

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

### Οικολογία

#### Η ΠΛΗΘΥΣΜΙΑΚΗ ΒΑΣΗ ΤΗΣ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑΣ

Στο κεφάλαιο αυτό θα εξετάσουμε μερικές από τις θεμελιώδεις έννοιες της πληθυσμιακής οικολογίας (population ecology) και της οικολογίας κοινοτήτων (community ecology), οι οποίες αφορούν κυρίως την αύξηση και τη σύνθεση των πληθυσμών, καθώς και τους τρόπους με τους οποίους αυτές οι παράμετροι επηρεάζουν άλλους πληθυσμούς και, με τη σειρά τους, επηρεάζονται από αυτούς. Θα ξεκινήσουμε με τις στοιχειώδεις εξισώσεις, που δίνουν μια πρώτη γεύση του όλου θέματος, και με τις τεχνικές που χρησιμοποιούνται για την κατά προσέγγιση εκτίμηση της τάξης μεγέθους και την περιγραφή της πληθυσμιακής αύξησης. Στη συνέχεια, θα ασχοληθούμε με τη ΔΗΜΟΓΡΑΦΙΑ (demography), δηλ. την ανάλυση των δεδομένων που αναφέρονται στις γεννήσεις, στους θανάτους, και στην αναπαραγωγή ενός πληθυσμού. Η δημογραφία παρέχει τις απαραίτητες πληροφορίες για να υπολογίσουμε με μεγαλύτερη ακρίβεια την αύξηση του πληθυσμού, αλλά η σημασία της για την εξελικτική βιολογία είναι πολύ πιο καίρια, κάτι που γίνεται πλήρως αντιληπτό με τη διεξοδικότερη μελέτη του συγκεκριμένου γνωστικού πεδίου.

Η κατανόηση της πληθυσμιακής αύξησης μας επιτρέπει να αναλύσουμε το επόμενο επίπεδο περιπλοκότητας στην οικολογία, που αφορά τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ διαφορετικών ειδών. Υπάρχουν δύο γενικές κατηγορίες τέτοιων αλληλεπιδράσεων. Η πρώτη είναι η ΘΗΡΕΥΣΗ (pre-

dation), που υπό την ευρεία έννοια θεωρείται ότι περιλαμβάνει την κατανάλωση φυτών από ζώα και ζώων από άλλα ζώα. Το σύνολο όλων των τοπικών αλληλεπιδράσεων ανάμεσα σε θηρευτές και θηράματα διαμορφώνει το ΤΡΟΦΙΚΟ ΠΛΕΓΜΑ (food web) μιας περιοχής. Η γνώση της δομής του τροφικού πλέγματος, του ρυθμού και της κατεύθυνσης της ενεργειακής ροής, δια μέσου των πολλών ενδιάμεσων κρίκων της, μας επιτρέπει να εκτιμήσουμε την αποτελεσματικότητα του συστήματος, όσον αφορά την αξιοποίηση της διαθέσιμης ενέργειας. Το σύστημα αυτό ονομάζεται ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑ (ecosystem), επειδή περιλαμβάνει όλους τους οργανισμούς μιας περιοχής και τις υφιστάμενες αλληλεπιδράσεις τόσο μεταξύ τους όσο και με το φυσικό περιβάλλον. Οι πληροφορίες για την ενεργειακή κατανάλωση είναι απαραίτητες για να υπολογίσουμε τη σταθερότητα του οικοσυστήματος, δηλαδή τη διάρκεια στον χρόνο των ειδών που το αποτελούν και τον βαθμό ελέγχου των πληθυσμιακών διακυμάνσεών τους. Η δεύτερη κατηγορία διαιειδικών αλληλεπιδράσεων, με την οποία θα ασχοληθούμε εδώ, είναι ο ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ (competition) ανάμεσα στα είδη για την εκμετάλλευση περιορισμένων πόρων, όπως είναι η τροφή και οι χώροι που παρέχουν προστασία ή προσφέρονται για φωλιά.

Οι στοιχειώδεις έννοιες τις οποίες εξετάζουμε φαίνεται να πηγάζουν αβίαστα η μία από την άλλη. Η κατανόηση των εννοιών αυτών, καθώς και των συχνά περίπλοκων θεωρητικών αντιπαραθέσεων που συνδέονται μαζί τους, σημαίνει ότι έχετε κατανοήσει μεγάλο μέρος του εννοιολογικού πυρήνα της σύγχρονης οικολογίας. Μην παραπλανηθείτε, όμως, και θεωρήστε πως η οικολογία είναι θεμελιωμένη σε ακριβείς ποσοτικούς νόμους, βάσει των οποίων μπορούν να προβλεφθούν γεγονότα με την εγκυρότητα που χαρακτηρίζει τις προβλέψεις που στηρίζονται στους νόμους της φυσικής ή της φυσικοχημείας. Ένα οικοσύστημα είναι πολύ πιο περίπλοκο από κάποιο μπαλόνι γεμάτο αέριο ή από μια φιάλη με αντιδραστήρια. Όπως και με την πληθυσμιακή γενετική, η σταδιακή προσέγγιση είναι προτιμότερη: οι εξισώσεις και τα προβλήματα θα σας βοηθήσουν κυρίως στην εκμάθηση των εννοιών και στο να αποκτήσετε μια «αίσθηση» του όλου θέματος. Για να μπορούν να απεικονίσουν τον περίπλοκο χαρακτήρα που πράγματι έχουν τα φυσικά συστήματα, αυτές οι βασικές έννοιες πρέπει να τροποποιούνται και να επεκτείνονται με

τεχνικές που μόλις άρχισαν αναπτύσσονται από τους οικολόγους. Συχνά, είναι απαραίτητο να κατασκευάζονται περίπλοκα μοντέλα και να χρησιμοποιούνται προσομοιώσεις της πραγματικότητας με τη βοήθεια υπολογιστών. Συστήνουμε, λοιπόν, αφού εμπεδώσετε το περιεχόμενο της «Εισαγωγής», να στραφείτε στη μελέτη περισσότερο εξειδικευμένων και αναλυτικών κείμενων, μερικά από τα οποία περιέχονται στη βιβλιογραφία που υπάρχει στο τέλος του κεφαλαίου αυτού.

#### ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗΝ ΑΥΞΗΣΗ ΠΛΗΘΥΣΜΩΝ

Στο Κεφάλαιο 1 παραθέσαμε τις στοιχειώδεις έννοιες σχετικά με την αύξηση των πληθυσμάν, στο πλαίσιο, ουσιαστικά, της εποπτικής παρουσίασης του τρόπου κατασκευής μοντέλων. Εδώ, θα ανακεφαλαιώσουμε και θα επεκτείνουμε τις έννοιες αυτές. Οι δύο απλούστερες μορφές πληθυσμιακής αύξησης είναι η εκθετική και η λογιστική.

*Εκθετική αύξηση.* Ας υποθέσουμε ότι σε συγκεκριμένη χρονική περίοδο κατά την οποία παρατηρείται πληθυσμιακή αύξηση, ο ρυθμός αναπαραγωγής ανά άτομο παραμένει σταθερός. Έστω ότι σε κάθε ένα θηλυκό αντιστοιχούν, κατά μέσον όρο, δύο θηλυκά στην επόμενη γενεά· στα δύο θηλυκά θα αντιστοιχούν τέσσερα, στα δέκα θα αντιστοιχούν είκοσι, κ.λπ. Δηλαδή, αν ο ρυθμός με τον οποίο αναπαράγονται τα άτομα είναι σταθερός, τότε ο ρυθμός αύξησης του συνολικού πληθυσμού θα είναι ανάλογος του αριθμού των οργανισμών που ήδη υπάρχουν στον πληθυσμό. Ένας πληθυσμός με δέκα θηλυκά αυξάνεται δέκα φορές ταχύτερα από κάποιον άλλο με ένα θηλυκό, αν και ο αριθμός απογόνων ανά θηλυκό παραμένει ίδιος. Αυτού του είδους η πληθυσμιακή αύξηση ονομάζεται συνήθως «εκθετική», αλλά μερικές φορές αναφέρεται και ως «γεωμετρική» ή «λογαριθμική». Ας εξετάσουμε πρώτα την απλούστερη παραλλαγή αυτού του είδους αύξησης. Εάν, όπως συμβαίνει με τα ετήσια φυτά και με πολλά έντομα, τα άτομα του πληθυσμού αναπαράγονται μόνο σε μία συγκεκριμένη εποχή του έτους και οι γενεές τους δεν αλληλεπικαλύπτονται, τότε ο υπολογισμός της πληθυσμιακής αύξησης είναι σχετικά εύκολος. Στο παράδειγμά μας, κάθε θηλυκό αντικαθίσταται, κα-

τά μέσον όρο, από δύο θηλυκά στην επομένη γενεά. Αν πρόκειται για είδος φυλετικά αναπαραγόμενο, τότε κάθε αρσενικό θα αντικαθίσταται επίσης από δύο αρσενικά. Θεωρούμε, επιπλέον, ότι κάθε γενεά αντικαθίσταται πλήρως από την επόμενη. Συνεπώς, σε κάθε νέα γενεά ο πληθυσμός θα είναι διπλάσιος της προηγούμενης. Αν ο αρχικός πληθυσμός αποτελείται από δέκα άτομα έτοιμα για αναπαραγωγή, στην επομένη γενεά θα έχουμε  $2 \times 10 = 20$  άτομα, στη μεθεπόμενη  $2 \times 2 \times 10 = 40$  άτομα, κ.λπ. Γενικότερα, εάν  $R_0$  είναι ο καθαρός ρυθμός αντικατάστασης ανά γενεά (στο παράδειγμά μας,  $R_0 = 2$ ),  $N$  είναι το μέγεθος του πληθυσμού (αριθμός ατόμων που αναπαράγονται στη συγκεκριμένη γενεά),  $N_0$  το αρχικό μέγεθος του πληθυσμού και  $t$  ο αριθμός των γενεών, τότε

$$N = R_0^t N_0$$

Ας υποθέσουμε και πάλι ότι  $R_0 = 2$ , αλλά αυτή τη φορά ο αρχικός πληθυσμός αποτελείται από 1.000 άτομα. Μετά από πέντε γενεές, το μέγεθος του πληθυσμού θα είναι

$$\begin{aligned} N &= 2^5 \times 1.000 \\ &= 32.000 \end{aligned}$$

Ας υποθέσουμε, τώρα, ότι ένας πληθυσμός αυξάνεται κατά 50% σε μία γενεά. Ποιο είναι το αναμενόμενο μέγεθός του ύστερα από τρεις γενεές; Στην περίπτωση αυτή,  $R_0 = 1,5$ . Ύστερα από τρεις γενεές, το αναμενόμενο μέγεθος του πληθυσμού (εφόσον όλοι οι υπόλοιποι παράγοντες παραμείνουν σταθεροί) θα είναι

$$\begin{aligned} N &= (1,5)^3 N_0 \\ &= 3,375 N_0 \end{aligned}$$

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Ένα συγκεκριμένο είδος νυχτοπεταλούδας αναπαράγεται στα τέλη καλοκαιριού μόνον τα αυγά του επιβιώνουν τον χειμώνα. Παρατηρήθηκε ότι κάποιος τοπικός πληθυσμός του είδους αυτού αυξάνεται από 5.000 σε 6.000 μέσα σε ένα έτη. Προβλέψτε το μέγεθος του πληθυσμού μετά από δύο έτη, υπό την προϋπόθεση ότι δεν θα σημειωθεί καμιά σημαντική αλλαγή στο περιβάλλον.

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Το συγκεκριμένο είδος νυχτοπεταλούδας αναπαράγεται εποχικά, χωρίς αλληλεπικάλυψη των γενεών. Ο ρυθμός αύξησης ανά γενεά,  $R_0$ , είναι  $6.000/5.000 = 1,2$ . Μετά από δύο έτη,

$$\begin{aligned} N &= (1,2)^2 \times 5.000 \\ &= 7.200 \end{aligned}$$

Στη συνέχεια, θα εξετάσουμε το ακριβώς αντίθετο είδος εκθετικής αύξησης, αυτήν που ισχύει σε πληθυσμούς οι οποίοι αναπαράγονται συνεχώς. Η εξίσωση που περιγράφει τη συγκεκριμένη διαδικασία μπορεί να εφαρμοσθεί και στην προηγούμενη περίπτωση, της εποχικής αναπαραγωγής χωρίς αλληλεπικάλυψη γενεών. Όσο περισσότερες οι γενεές, τόσο ακριβέστερα περιγράφει η εξίσωση την πραγματικότητα. Για τον λόγο αυτό, είναι η πιο γενική από τις εξισώσεις αύξησης:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \\ &= (b_0 - d_0)N \end{aligned}$$

όπου

$N$  = ο αριθμός των ατόμων στον πληθυσμό, σε δεδομένη χρονική στιγμή.

$t$  = ο χρόνος, σε όποιες μονάδες επιλέξουμε.

$r$  = μια σταθερά που ονομάζεται ΕΓΓΕΝΗΣ ΡΥΘΜΟΣ ΑΥΞΗΣΗΣ (intrinsic rate of increase) ή ΠΑΡΑΜΕΤΡΟΣ ΤΟΥ ΜΑΛΘΟΥΣ (Malthusian parameter). Η τιμή της εξαρτάται από τις μονάδες χρόνου.

$b_0$  = ο ατομικός ρυθμός γεννήσεων, δηλαδή ο αριθμός των απόγονων που ένα άτομο δίνει κατά μέσον όρο ανά χρονική μονάδα. Ο δείκτης 0 υποδηλώνει ότι ο ρυθμός αυτός μετράται όταν ο πληθυσμός είναι πολύ μικρός (όταν το  $N$  βρίσκεται «κοντά στο μηδέν»), ή όταν ο πληθυσμός αυξάνεται γρήγορα, σαν να ήταν πολύ μικρός.

$d_0$  = ο ατομικός ρυθμός θανάτων, δηλαδή ο μέσος αριθμός θανάτων ανά άτομο ανά χρονική μονάδα (αν, για παράδειγμα, πεθαίνει ένα άτομο στα δέκα σε μία ημέρα, τότε  $d_0 = 0,1$  άτομα ανά άτομο ανά ημέρα). Και εδώ, το 0 υποδηλώνει ότι αναφερόμαστε σε πληθυσμούς που βρίσκονται ακόμα σε πολύ πρώιμο στάδιο αύξησης, ή που αυξάνονται με ταχύτητα που αντιστοιχεί σε πολύ μικρούς πληθυσμούς.

Αυτή η βασική εξίσωση εκθετικής αύξησης δηλώνει ότι το  $dN/dt$ , ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού, που ορίζεται ως ο αριθμός των ατόμων κατά τον οποίο ο πληθυσμός αυξάνεται στη μονάδα του χρόνου, ισούται απλώς με μια σταθερά επί τον αριθμό των ατόμων που ήδη υπάρχουν στον πληθυσμό. Αυτή η σταθερά, ο εγγενής ρυθμός αύξησης, αντιστοιχεί στη διαφορά μεταξύ του ατομικού ρυθμού γεννήσεων και του ατομικού ρυθμού θανάτων, ανά άτομο, στον υπάρχοντα πληθυσμό. Με άλλα λόγια, το μοντέλο ορίζει το  $r$  ως ίσο προς  $b_0 - d_0$ .

Σημειώστε ότι δεν υποστηρίζουμε πως κάθε πληθυσμιακή αύξηση ακολουθεί αυτά τα αυστηρά πρότυπα. Η παράμετρος  $r$  διαφέρει από το ένα περιβάλλον στο άλλο. Σε ένα δυσμενές περιβάλλον, ο ατομικός ρυθμός θανάτων είναι υψηλότερος και ο ατομικός ρυθμός γεννήσεων χαμηλότερος. Το  $d_0$  ενδέχεται ακόμα και να υπερβαίνει το  $b_0$ , με αποτέλεσμα το  $r$  να παίρνει αρνητική τιμή και ο πληθυσμός εκθετικά να μειώνεται. Επίσης, οι ατομικοί ρυθμοί γεννήσεων και θανάτων δεν μένουν ποτέ πραγματικά σταθεροί μέσα στον χρόνο, ακόμα και στο ίδιο περιβάλλον.

Καθώς μεταβάλλεται το  $N$ , οι ρυθμοί αυτοί απομακρύνονται από τις τιμές των  $b_0$  και  $d_0$ , και μάλιστα με τέτοιον τρόπο, ώστε υπάρχει συνήθως κάποια τιμή για το  $N$  στην οποία οι ρυθμοί γεννήσεων και θανάτων εξισώνονται και το  $N$  σταθεροποιείται. Παρ' όλα αυτά, υπάρχουν περιπτώσεις που, τουλάχιστον για κάποιο χρονικό διάστημα, ο πληθυσμός συμπεριφέρεται σαν να ήταν σταθερές οι τιμές  $r$ ,  $b_0$  και  $d_0$ . Αυτό συμβαίνει όταν το μέγεθος ενός πληθυσμού είναι πολύ μικρότερο από εκείνο που μπορεί να υποστηρίζει το τοπικό περιβάλλον. Για περιορισμένο αριθμό γενεών και για συγκεκριμένη τοποθεσία, λοιπόν, είναι δυνατόν να προβλεφθούν τα μεγέθη των πληθυσμών, χρησιμοποιώντας τη βασική εξίσωση εκθετικής αύξησης.

Θα πρέπει, όμως, να έχουμε και κάτι ακόμα υπ' όψιν μας σχετικά με τις ενδεχόμενες τιμές του  $r$ . Οι οικολόγοι υπογραμμίζουν ότι για κάθε πληθυσμό, θεωρητικά τουλάχιστον, υπάρχει ένα βέλτιστο περιβάλλον – ιδανικό από φυσική άποψη, με άφθονο χώρο και άφθονους φυσικούς πόρους, δίχως θηρευτές, ανταγωνιστές, κ.λπ. – στο οποίο το  $r$  θα έπαιρνε τη μέγιστη δυνατή τιμή του. Αυτή η τιμή αποκαλείται ΜΕΓΙΣΤΟΣ ΕΓΓΕΝΗΣ ΡΥΘΜΟΣ ΑΥΞΗΣΗΣ (maximum intrinsic rate of increase) ή  $r_{\max}$ . Βέβαια, οι ΕΠΙΤΥΓΧΑΝΟΜΕΝΟΙ ΕΓΓΕΝΕΙΣ ΡΥΘΜΟΙ ΑΥΞΗΣΗΣ (realized intrinsic rates of increase), τουλάχιστον στην πλειονότητα των όχι τέλειων περιβαλλόντων, είναι σαφώς χαμηλότεροι του  $r_{\max}$ . Για παράδειγμα, παρ' ότι οι επιτυγχανόμενες τιμές του  $r$  για τους περισσότερους ανθρώπινους πληθυσμούς είναι τόσο υψηλές ώστε να δικαιολογούν την παρατηρούμενη πληθυσμιακή έκρηξη, παραμένουν αρκετά μικρότερες από το  $r_{\max}$ , την τιμή που θα έφθανε το  $r$  εάν ο άνθρωπος μεγιστοποιούσε την αναπαραγωγική του προσπάθεια σε κάθε ευνοϊκό περιβάλλον.

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Σε έναν ταχύτατα αυξανόμενο, συνεχώς αναπαραγόμενο πληθυσμό από ψείρες που ενδημούν στον άνθρωπο, η τιμή του  $r$  εκτιμήθηκε σε 0,111 ανά ημέρα. Ποιος είναι ο ρυθμός αύξησης ενός πληθυσμού εκατό ψειρών;

ΑΠΑΝΤΗΣΗ. Το μέγεθος του πληθυσμού αυξάνεται με ρυθμό  $rN = 0,111 \times 100 = 11,1$  ψείρες ανά ημέρα.

ΠΡΟΒΛΗΜΑ. Μεταξύ 1700 και 1800, ο ανθρώπινος πληθυσμός αυξανόταν σταθερά, σε παγκόσμια κλίμακα. Στο συγκεκριμένο χρονικό διάστημα, αυξήθηκε κατά προσέγγιση από 600 σε 900 εκατομμύρια άτομα. Πόσο ήταν το  $r$ ;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Ο ρυθμός αύξησης,  $r$ , μπορεί να υπολογισθεί κατ' εκτίμηση ως εξής:

$$\frac{900.000.000 - 600.000.000}{600.000.000} \text{ ανά } 100 \text{ έτη}$$

$$= \frac{0,5}{100} = 0,005 \text{ ανά έτος}$$

Ο ρυθμός που υπολογίσθηκε είναι στην πραγματικότητα ελαφρά υπερεκτιμημένος, επειδή δεν λαμβάνει υπ' όψιν του ότι ο πληθυσμός αυξανόταν συνεχώς και κατά τη διάρκεια κάθε έτους χωριστά, μεταξύ 1700 και 1800. Ακριβέστερη εκτίμηση ( $r = 0,004$ ) προκύπτει από τη λύση της διαφορικής εξίσωσης αύξησης, την οποία θα παρουσιάσουμε παρακάτω.

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Το 1959, ο ανθρώπινος πληθυσμός είχε φθάσει τα 2.907.000.000 και αυξανόταν ακόμη ταχύτερα απ' ό,τι στο παρελθόν. Σε παγκόσμια κλίμακα, ο ετήσιος ρυθμός των γεννήσεων ήταν 36 ανά χίλια άτομα και ο ετήσιος ρυθμός θανάτων 19 ανά χίλια άτομα. Ποιος ήταν ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού το 1959;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Ο ατομικός ρυθμός γεννήσεων ( $b_0$ ) ήταν  $36/1000 = 0,036$  ανά έτος, ενώ ο ατομικός ρυθμός θανάτων ( $d_0$ ) ήταν  $19/1000 = 0,019$  ανά έτος. Αρα, ο εγγενής ρυθμός αύξησης ( $r$ ) ήταν, κατά προσέγγιση,  $0,036 - 0,019 = 0,017$  ανά έτος. Ο ετήσιος ρυθμός της παγκόσμιας αύξησης του πληθυσμού, το 1959, εκτιμάται ως εξής:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= 0,017 \cdot 2.907.000.000 \\ &= 49.419.000 \text{ άτομα/έτος} \end{aligned}$$

Πρέπει να προσθέσουμε εδώ, ότι το  $r$  στους ανθρώπινους πληθυσμούς υπόκειται σε μεταβολές, επειδή τα ποσοστά των ατόμων στις διάφορες ηλικιακές ομάδες μεταβάλλονται. Συγκεκριμένα, λόγω της επιτάχυνσης στον ρυθμό αύξησης της ανθρωπότητας, το ποσοστό των νέων ατόμων, και συνεπώς η τιμή του  $r$ , είναι μεγαλύτερο απ' ό,τι θα ήταν διαφορετικά. Μόνον όταν σταθεροποιηθούν οι αναλογίες μεταξύ των διαφόρων ηλικιακών ομάδων θα σταθεροποιηθεί και το  $r$ . Για τον λόγο αυτό, η εκτίμηση του  $r$  πρέπει, κανονικά, να βασίζεται σε σταθερές ηλικιακές κατανομές, ζήτημα που θα διερευνηθεί πληρέστερα παρακάτω. Εν τω μεταξύ, είμαστε υποχρεωμένοι να θεωρήσουμε ότι το  $r$  που υπολογίσθηκε με βάση τους ρυθμούς γεννήσεων και θανάτων αντιστοιχεί μόνο κατά προσέγγιση στο πραγματικό  $r$  του ανθρώπινου πληθυσμού. Πρόκειται για αυτό που οι δημογράφοι των ανθρώπινων πληθυσμών αποκαλούν «αδρό ρυθμό φυσικής αύξησης».

«Επιλύοντας» τη διαφορική εξίσωση  $dN/dt = rN$ , καταλήγουμε σε μια δεύτερη εξίσωση, ακόμα πιο χρήσιμη, η οποία μας επιτρέπει να πραγματοποιούμε γρήγορες προβολές του  $N$  για όποιες χρονικές στιγμές του μέλλοντος ή του παρελθόντος επιθυμούμε. Αυτή η εξίσωση αύξησης έχει ως εξής:

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

όπου  $N_0$  είναι ο αριθμός των οργανισμών στον πληθυσμό κατά την έναρξη των παρατηρήσεων μας,  $t$  είναι ο χρόνος που έχει μεσολαβήσει από την έναρξη των παρατηρήσεων, και  $e$  είναι η σταθερά  $2,71828\dots$ . Ξεκινώντας με  $N_0$  οργανισμούς, μπορούμε να υπολογίσουμε πόσοι θα υπάρχουν ( $N$ ) ύστερα από  $t$  ώρες, εβδομάδες, έτη, γενεές (ή όποια άλλη χρονική μονάδα επιλέξουμε).

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Η Νότια Αμερική έχει έναν από τους υψηλότερους ρυθμούς αύξησης του ανθρώπινου πληθυσμού στο κόσμο:  $r = 0,023$  ανά έτος. Το 1959, ο πληθυσμός της ανερχόταν σε 137.000.000 περίου. Εκτιμήστε το ύψος στο οποίο θα ανέρχεται το 1975.

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Ο χρόνος  $t$  που θα έχει μεσολαβήσει είναι  $1975-1959 = 16$  έτη.

$$\begin{aligned} N &= N_0 e^{rt} \\ &= 137.000.000 \times e^{(0,023 \times 16)} \\ &= 198.000.000 \end{aligned}$$

αριθμός στρογγυλοποιημένος στο πλησιέστερο εκατομμύριο. Η τιμή του  $e$  υψωμένη σε δεδομένη δύναμη, στη συγκεκριμένη περίπτωση το  $e^{0,37}$ , μπορεί να βρεθεί με τη βοήθεια εξειδικευμένου υπολογιστή (scientific calculator).

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Όταν οι δεκατιστές, αρουραίοι του είδους *Rattus Norvegicus*, εισβάλουν σε μια καινούργια αποθήκη όπου επικρατούν ιδανικές συνθήκες διαβίωσης, πολλαπλασιάζονται με εξαιρετικά ταχύ ρυθμό:  $r = 0,0147$  ανά ημέρα. Πόσες ημέρες απαιτούνται για να διπλασιαστεί ο πληθυσμός τους;

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Θέλουμε να βρούμε πόσες μέρες ( $t$ ) χρειάζονται για να αυξηθεί το μέγεθος του πληθυσμού ( $N$ ) σε  $2N_0$ .

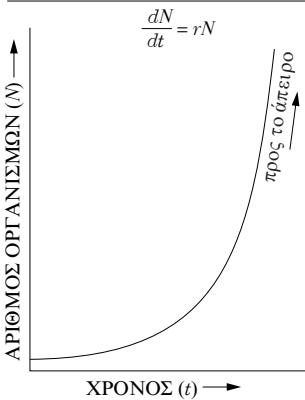
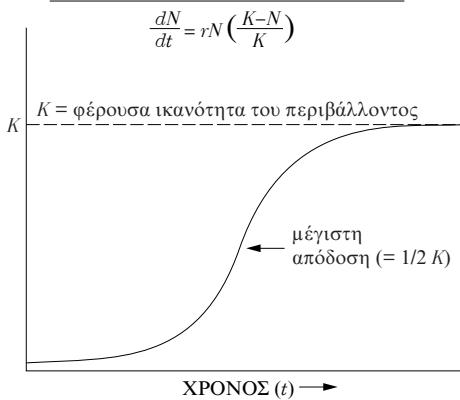
$$\begin{aligned} N &= N_0 e^{rt} \\ &= N_0 \times 2 \end{aligned}$$

Έπειται ότι  $e^{rt} = 2$ . Γνωρίζουμε ότι  $r = 0,0147$  και λύνουμε ως προς  $t$ . Από έναν πίνακα τιμών της εκθετικής συνάρτησης, βρίσκουμε ότι για  $e^{rt} = 2 \Rightarrow rt = 0,693$ . Συνεπώς,  $t = 0,693/0,0147 = 47,14$  ημέρες. Όσο η αποθήκη εξακολουθεί να προσφέρει αρκετό χώρο και τροφή, ο πληθυσμός θα διπλασιάζεται κάθε 47 περίπου ημέρες.

*Λογιστική αύξηση.* Η εκθετική εξίσωση περιγράφει την πληθυσμιακή αύξηση μόνον υπό συγκεκριμένες συνθήκες και για περιορισμένα χρονικά διαστήματα. Κάθε πληθυσμός που θα αποκτούσε την απροσδόκητη δυνατότητα να αυξάνεται απρόσκοπτα, με εκθετικό ρυθμό, σε λίγα μόνο χρόνια θα κατέληγε να ζυγίζει όσο το ορατό σύμπαν και να επεκτείνεται στον χώρο σχεδόν με την ταχύτητα του φωτός. Αν ο άνθρωπος, ένας από τους πιο αργά αναπαραγόμενους οργανισμούς, μπορούσε να συνεχίσει να αυξάνεται με τους σημερινούς του ρυθμούς, θα έφθανε στο σημείο αυτό σε 5.000 περίπου έτη. Προφανώς, η εκθετική αύξηση του ανθρώπινου πληθυσμού, καθώς και μερικών άλλων πληθυσμών στους οποίους έχει παρατηρηθεί – συνήθως υπό ιδανικές συνθήκες εργαστηρίου – αποτελεί ιδιαίτερα βραχύβιο φαινόμενο.

Μακροπρόθεσμα, ο μέσος όρος του  $dN/dt$  όλων των πληθυσμών προσεγγίζει το μηδέν. Δηλαδή, το μέγεθος του πληθυσμού,  $N$ , αυξομειώνεται γύρω από κάποια μέση τιμή· κάθε προσωρινή αύξηση εξισορροπείται από αντίστοιχη συρρίκνωση, και αντιστρόφως. Η ΚΑΜΠΥΛΗ ΛΟΓΙΣΤΙΚΗΣ ΑΥΞΗΣΗΣ (logistic growth curve) (Σχήμα 1) είναι η συνήθης (αλλά όχι και η μοναδική πιθανή) καμπύλη με την οποία εκθετικά αυξανόμενοι πληθυσμοί προσεγγίζουν το όριό τους. Το όριο αυτό, δηλ. το μέγεθος του πληθυσμού ( $N$ ) στο οποίο  $dN/dt = 0$ , ονομάζεται ΦΕΡΟΥΣΑ ΙΚΑΝΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ (carrying capacity of the environment) και συμβολίζεται με το γράμμα  $K$ . Το  $r$  και το  $K$  είναι ανεξάρτητες παράμετροι, όπως φαίνεται από το σχήμα. Ένα σπάνιο είδος οργανισμού (χαμηλό  $K$ ) μπορεί να έχει υψηλό  $r$  αυτό σημαίνει απλώς ότι θα φτάσει ταχύτερα στο  $K$  του. Αντιστρόφως, ένα κοινό είδος (υψηλό  $K$ ) μπορεί να έχει χαμηλό  $r$ , που σημαίνει ότι θα προσεγγίσει το  $K$  του με πιο αργό ρυθμό. Με την εξέλιξη και τη σημασία του  $r$  και του  $K$  θα ασχοληθούμε εκτενέστερα στην επόμενη ενότητα αυτού του κεφαλαίου.

Ας εξετάσουμε τώρα τη λογιστική αύξηση με περισσότερες λεπτομέρειες. Η διαφορική έκφραση για τον ρυθμό αύξησης ονομάζεται ΛΟΓΙΣΤΙΚΗ ΕΞΙΣΩΣΗ (logistic equation) (συχνά αναφέρεται, πιο συγκεκριμένα, ως λογιστική εξίσωση Verhulst-Pearl). Ο τρόπος με τον οποίο προκύπτει η εξίσωση αυτή περιγράφηκε στο Κεφάλαιο 1, στο πλαίσιο της άσκησης για την κατασκευή μοντέλων (θα ήταν σκόπιμο να ανατρέξετε στη σχε-

ΚΑΜΠΥΛΗ ΕΚΘΕΤΙΚΗΣ ΑΥΞΗΣΗΣΚΑΜΠΥΛΗ ΛΟΓΙΣΤΙΚΗΣ ΑΥΞΗΣΗΣ

- Δύο στοιχειώδεις μορφές πληθυσμιακής αύξησης: εκθετική αύξηση (αριστερή καμπύλη) και λογιστική αύξηση (δεξιά καμπύλη).

τική ενότητα, αν δεν τη φέρνετε εύκολα στη μνήμη σας): η λογιστική εξίσωση έχει τη μορφή:

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

Πρόκειται για την εκθετική εξίσωση που δόθηκε προηγουμένως, το δεξιό μέλος της οποίας πολλαπλασιάζεται με τον όρο  $(K - N)/K$ . Ο όρος  $(K - N)/K$  επινοήθηκε έτσι ώστε να εκφράζει, με τον απλούστερο δυνατό τρόπο, την πεποιθήση ότι όσο αυξάνεται το  $N$ , τόσο μειώνεται το  $dN/dt$ . Όταν  $N = K$ , ο όρος αυτός ισούται με το μηδέν και  $dN/dt = 0$ . Όταν η τιμή του  $N$  βρίσκεται κοντά στο μηδέν, δηλ. ο πληθυσμός μόλις που άρχισε να αναπτύσσεται, το  $dN/dt$  προσεγγίζει το  $rN$  με άλλα λόγια, η αύξηση είναι σχεδόν εκθετική. Έτσι, χρησιμοποιώντας τον όρο  $(K - N)/K$  μπορούμε να περιγράψουμε ικανοποιητικά τον τρόπο με τον οποίο ένας πληθυσμός μπορεί να αυξηθεί μέχρι το επίπεδο ισορροπίας,  $K$ . Αν το  $N$  υπερβεί το  $K$ , αν δηλαδή ο πληθυσμός υπερβεί την φέρουσα ικανότητα

του περιβάλλοντος για το συγκεκριμένο είδος, τότε ο όρος αυτός γίνεται αρνητικός και το  $N$  θα αρχίσει να μειώνεται μέχρι να φθάσει το  $K$ . Γενικά, οποιαδήποτε μεταβολή στο μέγεθος του πληθυσμού από το επίπεδο του  $K$  θα επηρεάσει τον ρυθμό αύξησης με τέτοιον τρόπο ώστε ο πληθυσμός να επανέλθει στο μέγεθος ισορροπίας του. Το  $K$  αποτελεί αυτό που οι μαθηματικοί ονομάζουν «σταθερή» ισορροπία (stable ή persistent equilibrium). Η λογιστική εξίσωση μπορεί να είναι, όπως ήδη τονίσαμε, ένα σαφώς υπεραπλουστευμένο γενικό μοντέλο, αλλά περιγράφει αρκετά καλά πολλές περιπτώσεις πληθυσμιακής αύξησης, όπως παρατηρήθηκαν στο εργαστήριο και σε εργασίες πεδίου. Δηλαδή, πολλές καμπύλες αύξησης από κάποιον πολύ μικρό αρχικό πληθυσμό είναι σιγμοειδείς και μπορούν να προσαρμοσθούν σε λογιστικές εξισώσεις.

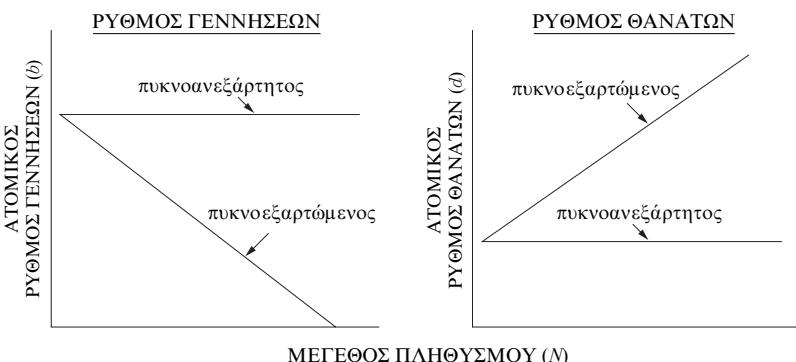
Το λογιστικό μοντέλο αύξησης περιλαμβάνει ορισμένες υπεραπλουστεύσεις. Ένα από τα σοβαρότερα σφάλματα που μπορούν να προκύψουν από αυτό είναι ότι ο μέγιστος ρυθμός αύξησης παρατηρείται όταν οι τιμές του  $N$  είναι εξαιρετικά χαμηλές – τόσο χαμηλές ώστε ο πληθυσμός να βρίσκεται στα πρόθυρα της εξαφάνισης. Ωστόσο, γνωρίζουμε πως όταν το μέγεθος ενός πληθυσμού συρρικνωθεί τόσο πολύ παρουσιάζονται διάφορα εμπόδια στην αύξησή του. Για παράδειγμα, τα ενήλικα άτομα ίσως δυσκολεύονται να βρούν ταίρι στη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου ή, λόγω ενδογαμίας, μπορεί να έχει αυξηθεί η ομοζυγωτία και μειωθεί η γονιμότητα. Μια πιο ακριβής περιγραφή της πραγματικότητας, προϋποθέτει ενδεχομένως τον προσδιορισμό ενός κατώτερου ορίου, κάτω από το οποίο η αύξηση του πληθυσμού γίνεται αρνητική και ο πληθυσμός είναι καταδικασμένος σε εξαφάνιση. Απλούστερος τρόπος έκφρασης ενός τέτοιου ορίου ( $M$ ) είναι να τον ενσωματώσουμε σε μια τροποποιημένη λογιστική εξίσωση, υπό τη μορφή ενός νέου ορίου, ως εξής:

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

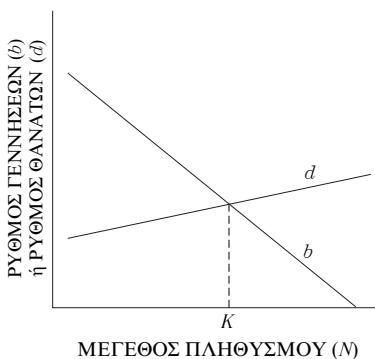
Στην εξίσωση αυτή, ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού γίνεται αρνητικός, οδηγώντας στην εξαφάνισή του, όταν το  $N$  είναι μικρότερο του  $M$ , ενώ για τιμές του  $N$  μεγαλύτερες του  $M$ , ο ρυθμός αύξησης είναι θετικός.

Ο όρος  $(N-M)/N$  είναι πολύ σημαντικός όταν το  $N$  προσεγγίζει την ουδό επιβίωσης του πληθυσμού,  $M$ . Όταν, όμως, το μέγεθος του πληθυσμού είναι πολλές φορές μεγαλύτερο του  $M$ , η σημασία του όρου ελαχιστοποιείται.

Ωστόσο, γιατί να ρυθμίζεται το μέγεθος των πληθυσμών με τέτοιον τρόπο ώστε να προκύπτει λογιστική καμπύλη; Υπάρχει πλήθος ενδείξεων από την οικολογική βιβλιογραφία ότι κάθε αύξηση της πυκνότητας ενός πληθυσμού, η οποία μετράται σε άτομα ανά μονάδα επιφανείας, συνοδεύεται συνήθως από μείωση του ατομικού ρυθμού γεννήσεων ( $b < b_0$ ) και από αύξηση του ατομικού ρυθμού θανάτων ( $d > d_0$ ). Όταν οι τιμές των  $b$  και  $d$  τελικά εξισωθούν, ο ρυθμός αύξησης του πληθυσμού ( $dN/dt$ ) γίνεται, εξ ορισμού, ίσος με το μηδέν. Αυτή η μεταβολή της τιμής του  $b$ , του  $d$ , ή και των δύο, ονομάζεται ΠΥΚΝΟΕΞΑΡΤΗΣΗ (density dependence). Υπάρχει, όμως, πιθανότητα, οι τιμές των  $b$  και  $d$  να μην επηρεάζονται από τις μεταβολές του  $N$  (που με τη σειρά τους μεταβάλλουν την πυκνότητα του πληθυσμού), για κάποιες χαμηλές τιμές του  $N$  τότε μιλούμε για ΠΥΚΝΟΑΝΕΞΑΡΤΗΣΙΑ (density independence) (βλ. Σχήμα 2). Ωστόσο, δεν είναι δυνατόν οι τιμές των  $b$  και  $d$  να παραμένουν πυκνοανεξάρτητες για όλες τις πιθανές τιμές του  $N$ . Όταν το  $N$  γίνει πολύ μεγάλο, είναι αναπό-



2. ΠΥΚΝΟΕΞΑΡΤΗΣΗ και πυκνοανεξάρτησία στους ατομικούς ρυθμούς γεννήσεων (αριστερά) και θανάτων (δεξιά).



3. Οι πληθυσμοί σταθεροποιούνται (στο σημείο  $N = K$ ), όταν ο ατομικός ρυθμός γεννήσεων ( $b$ ), ο ατομικός ρυθμός θανάτων ( $d$ ) ή οι δύο, επηρεάζονται αρκετά από τη μεταβολή της πυκνότητας του πληθυσμού, ώστε να εξισωθούν.

φευκτοί οι δύο αυτές παράμετροι να επηρεασθούν αρνητικά, από την άποψη της επιβίωσης του είδους – δηλαδή, το  $b$  θα μειωθεί και το  $d$  θα αυξηθεί. Όταν το  $d$  γίνει ίσο με το  $b$ , ο πληθυσμός σταθεροποιείται· έχει φθάσει στο επίπεδο ισορροπίας του, το  $K$  (Σχήμα 3).

**ΠΡΟΒΛΗΜΑ.** Με βάση τις στοιχειώδεις προϋποθέσεις αναφορικά με την πυκνοεξάρτηση των  $b$  και  $d$ , δείξτε πώς προκύπτει η εξισωση λογιστικής αύξησης.

**ΑΠΑΝΤΗΣΗ.** Πρόκειται για το πρόβλημα που επιλύθηκε κατά την άσκηση για την κατασκευή μοντέλων, στο Κεφάλαιο 1. Αν δεν θυμάστε την άσκηση και δεν μπορείτε να βρείτε μόνοι σας τη λύση του προβλήματος, ανατρέξτε σε αυτήν.

Οι οικολόγοι διακρίνουν συχνά στο περιβάλλον τις πΥΚΝΟΕΞΑΡΤΩΜΕΝΕΣ ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ (density dependent effects) από τις πΥΚΝΟΑΝΕΞΑΡΤΗΤΕΣ ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ (density independent effects). Μια πυκνοεξαρτώμενη επίδραση μεταβάλλει τον ρυθμό γεννήσεων ή θανάτων συναρτήσει της πυκνότητας του πληθυσμού, άρα και του πληθυσμιακού μεγέθους,  $N$ . Οι παράγοντες που ενδέχεται να ασκήσουν πυκνοεξαρτώμενες επιδράσεις περιλαμβάνουν τον ανταγωνισμό ανάμεσα στα μέλη του ίδιου πληθυσμού, ή ανάμεσα στα μέλη πληθυσμών από διαφορετικά είδη. Περιλαμβάνουν επίσης τη μετατροπή του χημικού περιβάλλοντος από εκκρίσεις και μεταβολίτες, τις ελλείψεις τροφής, την αύξηση (ή μείωση) της συχνότητας των επιθέσεων από παράσιτα και θηρευτές, τις αποικίσεις (μεταναστεύσεις), κ.λπ. Εξ ορισμού, η δραστικότητα των παραγόντων αυτών μεταβάλλεται, καθώς ο πληθυσμός μεγαλώνει. Μερικές φορές, η μεταβολή μπορεί να είναι θετική. Για παράδειγμα, μια μικρή αύξηση της πυκνότητας μπορεί να διευκολύνει τον συνολικό πληθυσμό στην ανεύρεση τροφής, με αποτέλεσμα την επιτάχυνση της αύξησής του. Πάντως, στις περισσότερες περιπτώσεις, οι επιδράσεις είναι αρνητικές. Τείνουν να μειώσουν τους ατομικούς ρυθμούς γεννήσεων και να αυξήσουν τους ατομικούς ρυθμούς θανάτων. Μακροχρόνιες μελέτες φυσικών πληθυσμών έδειξαν ότι, στις περισσότερες περιπτώσεις, οι πυκνοεξαρτώμενες επιδράσεις παίζουν αποφασιστικό ρόλο στη ρύθμιση του μεγέθους των πληθυσμών. Ο παράγοντας ή ο συνδυασμός παραγόντων που υπεισέρχεται σε κάθε συγκεκριμένη περίπτωση ποικίλλει από είδος σε είδος. Στο ένα είδος μπορεί να είναι η θνησιμότητα από τα παράσιτα, στο άλλο η εποχική έλλειψη τροφής, στο τρίτο η αυξημένη μετανάστευση κ.λπ. (βλ. Πίνακα I). Παρατηρείται επίσης το φαινόμενο της ΔΙΑ-ΑΝΤΙΣΤΑΘΜΙΣΗΣ ή ΑΛΛΗΛΟ-ΣΤΑΘΜΙΣΗΣ (intercompensation), που σημαίνει ότι αν οι συνθήκες του περιβάλλοντος αλλάζουν έτσι, ώστε η πίεση από έναν άλλοτε σημαντικό παράγοντα αμβλυνθεί, ο πληθυσμός θα παρουσιάσει αύξηση μέχρι το επίπεδο που θα αρχίσει να υφίσταται πίεση από κάποιον άλλο παράγοντα. Για παράδειγμα, αν απομακρυνθούν οι θηρευτές που διατηρούν σε ισορροπία έναν συγκεκριμένο πληθυσμό φυτοφάγων ζώων, αυτός ενδεχομένως να αυξηθεί μέχρι το σημείο που η διαθέσιμη τροφή ανά άτομο περιοριστεί σε κάποιο κρίσιμο επίπεδο. Εάν, τώρα, προσφερθεί τροφή σε υπεράφθονες ποσότη-

τες, ο πληθυσμός μπορεί να αυξηθεί ακόμα περισσότερο, για να εκδηλωθεί αργότερα, λόγω έντονου υπερπληθυσμού, επιδημία επιζωτίας.

Μερικά γεγονότα του περιβάλλοντος μεταβάλλουν τους ρυθμούς γεννήσεων και θανάτων χωρίς να επηρεάζεται η επίδρασή τους από την πυκνότητα του πληθυσμού. Πρόκειται για τις αποκαλούμενες PYKNOANE-ΞΑΡΤΗΤΕΣ ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ (density independent effects). Φαντασθείτε ένα νησί το νότιο ήμισυ του οποίου καλύπτεται ξαφνικά με τέφρα από κάποια ηφαιστειακή έκρηξη. Όλοι οι οργανισμοί της συγκεκριμένης περιοχής του νησιού, το 50% περίπου από κάθε συνολικό πληθυσμό, καταστρέφονται. Αναμφίβολα, η έκρηξη του ηφαιστείου αποτέλεσε ισχυρό περιοριστικό παράγοντα, η επίδρασή του όμως ήταν πυκνοανεξάρτητη. Όλοι οι πληθυσμοί μειώθηκαν κατά 50%, ανεξάρτητα από την πυκνότητά τους τη στιγμή της έκρηξης.

Ιδιαίτερη σημασία έχει η θεωρητική άποψη ότι οι πληθυσμοί των οποίων η αύξηση ελέγχεται αποκλειστικά από πυκνοανεξάρτητους παράγοντες είναι, κατά πάσα πιθανότητα, καταδικασμένοι σε πρόωρη εξαφάνιση. Αιτία είναι το ότι, όταν δεν υπάρχουν πυκνοεξαρτώμενοι παράγοντες οι οποίοι ωθούν τον πληθυσμό προς το  $K$ , το πληθυσμιακό μέγεθος αυξομειώνεται από τυχαίους παράγοντες. Αν και μπορεί να φθάσει σε πολύ υψηλό επίπεδο, για κάποιο διάστημα, κάποια στιγμή θα εμφανίσει κάμψη. Εάν δεν εκδηλωθούν πυκνοεξαρτώμενοι μηχανισμοί ελέγχου για να επιταχυνθεί η αύξησή του, μετά από μια μεγάλη πληθυσμιακή κάμψη, κάποια στιγμή ο πληθυσμός θα πέσει στο μηδέν. Ο πυκνοανεξάρτητος πληθυσμός μοιάζει με χαρτοπαίκτη που παίζει με κάποιον απειρώς ισχυρότερο αντίπαλο. Το περιβάλλον στη συγκεκριμένη περίπτωση δεν μπορεί ποτέ να ηττηθεί, τουλάχιστον όχι με τέτοιον τρόπο ώστε ο πληθυσμός να εξασφαλίσει την αθανασία του. Εφόσον περιλαμβάνει πεπερασμένο αριθμό οργανισμών, ο πληθυσμός τελικά θα ηττηθεί, δηλ. θα μειωθεί μέχρις εξαφάνισης. Για τον λόγο αυτό, οι βιολόγοι πιστεύουν ότι οι περισσότεροι υπάρχοντες πληθυσμοί υπόκεινται στον έλεγχο κάποιας μορφής πυκνοεξαρτώμενων επιδράσεων που τους προφυλάσσουν από την εξαφάνιση: την άποψη αυτή φαίνεται να στηρίζουν και τα εμπειρικά δεδομένα (βλ. Πίνακα I, σελ. 126-127).

*Μέγιστη απόδοση.* Από τη λογιστική καμπύλη του Σχήματος 1 προκύ-