

Κεφάλαιο Τρίτο

Αύξηση και έλεγχος πληθυσμών

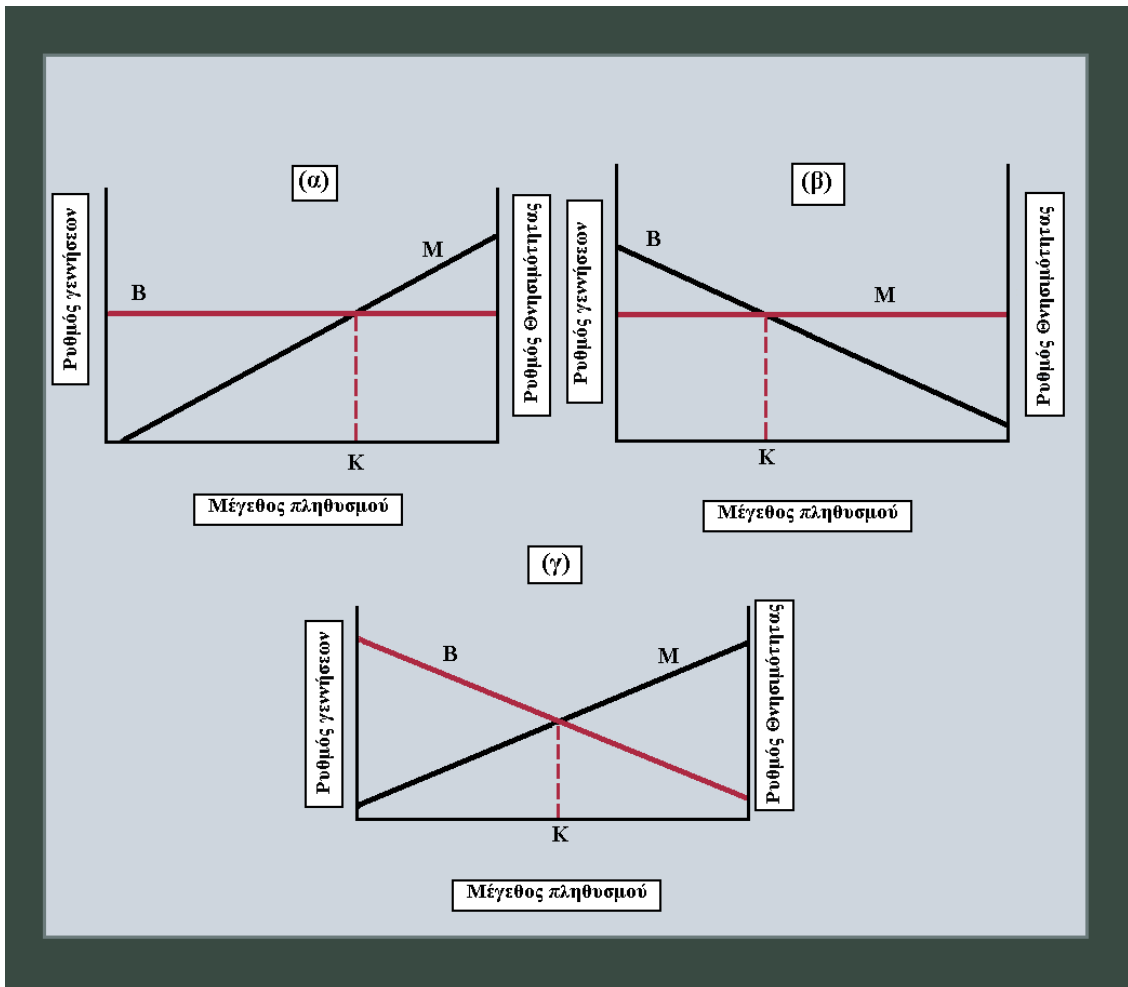
3.1. Γενικά

Η θνησιμότητα και η γεννητικότητα αποτελούν, όπως διαπιστώσαμε στο προηγούμενο κεφάλαιο, τις δύο μείζονες δυνάμεις που επηρεάζουν την αύξηση του πληθυσμού. Εάν οι γεννήσεις ξεπεράσουν τους θανάτους, τότε ο πληθυσμός αυξάνεται, εάν οι γεννήσεις εξισωθούν με τους θανάτους, τότε ο πληθυσμός παραμένει ο ίδιος. Τέλος, εάν οι θάνατοι ξεπεράσουν τις γεννήσεις, ο πληθυσμός οδηγείται σε εξάλειψη. Μια επιπρόσθετη επίδραση στην αύξηση του πληθυσμού αποτελεί και η μετανάστευση, είτε αυτή εμφανίζεται με τη μορφή της εισροής νέων ατόμων σε ένα πληθυσμό (immigration), είτε με την αποχώρηση και το διασκορπισμό των ατόμων από ένα πληθυσμό (emigration).

Κανένας όμως πληθυσμός δεν συνεχίζει να αυξάνεται απεριόριστα. Ακόμη και εκείνοι οι πληθυσμοί, οι οποίοι επιδεικνύουν μια εκθετική αύξηση, αντιμετωπίζουν στο τέλος τα όρια του περιβάλλοντος. Οι περισσότεροι από τους πληθυσμούς όμως, δεν συμπεριφέρονται με εκθετικό τρόπο. Έτσι, καθώς η πυκνότητα του πληθυσμού αυξάνει, οι αλληλεπιδράσεις ανάμεσα στα μέλη του πληθυσμού και η διαθεσιμότητα των πόρων καταλήγουν σε μια αυξημένη θνησιμότητα ή σε μια ελαττωμένη γεννητικότητα ή και σε αμφότερα τα φαινόμενα. Αντιθέτως, όταν ο πληθυσμός φθίνει και πέσει κάτω από την πυκνότητα, το περιβάλλον είναι ικανό να τον υποστηρίξει, η θνησιμότητα να μειωθεί, η γεννητικότητα να αυξηθεί και ο πληθυσμός να αυξηθεί (**Εικόνα 3.1**).

Συνεπαγόμενη με την έννοια του ελέγχου του πληθυσμού είναι και η εξάρτηση από την πυκνότητα. Τα εξαρτώμενα από την πυκνότητα αποτελέσματα επηρεάζουν ένα πληθυσμό σε αναλογία με το μέγεθός του. Έτσι, σε κάποιο χαμηλό επίπεδο πυκνότητας δεν παρατηρείται καμία αλληλεπίδραση. Πάνω από το σημείο αυτό, όσο ο πληθυσμός καθίσταται μεγαλύτερος, τόσο μεγαλύτερη γίνεται και η αναλογία των καθέκαστα ατόμων που επηρεάζονται. Οι μηχανισμοί της εξάρτησης από την πυκνότητα δρουν, κατά μεγάλο μέρος, μέσω των περιβαλλοντικών ελλείψεων και του ανταγωνισμού για

τους πόρους. Εάν τα αποτελέσματα μιας συγκεκριμένης επίδρασης δεν μεταβάλλονται αναλογικά με την πυκνότητα του πληθυσμού, ή εάν η αναλογία των προσβαλλόμενων ατόμων είναι η ίδια για οποιαδήποτε πυκνότητα, τότε η επίδραση είναι **πυκνοανεξάρτητη**.



Εικόνα 3.1. (α) Οι ρυθμοί γεννήσεων είναι ανεξάρτητοι της πυκνότητας του πληθυσμού, όπως φαίνεται με την ευθεία γραμμή, η οποία, καθώς ο πληθυσμός αυξάνει, παραμένει χωρίς αλλαγή και ο ρυθμός θανάτων αυξάνει με την αύξηση των πληθυσμών. Όσο μάλιστα το B ξεπερνάει το M, τόσο ο πληθυσμός αυξάνει με κατεύθυνση τη χωροϊκανότητα (K). Στο K ο πληθυσμός φτάνει σε κατάσταση ισορροπίας, όπου και διατηρείται με αυξημένη την θνησιμότητα. (β) Η κατάσταση αντιστρέφεται. Το M είναι ανεξάρτητο της πυκνότητας του πληθυσμού και φθίνει με την αύξηση της πυκνότητας μέχρι όπου ο πληθυσμός φτάσει στο K. Στο σημείο αυτό το σημείο ισορροπίας διατηρείται από ένα μειωνόμενο ρυθμό γεννήσεων. (γ) Αμφότερα τα B και M είναι πυκνοεξαρτημένα και ο πληθυσμός ισορροπεί, όταν ο ρυθμός γεννήσεων εξισώνεται με το ρυθμό θανάτων. Διακυμάνσεις σε κάθε έναν από αυτούς παρουσιάζουν την τάση ώστε ο πληθυσμός να διατηρηθεί στο σημείο ισορροπίας ή κοντά σε αυτό και επηρεάζουν την πυκνότητα του πληθυσμού. Έτσι, εάν αυξηθεί ο ρυθμός των γεννήσεων, τότε θα αυξηθεί και ο ρυθμός θνησιμότητας.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

3.2. Η δυναμική της αύξησης

Ο ρυθμός με το οποίο οι πληθυσμοί μεταβάλλονται μπορεί να εκτιμηθεί από τον καθαρό αναπαραγωγικό ρυθμό, όπως αυτός καθορίστηκε από τον πίνακα γονιμότητας, στο **Δεύτερο Κεφάλαιο**. Όπως είδαμε άλλωστε, ο **καθαρός αναπαραγωγικός ρυθμός**, (R_0), είναι ο αναμενόμενος αριθμός των θηλυκών απογόνων, τους οποίους ένα νεογέννητο θηλυκό αναμένεται να παράγει στη διάρκεια του βίου του, με την προϋπόθεση βέβαια, ότι θα υπάρξουν ξεχωριστές γενεές.

Πολλοί πληθυσμοί, στους οποίους περιλαμβάνονται τα ασπόνδυλα, τα φυτά και όλα τα σπονδυλωτά, έχουν επικαλυπτόμενες γενεές. Η μητρική γενεά συνεχίζει να συμβάλλει στην αύξηση του πληθυσμού, μολονότι αυτό γίνεται με ολοένα μειωνόμενο ρυθμό, ενώ οι απόγονοί της θεωρούνται αναπαραγωγικοί οργανισμοί. Στην περίπτωση αυτή πρέπει να μετατρέψουμε το χρόνο της γενεάς T σε μέσο χρόνο ακολουθίας της γενεάς T_c , προσθέτοντας την παραγωγή της ηλικίας (x) και τον αριθμό των αναμενόμενων απογόνων, οι οποίοι παράγονται ανά ηλικία ($I_x m_x$), ώστε για να δώσουμε την συνολική σταθμική ηλικία, όπως ακριβώς είδαμε στους **Πίνακες 2.1 και 2.2**. Η συνολική αυτή σταθμική ηλικία διαιρούμενη με τον καθαρό αναπαραγωγικό ρυθμό (R_0), μας δίνει το **μέσο χρόνο ακολουθίας της γενεάς**, (T_c). Για το κόκκινο ελάφι ο μέσος χρόνος γενεάς είναι 5,67 έτη, και για το λευκοστεφές σπουργίτι αυτός είναι 1,8 έτη. Το κόκκινο ελάφι παράγει 1,32 απογόνους, με ένα μέσο όρο 5,67 έτη και το λευκοστεφές σπουργίτι παράγει 1,04 απογόνους, σε ένα μέσο όρο 1,8 έτη.

Επειδή είναι πολύ πιο χρήσιμο να υπολογίσουμε την αύξηση του πληθυσμού ανά έτος, παρά ανά γενεά, μετατρέπουμε το R_0 σ' ένα **ετήσιο περατό ρυθμό αύξησης**, ο οποίος διεθνώς χαρακτηρίζεται από το λ της Ελληνικής αλφαβήτου και φέρεται με τον μαθηματικό τύπο(3.1).

$$\lambda = R_0^{1/T_c} \quad (3.1)$$

Για το κόκκινο ελάφι ο ετήσιος ρυθμός αύξησης είναι:

$$\lambda = 1,32^{1/5,67}$$

$$\lambda = 1,32^{0,176} = 1,05$$

και για το λευκοστεφές σπουργίτι ο ετήσιος ρυθμός αύξησης είναι 1,02 (**Πίνακας 3.1**).

Πίνακας 3.1. Πίνακας γονιμότητας για τα θηλυκά του λευκοστεφής σπουργιτιού.

<i>Παράμετροι</i>	Κόκκινο ελάφι	Λευκοστεφές σπουργίτι
T_c	5,67	1,800
R_0	1,316	1,042
$R = \lambda$	1,05	1,023
r	0,048	0,022

Ας σημειωθεί ότι ο ετήσιος ρυθμός αύξησης είναι χαμηλότερος από τον ρυθμό αύξησης της γενεάς.

Όταν $R = \lambda = 1$, τα θηλυκά αντικαθιστούν το εαυτό τους και ο πληθυσμός παραμένει ο ίδιος. Όταν το λ είναι μεγαλύτερο από το 1, ο πληθυσμός αυξάνεται. Το πόσο γρήγορα αυτός αυξάνεται, προκύπτει από το πόσο περισσότερο το λ ξεπερνάει το 1. Οι πληθυσμοί του κόκκινου ελαφιού και του λευκοστεφούς σπουργιτιού, όπως προκύπτει και από τους πίνακες βιολογικού κύκλου, αυξάνονται με αργό ρυθμό.

3.3. Μορφές αύξησης

Η αύξηση του πληθυσμού σε συνάρτηση με το χρόνο, παρουσιάζεται συνήθως, είτε με τη μορφή της καμπύλης σχήματος **S**, είτε με την καμπύλη του σχήματος **J**. Εννοείται ότι υπάρχουν και άλλες μορφές, οι οποίες, είτε είναι ενδιάμεσες από αυτές, είτε είναι παραλλαγές αυτών.

Σύμφωνα με τη μορφή αύξησης του σχήματος **J**, στην αρχή ο πληθυσμός αυξάνεται με βραδύ ρυθμό. Στη συνέχεια, ακολουθεί μία ταχύτατη αύξηση, μέχρις ότου ένας από τους παράγοντες που ελέγχουν την αύξηση να καταστεί απότομα περιοριστικός. Η μορφή αυτή μαθηματικά εκφράζεται από τον τύπο (3.2):

$$dN/dt = rN \text{ με ορισμένο όριο επί } N \quad (3.2)$$

Όπου: r είναι ένας στιγμιαίος συντελεστής αύξησης του πληθυσμού.

Στη μορφή αύξησης του σχήματος **S** παρατηρούμε μια αργή αύξηση στην αρχή, η οποία ακολουθείται από μια ταχύτατη αύξηση, ώσπου ένας ή περισσότεροι παράγοντες αρχίσουν να δρουν περιοριστικά, οπότε επέρχεται στο ρυθμό αύξησης σταθερότητα. Η μαθηματική έκφραση της μορφής αυτής δίδεται από την σχέση (3.3):

$$dN/dt = rN (K - N/K) \quad (3.3)$$

Το ανώτατο όριο αύξησης, το οποίο υποδηλώνεται με τη σταθερά **K**, είναι το ανώτερο ασυμπτωματικά επίπεδο της σιγμοειδούς καμπύλης, και ονομάζεται **χωροϊκανότητα** (carrying capacity)¹.

Στη μορφή αύξησης του σχήματος **J** πιθανώς να μην υπάρχει επίπεδο ισορροπίας, αλλά το όριο επί του N αντιπροσωπεύει το ανώτατο όριο, το οποίο επιβάλλει το περιβάλλον.

Η χωροϊκανότητα δεν είναι σταθερή, δηλαδή δεν παραμένει στο αυτό επίπεδο, ακόμη και όταν ο πληθυσμός συμπληρώσει την αύξησή του. Τουναντίον, αυτή μπορεί να κυμαίνεται ανάλογα με τις μεταβολές, περιοδικές ή μη, του βιότοπου και των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού ή μεταξύ του υπόψη πληθυσμού

¹ Στη Λιβαδοπονία ο όρος *carrying capacity*, αποδόθηκε (Biswell και Λιάκος 1982) ως *βοσκοϊκανότητα* και ορίζεται ως «ο αριθμός των ζώων κατά μονάδα επιφανείας, τα οποία δύνανται να βόσκουν και παράγουν το μέγιστο δυνατό επί ένα ορισμένο χρονικό διάστημα άνευ βλάβης του λιβαδιού και των λοιπών φυσικών πόρων».

και των λοιπών πληθυσμών άλλων ειδών. Συνήθως, οι διακυμάνσεις του πληθυσμού είναι εποχιακές ή ετήσιες. Συμβαίνει όμως να παρατηρούνται και τυχαίες διακυμάνσεις. Γενικά, όσο μικρότερη είναι η ποικιλομορφία της βιοκοινότητας, τόσο εντονότερες οι διακυμάνσεις των πληθυσμών.

3.3.1. Η εκθετική αύξηση

Η γενική εξίσωση για την αύξηση ενός πληθυσμού είναι:

$$N_t = N_0 \lambda^t \quad (3.4)$$

Όπου: N_t είναι το μέγεθος του πληθυσμού σε δεδομένη χρονική στιγμή στο μέλλον,
 N_0 είναι ο αρχικός πληθυσμός, και
 λ είναι ετήσιος ρυθμός αύξησης.

Πίνακας 3.2. Εκθετική αύξηση ενός υποθετικού πληθυσμού $N_t = N_0 R^t$, $N = 100$

Έτος	$\lambda = 1,51$	$\lambda = 1,32$	$\lambda = 1,04$	$\lambda = 0,887$
0	100	100	100	100
1	151	132	104	89
2	228	174	108	79
3	344	230	112	70
4	519	304	117	62
5	785	400	122	55
6	1185	529	126	48
7	1789	689	132	43
8	2702	922	136	38
9	4081	1216	142	34
10	6162	1606	148	30

Για τον καθορισμό της αύξησης του πληθυσμού του κόκκινου ελαφιού, για παράδειγμα, θα πρέπει να αρχίσουμε από ένα αρχικό πληθυσμό με $N_0 = 100$ και $\lambda = 1,05$.

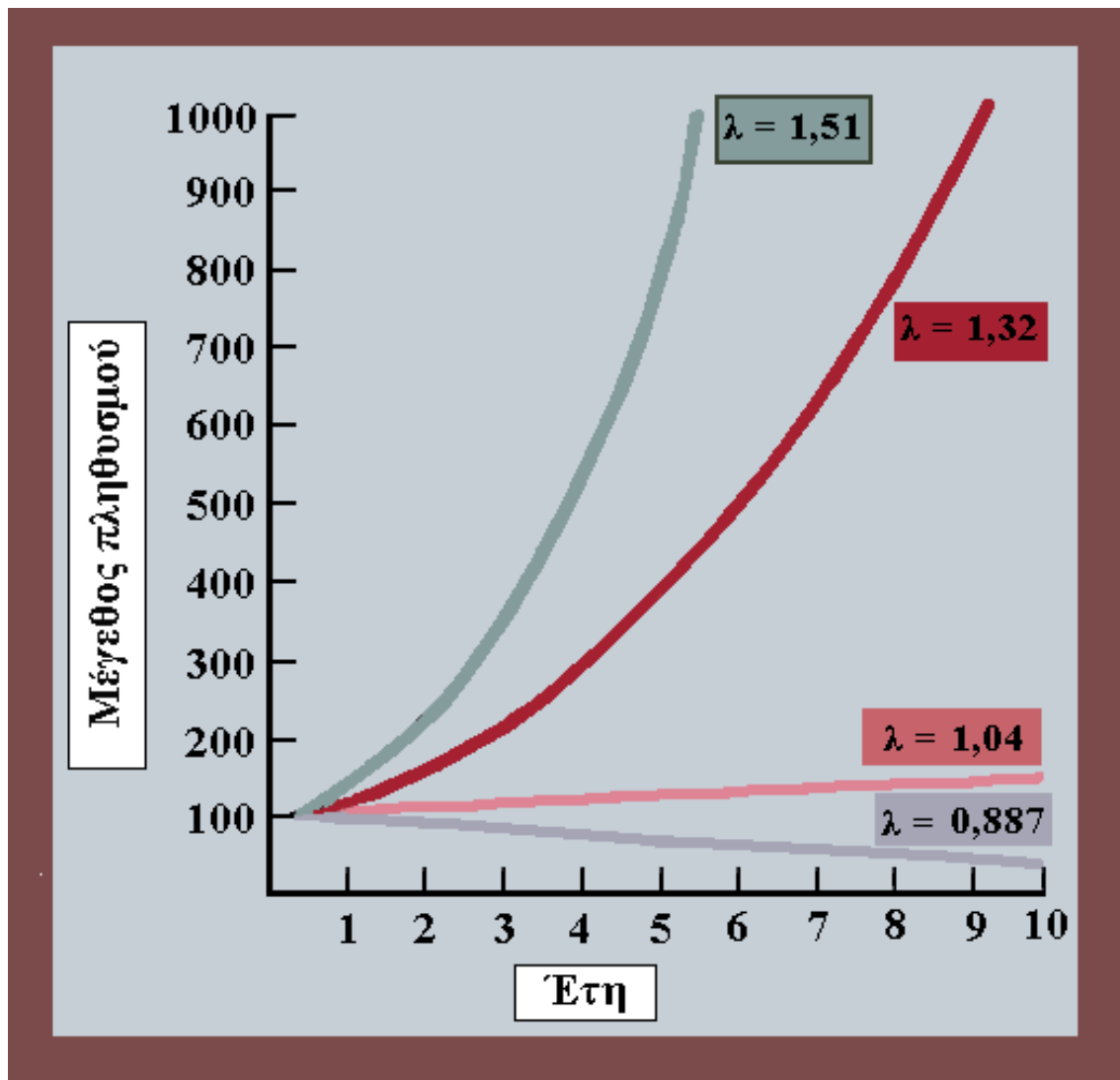
Η εξίσωση (3.4) μπορεί να γίνει:

$$N_{t+1} = N_t \lambda \quad (3.5)$$

ή πιο απλά:

$$N_t = N_0 \lambda^t \quad (3.6)$$

στην οποία το λ υψώνεται στη δύναμη του κατάλληλου χρονικού διαστήματος. Για παράδειγμα, $N_2 = N_0 \lambda^2$. Κάποιοι ρυθμοί αύξησης δίδονται στον **Πίνακα 3.2**.



Εικόνα 3.2. Εκθετική αύξηση για τέσσερις υποθετικούς πληθυσμούς με διαφορετικές τιμές λ .

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Εάν υπάρχει έλλειψη επαρκών δεδομένων για να σχηματισθεί ο πίνακας γονιμότητας, μπορούμε, από τον πίνακα του βιολογικού κύκλου, να εκτιμήσουμε τον ετήσιο ρυθμό αύξησης (λ), λαμβάνοντας τον λόγο των αριθμών σε διαδοχικά χρονικά διαστήματα, με την εξασφάλιση βέβαια, ότι μπορούμε να πάρουμε επαρκή απογραφικά δεδομένα, μετά από την μετατροπή της εξίσωσης (3.4), και αφού πρώτα λύσουμε ως προς το λ :

$$\lambda = N_{t+1} / N_t \quad (3.7)$$

Για παράδειγμα, μια αγέλη ελαφιών *Carriacus macrotis* στο Κολοράντο, παρουσίασε για τρία έτη ετήσιους πληθυσμούς που αποτελούνταν από 10.449, 10.702 και 11.153 άτομα, για τα τρία έτη αντίστοιχα. Στην περίπτωση αυτή το λ θα είναι $N_2/N_1 = 10.702 / 10.449 = 1,02$ και $N_3/N_2 = 11.153 / 10.702 = 1,04$.

Η εξίσωση (3.5) περιγράφει ένα πληθυσμό ο οποίος αυξάνει εκθετικά, όπως ακριβώς συμβαίνει με τον ανατοκισμό. Μιας τέτοιας μορφής αύξηση μπορεί να συμβεί,

με την προϋπόθεση το λάμδα να είναι μεγαλύτερο από τη μονάδα, το περιβάλλον να παραμένει σταθερό και να υπάρχουν επαρκείς πόροι. Εάν τα παραδείγματα της εκθετικής αύξησης του Πίνακα 2.2 μεταφερθούν στο διάγραμμα της Εικόνας 3.2, θα παρατηρήσουμε ότι τα σχήματα των καμπυλών μεταβάλλονται με την τιμή του λάμδα. Όσο το λάμδα έρχεται εγγύτερα προς τη μονάδα, τόσο καθυστερεί η αύξηση. Ο πληθυσμός με την τιμή του $\lambda = 1,04$, μόλις και μετά βίας αντικαθιστά τον εαυτό του, και ο πληθυσμός με την τιμή κάτω από τη μονάδα μάλλον φθίνει, παρά αυξάνεται εκθετικά.

Αυτές οι καμπύλες της αύξησης υποδηλώνουν πολλά χαρακτηριστικά της αύξησης των πληθυσμών. Επηρεάζονται από την κληρονομικότητα και τα χαρακτηριστικά της ιστορίας της ζωής τους, όπως είναι η ηλικία στην αρχή της αναπαραγωγικής τους ικανότητας, ο αριθμός των παραγόμενων νέων ατόμων, η επιβίωση των νέων και το μήκος της αναπαραγωγικής περιόδου.

Η αύξηση ενός πληθυσμού μπορεί να γίνεται μ' ένα εκθετικό ρυθμό μέχρι που κάποια χρονική στιγμή, η αύξηση θα υπερκεράσει την ικανότητα του περιβάλλοντος να την στηρίξει. Έτσι, ο πληθυσμός αυτός για λόγους λιμού, ασθeneιών ή μετανάστευσης, μειώνεται απότομα. Ακολούθως, αυτός είναι δυνατόν, ξεκινώντας από ένα χαμηλό σημείο, είτε να ανακάμψει, για να ξαναπεράσει σε μια άλλη φάση εκθετικής αύξησης, είτε να φτάσει μέχρι του σημείου της εξαφάνισης, είτε τέλος, να ανακάμψει αλλά να κυμαίνεται σε κάποιο επίπεδο που θα είναι όμως, πολύ πιο κάτω από το υψηλό επίπεδο που κάποτε έφτασε.

Η εκθετική καμπύλη ή η καμπύλη σχήματος J, είναι χαρακτηριστική για κάποιους ασπόνδυλους ή σπονδυλωτούς πληθυσμούς, οι οποίοι εισέρχονται σ' ένα νέο ή ένα μη πλήρες περιβάλλον. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα της καμπύλης εκθετικής αύξησης αποτελεί και το παράδειγμα της ανόδου και της πτώσης του ανθρώπινου πληθυσμού στη νοτιοδυτική Δυτικής Virginia (Εικόνα 3.3). Η αύξηση ανάμεσα στα έτη 1830 και 1950 ήταν εκθετική. Στη δεκαετία 1950 έως 1960 ο πληθυσμός έπεσε δραματικά και, αν εξαιρέσουμε την αύξηση ανάμεσα στο 1970 και 1980, η πτώση συνεχίστηκε μέχρι το 1990. Η πτώση δημιούργησε μια καμπύλη τυπική για ένα πληθυσμό, ο οποίος ξεπερνάει την χωροϊκανότητα του περιβάλλοντος. Η αύξηση σταματάει αιφνιδίως και πέφτει απότομα, εν όψει της περιβαλλοντικής υποβάθμισης. Καθώς τα αποθέματα του άνθρακα μειώθηκαν και οι προερχόμενες από την εξόρυξη αυτού εκτάσεις κατέστησαν άχρηστες για άλλες δραστηριότητες και χρήσεις, έφτασε το πρώτο κύμα της εσωτερικής μετανάστευσης.

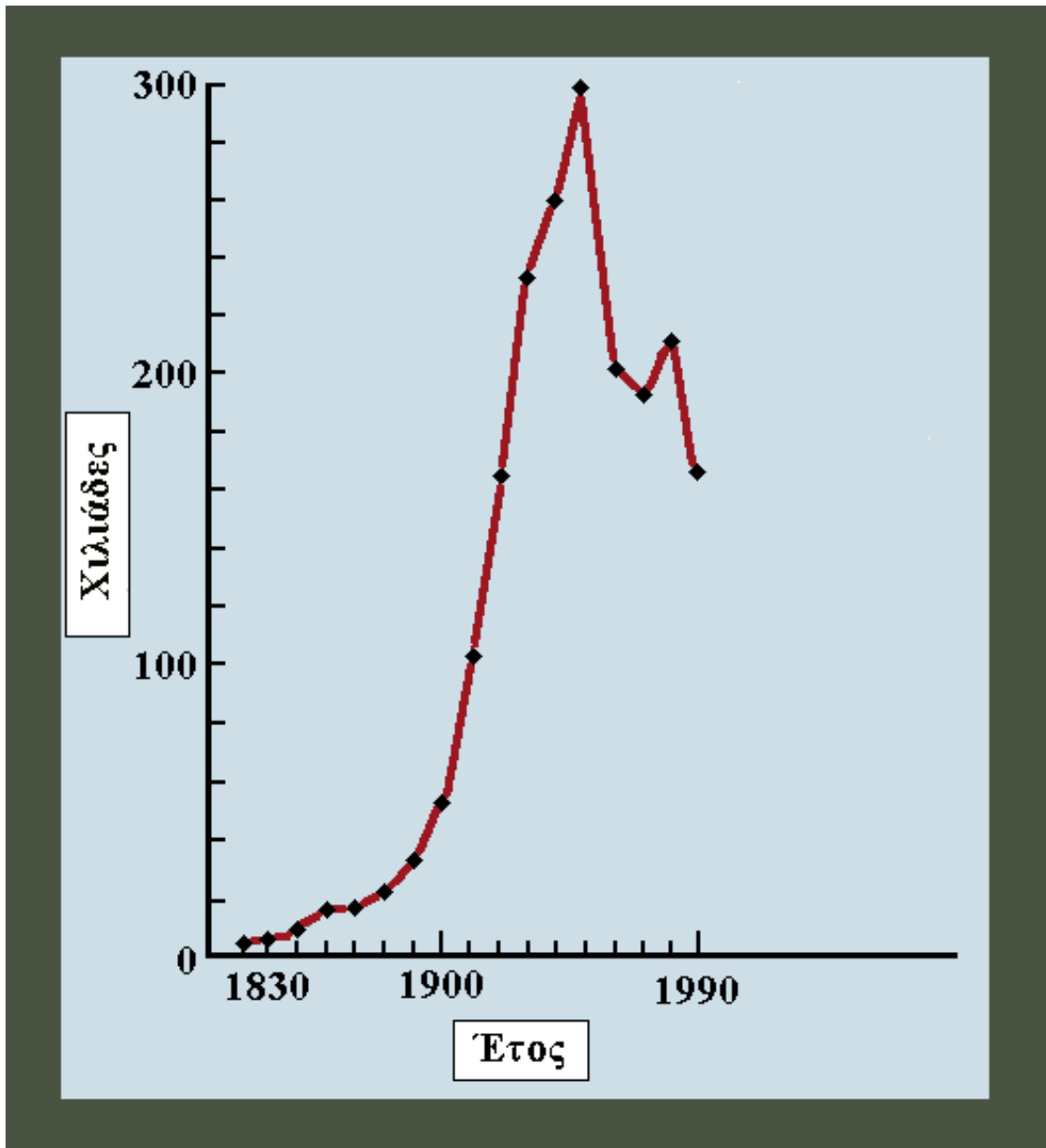
Παγκοσμίως, οι ανθρώπινοι πληθυσμοί υπόκεινται στην εκθετική αύξηση. Κάποια δυτικά κράτη παρουσιάζουν μια μηδενική αύξηση ή μια μέτρια πληθυσμιακή πτώση, αλλά οι περισσότερες χώρες του Τρίτου Κόσμου, στην Αφρική, την Ασία και τη Λατινική Αμερική υφίστανται ρυθμούς αύξησης της τάξης του 1,8 έως 2,9% και ήδη, το περιβάλλον αδυνατεί να στηρίξει τέτοιους τεράστιους πληθυσμούς.

Τελικά, με τον ένα ή τον άλλο τρόπο (έλεγχος των γεννήσεων, πόλεμος, πείνα, ασθένειες, ή ομαδική μετανάστευση), οι πληθυσμοί αυτοί θα μειωθούν απότομα, διότι **κανένα περιβάλλον δεν μπορεί να στηρίξει στο διηνεκές και με αειφορικό τρόπο μια εκθετική αύξηση.**

3.3.2. Ο ρυθμός της αύξησης

Ο ετήσιος (πεπερασμένος, μετρήσιμος) ρυθμός αύξησης (λ), είναι δυνατό να εκφραστεί επίσης, και ως ρυθμός της αύξησης, (r), ο οποίος θεωρείται και περισσότερο κοινόχρηστος στις πληθυσμιακές μελέτες. Ο ρυθμός της αύξησης

επιτυγχάνεται εάν πάρουμε τον λογάριθμο του λ . Συνεπώς, για το κόκκινο ελάφι έχουμε $r = \log_n 1,05 = 0,048$ και για το λευκοσκεπές σπουργίτι έχουμε $r = 0,022$. Το λ λοιπόν, συχνά εκφράζεται και ως e^r , όπου e είναι η βάση του φυσικού λογάριθμου, 2,71828, Έτσι, για το κόκκινο ελάφι $e^r = 2,71828^{0,048} = 1,049 = \sim 1,05$.



Εικόνα 3.3. Καμπύλη αύξησης πληθυσμού για τέσσερις νομούς της νοτιοδυτικής Δυτικής Virginia η οικονομία των οποίων ήταν εξαρτημένη από τον άνθρακα.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Με τη μέθοδο αυτή, ο καθορισμός του r καταλήγει μόνο σε μια προσέγγιση του πραγματικού ρυθμού της αύξησης. Για τον καθορισμό της τιμής (r_m), που είναι και ο εγγενής (πραγματικός) ρυθμός της αύξησης, απαιτείται ένας περισσότερο περίπλοκος μαθηματικός υπολογισμός.

Ο ρυθμός της αύξησης εξαρτάται από τον εκθετικό ρυθμό με τον οποίο ο πληθυσμός αυξάνει, εάν αυτός εμφανίζει μια σταθερή κατανομή ηλικιών, σύμφωνη με τις τρέχουσες παραμέτρους, όπως αυτές της ηλικίας, της επιβίωσης και της γονιμότητας των πινάκων του βιολογικού κύκλου. Αυτός εξαρτάται επίσης, από την μέση επιβίωση

και τη μέση γονιμότητα, σε κάθε ηλικία του πληθυσμού. Επειδή σπάνια η δομή των ηλικιών είναι σταθερή και επειδή η επιβίωση και η γονιμότητα είναι παράμετροι οι οποίες ποικίλουν μέσα στο χρόνο, το r , όπως και το λ , αντανακλούν το παρελθόν και όχι το παρόν.

Εν πάση περιπτώσει όμως, η χρήση του έχει και πλεονεκτήματα. Όταν η αύξηση του πληθυσμού μετράται ως r , έχει την ίδια αξία με τον ισοδύναμο ρυθμό της πληθυσμιακής μείωσης. Ας θεωρήσουμε λοιπόν, ένα πληθυσμό που μειώνεται με $\lambda = 0,887$. Εάν ο πληθυσμός αυξανόταν με το ίδιο ρυθμό, τότε η τιμή του λ θα ήταν 1,127. Θα πρέπει να παραδεχθούμε λοιπόν, ότι είναι κάπως παράξενο το $\lambda = 0,887$ να είναι το αντίθετο του $\lambda = 1,127$, ενώ είναι πολύ εύκολο να δούμε τη διασύνδεση μεταξύ $r = +0,120$ και $r = -0,120$. Συνεπώς, το r επιτρέπει μια άμεση σύγκριση των ρυθμών και μετατρέπει εύκολα τη μια μορφή σε μια άλλη. Επιπρόσθετα, το r επιτρέπει και τον υπολογισμό του χρόνου διπλασιασμού.

Χρόνος διπλασιασμού είναι το χρονικό διάστημα το οποίο χρειάζεται ένας πληθυσμός έτσι ώστε, από μια δοθείσα βάση, να διπλασιάσει το μέγεθός του. Συνεπώς, εάν ο λόγος N_t / N_0 είναι 2, τότε $e^{rt} = 2$, $rt = \log_n = 0,6931$. Διαπιστώνουμε λοιπόν, ότι ο χρόνος διπλασιασμού είναι $0,6931 / r$. Ο χρόνος διπλασιασμού για τον πληθυσμό του κόκκινου ελαφιού είναι $0,6931/0,049$ ή 14 έτη, και για το λευκοσκεπές σπουργίτι είναι 31 έτη. Η ίδια μέθοδος χρησιμοποιείται και για τον καθορισμό του χρόνου διπλασιασμού των ανθρώπινων πληθυσμών.

Με ένα μέρος του μυστηρίου να αφαιρείται από το r , εφεξής έτσι θα χρησιμοποιείται ο όρος. Για την παρουσίαση της εκθετικής αύξησης στους όρους του r , η εξίσωση (3.4) θα μετασχηματίζεται στην **εξίσωση (3.8)**:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (3.8)$$

Έτσι, για το κόκκινο ελάφι και για το χρόνο $t = 2$, αφού υποθέσουμε ότι ο αρχικός πληθυσμός $N_0 = 100$, η εξίσωση (3.5) γίνεται:

$$N_0 = 100 (2,71828^{0,048}) \\ = (2,71828^{0,192}) = 121$$

3.3.3. Η λογιστική αύξηση

Για τους πληθυσμούς που βρίσκονται σ' ένα πραγματικό κόσμο, το περιβάλλον δεν είναι πάντα σταθερό και οι πόροι ασφαλώς δεν είναι απεριόριστοι. Καθώς η πυκνότητα ενός πληθυσμού αυξάνεται, αυξάνεται ωσαύτως και ο ανταγωνισμός των μελών του για την αναζήτηση διαθέσιμων πόρων. Με λιγότερους διαθέσιμους πόρους, οι οποίοι θα πρέπει να διαμοιραστούν και με μια ανομοιόμορφη κατανομή των διαθέσιμων αυτών πόρων, η θνησιμότητα θα αυξάνεται και η γονιμότητα θα μειώνεται ή θα συμβαίνουν μαζί και τα δυο. Το αποτέλεσμα που προκύπτει θα είναι με την αύξηση της πυκνότητας, να υποχωρεί η αύξηση του πληθυσμού και να φτάνει τελικά σε ένα επίπεδο στο οποίο η αύξηση του πληθυσμού θα σταματά. Τα επίπεδο αυτό, όπως είδαμε, ονομάζεται χωροϊκανότητα (carrying capacity) ή (K). Θεωρητικά, στο K ο πληθυσμός βρίσκεται σε μια ισορροπία με τους πόρους του ή το περιβάλλον του. Με άλλα λόγια, η αύξηση του πληθυσμού είναι **πυκνοεξαρτημένη**, σε αντίθεση με την

εκθετική αύξηση, η οποία είναι **πυκνοαναξάρτητη** (ανεξάρτητη από την πυκνότητα του πληθυσμού).

Τις αναστολές που προκαλούνται στην αύξηση ενός πληθυσμού, λόγω του ανταγωνισμού ανάμεσα στα μέλη του για την αναζήτηση διαθέσιμων πόρων, μπορούμε να τις περιγράψουμε μαθηματικά με τη βοήθεια της **εξίσωσης (3.7)**, προσθέτοντας σε αυτή μια μεταβλητή για τον υπολογισμό των επιδράσεων της πυκνότητας. Το διασταλτικό αποτέλεσμα της αύξησης του πληθυσμού μπορεί να περιγραφεί από το μαθηματικό τύπο (**Εξίσωση 3.9**):

$$K - N/K \quad (3.9)$$

Στον παραπάνω τύπο καθώς το N προσεγγίζει το K , η τιμή της μεταβλητής μειώνεται με κατεύθυνση το μηδέν.

Έτσι, έχουμε την **εξίσωση (3.10)**:

$$dN/dt = rN (K - N/K) = rN (1 - N/K) \quad (3.10)$$

Όπου: dN/dt αντιπροσωπεύει τον στιγμιαίο ρυθμό της μεταβολής στην πυκνότητα του πληθυσμού N ,

K είναι η χωροϊκανότητα, και

$(K - N)K$ είναι η ευκαιρία που δεν έχει χρησιμοποιηθεί για αύξηση πληθυσμού.

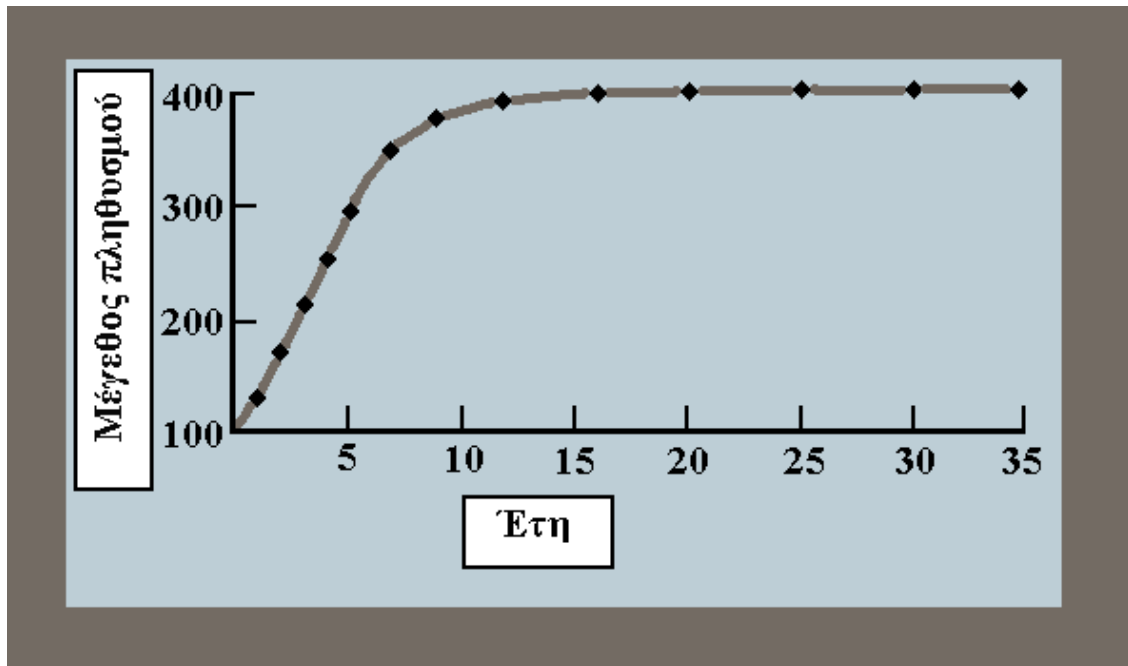
Καθώς ο πληθυσμός αυξάνεται, η ευκαιρία που δεν έχει χρησιμοποιηθεί μειώνεται. Η εξίσωση (**3.10**) περιγράφει μια καμπύλη λογιστική, σιγμοειδή ή σχήματος **S** (**Εικόνα 3.4**).

Για να δώσουμε ένα παράδειγμα της λογιστικής αύξησης, ας θεωρήσουμε έναν υποθετικό πληθυσμό με αρχικό μέγεθος μελών 100 και ένα ρυθμό αύξησης r ίσο με 0,412 ($\lambda = 1,51$). Ο πληθυσμός αυτός θα αυξηθεί ως ακολούθως:

Έτος	0	1	2	3	4	5	7	9	12	16	20	36
Μέγεθος	100	134	173	214	253	289	342	372	391	398	399,6	400,6

Παρατηρούμε λοιπόν, ότι στην αρχή ο ρυθμός της αύξησης είναι αργός, στη συνέχεια αυτός επιταχύνεται και τελικά επιβραδύνεται. Το σημείο της καμπύλης της λογιστικής αύξησης, στο οποίο η αύξηση είναι μέγιστη, είναι το $K/2$, και φέρεται με την ονομασία **σημείο κάμψης** (inflection point). Από το σημείο αυτό και μετά, η αύξηση του πληθυσμού επιβραδύνεται και, καθώς η πυκνότητα του πληθυσμού πλησιάζει την χωροϊκανότητα, το N προσεγγίζει το K , οπότε και ο ρυθμός πέφτει.

Η καμπύλη της λογιστικής αύξησης είναι θεωρητική, είναι ένα μαθηματικό μοντέλο που αναπαριστά τον τρόπο με τον οποίο οι πληθυσμοί πρέπει να αναπτύσσονται κάτω από ευνοϊκές συνθήκες. Αυτό βέβαια σπάνια συμβαίνει, μολονότι οι φυσικοί πληθυσμοί έπρεπε να αναπτύσσονται με λογιστικό τρόπο.

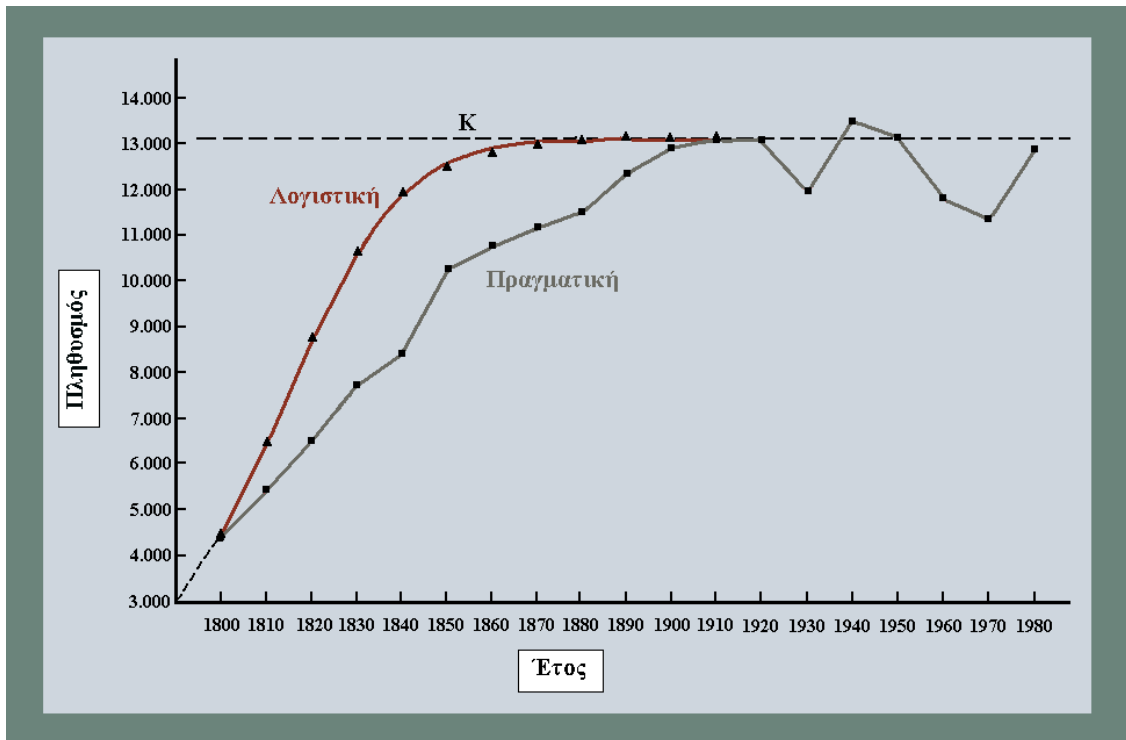


Εικόνα 3.4. Λογιστική ή σιγμοειδής καμπύλη αύξησης για ένα υποθετικό πληθυσμό.

Ας πάρουμε για παράδειγμα την αύξηση του λευκού πληθυσμού από Ευρωπαίους προγόνους στο νομό (κομητεία) του Monroe στη Δυτική Virginia, η οποία είχε ήδη ένα σταθερό οικονομικό υπόβαθρο με βάση την γεωργία και τις μικρές βιοτεχνικές επιχειρήσεις (Smith 1992). Δημιουργήθηκε από τους Ευρωπαίους στις αρχές του 1700 και στα 1800, και όταν έγινε και η πρώτη Γενική Απογραφή στις ΗΠΑ, ήταν ένας πλούσιος και καλά ανεπτυγμένος νομός. Ανάμεσα στο 1800 και το 1850, ο πληθυσμός αναπτύχθηκε πάρα πολύ γρήγορα, έτσι που η περίοδος αυτή να μπορεί να προμηθεύσει τα δεδομένα για την εκτίμηση του r . Ο πληθυσμός το 1900 έφτασε τις 13.200 άτομα και μέχρι αυτό το έτος παρουσίαζε διακυμάνσεις γύρω από αυτό τον αριθμό ατόμων. Ο ρυθμός της αύξησης r υπολογίστηκε σε 0,074 και το K τέθηκε στο 13.200. Μολονότι η πραγματική αυξητική καμπύλη του πληθυσμού μιμήθηκε τη λογιστική καμπύλη, η λογιστική καμπύλη ανέβηκε πάρα πολύ απότομα απ' ό,τι η πραγματική καμπύλη αύξησης και προέβλεψε ότι, ο πληθυσμός θα έφτανε το K γύρω στα 1870, 30 έτη ενωρίτερα από ότι πραγματικά έφτασε (Εικόνα 3.5). Οι αιτίες της ανομοιομορφίας είναι προφανείς. Από περίοδο απογραφής σε περίοδο απογραφής, η δομή της ηλικίας δεν ήταν σταθερή και οι ρυθμοί γεννήσεων και θανάτων διέφεραν. Οι μορφές της μετανάστευσης ήταν κοινές για τον πληθυσμό. Το πλέον εκπληκτικό χαρακτηριστικό του πληθυσμού πάντως, ήταν η σχετική σταθερότητα που επέδειξε αφού έφτασε το K .

3.3.4. Βιοτικό δυναμικό

Εκτός από το ρυθμό αύξησης ενός πληθυσμού ($\Delta N/\Delta t$), υπάρχει και ο όρος **ειδικός ρυθμός αύξησης**. Ο όρος αυτός υποδηλώνει το μέσο ρυθμό μεταβολής του αριθμού των ατόμων ανά μονάδα χρόνου και άτομο και εκφράζεται από το κλάσμα $\Delta N/(N\Delta t)$.



Εικόνα 3.5. Πραγματική και λογιστικά προβλεφθείσα αύξηση του λευκού πληθυσμού από Ευρωπαίους προγόνους στο νομό (κομητεία) του Monroe στη Δυτική Virginia. Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Στην περίπτωση κατά την οποία η κατανομή των ηλικιών ενός πληθυσμού, σε ιδανικές συνθήκες βιοτόπου, φτάσει τη σταθερότητα, τότε ο ειδικός ρυθμός αύξησης ονομάζεται **ενδογενής ρυθμός φυσικής αύξησης**. Όταν αυτός φτάσει την μέγιστή του τιμή, τότε ονομάζεται **βιοτικό δυναμικό** ή **αναπαραγωγικό δυναμικό**.

Στις διάφορες οικολογικές μελέτες ενδιαφέρει παρουσιάζει η διαφορά μεταξύ του ενδογενούς ρυθμού φυσικής αύξησης και του βιοτικού δυναμικού, διότι η διαφορά αυτή αποτελεί ένα μέτρο της αντίστασης που ασκεί το περιβάλλον στον πληθυσμό.

3.4. Θεωρίες για τον έλεγχο του πληθυσμού

Οι μηχανισμοί ελέγχου των πληθυσμών, και ιδιαίτερα των ζωικών πληθυσμών, παρουσιάζουν πρακτικό και θεωρητικό ενδιαφέρον για πολλούς επιστημονικούς κλάδους (θηραματοπονία, εντομολογία, κοινωνιολογία κ.λ.π.). Σε όλους τους πληθυσμούς ενός οικοσυστήματος υπάρχει η τάση να εξελίσσονται μέσω της φυσικής επιλογής, έτσι ώστε, να επέρχεται ο έλεγχος του μεγέθους των.

Το μέγεθος του πληθυσμού ελέγχεται από μια πλειάδα παραγόντων, οι οποίοι μπορούν να καταταγούν σε δυο μεγάλες κατηγορίες. Στην πρώτη κατηγορία ανήκουν οι παράγοντες στους οποίους η επίδραση είναι ανεξάρτητη από την πυκνότητα του πληθυσμού και οι παράγοντες αυτοί ονομάζονται **πυκνοανεξάρτητοι**. Στη δεύτερη κατηγορία ανήκουν οι παράγοντες στους οποίους η επίδραση είναι συνάρτηση της πυκνότητας και οι παράγοντες αυτοί ονομάζονται **πυκνοεξαρτημένοι**. Οι πρώτοι θεωρούνται έμμεσοι, οι δε τελευταίοι άμεσοι. Με βάση την κατάταξη αυτή οι βιοτοπικοί παράγοντες είναι πυκνοανεξάρτητοι, ενώ οι βιοκοινοτικοί είναι πυκνοεξαρτημένοι.

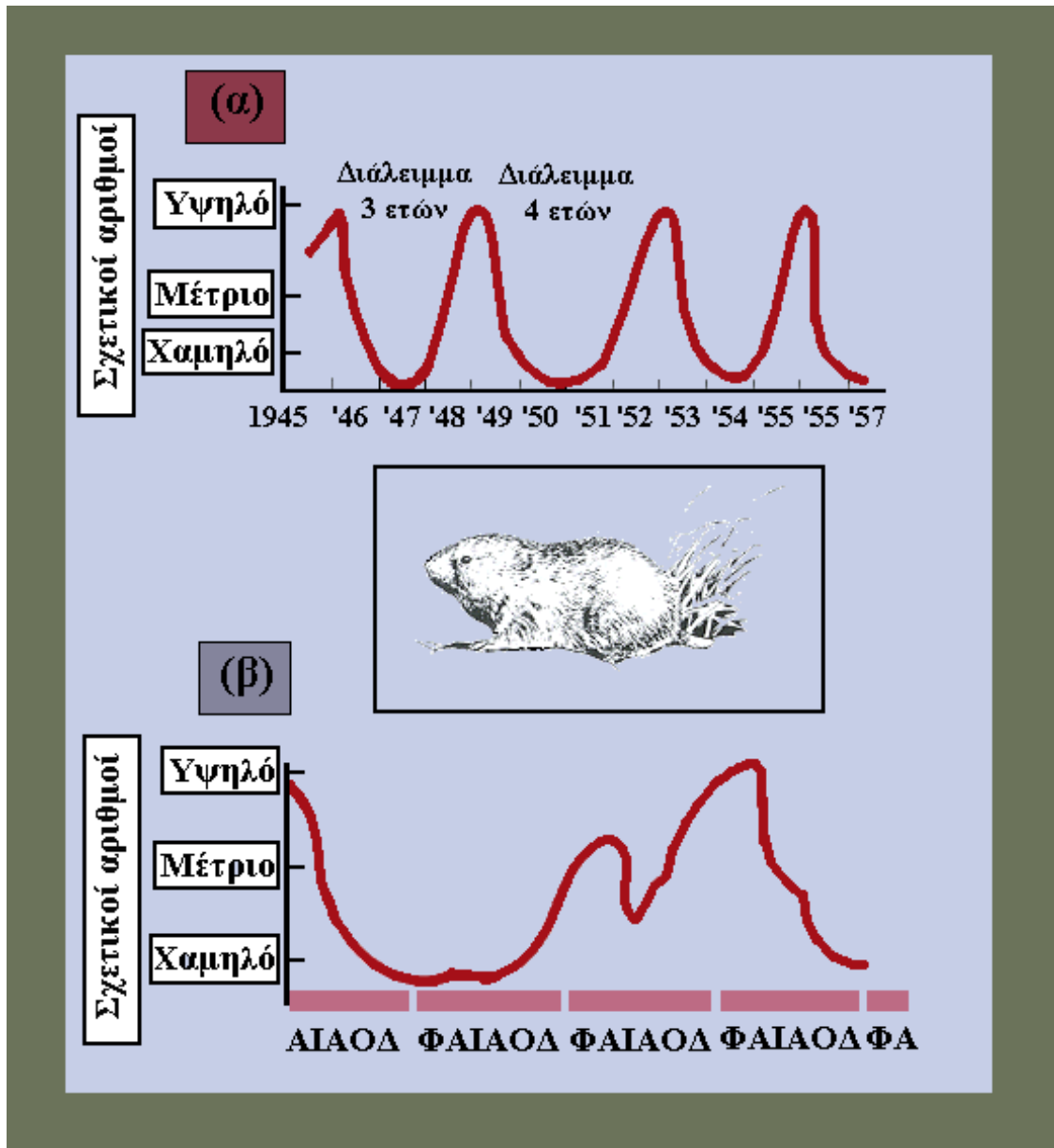
Για την ερμηνεία του μηχανισμού ή των μηχανισμών, μέσω των οποίων ελέγχεται ο πληθυσμός, έχουν προταθεί τέσσερες (4) θεωρίες, οι οποίες έχουν ως βάση διαφοροποίησης την έμφαση, που η κάθε μια από τις θεωρίες αυτές δίνει στους παράγοντες, οι οποίοι επιδρούν θετικά ή αρνητικά, στον πληθυσμό. Οι θεωρίες αυτές είναι:

- ✚ **α) η βιοτική θεωρία.** Η θεωρία αυτή πρεσβεύει ότι, οι πυκνοεξαρτημένοι παράγοντες (βιοτικές αλληλεπιδράσεις) ελέγχουν την μεταβολή του πληθυσμού και τον καθορισμό της μέσης αφθονίας.
- ✚ **β) η κλιματική θεωρία.** Η θεωρία αυτή υποστηρίζει ότι, οι κλιματικοί παράγοντες έχουν μεγαλύτερη σημασία, τους οποίους μάλιστα τείνει να θεωρεί μάλλον πυκνοεξαρτημένους παρά πυκνοανεξάρτητους.
- ✚ **γ) η περιεκτική θεωρία.** Σύμφωνα με την θεωρία αυτή όλοι οι παράγοντες, είτε είναι πυκνοανεξάρτητοι, είτε είναι πυκνοεξαρτημένοι, είναι σημαντικοί, με συνέπεια, οι πληθυσμοί να ελέγχονται από ένα σύμπλοκο βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων.
- ✚ **δ) η αυτορρυθμιστική θεωρία.** Η αυτορρυθμιστική θεωρία δίνει έμφαση στα φαινόμενα τα οποία λαμβάνουν χώρα στον πληθυσμό, εξαιτίας τόσο των εγγενών χαρακτηριστικών ιδιοτήτων του πληθυσμού, όσο και των φυσιολογικών ιδιοτήτων των ατόμων τα οποία απαρτίζουν τον πληθυσμό. Συνεπώς, η θεωρία αυτή δέχεται ότι, ο πληθυσμός μεταβάλλεται με τη μεταβολή της **ποιότητας** των ατόμων, η δε ποιότητα των ατόμων μεταβάλλεται, είτε λόγω γενετικών αιτιών, είτε λόγω της αύξησης αυτής καθεαυτής του πληθυσμού.

Οι θεωρίες που συνοπτικά αναφέρθηκαν παραπάνω, δεν πρέπει να εκληφθεί ότι η μια αποκλείει την άλλη, αλλά ότι μάλλον αλληλοσυμπληρώνονται. Άλλωστε, για την ερμηνεία των περισσότερων προβλημάτων μεταβολής του πληθυσμού απαιτείται η χρησιμοποίηση περισσότερων της μιας θεωριών.

3.5. Οι διακυμάνσεις

Η λογιστική εξίσωση υποδηλώνει ότι οι πληθυσμοί λειτουργούν ως συστήματα τα οποία, όπως όλα τα συστήματα, ρυθμίζονται από τις **αναδράσεις** (feedbacks). Η αύξηση προκύπτει από την **θετική ανάδραση** (η οποία διασαφηνίζεται από την εκθετική καμπύλη) και καθυστερεί με την **αρνητική ανάδραση** του ανταγωνισμού και της ανεπάρκειας των πόρων. Μόλις ο πληθυσμός προσεγγίσει το ανώτερο όριο του περιβάλλοντος, θεωρητικά αυτός ανταποκρίνεται αυτόματα, καθώς παρεμβάλλονται οι πυκνοεξαρτημένες αντιδράσεις. Όμως στην πράξη, τέτοιες αναδράσεις αντιδρούν σπάνια τόσο απαλά, όσο υποδηλώνεται αυτό από την εξίσωση. Συχνά, οι ρυθμιστικές υστερήσεις και οι διαθέσιμοι πόροι μπορεί να είναι επαρκείς, ώστε να επιτρέψουν στον πληθυσμό να υπερκεράσει το ισοζύγιο. Ο πληθυσμός, ανίκανος να υποστηρίξει το εαυτό του με τους υπάρχοντες διαθέσιμους πόρους, αναγκάζεται να μειωθεί, όχι όμως, πριν αυτός κατορθώσει να τροποποιήσει τη διαθεσιμότητα των πόρων προς όφελος των μελλοντικών γενεών. Η πυκνότητα της προηγούμενης γενεάς και η ανάκαμψη των πόρων, ειδικότερα οι προμήθειες σε τροφή, δημιουργούν μια χρονική υστέρηση στην ανάκαμψη του πληθυσμού.



Εικόνα 3.6. Γενικευμένες καμπύλες (α) του τετραετούς κύκλου του καφέ ποντικού και (β) μιας τετραετούς ταλάντωσης που δείχνει δευτερεύουσες ταλαντώσεις.
Πηγή: Προσαρμογή από τον Pitelka (1957).

Οι χρονικές υστερήσεις έχουν ως κατάληξη τις διακυμάνσεις των πληθυσμών. Ένας πληθυσμός είναι δυνατόν να διακυμαίνεται ευρέως, χωρίς καμία αναφορά στο μέγεθος της ισορροπίας. Οι πληθυσμοί αυτοί μπορεί να επηρεάζονται από κάποια πανίσχυρη εξωτερική δύναμη, όπως π.χ. οι καιρικές συνθήκες, ή από κάποιες χαοτικές μεταβολές, επίκτητες του πληθυσμού. Ένας πληθυσμός μπορεί να διακυμανθεί γύρω από το επίπεδο ισορροπίας, το **K** (το οποίο προκύπτει ως το μέσο μέγεθος του πληθυσμού μέσα στο χρόνο), ανεβαίνοντας και πέφτοντας ανάμεσα στο ανώτερο και το κατώτερο όριο. Κάποιοι πληθυσμοί ταλαντεύονται ανάμεσα στο υψηλότερο και το χαμηλότερο σημείο, με ένα τρόπο περισσότερο κανονικό από αυτόν που θα περιμέναμε να συμβεί κατά τύχη. Οι διακυμάνσεις αυτές ονομάζονται **κύκλοι**.

Στους ζωικούς πληθυσμούς, τα δύο περισσότερο κοινά διαστήματα ταλάντωσης είναι, τα 9 έως 10 έτη τυποποιημένα για τον λίσκα και τον χιονοπόδαρο λαγό και τα 3 έως 4 έτη για τα τρωκτικά του γένους *Lemmus* (**Εικόνα 3.6**). Στα πιο απλά

οικοσυστήματα, όπως είναι αυτά των βόρειων κωνοφόρων δασών και της τούντρας, οι κυκλικές αυτές διακυμάνσεις περιορίζονται σε μεγάλο βαθμό. Οι κύκλοι στους χιονοπόδαρους λαγούς, κατά ένα μεγάλο μέρος, έχουν να κάνουν κατά ένα μέρος με την αλληλεπίδραση ανάμεσα στο λαγό και τις προμήθειες τις οποίες αυτός χρειάζεται για να περάσει το χειμώνα, και ως επί το πλείστο είναι τα μικρά κλαδιά του ψευδοπλάτανου. Η υπερκατανάλωση των προμηθειών σε τροφή από τους αναπτυσσόμενους πληθυσμούς των λαγών μειώνουν την ικανότητα των φυτών να ανακάμψουν από την υπερβολική κλαδονομή. Τελικά, η φθίνουσα ανάπτυξη του φυτού πυροδοτεί μια έλλειψη τροφής στην περίοδο του χειμώνα, με τελικό αποτέλεσμα τα υψηλά ποσοστά θνησιμότητας στους λαγούς. Όταν οι πληθυσμοί του λαγού είναι μικροί, η βλάστηση ανακάμπτει, διεγείροντας έτσι, ένα ξαναζωντάνεμα του πληθυσμού των λαγών και αρχίζοντας ένα νέο κύκλο.

3.6. Η εξάλειψη (εξολόθρευση)

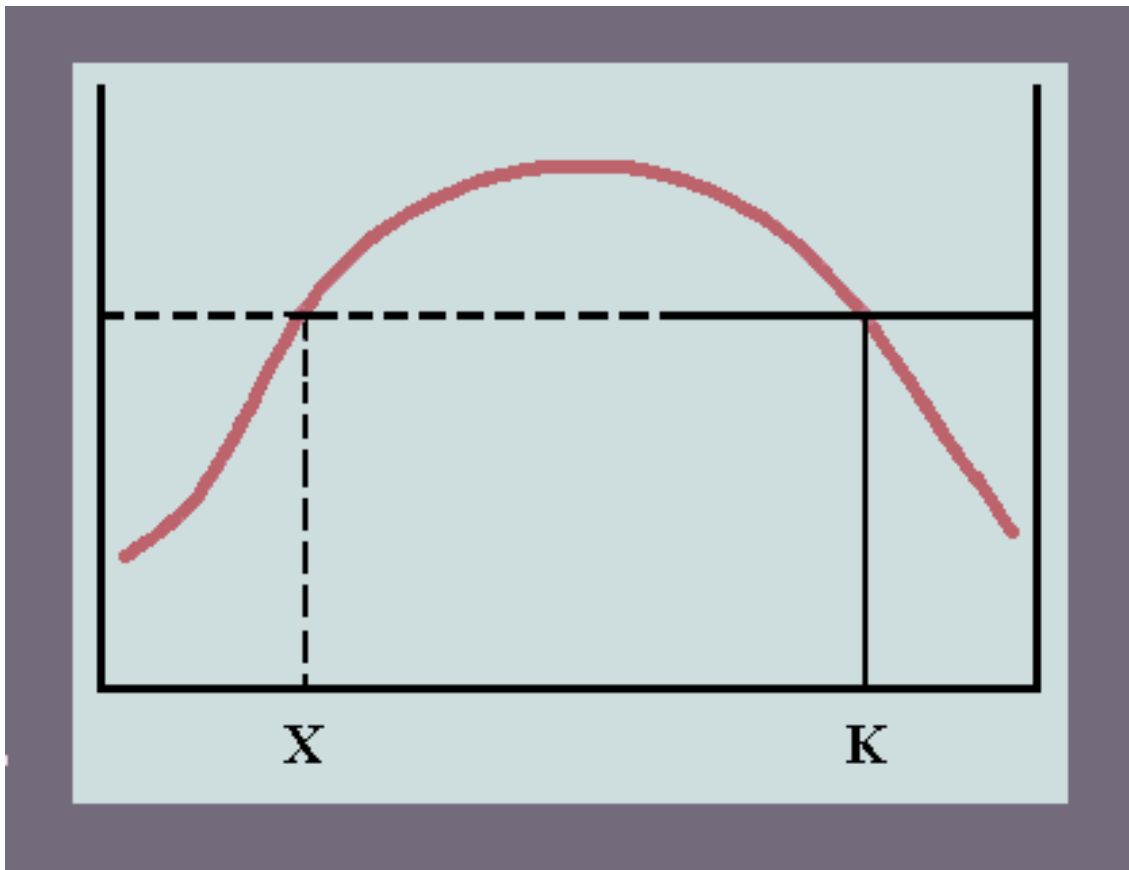
Όπως φαίνεται και από τις καμπύλες αύξησης, η αύξηση του πληθυσμού είναι μέγιστη, όταν δεν υπάρχουν, ούτε πάρα πολλά αλλά, ούτε και πάρα πολύ λίγα άτομα. Αυτό λέγεται **επίδραση του Allee** (Allee effect) και φαίνεται στην **Εικόνα 3.7**. Όταν ο πληθυσμός κατεβαίνει κάτω από ή περνάει πάνω από τα σημεία αυτά, ο ρυθμός της αύξησης μειώνεται. Η αυξημένη αραιότητα είναι συνδεδεμένη με τη μείωση του ρυθμού της αύξησης. Ο πληθυσμός μπορεί να καταστεί πολύ μικρός, έτσι ώστε, το r να καταστεί αρνητικό και ο πληθυσμός να μειωθεί μέχρι του σημείου της εξαφάνισης.

Στην διεθνή βιβλιογραφία, ένα κλασσικό παράδειγμα αποτελεί η χήνα *Tympanuchus cupido cupido*. Άλλοτε, το είδος αυτό των αμερικάνικων λιβαδιών ήταν πολυπληθέστατο στη Νέα Αγγλία. Εξαναγκάστηκε όμως να μεταναστεύσει προς τα ανατολικά, λόγω του ότι κυνηγήθηκε υπερβολικά.

Για τη μείωση των αραιών πληθυσμών υπάρχουν αρκετές αιτίες. Όταν στον βίοτοπο υπάρχουν παρόντα μόνο λίγα ζώα, τα θηλυκά, τα οποία βρίσκονται σε αναπαραγωγική ηλικία, έχουν πολύ μικρή πιθανότητα να συναντήσουν ένα αρσενικό, το οποίο θα βρίσκεται στην ίδια αναπαραγωγική κατάσταση με τα θηλυκά. Έτσι, πολλά θηλυκά παραμένουν αγονιμοποίητα, με συνέπεια η γονιμότητα να μειώνεται και ένας μικρός πληθυσμός να αντιμετωπίζει την προοπτική ενός αυξημένου ρυθμού θανάτων. Επίσης, όσο λιγότερα είναι τα ζώα, τόσο μεγαλύτερη είναι και η πιθανότητα των ατόμων να υποκύψουν στην αρπαγή. Τέλος, οι μικροί πληθυσμοί είναι δυνατό να μην είναι αρκετά ικανοί να διεγείρουν εκείνη την κοινωνική συμπεριφορά, η οποία είναι απαραίτητη για μια επιτυχημένη αναπαραγωγική δραστηριότητα.

Η εξάλειψη, μολονότι αυτή είναι επιλεκτική, αποτελεί μια φυσική διαδικασία. Τα είδη εμφανίζουν διαφορές, σε ότι αφορά την πιθανότητα αυτά να εξαλειφθούν, μια πιθανότητα, η οποία εξαρτάται περισσότερο από τα χαρακτηριστικά των ειδών, παρά συλλήβδην από κάποιους τυχαίους παράγοντες. Κάποιοι από τους παράγοντες, οι οποίοι ευνοούν τον υψηλό ρυθμό εξάλειψης των ειδών, είναι:

- ✚ το μεγάλο μέγεθος του σώματος,
- ✚ η μικρή ή η περιορισμένη γεωγραφική εξάπλωση,
- ✚ η εξειδίκευση στο βίοτοπο ή την τροφή,
- ✚ η έλλειψη της γενετικής πλαστικότητας και
- ✚ η απώλεια κάποιων εναλλακτικών υποψήφιων θυμάτων αρπαγής μεταξύ των σαρκοφάγων οργανισμών.



Εικόνα 3.7. Η επίδραση του Allee (Allee effect). Η αύξηση του πληθυσμού είναι υψηλότερη όταν αυτοί βείσκονται σε μέτριες πυκνότητες. Οι πληθυσμοί μειώνονται όταν το μεγεθός του ξεπερνάει κάποιο ανώτερο όριο, **K**, ή φέφτει κάτω από ένα κατώτερο όριο, **X**. Σε αμφότερες τις συνθήκες το r είναι αρνητικό.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Οι εξαλείψεις δεν εξαπλώθηκαν ομοιόμορφα μέσα στο πέρασμα της ιστορίας της Γης. Οι περισσότερες από αυτές είναι, θα λέγαμε, συγκεντρωμένες σε γεωλογικά βραχείες χρονικές περιόδους (μικρότερες από λίγες δεκάδες εκατομμύρια έτη). Μια από αυτές συνέβη στην ύστερη Περμιανή περίοδο, 225 εκατομμύρια έτη πριν από σήμερα, όταν εξαφανίστηκε το 90% από τα θαλάσσια ασπόνδυλα των αβαθών υδάτων. Μια άλλη εξάλειψη συνέβη στην Κρητιδική περίοδο, 65 έως 125 εκατομμύρια έτη πριν από σήμερα, όταν χάθηκαν οι δεινόσαυροι. Ίσως, η εξάλειψη αυτή να προήλθε από κάποια εξωγήινη επίδραση, όπως π.χ. να είχε πέσει πάνω στη Γη κάποιο αστεροειδές, το οποίο προφανώς, διέκοψε τις ωκεάνιες κυκλοφορίες, επηρέασε τις κλιματικές συνθήκες και η πρόσκρουσή του με τη Γη να συνοδεύτηκε από μια σειρά ανυπότακτων ηφαιστειακών και ορεογεννητικών δραστηριοτήτων.

Μια από τις μεγαλύτερες εξαλείψεις της θηλαστικής ζωής έλαβε χώρα κατά τη διάρκεια της Πλειστόκαινης περιόδου, όταν κάποια είδη, όπως το τριχωτό μαμούθ, το γιγαντιαίο ελάφι, το μαστόδοντο και η γιγαντιαία αρκούδα εξαφανίστηκαν από προσώπου Γης. Κάποιοι μελετητές της Τεταρτογενούς περιόδου πιστεύουν ότι, ήταν οι κλιματολογικές αλλαγές εκείνες, οι οποίες επέδρασαν και προκάλεσαν τις εξαφανίσεις, με την προέλαση και την οπισθοχώρηση του πάγου. Κάποιοι άλλοι ισχυρίζονται ότι, οι εξαφανίσεις κάποιων μεγάλων θηλαστικών προκλήθηκαν βασικά από τους υπερβολικούς φόνους που διέπραξαν, ειδικά στη Βόρεια Αμερική, οι κυνηγοί της Πλειστόκαινης περιόδου, ανθρώπινοι πληθυσμοί που έζησαν στη Βόρεια και Νότια Αμερική ανάμεσα στα 11.550 και 10.000 έτη πριν από σήμερα, και ενδεχομένως, από

την αδυναμία των μεγάλων φυτοφάγων να ανταποκριθούν στην συνδυασμένη αρπακτική πίεση των ανθρώπων και των μεγάλων σαρκοφάγων.

Πολλές φορές θεωρούμε ότι η εξαφάνιση λαμβάνει χώρα ταυτόχρονα σ' όλο το εύρος των ειδών. Στην πράξη όμως, αυτή αρχίζει με κάποιες απομονωμένες τοπικές εξαλείψεις, οι οποίες προκαλούνται με την υποβάθμιση των συνθηκών του περιβάλλοντος. Έτσι, μια τοπική εξάλειψη, η οποία προστίθεται σε κάποια άλλη, όλες μαζί αθροίζονται και τελικά σχηματίζουν την συνολική εξαφάνιση.

Στις μέρες μας, η πλέον σημαντική αιτία της εξάλειψης είναι η τροποποίηση του βιοτόπου, η οποία ασφαλώς και αποτελεί ένα τοπικό φαινόμενο. Η ξύλευση και η αποψίλωση των δασών, η αποξήρανση και το γέμισμα των υγροτόπων, η μετατροπή των ποολίβαδων σε καλλιεργούμενες εκτάσεις, η κατασκευή αυτοκινητοδρόμων και βιομηχανικών συγκροτημάτων, η αστικοποίηση και η προαστικοποίηση, αποτελούν ενέργειες οι οποίες μειώνουν σε μεγάλο βαθμό τον διαθέσιμο βιότοπο για πολλά είδη. Και όταν ένας βιότοπος καταστρέφεται, τότε η μοναδική φυτική ζωή του εξαλείφεται και τα ζώα πρέπει, είτε να προσαρμοστούν στις μεταβληθείσες συνθήκες, είτε να αναζητήσουν ένα νέο μέρος για να εγκατασταθούν.

Λόγω της ταχύτητας με την οποία καταστρέφεται ένας βιότοπος, δεν επαρκεί για οποιοδήποτε είδος ο απαιτούμενος εξελικτικός χρόνος, ώστε το είδος αυτό να μπορέσει να προσαρμοστεί στις νέες συνθήκες. Αναγκασμένο λοιπόν να εγκαταλείψει το βιότοπό του, το «ανέστιο» είδος συνήθως βρίσκει τους υπόλοιπους βιότοπους κατελημμένους και αντιμετωπίζει τον ανταγωνισμό από άλλα άτομα του είδους του ή από άτομα άλλων ειδών. Τα ζώα, περιορισμένα σε οριακούς βιότοπους, είτε παραμένουν για λίγο ως μη αναπαραγωγικά μέλη του πληθυσμού, είτε υποκύπτουν στην αρπαγή ή την πείνα. Καθώς ο βιότοπος τεμαχίζεται όλο και περισσότερο, τα ζώα κατακερματίζονται σε μικρούς, απομονωμένους, «νησιώτικους» πληθυσμούς, χωρίς καμιά επαφή από τους άλλους πληθυσμούς του είδους τους. Αποτέλεσμα αυτού είναι, οι γενετικές μεταβολές στους απομονωμένους πληθυσμούς να μειώνονται, κάνοντας τα μέλη των πληθυσμών αυτών λιγότερο προσαρμόσιμα στις περιβαλλοντικές αλλαγές και συχνά και σε μεγάλο βαθμό, η διατήρηση των τοπικών πληθυσμών να εξαρτάται από τη μετανάστευση των νέων ατόμων. Όμως, όταν η απόσταση ανάμεσα στους τοπικούς ή τους «απομονωμένους» πληθυσμούς αυξάνει και, όταν το μέγεθος των τοπικών πληθυσμών μειώνεται, η μετανάστευση καθίσταται αδύνατη. Και καθώς ο τοπικός πληθυσμός πέφτει κάτω από ένα ελάχιστο επίπεδο, πολύ απλά, αυτός είναι δυνατό να εξαφανιστεί μέσω κάποιων τυχαίων διακυμάνσεων. Με τον τρέχοντα ρυθμό μεταβολής των βιοτόπων από τους ανθρώπους, δεν θα πρέπει να μας ξαφνιασουν κάποιες μαζικές εξοντώσεις πληθυσμών.

3.7. Ο ενδογενής ανταγωνισμός

Ο έλεγχος του πληθυσμού περιλαμβάνει εν μέρει και τον ανταγωνισμό μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους για την εκμετάλλευση των περιβαλλοντικών πόρων. Ο ενδογενής ανταγωνισμός προκύπτει μόνο, όταν ένας αναγκαίος πόρος βρίσκεται σε ουσιώδη ανεπάρκεια, σε σχέση με τον αριθμό των ατόμων που τον επιζητούν. Όσο καιρό οι πόροι βρίσκονται σε τέτοιο βαθμό αφθονίας, ώστε σε κάθε ανεξάρτητο άτομο να διατίθενται επαρκείς ποσότητες για την επιβίωση και την αναπαραγωγή του, τότε δεν υφίσταται κανένας ανταγωνισμός. Όταν όμως, οι πόροι καθίστανται ανεπαρκείς για να εκπληρώσουν σε ικανοποιητικό βαθμό τις ανάγκες όλων των ατόμων, οι τρόποι με τους οποίους αυτοί κατανέμονται έχουν μια χαρακτηριστική επίδραση στην ευημερία του πληθυσμού.

3.7.1. Τύποι του ενδογενούς ανταγωνισμού

Όταν οι πόροι είναι περιορισμένοι, ένας πληθυσμός είναι δυνατό να παρουσιάσει μια από τις εξής δύο αντιδράσεις. Στην πρώτη περίπτωση, όλοι οι οργανισμοί είναι δυνατό να μοιράζονται τους πόρους εξίσου, χωρίς κανένας από αυτούς να αποκομίζει αρκετούς πόρους για την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή του, με δεδομένο πάντοτε ότι, η πυκνότητα του πληθυσμού διατηρείται υψηλή ή ο ανταγωνισμός παραμένει έντονος. Ο ανταγωνισμός αυτός ονομάζεται **εξαντλητικός** (scramble). Στην άλλη περίπτωση, κάποιοι οργανισμοί είναι ικανοί να επιζητήσουν αρκετούς πόρους για τη συντήρηση και την αναπαραγωγή τους, ενώ ταυτόχρονα, αρνούνται σε κάποιους άλλους μέρος από τους πόρους αυτούς. Αυτός ο τύπος του ανταγωνισμού ονομάζεται **διεκδικητικός** (contest) και οδηγεί σ' ένα σταθερό αριθμό ατόμων, οι οποίοι θα επιβιώσουν, ανεξαρτήτως της αρχικής πυκνότητας. Σε γενικές γραμμές και κάτω από την πίεση των περιορισμένων πόρων, ένα είδος μπορεί να επιδείξει μόνο ένα τύπο ανταγωνισμού. Κάποιοι οργανισμοί είναι εξαντλητικά είδη και κάποιοι άλλοι διεκδικητικά είδη. Ακόμη, κάποιοι άλλοι οργανισμοί διαφοροποιούνται, ανάλογα με στάδιο του βιολογικού τους κύκλου, στο οποίο αυτοί βρίσκονται, όπως για παράδειγμα κάποια έντομα, τα οποία στα στάδια της κάμπιας δέχονται τον παρεμβατικό ανταγωνισμό, ενώ στα ώριμα στάδια αντιμετωπίζουν τον εξαντλητικό ανταγωνισμό.

Όπως είναι λογικό, τα αποτελέσματα των δύο μορφών ανταγωνισμού διαφέρουν. Ο εξαντλητικός ανταγωνισμός μπορεί να δημιουργήσει στον πληθυσμό χαοτικές ταλαντώσεις μέσα στο χρόνο και να περιορίσει τη μέση πυκνότητα του πληθυσμού σε ένα επίπεδο κάτω από το οποίο οι πόροι δεν μπορούν να την υποστηρίξουν, εάν έχει χορηγηθεί μια επαρκής ποσότητα πόρων μόνο σ' ένα μέρος του πληθυσμού. Για το λόγο αυτό, ο εξαντλητικός ανταγωνισμός είναι δυνατό να σπαταλήσει τους πόρους που σχετίζονται με την αύξηση του πληθυσμού. Στον διεκδικητικό ανταγωνισμό τα επικίνδυνα αποτελέσματα των περιορισμένων πόρων περιορίζονται σ' ένα τμήμα του πληθυσμού, και συγκεκριμένα στα «αποτυχημένα» άτομα. Σ' αυτόν, η απώλεια των πόρων λόγω σπατάλης εκμηδενίζεται ή ελαττώνεται σε μεγάλο βαθμό, επιτρέπει όμως, να διατηρηθεί μια σχετικά υψηλή πυκνότητα πληθυσμού και να συντηρηθεί κάποια αριθμητική σταθερότητα.

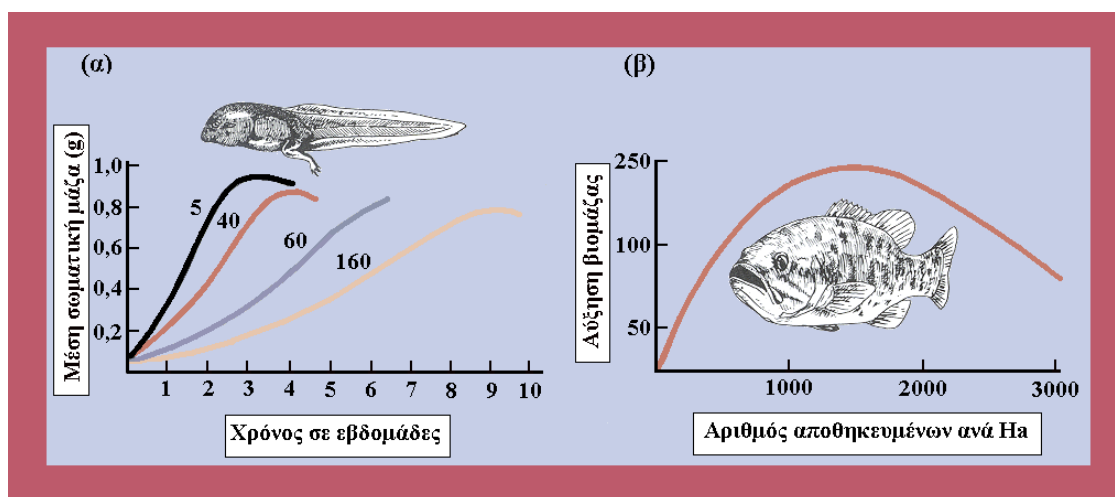
Αμφότεροι οι τύποι του ανταγωνισμού εμφανίζουν ένα κατώτερο επίπεδο (κατώφλι), κάτω από το οποίο δεν λαμβάνει χώρα κανένας ανταγωνισμός και όλοι οι οργανισμοί επιβιώνουν ή διατηρούνται σε καλή (φυσική) κατάσταση. Πάνω από το επίπεδο αυτό ο εξαντλητικός ανταγωνισμός καταλήγει, στην καλύτερη περίπτωση, σε μικρή παραγωγή απογόνων και είναι δυνατόν ο πληθυσμός να μειωθεί στο μηδέν. Οσάκις όμως, ένας πληθυσμός που πρέπει να αντιμετωπίσει τον ανταγωνισμό διεκδικητικού τύπου, κατορθώσει να ξεπεράσει το κατώφλι αυτό, ένα τμήμα των οργανισμών του πληθυσμού θα καρπωθεί όλους τους πόρους, οι οποίοι είναι αναγκαίοι και ικανοί, ώστε οι οργανισμοί αυτοί να επιβιώσουν και να δημιουργήσουν απογόνους. Τα παραμένοντα άτομα θα πάρουν λιγότερους πόρους απ' όσους πραγματικά χρειάζονται και θα δημιουργήσουν λιγότερους απογόνους ή μπορεί ακόμη και να πεθάνουν. Συμπερασματικά, στον εξαντλητικό ανταγωνισμό οι περισσότεροι οργανισμοί θα πάρουν λιγότερα απ' όσα τους χρειάζονται, ενώ στον διεκδικητικό ανταγωνισμό μόνο ένα τμήμα του πληθυσμού θα αντιμετωπίσει αυτή τη μοίρα.

3.7.2. Οι συνέπειες του ανταγωνισμού

Επειδή η ένταση του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών είναι **πυκνοεξαρτημένη** ή **πυκνοαναλογική**, ο ανταγωνισμός αυξάνεται με αργούς ρυθμούς. Δεν εμπλέκεται σε αιφνίδια κατώφλια, αυξάνεται βαθμιαία, επηρεάζοντας στην αρχή μόνο την ποιότητα της ζωής και στη συνέχεια, την επιβίωση και την αναπαραγωγή των καθέκαστα ατόμων.

3.7.2.1. Η καθυστερημένη αύξηση και η επιβραδυνόμενη αναπαραγωγή

Καθώς η πυκνότητα του πληθυσμού αυξάνει με κατεύθυνση το σημείο μετά από στο οποίο οι πόροι καθίστανται ανεπαρκείς, τα άτομα στον εξαντλητικό ανταγωνισμό μειώνουν τις ποσότητες τροφής που προσλαμβάνουν. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα, και ο ρυθμός αύξησης να μειώνεται και η αναπαραγωγή να παρεμποδίζεται. Παραδείγματα αυτής της αντίστροφης σχέσης μεταξύ της πυκνότητας και του ρυθμού σωματικής ανάπτυξης μπορούν να ανευρεθούν ανάμεσα στους πληθυσμούς των ποικιλόθερων σπονδυλωτών. Λάρβες βατράχου (αμφίβιο-κάμπια) που ανατρέφονταν πειραματικά σε υψηλές πυκνότητες απέτυχαν να αναπτυχθούν κανονικά (**Εικόνα 3.8α**). Βίωσαν μια πιο αργή αύξηση, απαίτησαν ένα μεγαλύτερο χρονικό διάστημα για να φτάσουν στο μέγεθος, στο οποίο ο μετασχηματισμός από το στάδιο αμφίβιο-κάμπια λαμβάνει χώρα και είχαν μια μικρότερη πιθανότητα για να ολοκληρώσουν την μεταμόρφωση. Αυτοί που τελικά κατάφεραν να φτάσουν στο μέγεθος – κατώφλι, ήταν σε μέγεθος μικρότεροι από αυτούς, οι οποίοι ζούσαν μέσα σε λιγότερο πυκνούς πληθυσμούς.



Εικόνα 3.8. Δυο παραδείγματα της επίδρασης της πυκνότητας του πληθυσμού στην αύξηση των οργανισμών ενός πληθυσμού. (α) Η επίδραση της πυκνότητας στο ρυθμό αύξησης του βατράχου *Rana tigrina*. Με την αύξηση των ατόμων από τα 5 στα 160 που ανατρέφονται στο ίδιο χώρο οι ρυθμοί αύξησης των καθέκαστα ατόμων μειώνονται. (β) Η αύξηση ενός ψαριού (*Lepomis macrochirus*) καθώς ο πληθυσμός επηρεάζεται από την πυκνότητα. Η αύξηση μειώνεται γρήγορα με μια πυκνότητα πάνω από 1500 ψάρια ανά Ha. Αμφότερες οι εικόνες αναφέρονται στην τύπο του εξαντλητικού ανταγωνισμού. Πηγή: Προσαρμογή από (α) τους Dash and Hota (1980) και (β) τους Backiel and LeCren (1967).

Ψάρια που ζούσαν σε δεξαμενές σε μεγάλους πληθυσμούς, επέδειξαν μια παρόμοια αντίδραση απέναντι στην πυκνότητα (**Εικόνα 3.8β**). Τα είδη *Lepomis macrochirus* για παράδειγμα, αναπτύσσονται σε κανονικές συνθήκες μέχρι το μέγεθος που ισοδυναμεί με ένα πιάτο γεύματος. Όμως, στις δεξαμενές εκτροφείων με μεγάλους πληθυσμούς, χωρίς να γίνεται καμιά συγκομιδή, αυτά σπάνια αυξάνουν πάνω από το μήκος των 7 cm και ποτέ δεν αναπαράγονται.

Όπως ακριβώς συμβαίνει με τα ψάρια και τους γυρίνους, έτσι και τα φυτά μπορούν και ανταποκρίνονται σε μια εξαντλητική μορφή ανταγωνισμού μέσω του ελέγχου της αύξησης των ατόμων. Οι βοτανικοί ονομάζουν το φαινόμενο αυτό **φαινοτυπική πλαστικότητα**. Τα άτομα ρυθμίζουν την μορφή, το μέγεθος και το σχήμα της αύξησής τους, τον αριθμό των φύλλων, των ανθέων και την παραγωγή των σπόρων, με ένα εξαντλητικό ανταγωνιστικό τρόπο, απέναντι στους περιορισμένους διαθέσιμους πόρους. Σε κάποια φυτά, η εγγενής αναπαραγωγή σε υψηλές πυκνότητες είναι σχεδόν ανύπαρκτη. Αυτή συντελείται μόνο αγενώς. Ο αριθμός των αγενώς παραχθέντων απογόνων μειώνεται, καθώς αυξάνει η πυκνότητα των φυτών. Για παράδειγμα, τα γονίδια του πολυετούς λόλιου (*Lolium perenne*) παράγουν στις υψηλές πυκνότητες λιγότερα αδελφώματα, και το βάρος τους είναι χαμηλό, ενώ σε χαμηλές πυκνότητες τα γονίδια παράγουν πολλά αδελφώματα και το βάρος τους είναι υψηλό.

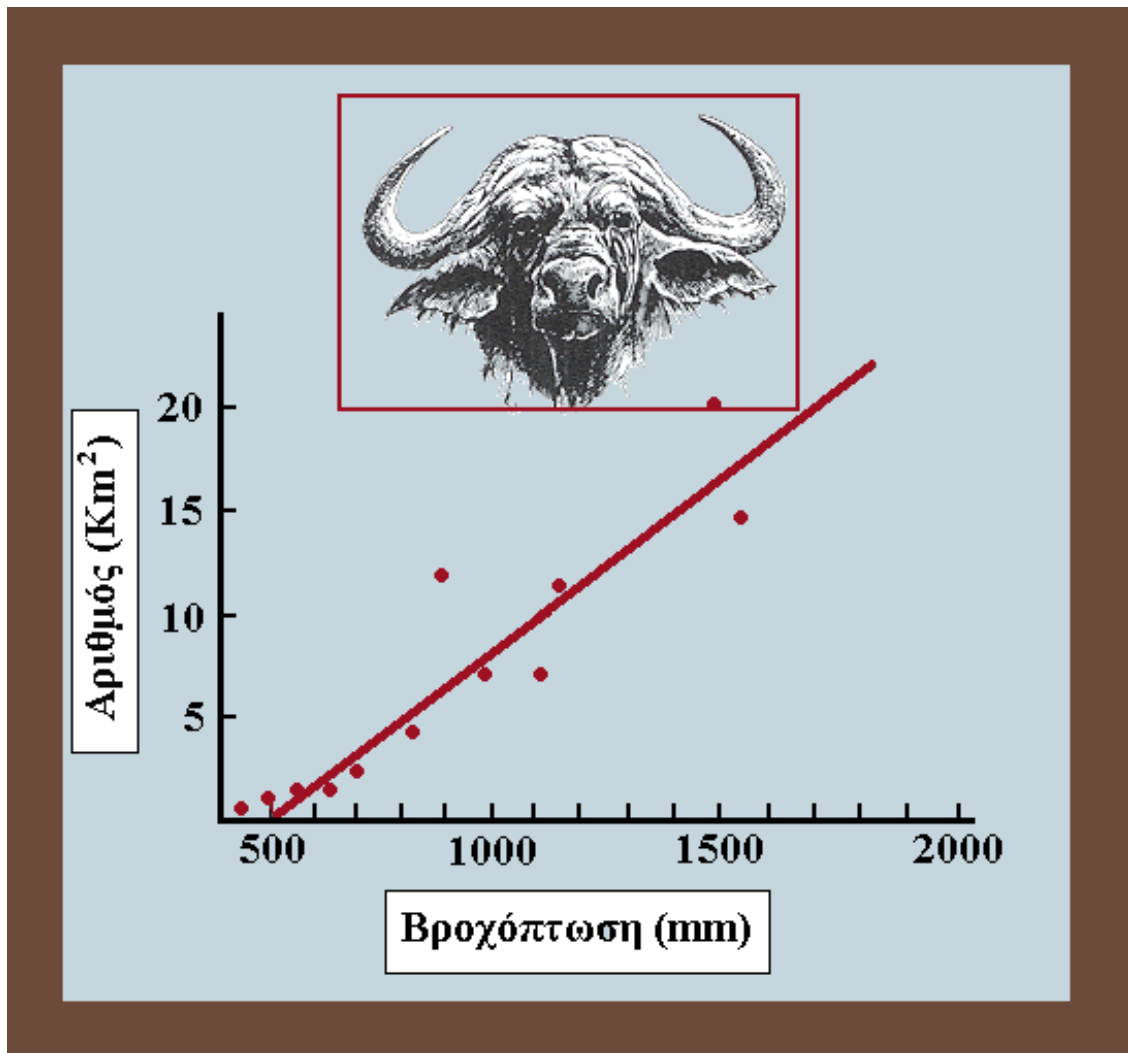
3.7.2.2. Η μείωση της πυκνότητας και η αύξηση της βιομάζας

Ανάμεσα στην πυκνότητα των φυτών και την αύξηση των καθέκαστα ατόμων των φυτών, όπως αυτή μετράται με τη συσσώρευση της βιομάζας, υφίσταται μια στενή σχέση. Όλα τα αρτίφυτρα εμφανίζουν, μέχρι ένα συγκεκριμένο σημείο, μια αύξηση στη βιομάζα τους. Στη συνέχεια, καθώς το μέγεθός τους αυξάνει, τα φυτά «συγκρούονται» μεταξύ τους, ανταγωνιζόμενα για τους ίδιους πόρους, δηλαδή αυτά ανταγωνίζονται για το φως, την υγρασία, τα θρεπτικά στοιχεία, το χώρο. Αρχικά, τα φυτά ανταποκρίνονται, τόσο στον ανταγωνισμό, όσο και την αυξημένη πυκνότητα με τρόπο πλαστικό, τροποποιώντας τη μορφή και το μέγεθός τους. Και μέχρι ενός σημείου, τα φυτά το επιτυγχάνουν αυτό. Πέρα όμως από το σημείο αυτό, ο πληθυσμός αρχίζει να αντιμετωπίζει την πυκνοεξαρτημένη θνησιμότητα. Η ανταπόκριση προς αυτήν παρατηρείται ενωρίτερα στους πυκνούς πληθυσμούς των αρτιφύτρων, αλλά με την πάροδο του χρόνου, καθώς το μέγεθος του φυτού αυξάνει, το ίδιο συμβαίνει και με τους λιγότερο πυκνούς πληθυσμούς. Όταν τέλος, η βιομάζα των ανεξάρτητων ατόμων αυξηθεί αρκετά, απαιτούνται όλο και λιγότερα φυτά ανά μονάδα επιφανείας, ούτως ώστε, αυτά να μπορέσουν να αναπτυχθούν με τον υφιστάμενο ανταγωνισμό. Και ως τελικό αποτέλεσμα παρατηρούμε ότι, τα φυτά, τα οποία ξεκίνησαν κάτω από διαφορετικές πυκνότητες, αρχίζουν να συγκλίνουν προς την κατεύθυνση μιας κοινής τιμής, η οποία προκύπτει από επανειλημμένες μειώσεις μέσα στο χρόνο.

Συμπερασματικά λοιπόν, καθώς η πυκνοεξαρτημένη θνησιμότητα μειώνει τους πληθυσμούς, όλο και περισσότερη βιομάζα σωρεύεται στα παραμένοντα άτομα, με συνέπεια, ένα ώριμο δάσος να παρουσιάζει μεν μια υψηλή βιομάζα, αλλά να έχει και λιγότερα άτομα, σε σύγκριση με μια ομόλογη συστάδα νεαρής όμως ηλικίας (Βλ. **Πίνακα 3.5**).

3.7.2.3. Πυκνοεξαρτημένη θνησιμότητα: Η περίπτωση του αφρικανικού βούβαλου

Ανάμεσα σε κάποια ζώα, και πιο συγκεκριμένα, ανάμεσα στα μεγάλα θηλαστικά, τα αποτελέσματα της πυκνότητας καθίστανται προεξέχοντα, καθώς ο πληθυσμός προσεγγίζει την χωροϊκανότητα. Για να παραστήσουμε την πυκνοεξάρτηση ενός τέτοιου πληθυσμού απαιτείται, σε σχέση με το επίπεδο του πληθυσμού, να δοθεί η απάντηση στα ερωτήματα: **Ο πληθυσμός εξακολουθεί να επεκτείνεται; Αυτός βρίσκεται σε κάποιο επίπεδο ισορροπίας;** Ένας τρόπος για να διευκρινιστεί αυτό, είναι να μειωθεί ένας πληθυσμός και στη συνέχεια να επιτραπεί σ' αυτόν να επεκταθεί.



Εικόνα 3.9. Η σχέση μεταξύ των βροχοπτώσεων και της αφθονίας του αφρικανικού βούβαλου.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Sinclair (1977).

Αυτό ακριβώς συνέβη με τον αφρικάνικο βούβαλο (*Syncerus caffer*), σύμφωνα με τη μελέτη που διεξήγαγε ο A. R. E. Sinclair (1977), στο Εθνικό Πάρκο της Τανζανίας Serengeti. Ο αφρικάνικος βούβαλος (δεν πρέπει να συγχέεται με τον βίσονα), είναι ένα μεγάλο μόνοπλο βοοειδές της Αφρικανικής σαβάνας. Η τροφή του είναι η πώδης βλάστηση και προτιμάει τα πλούσια σε πρωτεΐνη φύλλα. Το 1895, μια ομοιάζουσα με την ιλαρά ασθένεια των βοοειδών, (rinderpest), διαδόθηκε από τα εξημερωμένα

βοοειδή στον αφρικάνικο βούβαλο και το ουάλιντμπίστ (*Connochetes taurinus*). Τα κοπάδια άρχισαν να μειώνονται στις αρχές του 1900. Τελικά, οι κτηνίατροι εξάλειψαν μεν την ασθένεια στα βοοειδή, όπως επίσης, μειώθηκαν και τα περιστατικά της ασθένειας στα άγρια βοοειδή, η ασθένεια όμως συνέχισε να προκαλεί υψηλή θνησιμότητα ανάμεσα στα νεαρά άτομα, μέχρι και το 1964. Ελευθερωμένος πια από τα βαριά δεσμά της νεανικής θνησιμότητας ο αφρικανικός βούβαλος επεκτάθηκε δραματικά, φτάνοντας σε μια τελικά ισόρροπη πυκνότητα στη δεκαετία του 1970.

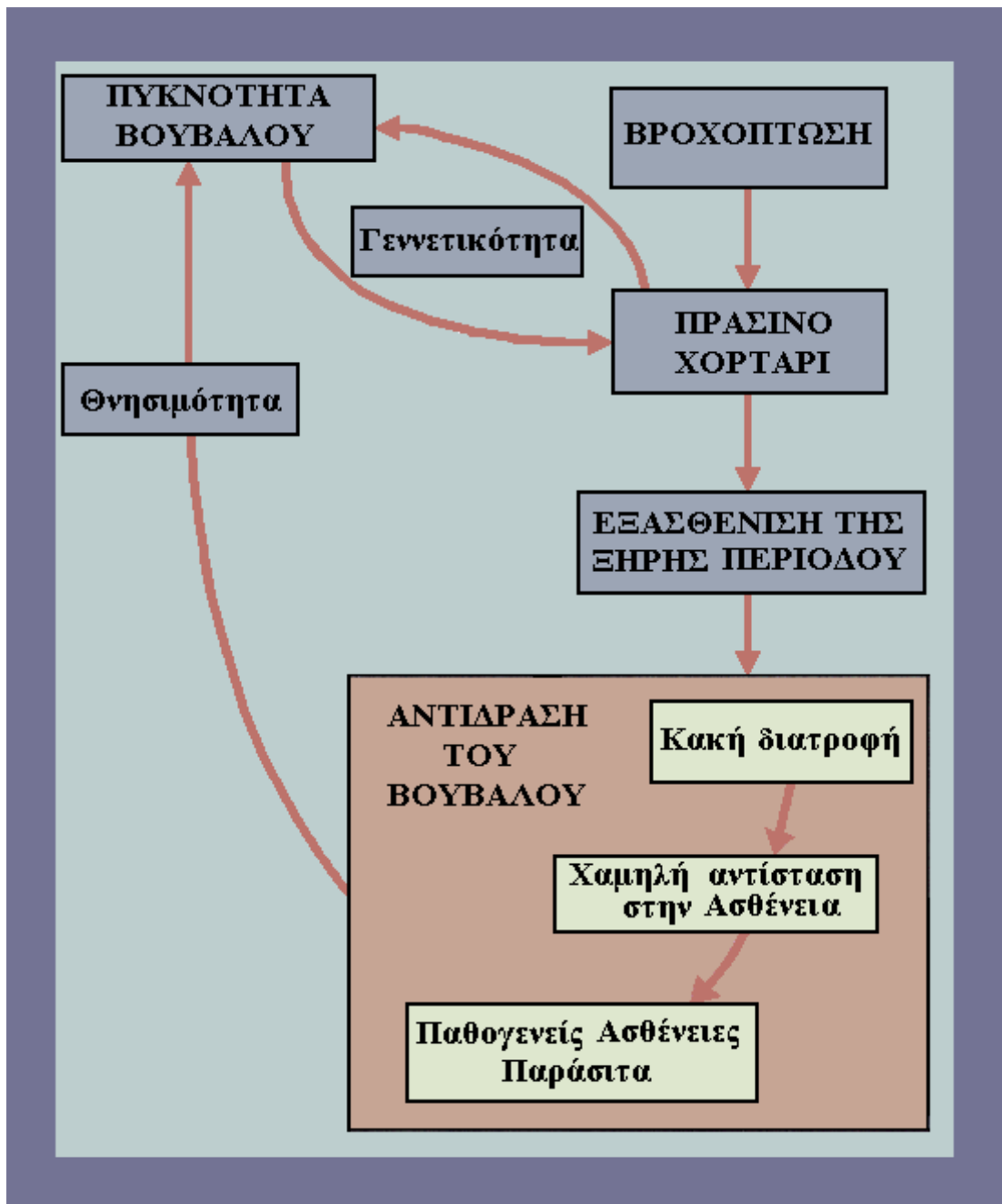
Η κρίσιμη χρονική περίοδος για τους πληθυσμούς του βούβαλου είναι η ξηρή περίοδος του έτους, κατά τη διάρκεια της οποίας η τροφή γίνεται δυσεύρετη. Οι βροχοπτώσεις άλλωστε, είναι εκείνες, οι οποίες καθορίζουν κατά κύριο λόγο την παραγωγικότητα της πώδους βλάστησης. Όσο μεγαλύτερο είναι το ύψος των βροχοπτώσεων, τόσο περισσότερο έντονα και ζωηρά αυξάνεται η βλάστηση, αυξάνοντας ταυτόχρονα και την ποσότητα της βοσκήσιμης ύλης, η οποία θα είναι διαθέσιμη κατά την ξηρή περίοδο.

Η πυκνότητα ισορροπίας μεταβάλλεται με το μέσο ετήσιο ύψος βροχόπτωσης: όσο μεγαλύτερο είναι το ύψος των βροχοπτώσεων, τόσο μεγαλύτερη είναι η πυκνότητα του βούβαλου (**Εικόνα 3.9**).

Κατά τη διάρκεια της υγρής περιόδου η τροφή στην αφρικανική σαβάνα είναι άφθονη, στη διάρκεια όμως της ξηρής περιόδου η ποιότητα της τροφής υποβαθμίζεται, καθώς η βλάστηση ξηραίνεται. Ο βούβαλος γίνεται περισσότερος εκλεκτικός, και αναζητώντας πράσινα φύλλα, μετακινείται προς τους υγρούς παραποτάμιους βιότοπους, διασπάται με μικρότερες ομάδες και κάνει χρήση διαφορετικών περιοχών. Καθώς η ξηρή περίοδος προχωράει, ο βούβαλος καθίσταται λιγότερο εκλεκτικός, καταναλώνοντας ξηρά φύλλα και βλαστούς τα οποία σε διαφορετική περίπτωση θα τα είχε απορρίψει.

Καθώς μειώνεται η ποιότητα και η ποσότητα της τροφής, ο ανταγωνισμός παρεμβατικής μορφής καθίσταται περισσότερο έντονος. Η διατροφή του βούβαλου σε οποιαδήποτε περιοχή μειώνει την διαθέσιμη για τα γειτονικά με αυτό ζώα τροφή. Όσο περισσότερα άτομα βούβαλου είναι παρόντα, τόσο λιγότερη τροφή είναι διαθέσιμη για κάθε άτομο. Τελικά, η ποιότητα της τροφής, όπως αυτή μετράται με βάση τις διαθέσιμες πρωτεΐνες της, πέφτει κάτω από το επίπεδο συντήρησης και τα ζώα αρχίζουν να χρησιμοποιούν τα σε λίπος αποθέματά τους. Η κακή διατροφή και η έλλειψη πρόσληψης πρωτεϊνών, στοιχεία απαραίτητα για την διατήρηση της ανοσίας απέναντι στις ασθένειες και τα παράσιτα τα οποία κανονικά βρίσκουν καταφύγιο, τα ενήλικα άτομα ασθενούν. Τα πλέον ευαίσθητα άτομα είναι τα άτομα της μεγάλης ηλικίας. Ο αριθμός των θανάτων εξαρτάται από την ταχύτητα με την οποία τα ενήλικα χρησιμοποιούν τα αποθέματά τους, πριν να επιστρέψει η βροχερή περίοδος και αρχίζει η νέα αύξηση. Εάν η επόμενη περίοδος αποδειχθεί περισσότερο βροχερή και οι βροχοπτώσεις επεκταθούν σποραδικά μέσα στην ξηρή περίοδο, η θνησιμότητα των ενηλίκων μειώνεται το επόμενο έτος.

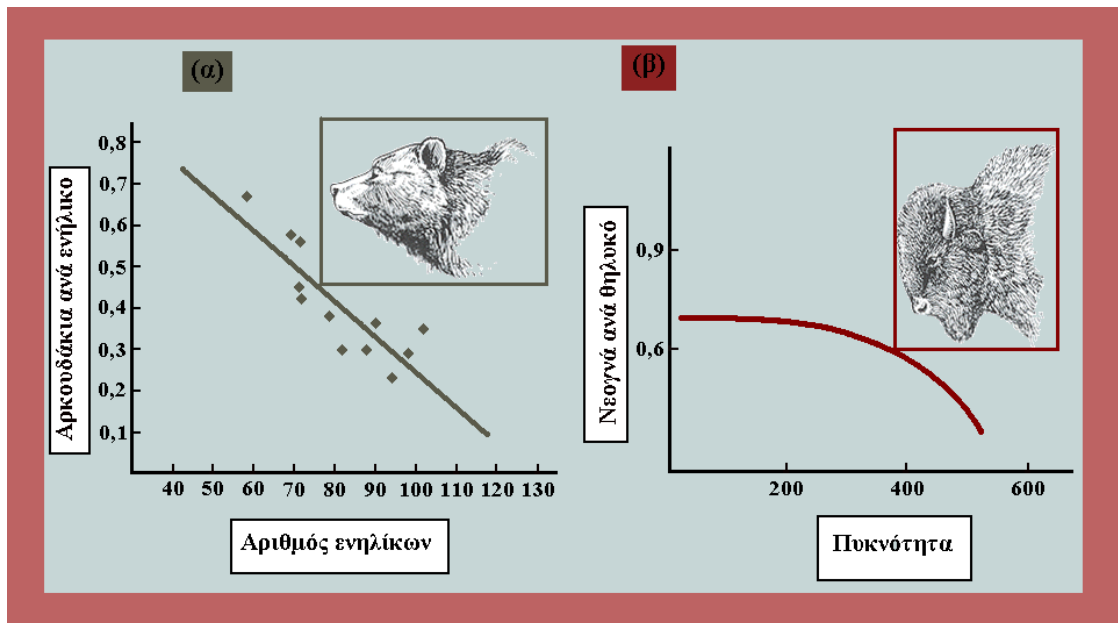
Συνεπώς, διαπιστώνουμε ότι η θνησιμότητα των ενηλίκων, καθώς αυτή επηρεάζεται από την βροχόπτωση και τους πενιχρούς πόρους, είναι εκείνη που καθορίζει την πυκνότητα ισορροπίας και ελέγχει τον πληθυσμό (**Εικόνα 3.10**). Αντίθετα, η νεανική θνησιμότητα φαίνεται να είναι πυκνοανεξάρτητη. Αυτή προκύπτει από μια ή περισσότερες τυχαία διακυμαινόμενες περιβαλλοντικές μεταβλητές και προκαλεί ταλαντώσεις στον πληθυσμό. Η πυκνοεξαρτημένη θνησιμότητα των ενηλίκων αντισταθμίζεται από τις διαταραχές και αποθαρρύνει τις διακυμάνσεις.



Εικόνα 3.10. Το μοντέλο της σχέσης ανάμεσα στη βροχόπτωση, την παραγωγή βοσκήσιμης ύλης, την πυκνότητα του πληθυσμού, την θνησιμότητα και τη γεννητικότητα του Αφρικανικού βούβαλου. Η ξηρή περίοδος προκαλεί μια μείωση της ποιότητας και της ποσότητας της βοσκήσιμης ύλης, που καταλήγει σε κακή διατροφή και χαμηλότερες αντιστάσεις στις ασθένειες. Οι αυξημένη θνησιμότητα των ενηλίκων έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση του πληθυσμού.
 Πηγή: Προσαρμογή από τον Sinclair (1977).

Τα παραδείγματα αποδεικνύουν ότι πράγματι οι πληθυσμοί, μέσα από τον ενδογενή ανταγωνισμό και με ένα τρόπο πυκνοεξαρτημένο, ανταποκρίνονται στους αυξημένους αριθμούς. Ο συγχρονισμός της ανταπόκρισης εξαρτάται από τη φύση του πληθυσμού. Μεταξύ των μεγαλύτερων θηλαστικών, όπως π.χ. ο αμερικανικός βίσονας, τα οποία χαρακτηρίζει μια μεγάλη διάρκεια ζωής και μια μικρή αναπαραγωγή, οι μηχανισμοί ελέγχου δεν λειτουργούν, εάν ο πληθυσμός δεν έχει πλησιάσει την

χωροϊκανότητά του (**Εικόνα 3.11**). Αντίθετα, μεταξύ των οργανισμών, τους οποίους χαρακτηρίζει μια υψηλή αναπαραγωγική ικανότητα και ένας μικρός βιολογικός κύκλος, η ανταπόκριση στην πυκνότητα μπορεί να συμβεί πολύ ενωρίτερα.



Εικόνα 3.11. Παράδειγμα της γραμμικής και της μη γραμμικής πυκνοεξαρτημένης αλλαγής σε πληθυσμό μεγάλων θηλαστικών. (α) Η γραμμική πυκνοεξαρτημένη μείωση του αριθμού των νεαρών ατόμων που παράγονται ανά ώριμη θηλυκή γκρίζα αρκούδα με την αύξηση του πληθυσμού. (β) Ο ρυθμός γεννήσεων του Αμερικανικού βίσονα, εκπεφρασμένος σε νεαρά άτομα ανά ενήλικο θηλυκό, αρχίζει να μειώνεται σε μια συγκεκριμένη πυκνότητα και μειώνεται απότομα, καθώς η πυκνότητα αυξάνεται. Πηγή: Προσαρμογή από (α) τον McCullough (1981) και (β) τους Fowler and Smith (1981).

3.8. Οι μηχανισμοί ελέγχου των πληθυσμών

Οι μηχανισμοί, μέσα από τους οποίους ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών ελέγχει τους πληθυσμούς, είναι α) το άγχος ή η κακουχία (ένταση, stress), β) η διασπορά και γ) η συμπεριφορά.

3.8.1. Το άγχος ή η κακουχία (stress)

Καθώς ένας πληθυσμός προσεγγίζει μια υψηλή πυκνότητα, ο χώρος διαβίωσης των καθέκαστα ατόμων καθίσταται απαγορευτικός και συχνά αυξάνουν οι επαφές με επιθετική διάθεση μεταξύ των ατόμων. Μια υπόθεση για τον έλεγχο του πληθυσμού είναι ότι ο αυξημένος συνωστισμός και η κοινωνική επαφή καταλήγουν στο άγχος. Ένα τέτοιο άγχος πυροδοτεί την υπερδραστηριότητα του συστήματος που ελέγχει τους ενδοκρινείς αδένες. Βαθείς ορμονικές αλλαγές καταλήγουν στην καταπίεση της αύξησης, την περικοπή των αναπαραγωγικών λειτουργιών και την καθυστερημένη σεξουαλική δραστηριότητα μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού. Οι ορμονικές αλλαγές αυτές καταπιέζουν επίσης το ανοσοποιητικό σύστημα και εξασθενίζουν τα λευκοκύτταρα, αυξάνοντας την πιθανότητα τα άτομα να τρωθούν από ασθένειες. Το κοινωνικό άγχος μεταξύ των εγκύων θηλυκών μπορεί να αυξήσει την εσωουρηθρική θνησιμότητα και να προκαλέσει ανεπαρκή γαλακτογονία και νηπιακούς νανισμούς.

Συνεπώς, το άγχος καταλήγει σε μειωμένες γεννήσεις και σε αυξημένη βρεφική θνησιμότητα.

Τέτοια αποτελέσματα ελέγχου των πληθυσμών έχουν πιστοποιηθεί σε περιορισμένους εργαστηριακούς πληθυσμούς αρκετών ειδών ποντικών και σε μικρότερο βαθμό, σε έγκλειστους άγριους πληθυσμούς αρκτομυών (*Marmota monax*) και αγριοκούνελων (*Oryctolagus cuniculus*). Ο K. Meyers και οι συνεργάτες του πειραματίστηκαν με τα κουνέλια, τα οποία διαβίωναν σε αρκετές πυκνότητες και σε ποικίλους χώρους, μέσα σε περιορισμένες περιοχές του φυσικού βιότοπου τους. Τα κουνέλια που διαβίωναν στον μικρότερο χώρο, παρά μια κάποια μείωση σε αριθμούς, υπέφεραν τις περισσότερες επιδράσεις εξασθένισης. Η ερωτική και η επιθετική τους συμπεριφορά αυξήθηκε, η αναπαραγωγική τους ικανότητα μειώθηκε, το λίπος γύρω από τα νεφρά τους μειώθηκε, αλλά και τα ίδια τα νεφρά παρουσίασαν στην επιφάνεια τους φλεγμονές και έλκη. Το βάρος του ύπατος και του σπληνός μειώθηκαν και το μέγεθος των επινεφριδίων αυξήθηκε.

Η ανάπτυξη των νεαρών κουνελιών που γεννήθηκαν από αγχοτικές μητέρες παρεμποδίστηκε σε όλες τις σωματικές αναλογίες και τα όργανα, ενώ ως ώριμα άτομα επέδειξαν τέτοια συμπεριφορά, η οποία παρεξέκλινε από τη φυσιολογική, και εμφάνισαν έναν υψηλό βαθμό επιθετικής και ερωτικής δραστηριότητας, αλλά και μεγάλους αδένες επινεφριδίων σε σχέση με το βάρος του σώματος. Αντιθέτως, τα κουνέλια που προέρχονταν από πληθυσμούς που βρίσκονταν σε χαμηλή έως μέτρια πυκνότητα, εμφάνισαν εξαιρετική υγεία και επιβίωση.

Οι φερομόνες ή τα χημικά ερεθίσματα ανακούφισης, παρούσες στα ούρα των ενήλικων τρωκτικών είναι δυνατό να ενθαρρύνουν ή να εμποδίσουν την αναπαραγωγή. Μια άλλη μελέτη αφορούσε τους άγριους θηλυκούς οικιακούς ποντικούς (*Mus musculus*) που ζούσαν σε πληθυσμούς με υψηλή και χαμηλή πυκνότητα, περιορισμένοι σε περιοχές με ποώδη βλάστηση, μέσα στο πρανές από τριφύλλια ενός αυτοκινητοδρόμου. Η ουρία από τα θηλυκά του πληθυσμού με υψηλή πυκνότητα απορροφούνταν με χάρτινα φίλτρα. Το χαρτί στη συνέχεια ετοποθετείτο μαζί με τους νεαρούς άγριους θηλυκούς ποντικούς, οι οποίοι βρισκόταν απομονωμένοι σε κλωβούς στο εργαστήριο. Η ουρία από τα θηλυκά των πληθυσμών με χαμηλή πυκνότητα ετοποθετείτο με άλλα νεαρά θηλυκά πειραματικά άτομα. Τα νεαρά θηλυκά από τους πληθυσμούς με υψηλή πυκνότητα που εκτέθηκαν στην ουρία, παρουσίασαν καθυστερημένη εφηβεία, ενώ τα νεαρά θηλυκά που εκτέθηκαν στην ουρία από τους πληθυσμούς με χαμηλή πυκνότητα δεν εμφάνισαν καθυστερημένη εφηβεία. Τα αποτελέσματα συνηγορούν στο ότι οι φερομόνες, παρούσες στην ουρία των ενήλικων θηλυκών από πληθυσμούς με υψηλή πυκνότητα, ενδεχομένως να προκαλούν υστέρηση στην εφηβεία και να βοηθούν στην περαιτέρω επιβράδυνση της αύξησης του πληθυσμού. Τέλος, νεαρά θηλυκά άτομα οικιακών ποντικών που εκτέθηκαν στην ουρία των κυρίαρχων ενήλικων αρσενικών επιτάχυναν την έναρξη της εφηβείας.

Η αντίδραση των φυτών στην κακουχία [άγχος (stress)] επηρεάζεται από την προσαρμοστικότητά τους. Για παράδειγμα κάποια φυτά είναι προσαρμοσμένα στη σκιά. Κάτω από το διερχόμενο από την κομοστέγη άλλων φυτών φως ή από παρόμοιες συνθήκες χαμηλού φωτισμού, τα προσαρμοσμένα στη σκιά φυτά θα αντιδράσουν με μια αργή ανάπτυξη, θα διατηρήσουν την ενέργεια με την ελάττωση του ρυθμού φωτοσύνθεσης και θα απέχουν από την παραγωγή ανθέων και σπόρων. Στην πράξη, θα αναμείνουν για εκείνη την χρονική στιγμή που μια επαρκής ποσότητα φωτός θα διεγείρει μια ταχεία ανάπτυξη. Φυτά τα οποία είναι προσαρμοσμένα σε άλλες μορφές κακουχίας ακολουθούν μια παρόμοια τακτική. Τα φυτά που είναι προσαρμοσμένα στο άπλετο φως αντιδρούν σε εντάσεις χαμηλού φωτισμού με μια ταχεία καθ' ύψος αύξηση (η οποία κάτω από ορισμένες συνθήκες θα τα οδηγήσει ψηλά, προς στο φως). Όμως, τα

φυτά αυτά θα αναπτύξουν λεπτά κυτταρικά τοιχώματα, τα οποία όμως μειώνουν την ικανότητα στήριξης των βλαστών, με αποτέλεσμα να σχηματίζονται αδύνατα, ψηλόλιγνα άτομα, άκρως ευαίσθητα στις μυκητικές προσβολές, οι οποίες γι αυτά μπορεί και να είναι θανάσιμες.

Κάτω από συνθήκες χαμηλών ποσοτήτων θρεπτικών στοιχείων, χαμηλής υγρασίας ή άλλων περιβαλλοντικών κακουχιών, μερικές ομάδες φυτών θα χρησιμοποιήσουν τα αποθέματά τους σε θρεπτικά στοιχεία, αλλά δεν θα καταφέρουν να παράγουν σπόρους. Το γεγονός αυτό περιορίζει την ικανότητά τους να ανταποκριθούν σε βελτιωμένες περιβαλλοντικές συνθήκες. Αντιθέτως, τα άγρια αυτοφυή φυτά, εκείνα δηλαδή που είναι προσαρμοσμένα σε μόνιμες και σοβαρές διαταραχές, αντιδρούν στην κακουχία με την παραγωγή σπόρων σε βάρος της βλαστητικής τους ανάπτυξης. Τα άτομα αυτά είναι μικρά και πενιχρώς ανεπτυγμένα, ο αριθμός των σπόρων όμως, σε σχέση με τη βιομάζα των καθέκαστα ατόμων, είναι υψηλός. Οι σπόροι από τα φυτά αυτά μπορούν να επιβιώσουν θαμμένοι μέσα στο έδαφος για μεγάλες χρονικές περιόδους και είναι ικανοί να φυτρώσουν γρήγορα, όταν μια διαταραχή τους εκθέσει στο φως και τις διακυμάνσεις της ημερήσιας θερμοκρασίας. Κάποια χαρακτηριστικά παραδείγματα των φυτών αυτών είναι και τα ετήσια ζιζάνια.

Μολονότι αυτές οι αντιδράσεις στην κακουχία επηρεάζουν την ατομική ετοιμότητα των φυτών και την διατήρηση και επέκταση των πληθυσμών, μόνο κάποιες μικρές ενδείξεις υπάρχουν ότι η κακουχία στα φυτά δρα σε οποιαδήποτε ρυθμιστική μορφή.

3.8.2. Η διασπορά

Κάποια ζώα αντί να αντιπαλαίουν με το άγχος (για να τοποθετήσουμε την κατάσταση τρόπον τινά ανθρωπομορφικά), το βάζουν στα πόδια και ξεφεύγουν από τις άσχημες καταστάσεις. Αναζητούν νέους, άδειους βιότοπους. Παρότι, όταν η πυκνότητα του πληθυσμού είναι υψηλή, η διασπορά είναι περισσότερο εμφανής, αυτή αποτελεί ένα μόνιμο φαινόμενο. Κάποια άτομα εγκαταλείπουν τους πατρικούς πληθυσμούς είτε εμφανίζεται συνωστισμός, είτε όχι. Εντούτοις, δεν υπάρχει κάποιος γενικός κανόνας για το ποιοι διασπείρονται.

Όταν μια έλλειψη πόρων εξαναγκάζει τα άτομα να απομακρυνθούν, συνήθως απομακρύνονται τα υπο-ώριμα, λόγω της επιθετικότητας των ωρίμων. Οι πιθανότητες είναι, αυτά να χαθούν, μολονότι μερικά από αυτά θα φτάσουν σε κάποια κατάλληλη περιοχή και εκεί θα εγκατασταθούν. Μια τέτοια διασπορά είναι αποτέλεσμα του υπερπληθυσμού και δεν έχει μεγάλη επίδραση στον έλεγχο του πληθυσμού.

Περισσότερο σημαντική για τον έλεγχο του πληθυσμού είναι η διασπορά που λαμβάνει χώρα όταν η πυκνότητα του πληθυσμού είναι χαμηλή ή αυξανόμενη, αλλά πολύ πριν ο πληθυσμός φτάσει την πυκνότητα κατά την οποία η τροφή και το κατάλυμα έχουν καταστεί αντικείμενο υπερβολικής εκμετάλλευσης. Τα συμμετέχοντα άτομα δεν αποτελούν αποτέλεσμα μιας τυχαίας επιλογής από τον πληθυσμό, αλλά είναι εκείνα, τα οποία βρίσκονται σε καλή κατάσταση, ανήκουν σε οποιοδήποτε φύλο ή ομάδα ηλικίας, έχουν μια καλή πιθανότητα επιβίωσης και εμφανίζουν μια υψηλή πιθανότητα μετεγκατάστασης με μια νέα περιοχή. Υφίσταται κάποια ένδειξη ότι, τα άτομα αυτά εμφανίζουν μια γενετική προδιάθεση να διασπαρούν.

Τα άτομα αυτά μπορούν να μεγιστοποιήσουν την ετοιμότητά τους μόνο εάν εγκαταλείψουν την γενέθλια γη. Όταν ο ενδογενής ανταγωνισμός καταστεί έντονος, τα διασπειρόμενα άτομα μπορούν να εντοπιστούν σε βιότοπους όπου οι πόροι είναι περισσότερο προσεγγίσιμοι, οι θέσεις αναπαραγωγής περισσότερο διαθέσιμες και ο

ανταγωνισμός λιγότερος. Επιπλέον, μειώνεται και ο κίνδυνος διασταύρωσης. Ταυτόχρονα όμως, τα διασπειρόμενα άτομα υφίστανται και σοβαρούς κινδύνους. Βιώνουν σε άγνωστα εδάφη και τα νεαρά υβρίδια, τα οποία παράγονται από τις διασταυρώσεις με απολύτως άσχετα άτομα, είναι πολύ πιθανό να μην μπορέσουν να προσαρμοστούν στο περιβάλλον.

Σύμφωνα με πρόσφατες μελέτες, τα διασπειρόμενα άτομα δεν «ταξιδεύουν» μακρύτερα από όσο χρειάζεται. Το πόσο μακριά πηγαίνουν εξαρτάται από την πυκνότητα των πληθυσμών που τους περιβάλλουν και την διαθεσιμότητα του κατάλληλου βιότοπου. Σε γενικές γραμμές, τα άτομα «ταξιδεύουν» σε ευθεία γραμμή από τον τόπο γέννησής τους ή κάνουν ένα αριθμό εξερευνητικών επιδρομών πριν αναχωρήσουν και ακολούθως, καταλαμβάνουν την πρώτη μη διεκδικούμενη θέση που θα εντοπίσουν. Το πόσο καλά θα περάσουν στη νέα τους τοποθεσία εξαρτάται από την ποιότητα του βιότοπου. Εκείνα τα άτομα που εγκαθίστανται σε άριστους βιότοπους απολαμβάνουν υψηλή επιβίωση και αναπαραγωγή, ενώ απογοητευμένα διασπειρόμενα άτομα αντιμετωπίζουν χαμηλή επιβίωση.

Μπορεί όμως πράγματι η διασπορά να ελέγξει ένα πληθυσμό; Παρότι η διασπορά είναι θετικά συσχετισμένη με την πυκνότητα του πληθυσμού, δεν υφίσταται καμία συσχέτιση ανάμεσα στην αναλογία του πληθυσμού που αποχωρεί και της αύξησης ή της μείωσης του πληθυσμού. Η διασπορά μπορεί να μην λειτουργεί ως ένας ρυθμιστικός μηχανισμός, συμβάλλει όμως έντονα στην επέκταση του πληθυσμού, βοηθάει στην παραμονή του τοπικού πληθυσμού και λειτουργεί σαν πηγή της φυσικής επιλογής, επιλέγοντας φαινότυπους και γενότυπους.

Η επιτυχής διασπορά των φυτών είναι δυνατό να εξαρτηθεί από τη συχνότητα της διασποράς. Το φυτό, όσο πιο συχνά έχει μια μεγάλη παραγωγή σπόρων, τόσο πιο συχνά θα έχει νέο πολλαπλασιαστικό υλικό διαθέσιμο για τον εποικισμό, ακόμη και αν οι απώλειες σε σπόρους είναι τεράστιες. Ανεξάρτητα από τα μέσα διασποράς, οι περισσότεροι σπόροι πέφτουν κοντά στο μητρικό φυτό. Οι ευρισκόμενοι κοντά στα μητρικά φυτά σπόροι, επειδή προμηθεύονται από μια συμπυκνωμένη πηγή τροφής, υπόκεινται συνήθως σε μια περισσότερο έντονη αρπαγή από τα σποροφόρα ζώα απ' ό,τι οι σπόροι που σκορπίζονται σε μακρύτερες αποστάσεις. Έτσι, η πιθανότητα επιβίωσης του σπόρου αυξάνεται, καθώς αυξάνεται η απόσταση του από το μητρικό φυτό.

3.8.3. Η συμπεριφορά

Ο ενδογενής ανταγωνισμός εκφράζεται στην κοινωνική συμπεριφορά ως ο βαθμός ανοχής μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους. Η κοινωνική συμπεριφορά εμφανίζεται ως ένας μηχανισμός, ο οποίος περιορίζει τον αριθμό των ζώων που μπορούν να ζήσουν σε ένα συγκεκριμένο βιότοπο, έχουν προσπέλαση στην παροχή τροφής και εμπλέκονται στις αναπαραγωγικές δραστηριότητες.

Για να αποδειχθεί, ότι η κοινωνική συμπεριφορά περιορίζει τους πληθυσμούς με ένα τρόπο πυκνοεξαρτημένο, πρέπει να καταδειχθεί ότι:

- (1) ένα σημαντικό τμήμα του πληθυσμού αποτελείται από επιπλέον αριθμό ζώων, τα οποία δεν γονιμοποιούνται διότι, είτε πεθαίνουν, είτε προσπαθούν να γονιμοποιηθούν και αποτυγχάνουν,
- (2) υπάρχουν κάποια άτομα τα οποία εμποδίζονται να γονιμοποιηθούν από τα κυρίαρχα άτομα,
- (3) τα μη γονιμοποιούμενα άτομα είναι ικανά να γονιμοποιηθούν, εάν απομακρυνθούν τα κυρίαρχα άτομα, και

- (4) τα γονιμοποιούμενα ζώα δεν χρησιμοποιούν σε απόλυτα μεγέθη την τροφή και τον χώρο.

3.8.3.1. Η κοινωνική ιεραρχία

Πολλά είδη ζώων ζουν σε ομάδες, στα πλαίσια κάποιας μορφής κοινωνικής οργάνωσης, η οποία βασίζεται στην ενδογενή επιθετικότητα και τη μη ανοχή και στην κυριαρχία του ενός ατόμου επί ενός άλλου. Βρίσκονται λοιπόν σε λειτουργία, δύο αντιτιθέμενες δυνάμεις, η μια, η οποία αφορά την αμοιβαία έλξη και η άλλη, αυτή που απαντά σε μια αρνητική αντίδραση απέναντι στο συνωστισμό, δηλαδή, μια ανάγκη για περισσότερο προσωπικό χώρο.

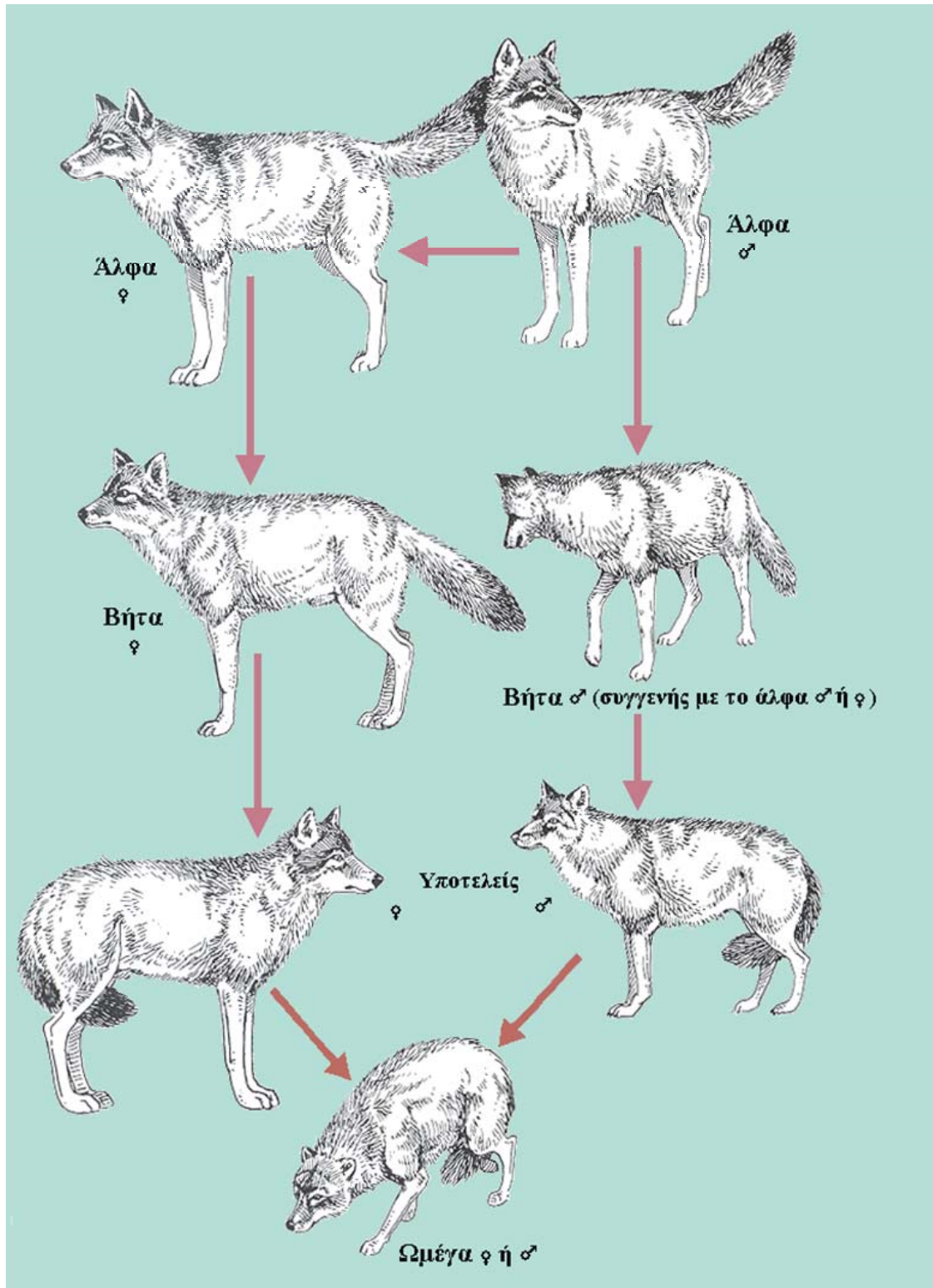
Κάθε άτομο καταλαμβάνει μια θέση στην ομάδα, η οποία βασίζεται στην κυριαρχία και την υποχωρητικότητα. Στην απλούστερη μορφή της η ομάδα περιλαμβάνει ένα Α άτομο κυρίαρχο των άλλων, ένα Β άτομο κυρίαρχο όλων των άλλων εκτός του Α και τελικά ένα Ω άτομο κυριαρχούμενο από όλα τα άλλα.

Τα άτομα εγκαθιδρύουν την κοινωνική τάξη κάνοντας χρήση της δύναμης, της εξαπάτησης και των απειλών, κατά βάση στις αρχικές συναντήσεις ανάμεσα στα ζευγάρια των καθέκαστα ατόμων ή σε μια σειρά από τέτοιες συναντήσεις. Άπαξ και η κοινωνική τάξη εγκαθιδρυθεί, αυτή διατηρείται, λόγω της από κεκτημένη συνήθεια υποτέλειας, την οποία επιδεικνύουν τα ευρισκόμενα σε χαμηλότερες θέσεις άτομα, η οποία εννίοτε ενισχύεται από τις απειλές και τις περιστασιακές τιμωρίες, οι οποίες επιβάλλονται από τα ευρισκόμενα στις υψηλότερες θέσεις άτομα. Μια τέτοια οργάνωση έχει ως αποτέλεσμα μια κοινωνική αρμονία, η οποία σταθεροποιεί και μορφοποιεί τις ενδογενείς ανταγωνιστικές σχέσεις και επιλύει διαφωνίες με την ανάλωση της ελάχιστης μαχητικής και σπαταλούμενης ενέργειας.

Η κοινωνική κυριαρχία, εάν αυτή επηρεάζει την αναπαραγωγή και την επιβίωση μ' ένα πυκνοεξαρτημένο τρόπο, είναι δυνατό να παίξει ένα ρόλο στον έλεγχο του πληθυσμού. Ένα παράδειγμα είναι και ο λύκος. Οι λύκοι ζουν σε μικρές ομάδες των 6 έως 12 ή και περισσότερων ατόμων, οι οποίες ονομάζονται **αγέλες**. Η αγέλη είναι μια εκτεταμένη συγγενική ομάδα, οποία αποτελείται από ένα ζευγάρι, ένα ή περισσότερα νεαρά άτομα του προηγούμενου έτους, τα οποία δεν καθίστανται αναπαραγωγικά ώριμα πριν από το δεύτερο έτος και αρκετά, μη γονιμοποιούμενα ενήλικα άτομα.

Η αγέλη εμφανίζει δυο κοινωνικές ιεραρχίες. Μια είναι εκείνη της οποίας ηγείται ένα Α θηλυκό και η άλλη αυτή της οποίας ηγείται ένα Α αρσενικό άτομο, ο αρχηγός της αγέλης δηλαδή, στον οποίον όλα τα υπόλοιπα μέλη οφείλουν υπακοή. Κάτω από το Α αρσενικό βρίσκεται το Β αρσενικό, άτομο στενά συγγενικό με το Α, πιθανά αδελφός του, το οποίο οφείλει να υπερασπίζεται την θέση του απέναντι στην πίεση που ασκείται από όλα τα άλλα αρσενικά, τα οποία βρίσκονται ιεραρχικά από κάτω του (**Εικόνα 3.12**).

Το ζευγάρι μέσα στην αγέλη είναι αυστηρά ελεγχόμενο. Το Α αρσενικό (και κατά περίπτωση το Β αρσενικό) ζευγαρώνει με το Α θηλυκό. Αυτό το τελευταίο, εμποδίζει όλα τα ευρισκόμενα σε ιεραρχικά χαμηλότερη θέση θηλυκά να ζευγαρώσουν με το Α ή με τα υπόλοιπα αρσενικά, ενώ το Α αρσενικό εμποδίζει τις προσπάθειες ζευγαρώματος που καταβάλλονται από τα άλλα αρσενικά. Έτσι, κάθε αγέλη έχει μόνο ένα αναπαραγωγικό ζευγάρι και κάθε έτος εμφανίζει μόνο μια γέννα. Τα νεογνά μάλιστα, ανατρέφονται με τη συνεργασία όλων των μελών της αγέλης.



Εικόνα 3.12. Η κοινωνική ιεραρχία σε μια μικρή αγέλη λύκων. Παρατηρούμε τις δυο ξεχωριστές ιεραρχίες, μια θηλυκή και μια αρσενική, με ένα άτομο να καταλαμβάνει τη θέση Ω. Το Α αρσενικό είναι το κυρίαρχο άτομο της αγέλης.
 Πηγή: Προσαρμογή από τον Fox (1980).

Σε μια περιοχή, το επίπεδο του πληθυσμού των λύκων ελέγχεται από το μέγεθος των αγελών, οι οποίες κατέχουν αποκλειστικές περιοχές. Ο έλεγχος του μεγέθους της αγέλης επιτυγχάνεται από γεγονότα, τα οποία συμβαίνουν μέσα στην αγέλη και τα

οποία επηρεάζουν την ποσότητα της διαθέσιμης για κάθε λύκο τροφής. Η προμήθεια της τροφής αφεαυτής δεν επηρεάζει τις γεννήσεις και τους θανάτους, κάτι που όμως κάνει η κοινωνική δομή, η οποία οδηγεί σε μια ανισομερή κατανομή της τροφής. Το αναπαραγωγικό ζευγάρι, δηλαδή το Α αρσενικό και το Α θηλυκό, έχει προτεραιότητα στην τροφή. Στην πραγματικότητα, το ζευγάρι είναι απόλυτα ανεξάρτητο από την επάρκεια τροφής. Τα υποκυρίαρχα ζώα όμως, με μικρή αναπαραγωγική πιθανότητα, αρσενικά και θηλυκά, επηρεάζονται πολύ σοβαρά. Σε υψηλές πυκνότητες, το Α θηλυκό θα εκδιώξει από την αγέλη όλα τα άλλα ώριμα θηλυκά, ενώ κάποια άλλα άτομα θα εγκαταλείψουν την αγέλη με τη θέλησή τους. Αυτά τα τελευταία, δεν θα κατορθώσουν να επιβιώσουν, εκτός από την περίπτωση κατά την οποία τα ζώα αυτά θα έχουν την ευκαιρία να εγκατασταθούν σε μια νέα περιοχή και να δημιουργήσουν μια νέα αγέλη.

Η κοινωνική αγέλη λοιπόν, καθίσταται άκρως σημαντική για τη ρύθμιση του πληθυσμού. Καθώς ο αριθμός των λύκων αυξάνεται, αυξάνει και το μέγεθος της αγέλης. Τα άτομα εκδιώκονται ή εγκαταλείπουν την αγέλη και ο ρυθμός γεννήσεων μειώνεται, διότι τα περισσότερα από τα ευρισκόμενα σε αναπαραγωγική ωριμότητα θηλυκά δεν γονιμοποιούνται. Το ποσοστό των αναπαραγωγικών θηλυκών στο σύνολό τους μειώνεται. Όταν οι πληθυσμοί των λύκων είναι χαμηλοί, τα ευρισκόμενα σε αναπαραγωγική ωριμότητα θηλυκά και αρσενικά εγκαταλείπουν την αγέλη, εγκαθίστανται σε μη κατειλημμένους βιότοπους και δημιουργούν τις δικές τους αγέλες, μ' ένα μόνο αναπαραγωγικό θηλυκό. Το αποτέλεσμα που προκύπτει λοιπόν είναι, σχεδόν κάθε ώριμο προς αναπαραγωγή θηλυκό να γονιμοποιείται και να αυξάνεται ο πληθυσμός των λύκων. Εντούτοις, σε πολύ χαμηλές πυκνότητες, υπάρχει η πιθανότητα τα θηλυκά με πολύ δυσκολία να μπορέσουν να εντοπίσουν αρσενικά, ώστε να δημιουργήσουν με αυτά μια νέα αγέλη και έτσι, αποτυγχάνουν να γονιμοποιηθούν και ακόμη – ακόμη, αποτυγχάνουν να επιβιώσουν.

3.8.3.2. Η προάσπιση της περιοχής

Μια περισσότερο πολύπλοκη μορφή της ομαδοποίησης είναι και η προάσπιση της περιοχής (territoriality). Μια κατάσταση στην οποία ένα ανεξάρτητο ζώο υπερασπίζεται μια αποκλειστική περιοχή, την οποία δεν μοιράζεται με ανταγωνιστές (**Εικόνα 3.13**). Η προάσπιση περιλαμβάνει καθορισμένες μορφές συμπεριφοράς, όπως το κελάηδημα και οι επικλήσεις, οι επιδείξεις εκφοβισμού, όπως το άπλωμα των φτερών και της ουράς στα πτηνά, η επίδειξη των δοντιών και των νυχιών στα θηλαστικά, η επίθεση, η καταδίωξη και η εναπόθεση ιχνών μυρουδιάς, τα οποία προκαλούν στους ανταγωνιστές αποτροπή και απομάκρυνση. Αποτέλεσμα όλων αυτών είναι, τα άτομα μιας περιοχής να έχουν την τάση να εμφανίζονται σε κανονικές, κατά το μάλλον ή ήττον, μορφές διανομής.

Η προάσπιση της περιοχής και η κοινωνική ιεραρχία αντιπροσωπεύουν βαθμούς εκδήλωσης των ίδιων βασικών μορφών κυριαρχίας. Είναι δύσκολο να τραβήξουμε μια απόλυτα ευθεία γραμμή ανάμεσά τους. Εάν τοποθετηθεί στο ένα άκρο η μη κοινωνική οργάνωση και στο άλλο άκρο η ομαδική υπεράσπιση της περιοχής, αυτό θα μπορούσε να περιγραφεί ως μια βαθμίδωση της συμπεριφοράς. Κάτω από ένα σύνολο περιβαλλοντικών συνθηκών, – μια συγκεκριμένη ποσότητα χώρου, πυκνότητας πληθυσμού και εποχής του έτους – τα άτομα ενός είδους μπορεί να επιδεικνύουν ακραία στοιχεία προάσπισης της περιοχής ενώ, κάτω από ένα άλλο σύνολο συνθηκών, η προάσπιση της περιοχής μπορεί να εξαφανιστεί μέσα στην κοινωνική ιεραρχία.

Για παράδειγμα, το έντομο *Leucorhina arubicunda*, όπως και κάποια άλλα έντομα, κατέχουν μια περιοχή κατά μήκος του χείλους μιας λιμνούλας. Όταν η

πυκνότητα του πληθυσμού είναι χαμηλή, τα άτομα κατανέμονται μεταξύ τους σε μια απόσταση 3 έως 7 μέτρων και οι επιθετικές αντιδράσεις είναι συχνές. Καθώς η πυκνότητα αυξάνεται, το επίπεδο της προάσπισης της περιοχής και της προσέγγισης στη θέση μειώνεται. Έτσι, η προάσπιση της περιοχής μπορεί να εκληφθεί ως μια κατά χώρο οργάνωση των ιεραρχιών κυριαρχίας, στην οποία το άτομο διατηρεί την υψηλότερη θέση στην ιεραρχία της περιοχής του ή του κέντρου της δραστηριότητάς του.

Γιατί όμως ένα σμήνος ωδικών πτηνών ή μια αγέλη λύκων πρέπει να προασπίζουν μια περιοχή; Οι άμεσες αιτίες ποικίλουν. Για κάποια ζώα αιτίες είναι η απόκτηση και η προστασία ενός αναγκαίου πόρου, π.χ. η τροφή, η θέση της φωλιάς, ο χώρος ζευγαρώματος ή ένας σύντροφος. Η έσχατη αιτία είναι η υλοποίηση μιας αυξημένης πιθανότητας επιβίωσης και μιας βελτιωμένης αναπαραγωγικής επιτυχίας, κοντολογίς η αυξημένη ετοιμότητα. Με την προάσπιση μιας περιοχής, το άτομο εξαναγκάζει κάποια άλλα άτομα να καταφύγουν σε υπο – άριστους βιότοπους, να μειωθεί η ετοιμότητά τους και συνεπώς να αυξηθεί η αναλογία των δικών του απογόνων στον πληθυσμό.

Στενά συνδεδεμένο με την «ιδιοκτησία» της περιοχής είναι και το μέγεθος της περιοχής. Καθώς το μέγεθος της περιοχής αυξάνεται, ταυτόχρονα αυξάνεται και το κόστος προάσπισης της περιοχής. Σε γενικές γραμμές, το μέγεθος της περιοχής εμφανίζει την τάση να μην είναι μεγαλύτερο από το απαιτούμενο, ενώ αυτό ποικίλει από έτος σε έτος (**Εικόνα 3.13**) και από τοποθεσία σε τοποθεσία, σε συνάρτηση με τους πόρους και τον αριθμό των ζώων που αναζητούν χώρο.

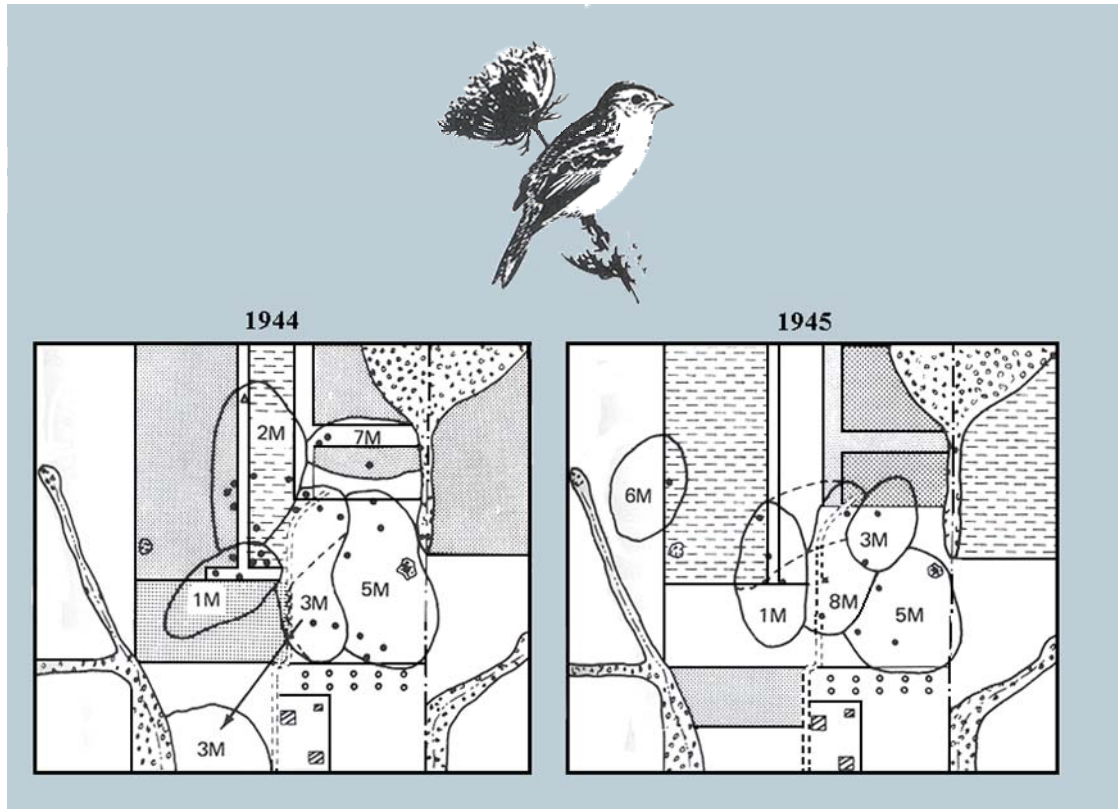
Η καρδερίνα *Spizella breweri*, επιτυγχάνει ένα μέγιστο μέγεθος περιοχής σε μέτριες πυκνότητες πληθυσμού. Σε χαμηλότερες πυκνότητες δεν επεκτείνεται πέρα από το μέγεθος αυτό, μολονότι ο βιότοπος είναι διαθέσιμος και ούτε φαίνεται να έχει μικρότερο όριο μεγέθους σε πολύ υψηλές πυκνότητες.

Η *Amphispiza belli*, ένα πτηνό στενά συνδεδεμένο με το προηγούμενο πτηνό, σε χαμηλές πυκνότητες επεκτείνει την περιοχή του τάχιστα χωρίς ανώτερο όριο, αλλά τελικώς, σε υψηλές πυκνότητες έχει ένα ελάχιστο μέγεθος, όταν δηλαδή ο βιότοπος φαίνεται να κορένεται.

Για κάποια ζώα, και πιο συγκεκριμένα για κάποια πτηνά, δεν είναι το μέγεθος της περιοχής εκείνο που έχει σημασία, αλλά η ποιότητα της περιοχής. Κάποια αρσενικά, ίσως τα πιο επιθετικά, είναι εκείνα για τα οποία η διεκδίκηση των καλύτερων περιοχών στέφεται με επιτυχία, συνήθως ως μετρούμενες καλύτερες εκείνες οι περιοχές, των οποίων τα χαρακτηριστικά της βλάστησης είναι ιδανικά, ώστε να τις καθιστούν τις καλύτερες θέσεις για την κατασκευή της φωλιάς. Τα λιγότερο επιτυχημένα αρσενικά άτομα καταλαμβάνουν υπο-άριστες περιοχές, και κάποια αρσενικά δεν καταφέρουν να εξασφαλίσουν καμία περιοχή. Τα πιο επιτυχημένα αρσενικά επιβραβεύονται μ' ένα σύντροφο, ενώ ένα αρσενικό πτηνό που έχει εγκατασταθεί σε μια φτωχή περιοχή ενδεχομένως, να φανεί ανίκανο να ελκύσει ένα ταίρι.

Ο αριθμός των «ιδιοκτητών» μιας περιοχής που μπορεί να υποστηρίξει ένας βιότοπος, καθορίζεται από την συνολικά διαθέσιμη έκταση διαιρούμενη με το ελάχιστο μέγεθος της περιοχής. Όταν η διαθέσιμη έκταση γεμίσει, τα επιπλέον ζώα αποβάλλονται ή τους αρνούνται την προσέγγιση. Τα άτομα αυτά καλύπτουν ένα περιπλανώμενο απόθεμα. Ένα τέτοιο περιπλανώμενο απόθεμα πιθανών ενήλικων αναπαραγωγικών ατόμων έχει περιγραφεί για ένα αριθμό ειδών, στα οποία περιλαμβάνονται ο κόκκινος αγριόγαλλος της Σκωτίας (*Lagopus lagopus*), η κίσσα της Αυστραλίας (*Gymnorhina tibicen*), η (*Ptychoramphus aleuticus*), και το λευκοστεφές σπουργίτι της Καλιφόρνια (*Zonotrichia leucophrys*). Μελέτες που έγιναν σε μαρκαρισμένους πληθυσμούς λευκοστεφών σπουργιτιών έδειξαν ένα μη

αναπαραγόμενο πλεόνασμα ατόμων, το οποίο μπορεί να αναπαραχθεί. Πράγματι, το 24% των κατόχων των περιοχών εισήλθαν στον πληθυσμό δύο με πέντε έτη μετά την σύνδεση και το 25% από τους νεοσσούς των φωλιών που κατέλαβαν περιοχές έπραξαν το ίδιο, δύο με πέντε έτη μετά την εκκόλαψη. Οι κάτοχοι των περιοχών, οι οποίοι εξαφανίστηκαν διαρκούσης της περιόδου αναπαραγωγής, αντικαταστάθηκαν σχεδόν αμέσως.



Εικόνα 3.13. Περιοχές της καρδερίνας *Ammodramus savannarum*, όπως αυτές καθορίζονται από παρατηρήσεις με προσημειωμένα πτηνά. Οι στιγμές δείχνουν θέσεις κελαηδήματος, οι οποίες κατανέμονται κοντά στα όρια της περιοχής. Αξιοσημείωτο είναι ότι τα ίδια αρσενικά επιστρέφουν το δεύτερο έτος πολύ κοντά στην ίδια έκταση. Μια τέτοια συμπεριφορά ονομάζεται **φιλοπατρία**.

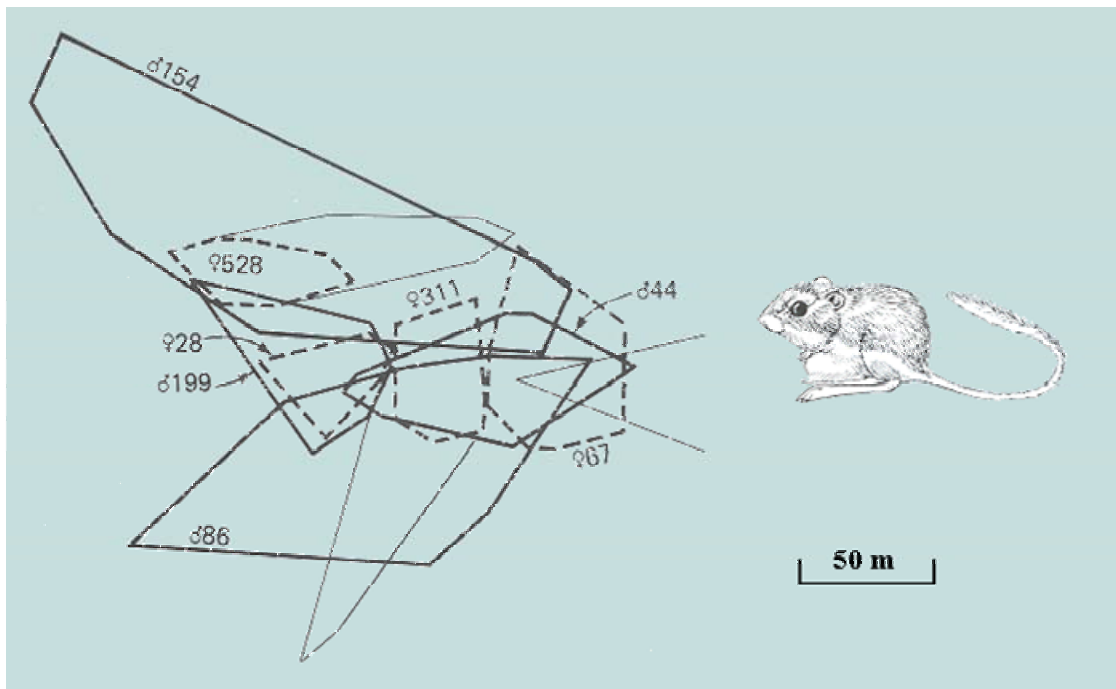
Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1963).

Πολύ λίγα δεδομένα υπάρχουν για την κοινωνική οργάνωση των περιπλανώμενων. Τα περιπλανώμενα πτηνά μπορούν να σχηματίσουν σμήνη με μια κυρίαρχη ιεραρχία, σε περιοχές που δεν καταλαμβάνονται από άλλους κυρίαρχους περιοχών, όπως στην περίπτωση του αγριόγαλλου της Σκοτίας και της κίσσας της Αυστραλίας. Τα είδη αυτά είναι ικανά να ζουν μονήρη εκτός της περιοχής, όπως κάνουν άλλωστε τα λευκοστεφή σπουργίτια, ή αφού γίνουν αποδεκτά ως μη ανταγωνιστές, είναι δυνατόν να περάσουν τον περισσότερο χρόνο τους στις περιοχές αναπαραγωγής των άλλων, όπως συμβαίνει με τα κοκκινωπά σπουργίτια της Κόστα Ρίκα (*Zonotrichia capensis*).

Η προάσπιση της περιοχής είναι δυνατόν να λειτουργήσει και ως ένας μηχανισμός ελέγχου του πληθυσμού. Εάν όλα τα ζευγάρια, τα οποία εγκαθίστανται σε μια περιοχή, καταλαμβάνουν μια συγκεκριμένη έκταση, τότε η προάσπιση της περιοχής καταλήγει μόνο σε μια αραιώση ενός πληθυσμού. Δεν καταλήγει σε κανένα έλεγχο του πληθυσμού. Αντιθέτως, εάν το μέγεθος της περιοχής έχει ένα μικρότερο όριο, τότε ο

αριθμός των ζευγαριών που μπορεί να εγκατασταθεί σε μια περιοχή περιορίζεται και τα άτομα που αποτυγχάνουν να εγκατασταθούν αναγκάζονται να αποχωρήσουν.

Σε μια τέτοια κατάσταση η προάσπιση της περιοχής έπρεπε να ελέγχει τον πληθυσμό, αλλά αυτό συμβαίνει μόνο σε μια υπερεπάρκεια αρσενικών και θηλυκών, τα οποία βρίσκονται σε αναπαραγωγική ηλικία και δεν ανήκουν στην περιοχή, αλλά ζουν σε μια έκταση, όπως στην περίπτωση του κόκκινου αγριόγαλλου και των σπουργιτιών. Η αναπαραγωγή τότε περιορίζεται από την προάσπιση της περιοχής όπως περιορίζεται από την προάσπιση της περιοχής και ο πυκνοεξαρτημένος πληθυσμός, για να καταλήξουμε σε ένα έλεγχο πυκνοεξαρτημένου πληθυσμού. Τα άτομα που περισσεύουν περιορίζονται ή αποκλείονται από την αναπαραγωγική διαδικασία και ο πληθυσμός δεν θα αυξηθεί πάνω από ένα ανώτερο όριο, το οποίο καθορίζεται από τον αριθμό των διαθέσιμων περιοχών.



Εικόνα 3.14. Οι ζωτικοί χώροι οκτώ ενήλικων αρουραίων (*Dipodomys merriami*) στην Αριζόνα. Οι συνεχείς γραμμές σημειώνουν τα αρσενικά και οι διακεκομμένες τα θηλυκά. Οι διακεκομμένες δείχνουν διαδρομές εκτός του συνήθους ζωτικού χώρου. Παρατηρείται μια υπερέκταση όλων των ζωτικών χώρων, με τους ζωτικούς χώρους των αρσενικών να είναι μεγαλύτεροι και αυτοί των θηλυκών να βρίσκονται μέσα στους ζωτικούς χώρους των αρσενικών.

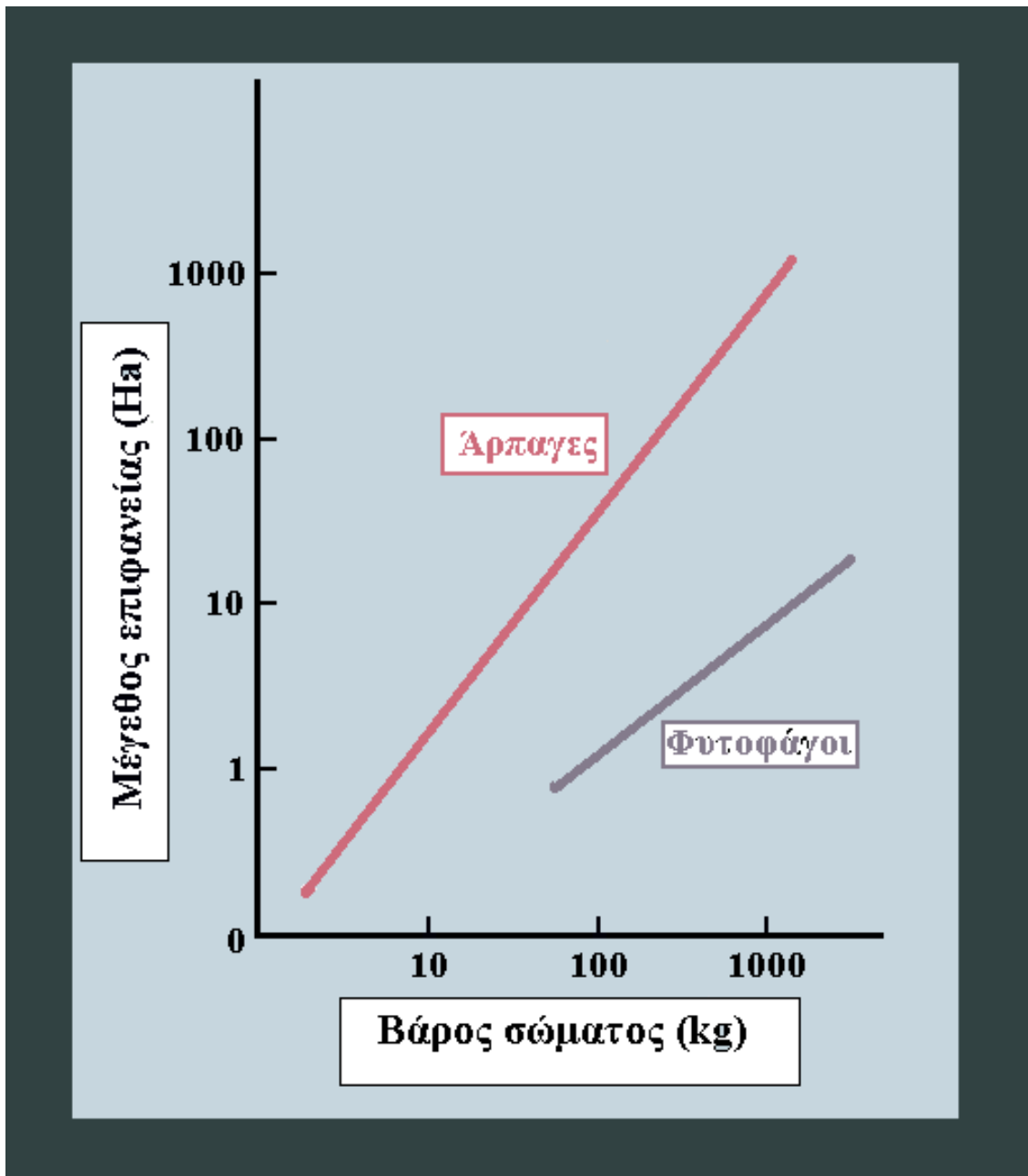
Πηγή: Προσαρμογή από τον Jones (1989).

3.8.3.3. Ο ζωτικός χώρος

Η προάσπιση της περιοχής αναφέρεται ειδικά σε μια έκταση, την οποία οι πληθυσμοί υπερασπίζονται στη διάρκεια μιας χρονικής περιόδου του έτους. Ο ζωτικός χώρος (home range) διαφέρει από την υπερασπιζόμενη περιοχή, διότι αυτός θεωρείται ως η έκταση επί της οποίας ένα ζώο κανονικά περιφέρεται σε όλη τη διάρκεια του έτους ή της ζωής του. Αυτός συχνά, αλλά όχι αναγκαστικά, συνδέεται με μια επιθετική συμπεριφορά. Η προάσπιση της περιοχής και ο ζωτικός χώρος είναι κοινός για κάποια είδη, ενώ κάποια άλλα είδη υπερασπίζονται μόνο ένα τμήμα ή ένα πυρήνα της έκτασης ή τέλος, η έκταση δεν υπερασπίζεται από κανένα είδος. Τα δύο φύλα είναι δυνατόν να

έχουν τον ίδιο ή διαφορετικό ζωτικό χώρο (Εικόνα 3.14), ο οποίος μπορεί να επικαλύπτεται.

Ο ζωτικός χώρος ποικίλει σε μεγάλο βαθμό, ακόμη και μέσα σε ένα είδος, αλλά και μεταξύ των ατόμων. Σπάνια ένας ζωτικός χώρος είναι σταθερός στη χρήση του, το μέγεθός του και την εγκατάστασή του. Ο ζωτικός χώρος μπορεί να είναι συμπαγής και συνεχής ή μπορεί να είναι διασπασμένος, σε ασυνεχή τμήματα προεκτεινόμενα από ίχνη. Οι ακανονιστίες στην κατά χώρο και χρόνο κατανομή της τροφής δημιουργούν αντίστοιχες ακανονιστίες στο ζωτικό χώρο και τη συχνότητα επίσκεψης.



Εικόνα 3.15. Η σχέση ανάμεσα στο μέγεθος του ζωτικού χώρου και το σωματικό βάρος των Βορειοαμερικανικών θηλαστικών.

Πηγή: Ποσαρμογή από τους Harestad and Bunnell (1979).

Το συνολικό μέγεθος του ζωτικού χώρου επηρεάζεται από τους διατροφικούς πόρους, τον τρόπο απόκτησης της τροφής, το μέγεθος του σώματος και τις μεταβολικές ανάγκες.

Σε γενικές γραμμές, τα σαρκοφάγα ζώα χρειάζονται ένα μεγαλύτερο ζωτικό χώρο σε σχέση με τα φυτοφάγα και τα παμφάγα ζώα του ίδιου μεγέθους. Τα αρσενικά και τα ενήλικα άτομα έχουν μεγαλύτερους ζωτικούς χώρους, σε σύγκριση με τα θηλυκά και τα μη ενήλικα άτομα. Το βάρος από μόνο του θεωρείται αρκετό για να δημιουργήσει διαφορές μεταξύ των ειδών, χωρίς την επίκληση οιασδήποτε άλλων ανταγωνιστικών αλληλεπιδράσεων.

Ο ζωτικός χώρος των φυτοφάγων και των παμφάγων αυξάνει με ένα σχεδόν σταθερό ρυθμό, καθώς αυξάνεται το σωματικό του βάρος. Το ίδιο συμβαίνει και ανάμεσα στα σαρκοφάγα ζώα, για τα οποία ο ζωτικός χώρος αυξάνει με την αύξηση του βάρους των (Εικόνα 3.15). Όσο πιο συγκεντρωμένη είναι η προμήθεια της τροφής, τόσο μικρότερος είναι ο ζωτικός χώρος. Οι ζωτικοί χώροι κάποιων θηλαστικών και το κέντρο δραστηριότητας εντός αυτών φαίνεται να είναι ρευστοί και καθορίζονται από κάποιες μεταβλητές, όπως αυτές του εντοπισμού της προμήθειας τροφής και της αναπαραγωγικής κατάστασης των γειτονικών αρσενικών και θηλυκών.

Ο βαθμός της επιθετικής συμπεριφοράς ανάμεσα στα άτομα καθορίζει το μέγεθος του ζωτικού χώρου. Τα κυρίαρχα άτομα κατέχουν το μεγαλύτερο ζωτικό χώρο με κάποια επικάλυψη, ενώ τα υποκυρίαρχα άτομα καταλαμβάνουν ζωτικούς χώρους μέσα στα όρια των ζωτικών χώρων των κυρίαρχων ατόμων. Τα κυρίαρχα άτομα έχουν την ικανότητα να περιφέρονται πιο ελεύθερα σε μια μεγαλύτερη έκταση και να έχουν προσπέλαση σε περισσότερους πόρους σε σχέση με τα υποκυρίαρχα άτομα. Συνήθως, ένα αρσενικό μπορεί να ελέγχει άκρως επιθυμητές τοποθεσίες και εξαναγκάζει τα υποκυρίαρχα ζώα να καταλαμβάνουν την περιοχή που περισσεύει. Επίσης, ο περιορισμός των δραστηριοτήτων σε ένα ζωτικό χώρο επιφέρει ασφάλεια. Τα ζώα εξοικειώνονται με την τοποθεσία της τροφής, το καταφύγιο και το κάλυμμα διαφυγής.

Το μέγεθος των ζωτικών χώρων και των περιοχών προάσπισης είναι θέματα κάτι περισσότερο από ακαδημαϊκά. Αποτελούν ένα δείκτη για τον υπολογισμό της έκτασης του βιοτόπου, η οποία είναι ικανή και αναγκαία για να υποστηρίξει βιώσιμους πληθυσμούς διαφόρων ειδών ζώων. Σε γενικές γραμμές, τα ζώα με μικρούς ζωτικούς χώρους ή περιοχές προάσπισης μπορούν να συντηρηθούν σε μικρά τοπία, σε σχέση με τα μεγάλα θηλαστικά και τα αρπακτικά πτηνά, οι πληθυσμοί των οποίων, για τον ίδιο λόγο, χρειάζονται χιλιάδες τετραγωνικών χιλιομέτρων (Πίνακας 3.1). Η διαχείριση των εκτεταμένων αυτών βιοτόπων αποτελεί ένα μείζον οικολογικό και οικονομικό πρόβλημα.

3.8.3.4. Χώρος που καταλαμβάνεται από τα φυτά

Τα φυτά δεν ανήκουν σε μια περιοχή με την ίδια έννοια που αποδίδεται στα ζώα. Τα φυτά όμως, μπορεί να καταλάβουν το χώρο και να συγκρατηθούν σ' αυτόν για μια χρονική περίοδο. Το φαινόμενο αυτό στο φυτικό κόσμο μπορεί να θεωρηθεί ως ανάλογο φαινόμενο με την προάσπιση της περιοχής από τα ζώα, ειδικότερα εάν δεχθούμε τον εναλλακτικό ορισμό της προάσπισης της περιοχής – οι ανεξάρτητοι οργανισμοί χωροθετούνται καλύτερα απ' ό,τι θα περιμέναμε από μια τυχαία κατάληψη του κατάλληλου βιοτόπου.

Πίνακας 3.1. Μέγεθος ζωτικών χώρων και περιοχών προάσπισης

Είδος	Ζωτικός χώρος	Δίαιτα
Λευκοπόδαρος ποντικός	0,32 – 4,26 Ha	Παμφάγο
Αρουραίος καγκουρό (α)	0,67 Ha	Παμφάγο
Αρουραίος καγκουρό (θ)	1,66 Ha	Παμφάγο
Χιονοπόδαρος λαγός	5,8 Ha	Φυτοφάγο
Λευκόουρο ελάφι (α)	142 Ha	Φυτοφάγο
Λευκόουρο ελάφι (θ)	45 Ha	Φυτοφάγο
Μεφίτις	17 – 38 Ha	Παμφάγο
Κόκκινη αλεπού	259 – 777 Ha	Παμφάγο
Ψαροπούλι (α)	30,9 km ²	Σαρκοφάγο
Ψαροπούλι (θ)	16,3 km ²	Σαρκοφάγο
Λύκος (αγέλη)	1404 km ²	Σαρκοφάγο
Αγριόγατος (α)	95,7 km ²	Σαρκοφάγο
Αγριόγατος (θ)	31,2 km ²	Σαρκοφάγο
Λιοντάρι του βουνού (α)	39 – 78 km ²	Σαρκοφάγο
Λιοντάρι του βουνού (θ)	13 – 65 km ²	Σαρκοφάγο
Γκρίζα αρκούδα (θ και νεογνά)	147 km ²	Παμφάγο
Φουρνάριος	0,2 – 0,6 Ha	
Καρδερίνα	0,2 – 0,6 Ha	
Κορυδαλλός του λιβαδιού	1,2 – 6,0 Ha	
Μαυροκέφαλος πάρος	3,4 – 6,8 Ha	
Τρυποκάρυδος χνουδωτός	4 Ha	
Τρυποκάρυδος με λοφίο	121 Ha	
Κοκκινόουρο γεράκι	1,3- 7,8 km ²	
Χρυσαιτός	49 – 154 Ha	

Τα φυτά από τη μικρότερη πόα μέχρι τα μεγαλύτερα δένδρα καταλαμβάνουν ένα συγκεκριμένο χώρο και τον προασπίζονται μέσα στο χρόνο από τους ανταγωνιστές τους, τόσο από αυτούς του ίδιου είδους, όσο και από αυτούς των άλλων ειδών. Αποκλείουν τα άλλα άτομα που ανήκουν στην ίδια και την μικρότερη τάξη μεγέθους. Όταν το υπέρικο φυτό απλώνει τις ροζέτες των φύλλων του πάνω στο έδαφος, εξαφανίζει αποτελεσματικά όλα τα άλλα φυτά από την περιοχή, η οποία καλύπτεται από τα φύλλα του. Σ' ένα δάσος, τα ταχυναυξή δένδρα επιτυγχάνουν μια υψηλή κυριαρχία επί των υπολοίπων, κυριαρχία που τους επιτρέπει να επεκτείνουν την κόμη τους πάνω από την κορυφή της κόμης των άλλων. Τα φυτά που εμφανίζουν εκτεταμένες κόμες ή ροζέτες φύλλων εμποδίζουν το φως, εκμηδενίζουν τον ανταγωνισμό και περιορίζουν την κατάληψη του ευρισκόμενου κάτω από αυτά εδάφους μόνο στα σκιανθεκτικά είδη. Επειδή, κατά το μάλλον ή ήττον, το ριζικό σύστημα των δένδρων αντικατοπτρίζει επί του εδάφους την εξάπλωση της κόμης, τα κυρίαρχα δένδρα βρίσκονται ωσαύτως, σε μια ανώτερη ανταγωνιστική θέση, σε ότι αφορά την πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων και υγρασίας. Μερικά φυτά λόγω της μακροβιότητά τους, και ειδικότερα τα δένδρα, καταλαμβάνουν ένα χώρο για μακρά χρονική περίοδο και εμποδίζουν την εισβολή σε άλλα άτομα, τόσο του αυτού, όσο και των άλλων ειδών. Τα φυτά που πέτυχαν να καταλάβουν ένα χώρο αυξάνουν την ετοιμότητά τους σε βάρος των άλλων. Ο ρυθμός επιβίωσης κάποιων ώριμων ατόμων είναι υψηλός, ενώ τα υπόλοιπα θα εξαφανισθούν.

Τα φυτά έχουν επίσης την ικανότητα να καταλαμβάνουν ένα συγκεκριμένο χώρο με την απελευθέρωση οργανικών τοξινών, οι οποίες μειώνουν τον ανταγωνισμό για το φως, τα θρεπτικά στοιχεία και τον χώρο. Μια ποικιλία φαινολικών ουσιών, οι οποίες, λόγω της φυλλόπτωσης και της υδατοαπορροής, απελευθερώνονται από τις ρίζες και τα φύλλα, σωρεύονται στο έδαφος και εμποδίζουν το φύτευμα των σπόρων και την αύξηση των υπολοίπων φυτών, ποωδών και ξυλωδών.