

Κεφάλαιο Έβδομο

Παρασιτισμός και αμοιβαιότητα (αμοιβαία συνύπαρξη)

7.1. Γενικά

Η σχέση σύμφωνα με την οποία δύο αλληλεπηρεαζόμενοι πληθυσμοί εμφανίζονται να ασκούν αμοιβαίες πιέσεις ο ένας πάνω στον άλλο ονομάζεται **συνεξέλιξη**. Οποιαδήποτε εξελικτική αλλαγή του ενός μέλους μεταβάλλει τις επιλεκτικές δυνάμεις που επιδρούν στον άλλο. Παίζουν δηλαδή το παιχνίδι της προσαρμογής και της αναπροσαρμογής.

Οι συνεξελικτικές σχέσεις δεν αναπτύσσονται σε όλα τα είδη. Οι περισσότερες συνεξελικτικές αντιδράσεις εμφανίζονται να είναι γενικές. Ένα χαρακτηριστικό εξελίσσεται σ' ένα είδος, σε ανταπόκριση ενός άλλου χαρακτηριστικού ή μιας ακολουθίας χαρακτηριστικών σε κάποια άλλα είδη. Για παράδειγμα, πολλά φυτά έχουν προσαρμοστεί στην επικονίαση από τα μετακινούμενα έντομα. Τέτοιες γενικευμένες σχέσεις, στις οποίες οι γενετικές αλλαγές δεν είναι στενά συνδεδεμένες, αναγνωρίζονται ως **διάχυτη συνεξέλιξη**. Τα ζεύγη των αντιδράσεων μεταξύ συγκεκριμένων παρασίτων και των ξενιστών τους ή μεταξύ συγκεκριμένων «αμοιβαιστών» είναι μια άλλη ιστορία.

7.2. Παρασιτισμός και ασθένεια

Παρότι τα παράσιτα και οι παθογενείς οργανισμοί είναι άκρως σημαντικοί (παράγοντες) για τις ενδογενείς σχέσεις, οι οικολόγοι ακόμη δεν τους έχουν δώσει την αρμόζουσα σημασία. Όταν αυτοί εισέρχονται στους πληθυσμούς των ξενιστών, οι οποίοι δεν έχουν καταφέρει στο μεταξύ να αναπτύξουν εναντίον τους κατάλληλους αμυντικούς μηχανισμούς, τα αποτελέσματα είναι δραματικά. Εμφανίζονται ασθένειες οι

οποίες και αποδεκατίζουν τον πληθυσμό. Χαρακτηριστικά, κλασσικά θα έλεγα της διεθνούς βιβλιογραφίας παραδείγματα είναι οι επιδημίες της ασθένειας των βοοειδών στα οπληφόρα της Αφρικής, η μυξομάτωση στα κουνέλια της Ευρώπης και η καταστροφή της Αμερικανικής καστανιάς. Στους περισσότερους φυσικούς πληθυσμούς ωστόσο, οι οποίοι συνυπάρχουν με τα συνηθισμένα παράσιτα και τις ασθένειες, τα αποτελέσματα του παρασιτισμού είναι απατηλά. Τα σώματα των θυμάτων καταλαμβάνονται τάχιστα από τους αποικοδομητές των οργανικών συντριμμάτων και τους νεκροφάγους οργανισμούς, και τα ίχνη της ασθένειας εξαφανίζονται.

7.2.1. Τύποι παρασιτισμού

Παρασιτισμός ονομάζεται η κατάσταση εκείνη στην οποία δυο οργανισμοί συνυπάρχουν, αλλά ο ένας αντλεί τις διατροφικές του ανάγκες από τον άλλο και σε βάρος του. Παρασιτισμό, σε στενή έννοια, επιδεικνύουν οι οργανισμοί που απομυζούν την τροφή τους από τους ιστούς των μεγαλύτερων ξενιστών τους και αφορά την περίπτωση κατά την οποία ο αδύνατος επιτίθεται στον ισχυρό. Τυπικά, τα παράσιτα δεν φονεύουν τους ξενιστές τους, όπως κάνουν οι θηρευτές, μολονότι ενδεχομένως ο ξενιστής είτε θα αποβιώσει από δευτερογενή προσβολή, είτε η ανάπτυξή του θα εμποδιστεί, είτε τέλος, θα εμφανίσει εξαιρετική αδυναμία ή στειρότητα.

Στα παράσιτα συγκαταλέγονται οι ιοί, πολλά βακτήρια, οι μύκητες και μια σειρά από ασπόνδυλες ταξονομικές ομάδες στις οποίες προεξέχουσα θέση κατέχουν τα αρθρόποδα. Ένας μεγάλος φόρτος παρασίτων θεωρείται **προσβολή** και το αποτέλεσμα μιας προσβολής είναι η ασθένεια. **Ασθένεια** είναι οποιαδήποτε κατάσταση στις συνθήκες ενός φυτού ή ενός ζώου, η οποία παρεκκλίνει της κανονικής. Δεν είναι βέβαια όλα τα παράσιτα παράγοντες ασθενειών. Πολλά είναι αμοιβαίως επιδρόντα και λίαν ουσιώδη για την εύρυθμη λειτουργία του ξενιστή. Τα παρασιτικά βακτήρια στην κοιλία των οπληφόρων ζώων και στα έντερα των τερμιτών είναι ουσιωδώς απαραίτητα για την πέψη.

Τα παράσιτα επιδεικνύουν μια τεράστια ποικιλότητα στις προσαρμογές για την εκμετάλλευση του ξενιστή τους. Τα παράσιτα μπορεί να είναι φυτά ή ζώα και είναι δυνατό να παρασιτούν σε φυτά ή σε ζώα ή και σε αμφότερα. Αυτά μπορεί να ζουν εκτός του ξενιστού, οπότε ομιλούμε για τα **εκτοπαράσιτα**, ή μέσα στο σώμα του ξενιστή, οπότε ομιλούμε για τα **ενδοπαράσιτα**. Κάποια από αυτά είναι πλήρη παράσιτα, ενώ κάποια άλλα μπορεί να είναι μερικώς παράσιτα. Τα μερικώς παράσιτα μπορεί ως ώριμα να είναι παρασιτικά άτομα, αλλά ως λάρβες να διαβιούν ελεύθερα ή και το αντίστροφο. Τα παράσιτα έχουν αναπτύξει πολυάριθμους τρόπους για να επιτύχουν την είσοδο στους ξενιστές τους, μέχρι και το σημείο να χρησιμοποιούν αρκετούς ξενιστές ως παράγοντες διασποράς. Έχουν αναπτύξει ποικίλα μέσα και βαθμούς κινητικότητας, οι οποίοι κυμαίνονται από τις βλεφαριδωτές ελευθέρως κινούμενες μορφές μέχρι εκείνες τις μορφές, η μεταφορά των οποίων εξαρτάται αποκλειστικά από άλλους οργανισμούς. Έχουν αναπτύξει ποικίλους τρόπους διασφάλισής τους μέσα στον ξενιστή, ώστε να διατηρούν τη θέση και τα μέσα αυτοπροστασίας τους απέναντι στους βιοχημικούς κινδύνους, τους οποίους συνεπάγεται η διαβίωση τους μέσα στον ξενιστή. Τα παράσιτα είναι δυνατό να περιορίζονται σ' ένα είδος ή ένα γένος ξενιστή ή σε μερικούς ξενιστές. Ένας αριθμός παρασίτων των πτηνών, ειδικότερα κάποιες ταινίες (σκουλήκια), ζουν μόνο σε μια συγκεκριμένη τάξη. Μερικά παράσιτα μπορούν να περάσουν ολόκληρο το βιολογικό τους κύκλο σ' ένα ξενιστή, ενώ κάποια άλλα, σε περισσότερους από ένα ξενιστή.

Οικολογικά, τα παράσιτα διακρίνονται ανάλογα με το μέγεθος τους σε (α) μικροπαράσιτα και (β) μακροπαράσιτα. Τα **μικροπαράσιτα** περιλαμβάνουν τους ιούς, τα βακτήρια και τα πρωτόζωα. Τα μικροπαράσιτα χαρακτηρίζονται από το μικρό μέγεθος και τον βραχύ χρόνο δημιουργίας. Αναπτύσσονται και πολλαπλασιάζονται ταχέως μέσα στον ξενιστή και έχουν την τάση να επιφέρουν ανοσία σε τυχούσα επαναπροσβολή στους ξενιστές, οι οποίοι θα επιβιώσουν μετά από τις αρχικές προσβολές. Η διάρκεια της προσβολής είναι βραχεία σε σχέση με την προσδόκιμη διάρκεια ζωής του ξενιστή. Η μεταφορά από ξενιστή σε ξενιστή είναι άμεση, μολονότι κάποια άλλα είδη είναι δυνατό να παίζουν το ρόλο του μεταφορέα ή του **φορέα του λοιμογόνου παράγοντα**.

Τα **μακροπαράσιτα** είναι σχετικά μεγάλα στο μέγεθος. Σε αυτά περιλαμβάνονται οι ταινίες (σκουλήκια), οι ακανθοκέφαλοι, τα νηματόζωα, οι ψείρες, οι ψύλλοι, τα ζούφια, οι μύκητες, οι σκωριάσεις, οι καπνιές, το γκυ κ.α. Τα μακροπαράσιτα έχουν ένα συγκριτικά μακρύ χρόνο γέννησης και ο άμεσος πολλαπλασιασμός τους στον ξενιστή είναι σπάνιος. Η ανοσολογική διεγερτική αντίδραση των μακροπαρασίτων είναι μικρής διάρκειας και εξαρτάται από τον αριθμό των παρασίτων στον ξενιστή. Τα μακροπαράσιτα είναι επίμονα στη συνεχή επαναπροσβολή. Είναι δυνατό να διασπείρονται με άμεση μετάδοση, από ξενιστή σε ξενιστή ή με έμμεση μετάδοση, μέσω ενδιάμεσων ξενιστών και φορέων.

7.2.2. Οι ξενιστές ως βιότοποι παρασίτων

Οι ξενιστές είναι οι «οικίες» των παρασίτων, και αυτά εκμεταλλεύονται κάθε κατανοητό βιότοπο στο εξωτερικό ή το εσωτερικό τους. Τα παράσιτα διαβιούν πάνω στο δέρμα, μέσα από το προστατευτικό κάλυμμα των φτερών και του τριχώματος. Κάποια από αυτά φωλιάζουν κάτω από το δέρμα. Ζουν μέσα στις φλέβες, στην καρδιά, τον εγκέφαλο, την πεπτική οδό, το ήπαρ, τον σπλήνα, τις βλεννώδεις μεμβράνες του στομάχου, το νωτιαίο μυελό, και τον εγκέφαλο, τους ρινικούς αγωγούς και τους πνεύμονες, τα γεννητικά όργανα και τις ουροδόχους κύστες, το πάγκρεας, τα μάτια, τα βράγχια των ψαριών, και τους μυϊκούς ιστούς, για να αναφέρουμε μερικές θέσεις ανάμεσα σε πάμπολλες. Τα παράσιτα των εντόμων ζουν στα πόδια, τις ανώτερες και τις κατώτερες επιφάνειες του σώματος, ακόμη και σε σημεία του στόματος.

Τα παράσιτα μέσα στον ξενιστή εποικούν σε ποικίλες θέσεις των συστημάτων των οργάνων. Τα κοκκιώδη πρωτόζωα του γένους *Elmeria* καταλαμβάνουν διάφορες περιοχές, ήτοι: μια στο δωδεκαδάκτυλο, μια άλλη στο κατώτερο μέρος του δωδεκαδάκτυλου και στο ανώτερο λεπτό έντερο, μια τρίτη θέση στο κατώτερο λεπτό έντερο και μια τέταρτη στο τυφλό έντερο και το απευθυσμένο. Παρόμοιες διαιρέσεις, οι οποίες σχετίζονται με τον καταμερισμό ενός συγκεκριμένου συστήματος οργάνου από στενά σχετιζόμενα παράσιτα, υπάρχουν σε πολλά ζώα.

Τον βιότοπο διαιρούν επίσης, και τα παράσιτα των φυτών. Κάποια ζουν στις ρίζες και τους βλαστούς και κάποια άλλα διεισδύουν στις ρίζες και το φλοιό για να ζήσουν μέσα στους ξυλώδεις ιστούς. Κάποια ζουν στο ριζικό κόμβο απ' όπου το φυτό εξέρχεται από το έδαφος. Άλλα ζουν μέσα στα φύλλα, σε νεαρά φύλλα, σε ώριμα φύλλα, τα άνθη, τη γύρη ή τους καρπούς.

Ένα μεγάλο πρόβλημα για τα παράσιτα, ειδικά για τα ζωικά παράσιτα, είναι αυτά να αποκτήσουν προσπέλαση και να διαφύγουν στη συνέχεια από τον ξενιστή. Τα παράσιτα της τροφικής οδού εισέρχονται στον ξενιστή από το στόμα και διαφεύγουν από το απευθυσμένο, μια διαδρομή η οποία χρησιμοποιείται επίσης και από άλλα παράσιτα. Τα παράσιτα των πνευμόνων εισέρχονται από το στόμα ή διεισδύουν μέσω

του δέρματος και οδεύουν προς τους πνεύμονες, μέσω των οδών του πνευμονικού συστήματος. Διαφεύγουν στην τροφική οδό, κυρίως με το βήχα και την κατάπωση. Τα παράσιτα του ήπατος, εκμεταλλευόμενα ένα από τους πλουσιότερους βιότοπους στο σώμα του ζώου, φτάνουν σ' αυτό μέσω του κυκλοφορικού συστήματος, της χολής και του συστήματος ηπατικών εισόδων και διαφεύγουν πάλι από τις ίδιες διαδρομές. Τα παράσιτα του ουρογεννητικού συστήματος εισέρχονται από το στόμα, οδεύουν μέσω του εντέρου στο σημείο προσβολής και εξέρχονται από το ουροποιητικό σύστημα. Τα παράσιτα του αίματος εισέρχονται και διαφεύγουν μέσω του δέρματος, πάντοτε όμως με τη βοήθεια κάποιου υποχρεωτικού φορέα, όπως είναι τα κουνούπια και τα τσιμπούρια. Τα παράσιτα των οποίων η διαδρομή τερματίζεται στους μυϊκούς ιστούς, όπου συνήθως παραμένουν σε κύστες (κάψουλες), φτάνουν σε αδιέξοδο. Για τα παράσιτα αυτά η μοναδική διέξοδος είναι ο φόνος και η κατανάλωση του ξενιστή τους από έναν θηρευτή.

7.2.3. Τρόποι μεταφοράς

Τα παράσιτα για να επιβιώσουν και να πολλαπλασιαστούν, οφείλουν να διαφύγουν από τον ένα ξενιστή και να εγκατασταθούν σ' έναν άλλο, κάτι το οποίο ασφαλώς δεν γίνεται με τη θέλησή τους. Τα παράσιτα μπορούν να διαφύγουν μόνο στη διάρκεια ενός σταδίου προσβολής, όταν πρέπει να έρθουν σε επαφή με τον ξενιστή. Το στάδιο προσβολής είναι ουσιώδες.

Σ' ένα στάδιο του βιολογικού τους κύκλου όλα τα παράσιτα φτάνουν μέσα στον ξενιστή, όπου αδυνατούν να αναπτυχθούν περαιτέρω. Ο **τελικός ξενιστής** είναι εκείνος στον οποίο το παράσιτο καθίσταται ένα ενήλικο άτομο και πλησιάζει την ωριμότητα. Όλοι οι άλλοι είναι **ενδιάμεσοι ξενιστές**, οι οποίοι «φιλοξενούν» κάποια αναπτυξιακή φάση. Τα παράσιτα απαιτούν ενδεχομένως ένα, δύο ή ακόμη και τρεις ενδιάμεσους ξενιστές. Κάθε στάδιο προσβολής μπορεί να αναπτυχθεί μόνο, όταν είναι ανεξάρτητο από τον τελικό ξενιστή και μπορεί να συνεχίσει την ανάπτυξή του μόνο, εάν καταφέρει να βρει έναν άλλο ενδιάμεσο ξενιστή ή τον τελικό του ξενιστή. Για το λόγο αυτό, πολλά παράσιτα χρησιμοποιούν ως ενδιάμεσους ξενιστές τα ζώα ως βοήθεια για την ανεύρεση ενός τελικού ξενιστή ή για να προσαρμοστούν στις συνθήκες του ξενιστού. Έτσι, η πληθυσμιακή δυναμική ενός πληθυσμού παρασίτων είναι στενά δεμένη με την δυναμική του πληθυσμού του ξενιστή.

7.2.3.1. Η άμεση μετάδοση

Η άμεση μετάδοση συνιστά την μεταφορά με την άμεση επαφή ή μέσω ενός φορέα ενός παρασίτου από τον ένα ξενιστή σ' έναν άλλο, χωρίς ενδιάμεσα στάδια από ένα δευτερεύοντα ξενιστή. Τυπικά, τα μικροπαράσιτα μεταδίδονται άμεσα.

Για παράδειγμα, μια βακτηριακή ασθένεια με αυξημένη σπουδαιότητα για τους ανθρώπους τα τελευταία χρόνια είναι η ασθένεια του Lyme, η οποία εμπλέκει ως φορείς τα άγρια ζώα. Ονομάστηκε ασθένεια του Lyme διότι παρατηρήθηκε για πρώτη φορά στο Lyme του Connecticut. Η ασθένεια περιλαμβάνει μια βακτηριακή σπειροχάιτη, τη *Barrettica burgdorferi*, η οποία ζει στο αίμα των σπονδυλωτών από τα πτηνά και τους ποντικούς μέχρι τα ελάφια και τους ανθρώπους. Η σπειροχάιτη εξαρτάται από το τσιμπούρι του ελαφιού (*Ixodes dammini* στην ανατολική Βόρεια Αμερική και *I. pacificus* στη δυτική Βόρεια Αμερική) για τη μετάδοση από τον ένα ξενιστή στον άλλο. Το τσιμπούρι είναι μικρό, η λάρβα του είναι όσο ένας κόκκος

πιπεριού, η νύμφη του είναι ίση με το σπόρο της παπαρούνας και το ώριμο έχει μέγεθος ίσο με το σπόρο του σουσαμιού. Ο λευκοπόδαρος ποντικός, οι σκίουροι, το λευκόουρο ελάφι και τα πτηνά που φωλιάζουν στο έδαφος είναι οι δεξαμενές για τη σπειροχαιτή. Το βακτήριο, καθώς οδεύει προς απόκτηση νέων ξενιστών, εξαρτάται από το τσιμπούρι. Οι λάρβες του τσιμπουριού εκκολάπτονται την άνοιξη από τα αυγά που τα ώριμα άφησαν το περασμένο φθινόπωρο και αναζητούν ένα μικρό ξενιστή από τον οποίο θα τραφούν. Εάν ο ξενιστής αυτός συμβαίνει να είναι προσβεβλημένος από βακτήρια, η λάρβα τον μαζεύει και τον μεταφέρει στον επόμενο ξενιστή. Την επόμενη άνοιξη η λάρβα του τσιμπουριού αποβάλλει περιοδικά το περιβλήμα της και μετατρέπεται σε νύμφη, η οποία αναζητά το γεύμα της από το αίμα των ποντικών και των σκίουρων και έτσι μεταφέρει την προσβολή. Έχοντας τραφεί επαρκώς, η νύμφη εξελίσσεται σε ώριμο άτομο. Το αρσενικό και το θηλυκό μετακινούνται προς το λευκόουρο ελάφι, τρέφονται, ζευγαρώνουν και ανανεώνουν τον διατη βιολογικό τους κύκλο. Κάποια από τα ώριμα τσιμπούρια προσβάλλουν από μόνα τους ανθρώπους που περπατούν ή εργάζονται στα δάση και τους αγρούς. Εάν τα τσιμπούρια είναι φορείς της σπειροχαιτής την μεταφέρουν στους ανθρώπους. Η προσβολή, αν δεν θεραπευθεί, μπορεί να δημιουργήσει τέτοιας μορφής συμπτώματα όπως «εξάνθημα στο μάτι του βοδιού», να προκαλέσει αναπνευστική απόφραξη δίκην γρίπης, πόνο στις αρθρώσεις και τους μυς και μόνιμη βλάβη στον εγκέφαλο, το κεντρικό νευρικό σύστημα και την καρδιά.

Τα μικροπαράσιτα που προσβάλλουν τα φυτά μεταδίδονται επίσης με άμεσο τρόπο. Με την παρουσία του κατάλληλου ξενιστή, τα σπόρια που παραμένουν στο έδαφος φυτρώνουν και διεισδύουν στις ρίζες. Αερομεταφερόμενα σπόρια αποτίθενται στα φύλλα του φυτού, τα οποία και προσβάλλουν. Η καταστροφική ασθένεια της Ολλανδικής φτελιάς μεταφέρεται από δένδρο σε δένδρο μέσω των κανθάρων που μεταφέρουν τα σπόρια.

Πολλά σημαντικά μικροπαράσιτα των ζώων και των φυτών μετακινούνται με την άμεση επαφή από προσβεβλημένο σε μη προσβεβλημένο ξενιστή. Τα παρασιτικά νηματώδη του γένους *Ascaris* ζουν στους πεπτικούς σωλήνες των θηλαστικών. Το θηλυκό νηματόζωο αποθέτει χιλιάδες αυγά στο έντερο του ξενιστή, τα οποία αποβάλλονται με τα κόπρανα. Εάν καταπωθούν από τον ξενιστή του κατάλληλου είδους, τα αυγά εκκολάπτονται στο λεπτό έντερο του ξενιστή, ανοίγοντας δρόμο προς τα αιμοφόρα αγγεία και καταλήγουν στους πνεύμονες. Από τους πνεύμονες ανεβαίνουν στο στόμα, συνήθως προκαλώντας βήχα στον ξενιστή, και καταπίνονται ξανά για να φτάσουν στη συνέχεια στο στομάχι, όπου ωριμάζουν και εισέρχονται στο λεπτό έντερο.

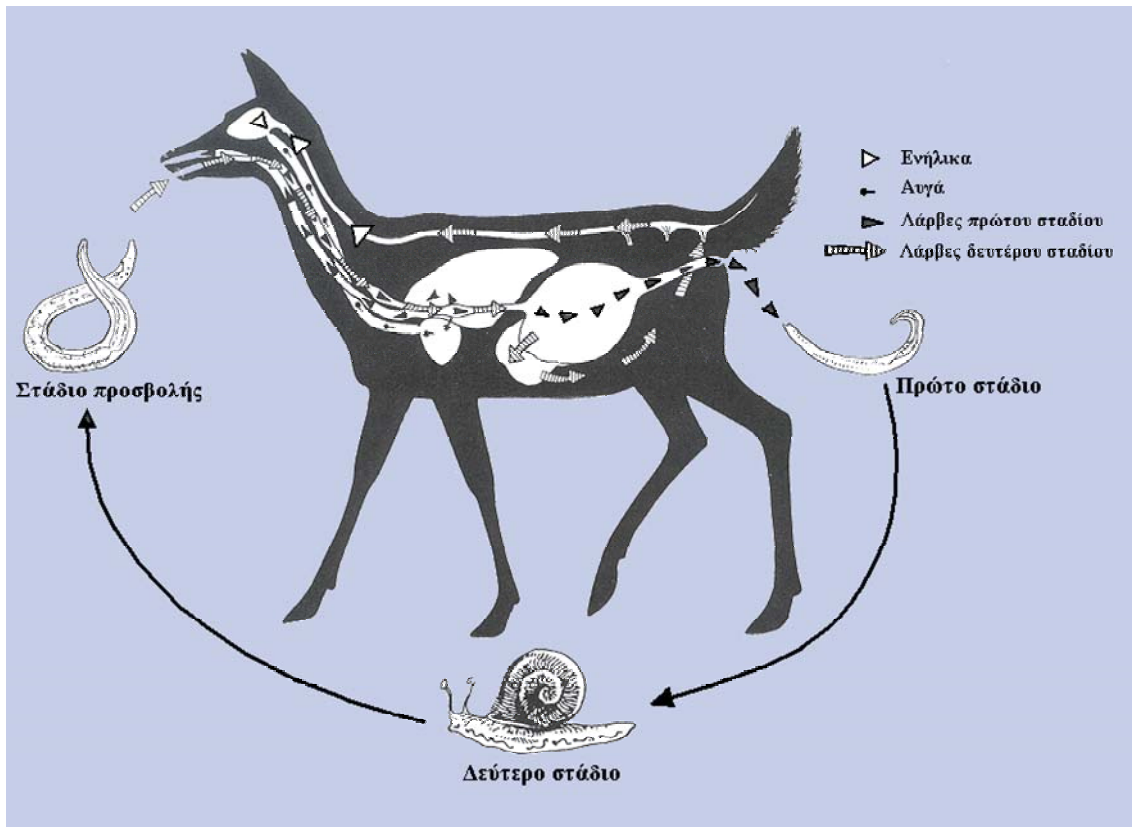
Τα πλέον σημαντικά εξωτερικά εξουθενωτικά παράσιτα των πτηνών και των θηλαστικών μεταδίδονται με την άμεση επαφή. Σ' αυτά ανήκουν οι ψείρες, τα ζούφια που προκαλούν ψωρίαση στα ζώα, τα τσιμπούρια, οι ψύλλοι και οι λάρβες της αλογόμυγας. Πολλά από τα παράσιτα αυτά αφήνουν τα αυγά τους απευθείας πάνω στον ξενιστή, οι ψύλλοι όμως αφήνουν τα αυγά τους και τις λάρβες τους να εκκολαφτούν στις φωλιές των ξενιστών και στα υλικά με τα οποία αυτές κατασκευάζονται (ακόμη και στα τριχωτά καλύμματα) και τελικά πηδούν στον παρακείμενο ξενιστή.

Μερικά μυκητικά παράσιτα των φυτών μεταφέρονται μέσω της επαφής των ριζών. Για παράδειγμα, ο *Fomes annosus*, μια σημαντική μυκητική προσβολή της λευκής πεύκης (*Pinus storbus*), μεταδίδεται ταχύτατα μέσω των αμιγών συστάδων του δένδρου, όταν οι ρίζες του ενός δένδρου ενώνονται με τις ρίζες του επόμενου.

Με άμεση επίσης μετάδοση, διασπείρεται και ένας αριθμός από τα μικροπαράσιτα των φυτών που φέρουν άνθη. Μια ομάδα είναι αυτή των **ολοπαρασίτων**, δηλ. των φυτών στα οποία απουσιάζει η χλωροφύλλη και παίρνουν το απαιτούμενο νερό, τα θρεπτικά στοιχεία και τον άνθρακα από τις ρίζες των φυτών

ξενιστών. Ανάμεσά τους τα πιο χαρακτηριστικά είναι τα μέλη της οικογένειας *Orobanchaceae*. Δύο από αυτά είναι το *Conopholis americana*, το οποίο παρασιτεί στις ρίζες των δρυών, και το *Epifagus virginiana*, το οποίο παρασιτεί στις ρίζες των δένδρων της οξιάς.

Μια άλλη ομάδα είναι τα **ημιπαράσιτα**. Αυτά είναι φωτοσυνθετικά, αλλά αντλούν νερό και θρεπτικά στοιχεία από τα φυτά – ξενιστές τους. Το γνωστότερο ημιπαράσιτο είναι το «γκυ», του οποίου οι κολλώδεις σπόροι προσκολλώνται στα κλαδιά δημιουργούν ρίζες που περιβάλλουν το κλαδί και εισέρχονται στο σομφό. Το «γκυ» είναι σε θέση να μειώσει την αύξηση του ξενιστού του.



Εικόνα 7.1. Ο βιολογικός κύκλος μικροπαράσιτου *Parelaphostrongylus tenuis* με έμμεση μετάδοση στο λευκόουρο ελάφι.

Πηγή: Προσαρμογή από τους Anderson & Prestwood (1981).

7.2.3.2. Η έμμεση μετάδοση

Πολλά παράσιτα, φυτικά και ζωικά, χρησιμοποιούν την έμμεση μετάδοση, αναλώνοντας τα διάφορα στάδια του βιολογικού τους κύκλου σε ποικίλους ξενιστές. Το «σκουλήκι του εγκεφάλου» (*Parelaphostrongylus tenuis*), – μολονότι η κοινή του ονομασία αναφέρεται στον εγκέφαλο είναι ένα παράσιτο των πνευμόνων – στο λευκόουρο ελάφι έχει ως ενδιάμεσο ξενιστή, διαρκούντος του σταδίου της λάρβας, ένα σαλιγκάρι που ζει στην ποώδη βλάστηση. (Εικόνα 7.1). Το ελάφι συλλαμβάνει το προσβεβλημένο σαλιγκάρι ενώ βόσκει. Στο στομάχι του ελαφιού η λάρβα εγκαταλείπει το σαλιγκάρι, τρυπάει το τοίχωμα του στομάχου, εισέρχεται στις κοιλιακές μεμβράνες και μέσω του νωτιαίου μυελού φτάνει σε χώρους που περιβάλλουν τον εγκέφαλο. Εδώ, τα σκουλήκια ζευγαρώνουν και παράγουν αυγά. Τα αυγά και οι λάρβες περνούν μέσα από το κυκλοφορικό προς τους πνεύμονες, όπου οι λάρβες ξεχύνονται στους

αερόσακκους και με τον βήχα καταπίνονται και εξέρχονται με τα κόπρανα. Οι λάρβες τρώγονται από το σαλιγκάρι, όπου συνεχίζουν να αναπτύσσονται μέχρι το στάδιο προσβολής. Λίγες ενδείξεις υπάρχουν ότι τα «σκουλήκια τους εγκεφάλου» επηρεάζουν την υγεία του λευκούρου ελαφιού. Κάποια ελάφια υποφέρουν από πνευμονικές παθήσεις, ειδικότερα εάν προσβληθούν και από άλλα είδη πνευμονοσκωλήκων. Εντούτοις, επηρεάζονται πολλά ενδημικά και ξενικά σπηλιόφωρα, στα οποία ελλείπει η φυσική αντίσταση απέναντι στα «σκουλήκια του εγκεφάλου».

Η έμμεση μετάδοση μεταξύ των φυτικών μακροπαρασίτων είναι ασυνήθιστη, εάν εξαιρέσουμε κάποιες σκωριάσεις. Ο άνεμος μεταφέρει τα στάδια προσβολής από αρχικούς και ενδιάμεσους ξενιστές. Χαρακτηριστικά παραδείγματα αποτελούν η φλυκταινώδης σκωρίαση της λευκής πεύκης και η σκωρίαση του σίτου, οι οποίες έχουν ενδιάμεσα στάδια στους θάμνους του γένους *Ribes*.

Το κλειδί για την ύπαρξη του παρασίτου είναι η μετάδοση από ξενιστή σε ξενιστή. Αυτή μπορεί να λάβει χώρα μόνο με τη διασπορά ενός σταδίου προσβολής ανεξάρτητου από τον τελικό ξενιστή. Τα παράσιτα τα οποία απαιτούν περισσότερους του ενός ξενιστού, φτάνουν σε κάθε ξενιστή μόνο σ' ένα συγκεκριμένο στάδιο του βιολογικού τους κύκλου και μπορούν να συμπληρώσουν τον κύκλο μόνο εάν δυνηθούν να προσβάλουν έναν άλλο ξενιστή. Το «σκουλήκι του εγκεφάλου» του ελαφιού για παράδειγμα, πρέπει να εντοπίσει ένα σαλιγκάρι ως ενδιάμεσο ξενιστή, ώστε μπορέσει να συνεχίσει την ανάπτυξη του σ' ένα μη προσβεβλημένο στάδιο, το οποίο μπορεί να μεταδοθεί πίσω στο ελάφι. Για το λόγο αυτό, πολλά ζωικά παράσιτα εκμεταλλεύονται τις διατροφικές συνήθειες του τελικού ξενιστή και προσαρμόζεται στις συνήθειες των ενδιάμεσων ξενιστών. Το σκουλήκι του εγκεφάλου του ελαφιού εκμεταλλεύεται τη συνήθεια του σαλιγκαριού να αναρριχάται στους βλαστούς της ποώδους βλάστησης, όπου διακινδυνεύει να καταναλωθεί μαζί με αυτή από ένα ελάφι που βόσκει. Το παράσιτο θα χαθεί, εκτός βέβαια από την περίπτωση κατά την οποία το σαλιγκάρι καταποθεί από το ελάφι.

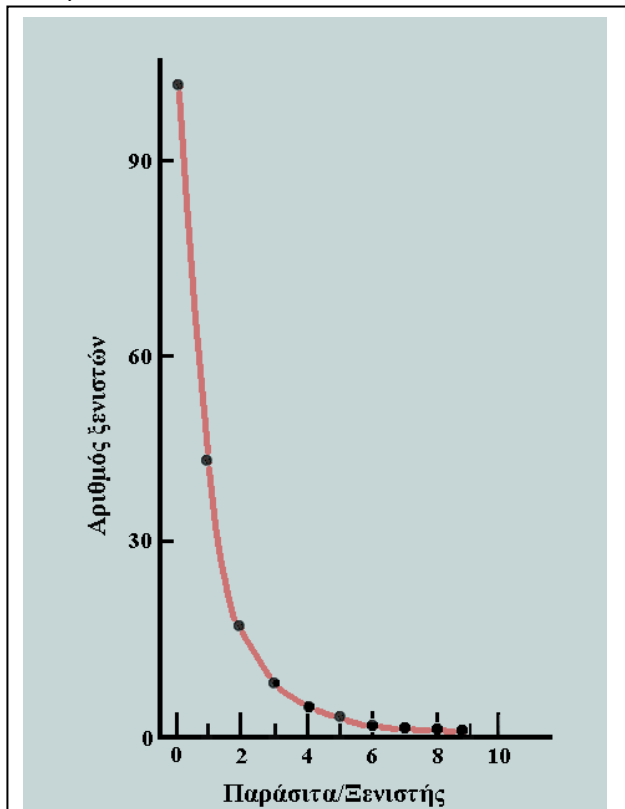
Η μετάδοση των παρασίτων περιπλέκεται ακόμη από την τυχαία ή συσσωματωμένη κατανομή των ξενιστών. Μερικά μέλη του πληθυσμού των ξενιστών περιβάλλουν μείζονα παρασιτικά βάρη, δρώντας ως δεξαμενές προσβολής. Εάν οι μη προσβληθέντες ξενιστές είναι ευρέως διεσπαρμένοι ή αναμεμιγμένοι ανάμεσα στους πληθυσμούς άλλων ειδών, η πιθανότητα του παράσιτου ή του φορέα του να έρθει σε επαφή με τους ευνοϊκούς ξενιστές είναι μικρή. Με άλλα λόγια, η μετάδοση εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό τόσο από τη πυκνότητα των ξενιστών, όσο και από την απόσταση ανάμεσα στο παράσιτο και τους πιθανούς ξενιστές. Η μετάδοση των παρασίτων είναι πολύ επιτυχημένη, όταν ο πληθυσμός των πιθανών ξενιστών είναι πυκνός, ειδικότερα εάν τα παράσιτα εξαρτώνται από τις άμεσες επαφές μεταξύ των ξενιστών. Η ταχεία διασπορά μιας ιογενούς ή βακτηριακής ασθένειας σε πυκνό ζωικό πληθυσμό ονομάζεται **επιζωοτία** για τα ζώα και **επιδημία** για τους ανθρώπους.

7.2.4. Έλεγχος από τα παράσιτα

Η επίδραση των παρασίτων στους πληθυσμούς του ξενιστή εξαρτάται κατά ένα μέρος από τον τρόπο της μετάδοσης και την πυκνότητα και την διασπορά του πληθυσμού του ξενιστή. Τα μικροπαρασίτα, εξαρτώμενα κατά μεγάλο μέρος από την άμεση μετάδοση, απαιτούν μια υψηλή πυκνότητα ξενιστή, ώστε να είναι σε θέση συνεχίσουν να υπάρχουν. Γι αυτά, οι ιδανικοί ξενιστές διαβιούν σε ομάδες ή αγέλες. Για να συνεχίσουν να υπάρχουν τα παράσιτα αυτά χρειάζονται ένα μακρόβιο στάδιο προσβολής, το οποίο δεν θα εξασφαλίζει μακροπρόθεσμη ανοσία στον πληθυσμό του

ξενιστή. Η ανοσία μειώνει τους πληθυσμούς του ξενιστή, εάν δεν τους εξαφανίζει. Ένα παράδειγμα ενός παρασίτου σε άγριους πληθυσμούς που δεν απονέμει μακροπρόθεσμη ανοσία είναι η λύσσα, ενώ ένα παράδειγμα που απονέμει μακροπρόθεσμη ανοσία στα ζώα που επιβιώνουν από την ασθένεια είναι η αδιαθεσία του ζώου.

Η έμμεση μετάδοση, τυπική για τα μακροπαρασίτα, είναι περισσότερο περίπλοκη. Για να εξακολουθεί να παραμένει, χρειάζεται ένα άκρως αποτελεσματικό στάδιο μετάδοσης, το οποίο συχνά περιλαμβάνει και μια στενή συσχέτιση με τις τροφικές αλυσίδες. Τα παράσιτα με την έμμεση μετάδοση υπάρχουν σε επίπεδα χαμηλού πληθυσμού. Αυτά όμως, εξαιτίας της αποτελεσματικής μετάδοσης, προσαρμόζονται και παραμένουν για μακρύ χρονικό διάστημα σε χαμηλές πληθυσμιακές πυκνότητες ξενιστών. Η μακροβιότητα κάθε παρασιτικού σταδίου ποικίλει στους διάφορους ξενιστές. Η μακροβιότητα είναι υψηλή για τον τελικό ξενιστή και πολύ χαμηλή για τον ενδιάμεσο.



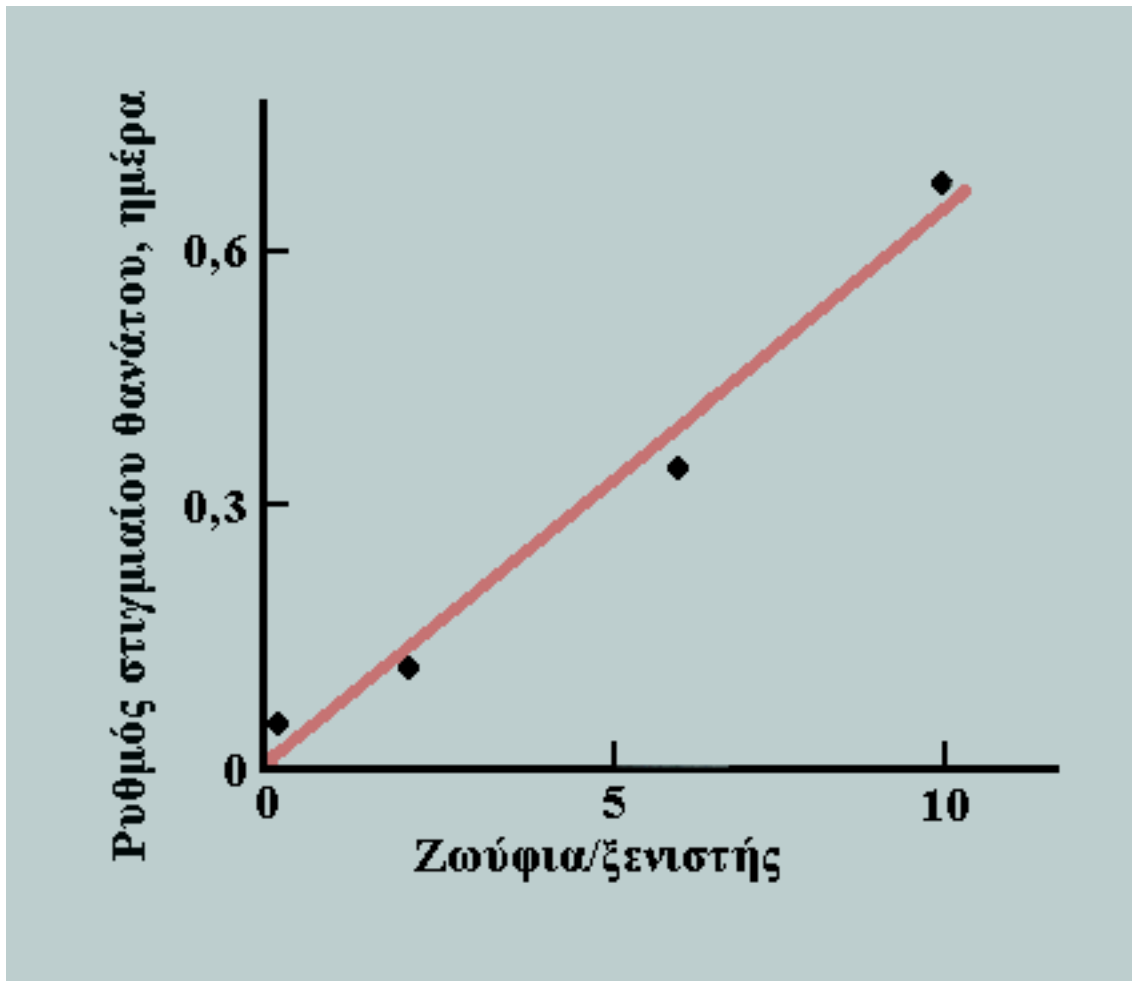
Εικόνα 7.2. Υπερδιασπορά του τσιμπουριού *Ixodes trianguliceps* σ' ένα πληθυσμό του Ευρωπαϊκού αρουραίου *Apodemus sylvaticus*. Στον πληθυσμό των ξενιστών πολύ λίγα άτομα μεταφέρουν το μεγαλύτερο παρασιτικό φορτίο, αφού τα περισσότερα άτομα δεν μεταφέρουν τσιμπούρια.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Randolph (1975).

Για να αποδειχθεί ότι ένα παράσιτο ελέγχει τον πληθυσμό του ξενιστή, πρέπει να δείξουμε ότι αυτό αυξάνει το ρυθμό θανάτου του ξενιστή ή μειώνει την αναπαραγωγική του ικανότητα. Τέτοια αποτελέσματα είναι πολύ φανερά, όταν τα παράσιτα εισάγονται σ' έναν πληθυσμό χωρίς εξελιγμένες άμυνες. Στις περιπτώσεις αυτές η ασθένεια ενδεχομένως να είναι πυκνοανεξάρτητη και μπορεί να ελαττώσει τους πληθυσμούς, να τους εξολοθρεύσει τοπικά ή να περιορίσει την κατανομή τους. Για παράδειγμα, ο μύκητας *Endothia parasitica* εξαπλώθηκε τάχιιστα μέσω της αμερικανικής καστανιάς (*Castanea dentata*), η οποία υπήρξε κάποτε ένα σπουδαίο είδος και απέδιδε υψηλής ποιότητας εμπορική ξυλεία, αλλά δυστυχώς σήμερα σχεδόν έχει εξαφανιστεί.

Τέτοιες ακραίες περιπτώσεις ελέγχονται δύσκολα. **Τι συμβαίνει όμως, με τις άμεσα μεταδιδόμενες ενδημικές ασθένειες, οι οποίες διατηρούνται στον πληθυσμό από ένα μικρό απόθεμα από προσβεβλημένα άτομα – φορείς;**

Έντονες προσβολές από τέτοιες ασθένειες φαίνεται να συμβαίνουν, όταν η πυκνότητα του πληθυσμού του ξενιστή είναι υψηλή, και παρουσιάζουν την τάση να μειώνουν απότομα τους πληθυσμούς των ξενιστών. Παραδείγματα αυτών είναι η αδιαθεσία του ρακούν και η λύσσα της αλεπούς, αμφότερα σημαντικά για τον έλεγχο των πληθυσμών των ξενιστών τους.



Εικόνα 7.3. Οι επιδράσεις της παρατηρούμενης πυκνότητας του παρασίτου σε ένα ξενιστή πάνω στο ρυθμό θνησιμότητας του ξενιστή. Το συγκεκριμένο παράδειγμα δείχνει την επίδραση του παρασιτισμού από το ζούφιο *Hydrophantes tenuabilis* στον υδρομετρητή (*Hydrometra myrae*), ένα κοινό ημίπτερο των υδάτινων λεκανών.

Πηγή: Προσαρμογή από τον Lancinani (1975).

Η διανομή των μακροπαρασίτων, ειδικά αυτών με την έμμεση μετάδοση, είναι άκρως συγκεντρωμένη ή υπερβολικά διασπειρόμενη (**Εικόνα 7.2**). Μέσα στον πληθυσμό των ξενιστών κάποια άτομα μεταφέρουν ένα υψηλότερο φορτίο παρασίτων από κάποια άλλα. Και είναι τα άτομα αυτά τα οποία υποκύπτουν ευκολότερα στην προκαλούμενη από το παράσιτο θνησιμότητα, και/ή υποφέρουν από μειωμένους αναπαραγωγικούς ρυθμούς (**Εικόνα 7.3**). Οι παρασιτικά επερχόμενοι αυτοί θάνατοι συχνά δεν προκαλούνται άμεσα από τα παράσιτα, αλλά έμμεσα από τις δευτερογενείς προσβολές. Τα κοπάδια των δικέρατων προβάτων (*Ovis canadensis*) στη δυτική Βόρεια Αμερική είναι δυνατό να προσβληθούν από επτά διαφορετικά είδη «σκουληκιών του εγκεφάλου» (Νηματώδη). Οι υψηλότερες προσβολές παρατηρούνται την άνοιξη, όταν γεννιούνται τα αρνιά. Οι βαριές προσβολές από το «σκουλήκι του εγκεφάλου» στα νεαρά άτομα ενθαρρύνουν μια δευτερογενή προσβολή, και πιο συγκεκριμένα την πνευμονία, η οποία και θανατώνει τα αρνιά. Τέτοιες προσβολές τείνουν να σταθεροποιήσουν ή να μειώσουν απότομα τους πληθυσμούς του ορεινού προβάτου με τη μείωση της αναπαραγωγικής επιτυχίας. Βιολόγοι της άγριας ζωής αυξάνουν τις πιθανότητες επιβίωσης με τον χειρισμό των εγγείων θηλυκών με αντιχελμινθικά φαρμακευτικά σκευάσματα, κρυμμένα σε φυράματα από μηλοπολτούς.

Οι πληθυσμοί των ξενιστών είναι δυνατό να επιδείξουν συνδυασμένα αποτελέσματα των προσβολών από διαφορετικά είδη εκτοπαρασίτων και ενδοπαρασίτων, μια περίπτωση διαχεόμενου παρασιτισμού. Ο ανατολικός βαμβάκονος λαγός (*Sylvilagus floridanus*) έχει εμφανίσει πληθυσμιακή μείωση σε πολλά σημεία της εξάπλωσής του, παρόλες τις μη εμφανείς αλλαγές στο βιότοπό του. Αποδεικτικά στοιχεία πεδίου φαίνεται να καταδεικνύουν το ρόλο των πολλαπλών παρασίτων, ώστε ένας τοπικός πληθυσμός να διατηρηθεί σ' ένα επίπεδο αρκετά χαμηλότερο από την χωροϊκανότητα του βιότοπου.

7.2.5. Εξελικτικές αντιδράσεις

Οι σχέσεις των παρασίτων με τους ξενιστές τους περιλαμβάνουν μια εξελικτική αντίδραση από αμφότερες τις πλευρές. Καθώς ο ξενιστής οικοδομεί αντιστάσεις απέναντι στις παρασιτικές προσβολές, το παράσιτο αναπτύσσει ηπιότερες πιέσεις. Άλλωστε, το παράσιτο δεν έχει κανένα κέρδος να φονεύσει τον ξενιστή του. Ένας νεκρός ξενιστής σημαίνει και νεκρά παράσιτα. Μια έντονη μολυσματικότητα καταλήγει συνήθως σε μια υψηλή θνησιμότητα των ξενιστών. Η ήπια μολυσματικότητα διασφαλίζει προσβολή μακράς διάρκειας. Ως τελικό αποτέλεσμα, αμφότεροι, ξενιστής και παράσιτο, αναπτύσσουν μια αμοιβαία ανοχή.

Ένα παράδειγμα της συνεξελικτικής προσαρμογής και της αντίθετης προσαρμογής είναι η αλληλεπίδραση του ευρωπαϊκού κουνελιού και της ιογενούς προσβολής μυξομάτωση. Για τον έλεγχο του εισαχθέντος κουνελιού η Αυστραλιανή Κυβέρνηση εισήγαγε στον πληθυσμό το ιογενές παράσιτο του κουνελιού. Η πρώτη επιζωοτία της μυξομάτωσης ήταν μοιραία για το 97 έως 99% των κουνελιών. Η δεύτερη κατέληξε σε μια θνησιμότητα της τάξης του 85 έως 95% και η τρίτη στο 40 έως 60%. Η επίδραση στον πληθυσμό του κουνελιού ήταν λιγότερο βαριά με κάθε διαδοχική επιζωοτία, υποδηλώνοντας ότι οι δύο πληθυσμοί αυτορυθμιζόταν μεταξύ τους.

Στη ρύθμιση αυτή, εξασθενημένα γενετικά είδη ιών, ενδιάμεσης μολυσματικότητας, έδειχναν την τάση να αντικαταστήσουν τα άκρως ιογενή είδη. Η αρκούντως υψηλή μολυσματικότητα φόνευσε τον ξενιστή, ενώ η χαμηλή μολυσματικότητα επέτρεψε στα κουνέλια να ανακάμψουν, πριν ο ιός μπορέσει να μεταδοθεί σ' έναν άλλο ξενιστή. Επίσης, μια παθητική ανοσία απέναντι στην μυξομάτωση μεταφέρθηκε στα νεογέννητα. Τελικά, δημιουργήθηκε στον πληθυσμό των κουνελιών ένα γενετικό είδος με ενδογενή αντίσταση στην ασθένεια.

Η μετάδοση της μυξομάτωσης εξαρτάται από τα κουνούπια των γενών *Aedes* και *Anopheles*, τα οποία τρέφονται μόνο από τα ζώοντα ζώα. Τα κουνέλια που προσβλήθηκαν με το πλέον μολυσματικό είδος έζησαν για μια βραχύτερη χρονική περίοδο, σε σύγκριση με αυτά που προσβλήθηκαν με λιγότερο μολυσματικό είδος. Επειδή τα τελευταία ζουν για μακρύτερη χρονική περίοδο, τα κουνούπια έχουν προσπέλαση προς τους ιούς αυτούς για μεγαλύτερο χρόνο. Το γεγονός αυτό δίνει στο λιγότερο μολυσματικό είδος ένα ανταγωνιστικό πλεονέκτημα απέναντι στο περισσότερο μολυσματικό.

Στις περιοχές εκείνες στις οποίες τα λιγότερο μολυσματικά είδη έχουν το ανταγωνιστικό πλεονέκτημα, τα κουνέλια είναι περισσότερο άφθονα, διότι πεθαίνουν λιγότερα. Αυτό σημαίνει ότι είναι παρόντες περισσότεροι συνολικοί ιοί στις περιοχές αυτές απ' ό,τι σε συγκρίσιμες περιοχές, στις οποίες υπάρχουν τα περισσότερο μολυσματικά είδη. Έτσι, ο ιός με τον μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης και πυκνότητας μέσα στον πληθυσμό των κουνελιών δεν είναι εκείνος με το επιλεκτικό πλεονέκτημα.

Αντιθέτως, ο ιός του οποίου οι απαιτήσεις είναι ισόρροπες απέναντι στην παροχή, έχει τη μεγαλύτερη αξία επιβίωσης.

7.2.6. Ο κοινωνικός παρασιτισμός

Μια άλλη μορφή παρασιτικής σχέσης είναι η κοινωνική. Κατ' αυτήν, ένας οργανισμός εξαρτάται από την κοινωνική δομή ενός άλλου. Ο κοινωνικός παρασιτισμός μπορεί να είναι παροδικός ή μόνιμος, προαιρετικός (μπορεί να οδηγήσει ή να μην οδηγήσει σε μια παρασιτική ζωή), ή υποχρεωτικός (αναγκαία για την διαβίωση των ειδών), μέσα σ' ένα είδος ή μεταξύ τω ειδών.

Σύμφωνα με τα παραδείγματα που υπάρχουν στη διεθνή βιβλιογραφία, έχουμε τη δυνατότητα να περιγράψουμε τέσσερις (4) μορφές του κοινωνικού παρασιτισμού. Οι μορφές αυτές είναι:

Πρώτη μορφή: ο ενδογενής περιοδικός προαιρετικός παρασιτισμός.

Ο τύπος αυτός αναπτύσσεται πολύ καλά ανάμεσα στα μυρμήγκια και τις σφήκες. Για παράδειγμα, μια νεοζευγαρωμένη βασίλισσα της σφήκας του γένους *Polistes* ή *Vespa* θα επιτεθεί σε μια εγκατεστημένη αποικία των ειδών της και θα εκδιώξει την διαμένουσα και φέρουσα αυγά βασίλισσα. Ο ενδογενής στη φωλιά παρασιτισμός είναι ένα άλλο παράδειγμα. Τα θηλυκά παράσιτα αφήνουν τα αυγά στις φωλιές των θηλυκών ξενιστών του ίδιου είδους. Η πρακτική εφαρμόζεται μεταξύ των μυρμηγκιών και των σφηκών και μεταξύ κάποιων ομάδων πτηνών, ειδικά των υδρόβιων πτηνών της οικογένειας *Anatidae*. Ανάμεσα στα υδρόβια αυτά πτηνά είναι οι μαυρόκοιλες πάπιες των δένδρων (*Dendrocygna autumnalis*) και τα είδη που φτιάχνουν τις φωλιές τους σε τρύπες, οι ξυλόπαπιες (*Aix sponsa*) και οι χρυσόπαπιες (*Bucephala clangula*). Τα θηλυκά – ξενιστές αντιδρούν στον παρασιτισμό μειώνοντας το μέγεθος της φωλιάς τους, ίσα – ίσα ώστε αυτή να χωράει τον αριθμό που προστέθηκε. Όσο νωρίτερα το παράσιτο θηλυκό αφήσει τα αυγά της στη φωλιά του ξενιστή, τόσο μεγαλύτερο θα είναι το μερίδιό της από τη φωλιά. Ενδεχομένως, ένας τέτοιος εκκολαπτικός παρασιτισμός έχει αναπτυχθεί ανάμεσα στα υδρόβια πτηνά, επειδή οι κατάλληλες θέσεις – φωλιές είναι σπάνιες, οι φωλιές είναι εύκολο να εντοπιστούν και οι πάπιες δεν υπερασπίζονται τις φωλιές τους. Ωσαύτως, είναι σημαντικό να τονιστεί ότι, τα θηλυκά υδρόβια πτηνά έχουν μια ισχυρή έλξη για τις θέσεις της γέννησής τους. Με βάση το γεγονός αυτό είναι πολύ πιθανό ο ξενιστής και το παράσιτο να σχετίζονται γενετικά.

Η δεύτερη μορφή: ο περιοδικός προαιρετικός παρασιτισμός μεταξύ των ειδών.

Ένα παράδειγμα μπορεί να αναβρεθεί μέσα στο γένος των μυρμηγκιών *Lasius*. Μια νεοζευγαρωμένη βασίλισσα του είδους *Lasius reginae* θα εισέλθει στη φωλιά του είδους ξενιστού *L. alienus* και θα φονεύσει τη βασίλισσά του. Οι εργάτες του *L. alienus* θα φροντίσουν την βασίλισσα των *L. reginae* και τα υπό εκκόλαψη αυγά της. Με τον καιρό οι εργάτες *L. alienus*, έχοντας στερηθεί τη βασίλισσά τους και συνεπώς τη δυνατότητα μετακομίσεων, πεθαίνουν και η αποικία στη συνέχεια αποτελείται από εργάτες του είδους *L. reginae*.

Η τρίτη μορφή: ο περιοδικός υποχρεωτικός παρασιτισμός μεταξύ των ειδών.

Μολονότι η μορφή αυτή είναι κοινή στα μυρμήγκια, τα πλέον χαρακτηριστικά παραδείγματα είναι ο υποχρεωτικός παρασιτισμός στα αυγά ή την εκκόλαψη των πτηνών. Ο παρασιτισμός της εκκόλαψης έχει σε απόλυτο βαθμό επιτευχθεί από τα πτηνά του είδους *Molothrus ater* (το πουλί της αγελάδας) και τους κούκους, πτηνά τα οποία έχουν απωλέσει αμφότερα την τέχνη της κατασκευής της φωλιάς, της επώασης και της φροντίδας για τους νεοσσούς. Τα πτηνά αυτά, εγκαταλείποντας τα αυγά στη φωλιά των ξενιστών, μεταφέρουν τα καθήκοντα αυτά στα είδη των ξενιστών. Το

καστανοκέφαλο πουλί της αγελάδας της Βόρειας Αμερικής απομακρύνει ένα αυγό από τη φωλιά του μελλοντικού «θύματος», συνήθως την ίδια ημέρα που το «θύμα» το γεννά και την άλλη ημέρα τοποθετεί ένα δικό του αυγό σε αντικατάσταση αυτού που απομάκρυνε. Κάποια πτηνά ξενιστές αντιδρούν, αποβάλλοντας το αυγό από τη φωλιά. Κάποια άλλα όμως, επωάζουν το αυγό και ανατρέφουν το νεοσσό, συνήθως εις βάρος των δικών τους απογόνων. Οι νεοσσοί των ξενιστών μπορεί να εκδιωχθούν από τη φωλιά ή να πεθάνουν από έλλειψη τροφής, λόγω της περισσότερο επιθετικής φύσης και του μεγαλύτερου μεγέθους του νεαρού πουλιού της αγελάδας.

Η τέταρτη μορφή: ο μόνιμος υποχρεωτικός παρασιτισμός μεταξύ των ειδών.

Η παρασιτική μορφή αναλώνει ολόκληρο το βιολογικό της κύκλο στη φωλιά του ξενιστού. Ο τύπος αυτός του κοινωνικού παρασιτισμού είναι πολύ κοινός στα μυρμηγκία και τις σφήκες. Στις περισσότερες περιπτώσεις αφορά τα είδη τα οποία είναι χωρίς εργάτες και οι βασίλισσες έχουν χάσει την ικανότητα να κατασκευάζουν φωλιές και να φροντίζουν τα νεαρά άτομα. Η βασίλισσα αποκτά είσοδο στη φωλιά του ξενιστή και, είτε κυριαρχεί επί της βασίλισσας του ξενιστή, είτε τη φονεύει αμέσως και αναλαμβάνει την αποικία.

7.3. Η αμοιβαιότητα

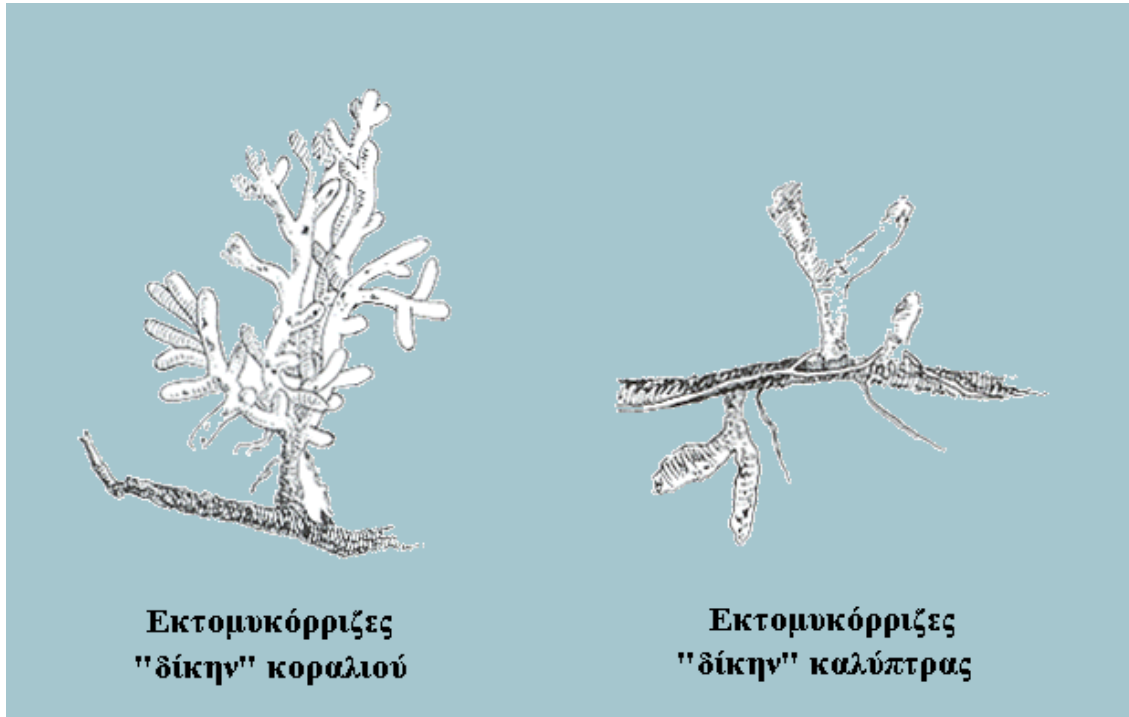
Η **αμοιβαιότητα** (mutualism) είναι μια θετική, ανταποδοτική σχέση στο επίπεδο των ατόμων ή των πληθυσμών ανάμεσα σε δύο διαφορετικά είδη. Πέρα από τη σχέση αυτή, η οποία είναι περισσότερο εμφανής στο ατομικό επίπεδο, αμφότερα τα είδη επαυξάνουν την πιθανότητα της επιβίωσής τους, της ανάπτυξής τους και της ετοιμότητάς τους. Η απόδειξη συνηγορεί ότι η αμοιβαιότητα είναι περισσότερο μια ανταποδοτική εκμετάλλευση παρά μια συνεργατική προσπάθεια. Η αμοιβαιότητα είναι δυνατό να είναι συμβιωτική ή μη συμβιωτική, προαιρετική ή υποχρεωτική, όπως ακριβώς διαπιστώσαμε να ισχύει και για τον κοινωνικό παρασιτισμό.

7.3.1. Υποχρεωτική συμβιωτική αμοιβαιότητα

Η **συμβιωτική αμοιβαιότητα** αναφέρεται σε δύο οργανισμούς οι οποίοι ζουν μαζί σε στενή σχέση. Μια μορφή συμβίωσης συνιστούν τα παράσιτα και οι ξενιστές τους. Στην συμβιωτική αμοιβαιότητα τα άτομα αντιδρούν φυσικά και η σχέση τους είναι υποχρεωτική. Ένα τουλάχιστον μέλος του ζεύγους αδυνατεί να ζήσει χωρίς το άλλο.

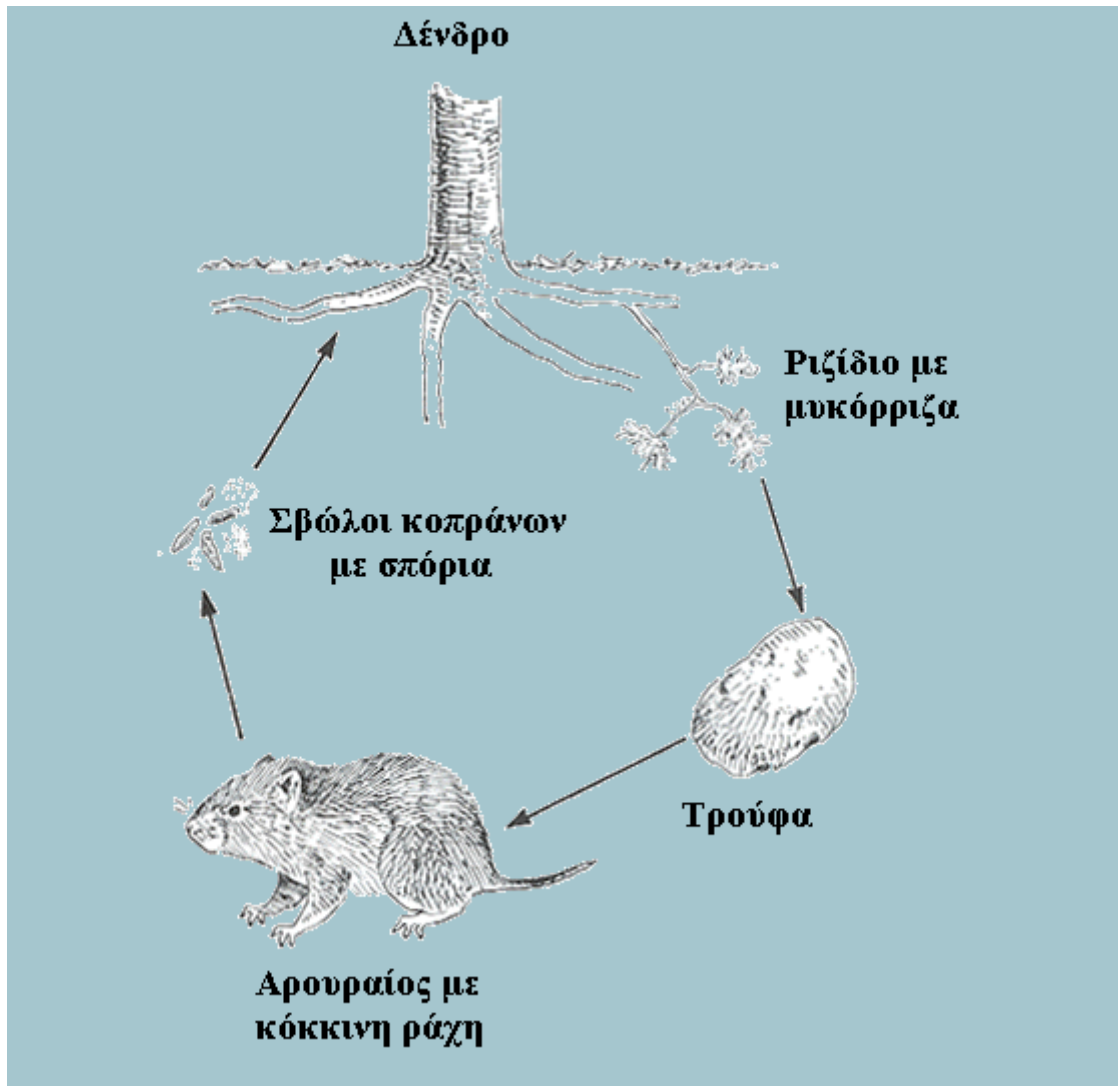
Κάποιες μορφές της σχέσης αυτής είναι τόσο μόνιμες και υποχρεωτικές, ώστε η διάκριση ανάμεσα στους δύο αλληλεπιδρώντες πληθυσμούς δεν διακρίνεται ευκρινώς. Ένα καλό παράδειγμα αποτελούν και οι **μυκόρριζες** (mycorrhizae), οι οποίες συνθέτουν μια σχέση αμοιβαιότητας των ριζών του φυτού με ένα μύκητα. Τόσο σημαντική για την ανάπτυξη των δασικών δένδρων και τη λειτουργία των δασικών οικοσυστημάτων είναι η αμοιβαιότητα αυτή, ώστε το φαινόμενο αυτό να αποτελεί αντικείμενο εκτεταμένης ερευνητικής δραστηριότητας. Μια μορφή, κοινή σε πολλά δένδρα των εύκρατων και των τροπικών δασών, είναι οι **ενδομυκόρριζες** (endomycorrhizae). Οι ρίζες προσβάλλονται με τα μικκύλια (μια μάζα λεπτών μυκητικών νημάτων) από το έδαφος. Αυτά διαπερνούν τα κύτταρα του ξενιστή και σχηματίζουν ένα λεπτά προεξέχον δίκτυο, το οποίο ονομάζεται «arbuscle». Τα μικκύλια δρουν ως προεκτεταμένες ρίζες για το φυτό και προκαλούν τη συμμετοχή του φωσφόρου, ο οποίος βρίσκεται σε αποστάσεις πολύ μακρύτερες από εκείνες οι οποίες

προσεγγίζονται άμεσα από τις ρίζες και τα ριζικά τριχίδια, δεν αλλάζουν όμως το σχήμα ή τη δομή της ρίζας. Μια άλλη μορφή είναι οι **εκτομυκόρριζες** (ectomycorrhizae), οι οποίες παράγουν βραχύτερες και λεπτότερες ρίζες και έχουν τη μορφή κοραλιών (**Εικόνα 7.4**). Τα νήματα των μυκήτων εργάζονται μεταξύ των ριζικών κυττάρων.



Εικόνα 7.4. Κάποια ριζικά τριχίδια υποστηρίζουν καστανές, μαύρες, λευκές, κόκκινες ή κίτρινες καλύπτρες, κομβικές ή έχουσες τη μορφή κοραλιού. Είναι γνωστές και ως μυκόρριζες ή μυκητικές ρίζες. Αυτές της εικόνας είναι εκτομυκόρριζες και ονομάζονται έτσι διότι το μεγαλύτερο μέρος της αύξησής τους συντελείται εκτός των ριζών.

Οι μυκόρριζες, ιδιαίτερα σημαντικές για τα πτωχά σε θρεπτικά στοιχεία εδάφη, βοηθούν στην αποικοδόμηση του ξηροτάπητα και την μετατόπιση των θρεπτικών στοιχείων από το έδαφος στους ριζικούς ιστούς, ειδικά του αζώτου και του φωσφόρου. Οι μυκόρριζες αυξάνουν την ικανότητα των ριζών να απορροφούν θρεπτικά στοιχεία, παρέχουν επιλεκτική συγκέντρωση και απορρόφηση ιόντων, παράγουν ρυθμιστές της αύξησης, κινητοποιούν τα θρεπτικά στοιχεία στα άγονα εδάφη και καθιστούν διαθέσιμα συγκεκριμένα θρεπτικά στοιχεία, τα οποία είναι δεσμευμένα σε άλατα ή σε εστέρες πυριτικού οξέος. Επιπλέον, οι μυκόρριζες, χρησιμοποιώντας τους υδατάνθρακες της ρίζας και τα άλλα χημικά στοιχεία τα οποία είναι ελκυστικά στους παθογενείς οργανισμούς, μειώνουν την ευπάθεια των ξενιστών τους κατά την εισβολή των τελευταίων. Επίσης, προσφέρουν μια φυσική ασπίδα προστασίας εναντίον των παθογενών οργανισμών και διεγείρουν τις ρίζες έτσι ώστε, αυτές να επεξεργαστούν τις χημικές ανασταλτικές ουσίες. Μερικές ομάδες δένδρων, ειδικά τα κωνοφόρα, οι δρυς και οι οξιές, χωρίς τις εκτομυκόρριζες δεν θα μπορούσαν να εγκατασταθούν, να επιβιώσουν και να αναπτυχθούν. Πραγματικά, πολλές μυκόρριζες είναι εξειδικευμένες για συγκεκριμένα δένδρα, όπως τα πένυκα. Με τη σειρά τους οι ρίζες του ξενιστή παρέχουν υποστήριξη και μια συνεχή προμήθεια θρεπτικών στοιχείων, σ' ένα περιβάλλον πτωχό σε θρεπτικά στοιχεία.



Εικόνα 7.5. Τα θηλαστικά πέπτουν το σαρκώδες τμήμα της «τρούφας», αλλά τα σπόρια συγκεντρώνονται στα κόπρανα. Έτσι τα θηλαστικά εναποθέτουν τα σπόρια σε μη δασωμένες περιοχές. Η απουσία των εκτομυκορριζών είναι μια αιτία που τα δασικά δένδρα αποτυγχάνουν να εισβάλουν σε ασκεπείς περιοχές.
 Πηγή: Προσαρμογή από τον Smith (1992).

Ο σύνδεσμος ανάμεσα στον ξενιστή και τον μύκητα μπορεί να είναι ισχυρός. Κάθε διαφοροποίηση στην διαθεσιμότητα του φωτός και των θρεπτικών στοιχείων για τον ξενιστή δημιουργεί μια έλλειψη υδατανθράκων και θειαμίνης για τους μύκητες. Η διακοπή της φωτοσύνθεσης σταματάει αυτομάτως και την καρποφορία από τις μυκόρριζες.

Οι μυκορριζικές αλληλεπιδράσεις εκτείνονται και πέρα από τους μύκητες και τις ρίζες. Μολονότι κάποιες μυκόρριζες διαθέτουν υπέργεια καρποφόρα σώματα, τα γνωστά μανιτάρια, τα σπόρια των οποίων απελευθερώνονται στον αέρα, κάποιες άλλες έχουν υπόγεια καρποφόρα σώματα, και είναι γνωστές ως «τρούφες». Για να διασπείρουν τα σπόριά τους, οι μυκόρριζες αυτές εξαρτώνται από τα μικρά θηλαστικά, ειδικά τους αρουραίους. Τα μικρά θηλαστικά είναι ικανά να εντοπίσουν τις υπόγειες «τρούφες» με την οσμή. Έτσι, αυτά ανασκάπτουν (ξεθάβουν) τις «τρούφες», τις τρώγουν και κοπρίζουν τα σπόρια των μυκορριζών, διασπείροντάς τα σε όλο το μήκος και το πλάτος του δάσους. Τα σπόρια των μυκορριζών αδυνατούν να φυτρώσουν πριν έρθουν σε επαφή με τις ρίζες των δένδρων. Παρατηρούμε λοιπόν ότι υφίσταται μια

υποχρεωτική σχέση τριών διαδρομών (**Εικόνα 7.5**). Το δένδρο εξαρτάται από τις μυκόρριζες για την πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων από το έδαφος. Οι μυκόρριζες εξαρτώνται από τις ρίζες του δένδρου για μια ενεργειακή πηγή και από τα μικρά θηλαστικά για τη διασπορά των σπορίων. Τέλος, τα μικρά θηλαστικά αντλούν μια σημαντική ποσότητα τροφής από τις «τρούφες».

7.3.2. Υποχρεωτική μη συμβιωτική αμοιβαιότητα

Η σχέση ανάμεσα στα σπόρια των μυκορριζών και τα μικρά θηλαστικά είναι μη συμβιωτική. Παρότι εξαρτώνται ο ένας από τον άλλο, το ότι οι σε αμοιβαιότητα δρώντες παράγοντες ζουν ξεχωριστά, αυτή είναι μια κοινή σχέση. Τα περίπου 900 είδη των τροπικών σύκων (*Ficus spp.*) διατηρούν μια σύνθετη υποχρεωτική σχέση με τις επικονιαστικές αγκαιονιδικές σφήκες. Οι σφήκες αφήνουν τα αυγά τους στους αναπτυσσόμενους σπόρους, από τους οποίους τρέφονται οι λάρβες. Τα σύκα υφίστανται ένα ποσοστό θνησιμότητας σπόρων μεταξύ 44 έως 77%, σχετικά ένα πολύ μεγάλο κόστος επικονίασης.

Άλλες παρόμοιες υποχρεωτικές σχέσεις περιλαμβάνουν την προστασία του καταφυγίου, την προστασία από τους θηρευτές, και την αναπαραγωγή. Κάποιες από τις πιο ενδιαφέρουσες σχέσεις υφίστανται μεταξύ μυρμηγκιών και φυτών. Τα μυρμήγκια φέρουν ένα αργής ανάπτυξης μύκητα, ο οποίος δεν μπορεί να επιβιώσει χωρίς αυτά. Ένα είδος μυρμηγκιών της Κεντρικής Αμερικής ζει στα φουσκωμένα αγκάθια της ακακίας (*Acacia spp.*), στις οποίες αποκτούν στέγη και από τις οποίες αντλούν μια ισόρροπη και σχεδόν πλήρη διαίτα για όλα τα στάδια της ανάπτυξης τους. Με τη σειρά τους τα μυρμήγκια προστατεύουν τα φυτά από τους φυτοφάγους οργανισμούς. Με την παραμικρή διαταραχή, τα μυρμήγκια εξέρχονται από τα καταφύγιά τους, εκπέμπουν αποκρουστικές μυρουδιές και επιτίθενται στον εισβολέα μέχρις ότου αυτός να αποχωρήσει. Εν κατακλείδι, ούτε τα μυρμήγκια, ούτε οι ακακίες μπορούν να επιβιώσουν χωρίς την παρουσία του άλλου.

7.3.3. Προαιρετική αμοιβαιότητα

Οι περισσότεροι αμοιβαία συνεργαζόμενοι οργανισμοί είναι μη υποχρεωτικοί, και κατά ένα μέρος τουλάχιστο προαιρετικοί. Τέτοιοι αμοιβαία συνεργαζόμενοι οργανισμοί είναι διάχυτοι, περιλαμβάνοντας σχέσεις ανάμεσα σε συντεχνίες ειδών. Προωθούν την εξάπλωση σπόρων και την επικονίαση και τα οφέλη κατανέμονται σε πολλά φυτά, σε επικονιαστές και σε διασπορείς σπόρων.

7.3.3.1. Η διασπορά των σπόρων

Τα φυτά των οποίων οι σπόροι είναι αρκετά βαριοί, ώστε αυτοί να διασπαρούν με τη βοήθεια του ανέμου, εξαρτώνται όμως από κάποια ζώα, όπως π.χ. κίτσες, καρακάξες, σκίουροι και μυρμήγκια, ώστε οι σπόροι να μεταφερθούν σε μια απόσταση από το μητρικό φυτό και να εναποτεθούν σε θέσεις ευνοϊκές για την εγκατάσταση των αρτιφύτρων. Κάποια ζώα τα οποία βοηθούν στη διασπορά των σπόρων και στα οποία βασίζονται τα φυτά, ενδεχομένως να είναι θηρευτές σπόρων και να καταναλώνουν τους σπόρους για τις δικές τους διατροφικές ανάγκες. Τα φυτά λοιπόν, τα οποία εξαρτώνται από αυτά τα ζώα, είναι υποχρεωμένα να παράγουν, μέσα στη διάρκεια των

αναπαραγωγικών τους κύκλων, τεράστιους αριθμούς σπόρων και το μεγαλύτερο μέρος από αυτούς να το αφιερώνουν, έτσι ώστε να διασφαλίζεται ότι μερικοί θα επιβιώσουν, θα καταλήξουν σε μια ασφαλή θέση και θα φυτρώσουν.

Στις ερήμους των νοτιοδυτικών ΗΠΑ, στους σκληρόφυλλους θαμνώνες της Αυστραλίας και στα φυλλοβόλα δάση της ανατολικής Βόρειας Αμερικής ένας αριθμός ποωδών φυτών, στον οποίο συμπεριλαμβάνονται και οι βιολέτες (*Viola* spp.), εξαρτώνται από τα μυρμήγκια για να μπορέσουν να διασπείρουν τους σπόρους τους. Τα φυτά αυτά ονομάζονται **μυρμηγκόχορα** και έχουν ένα σώμα τροφής στο περικάρπιο του σπόρου ελκυστικό για τα μυρμήγκια, το οποίο ονομάζεται **ελαιόσωμα**. Έχοντας την εμφάνιση ενός απαστράπτοντος ιστού στο περικάρπιο, το ελαιόσωμα περιέχει λιπίδια και αρωματικές στερόλες, ουσίες πολύ χρήσιμες για μερικές φυσιολογικές λειτουργίες των εντόμων. Τα μυρμήγκια μεταφέρουν τους σπόρους στις φωλιές τους, όπου διαχωρίζουν το ελαιόσωμα και το τρώγουν ή ταΐζουν με αυτό τις λάρβες τους, ενώ απορρίπτουν τον ανέπαφο σπόρο μέσα σε εγκαταλειμμένες στοές της φωλιάς. Οι φωλιές των μυρμηγκιών, πλουσιότερες σε άζωτο και φωσφόρο, απ' ό,τι το περιβάλλον αυτές έδαφος, παρέχουν ένα λεπτό υπόστρωμα για τα αρτίφυτρα. Επιπλέον, με την απομάκρυνση των σπόρων μακριά από το μητρικό φυτό, τα μυρμήγκια ελαττώνουν σημαντικά την θήρευση των τρωκτικών σε βάρος τους.

Τα φυτά έχουν μια εναλλακτική προσέγγιση για την διασπορά των σπόρων. Τον εγκλεισμό των σπόρων σε θρεπτικούς καρπούς, οι οποίοι είναι ελκυστικοί για τα καταναλίσκοντα καρπούς ζώα, δηλ. τους **καρποφάγους οργανισμούς**. Οι καρποφάγοι οργανισμοί δεν είναι θηρευτές (άρπαγες) σπόρων. Καταναλώνουν μόνο το ενδοκάρπιο που περιβάλλει τον σπόρο και, με μερικές εξαιρέσεις, δεν βλάπτουν τη ζωτικότητα του σπόρου. Οι περισσότεροι καρποφάγοι δεν εξαρτώνται αποκλειστικά από τους καρπούς, οι οποίοι είναι ανεπαρκείς σε κάποια θρεπτικά στοιχεία, όπως πρωτεΐνες και είναι μόνο εποχιακά διαθέσιμοι.

Για να χρησιμοποιηθούν τα καρποφάγα ζώα ως παράγοντες της διασποράς, τα φυτά πρέπει να έχουν την δυνατότητα να τα προσελκύουν στη σωστή χρονική στιγμή. Τα φυτά αποθαρρύνουν την κατανάλωση ανώριμων καρπών μέσω ενός μυστικού χρωματισμού, όπως των πράσινων καρπών ανάμεσα στα πράσινα φύλλα και με την μη εδώδιμη δομή, των απωθητικών ουσιών και του σκληρού εξωτερικού χιτώνα. Όταν οι σπόροι ωριμάζουν, τα φυτά προσελκύουν τα καρποφάγα ζώα με την παρουσία ελκυστικών οσμών, την απάλυνση της δομής, τη βελτίωση της ζουμεράδας, την αύξηση των σακχάρων και των ελαίων και την «διακόσμηση» των καρπών τους με χρώματα – κόκκινο, μαύρο, μπλε, κίτρινο, λευκό – για να τραβούν την προσοχή των καρποφάγων οργανισμών.

Τα περισσότερα φυτά έχουν καρπούς, τους οποίους μπορούν να εκμεταλλευθούν από ένα μεγάλο αριθμό παραγόντων διασποράς. Τα φυτά αυτά επιλέγουν την ποιοτική διασπορά, το διασκορπισμό ενός μεγάλου αριθμού σπόρων με την πιθανότητα ότι μια ποικιλία καταναλωτών θα απορρίψει κάποιους σπόρους σε μια ευνοϊκή θέση.

Μια τέτοια στρατηγική είναι τυπική, αλλά και όχι αποκλειστική, για τα φυτά των εύκρατων περιοχών. Στις περιοχές αυτές τα καρποφάγα πτηνά και θηλαστικά σπάνια εξειδικεύονται σ' ένα είδος καρπού και για η ύπαρξή τους δεν εξαρτώνται αποκλειστικά από τους καρπούς. Οι καρποί είναι συνήθως χυμώδεις και πλούσιοι σε σάκχαρα και οργανικά οξέα και περιέχουν μικρούς σπόρους οι οποίοι, χωρίς να υποστούν καμία ζημιά, διέρχονται μέσα από τον πεπτικό σωλήνα. Για να ολοκληρωθεί αυτό το πέρασμα τα φυτά αυτά έχουν αναπτύξει σπόρους με σκληρά περικάρπια, ανθεκτικά στα πεπτικά ένζυμα. Οι σπόροι κάποιων φυτών είναι δυνατό να μην φυτρώσουν, εκτός εάν αυτοί έχουν διατηρηθεί ή θυσιαστεί με το πέρασμά τους μέσα από τον πεπτικό σωλήνα. Μεγάλοι αριθμοί από μικρούς σπόρους είναι δυνατό να διασκορπιστούν, αλλά μόνο

λίγοι θα εναποτεθούν στις κατάλληλες θέσεις. Το μήκος του χρόνου το οποίο θα χρειαστεί να παραμείνουν μέσα στον πεπτικό σωλήνα κάποιων μικρών πτηνών τέτοιου σπόροι, δεν είναι μεγαλύτερο από τα 30 λεπτά, έτσι ώστε, η απόσταση για τη διασπορά να εξαρτάται από το πόσο μακριά και σε ποιο σημείο τα πτηνά θα πετάξουν μετά την κατανάλωση των καρπών. Μια τέτοια διασπορά είναι ένας λαχνός με την πλέον αληθινή έννοια του όρου.

Στις εύκρατες περιοχές οι καρποί ωριμάζουν στις αρχές και τα τέλη του καλοκαιριού, όταν τα νεαρά άτομα δεν εξαρτώνται πλέον από την σε υψηλό βαθμό πρωτεϊνούχο τροφή και αμφοτέρα, ώριμα και νεαρά άτομα, μπορούν να στρέψουν την προσοχή τους σε μια αυξανόμενη αφθονία ποσότητα καρπών. Ένας τέτοιος συγχρονισμός στην ωριμότητα κάνει διαθέσιμους τους καρπούς στις αρχές του καλοκαιριού για τα ενδημικά ζώα, ειδικά τα πτηνά, και στα τέλη του καλοκαιριού και τις αρχές φθινοπώρου για τα μεταναστεύοντα πτηνά.

Στα τροπικά δάση, το 50 έως 75% των ειδών των δένδρων παράγουν σαρκώδεις καρπούς, οι σπόροι των οποίων διασπείρονται με τη βοήθεια των ζώων. Σπάνια τα ζώα αυτά είναι υποχρεωτικά καρποφάγα. Οι εξαιρέσεις περιλαμβάνουν τα ελαιόπτηνα και ένα μεγάλο αριθμό από τροπικές καρποφάγες νυκτερίδες. Τα άλλα καταναλώνουν πολλά διαφορετικά φρούτα. Οι οργανισμοί οι οποίοι διασκορπίζουν τους σπόρους ενός φυτού, διασκορπίζουν επίσης και τους σπόρους άλλων φυτών, για αρκετούς λόγους. Σε ότι αφορά τη θρεπτική τους αξία οι καρποί ποικίλουν ευρέως. Τρώγοντας μια ποικιλία από αυτούς, τα καρποφάγα παρουσιάζουν την τάση να ισορροπούν τη διαίτα τους. Επίσης, τα φυτά έχουν κάποια μέσα να περιορίζουν την κατανάλωση των καρπών τους σε εξειδικευμένους καρποφάγους. Εντούτοις, επειδή οι καρποί είναι διαφόρων μεγεθών, σχημάτων, χρωμάτων, αρωμάτων, θρεπτικού περιεχομένου και γευστικότητας, μερικοί καταναλώνονται κυρίως από τα θηλαστικά και άλλοι από τα πτηνά.

7.3.3.2. Επικονίαση

Ο σκοπός της διασποράς των σπόρων από τα φυτά είναι να απομακρυνθούν οι σπόροι από το μητρικό φυτό, σε κάποια θέση ευνοϊκή για την εγκατάσταση των αρτιφύτρων. Ο σκοπός της επικονίασης όμως, είναι περισσότερο ειδικός και άμεσος. Το φυτό πρέπει να μεταφέρει τη γύρη του από τους ανθήρες του ενός φυτού στο στίγμα ενός άλλου ατόμου του ίδιου είδους.

Κάποια φυτά απλώς διασκορπίζουν τη γύρη τους στον άνεμο. Η μέθοδος αυτή λειτουργεί καλά και κοστίζει λίγο, όταν τα φυτά αυξάνονται σε μεγάλες ομοιογενείς συστάδες, όπως συμβαίνει με τα αγρωστώδη και τα πεύκα. Η διασπορά με τη βοήθεια του ανέμου είναι αναξιόπιστη, όταν τα άτομα του ίδιου είδους είναι διασκορπισμένα κατ' άτομο ή σε μικτά τμήματα κατά μήκος ενός λιβαδιού ή ενός δάσους. Τα φυτά αυτά εξαρτώνται από τα ζώα για τη μεταφορά της γύρης, ως επί το πλείστο από τα έντομα, με κάποια βοήθεια η οποία προέρχεται από τα αντλούντα νέκταρ πτηνά και τις νυκτερίδες.

Όπως τα καρποφάγα, έτσι και τα αντλούντα νέκταρ ζώα επισκέπτονται τα φυτά για να εκμεταλλευτούν μια πηγή τροφής και όχι να επικονιάσουν. Με μερικές εξαιρέσεις, τα αντλούντα νέκταρ είναι γενικευτές, και όπως οι καρποφάγοι οργανισμοί, βρίσκουν μικρό πλεονέκτημα στην εξειδίκευση, εκτός από μια περιστασιακή υποχρέωση. Επί πλέον, λόγω της βραχείας άνθησης κάθε είδους, συχνά αρκετά βραχύτερη και από τη διαθεσιμότητα των καρπών, τα αντλούντα νέκταρ εξαρτώνται από την επισυμβαίνουσα μέσα στην αυξητική περίοδο προοδευτικότητα της άνθησης

των φυτών. Τα αντλούντα νέκταρ δεν μπορούν να υπομείνουν να σταθούν σ' ένα άνθος, αλλά μπορούν να επικεντρώσουν το ενδιαφέρον τους σ' ένα είδος, όσο τα άνθη του είδους αυτού είναι διαθέσιμα.

Τα φυτά είναι εκείνα τα οποία πρέπει να εξειδικεύονται, δαλεάζοντας κάποια ζώα με το χρώμα και το άρωμά τους, σκονίζοντάς τα με γύρη και στη συνέχεια αμοιβοντάς τα με μια πλούσια πηγή τροφής, δηλαδή με πλούσια σε σάκχαρα νέκταρ, με πλούσια σε πρωτεΐνη γύρη και με πλούσια σε λίπη έλαια. Η παροχή όμως μιας τέτοιας αμοιβής αποτελεί μεγάλο κόστος για το φυτό. Το νέκταρ και τα έλαια είναι ανεκτίμητης αξίας για το φυτό, εκτός φυσικά της περίπτωσης αυτά να χρησιμοποιηθούν ως δέλεαρ για τους πιθανούς επικονιαστές. Αντιπροσωπεύουν ενέργεια την οποία το φυτό διαφορετικά θα έπρεπε να διαθέσει στην αύξησή.

Πολλά είδη φυτών, όπως οι βατομουριές, το *Sambucus*, η κερασιά και τα είδη *Solidago* είναι από μόνα τους γενικευτές. Ανθίζουν αφειδώς, και παρέχουν κατά κόρον νέκταρ, το οποίο προσελκύει μια ποικιλία από μεταφέροντα γύρη έντομα, από μέλισσες και μύγες μέχρι και σκαθάρια. Κάποια άλλα φυτά είναι περισσότερο επιλεκτικά και ελέγχουν του επισκέπτες τους, έτσι ώστε να διασφαλιστεί κάποια ελάχιστη αποτελεσματικότητα στη μεταφορά γύρης. Τα φυτά αυτά έχουν μακριές στεφάνες, επιτρέποντας την προσπέλαση μόνο σε έντομα και κολίμπρια με μεγάλες γλώσσες και ράμφη και κρατώντας σε απόσταση τα έντομα που τρώνουν νέκταρ, αλλά δεν διασταυρώνουν τα φυτά. Κάποια άλλα φυτικά είδη, όπως η κλειστή γεντιανή, έχουν πέταλα, τα οποία μόνο οι μεγάλες μέλισσες μπορούν να ανοίξουν και με δυσκολία μάλιστα. Οι ορχιδέες, των οποίων τα άτομα βρίσκονται ευρέως διασκορπισμένα μέσα στους βιότοπους τους, έχουν αναπτύξει μια ποικιλία μηχανισμών ακριβείας για τη μεταφορά και την υποδοχή της γύρης, ούτως ώστε, η γύρη να μην χάνεται, όταν το έντομο επισκέπτεται άνθη από άλλα είδη.

Κάποια φυτά παρέχουν ως ανθική αμοιβή εκτός από το νέκταρ, και έλαια. Οικογένειες, τα είδη των οποίων αναπτύσσονται ως επί το πλείστο στις νεοτροπικές σαβάνες και τα δάση και στις οποίες περιλαμβάνονται οι οικογένειες των *Iridaceae*, *Orhidaceae*, *Scrophulariaceae*, *Concurbitaceae*, *Solanaceae* και *Primulaceae*, έχουν εξειδικεύσει όργανα τα οποία αποβάλλουν τα έλαια. Τα όργανα αυτά ονομάζονται **ελαιοφόρα**. Τα επιθηλιακά ελαιοφόρα αυτά όργανα συντίθενται από μικρές περιοχές αποτελούμενες από εκκριματικά επιδερμικά κύτταρα, τα οποία βρίσκονται κάτω από την προστατευτική επιδερμίδα των πετάλων, και στα οποία σωρεύονται τα εκκρινόμενα λιπίδια. Το τρίχωμα των ελαιοφόρων καλύπτεται από εκατοντάδες έως χιλιάδες αδένες, οι οποίοι εκκρίνουν λιπίδια σε μια λεπτή εκτεθειμένη στον αέρα ταινία ελαίου, μολονότι σε μερικά φυτά τα λιπίδια μπορεί να προστατεύονται μέσα σε βαθιές ανθικές προεξοχές. Τα ελαιούχα άνθη επισκέπτονται οι άκρως εξειδικευμένες μέλισσες τεσσάρων οικογενειών που χρησιμοποιούν τα πλούσια σε ενέργεια ανθικά έλαια επί τόπου ή μαζί με τη γύρη ως προμήθειες για τις αναπτυσσόμενες λάρβες τους. Οι μέλισσες αυτές διαθέτουν δομές οι οποίες προορίζονται για την απορρόφηση, την αποθήκευση και την μεταφορά του ελαίου στη φωλιά.

7.3.4. Αμυντική αμοιβαιότητα

Ένα μείζον πρόβλημα για πολλούς παραγωγούς ζωικών προϊόντων είναι η τοξική επίδραση κάποιων ποωδών φυτών στα αγροτικά ζώα, και πιο συγκεκριμένα του πολυετούς λόλιου και της υψηλής φεστούκας. Τα ποώδη αυτά φυτά προσβάλλονται από συγκεκριμένα μυκητικά ενδόφυτα, τα οποία ζουν μέσα στους φυτικούς ιστούς. Οι μύκητες (*Clavicipitaceae*, *Ascomycetes*) παράγουν φυσιολογικά δραστικά αλκαλοειδή

στον ιστό των ποωδών φυτών – ξενιστών. Τα αλκαλοειδή, τα οποία μεταδίδουν μια πικρή γεύση στο ποώδες φυτό είναι τοξικά για τα βόσκοντα θηλαστικά, και πιο συγκεκριμένα για τα αγροτικά ζώα, αλλά και για ένα αριθμό φυτοφάγων εντόμων. Στα θηλαστικά, τα αλκαλοειδή συμπιέζουν τα μικρά αιμοφόρα αγγεία του εγκεφάλου, προκαλώντας σπασμούς, τρέμουλα, ζάλη, γάγγραινα στα άκρα, ακόμη και θάνατο. Οι μύκητες αυτοί φαίνεται ότι ταυτόχρονα διεγείρουν την αύξηση του φυτού και την παραγωγή των σπόρων. Η συμβιωτική αυτή σχέση υποδηλώνει μια αμυντική αμοιβαιότητα, αφού οι μύκητες υπερασπίζονται το φυτό – ξενιστή απέναντι στη βόσκηση.

Υπάρχουν όμως και κόστη για το φυτό. Η μυκητική προσβολή προκαλεί στειρότητα στο φυτό – ξενιστή, εμποδίζοντας την άνθηση ή τη ματαίωση της παραγωγής σπόρων. Κάποια φυτά έχουν μερικές αντι-προσαρμογές, οι οποίες αποκαθιστούν τη γονιμότητα, αλλά στα περισσότερα φυτά η απώλεια της εγγενούς αναπαραγωγής εξισορροπείται από την μεγαλύτερη βλαστητική ανάπτυξη των προσβεβλημένων φυτών και την επαυξημένη ανάπτυξη, όταν οι φυτοφάγοι οργανισμοί απουσιάζουν.

7.3.5. Τα αποτελέσματα της αμοιβαιότητας στον πληθυσμό

Στο επίπεδο του ατόμου η αμοιβαιότητα εκτιμάται εύκολα. Ας πάρουμε την αλληλεπίδραση ανάμεσα σε ένα εκτομυκορριζικό μύκητα και μια δρυ. Μπορούμε να καταμετρήσουμε τους βαλάνους, οι οποίοι διασπείρονται από τις κίσσες και τους σκίουρους και να μετρήσουμε το κόστος της διασποράς, σε όρους καταναλωθέντων σπόρων. Θα παρατηρήσουμε ότι, η αμοιβαιότητα βελτιώνει την ετοιμότητα του μύκητα, της δρυός και του σποροφάγου οργανισμού. **Ποιες είναι όμως οι συνέπειες στο επίπεδο του πληθυσμού;**

Ο καθορισμός των πληθυσμιακών συνεπειών είναι σημαντικά περισσότερο δύσκολος για την αμοιβαιότητα απ' ό,τι είναι η θήρευση και ο παρασιτισμός. Η σχέση είναι ακόμη πιο δύσκολο να αποτυπωθεί με τη μορφή μοντέλου. Η αμοιβαιότητα υφίσταται στο επίπεδο του πληθυσμού μόνο, όταν ο ρυθμός αύξησης ενός είδους Α αυξάνει με την αυξανόμενη πυκνότητα του είδους Β, και αντιστρόφως.

Η ερώτηση ταιριάζει περισσότερο στους μη συμβιωτικούς αμοιβαία συνεργαζόμενους οργανισμούς. Για τους υποχρεωτικά συμβιωτικούς αμοιβαία συνεργαζόμενους οργανισμούς η σχέση είναι ευθεία: με την απομάκρυνση του είδους Α, ο πληθυσμός του είδους Β παύει να υφίσταται. Εάν τα εκτομυκορριζικά σπόρια αποτύχουν να προσβάλουν τα ριζίδια της νεαρής πεύκης, δεν θα κατορθώσουν να αναπτυχθούν, και εάν η νεαρή πεύκη, η οποία εισβάλλει σ' ένα φτωχό σε θρεπτικά στοιχεία παλαιό αγρό, αποτύχει να συναντήσει τον μυκορριζικό συμβιωτή της, αυτή δεν θα αναπτυχθεί σωστά. Άλλωστε, οι δασολόγοι και οι εργαζόμενοι στα δασικά φυτώρια πρέπει να εμβολιάζουν τα αυξανόμενα στα δασικά φυτώρια αρτίφυτρα της πεύκης, με τις απαραίτητες μυκορριζες.

Για τους μη συμβιωτές, υποχρεωτικούς ή προαιρετικούς, το αποτέλεσμα επί των πληθυσμών μπορεί να περιοριστεί από την έκταση με την οποία ένα είδος επωφελείται από ένα άλλο και σε αναλογία του κύκλου ιστορίας και ζωής του καθενός, στον οποίο εμπλέκεται η σχέση αμοιβαιότητας. Ένα παράδειγμα των συνεπειών της αμοιβαιότητας στον πληθυσμό παρέχεται από την δημογραφική ανάλυση μιας αμοιβαίας σχέσης μεταξύ του μυρμηγκιού και του σπόρου, η οποία έγινε από τους Hanzawa, Beattie και Culver (1988). Η ανάλυση αυτή περιλαμβάνει μια συντεχνία των μυρμηγκιών και της χρυσής κορυδαλίδας (*Corydalis aurea*), ένα ετήσιο ή διετές φυτό ευρέως διανεμημένο

σε ανοικτές, διαταραγμένες θέσεις των βορειανατολικών και των δυτικών ΗΠΑ, του Καναδά και της Αλάσκα. Οι τρεις ερευνητές συνέκριναν την επιβίωση, τόσο των σπόρων, όσο και των φυτών και τους ρυθμούς γονιμότητας, αναπαραγωγής και αύξησης σε δύο ακολουθίες σπόρων του φυτού. Η μια ακολουθία ήταν αυτή η οποία εντοπίστηκε εκ νέου σε μια φωλιά μυρμηγκιών από μη ενοχληθέντα νομευτικά μυρμηγκια και η άλλη ακολουθία ήταν ο μάρτυρας με ίσο αριθμό φυτών, φυτευμένων με το χέρι κοντά σε κάθε φωλιά. Η ακολουθία η οποία αφορούσε το χειρισμό από τα μυρμηγκια παρουσίασε σημαντικά μεγαλύτερη επιβίωση από αυτή του μάρτυρα. Η ακολουθία η οποία αφορούσε το χειρισμό από τα μυρμηγκια παρήγαγε 90% περισσότερους σπόρους από την ακολουθία – μάρτυρα. Ο καθαρός της ρυθμός αναπαραγωγής (R_0) ήταν 8,0 και αυτός του μάρτυρα 4,2. Ο τελικός ρυθμός αύξησης της ακολουθίας του χειρισμού από τα μυρμηγκια ήταν 2,83 ανά έτος, ενώ ο ρυθμός του μάρτυρα ήταν 2,05 ανά έτος. Η ακολουθία του χειρισμού από τα μυρμηγκια επέδειξε μεγαλύτερη αναπαραγωγική επιτυχία, όχι λόγω οποιασδήποτε μεγάλης διαφοράς στη γονιμότητα, αλλά λόγω της σημαντικά μεγαλύτερης επιβίωσης στην ηλικία αναπαραγωγής. Συμπερασματικά, οι φωλιές των μυρμηγκιών αποδείχθηκαν ανώτερες μικροθέσεις.

Η μελέτη αυτή αποδεικνύει ότι, οι στενές σχέσεις αμοιβαιότητας επηρεάζουν τους πληθυσμούς με πολύπλοκους τρόπους, ουσιώδεις για την ακεραιότητα των συστημάτων, παρ' ό,τι οι περισσότεροι είναι άγνωστοι και δεν κατέστη δυνατό να εκτιμηθούν. Το γεγονός λειτουργεί ως μια προειδοποίηση για μας, ώστε να βαδίζουμε αργά και προσεκτικά στην προσπάθειά μας να προσδιορίσουμε ποιους οργανισμούς θα ανεχθούμε και ποιους όχι. Άλλωστε, ποτέ δεν γνωρίζουμε ποιους πρέπει να απορρίψουμε. Ας πάρουμε για παράδειγμα τον σκίουρο – αλεπού. Οι δασολόγοι στις νότιες ΗΠΑ, θεωρούν τον σκίουρο – αλεπού ως ένα επιζήμιο σποροφάγο για τις συστάδες της πεύκης *Pinus tadea*. Πρόσφατα όμως, οι μελέτες κατέδειξαν ότι ο σκίουρος – αλεπού τρέφεται σε μεγάλο βαθμό με τις «τρούφες» του μυκόρριζου μύκητα *Elaphomyces granulatus*, ο οποίος συνδέεται με την μακρόφυλλη πεύκη και λειτουργεί ως ο παράγοντας διασπορά της. Έτσι ο σκίουρος, αντί να είναι επιζήμιος για την μακρόφυλλη πεύκη, είναι απαραίτητος για την καλή κατάσταση της πεύκης. Οι περισσότεροι άνθρωποι θεωρούν τα μυρμηγκια και κάποια άλλα έντομα ως επιζήμιους οργανισμούς και αν τους δινόταν η ευκαιρία θα τα ξερίζωναν, παραβλέποντας τη σημασία την οποία αυτοί έχουν στον φυσικό κόσμο.

7.3.6. Η εξέλιξη της αμοιβαιότητας

Η συμβιωτική αμοιβαιότητα θα μπορούσε να έχει εξελιχθεί από τις σχέσεις θηρευτή – θύματος αρπαγής, παρασίτου – ξενιστή, ή από τις «ομοτράπεζες» σχέσεις. Αρχικά, ένα μέλος της σχέσης αυξάνει τη σταθερότητα του επιπέδου του πόρου για τον άλλο. Με τον καιρό, τα ενεργειακά οφέλη συσσωρεύονται στο δεύτερο μέλος και ίσως οι δραστηριότητές τους να αρχίσουν να βελτιώνουν την ετοιμότητα του πρώτου. Για παράδειγμα, ένας ξενιστής, ανεκτικός μιας παρασιτικής προσβολής, μπορεί να αρχίσει να εκμεταλλεύεται τη σχέση. Με τον καιρό, οι δύο εκμεταλλεύονται ο ένας τον άλλο, καθένας για δικό του όφελος, όπως στην περίπτωση των σχέσεων αμοιβαιότητας μυκόρριζων – φυτών. Η επιλογή στη συνέχεια, ευνοεί την αμοιβαία αλληλεπίδραση μέχρι του σημείου στο οποίο οι δύο οργανισμοί καθίστανται πλήρως εξαρτημένοι ο ένας από τον άλλο. Σε ακραίες καταστάσεις οι δύο λειτουργούν ως ένα άτομο, όπως τα φύκη και οι μύκητες λειτουργούν με τους λειχήνες.

Ανάμεσα στις μη συμβιωτικές αμοιβαιότητες, η σχέση είναι δυνατό να έχει αρχίσει με την εκμετάλλευση. Στις σχέσεις επικονιαστή – φυτού, τα πτηνά και τα έντομα ήρθαν στα φυτά για να τραφούν με τη γύρη και το νέκταρ. Ως αποτέλεσμα μιας τέτοιας εκμετάλλευσης, τα ζώα αυτά μετέφεραν τη γύρη σε άλλα όμοια φυτά. Τα φυτά αυτά παρουσίασαν βελτιωμένη ετοιμότητα και τελικά άρχισαν να εκμεταλλεύονται τους επισκέπτες, ως μέσα διασποράς της γύρης. Έτσι, η επιλογή ευνόησε την ανάπτυξη μηχανισμών για τη διατήρηση της σχέσης, όπως αυτή της πλούσιας σε σάκχαρα νέκταρος, ώστε οι επικονιαστές να συνεχίσουν να έρχονται.