

1 | Γενική εισαγωγή



Τις τελευταίες δεκαετίες παρατηρείται μία εκτίναξη του αριθμού των μελετών που χρησιμοποιούν τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των οργανισμών για να απαντήσουν σε μακροχρόνια και επιτακτικά ερωτήματα της επιστήμης της οικολογίας, όπως τον τρόπο με τον οποίο η βιοποικιλότητα μεταβάλλεται ανάλογα με τις περιβαλλοντικές μεταβολές ή ποιες είναι οι συνέπειες της απώλειας των ειδών για τις οικοσυστημικές διεργασίες. Επίσης, τα λειτουργικά χαρακτηριστικά χρησιμοποιούνται για την ανάπτυξη εφαρμοσμένων εργαλείων με απώτατο σκοπό την προστασία της φύσης, όπως οι βιοδείκτες για τη διαχείριση πολλαπλών οικοσυστημικών υπηρεσιών. Αυτό το αυξανόμενο ενδιαφέρον για τη λειτουργική οικολογία [ή αλλιώς: οικολογία με βάση τα χαρακτηριστικά (trait-based ecology)] (McGill κ.ά. 2006· Cadotte κ.ά. 2011) αποτελεί εν μέρει μία απάντηση στην ολοένα αυξανόμενη ζήτηση για την ανάπτυξη μεθόδων πρόβλεψης των συνεπειών που έχουν οι παράγοντες της πλανητικής αλλαγής (global change drivers) στη βιοποικιλότητα και τον τρόπο απόκρισης των χαρακτηριστικών των ειδών στις οικοσυστημικές λειτουργίες. Θεωρητικά, τα χαρακτηριστικά μπορούν να παράσχουν

ένα βασικό εργαλείο για την κατανόηση και τη γενίκευση των μηχανισμών (απο)συγκρότησης [(dis)assembly mechanisms] των βιοκοινοτήτων, και να επιτρέψουν την πρόβλεψη των επιδράσεων των ειδών και των βιοκοινοτήτων στις οικοσυστημικές λειτουργίες και υπηρεσίες. Για τον λόγο αυτό, οι επιστήμονες οικολόγοι εξετάζουν όλο και περισσότερο τα χαρακτηριστικά (μάλιστα, όχι αποκλειστικά των ειδών), οδηγώντας σε αυτό που αναφέρεται ως «επανάσταση της βιοποικιλότητας» (Cernansky 2017).

Προκειμένου να είναι διαχειρίσιμες οι διαφορετικές θεωρητικές και πρακτικές πτυχές της λειτουργικής οικολογίας που παρουσιάζονται στα επόμενα κεφάλαια, είναι απαραίτητο, κατ' αρχάς, να προετοιμάσουμε κατάλληλα το έδαφος. Έτσι λοιπόν, σε αυτό το κεφάλαιο θα εισαγάγουμε ορισμένους βασικούς ορισμούς, καθώς και ένα σύνολο εννοιών που διέπουν τις περισσότερες εφαρμογές του ταχέως εξελισσόμενου πεδίου της λειτουργικής οικολογίας.

1.1 Γενικοί ορισμοί

Σε αυτό το βιβλίο θα δανειστούμε ορισμούς και έννοιες που έχουν ήδη χρησιμοποιηθεί και συζητηθεί ευρέως στη βιβλιογραφία, και οι οποίοι θα μας επιτρέψουν να διαμορφώσουμε το πλαίσιο της ανάπτυξης των επόμενων κεφαλαίων. Η *βιοποικιλότητα* (*biodiversity*), ή *βιολογική ποικιλότητα*, ορίζεται ως η ποικιλία της ζωής στη Γη σε όλα τα επίπεδά της, από τα γονίδια έως τα οικοσυστήματα, καθώς επίσης και των οικολογικών και εξελικτικών διεργασιών που υποστηρίζουν τη ζωή (Gaston 1996). Συνεπώς, η βιοποικιλότητα περιλαμβάνει διαφορετικές συνιστώσες, όπως η ποικιλία που χαρακτηρίζει γονότυπους, φαινότυπους, πληθυσμούς, βιοκοινότητες και οικοσυστήματα.

Λόγω της πολλαπλότητας των επιμέρους συνιστωσών της, η βιοποικιλότητα είναι δύσκολο να ποσοτικοποιηθεί πλήρως. Μία από τις εντονότερες δημόσιες συζητήσεις στην οικολογία σχετίζεται με το ποιες πτυχές της βιοποικιλότητας είναι σημαντικές για τη διερεύνηση διαφόρων ερωτημάτων. Για παράδειγμα, αν θέλουμε να κατανοήσουμε την (απο)συγκρότηση των βιοκοινοτήτων, ή το πώς οι αλλαγές στη σύνθεση των ειδών επηρεάζουν τις διάφορες οικοσυστημικές διεργασίες, είναι σημαντικός ο ίδιος ο πλούτος των ειδών ή μήπως είναι πιο αποφασιστικής σημασίας τα χαρακτηριστικά των ειδών (Hooper κ.ά. 2005); Η κύρια παραδοχή της λειτουργικής οικολογίας είναι ότι ένας τρόπος για να γενικευθούν τα διάφορα πρότυπα πέρα από ταξινομικές ομάδες και συγκεκριμένες τοποθεσίες είναι η χρήση των χαρακτηριστικών των ειδών. Υποτίθεται, λοιπόν, ότι δύο είδη με παρόμοια χαρακτηριστικά θα έχουν και παρόμοια συμπεριφορά. Κινούμενος προς αυτή την κατεύθυνση, ο Cernansky (2017) πρόσφατα αναφέρθηκε σε μια «επανάσταση της βιοποικιλότητας», υποστηρίζοντας ότι, προκειμένου να εκτιμήσουν την υγεία των οικοσυστημάτων, οι επιστήμονες της οικολογίας εστιάζουν όλο και περισσότερο σε χαρακτηριστικά — και όχι αποκλειστικά σε ονόματα και αριθμούς ειδών. Αυτό εγείρει το ερώτημα σχετικά με τον ρόλο της βιοποικιλότητας, όπως αυτός εκφράζεται με όρους χαρακτηριστικών, ως προς την ερμηνεία των παρατηρούμενων

προτύπων της συγκρότησης των βιοκοινοτήτων και των οικοσυστημικών διεργασιών, καθώς επίσης και με το πώς και τι πρέπει να μετράμε όταν οι προσεγγίσεις που βασίζονται σε είδη συνδυάζονται με προσεγγίσεις που βασίζονται σε χαρακτηριστικά. Είναι αλήθεια ότι όσον αφορά τη σχετική βαρύτητα των διαφορετικών συνιστωσών της βιοποικιλότητας με βάση τα χαρακτηριστικά έχει, μέχρι σήμερα, επιτευχθεί κάποια μορφή συναίνεση· προτού όμως εντρυφήσουμε στο στοιχείο αυτό, οφείλουμε να παράσχουμε ορισμένους ορισμούς που έχουν υιοθετηθεί σε ολόκληρο το εύρος του βιβλίου.

Βιοκοινότητα (community) είναι το σύνολο όλων των πληθυσμών των ειδών που συνυπάρχουν στον ίδιο τόπο και χρόνο. Συνήθως αφορά είδη που αλληλεπιδρούν μεταξύ τους μέσω ανταγωνισμού, τροφικών αλληλεπιδράσεων ή θετικών αλληλεπιδράσεων, όπως είναι η διευκόλυνση και η συμβίωση. Οι αλληλεπιδράσεις αυτές μπορεί να λαμβάνουν χώρα σε μια ποικιλία χρονικών και χωρικών κλιμάκων, π.χ. από τα μικρά, διακριτά και σχετικώς σταθερά τροφικά δίκτυα των τροπικών βρομελιοειδών επιφύτων (Armbuster κ.ά. 2002), μέχρι τις μεγάλες, λιγότερο διακριτές βιοκοινότητες στη σαβάνα, που περιλαμβάνουν αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτοφάγων θηλαστικών και των θηρευτών τους με μεγάλο εύρος εξάπλωσης. Παρ' ότι οι βιοκοινότητες συχνά φαντάζουν ως οριοθετημένα ή «κλειστά» συστήματα με σαφώς καθορισμένα όρια, οι περισσότερες από αυτές είναι δυναμικές και ανοικτές στην εισροή ή εκροή ατόμων, ενέργειας και θρεπτικών συστατικών. Ο όρος «βιοκοινότητα» χρησιμοποιείται συχνά όταν θέλουμε να αναφερθούμε σε ένα υποσύνολο της συνολικής βιοκοινότητας, π.χ. στα αγγειόφυτα, τους θρυματοφάγους οργανισμούς, τους επικονιαστές, τις κοινότητες των πουλιών κ.λπ., καθώς οι ερευνητές συνήθως επικεντρώνονται σε συγκεκριμένα τροφικά επίπεδα και ομάδες οργανισμών.

Ένας *πληθυσμός (population)* αποτελείται από το σύνολο των οργανισμών, δηλαδή των «ατόμων», ενός είδους, τα οποία έχουν τη δυνατότητα να διασταυρώνονται όταν πρόκειται για είδη που ακολουθούν φυλετική αναπαραγωγή, και τα οποία διαβιούν στην ίδια περιοχή. Σε έναν τοπικό πληθυσμό, η διασταύρωση είναι δυναμικά εφικτή μεταξύ οποιουδήποτε ζεύγους ατόμων και είναι πιο πιθανή από ό,τι η διασταύρωση μεταξύ ατόμων από διαφορετικές περιοχές. Δεδομένης της διασποράς των ατόμων, οι πληθυσμοί και οι βιοκοινότητες συνδέονται μεταξύ τους, σχηματίζοντας τους λεγόμενους μετα-πληθυσμούς (Hanski & Gaggiotti 2004) και τις μετα-βιοκοινότητες (Holyoak κ.ά. 2005). Ως εκ τούτου, μπορεί να γίνεται διάκριση μεταξύ ενδο- και δια-πληθυσμιακών χαρακτηριστικών.

Η *αφθονία των ειδών (species abundance)* αποτελεί την τοπική αντιπροσώπευση του μεγέθους του πληθυσμού ενός είδους σε ένα συγκεκριμένο οικοσύστημα. Σε ορισμένες περιπτώσεις, η αφθονία μπορεί να αναφέρεται σε μια ευρύτερη ταξινομική μονάδα — π.χ. σε μια τροφική συντεχνία ή σε μοριακές λειτουργικές ταξινομικές μονάδες (molecular operational taxonomic units, MOTUs· χρήση μοριακών δεδομένων για την ομαδοποίηση στενά συγγενικών ειδών). Συχνά μετράται ως ο αριθμός των ατόμων που καταγράφονται σε ένα δείγμα, ιδίως σε μελέτες για την πανίδα. Όταν η

καταμέτρηση ατόμων δεν είναι εφικτή, συχνά χρησιμοποιούνται άλλοι δείκτες, όπως η βιομάζα, η κάλυψη του εδάφους ή η συχνότητα εμφάνισης, ιδίως σε μελέτες για φυτικά είδη. Συχνά, κάποιιοι από τους δείκτες που περιγράφονται σε αυτό το βιβλίο αναφέρονται στη σχετική αφθονία των ειδών σε σχέση με άλλα είδη της βιοκοινότητας. Η *σχετική αφθονία των ειδών* (*species relative abundance*) εκφράζει την κατ' αναλογία αφθονία ενός είδους σε μία βιοκοινότητα. Ανάλογα με την τοποθεσία ή τις εκάστοτε περιβαλλοντικές συνθήκες, η αφθονία των ειδών μπορεί να μεταβάλλεται σημαντικά στον χρόνο και τον χώρο. Στοιχεία για την αφθονία των ειδών παρέχουν πληροφορίες σχετικά με τον τρόπο με τον οποίο τα είδη κατανέμονται σε βιοκοινότητες και οικοσυστήματα, και σχετικά με το ποια είδη είναι προσαρμοσμένα σε συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες.

Ο *πλούτος των ειδών* (*species richness*) είναι ο πραγματικός αριθμός ειδών (ή, για παράδειγμα, των μοριακών λειτουργικών ταξινομικών μονάδων) σε μια βιοκοινότητα, χωρίς καμία αναφορά στην αφθονία των ειδών. Η τελευταία λαμβάνεται υπόψη από δείκτες ποικιλότητας ειδών, όπως η *κυριαρχία* (*dominance*) ή η *ισοκατανομή* (*evenness*), οι οποίοι συνδυάζουν μαθηματικά τον πλούτο ειδών με τη σχετική αφθονία των ειδών. Αυτές οι συνιστώσες καθορίζουν συνολικά την ποικιλότητα των ειδών. Όσο πιο ομοιόμορφη είναι η αφθονία μεταξύ των ειδών τόσο υψηλότερη και η ισοκατανομή. Η βασική παραδοχή πίσω από τον πλούτο των ειδών είναι ότι, στο πλαίσιο των βιοκοινοτήτων, όλα τα είδη είναι εξίσου σημαντικά. Στο παρόν βιβλίο αναφερόμαστε στα είδη ως τάξα (*taxa*) και, ως εκ τούτου, η ταξινομική ποικιλότητα αποτελεί γενικά συνώνυμο της ποικιλότητας των ειδών.

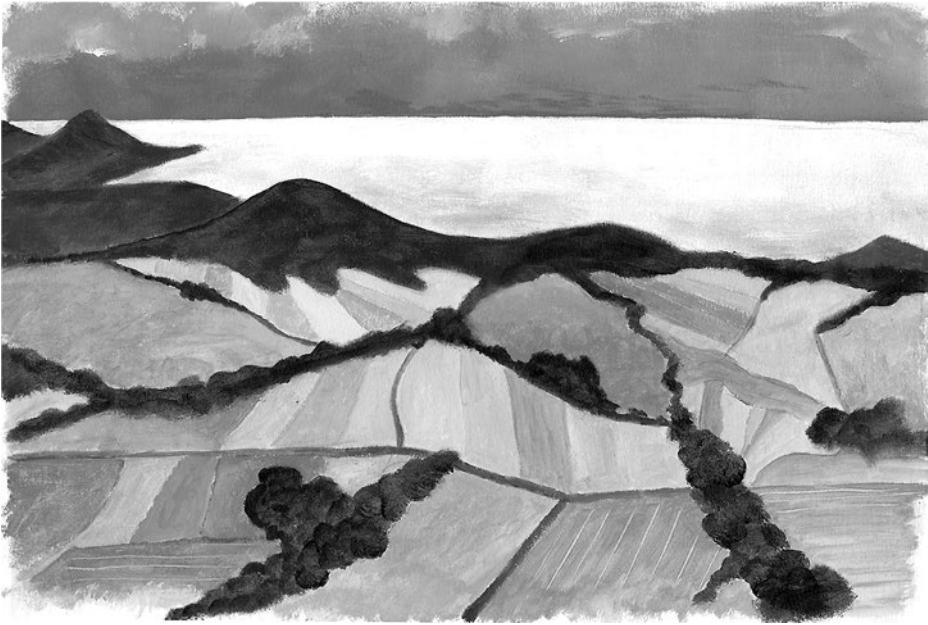
Η *σύνθεση των ειδών* (*species composition*) ορίζεται ως η ταυτότητα και η συμβολή πολλαπλών ειδών στη βιοκοινότητα ή στο οικοσύστημα. Η σύνθεση των ειδών αποτελεί σημαντική ιδιότητα των βιοκοινοτήτων, παρέχει ουσιαστική περιγραφή των χαρακτηριστικών μιας ομάδας ειδών σε μια συγκεκριμένη τοποθεσία και είναι κεντρικής σημασίας για την (απο)συγκρότηση των βιοκοινοτήτων (βλ. Κεφάλαια 4 & 7). Η σύνθεση των ειδών μεταβάλλεται χρονικά και χωρικά ως αποτέλεσμα πολλών παραγόντων. Αποτελεί σημαντικό δείκτη των οικολογικών διεργασιών στα οικοσυστήματα, καθώς η σύνθεση των ειδών συχνά καθορίζει τους ρυθμούς πραγμάτωσης πολλαπλών οικοσυστημικών διεργασιών. Η σύνθεση των ειδών βασίζεται συνήθως σε καταλόγους απογραφής, οι οποίοι περιγράφουν την αφθονία των διαφορετικών ειδών σε μια βιοκοινότητα (βλ. επίσης τον πίνακα «ειδών × βιοκοινοτήτων» στο Κεφάλαιο 4 και αλλού).

Σε αυτό το βιβλίο, ως *οικοσυστημική λειτουργία* (*ecosystem function*) ορίζεται η βιολογική, φυσική ή γεωχημική διεργασία που λαμβάνει χώρα σε ένα οικοσύστημα. Οι οικοσυστημικές λειτουργίες αναφέρονται επίσης και ως οικοσυστημικές διεργασίες. Τυπικές οικοσυστημικές λειτουργίες που μελετώνται εκτενώς είναι η πρωτογενής παραγωγικότητα, η αποικοδόμηση της στρωμνής και η επικονίαση, αλλά υπάρχουν πολλές ακόμη. Ένας άλλος κοινός ορισμός εστιάζει περισσότερο στις ευεργετικές πτυχές των εν λόγω διεργασιών για το ανθρώπινο είδος. Στην περίπτωση αυτή, η οικοσυστημική

λειτουργία ορίζεται ως η ικανότητα των φυσικών διεργασιών και συστατικών να παρέχουν αγαθά και υπηρεσίες που, άμεσα ή έμμεσα, ικανοποιούν τις ανθρώπινες ανάγκες (de Groot κ.ά. 2002): έτσι, αναφέρεται ως *οικοσυστημική υπηρεσία*.

Οι *επιδράσεις των ειδών* (*species effects*) αναφέρονται στον ρόλο που διαδραματίζει ένα είδος σε μια βιοκοινότητα ή σε κάποια οικοσυστημική διεργασία. Στις περισσότερες περιπτώσεις, ο ρόλος ενός είδους καθορίζεται από την ένταξη του είτε σε μια λειτουργική ομάδα είτε σε μια τροφική συντεχνία (Κεφάλαιο 3). Για παράδειγμα, τα ισόποδα τρέφονται με στρωμνή και ανήκουν στην τροφική συντεχνία των μακρο-θρυμματοφάγων. Ως καταναλωτές της στρωμνής, διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στην αποικοδόμησή της, η οποία αποτελεί βασική διεργασία για τη γονιμότητα του εδάφους και την ανακύκλωση των θρεπτικών στα οικοσυστήματα. Οι επιδράσεις των ειδών θα μπορούσαν να είναι σημαντικές, επειδή διαφορετικά είδη ισόποδων, όπως και άλλα μακρο-θρυμματοφάγα είδη, διαφέρουν ως προς τους ρυθμούς κατανάλωσης που παρουσιάζουν (Zimmer κ.ά. 2002· Vos κ.ά. 2011) και, ως εκ τούτου, ως προς την επίδραση που έχουν στην αποικοδόμηση της στρωμνής. Η επίδραση της σύνθεσης των ειδών, η οποία, όπως θα διαπιστώσουμε στη συνέχεια, αντιστοιχεί στη σύνθεση των ιδιαίτερων χαρακτηριστικών τους, είναι συχνά μεγαλύτερη από την επίδραση του πλούτου τους. Για παράδειγμα, η επίδραση των διαφόρων μειγμάτων από ισόποδα, μυριάποδα ή/και γεωσκώληκες στην αποικοδόμηση της στρωμνής δεν εξηγείται από τον πλούτο των ειδών, ούτε από τον πλούτο των ταξινομικών ομάδων, αλλά, αντίθετα, από την παρουσία ή την απουσία συγκεκριμένων ειδών ή συνδυασμών ειδών — με άλλα λόγια, από την επίδραση των ίδιων των ειδών (Heemsbergen κ.ά. 2004).

Η *λειτουργική ποικιλότητα* (*functional diversity*) αποτελεί συστατικό στοιχείο της βιοποικιλότητας και ορίζεται ως οι διαφορές μεταξύ λειτουργικών χαρακτηριστικών των οργανισμών που απαντώνται σε μια βιοκοινότητα ή ένα οικοσύστημα (βλ. επίσης Κεφάλαιο 5). Η λειτουργική ποικιλότητα μπορεί να είναι πολύ σημαντική για πολλές οικολογικές διεργασίες, καθώς μπορεί να έχει ισχυρή επίδραση τόσο στη δυναμική και στη σταθερότητα της βιοκοινότητας όσο και στις διάφορες οικοσυστημικές διεργασίες (βλ. Κεφάλαια 7 & 9). Όπως θα δούμε στο Κεφάλαιο 5, υπάρχει ένα σημαντικό εύρος συνιστωσών της λειτουργικής ποικιλότητας, εκ των οποίων βασικότερες είναι ο *λειτουργικός πλούτος* (*functional richness*), η *λειτουργική ισοκατανομή* (*functional evenness*) και η *λειτουργική απόκλιση* (*functional divergence*), οι οποίες είναι συμπληρωματικές, αφού περιγράφουν διαφορετικά γνωρίσματα της κατανομής των τιμών των χαρακτηριστικών μεταξύ των ατόμων και των ειδών μιας βιοκοινότητας. Ο βαθμός στον οποίο τα χαρακτηριστικά της βιοκοινότητας και του οικοσυστήματος επηρεάζονται από τη λειτουργική ποικιλότητα, καθώς και η σχετική σημασία των συνιστωσών της, αποτελούν αντικείμενο συζήτησης.



ΕΙΚΟΝΑ 1.1 Ένα σύγχρονο αγροτικό τοπίο, στο οποίο το πρώην συμπαγές δάσος έχει υποστεί κατακερματισμό προκειμένου να μετατραπεί σε γεωργική γη, με αποτέλεσμα τη διαίρεσή του σε πολλά δασικά κατατμήματα που διαφέρουν ως προς το μέγεθος, το σχήμα και τη συνδεσιμότητά τους. Αν και πρόκειται για τον ίδιο τύπο ενδιαιτήματος (δάσος), η ακριβής σύνθεση των ειδών δεν μπορεί να προβλεφθεί, διότι το μέγεθος, το σχήμα και ο περιβάλλον τύπος ενδιαιτήματος επηρεάζουν τη σύνθεση της βιοκοινότητας. Ως εκ τούτου, η σύνθεση των ειδών εντός ενός κατατμήματος εξαρτάται από το ευρύτερο πλαίσιο. Η εικόνα δημιουργήθηκε από την Janine Mariën.

1.2 Από τα είδη στις λειτουργίες

Ένας αυξανόμενος αριθμός μελετών υποδηλώνει ότι προσεγγίσεις βασιζόμενες σε χαρακτηριστικά ειδών έχουν κάποια πλεονεκτήματα εν σχέσει με την έρευνα που βασίζεται στην ταξινομική προσέγγιση. Ενώ η οικολογία με βάση τα χαρακτηριστικά έχει μακρά παράδοση (Κεφάλαιο 3), η κύρια εστίαση της οικολογικής έρευνας από τη δεκαετία του 1990 μέχρι σήμερα είναι η ταξινομική των ειδών — για παράδειγμα, οι μεταβολές της ποικιλότητας και της σύνθεσης των ειδών κατά μήκος διαβαθμίσεων ή ο τρόπος με τον οποίο οι εν λόγω παράγοντες επηρεάζουν τις οικοσυστημικές λειτουργίες (Hooper κ.ά. 2005). Πρέπει στο σημείο αυτό να τονιστεί ότι, αν και είναι αλήθεια πως έχουμε προχωρήσει σημαντικά σε ό,τι αφορά την ταξινομική προσέγγιση, εντούτοις η τελευταία παρουσιάζει και ορισμένους σημαντικότετους περιορισμούς. Έτσι, σε ειδικές περιπτώσεις, όπως είναι τα οικοσυστήματα με χαμηλό πλούτο ειδών, θα μπορούσε κανείς να υποστηρίξει ότι η ταξινομική προσέγγιση είναι εξαιρετικά έγκυρη. Όταν ο αριθμός των ειδών είναι περιορισμένος, είναι δυνητικά εφικτό να μελετηθεί η απόκριση

κάθε είδους στις μεταβολές του περιβάλλοντος και να διαλευκανθεί το σύνολο —ή έστω η πλειονότητα— των πιθανών αλληλεπιδράσεων των ειδών. Ωστόσο, στην πράξη τα οικοσυστήματα είναι εν γένει πολύπλοκα και συχνά πλούσια σε είδη, γεγονός που καθιστά αδύνατη τη συντονισμένη μελέτη του συνόλου αυτών των ειδών και των αποκρίσεών τους.

Ένα άλλο πρόβλημα των ταξινομικών προσεγγίσεων είναι ότι, ακόμα και σε σχετικά απλά συστήματα, υπάρχει *εξάρτηση από το ευρύτερο πλαίσιο (context dependency)* (Εικόνα 1.1). Αναλογιστείτε, για παράδειγμα, ένα συνηθισμένο σύγχρονο τοπίο, στο οποίο πρώην μεγάλες δασικές εκτάσεις έχουν υποστεί κατακερματισμό, μετασχηματιζόμενες σε μικρά *κατατμήματα (patches)* δασικού ενδιαιτήματος που περιβάλλονται από αγροτικές γαίες ή διαχειριζόμενα ημιφυσικά λιβάδια. Ας υποθέσουμε ότι η έρευνά σας επικεντρώνεται στα φυτά ή τα ζώα που διαβιούν σε αυτά τα δασικά κατατμήματα. Ακόμη και στην απουσία διαταραχών, και κάτω από πανομοιότυπες γεωλογικές και κλιματικές συνθήκες σε περιφερειακό επίπεδο, τα εν λόγω δασικά κατατμήματα θα διαφέρουν ως προς τη σύνθεση των ειδών τους. Η ανομοιότητα αυτή ως προς τη σύνθεση των ειδών θα οφείλεται στο ότι τα κατατμήματα έχουν διαφορετικό μέγεθος (σκεφτείτε την επίδραση της θεωρίας της νησιωτικής βιογεωγραφίας στον πλούτο των ειδών· Whittaker & Fernández-Palacios 2007), στη συνδεσιμότητα λόγω της παρουσίας ή απουσίας διαδρόμων σύνδεσης ενός κατατμήματος με μεγαλύτερες δασικές εκτάσεις ή, αντίστοιχα, στον τύπο ενδιαιτήματος που τα περιβάλλει (π.χ. μικρά δασικά κατατμήματα που περιβάλλονται από αγροτικές εκτάσεις είναι διαφορετικά ως προς τη σύνθεσή τους σε είδη σε σύγκριση με κατατμήματα ίδιου μεγέθους και ίδιου βαθμού συνδεσιμότητας, που όμως περιβάλλονται από ημιφυσικά λιβάδια). Αν, λοιπόν, τα κατατμήματα δασικού ενδιαιτήματος με παρόμοιες συνθήκες είναι διαφορετικά ως προς τη σύνθεσή τους σε είδη, πώς γίνεται να ελπίζουμε ότι μπορούμε να προβλέψουμε τις αλλαγές της σύνθεσης της βιοκοινότητας λόγω περιβαλλοντικής αλλαγής; Οι προσεγγίσεις που βασίζονται σε χαρακτηριστικά υποθέτουν ότι οι αλλαγές στη σύνθεση των χαρακτηριστικών σε αυτά τα δασικά κατατμήματα μπορεί να είναι πιο προβλέψιμες από ό,τι οι μεταβολές στη σύνθεση των ειδών (Fukami κ.ά. 2005).

Φανταστείτε μία άλλη περίπτωση, κατά την οποία θέλουμε να συγκρίνουμε την απόκριση των φυτικών κοινοτήτων στην κλιματική αλλαγή σε δύο παρόμοια λιβάδια, τα οποία βρίσκονται σε δύο διαφορετικές περιοχές του πλανήτη. Είναι προφανές ότι δεν μπορούμε να γενικεύσουμε εύκολα τα αποτελέσματά μας, λαμβάνοντας υπόψη μόνο τη διαφορά ως προς τη σύνθεση των ειδών μεταξύ των δύο περιοχών, αφού, ούτως ή άλλως, τα δύο λιβάδια θα ποικίλλουν σημαντικά μεταξύ τους ως προς τα είδη, δεδομένου ότι έχουν διαφορετικές περιφερειακές δεξαμενές ειδών. Μπορούμε βέβαια να συμπεράνουμε ότι, για παράδειγμα, ο πλούτος των ειδών θα μειωθεί εξαιτίας της ξηρασίας και στα δύο λιβάδια. Μάλιστα, θα μπορούσαμε να προχωρήσουμε ένα βήμα παραπέρα και να ισχυριστούμε ότι, στην περίπτωση ενός υπεραπλουστευμένου παραδείγματος, τα μικρότερα σε μέγεθος είδη θα γίνουν πιο άφθονα υπό συνθήκες

αυξημένης ξηρασίας, γεγονός που θα μπορούσε να οδηγήσει σε μείωση της συνολικής φυτοφαγίας ή σε μικρότερη ζημία από τη φυτοφαγία σε φυτά που φέρουν πιο ανθεκτικά φύλλα (Ibanez κ.ά. 2013). Κατά προέκταση, μια λύση στο πρόβλημα της εξάρτησης από το ευρύτερο πλαίσιο θα μπορούσε να είναι το να συνδυάζονται πληροφορίες σχετικά με τις οικολογικές προτιμήσεις (οικολογικοί θώκοι) και τα χαρακτηριστικά των ειδών, όταν θέλουμε να προβλέψουμε την απόκριση της βιοκοινότητας σε συνθήκες περιβαλλοντικής καταπόνησης.

Ο *οικολογικός θώκος* (*ecological niche*) ενός είδους ορίζεται από το σύνολο των πόρων που απαιτούνται για τη διατήρηση υγιών πληθυσμών (όταν, δηλαδή, ένα είδος μπορεί να ολοκληρώσει με επιτυχία ολόκληρο τον κύκλο ζωής του). Μπορεί να θεωρηθεί ως ένας ν-διάστατος υπερόγκος, στον οποίο κάθε διάσταση (άξονας) αντιπροσωπεύει έναν αβιοτικό ή βιοτικό παράγοντα που επηρεάζει την αρμοστικότητα, δηλαδή την παρουσία και την κατανομή ενός ατόμου (Chase & Leibold 2003). Αν λάβουμε την υγρασία του εδάφους ως παράδειγμα ενός άξονα πόρων, θα μπορούμε να παρατηρήσουμε ότι ένα συγκεκριμένο είδος, για παράδειγμα το *Carex arenaria*, θα εμφανίζεται μόνο στο ξηρότερο άκρο της διαβάθμισης της υγρασίας στις τυπικές κλιματικές συνθήκες. Αν οι συνθήκες εδαφικής υγρασίας γίνουν υπερβολικά υγρές, το είδος αυτό δεν θα επιβιώσει ή θα αποκλειστεί από άλλα είδη που είναι περισσότερο προσαρμοσμένα για διαβίωση σε υγρές συνθήκες. Το *C. arenaria* είναι ένα είδος προσαρμοσμένο σε ξηρά εδάφη. Κάτω από αυτές τις συνθήκες παρουσιάζει την υψηλότερη αρμοστικότητα, και ο λόγος για τον οποίο επιτυγχάνει κάτι τέτοιο είναι επειδή έχει αποκτήσει φυσιολογικά χαρακτηριστικά που του επιτρέπουν τη βέλτιστη ανάπτυξη σε θερμά, ξηρά και αμμώδη εδάφη. Θα μπορούσαμε να υποστηρίξουμε ότι τα χαρακτηριστικά του τού επιτρέπουν να αντεπεξέλθει σε αυτές τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Είναι ενδιαφέρον ότι, αν μελετήσουμε άλλα είδη που συνυπάρχουν με το *C. arenaria*, θα διαπιστώσουμε πως το σύνολο των ειδών αυτού του τύπου βλάστησης διαθέτουν ορισμένες φυσιολογικές προσαρμογές για την αντιμετώπιση των θερμών, ξηρών και αμμωδών εδαφών. Αυτού του είδους οι προσαρμογές μπορεί να είναι ίδιες ή διαφορετικές (βλ. Κεφάλαιο 4· Pistón κ.ά. 2019). Αναπτύσσονται σε ένα περιβάλλον φτωχό σε πόρους και πρέπει να αναπτύξουν ειδικές στρατηγικές και λειτουργικά χαρακτηριστικά που επιτρέπουν την πρόσληψη επαρκών θρεπτικών συστατικών. Αυτό γίνεται αρκετά εμφανές όταν συγκρίνουμε τα συγκεκριμένα χαρακτηριστικά με τα λειτουργικά χαρακτηριστικά ειδών που διαβιούν σε έλη. Τα είδη των ελών έχουν να αντιμετωπίσουν σε τακτική βάση πλημμύρες, ανοξικές συνθήκες στη ριζόσφαιρα και, γενικά, πλούσια σε θρεπτικά συστατικά εδάφη. Αυτό απαιτεί τελείως διαφορετικές φυσιολογικές προσαρμογές σε σύγκριση με φυτικά είδη που συγκαταλέγονται στη βλάστηση των αμμωδών εδαφών.

Η σύγκλιση σε χαρακτηριστικά, ή τιμές χαρακτηριστικών, μεταξύ οργανισμών που εκτίθενται στις ίδιες περιβαλλοντικές συνθήκες (βλ. Κεφάλαια 4 & 7) μπορεί να μας βοηθήσει να προβλέψουμε ποια είδη θα αυξηθούν ή θα μειώσουν την αφθονία τους όταν το περιβάλλον μεταβάλλεται (Fukami κ.ά. 2005). Μπορεί —για έναν συγκεκριμένο

τύπο ενδιαιτήματος— να είναι δύσκολο να προβλέψουμε ποια είδη θα αυξηθούν ή θα μειωθούν με βάση την ταξινομική τους ταυτότητα· με δεδομένη, ωστόσο, μια προβλέψιμη σχέση περιβάλλοντος-χαρακτηριστικών, θα μπορούσαμε να προβλέψουμε ποιες τιμές χαρακτηριστικών θα καταστούν κυρίαρχες μετά από κάποια περιβαλλοντική μεταβολή. Αν, για παράδειγμα, γνωρίζουμε τα χαρακτηριστικά ενός μεγάλου αριθμού φυτικών ειδών, θα πρέπει να είμαστε σε θέση να προβλέψουμε, με βάση αυτά τα χαρακτηριστικά, ποια είδη θα αυξηθούν ή θα μειωθούν υπό τις συνθήκες μιας συγκεκριμένης καταπόνησης. Το ίδιο ισχύει και για την επίδραση των ειδών στα οικοσυστήματα. Αν γνωρίζουμε τα χαρακτηριστικά που επηρεάζουν την πρωτογενή παραγωγικότητα για έναν υψηλό αριθμό φυτικών ειδών, θα πρέπει να είμαστε σε θέση να προβλέψουμε, με βάση αυτά τα χαρακτηριστικά, τις επιπτώσεις μιας μεταβολής της σύνθεσης των φυτικών ειδών στην πρωτογενή παραγωγικότητα. Αυτή είναι, άλλωστε, και η γενική παραδοχή της λειτουργικής οικολογίας.

1.3 Τι είναι λειτουργικό χαρακτηριστικό;

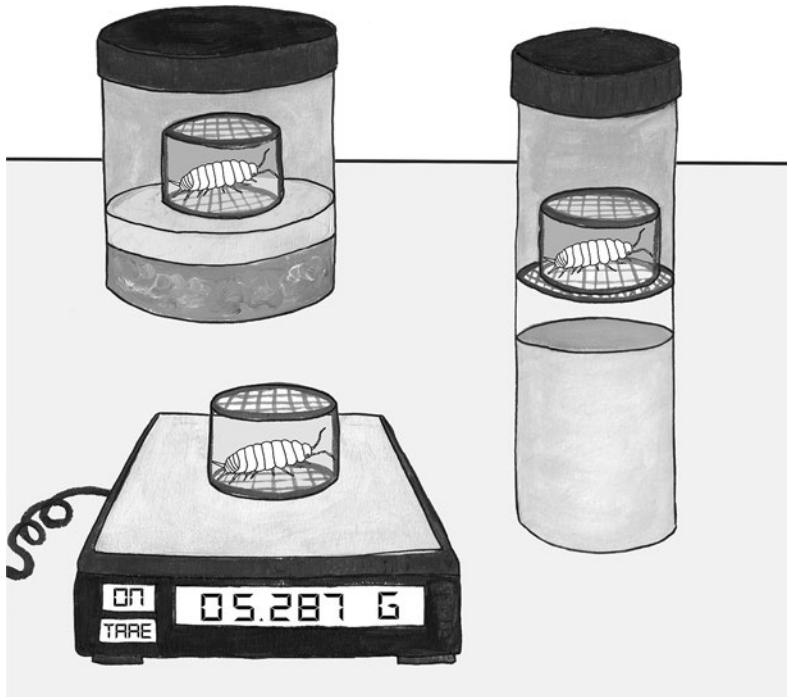
Η επίτευξη μιας ενιαίας ορολογίας είναι το πρώτο βήμα προς την κοινή θεώρηση των χαρακτηριστικών και των προσεγγίσεων με βάση τα χαρακτηριστικά. Το εν λόγω ζήτημα δεν είναι καθόλου ασήμαντο, καθώς οι επιστήμονες της οικολογίας χρησιμοποιούν διάφορους ορισμούς και προσεγγίσεις όταν αναφέρονται στα χαρακτηριστικά, ενδεχομένως λόγω των διαφορετικών εφαρμογών των τελευταίων, τα οποία κυμαίνονται από το επίπεδο των μεμονωμένων ατόμων έως εκείνο των ειδών και των οικοσυστημάτων. Μόνο μετά από το θεμελιώδες έργο των Violle κ.ά. (2007) απέκτησε κάποια συνοχή η σημαντική ποικιλία των διαφόρων προσεγγίσεων και ορισμών, ώστε να καταστήσει το σύνολο του πεδίου πιο «λειτουργικό» και λιγότερο διφορούμενο. Στο σημείο αυτό, βασιζόμενοι στην εν λόγω εργασία, παρουσιάζουμε και εξετάζουμε ορισμένες από τις σημαντικότερες πτυχές των ορισμών των χαρακτηριστικών.

Έτσι, σύμφωνα με τον Violle και τους συνεργάτες του, ως *χαρακτηριστικό* (*trait*) ορίζεται «κάθε μορφολογικό, φυσιολογικό ή φαινολογικό χαρακτηριστικό που μπορεί να μετρηθεί σε επίπεδο ατόμου, είτε πρόκειται για κύτταρο είτε για ολόκληρο οργανισμό». Είναι σημαντικό να συνειδητοποιήσουμε ότι στην εργασία τους οι συγγραφείς γενικά αναφέρονται σε φυτικά είδη, αλλά όχι αποκλειστικά σε αυτά. Έτσι, ο συγκεκριμένος ορισμός μπορεί επίσης να εφαρμοστεί σε είδη ζώων, με ένα πρόσθετο χαρακτηριστικό, δηλαδή το «συμπεριφορικό», καθώς αυτό αντανακλά μια σημαντική συνιστώσα της οικολογίας των ζώων. Στην πράξη, ο ορισμός δηλώνει πως οτιδήποτε μπορεί να μετρηθεί σε έναν οργανισμό συνιστά, επί της ουσίας, χαρακτηριστικό. Για παράδειγμα, μπορούμε, εύκολα ή δύσκολα, να αξιολογήσουμε το ύψος των φυτών, το μήκος του σώματος, την ηλικία ωρίμασης, την ικανότητα δέσμευσης αζώτου ή τη μορφολογία του στοματικού μορίου ενός ατόμου. Επιπλέον, έχει τονιστεί ότι τα χαρακτηριστικά είναι κληρονομικά, γενετικά ή επιγενετικά, και έτσι ορισμένοι συγγραφείς συμπεριλαμβάνουν

ρητά και αυτή την πτυχή στον ορισμό τους (Garnier κ.ά. 2016), ενώ άλλοι υποθέτουν ότι η τελευταία είναι εννοούμενη στον ορισμό. Εμείς ακολουθούμε την τελευταία άποψη για λόγους απλότητας, ενώ έχουμε κατά νου τη σημασία της γενετικής βάσης των χαρακτηριστικών.

Στα μαθήματα που διδάσκουμε, πάντοτε τονίζουμε ότι η αναφορά σε ένα μόνο άτομο είναι ένα πολύ σημαντικό σημείο, διότι επιτρέπει την επικοινωνία μεταξύ των επιστημόνων της οικολογίας και των εξελικτικών βιολόγων, οι οποίοι χρησιμοποιούν παρόμοιους ορισμούς για τα χαρακτηριστικά, καθώς η κληρονομικότητα δρα σε μεμονωμένα άτομα μέσω του φαινοτύπου. Αυστηρά μιλώντας, η μέτρηση των χαρακτηριστικών ενός ατόμου μπορεί, μερικές φορές, να είναι ιδιαιτέρως απαιτητική. Για παράδειγμα, τα λειτουργικά χαρακτηριστικά των μικροβίων συχνά δεν μπορούν να μετρηθούν σε ένα μόνο κύτταρο («άτομο»), ενώ, από την άλλη, τα κοινωνικά έντομα λειτουργούν ως αποικία.

Ας συνεχίσουμε όμως να εστιάζουμε στον ορισμό των χαρακτηριστικών. Σύμφωνα με τον Violle και τους συνεργάτες του, ένα χαρακτηριστικό, για να είναι πραγματικά λειτουργικό, θα πρέπει να «επηρεάζει την αρμοστικότητα (ενός ατόμου) έμμεσα διά των επιδράσεων του στην αύξηση, την αναπαραγωγή και την επιβίωση». Αυτή η αναφορά στην αρμοστικότητα είναι σημαντική διότι καθορίζει αν ένα χαρακτηριστικό είναι πραγματικά λειτουργικό ή όχι. Ας υποθέσουμε μια κατάσταση κατά την οποία άτομα αραχνών εκτίθενται σε καταπόνηση ξηρασίας λόγω μιας μακράς περιόδου ανομβρίας, ενώ η θερμοκρασία παρουσιάζει τιμές εντός του εύρους ανοχής τους (ότι δηλαδή δεν υπάρχει θερμική καταπόνηση). Ένα σημαντικό λειτουργικό χαρακτηριστικό που θα πρέπει να συμπεριλάβουμε στη μελέτη μας θα ήταν ο ρυθμός απώλειας νερού (Εικόνα 1.2), ο οποίος εκφράζεται ως η ποσότητα νερού που χάνεται ανά μονάδα σωματικής μάζας και ανά μονάδα χρόνου (Moretti κ.ά. 2017). Όσο μικρότερος είναι ο ρυθμός απώλειας νερού τόσο υψηλότερο θα είναι και το ποσοστό επιβίωσης, και συνεπώς η αρμοστικότητα, όταν άτομα αραχνών εκτίθενται σε συνθήκες ξηρασίας. Στη συγκεκριμένη περίπτωση, η μέτρηση του κατώτερου θερμικού ορίου, ενός χαρακτηριστικού που καθορίζει τη μεταβλητότητα της ανοχής στην καταπόνηση εξαιτίας του ψύχους, δεν είναι πολύ χρήσιμη στο πλαίσιο του συστήματος που μελετάται. Παρ' ότι το κατώτερο θερμικό όριο είναι όντως ένα χαρακτηριστικό (μπορεί να μετρηθεί σε ένα μόνο άτομο), και είναι λειτουργικό σε ενδαιτήματα ψυχρών συνθηκών, στη συγκεκριμένη περίπτωση δεν αποτελεί λειτουργικό χαρακτηριστικό, καθώς δεν μπορεί να συσχετιστεί με την αρμοστικότητα σε επίπεδο ατόμου, όταν οι αράχνες εκτίθενται σε εξαιρετικά ξηρές συνθήκες. Ένα κατώτερο θερμικό όριο, αντιθέτως, μπορεί να μας πληροφορήσει για την επιβίωση των αραχνών όταν αυτές είναι εκτεθειμένες σε παγετό, και θα μπορούσε, σε αυτήν την περίπτωση, να επηρεάσει την αρμοστικότητά τους σε επίπεδο ατόμου, ενώ η υδατική απώλεια δεν θα επηρέαζε την τελευταία υπό συνθήκες ψυχρής καταπόνησης. Με άλλα λόγια, σχεδόν οτιδήποτε μπορεί να μετρήσει κανείς σε ένα άτομο αποτελεί χαρακτηριστικό, αλλά το συγκεκριμένο παράδειγμα υποδεικνύει



ΕΙΚΟΝΑ 1.2 Μέτρηση του ρυθμού απώλειας νερού σε ασπόνδυλα. Τα δείγματα διατηρούνται σε ανοιχτό σωλήνα τοποθετημένο μέσα σε ένα μεγαλύτερο φιαλίδιο με θερμικό περιβάλλον συγκεκριμένης σχετικής υγρασίας (λόγω ενός συγκεκριμένου μείγματος γλυκερίνης-νερού στον πυθμένα του φιαλιδίου). Η απώλεια νερού μετράται από την απώλεια μάζας του δείγματος με την πάροδο του χρόνου, αφού ο σωλήνας με το δείγμα τοποθετηθεί σε ζυγό. Η εικόνα δημιουργήθηκε από την Janine Mariën.

ότι η λειτουργικότητα ενός χαρακτηριστικού εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό τόσο από την κατάσταση του περιβάλλοντος όσο και από το εκάστοτε ερευνητικό ερώτημα (και, άρα, από το ειδικό πλαίσιο της έρευνας). Κατανοούμε, ωστόσο, το γεγονός ότι ορισμένοι ερευνητές επιλέγουν να μην περιλαμβάνουν τη λέξη «λειτουργικά» όταν αναφέρονται σε χαρακτηριστικά, προκειμένου να αποφύγουν να αποφασίσουν αν (ή πότε) ένα χαρακτηριστικό είναι λειτουργικό ή όχι.

Βασιζόμενοι στα προηγούμενα επιχειρήματα, είναι κρίσιμο να εξετάσουμε την τελευταία σημαντική συνιστώσα του ορισμού των χαρακτηριστικών από τον Violle και τους συνεργάτες του, δηλαδή εκείνη που σχετίζεται με τη φράση «χωρίς αναφορά στο περιβάλλον ή σε οποιοδήποτε άλλο επίπεδο οργάνωσης». Παρόλο που στην πράξη ο ορισμός των χαρακτηριστικών παρέχει μεγάλη ελευθερία στην επιλογή των χαρακτηριστικών που μπορούμε να μετρήσουμε, αυτό το απόσπασμα προσθέτει κάποιους περιορισμούς και, από την εμπειρία μας, φαίνεται ότι συχνά, για πολλούς φοιτητές και επιστήμονες του ευρύτερου κλάδου της οικολογίας, αποτελεί το πιο δυσνόητο κομμάτι

του ορισμού. Κατά την άποψή μας, λοιπόν, το εν λόγω κομμάτι αποσκοπεί στο να καταστήσει συγκεκριμένη την κλίμακα στην οποία ορίζονται τα χαρακτηριστικά —δηλαδή το επίπεδο του μεμονωμένου ατόμου— και να αποκλείσει πληροφορίες που μπορούν να αποδοθούν αποκλειστικά σε μεγαλύτερα επίπεδα οργάνωσης, όπως οι πληθυσμοί ή τα είδη. Παραδείγματα των τελευταίων αποτελούν το εύρος του ενδαιτήματος, το μέγεθος του εύρους εξάπλωσης, ή οτιδήποτε βασίζεται σε δεδομένα που λαμβάνονται από κατανομές ειδών κατά μήκος περιβαλλοντικών διαβαθμίσεων (όπως οι τιμές του δείκτη Ellenberg· βλ. Πλαίσιο 1.1). Ένα τυπικό παράδειγμα είναι ο χαρακτηρισμός ενός είδους ως «εξειδικευμένου σε δασικά ενδαιτήματα». Αυτό δεν πρέπει να θεωρείται λειτουργικό χαρακτηριστικό, επειδή οι τιμές του βασίζονται σε πολλαπλά άτομα (δηλαδή προϋποθέτει την παρατήρηση της κατανομής πολλών ατόμων), ενώ επίσης κάνει σαφή αναφορά στην προτίμηση περιβάλλοντος παρά σε οτιδήποτε άλλο. Συμφωνούμε απόλυτα με τον Violle και τους συνεργάτες του στο ότι η χρήση της παρατηρούμενης κατανομής των ειδών κατά μήκος περιβαλλοντικών διαβαθμίσεων [κάτι που συχνά

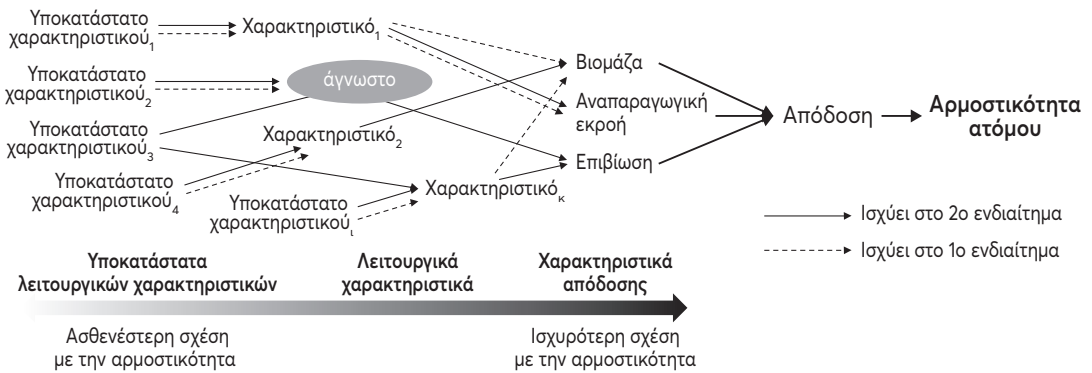
ΠΛΑΙΣΙΟ 1.1 Σχέσεις περιβάλλοντος-ειδών, όπως οι τιμές του δείκτη Ellenberg για τα φυτικά είδη.

Μπορούμε, άραγε, να χρησιμοποιήσουμε τις σχέσεις περιβάλλοντος-ειδών, όπως είναι οι τιμές του δείκτη Ellenberg για τα φυτικά είδη, ως χαρακτηριστικά; Επί της ουσίας, όχι. Οι τιμές του δείκτη Ellenberg (Ellenberg 1974) υποδεικνύουν τις προτιμώμενες περιβαλλοντικές συνθήκες των ειδών, με βάση την παρατηρηθείσα κατανομή των ειδών κατά μήκος φυσικών διαβαθμίσεων. Αυτές οι τιμές δεικτών για τα φυτά, ή παρόμοιων δεικτών για τα ζώα [π.χ. ο δείκτης θερμοκρασίας του είδους (*species temperature index*), ο οποίος υποδεικνύει τη μέση θερμοκρασία του εύρους εξάπλωσης του είδους (Thuiller κ.ά. 2005· Hijmans & Graham 2006· Devictor κ.ά. 2008)] μπορούν να συναχθούν μόνο από συγκεντρωτικά δεδομένα και δεν μπορούν να μετρηθούν σε επίπεδο ατόμου. Παρ' ότι μπορεί να έχει αξία η χρήση μεταβλητών που προέρχονται από το περιβάλλον διαβίωσης ενός συγκεκριμένου είδους, δεν μπορούν να αποκαλούνται «χαρακτηριστικά», καθώς αποτελούν ιδιότητες του είδους και όχι χαρακτηριστικά ενός ατόμου. Οι ιδιότητες που προκύπτουν από συγκεντρωτικά δεδομένα ονομάζονται *οικολογικά γνωρίσματα* (*ecological features*) ή *σχέσεις με το περιβάλλον* (*environmental associations*) στο Garnier κ.ά. (2017). Συχνά προέρχονται από τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επικρατούν στις περιοχές όπου παρατηρήθηκαν τα άτομα ενός συγκεκριμένου είδους. Για μια κριτική ανάλυση της αξιοπιστίας των τιμών του δείκτη Ellenberg ως χαρακτηριστικών, ανατρέξτε στις εργασίες π.χ. των Schaffers & Sykora (2000) και Zelený & Schaffers (2012), αλλά επίσης και των Klaus κ.ά. (2012) και Wildi (2016), οι οποίες δείχνουν κυκλικότητα στην πρόβλεψη των κατανομών των ειδών με βάση τα εν λόγω οικολογικά χαρακτηριστικά.

αναφέρεται ως θώκος των ειδών ή, ενίοτε, ως *οικολογικά χαρακτηριστικά* (*ecological traits*)· βλ. παραπάνω] σίγουρα δεν αποτελεί θετική πρακτική ορισμού ενός χαρακτηριστικού. Η αιτία είναι ότι ο παρατηρούμενος θώκος ενός είδους αντανακλά τη σύνθετη απόκρισή του σε έναν συνδυασμό αβιοτικών και βιοτικών παραγόντων και μπορεί να περιλαμβάνει περιπτώσεις διευκόλυνσης μεταξύ ειδών, που διευρύνουν τον θώκο των ειδών ή περιπτώσεις ανταγωνισμού που τον περιορίζουν. Για τον λόγο αυτό, αποθαρρύνουμε τη χρήση του όρου «χαρακτηριστικά» όταν αναφερόμαστε σε προτίμηση ενδιαιτήματος, αφού η προτίμηση ενδιαιτήματος είναι γνώρισμα ενός πληθυσμού ή είδους, που καθορίζεται από την παρατηρούμενη κατανομή των ειδών, και όχι ένα ατομικό χαρακτηριστικό, και επομένως δεν οδηγεί σε επιλογή σχετική με την αρμοστικότητα του ατόμου. Επιπλέον, και δεδομένης της κυκλικής συλλογιστικής, το ερώτημα ποια λειτουργικά χαρακτηριστικά καθορίζουν την κατανομή των ειδών κατά μήκος διαβαθμίσεων (Κεφάλαιο 4) δεν μπορεί να απαντηθεί χρησιμοποιώντας προτιμήσεις ενδιαιτήματος που προκύπτουν από την παρατηρούμενη κατανομή των ειδών.

Στο σημείο αυτό είναι απαραίτητη μία επιπλέον σημείωση. Τα υπάρχοντα πρωτόκολλα χαρακτηριστικών συνηγορούν υπέρ της μέτρησης ατόμων κάτω από βέλτιστες περιβαλλοντικές συνθήκες, π.χ. φύλλα σε περιβάλλοντα πλήρους ηλιοφάνειας (βλ. Cornelissen κ.ά. 2003), ή ποσοστό απώλειας νερού των ζώων μετά τον εγκλιματισμό και υπό τυποποιημένες συνθήκες (Moretti κ.ά. 2017), καθώς επίσης και υπέρ μετρήσεων πεδίου οι οποίες απαιτούν την καταγραφή πληροφοριών που περιγράφουν το περιβάλλον στο οποίο πραγματοποιήθηκαν οι μετρήσεις (Garnier κ.ά. 2016). Ο συγκεκριμένος τυποποιημένος τρόπος μέτρησης των χαρακτηριστικών είναι σημαντικός για να είναι δυνατή η σύγκριση των τιμών τους μεταξύ ειδών ή οργανισμών. Για παράδειγμα, αν θέλουμε να συγκρίνουμε τιμές χαρακτηριστικών μεταξύ διαφορετικών ειδών, θα πρέπει να συγκρίνουμε παρόμοιους τύπους οργανισμών, π.χ. ώριμα άτομα που αναπτύσσονται σε καλές συνθήκες (λόγου χάρη, αλλά όχι απαραίτητα, στις συνθήκες εκείνες στις οποίες το είδος αναπτύσσεται ικανοποιητικά). Ως εκ τούτου, όταν μετράμε τέτοια χαρακτηριστικά, το πράττουμε πάντα σε ένα συγκεκριμένο «περιβάλλον», κάτι που, συνεπώς, προϋποθέτει κάποιο είδος αναφοράς στις αβιοτικές συνθήκες. Ωστόσο, τα χαρακτηριστικά αυτά είναι αληθινά όταν μπορούν να μετρηθούν σε επίπεδο ατόμου και καθίστανται λειτουργικά όταν, αφού τοποθετηθούν σε ένα οικολογικό πλαίσιο, σχετίζονται με την αρμοστικότητα του ατόμου (βλ. παραδείγματα παραπάνω, σχετικά με τις προσαρμογές στην ξηρασία και το ψύχος). Επομένως, και για να είμαστε απολύτως ακριβείς, η αναφορά στο περιβάλλον είναι εξαιρετικά σημαντική για τη μέτρηση των χαρακτηριστικών.

Όπως εξηγήθηκε και πιο πάνω, για να θεωρηθεί ένα χαρακτηριστικό «λειτουργικό», θα πρέπει να επηρεάζει, σε κάποιο βαθμό, την απόδοση του ατόμου. Η απόδοση ενός ατόμου εξαρτάται από τρεις ιδιότητες —τον ρυθμό αύξησης, την αναπαραγωγική εκροή και την επιβίωση— οι οποίες συνιστούν τις τρεις κύριες συνιστώσες της αρμοστικότητας (βλ. παρακάτω). Ο Violle και οι συνεργάτες του αποκαλούν αυτές τις ιδιότητες



ΕΙΚΟΝΑ 1.3 Το πλαίσιο του Arnold (1983), που συνδέει τα λειτουργικά χαρακτηριστικά με την αρμοστικότητα του ατόμου, γενικευμένο για όλους τους οργανισμούς για τους οποίους μορφολογικά, φαινολογικά, φυσιολογικά και συμπεριφορικά (ιδίως για τα ζώα) χαρακτηριστικά μπορούν να μετρηθούν σε επίπεδο ατόμου. Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά (από το 1 έως το κ), που μπορούν να επηρεάσουν άμεσα την απόδοση ενός είδους, δηλαδή την αύξηση, την αναπαραγωγή ή/και την επιβίωση, ονομάζονται χαρακτηριστικά απόδοσης. Τα χαρακτηριστικά απόδοσης των ατόμων επηρεάζουν τελικά την αρμοστικότητά τους. Συμπεριλαμβάνονται και τα υποκατάστατα χαρακτηριστικών (από το 1 έως το ι), δηλαδή τα χαρακτηριστικά που δεν συνδέονται άμεσα με τα χαρακτηριστικά απόδοσης, αλλά που συσχετίζονται με όσα λειτουργικά χαρακτηριστικά έχουν ισχυρότερη σχέση με τα χαρακτηριστικά απόδοσης. Σημειωτέον ότι δεν υπάρχει έντονη διαχωριστική γραμμή μεταξύ του τι είναι λειτουργικό χαρακτηριστικό και τι είναι υποκατάστατο λειτουργικού χαρακτηριστικού. Προσαρμογή από Violle κ.ά. (2007), με την άδεια της Wiley. © OIKOS. Δημοσιευμένο από την John Wiley & Sons Ltd.

χαρακτηριστικά απόδοσης (*performance traits*), ενώ η επίδραση των χαρακτηριστικών απόδοσης στην αρμοστικότητα ενίοτε ονομάζεται και *ελαστικότητα* (*elasticity*). (Adler κ.ά. 2014). Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, θα μπορούσε κανείς να υποστηρίξει ότι τα περισσότερα χαρακτηριστικά, αν όχι όλα, μπορούν άμεσα ή έμμεσα να επηρεάσουν την αρμοστικότητα ενός οργανισμού, τουλάχιστον κάτω από ορισμένες συνθήκες. Για παράδειγμα, στην περίπτωση των χερσαίων ισόποδων, τα μικρότερα άτομα χάνουν γρηγορότερα νερό όταν εκτίθενται σε συνθήκες ξηρασίας από ό,τι τα μεγάλα άτομα, καθιστώντας το μέγεθος σώματος (σε συνδυασμό με τον ρυθμό απώλειας νερού) λειτουργικό χαρακτηριστικό (Dias κ.ά. 2013a). Ενώ και τα δύο χαρακτηριστικά είναι λειτουργικά, δεδομένου ότι επηρεάζουν την αρμοστικότητα σε συνθήκες ξηρασίας, ο ρυθμός απώλειας νερού σχετίζεται πιο έντονα με την επιβίωση σε συνθήκες ξηρασίας συγκριτικά με το μέγεθος σώματος, καθιστώντας το μέγεθος του σώματος ένα «υποκατάστατο (proxy)» [συχνά αποκαλούμενο και ως *λειτουργικός δείκτης* (*functional marker*)] βλ. Garnier κ.ά. 2016] για το φυσιολογικό χαρακτηριστικό του ρυθμού απώλειας νερού. Επομένως, ορισμένα χαρακτηριστικά μπορεί να είναι περισσότερο «λειτουργικά» από άλλα (Εικόνα 1.3). Επιπλέον, στα ισόποδα, τα μικρότερα και τα μεγαλύτερα είδη διαφέρουν και ως προς τη μορφολογία του αναπνευστικού ιστού, καθιστώντας τη μορφολογία των πλεοποδικών πνευμόνων μια υποκατάστατη μεταβλητή για τον ρυθμό



ΕΙΚΟΝΑ 1.4 Αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών και φυτοφάγων οργανισμών. Παραδείγματα λειτουργιών των οργανισμών· στην προκειμένη περίπτωση, η αύξηση της προνύμφης των εντόμων και η επιβίωση των φυτών, και οι δύο οριζόμενες σε επίπεδο ατόμου. Η εικόνα δημιουργήθηκε από την Janine Mariën.

απώλειας νερού (ο οποίος σχετίζεται άμεσα με την ανοχή στην ξηρασία· Dias κ.ά. 2013a). Συχνά δεν έχουμε πληροφορίες για πιο σύνθετα χαρακτηριστικά, ή είναι πολύ δύσκολο ή κοπιαστικό να τα μετρήσουμε σε πολλά ή ακόμη και σε λιγοστά άτομα, και ως εκ τούτου δεν μπορούμε παρά να βασιζόμαστε σε διάφορα υποκατάστατα (Ackerly & Monson 2003). Τα τελευταία δύνανται να υποκαταστήσουν λειτουργικά χαρακτηριστικά που επηρεάζουν μεν άμεσα την απόδοση των ειδών, αλλά για τα οποία δεν υπάρχουν διαθέσιμα δεδομένα. Ωστόσο, ενώ η χρήση υποκατάστατων μεταβλητών μπορεί να μας παράσχει πολλές πληροφορίες, εντούτοις θα πρέπει να λάβουμε υπόψη ότι σχετίζονται ασθενέστερα με την απόδοση των ειδών και όχι με τα πιο ολοκληρωμένα λειτουργικά χαρακτηριστικά (Adler κ.ά. 2014). Έτσι, πριν από τη χρήση τους θα πρέπει να ελέγχεται η πραγματική τους συσχέτιση με το εκάστοτε λειτουργικό χαρακτηριστικό ή το χαρακτηριστικό απόδοσης που κάθε φορά μάς ενδιαφέρει (Rosado κ.ά. 2013). Σε κάθε περίπτωση, η αξία ενός χαρακτηριστικού ως λειτουργικού δείκτη της αρμοστικότητας εξαρτάται από το ερευνητικό ερώτημα, τους οργανισμούς μελέτης και το περιβαλλοντικό πλαίσιο.

Για να εκτιμηθεί ποια χαρακτηριστικά μπορούν να λειτουργήσουν ως υποκατάστατα της απόδοσης, ενδεχομένως να είναι απαραίτητο να μετρηθούν μεταβολές σε χαρακτηριστικά απόδοσης, δηλαδή να ποσοτικοποιηθεί άμεσα η επιβίωση, η αύξηση ή/και η αναπαραγωγή κατά μήκος περιβαλλοντικών διαβαθμίσεων (Εικόνες 1.3 & 1.4). Για παράδειγμα, όταν τα είδη εκτίθενται σε συνθήκες παγετού, η μεταβλητότητα της επιβίωσης (αριθμός των ατόμων που επιβιώνουν σε ορισμένη θερμοκρασία και μετά από ορισμένο χρόνο έκθεσης) μπορεί να οριστεί ως «οικολογική απόδοση» (Violle κ.ά. 2007). Όταν μετρηθούν σε πειράματα κάτω από τυποποιημένες συνθήκες, αυτές οι «αποδόσεις» μπορούν να συνδεθούν με απλά χαρακτηριστικά (προς αναζήτηση του καλύτερου δυνατού υποκατάστατου). Μια εναλλακτική λύση είναι η συσχέτιση τέτοιων αποδόσεων με κατανομές ειδών στη φύση. Αυτό έχει, επομένως, προοπτική υψηλής προγνωστικής ισχύος. Στο συγκεκριμένο παράδειγμα, η κατάταξη του ποσοστού επιβίωσης των ειδών κατά μήκος θερμοκρασιακών ή υψομετρικών διαβαθμίσεων θα μπορούσε να συγκριθεί με την κατάταξη των ειδών με βάση την ανοχή τους στον παγετό (η χαμηλότερη θερμοκρασία που μπορεί να ανεχθεί ένα είδος κάτω από τυποποιημένες συνθήκες). Η ανοχή στον παγετό σε ελεγχόμενες συνθήκες είναι, επομένως, ένα δυναμικά καλό υποκατάστατο της απόδοσης, εάν το χαρακτηριστικό αυτό παρουσιάζει ισχυρή συσχέτιση με την ευαισθησία στο ψύχος βάσει μετρήσεων επιβίωσης. Για τους λόγους αυτούς, ορισμένοι συγγραφείς (π.χ. Moretti κ.ά. 2017) θεωρούν τη μεταβλητότητα ενός χαρακτηριστικού απόδοσης σε τυποποιημένες συνθήκες ως ένα εν δυνάμει αυτόνομο λειτουργικό χαρακτηριστικό.

1.4 Χαρακτηριστικά απόκρισης και επίδρασης

Τα χαρακτηριστικά δεν επηρεάζουν μόνο την αρμοστικότητα των οργανισμών· ορισμένα εξ αυτών μπορούν να εξηγήσουν και την επίδραση των οργανισμών στο περιβάλλον, η οποία περιλαμβάνει διαφορετικές οικοσυστημικές διεργασίες (Κεφάλαιο 9) και άλλα τροφικά επίπεδα (Κεφάλαιο 10, Εικόνα 1.4). Για παράδειγμα, η αζωτοδέσμευση διευκολύνει την επιβίωση των φυτών σε εδάφη που είναι φτωχά σε άζωτο, αλλά με τον τρόπο αυτό αυξάνει επίσης και την περιεκτικότητα σε άζωτο στο οικοσύστημα, γεγονός που μπορεί να διευκολύνει την εγκατάσταση και την αύξηση της αρμοστικότητας ατόμων άλλων φυτικών ειδών. Λόγω αυτών των δύο διακριτών πτυχών των χαρακτηριστικών, τα τελευταία έχουν ταξινομηθεί περαιτέρω σε *χαρακτηριστικά απόκρισης* και *χαρακτηριστικά επίδρασης* (Lavorel & Garnier 2002· Εικόνα. 1.5). Παρακάτω εξηγούμε τη σημαντική διάκριση μεταξύ αυτών των δύο τύπων, μαζί με ορισμένες σημαντικές εκτιμήσεις.

Χαρακτηριστικά απόκρισης (response traits) είναι εκείνα που επιτρέπουν στους οργανισμούς να αντιμετωπίσουν μια συγκεκριμένη καταπόνηση, δηλαδή να είναι σε θέση να επιβιώσουν, να αυξηθούν και να αναπαραχθούν κάτω από το υφιστάμενο επίπεδο καταπόνησης ή κάτω από διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες (τόσο βιοτικών όσο



ΕΙΚΟΝΑ 1.5 Παράδειγμα χαρακτηριστικών απόκρισης και επίδρασης. Η βόσκηση προκαλεί τον σχηματισμό φυτικών δευτερογενών ενώσεων (χαρακτηριστικό απόκρισης) που αυξάνουν την αμνοστικότητα (επιβίωση ή μη) του φυτού. Η παρουσία φυτικών δευτερογενών ενώσεων στη στρωμνή, δηλαδή η επίδραση των φρέσκων φύλλων μετά τον θάνατό τους, επηρεάζει τη γευστικότητα της στρωμνής για τους θρυμματοφάγους οργανισμούς. Στη συγκεκριμένη περίπτωση, οι δευτερογενείς ενώσεις των φυτών αποτελούν ταυτόχρονα τόσο χαρακτηριστικό απόκρισης όσο και χαρακτηριστικό επίδρασης. Η εικόνα δημιουργήθηκε από τον Luís Gustavo Barretto.

και αβιοτικών παραγόντων). Για παράδειγμα, αν μικρότερα φυτά ή φυτά με δευτερογενείς ενώσεις, που τα καθιστούν δύσγευστα, μπορούν να επιβιώσουν καλύτερα σε λιβάδια τα οποία υφίστανται βόσκηση, το ύψος των φυτών και η παρουσία δευτερογενών ενώσεων αποτελούν, υπ' αυτήν την έννοια, σημαντικά χαρακτηριστικά απόκρισης κατά μήκος μιας διαβάθμισης έντασης βόσκησης. Ή, στην περίπτωση ενός επεισοδίου ακραία υψηλών θερμοκρασιών, το κρίσιμο ανώτερο θερμοκό όριο (critical upper thermal limit, CT_{max}) ενός είδους καθορίζει αν το τελευταίο μπορεί να αντιμετωπίσει ακραία υψηλές θερμοκρασίες, ελέγχοντας αν το συγκεκριμένο είδος (ή άτομο) θα επιβιώσει ή όχι όταν εκτεθεί σε συνθήκες θερμικής καταπόνησης. Προφανώς, τα είδη διαφέρουν ως προς το CT_{max} (Franken κ.ά. 2018): έτσι, εκείνα που παρουσιάζουν χαμηλές τιμές είναι περισσότερο ευαίσθητα στους καύσωνες σε σύγκριση με όσα έχουν υψηλές τιμές. Στην περίπτωση που εκδηλωθεί ένας ισχυρός καύσωνας, η μέση τιμή του CT_{max} της βιοκοινότητας θα μετατοπιστεί προς μια υψηλότερη τιμή, καθώς τα είδη με χαμηλό CT_{max} θα «αποκλειστούν» (βλ. Κεφάλαιο 4), ενώ τα είδη με υψηλό CT_{max} θα επιβιώσουν. Αυτό

σημαίνει ότι, αν γνωρίζουμε τις τιμές CT_{max} των μελών της βιοκοινότητας, ή τουλάχιστον των (υπο)κυρίαρχων ειδών, θα πρέπει να είμαστε σε θέση να προβλέψουμε ποια είδη θα κινδυνεύουν όταν εκτεθούν σε ένα κύμα καύσωνα — κατ' αυτόν τον τρόπο, το CT_{max} μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την πρόβλεψη της απόκρισης της βιοκοινότητας. Είναι σημαντικό να σημειωθεί ότι ένα λειτουργικό χαρακτηριστικό είναι, εξ ορισμού, ένα χαρακτηριστικό απόκρισης, αλλά το αντίστροφο δεν αληθεύει κατ' ανάγκη. Κάθε χαρακτηριστικό που μεταβάλλεται ως απόκριση σε μια συγκεκριμένη καταπόνηση μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως μέσο πρόβλεψης, ακόμη και ως υποκατάστατο λειτουργικών χαρακτηριστικών. Ωστόσο, θα πρέπει, όταν είναι δυνατόν, να επιδιώκεται η επιλογή λειτουργικών χαρακτηριστικών και όχι υποκατάστατων χαρακτηριστικών, διότι τα πρώτα παρέχουν μια αιτιολογική μηχανιστική σύνδεση με τα επίπεδα καταπόνησης.

Χαρακτηριστικά επίδρασης (effect traits) ονομάζονται τα χαρακτηριστικά που επιδρούν είτε επάνω σε άλλα τροφικά επίπεδα, όπως στην περίπτωση των αλληλεπιδράσεων θηρευτή-θηράματος ή των σχέσεων αμοιβαιότητας, είτε σε οικολογικές διεργασίες, όπως ο κύκλος των θρεπτικών, η επικονίαση ή η πρωτογενής παραγωγικότητα (Lavorel & Garnier 2002). Ουσιαστικά, οποιοδήποτε χαρακτηριστικό μπορεί να λειτουργήσει ως χαρακτηριστικό επίδρασης, εφόσον επηρεάζει σημαντικά ένα άλλο είδος ή μια οικοσυστημική διεργασία ενδιαφέροντος. Ως παράδειγμα, ας εξετάσουμε μια σημαντική διεργασία του εδάφους: την αποικοδόμηση της στρωμνής, η οποία αποτελεί βασική διεργασία για την ανακύκλωση θρεπτικών στα οικοσυστήματα. Μακρο-θρυματοφάγοι οργανισμοί, όπως οι τερμίτες, τα ισόποδα και τα μυριάποδα, επηρεάζουν την ταχύτητα αποικοδόμησης της στρωμνής. Έτσι, ο ρυθμός κατανάλωσης των χερσαίων ισόποδων που τρέφονται με στρωμνή θα επηρεάσει τον ρυθμό αποικοδόμησης της τελευταίας (Hättenschwiler & Gasser 2005), διότι τα είδη με υψηλό ρυθμό κατανάλωσης προσλαμβάνουν περισσότερη στρωμνή, γενικά παράγουν περισσότερα περιττώματα και, μέσω του θρυμματισμού της στρωμνής, αυξάνουν τη συνολική επιφάνειά της, με αποτέλεσμα να βοηθούν τα μικρόβια που αποτελούν τους βασικούς αποικοδομητές της. Το σύνολο αυτών των συνδυασμένων δράσεων των μακρο-θρυματοφάγων οργανισμών και των μικροβίων οδηγούν σε υψηλό επίπεδο αποικοδόμησης της στρωμνής. Αν ο μέσος ρυθμός κατανάλωσης στη βιοκοινότητα μετατοπιστεί προς υψηλότερες τιμές επειδή υπάρχουν περισσότερα είδη (ή άτομα!) με υψηλό ρυθμό κατανάλωσης, η αποικοδόμηση της στρωμνής θα αυξηθεί. Τούτο σημαίνει ότι μια ενδεχόμενη μετατόπιση ως προς τη σύνθεση των ειδών της βιοκοινότητας, άρα και μια μεταβολή στη μέση τιμή του χαρακτηριστικού επίδρασης στη βιοκοινότητα, έχει συνέπειες για τις οικοσυστημικές διεργασίες, είτε έμμεσα διά της επίδρασης στο επόμενο τροφικό επίπεδο είτε άμεσα, καθώς επηρεάζει τους ίδιους τους ρυθμούς των διεργασιών. Ως εκ τούτου, η κατανάλωση της στρωμνής αποτελεί κύριο χαρακτηριστικό επίδρασης και οι πληροφορίες σχετικά με τις τιμές των χαρακτηριστικών των ειδών της βιοκοινότητας μπορούν να χρησιμοποιηθούν για να προβλεφθεί προς ποια κατεύθυνση θα αλλάξει μια οικοσυστημική διεργασία κατά μήκος κάποιας περιβαλλοντικής διαβάθμισης.

Όλα τα χαρακτηριστικά που έχουν επίδραση στο οικοσύστημα δεν μεταφράζονται απαραίτητα σε θετικές επιδράσεις στην απόδοση ή την αρμοστικότητα των ειδών, ιδίως στα ζώα. Ισχύει και το αντίθετο: δεν επηρεάζουν όλα τα λειτουργικά χαρακτηριστικά (χαρακτηριστικά που επηρεάζουν την αρμοστικότητα) τις οικοσυστημικές λειτουργίες. Έτσι, ούτε όλα τα χαρακτηριστικά απόκρισης είναι ταυτόχρονα και χαρακτηριστικά επίδρασης, ούτε και το αντίστροφο, παρ' ότι στην πράξη τα πράγματα δεν είναι ποτέ άσπρα ή μαύρα. Για παράδειγμα, ενώ ο ρυθμός απώλειας νερού ενός ζώου επηρεάζει την αρμοστικότητά του σε ένα περιβάλλον με μεταβαλλόμενες συνθήκες εδαφικής υγρασίας, δεν μεταβάλλει τις οικοσυστημικές διεργασίες (για παράδειγμα, την αποικοδόμηση της στρωμνής και την ανοργανοποίηση των θρεπτικών). Ωστόσο, ο ρυθμός κατανάλωσης της στρωμνής επηρεάζει την αποικοδόμηση (δηλαδή δρα ως χαρακτηριστικό επίδρασης), χωρίς όμως να βοηθά τους θρυμματοφάγους οργανισμούς να αντεπεξέλθουν σε συνθήκες ξηρασίας (δηλαδή δεν αποτελεί χαρακτηριστικό απόκρισης) ή σε άλλες καταστάσεις καταπόνησης. Παρ' όλα αυτά, ορισμένα χαρακτηριστικά επηρεάζουν την αρμοστικότητα και μπορούν επίσης να έχουν επίδραση και στις οικοσυστημικές διεργασίες, αν και η τελευταία αυτή πτυχή δεν αποτελεί μέρος του επίσημου ορισμού των λειτουργικών χαρακτηριστικών. Εντούτοις, αναγνωρίζουμε ότι ορισμένοι συγγραφείς περιλαμβάνουν την πτυχή της επίδρασης των ειδών στον ορισμό του λειτουργικού χαρακτηριστικού, το οποίο, από εννοιολογική άποψη, θεωρούμε ότι θα μπορούσε να αποφευχθεί. Στην πραγματικότητα, τα χαρακτηριστικά που διαθέτει ένας οργανισμός μπορούν να επιδρούν σε διάφορες οικοσυστημικές διεργασίες και συναφείς οικοσυστημικές υπηρεσίες (de Bello κ.ά. 2010a· Κεφάλαιο 9). Στη συγκεκριμένη περίπτωση, ένα λειτουργικό χαρακτηριστικό έχει πράγματι επίδραση και στο οικοσύστημα. Για του λόγου το αληθές, αρκετά λειτουργικά χαρακτηριστικά των φυτών, για τα οποία έχει αποδειχθεί ότι επιτρέπουν στα είδη να αποκρίνονται στις διάφορες περιβαλλοντικές αλλαγές [όπως αυτά που αφορούν την ανακύκλωση των στοιχείων (άνθρακα, θρεπτικών, νερού), π.χ. η περιεκτικότητα των φύλλων σε άζωτο, η περιεχόμενη ξηρή μάζα φύλλου κ.λπ.], επηρεάζουν επίσης το οικοσύστημα (π.χ. την καθαρή πρωτογενή παραγωγικότητα· Bello κ.ά. 2010a). Επομένως, τα χαρακτηριστικά αυτά είναι ταυτόχρονα χαρακτηριστικά απόκρισης και επίδρασης (Suding κ.ά. 2008). Ωστόσο, σε καμία περίπτωση δεν μπορεί να θεωρηθεί δεδομένο ότι όλα τα λειτουργικά χαρακτηριστικά δρουν ταυτόχρονα και ως χαρακτηριστικά επίδρασης· κάτι τέτοιο θα μπορούσε να λεχθεί μετά από κατάλληλο έλεγχο. Εξαιρετικά σημαντικό, όμως, είναι το στοιχείο ότι η δυναμική σύνδεση μεταξύ χαρακτηριστικών απόκρισης και επίδρασης στους οργανισμούς είναι θεμελιώδους σημασίας για μια σειρά εφαρμογών της λειτουργικής οικολογίας (Lavorel & Garnier 2002· Lavorel κ.ά. 2013). Περισσότερες λεπτομέρειες σχετικά με τα χαρακτηριστικά απόκρισης και επίδρασης και τις μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις παρουσιάζονται στα Κεφάλαια 4 και 9, αντίστοιχα, ενώ ανάλογες πτυχές σε ένα πολυτροφικό πλαίσιο είναι διαθέσιμες στο Κεφάλαιο 10. Για μια φυλογενετική προσέγγιση σχετικά με τα χαρακτηριστικά απόκρισης και επίδρασης ανατρέξτε στο Κεφάλαιο 8.

1.5 Ανοιχτές προκλήσεις

Ενώ η βάση του ορισμού των λειτουργικών χαρακτηριστικών περιλαμβάνει μία σύνδεση με την αρμοστικότητα των ειδών, ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι ελάχιστες μελέτες έχουν αξιολογήσει τον βαθμό στον οποίο τα διάφορα μεμονωμένα χαρακτηριστικά, καθώς και οι μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις, επηρεάζουν την αρμοστικότητα των ατόμων (Adler κ.ά. 2014· για μια ανασκόπηση σχετική με την εδαφική πανίδα, βλ. Ellers κ.ά. 2018· Pistón κ.ά. 2019). Έτσι, συχνά θεωρείται δεδομένο ότι πολλά χαρακτηριστικά είναι «λειτουργικά», χωρίς όμως συχνά αυτό να ελέγχεται ενδελεχώς (Ackerly & Monson 2003). Όσον αφορά την ορθή χρήση του όρου «λειτουργικό χαρακτηριστικό», μόνο όταν η σύνδεση (άμεση ή έμμεση, όταν πρόκειται για υποκατάστατα· Εικόνα 1.3) μεταξύ ενός συγκεκριμένου χαρακτηριστικού και της απόδοσης ενός ατόμου είναι γνωστή, ή έχει ελεγχθεί, μπορεί κανείς να τον χρησιμοποιήσει με βεβαιότητα. Σε όλες τις άλλες περιπτώσεις, προτείνουμε να αναφέρεται ο γενικός όρος «χαρακτηριστικό» ή να αναγνωρίζεται η παραδοχή ότι ένα συγκεκριμένο χαρακτηριστικό συνιστά υποκατάστατο ενός λειτουργικού χαρακτηριστικού.

Μία εκκρεμής πρόκληση στη λειτουργική οικολογία είναι η επιλογή και η κατάλληλη επικύρωση των συνδυασμών των χαρακτηριστικών που επηρεάζουν την αρμοστικότητα των ειδών. Είναι πιθανό τα χαρακτηριστικά να μην επηρεάζουν τις συνιστώσες της αρμοστικότητας μεμονωμένα, αλλά μόνο σε συνδυασμό (Εικόνα. 1.3). Για πολλούς οργανισμούς, μάλιστα, υπάρχουν κατευθυντήριες γραμμές ως προς τα χαρακτηριστικά στα οποία μπορεί να δοθεί προτεραιότητα (Κεφάλαιο 2). Μια σημαντική κατεύθυνση για περαιτέρω έρευνα είναι η αναζήτηση αλληλεπιδράσεων, καθώς και συνδυασμών, μεταξύ διαφόρων χαρακτηριστικών κατά τον καθορισμό των συνιστωσών της αρμοστικότητας (Pistón κ.ά. 2019). Επιπλέον, είναι πιθανό διαφορετικοί συνδυασμοί χαρακτηριστικών να οδηγήσουν σε παρόμοια επίπεδα αρμοστικότητας των οργανισμών σε συγκεκριμένο περιβάλλον — οι λεγόμενοι εναλλακτικοί σχεδιασμοί (Dias κ.ά. 2020). Για παράδειγμα, σε ξηρές περιοχές μπορούν να συνυπάρχουν διαφορετικοί τύποι φυτικών ειδών (Εικόνα. 2.4), συμπεριλαμβανομένων θάμνων, παχύφυτων και εφήμερων ειδών, ο καθένας με διαφορετικό συνδυασμό χαρακτηριστικών. Η συνεκτίμηση αυτών των επιδράσεων με κατάλληλα στατιστικά εργαλεία αποτελεί μια σημαντική τρέχουσα επιστημονική πρόκληση (Pistón κ.ά. 2019).

Είναι επίσης σημαντικό να σημειωθεί ότι η υπόθεση της σύνδεσης μεταξύ χαρακτηριστικών και απόδοσης, είτε άμεσα είτε έμμεσα δι' ενός μεμονωμένου χαρακτηριστικού ή ενός συνδυασμού χαρακτηριστικών, αντανακλά τη γενική φιλοσοφία της συγκριτικής λειτουργικής οικολογίας (Shipley κ.ά. 2016). Το εν λόγω ερευνητικό πεδίο γεννήθηκε από την παραδοχή ότι είναι ηράκλειο έργο να γνωρίζει κανείς την απόδοση κάθε μεμονωμένου είδους για το πλήθος των περιβαλλοντικών συνθηκών στις οποίες αυτό εμφανίζεται, και ότι, ιδανικά, είναι δυνατόν να μετρήσει ένα ή έστω λίγα γνωρίσματα (λειτουργικά χαρακτηριστικά ή τα υποκατάστατά τους) που μπορούν να συμβάλουν

στην πρόβλεψη της απόδοσης άλλων ειδών με παρόμοιες τιμές χαρακτηριστικών. Ως εκ τούτου, είναι πολύ δύσκολο να μετρήσουμε, για παράδειγμα, την απόδοση του συνόλου των αγγειόφυτων στη Γη. Αλλά, ιδανικά, αν επικυρώσουμε τη σχέση μεταξύ λειτουργικών χαρακτηριστικών και απόδοσης για ορισμένα μόνο είδη, τότε μπορούμε να προβλέψουμε διάφορες συνιστώσες της απόδοσης άλλων ειδών, με βάση αποκλειστικά και μόνο τα χαρακτηριστικά τους. Όπως θα δούμε στη συνέχεια του βιβλίου μας, παρ' ότι στην πραγματικότητα απέχουμε ακόμα πολύ από την επίτευξη αυτού του ιδανικού στόχου, εντούτοις ελπίζουμε να δείξουμε ότι εντέλει η προσπάθεια αξίζει τον κόπο.

Ο τρόπος μέτρησης των λειτουργικών χαρακτηριστικών σε διαφορετικούς τύπους οργανισμών αποτελεί ένα άλλο ανοικτό θέμα. Στις περιπτώσεις πολλών ταξινομικών βαθμίδων, τροφικών επιπέδων ή άλλων επιπέδων συνάθροισης, κάποιος μπορεί να αντιμετωπίσει το πρόβλημα ότι ορισμένα χαρακτηριστικά δεν μπορούν εύκολα να μετρηθούν σε άτομα ή στο σύνολο των μελών της βιοκοινότητας ή, έστω, να εκφραστούν στην ίδια μονάδα. Για παράδειγμα, η αποικοδόμηση της στρωμνής πραγματοποιείται από ένα μεγάλο φάσμα ειδών, από βακτήρια και μύκητες έως νηματώδεις, κολλέμβολα και μακρο-θρυμματοφάγους οργανισμούς. Στα περισσότερα ασπόνδυλα, το μέγεθος του σώματος σχετίζεται με τον ρυθμό κατανάλωσης, ο οποίος επηρεάζει την αποικοδόμηση της στρωμνής. Αυτό το χαρακτηριστικό είναι εύκολο να μετρηθεί στα περισσότερα αρθρόποδα, αλλά πώς, άραγε, μπορεί να υπολογιστεί το μέγεθος του σώματος ενός είδους μύκητα; Αντίστοιχα, η μορφολογία των στοματικών μορίων μπορεί να είναι ένα χαρακτηριστικό που σχετίζεται με τη μεταβλητότητα του ρυθμού κατανάλωσης των διαφορετικών τάξεων, αλλά τα στοματικά μόρια των γεωσκωλήκων παρουσιάζουν τόσο διαφορετική κατασκευή από εκείνα των ισοπόδων ή των μυριάποδων, ώστε τελικά είναι πολύ δύσκολο να βρεθεί μια κοινή μονάδα έκφρασης για ένα χαρακτηριστικό που υφίσταται σε όλες τις ταξινομικές βαθμίδες. Κατά παρόμοιο τρόπο, στα μεγάλα αρθρόποδα, τα φυσιολογικά χαρακτηριστικά, π.χ. αυτά που σχετίζονται με την ανοχή στις περιβαλλοντικές συνθήκες, μπορούν να ποσοτικοποιηθούν σχετικά εύκολα, αλλά αυτό δεν συμβαίνει σε ομάδες ειδών με πολύ μικρά μεγέθη σώματος, όπως είναι οι νηματώδεις. Καθώς τασσόμαστε υπέρ της υιοθέτησης τυποποιημένων πρωτοκόλλων για τη μέτρηση των χαρακτηριστικών (Κεφάλαιο 2), η ποσοτικοποίηση των διαφορών στα χαρακτηριστικά μεταξύ των οργανισμών θα πρέπει να προσεγγίζεται με ιδιαίτερη προσοχή (Κεφάλαιο 3).

Τέλος, μία από τις πιο κρίσιμες προκλήσεις που αντιμετωπίζουμε ως επιστήμονες της οικολογίας είναι η πρόβλεψη του τρόπου με τον οποίο η περιβαλλοντική αλλαγή επηρεάζει τις διάφορες οικοσυστημικές διεργασίες μέσω των αλλαγών που συντελούνται στη σύνθεση των βιοκοινοτήτων. Έτσι λοιπόν τίθεται το ερώτημα: μπορούμε, άραγε, να προβλέψουμε τις μεταβολές στη σύσταση της βιοκοινότητας μέσα από τα λειτουργικά χαρακτηριστικά που σχετίζονται με τις καταπονήσεις τις οποίες υφίστανται τα συνιστάμενα είδη της (Κεφάλαια 4 & 7); Και αν γνωρίζουμε μέσω ποιου χαρακτηριστικού μια βιοκοινότητα επιδρά σε μια συγκεκριμένη οικοσυστημική διεργασία

και έχουμε πληροφορίες για το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό από όλα τα μέλη της βιοκοινότητας, μπορούμε τότε να προβλέψουμε τις συνέπειες που θα έχει μια αλλαγή στη σύνθεση της βιοκοινότητας επάνω σε κάποια συγκεκριμένη οικοσυστημική διεργασία (Κεφάλαιο 9); Οι Lavorel & Garnier (2002) δημοσίευσαν μια θεμελιώδη εργασία στην οποία εισήγαγαν ένα πλαίσιο χαρακτηριστικών απόκρισης-επίδρασης που μπορεί να παρέχει απαντήσεις στα παραπάνω ερωτήματα. Κεντρική θέση στο πλαίσιο χαρακτηριστικών απόκρισης-επίδρασης κατέχει η άποψη ότι θα μπορούσαμε να προβλέψουμε πώς αλλάζουν οι οικοσυστημικές λειτουργίες υπό συνθήκες μιας συγκεκριμένης περιβαλλοντικής καταπόνησης, αν ήμασταν σε θέση να προσδιορίσουμε αφενός την ομάδα των ειδών που, μέσω συγκεκριμένων χαρακτηριστικών, ρυθμίζει ή ελέγχει τη συγκεκριμένη διεργασία και αφετέρου τα ίδια τα χαρακτηριστικά που καθιστούν τα είδη ανθεκτικά σε μια ορισμένη συνθήκη καταπόνησης (Lavorel κ.ά. 2013). Στα διάφορα κεφάλαια του παρόντος βιβλίου προσπαθούμε να παρουσιάσουμε τόσο τις προαναφερθείσες όσο και μια σειρά άλλων πτυχών της λειτουργικής οικολογίας, και να περιγράψουμε στους επιστήμονες οικολόγους τις διάφορες πιθανές χρήσεις τους, καθώς και τα υπάρχοντα εργαλεία για την ενσωμάτωσή τους σε πλήθος ερευνητικών προσεγγίσεων.

Τελικές διαπιστώσεις

- Τις τελευταίες δεκαετίες το επίκεντρο της οικολογικής έρευνας έχει μετατοπιστεί από τη σύνθεση και τον πλούτο των ειδών στα λειτουργικά χαρακτηριστικά τους.
- Λειτουργικά χαρακτηριστικά είναι οποιαδήποτε χαρακτηριστικά των οργανισμών τα οποία είναι μετρήσιμα σε επίπεδο ατόμου και επηρεάζουν την αρμοστικότητα τους. Αυτά ονομάζονται «χαρακτηριστικά απόκρισης». Ταυτόχρονα, ορισμένα χαρακτηριστικά έχουν σημαντική επίδραση στις οικοσυστημικές λειτουργίες ή σε άλλα τροφικά επίπεδα, ανεξάρτητα από το αν επηρεάζουν ή όχι την αρμοστικότητα. Αυτά ονομάζονται «χαρακτηριστικά επίδρασης».
- Δεν διαθέτουμε μελέτες που να επιβεβαιώνουν ποια χαρακτηριστικά —ή ποιοι συνδυασμοί τους— είναι λειτουργικά, δηλαδή ποια χαρακτηριστικά και σε ποιον βαθμό επηρεάζουν την αρμοστικότητα των ειδών στους διάφορους τύπους ενδαιτημάτων.
- Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά μπορούν να ενισχύσουν την ικανότητά μας να παρέχουμε μηχανιστική αντίληψη των παρατηρούμενων οικολογικών προτύπων στο πεδίο· επίσης, μπορεί να συμβάλουν στη γενίκευση αυτών των προτύπων σε διάφορα είδη και οικοσυστήματα.