

# Κεφάλαιο Πέμπτο

## Ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών

### 5.1. Γενικά

Μολονότι οι πλέον έντονες σχέσεις υφίστανται μεταξύ των ατόμων του αυτού είδους, οι οργανισμοί δεν βιώνουν ξεχωριστά από τα άτομα των άλλων ειδών. Τα διάφορα είδη, ζώντας σε στενό σύνδεσμο, αποκτούν την εμπειρία κάποιου είδους σχέσεων. Οι διάφοροι λοιπόν οργανισμοί ανταγωνίζονται μεταξύ τους για να μοιραστούν κάποιο πόρο, όπως π.χ. τροφή, φως, χώρο ή υγρασία, ενώ κάποιος οργανισμός μπορεί να εξαρτάται από κάποιον άλλο, ο οποίος και να αποτελεί την πηγή της τροφής του. Τέλος, κάποιοι άλλοι βοηθούνται αμοιβαία μεταξύ τους. Οι αλληλεπιδράσεις αυτές μπορεί να είναι, είτε ευεργετικές ή καταστροφικές σε κάποιο από τα είδη που εμπλέκονται, ή και σε αμφότερα, είτε μπορεί να μην έχουν καμία εντελώς επίδραση.

### 5.2. Οι σχέσεις μεταξύ των ειδών

Εάν προσδιορίσουμε την θετική επίδραση ενός είδους προς ένα άλλο με το σύμβολο +, την επιβλαβή επίδραση με το σύμβολο – και με το σύμβολο 0 την μη επίδραση, έχουμε τη δυνατότητα, συνδυάζοντας τις παραπάνω τρεις περιπτώσεις, ανά μια μεταξύ τους, να εκφράσουμε με εννιά (9) διαφορετικές περιπτώσεις τους τρόπους με τους οποίους ένας πληθυσμός μπορεί να αλληλεπιδρά με έναν άλλο (**Πίνακας 5.1**).

Όταν κανένας από τους δύο πληθυσμούς δεν επιδρά στον άλλο, η σχέση τους είναι **ουδέτερη** και συμβολίζεται ως (0 0). Εάν οι δυο πληθυσμοί επωφελούνται αμοιβαία, η αλληλεπίδραση είναι **θετική** και συμβολίζεται με το σύμβολο (+ +). Εάν τέλος, η σχέση τους είναι αμοιβαίως επιβλαβής, τότε η αλληλεπίδραση είναι αρνητική και συμβολίζεται ως (– –). Όλες οι υπόλοιπες αλληλεπιδράσεις είναι άνισες.

**Πίνακας 5.1.** Οι σχέσεις μεταξύ των ειδών

	+	0	-
+	+ +	+ 0	+ -
-	- +	- 0	0 -
0	0 +	0 0	- -
+ +	Αμφότερα τα είδη επωφελούνται από την αλληλεπίδραση: <b>επωφελής αμοιβαιότητα (mutualism)</b>		
+ 0 0 +	Η ετοιμότητα του ενός αυξάνει, ενώ το άλλο παραμένει ουδέτερο: <b>κομενσαλισμός (commensalism)</b>		
- + + -	Η ετοιμότητα του ενός μειώνεται, ενώ η ετοιμότητα του άλλου αυξάνει: <b>θήρευση (αρπαγή) (predation) και παρασιτισμός (parasitism)</b>		
0 - - 0	Η ετοιμότητα του ενός υποχωρεί, ενώ η ετοιμότητα του άλλου παραμένει αμετάβλητη: <b>αμενσαλισμός (amensalism)</b>		
- -	Η ετοιμότητα αμφοτέρων των ειδών μειώνεται: <b>ανταγωνισμός (competition)</b>		
0 0	Καμία επίδραση στη μεταξύ τους σχέση: <b>ουδετερότητα (neutralism)</b>		

Όταν ένα είδος διατηρεί και εξασφαλίζει μια κατάσταση, η οποία είναι αναγκαία για την ευημερία ενός άλλου, με τη δράση του όμως δεν επηρεάζεται η δική του καλή κατάσταση, τότε η αλληλεπίδραση (0 +) ή (+ 0) ονομάζεται **κομενσαλισμός (commensalism)**. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα του κομενσαλισμού αποτελούν τα επίφυτα, τα οποία αυξάνονται στους κορμούς ή τα κλαδιά των δένδρων. Τα δένδρα παρέχουν μόνο την υποστήριξη και τα επίφυτα προσλαμβάνουν τις θρεπτικές ουσίες μέσω των εναέριων ριζών τους. Η αλληλεπίδραση με τα χαρακτηριστικά (0 -) ή (- 0), κατά την οποία ένα είδος μειώνεται ή παρατηρείται μια αρνητική επίδραση στον πληθυσμό του, αλλά το υφιστάμενο την επίδραση είδος δεν επηρεάζεται, θετικά ή αρνητικά, ονομάζεται **αμενσαλισμός (amensalism)**. Ο αμενσαλισμός είναι δύσκολο να καταδειχθεί σε συνθήκες εργαστηρίου και ο ρόλος του στη φύση αμφισβητείται. Μπορεί να θεωρηθεί όμως, ως μια μορφή ανταγωνισμού.

Οικολογικά, η πλέον σημαντική αλληλεπίδραση είναι εκείνη η οποία ωφελεί αμφοτέρους τους πληθυσμούς, χαρακτηρίζεται από τα σημεία (+ +) και ονομάζεται **επωφελής αμοιβαιότητα (mutualism)**. Εάν η αλληλεπίδραση δεν είναι για κανένα από τους πληθυσμούς ουσιώδης για την επιβίωση τους, τότε αναφερόμαστε στην **προαιρετική επωφελή αμοιβαιότητα (non-obligatory mutualism)**. Πολλές φορές η επωφελής αμοιβαιότητα και ο αμενσαλισμός αναφέρονται αθροιστικά με τον όρο **συμβίωση (symbiosis)**.

Άλλες αλληλεπιδράσεις με μεγάλη σπουδαιότητα για τους πληθυσμιακούς οικολόγους είναι ο **ανταγωνισμός (competition) (- -)**, ο οποίος είναι επιβλαβής για τους πληθυσμούς αμοιτέρων των ειδών (καθένας τους εμποδίζει τον άλλον), και η **αρπαγή (θήρευση) (predation) ή ο παρασιτισμός (parasitism), (- +) ή (+ -)**, στις οποίες ο πληθυσμός ενός είδους ωφελείται εις βάρος του πληθυσμού κάποιου άλλου είδους. Η αρπαγή συνεπάγεται τον φόνο και την κατανάλωση του θύματος -

θηράματος. Ο παρασιτισμός συνεπάγεται την διατροφή ενός οργανισμού εις βάρος του άλλου, κατά τον οποίο το θύμα ή ο ξενιστής σπάνια φονεύονται επί τόπου. Για κάποιο χρονικό διάστημα το παράσιτο και ο ξενιστής συμβιώνουν αμφότεροι. Ο ξενιστής επιβιώνει, μολονότι η ετοιμότητά του ελαττώνεται. Αν καμιά φορά υποκύπτει, αυτό οφείλεται στο ότι η κατάστασή του καθίσταται τόσο ασθενική, ώστε αδυνατεί να αντισταθεί σε άλλες δευτερογενείς προσβολές. Άλλωστε, για το παράσιτο δεν συνιστά επιλεκτικό πλεονέκτημα ο φόνος του ξενιστή του, διότι έτσι εκμηδενίζει τον δικό του βίοτοπο και την πηγή από την οποία θα αποκτήσει ενέργεια.

Ένα ειδικό τύπο συνδυασμού αρπαγής και παρασιτισμού, αποτελεί και ο **παρασιτοειδισμός** (parasitoidism). Στα παρασιτοειδή ανήκουν κάποια Υμενόπτερα (σφήκες) και κάποια Δίπτερα (μύγες), τα οποία εναποθέτουν τα αυγά τους μέσα ή πάνω σ' ένα μόνο άτομο ξενιστή, όπως ακριβώς και το παράσιτο. Όταν το αυγό εκκολάπτεται, η λάρβα (κάμπια) αναπτύσσεται πάνω ή μέσα στον ξενιστή, τον οποίον, καθώς η λάρβα αυξάνεται, καταναλώνει. Τη στιγμή που η λάρβα φτάνει στο στάδιο της νύμφης, ο ξενιστής έχει σχεδόν αναλωθεί και φονευθεί. Με τον τρόπο αυτό παρασιτοειδές δρα ως ένας άρπαγας (θηρευτής).

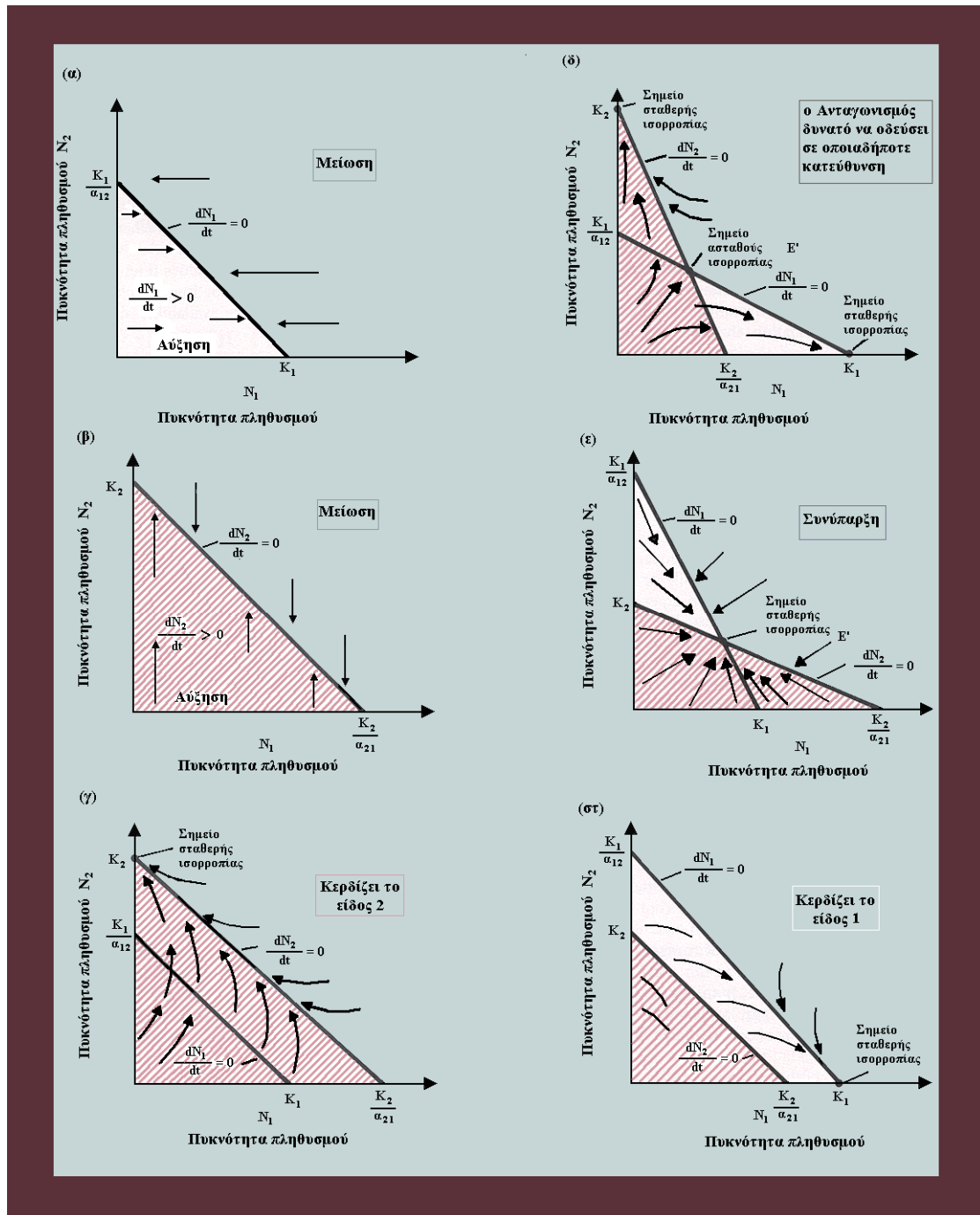
### 5.3. Ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών

Η σχέση με την οποία οι πληθυσμοί δύο συνδεόμενων ειδών επιδρούν αρνητικά το ένα με το άλλο (— —) ονομάζεται **ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών**. Αυτός, όπως και ο ενδογενής (ανάμεσα στα άτομα του ίδιου είδους ή του ίδιου γένους) ανταγωνισμός, αφορά την αναζήτηση ενός πόρου ο οποίος βρίσκεται με μικρή επάρκεια, εμπλέκονται όμως δύο ή περισσότερα είδη. Αμφότεροι οι τύποι του ανταγωνισμού (ενδογενής και μεταξύ των ειδών) είναι δυνατόν να λαμβάνουν χώρα ταυτοχρόνως. Οι σκίουροι για παράδειγμα, είναι δυνατόν να ανταγωνίζονται μεταξύ τους για τα βελανίδια, κατά τη διάρκεια ενός έτους με φτωγή παραγωγή βελάνων (βελανιδιών). Ταυτοχρόνως, οι ποντικοί, τα ελάφια, οι αγριόγαλοι και οι κίσσες είναι δυνατό να συναγωνίζονται για τον ίδιο πόρο. Εξαιτίας του ανταγωνισμού, τα άτομα του ενός είδους είναι δυνατό να εξαναγκάζονται να διευρύνουν τη βάση των προσπαθειών τους για την ανεύρεση τροφής και οι πληθυσμοί των διαφόρων ειδών είναι δυνατό να εξαναγκαστούν να απομακρυνθούν από τα βελανίδια και να κατευθυνθούν σε τροφές λιγότερο επιθυμητές για αυτά. Κατά συνέπεια, ο ενδογενής ανταγωνισμός επιλέγεται για να διευρυνθεί η βάση του πόρου, ή η **γενίκευση**, ενώ ο ανταγωνισμός μεταξύ ειδών ευνοεί την μείωση της βάσης του πόρου και της **εξειδίκευσης**.

Όπως ο ενδογενής ανταγωνισμός, έτσι και ο ανταγωνισμός μεταξύ ειδών εμφανίζεται σε δύο μορφές, ήτοι: με την μορφή της **παρέμβασης** και την μορφή της **εκμετάλλευσης**. Ο **παρεμβατικός ανταγωνισμός**, ο οποίος εξισώνεται με τον διεκδικητικό ανταγωνισμό, αναφέρεται στις άμεσες ή τις επιθετικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ανταγωνιστών. Ο **εκμεταλλευτικός ανταγωνισμός**, ο οποίος είναι παρόμοιος με τον εξαντλητικό ανταγωνισμό, εξαντλεί τον πόρο στο επίπεδο που ο τελευταίος καθίσταται μικρής αξίας για οποιονδήποτε από τους δύο πληθυσμούς.

Η έννοια του ανταγωνισμού των ειδών αποτελεί τον ακρογωνιαίο λίθο της **Εξελικτικής Οικολογίας**. Ο ανταγωνισμός, ο αγώνας για την επιβίωση, η επιβίωση του «τελειότερου», υπήρξαν ένας από τους πυλώνες πάνω στους οποίους ο Δαρβίνος βάσισε την ιδέα του για τη φυσική επιλογή. Επειδή η ικανότητα ενός είδους αυτό να είναι ικανό να αποφεύγει τον ανταγωνισμό αποτελεί πλεονέκτημα, ο ανταγωνισμός θεωρήθηκε ως η μείζων δύναμη πίσω από την απόκλιση και την εξειδίκευση των ειδών. Μολονότι η έννοια του ανταγωνισμού έχει μια ισχυρή επίδραση στην οικολογική

σκέψη, αυτή εξακολουθεί να είναι μια από τις ελάχιστα γνωστές και τις πλέον αμφισβητήσιμες περιοχές της οικολογίας.



**Εικόνα 5.1.** Γραφικά δομικά πρότυπα (μοντέλα) ανταγωνισμού μεταξύ δύο ειδών. (α) και (β) μείωση του ενός είδους, (γ) επωφελείται το δεύτερο είδος, (δ) ο ανταγωνισμός μπορεί να οδηγήσει σε οποιαδήποτε κατεύθυνση, (ε) συνύπαρξη, και (στ) επωφελείται το πρώτο είδος.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

### 5.3.1. Τα «μαθηματικά» του ανταγωνισμού

Στις αρχές του 20ου αιώνα, δύο μαθηματικοί, ο Alfred Lotka και ο Vittore Volterra, κατέληξαν, ο ένας ανεξάρτητα από τον άλλο, στη διατύπωση μαθηματικών εκφράσεων (εξισώσεων) για να περιγράψουν τη σχέση ανάμεσα σε δύο είδη, τα οποία χρησιμοποιούσαν τον ίδιο πόρο. Οι εξισώσεις αυτές είναι τροποποιήσεις της εξίσωσης της λογιστικής αύξησης, μια για κάθε είδος. Στο ζεύγος αυτό των λογιστικών εξισώσεων οι Lotka - Volterra πρόσθεσαν κάποιους συντελεστές ανταγωνισμού, δηλαδή σταθερές οι οποίες περιγράφουν τον βαθμό κατά τον οποίο το είδος 1 εμποδίζει την αύξηση του είδους 2, και το είδος 2 εμποδίζει την αύξηση του είδους 1. Οι εξισώσεις αυτές αφορούν τόσο τον ανταγωνισμό μεταξύ των ειδών, όσο και τον ενδογενή ανταγωνισμό (**Εξισώσεις 5.1 και 5.2**):

$$DN_1/dt = r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 / K_1) \quad (5.1)$$

$$DN_2/dt = r_2 N_2 (K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1 / K_2) \quad (5.2)$$

Όπου:  $K_1$  και  $K_2$  είναι οι χωροϊκανότητες για το είδος 1 και το είδος 2 αντίστοιχα,  $\alpha_{12}$  είναι μια σταθερά που αντιπροσωπεύει το ανασταλτικό αποτέλεσμα του είδους 2 πάνω στο είδος 1, και  $\alpha_{21}$  είναι το ανασταλτικό αποτέλεσμα του είδους 1 πάνω στο είδος 2.

Αρχικά, κάθε είδος έχει το δικό του εγγενή ρυθμό αύξησης και επίσης, καθένα είδος βιώνει τον ενδογενή ανταγωνισμό. Με την παρουσία του ενδογενούς ανταγωνισμού, το αποτέλεσμα που προκύπτει επηρεάζεται από τις σχετικές τιμές των  $K_1$ ,  $K_2$ ,  $\alpha_{12}$ ,  $\alpha_{21}$ , (**Εικόνα 5.1**). Όταν απουσιάζει ένα από τα δύο είδη, δεν υφίσταται ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών και η αύξηση του πληθυσμού ελέγχεται από τον ενδογενή ανταγωνισμό. Με την παρουσία των ανταγωνιζόμενων ειδών, το είδος 1 μειώνει την χωροϊκανότητα ( $K$ ) για το είδος 2 με συγκεκριμένο ρυθμό και το είδος 2 μειώνει την χωροϊκανότητα ( $K$ ) για το είδος 1 με συγκεκριμένο επίσης ρυθμό, διότι καθένα τους πρέπει να μοιραστεί με το άλλο περιορισμένους πόρους.

Οι εξισώσεις των Lotka – Volterra, εξαρτώμενες από τους συνδυασμούς των τιμών των  $K$  και των  $\alpha$ , καταλήγουν σε τέσσερα (4) διαφορετικά, πιθανά αποτελέσματα. Σε δυο από τις καταστάσεις αυτές, το ένα είδος υπερνικά όλες τις δυσκολίες που τίθενται εκ μέρους του άλλου. Έτσι, στη μια περίπτωση, το είδος 1 εμποδίζει την περαιτέρω αύξηση του είδους 2 και το οδηγεί στο θάνατο, ενώ το ίδιο μπορεί να αυξάνεται. Στην άλλη περίπτωση, το είδος 2, εμποδίζει την περαιτέρω αύξηση του είδους 1, με συνέπεια το είδος 1 τελικά να εξαφανίζεται, καθώς το ίδιο συνεχίζει να αυξάνεται. Στην τρίτη από τις καταστάσεις, κάθε είδος, το οποίο βρίσκεται σε αφθονία, εμποδίζει την αύξηση των άλλων ειδών, περισσότερο απ' όσο εμποδίζεται η δική του αύξηση. Το αποτέλεσμα εξαρτάται από το ποιο από τα δυο είδη βρίσκεται αρχικά σε μεγαλύτερη αφθονία. Τα δύο είδη είναι δυνατό για λίγο να συνυπάρχουν σε μια ασταθή ισορροπία. Σε πραγματικές συνθήκες, το αποτέλεσμα είναι δυνατό να εξαρτηθεί από το ποιο από τα δύο είδη έχει το ανταγωνιστικό πλεονέκτημα, εν όψει των μελλοντικών περιβαλλοντικών αλλαγών μέσα στο χρόνο. Στην τέταρτη κατάσταση τα δύο είδη φτάνουν σε μια σταθερή ισορροπία και συνυπάρχουν. Στην κατάσταση αυτή

κανένας πληθυσμός δεν επιτυγχάνει την δική του χωροϊκανότητα και τα άτομα κάθε είδους εμποδίζουν την αύξηση του πληθυσμού τους, περισσότερο απ' όσο εμποδίζουν την αύξηση του πληθυσμού του άλλου είδους.

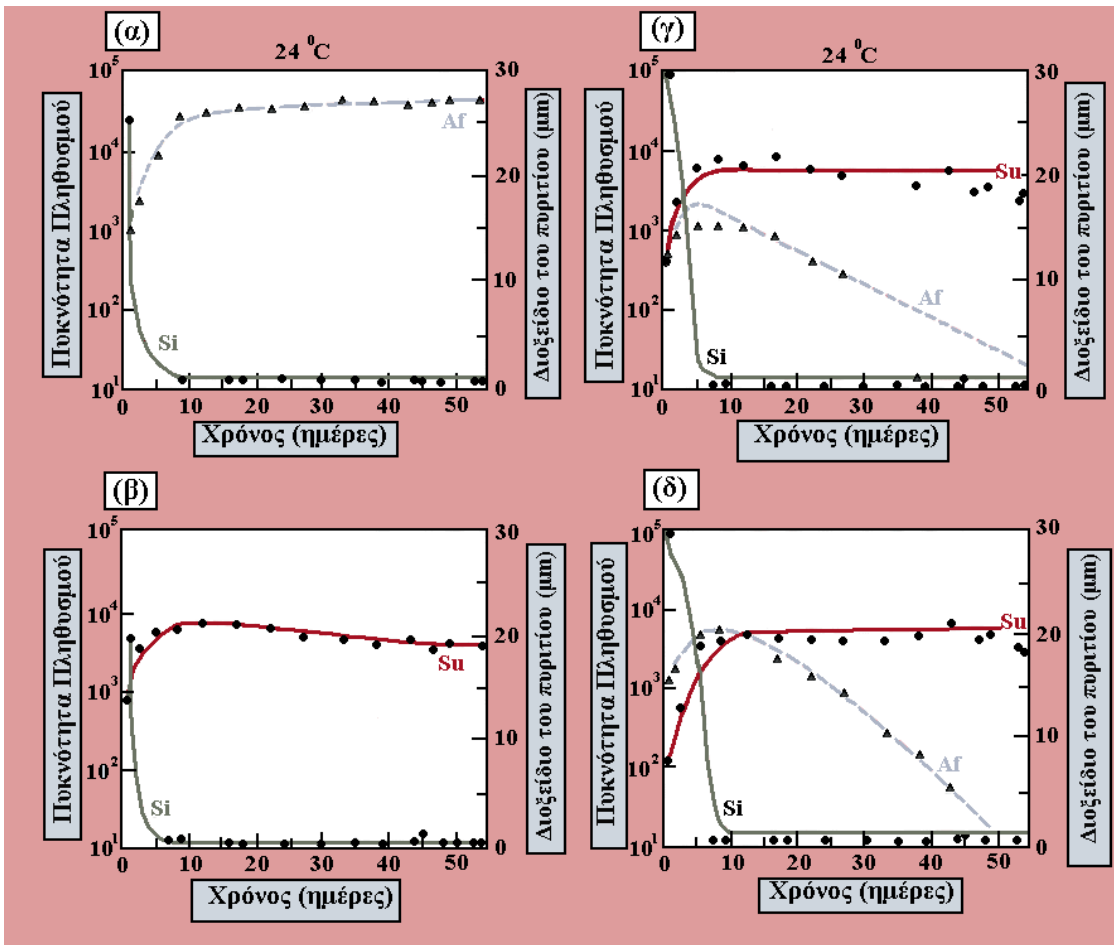
### 5.3.2. Αποδείξεις από εργαστηριακά πειράματα

Οι θεωρητικές εξισώσεις των Lotka - Volterra έδωσαν το ερέθισμα για την διεξαγωγή μελετών ανταγωνισμού στο εργαστήριο, όπου, κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες, το αποτέλεσμα καθορίζεται πιο εύκολα. Μια από τις πρώτες μελέτες ανταγωνισμού ήταν αυτή του Ρώσου βιολόγου G. F. Gause. Αυτός, όταν ανάθρεψε δύο είδη πρωτόζωων μαζί, τα *Paramecium aurelia* και *P. caudatum*, σε δοκιμαστικούς σωλήνες που περιείχαν ποσότητες βακτηριακής τροφής, παρατήρησε ότι το *P. caudatum* απεβίωσε. Ο ανταγωνιστής του παρουσίασε ένα υψηλότερο ρυθμό αύξησης και ανέχθηκε υψηλότερες πυκνότητες πληθυσμού. Ο ίδιος ερευνητής, σε άλλο πείραμα ανάθρεψε αυτό που είχε αποβιώσει στο προηγούμενο πείραμα, δηλ. το *P. caudatum*, με ένα άλλο είδος το *P. bursaria*. Τα δύο αυτά είδη συνυπήρξαν, διότι το *P. caudatum* τράφηκε από τα βακτήρια τα οποία υπόκειντο σε διάλυση, ενώ το *P. bursaria* περιόρισε την διατροφή του στον πυθμένα των δοκιμαστικών σωλήνων.

Στο Πανεπιστήμιο του Σικάγο τις δεκαετίες του 40 και του 50, ο Thomas Park διεξήγαγε ένα αριθμό κλασσικών πειραμάτων ανταγωνισμού με εργαστηριακούς πληθυσμούς από έντομα του αλεύρου. Αυτός βρήκε ότι το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού μεταξύ των δύο ειδών *Tribolium*, ήτοι των *T. castaneum* και *T. confusum*, παρουσίασε εξάρτηση από τη θερμοκρασία, την υγρασία και τις διακυμάνσεις του συνολικού αριθμού των αυγών, των κάμπιων, των νυμφών και των ωρίμων. Συχνά το τελικό αποτέλεσμα του ανταγωνισμού δεν ήταν καθοριστικό για τις επόμενες γενεές.

Στη δεκαετία του 80 ο David Tilman του Πανεπιστημίου του Michigan και οι συνεργάτες του (1981), ανέπτυξαν στο εργαστήριο πληθυσμούς δύο ειδών διατόμων, την *Asterionella formosa* και την *Synedra ulna*, οι οποίες χρειάζονται αμφότερες διοξειδίου του πυριτίου για να σχηματίσουν τα κυτταρικά τους τοιχώματα. Οι ερευνητές δεν περιορίστηκαν μόνο στη διεξαγωγή παρατηρήσεων που αφορούσαν την αύξηση και την μείωση του πληθυσμού, αλλά προχώρησαν και στην εξέταση της κατανάλωσης και του επιπέδου του διοξειδίου του πυριτίου. Όταν τα διάτομα αυτά αναπτύχθηκαν καθένα ξεχωριστά, σε υγρό μέσα στο οποίο ο πόρος (διοξείδιο του πυριτίου) προστίθετο συνεχώς, αμφότερα τα είδη διατήρησαν το διοξείδιο του πυριτίου σε χαμηλό επίπεδο. Όταν όμως αυτά αναπτύχθηκαν μαζί, το *S. ulna* πήγε το διοξείδιο του πυριτίου σ' ένα επίπεδο πολύ χαμηλότερο από το οποίο το *A. formosa* θα μπορούσε να επιβιώσει και να αναπαραχθεί (Εικόνα 5.2). Στο πείραμα αυτό η *Synedra*, με την μείωση της διαθεσιμότητας του πόρου, απέκλεισε ανταγωνιστικά την *Asterionella*, οδηγώντας την στην εξάλειψη.

Στα εργαστηριακά αυτά πειράματα οι μορφές ήταν παρόμοιες. Τα είδη αυξανόταν εκθετικά σε χαμηλές πυκνότητες. Καθώς όμως, οι πυκνότητές τους αυξήθηκαν, η αύξηση του πληθυσμού ελαττώθηκε και κάθε ένα από αυτά άρχισε να επηρεάζει το άλλο. Κάτω από τις συνθήκες αυτές το ένα είδος παρουσίασε μεγαλύτερη ετοιμότητα από το άλλο, και φτάσαμε στο σημείο κατά το οποίο, ένα είδος άρχισε να μειώνεται μέχρι του σημείου της εξάλειψης, ενώ ο πληθυσμός του άλλου είδους συνέχισε να αυξάνεται.



**Εικόνα 5.2.** Ο ανταγωνισμός μεταξύ των διατόμων ειδών *Asterionella formosa* και *Synedra ulna*, για το διοξείδιο του πυριτίου. (α) και (β) όταν αναπτύσσονται μέσα σε δοκιμαστικό σωλήνα αμφότερα τα είδη προσεγγίζουν σ' ένα σταθερό πληθυσμό. Ο οποίος διατηρεί το διοξείδιο του πυριτίου σ' ένα χαμηλό επίπεδο. Η *Synedra* καταβάζει το διοξείδιο του πυριτίου χαμηλότερα. (γ) και (δ) όταν τα δύο αναπτύσσονται μαζί η *Synedra* οδηγεί την *Asterionella* στον αφανισμό. Η *Synedra* μειώνει το επίπεδο του διοξειδίου του πυριτίου στο σημείο κάτω από το οποίο τα άλλα είδη δεν μπορούν να υπάρξουν.

Πηγή: Προσαρμογή από τους. Tilman και συνεργάτες (1981).

### 5.3.3. Η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού

Στις τρεις από τις τέσσερις καταστάσεις που προβλέφθηκαν από τις εξισώσεις των Lotka - Volterra, το ένα είδος κερδίζει και το άλλο χάνει, οδηγούμενο τελικά στην εξόντωση, υπό την προϋπόθεση βέβαια, ότι η αλληλεπίδραση προχωράει στο επίπεδο του κορεσμού ή του **K**. Η απόδειξη που προέκυψε από τα εργαστηριακά πειράματα τείνει να υποστηρίζει τα μαθηματικά μοντέλα. Σε ανταγωνιστικές καταστάσεις, εάν ένα είδος παράγει αρκετά άτομα ώστε αυτό να εμποδίζει την αύξηση του πληθυσμού ενός άλλου είδους, αυτό μπορεί να ελαττώσει τον πληθυσμό του άλλου είδους στο σημείο ώστε να το εξοντώσει ή να το αποκλείσει από την περιοχή.

Οι παρατηρήσεις αυτές οδήγησαν στην έννοια, η οποία αποδίδεται ως η **αρχή του Gause**, μολονότι η ιδέα δεν προερχόταν από αυτόν. Πρόσφατα ονομάστηκε και ως η **αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού**, υποδηλώνουσα ότι οι απόλυτοι ανταγωνιστές δεν μπορούν να συνυπάρξουν. Κατά βάση, εάν δύο μη διασταυρωνόμενοι πληθυσμοί διακατέχονται από τις ίδιες ακριβώς οικολογικές απαιτήσεις και διαβιούν στον ίδιο ακριβώς τόπο και εφόσον ο πληθυσμός του A αυξάνεται κατά τι ταχύτερα



από ότι αυξάνεται ο πληθυσμός του B, τότε ο A θα καταλάβει τελικά πλήρως την περιοχή και ο B θα εξολοθρευτεί.

Η αρχή του ανταγωνιστικού αποκλεισμού προϋποθέτει ότι:

- ✚ οι ανταγωνιστές παραμένουν γενετικά अपαράλλακτοι,
- ✚ τα μεταναστεύοντα άτομα από περιοχές με διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες δεν εισπηδούν στον πληθυσμό των ειδών που χάνονται, και
- ✚ οι περιβαλλοντικές συνθήκες παραμένουν σταθερές.

Τέτοιες όμως συνθήκες σπάνια υφίστανται στην πράξη. Η ιδέα του ανταγωνιστικού αποκλεισμού όμως, παρακίνησε για μια κριτική ματιά πάνω στις ανταγωνιστικές σχέσεις σε φυσικές καταστάσεις, συμπεριλαμβανομένων των μελετών για τον καθορισμό των αναγκαίων οικολογικών συνθηκών για την συνύπαρξη μεταξύ των ειδών.

### 5.3.4. Αποδείξεις από το πεδίο

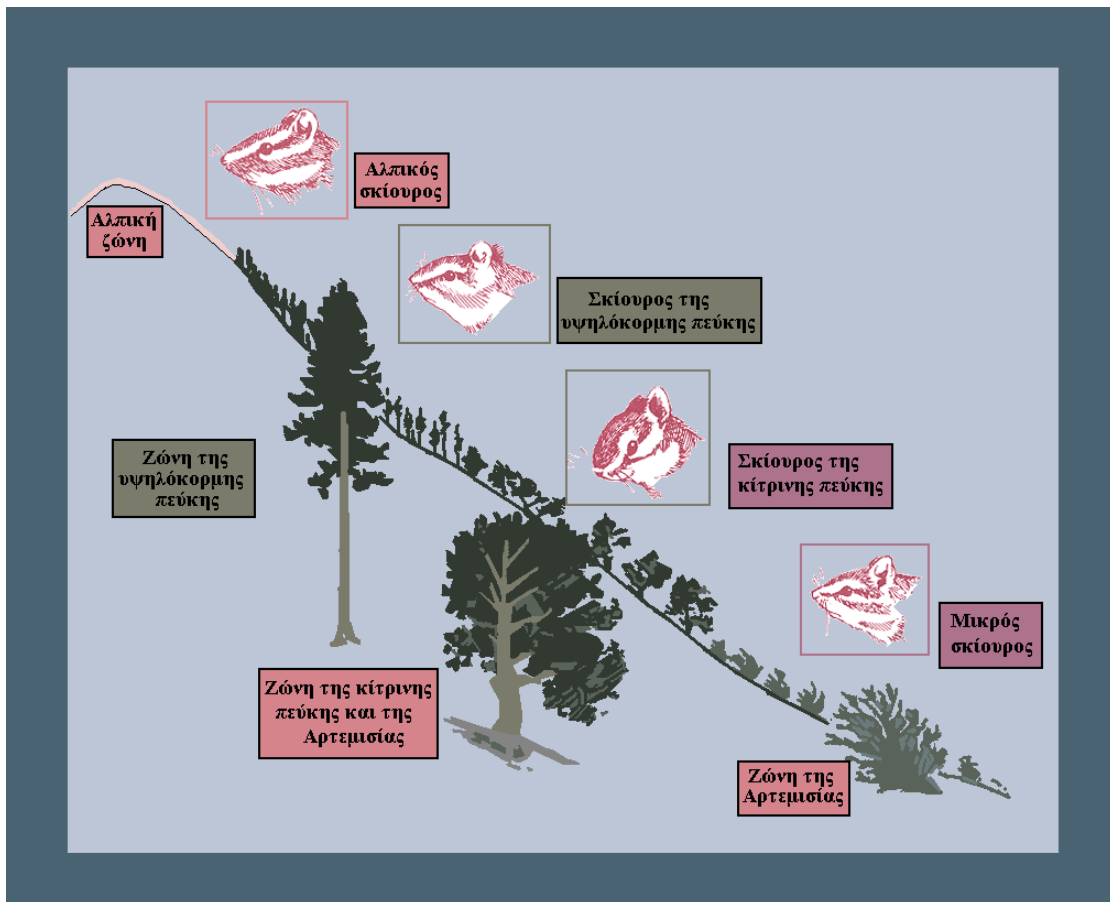
Η επίδειξη του ανταγωνισμού μεταξύ ειδών στους «δοκιμαστικούς σωλήνες» του εργαστηρίου ασφαλώς αποτελεί ένα ζήτημα. Ωσαύτως, η επίδειξη του ανταγωνισμού κάτω από φυσικές συνθήκες είναι ένα άλλο ζήτημα. Στην ύπαιθρο όμως, δεν ελέγχουμε το περιβάλλον. Έχουμε δυσκολία να διαγνώσουμε, εάν οι πληθυσμοί βρίσκονται στο επίπεδο της χωροϊκανότητας ή κάτω απ' αυτή και αγνοούμε πλήρως τις απαιτήσεις του ιστορικού παρελθόντος ή τις λεπτές διαφορές μεταξύ των ειδών. Επιπλέον, το ανταγωνιστικό αποτέλεσμα μεταξύ των συσχετισμένων ειδών μπορεί να έχει εγκαθιδρυθεί μέσω του εξελικτικού χρόνου. Δηλαδή, αυτό που παρατηρούμε στο πεδίο μπορεί να είναι και το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού που συνέβη στο παρελθόν, παρά το αποτέλεσμα αυτό να συνιστά ένα καθόλα επισυμβαίνοντα ανταγωνισμό.

#### 5.3.4.1. Ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός

Από τα πειραματικά δεδομένα, πολύ λίγα σαφή παραδείγματα ανταγωνιστικού αποκλεισμού έχουν παρουσιαστεί στη διεθνή βιβλιογραφία. Τα πειράματα αυτά περιλαμβάνουν αλληλεπιδράσεις μεταξύ αυτόχθονων ειδών. Τα καλύτερα παραδείγματα είναι κάποια μη πειραματικά παραδείγματα, τα οποία περιλαμβάνουν την επίδραση «εξωτικών» ειδών στην αυτόχθονη πανίδα. Το επιθετικό Ευρωπαϊκό ψαρόνι (*Sturnus vulgaris*) και η Αγγλική οικιακή καρδερίνα ανταγωνίζονται ισχυρά με το γαλαζοπούλι (*Sialia* sp.) που κατασκευάζει τη φωλιά του σε κοιλότητες και τον δρυοκολάπτη, για τις θέσεις που θα φωλιάσουν, απ' όπου και θα απομακρύνουν τα αυτόχθονα είδη, (μια απότομη μείωση στους πληθυσμούς των δύο εισβολέων έχει σημαντικά μειώσει τις ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις). Ένα «εξωτικό», πάρα πολύ ανταγωνιστικό ψάρι, ο κυπρίνος (*Cyprinus carpio*), μπορεί να καταλάβει ουσιαστικά κάθε τύπο βιοτόπου γλυκών υδάτων και με ευκολία ανταγωνίζεται οποιοδήποτε άλλο ψάρι, όπως π.χ. την πέστροφα και την πέρκα, τόσο σε ό,τι αφορά το χώρο, όσο και την τροφή. Οι κυπρίνοι, ξεριζώνοντας και καταναλώνοντας τα υδρόβια φυτά, εκμηδενίζουν το κάλυμμα του γόνου για κάποια άλλα ψάρια, όπως είναι ο λούτσος και η πέρκα, εξωθώντας τα ενδημούντα ψάρια να εγκαταλείψουν τους χώρους κατοικίας τους και θολώνοντας το νερό, ώστε κάποια άλλα ψάρια, όπως το *Mola mola*, να μη μπορούν να το θηρεύσουν. Παρατηρούμε συνεπώς, ότι ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός εμπεριέχει κάτι περισσότερο από τον ανταγωνισμό για ένα περιορισμένο πόρο.



Ένα παράδειγμα αποκλεισμού, το οποίο αναφέρεται σε μικρά θηλαστικά, σχετίζεται με την φυσιολογική ανοχή, την επιθετική συμπεριφορά και τον περιορισμό σε βιότοπους, στους οποίους ένας οργανισμός έχει το ανταγωνιστικό πλεονέκτημα. Στην ανατολική πλαγιά της Sierra Nevada (Η.Π.Α.) διαβιούν τέσσερα είδη σκίουρων : Ο αλπικός σκίουρος (*Eutamias alpinus*), ο σκίουρος της υψηλόκορμης πεύκης (*E. speciosus*), ο σκίουρος της κίτρινης πεύκης (*E. amoenus*) και ο μικρός (ελάχιστος) σκίουρος (*E. minimus*). Οι τρεις τουλάχιστον από αυτούς παρουσιάζουν ισχυρά επικαλυπτόμενες τροφικές απαιτήσεις.

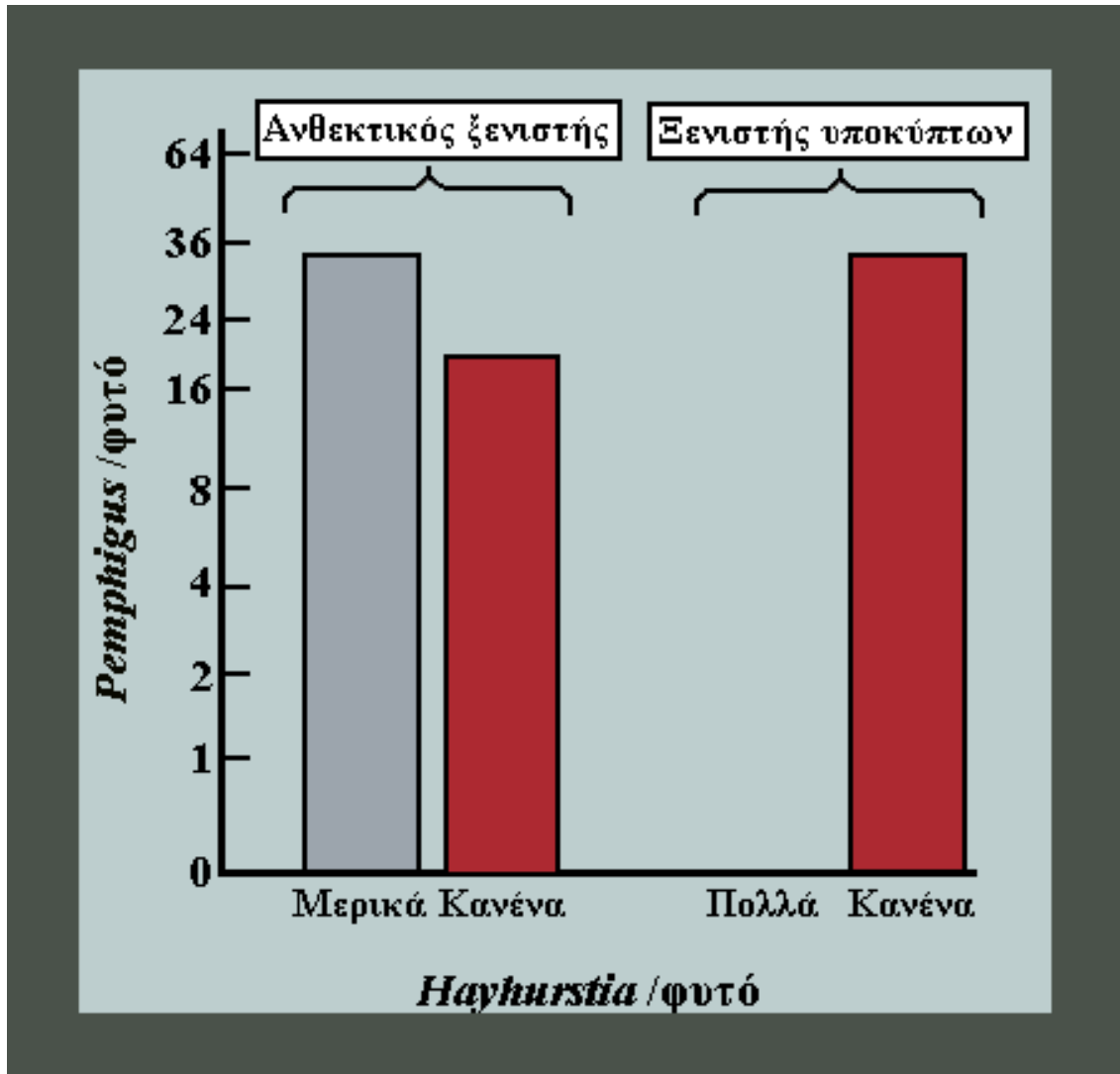


**Εικόνα 5.3.** Μια τομή της Sierra Nevada, Β.Γ.Π. 38°, που παρουσιάζει τις βλασθητικές διαπλάσεις και την υψομετρική ακτίνα δράσης των τεσσάρων ειδών των σκίουρων του γένους *Eutamias* που διαβιούν στην ανατολική πλαγιά.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Heller and Gates (1971).

Κάθε είδος καταλαμβάνει μια διαφορετική υψομετρική ζώνη (**Εικόνα 5.3**). Η γραμμή επαφής καθορίζεται κατά ένα μέρος από την επιθετικότητα μεταξύ των ειδών. Το ανώτερο εύρος διακύμανσης του σκίουρου *E. minimus*, καθορίζεται από τον επιθετικό αποκλεισμό του κυρίαρχου *E. amoenus*. Μολονότι ο *E. minimus* είναι ικανός να καταλαμβάνει ένα πλήρες εύρος βιοτόπων, από την έρημο της *Artemisia* μέχρι τα αλπικά λιβάδια, αυτός περιορίζεται στη Sierra, στον βιότοπο της *Artemisia*. Φυσιολογικά, αυτός είναι περισσότερο ικανός να αντιμετωπίσει την κακουχία της θερμότητας απ' ό,τι οι άλλοι σκίουροι, αποκτώντας την ικανότητα να διαβιώνει στο άκρως ζεστό και ξηρό οικοσύστημα της *Artemisia*. Όταν ο *E. amoenus* απομακρύνεται από το βιότοπό του, ο *E. minimus* κινείται προς τα κενά πευκοδάση. Όταν όμως ο *E. minimus* απομακρύνεται από την ζώνη της *Artemisia*, ο *E. amoenus* δεν εισβάλλει στον βιότοπο. Η επιθετική συμπεριφορά του *E. speciosus* με τη σειρά της, καθορίζει το

ανώτερο όριο του *E. amoenus*. Ο *E. speciosus* περιορίζεται στο βιότοπο του σκιασμένου δάσους, διότι αυτός είναι ο πιο ευαίσθητος στην κακουχία της θερμότητας. Ο περισσότερο επιθετικός σκίουρος από τους τρεις είναι ο *E. speciosus*, ο οποίος μπορεί να περιορίσει το προς τα κατάντη το εύρος του *E. alpinus*. Έτσι, το εύρος εξάπλωσης ενός είδους, του *E. minimus* (δύο εάν συμπεριληφθεί και ο *E. alpinus*) καθορίζεται μέσω του επιθετικού αποκλεισμού από ένα άλλο είδος, όπως και η ικανότητά του να επιβιώνει και να αναπαράγεται σε εχθρικό για τα άλλα είδη βιότοπο. Τα δύο άλλα είδη περιορίζονται σε συγκεκριμένους βιότοπους μέσω της δικής τους φυσιολογίας και του επιθετικού αποκλεισμού.



**Εικόνα 5.4.** Ο αποκλεισμός του *Pemphigus betae* από την *Hayhurstia atriplicis* σε ένα πείραμα σε ένα δικτυωτό κλουβί. Ο ίδιος ανταγωνιστικός αποκλεισμός εκτελείται και στις φυσικές θέσεις.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Moran and Whigham (1990).

Στο παρελθόν, κάτω από ανταγωνιστικές συνθήκες, η επιθετική συμπεριφορά είχε προφανώς επιλεγεί από τους σκίουρους της κίτρινης και της υψηλόκορμης πεύκης, λόγω της εποχιακά περιορισμένης, συχνά κατά θέσεις, προμήθειας της τροφής, την οποία μπορεί να αποκρύψει και να υπερασπιστεί οικονομικά. Προφανώς, δεν επιλέχθηκε από τον ελάχιστο σκίουρο η επιθετικότητα, διότι μια τέτοια δραστηριότητα δεν θα μπορούσε να είναι μεταβολικά εφικτή στη ζεστή έρημο της Αρτεμισίας

(*Artemisia tridentata*), δηλαδή εκτός του φυσιολογικού εύρους εξάπλωσης των άλλων ειδών. Αντιθέτως, η επιλογή έγινε για την αντοχή στην κακουχία της θερμότητας.

Το ανταγωνιστικό αποτέλεσμα ανάμεσα σε κάποια φυτοφάγα είδη μπορεί να επηρεαστεί από τις άμυνες των φυτών. Τα είδη του γένους *Chenopodium* προσβάλλονται από δύο αφίδες, οι οποίες τρέφονται από το φλοιώμα, παρότι στην πράξη αυτές ποτέ δεν έρχονται σε επαφή μεταξύ τους, καίτοι μοιράζονται τον ίδιο πόρο. Το ένα είδος, η *Hayhurstia atriplicis*, τρέφεται υπεργείως και σχηματίζει φούσκες στα φύλλα του φυτού. Το άλλο είδος, η *Pemphigus betae*, τρέφεται υπογείως από τις ρίζες. Η *Pemphigus* δεν παρουσιάζει εμφανή επίδραση στον ξενιστή της. Η *Hayhurstia* όμως, μπορεί να μειώσει την φυτική βιομάζα του ξενιστή κατά 54% κατά μέσο όρο και στους σπόρους κατά 60% κατά μέσο όρο. Κάποια είδη του γένους *Chenopodium* είναι ανθεκτικά στην επίδραση της *Hayhurstia* και κάποια άλλα δεν είναι. Οι Moran και Whigham (1990), στις πειραματικές τους μελέτες βρήκαν, ότι στα ευαίσθητα φυτά, η *Hayhurstia* μείωσε τον αριθμό των *Pemphigus* κατά 91% κατά μέσο όρο και συχνά τα εξαφάνισε εντελώς. Παρατηρούμε λοιπόν, ότι στα ευαίσθητα φυτά ο *Pemphigus* αντιμετώπισε τον ανταγωνιστικό αποκλεισμό (Εικόνα 5.4). Στα φυτά όμως τα οποία ήταν ανθεκτικά στην προσβολή, οι αποικίες των *Hayhurstia* ήταν μικρότερες και δεν επηρέασαν το *Pemphigus*, όταν προσέβαλαν τις ρίζες του ίδιου φυτού. Μολονότι η *Hayhurstia* είχε μια αρνητική επίδραση στο *Pemphigus*, το τελευταίο δεν εμφάνισε μετρήσιμη επίδραση στην *Hayhurstia*, αποτέλεσμα το οποίο υποδηλώνει **αμενσαλισμό**.

Στο παράδειγμα αυτό, όπως και σε άλλα παραδείγματα, ο ανταγωνιστικός αποκλεισμός δεν ταιριάζει με το θεωρητικό πλαίσιο, όπως αυτό περιγράφηκε από τις εξισώσεις των Lotka - Volterra. Τα ανταγωνιζόμενα είδη δεν καταλαμβάνουν τον ίδιο βίοτοπο και αυξάνονται σε αυτόν ταυτοχρόνως, ούτως ώστε, ο (ανταγωνιστικός) αποκλεισμός να προκύπτει από την ανώτερη ετοιμότητα του ενός ατόμου πάνω στο άλλο, όπως εμφανίστηκε και στους εργαστηριακούς πληθυσμούς. Αντιθέτως, ο αποκλεισμός καθορίζεται ταχέως από τις φυσιολογικές αντοχές και από την επιθετική συμπεριφορά.

### 5.3.4.2. Η ασταθής ισορροπία

Η **ασταθής ισορροπία** είναι συνήθως το αποτέλεσμα που προκύπτει, όταν ένα είδος επικρατεί επί ενός άλλου. Κάτω από φυσικές συνθήκες το είδος που θα επικρατήσει καθορίζεται συχνότερα από το τοπικό περιβάλλον.

Η ασταθής ισορροπία είναι ευκολότερο να εντοπιστεί ανάμεσα στα φυτά παρά ανάμεσα στα ζώα. Από την στιγμή που τα αρτίφυτρα φυτρώνουν και αναπτύσσονται, αυξάνονται και οι απαιτήσεις τους για αυξητικό χώρο, φως, υγρασία και θρεπτικά στοιχεία. Τα φυτά τα οποία χρησιμοποιούν περισσότερο αποτελεσματικά τους πόρους που βρίσκονται σε πενιχρή επάρκεια, έχουν τις μεγαλύτερες πιθανότητες να επιβιώσουν.

Είδη φυτών των οποίων οι ρίζες βρίσκονται στον ίδιο ορίζοντα, πρέπει να ανταγωνιστούν για τις περιορισμένες ποσότητες της υγρασίας και των θρεπτικών στοιχείων. Ο *Bromus tectorum* για παράδειγμα, αναπτύσσεται νωρίς την άνοιξη και συχνά μειώνει την εδαφική υγρασία, σε σημείο τέτοιο που τα αργά αναπτυσσόμενα ετήσια, πολυετή ή και θάμνοι ακόμη, να καθίστανται ανίκανα να αντισταθούν στον ανταγωνισμό. Στις ξηρότερες περιοχές, τα φυτά τα οποία αναπτύσσουν ρίζες πολύ γρήγορα μετά το φύτεμα, παρουσιάζουν ένα ανταγωνιστικό πλεονέκτημα. Τα πιο αδύνατα φυτά αποκόπτονται και τελικά συμπιέζονται από τα περισσότερο δραστήρια και «επιθετικά» φυτά.

Κάτω από άριστες συνθήκες, κάποια φυτά θα κυριαρχήσουν και θα καταπιέσουν όλα εκείνα όσα αναπτύσσονται μαζί τους. Κατά τη διάρκεια των υγρών ετών το *Antropogon* κυριαρχεί στο ποολίβαδο, αλλά στη διάρκεια των ξηρών ετών αυτό σχεδόν εξαφανίζεται. Έτσι, δύο αναπτυσσόμενα με μαζί αυτό αγρωστώδη του ίδιου γένους φυτά, τα *Buteloua gracilis* και *B. curtipendula*, καθίστανται κυρίαρχα.

### 5.3.4.2. Η συνύπαρξη

Η **συνύπαρξη** προκύπτει κατά την περίπτωση στην οποία τα ανταγωνιζόμενα είδη μοιράζονται τους ίδιους πόρους, μολονότι ένας τέτοιος ανταγωνισμός μειώνει την ετοιμότητα αμφοτέρων. Ανάμεσα στα ζώα, ειδικά ανάμεσα στα πτηνά, η συνύπαρξη μπορεί να περιλαμβάνει και την ανάμεσα στα είδη προάσπιση της περιοχής, κατά την οποία η έκταση μοιράζεται μεταξύ των ανταγωνιζόμενων ειδών, καθένα από τα οποία συμπεριφέρεται απέναντι στο άλλο, ωσάν και τα δύο άτομα ή όλα τα άτομα, να ήταν του ίδιου είδους.

Η συνύπαρξη μπορεί να δημιουργηθεί ανάμεσα σε διαφορετικές ταξονομικές ομάδες. Ένα παράδειγμα είναι και η ανταγωνιστική σχέση ανάμεσα στα τρωκτικά και τα μυρμήγκια, τα οποία ζουν στους ξηροθερμικούς θαμνώνες της Αριζόνα (Η.Π.Α.). Αμφότερα τα είδη τρέφονται από τους σπόρους των φυτών της ερήμου και αμφότερα επικαλύπτουν σημαντικά το μέγεθος των σπόρων που καταναλώνουν. Η παραγωγή των σπόρων αυτών επηρεάζεται απόλυτα από τη βροχόπτωση στην έρημο. Μια έντονη συσχέτιση ανάμεσα στον αριθμό των τρωκτικών και των μυρμηγκιών και τη μέση ετήσια βροχόπτωση υποδηλώνει ότι, τα μυρμήγκια και τα τρωκτικά μπορούν να ανταγωνίζονται για την περιορισμένη ποσότητα των παραγόμενων σπόρων.

Ο Brown και οι συνεργάτες του (1979), διεξήγαγαν πειράματα πεδίου για να καθορίσουν σε ποια έκταση τα τρωκτικά και τα μυρμήγκια ανταγωνίζονταν για μια περιορισμένη προμήθεια σπόρων. Αυτοί εγκατάστησαν έξη (6) πειραματικά τεμάχια. Από τα δύο τεμάχια οι ερευνητές απομάκρυναν όλα τα τρωκτικά με παγίδες και απέκλεισαν τη μετανάστευσή τους με περίφραξη. Από τα δύο άλλα τεμάχια εξαφάνισαν όλα τα μυρμήγκια, με επανειλημμένες εφαρμογές ενός εντομοκτόνου. Τα υπόλοιπα δύο τεμάχια, από τα οποία απομακρύνθηκαν και τα τρωκτικά και τα μυρμήγκια, ήταν τα τεμάχια μάρτυρες.

Αυτό που βρήκαν ήταν ότι πράγματι, τα μυρμήγκια και τα τρωκτικά ανταγωνίζονταν. Η απομάκρυνση των τρωκτικών είχε ως αποτέλεσμα μια αύξηση στα μυρμήγκια, τα οποία κατανάλωσαν από μόνα τους τόσους σπόρους, όσους είχαν καταναλώσει προηγουμένως τρωκτικά και μυρμήγκια μαζί. Η απομάκρυνση των μυρμηγκιών είχε ένα παρόμοιο αποτέλεσμα για τα τρωκτικά. Εκεί όπου απομακρύνθηκαν αμφότερα, μυρμήγκια και τρωκτικά, η ποσότητα των σπόρων αυξήθηκε. Έτσι, είναι προφανές ότι, τόσο τα μυρμήγκια, όσο και τα τρωκτικά καταπιέζαν τους πληθυσμούς των άλλων και ίσως, την ετοιμότητα των σποροφύτων ειδών.

### 5.3.4.3. Η αλληλοπάθεια

Η **αλληλοπάθεια** είναι μια μορφή ανταγωνισμού, η οποία παρατηρείται μόνο μεταξύ των φυτών, κατά την οποία η παραγωγή και η απελευθέρωση χημικών ουσιών από ένα είδος εμποδίζει την αύξηση κάποιων άλλων ειδών. Οι ουσίες αυτές κυμαίνονται από τα οξέα και τις βάσεις μέχρι τις σχετικά απλές οργανικές ενώσεις που

μειώνουν τον ανταγωνισμό για τα θρεπτικά στοιχεία, το φως και το χώρο. Παραγόμενα σε αφθονία ως δευτερεύουσες ουσίες στις φυσικές κοινότητες, τα περισσότερα μίγματα παραμένουν αβλαβή, μερικά όμως, επηρεάζουν τη δομή της φυτοκοινότητας. Για παράδειγμα, το *Andropogon virginicus* παράγει χημικές ενώσεις, οι οποίες εμποδίζουν την εισβολή των θάμνων στους παλαιούς αγρούς και με τον τρόπο αυτό διατηρεί την κυριαρχία του. Οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις των *Solidago*, των *Aster* και μερικών αγρωστωδών είναι αυτές, οι οποίες εμποδίζουν την αναγέννηση των δένδρων σε μια συστάδα.

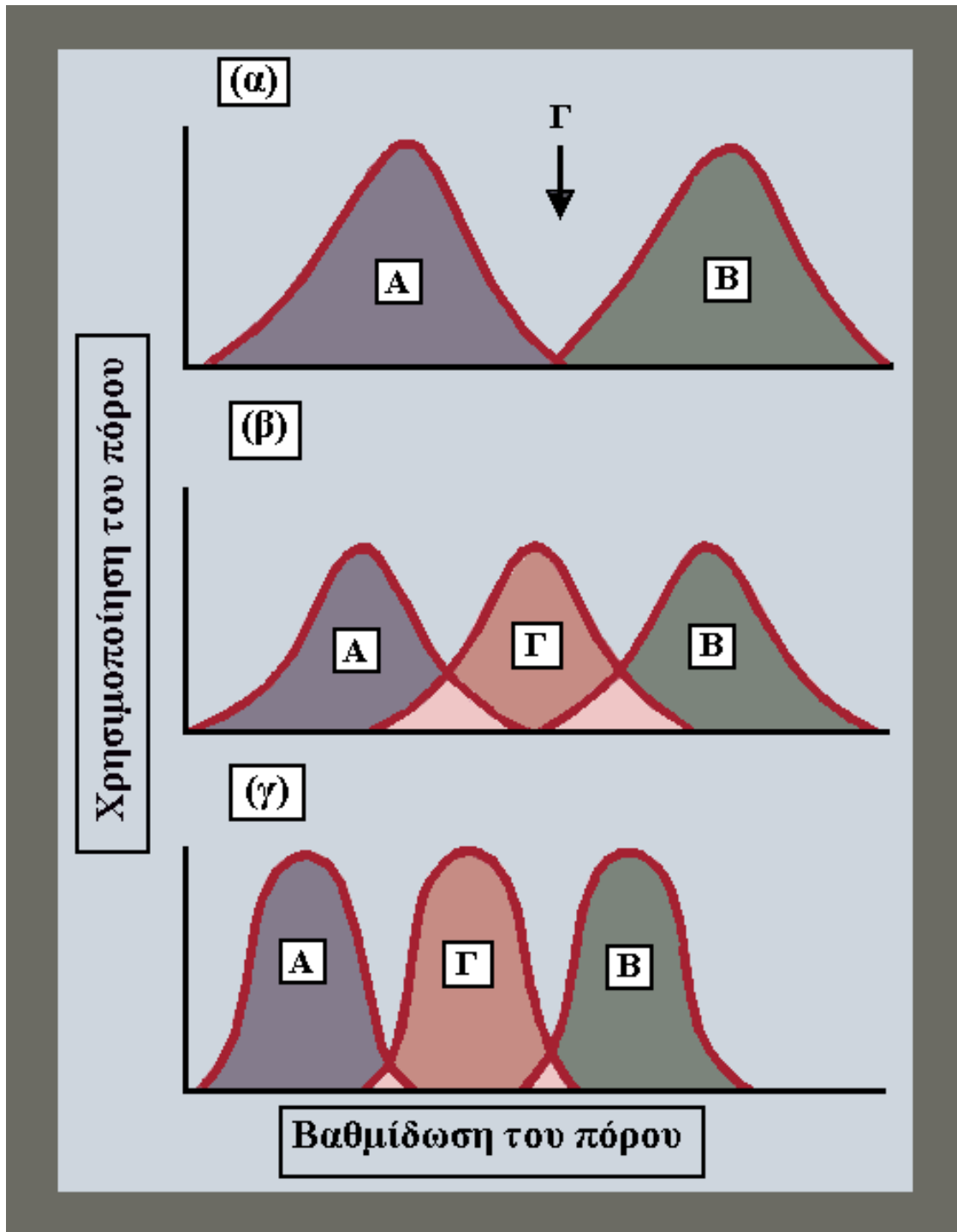
Ο άγγλος φυτοοικολόγος J. L. Harper ισχυρίζεται ότι, οι τοξικές αλληλεπιδράσεις στα ανώτερα φυτά μπορεί να μην είναι τόσο κοινές, όπως αυτές θεωρούνταν μέχρι τώρα, και αυτό να οφείλεται σε δύο λόγους. Ο πρώτος λόγος είναι ότι, τα ανώτερα φυτά αναπτύσσουν πολύ γρήγορα ανοχές στις περιβαλλοντικές τοξίνες του ψευδαργύρου, του νικελίου και του χαλκού και έχουν αναπτύξει ανοχές απέναντι στα φυτοκτόνα. Ο δεύτερος λόγος είναι ότι, τα σύμπλοκα οργανικά μόρια διασπώνται από τη δράση των μικροβίων του εδάφους και οι φυτικές τοξίνες πιθανώς να αντιμετωπίζουν την ίδια μοίρα.

### 5.3.5. Η διανομή των πόρων

Παρατηρήσεις οι οποίες έγιναν σ' έναν αριθμό ειδών, τα οποία μοιράζονταν τον ίδιο βιότοπο, απέδειξαν ότι αυτά συνυπάρχουν, επειδή μοιράζονται τους διαθέσιμους πόρους. Τα ζώα είναι δυνατό να χρησιμοποιούν διαφορετικά είδη και μεγέθη τροφής, να τρέφονται σε διαφορετικές χρονικές στιγμές, ή να νέμονται διαφορετικές περιοχές. Τα φυτά ενδεχομένως, να καταλαμβάνουν μια διαφορετική θέση σε μια υγρασιακή βαθμίδωση του εδάφους, να απαιτούν διαφορετικές αναλογίες θρεπτικών στοιχείων ή να επιδεικνύουν διαφορετικές ανοχές στο φως και τη σκιά. Μια τέτοια κατανομή (μοιρασιά) θεωρείται ως το αποτέλεσμα του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών.

#### 5.3.5.1. Η θεωρία της διανομής των πόρων

Ας πάρουμε ένα είδος Α, το οποίο, απόντος οιαδήποτε ανταγωνισμού, χρησιμοποιεί ένα εύρος αντικειμένων τροφής, τα οποία έχουν διαφορετικό μέγεθος. Στη συνέχεια, ας απεικονίσουμε την χρησιμοποίηση αυτή σ' ένα γράφημα, ως μια καμπύλη σχήματος καμπάνας, με την τροφή να αποτελεί την τεταγμένη και την ετοιμότητα να βρίσκεται στην τετμημένη. Θα παρατηρήσουμε ότι τα περισσότερα άτομα τρέφονται γύρω από το άριστο και ότι τα άτομα, σε οποιαδήποτε ακολουθία, τρέφονται με μεγαλύτερα ή μικρότερα αντικείμενα τροφής. Όταν το μέγεθος του πληθυσμού αυξάνει, το εύρος της προσλαμβανόμενης τροφής μπορεί να αυξηθεί, καθώς ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών εξαναγκάζει κάποια άτομα να αναζητήσουν τροφή στα δύο άκρα. Ένας τέτοιος ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών υποθάλπει μια αυξημένη γενετική ποικιλότητα στον πληθυσμό.



**Εικόνα 5.5.** Επεξήγηση της διάστασης της οικοθέσης ενός υποθετικού οργανισμού που εμπεριέχει τρία (3) στοιχεία, ήτοι: μέγεθος τροφής, νομεντικό ύψος και υγρασία. Το γράφημα (α) αναπαριστά μια μονοδιάστατη οικοθέση με μόνο στοιχείο το μέγεθος της τροφής. Στο γράφημα (β) προστίθεται μια δεύτερη διάσταση, το νομεντικό ύψος, το οποίο ενσωματώνοντάς το επιτυγχάνουμε μια δυσδιάστατη οικοθέση. Αν τώρα υποθέσουμε ότι ο υποθετικός αυτός οργανισμός μπορεί να επιβιώσει και να αναπαραχθεί μόνο κάτω από μια συγκεκριμένη υγρασία, η οποία θα πάρει στο γράφημα τη θέση του τρίτου άξονα, θα καταλήξουμε στο γράφημα (γ), το οποίο θα αναπαριστά μια τρισδιάστατη οικοθέση ή την οικοθέση του όγκου.

Στη συνέχεια επιτρέπουμε σ' ένα άλλο είδος, το B, να εισέλθει στην περιοχή. Όταν η καμπύλη χρήσης του πόρου του τοποθετηθεί πάνω από την καμπύλη του είδους A, το B επιδεικνύει σημαντική επικάλυψη. Η επιλεκτική πίεση του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών εξαναγκάζει αμφοτέρωτα τα είδη, A και B, να περιορίσουν το εύρος της χρήσης του πόρου. Η φυσική επιλογή θα ευνοήσει εκείνα τα άτομα τα οποία ζουν σε περιοχές με ελάχιστη ή καμία επικάλυψη. Τελικά, τα δύο είδη θα περιορίσουν τα εύρη τους, σε ότι αφορά τη χρήση του πόρου και θα αποκλίνουν, κινούμενα στο αριστερό και το δεξιό άκρο του γραφήματος. Δηλαδή, ο άμεσος ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών θα ελαττωθεί και τα δύο αυτά είδη θα συνυπάρξουν. Έτσι, ενώ ο ενδογενής ανταγωνισμός ευνοεί την επέκταση του βασικού πόρου, ο ανταγωνισμός μεταξύ των ειδών τον περιορίζει. Οι πληθυσμοί πρέπει να έρθουν σε μια ισορροπία μεταξύ τους.

Εισέρχεται και το τρίτο είδος, το Γ, το οποίο χρησιμοποιεί ένα διατροφικό πόρο στην περιοχή που επικαλύπτεται μεταξύ του A και του B (**Εικόνα 5.5**). Επειδή είναι ικανό να κάνει την άριστη χρήση των πόρων σε αυτό το τμήμα της βαθμίδωσης, θα εξαναγκάσει τα A και B να περιορίσουν ακόμη περισσότερο το εύρος των πόρων που χρησιμοποιούν. Το αποτέλεσμα θα είναι ένα μίγνυμα των πόρων κατά της βαθμίδωσης των πόρων. Μια τέτοια ομάδα όμοιων λειτουργικά ειδών, της οποίας τα μέλη αλληλεπιδρούν έντονα το ένα με το άλλο, αλλά ασθενώς με το κατάλοιπο της κοινότητας ονομάζεται **συντεχνία**.

### 5.3.5.2. Παραδείγματα από το πεδίο

Οποιοσδήποτε αριθμός εντατικών μελετών αποκαλύπτουν παραδείγματα τα οποία συνεπάγονται την διανομή των πόρων. Ένα παράδειγμα περιλαμβάνει τρία είδη ετήσιων φυτών που αναπτύσσονται μαζί σε ένα λειμώννα ο οποίος εγκαταλείφθηκε ένα έτος μετά το όργωμα. Καθένα από τα τρία αυτά φυτά εκμεταλλεύεται τμήμα των εδαφικών πόρων (**Εικόνα 5.6**).

Η *Setaria faberi* έχει ένα ινώδες, βραχύ ριζικό σύστημα το οποίο εκμεταλλεύεται μια ευμετάβλητη ποσότητα υγρασία. Έχει την ικανότητα να ανακάμπτει πολύ γρήγορα μετά από μια υδατική κακουχία (υδατικό stress), να προσλαμβάνει τάχιστα το νερό μετά από μια βροχή και να υλοποιεί μια υψηλού ρυθμού φωτοσύνθεση, ακόμη και όταν βρίσκεται σε μερικό μαρασμό.

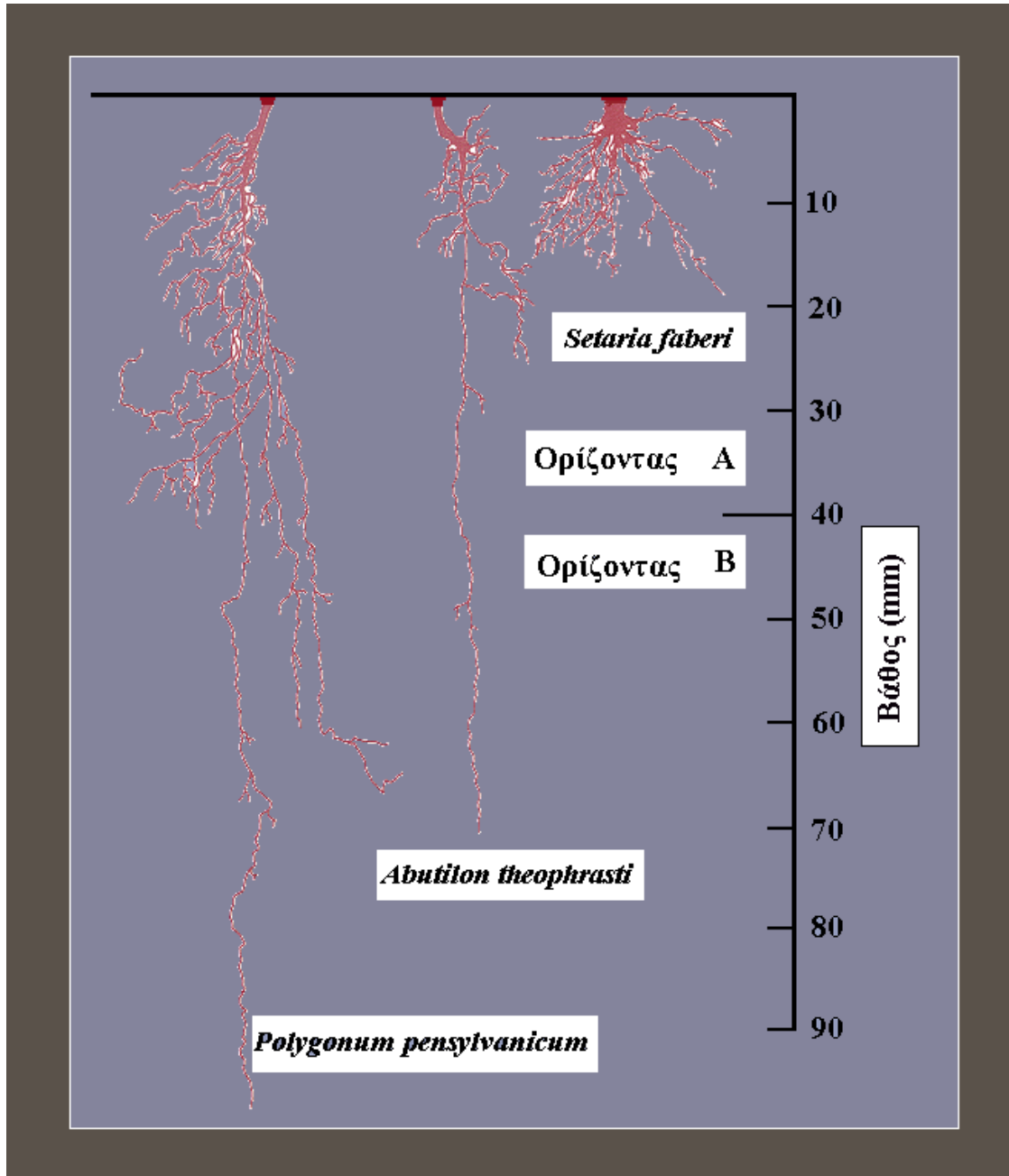
Η *Aboutilon theophrasti* έχει ένα αραιά διακλαδισμένο ανώτερο ριζόστρωμα το οποίο επεκτείνεται σε ενδιάμεσα βάθη, όπου η υγρασία είναι ικανοποιητική στα αρχικά στάδια της αυξητικής περιόδου, αλλά αργότερα είναι λιγότερο διαθέσιμη. Το φυτό αυτό έχει την ικανότητα να φωτοσυνθέτει σε χαμηλό υδατικό δυναμικό.

Το τρίτο είδος είναι το *Polygonum pensylvanicum*, το οποίο διαθέτει ένα ανώτερο ριζόστρωμα που είναι μέτρια διακλαδισμένο στο ανώτερο εδαφικό στρώμα και αναπτύσσεται ως επί το πλείστον κάτω από το ριζόστρωμα των άλλων ειδών, όπου και απολαμβάνει μια συνεχή προμήθεια υγρασίας.

Ένα άλλο παράδειγμα, στο οποίο η περιστασιακή ένδειξη στηρίζει ισχυρά την κατανομή των πόρων, περιλαμβάνει συντεχνίες σποροφάγων τρωκτικών στις τρεις σπουδαιότερες ερήμους της δυτικής Βόρειας Αμερικής (τις ερήμους της Μεγάλης Λεκάνης, της Μοχάβε και της Σονόρα). Η συντεχνία σε κάθε μια από τις παραπάνω ερήμους περιλαμβάνει τους ποντικούς τσέπης και τους αρουραίους καγκουρό σε διαφορετικά σωματικά μεγέθη (**Εικόνα 5.7**). Τα είδη με παρόμοιο σωματικό μέγεθος συνυπάρχουν λιγότερο συχνά απ' ό,τι θα αναμενόταν επί τυχαίας βάσης, και σπάνια αυτό γίνεται τοπικά. Οι διαφορές στα σωματικά μεγέθη επιτρέπουν στο καθένα από αυτά να χρησιμοποιούν διαφορετικά μεγέθη σπόρων και να νομεύουν σε διαφορετικές

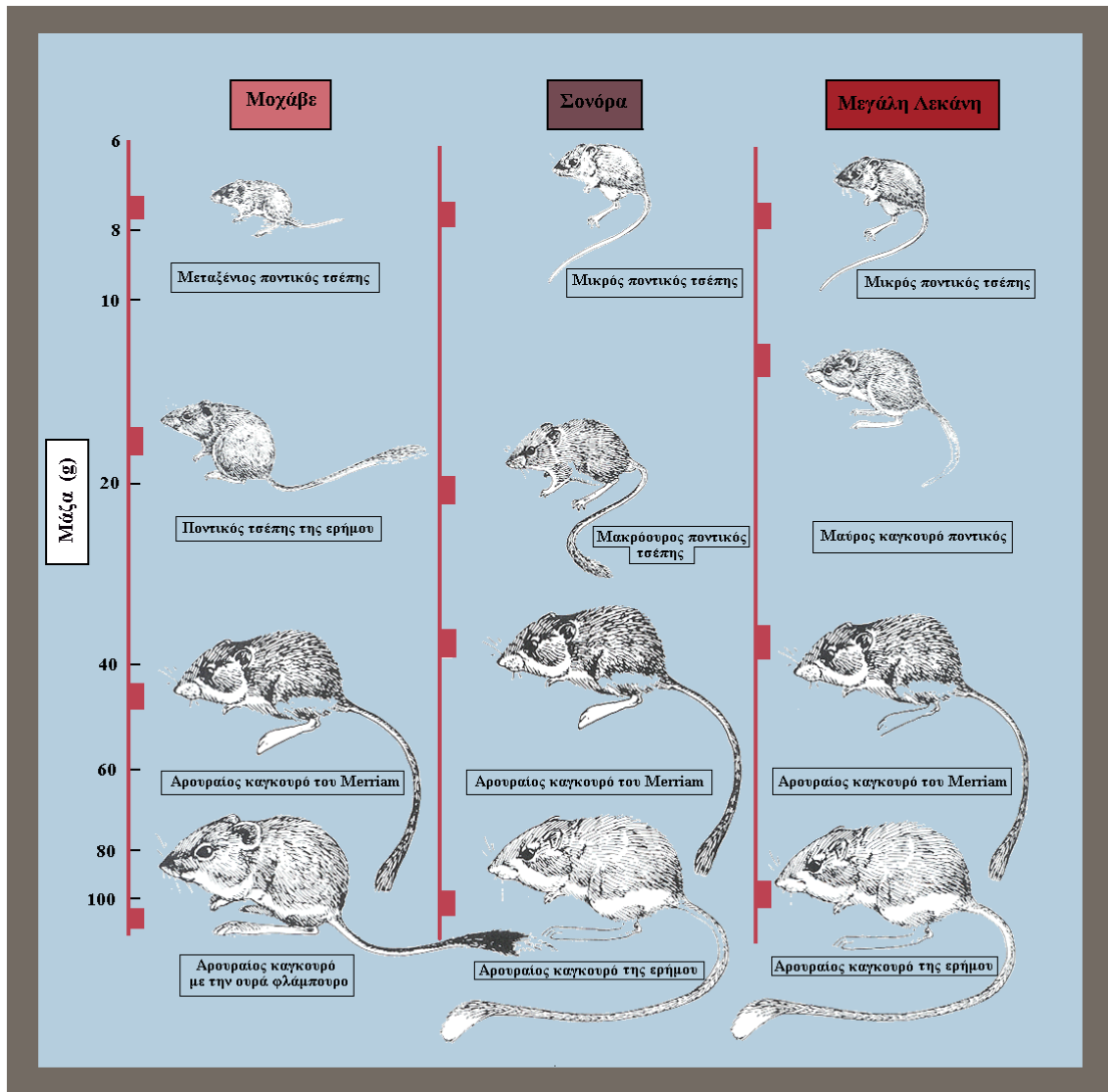


μικροοικοθέσεις. Περιλαμβάνονται επίσης και οι διαφορές στη συμπεριφορά. Ο τετραπόδαρος ποντικός τσέπης *Perognathus penicillatus* τρέφεται σε πυκνή βλάστηση και κάτω από την κομοστέγη των θάμνων, όπου και προστατεύεται από τους διώκτες του. Ο πολύ ταχύτερος διπόδαρος αρουραίος καγκουρό *Dipodomys merriami* τρέφεται με μεγαλύτερους σπόρους, σε περισσότερο ανοικτές εκτάσεις.



**Εικόνα 5.6.** Διανομή των εδαφικών πόρων ενός λειμώνα σε διαφορετικά επίπεδα, από τρία είδη ετήσιων φυτών σε έναν αγρό, ένα έτος μετά την διαταραχή.  
Πηγή: Προσαρμογή από τους Wieland and Bazzaz (1975).

Τέτοιες μορφές χρήσης των πόρων είναι παραδείγματα του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών σε δράση. Διαιρώντας τους πόρους κατά κάποιο τρόπο, κάθε είδος αποφεύγει τον άμεσο ανταγωνισμό με τους άλλους. Ένας τέτοιος ανταγωνισμός μπορεί να λαμβάνει χώρα επί του παρόντος, ή μπορεί να συνέβη στο παρελθόν. Θεωρείται ως ένα εργαλείο προς την κατεύθυνση της εξελικτικής απόκλισης του είδους.



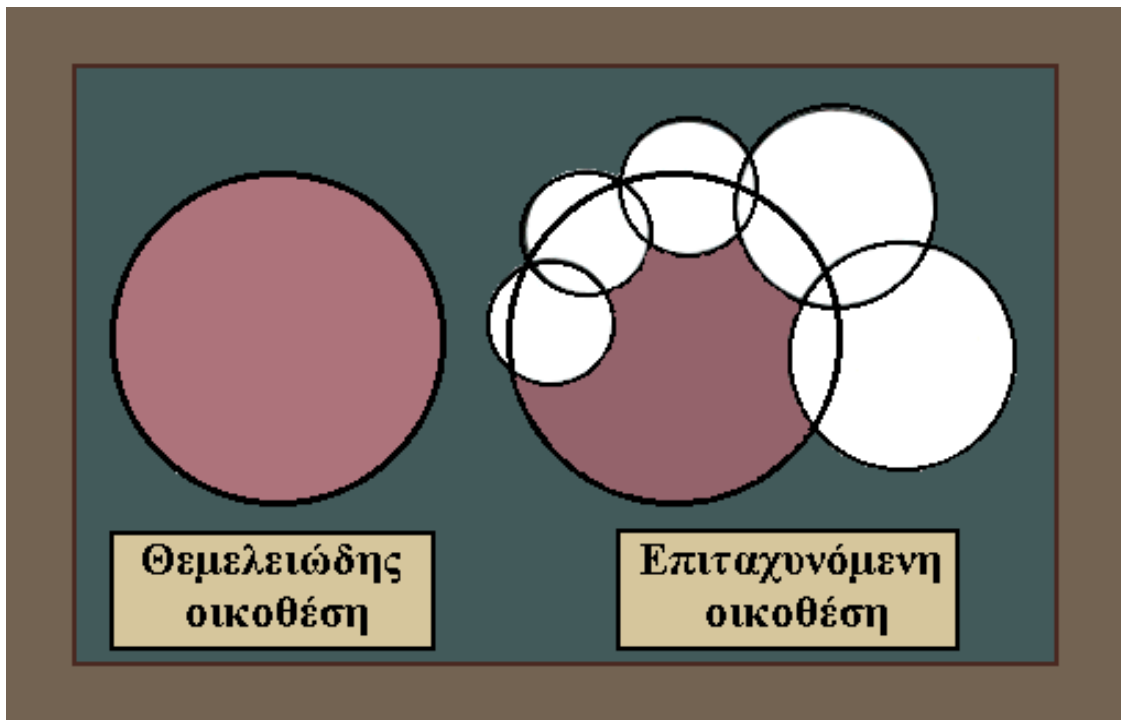
**Εικόνα 5.7.** Η διανομή των πόρων, ίσως ένα αποτέλεσμα του ανταγωνισμού μεταξύ ειδών, απεικονίζεται από συντεχνίες τροκτικών στις σπουδαιότερες ερήμους της Βόρειας Αμερικής, ήτοι της Μοχάβε, της Σονόρα και της Μεγάλης Λεκάνης. Η κατανομή του μεγέθους των τεσσάρων ειδών είναι παρόμοια, ακόμη και όταν η ταυτότητα των ειδών διαφέρει ανάμεσα στις ερήμους. Τα μεγέθη έχουν σχεδιαστεί σε μια λογαριθμική κλίμακα, ώστε όμοιες αποστάσεις να φανερώνουν ίσες σχέσεις. Η μάζα του σώματος κυμαίνεται από 7 έως 100 g και η σχέση του ελάχιστου σωματικού μεγέθους ανάμεσα στα είδη ξεπερνάει το 1,75.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Bowers and Brown (1982).

## 5.4. Η οικοθέση

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 βιότοπό του αποτελούν την **οικοθέση** (niche) του.



**Εικόνα 5.8. Θεμελιώδης και επιταχυνόμενη οικοθέση.** Η θεμελιώδης οικοθέση ενός είδους αντιπροσωπεύει το πλήρες εύρος των περιβαλλοντικών συνθηκών, βιολογικών και φυσικών, κάτω από τις οποίες το είδος μπορεί να υπάρξει με επιτυχία. Όμως, κάτω από την πίεση υπέρτερων ανταγωνιστών, το είδος μπορεί να απομακρυνθεί εντελώς από τμήματα της θεμελιώδους οικοθέσης του και να εξαναγκαστεί να υποχωρήσει σε εκείνο το τμήμα στο οποίο το είδος αυτό είναι πάρα πολύ καλά προσαρμοσμένο, δηλαδή στην επιταχυνόμενη οικοθέση του.

Η οικοθέση χωρίς να ξεχωρίζει σχεδόν από την έννοια του ανταγωνισμού μεταξύ των ειδών είναι ένας από εκείνους τους όρους της οικολογίας ο οποίος προκαλεί έναν άκαμπο ορισμό. Οι οικολόγοι φαίνεται να γνωρίζουν σαφώς αυτή τη σημαίνει, αλλά οι προσπάθειες οι οποίες έγιναν έτσι ώστε η έννοιά της να τοποθετηθεί πάνω στο χαρτί με τρόπο ικανοποιητικό, είναι πολλές φορές μια μαγική εικόνα.

Η έννοια της οικοθέσης ή οικοφωλιάς ή οικολογικού θώκου είναι πιο πολύπλοκη από την έννοια της κατοικίας και ενδεχομένως να περικλείει κάποια σχετική ασάφεια. Για το λόγο αυτό, κατά καιρούς διάφοροι διαπρεπείς οικολόγοι προσπάθησαν να ερμηνεύσουν την έννοια της οικοθέσης. Αποτέλεσμα των προσπαθειών αυτών ήταν να δημιουργηθεί μια πλούσια βιβλιογραφική αντιπαράθεση, η οποία σχετίζεται άμεσα με την εννοιολογική απόδοση του όρου.

Ένας από τους πρώτους οι οποίοι πρότειναν την ιδέα της οικοθέσης στην οικολογία ήταν ο Καλιφορνέζος ορνιθολόγος Joseph Grinnell. Σύμφωνα με τον ορισμό του, η οικοθέση είναι ..... «η τελευταία μονάδα κατανομής του είδους μέσα στην οποία το είδος συγκρατείται από τα όρια τα οποία επιβάλλουν η δομή και τα ένστικτά του». Ο ίδιος συγγραφέας επίσης, θεωρώντας την οικοθέση κάτω από το πρίσμα της μικροκατοικίας, μιλάει για την οικοθέση σε σχέση προς τον χώρο που καταλαμβάνει το είδος και τονίζει ότι δύο είδη τα οποία υπάρχουν στην ίδια περιοχή δεν είναι δυνατό να συνυπάρξουν και να καταλαμβάνουν την ίδια οικοθέση, επί μακρό

χρονικό διάστημα. Ουσιαστικά ο Grinnell με τον τρόπο αυτό περιέγραφε τον βιότοπο ενός είδους.

Σε αντίθεση με τον Grinnell, ο Charles Elton χρησιμοποιεί τον όρο οικοθέση για να εκφράσει τον **λειτουργικό ρόλο του οργανισμού μέσα στη βιοκοινότητα**. Η αντίληψή του λοιπόν για την έννοια της οικοθέσης είναι στην ουσία ενεργειακή, και αυτός είναι ο λόγος που αυτός την ονομάζει και **τροφική οικοθέση**.

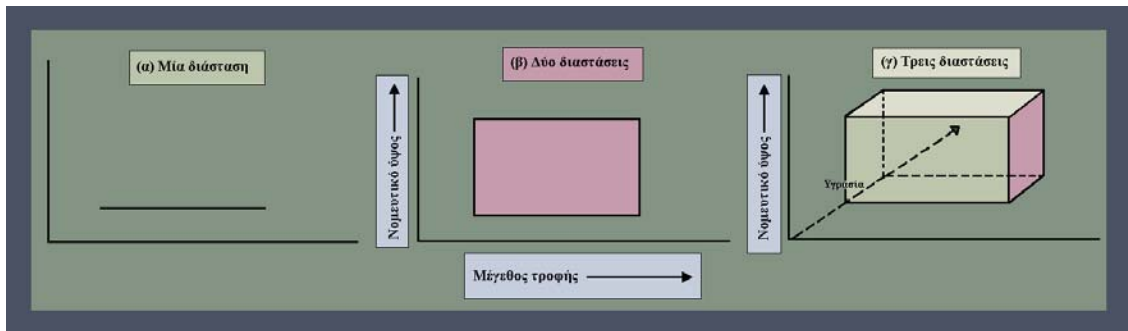
Ο G. E. Hutchinson εκφράζει μια άλλη, τελείως διάφορη αντίληψη. Θεωρεί την οικοθέση ως μια πολυδιάστατη έννοια, δηλαδή μια έννοια στην οποία ενυπάρχουν οι διαστάσεις της θερμοκρασίας, του φωτός, της τροφής κ.λ.π. Για το λόγο αυτό την ονόμασε και **πολυδιάστατη οικοθέση ή οικοθέση του υπερόγκου**, και μάλιστα την διαίρεσε σε **θεμελιώδη** και σε **επιταχυνόμενη** οικοθέση (**Εικόνα 5.8**). Η πρώτη, η θεμελιώδης, υποδηλώνει το μέγιστο υπερόγκο, τον οποίο είναι δυνατό να καταλάβει ένα είδος, όταν δεν υπάρχει αρνητική αλληλεπίδραση με άλλα είδη και η δεύτερη, τον πραγματικό «όγκο», στον οποίο αναγκάζεται να περιοριστεί ο οργανισμός, λόγω βιοτικών εξαναγκασμών, όπως για παράδειγμα, εξαιτίας του ανταγωνισμού.

Ο Kendeigh ορίζει την οικοθέση ως την ειδική θέση την οποία ένας οργανισμός καταλαμβάνει σε μια βιοκοινότητα και ως μια κατοικία, και η ειδική αυτή θέση είναι αποτέλεσμα τόσο των ειδικών δομικών και φυσιολογικών προσαρμογών του οργανισμού, όσο και της ειδικής συμπεριφοράς του, όπως αμφότερες έχουν ήδη αναπτυχθεί, ώστε ο οργανισμός να αξιοποιεί πληρέστερα τις δυνατότητες αυτές.

Τέλος ο Odum, για να εξηγήσει τις έννοιες βιότοπος και οικοθέση, κάνει ένα ανθρωπομορφικό παραλληλισμό. Θεωρεί ότι ο **βιότοπος είναι η διεύθυνση στην οποία ένας άνθρωπος διαμένει και η οικοθέση είναι ο ρόλος του στην κοινότητα, το επάγγελμά του, οι ασχολίες του και οι επιδράσεις τις οποίες ασκεί σε άλλους ανθρώπους**.

Μέχρις ενός σημείου, μπορούμε να φανταστούμε την πολυδιάστατη οικοθέση με την δημιουργία μιας τρισδιάστατης απεικόνισης. Ας θεωρήσουμε τρεις μεταβλητές οι οποίες σχετίζονται με έναν υποθετικό οργανισμό, ήτοι: το μέγεθος της τροφής, το νομευτικό ύψος και την υγρασία (**Εικόνα 5.9**). Ας υποθέσουμε ότι το ζώο μπορεί να καταναλώσει ένα συγκεκριμένο εύρος σε μέγεθος τροφής. Το μέγεθος της τροφής λοιπόν, αποτελεί μια διάσταση της οικοθέσης του. Προσθέσουμε και το νομευτικό ύψος, δηλ. την περιοχή στην οποία περιορίζεται κατά την αναζήτηση της τροφής του. Εάν αυτό το σχεδιάσουμε σε ένα δεύτερο άξονα και περιλάβουμε το χώρο, έχουμε ένα τετράγωνο, το οποίο αναπαριστά μια δυσδιάστατη οικοθέση. Ας υποθέσουμε επίσης, ότι το ζώο μπορεί να επιβιώσει και να αναπαραχθεί μόνο μέσα σ' ένα συγκεκριμένο εύρος υγρασίας. Η υγρασία μπορεί να σχεδιαστεί σε ένα τρίτο άξονα. Συνεπώς, περιλαμβάνοντας και το χώρο αυτό, καταλήγουμε σ' έναν όγκο, δηλαδή σε μια τρισδιάστατη οικοθέση.

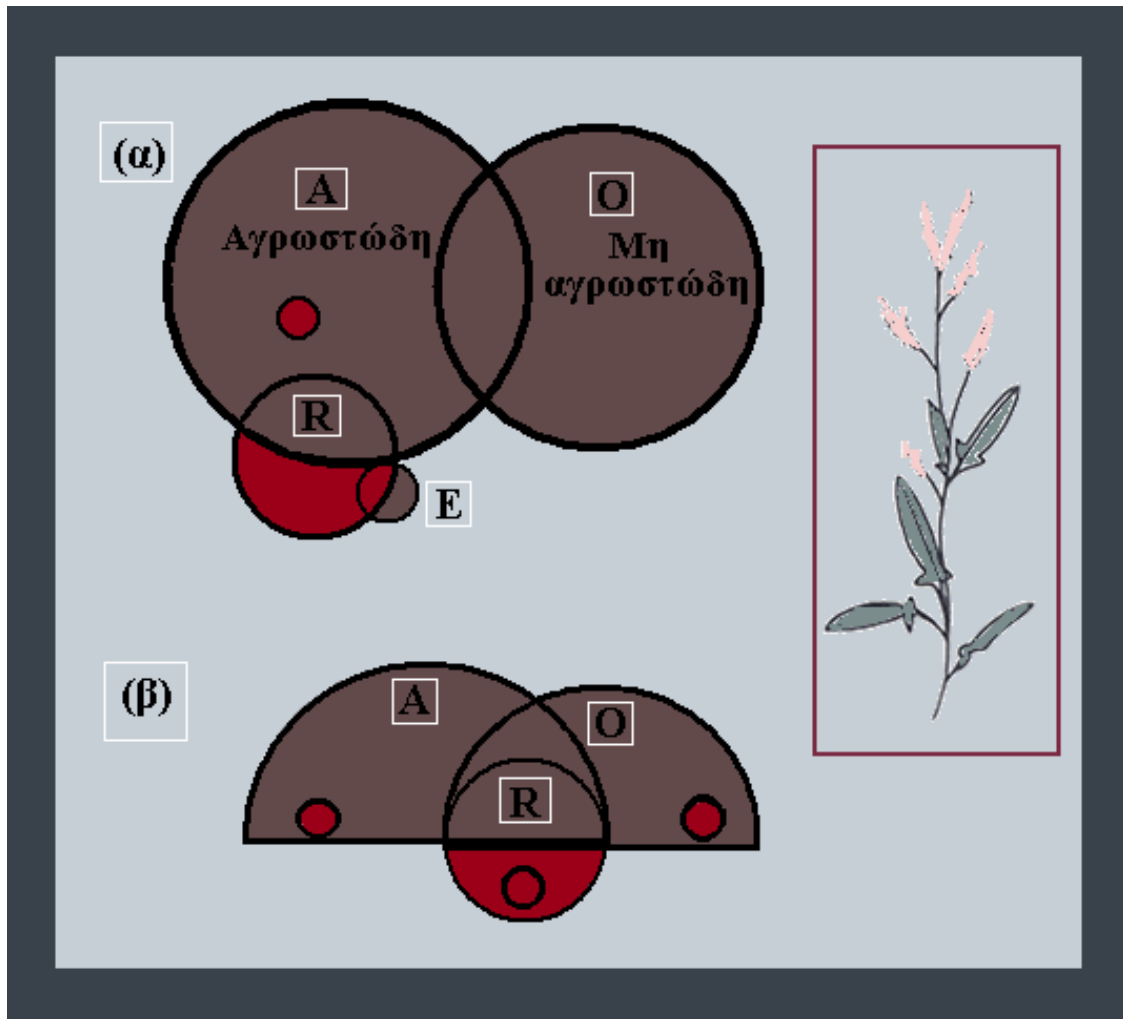
Ασφαλώς, και είναι δυνατό περισσότερες από τρεις μεταβλητές, βιοτικές και αβιοτικές, να επηρεάσουν την ετοιμότητα ενός είδους ή ενός ατόμου. Ένας η αριθμός από αυτές τις διαστάσεις της οικοθέσης (δύσκολα να απεικονιστούν και αδύνατο να σχεδιαστούν) σχηματίζουν τον n-διαστάσεων υπερόγκο, ο οποίος θα μπορούσε να είναι η οικοθέση ενός είδους. Ένα άτομο ή ένα είδος, ελεύθερο από την παρέμβαση ενός άλλου, θα μπορούσε να καταλάβει τον πλήρη υπερόγκο ή ένα εύρος των μεταβλητών στις οποίες είναι προσαρμοσμένο. Αυτό αποτελεί και την ιδεατή **θεμελιώδη ή βασική οικοθέση** ενός είδους (**Εικόνα 5.8**).



**Εικόνα 5.9. Επεξήγηση της διάστασης της οικοθέσης ενός υποθετικού οργανισμού που εμπεριέχει τρία στοιχεία: μέγεθος τροφής, νομομετρικό ύψος και υγρασία.** Το γράφημα (α) αναπαριστά μια μονοδιάστατη οικοθέση με μόνο στοιχείο το μέγεθος της τροφής. Στο γράφημα (β) προστίθεται μια δεύτερη διάσταση, το νομομετρικό ύψος, το οποίο ενσωματώνοντάς το επιτυγχάνουμε μια δισδιάστατη οικοθέση. Αν τώρα υποθέσουμε ότι ο υποθετικός αυτός οργανισμός μπορεί να επιβιώσει και να αναπαραχθεί μόνο κάτω από μια συγκεκριμένη υγρασία, η οποία θα πάρει στο γράφημα τη θέση του τρίτου άξονα, θα καταλήξουμε στο γράφημα (γ) το οποίο θα αναπαριστά μια τρισδιάστατη οικοθέση ή μια οικοθέση του όγκου.

Η θεμελιώδης οικοθέση προϋποθέτει την απουσία ανταγωνιστών, αλλά η περίπτωση αυτή είναι σπάνια. Οι ανταγωνιστικές σχέσεις εξαναγκάζουν το είδος να περιορίσει ένα τμήμα της βασικής του οικοθέσης, το οποίο θα μπορούσε δυνητικά να καταλάβει. Στα τμήματα αυτά η ετοιμότητά του θα πρέπει να ελαττωθεί στο μηδέν. Οι καταστάσεις κάτω από τις οποίες ένας οργανισμός πραγματικά υφίσταται σε οποιαδήποτε δεδομένη κατάσταση είναι η **επιταχυνόμενη οικοθέση**. Όπως η θεμελιώδης οικοθέση έτσι και επιταχυνόμενη οικοθέση αποτελεί μια αφαίρεση. Στις μελέτες τους οι οικολόγοι συνήθως, αυτοπεριορίζονται σε μια ή δύο διαστάσεις, όπως για παράδειγμα είναι η διατροφική οικοθέση, η χωρική οικοθέση ή η ανεκτική οικοθέση.

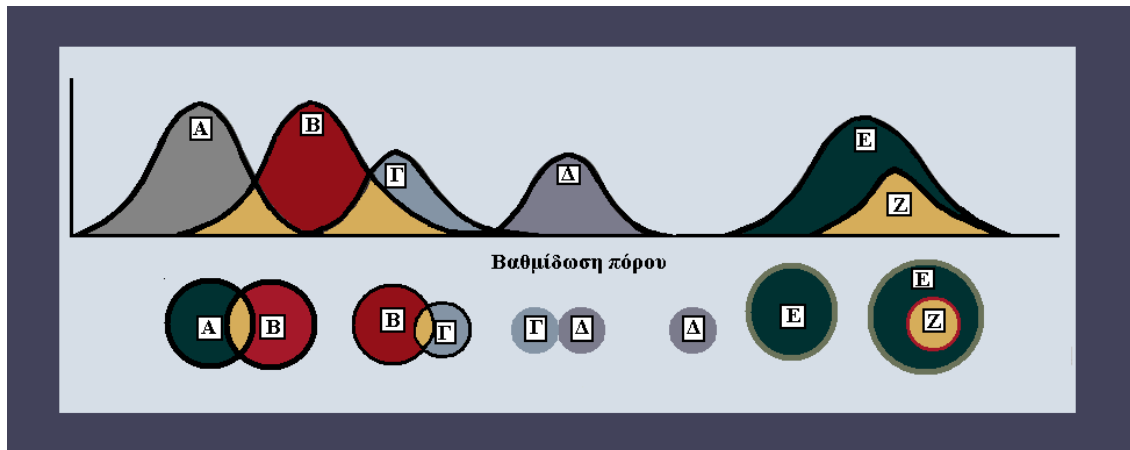
Οι Putwain και Harper (1970), μελέτησαν την δυναμική δύο ειδών του γένους *Rumex*, τα *Rumex acetosa* και *R. acetosella*, τα οποία αναπτύσσονται σε λοφώδη ποολίβαδα της Βόρειας Ουαλλίας. Η *R. acetosa* αναπτύσσονταν σε μια λιβαδική κοινότητα στην οποία κυριαρχούσαν ο ολκός (*Holcus lanatus*) και οι κόκκινη και πρόβεια φεστούκες (*Festuca rubra* και *F. ovina*). Η *R. acetosella* αναπτύσσονταν σε μια λιβαδική κοινότητα στην οποία κυριαρχούσαν το γάλιο (*Galium saxatile*) και η πρόβεια φεστούκα. Για τον καθορισμό της παρέμβασης και της οικοθέσης οι ερευνητές, με την εφαρμογή συγκεκριμένων φυτοκτόνων, επενέβησαν στην χλωρίδα για να απομακρύνουν επιλεκτικά σε διαφορετικά τεμάχια: (1) τα αγρωστώδη και (2) τα μη αγρωστώδη, με εξαίρεση τα είδη του γένους *Rumex*. Μετά την απομάκρυνση των αγρωστωδών, όλα τα είδη διαδόθηκαν τάχιστα, εκτός από την *R. acetosella*. Η τελευταία αυξήθηκε, μόνο ύστερα από την πλήρη απομάκρυνση, τόσο των αγρωστωδών, όσο και των μη αγρωστωδών ειδών. Οι οικοθέσεις των δυο ειδών περιγράφονται και επεξηγούνται στην **Εικόνα 5. 10**. Η αναμενόμενη θεμελιακή οικοθέση της *R. acetosella* επικαλύπτει τις θεμελιακές οικοθέσεις των αγρωστωδών και των μη αγρωστωδών ειδών. Όταν οι ανταγωνιστές αυτοί εξαφανιστούν, τότε και μόνο τότε η *R. acetosella* υλοποιεί τη θεμελιακή της οικοθέση. Η *R. acetosa* όμως, επικαλύπτει μόνο τα αγρωστώδη και για να επιτραπεί η επέκτασή της, μόνο η απομάκρυνσή τους είναι απαραίτητη.



**Εικόνα 5.10. Οικοθέσεις ανταγωνιστικών ειδών σε μικτά ποσλίβαδα.** (α) *Rumex acetosa* και (β) *R. acetosela*. Οι βασικές οικοθέσεις των αγρωστωδών ειδών (Α) και των μη αγρωστωδών ειδών (Ο) επικαλύπτονται. Η θεμελιώδης οικοθέση των ειδών της *Rumex* (R) εμφανίζεται με την συνεχή γραμμή και η επιταχυνόμενη οικοθέση σκιάζεται. Ε είναι εκείνο το τμήμα της θεμελιώδους οικοθέσης της *R. acetosela* το οποίο εκφράζεται μόνο με την παρουσία των μη αγρωστωδών ειδών και δεν επικαλύπτει τις θεμελιώδεις οικοθέσεις των Α και Ο. Οι θεμελιώδεις οικοθέσεις των αρτιφύτρων, οι μικροί κόκκινοι κύκλοι, συμπεριλαμβάνονται μέσα σε αυτές των ώριμων φυτών.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Putwain and Harper (1970).

Τέλος, θα πρέπει να σημειωθεί ότι οι οικοθέσεις των αρτιφύτρων διαφέρουν από τις αντίστοιχες των ώριμων φυτών. Με την αύξηση και την ανάπτυξη ενός οργανισμού η θεμελιώδης και η επιταχυνόμενη οικοθέση του είναι δυνατό να αλλάξουν. Τα έντομα, τα οποία εμφανίζουν ένα πολύπλοκο βιολογικό κύκλο, είναι δυνατό ως λάρβες να καταλάβουν μια οικοθέση και ως ενήλικα άτομα μια εντελώς διαφορετική οικοθέση. Κάποιοι άλλοι οργανισμοί τέλος, καθώς αυτοί μεγαλώνουν και καθίστανται μεγαλύτερα, μεταβάλλουν τις απαιτήσεις τους για τροφή και καταφύγιο.



**Εικόνα 5.11. Τύποι σχέσεων οικοθέσης με διττή προοπτική.** Τα είδη A και B έχουν επικαλυπτόμενες οικοθέσεις ίσου εύρους αλλά είναι ανταγωνιστικές στα αντίθετα πέρατα της βαθμίδωσης των πόρων. Τα είδη B και Γ έχουν επικαλυπτόμενες οικοθέσεις άνισου εύρους. Το είδος Γ μοιράζεται μια μεγαλύτερη αναλογία της οικοθέσης του με το B απ' ότι το β με το Γ (στο παράδειγμα αυτό το B μοιράζεται την οικοθέση του και με το A στο άλλο πέρασ). Τα Γ και Δ καταλαμβάνουν εφαπτόμενες οικοθέσεις με μικρή πιθανότητα ανταγωνισμού. Τα Δ και E καταλαμβάνουν ξεχωριστές οικοθέσεις όπου δεν υφίσταται κανένας ανταγωνισμός. Το είδος Z είναι ανταγωνιστικά ανώτερο του E, διατηρείται και το E μοιράζεται αυτό το τμήμα της οικοθέσης του με το Z.  
 Πηγή: Προσαρμογή από τον Pianka (1988).

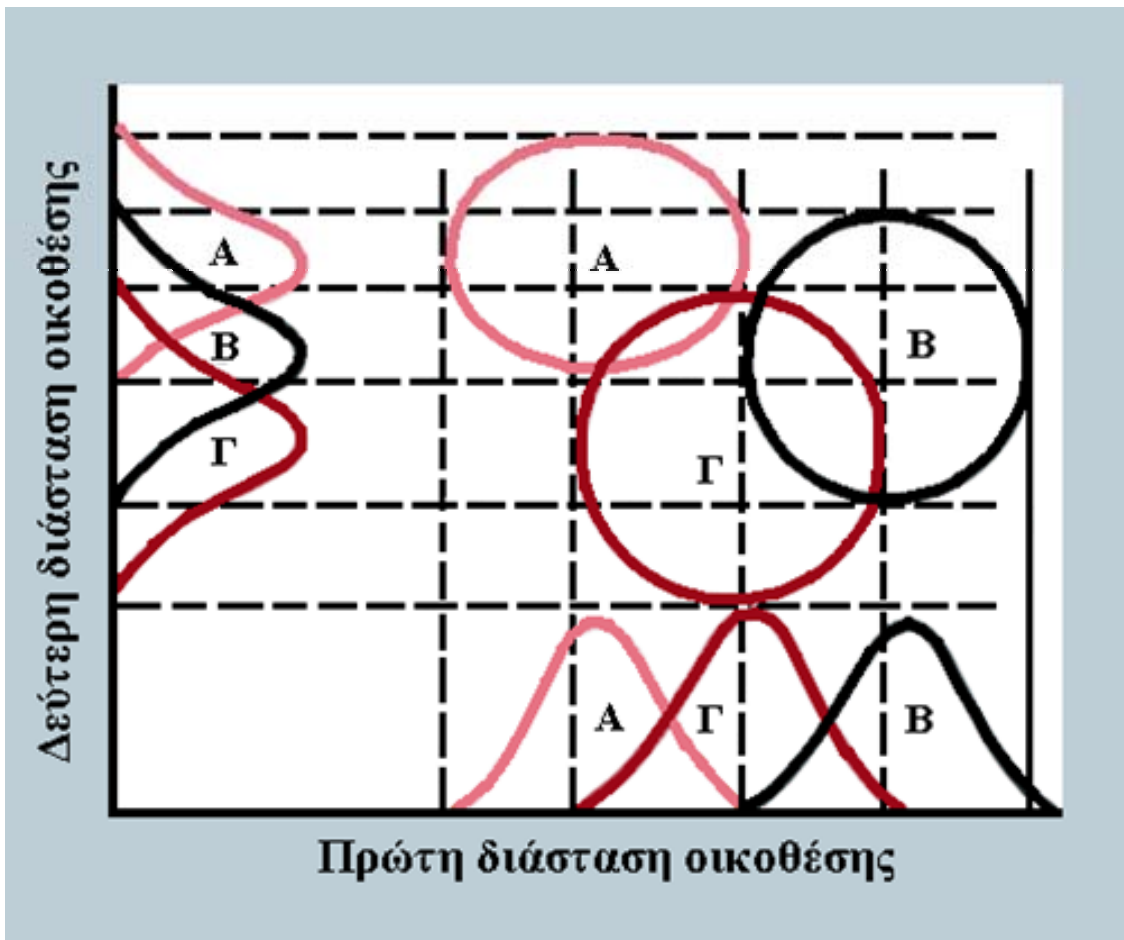
#### 5.4.1. Η επικάλυψη της οικοθέσης

Επικάλυψη της οικοθέσης συμβαίνει όταν δύο ή περισσότεροι οργανισμοί χρησιμοποιούν ταυτοχρόνως ένα τμήμα του ίδιου πόρου, π.χ. της τροφής. Το ποσό της επικάλυψης της οικοθέσης αποτελεί αναλογική προϋπόθεση του βαθμού ανταγωνισμού για τον πόρο (Εικόνα 5.11). Με μικρό ή ανύπαρκτο ανταγωνισμό, οι οικοθέσεις θα είναι εφαπτόμενες και όχι επικαλυπτόμενες, ή μπορεί να είναι απομακρυσμένες.

Στον αντίποδα της ακραίας περίπτωσης, κάτω από έντονο ανταγωνισμό και σύμφωνα με την θεωρία του ανταγωνισμού, η βασική οικοθέση ενός είδους μπορεί να βρίσκεται απολύτως μέσα σε μια άλλη ή να ανταποκρίνεται σ' αυτή, όπως στην περίπτωση των αρτιφύτρων της *Rumex*. Στις περιπτώσεις αυτές μπορεί να υπάρξουν δύο αποτελέσματα. Εάν η οικοθέση του είδους 1 περιέχει την οικοθέση του είδους 2 και το είδος 1 είναι ανταγωνιστικά ανώτερο, τότε το είδος 2 θα εξαφανιστεί πλήρως. Εάν το είδος 2 είναι ανταγωνιστικά ανώτερο, θα εξαφανίσει το είδος 1 από εκείνο το τμήμα του χώρου της οικοθέσης, το οποίο καταλαμβάνεται από το είδος 2. Τα δύο είδη στη συνέχεια θα συνυπάρξουν μέσα στην ίδια θεμελιώδη οικοθέση.

Όταν οι θεμελιώδεις οικοθέσεις επικαλύπτονται, κάποιος χώρος της οικοθέσης μοιράζεται και κάποιος είναι αποκλειστικός. Εντούτοις, η επικάλυψη της οικοθέσης δεν σημαίνει και ανταγωνιστική αλληλεπίδραση. Μπορεί να συμβαίνει το αντίθετο. Ο ανταγωνισμός απαιτεί την ύπαρξη ενός πόρου σε πενιχρή επάρκεια ή ανεπάρκεια. Εκτεταμένη επικάλυψη οικοθέσης μπορεί να σημαίνει ότι υφίσταται ένας μικρός ανταγωνισμός και οι πόροι είναι άφθονοι.





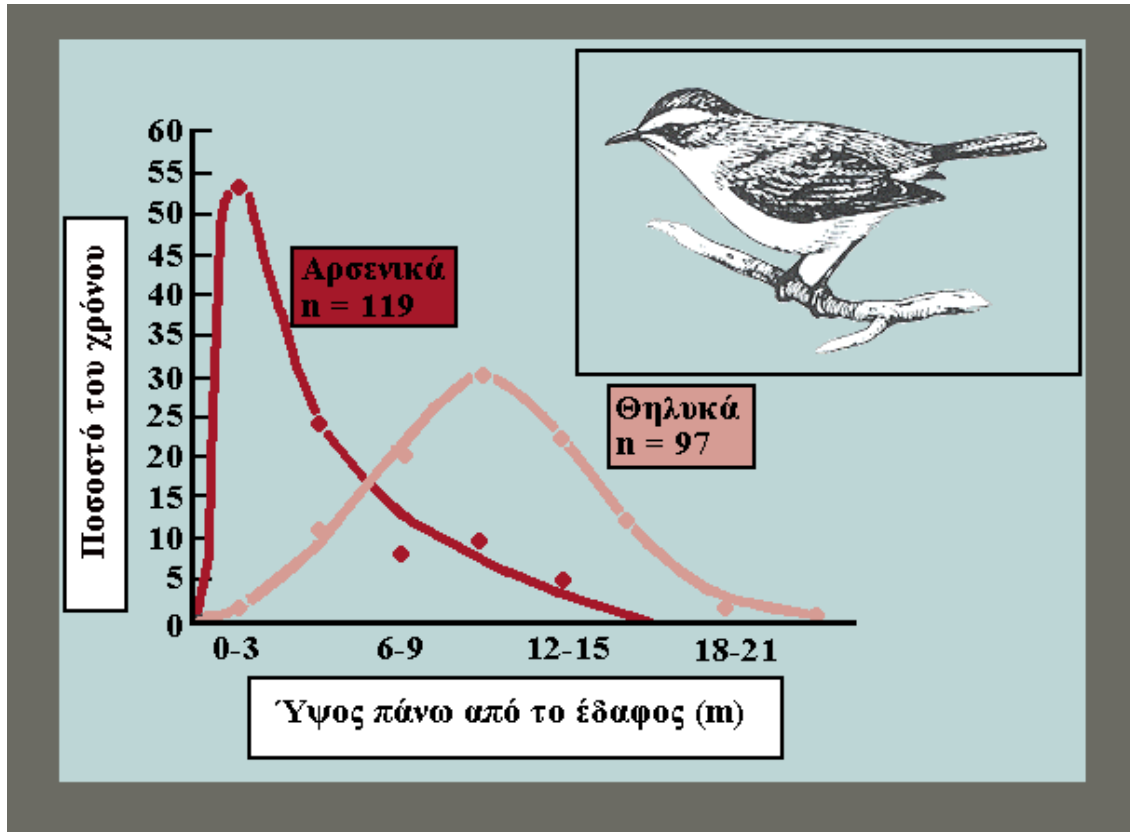
**Εικόνα 5.12.** Η σχέση της οικοθέσης βασίζεται σε δυο βαθμίδωσεις. Όταν εξετάζονται αρκετές διαστάσεις της οικοθέσης, η επικάλυψη της οικοθέσης μπορεί να μειωθεί σημαντικά. Στη βαθμίδωση του πόρου 1, το A και το B δεν εμφανίζουν επικάλυψη, και στη βαθμίδωση του πόρου 2, επικαλύπτονται ισόποσα και με ένα αντίθετο τρόπο. Όταν εξετάζονται αμφότερες οι οικοθέσεις (κύκλοι), το A και το B δεν επικαλύπτονται. Το Γ στη βαθμίδωση του πόρου 2 επικαλύπτεται εξίσου από το B και πολύ λίγο από το A. Στη βαθμίδωση του πόρου 1, το Γ επικαλύπτεται από το A και από το B. Όταν εξετάζονται αμφότερες οι βαθμίδωσεις, το Γ επικαλύπτεται κυρίως από το B και λίγο με το A.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Πιο απλά, η επικάλυψη της οικοθέσης θεωρείται συνήθως ως μονοδιάστατη ή δισδιάστατη. Στην πραγματικότητα βέβαια, μια οικοθέση περιλαμβάνει τη χρησιμοποίηση πολλών τύπων πόρων, όπως τροφή, θέση διατροφής, κάλυμμα, χώρος κ.ο.κ. Σπάνια δύο ή περισσότερα είδη κατέχουν την ίδια ακριβώς οικοθέση, συμπεριλαμβανομένων όλων των απαιτήσεων. Τα είδη είναι δυνατό να επιδεικνύουν επικάλυψη σε μια βαθμίδωση και να μην την επιδεικνύουν σε κάποια άλλη. Οι συνολικές ανταγωνιστικές αλληλεπιδράσεις μπορεί να είναι μικρότερες από τον ανταγωνισμό ή την επικάλυψη της οικοθέσης, όταν τις αντιμετωπίζουμε μόνο σε μια βαθμίδωση (**Εικόνα 5.12**).

Οι διαφορές στις οικοθέσεις δεν αποτελούν απλά και μόνο ένα χαρακτηριστικό των διαφόρων ειδών. Η διαίρεση του διατροφικού χώρου, του μεγέθους της τροφής και των άλλων επιμέρους συστατικών της οικοθέσης, είναι δυνατό να ενυπάρχουν ανάμεσα στα φύλα του ίδιου είδους. Ο αρσενικός κοκκινομάτης βίρος (*Vireo olivaceus*) για παράδειγμα, συλλαμβάνει την από έντομα αποτελούμενη τροφή του στην ανώτερη

κομοστέγη, ενώ αντιθέτως η θηλυκιά στην κατώτερη κομοστέγη και κοντά στο έδαφος. Οι οικοθέσεις διατροφής επικαλύπτονται μόνο κατά 35% περίπου (Εικόνα 5.13). Ομοίως, μια έντονη διαφορά στο μέγεθος του ράμφους επιτρέπει στο μεν αρσενικό δρυοκολάπτη της Αριζόνα (*Denrocopus arizonae*) να αποκτά την τροφή του στους κορμούς των δένδρων και το θηλυκό προσπαθεί να τη θηρεύσει στα κλαδιά τους.

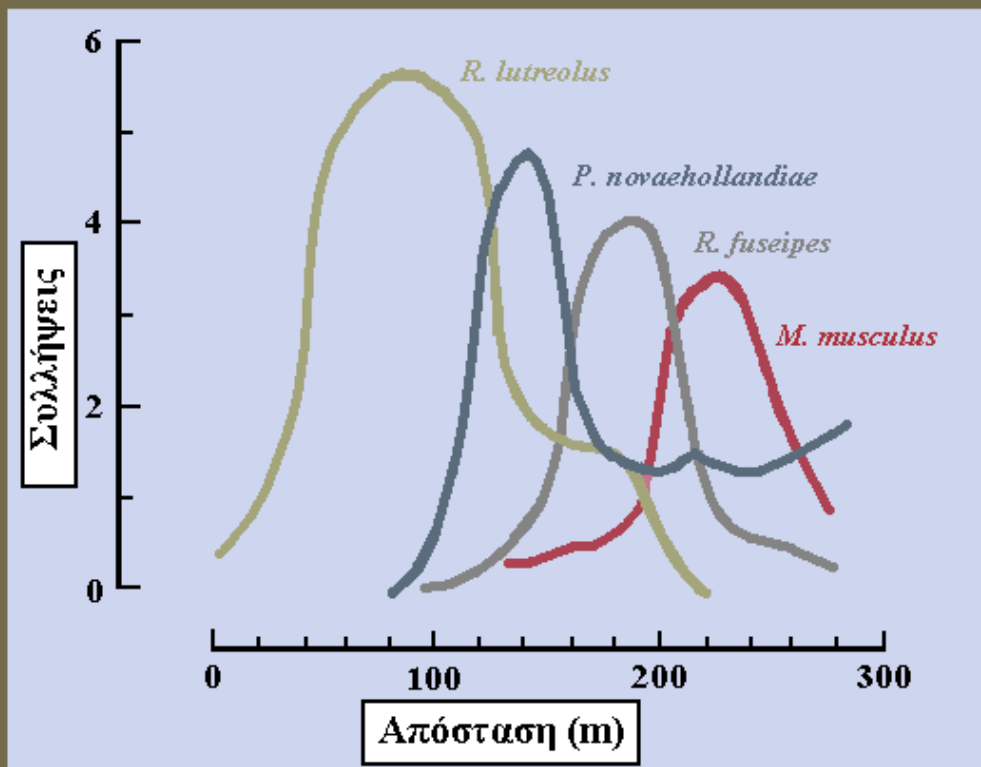


**Εικόνα 5.13.** Ο διαχωρισμός του αρσενικού και του θηλυκού κοκκινομάτη βίρου (*Vireo olivaceus*) σε σχέση με το νομοετικό ύψος. Το μέσο ύψος για τα αρσενικά είναι τα 11 m και το μέσο ύψος για τα θηλυκά είναι τα 4 m.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Williamson (1971).

#### 5.4.2. Το εύρος της οικοθέσης

Όταν σχεδιάζουμε το εύρος ενός πόρου, για παράδειγμα το μέγεθος της τροφής, η οποία χρησιμοποιείται από ένα ζώο ή τις συνθήκες της υγρασίας του εδάφους που καταλαμβάνεται από ένα φυτό, το μήκος του άξονα που τέμνεται από την καμπύλη αναπαριστά το εύρος της οικοθέσης. Θεωρητικά, το **εύρος της οικοθέσης** (καλούμενο επίσης και πλάτος της οικοθέσης ή μέγεθος της οικοθέσης) είναι η προέκταση του υπερόγκου ο οποίος καταλαμβάνεται από την επιταχυνόμενη οικοθέση. Ένας περισσότερο πρακτικός ορισμός είναι το συνολικό άθροισμα των διαφόρων πόρων τους οποίους εκμεταλλεύεται ένας οργανισμός. Η μέτρηση μιας οικοθέσης συνήθως περιλαμβάνει το κριτήριο κάποιων μεταβλητών, όπως το μέγεθος της τροφής ή το χώρο του βιότοπου (Εικόνα 5.14).



**Εικόνα 5.14.** Ο διαμελισμός του χώρου του βιότοπου από τέσσερα είδη τρωκτικών της Αυστραλίας. Οι αριθμοί των συλληφθέντων ατόμων σχεδιάζονται κατά μήκος της απόστασης (μια τομή κατά μήκος της περιοχής μελέτης με αυξανόμενο υψόμετρο). Η τομή ακολουθεί την τοπογραφία και συνεπώς μια βαθμίδωση υγρασίας. Δομή και σύνθεση της βλάστησης, αμφότερες επηρεασμένες με τη σειρά τους, δημιουργούν διαφορές βιότοπου. Ας σημειωθεί ότι παρά την επικάλυψη της οικοθέσης, η αφθονία κάθε είδους είναι υψηλότερη σε κάποιο σημείο της βαθμίδωσης, όπου οι πληθυσμοί των άλλων είναι χαμηλότεροι.

Πηγή: Προσαρμογή από τον B. J. Fox (1981).

Τα όρια της οικοθέσης συνήθως περιγράφονται ως στενά ή ευρέα. Όσο ευρύτερη είναι η οικοθέση, τόσο περισσότερο γενικευμένο θεωρείται το είδος και όσο στενότερη είναι η οικοθέση, τόσο περισσότερο ειδικευμένο είναι το είδος. Τα είδη – γενικευτές έχουν ευρείες οικοθέσεις και θυσιάζουν την αποτελεσματικότητα της χρησιμοποίησης ενός στενού εύρους πόρων για να έχουν την ικανότητα να χρησιμοποιήσουν ένα μεγάλο εύρος πόρων. Αυτοί ως ανταγωνιστές, είναι ανώτεροι από τα είδη – εξειδικευτές, εάν οι πόροι είναι τρόπον τινά αναξιόπιστοι. Τα είδη – εξειδικευτές, εξοπλισμένοι για να εκμεταλλευθούν ένα ειδικό σύνολο πόρων, καταλαμβάνουν στενές οικοθέσεις. Αυτοί ως ανταγωνιστές, είναι ανώτεροι από τα είδη – γενικευτές, εάν οι πόροι είναι αξιόπιστοι και ανανεώσιμοι. Η προμήθεια ενός αξιόπιστου πόρου είναι άμεσα διανεμητή μεταξύ των εξειδικευτών με χαμηλή ανταγωνιστική επικάλυψη ανάμεσα στα είδη. Εάν η διαθεσιμότητα του πόρου είναι ευρέως ποικίλλουσα, τα είδη – γενικευτές, κατά τη διάρκεια περιόδων στις οποίες οι πόροι βρίσκονται σε αφθονία, υπόκεινται σε εισβολή από άλλα είδη και συνωστισμό με άλλα είδη.

### 5.4.3. Συμπίεση της οικοθέσης και ανταγωνιστική απελευθέρωση

Εάν μια κοινότητα, η οποία αποτελείται από ένα αριθμό ειδών με ευρείες οικοθέσεις, υποστεί την επιδρομή ενός αριθμού ανταγωνιστών, θα προκύψει ένας έντονος ανταγωνισμός κατά μήκος της βαθμίδωσης του πόρου, ο οποίος ενδεχομένως, θα εξαναγκάσει τους γνήσιους «ενοίκους», κάτοχους της οικοθέσης, να περιορίσουν τις δραστηριότητες τους, σε ότι αφορά τις παραμέτρους του χώρου, του εύρους της τροφής ή κάποιες άλλες, προσανατολισμένες προς τον πόρο. Η αλλαγή αυτή ονομάζεται **συμπίεση της οικοθέσης**.

Αντιθέτως, εάν ο ανταγωνισμός ανάμεσα στα είδη ελαττωθεί, ένα είδος μπορεί να επεκτείνει την επιταχυνόμενη οικοθέση του με τη χρησιμοποίηση του χώρου ή ενός πόρου, ο οποίος προηγουμένως δεν ήταν διαθέσιμος για το είδος αυτό. Η επέκταση της οικοθέσης, όταν αυτή βρίσκεται σε ανταπόκριση προς τον ελαττωμένο ανταγωνισμό μεταξύ των ειδών, ονομάζεται **ανταγωνιστική απελευθέρωση**.

Η ανταγωνιστική απελευθέρωση μπορεί να συμβεί, οσάκις ένα είδος εισβάλει σε ένα νησί, το οποίο είναι ελεύθερο από πιθανούς ανταγωνιστές, και κινείται προς βιοτόπους, τους οποίους ποτέ δεν κατέλαβε στην ηπειρωτική χώρα και τελικά αυξάνει την αφθονία του. Μια τέτοια επέκταση ενδεχομένως, να επέλθει, όταν ένα ανταγωνιστικό είδος απομακρύνεται από μια κοινότητα, επιτρέποντας στα παραμένοντα είδη να μετακινηθούν προς μικροβιότοπους, τους οποίους προηγουμένως δεν μπορούσαν να καταλάβουν.

### 5.4.4. Αλλαγή της οικοθέσης

Συσχετισμένη με την συμπίεση και την απελευθέρωση υπάρχει και μια άλλη αντίδραση, η καλούμενη **αλλαγή της οικοθέσης**. Η αλλαγή της οικοθέσης αποτελεί την υιοθέτηση μιας νέας συμπεριφοράς από δύο ή περισσότερους ανταγωνιστικούς πληθυσμούς, έτσι ώστε να μειωθεί ο ανταγωνισμός των ειδών. Η αλλαγή μπορεί να είναι μια βραχυχρόνια οικολογική αντίδραση ή μια μακροχρόνια εξελικτική διαδικασία, η οποία θα περιλαμβάνει τα βασικά χαρακτηριστικά της συμπεριφοράς ή της μορφολογίας.

Οι Werner και Hall (1979) περιέγραψαν την αλλαγή της οικοθέσης για τρία ανταγωνιστικά είδη ψαριών της οικογένειας *Centrarchidae*, τα ψάρια: *Lepomis maerochirus*, *L. gibbosus* και *L. cynellus*. Όταν τα τρία αυτά είδη τοποθετήθηκαν σε ξεχωριστές πειραματικές λιμνούλες, οι προτιμήσεις τους σε τροφή και βιότοπο ήταν παρόμοιες και αυξήθηκε ο μέσος όρος του ρυθμού αύξησης. Και τα τρία έδειχναν προτίμηση στην αναδυόμενη και υπο-αναδυόμενη βλάστηση στις άκρες της λιμνούλας και το μεγάλο μέρος της τροφής το έβρισκαν εκεί. Όταν τα τρία αυτά είδη τοποθετήθηκαν όλα μαζί στην ίδια πειραματική λίμνη και σε ίσες πυκνότητες, αυτά κατέλαβαν τη ζώνη βλάστησης κοντά στις άκρες της λίμνης. Καθώς οι πόροι της τροφής άρχισαν να μειώνονται, τα *L. maerochirus* και *L. gibbosus* εγκατέλειψαν την άκρη και φεύγοντας, άφησαν πίσω τους το *L. cynellus*, το οποίο είναι ένας αποτελεσματικότερος νομευτής της βλάστησης, κατευθύνοντας τις νομευτικές τους προσπάθειες στα ασπόνδυλα του βυθού και κυρίως προς τα είδη της οικογένειας των *Chironominae*. Το *L. gibbosus*, με τα βραχέα του, ευρέως χώρου κόκκαλα του βραγχιακού τόξου, τα οποία παρουσιάζουν την ιδιαιτερότητα να μην βουλώνουν, όταν το ψάρι επιλέγει την τροφή του ανάμεσα από τα κατακάθια του βυθού, ήταν ικανότερο

να εκμεταλλευθεί αυτού του είδους την τροφή. Το *L. maerochirus*, με τα μακρά, λεπτά κόκκαλα του βραγχιακού τόξου που κατακρατεί μικρά θύματα, στράφηκε έπειτα για νομή στα ανοιχτά νερά.

Τα ψάρια έδειξαν επίσης, αλλαγή και στη χρησιμοποίηση του βιότοπου. Όταν τα *L. maerochirus* και *L. cynellus* περιορίστηκαν μαζί σε ίσες πυκνότητες στη λίμνη, το τελευταίο εξανάγκασε το πρώτο να στραφεί προς τα ανοιχτά νερά. Όταν όμως απουσιάζουν τα *L. cynellus*, τα *L. maerochirus* θα στραφούν προς την πυκνή βλάστηση. Τα *L. maerochirus* και τα *L. gibbosus* έχουν μια διατροφική επικάλυψη σε ποσοστό 50 έως 55%. Όταν αυτά τοποθετούνται μαζί στη λίμνη, το *L. maerochirus* εξαναγκάζεται τελικά να στραφεί σε βιότοπους με ανοικτά νερά. Στο τέλος όμως, το *L. maerochirus* μπορεί να είναι ο ανώτερος ανταγωνιστής. Τα νεαρά ψάρια και των τριών ειδών τρέφονται με το ζωοπλαγκτόν στα ανοικτά νερά. Αυτό τοποθετεί τα νεαρά άτομα των *L. cynellus* και των *L. gibbosus* σε άμεσο ανταγωνισμό για τροφή μικρού μεγέθους, με αμφότερα τα άτομα, νεαρά και ενήλικα των *L. maerochirus*. Το *L. maerochirus*, ένας αποτελεσματικότερος νομευτής των ανοικτών νερών, προφανώς επηρεάζει την συγκέντρωση των δύο άλλων ειδών. Πιθανώς, η γενικευμένη του δίαιτα και η ικανότητά του να μεταβάλλει τον βιότοπό του, όπως το απαιτεί κάθε φορά η κατάσταση, είναι ίσως οι παράμετροι εκείνοι, οι οποίοι μετρούν έτσι ώστε, το *L. maerochirus* να είναι στις λίμνες το πιο κοινό ψάρι από τα υπόλοιπα ψάρια του γένους *Lepomis*.