ξυλεία, είναι η ίδια με αυτή των υλοτομηθέντων δασών. Η σύνθεση μπορεί ακόμη να επηρεαστεί και από την υψηλή επιλογή, ήτοι την επιθυμητή επιλογική υλοτομία από τη συστάδα συγκεκριμένων ατόμων και ειδών. Η αποτυχία συγκεκριμένων ειδών να αναγεννηθούν κάτω από τις επιβληθείσες συνθήκες αποτελεί ένα επιπρόσθετο παράγοντα στις μεταβολές. Έχει παρατηρηθεί ότι σε πολλά δρυοδάση, οι δρυς αποτυγχάνουν να αναγεννηθούν μετά την υλοτομία του δάσους. Συχνά οι δασολόγοι τροποποιούν ακόμη περισσότερο το αναγεννώμενο δάσος, είτε με την απομάκρυνση δασικών ειδών τα οποία θεωρούνται ανεπιθύμητα για την παραγωγή

υψηλών προδιαγραφών εμπορικής ξυλείας, ή κακόμορφων ατόμων, είτε με την εισαγωγή ξενικών ειδών.

Η εξαιτίας της ξύλευσης επίδραση της διαταραχής εξαρτάται και από τα δασικά είδη. Άλλωστε, ισχύει και για αυτά το ό,τι «η τροφή ενός ανθρώπου μπορεί να είναι το δηλητήριο για κάποιον άλλο». Οι μικρής κλίμακας διαταραχές, ιδιαίτερα τα δημιουργούμενα από τις ανεμορριψίες ή τις χιονορριψίες διάκενα, είναι ευεργετικές και χρήσιμες. Η νέα ανάπτυξη η οποία θα καλύψει το διάκενο παρέχει χαμηλή κάλυψη του εδάφους, την οποία πραγματικά χρειάζονται τα είδη, η αύξηση των οποίων εξαρτάται από την ύπαρξη διακένων στο δάσος. Τα ανοίγματα στην κομοστέγη δημιουργούν ανοικτούς χώρους για τα εφορμούντα πτηνά και δεν έχουν καμία αρνητική επίδραση στα άτομα των ειδών τα οποία διαμένουν στις κορυφές των δένδρων. Οι τεράστιες αποψιλωθείσες περιοχές δημιουργούν τους εκτεταμένους διαδοχικούς βιότοπους, οι οποίοι είναι απαραίτητοι στα ευκαιριακά ή τα εφήμερα είδη, είδη τα οποία εξαρτώνται από τα βραχείας διάρκειας πρώιμα διαδοχικά στάδια, όπως είναι για παράδειγμα η μπεκάτσα (*Rhithohela minor*) και ο κομπογιάννης των λιβαδιών (*Dendroica discolor*). Τέτοιες περιοχές, από την άλλη πλευρά, περιορίζουν τον βιότοπο των ειδών τα οποία φωλιάζουν στις κορυφές των δένδρων, των σπονδυλωτών και ασπόνδυλων ζωικών οργανισμών τα οποία δεν θα επανακάμψουν για αρκετές δεκάδες ετών ή πολύ πιθανόν θα εξαφανισθούν. Τα πλείστα των διαμενόντων στο έδαφος θηλαστικών πολύ λίγο επηρεάζονται από την ξύλευση, σε όλη τη χρονική διάρκεια κατά την οποία η περιοχή δεν μετατρέπεται σε άλλη μορφή χρήσης γης. Η υλοτομία των υπερώριμων δασών, εντούτοις, είναι δυνατό να εξαφανίσει δια παντός τα είδη που εξαρτώνται άμεσα από τις συστάδες των υπερώριμων δασών.

4.4.2. Οι γεωργικές καλλιέργειες

Όταν το ανθρώπινο γένος ανακάλυψε τα μέσα και τους τρόπους για να εξημερώσει τα ζώα και τους σπόρους, αυτομάτως οι ανθρώπινες πρακτικές του κυνηγού και του τροφοσυλλέκτη δημιούργησαν νέες συνήθειες, οι οποίες είχαν ως βάση την καλλιέργεια της γης και, κατά τρόπο ριζοσπαστικό, μετέτρεψαν τις μορφές βλάστησης και την σχετιζόμενη με αυτές ζωή των ζώων πάνω στη Γη. Διάνοιξαν χώρους μέσα στα δάση, είτε με το τσεκούρι, είτε με τη φωτιά, για να τους χρησιμοποιήσουν για τις καλλιεργητικές τους ανάγκες. Με τον τρόπο αυτό κατέστρεψαν τα περισσότερα δάση του πλανήτη, δημιούργησαν νέες φυτοκοινότητες, εξαφάνισαν πολλές μορφές της ζωής των ζώων, ευνόησαν την διασπορά των ζιζανίων και επηρέασαν τον κύκλο του νερού. Το ξεχέρσωμα των δασών της Ευρώπης κατά την Νεολιθική περίοδο και η επέκταση της κτηνοτροφίας μετέτρεψε τα δάση σε λιβάδια, τα οποία περιβάλλονταν από θαμνώνες αγριοφουντουκιάς, σημύδας και διαφόρων ειδών δρυός. Όπου το έδαφος ήταν πτωχό και αβαθές η ξυλώδης βλάστηση εκφυλιζόταν σε άδενδρους ερεικώνες, οικοσυστήματα τα οποία παραμένουν μέχρι και σήμερα. Οι έντονες διαβρώσεις του εδάφους, εξαιτίας της καταστροφής των δασών και της υπερβόσκησης από τα αιγοπρόβατα, βοήθησαν στην καταστροφή του «μεγαλείου της Ελλάδας» και της «δόξας της Ρώμης». Θαμμένα κάτω από τους άμμους της αρχαίας Εύφορης Ημισελήνου η αρχαιολογική σκαπάνη ανακάλυψε τα απομεινάρια των αρδευτικών έργων. Τα υπολείμματα του πολιτισμού των Μάγια, ο οποίος προδήλως κατέρρευσε εξαιτίας της υπερεκμετάλλευσης του εδάφους και κατέλειπε τα μη παραγωγικά εδάφη της σημερινής Γουατεμάλας, ήταν κάποτε σκεπασμένα με τροπική βλάστηση.

Οι μετασχηματισμοί αυτοί συνεχίζονται με ένα επιταχυνόμενο ρυθμό. Από τις προϋπάρχουσες απέραντες εκτάσεις των φυσικών λιβαδιών της Βόρειας Αμερικής,

πολύ λίγες έχουν απομείνει σήμερα, αφού το μεγαλύτερο μέρος του αρχικού πλούσιου εδάφους των έχει ξεπλυθεί και καταλήξει στον κόλπο του Μεξικού. Η μεταφορά στις αποικίες των Ευρωπαϊκών μεθόδων καλλιέργειας της γης, οδήγησαν στην υποβάθμιση των εδαφών των αποικιών και την ερημοποίηση μεγάλων εκτάσεων. Υγρότοποι έχουν αποξηρανθεί και μετατραπεί σε απέραντες εκτάσεις, οι οποίες σήμερα καλλιεργούνται με σιτάρι, αραβόσιτο ή σόγια. Τροπικά δάση της Νότιας Αμερικής έχουν αποψιλωθεί και έχουν μετατραπεί σε βοσκόμενες εκτάσεις και σε εποικιστικές περιοχές. Τα περισσότερα από τα δάση της βροχής της νοτιοανατολικής Ασίας έχουν μετατραπεί σε φυτείες καουτσούκ (ελαστικού κόμματος) και κοκοφοίνικα.

Κατά την διαδρομή των μετασχηματισμών αυτών, συγκεκριμένες ομάδες ζιζανίων και εντόμων έχουν μεταφερθεί σε ολόκληρο τον πλανήτη και η ενδημούσα φυσική ζωή ελαττώθηκε απότομα ή οδηγήθηκε στον αφανισμό. Ένα μεγάλο μέρος από τις ευπρόσιτες και κάποτε γόνιμες εκτάσεις έχουν μετατραπεί σε απλές μονοκαλλιέργειες, καλλιεργούμενες φυτοκοινότητες με υψηλό βαθμό τεχνολογικής εισροής, καλά προσαρμοσμένες ώστε να αναπτύσσονται στις διαταραγμένες θέσεις. Μεγάλες εκτάσεις οι οποίες στο παρελθόν διαχειρίστηκαν ανεπαρκώς ή εξαντλητικά, εγκαταλείφθηκαν, αλλά κατέστησαν σε τέτοιο βαθμό άγονες, ώστε μόνο μια πολύ πενιχρή βλάστηση μπορούν πλέον να υποστηρίξουν και να συντηρήσουν, εντελώς διάφορη από την πάλαι ποτέ προϋπάρχουσα, αποτελούν φαινόμενα συχνά και πολύ έντονα στις χώρες με τροπικά δάση βροχής.

Απόρροια της γεωργικής καλλιέργειας και της συνδυασμένης με αυτή μόνιμης εγκατάστασης αποτέλεσαν και οι μέθοδοι της χαρτογράφησης και της κατάτμησης της γης. Οι χώρες της Βόρειας Αμερικής (Η.Π.Α. και Καναδάς) χρησιμοποίησαν την τετραγωνική μέθοδο χαρτογράφησης, μέθοδος η οποία ευθέως βασίζεται στο Ρωμαϊκό εκατονταβάθμιο σύστημα διαίρεσης της γης. Στην περίοδο της Ρωμαϊκής αυτοκρατορίας η βασική μονάδα μέτρησης επιφανειών ήταν η *centuria*, η οποία αποτελείτο από 100 τετραγωνικά *hedera*, έκταση η οποία σήμερα αντιστοιχεί σε 530 στρέμματα. Η Αμερικανική τετραγωνική μορφή χαρτογράφησης οργανώνει το τοπίο σε οικιστικές μονάδες εμβαδού έξη επί έξη μιλίων, που χωρίζεται σε 36 τομείς του ενός τετραγωνικού μιλίου (2,6 τετραγωνικά χιλιόμετρα) ο καθένας. Οι με κατεύθυνση από την ανατολή προς τη δύση χαρτογραφικές αυτές γραμμές, σε αντίθεση με το Ρωμαϊκό σύστημα, το οποίο λάμβανε υπόψη του και την τοποθέτηση της γης, διατρέχουν με ευθείες γραμμές τις Η.Π.Α., ανεξάρτητα του τοπογραφικού ανάγλυφου.

Η τετραγωνική χαρτογράφηση απεικονίζει δρόμους, όρια μεταξύ νομών, όρια πόλεων όρια αγροκτημάτων και πρόσφατα περιαστικών κληροτεμαχίων.

4.4.3. Η δημιουργία των οικιστικών περιοχών (αστικοποίηση)

Μολονότι η καλλιέργεια της γης είχε μια πανίσχυρη επίδραση για τον πλανήτη μας, δεν μπορεί να συγκριθεί με την αστικοποίηση. Η δημιουργία οικιστικών περιοχών είναι μια αναπτυξιακή στρατηγική η οποία μπορούμε να πούμε ότι μοιάζει πολύ με την οικολογική διαδοχή. Κυνηγοί και τροφουσυλλέκτες με μια χαλαρή κοινωνική δομή μετατράπηκαν σε αγρότες και εγκαταστάθηκαν σε χωριά. Καθώς τα χωριά, σταδιακά, έγιναν κέντρα εμπορίου και οικοτεχνιών μετατράπηκαν στη συνέχεια σε πόλεις. Αφού εμείς οι άνθρωποι παραμείναμε πάνω από 10.000 έτη ως γεωργοί, γίναμε στη συνέχεια αστοί. Εμπλακήκαμε σε μια οικολογική επανάσταση που παρόμοιά της συναντήσαμε μόνο άλλη μια φορά στην ανθρώπινη ιστορία, τότε που αυτός εγκατέλειψε το κυνήγι, δραστηριότητα την οποία ως εκείνη τη στιγμή είχε ως βασική ασχολία και τρόπο ζωής, για να επιλέξει την αγροτική ασχολία.

Γύρω στα 1850 καμία κοινωνία δεν θα μπορούσε να χαρακτηριστεί ως αστικοποιημένη. Στα 1890 μόνο μια χώρα ήταν αστικοποιημένη, ενώ μόλις στα 1965 όλες οι βιομηχανικές χώρες είχαν αστικοποιηθεί και το μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού τους διαβιούσαν στις πόλεις. Καθώς ο πληθυσμός της Γης μεγάλωνε, η αστικοποίηση αύξανε τάχιστα. Ο ρυθμός της αστικοποίησης από το 1950 μέχρι το 1960 ήταν ίσος με αυτόν από το 1900 μέχρι το 1950. Σήμερα, πάνω από το μισό του πληθυσμού της Γης κατοικεί στις πόλεις όλων των μεγεθών.

Η αστική «επανάσταση» εξάλειψε το φυσικό περιβάλλον, την άγρια ζωή του και την ομορφιά της άγριας φύσης. Με πυρήνα το κέντρο η πόλη απλώνεται σαν την αμοιβάδα. Ακολουθώντας τους δρόμους προς την ύπαιθρο, οι βιομηχανικές περιοχές, οι επεκτάσεις των οικισμών και τα εμπορικά κέντρα εγκοιλώνουν δάση, πεδιάδες και καλλιεργούμενους αγρούς. Καθώς η ζωή στα κέντρα των πόλεων καθίσταται ωσημέραι ανυπόφορη, πολλοί από τους κατοίκους της πόλης, στους οποίους ακόμη διατηρούνται κάποια υπολείμματα της στενής επαφής του ανθρώπου μέσα στο πέρασμα του χρόνου για το φυσικό περιβάλλον, μετακινούνται προς τα προάστια, τα ειδικά ημιαγροτικά περιβάλλοντα, δημιουργήματα του εικοστού αιώνα. Αυτή η κίνηση όμως, περισσότερο επιβαρύνει το πρόβλημα παρά το λύνει. Οι προαστιακές αυτές ιδιοκτησίες χρειάζονται περισσότερες εκτάσεις γης. Η προαστιακή οικιστική ανάπτυξη απαιτεί περισσότερους αυτοκινητοδρόμους και ρυπογόνα αυτοκίνητα για να μεταφέρουν στην πόλη και τις εργασίες τους κατοίκους των προαστίων. Απαιτεί αυτοκινητοδρόμους και άλλες μορφές επίγειων κατασκευών οι οποίες εξυπηρετούν τις μεταφορές, και οι οποίες επεκτεινόμενες, σκεπάζουν μεγαλύτερες εκτάσεις γης με τσιμέντο και άσφαλτο. Η πόλη μετακινείται προς την περιφέρεια, «καταπίνει» τα προάστια και δημιουργεί μεγαλύτερες περιοχές, οι οποίες τελικά δεν είναι ούτε πόλη ούτε ύπαιθρος. Οι περιοχές αυτές, στη συνέχεια, γίνονται πυρήνες νέων περιοχών, οι οποίες ευθύς ως σταθεροποιηθούν και οργανωθούν, αποτελούν το έναυσμα για την περαιτέρω διασπορά των μητροπολιτικών περιοχών.

Το αστικοποιημένο περιβάλλον με τα πάρκα του και τα προάστια, οικολογικά, είναι ένας διαφορετικός κόσμος από αυτόν τον οποίο η αστικοποίηση εκτόπισε. Ο εσωτερικός πυρήνας γίνεται πτωχότερος με είδη φυτών και ζώων, τα περισσότερα εξωτικά και ικανά να αντέξουν τις αστικές συνθήκες. Γύρω από το πυρήνα βρίσκεται ένας ακανόνιστος δακτύλιος σταδιακής αλλαγής σε βλάστηση και ζώα. Σε μια μεταβατική ζώνη ή καλύτερα μια ζώνη υποβάθμισης, τα φυτά είναι υπολείμματα προϋπαρχόντων ειδών τα οποία είχαν φυτευτεί όταν η περιοχή ήταν σε μεγάλο βαθμό κατοικήσιμη. Στα κράσπεδα της πόλης, η φυτική ζωή κυριαρχείται από μικρές πρασιές με διακοσμητικά είδη, συνήθως κωνοφόρα αλλά και διάσπαρτα είδη που προσφέρουν σκιά. Στην περιοχή των κατοικιών των προαστίων κυριαρχούν πρασιές, κήποι με λουλούδια, διάσπαρτοι διακοσμητικοί θάμνοι, δένδρα μεγάλης ηλικίας, τα οποία προσφέρουν σκιά και μερικά ενδημικά, όσο και εξωτικά είδη.

Σ' αυτή την φυσική διαταραχή προστίθεται και μια μεγάλης κλίμακας διαφοροποίηση του νερού, η οποία προέρχεται από τους ποταμούς και τις λίμνες, για να καλυφτούν οι ανάγκες στην ύδρευση και την άρδευση και η οποία επηρεάζει σοβαρά την υγεία και τη σταθερότητα του εκμεταλλευόμενου υδάτινου οικοσυστήματος. Επίσης το νερό, αποστραγγιζόμενο από τους καλλιεργούμενους αγρούς, μεταφέρει τα ζιζανιοκτόνα και τα εντομοκτόνα στα νερά του υπεδάφους, των ρεμάτων και των λιμνών, μειώνοντας έτσι, την ποιότητα του νερού και βλάπτοντας την υγεία και την αναπαραγωγή της άγριας ζωής. Άλλωστε, οι σύγχρονες μορφές αγροτικής καλλιέργειας έχουν εξαφανίσει εκατομμύρια στρεμμάτων οικοτόπων φυσικής ζωής, οι οποίοι κάποτε ήταν συνδυασμένοι με την παραδοσιακή γεωργία. Οι αγροτικές εκμεταλλεύσεις του παρελθόντος θεωρούνται πολύ μικρές για τα σύγχρονα δεδομένα. Σ' αυτές όμως

αναπτύσσονταν μια ποικιλία ειδών παραγωγής, χωρίζονταν με ανεμοθραύστες και αλέες, ενώ διάσπαρτες υπήρχαν λόχμες δένδρων, η βιοποικιλότητα των οποίων δημιουργούσε κατάλληλες συνθήκες οικοθέσεων για ένα μεγάλο αριθμό ενδημικών ειδών τα οποία σήμερα θεωρούνται σπάνια.

4.4.4. Η ρύπανση

Συντροφιά με την γεωργική καλλιέργεια και την αστικοποίηση βρίσκεται η ρύπανση του αέρα, του ύδατος και του εδάφους. Η χρήση λιπασμάτων και ζιζανιοκτόνων στους αγρούς, τους κήπους και τις πρασιές, συχνά σε υπερβολικές ποσότητες, ρυπαίνουν το έδαφος. Τα ζιζανιοκτόνα συσσωρευόμενα στο έδαφος προσλαμβάνονται από τα φυτά, ενσωματώνονται στους ιστούς των, και μεταφέρονται στους ανθρώπους με την μορφή των τροφίμων. Η παραμονή των ζιζανιοκτόνων, των εντομοκτόνων και των μυκητοκτόνων στο έδαφος, μαζί με τα τοξικά απόβλητα σε κάποιες περιοχές, είναι ένα πολύ σοβαρό και ευρέως διαδεδομένο πρόβλημα. Εκπλύσεις από τους καλλιεργούμενους αγρούς, τις σηπτικές δεξαμενές και τα φράγματα βρίσκουν διέξοδο στα νερά του υπεδάφους, τα ρέματα, τους λάκκους και τις λίμνες. Σ' αυτά προστίθενται τα βαριά φορτία του αζώτου, του φωσφόρου και η οργανική ύλη από τα αστικά και τα βιομηχανικά λήμματα. Όλα τους εξυφαίνουν ένα εξαιρετικά μεγάλο ευτροφισμό των υδάτινων συστημάτων, προκαλώντας σημαντικές χημικές, βιολογικές και οικολογικές αλλαγές στα ρέματα, τις λίμνες και τα δέλτα των ποταμών.

4.4.5. Τα επιφανειακά λατομεία

Οι ενεργειακές απαιτήσεις για την υποστήριξη της αστικοποιημένης κοινωνίας έχουν εντατικοποιήσει τις διαταραχές στο φυσικό περιβάλλον. Η επιφανειακή εξόρυξη χρεώνεται με ένα υψηλό ποσοστό στην παραγωγή του άνθρακα και για τα περισσότερα άλλα εξορύξιμα χημικά στοιχεία, όπως π.χ. τα ορυκτά του σιδήρου και του χρυσού. Το μέγεθος των προκαλούμενων ζημιών ποικίλει ανάλογα με την περιοχή, αλλά και τον βαθμό και την επιτυχία των προσπαθειών αποκατάστασης. Η επίδραση είναι πιο έντονη στις ορεινές περιοχές, όπου η επιφανειακή εξόρυξη επεκτείνεται κατά μήκος των υψομετρικών καμπυλών ή αποκορυφώνει βουνά ή γεμίζει τις κοιλάδες. Οποιαδήποτε και αν είναι η μέθοδος εξόρυξης, η επιφανειακή εξόρυξη «βιάζει» τη γήινη επιφάνεια. Βαθιές άνυδρες στρώσεις πετρωμάτων θραύονται και έρχονται στην επιφάνεια, όπου το υλικό υπόκειται σε ταχεία αποσάθρωση, απελευθερώνοντας μαγνήσιο, θείο σίδηρο, ψευδάργυρο, νικέλιο και άλλα στοιχεία σε τοξικές ποσότητες. Τα στοιχεία αυτά, μεταφερόμενα από το νερό έξω από τις θέσεις εξόρυξης σε μεγάλες συγκεντρώσεις, προκαλούν την υποβάθμιση της ποιότητας των υδάτων, τόσο αυτών τα οποία διατίθενται για τις ανάγκες της υδρόβιας ζωής, όσο και των ανθρώπων. Η επιφανειακή εξόρυξη δεν αφήνει ανεπηρέαστα και τα νερά του υπεδάφους. Οι ευρισκόμενοι στα υποκείμενα στρώματα των πετρωμάτων υδάτινοι ορίζοντες, μετά τις εργασίες εξόρυξης αποκαλύπτονται και ρέουν ελεύθερα στη νεοδιαμορφωμένη επιφάνεια. Διαφοροποιείται επίσης και η υδρολογία των φυσικών ορεινών ρεμάτων, αφού αυτή επιδρά στην αύξηση τόσο των μέγιστων ροών μετά από καταιγίδες, όσο και των ροών των περιόδων ξηρασίας. Η ζωή στα ορεινά ρέματα βλάπτεται από τις καταστροφικές θυελλώδεις ροές και την αυξημένη απόθεση ιλύος. Η τροποποιημένη αυτή υδρολογία μειώνει την αφθονία των ειδών, την ποικιλότητά τους και τις πυκνότητες των πληθυσμών, όσων τελικά κατορθώνουν να επιβιώσουν.

Οι προσπάθειες αποκατάστασης, ακόμη και αν θεωρηθούν επιτυχημένες αφού θα έχουν αποκατασταθούν οι αποστάσεις των ισοδιαστάσεων μεταξύ των υψομετρικών καμπυλών και με τον τρόπο αυτό θα ελαττωθεί η διάβρωση, σπάνια κατορθώνουν να αποκαταστήσουν την προϋπάρχουσα βλάστηση. Είναι γεγονός ότι δάση εκατοντάδων χιλιάδων εκταρίων στις ανατολικές περιοχές των Η.Π.Α., τα οποία είχαν υποστεί εξόρυξη, έχουν μετατραπεί σε κάποιο τύπο ποολίβαδου, ο οποίος ουδέποτε θα μπορέσει να ξαναγίνει δάσος. Επίσης, στις ημιέρημες περιοχές των δυτικών περιοχών των Η.Π.Α., όπου καταβλήθηκαν συντονισμένες προσπάθειες ώστε οι περιοχές αυτές, μετά την εκμετάλλευση των πετρωμάτων, να επαναποκτήσουν την αρχική βλάστηση του τύπου της θαμνώδους στέππας, με τη χρήση άμεσης απόθεσης επιφανειακού εδάφους, ουδέποτε αποκαταστάθηκε η ποικιλότητα των ειδών της αρχικά προϋπάρχουσας κοινότητας (Smith 1992).

Αλλά και η εξόρυξη σε μεγάλα βάθη διαταράσσει τα τοπία. Αυτό ισχύει ιδιαίτερα για την εξόρυξη με μακρούς διαδρόμους και φρεάτια, μια τεχνική η οποία περιλαμβάνει την μηχανική απομάκρυνση ολόκληρου του μετώπου της φλέβας του άνθρακα. Καθώς λοιπόν, ο μηχανικός εξοπλισμός προχωράει δια μέσου της φλέβας του άνθρακα, τα υποστηρίγματα της εξορυσσόμενης περιοχής αποσύρονται και το υπερκείμενο των στοών έδαφος καλύπτει τις κενές στοές. Η μέθοδος αυτή, η οποία ως σημειωθεί επιτρέπει την πλήρη εξόρυξη του υπάρχοντος άνθρακος, συγκρινόμενη με τις παλιές τεχνικές εξόρυξης χώρου, οι οποίες εγκαταλείπουν το 1/3 ή και περισσότερο από τις ποσότητες του άνθρακα στο υπέδαφος, προκαλεί παρόλα αυτά σοβαρές διαταραχές στην επιφάνεια.

4.5. Σταθερότητα, αντίσταση και ευστάθεια

Η φυσική διαταραχή αποτελεί αναπόσπαστο μέρος της κανονικής λειτουργίας όλων των οικοσυστημάτων, πλην όμως αυτά διαφέρουν, ανάλογα με τον βαθμό της σταθερότητας και της ευστάθειας την οποία κάθε φορά επιδεικνύουν. Άλλωστε, τόσο η σταθερότητα, όσο και η ευστάθεια αποτελούν τις λέξεις κλειδιά για τον τρόπο με τον οποίο τα συστήματα αυτά θα ανταποκριθούν στις ανθρώπινες παρεμβάσεις και στις φυσικές διαταραχές.

Σταθερότητα (stability) είναι η **τάση ή το μέτρο ενός οικοσυστήματος να φτάσει και να διατηρηθεί σε μια κατάσταση ισορροπίας, είτε αυτή είναι μια μόνιμη και σταθερή κατάσταση, είτε αυτή αποτελεί μια σταθερή ταλάντωση, αντιμετωπίζοντας μια διαταραχή**. Εάν το σύστημα είναι άκρως σταθερό, τότε ανθίσταται στην εκκίνηση από μια σταθερή κατάσταση, και εάν είναι διαταραγμένο, ανακάμπτει τάχιστα.

Η σταθερότητα δύναται να είναι τοπική αλλά και καθολική. Ως **τοπική σταθερότητα** χαρακτηρίζεται η τάση ενός συστήματος να επιστρέφει στην αρχική του κατάσταση, όταν έχει ήδη υποστεί μια μικρή διαταραχή. Διάκενα δασών τα οποία αναδασώνονται με τα ίδια είδη δένδρων που περιβάλλουν το διάκενο, θεωρούνται ως απλά παραδείγματα της τοπικής σταθερότητας. **Καθολική σταθερότητα** θεωρούμε εκείνη την τάση του οικοσυστήματος να επανέλθει στην αρχική του κατάσταση, όταν όμως έχει υποστεί μια μεγάλης κλίμακας διαταραχή. Τα δάση των ευκαλύπτων της Αυστραλίας και τα δάση των αειφυλλων της Καλιφόρνιας (chaparral), τα οποία επιστρέφουν τάχιστα στην αρχική τους κατάσταση και την χλωριδική τους σύνθεση αμέσως μετά την φυσική πυρκαγιά, αντιπροσωπεύουν κλασσικά παραδείγματα της καθολικής σταθερότητας. Τα συστήματα αυτά εμφανίζουν χαμηλή μεταβλητότητα και ισχυρή αντίσταση στις αλλαγές.

Τα οικοσυστήματα τα θεωρούμενα ως τα πλέον ανθεκτικά στις διαδοχικές αλλαγές, έχουν να παρουσιάσουν μια χαρακτηριστικά μεγάλη βιοτική δομή, όπως π.χ. τα δένδρα, τα οποία αποθηκεύουν στην ιστάμενη βιομάζα, ταυτόχρονα, θρεπτικά στοιχεία αλλά και ενέργεια. Ένα δάσος είναι σχετικά ανθεκτικό σε μια διαταραχή. Μπορεί και αντεπεξέρχεται περιβαλλοντικές διαταραχές όπως είναι, οι απότομες θερμοκρασιακές αλλαγές, η ξηρασία, και οι επιδρομές των εντόμων. Για παράδειγμα, ένα όψιμος ανοιξιότικος παγετός μπορεί να θανατώσει τα νέα φύλλα των δένδρων, αλλά το δάσος για να αντικαταστήσει την χαμένη ανάπτυξη των φύλλων αντλεί από τα ενεργειακά του αποθέματα. Τουναντίον, εάν το δάσος υποστεί μεγάλης κλίμακας διαταραχή, είτε λόγω υλοτομικών επεμβάσεων, είτε λόγω φυσικής πυρκαγιάς, η επιστροφή του στην αρχική κατάσταση θα είναι αργή. Το σύστημα εμφανίζει χαμηλή ελαστικότητα (ανάκαμψη).

Τα δύο συστατικά της σταθερότητας αποτελούν η αντίσταση και η ευστάθεια. Η **αντίσταση** (resistance) περιγράφει την ικανότητα ενός οικοσυστήματος να αποφεύγει τις μεταβολές, όταν επισυμβεί ένας συγκεκριμένος τύπος, συχνότητα ή μέγεθος διαταραχής (Begon *et al.* 1986). Η **ευστάθεια ή ελαστικότητα** (resilience) περιγράφει την ταχύτητα με την οποία ένα οικοσύστημα επιστρέφει στην προ της διαταραχής κατάσταση, αφού έχει ήδη υποστεί κάποια μεταβολή και αποτελεί το μέτρο της ικανότητας του οικοσυστήματος να απορροφά αλλαγές και να παραμένει ακόμη αμετάβλητο. Είναι δηλαδή η ευστάθεια, **η ικανότητα του οικοσυστήματος να διατηρεί την δομή του και το πρότυπο συμπεριφοράς του στην εμφάνιση μιας διαταραχής**. Ασφαλώς, ελαστικότητα δεν σημαίνει υψηλή σταθερότητα των καθέκαστα πληθυσμών του οικοσυστήματος. Άλλωστε, οι πληθυσμοί μέσα στο οικοσύστημα δύνανται ευρέως να αυξομειώνονται, ανταποκρινόμενοι στις περιβαλλοντικές αλλαγές. Το σύστημα μπορεί να παρουσιάζει υψηλού επιπέδου ευστάθεια, να εμφανίζει όμως χαμηλή σταθερότητα.

Στη συνέχεια παρατίθεται ένα παράδειγμα για να αντιληφθούμε καλύτερα τα όσα παραπάνω εκθέσαμε. Σε ένα μικτό δάσος ελάτης και οξιάς της Βόρειας Αμερικής, οι πληθυσμοί εντόμων τα οποία προσβάλλουν την ερυθρελάτη (spruce budworm) αυξάνονται τάχιστα κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες, διαφεύγουν του ελέγχου από τους θηρευτές ή τα παράσιτα και τρέφονται από την οξιά, νεκρώνοντας πολλά άτομα αυτής, αφήνουν όμως άθικτα τα άτομα της ελάτης και της σημύδας, τα οποία δεν προσβάλλονται από αυτά. Μετά την κατάρρευση του πληθυσμού του εντόμου, αφού αυτά ήδη εξάντλησαν τα αποθέματα τροφής, επανεμφανίζονται νέα άτομα οξιάς και αποκτούν τη μορφή πυκνών, μικτών με ελάτη και σημύδα, συστάδων. Η οξιά, μεταξύ των εξάρσεων των επιδημιών των εντόμων, ανταγωνίζεται ικανοποιητικά την ελάτη και τη σημύδα, κατά την διάρκεια όμως αυτών, τα τελευταία είδη ευνοούνται εις βάρος της οξιάς. Οι αντιδράσεις αυτές μεταξύ των πληθυσμών των εντόμων, της οξιάς της ελάτης και της σημύδας διατηρούν την ομοιότητα του συστήματος. Το μικτό δάσος ελάτης – οξιάς είναι ευσταθές, παρότι τα πληθυσμιακά του στοιχεία εμφανίζουν χαμηλή σταθερότητα (Smith 1992).

Οι προσπάθειες των ανθρώπων να αντιπαρατεθούν με τις φυσικές διαταραχές με σκοπό να ελαττώσουν την ποικιλότητα στα φυσικά συστήματα μπορούν να εμπλακούν με τις διαταραχές της φύσης και να ελαττώσουν την μεταβλητότητα στα φυσικά (οικο)συστήματα, η οποία μπορεί να πυροδοτήσει ή να δημιουργήσει νέα απρόβλεπτα προβλήματα. Για παράδειγμα, οι ψεκασμοί και τα άλλα μέσα, ενώ αρχικά ελαττώνουν τους πληθυσμούς των εντόμων, στη συνέχεια όμως επιτρέπουν την οικοδόμηση και την παραμονή του φυλλώματος σε μεγάλες περιοχές, παρέχοντας εκείνες τις συνθήκες για μια τεράστια έκρηξη της επιδημίας (μελλοντική προσβολή). Συσσώρευση καύσιμης

ύλης επίσης, η οποία θα μπορούσε να είχε καεί σε μικρές, επιφανειακές πυρκαγιές, δημιουργεί συνθήκες για την εκδήλωση καταστροφικών πυρκαγιών, μεγάλης έκτασης.