

ΔΑΣΟΣ ΚΑΙ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ (ΔΑΣΙΚΗ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ)

Γενικότερες, ορισμοί

Το περιβάλλον μέσα στο οποίο αναπτύσσεται το δάσος εκτείνεται σ' έναν σχετικά περιορισμένο ζωτικό χώρο. Ο χώρος αυτός βρίσκεται κατά ένα μέρος μέσα στο έδαφος και κατά ένα άλλο μέρος μέσα στην ατμόσφαιρα που περιβάλλει το έδαφος. Ο ζωτικός χώρος που βρίσκεται μέσα στο έδαφος, «ο υπόγειος ζωτικός χώρος», καθορίζεται από το βάθος του ριζικού συστήματος ενώ ο ζωτικός χώρος που βρίσκεται μέσα στην ατμόσφαιρα, «ο υπέργειος ζωτικός χώρος» ή «το υπέργειο περιβάλλον», καθορίζεται από το ύψος των υψηλότερων δένδρων του δάσους.

Ανάμεσα στους παράγοντες που συνθέτουν το περιβάλλον και στα δένδρα καθώς και στους πληθυσμούς που συνθέτουν το δάσος δημιουργούνται απειράριθμες σχέσεις αλληλεπίδρασης και αλληλοεξάρτησης. Ο κλάδος της επιστήμης που ασχολείται με την επίδραση του περιβάλλοντος πάνω στα δασοπονικά είδη (δασικά δένδρα) και στο δάσος ως σύνολο ονομάζεται **δασική οικολογία**. Ο σχετικά νέος αυτός κλάδος, που βρίσκεται ακόμα στο στάδιο της εξέλιξης και που τα όριά του δεν έχουν αποφημισθεί πλήρως, μπορεί να θεωρηθεί σαν μέρος της οικολογικής φυτοκοινωνιολογίας. Σ' ό,τι αφορά το περιεχόμενο και την έννοια της οικολογίας γενικότερα έχουν δοθεί κατά καιρούς διάφοροι ορισμοί και ερμηνείες.

Ο γερμανός Haeckel (1866) που πρώτος διατύπωσε τον όρο οικολογία εννοούσε την **επιστήμη που ασχολείται με τις σχέσεις των ζωντανών όντων μεταξύ τους και με τους παράγοντες του περιβάλλοντος**. Ο Gibson (1973) θεωρεί ότι η οικολογία είναι μια **συμβιολογική επιστήμη που ασχολείται με τις αλληλοεπιδράσεις και αλληλοεξαρτήσεις των ζωντανών όντων με το περιβάλλον τους και μεταξύ τους**. Κατά τον Odum¹ (1971) **οικολογία είναι η επιστήμη που ασχολείται με την ανάλυση των οικοσυστημάτων**. Ο Slogren (1978) καθορίζει σαν αντικείμενο της οικολογίας τα ακόλουθα επίπεδα οργάνωσης: 1. **Τους πληθυσμούς**, συστήματα ατόμων από το ίδιο είδος, τα οποία έχουν κοινές κληρονομικές ιδιότητες και αναπτύσσονται στο αυτό περιβάλλον. 2. **Βιοκοινότητες**, συστήματα πληθυσμών που αναπτύσσονται μαζί στον ίδιο βιότοπο και 3. **Τα οικοσυστήματα** στα οποία εντάσσονται η βιοκοινότητα και ο βιότοπος και τα οποία αποτελούν ένα ετερογενές σύστημα από πληθυσμούς φυτών και ζώων και από αβιοτικές προδυνάμεις (έδαφος, αέρας, νερό).

Όλοι αυτοί οι ορισμοί δεν απέχουν πολύ μεταξύ τους. Για μας, σ' ό,τι αφορά τη **δασική οικολογία** μπορούμε να διατυπώσουμε το περιεχόμενό της ως εξής: **Δασική οικολογία είναι ο κλάδος της βασικής επιστήμης και τεχνικής που ασχολείται με την ανάλυση και σπουδή των δασικών οικοσυστημάτων σαν βάση για την ενδίκηση ορθολογικής δασοπονίας**.

Όπως αναφέρθηκε στην εισαγωγή, η ενδίκηση της δασοπονίας κατευθύνεται από δύο αρχές. Από την **οικολογική αρχή**, σύμφωνα με την οποία τα δάση πρέπει να χειρίζονται κατά τέτοιο τρόπο ώστε να διατηρούν μια υψηλή οικολογική ισορροπία και σταθερότητα και από την **τεχνο-οικονομική αρχή** σύμφωνα με την οποία τα δάση πρέπει να χειρίζονται με τέτοιο τρόπο ώστε να αποδίδουν το μέγιστο δυνατό οικονομικό αποτέλεσμα.

Μια αυστηρή μονομερής προσκόλληση στη μια από τις δύο αυτές αρχές έχει σαν αποτέλεσμα τη μείωση του οικονομικού αποτελέσματος ή τη διατάραξη της οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας. Γι' αυτό η αλήθεια βρίσκεται κάπου στο μέσον. Από οικολογικής πλευράς πρέπει να αποσκοπούμε στη μέγιστη δυνατή οικολογική ισορροπία και σταθερότητα με σύγχρονη επιδίωξη του μέγιστου δυνατού οικονομικού αποτελέσματος και από οικονομικής πλευράς την επιδίωξη του μέγιστου δυνατού οικονομικού αποτελέσματος μέσα στα όρια που επιτρέπουν την εξασφάλιση μιας υψηλής οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας.

Υποδιαίρεση της δασικής οικολογίας.

Για μια καλύτερη κατανόηση των νόμων που διέπουν την ζωή των δασικών δένδρων (σαν οργανισμών ή πληθυσμών) και του δάσους στο σύνολο

1. Ο Odum (1971) διακρίνει τα εξής επίπεδα οργάνωσης:

βιοτικά στοιχεία	Γενεθιο-Κύτταρο-Όργανο-Οργανισμοί-Πληθυσμοί-Κοινότητες			
αβιοτικά στοιχεία	Ύλη	Ενέργεια		
βιοσυστήματα	Γενετικό σύστημα	Κυτταρικά συστήματα	Συστήματα οργάνων	Συστήματα οργανισμών
			Σύστημα πληθυσμών	Σύστημα οικοσυστημάτων (κατά)

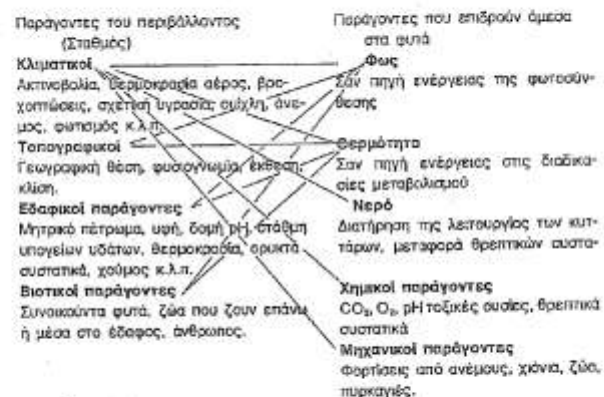
¹ Η οικολογία ασχολείται με τα συστήματα του βεξίου μέρους του σφαιρικού δαχτύλου των οργανισμών μέχρι τα οικοσυστήματα.

λό του (σαν οικοσύστημα) διακρίνεται η δασική οικολογία σε αυτοοικολογία που ασχολείται με τις σχέσεις ανάμεσα στα άτομα ή στα είδη των δασικών δένδρων με τους παράγοντες του περιβάλλοντος, στην συνoικολογία που ασχολείται με τις σχέσεις ανάμεσα στους πληθυσμούς των διαφόρων ειδών και των οικοσυστημάτων στο σύνολό τους με τους παράγοντες του περιβάλλοντος και τέλος στην οικολογία της αύξησης που ασχολείται με τους νόμους που διέπουν την ανάπτυξη και αύξηση των δασικών δένδρων σε σχέση με τους παράγοντες του περιβάλλοντος και τον χρόνο. Το τελευταίο αποτελεί επίσης αντικείμενο της δασικής αποδοτικής.

ΔΑΣΙΚΗ ΑΥΤΟΟΙΚΟΛΟΓΙΑ

Ένα από τα βασικά αντικείμενα της οικολογικής έρευνας, οι θεμελιώδεις μονάδες της, είναι τα επί μέρους είδη του φυτικού και ζωικού βασιλείου. Η μελέτη και έρευνα των ζωτικών τους εκδηλώσεων σε σχέση με τους διαφόρους παράγοντες του αβiotικού και βιοτικού περιβάλλοντος αποτελεί το αντικείμενο της αυτοοικολογίας.

Ήδη στα πρώτα εγχειρίδια δασοκομίας βρίσκει κανείς πολύτιμες πληροφορίες πάνω στις σχέσεις των διάφορων δασοπονικών ειδών και του δάσους γενικότερα με τους παράγοντες του περιβάλλοντος. Οι περισσότερες όμως από τις πληροφορίες αυτές προέρχονται από απλές παρατηρήσεις και πολλές φορές τα συμπεράσματα που διατυπώνονται αποτελούν γενικεύσεις από μεμονωμένες παρατηρήσεις. Η εξαγωγή όμως συμπερασμάτων από τη μονομερή επίδραση των επί μέρους παραγόντων του περιβάλλοντος όπως το φως, η θερμοκρασία, η υγρασία, κ.λ.π. αντιβαίνει προς τους φυσικούς νόμους που καθορίζουν τη ζωή των δασοπονικών ειδών. Η ύπαρξη και η ευδοκίμηση των δασοπονικών ειδών και του δάσους σαν σύνολο καθορίζεται από την επίδραση του περιβάλλοντος ως σύνολο. Εδώ ακριβώς βρίσκεται η δυσκολία της αυτοοικολογικής έρευνας. Η παλιμφορία των κλιματικών και εδαφικών παραγόντων του περιβάλλοντος και οι απειράριθμες στο σύνολό τους αλληλοεπιδράσεις μεταξύ τους και με τους ζωντανούς οργανισμούς, δημιουργούν ένα τόσο πολύπλοκο πλέγμα (βλ. σχ. 6) ώστε να γίνεται συνήθως αδύνατη η διάκριση της επίδρασης ενός μεμονωμένου παράγοντα του περιβάλλοντος. Γι' αυτό συνενώνουμε όλους τους παράγοντες που επιδρούν σ' έναν ορισμένο τόπο κάτω από την έννοια «σταθμός» και προσπαθούμε να εκτιμήσουμε τον «σταθμό» αυτόν σαν ένα ενιαίο σύνολο.



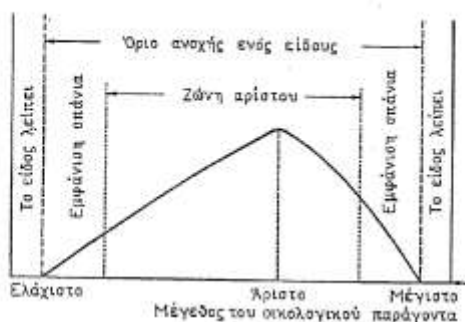
Σχ. 5. Σχέσεις μεταξύ παραγόντων του περιβάλλοντος (σταθμού) και των παραγόντων που επιδρούν άμεσα πάνω στα φυτά (Ellenberg 1968).

Αν για παράδειγμα οι προϋποθέσεις του περιβάλλοντος είναι κατάλληλες για την ευδοκίμηση της οξύς μιλάμε για σταθμό οξύς. Καλύτερα όμως από τη χρησιμοποίηση ενός είδους πετυχαίνουμε την εκτίμηση του σταθμού με την ανάλυση της φυτοκοκνότητας που εμφανίζεται πάνω στον συγκεκριμένο τόπο. Δεν πρέπει όμως και σ' αυτήν την περίπτωση να ξεχνάμε ότι στη δημιουργία μια φυτοκοκνότητας παίζουν ρόλο κι άλλοι παράγοντες πέρα από το σταθμό όπως π.χ. ο ανταγωνισμός των ειδών, η προσπάθεια του σταθμού για ορισμένα είδη, η χλωρίδα του τόπου, ο χρόνος κ.λ.π.

Νόμοι που διέπουν την επίδραση των παραγόντων (περιοριστικοί παράγοντες)

Είναι αυτονόητο ότι η επίδραση του φωτός, της θερμοκρασίας, της υγρασίας, των εδαφικών παραγόντων κ.λ.π. εξαρτάται από τη συνεπίδραση απειράριθμων άλλων παραγόντων. Η επίδραση ενός μονωμένου παράγοντα γίνεται συνήθως ανήλεη μόλις τότε, όταν ο παράγοντας αυτός εμποδίζει την αύξηση. Πάνω σ' αυτό διατύπωσε ο Γερμανός Justus von Liebig τον γνωστό «νόμο του ελαχίστου», σύμφωνα με τον οποίο «την εύ-

ξηση καθορίζει πάντοτε εκείνος ο παράγοντας που βρίσκεται σε ανεπάρκεια ακόμα και αν οι υπόλοιποι παράγοντες βρίσκονται στο άριστο». Η πείρα όμως απέδειξε ότι ο νόμος ισχύει μόνο κάτω από ορισμένες προϋποθέσεις. Μεγάλες τιμές μπορούν επίσης να εμποδίσουν την αύξηση και συνεπώς την παραγωγή. Έτσι ο νόμος του ελάχιστου συμπληρώθηκε και διατυπώθηκε σαν νόμος του απόλυτα ελάχιστου και μέγιστου ή και σαν νόμος οικολογικής ανοχής ο οποίος μας λέγει ότι η ζωή ενός φυτού είναι δυνατή μόνο πάνω από μια ελάχιστη τιμή και κάτω από μια μέγιστη τιμή κάθε αναγκαίου για την αύξηση παράγοντα του περιβάλλοντος και όταν ακόμα οι υπόλοιποι παράγοντες βρίσκονται στο άριστο. Έτσι για κάθε παράγοντα διακρίνουμε τρία βασικά σημεία. Την ελάχιστη τιμή την άριστη τιμή και τη μέγιστη τιμή (Σχ.6).



Σχ. 6 θεωρητική πορεία ανάπτυξης ενός είδους σε συσχέτιση με τη μεταβολή ενός παράγοντα του περιβάλλοντος.

Η ελάχιστη και η μέγιστη τιμή καθορίζουν την περιοχή ανοχής ή το εύρος παραλλακτικότητας του παράγοντα που είναι ανεκτό για την επιβίωση του είδους. Η καμπύλη ανοχής εξαρτάται από το είδος. Αλλά και αυτός ο νόμος δεν ισχύει απόλυτα. Έχει αποδειχθεί ότι συνεπιδρούν με διαφορετικό βαθμό έντασης όλοι οι παράγοντες. Μια μεγάλη μεταβολή στο συνδυασμό των παραγόντων μπορεί να επιδράσει με τέτοιο τρόπο ώστε ο αποφασιστικός ρόλος να μετατεθεί σε άλλον παράγοντα. Σημαντικό ρόλο παίζει επίσης ο ανταγωνισμός των άλλων ειδών που μπορεί να σμικρύνει το εύρος ανοχής ή να μετατοπίσει το άριστο σε μικρότερη ή μεγαλύτερη συγκέντρωση (από το άριστο).

φυσιολογικό άριστο, που εκδηλώνεται σε μονοκαλλιέργεια και εξαρτάται από το είδος και στο οικολογικό εύρος ανοχής και το οικολογικό άριστο που εκδηλώνεται σε συνθήκες ανταγωνισμού με άλλα είδη και που μπορεί να διαφέρει ανάλογα με το κάθε φορά ανταγωνιστικό είδος.

Ο μεγάλος αριθμός των δυνατών συνδυασμών των παραγόντων οδηγεί σε μια «ατελείωτη σχετικότητα». Η σχετική επίδραση από τη μεταβολή ενός παράγοντα είναι τόσο μικρότερη, όσο ο παράγοντας αυτός βρίσκεται κοντά στην περιοχή του άριστου. Ο Mitscherlich (1921) διατύπωσε τον ακόλουθο «νόμο δράσεως των παραγόντων» που είναι γνωστός και σαν νόμος της μη ανάλογης απόδοσης ή νόμος της σχετικότητας.

Η φυτική παραγωγή μεγαλώνει με την αύξηση της τιμής οποιουδήποτε αυξητικού παράγοντα, με μια ένταση διαφορετική για τον κάθε παράγοντα, ανάλογα προς το μέγεθος της τιμής που λείπει για την επίτευξη της μέγιστης απόδοσης. Ο νόμος αυτός, ο οποίος διατυπώθηκε για γεωργικά κυρίως φυτά, ισχύει επίσης βασικά και για τα δασικά δένδρα. Πρέπει όμως να τονίσουμε ότι οι ποσοτικές απαιτήσεις από τους διάφορους παράγοντες του περιβάλλοντος ποικίλλουν ανάλογα με το στάδιο εξέλιξης και με τις βιολογικές λειτουργίες. Η παραγωγή ξύλου π.χ. έχει εντελώς διαφορετικές απαιτήσεις προς το φως, τη θερμοκρασία, την υγρασία, τα ανόργανα συστατικά του εδάφους κ.λ.π. από ότι η παραγωγή καρπών. Για τη δασοκομική πράξη έχουν σημασία τα ακόλουθα συμπεράσματα που προκύπτουν από τον παραπάνω νόμο.

- Κάθε παράγοντας δρα. Συνεπώς οποιαδήποτε μεταβολή του έχει σαν αποτέλεσμα τη μεταβολή του ύψους της παραγωγής, εφ' όσον ο παράγοντας αυτός δεν βρίσκεται ήδη στο άριστο μέγεθος του.
- Η μεταβολή ενός παράγοντα δρα τόσο ευμενέστερα ή δυσμενέστερα, όσο πιο μακριά βρίσκεται αυτός από το άριστο μέγεθος.
- Η ποσοτική επίδραση κάθε παράγοντα είναι διαφορετική.

Ο νόμος αυτός μπορεί να διατυπωθεί μαθηματικά ως εξής:

$$dy = Cx \cdot (A - Y) dx$$

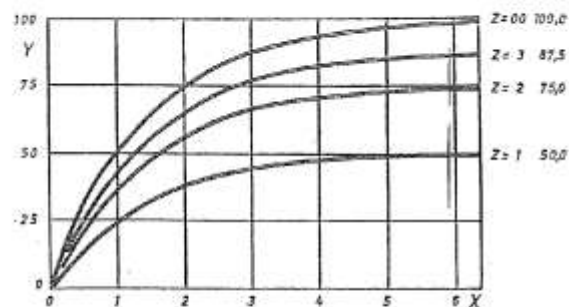
όπου:

dy = μεταβολή του ύψους της παραγωγής όταν ο παράγοντας x μεταβάλλεται κατά dx .

Cx = βαθμός έντασης ή δράσης.

A = Η μέγιστη δυνατή παραγωγή που πετυχαίνεται στην άριστη τιμή του παράγοντα x κάτω από έναν ορισμένο συνδυασμό των υπόλοιπων παραγόντων.

Y = Ύψος της παραγωγής που πετυχαίνεται σε μια ορισμένη τιμή του x και με δομένο συνδυασμό των άλλων παραγόντων.



Σχ. 7. Απόδοση (Y) σε συνάρτηση με τους παράγοντες x και z σύμφωνα με το νόμο της σχετικότητας (Lundegårdh, 1957).

Συνεπώς η απαραίτητη για τη ζωή ενός φυτού ελάχιστη τιμή (Minimum), η μέγιστη τιμή (Maximum) και η άριστη τιμή (Optimum) δεν αποτελούν σταθερά μεγέθη. Μπορούν να καθορισθούν το πολύ για δοσμένους σταθερούς συνδυασμούς παραγόντων.

Από το νόμο του Mitscherlich συνάγεται επίσης ότι κάθε παράγοντας, ανεξάρτητα από το μέγεθός του, παρουσιάζει έναν ορισμένο βαθμό έντασης ή δράσης. Σε παράγοντες με υψηλό βαθμό δράσης επιτυγχάνεται η άριστη τιμή με μικρή μόνο αύξηση της τιμής τους και αντίστροφα. Χημικά στοιχεία με υψηλό βαθμό δράσης είναι π.χ. ο οξυγόρος, ο χαλκός, ο ψευδάργυρος, το μαγγάνιο, το βόριο κ.λ.π. ενώ το άζωτο, το κάλιο και ο φωσφόρος απαιτούν σχετικά μεγάλη ποσότητα για να επηρεάσουν την παραγωγή και για να φθάσουν στην άριστη τιμή τους.

Ελάχιστο, μέγιστο και άριστο είναι δύσκολο να καθορισθούν και για έναν ακόμα λόγο. Μέσα σε ορισμένα όρια είναι δυνατή μία μερική αντικατάσταση των παραγόντων μεταξύ τους. Έτσι υπακούεται ένας ακόμη νόμος, ο νόμος της οικολογικής ανηπρωσίας (ökologische Interferenz) σύμφωνα με τον οποίο, ορισμένοι παράγοντες του περιβάλλοντος μπορούν, εν μέρει και μέσα σε ορισμένα όρια, να αντικατασταθούν ή να αρθούν από άλλους.

Η αντικατάσταση αυτή δεν γίνεται μόνο ανάμεσα στους παράγοντες του ανόργανου περιβάλλοντος αλλά και ανάμεσα στους παράγοντες του οργανικού περιβάλλοντος καθώς και μεταξύ παραγόντων του οργανικού και ανόργανου περιβάλλοντος όπως π.χ. η επίδραση του ανταγωνισμού,

της βροχής των ασθενειών κ.λ.π. Η μείωση π.χ. του ανταγωνισμού μπορεί να αντισταθμίσει κάτω από ορισμένες συνθήκες τη μικρή γονιμότητα του εδάφους. Διοικητικές συνθήκες θερμοκρασίας μπορούν να επηρεάσουν ευμενώς προκαλώντας τη μείωση των ζημιών από τα έντομα. Μια επιβράδυνση στην αύξηση στην πρώτη νεότητα, που προκαλείται από την έλλειψη φωτός, έχει σαν συνέπεια σε μερικά ενθεκτικά είδη στη σκιά, όπως η ελάτη, τη μείωση του κινδύνου προσαβολής των ριζών από μήκητες κι' έτσι αντισταθμίζεται αργότερα από μια εντονότερη αύξηση.

Οι πολυσχεδείς αλληλοεπιδράσεις των παραγόντων του περιβάλλοντος κάνουν τις επιδράσεις του σταθμού πάνω στα δασοπονικά είδη και στο δάσος ακόμα περισσότερο ακαθόριστες, γιατί κατά κανόνα εμφανίζονται στο δάσος πάνω στην ίδια επιφάνεια περισσότερα από ένα δασοπονικά είδη, με διαφορετικές απαιτήσεις και γιατί κάθε μεταβολή ενός παράγοντα συντελείται τη συμμετοχή πολλών άλλων παραγόντων. Αν αραιώσουμε κάπως ισχυρότερα μια συστάδα, δεν δημιουργούμε μόνο διαφορετικές συνθήκες φωτισμού, αλλά σύγχρονα επηρεάζουμε τη θερμοκρασία, την υγρασία, την κίνηση του ανέμου και πολλούς άλλους αυξητικούς παράγοντες. Σε κανέναν άλλον κλάδο της πρωτογενούς παραγωγής δεν απαιτούνται τόσο πολλές και λεπτομερείς οικολογικές γνώσεις όσο στη δασοπονία.

Τέλος πρέπει να τονισθεί ότι η μεταφορά οικολογικών γνώσεων από ένα σταθμό σε άλλον ή από μία περιοχή σε μια άλλη διασχεράνεται και από το εξής γεγονός: Τα δασοπονικά είδη, όπως και τα άλλα φυτά και ζώα, δημιουργούν διάφορους πληθυσμούς, προσαρμοσμένους στις τοπικές συνθήκες, τους οικότοπους. Οι οικότοποι αυτοί εμφανίζουν διαφορετικές απαιτήσεις ως προς τη θερμοκρασία, το φως, την υγρασία του εδάφους και τους άλλους παράγοντες. Η προσαρμογή αυτή προς τους τοπικούς παράγοντες μπορεί να είναι κληρονομική φύσεως ή να εξαρτάται από μία μορφολογική-φυσιολογική προσαρμογή ή να οφείλεται σε μια φυσική επιλογή.

Μέθοδοι αυτοοικολογικής έρευνας

Στην αυτοοικολογία χρησιμοποιούμε βασικά δύο μεθόδους έρευνας. Την έρευνα κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες περιβάλλοντος, όπως σε θερμοκήπιο, κλιματικούς θαλάμους κ.λ.π. και την έρευνα στο ύπαιθρο. Στην πρώτη περίπτωση μπορούμε να κρατήσουμε σταθερούς τους παράγοντες οπότε μπορούμε να προσδιορίσουμε την επίδραση της μεταβολής τους πάνω στην αύξηση ενός συγκεκριμένου είδους. Τη μέθοδο αυτή ακολουθεί η φυσιολογία και η οικοφυσιολογία και είναι πολύ ασφαλής για μονοετή φυτά ή για φυτά μικρού μεγέθους. Για πολυετή όμως φυτά και μάλιστα με-

γύλου μεγέθους όπως είναι τα δασοπονικά είδη η έρευνα αυτή είναι αρκετά δύσκολη αν όχι αδύνατη, ακόμα και σε έρευνες φυτώσιων των σπόρων και εξέλιξης των νεαρών φυτρώων καθώς και στην έρευνα αντοχής σε ακραίες συνθήκες (παγετού, ξηρασίας, έλλειψης θρεπτικών συστατικών κ.λ.π.). Η έρευνα αυτή μπορεί να μας δώσει πολύτιμες πληροφορίες για τη συμπεριφορά των ειδών α' ορισμένους παράγοντες του περιβάλλοντος αλλά οι γνώσεις που αποκτούμε μ' αυτόν τον τρόπο δεν μπορούν να μεταφερθούν χωρίς άλλη επεξεργασία στην πράξη.

Η έρευνα στο υπαίθριο είναι ακόμα δυσκολότερη γιατί από το ένα μέρος όλα οι παράγοντες μεταβάλλονται συνεχώς και αλληλοεπηρεάζονται μεταξύ τους με τον ανταγωνισμό. Εν τούτοις όμως με μια καλή οργάνωση και σχεδιασμό των ερευνών υπαίθρου, τις επαναλήψεις και μια ακρίβη και σωστή στατιστική ανάλυση μπορούμε να αντιλήσουμε πολύτιμες αυτοοικολογικές πληροφορίες από τα πειράματα υπαίθρου, πληροφορίες που βρίσκονται πιο κοντά με τις συνθήκες της δασοκομικής πράξης.

Εν τούτοις όμως χωρίς να αμφισβητείται η αξία της ανάλυσης της επίδρασης που ασκεί καθένας από τους παράγοντες του περιβάλλοντος, η οποία μας είναι εντελώς απαραίτητη, πρέπει να έχουμε πάντα υπόψη μας ότι τα δεδομένα των εργαστηριακών ερευνών ή των ερευνών υπαίθρου μόνο με πολλή μεγάλη προσοχή και επιφύλαξη μπορούν να αναχθούν σε ολοκληρωτά δόση ή να μεταφερθούν σε άλλες περιοχές.

Για την εκτίμηση της συνολικής επίδρασης και εν μέρει της επίδρασης ορισμένων παραγόντων έχουμε στη διάθεσή μας, πέρα από τα καθαρώς πειραματικά μέσα και τις εξής δυνατότητες:

1. Την έρευνα της εξωτερικής μορφής και εσωτερικής υφής των δασικών δένδρων.
2. Την έρευνα της δομής φυσικών δασών και
3. Παρατηρήσεις στο χρόνο εμφάνισης των διαφόρων βιολογικών λειτουργιών (φαιολογικές παρατηρήσεις) όπως η έκπτυξη των φύλλων, η έναρξη ανάπτυξης των βλαστών, η άνθηση, η ωρίμανση των σπόρων και καρπών και η πτώση των φύλλων το φθινόπωρο.

Η εξωτερική μορφή και η εσωτερική υφή ενός δένδρου είναι το αποτέλεσμα τόσο των κληρονομικών καταβολών όσο και της επίδρασης του περιβάλλοντος. Παρ' όλο που δεν μπορούν να καθορισθούν με ακρίβεια οι επιδράσεις των κληρονομικών καταβολών και του περιβάλλοντος πάνω στη διαμόρφωση της εξωτερικής μορφής των δένδρων (φαινότυπος) αναγνωρίζονται εν τούτοις στα δασικά δένδρα πολλές επιδράσεις του περιβάλλοντος κάτω από το οποίο αναπτύχθηκαν. Τα δένδρα π.χ. που αναπτύχθηκαν στη σκιά, δεν εμφανίζουν μόνο μια τελείως διαφορετική ανατομική κατασκευή των φύλλων απέναντι σ' εκείνα που αναπτύχθηκαν στο φως,

αλλά επίσης η δομή της κόμης, η μορφή του δένδρου και του κορμού παρουσιάζουν χαρακτηριστικές διαφορές.

Λεπτομέρειες όπως το χρώμα του φλοιού, η γωνία των κλαδιών με τον κορμό, η διακλάδωση, η κατανομή, η πυκνότητα, το μέγεθος και χρώμα των φύλλων μπορούν να δώσουν στον έμπειρο δασοκόμο μια σαφή εικόνα των συνθηκών του περιβάλλοντος.

Πολύτιμα συμπεράσματα μπορούν να εξαχθούν επίσης από την ανάλυση της χλωροστατικής σύνθεσης φυσικών δασοφυτοκοινωνιών. Κανένα άλλο μέσο δεν μας επιτρέπει να αναγάγουμε το άθροισμα της επίδρασης όλων των παραγόντων του περιβάλλοντος σ' έναν κοινό παρονομαστή, όσο η φυτοκοινωνιολογική ανάλυση. Γι' αυτόν το λόγο έχει καταστεί σήμερα η φυτοκοινωνιολογία ένα από τα σπουδαιότερα βοηθήματά για το δασοκόμο.

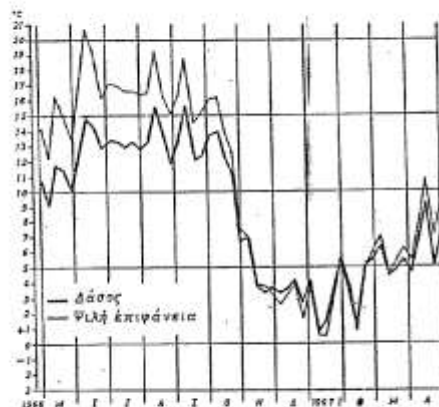
Τέλος το περιβάλλον σαν σύνολο και οι ετήσιες και εποχιακές διακυμάνσεις του επηρεούν σαφώς πάνω στις εκδηλώσεις των διαφόρων βιολογικών λειτουργιών. Από το χρόνο εμφάνισης των διαφόρων βιολογικών φαινομένων μπορούμε να βγάλουμε πολύτιμα συμπεράσματα για το σύνολο περιβάλλον.

Για την καλύτερη κατανόηση της δασικής αυτοοικολογίας είναι απαραίτητη μια αναλυτική αξιολόγηση της επίδρασης των σπουδαιότερων παραγόντων του περιβάλλοντος. Στα επόμενα κεφάλαια θα αναφερθούμε κυρίως σ' εκείνους τους παράγοντες που η επίδρασή τους φαίνεται ότι έχει αποσαφηνισθεί πειραματικά.

ΗΛΙΑΚΗ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ

Η ηλιακή ακτινοβολία αποτελεί την κύρια πηγή ενέργειας για την ανάπτυξη των χλωροφυλλούχων φυτών, αλλά και γενικότερα κάθε μορφή ζωής πάνω στον πλανήτη μας εξαρτάται άμεσα ή έμμεσα από αυτήν. Από τον ήλιο έρχεται άμεσα ή έμμεσα το φως το οποίο κάνει δυνατή τη φωτοσύνθεση και η θερμική ακτινοβολία θερμαίνει τον αέρα και το έδαφος στο βαθμό που είναι απαραίτητο για τις βιολογικές λειτουργίες των φυτών και των ζώων. Οποιαδήποτε αύξηση ή μείωση της ηλιακής ακτινοβολίας, έστω και μικρή, θα είχε σαν αποτέλεσμα τη μεταβολή των συνθηκών ζωής πάνω στη γη ή ακόμα και την εξαφάνισή της.

Η ζωή συνεπώς των δασικών δένδρων και του δάσους εξαρτάται άμεσα από την ηλιακή ακτινοβολία και ειδικότερα από τη φωτεινή και θερμική ακτινοβολία. Πέρα όμως από τη φωτεινή και θερμική ακτινοβολία από τον ήλιο εκπέμπονται και άλλες μορφές ακτινοβολίας, οι οποίες ασκούν πολλαπλές επιδράσεις πάνω στα φυτά. Ανάλογα με το μήκος κύματος, που



Σχ. 41. Ετήσια πορεία της θερμοκρασίας εδάφους σε βάθος 10 εκατ. σε φυλή επιφάνεια και κάτω από δάσος δοκιμής πεύκης με υπόφυτο από οξυά και δρυ (Mitscherlich, 1971).

ΔΑΣΟΣ ΚΑΙ ΦΥΣΙΟΓΡΑΦΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Οι φυσιογραφικοί ή ορεογραφικοί παράγοντες όπως το υπερθαλάσσιο ύψος, η έκθεση, η κλίση και η εν γένει διαμόρφωση του εδάφους ασκούν κυρίως μια έμμεση επίδραση στην εξάπλωση των δασοπονικών ειδών και της δασικής βλάστησης. Αυτά επηρεάζουν και μεταβάλλουν τους κλιματικούς και εδαφικούς παράγοντες (φωτοκλίμα, υγρασία και θερμοκρασία αέρα και εδάφους, ύψος και κατανομή βροχοπτώσεων, εδαφογένεση κ.λ.π.), και μ' αυτόν τον τρόπο μεταβάλλουν το οκαλογικό περιβάλλον.

Υπερθαλάσσιο ύψος

Όπως είναι γνωστό με την αύξηση του υπερθαλάσσιου ύψους μεταβάλλονται αισθητά η ένταση και σύνθεση του φωτός, οι συνθήκες θερμοκρασίας αέρα και εδάφους, η φορά και η ένταση των ανέμων, το ύψος και η κατανομή των βροχοπτώσεων, οι συνθήκες νέφωσης και ομίχλης, η σχετική υγρασία κ.λ.π. Οι μεταβολές αυτές αντικατοπτρίζονται στη διαμόρφωση και την εξάπλωση των διάφορων ζωνών (ορόφων) βλάστησης καθώς και στη δομή και ανάπτυξη του δάσους και της δασικής βλάστησης.

Σε μεγάλα υπερθαλάσσια ύψη (υψηλά όρη) η σφαιρική πίεση μειώνεται, η πυκνότητα του αέρα είναι μικρότερη, η ηλιακή ακτινοβολία γίνεται εντονότερη και η συχνότητα και ταχύτητα του ανέμου είναι μεγαλύτερη. Αυτό έχει σαν συνέπεια την ένταση της εξάτμισης του εδαφικού νερού και της διαπνοής των φυτών. Η μεγαλύτερη απώλεια νερού με την αύξηση του υπερθαλάσσιου ύψους αντισταθμίζεται, μέχρι ένα ορισμένο όριο, από την αύξηση και την καλύτερη κατανομή των βροχοπτώσεων.

Η απόλυτη υγρασία του αέρα στα υψηλά όρη είναι μικρότερη, λόγω της μειωμένης ικανότητας συγκράτησης υδρατμών από τον ψυχρότερο αέρα, η σχετική όμως υγρασία είναι μεγαλύτερη επειδή η θερμοκρασία είναι μικρότερη από ό,τι στις πεδινές περιοχές.

Επειδή η ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας κατά τη διάρκεια της ημέρας είναι μεγαλύτερη, το έδαφος και τα φυτά θερμαίνονται εντονότερα, ενώ κατά τη διάρκεια της νύχτας ψύχονται περισσότερο. Έτσι υπέκεινται σε μεγαλύτερη διακύμανση της θερμοκρασίας πράγμα που επιδρά δυσμενώς στην ανάπτυξή τους.

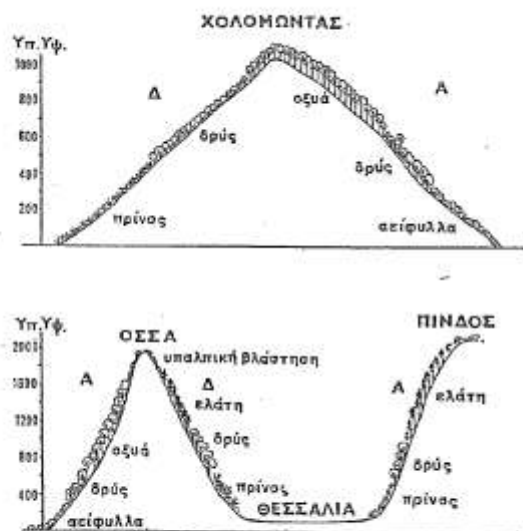
Η ένταση του φωτός, είναι, ως γνωστόν, μεγαλύτερη στα υψηλά όρη ενώ η αναλογία σε άμεσο φως είναι αυξημένη. Η κυανή και η υπεριώδης ακτινοβολία είναι επίσης ισχυρότερες με αποτέλεσμα τη δυσμενή επίδραση στην αύξηση των ξυλωδών φυτών.

Με το υπερθαλάσσιο ύψος η θερμοκρασία μειώνεται κατά 0,5 - 0,6° C για κάθε εκατό μέτρα υψομετρικής διαφοράς, η διάρκεια της χιονοκάλυψης είναι μεγαλύτερη και η βλαστητική περίοδος μειώνεται σημαντικά και στα υψηλά όρη περιορίζεται στους 2 - 3 μήνες. Η μείωση της βλαστητικής περιόδου και η ψυχρότητα του κλίματος παρεμποδίζουν, στα μεγάλα υπερθαλάσσια ύψη, την αποξήλωση των ετήσιων βλαστών, οι οποίοι καταστρέφονται από τους πρώτους παγετούς ή ξηραίνονται λόγω της εντονότερης διαπνοής κατά τη διάρκεια του χειμώνα, όταν το έδαφος είναι φυσιολογικά ξηρό. Έτσι αποκτούν τα δενδρώδη είδη μια θεινώδη μορφή. Το φαινόμενο αυτό καθορίζει τα δενδροόρια, πέρα από τα οποία τα ξυλώδη φυτά μόνο σαν έρποντες θάμνοι μπορούν να ευδοκιμήσουν, όπως π.χ. η Juniperus nana, οι οποίοι σκεπάζονται κατά τη διάρκεια του χειμώνα από τα χιόνια.

Τα δασοόρια και τα δενδροόρια ποικίλλουν ανάλογα με το γενικό κλίμα, το γεωγραφικό πλάτος, τον όγκο των ορεινών εξάρσεων και τα δασοπονικά είδη από τα οποία σχηματίζονται. Στη χώρα μας τα φυσικά δασοόρια έχουν υποχωρήσει «ανθρωπογενώς» με την υπερβάσκηση από τη νομαδική κτηνοτροφία και τις αλληλάλληλες καταστροφές, ιδιαίτερα τις πυρκαγιές για την απόκτηση θερμικών βοσκοτόπων. Γι' αυτό είναι δύσκολο να καθορισθούν, δεδομένου ότι λείπουν συστηματικές έρευνες πάνω σ'

αυτό το θέμα. Γενικά όμως και χονδρικά μπορούμε να δεχθούμε ότι τα περισσότερα από τα σημερινά δασοόρια βρίσκονται τουλάχιστον 150 - 200 μέτρα χαμηλότερα από τα φυσικά.

Εμφανέστερη γίνεται η επίδραση του υπερθαλάσσιου ύψους πάνω στην κατακόρυφη εξάπλωση των δασοπονικών ειδών και τις διαμορφούμενες κατακόρυφες ζώνες βλάστησης. Και εδώ όμως η επίδραση αυτή μεταβάλλεται από το γενικότερο κλίμα, τις τοπικές συνθήκες, το πέτρωμα, τη διαμόρφωση του εδάφους κ.λ.π. Έτσι π.χ. ενώ στη Β.Α. Χαλκιδικά και την Όσσα η οξυά εμφανίζεται από ένα υπερθαλάσσιο ύψος 300 - 400 μέτρων, στην Κεντρική Πίνδο εμφανίζεται μόλις από το υπερθαλάσσιο ύψος των 900 - 1.000 μέτρων (Σχ. 42).



Σχ. 42. Κατακόρυφη εξάπλωση των ζωνών βλάστησης στο Χολομώντα και στην Όσσα και Αν. Πίνδο (Sp. Daffs, G. Jahn, 1975).

Στα παραπάνω σχήματα είναι εμφανής η επίδραση τόσο του υπερθαλάσσιου ύψους όσο και της έκθεσης και του γενικότερου κλίματος. Γι' αυτό κατά την εκλογή των δασοπονικών ειδών στις αναδασώσεις πρέπει να παίρνεται υπ' όψη, εκτός από το υπερθαλάσσιο ύψος και η φυτοκοινωνική ένωση μιας περιοχής γιατί μόνο με το υπερθαλάσσιο ύψος, είναι δυνατό να οδηγηθούμε σε σοβαρά σφάλματα εκλογής του είδους.

Σημαντική είναι επίσης η επίδραση του υπερθαλάσσιου ύψους και στις φυσικές και μηχανικές ιδιότητες του ξύλου. Στα υψηλά όρη η μικρή βλαστητική περίοδος μόλις επαρκεί, κατά τη διαμόρφωση του ετήσιου δακτυλίου, για το σχηματισμό λίγων σειρών κυττάρων που είναι απαραίτητες για την κίνηση των χυμών. Μ' αυτόν τον τρόπο δημιουργείται ξύλο με μεγαλύτερη αναλογία «εαρινού». Σε μικρότερα υπερθαλάσσια ύψη, όπου η βλαστητική περίοδος διαρκεί περισσότερο εκτός από το «εαρινό» ξύλο δημιουργείται και πολύσπειρο «φθινοπωρινό». Έτσι, ξύλο που προέρχεται από μεγάλα υπερθαλάσσια ύψη είναι ελαφρύτερο και ευκολότερο στην κατεργασία (ευκατέργαστο), παρουσιάζει όμως μικρότερη αντοχή σε μηχανικές φορτίσεις. Αντίθετα ξύλο που προέρχεται από μικρότερα υπερθαλάσσια ύψη είναι βαρύτερο, εμφανίζει μεγαλύτερη μηχανική αντοχή, είναι όμως περισσότερο δύσκολο στην κατεργασία (δυσκατέργαστο).

Έκθεση

Η έκθεση του εδάφους μπορεί να επηρεάσει σημαντικά την εξάπλωση και την ειδικότητα των δασοπονικών ειδών και του δάσους. Η επίδραση αυτή εξαρτάται στενά και από την κλίση του εδάφους και αυξάνει μ' αυτήν.

Ο αποφασιστικός παράγοντας, που επηρεάζεται από την έκθεση του εδάφους δεν είναι το φως, όπως υποστηριζόταν παλιότερα, αλλά η θερμοκρασία σε συνδυασμό με τις επιδράσεις που ασκεί αυτή σε μια σειρά από οικολογικούς παράγοντες.

Σε νότιες εκθέσεις η θερμοκρασία του εδάφους και των φυτών είναι μεγαλύτερη σε σχέση με το οριζόντιο έδαφος, η εξάτμιση είναι εντονότερη, ενώ το εύρος της θερμοκρασίας γίνεται μεγαλύτερο. Τα φυτά διαπνέουν εντονότερα, ενώ το έδαφος, λόγω της καχυρότερης εξάτμισης, είναι ξηρότερο και η όλη ανάπτυξη των φυτών εμφανίζεται καχεκτικότερη, η δε αναγέννηση του δάσους γίνεται δυσκολότερη.

Οι νότιες εκθέσεις γίνονται δυσμενέστερες για την ανάπτυξη της δασικής βλάστησης και του δάσους όσο μειώνεται το υπερθαλάσσιο ύψος και γενικότερα σε ξηρά κλίματα, όπου αποφασιστικός παράγοντας γίνεται η υγρασία του εδάφους.

Στις βόρειες εκθέσεις η πορεία της θερμοκρασίας είναι ομοιομορφότερη, το εύρος της θερμοκρασίας μικρότερο, η εξάτμιση του εδάφους

είναι μικρότερη και η διαπνοή των φυτών χαλαρότερη. Έτσι η υγρασία του εδάφους είναι μεγαλύτερη και τα αυτά βρίσκονται κάτω από ευνοϊκότερες συνθήκες ανάπτυξης. Έτσι οι βορεινές πλαγιές καταλαμβάνονται από απαιτητικότερα είδη όπως η οξυά, υβριδογενής ελάτη, καστανά κ.λ.π. ενώ οι νότιες από ολιγοαρκότερα είδη όπως οι πεύκες, οι δρύες κ.λ.π.

Σε μεγάλα όμως υψόμετρα ή σε υγρόψυχα γενικά κλίματα, όπου η θερμοκρασία γίνεται ο αποφασιστικός παράγοντας για την ευδοκίμηση και την εξάπλωση των δασοπονικών ειδών και του δάσους, οι νότιες εκθέσεις παρέχουν ευνοϊκότερες συνθήκες ανάπτυξης σε σχέση με τις βορεινές. Στις κεντρικές Άλπεις της Ελβετίας π.χ. κατά τον Imhof τα δασοδρία στις νότιες πλαγιές κείνται γύρω στα εκατό μέτρα υψηλότερα σε σχέση με τις βορεινές. Κατά τους Fekete και Blathy τα δασοδρία των δασοπονικών ειδών στα Κεντρικά Καρπάθια κείνται 50 μ. υψηλότερα τις νότιες εκθέσεις.

Στη χώρα μας και σε πολλές περιοχές της Ν.Α. Ευρώπης εμφανίζονται πολλές φορές τα δασοδρία στις νότιες εκθέσεις χαμηλότερα σε σχέση με τις βορεινές. Αυτό δεν οφείλεται πάντοτε στις ευνοϊκότερες συνθήκες των βορεινών εκθέσεων αλλά τις περισσότερες φορές στην εντατικότερη βοσκή των νότιων πλαγιών από την παμενική κτηνοτροφία, γιατί οι νότιες πλαγιές απαλόσκονται ενωρίτερα από τα χιόνια και παρέχουν καλύτερες συνθήκες βοσκής για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα.

Ο Schubert υπολόγισε το μέσο ημερήσιο άθροισμα θερμότητας κατά τη βλαστητική περίοδο (Απρίλιος - Αύγουστος), εκφρασμένο σε γραμμοθερμίδες ανά τετραγωνικό εκατοστό (calorie. gramm/cm²), στις αίθριες ημέρες σε 512 θερμίδες στο οριζόντιο έδαφος, 583 σε πλαγιά νότιας έκθεσης με κλίση 30% και σε 329 σε πλαγιά βορεινής έκθεσης με την ίδια κλίση. Κατά τις νεφοσκεπείς ημέρες οι τιμές αυτές ήταν 257,285 και 160 θερμίδες αντίστοιχα. Από τα δεδομένα αυτά προκύπτει ότι τόσο κατά τις αίθριες όσο και κατά τις νεφοσκεπείς ημέρες οι νότιες πλαγιές θερμαίνονται περισσότερο ενώ οι βορεινές λιγότερο.

Σε ό,τι αφορά τις ανατολικές και τις δυτικές εκθέσεις, παρ' όλο ότι δέχονται το ίδιο άθροισμα ακτινοβολίας, οι πρώτες θερμαίνονται λιγότερο, γιατί τις πρωινές ώρες κατά τις οποίες ηλιάζονται, μεγάλο μέρος από την ακτινοβολία που προσπίπτει σ' αυτές καταναλώνεται για την εξάτμηση της πρωινής δρόσου και τη θέρμανση του εδάφους που ψύχθηκε κατά τη διάρκεια της νύχτας. Στις δυτικές πλαγιές, οι οποίες εκτίθενται στην άμεση ηλιακή ακτινοβολία της μεταμεσημβρινής ώρας, το έδαφος έχει ήδη θερμανθεί με αποτέλεσμα να θερμαίνεται περισσότερο σε σχέση με τις αντίστοιχες ανατολικές πλαγιές.

Στις νότιες εκθέσεις τα χιόνια λειάνουν ενωρίτερα, σε σχέση με τις αντίστοιχες βορεινές, με αποτέλεσμα την ενωρίτερη έναρξη της βλαστη-

τικής περιόδου. Στην περίπτωση αυτή όμως τα φυτά είναι περισσότερο εκτεθειμένα σε όμιμους παγετούς.

Η έκθεση του εδάφους μπορεί να επηρεάσει επίσης την επίδραση των ανέμων. Ανάλογα με τη θέση τους σε σχέση με την κατεύθυνση των ανέμων διακρίνουμε προσηνεμες και υπήνεμες πλαγιές. Η επίδραση των ανέμων εξαρτάται και από τη φύση τους. Ξηροί άνεμοι εντείνουν τη διαπνοή των δένδρων και την εξάτμηση του εδαφικού νερού και έτσι δημιουργούνται στις προσηνεμες πλαγιές διασπαστικές συνθήκες για την ανάπτυξη της δασικής βλάστησης. Ομβροφόροι άνεμοι δημιουργούν ευνοϊκές συνθήκες στις προσηνεμες πλαγιές ενώ οι υπήνεμες βρίσκονται στη σκιά της βροχής. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελούν οι ανατολικές και δυτικές πλαγιές του Χολομάντο, των Πιερίων, του Ολύμπου, της Όσσας και του Πηλίου. Έτσι π.χ. στην Όσσα η απαιτητικότερη σε υγρασία οξυά εμφανίζεται μόνο στις ανατολικές πλαγιές, οι οποίες βλέπουν προς τη θάλασσα, ενώ λείπει από τις υπήνεμες, προς τους ομβροφόρους, ανέμους δυτικές πλαγιές.

Κλίση του εδάφους

Η επίδραση της κλίσης συνδέεται στενά με εκείνη της έκθεσης. Σε νότιες εκθέσεις όσο ισχυρότερη είναι η κλίση τόσο περισσότερο θερμαίνεται το έδαφος ενώ εντείνεται η εξάτμηση του εδαφικού νερού και η διαπνοή των φυτών. Στις βορεινές πλαγιές όσο ισχυρότερη είναι η κλίση, τόσο ψυχρότερο και υγρότερο γίνεται το έδαφος, οπότε δημιουργούνται συνθήκες ευνοϊκότερες ή διαμενέστερες ανάλογα με το αν ο καθοριστικός παράγοντας είναι η υγρασία ή η θερμοκρασία του εδάφους.

Ανάλογα με την κλίση διακρίνονται τα εδάφη σε οριζόντια ή με πολύ ήπια κλίση 0-10%, σε εδάφη με ήπια κλίση (κλίση 11-20%), σε εδάφη με μέτρια κλίση (21 - 35%), σε εδάφη με ισχυρή κλίση (36 - 50%), σε εδάφη με πολύ ισχυρή κλίση (51 - 75%), σε εδάφη με απότομη κλίση (76 - 100%) και σε απόκρημνα με κλίση 100% και πάνω.

Σε εδάφη με ισχυρή κλίση το νερό απορρέει γρηγορότερα από ότι σε αντίστοιχα με ηπιότερη κλίση, με αποτέλεσμα την εντονότερη έκπλυση και διάβρωση τους. Γι' αυτό τα δάση που αναπτύσσονται σε εδάφη με πολύ ισχυρή κλίση χαρακτηρίζονται σαν προστατευτικά και υφίστανται ιδιαίτερο χειρισμό.

Σε μεγάλα υπερθαλάσσια ύψη και κοντά στα δασοδρία, με την επίδραση του χιονιά που έρπει, αποκτούν οι κορμοί μια πιστολοειδή ή σφαιροειδή μορφή (βλ. επίδραση χιονιά). Σε πλαγιές με ισχυρή κλίση το ριζικό σύστημα των δένδρων, προσαρμοζόμενο με το έδαφος, διαμορφώνεται σε τρόπο που να εξαεραλίζει την καλύτερη αγκύρωση των δένδρων δημιουργώ-

ντας συχνά αντηρίδες προς τα κατόπι, η κόμη διαφοροποιείται επίσης και γίνεται ασύμμετρη, οι κορμοί παίρνουν μια ελλειψοειδή μορφή με το μεγάλο άξονα παράλληλο προς την μέγιστη κλίση η δε συγκόμωση γίνεται κλιματωτή και διατάσσεται σε ένα επίπεδο παράλληλο προς την επιφάνεια του εδάφους.

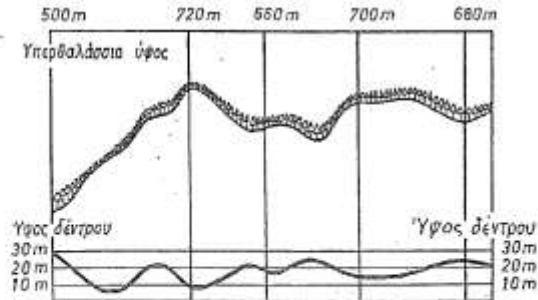
Επίσης οι σπόροι βορύσπορων ειδών όπως της δρυός, της σφύρας, κασταניים, ελάτης κυλιόμενοι μεταφέρονται και έξω από την κόμη των μικρών δέντρων προς τα κατόπι.

Τέλος η κλίση του εδάφους επηρεάζει σημαντικά τις δασικές εργασίες όπως π.χ. την υλοτομία, τη δασοφύλαξη, τη μετατόπιση και τη μεταφορά του ξύλου. Σε εδάφη με ισχυρές κλίσεις πρέπει να αποφεύγονται απομιμητικές υλοτομίες σε μεγάλη επιφάνεια γιατί δημιουργούνται κίνδυνοι διάβρωσης του εδάφους.

Διαμόρφωση του εδάφους

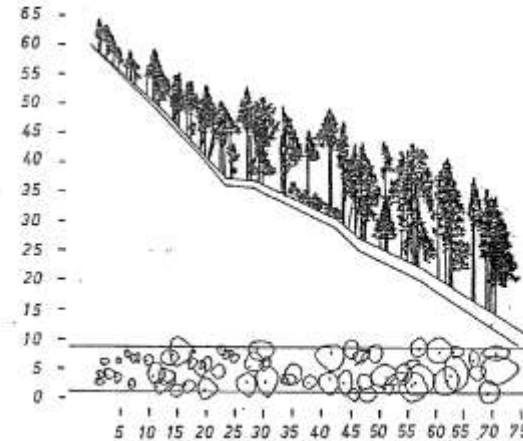
Η διαμόρφωση του εδάφους, τόσο στη γενική της μορφή (μεγαλομορφή) σε κοιλάδες και όρη, όσο και στη μικρότερη σε κοιλάματα, μαγάκειες, ράχες και κορυφές, αντικατοπτρίζεται μέχρι την τελευταία λεπτομέρειά της από την εικόνα της δασικής βλάστησης.

Κάτω από όμοιο γενικά κλίμα και το ίδιο γεωλογικό υπόθεμα, διαφέρουν οι ράχες από τα κοιλάματα όπως το φως από τη σκιά και η ξηρασία από την υγρασία. Από τις εξάρσεις, ράχες και κορυφές, παρασύρεται η φυλλόδα και το χιόνι από τους ανέμους, το έδαφος ξηραίνεται, τα λεπτά συστατικά του εδάφους εκπλύνονται και απομακρύνονται εμπλουτίζοντας το έδαφος των κοιλωμάτων και των πεδιάδων (Σχ. 43).



Σχ. 43. Επίδραση της διαμόρφωσης του εδάφους στο ύψος των δέντρων στο εκ-

Γενικά από τις ράχες προς τα κοιλάματα ή τις μαγάκειες, το έδαφος γίνεται βαθύτερο, υγρότερο, περιεκτικότερο σε θρεπτικά συστατικά και συνεπώς γονιμότερο. Η βαθμιαία αυτή βελτίωση των συνθηκών του εδάφους από τις ράχες προς τα κοιλάματα καλείται τοποδιαδοχή (toposequence) και εκδηλώνεται στη διαφορά του ύψους των δέντρων, το οποίο αυξάνει από τις ράχες προς τα κοιλάματα (Σχ. 44).



Σχ. 44. Τοποδιαδοχή δασικής πεύκης (Mollis Itorala Pinetum (Dalla, 1962).

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΒΙΟΤΙΚΩΝ ΠΑΡΑΓΟΝΤΩΝ

Σε ένα συγκεκριμένο σταθμό η ανάπτυξη και η εν γένει σύνθεση και δομή του δάσους δεν καθορίζεται μόνο από τους κλιματικούς, εδαφικούς και φυσιογραφικούς παράγοντες, αλλά επηρεάζεται σε υψηλό επίσης βαθμό και από τα υπόλοιπα ανώτερα και κατώτερα φυτά και από τα ανώτερα και κατώτερα ζώα που διαβιώνουν μέσα στο δάσος.

Παραδοσιαία βλάστηση

Η παραδοσιαία βλάστηση ή υποβλάστηση αποτελείται από πάες, γρασίδι, βρύα, λειχήνες και από μερικούς χαμηλούς θάμνους και ημίθαμνους

Η σύνθεση της, πέρα από τις χλωριστικές, κλιματικές και εδαφικές συνθήκες, εξαρτάται και από το δασοπονικό είδος ή τα είδη από τα οποία συντίθεται η συστάδα. Ηλικία, δομή, σύνθεση της συστάδας και το δημιουργούμενο δασογενές κλίμα επηρεάζουν σημαντικά τη σύνθεση και την πυκνότητα της υποβλάστησης. Σε κλειστές συστάδες που συντίθενται από ακάφυτα ή ημισιάφυτα είδη, εμφανίζεται μια αραή υποβλάστηση ή και λείπει εντελώς όπως π.χ. σε συστάδες οξυός πάνω σε μέτριους σταθμούς (*Fagetum pedunculati*). Στις περιπτώσεις αυτές το έδαφος καλύπτεται σχεδόν αποκλειστικά από τη φυλλάδα που δεν έχει αποσυντεθεί και μόνο αραή εμφανίζονται ορισμένα είδη ανθεκτικά στη σκιά όπως τα: *Lathyrus venetus*, *Neotilia nidus avis* και σε καλύτερους σταθμούς η *Asperula odorata* (*Gallium odoratum*), *Dentaria bulbifera*, *Lathyrus niger*, *Meica uniflora* κ.λ.π.). Εκτός όμως από αυτούς τους παράγοντες και η εποχή του έτους παίζει σημαντικό ρόλο στη σύνθεση της υποβλάστησης και την εμφάνιση διάφορων εποχικών φασμάτων. Έτσι π.χ. σε δάσος οξυός πριν από την έκπτυξη των φύλλων ή κατά την έναρξη της εμφανίζονται διάφορα βολβογενώφυτα και ριζομοτογενώφυτα όπως η *Scilla bifolia*, *Corydalis cava*, *Corydalis solida*, διάφορα είδη ανεμώνης, *Primula veris* κ.ά. τα οποία εξαφανίζονται μετά την πλήρη έκπτυξη των φύλλων.

Σε καλούς σταθμούς (καλές ποιότητες τόπου) εμφανίζεται άφθονη υποβλάστηση, ακόμα και κάτω από σχετικά κλειστές συστάδες, γιατί η υγρασία και οι θραπτικές ουσίες του εδάφους αναπληρούν εν μέρει το φως που λείπει.

Κάτω από συστάδες φωτόφυτων ειδών, ήδη από τη μέση ηλικία και κάτω από γέριες συστάδες ημισιαφυτών δημιουργείται πλούσια υποβλάστηση, η οποία δημιουργεί σοβαρά προβλήματα κατά την αναγέννηση του δάσους.

Πέρα από τους κλιματεδαφικούς παράγοντες, τη σύνθεση και τη δομή των συστάδων και οι ανθρωπογενείς επιδράσεις επηρεάζουν επίσης σημαντικά τη σύνθεση και την πυκνότητα της υποβλάστησης. Κυρίως η βοσκή και η παρέμβαση του ανθρώπου στη φυσική βιοκοινότητα με τεχνικά και δασοκομικά μέτρα (διάνοξη δρόμων, υλοτομίες κ.λ.π.) και οι πυρκαγιές επηρεάζουν πολλές φορές ριζικά μεταβολή στη σύνθεση της υποβλάστησης.

Κατά την αναγέννηση με αποψιλωτικές υλοτομίες ή στο τελευταίο στάδιο της αναγέννησης με υπόσκιες υλοτομίες εμφανίζεται σε καλούς σταθμούς μια υποβλάστηση εντελώς διαφορετική σε σύνθεση από εκείνη που προήγαγε κάτω από την κομμοστέγη της μητρικής συστάδας. Πολλές φορές εμφανίζονται είδη, τα οποία όχι μόνο δεν προήγαγαν, αλλά και ούτε υπάρχουν στις άμεσες γειτονικές επιφάνειες, από τις οποίες θα ήταν

δυνατή η μεταφορά των σπόρων με τους ανέμους ή με τα ζώα. Αυτό μπορεί να εξηγηθεί με την παραδοχή ύπαρξης «λανθανόντων σπόρων», οι οποίοι όταν τους προσδοθεί περισσότερο φως ενεργοποιούνται και φυτρώνουν ύστερα από λήθαργο πολλών ετών.

Επειδή τα περισσότερα είδη της παρεδαφιαίας βλάστησης έχουν μικρή διάρκεια ζωής (μονοετή θερρόφυτα, διετή ή πολυετή αγροστόδια, βολβογενώφυτα, ριζομοτογενώφυτα κ.λ.π.) και λόγω του μικρού βάθους στο οποίο φθάνει το ριζικό τους σύστημα είναι περισσότερο ευαίσθητα στις μικρομεταβολές του σταθμού. Έτσι αντικατοπτρίζουν τις ιδιότητες του σταθμού μέχρι την τελευταία τους λεπτομέρεια. Στενότερα είδη της υποβλάστησης μπορούν να διαχωρισθούν σε οικολογικές ομάδες ή ομάδες φυτοδεικτών. Με τις ομάδες αυτές γίνεται εύκολη η διάκριση φυτοκοινωνικών μονάδων και των αντίστοιχων σταθμικών τύπων καθώς και η οικολογική ερμηνεία τους (Ντάφης, 1966, 1968, 1972).

Επίδραση της παρεδαφιαίας βλάστησης

Η επίδραση που ασκεί η υποβλάστηση πάνω στο δάσος μπορεί να είναι ευνοϊκή ή δυσμενής ανάλογα με τη σύνθεση και την πυκνότητά της και την ηλικία της συστάδας.

Αραή υποβλάστηση από πλατύφυλλα είδη όπως τα: *Asperula odorata*, *Dentaria bulbifera*, *Oxalis acetosella*, *Aegoropidium podagraria*, *Calamintha grandiflora* κ.λ.π. δυσκολεύει τη χουμοποίηση της φυλλάδας και γενικά ανυψώνει τη βιολογική δραστηριότητα του εδάφους. Επίσης είδη ψυχρών όπως τα: *Trifolium*, *Vicia*, *Lathyrus*, *Medicago*, *Astragalus*, *Dorycnium* κ.λ.π. συμβάλλουν με τα ριζομοτοφυμάτά τους στον εμπλουσμό του εδάφους με άζωτο.

Πυκνή υποβλάστηση από αγροστόδια φυτά όπως τα: *Calamagrostis varia*, *Calamagrostis epigeios*, *Brachyopidium rhiphalium*, είδη *Festuca* κ.ά. καταναλάει τεράστιες ποσότητες νερού και προκαλεί την ξήρανση των ανώτερων στρωμάτων του εδάφους. Η υποβλάστηση αυτή, όταν ξηραίνεται κατά τα μέσα ή τέλος του καλοκαιριού γίνεται πολύ εύφλεκτη αυξάνοντας έτσι τους κινδύνους πυρκαγιών.

Κατά την αναγέννηση του δάσους αραή υποβλάστηση από *Eriobolium angustifolium* ή από αραή, χαμηλή φτέρη (*Pteridium aquilinum*) δημιουργεί ευνοϊκές οικολογικές συνθήκες για την εγκατάσταση και πρώτη εξέλιξη σκόνιμων ειδών, τα οποία είναι ευπαθή σε ακραίες συνθήκες θερμοκρασίας όπως η ελάτη και η οξυά. Πυκνή όμως υποβλάστηση από αγροστόδια φυτά ή και πυκνή υψηλή φτέρη καθιστά την αναγέννηση προβληματική και πολλές φορές εξαφανίζονται ολόκληρες νεοφυτείες από τον ανταγωνισμό της υποβλάστησης. Σε ιδιαίτερα «χορτομανή» εδάφη καθι-

**ΣΤΑΘΕΡΟΤΗΤΑ, ΙΣΟΡΡΟΠΙΑ ΚΑΙ ΑΥΤΟΡΡΥΘΜΙΣΗ (ΟΜΟΙΟΣΤΑΣΗ)
ΤΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ**

Στη μηχανική ως σταθερότητα θεωρείται η ικανότητα ενός σώματος να επανέρχεται στην αρχική του κατάσταση ύστερα από τη διατάραξη της ισορροπίας του από την επίδραση μιας ορισμένης δύναμης. Οι δυνατές καταστάσεις ισορροπίας είναι τρεις. Η σταθερή, ασταθής και μετασταθής. (Σχ. 95).



Σχ. 95. Καταστάσεις ισορροπίας (Ulrich, 1979).

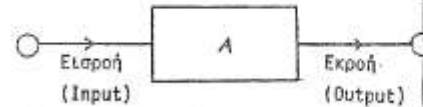
Στη σταθερή ισορροπία το σώμα επανέρχεται στην αρχική του κατάσταση ύστερα από την επίδραση οποιασδήποτε δύναμης. Στην ασταθή το σώμα δεν επανέρχεται πλέον στην αρχική του κατάσταση ενώ στη μετασταθή το σώμα επανέρχεται στην αρχική του κατάσταση, ύστερα από την επίδραση μιας ίσης, αντίρροπης δύναμης.

Στα οικοσυστήματα θεωρείται αντίστοιχα σαν **σταθερότητα** η ικανότητά τους να επανέρχονται στην αρχική τους κατάσταση ύστερα από μια πρόσκαιρη διατάραξη της ισορροπίας τους. Διαταράξεις προκαλούνται είτε με την μεταβολή της εισροής (input) ύλης και ενέργειας στο σύστημα (π.χ. μεταβολή του κλίματος, επίδραση ρύπανσης του ατμοσφαιρικού αέρα, λίπανση κ.λ.π.) είτε με την άμεση επίδραση πάνω σε στοιχεία του οικοσυστήματος και τη μεταβολή της εκροής (output) ύλης και ενέργειας (π.χ. συγκομιδή ξύλου, μεταβολή του ξυλοποθέματος, βόσκηση, εκθάμνωσις κ.λ.π.).

Η ιδιότητα των οικοσυστημάτων να αντιστέκονται στις μεταβολές και η τάση τους να επανέρχονται και να διατηρούνται σε μια κατάσταση ισορροπίας καλείται **ομοιόσταση**.

Η **ομοιόσταση** η οποία αποτελεί μια ρευστή κατάσταση ισορροπίας (Fließgleichgewicht) επιτυγχάνεται στα δασικά οικοσυστήματα χάρη σ' έναν πολύπλοκο μηχανισμό αναδράσεων (αρνητικών και θετικών) (Feedback control system, Rückkopplungskreis, Regelkreis). Οι αναδραστικοί μηχανισμοί αποτελούν και τους μηχανισμούς αυτόρρυθμιάς των οικοσυστη-

Κάθε κυβερνητικό σύστημα, θεωρούμενο ως αφηρημένο αντικείμενο Α, συνδέεται με το περιβάλλον με μια σειρά εισροών (inputs) και εκροών (outputs) (Σχ. 96).

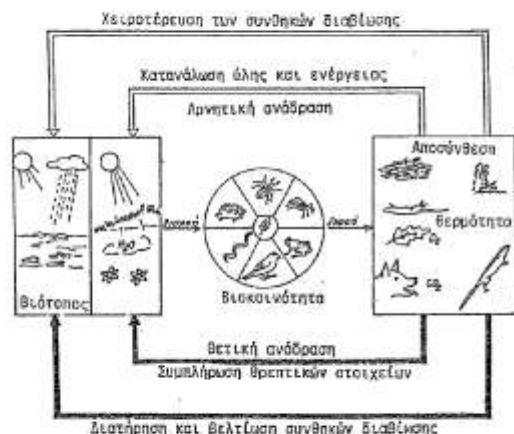


Σχ. 96. Απλό κυβερνητικό σύστημα με ένα ζεύγος εισροής - εκροής (Zadeh και Polak, 1969, Stugren, 1978).

Σύμφωνα με τη θεωρία των συστημάτων σε μια μοναδική εισροή u δεν αντιστοιχεί μια επίσης μοναδική εκροή y . Οι εκροές που ακολουθούν μια εισροή αντιστοιχούν με τις δυνατές απαντήσεις του συστήματος πάνω στην πληροφορία που διαχετεύθηκε με την εισροή u . Μ' αυτόν τον τρόπο ομαδοποιούνται οι εισροές $(0,1)$ και οι εκροές (α,β) , κατά ζεύγη, σύμφωνα με τους τύπους $(0,\alpha)$, $(0,\beta)$, $(1,\alpha)$, $(1,\beta)$. Αν θεωρήσουμε τα οικοσυστήματα ως αφηρημένα αντικείμενα, τα οποία διακρίνονται από ένα πλήθος ζευγών εισροών - εκροών (input - output) τότε αυτά αντικατοπτρίζουν τις σχέσεις των ειδών και του συνόλου (βιοκοινότητας) με το περιβάλλον του βιότοπου. Μια οικολογική εφαρμογή της θεωρίας των συστημάτων σε ότι αφορά τη διαμόρφωση σχέσεων εισροής - εκροής του οικοσυστήματος με το περιβάλλον δίνεται στο παρακάτω σχήμα, σαν ομοίωμα (μοντέλο) των εξωτερικών αναδράσεων.

Στο σύστημα ελέγχου με αναδράσεις ανήκουν όλες εκείνες οι επιδράσεις και οι ρυθμιστικοί μηχανισμοί του περιβάλλοντος, οι οποίες ενεργοποιούνται από το οικοσύστημα. Το οικοσύστημα παρομοιάζεται εδώ με ένα σύστημα, το οποίο συνδέεται με το περιβάλλον με ζεύγος εισροής - εκροής. Με την εισροή εισέρχονται στο σύστημα ύλη, ενέργεια και πληροφορίες, τα οποία με την εκροή διαρέουν εν μέρει στο περιβάλλον μεταβάλλοντας τις υπαρξιακές συνθήκες του οικοσυστήματος.

Η ικανότητα των φυτών και των ζώων να μεταβάλλουν τις φυσικές και χημικές ιδιότητες του περιβάλλοντος αποτελεί την υλική υπόσταση των αναδράσεων. Οι θετικές αναδράσεις εργάζονται προς την κατεύθυνση της συνέχισης και αύξησης της ανταλλαγής ύλης, ενέργειας και πληροφορίας του οικοσυστήματος με το περιβάλλον. Οι αρνητικές αναδράσεις εργάζονται προς την κατεύθυνση του περιορισμού της ανταλλαγής ύλης, ενέργειας και πληροφορίας του οικοσυστήματος με το περιβάλλον και τη διατήρησή τους μέσα σε ορισμένα όρια. Με τη θετική ανάδραση ουσου-



Σχ. 97. Σύστημα ελέγχου με αναδράσεις (feedback Control System) του μηχανισμού ρύθμισης ενός οικοσυστήματος (Alexandrona, 1961, Stugren, 1978).

ρείεται όλη και ενέργεια στο σύστημα με αποτέλεσμα όταν η εισαγωγή αυτή ξεπεράσει ορισμένα, ανεκτά, όρια να επέρχεται κατάρρευση του οικοσυστήματος, ενώ με την αρνητική ανάδραση απομακρύνεται από το σύστημα ή περίσσεια ενέργειας και ύλης και το σύστημα διατηρείται σταθερό. Όταν όμως η απομάκρυνση αυτή ξεπεράσει πάλι ένα ορισμένο όριο το οικοσύστημα οδηγείται και εδώ σε κατάρρευση.

Η θετική και αρνητική ανάδραση μπορούν να συγκριθούν με την προσφορά και ζήτηση που ρυθμίζουν την ισορροπία της οικονομίας. Αύξηση της προσφοράς, χωρίς ανάλογη αύξηση της ζήτησης, οδηγεί σε κατάρρευση της οικονομίας όπως και το αντίστροφο.

Στα δασικά οικοσυστήματα η όλη ισορροπία και συνεπώς η σταθερότητα, διατηρείται με τις αλληλεπιδράσεις των οργανισμών μεταξύ τους, με τα λεγόμενα βιοσυστήματα. Βιοσύστημα είναι το πλέγμα αντίστροφων σχέσεων που δημιουργούνται με την αλληλεπίδραση δύο οργανισμών. Έτσι ο βασικός μηχανισμός της αυτορρύθμισης των δασικών οικοσυστημάτων στηρίζεται στις αντίστροφες αντίστροφες σχέσεις (αναδράσεις) του τύπου ευνόηση - παρεμπόδιση.

Το πιο απλό παράδειγμα είναι αυτό ενός ζεύγους δύο πληθυσμών που συνδέονται μεταξύ τους με τροφικές σχέσεις. Για παράδειγμα ενός είδους φυτού - παραγωγού και ενός ζώου - καταναλωτή. Όταν αυξάνει ο πληθυσμός του φυτού, αυξάνει αντίστοιχα και η βιομάζα του με συνέπεια τη βελτίωση των συνθηκών ανάπτυξης του πληθυσμού του καταναλωτή και την αύξηση της δραστηριότητάς του (θετική ανάδραση). Με την αύξηση του πληθυσμού του φυτοφάγου ζώου - καταναλωτή, καταναλώνεται ένα όλο και μεγαλύτερο μέρος του πληθυσμού του παραγωγού - φυτού με συνέπεια τη μείωση της παραγωγής βιομάζας (αρνητική ανάδραση). Αυτό αντανάκλα στον πληθυσμό του καταναλωτή, ο οποίος με τη σειρά του μειώνεται από την έλλειψη επαρκούς τροφής. Αυτό πάλι έχει σαν συνέπεια τη μείωση της κατανάλωσης βιομάζας σε βάρος του πληθυσμού του παραγωγού φυτού που αρχίζει να αυξάνει πάλι κ.ο.κ.

Αυτοί οι δύο πληθυσμοί, οι οποίοι αποτελούν ένα βιοσύστημα, ρυθμίζουν μ' αυτόν τον τρόπο αμοιβαία το μέγεθός τους και για ένα μεγάλο χρονικό διάστημα η στάθμη του αριθμού ατόμων των δύο πληθυσμών κυμαίνεται γύρω από μια μέση τιμή, περισσότερο ή λιγότερο σταθερή, η οποία αποτελεί το λεγόμενο «ομοιοστατικό πλάτωμα».

Τέτοιες αντίστροφες σχέσεις δημιουργούνται πάρα πολλές μέσα στα δασικά οικοσυστήματα. Πολύ συχνά περιλαμβάνουν περισσότερους πληθυσμούς. Έτσι π.χ. ο πληθυσμός ενός φυτοφάγου ζώου μπορεί να συνδέεται με περισσότερους πληθυσμούς φυτών: ο σκίουρος καταναλώνει λεπτοκάρυα, βολανίδια, κάστανα, αβοβάλανα και άλλους καρπούς: το ζαρκαδι τρώγει ένα πλήθος από χόρτα, θάμνους και νεότευτα διάφορων δένδρων. Με τον ίδιο τρόπο ένας πληθυσμός ενός παραγωγού φυτού μπορεί να έχει περισσότερους καταναλωτές. Η δρυς π.χ. συνδέεται με αρκετούς πληθυσμούς φυλλοφάγων εντόμων, εντόμων που βλάπτουν τα βολανίδια καθώς και με πληθυσμούς φλοιοφάγων και ξυλοφάγων εντόμων. Έτσι στην πραγματικότητα οι ρυθμίσεις στο δασικό οικοσύστημα, μέσω των βιοσυστημάτων, έχουν έναν πολύπλοκο και περίπλοκο χαρακτήρα. Τα διάφορα είδη δημιουργούν βιοσυστηματικές αλυσίδες και πλέγματα αντίστοιχα με τις τροφικές αλυσίδες και τα τροφικά πλέγματα. Στην περίπτωση που, για μια οποιαδήποτε αιτία, δεν λειτουργήσει ένας από τους κρίκους μιας βιοσυστηματικής αλυσίδας ή ένας κόμβος από το βιοσυστηματικό πλέγμα τότε επεμβαίνει ένας άλλος κρίκος ή ένας άλλος κόμβος και τελικά πραγματοποιείται η ρύθμιση.

Οι αντίστροφες σχέσεις (αναδράσεις), οι οποίες αποτελούν τη βάση της αυτορρύθμισης των δασικών οικοσυστημάτων δεν μπορούν να λειτουργήσουν παρά μόνο με την προϋπόθεση της ύπαρξης μιας ροής πληροφοριών, η οποία να συνδέει τους πληθυσμούς με την απία της μεταβολής.

Στην δασικές βιοκοινότητες και κατ' επέκταση στα δασικά οικοσυστήματα δεν υπάρχουν ειδικά κανάλια μεταφοράς και ειδικοί μηχανισμοί επεξεργασίας πληροφοριών, όπως συμβαίνει στα αφηρημένα κυβερνητικά συστήματα. Η ανταλλαγή πληροφοριών μεταξύ των οργανισμών πραγματοποιείται άμεσα μέσω των τροφικών τους σχέσεων.

Έχει αποδειχθεί ότι οι δασικές βιοκοινότητες, όπως και όλες οι βιοκοινότητες, είναι ικανές να δέχονται και να αποταμιεύουν οικολογικές εμπειρίες μέσω της ανταλλαγής - προσαρμοστικής εξέλιξης των ειδών - μελών τους. Η εμπειρία αυτή εκδηλώνεται στην προσαρμογή των αντίστοιχων σχέσεων των πληθυσμών σε τρόπο που να πραγματοποιείται, κάτω από ορισμένες δεδομένες συνθήκες, μια μεγιστοποίηση της δομής και των λειτουργιών παραγωγής με αποτέλεσμα τη μέγιστη δυνατή παραγωγή βιομάζας με τη μεγαλύτερη δυνατή σταθερότητα του συστήματος.

Η φυσική δασική βιοκοινότητα φθάνει σε μια τέτοια μεγιστοποίηση μετά από ένα μακρό χρονικό διάστημα, γιατί η κυκλοφορία των πληροφοριών και η πραγματοποίηση της αυτορρύθμισης μέσω των αναδράσεων (αντίστροφων σχέσεων) εμφανίζεται στην περίπτωση των δασικών οικοσυστημάτων περισσότερο προηγμένη από ό,τι σε άλλα οικοσυστήματα, γίνεται όμως με βραδύτερο ρυθμό.

Η δασική βιοκοινότητα είναι από αυτήν την άποψη μια «κυβερνητική» μηχανή με αργές λειτουργίες, της οποίας το «πρόγραμμα» ανάπτυξης καθορίζεται από την τράπεζα γονιδίων (Genofond) των ειδών - μελών της. Γονιδίων τα οποία δημιουργήθηκαν από τις σχέσεις μεταξύ των ειδών. Γι' αυτό η δασική βιοκοινότητα αν και έχει τον μεγαλύτερο βαθμό ικανότητας αυτορρύθμισης, σε περιπτώσεις μερικών διαταραχών των φυσικών συνθηκών και των σχέσεων των μελών της υποφέρει από αυτές για μια αρκετά μακροχρόνια περίοδο μέχρι που να επανέλθει στην αρχική του κατάσταση (επιδημίες εντόμων, πυρκαγιές κ.λ.π.).

Δεδομένου όμως ότι το δάσος υπόκειται από πολύ καιρό σ' ένα πληθώρα διαταραχών από τις ανθρώπινες επιδράσεις (υλοτομίες, βοσκή κ.λ.π.) και ότι η ανθρώπινη κοινωνία δεν μπορεί να περιμένει τη μεγιστοποίηση της παραγωγής των δασικών οικοσυστημάτων δια της φυσικής οδού, η μόνη λύση είναι ένας τρόπος διαχείρισης των οικοσυστημάτων αυτών που να βασίζεται σε μια βαθιά γνώση των διαδικασιών της φυσικής αυτορρύθμισης και που θα πετυχαίνει την αναγκαία μεγιστοποίηση της παραγωγής με ένα περισσότερο γρήγορο ρυθμό. Η λύση αυτή μεταφράζεται στην εφαρμογή της δασοκομίας πάνω σε οικολογικές βάσεις, με μία προσπάθεια επιτάχυνσης των φυσικών ρυθμών. Είναι αυτονόητο ότι κάτι τέτοιο δεν μπορεί να επιτευχθεί χωρίς την κατανάλωση αρκετά μεγάλης ποσότητας ενέργειας.

Δυναμική ισορροπία (ομοιόσταση).

Μέσω του μηχανισμού της αυτορρύθμισης προκύπτει στα δασικά οικοσυστήματα μια σειρά διαδοχικών δομών και λειτουργικών καταστάσεων, οι οποίες χωρίς να είναι ταυτόσημες μοιάζουν πολύ μεταξύ τους. Έτσι φθάνουμε σε μια δυναμική ή ρευστή ισορροπία, την ομοιόσταση, η οποία αντιπροσωπεύει την κανονική κατάσταση του οικοσυστήματος. Εάν δεν εμφανισθούν διαταρακτικές, εξωτερικές επιδράσεις όπως καταστροφές από κλιματικούς ή άλλους παράγοντες (ξηρασία, πλημμύρες, άνεμοι, χιόνια, πυρκαγιές κ.λ.π.), ή ανθρώπινες επιδράσεις, μια τέτοια ισορροπία μπορεί να διαρκέσει πολύ χρόνο. Κατά τη διάρκεια του χρόνου αυτού το οικοσύστημα μεταβάλλεται βαθμιαία και με πολύ αργό ρυθμό μέσω της ενδογενούς εξέλιξης της βιοκοινότητας και του εδάφους. Η εξέλιξη αυτή προκαλεί τη βαθμιαία αντικατάσταση και τη δημιουργία μιας άλλης δυναμικής ισορροπίας που να ανταποκρίνεται στη νέα βιοκοινότητα που δημιουργήθηκε με την παραπάνω εξέλιξη. Τη δυναμική ισορροπία πρέπει να την αντιληφθούμε σαν ένα άβροιομα αντίστροφων διακυμάνσεων των πληθυσμών. Διακυμάνσεων που σβήνεται αμοιβαία με τους μηχανισμούς αυτορρύθμισης και οι οποίες μέσω προσαρμογών δημιουργούν μια κατάσταση ισορροπίας φαινομενικά σταθερή.

Σταθερότητα δασικών οικοσυστημάτων

Με τον όρο σταθερότητα εννοούμε εδώ την ικανότητα των δασικών οικοσυστημάτων να διατηρούν ή να επαναφέρουν τη δομή και τις λειτουργίες τους σε περίπτωση διαταραχών που δεν ξεπερνούν ορισμένα όρια.

Η σταθερότητα των δασικών οικοσυστημάτων εξαρτάται από τον βαθμό της εσωτερικής οργάνωσής τους και από την ικανότητά τους για αυτορρύθμιση. Τα φυσικά δασικά οικοσυστήματα έχουν έναν υψηλό βαθμό οργάνωσης και μεγάλη ικανότητα αυτορρύθμισης, χαρακτηρίζονται γενικά, σε σχέση με άλλα οικοσυστήματα, από μια καταφανώς μεγαλύτερη σταθερότητα.

Μια σειρά από συγγραφείς (Clements and Shelford, 1939, Odum, 1971, May, 1975 κ.ά.) υποστηρίζουν ότι η σταθερότητα των δασικών οικοσυστημάτων βρίσκεται σε άμεση σχέση με την ποικιλότητα δομής και λειτουργιών γιατί αυτή δημιουργεί, μέσω της αύξησης του αριθμού και των αλληλοεξαρτήσεων των τροφικών αλυσίδων, περισσότερες αντίστροφες σχέσεις (αναδράσεις) και συνεπώς ρυθμίσεις, οι οποίες οδηγούν στη μείωση των διακυμάνσεων των διαφόρων πληθυσμών.

Αφθονία ειδών όμως δεν συνεπάγεται οπωσδήποτε και μεγαλύτερη σταθερότητα εφ' όσον τα είδη δεν συνδέονται μεταξύ τους με διακριτικές

δεσμούς του τύπου των αντίστροφων σχέσεων. Έτσι για παράδειγμα ο μεγάλος αριθμός ειδών που εμφανίζεται μετά από μια αποψιλιακή υλοτομία δεν σημαίνει και αυξημένη σταθερότητα γιατί πολλά από τα είδη αυτά εμφανίζονται τυχαία στο οικοσύστημα και δεν δημιουργούν παρά μόνο παροδικές σχέσεις.

Ένα μέτρο εκτίμησης της σταθερότητας ενός οικοσυστήματος είναι ο αριθμός των σχέσεων που δημιουργούνται στη βιοκοινότητα και ιδιαίτερα ο αριθμός των πολλαπλών σχέσεων μεταξύ των ειδών που τη συνθέτουν.

Από αυτή την άποψη τα δασικά οικοσυστήματα δεν έχουν όλα τον ίδιο βαθμό σταθερότητας. Άλλα είναι περισσότερο σταθερά, άλλα λιγότερο και ορισμένα, σε ακραίες, σταθμούς, εμφανίζονται ασταθή.

Για παράδειγμα τα βροχερά τροπικά δάση, στα οποία κυριαρχούν οι «βιοκοινότητες» ρυθμίσεις αποδείχθηκαν πολύ σταθερά σ' ό,τι αφορά τη δομή και τις λειτουργίες τους από την τριτογενή περίοδο μέχρι σήμερα. Λιγότερο σταθερά είναι τα οικοσυστήματα, των οποίων η ρύθμιση της ισορροπίας τους, ειδικότερα σε ακραίες σταθμούς, εξαρτάται περισσότερο από τους οικολογικούς (εξωτερικούς) παράγοντες και λιγότερο από τους βιοκοινωτικούς (εσωτερικούς). Έτσι π.χ. τα οικοσυστήματα των ψυχρόβιων κωνοφόρων και των ξηρόφυλλων δασών των τροπικών ξηρών περιοχών εμφανίζονται ασταθή. Πράγματι συγκρίνοντας τα οικοσυστήματα των ευρύτερων δασικών ζωνών δεν υπάρχει αμφιβολία ότι στα οικοσυστήματα των τροπικών βροχερών δασών εμφανίζεται ο μεγαλύτερος αριθμός σχέσεων μεταξύ των οργανισμών που τα συνθέτουν, γεγονός που εξηγεί την υψηλή φυσική τους σταθερότητα.

Στα οικοσυστήματα των δασών της Μεσογειακής και της Εύκρατης ζώνης, αυτά που συντίθενται από περισσότερους πληθυσμούς ειδών δένδρων (μεικτά δάση) είναι σταθερότερα από εκείνα που συντίθενται από ένα μόνο πληθυσμό δένδρων (αμιγή δάση).

Τα παραπάνω είναι αυτονόητο ότι ισχύουν για τα φυσικά δασικά οικοσυστήματα, στα οποία δεν έχει επέμβει ο άνθρωπος.

Στα δασικά οικοσυστήματα, στα οποία επεμβαίνει ο άνθρωπος αλλάζουν ριζικά οι συνθήκες. Ακριβώς τα οικοσυστήματα που κάτω από φυσικές συνθήκες είναι τα πιο σταθερά, γίνονται εξαιρετικά ευπαθή σε περίπτωση που οι ανθρώπινες επεμβάσεις μεταβάλλουν αυτές τις συνθήκες γιατί μ' αυτές τις επεμβάσεις βλάπτονται κατά κανόνα πολλοί βιοκοινωτικοί ρυθμιστικοί μηχανισμοί.

Πολύ διδακτικό είναι το παράδειγμα των τροπικών δασών. Έχει αποδειχθεί ότι ύστερα από εκμετάλλευση του δάσους για ένα μόνο περίτροπο χρόνο μεταβάλλεται ριζικά η δομή του ενώ σε 1 - 2 ακόμη περίτροπους χρόνια επιστρέφεται το δάση από θανάτους ή λόνια από πτώες

Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι στο παρθένο τροπικό δάσος όλα σχεδόν τα αποθέματα θρεπτικών στοιχείων είναι δεσμευμένα στη βιομάζα ενώ το έδαφος, το οποίο επικλύνεται από τα άφθονα νερά των βροχών, είναι πολύ φτωχό σε θρεπτικά στοιχεία, τα οποία βρίσκονται - μέσω της φυλλόπτωσης - σε μια συνεχή ροή μέσα στο οικοσύστημα. Η φυλλόπτωση αποσυντίθεται πολύ γρήγορα και τα θρεπτικά στοιχεία που απελευθερώνονται με την ορυκτοποίηση προσροφούνται αμέσως από τις ρίζες των δένδρων και ξαναμπαίνουν σε κυκλοφορία. Το τροπικό βροχερό δάσος μοιάζει, απ' αυτή την άποψη, με μια επιχείρηση που έχει μόνο «κυκλοφορούν» κεφάλαιο και καθόλου αποθεματικό. Κάθε υλοτομία οδηγεί στην απώλεια θρεπτικών στοιχείων με την απόληξη του ξύλου και γενικά με την απομάκρυνση βιομάζας. Η απώλεια αυτή συμπληρώνεται με την έκπλυση του επιφανειακού εδάφους που μετά την υλοτομία μένει χωρίς προστασία. Μέσα σε δύο με τρεις περίτροπους χρόνους χάνονται σχεδόν όλα τα αποθέματα θρεπτικών στοιχείων και το δάσος δεν επανέρχεται πια στην αρχική του κατάσταση αλλά αντικαθίσταται από θαμνώνες ή από λόχμες με ετήρες ή από ένα δευτερογενές δάσος.

Αλλά και στα μεικτά δάση πλατυφύλλων, όπως και στα δάση κωνοφόρων της μεσογειακής και εύκρατης ζώνης η δραστηριότητα του ανθρώπου έχει αφήσει τα αρνητικά της σημάδια. Στην περιοχή της Μεσογείου το μεγαλύτερο μέρος των δασών έχει καταστραφεί από αλόγιστες υλοτομίες, εκχερσώσεις, πυρκαγιές και κυρίως από τη βοσκή των γιδιών. Στη Μεσοευρώπη η καταστροφή των μεικτών δασών και η αντικατάστασή τους με μονοκαλλιέργειες κωνοφόρων, κυρίως ερυθρελάτης, έχει δημιουργήσει τεράστια προβλήματα στην οικολογική ισορροπία των δασικών οικοσυστημάτων, τα οποία εντείνονται με τη ρύπανση της ατμόσφαιρας και την όξιση βροχής. Η τελευταία προκαλεί καταστροφές στα δάση των χωρών της Μεσοευρώπης, της Σκανδιναβίας, της Βορείου Αμερικής και γενικά των βιομηχανικά αναπτυγμένων χωρών. Η διαφορά των δασών της Μεσογειακής και της Εύκρατης ζώνης με εκείνη των τροπικών περιοχών είναι ότι στη ροή των θρεπτικών υστατικών παίρνει μέρος ένα μικρό μόνο ποσοστό από τα συνολικά αποθέματα του οικοσυστήματος. Έτσι μετά την καταστροφή του δάσους και εφ' όσον δεν παροιάρεται το έδαφος με τη διάβρωση, η επανεγκατάστασή του είναι σχετικά εύκολη.

Σήμερα η ανθρώπινη κοινωνία εγείρει αυξημένες αξιώσεις υλικών και κοινωνικών παροχών από το δάσος. Γι' αυτό βασική μέριμνα του δασοκόμου χειρισμού πρέπει να είναι η μεγιστοποίηση της παροχής υλικών αγαθών και κοινωνικών υπηρεσιών με μια σύγχρονη διατήρηση στο μέγιστο δυνατό βαθμό της οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας των δασικών οικοσυστημάτων. Αυτό μπορεί να γίνει:

- 1). Με την, κατά το μέγιστο δυνατό, διατήρηση της ποικιλότητας των φυτικών οικοσυστημάτων δηλαδή τη διατήρηση της φυσικής σύνθεσης των δασών και του αυτόχθονου γενετικού υλικού. Η διατήρηση της τρέπεζας γονιδίων (Genofond) των φυτικών οικοσυστημάτων παίζει σημαντικό ρόλο, όπως είδαμε, στη διατήρηση της βιοκοινοτικής ισορροπίας.
- 2). Την εξασφάλιση μιας απρόσκοπτης ροής ενέργειας, ύλης και θρεπτικών στοιχείων στο οικοσύστημα με τη διατήρηση όλων των βιοκοινοτικών σχέσεων, τροφικών αλυσίδων και βιοσυστημάτων (διατήρηση ρυθμιστικών αναδράσεων).
- 3). Μεγιστοποίηση των εισροών (ενέργεια, νερό, θρεπτικά στοιχεία) στο οικοσύστημα και η αξιοποίησή τους, με τη βοήθεια των δασοκομικών χειρισμών, στο μέγιστο δυνατό βαθμό για την μεγαλύτερη δυνατή παραγωγή βιομάζας και ιδιαίτερα ξύλου.
- 4). Ελαχιστοποίηση των εκροών (ούρπυς) και κυρίως των εκροών νερού (διαπνοή, εξάτμιση, επιφανειακή απορροή) και θρεπτικών στοιχείων από το οικοσύστημα. Το τελευταίο επιτυγχάνεται με την απόληξη μόνο ξύλου από τη βιομάζα του δασικού οικοσυστήματος και με τη συνεχή προστασία του εδάφους από τη διάβρωση.

Ο καλύτερος και πληρέστερος συνδυασμός των παραπάνω μέτρων επιτυγχάνεται στο κηπευτό δάσος, το οποίο είναι διαρκές δάσος, ακολουθούν το υπηχηρευτό δάσος, το ομήλικο δάσος που αναγεννάται με υπόκειες διαδοχικές υλοτομίες και τελευταίο έρχεται το τεχνητά δημιουργούμενο ομήλικο δάσος με αποψιλωτικές υλοτομίες (βλ. Δασοκομία II, Εφαρμοσμένη Δασοκομική).

Διάκριση δασικών οικοσυστημάτων βάσει του βαθμού σταθερότητας

Τα δασικά οικοσυστήματα μπορούν να καταταγούν στις παρακάτω βασικές κατηγορίες ανάλογα με τον βαθμό της ανθρώπινης επίδρασης και της αντίστοιχης οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας.

- 1). Στα φυσικά ανεπηρέαστα από τον άνθρωπο δασικά οικοσυστήματα, όπως είναι τα παρθένα δάση των τροπικών και βόρειων περιοχών (Καναδά, Ρωσίας).

Τα οικοσυστήματα αυτά χαρακτηρίζονται από μια μεγάλη σχετικά ποικιλότητα ειδών, από την ύπαρξη πολλαπλών μόνιμων σχέσεων μεταξύ των μελών της βιοκοινότητας, την απρόσκοπτη ροή ενέργειας, βιομάζας και θρεπτικών στοιχείων μέσω των τροφικών σχέσεων (τροφικών αλυσίδων), τη διατήρηση ενός πυκνού πλέγματος βιοσυστημάτων και ρυθμιστικών αντίστροφων σχέσεων (αναδράσεων). Γι' αυτό και εμφανίζουν έναν υψηλό βαθμό ικανότητας αυτορρύθμισης, οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας. Είναι αυτότροφα σε ό,τι αφορά τα θρεπτικά στοιχεία και ενεργειακά

ανάξαρτα από κάθε άλλη πηγή ενέργειας εκτός φυσικά από την ηλιακή. Στην ώριμη φάση τους διακρίνονται από πολύ υψηλά αποθέματα βιομάζας, μεγάλη ακαθάρστη παραγωγή αλλά παράλληλα και από μια υψηλή αυτοκατανάλωση ενέργειας και βιομάζας με αποτέλεσμα η καθαρή παραγωγή να είναι πολύ μικρή ή και μηδενική. Οι εισροές θρεπτικών στοιχείων και βιομάζας είναι μικρές αλλά και οι αντίστοιχες εκροές είναι ελάχιστες. Τα οικοσυστήματα αυτά είναι πολύτιμα, από καθαρά οικολογική άποψη γιατί πέρα από την μεγάλη ικανότητα αυτορρύθμισης και τον υψηλό βαθμό οικολογικής ισορροπίας και σταθερότητας, επηρεάζουν και συμβάλλουν στην οικολογική ισορροπία μιας ευρύτερης περιοχής και ιδιαίτερα συμβάλλουν στη σταθεροποίηση άλλων ασταθών οικοσυστημάτων. Είναι όμως αποικονομικά και δεν εξυπηρετούν τις ανθρώπινες ανάγκες α' ό,τι αφορά την παραχή υλικών αγαθών.

2. Συμβραστικά δασικά οικοσυστήματα.

Τα συμβραστικά δασικά οικοσυστήματα είναι τα χειριζόμενα από τον άνθρωπο οικοσυστήματα, τα οποία όμως διατηρούν τη φυσική σύνθεση, τουλάχιστον την ποιοτική, των ειδών της βιοκοινότητας. Από αυτή την άποψη μοιάζουν προς τα φυσικά οικοσυστήματα γι' αυτό και καλούνται «οικοσυστήματα που πλησιάζουν προς τα φυσικά» (Naturallike Oekosysteme). Τα συμβραστικά δασικά οικοσυστήματα διατηρούν έναν υψηλό βαθμό οργάνωσης και ποικιλότητας, διαθέτουν όπως και τα φυσικά οικοσυστήματα πυκνό πλέγμα τροφικών και βιοσυστηματικών σχέσεων και κατά συνέπεια διαθέτουν υψηλού βαθμού ικανότητα αυτορρύθμισης και διακρίνονται επίσης από υψηλή σχετικά σταθερότητα. Σε σύγκριση με τα φυσικά οικοσυστήματα διαθέτουν μικρότερα αποθέματα βιομάζας, είναι και αυτά αυτότροφα σε ό,τι αφορά τη ροή θρεπτικών στοιχείων απαιτούν όμως πρόσθετη ενέργεια για τη μεγιστοποίηση της παραγωγής και την επάχυνση του ρυθμού της.

Η ενέργεια αυτή προσφέρεται με τις καλλιεργητικές επεμβάσεις και τη συγκομιδή του ξύλου. Εν τούτοις η εισροή πρόσθετης ενέργειας είναι σχετικά μικρή ενώ η εκροή ενέργειας με τη μορφή βιομάζας (ξύλου) είναι αρκετά μεγάλη. Η εκροή θρεπτικών στοιχείων είναι σχετικά μικρή και αντισταβάζεται από τις εισροές με το νερό των βροχών, με την απελευθέρωση νέων θρεπτικών στοιχείων από τα ορυκτά του εδάφους με υδρόλυση και από τα αποθέματα της φυλλόσας και του εδάφους.

Στα συμβραστικά δασικά οικοσυστήματα εφ' όσον η διαχείρισή τους γίνεται σύμφωνα με τους κανόνες της σύγχρονης δασολογικής επιστήμης και τεχνικής, εφ' όσον δηλαδή με τις επεμβάσεις μας δεν αλλοιώνουμε ουσιαστικά τη φυσική σύνθεση της βιοκοινότητας και παίρνουμε μόνο ξύλο

και μάλιστα σε ποσότητα ίση ή και μικρότερη από την επίσηια παραγωγή ή διατήρηση του οικοσυστήματος είναι ανεπαίσθητη. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι το ξύλο είναι κατά 99,7% προϊόν της αφομοίωσης. Με τη συγκομιδή του παίρνουμε ένα μέρος μόνο από την ενέργεια που μεταπονήθηκε με την αφομοίωση από φυσική σε χημική και ένα πολύ μικρό μέρος θρεπτικών στοιχείων. Επεμβαίνουμε δηλαδή σε ένα μέρος μόνο της ροής ενέργειας ενώ η ροή των θρεπτικών στοιχείων παραμένει σχεδόν αδιατάρακτη. Μ' αυτόν τον τρόπο διατηρούνται όλες σχεδόν οι τροφικές αλυσίδες, το τροφικό πλέγμα και το πλέγμα των βιοσυστημάτων και το όλο σύστημα διατηρεί έναν υψηλό βαθμό οργάνωσης και μεγάλη οικολογική σταθερότητα και ικανότητα αυτορρύθμισης.

Εάν όμως μεταβάλλουμε τη φυσική σύνθεση με την εισαγωγή άλλων ειδών, ξέχων προς τη φυσική βιοκοινότητα, ή αποκομίσουμε μεγαλύτερη ποσότητα ξύλου από την επίσηια παραγωγή του οικοσυστήματος ή μαζί με το ξύλο αποκομίσουμε το φύλλωμα, τα κλαδιά, τις ρίζες κ.λ.π. (ολική εκμετάλλευση), ή εξολοθρεύσουμε τα σαρκωτά ζώα, τα οποία ρυθμίζουν τους πληθυσμούς των φυτοφάγων, ή οδηγήσουμε φυτοφάγα ζώα για βοσκή στο δάσος, ή καταστρέψουμε το έδαφος με την αλόγητη χρήση βαρειών μηχανημάτων κατά τη συγκομιδή του ξύλου τότε διαταράσσεται η όλη ισορροπία του οικοσυστήματος και εφ' όσον οι επιδράσεις αυτές συνεχίζονται για μεγάλο χρονικό διάστημα, διαταράσσεται η ισορροπία του συστήματος, η οποία από σταθερή γίνεται μετασταθής ή και ασταθής και όχι σπάνια οδηγούν σε πλήρη κατάρρευση, την υποβάθμιση και την αντικατάσταση του οικοσυστήματος από άλλα απλούστερα (θαμνοποίηση δασών). Αυτό έχει καταστρεπτικές συνέπειες για το έδαφος, το κλίμα και την ισορροπία άλλων γειτονικών οικοσυστημάτων.

3. Μετασταθής βασικά οικοσυστήματα αναδασώσεων

Με τις αναδασώσεις προσπαθούμε να αναβαθμίσουμε και αναπλάσουμε τα υπάρχοντα υποβαθμισμένα χαμηλού βαθμού οργάνωσης και παραγωγικότητας οικοσυστήματα, σε οικοσυστήματα υψηλού βαθμού οργάνωσης και παραγωγικότητας. Διαταράσσουμε μ' αυτόν τον τρόπο την προϋπάρχουσα ισορροπία και δημιουργούμε ένα τεχνητό οικοσύστημα, το οποίο στα πρώτα στάδια της εξέλιξης του εμφανίζει μια μετασταθής ή και ασταθής ισορροπία η οποία με την πάροδο του χρόνου και με την είσοδο νέων ειδών στην δημιουργούμενη νέα βιοκοινότητα μπορεί να μετατραπεί σε σταθερή. Εδώ παίζει σημαντικό ρόλο η σωστή εκλογή του είδους ή των ειδών που χρησιμοποιούμε και ο βαθμός διατάραξης του αρχικού οικοσυστήματος με την κατεργασία του εδάφους.

Τα οικοσυστήματα αυτά χαρακτηρίζονται από μικρό σχετικά βαθμό οργάνωσης, χαμηλή ικανότητα αυτορρύθμισης και συνεπώς εμφανίζουν μια μετασταθής ισορροπία και χαμηλού βαθμού σταθερότητα, έχουν μικρή αυτοκατανάλωση και σχετικά μεγάλη καθαρή παραγωγή, η συγκέντρωση βιομάζας είναι μικρότερη από ότι στα συμβιωτικά οικοσυστήματα, είναι και αυτά αυτότροφα σε ότι αφορά τα θρεπτικά συστατικά αλλά ενεργειακά είναι εξαρτώμενα γιατί απαιτούν την κατανάλωση μεγάλης ποσότητας πρόσθετης ενέργειας για την κατεργασία του εδάφους, την παραγωγή - μεταφορά και φύτευση των φυταρίων, την προστασία της νεοφυτείας, την καταπολέμηση επιδημιών εντόμων κ.λ.π. Η πρόσθετη εισροή ενέργειας στο οικοσύστημα είναι αρκετά υψηλή σε σχέση με την εκροή βιομάζας με τη συγκομιδή του ξύλου.

4. Ασταθής, παραγωγικά οικοσυστήματα φυτειών

Τα οικοσυστήματα αυτά δημιουργούνται με την ίδρυση φυτειών ταχυσυζών ειδών (λευκοκαλλιέργεια, εύκαλυπτόνες, φυτείες ταχυσυζών πεύκων κ.λ.π.). Εδώ ξεφειλγουμε πια εντελώς από τα φυσικά οικοσυστήματα και εφαρμόζουμε καθαρά γεωργικές μεθόδους. Τα οικοσυστήματα αυτά έχουν πολύ μικρό βαθμό οργάνωσης και πολύ μικρή ικανότητα αυτορρύθμισης. Έχουν πολύ μικρή αυτοκατανάλωση και πολύ μεγάλη καθαρή παραγωγή γι' αυτό αποκαλούνται και παραγωγικά οικοσυστήματα. Είναι ετερότροφα σε ότι αφορά τα θρεπτικά στοιχεία γιατί η εκροή με την απόληψη βιομάζας είναι πολύ μεγαλύτερη από την εισροή με συνέπεια η παραγωγικότητα του εδάφους να συντηρείται και διατηρείται με την προσθήκη θρεπτικών στοιχείων με τεχνητή λίπωση. Είναι ενεργειακά εξαρτώμενα γιατί απαιτούν την κατανάλωση μεγάλης ποσότητας ενέργειας για την προετοιμασία του εδάφους, την παραγωγή των δενδρυλλίων στα φυτάρια, τη μεταφορά και τη φύτευσή τους, την περιποίησή τους, την καταπολέμηση ασθενειών, εντόμων κ.λ.π.

Η σχέση της εισροής ενέργειας με την αποκομιζόμενη βιομάζα (εκροή) είναι αρκετά υψηλή.

Τα οικοσυστήματα αυτά μπορούν να συντηρηθούν μόνο σε πλάσση, καθαρά γεωργικά εδάφη, των οποίων η παραγωγικότητα μπορεί να συντηρηθεί με καθαρά γεωργικές μεθόδους.

Σε πολλές δασοουστάδες μπορεί να χρησιμοποιηθεί με επιτυχία η συμβίωση των ξυλωδών φυτών με μικροοργανισμούς που συμβάλλουν στη δέσμευση αζώτου, για τη βελτίωση της διατροφής με άζωτο και συνεπώς στην επίτευξη της αύξησής των δένδρων. Αλλά όπως και στην περίπτωση της μικόρριζας είναι και εδώ απαραίτητες πολλές γνώσεις πάνω στη διαδικασία δέσμευσης του αζώτου και τις απαραίτητες προϋποθέσεις για τη συμβίωση αυτή ώστε ο δασοκόμος να κάνει σωστή χρήση αυτής της συμβίωσης ανάλογα με τις ανάγκες των ουστάδων.

Σε ό,τι αφορά άλλες σχέσεις συνεργασίας θα σταθούμε για λίγο σ' αυτές που δημιουργούνται ανάμεσα στα δένδρα και τα άλλα φυτά του δάσους με τα έντομα που τα γονιμοποιούν. Η σχέση αυτή είναι πρόσκαιρη γιατί δημιουργείται μόνο κατά την περίοδο της άνθησης και ο ρόλος της περιορίζεται στην εξασφάλιση της δημιουργίας στεροζυμωτών με σταυρογονία στα εντομογυμνά είδη. Τα έντομα χρησιμοποιούν σαν τροφή το νέκταρ και τη γύρη που παράγεται από τα φυτά ενώ με την επισκεπή τους συμβάλλουν στη μεταφορά της γύρης από φυτό σε φυτό εξοικονομώντας έτσι τη σταυρογονία, η οποία ευνοεί τα φυτά. Στο δάσος ένα μικρό μόνο μέρος από τα είδη δένδρων (φυλλές, αφένδαμνοι, σαρβιές, αγριοκερασιές, ψευδοκακία, χαρουπιά, αγριομηλιά, αγριοαχλαδιά κ.λ.π.) και σχεδόν όλοι οι θάμνοι εξαρτώνται, στην επικονίαση των λουλουδιών τους, από τα έντομα. Έναν ξεχωριστό ρόλο παίζουν οι μέλισσες. Αλλά και άλλα υμενόπτερα ανάμεσα στα οποία και τα μυρμηγκία συμβάλλουν επίσης στη γονιμοποίηση των λουλουδιών.

Η ανάπτυξη της μελισσοκομίας σαν κλάδο της δασικής παραγωγής δεν είναι μόνο προσοδοφόρος από τα προϊόντα που παράγονται (μέλι, κερι) αλλά και από το ανέβασμα της ποιότητας των σπόρων που παράγονται από τα δένδρα και τους θάμνους που σταυρογονιάζονται με τη βοήθεια των μελισσών.

Ενδιαφέρουσες σχέσεις συνεργασίας αναπτύσσονται επίσης μεταξύ των ζώων και των μικροοργανισμών. Σε πολλά είδη ξυλοφάγων εντόμων υπάρχουν στον πεπτικό τους σωλήνα μικροκοιλώματα τα οποία περιέχουν συμβιωτικούς μικροοργανισμούς (βακτήρια, μύκητες). Αυτοί οι μικροοργανισμοί διευκολύνουν την πέψη της τροφής (ξύλου) μέσω της διαδικασίας διάσπασης και αποσύνθεσης των συστατικών του ξύλου (λιγνίνη, κυτταρίνη). Επίσης με την σύνθεση ορισμένων δραστηκών ουσιών συμβάλλουν στην ανάπτυξη των λαρβιών. Οι μικροοργανισμοί με τη σειρά τους χρησιμοποιούν ουσίες που παράγονται από τον ξενιστή καθώς και το οικολογικό περιβάλλον που δημιουργείται στο εσωτερικό του σώματός του. Επίσης και στα δασόβια μηρυκακτικά όπως τα ελάφια, ζαρβιάδα, αγριόγαιδα, η παρουσία

μας άφθονης μικροχλωρίδας και μικροπανίδας στο στομάχι τους συμβάλλει στην πληρέστερη χώνευση της χονδρής τροφής που περιέχει πολύ κυτταρίνη.

ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΤΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ

Η ρήση του Ηράκλειτου «τα πάντα ρεί» ισχύει «κατ' εξοχήν» για τα δασικά οικοσυστήματα, τα οποία σαν ανοικτά συστήματα χαρακτηρίζονται από μια συνεχή μεταβολή της δομής και της λειτουργίας τους σε συνάρτηση με το χρόνο. Η συνεχής αυτή μεταβολή είναι γνωστή σαν δυναμική των δασικών οικοσυστημάτων. Η δυναμική των δασικών οικοσυστημάτων είναι το αθροιστικό αποτέλεσμα των μεταβολών που δημιουργούνται στους πληθυσμούς, που συνιστούν τη βιοκοινότητα, σαν αποτέλεσμα των σχέσεων μεταξύ τους και των μεταβολών που επέρχονται με το χρόνο στους οργανισμούς και στους διάφορους οικολογικούς παράγοντες.

Ο βίωτος υπόκειται επίσης σε αρκετές ανάλογες μεταβολές με την πάροδο του χρόνου, οι οποίες εκδηλώνονται με τη μορφή των αλλαγών στους διάφορους οικολογικούς παράγοντες και στις μεταβολές των συνθηκών του περιβάλλοντος. Ένα σημαντικό μέρος από τις μεταβολές αυτές οφείλονται στη δραστηριότητα της βιοκοινότητας αλλά στο μεγαλύτερο μέρος οφείλονται σε εξωτερικές επιδράσεις (κυρίως σε μεταβολές της ηλιακής ενέργειας).

Συνεπώς, επειδή και τα δύο μέρη που συνθέτουν το δασικό οικοσύστημα (βίωτος και βιοκοινότητα) μεταβάλλονται με το χρόνο, η δυναμική των οικοσυστημάτων οφείλεται εν μέρει στις μεταβολές του βίωτου και εν μέρει σε εσωτερικά αίτια της βιοκοινότητας και κυρίως σε μεταβολές των σχέσεων μεταξύ των πληθυσμών. Η δυναμική του οικοσυστήματος προκύπτει από το συνδυασμό της ποικιλομορφίας του και των μεταβολών στους οποίους υπόκειται ο βίωτος και η βιοκοινότητα τόσο ανεξάρτητα όσο και σε συνάρτηση μεταξύ τους.

Οι μεταβολές των πληθυσμών και της βιοκοινότητας, σαν σύνολο, είναι ποικίλες τόσο σε διάρκεια όσο και σε ρυθμό. Ορισμένες δημιουργούνται και εξελίσσονται πολύ γρήγορα, από την μια ημέρα στην άλλη ακόμα και από την μια ώρα στην άλλη, άλλες είναι πιο αργές και εκδηλώνονται από τον ένα χρόνο στον άλλον και ορισμένες είναι πάρα πολύ αργές και εκδηλώνονται ανά δεκαετίες, αιώνες ή και χιλιετίδες.

Σε ό,τι αφορά το ρυθμό, άλλες μεταβολές είναι κανονικές (ρυθμικές) και άλλες ακανόνιστες ή και τυχαίες (αρυθμικές). Οι κανονικές μεταβολές συσχετίζονται και συνδέονται αιτιολογικά με τις ρυθμικές μεταβολές των οικολογικών παραγόντων ενώ οι ακανόνιστες προκύπτουν από αποκλίσεις

αυτών των μεταβολών ή από τυχόν παράγοντες (πυρκαγιές, θύελλες, άνεμοι κ.λπ.). Η δυναμική των δασικών οικοσυστημάτων είναι ένα πολύπλοκο φαινόμενο, το οποίο εκδηλώνεται με τις παρακάτω γενικές μορφές.

- Ημερήσιος ρυθμός
- Φαινοφάσεις και φαινοφάσματα
- Διακυμάνσεις ετήσιες ή πολυετείς
- Διαδοχή

Στην περίπτωση του δάσους και ιδιαίτερα στο ομήλοκο δάσος, υπάγεται μια ειδική κατηγορία μεταβολής, η δυναμική σε συνάρτηση με την ηλικία η οποία προκαλεί κυκλικές μεταβολές στη δασική βιοκοινότητα, οι οποίες συνδέονται με το πέρασμα των ομήλικων συστάδων από διάφορα στάδια εξέλιξης. Σύμφωνα με ορισμένους συγγραφείς (Sukachev and Dybis, 1964, Leibundgut, 1970) όλες οι συνιστώσες της γενικής δυναμικής των βιοκοινοτήτων εκτυλοούνται ταυτόχρονα αλλά με διαφορετική ταχύτητα. Με βάση τις αργές μεταβολές (διαδοχές), οι οποίες στην περίπτωση του δάσους διαρκούν αιώνες, και την εξέλιξη με την ηλικία των δασοσυστάδων, δημιουργούνται ετήσιες ή πολυετείς διακυμάνσεις, υπερισχύοντα φαινολογικοί ρυθμοί οι οποίοι προκαλούνται από τις εποχιακές μεταβολές ή από την εναλλαγή ημέρας-νύχτας. Οι τελευταίες καθορίζουν τον ημερήσιο (καρακιδιό) ρυθμό. Η δυναμική της βιοκοινότητας είναι το άθροισμα της δυναμικής των πληθυσμών που τη συνθέτουν.

Ημερήσιος ρυθμός (Ημερονύχτιος)

Η εναλλαγή της φωτεινής με μια σκοτεινή περίοδο κατά τη διάρκεια του 24ώρου, χαρακτηριστική για το μεγαλύτερο μέρος του πλανήτη μας, καθορίζει τη δραστηριότητα, με μια προσαρμογή στον ημερονύχτιο ρυθμό, των περισσότερων πληθυσμών που συμμετέχουν στη δομή του δασικού οικοσυστήματος. Ο ημερονύχτιος ρυθμός εκφράζει την εναλλαγή περιόδων δραστηριότητας και ανάπαυσης κατά τη διάρκεια του 24ώρου, οι οποίες ανταποκρίνονται στην περιστροφή της γης.

Δεδομένου ότι τόσο με τη δραστηριότητα όσο και με την ανάπαυση δημιουργούνται πολλαπλές σχέσεις μέσα στους πληθυσμούς, μεταξύ των πληθυσμών και μεταξύ των πληθυσμών και του περιβάλλοντος, ο ημερονύχτιος ρυθμός συμβάλλει στη δημιουργία των σχέσεων μέσα στους πληθυσμούς καθώς και μεταξύ των πληθυσμών.

Στα δασικά οικοσυστήματα διακρίνονται δύο μεγάλες κατηγορίες οργανισμών: των ημερόβιων με δραστηριότητα και τη διάρκεια της φωτεινής περιόδου και των νυκτόβιων, με δραστηριότητα κατά τη διάρκεια της σκοτεινής περιόδου. Στην πρώτη κατηγορία ανήκουν όλα τα χλωροφυλλόχαρα φυτά (παραγωγοί), τα οποία έχουν ανάγκη από φως για την αφομοίωση.

Χωρίς να μπορούμε σε λεπτομέρειες πάνω στην φωτοσύνθεση, τη διαπνοή και την αναπνοή αυτών των φυτών, λειτουργίες που εξαρτώνται και από το είδος, θα υπενθυμίσουμε ότι η φωτοσύνθεση και η διαπνοή έχουν μια χαρακτηριστική ημερήσια πορεία η οποία έχει τη μορφή μιας κωδωνοειδούς καμπύλης με ένα ή δύο μέγιστα. Η ένταση της λειτουργίας τους αυξάνει τις πρώτες πρωινές ώρες της ημέρας και μειώνεται τις απόγευματινές. Το μέγιστο μπορεί να εμφανισθεί σε διαφορετικές ώρες, ανάλογα με το είδος. Εκείνο που μας ενδιαφέρει είναι η οικολογική επίδραση αυτών των λειτουργιών όπως η συσσώρευση βιομάζας, μεταβολή των παραγόντων του περιβάλλοντος με την ανταλλαγή ενέργειας και ύλης της βιοκοινότητας με το περιβάλλον.

Ο ημερήσιος ρυθμός της συσσώρευσης βιομάζας έχει ερευνηθεί πολύ λίγο. Τα δεδομένα που έχουν συλλεγεί για τα δένδρα είναι ακόμα αντιφατικά.

Στην πεύκη η αύξηση σε ύψος παρατηρείται κατά κανόνα τις απογευματινές ώρες, ακολουθώντας το μέγιστο της φωτοσύνθεσης (Mitscherlich, 1975). Η αύξηση σε πάχος παρατηρείται στις περισσότερες περιπτώσεις τις πρώτες μεταμεσημβρινές ώρες, διακόπτεται πριν από τα μεσάνυχτα (20η-24η ώρα) και επαναλαμβάνεται τις πρωινές ώρες (Osán, 1972).

Αντίθετα στην εμβρελάτη η κατά πάχος αύξηση παρατηρείται το απόγευμα μέχρις αργά τη νύχτα. Φαίνεται όμως ότι σε πιο ψυχρές συνθήκες (άνοιξη) η αύξηση πραγματοποιείται την ημέρα όταν οι συνθήκες θερμοκρασίας είναι περισσότερο ευνοϊκές. Το καλοκαίρι αντίθετα η διαδικασία της αύξησης γίνεται περισσότερο τη νύχτα κατά την οποία η έλλειψη νερού γίνεται λιγότερο αισθητή από ό,τι την ημέρα. (Mitscherlich, 1975).

Με τη μεταβαλλόμενη δραστηριότητα της αφομοίωσης παρατηρείται επίσης μια ημερονύχτια διακύμανση της σύνθεσης του ατμοσφαιρικού αέρα στο ενδοδασικό περιβάλλον. Την ημέρα αυξάνει το O_2 και λιγοστεύει το CO_2 ενώ τη νύχτα συμβαίνει το αντίθετο.

Η υγρασία του εδάφους υφίσταται επίσης μια διακύμανση. Κατά τη διάρκεια της ημέρας με την ένταση της διαπνοής και τη μεγαλύτερη πρόσρροφηση νερού από τις ρίζες παρατηρείται μια ξήρανση του εδάφους στον ριζικό χώρο και πλήρωση των διακενών χώρων (πόρων) του εδάφους με υδρατμούς ενώ τη νύχτα με τη μείωση της διαπνοής, την κίνηση του νερού και τη συμπύκνωση των υδρατμών αυξάνει η υγρασία του εδάφους.

Στα φυτά παρουσιάζονται και άλλα φαινόμενα ημερήσιας διακύμανσης όπως το άνοιγμα και το κλείσιμο των λουλουδιών, η μεταβολή της διάταξης των φύλλων σε σχέση με την κατεύθυνση της ηλιακής ακτινοβολίας (φαινόμενο που γίνεται πολύ καλά αντιληπτό στην αργερόχρωμη φιλόρα), ο ημερήσιος ρυθμός της πτώσης των φύλλων το φθινόπωρο και των σπόρων

σε άλλες εποχές. Σε πάρα πολλά ζώα παρατηρείται επίσης ένας ημερήσιος ρυθμός των βιολογικών τους δραστηριοτήτων. Στα δασικά έντομα και σε άλλες κατηγορίες ζώων, ο ρυθμός της ημερήσιας δραστηριότητας είναι χαρακτηριστικό του είδους και αποτελεί μια σημαντική πλευρά των βιολογικών του δραστηριοτήτων.

Μερικά έντομα πετούν την ημέρα σε ώρες μέγιστου φωτισμού και υψηλής θερμοκρασίας (μέγιστης ηλιακής ακτινοβολίας). Εδώ ανήκουν οι ημερήσιες πεταλούδες, για παράδειγμα η *Aporia crataegi* και πολυάριθμα *Nymphalidae* μερικά από τα οποία αναπτύσσονται σε ξυλώδη είδη (*Vanessa polychloras* V. *antifera*).

Αντίθετα στα κολεόπτερα του δάσους μια έντονη δραστηριότητα κατά τη διάρκεια της ημέρας αναπτύσσεται τα φλοιοφάγα των γενών *Ips*, *Pityogenus*, *Pityckeleus*, στα οποία η πτήση είναι περισσότερο έντονη κατά τη διάρκεια της ημέρας. Άλλα φλοιοφάγα έντομα πετούν με το σούρουπο (*Dryocoetes*, *Hyloterpes*), άλλα πετούν μόνο το σούρουπο και το βράδυ όπως τα κολεόπτερα *Melolontha*, *Rhizotrogus*, *Polyrhinus*, *Aporia*, και οι πεταλούδες ορισμένων ειδών (*Smarthinus*, *Hylotus*, *Sphinx*).

Μερικές πεταλούδες πετούν μόνο αφού σκοτεινιάσει και μέχρι τα μεσάνυχτα. Σ' αυτές υπάγεται το μεγαλύτερο μέρος των μικρολεπιδοπτέρων ανάμεσα στα οποία και μερικά είδη καταστρεπτικά για το δάσος όπως τα *Lymantria pumacha*, *Euproctis chrysorrhoea*, *Malacosoma neustria*, αρσενικά των *Egnaia*, *Oreopteris*, και νυχτόβια όπως τα είδη *Taeniocampa*, *Agrotis*. Κατά τη διάρκεια της νύχτας η δραστηριότητα αυτών των εντόμων μειώνεται βαθμιαία, περνάει από μια φάση ανάπαυσης μερικών ωρών και αυξάνει απότομα, αλλά για μικρό χρονικό διάστημα, λίγο πριν από την ανατολή του ήλιου.

Μερικά άλλα είδη εμφανίζουν δύο μέγιστα της βιολογικής τους δραστηριότητας. Στη *Lymantria pumacha* οι κόμπιες τρέφονται εντατικά στις 4-8 το πρωί και μεταξύ 20-24 το βράδυ και ελάχιστα μεταξύ 10-12 σε αίθριο καιρικό και 16-18 σε συννεφιασμένο.

Σε γενικές γραμμές μιλάμε για έναν μονοφασικό ρυθμό όταν κατά τη διάρκεια του 24ώρου εναλλάσσονται μια περίοδος δραστηριότητας με μια περίοδο ανάπαυσης. Όταν υπάρχουν δύο μέγιστα και δύο ελάχιστα μιλάμε για διφασική δραστηριότητα ή διφασικό ρυθμό. Ο τελευταίος τύπος εμφανίζεται κυρίως στα σπονδυλωτά του δάσους και είναι απάνιος στα έντομα στα οποία η δραστηριότητα καθορίζεται από τη θερμοκρασία και το φως.

Τέλος όπου κατά τη διάρκεια του 24ώρου παρουσιάζονται περισσότερα από 2 μέγιστα και ελάχιστα μιλάμε για πολυφασική δραστηριότητα ή πολυφασικό ρυθμό.

Το περισσότερο ζώο του δάσους χαρακτηρίζεται από έναν πολυφασικό ημερήσιο ρυθμό. Έτσι τα μηρυκαστικά θηλαστικά, τα οποία καταναλώνουν τροφές πτωχές σε θερμίδες, είναι υποχρεωμένα να τρέφονται για μερικές ώρες την ημέρα και άλλες τόσες να μηρυκάζουν την τροφή τους. Τα μικρά τρωκτικά, τα οποία καταναλώνουν τροφές πλούσιες σε θερμίδες (σπόρους, καρπούς, έντομα) είναι δραστήρια κατά τη διάρκεια της νύχτας ενώ ταυτόχρονα αποθηκεύουν τροφές τις οποίες μπορούν να καταναλώσουν κατά τη διάρκεια της ημέρας μέσα στις φωλιές τους. Στα πουλιά παρατηρείται ένας ρυθμός ξηπνήματος σε συνάρτηση με το βαθμό φωτισμού και μια ημερήσια διακίνηση των κινήσεων τους μέσα στο χώρο που κατέχουν (επικράτεια). Αυτό εξαρτάται από τις καιρικές συνθήκες.

Τα νυχτόβια ορρακτικά πουλιά στα οποία η βασική τους τροφή συνίσταται από τρωκτικά, δραστηριοποιούνται με το βράδυ ενώ την ημέρα, με ελάχιστες εξαιρέσεις, αναπαύονται.

Φαινοφάσεις και φαινοφάσματα

Η εναλλαγή, κατά τη διάρκεια του έτους, θερμών και ψυχρών, υγρών και ξηρών εποχών έχει αφεαίρετα τόσο τους οργανισμούς όσο και τους πληθυσμούς και τις βιοκοινότητες των δασικών οικοσυστημάτων με προσαρμογές που εκδηλώνονται με την αλλαγή της εμφάνισής τους και με τη διαφορετική ένταση των βιολογικών λειτουργιών τους στις διάφορες εποχές και με την περιοδική επανάληψη για κάθε εποχή ορισμένων φαινομένων και οικολογικών διαδικασιών.

Οι αντιστρέφτες αυτές μεταβολές στην εμφάνιση των ειδών, οι οποίες εμφανίζονται την ίδια εποχή κάθε χρόνο, ονομάζονται **φαινοφάσεις**. Οι αντιστρέφτες μεταβολές της σύνθεσης και εμφάνισης της βιοκοινότητας στις διάφορες εποχές του έτους ονομάζονται **φαινοφάσματα**.

Ο εποχιακός ρυθμός των χερσαίων οικοσυστημάτων της εύκρατης ζώνης στην οποία υπάγονται και τα ορεινά δάση της χώρας μας, διακρίνεται από μια εποχική διαδοχή των παρακάτω φαινοφασμάτων (Tischler, 1966): **Χειμερινό φαινόμενο** (Δεκέμβριος - Φεβρουάριος), **προεαρινό** (Μάρτιος - Απρίλιος), **εαρινό** (Απρίλιος - Μάιος), **θερινό** (Ιούνιος - Ιούλιος), **μεταθερινό** (Αύγουστος - Σεπτέμβριος) και **φθινοπωρινό** (Οκτώβριος - Νοέμβριος).

Στη μεσογειακή ζώνη των αειφύλλων πλατύφυλλων μπορούμε να διακρίνουμε τη χειμερινή περίοδο (χειμερινό φαινόμενο) (Δεκέμβριος) (Ιανουάριος - Φεβρουάριος) το εαρινό φαινόμενο (Μάρτιος - Μάιος) το θερινό (Ιούνιος - Αύγουστος), το προφθινοπωρινό ή μεταθερινό (Σεπτέμβριος - Οκτώβριος) και το φθινοπωρινό (Οκτώβριος - Δεκέμβριος).

Στην τροπική ζώνη υπάρχουν μόνο δύο εποχές με υγρή (βροχερή) και με ξηρή ενώ στον κημερινό σχεδόν δεν υπάρχουν εποχές.

Οι εποχιακές μεταβολές των οργανισμών και των πληθυσμών στην εύκρατη και τη μεσογειακή ζώνη είναι πολυάριθμες και ποικίλες. Η πιο τυπική εκδήλωση του εποχιακού ρυθμού είναι η πτώση των φύλλων το φθινόπωρο και η εκσπύξη τους την άνοιξη, η ανθοφορία, η δημιουργία και ωρίμανση των καρπών, η διασπορά των σπόρων, η φύτευσή τους και η δημιουργία ορτίφυτρων, η αύξηση σε ύψος και πάχος του κορμού των δένδρων κ.λ.π. Στη ζώνη των φυλλοβόλων πλατυφύλλων, η άνθηση γίνεται την άνοιξη και η ωρίμανση των καρπών το φθινόπωρο ή στο τέλος του καλοκαιριού. Στη ζώνη των αειφύλλων πλατυφύλλων πολλά είδη ανθίζουν το χειμώνα (κουμαριές, ελιές κ.λ.π.) ή πολύ ενωρίς την άνοιξη ενώ οι καρποί ωριμάζουν τέλος φθινοπώρου ή στις αρχές του χειμώνα (κουμαρά, ελιά). Επίσης ορισμένοι φυλλοβόλοι θάμνοι ρίχνουν τα φύλλα τους κατά τη διάρκεια του ξηρού καλοκαιριού και τα εκπύσσουν το φθινόπωρο (*Eurotia dendroidea*, *Medicago arborea* κ.ά.). Άλλα και στα αειφύλλα πλατύφυλλα καθώς και στα κωνοφόρα δημιουργούνται κάθε άνοιξη νέα φύλλα και βελόνες ενώ πέφτουν φύλλα και βελόνες μιας ορισμένης ηλικίας ανάλογα με το είδος.

Σε μερικά είδη πλατυφύλλων και κωνοφόρων οι σπόροι ωριμάζουν μετά 2 ή και 3 έτη (δρύες, πεύκες) βλ. οικολογία της αύξησης.

Η προσαρμογή των εποχιακών ρυθμών στις διάφορες κλιματικές ζώνες του πλανήτη μας αντικατοπτρίζεται και στους διαφορετικούς τύπους αύξησης σε ύψος των βλαστών και σε πάχος του κορμού των δένδρων και θάμνων (Brunig, 1971).

Τα φυτά της παρεδαφιαίας βλάστησης, στο μεγαλύτερο μέρος τους, χάνουν το υπέργειο τμήμα τους το φθινόπωρο και το ξαναδημιουργούν την άνοιξη. Και αυτά εμφανίζουν φάσεις άνθησης, δημιουργίας και ωρίμανσης καρπών και σπόρων, διασποράς και φύτευσης των σπόρων, δημιουργίας ορτίφυτρων και φυτορίων. Περιοδικά αύξηση των ριζών στις οποίες αποταμιεύονται θρεπτικά συστατικά κ.λ.π.

Η ρυθμικότητα των λειτουργιών των φυτών που προκαλείται από τις εποχιακές μεταβολές του φωτός, της θερμοκρασίας και της υγρασίας ασκεί με τη σειρά της μια τροποποιητική επίδραση στους οικολογικούς παράγοντες του περιβάλλοντος και ιδιαίτερα στο φως και τη θερμότητα που φθάνουν μέχρι την επιφάνεια του εδάφους, στην περιεκτικότητα σε νερό και θρεπτικά στοιχεία του εδάφους κ.λ.π.

Στενά συνδεδεμένες με τις φαινόμενες των φυτών (παραγωγών) είναι και οι φάσεις ανάπτυξης των φυτοφάγων (καταναλωτών πρώτου βαθμού) ενώ από τα τελευταία εξαρτάται επίσης η δραστηριότητα των αρπακτικών (καταναλωτών δεύτερου βαθμού) και των παρασίτων δηλαδή όλων των οργανισμών των τροφικών αλυσίδων.

Στα περισσότερα έντομα παρατηρούνται οι παρακάτω φαινόμενες: Αβγά, εκκόλαση, προνύμφες ή κάμπιες, νυμφοποίηση (πούπες), έξοδος τέλειων εντόμων, πέταγμα ζευγαρώματος, ενσπόδωση αβγών.

Πολλοί είδους προσαρμογές εξασφαλίζουν μια καλή συσχέτιση των φαινοφάσεων των διάφορων εντόμων τόσο μεταξύ τους όσο και με τις φαινόμενες των φυτών από τα οποία τρέφονται.

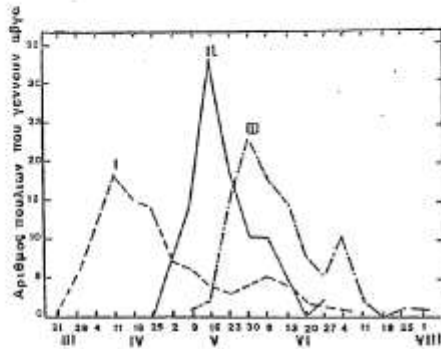
Το μεγαλύτερο μέρος των φυτοφάγων - φυλλοφάγων λεπιδόπτερων και των υμενόπτερων κλείνουν τον κύκλο της ανάπτυξής τους μέχρι το πολύ το πρώτο μισό του καλοκαιριού. Σ' αυτήν την περίοδο παρατηρείται και η δραστηριότητα των τέλειων εντόμων του κορμού (φυλλοφάγων και ξυλοφάγων) και των ριζοφάγων (μηλολόνη). Αργότερα παρατηρούνται πολύ λίγα έντομα στα φύλλα και τον κορμό. Τα περισσότερα βρίσκονται στο στάδιο του λήθαργου (αβγά, νύμφες στο έδαφος) ή στο στάδιο της λάρβας κάτω από τον φλοιό και μέσα στο ξύλο ή στο έδαφος.

Ο χαρακτήρας της πτήσης των εντόμων είναι στενά δεμένος με την υδροθερμική διατα του βιότοπου και γενικά με τις καιρικές συνθήκες. Αυτές καθορίζουν τόσο την ένταση όσο και τη διάρκεια της πτήσης.

Η δραστηριότητα των αρπακτικών και των παρασίτων (καταναλωτών δεύτερου βαθμού) συνδέεται στενά με τη δραστηριότητα των φυτοφάγων (καταναλωτών πρώτου βαθμού), οι οποίοι τους χρησιμεύουν σαν λεία ή σαν ξενιστές. Έτσι τα ωοφάγα (αβγοφάγα) παράσιτα εκκολάπτονται πιο αργά στις λάρβες των φυλλοφάγων και βρίσκονται στη φύση κατά την περίοδο της ενσπόδωσης αβγών στους ξενιστές τους.

Τα πουλιά που ζουν στο δάσος έχουν επίσης εποχιακές φαινολογικές φάσεις όπως είναι η πτερόρροια, το ζευγάρωμα, η κατασκευή των φωλιών, η ωοτοκία, η εκκόλαση των αβγών (κλώσισμα), η εμφάνιση των νεοσσών, εποχιακές μεταναστεύσεις κ.λ.π. Οι περίοδοι απόθεσης αβγών κατά τη διάρκεια της θερμής περιόδου διαφέρει αρκετά. (Σχ. 101). Στην περίπτωση των εντομοφάγων πουλιών η περίοδος φωλιάσματος διαφέρει ανάλογα με το χρόνο της πλήρους ανάπτυξης των εντόμων που χρησιμεύουν σαν κύρια τροφή για το τάγμα των νεοσσών τους. Και σε μερικά αποφοφάγα πουλιά παρατηρείται το ίδιο φαινόμενο. Ο ελατοσταυρομήτης (*Loxia curvirostra*) π.χ. μεγαλώνει τα μικρά του ακόμα και το χειμώνα όταν βρίσκεται άρθρονους σπόρους από τα κωνοφόρα δένδρα.

Ένα βασικό χαρακτηριστικό των περισσότερων πουλιών που ζουν στο δάσος είναι η εποχική μετανάστευση. Κατά την υλιχρή περίοδο, στα ορεινά δάση μας δεν μένουν παρά μόνο το ένα τρίτο περίπου των πουλιών που φωλιάζουν σ' αυτά. Συνήθως συγκεντρώνονται σε ομίλη τα οποία απασπάζονται μερικές φορές από περισσότερα είδη και ξεκινούν για το ταξίδι τους, συχνά από ορισμένες περιοχές. Σχηματίζουν δηλ. μεταναστευτικά ομίλη.



Σχ. 101. Περίοδος ωοτοκίας σε τρία είδη εντομοφάγων πουλιών I. κακοκλαίτη (*Erithacus rubecula*) II κοκκινόγυρς (*Phoenicurus phoenicurus*), III Σπαχτομυγαλίτης (*Muscicapa striata*). (Lack, 1950, Donitsa κ.ά. 1977).

Την άνοιξη ξαναγυρίζουν με την ίδια τάξη και σχεδόν πάντα την ίδια χρονική περίοδο. Η μετανάστευση προκαλεί αυξημένες διακυμάνσεις του πληθυσμού των πουλιών κυρίως την άνοιξη και το φθινόπωρο. Οι διακυμάνσεις οφείλονται και στην εμφάνιση των νέων γενιών (νεοσσών) των διαφόρων πουλιών.

Μεταξύ των θηλαστικών που ζουν στο δάσος εμφανίζονται επίσης τυπικές φαινοφάσεις όπως το άλλαγμα του τριχώματος, το οποίο σε ορισμένα είδη συνοδεύεται και από την αλλαγή του χρώματος των τριχών, τη συγκρότηση ζευγαριών ή οικογενειών για τον πολλαπλασιασμό τους, το ζευγάρωμα, τη γέννηση και το μεγάλωμα των νεογέννητων, εποχιακές μεταναστεύσεις οι οποίες καθορίζονται από τη μεταβολή των συνθηκών διατροφής. Οι μεταναστεύσεις των θηλαστικών, σε αντιδιαστολή με εκείνες των πουλιών, έχουν περιορισμένο χαρακτήρα και σπάνια ξεπερνούν τα όρια μιας ορισμένης περιοχής.

Κυκλικές διακυμάνσεις του μεγέθους των δασικών πληθυσμών.

Οι πληθυσμοί των φυτών, των ζώων και των μικροοργανισμών μιας δασικής βιοκοινότητας υπόκεινται σε πολλαπλές επιδράσεις και δραστηριότητες τόσο από τους παράγοντες του περιβάλλοντος όσο και από τους άλλους πληθυσμούς. Επίσης υπόκεινται σε ορισμένες μεταβολές που

οφείλονται στις ενδοπληθυσμιακές σχέσεις. Το αποτέλεσμα αυτών των επιδράσεων και δραστηριοτήτων είναι ο αριθμός των ατόμων του πληθυσμού να μην μένει σταθερός αλλά να μεταβάλλεται μέσα σε αρκετά ευρέα όρια, άλλοτε αυξάνοντας τον αριθμό ατόμων και άλλοτε μειώνοντάς τον.

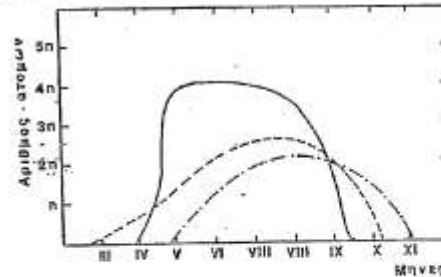
Με τον όρο **κυκλική διακύμανση των πληθυσμών** εννοούμε την περιοδική αυξομείωση του αριθμού των ατόμων που τους συνθέτουν.

Πολλοί συγγραφείς χρησιμοποιούν για την κυκλική διακύμανση τον όρο **δυναμική των πληθυσμών**. Τελευταία όμως προτιμάται ο όρος **διακύμανση** γιατί αποδίδει καλύτερα το φαινόμενο ενώ ο όρος **δυναμική** έχει μια ευρύτερη έννοια και χρησιμοποιείται και για τον χαρακτηρισμό άλλων φαινομένων.

Η διακύμανση ενός πληθυσμού δημιουργείται σαν αποτέλεσμα της αντίθεσης μεταξύ του **υψηλού βιολογικού δυναμικού** (γεννητικότητας) και της περιορισμένης ανταχής στο περιβάλλον που αποτελεί το άθροισμα της επίδρασης όλων των περιοριστικών παραγόντων οι οποίοι μειώνουν τη γεννητικότητα και αυξάνουν τη θνησιμότητα. Η ύπερξη αρκετά έντονων διακυμάνσεων στους πληθυσμούς της βιοκοινότητας οφείλεται στο γεγονός ότι σ' ένα τέτοιο δυναμικό - συλλογικό σύστημα οι ρυθμίσεις δεν είναι πάντοτε άμεσα εξασφαλισμένες.

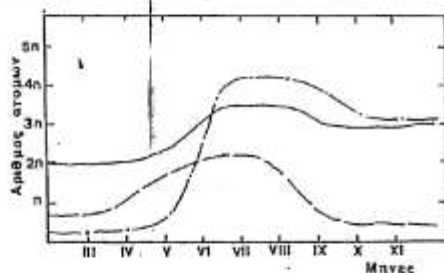
Ετήσιες διακυμάνσεις: Η ετήσια διακύμανση παρατηρείται σε οργανισμούς του δάσους που αναπαράγονται κάθε χρόνο. Με λίγες εξαιρέσεις (δένδρα και θάμνοι με περιοδική καρποφορία) όλοι οι οργανισμοί που ζουν στο δάσος υπόκεινται σ' αυτήν τη διακύμανση.

Στην περίπτωση των οργανισμών που έχουν ετήσιο κύκλο ζωής και περνούν τη δυσμενή γι' αυτά περίοδο σε κατάσταση σπέρων, σπορίων, ή αβγών (ετήσια φυτά, πολλά έντομα) η διακύμανση παριστάνεται με κωδονοειδή καμπύλη που αρχίζει από το 0 και τελειώνει επίσης στο 0 (Σχ. 102).



Σχ. 102. Κωδονοειδής διακύμανση του πληθυσμού οργανισμών με ετήσιο κύκλο ζωής (Donitsa κ.ά. 1977).

Στους άλλους οργανισμούς η καμπύλη ξεκινά από τον αριθμό των άριστων ατόμων, αυξάνει με την εμφάνιση των νεαρών απογόνων και μετά η πορεία της εξαρτάται από τους παράγοντες ρύθμισης των πληθυσμών (Σχ. 103).



Σχ. 103. Καμπύλες επίθεσης διακύμανσης του πληθυσμού οργανισμών με διάρκεια ζωής μεγαλύτερης του ενός έτους.

Πολυετείς διακυμάνσεις. Σε πολλούς οργανισμούς όπως για παράδειγμα στα φυλλοφάγα έντομα, στους ποικτικούς, στα πουλιά, στα θηλαστικά ο αριθμός των ατόμων ενός πληθυσμού μπορεί να αυξάνει για μια σειρά ετών, να φθάνει μια μέγιστη τιμή και να αρχίζει να μειώνεται πάλι μέχρι που να φθάνει μια ελάχιστη τιμή από την οποία και πέρα αρχίζει πάλι να αυξάνει κ.ο.κ. Έτσι δημιουργούνται πολυετείς κυκλικές διακυμάνσεις των πληθυσμών.

Διακυμάνσεις αυτού του είδους υφίστανται οι πληθυσμοί των περισσότερων οργανισμών που ζουν στο δάσος αλλά εμφανίζονται λιγότερο έντονα στις περιπτώσεις πολύ συχνότατων ειδών με μικρή διάρκεια ζωής. Οι πολυετείς κυκλικές διακυμάνσεις είναι περισσότερο γνωστές στους πληθυσμούς των ζώων του δάσους, τα οποία έχουν μια ιδιαίτερη οικονομική αξία και των οποίων οι πληθυσμοί έχουν ερευνηθεί συστηματικά κατά προτεραιότητα.

Έτσι είναι γνωστή η διακύμανση των πληθυσμών των πουλιών και των θηλαστικών του δάσους. Υπάρχουν έτη με πολύ μεγάλους πληθυσμούς (αφθονία από λαγούς, ζαρκάδια, αγριογούρουνα, φασκάνους, πέρδικες κ.λ.π.) τα οποία ακολουθούνται από έτη στα οποία ο αριθμός των ατόμων των πληθυσμών πέφτει πολύ.

Διακυμάνσεις με πολύ μακροχρόνιους κύκλους (δεκαετίες ή αιώνες) παρατηρούνται στα δασικά δένδρα και οφείλονται στη μεγάλη διάρκεια ζωής τους. Διακυμάνσεις αυτού του είδους γίνονται ανηλεητές με την ανάπλαση γυρεόκοκκων.

Διακυμάνσεις των πληθυσμών των δένδρων διαπιστώνονται επίσης σε μικτές, από διάφορα είδη συστάδες και στα διάφορα στάδια εξέλιξής τους. Έτσι π.χ. έχει διαπιστωθεί σε μικτές συστάδες οξυιάς-ελάτης (Abies-Fagetum) ότι υφίσταται μια συνεχής διακύμανση των πληθυσμών των δύο αυτών ειδών. Η κυριαρχία τους εναλλάσσεται κάθε 30 - 50 έτη (Pasconsch 1967).

Τα αίτια που προκαλούν τις διακυμάνσεις των πληθυσμών είναι διάφορα. Σπάνια επδρούν μεμονωμένα αλλά, συνήθως, σε συνδυασμό μεταξύ τους.

Πολλές διακυμάνσεις οφείλονται άμεσα ή έμμεσα σε οικολογικούς παράγοντες. Πρώιμη και ζεστή άνοιξη συμβάλλει στην αύξηση του πληθυσμού των λαγών και των ποικτικών. Αφθονος και ψυχρές βροχές κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού μπορεί να μειώσει πολύ τους πληθυσμούς των ποικτικών και των πουλιών. Παρατεταμένη ξηρασία, όπως του 1985 στη χώρα μας, μπορεί να προκαλέσει την ξήρανση μεγάλου αριθμού, ακόμα και ηλικιωμένων, ατόμων ελάτης, πεύκης, δρυός, οξυιάς ακόμα και πουρνεριού. Όμιμοι παγετοί που εμφανίζονται κατά τη διάρκεια της άνθησης καταστρέφουν την ανθοφορία και εμποδίζουν την αύξηση των πληθυσμών στα επόμενα έτη.

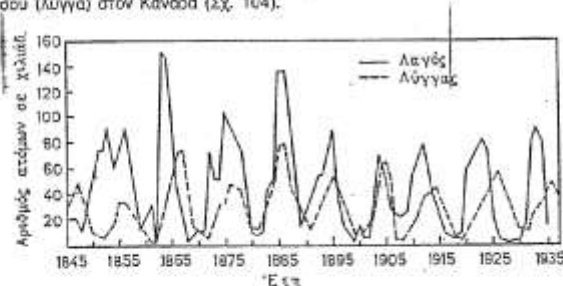
Αφθονία χιονιού, όταν συνδυάζεται και με πτώση της θερμοκρασίας, είναι συχνή αιτία της μείωσης του αριθμού των απληγέφων που ζουν στο δάσος (ελάφια, ζαρκάδια) που οφείλεται στην έλλειψη επαρκούς τροφής. Το φαινόμενο αυτό παρατηρείται και σε ορισμένα αρπακτικά (αλεπού, μπούφοι). Αντίθετα μπορεί να συμβάλλει στην αύξηση του πληθυσμού των ποικτικών, οι οποίοι πολλαπλασιάζονται ανεξέλεγκτα κάτω από το προστατευτικό κάλυμμα του χιονιού, με την προϋπόθεση βέβαια ότι υπάρχουν επαρκείς πηγές τροφής.

Μια άλλη ομάδα αιτίων που ασκεί μεγάλη επίδραση στις διακυμάνσεις των πληθυσμών είναι οι σχέσεις μεταξύ των πληθυσμών και ειδικότερα οι τροφικές σχέσεις.

Για τους καταναλωτές βιομάζας παίζει σπουδαίο και αποφασιστικό ρόλο η μεταβολή των πηγών διατροφής από έτος σε έτος. Οι πιο συχνές περιπτώσεις εμφανίζονται στα έντομα, τα πουλιά και τα θηλαστικά που τρέφονται με σπόρους και καρπούς των δένδρων. Η περιοδικότητα της καρποφορίας των δρυοδαμών ή της οξυιάς καθορίζει τις αντίστοιχες διακυμάνσεις των πληθυσμών των ποικτικών, του σκύρου, του αγριογούρουνου ακόμα και των ελαφοειδών. Έτσι μετά από ένα έτος πληροκαρπίας

τα αγριγούρουνα γεννούν κατά μέσο όρο 8 γουρουνόπουλα ενώ σε έτος ακαρπίας μόνο 3,1. Έτος πληροκαρπίας ακολουθείται επίσης από σημαντική αύξηση του πληθυσμού των πανγκιάν.

Οι διακυμάνσεις των φυτοφάγων ζώων που χρησιμεύουν σαν λεία στα αρπακτικά πουλιά ή θηλαστικά καθορίζουν επίσης τις διακυμάνσεις του πληθυσμού των τελευταίων. Είναι πολυδημοσιευμένο το κλασικό παράδειγμα της διακύμανσης του πληθυσμού του λευκού λαγού και του ρήσου (λύγγα) στον Καναδά (Σχ. 104).



Σχ. 104. Μεταβολή του αριθμού ατόμων του πληθυσμού του αμερικάνικου (λευκού) λαγού και του ρήσου (λύγγα). (Mc Lulich, 1937, Odum 1971).

Είναι φανερό ότι σ' αυτές τις περιπτώσεις γίνεται μια αμοιβαία ρύθμιση των πληθυσμών. Αύξηση του πληθυσμού του λύγγα σαν αποτέλεσμα αφθονότερης τροφής οδηγεί στη μείωση του αριθμού ατόμων του λαγού που προκαλεί με τη σειρά της μείωση του πληθυσμού του λύγγα. Με τη μείωση του πληθυσμού του άρπαγα (λύγγα) αυξάνει πάλι ο πληθυσμός της λείας (λαγού) που οδηγεί σε μια νέα αύξηση του πληθυσμού του λύγγα κ.ο.κ. Οι αυξομειώσεις των πληθυσμών λείας και άρπαγα δεν συμπίπτουν αλλά υπάρχει πάντα μια χρονική υστέρηση. Στην παραπάνω περίπτωση ο κύκλος της διακύμανσης διαρκεί περίπου 10 έτη.

Με άλλη σημαντική αιτία διακύμανσης των πληθυσμών φυτών και ζώων είναι ο παρασιτισμός (στα παράσιτα περιλαμβάνονται τόσο ανώτεροι οργανισμοί όσο και παθολογικοί μικροοργανισμοί). Τα παράσιτα δρουν συνήθως τη στιγμή που οι οργανισμοί των πληθυσμών είναι εξασθενημένοι από άλλες αιτίες (έλλειψη τροφής, φυσιολογικές μεταβολές που οφείλονται σε στρες κ.λπ.

Τέλος μια άλλη μεγάλη ομάδα ατόων συνιστούν οι ενδοπληθυσμιακές σχέσεις. Από έρευνες που έχουν γίνει τα τελευταία χρόνια έχει διαπιστωθεί ότι η πυκνότητα του πληθυσμού παίζει σημαντικό ρόλο στη δημιουργία των διακυμάνσεων. Σε συνθήκες μεγάλης πυκνότητας του πληθυσμού οι επαφές μεταξύ των ατόμων του πληθυσμού πολλαπλασιάζονται και δημιουργείται μια κατάσταση στρες, η οποία μπορεί να μεταβάλει τη φυσιολογική κατάσταση των οργανισμών με την επίδραση εικρίσεων των ενδοκρινών αδένων.

Αντίστοιχα μεταβάλεται η συμπεριφορά τους, η αντίστασή τους σε ασθένειες, και η γεννητικότητα τους. Στην περίπτωση του φυλλοφάγου εντόμου *Malacosoma* έχει αποδειχθεί ότι στη φάση του μέγιστου του αριθμού ατόμων του πληθυσμού (στη μεσορύθνηση της καμπύλης), οι κάμπιες χάνουν την κινητικότητά τους, τρέφονται ελλιπώς και είναι περισσότερο ευαίσθητες στις ασθένειες. Τα άρμα έντομα χαρακτηρίζονται επίσης από μια μειωμένη δραστηριότητα (Odum, 1971). Παρόμοια φαινόμενα έχουν παρατηρηθεί και στα πανγκία. Έχει διατυπωθεί η υπόθεση ότι η φυσιολογική ρύθμιση των πληθυσμών που οφείλεται στην πυκνότητα, αποτελεί μια προσαρμογή των ειδών, τα οποία μέσω της μείωσης του πληθυσμού τους κατορθώνουν να επιβιώνουν γιατί διαφορετικά θα έβραζαν σε κίνδυνο τη ζωή του πληθυσμού και του οικοσυστήματος (Odum 1971).

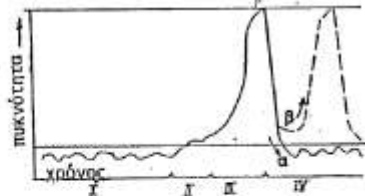
Μερικοί συγγραφείς θεωρούν ότι ολόκληρο το οικοσύστημα παίζει έναν καθοριστικό ρόλο στη ρύθμιση του εύρους των διακυμάνσεων. Έχει αποδειχθεί για παράδειγμα ότι η επάχυνση ή επιβράδυνση στην αποσύνθεση της οργανικής ουσίας, ακολουθείται από μια μεταβολή στην ανάπτυξη των φυτών και ιδιαίτερα στην περιεκτικότητά τους σε ορυκτά στοιχεία πράγμα που επδρά πάνω στη διακύμανση των πληθυσμών των φυτοφάγων και στη συνέχεια των σαρκοφάγων ζώων η οποία τελικά αντανακλάται πάνω στην ταχύτητα αποσύνθεσης κ.ο.κ.

Αίτια που καθορίζουν το μέγεθος της διάρκειας του κύκλου διακύμανσης. Στο βόρειο ημισφαίριο και ιδιαίτερα στις ψυχρές περιοχές έχουν διαπιστωθεί κύκλοι διακύμανσης διάρκειας 3 - 5 μέχρι 8 - 10 ετών. Υπάρχουν επίσης πολλά παραδείγματα με ακόμα μεγαλύτερη διάρκεια του κύκλου διακύμανσης.

Η κανονικότητα των κυκλικών διακυμάνσεων έχει προκαλέσει την υπόθεση μιας γενικής αιτίας κοσμικής τάξης όπως είναι η περιοδική μεταβολή της ηλιακής ενέργειας, η οποία αντανακλά στο κλίμα και την καθαρή πρωτογενή παραγωγή και μέσω αυτής σε όλες τις διακυμάνσεις των καταναλωτών διάφορου βαθμού. Η υπόθεση αυτή έχει υποστηρικτές αλλά έχει υποστεί και κριτική. Για την απόδειξη της ορθότητάς της χρειάζεται πολύ περισσότερος χρόνος και πολύ περισσότερα δεδομένα από εκείνα που έχουν συλλεγεί μέχρι σήμερα.

Κυκλικές διακυμάνσεις και μηχανισμοί ρύθμισης. Οι κυκλικές διακυμάνσεις με περιόδους μικρής διάρκειας που είναι ιδιαίτερα χαρακτηριστικές για τα ζώα, εξαρτώνται γενικά από ένα πλέγμα ρυθμιστικών παραγόντων και επιδράσεων. Αυτό το πλέγμα περιλαμβάνει βιοτικούς παράγοντες, γεγονικούς πληθυσμούς στις τροφικές αλυσίδες, και εσωτερικούς παράγοντες των ίδιων των πληθυσμών και κυρίως την πυκνότητά τους.

Η δημιουργία κυκλικής διακύμανσης με την επίδραση ρυθμιστικών παραγόντων γίνεται περισσότερο αντιληπτή από το παρακάτω ομοίωμα που επεξεργάστηκε ο Clark (1964) και αναφέρει ο Odum (1971) Σχ. 105.



Σχ. 105. Δυναμική του αριθμού ατόμων ενός πληθυσμού της *Cardia spina albiflexa* στον *Eucalyptus blakeleyi*. (Clark, 1964).

Το παραπάνω ομοίωμα (μοντέλο) αναφέρεται για ένα φυλλοφάγο έντομο των ευκαλύπτων αλλά στην ουσία ανταποκρίνεται στον μηχανισμό της δημιουργίας κυκλικής διακύμανσης των πληθυσμών.

Κάτω από κανονικές συνθήκες (φάση I), ο πληθυσμός έχει έναν μειωμένο αριθμό ατόμων και παρουσιάζει μικρές μόνο διακυμάνσεις από έτος σε έτος, οι οποίες δεν ξεπερνούν ένα ορισμένο επίπεδο σταθερότητας (1). Η φάση αυτή ονομάζεται και φάση αναμονής. Οι διακυμάνσεις αυτές του πληθυσμού εξαρτώνται από τους συνηθισμένους ρυθμιστές όπως είναι τα παράσιτα, τα αρπακτικά (πουλιά) και από τις κανονικές συνθήκες και μεταβολές του κλίματος. Μετά όμως από ένα διάστημα σταθερότητας, μια μεταβολή, που ξεπερνά την κανονική, σ' έναν από τους βιοτικούς παράγοντες (στην παραπάνω περίπτωση πτώση της θερμοκρασίας) η οποία προκαλεί μια μεγαλύτερη θνησιμότητα των παρυσίων και των αρπακτικών, από το αριθμός ατόμων του πληθυσμού ξεπερνά τα όρια σταθερότητας ή της αναμονής (φάση II) και αυξάνεται μετά κατά τρόπο εκθετικό (φάση III, η φάση έξαρσης). Η απότομη αυτή αύξηση οφείλεται στην ανεπάρκεια των συνηθισμένων ρυθμιστικών παραγόντων, οι οποίοι χρειάζονται χρόνο για

να αυξήσουν τον αριθμό ατόμων του πληθυσμού τους. Ο πληθυσμός φθάνει στο μέγιστο επίπεδο (γ)-φάση έξαρσης. Η απότομη αύξηση του πληθυσμού όμως οδηγεί στην εξάντληση των πηγών διατροφής - έλλειψη τροφής για τις κάμπιες και ανεπάρκεια συζητικού χώρου για τα τέλεια έντομα. Η εξάντληση των πηγών διατροφής είναι το αποτέλεσμα κυρίως της πυκνότητας του πληθυσμού και σε συνδυασμό με την αύξηση της δραστηριότητας των παρυσίων και των αρπακτικών, των οποίων ο αριθμός έχει πάλι αυξηθεί, επιφέρει μια δραστήρια μείωση του πληθυσμού (φάση IV ή φάση της οπισθοδρόμησης ή της ύφεσης), ο οποίος επανέρχεται στο αρχικό επίπεδο σταθερότητας και ξαναπαίρνει πάλι κάτω από τον έλεγχο των συνηθισμένων παραγόντων.

Εάν ο πληθυσμός δεν επανέλθει στο αρχικό επίπεδο, υπάρχει πιθανότητα μιας νέας έξαρσης (b) εκθετικής αύξησης του πληθυσμού.

Η ακριβής γνώση της κυκλικής διακύμανσης του πληθυσμού ενός βλαπτικού εντόμου έχει σημασία για τον καθορισμό του καταλληλότερου χρόνου καταπολέμησης του. Ο χρόνος αυτός συμπίπτει με τη φάση II. Χημική καταπολέμηση στη φάση III δηλ. στη φάση της έξαρσης και εκθετικής αύξησης του πληθυσμού είναι δύσκολη και αντικοινωνική ενώ στη φάση IV, της ύφεσης, μπορεί να έχει αντίθετα αποτελέσματα γιατί μαζί με το βλαπτικό έντομο καταστρέφονται και τα παρυσιά του και μάλιστα τη στιγμή που οι πληθυσμοί τους βρίσκονται σε έξαρση. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα την εκ νέου έξαρση του πληθυσμού του βλαπτικού εντόμου.

Εντελώς επικίνδυνη είναι η καταπολέμηση στη φάση σταθερότητας (I) γιατί καταστρέφονται οι φυσικοί ρυθμιστικοί παράγοντες.

Ο Odum (1971) υπογραμμίζει ότι αν δεν είναι ακριβώς γνωστή η φάση στην οποία βρίσκεται η εξέλιξη ενός πληθυσμού βλαπτικού εντόμου είναι προτιμότερο να μη γίνει καμιά καταπολέμηση.

Σχέσεις μεταξύ των αυξομειώσεων των πληθυσμών και της πολυπλοκότητας των οικοσυστημάτων.

Τα δεδομένα που έχουν συλλεγεί μέχρι σήμερα πάνω στις διακυμάνσεις των πληθυσμών δείχνουν ότι αυτές είναι πιο συχνές και έχουν μεγαλύτερο εύρος στα απλά οικοσυστήματα, που δημιουργούνται από λίγους πληθυσμούς με αραιά τροφικά πλέγματα όπως είναι για παράδειγμα τα οικοσυστήματα της βόρειας ζώνης (τούντρος).

Γενικά στα δασικά οικοσυστήματα λόγω της πολύπλοκης οργάνωσής τους και του πυκνού και άφθονου διακλαδισμένου τροφικού πλέγματος, το οποίο οδηγεί σε μια δραστήριότερη ρύθμιση του αριθμού ατόμων των διάφορων πληθυσμών, οι διακυμάνσεις είναι σημαντικότερες και το εύρος τους περισσότερο περιορισμένο.

Δυναμική εξέλιξη των βασικών οικοσυστημάτων σε συνάρτηση με την ηλικία τους.

Η εξέλιξη των βασικών οικοσυστημάτων με την ηλικία είναι γενικά η μεταβολή της δομής και της ζωής των βιοκοινοτήτων και της διατας των οικολογικών παραγόντων οι οποίοι δημιουργούνται στα διάφορα στάδια εξέλιξης του πληθυσμού ή των πληθυσμών των δένδρων.

Οι μεταβολές αυτές είναι εμφανείς σε ομηλικές συστάδες, οι οποίες δημιουργούνται σαν συνέπεια μιας φυσικής καταστροφής (πυρκαγιάς, ανεμορριφής, χιονορριφής κ.λ.π.) ή σε ομοιόμορφα δάση που δημιουργούνται τεχνητά από τον άνθρωπο με σπορά ή φύτευση. Εμφανίζονται όμως και στα ανομήλικα δάση, τα οποία στα βάθος δεν είναι τίποτα άλλα από ένα μωσαϊκό μικρών ή μεγαλύτερων επιφανειών με ομηλικά δένδρα. Οι επιφάνειες αυτές εμφανίζονται σε δάκρυα ή στεγασμένα υλοτόμια, τα οποία δημιουργούνται με τα πέσμα και την εξασπίση των ώριμων δένδρων και οι οποίες, ανάλογα με τις συνθήκες, έχουν πολύ διαφορετική έκταση που κυμαίνεται από λίγες δεκάδες μέχρι μερικές χιλιάδες τετραγωνικά μέτρα και μερικές φορές και ολόκληρα εκτάρια (σε περίπτωση επιδημιών).

Παράλληλα στο ανομήλικο δάσος η διαδικασία της εγκατάστασης της αναγέννησης μπορεί να γίνεται κατά διαστήματα ανάλογα με την περιοδικότητα και την αφθονία της καρποφορίας, η οποία είναι τόσο αραστήρη όσο πλησιάζουμε προς τα ακραία όρια εξάντλησης των ειδών, που συνθέτουν το δάσος. Αλλά αυτό οδηγεί στην εμφάνιση των γνωστών κυμάτων αναγέννησης, τα οποία ανάλογα με τον χρόνο εμφάνισής τους δημιουργούν σαφώς διακρινόμενες γενεές δένδρων.

Στα πλαίσια της δυναμικής εξέλιξης των συστάδων σε συνάρτηση με την ηλικία μπορούν να διακριθούν σε μια ομηλική συστάδα οι παρακάτω φάσεις ή στάδια εξέλιξης.

- Φάση εγκατάστασης της αναγέννησης
- Φάση ανταγωνισμού των δενδριλλίων
- Φάση διαφοροποίησης της δομής της νεαρής συστάδας
- Φάση ωριμότητας

Για κάθε φάση υπάρχουν ορισμένες χαρακτηριστικές λειτουργίες και σχέσεις όχι μόνο μεταξύ των ατόμων που συνιστούν τους πληθυσμούς των δένδρων αλλά και μεταξύ αυτών και των άλλων πληθυσμών. Ολόκληρη η βιοκοινότητα εμφανίζει ορισμένα χαρακτηριστικά γνωρίσματα σε κάθε μια από τις παραπάνω φάσεις. Επίσης μεταβάλλονται και οι σχέσεις αλληλεξάρτησης μεταξύ των πληθυσμών των δένδρων και του περιβάλλοντός τους.

Φάση αναγέννησης

Η φάση της αναγέννησης μπορεί να αρχίσει είτε κάτω από την κομοστέγη της μητρικής συστάδας, η οποία έχει αραιωθεί, είτε σε επιφάνειες από τις οποίες έχει απομακρυνθεί, από οποιαδήποτε αιτία, η μητρική συστάδα. Τα αρτίφυτρα εμφανίζονται κατά μόζες μετά από ένα έτος πληροκαρπίας, όταν το μεγαλύτερο μέρος των σπόρων δεν καταναλίσκεται από τα πουλιά ή τα θηλαστικά. Ο αριθμός των αρτίφυτρων μπορεί να είναι εξαιρετικά μεγάλος και να φθάσει από μερικές εκατοντάδες χιλιάδες μέχρι μερικά εκατομμύρια στο εκτάριο.

Μετά το φύτευμα των σπόρων αρχίζει σχεδόν αμέσως και μια μαζική μείωση του αριθμού των φυταρίων. Τα αίτια αυτής της μείωσης είναι πάρα πολλά. Όταν τα αρτίφυτρα μεγαλώνουν κάτω από την κομοστέγη της μητρικής συστάδας, μια βασική αιτία μείωσης του αριθμού τους είναι η έλλειψη φωτός. Αυτό συμβαίνει όταν η ποσότητα του φωτός που φθάει μέχρι τα αρτίφυτρα και τα φυτάρια είναι μικρότερη από το ελάχιστο όριο αντοχής. Ο βασικότερος όμως παράγοντας στα δικά μας κλίματα είναι η πρόσκαιρη ή και παρατεταμένη έλλειψη νερού στους ανώτερους ορίζοντες του εδάφους που οφείλεται στην ξηρή περίοδο ή και στον ανταγωνισμό της υποβλάστησης και των μητρικών δένδρων. Πολλά αρτίφυτρα και φυτάρια τρώνονται επίσης από τα φυτοφάγα ζώα ή προσβάλλονται από παράσιτα φυλλοφάγα έντομα και μύκητες.

Χαρακτηριστικά αυτής της φάσης είναι ότι η μείωση του αριθμού των αρτίφυτρων και των φυταρίων δεν οφείλεται στον μεταξύ τους ανταγωνισμό αλλά σε άλλα αίτια. Τα νεόφυτα δεν έχουν ακόμα διαφοροποιηθεί σε ύψος ώστε να δημιουργούνται κυριαρχούντα και κυριαρχούμενα άτομα. Ο ανταγωνισμός μεταξύ τους εκτείνεται κυρίως στο ριζικό σύστημα και σε θέσεις όπου η αναγέννηση εμφανίζεται πολύ πυκνή.

Η μεγαλύτερη αντοχή στη σκίαση, η μειωμένη αφομοίωση και διαπονή χαρακτηρίζει τα νεόφυτα όσο καιρό βρίσκονται κάτω από την κομοστέγη των μητρικών δένδρων και ζουν κάτω από συνθήκες ελλειπούς φωτισμού.

Η φάση αυτή διαρκεί, ανάλογα με το δασοπονικό είδος και το σταθμό, κατά μέσο όρο από 30 - 10 έτη και τελειώνει με το κλείσιμο της κομοστέγης των νεόφυτων.

Στη φάση αυτή ο όροφος της παραδεισιακής βλάστησης (υποβλάστησης) είναι κατά κανόνα καλά αναπτυγμένος, ειδικά σε θέσεις όπου η αναγέννηση δεν δημιουργεί πυκνές ομάδες, και σκεπεί έναν σημαντικό ανταγωνισμό σε βάρος των νεαρών φυταρίων. Στην ίδια φάση παρατηρείται επίσης και μια έξαρση των πληθυσμών των φυτοφάγων και σαρκοφάγων θηλαστικών ενώ παράλληλα μειώνεται ο αριθμός των πληθυσμών των εντόμων που προσβάλλουν σπόρους και καρπούς καθώς και ο αριθμός των σποροφάγων θηλαστικών.

Φάση του ανταγωνιστού των δενδρυλλίων

Η φάση αυτή που αρχίζει με το κλείσιμο (αποκατάσταση) της κομοστέγης των νεοφύτων και την έναρξη της διαφοροποίησής τους (αρχή πυκνοφυτείας) χαρακτηρίζεται από την συνέχιση της έντονης μείωσης του αριθμού των φυταρίων η οποία οφείλεται κυρίως στην ένταση του ενδοπληθυσμιακού και διαπληθυσμιακού ανταγωνισμού δηλ. του ανταγωνισμού μεταξύ των ατόμων του ίδιου είδους ή μεταξύ των δενδρυλλίων διαφορετικών ειδών. Ο ανταγωνισμός αυτός δημιουργείται από την γρήγορη αύξηση του υπέργειου τμήματος και τη διαμόρφωση και ανάπτυξη της κόμης σαν αποτέλεσμα της εντατικότερης αφομοίωσης και διαινοής κάτω από ευνοϊκότερες συνθήκες φωτός.

Στη φάση αυτή δεν δημιουργούνται ακόμα σαφείς κοινωνικές τάξεις. Δεν παρατηρείται δηλ. ισχυρή διαφοροποίηση των ατόμων σε ύψος.

Η φάση του ανταγωνισμού χαρακτηρίζει τα φυτά των οποίων οι διαστάσεις ανταποκρίνονται στο τέλος της νεοφυτείας και αρχή της πυκνοφυτείας (βλ. καλλιέργεια του δάσους) και εμφανίζεται στα φωτόφυτα σε ηλικία 3-10 ετών και στα ημιοσκιάφυτα και οκιάφυτα μεταξύ 6-30 ετών, οπότε αρχίζει η έντονη κοινωνική διαφοροποίηση.

Σαν αποτέλεσμα της αποκατάστασης της κομοστέγης και της μεγάλης πυκνότητας των πληθυσμών των δενδρυδών ειδών παρατηρείται στη φάση αυτή μια δραστήρια μείωση της παραδασφιαίας βλάστησης. Έτσι ο ανταγωνισμός ασκείται μεταξύ των δενδρυλλίων και κυρίως υποφέρουσ από τον ανταγωνισμό των μητρικών δένδρων. Οι πληθυσμοί των φυτοφάγων θηλαστικών μειώνεται γιατί δεν βρίσκουν πια αρκετή τροφή. Επίσης μειώνεται και η παρουσία των σαρκοβόρων - αρπακτικών. Ούτε οι άλλοι πληθυσμοί των ζώων που αναφέρθηκαν προηγούμενα, οι οποίοι συνδέονται με τροφικές σχέσεις με τα άνηθ και τους καρπούς μπορούν ακόμη να αναπτυχθούν. Επίσης λείπουν οι άρπαγες και τα παράσιτα αυτών των πληθυσμών. Είναι η πιο φτωχή φάση σε πληθυσμούς σε ολόκληρο τον κύκλο εξέλιξης με την ηλικία των δασικών οικοσυστημάτων.

Φάση διαφοροποίησης της δομής των συστάδων

Στη φάση αυτή τα δένδρα φθάνουν στη μέγιστη ένταση της αύξησης σε ύψος και πάχος. Η ποσότητα του φυλλώματος είναι πολύ μεγάλη και η αφομοίωση φθάνει τη μέγιστη τιμή της ανά m² φυλλώματος. Παράλληλα μεγιστοποιείται επίσης η κατανάλωση νερού και θρεπτικών στοιχείων. Η κοινωνική διαφοροποίηση γίνεται με μεγάλη ταχύτητα και δημιουργούνται οι γασατές κοινωνικές τάξεις των επικυρραχούντων, κυριαρχούντων, συγκυρραχούντων, κυριαρχούμενων και κυριαρχηθέντων δένδρων. Με τη νεκρομάζα που φθάνει στο έδαφος σε μεγάλες ποσότητες (φύλλα, κλαδιά,

ρίζες κ.λπ.), με την αυξανόμενη προορόφηση ηλικιακής ενέργειας και τη διακράτηση των κατακρημνισμάτων η συστάδα ασκεί τη μέγιστη δυνατή επίδραση πάνω στο περιβάλλον. Οι πληθυσμοί που καταναλίσκουν βιομάζα είναι λιγότεροι και με μειωμένο αριθμό ατόμων σε αντίθεση με τους καταναλωτές νεκρομάζας και τους απουσθέτες που είναι πολυάριθμοι και φθάνουν στη φάση αυτή τη μέγιστη πυκνότητά τους. Η παραδασφιαία βλάστηση λείπει ή είναι πολύ αραιή και καχεκτική αναπτυγμένη με αποτέλεσμα τα ζώα που τη χρησιμοποιούν για τροφή τους να μη βρίσκουν αρκετή τροφή και να εμφανίζουν μεγάλη πυκνότητα πληθυσμού. Το ίδιο ισχύει και για τα ζώα που καταναλίσκουν γύρι, νέκταρ, σπόρους καθώς και για εκείνα των τροπικών αλιαιδών που βασίζονται στα παρραπάνω ζώα.

Η φάση αυτή, που αρχίζει με την πυκνοφυτεία, τελειώνει με την ωρίμανση των δένδρων, η οποία σηματοδοτείται με την έναρξη της καρποφορίας. Καταλαμβάνει την περίοδο 6-30 ετών για τα φωτόφυτα και 30-60 για τα ημιοσκιάφυτα.

Φάση ωριμότητας

Η φάση αυτή χαρακτηρίζεται από την άφθονη καρποφορία που επαναλαμβάνεται κάθε έτος σε μερικά είδη και κάθε μερικά έτη σε άλλα. Η αύξηση σε ύψος διατηρείται ακόμα σε υψηλά επίπεδα αλλά δεν φθάνει τα μεγέθη της προηγούμενης φάσης. Ούτε η αύξηση σε πάχος είναι τόσο μεγάλη. Σε αντίθεση εντείνεται η «κατ' όγκο» αύξηση των δένδρων. Χαρακτηριστικό της φάσης αυτής είναι ότι σε έτη πληροκαρπίας εμφανίζεται μείωση της αύξησης σε όγκο. Η μείωση του αριθμού των δένδρων στην κυριαρχούσα συστάδα συνεχίζεται αλλά με πολύ μικρότερη ένταση μέχρις ότου φθάσει ένα επίπεδο από το οποίο και πέρα ο αριθμός των κορμών ανά ha είναι σχεδόν σταθερός. Ο όγκος του φυλλώματος και των κλαδιών αρχίζει να μειώνεται με αποτέλεσμα να φθάνει περισσότερη ηλικιακή ακτινοβολία και νερό μέχρι το έδαφος και έτσι αρχίζει να αναπτύσσεται πάλι μια αφρονότερη παραδασφιαία βλάστηση. Έτσι δημιουργείται ένας χαρακτηριστικός όρακος παραδασφιαίας βλάστησης και ένας όρακος θάμνων. Εμφανίζονται επίσης αρτίφυτρα, τα οποία όμως κατά κανόνα εξαφανίζονται μετά από 3 - 5 έτη.

Ο αριθμός των ειδών που καταναλίσκουν βιομάζα αυξάνει καθώς και η πυκνότητα των πληθυσμών τους. Έτσι διευρύνονται οι πληθυσμοί των φυτοφάγων δηλ. των ζώων που καταναλίσκουν φύλλα, λουλούδια, σπόρους, των δένδρων καθώς και των φλοιοφάγων εντόμων και των πουλιών που τα καταναλίσκουν. Επίσης εμφανίζονται άφθονα φυλλογάγα έντομα και εντομοφάγα πουλιά, πληθυσμοί ποικιλίας καθώς και αρπακτικά πουλιά και θηλαστικά. Η βιοκοινότητα φθάνει στη μέγιστη ποικιλότητα και σταθερότητα.

Η φάση της ωριμότητας ή και φάση του άριστου έχει μια διάρκεια 30-80 ετών για τα πρόκακα φυτόφυτα είδη και από 100 - 300 ετών για τα σκιάφυτα και τα μακρόβιότερα φυτόφυτα (δρύες).

Φάση γηρασμού

Η φάση γηρασμού - τα γηράματα - σηματοδοτείται από μια νέα επίταση της μείωσης του αριθμού των δένδρων όλων των κατηγοριών και από όλες τις κοινωνικές τάξεις. Η συστάδα αραιώνεται βαθμιαία, οι νεκρώσεις των κλαδιών και των βλαστών είναι περισσότερο συχνή, η παραγωγή σπόρων φθίνει και επαναλαμβάνεται ανά μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα.

• Στο έδαφος φθάνει περισσότερο φως και περισσότερα κατακοιμήματα και έτσι ευνοείται η ανάπτυξη των νεοφυτών αλλά παράλληλα και των θάμνων και της παραδαφιαίας βλάστησης, η οποία φθάνει στο μέγιστο της πυκνότητας της και της βιομάζας.

Λόγω του περιορισμού των πηγών τροφής (ιδιαίτερα των καρπών και σπόρων) μειώνεται πάλι ξανά η ποιότητα, και λιγστεύει ο αριθμός των πληθυσμών των καταναλωτών. Παράλληλα αυξάνουν οι πληθυσμοί των ξυλοφάγων εντόμων και των πουλιών που τρέφονται μ' αυτούς καθώς και των εντόμων που τα παρασιτούν. Η φάση αυτή μπορεί να διαρκέσει για δεκαετίες, ακόμα και εκατό χρόνια στα σκιάφυτα και στα μακρόβια φυτόφυτα (δρύες, πεύκες) ενώ είναι πολύ σύντομη στα πρόκακα είδη (τιές, σημύδα κ.λ.π.).

Οικολογικές συνέπειες της εξέλιξης των δασικών οικοσυστημάτων σε συνάρτηση με την ηλικία των δένδρων εκδηλώνονται ειδικά με τις μεταβολές του αριθμού ατόμων και της βιομάζας τόσο στους πληθυσμούς των δένδρων όσο και στο μεγαλύτερο μέρος των άλλων πληθυσμών της δασικής βιοκοινότητας.

Η εξέλιξη των πληθυσμών σε συνάρτηση με την ηλικία των συστάδων έχει μελετηθεί αρκετά καλά στους πληθυσμούς των δένδρων και είναι γνωστή ή σχεδόν εκθετική πτώση του αριθμού των ατόμων σε συνάρτηση με την ηλικία. Η μείωση του αριθμού εξαρτάται και από την ποιότητα του σταθμού και είναι μεγαλύτερη στους παραγωγικότερους σταθμούς και μικρότερη στους πιο άγονους (χειρότερους). Η πυκνότητα της υποβλάστησης και ο αριθμός των ειδών που τη συνθέτουν αυξάνει με την ηλικία και φθάνει το μέγιστο, όπως είδαμε, στη φάση του γηρασμού και της διάσπασης.

Ανάλογες μεταβολές υφίστανται επίσης οι πληθυσμοί των καταναλωτών αν και οι έρευνες προς αυτήν την κατεύθυνση είναι ακόμα περιορισμένες. Τα δεδομένα των παρακάτω πινάκων μπορούν να χρησιμοποιηθούν για έναν κάποιον προσανατολισμό.

ΠΙΝΑΚΑΣ 53

Εξέλιξη της πυκνότητας σε πληθυσμούς πουλιών σε οικοσύστημα δρυοδάσους με την ηλικία της συστάδας. (Molchanov, 1964, Don'tsa κ.α. 1977).

Ηλικία συστάδας σε έτη	4	22	45	55	220
Αριθμός ζευγαριών στο ha	12	4	8	9-15	18-25

ΠΙΝΑΚΑΣ 54

Εξέλιξη της πυκνότητας πληθυσμών σκυληκών μιας βιοκοινότητας δρυοδάσους σε συνάρτηση με την ηλικία της συστάδας (Molchanov, 1964).

Ηλικία συστάδας σε έτη	20	43	57	220
Αριθμός σκυληκών ανά m ²	98.4	62.8	59.2	35.2

Η βιομάζα του οικοσυστήματος μεταβάλλεται επίσης σε συνάρτηση με την ηλικία (βλ. παραγωγή βιομάζας).

Μεταβολές του βιότοπου σε συνάρτηση με την ηλικία της συστάδας.
Η επίδραση της συστάδας πάνω στο βίωτοπο μεταβάλλεται σημαντικά με την ηλικία της συστάδας. Έτσι σε ένα οικοσύστημα δρυοδάσους:

- Η ένταση της ακτινοβολίας που διαπερνά την κορματέγη και η θερμοκρασία φθάνουν στο ελάχιστο στη φάση του ανταγωνιστού (αρχές πυκνοφυτείας) και από εκεί αυξάνει βαθμιαία μέχρι τη φάση του γηρασμού και της διάσπασης.
- Η κατανάλωση νερού αυξάνει απότομα μέχρι τη φάση της ωριμότητας και από εκεί και πέρα μειώνεται βαθμιαία (Τιν. 56).

Διαδοχή των δασικών οικοσυστημάτων

Με τον όρο διαδοχή εννούμε την αντικατάσταση ενός δασικού οικοσυστήματος από ένα άλλο, το οποίο μπορεί να είναι επίσης δασικό ή και διαφορετικής φύσης (λβ. δασικά, γεωργικά κ.λ.π.).

Η διαδοχή μπορεί να διακριθεί από τις μεταβολές της εξέλιξης ενός οικοσυστήματος σε συνάρτηση με την ηλικία του από το γεγονός ότι στη διαδοχή η μεταβολή της δομής και των λειτουργιών της βιοκοινότητας δεν είναι αντιστρέψιμη.

ΠΙΝΑΚΑΣ 55

Μεταβολή της ακτινοβολίας, θερμοκρασίας και φησιγμού κάτω από την κάροσταγη και σε ύψος 2,0 μ. πάνω από το έδαφος, σε συνάρτηση με την ηλικία της αυσιόδας (Molchanov, 1964).

Ηλικία έτη	5	20	40	220
Όλικη ακτινοβολία % του υπαίθριου περιβάλλοντος	82.0	17	3.3	5.8
Μέση θερμοκρασία του αερακιανού σε °C	17.3	15.3	-	16.2
Φησιγμός σε Lux	-	800	1.400	5.100
Θερμοκρασία εδάφους σε βάθος 5 cm σε °C	14.8	14.8	16.3	15.5

ΠΙΝΑΚΑΣ 56

Μεταβολή της απώλειας νερού στο δασικό έδαφος σε συνάρτηση με την ηλικία της αυσιόδας (Molchanov 1964).

Ηλικία αυσιόδας, έτη	10	20	40	60	80	100	120	140
Απώλεια νερού του εδάφους σε mm/έτος/ha'	281	363	377	383	315	287	270	254

Οικοσύστημα «κλίμαξ» ή τελικό οικοσύστημα

Το κλίμα μιας περιοχής μεταβάλλεται τόσο αργά ώστε για χρονικές περιόδους με τις οποίες εργαζόμαστε συνήθως στη δασοπονία μπορεί να θεωρηθεί σαν σταθερός παράγοντας. Κάτω από την επίδραση του κλίματος οδεύει η εξέλιξη του εδάφους, της βλάστησης και της πανίδας προς μια κατάσταση ισορροπίας την οποία ονομάζουμε «κλίμαξ». Η διαδοχή που γίνεται κάτω από τις σημερινές συνθήκες κλίματος και η οποία οδηγεί προς μια κατάσταση «κλίμαξ» καλούμε πρόσφατη ή τρέχουσα διαδοχή σε αντίθεση με τη γεωλογική διαδοχή που συμπίπτει με την εναλλαγή των γεωλογικών εποχών.

Το οικοσύστημα «κλίμαξ» ή καλύτερα το τελικό οικοσύστημα δεν πρέπει να θεωρείται σαν μια ομοιόμορφη κατάσταση ισορροπίας πάνω σε όλη την επιφάνεια στην οποία επικρατεί ένα ενιαίο κλίμα.

Ανάλογα με το μητρικό πέτρωμα, τις υδατικές συνθήκες και το ανάγλυφο του εδάφους, οδηγείται η εξέλιξη των οικοσυστημάτων μιας περιοχής σε μια «κλίμαξ» δόση ή σε μια δέση τελικών οικοσυστημάτων. Μ' αυτόν τον τρόπο τα διάφορα οικοσυστήματα της υποζώνης του Querco - coniferetae π.χ., αποτελούν μια δέση τελικών οικοσυστημάτων («κλίμαξ»).

Πρόσκοπα και διαρκή οικοσυστήματα

Όπου τοπικά ξεχωρίζει η σημασία ενός από τους παράγοντες του περιβάλλοντος όπως π.χ. η τοπική δυσκολία αποστράγγισης του εδάφους, η οποία οδηγεί στη δημιουργία ελών, η συνεχής αποπλυση του ανώτερου στρώματος του εδάφους με τη διάβρωση η οποία δεν επιτρέπει την εξέλιξη του εδάφους, σταματά η εξέλιξη της διαδοχής σ' ένα ορισμένο στάδιο. Τα οικοσυστήματα που δημιουργούνται σε τέτοια ακραία περιβάλλοντα ονομάζονται σταθερά ή διαρκή οικοσυστήματα ή και εδαφικά εξαρτώμενα οικοσυστήματα.

Τα οικοσυστήματα «κλίμαξ» και τα διαρκή οικοσυστήματα ονομάζονται «τελικά» οικοσυστήματα της περιοχής σε αντίθεση με εκείνα που πρωταμφανίζονται πάνω σε γυμνές εκτάσεις και τα οποία καλούνται πρόδρομα ή πρόσκοπα οικοσυστήματα. Τέτοια οικοσυστήματα συναντάμε συχνά μετά από μια ολίσθηση ή γεωκατακρήμνιση ή σε αποθέσεις ποταμών ή χιμαύρων που έχουν σχηματισθεί πρόσφατα ή ύστερα από μια φυσική καταστροφή των τελικών οικοσυστημάτων από πυρκαγιά, ανεμορριμία, χιονορριμία κ.λ.π.

Η συνεχής εξέλιξη από ένα πρόσκοπο προς ένα τελικό οικοσύστημα καλείται προοδευτική διαδοχή των οικοσυστημάτων σε αντίθεση με την αντίστροφη εξέλιξη η οποία καλείται οπισθοδρομική διαδοχή των οικοσυστημάτων. Στη πρώτη περίπτωση δηλ. στην προοδευτική διαδοχή βαδίζει η εξέλιξη της διαδοχής από ένα απλό, μικρού βαθμού οργάνωσης και σταθερότητας και με μακρή ικανότητα αυτορρύθμισης οικοσύστημα προς ένα σύνθετο οικοσύστημα με μεγάλη ποικιλότητα, υψηλό βαθμό οργάνωσης και σταθερότητας και με μεγάλη ικανότητα αυτορρύθμισης. Στη δεύτερη περίπτωση δηλ. την οπισθοδρομική διαδοχή συμβαίνει το αντίθετο. Ξεκινά από ένα σύνθετο οικοσύστημα με υψηλό βαθμό οργάνωσης κ.λ.π. και καταλήγει σε ένα απλό, ασταθές οικοσύστημα.

Η σωστή γνώση των φυσικών διαδοχών των οικοσυστημάτων παίζουν σημαντικό ρόλο στο δασοκομικό χειρισμό του δόσιου και έχουν ιδιαίτερη σημασία για τις αναδοσώσεις.

Ένα βήμα της εξέλιξης στη διαδοχή των οικοσυστημάτων το οποίο διακρίνεται σαφώς από τα άλλα ονομάζεται στάδιο εξέλιξης. Τα διάφορα στάδια εξέλιξης που αλληλοδιαδέχονται κανονικά το ένα το άλλο αποτε-

λούν μια σειρά διαδοχής ή εξελικτική σειρά. Κάθε στάδιο μιας ορισμένης σειράς διαδοχής χαρακτηρίζεται από ένα τυπικό οικοσύστημα.

Η εξέλιξη των οικοσυστημάτων από το πρόδρομο προς τα τελικά προχωρεί ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος, με διαφορετική ταχύτητα. Κάτω από αστάθρακτες συνθήκες η διαδοχή προχωρεί από το αρχικό στο τελικό στάδιο σχετικά γρήγορα. Τέτοια παραδείγματα έχουμε σε παραποτάμια δάση ύστερα από την πύση της στάθμης του νερού του ποταμού μετά από διευθέτηση κ.λ.π.

Ένα παράδειγμα διαδοχής οικοσυστημάτων μας δίνει ο Braun-Blanquet για την φυτοκοινωνική ένωση *Quercetum ilicis gallo-provinciale*

Quercetum ilicis gallo-provinciale (κλίμαξ)
 ↓↓
Quercetum ilicis rubescens (παρακλίμαξ)
 ↓↓
 Phyllago - jasminetum
 ↓↓
 Limonietum echioides
 ↓↓
 Crucianellietum
 ↓↓
 Amphiphietum arundinaceae
 ↓↓
 Agropyretum mediterraneum

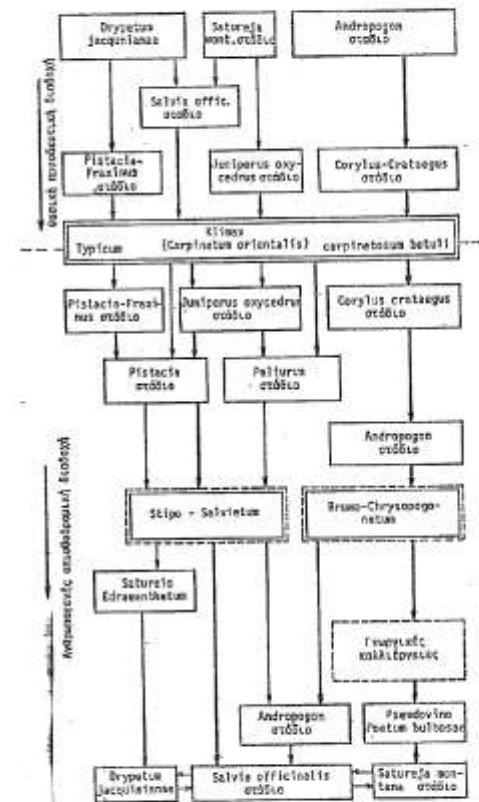
Επίσης το παρακάτω σχήμα του I. Horvat, 1962 μας δίνει μια σαφή εικόνα μιας προοδευτικής και αποσπασματικής διαδοχής του *Carpinetum orientalis* δάσους - κλίμαξ.

Αίτια που προκαλούν τις διαδοχές

Το αίτιο που προκαλούν τις διαδοχές των οικοσυστημάτων μπορεί να είναι διάφορα. Ο Tansley (1927) διακρίνει τη διαδοχή σε αυτογενή διαδοχή ή εξέλιξη, όταν αυτή οφείλεται σε εσωτερικά αίτια που δημιουργούνται από το ίδιο το οικοσύστημα (προοδευτική βελτίωση του εδάφους κ.λ.π.) και σε ετερογενή ή αλλογενή διαδοχή ή εξέλιξη. Η τελευταία οφείλεται σε απότομες ή βαθμιαίες μεταβολές των συνθηκών του περιβάλλοντος, οι οποίες δεν οφείλονται στην επίδραση της βιοκονιότητας πάνω στους παράγοντες του περιβάλλοντος αλλά σε εξωτερικές δυνάμεις.

Ετερογενείς διαδοχές δημιουργούνται π.χ. κατά τη βαθμιαία πρόσχωση από φερτό υλικό ποταμών ή χειμάρρων, κατά την επιφανειακή διάβρωση και παράσυρση του εδάφους κατά τη βαθμιαία πύση ή ανύψωση της στάθμης των υπογείων υδάτων κ.α.κ.

Σε όλες αυτές τις περιπτώσεις πρόκειται για φυσικές ή πρωτογενείς διαδοχές. Συνήθεστερες όμως είναι οι δευτερογενείς προοδευτικές ή



Σχ. 106. Προοδευτική και αποσπασματική εξέλιξη του *Carpinetum orientalis* δάσους-κλίμαξ (κατά Horvat 1962).

οπισθοδρομικές διαδοχές, οι οποίες οφείλονται σε ανθρώπινες επιδράσεις όπως η απόληψη χορτονομής, η βόσκηση, η υλοτομία κ.λ.π. Οι διαδοχές αυτές ονομάζονται και **ανθρωπογενείς**.

Εντούτοις όμως για την άλη εξέλιξη, προοδευτική ή οπισθοδρομική των οικοσυστημάτων, δεν έχει τόση σημασία αν τα αίτια είναι πρωτογενή ή δευτερογενή όσο αν η επίδρασή τους είναι βαθμιαία και συνεχής ή απότομη, αν εμφανίζονται μόνο για μια φορά ή επαναλαμβάνονται περιοδικά.

Από αυτή την άποψη, διακρίνει ο Gams, κυρίως τις οπισθοδρομικές διαδοχές, σε:

- a. **Κανονικές διαδοχές**, οι οποίες οφείλονται σε αίτια, τα οποία δρουν συνεχώς ή επανεμφανίζονται ανά πολύ μικρά χρονικά διαστήματα όπως είναι η χορτονομή, η βόσκηση ή το στένισμα των ζώων ή κάτι ανάλογο. Οι διαδοχές αυτές οδηγούν σε ένα στάδιο ισορροπίας, το οποίο μπορεί να το παρομοιάσει κανείς με ένα διαρκές οικοσύστημα.
- β. **Ρυθμικές διαδοχές** οι οποίες οφείλονται σε ρυθμικές μεταβολές που επαναλαμβάνονται κατά κανονικά χρονικά διαστήματα. Μια ρυθμική διαδοχή δημιουργείται σε δάση που διαχειρίζονται με απομιμητικές υλοτομίες. Τη μεταδορογενή παρεδραφία βλάστηση που αναπτύσσεται μετά την αποψίλωση, διαδέχεται μια πυκνή νεοφυτεία για να φθάσει τέλος στις χαλαρές ώριμες γηρασμένες συστάδες και να επαγλήφθει ο ίδιος κύκλος. Εδώ δεν διαφέρει η διαδοχή από την εξέλιξη **φω** όσον η αναγέννηση γίνεται με το ίδιο είδος, πράγμα που συμβαίνει σπάνια φυσικά. Συνήθως μετά τις απομιμητικές υλοτομίες εμφανίζονται φωτόφυτα είδη, (πικύκες) τα οποία στη συνέχεια αντικαθίστανται από σκόφυτα είδη.
- γ. **Απότομες διαδοχές** που οφείλονται σε καταστροφές όπως είναι οι πυρκαγιές, έκρηξη ηφαιστείων, γεωκατακρημνίσεις, γεωλιθοήσεις, ανεμορριμίες, χιονορριμίες, επιδημίες εντόμων ή μυκήτων, αποξήρανση σαν συνέπεια αποστράγγισης κ.ο.κ.

Αν σταματήσει η επίδραση των παραγόντων που προκαλούν την κανονική ή ρυθμική οπισθοδρομική διαδοχή τότε ξαναρχίζει πάλι μια δευτερογενής προοδευτική διαδοχή. Αυτή μπορεί να ακολουθήσει τον ίδιο δρόμο, όπως και η πρωτογενής διαδοχή μπορεί όμως και να διαφέρει από αυτήν.

Διάρκεια των διαδοχών.

Η διάρκεια της διαδοχής των δασικών οικοσυστημάτων μπορεί να είναι πολύ διαφορετική (Sukachev, 1954). Είναι συχνές οι γρήγορες διαδοχές που διαρκούν μερικά έτη έως μερικές δεκαετίες αλλά επίσης συχνές είναι και οι διαδοχές που γίνονται με αργό-ρυθμό και διαρκούν πολλές δεκαετίες καθώς και εκείνες που διαρκούν αλόκληρους αιώνες.

Ένα κλασικό παράδειγμα γρήγορης διαδοχής έχουμε στην Ρωσία όπου τα αρχικά υποβαθμισμένα οικοσυστήματα των λιβαδιών διαδέχεται η δασική ψεύκη η οποία με τη σειρά της αντικαθίσταται από την κρυβελάτη, η οποία σπτάζει το «περοκλιμαξ» οικοσύστημα. Το τελικό όμως οικοσύστημα (κλίμαξ) της Οξυός-ελάτης-κρυβελάτης χρειάζεται πολλές δεκαετίες για να αποκατασταθεί.

Με αργό ρυθμό δεκαετιών γίνεται η διαδοχή των οικοσυστημάτων της δρυός από την ελάτη στις περιοχές Ασπροπόταμου αλλά και σε άλλες όπου τα δύο αυτά οικοσυστήματα έρχονται σ' επαφή.

Διαδοχές που διαρκούν αιώνες μας είναι γνωστές από τις αναλύσεις γεωροκόκκων.

Διαδοχή οικολογικών φωλιών

Παράλληλα με την εξέλιξη ή διαδοχή των οικοσυστημάτων γίνεται και μια διαδοχή στις οικολογικές φωλιές. Η διαδοχή αυτή είναι μια εσωτερική διαδοχή μέσα στη βιοκοινότητα, χωρίς να αλλάζει η φύση του οικοσυστήματος. Οι διαδοχές αυτές δημιουργούνται με την αντικατάσταση, με το πάροδο του χρόνου, του πληθυσμού ορισμένων οργανισμών με τους πληθυσμούς άλλων με συνέπεια τη μεταβολή των οικολογικών φωλιών. Από τα πολλά παραδείγματα που θα μπορούσε να αναφέρει κανείς περιορίζομαστε στο παρακάτω.

Σε ένα οικοσύστημα δασικής ψεύκης οι επιφανειακοί μύκητες που δημιουργούν τις μικρόρριζες διαδέχονται με την ηλικία των συστάδων ο ένας τον άλλο. Στην ηλικία μέχρι 4 ετών κυριαρχεί ο *Boletus luteus*, στην ηλικία των 15-20 ετών κυριαρχούν τα *Telephora Terrestria*, *Glytocybe*, *Lycoperdon*, *Mycena* ενώ στην ηλικία των 50 ετών εξαφανίζονται οι προηγούμενοι μύκητες και αντικαθίστανται από τους *Amanita muscaria*, *Boletus variegatus*, *Boletus edulis* etc. (Sukachev and Dyllis, 1964).

Επίσης είναι γνωστή η διαδοχή διάφορων ειδών φυλλοφάγων και φλοιοφάγων εντόμων με την ηλικία των συστάδων. Το ίδιο συμβαίνει αλλά σε μικρότερο βαθμό με τα πουλιά και τα θηλαστικά.

ΑΝΑΛΥΣΗ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ

Η έρευνα και η ανάλυση των οικοσυστημάτων έχει πάρει μια ευρεία έκταση τα τελευταία χρόνια και σχεδόν σε όλες τις χώρες έχουν καταρτισθεί προγράμματα ανάλυσης χερσαίων και υδάτινων οικοσυστημάτων. Το βασικό πρόβλημα στις έρευνες αυτού του είδους είναι ότι απαιτείται συλλογική εργασία (εργασία ομάδας - Team-Work) και στενή συνεργασία πολλών ερευνητών διαφορετικών ειδικοτήτων. Αλλά πέρα από τη δυσκο-

λία που συνεπάγεται αυτή η συνεργασία, ιδιαίτερα στη χώρα μας, υπάρχει και μια άλλη δυσκολία, η οποία προκύπτει από το γεγονός ότι ενώ υπάρχουν σχεδόν παντού εξειρημένοι ειδικοί επιστήμονες για την έρευνα και ανάλυση των επί μέρους προβλημάτων και συνιστωσών του οικοσυστήματος (βοτανικοί, ζωολόγοι, εδαφολόγοι, κλιματολόγοι κ.λπ.) δύσκολα βρίσκονται κανείς ολοκληρωμένους-γενικούς οκολόγους, οι οποίοι να είναι σε θέση να συνθέσουν τις επί μέρους έρευνες σε μια ολοκληρωμένη παρουσία των αποτελεσμάτων τους. Η σύνθεση είναι γενικά δυσκολότερη από την ανάλυση και όσο πιο εξειδικευμένοι είναι οι επί μέρους ερευνητές τόσο δυσκολότερα γίνεται το έργο της σύνθεσης.

Στην ανάλυση των δασικών οικοσυστημάτων πρέπει να προχωρεί κανείς βήμα προς βήμα αναλύοντας πρώτα τα επί μέρους συνθετικά - δομικά και λειτουργικά στοιχεία του οικοσυστήματος και μετά μπορεί να προβεί στη σύνθεση και την ολοκληρωμένη παρουσίαση.

Η ανάλυση των δασικών οικοσυστημάτων προσπαθεί να προσδιορίσει ποιές μεταβλητές είναι σημαντικές για το σύστημα και στη συνέχεια προσπαθεί να τις αναλύσει και να τις συσχετίσει χρησιμοποιώντας μαθηματικά ομοιώματα (μοντέλα).

Στην έρευνα των δασικών οικοσυστημάτων μπορούμε να διακρίνουμε τέσσερις φάσεις (στάδια) προσέγγισης.

- I. Βασικά στοιχεία του οικοσυστήματος.
 1. Απογραφή των ειδών (φυτών και ζώων) και περιγραφή της δομής των πληθυσμών και των κοινοτήτων.
 2. Μεταβολή της αφθονίας (πυκνότητας πληθυσμών) για τα σπουδαιότερα είδη και υποείδη σε συνάρτηση με το χρόνο.
 3. Προσδιορισμός βιομάζας και πραγματικής επιφάνειας για τα κυριότερα είδη.
 4. Ανάλυση βιότοπου (κλίμα, καιρικές συνθήκες, ανάγλυφο, εδαφικές συνθήκες, ανθρωπογενής επίδραση κ.λπ.
- II. Μέγεθος της παραγωγής των κυριότερων εταίρων της βιοκοινότητας.
 1. Φωτοσύνθεση στους διάφορους ορόφους της συστάδας.
 2. Παραγωγή ξηρής οργανικής ύλης από τους πληθυσμούς των φυτών και των ζώων.
 3. Σύνθεση και ποιότητα της φυτικής και ζωικής παραγωγής.
- III. Ανταλλαγές και βιογεωχημικοί κύκλοι
 1. Ανταλλαγή (ροή) ενέργειας στο οικοσύστημα.
 2. Υδρολογικός κύκλος (για ολόκληρο το έτος και για μικρότερες περιόδους).

3. Κύκλος διοξειδίου του άνθρακα (CO_2).
4. Ανακύκλωση των σπουδαιότερων στοιχείων του εδάφους (N, P, Ca, K, Na, Mg, Mn, Fe, κ.λπ.).

IV. Συσχετίσεις

1. Των βιολογικών κύκλων των διάφορων ειδών με τους παράγοντες του περιβάλλοντος.
2. Μέγεθος παραγωγής και παράγοντες του περιβάλλοντος.
3. Μέγεθος παραγωγής και δεδομένα των πληθυσμών που είναι εύκολο να μετρηθούν.

Η μεθοδολογία των παραπάνω ερευνητικών προσεγγίσεων αναφέρεται σε πολυάριθμα ειδικά συγγράμματα και εργασίες. Η περιγραφή τους ξεφεύγει από τον σκοπό αυτού του εγχειριδίου. Είναι αυτονόητο ότι η ανάλυση ενός οικοσυστήματος αναφέρεται πάντοτε σε ένα συγκεκριμένο οικοσύστημα και τα ποσοτικά του αποτελέσματα δεν μπορούν να μεταφερθούν σε άλλα οικοσυστήματα. Οι ποιοτικές όμως σχέσεις ισχύουν σχεδόν για όλα τα οικοσυστήματα.

10

11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100

