

## אקולוגיה (ד"ר ינון שרף)

על פי ההגדרה המקובלת, האקולוגיה מתמקדת ביחסי הגומלין בין בעלי החיים לסביבתם, הקובעים את התפוצה (distribution) והשפעה (abundance) של המינים, כאשר הכוונה במושג סביבה היא הן לרובד הביזוי הכולל את כלל האורגניזמים החיים, והן לרובד הא-ביזוי הכולל בין היתר את האקלים או תצורות הקרקע. בהתאם להגדרה, ניתן לראות כי האקולוגיה היא תחום נרחב ביותר – החל ברמת הפרט הבודד ועד לכלל כדור הארץ, כאשר כל רמה כזו היא תת-תחום מחקרי בפני עצמה.

כמו כל תחומי המדע, גם האקולוגיה פועלת על פי השיטה או המתודה המדעית, שבמרכזה נמצאת ההיפותזה המוסקת בעקבות תצפית כלשהי. את ההיפותזה עצמה לא ניתן לבחון, אולם ניתן לגזור ממנה מספר תחזיות שכן יכולות להיבדק – למשל בעזרת ניסוי מבוקר. כל היפותזה ותחזית חייבות להיות מנוסחות כך שניתן יהיה להפריכן בדרך כלשהי, ושכן היפותזה שאינה ניתנת להפרכה לא תיחשב מדעית. מכך נובע גם, שניסויים אינם יכולים להוכיח היפותזה אלא לתמוך בה בלבד – ועל כן מדד להיפותזה טובה הינו האם היא נתמכת על ידי ניסויים רבים של מספר נסיינים שונים.

האקולוגיה משתמשת בשלוש שיטות מחקר עיקריות:

- **ניסוי מעבדה** – נערכים בסביבה מבוקרת, זאת על מנת לבודד משתנים. בכל ניסוי נערכת השוואה בין קבוצת טיפול אל מול קבוצת ביקורת
- **ניסויי שדה** – דומים לניסוי מעבדה, אך מתבצעים בסביבת המחייה הטבעית. מצד אחד לא ניתן לשלוט על כל הגורמים שעשויים להיות רלבנטיים, אך מצד שני ניסויים כאלה עשויים להיות תקפים יותר שכן במסגרתם נבדקות תופעות המתרחשות בסביבה והן לא תוצאה מלאכותית של תנאי המעבדה.
- **תצפיות** ושימוש בשיטה ההשוואתית – השוואה בין תצפיות מלמדת אותנו רבות על קשרי הגומלין הרבים, אך קשרים אלו עלולי להיות מקריים. כדי לפצות על כך, חוקרים מחפשים עדויות לתופעה הנצפית בקרב מגוון רחב של מינים.

הביולוגיה נחלקת לרמות ארגון שונות, המייצגות תפיסה היררכית של מבנים מורכבים – כל רכיב הינו חלק של רמת הארגון הנמצאת מעליו, ומורכב מיחידות של הרמה שמתחתיו. האקולוגיה עוסקת במספר רב של רמות היררכיות כאלה – החל מרמת מערכות הגוף ומעלה, כאשר כל תת-תחום כזה של האקולוגיה מתאפיין בסוגי שאלות שונים אותם ניתן לבחון:

- **אקולוגיה של הפרט** – כיצד המבנה, הפיזיולוגיה, ההתנהגות ומהלך החיים של הפרט מושפעים מאתגרי הסביבה?  
לדוגמה – בתצפית ראינו כי כרישי פטיש שוחים בקבוצות קטנות, ובעקבותיה העלינו היפותזה כי הציד בקבוצה יעיל יותר. כעת נציע תחזית ונתכנן ניסוי שיבדוק אותה: אנו מצפים שכרישים שישחו בקבוצה יצליחו לצוד יותר דגים מכרישים השוחים לבד, נבדוק זאת על ידי חלוקה לקבוצת טיפול מול ביקורת, כאשר המשתנה התלוי הנמדד הוא מספר הדגים אותם יתפוס כל כריש. לאחר שיתקבלו התוצאות נערוך עליהן מבדקים סטטיסטיים, שיראו לנו האם ההיפותזה שלנו נתמכה הוא הופרכה.
- **אקולוגיה של אוכלוסיות** – אוכלוסייה מוגדרת בתור קבוצת פרטים של אותו המין שחיים יחד בסביבה נתונה, ועל כן האקולוגיה של האוכלוסיות עוסקת בדרך כלל בשינויים בגודל האוכלוסייה עם הזמן.
- **אקולוגיה של חברות** – חברה היא קבוצת אוכלוסיות של מינים שונים החיים בסביבה נתונה, לכן תחום זה עוסק ביחסי הגומלין שבין המינים השונים והשפעתם על מבנה החברה.

בדרך כלל נעקוב אחר גודל האוכלוסייה של מספר מינים בולטים בחברה הנבדקת, אך ישנם גם מחקרים הבודקים את כל המינים החברים בה. לדוגמה – אנו רוצים לבחון חברה של צמחי יער. אחת השאלות שניתן לשאול בהקשר זה היא כיצד משפיעים העצים על גדילתם של הצמחים הנמוכים יותר. על מנת לבחון זאת, נחלק את השטח לחלקות אשר בכל אחת מהן יהיה הרכב שונה של צמחים, נבחן את ההבדלים שיצוצו ונספור את גודל האוכלוסיית.

- **אקולוגיה של אקוסיסטמות** – האקוסיסטמה כוללת בתוכה את חברת האורגניזמים בסביבה נתונה, יחד עם הגורמים הסביבתיים הא-ביוטיים עימם היא נמצאת באינטרקציה. בהתאם לכך, תחום זה שם דגש על זרימת אנרגיה ומעגלים כימיים, כמו למשל מחזור החנקן.
- **אקולוגיה גלובלית** – בוחנת כיצד תופעות בקנה מידה רחב משפיעות על הביוספרה, שהיא אוסף כל האקוסיסטמות בכדור הארץ. לדוגמה – ניתן לשאול כיצד ההתחממות הגלובלית משפיעה על גודל הגוף של בעלי החיים, שאלה אותה ניתן לבחון על ידי השוואת מגוון מינים כפי שהם כיום למוצגים מוזיאליים מלפני עשרות שנים.

אחד מהגורמים המשפיעים על האקולוגיה הוא **האקלים**, שמוגדר בתור תנאי מזג האוויר ארוכי הטווח בסביבה מסוימת. האקלים מורכב ממגוון פרמטרים, ביניהם טמפרטורה, לחות, משקעים, קרני אור ומשטר הרוחות, וניתן לבחון אותו בשתי רמות: **מקרואקלים** הוא האקלים השורר בסביבה גיאוגרפית כלשהי, למשל הים התיכון, או הקטבים. לעומתו, **המיקרואקלים** מאפיין סביבת מחייה ספציפית הרבה יותר, כמו למשל שכבת החול בעומק של 2 ס"מ, או מתחת לעץ שנפל ביער.

האקלים משתנה בין **עונות השנה**, שנובעות מהשינוי בזווית בין כדור הארץ לשמש, שמשפיע מאוד על כמות האנרגיה הנקלטת ממנה. זווית זו משתנה מאוד על פי קו הרוחב, כאשר קווי הרוחב המרכזיים בסמוך לקו המשווה מקבלים יותר אנרגיה באופן משמעותי מהאיזורים הרחוקים יותר, בהם האקלים קר יותר. אולם, קו הרוחב אינו הגורם היחיד המשפיע על הטמפרטורה, שמושפעת מאוד **מזרמי הים** כמו למשל זרם הגולף, המסיע מים חמים צפונה ומאפשר את המחייה באיזורים הצפוניים יותר של אירופה. זרמים אלו נובעים ממשטר הרוחות, וההבדלים בצפיפות בין המים הקרים לחמים, שמאפשר להם להיות מוסעים בזרמים מובחנים. דוגמה נוספת למבנים פיזיים המשפיעים על האקלים מכונה **מדבר בצל הגשם**, ומוסברת על ידי כך שרכס הרים מונע מענני הגשם הבאים מהים לעבור אותם, מה שמייצר מאחוריו תחום מדברי. תופעה זו מתרחשת בארץ במדבר יהודה, שלא מקבל גשם בגלל הרי ירושלים.

חשיבות האקלים לאקולוגיה, נובעת מכך שהוא אחד הגורמים החשובים ביותר המכתיב את התפוצה והשפעה של המינים. מאחר והאקלים הוא דינמי, ושינויים בו התרחשו במהלך ההיסטוריה הקדומה של כדור הארץ, גם תחומי התפוצה של הצמחים ובעלי החיים השתנו איתו. לדוגמה, נסיגת הקרחונים לפני 16,000 שנה, יצרה תנאים אקלימיים מתאימים שסייעו לעץ המייפל להפיץ את עצמו לסביבות מחייה חדשות. עץ זה מפיץ את עצמו בעזרת הרוח, ולכן הוא מתפשט בקצב מהיר יותר מאשר עץ האשור האמריקאי, שזרעיו אינם מופצים ברוח. כיום, מתחממת הטמפרטורה עוד יותר, מה שעשוי לשנות את בתי הגידול של עצים אלו. מאחר ויש הבדל משמעותי ביכולת ההפצה שלהם, נצפה שעץ המייפל יצליח לברוח לאיזורי מחייה חדשים, מה שכלל אינו בטוח לגבי האשור שצריך להתפשט לפני שיהיה מאוחר מידי.

מושג אקולוגי חשוב המוכתב על ידי האקלים, היא **הביומה** (ברבים- ביומים), שמוגדרת בתור אוסף מינים המאפיינים שטחים בעלי אקלים דומה. בין כל שני ביומים ימצא תחום חפיפה הנקרא **אקוטון**, שיכול להיות צר ומובחן או רחב ומעורפל. דרך ההצגה הממחישה בצורה הטובה ביותר את ההבדלים

בין הביומים היא **הקלימטוגרף**, המראה מתאם בין הטמפרטורה הממוצעת לבין כמות המשקעים הממוצעת. סוגי ביומים שונים ימצאו במיקומים שונים על הקלימטוגרף, למשל המדבריות שמתאפיינים בטמפרטורות גבוהות ומיעוט משקעים, לעומת יערות הגשם המתאפיינים בערכים גבוהים בשני הצירים. מסיבה זו קלימטוגרפים מספקים תחזיות טובות ומוצאים הכללות, אך כדאי לזכור שבדומה לכל דרך הצגה הם עלולים להיות שטחיים ומפושטים מידי, ועבור חלק מהמקרים התלויים בגורמים נוספים ההכללות ייכשלו.

הביומים היבשתיים העיקריים הם: יערות טרופיים, מדבריות, סוואנה, ים-תיכוני, ערבה ממוזגת, יער חלב-עלים ממוזג, יער מחטני צפוני וטונדרה – כל אחד מהם מתאפיין על ידי פרמטרים אקלימיים מסוימים. נתמקד במספר ביומים ייחודיים:

- **היערות הטרופיים** מצויים קרוב לקו המשווה, באיזורים גשומים וחמים בעלי שונות אקלימית נמוכה מאוד בין העונות, עד כדי כך שישנם יערות גשם בהם המשקעים נפוצים במשך כל השנה; זאת לעומת היערות הטרופיים היבשים בהם הגשם מתרכז בעונות הגשמות בלבד. בתי הגידול הללו מהווים דוגמא מצוינת ל**שיכוב** – חלוקה של סביבה אקולוגית לתתי סביבות על פי הגובה שלהן – במקרה זה השורשים, פני הקרקע, השיחים, העלים התחתונים וצמרות העצים; בכל שכבה כזו מצוי מגוון עצום של מינים, שמאיים על ידי האדם שהורס בתי גידול אלה, למשל על ידי בירוא יערות.
- **המדבריות**, שנמצאים סביב קווי הרוחב  $30^{\circ}$  ובעומק היבשות. המדבריות מתאפיינים בכמות משקעים מועטה, הנמצאת בשונות גבוהה בין עונות השנה ובין השנים. בנוסף, ישנם הבדלי טמפרטורה גדולים בין היום החם לבין הלילה הקר, וגם בין העונות. בגלל תנאים אלה, בעלי החיים המדבריים התאימו את עצמם לטמפרטורה הגבוהה, בין השאר על ידי שנת קיץ (**אסטיביציה**). במדבריות בהם הטמפרטורה בחורף קרה מאוד, כמו מדבר גובי הנמצא ברמות הגבוהות של אסיה, חלק מבעלי החיים ישנים גם בחורף וגם בקיץ בשל הטמפרטורות הקיצוניות.
- הביומה ה**ים-תיכונית** מצויה בסביבת קווי הרוחב  $30-40^{\circ}$  (לא רק סביב בים התיכון אלא גם באמריקה למשל), ומתאפיינת בהבדלים עונתיים גדולים מבחינת הטמפרטורה והמשקעים, כאשר הקיץ חם ויבש והחורף קריר וגשום.

הביומים הימיים מהווים את רובו של כדור הארץ, ש-75% ממנו הם אוקיינוסים. בדרך כלל ביומים אלה מושפעים פחות מקו הרוחב, ויותר מפרמטרים אחרים כגון גודלו של גוף המים – **ימים ואוקיינוסים מול אגמים**, או טיב המים – **מתוקים מול מלוחים**. בנוסף, מקובל לחלק את הביומים הללו לאיזורים נפרדים על פי פרמטרים שונים כגון עומק – האגמים והימים מתחלקים ל**שכבה המוארת (Photic)** העליונה ול**איזור החשך (Aphotic)** שמתחתיה; או מרחק מהיבשה – באגמים האיזור הסמוך לגדה נקרא **ליטורלי** והאיזור המרוחק נקרא **לימנטי**, ובימים מקובל לכתום איזור **נריטי** ואיזור **אוקייני** בהתאמה. החשיבות של חלוקות אלו היא בזמינות הנוטריינטים, שמשנתה מאוד בין האיזורים השונים – למשל, רק באיזור הפוטי ימצאו אצות המבצעות פוטוסינתזה, ובאופן דומה האיזור הסמוך לחוף מקבל נוטריינטים מהיבשה. איזורי ימיים נוספים הם קרקעית האגם או הים (**Benthic zone**), ואיזור המעמקים שבתחתית האוקיינוסים (**Abyssal zone**). תופעה חשובה המתרחשת באגמים היא **ערבול המים**, המתרחשת באופן עונתי בשל השינויים בטמפרטורת המים בעונות המעבר. לערבול חשיבות גדולה לאקולוגיה שכן הוא מעלה נוטריינטים מהשכבה התחתונה לשכבה העליונה ומוריד מים עשירים בחמצן לעומק האגם, מה שיוצר פיזור אחיד שלהם שמאפשר חיים בכל השכבות. עם זאת, ישנם אגמים עניים בחומר אורגני המכונים **אגמים אוליגוטרופיים**, שבדרך כלל עשירים בחמצן. לעומתם, **אגמים אוטרופיים** עשירים בנוטריינטים ולכן גם באצות שמעכירות את המים. בנוסף, בשל פירוק החומר הביולוגי בתחתית אגמים אלה, מעמקיהם לרוב עניים בחמצן בתקופות מסוימות. ביומים ימיים ייחודיים נוספים הם ביצות, נהרות, איזורי גאות ושפל ושונות אלמוגים.

לעתים רבות, אנו מוצאים אורגניזמים בעלי מאפיינים דומים בביומים זהים אך מרוחקים זה מזה, כמו למשל, בעלי החיים אשר חיים בסביבות חוליות ומתאפיינים באצבעות משוננות שמונעות מהם לשקוע. מאפיינים דומים אלו הם תוצאה של **אבולוציה מתכנסת**, שכן לאורגניזמים שהתפתחו על מנת להתאים עצמם לבית הגידול אין בהכרח אב קדמון קרוב משותף. דוגמא נוספת היא הקקטוסים המצויים במדבריות אמריקה, שנראים כמעט אותו הדבר כמו החלבלובים המאכלסים את מדבריות אפריקה, אך לא חולקים מוצא אבולוציוני משותף.

החברה האקולוגית אינה קבועה לחלוטין, ומשתנה בעקבות אירועים סביבתיים המכונים **הפרעות**, אותן נהוג לחלק על פי עוצמתן, משך התרחשותן והמרחב בו הן מתרחשות. ההפרעה מוגדרת בתור כל אירוע שמוביל לשינוי החברה, והיא בדרך כלל אסון טבע כלשהו כגון שריפה, הצפה או סופה, אך גם פעילות אנושית שעלולה לשנות את מגוון המינים בבית גידול כלשהו. ברוב המקרים, לאחר הפרעה חזקה תימחק החברה, ויתחיל תהליך ארוך הנקרא **סוקסציה**, במסגרתו מינים חדשים יחליפו את המינים הקודמים. **סוקסציה כיוונית** היא כזו המתרחשת בכיוון אחד, למשל צמיחת יער שלם בשטח ריק, אשר החלה לאחר השריפה בכרמל: בשלב הראשון יופיעו רק עשבים וטחבים המהווים את **חברת החלוץ**, כלומר זו המתיישבת ראשונה בשטח הריק. לאט לאט, בתהליך שיכול להימשך שנים רבות, יתחילו המינים עד שלבסוף תישאר **חברת השיא** – במקרה זה עצי היער הגבוהים. לעומתה, **סוקסציה מעגלית** ממשיכה עד שהיא חוזרת לנקודת המוצא: לדוגמא, במדבריות טקסס מתנחל צמח בשם לריאה, שמסוגל להפיץ את עצמו בקלות בעזרת הרוח. בעקבותיה מתיישבים גם ציפורים ומכרסמים שמפיצים זרעי קקטוסים. לקקטוסים אלו כושר תחרות גבוה יותר מאשר ללריאה בזכות מערכת השורשים המפותחת שלהם, כך שהם מצליחים לדחוק אותה. אולם, במשך הזמן רוחות ומכרסמים חושפים את שורשי הקקטוס מה שמוביל להיעלמותו ולהתרוקנות השטח, שמוכן להתפשטות המחודשת של הלריאה שמתחילה את המחזור מחדש.

אחת משאלות המחקר המרכזיות באקולוגיה היא מה קובע את תחום התפוצה של מינים, שכן זה מושפע מגורמים רבים, המשתייכים הן לסביבה הביוטית (תפוצה של מינים אחרים) והן לסביבה הא-ביוטית (אקלים למשל), ונמצאים באינטרקציה זה עם זה. בהקשר זה, נהוג להבחין בין זמן אקולוגי, המתאר הבדלים עונתיים או שנתיים המשפיעים על שרידות פרטים או אוכלוסיות, וזמן אבולוציוני המתאר את השינוי שעובר הרכב האוכלוסיה לאורך דורות. בראייה זו, אנו מניחים שהאקולוגיה מובילה לאבולוציה, כמו במקרה של הפרושים של דרווין שמקורם התפתח למגוון צורות בגלל ההבדלים בזמינות המזון בין האיים השונים. כשאנו מנסים לבחון את תפוצתו של מין מסוים, אנו שואלים את השאלות הבאות:

1. האם ישנן **מגבלות הפצה** שמונעות ממנו להימצא בסביבה הנתונה? במידה וכן, ככל הנראה האיזור אינו נגיש למין מבחינה זו, או שאולי נדרש לו יותר זמן על מנת להפיץ עצמו לשם. **הפצה** היא מעבר של פרטים או גמטות מבית הגידול המקורי, או ממרכזים צפופים של המין, אל מחוץ לגבולות התפוצה שלו. לעתים קרובות, אורגניזמים מפיצים את עצמם בעזרת גורמים טבעיים כמו הרוח, או בעזרת בעלי חיים אחרים – נמלים לדוגמא, ניזונות מזרעים ונושאות אותם מרחק רב יחסית. ציפורים ויונקים אוכלים את פירות הצמחים ובכך מפיצים את זרעיהם. ישנם צמחים שמגדילים עוד יותר לעשות, ודואגים לכונן באופן פעיל את תפוצתם – לפלל הצ'ילי למשל, מכיל את החומר קפסאיצין שאחראי לטעמו החרוף ואמור להרתיע יונקים מפני אכילתו. לעומתם, לציפורים אין רצפטורים לקפסאיצין, וכך דואג הצמח שרק הן, שעפות למרחק גדול, יוכלו להפיץ אותו. חשוב להדגיש את ההבדל שבין תחום התפוצה הממשי של המין, כלומר מה שהוא תופס כרגע, לבין תחום התפוצה הפוטנציאלי שלו. תחום זה אינו נכלל כרגע באיזור התפוצה של המין, אבל אנו מצפים שהוא יוכל להתפשט לשם עם הזמן. זו הסיבה לתופעה המכונה **מינים פולשים** – מינים שנכנסים לאיזורי מחייה בהם לא חיו בעבר, ומצליחים לחיות בהם ללא בעיה כלשהי. לעתים קרובות, פלישה זו מלווה בהשפעות רבות על החברה המקומית, שסובלת מתחרות.

2. האם התנהגות כלשהי מגבילה את תפוצתו? במידה וכן, ככל הנראה מדובר בבחירה מודעת של בית גידול על ידי האורגניזם (**habitat selection**).

3. האם ישנם גורמים ביוטיים שמשפיעים על תפוצתו? במידה וכן, אלו עשויים להיות תחרות, טריפה, טפילות או מחלות. לדוגמה, האצות באוקיינוס הסובב את אוסטרליה נאכלות על ידי קיפודי ים וצדפות, אך קשה לדעת מה מבין שני המינים הוא הגורם המגביל את התפשטותן. לכן, ערכו ניסוי ובו ארבע קבוצות: בקבוצת הטיפול הראשונה הוסרו מהשטח רק קיפודי הים, בקבוצת הטיפול השנייה הוסרו רק הצדפות, בקבוצת ביקורת אחת הוסרו גם קיפודי הים וגם הצדפות ובקבוצת הביקורת השנייה לא שינו דבר. תוצאות הניסוי הראו שבקבוצה בה הוסרו את הצדפות בלבד לא נצפה שינוי בתפוצת האצות לעומת קבוצת הביקורת, אך בקבוצה בה הוסרו רק קיפודי הים האצות התפשטו לבסוף על פני רוב השטח. אם כן, ככל הנראה קיפודי הים הם הגורם העיקרי המגביל את תפוצת האצות. אולם, בכל זאת ניכרו הבדלים בין קבוצת טיפול זו לבין הקבוצה בה הוסרו שני הטורפים – ההסבר לכך הוא שגם לצדפות יש חלק באכילת האצות, אך הן מתקשות להתחרות בקיפודי הים, ולכן השפעתן ניכרת רק כאשר השניים נעדרים.

4. האם ישנם גורמים א-ביוטיים שמשפיעים על תפוצתו? אלו עשויים להיות גורמים כימיים כגון מים, מליחות, חמצן, pH או נוטריונטיים; או גורמים פיזיים כגון טמפרטורה, אור, לחות או מבנה הקרקע. לדוגמה, לטמפרטורה השפעה קריטית על תחום התפוצה של מינים, משום שטמפרטורות גבוהות או נמוכות מידי עשויות לגרום להריסת החלבונים והתאים. לכן, רק מינים שמתאימים עצמם לתנאים אלו יכולים לשרוד במדבריות. חלק מההתאמות הן התנהגותיות, כמו למשל שהייה בצל במשך היום ופעילות לילית, או שנת קיץ (אסטיבציה); וחלקן פיזיולוגיות, כמו איברים מיוחדים המסייעים לקירור, או היכולת להפריש שתן מרוכז על מנת לאבד מעט נוזלים.

כל המגבלות הללו יכולות לקבוע את תחום התפוצה של מין מכיוונים שונים (למשל, מצפון מגבלת טמפרטורה ומדרום מגבלת טריפה), והשפעתן מצטברת כך שתחום התפוצה המוגבל על ידי "החוליה החלשה", כלומר גורם מגביל הקובע את התפוצה, גם אם שאר הגורמים מצויים בעודף. בנוסף, האורגניזם יכול להימצא גם באיזורים בהם התנאים אינם אופטימליים עבורו: חוק הסיבולת של שלפורד מנבא שלכל מין יהיה איזור תפוצה אופטימלי עבור פרמטר סביבתי מסוים, סביבו יהיה איזור עקה בו יכול המין להימצא אך עם קושי מסוים, ורק מסביבו האיזור האינטולרנטי בו הוא אינו יכול להימצא כלל.

## אקולוגיה של אוכלוסיות

אוכלוסייה היא פרטים מאותו המין החיים בשטח מוגדר, כמו למשל צבים ממין מסוים החיים בפלורידה. צבים אלו מטילים את ביציהם על שפת הים, והצבים הקטנים שבקעו חוזרים בכוחות עצמם לים, מסע קשה שבמהלכו חלקם נטרפים בדרך על ידי ציפורים או סרטנים – בשיעור שרידה שנע בין 10-100%. מאחר ואחוז השורדים מחושב על פי אוכלוסיית הצבים של השנה הקודמת, שונות גדולה כזו מושפעת מאוד מערכים נמוכים, ולכן לאורך זמן גודל האוכלוסייה עלול להיפגע. זהו תחום העיסוק של האקולוגיה של האוכלוסיות, החוקרת כיצד משתנים ביוטיים ואביוטיים משפיעים על גודל האוכלוסייה, צפיפותה, תחום התפוצה שלה והרכב הגילאים האופייני לה.

**גודל האוכלוסייה** – המדד העיקרי של אוכלוסייה כלשהי הוא מספר הפרטים אותו היא מכילה. מספר זה ניתן למדידה בכמה דרכים, לכל אחת יתרונות וחסרונות, המשמשות לחקר מינים שונים:

1. **ספירה** – לעתים קרובות כאשר האוכלוסייה אינה גדולה, ניתן פשוט לספור את כל הפרטים המרכיבים אותה.

2. **מדגם ואקסטרפולציה** – שיטה זו משמשת לחישוב מספר הפרטים באוכלוסייה כאשר לא ניתן לספור את כולם, ומתבצעת על ידי חלוקת שטח המחייה לרשת של ריבועים, ספירת הפרטים בתא שטח יחיד וחישוב סטטיסטי של גודל האוכלוסייה הכולל. הבעיה המרכזית עם שיטה זו היא שבתי גידול הינם הטרוגניים, ולכן לא מספיקה "דגימה טיפשה" – על מנת לדגום את גודל האוכלוסייה כמו שצריך יש צורך לחלק את בית הגידול לסביבות טובות למחייה וגרועות למחייה, ולדגום כך שיהיה ייצוג שווה לשני הסוגים. חיסרון נוסף של שיטה זו מצוי בכך שמינים ניידים יחסית עלולים להיספר מספר פעמים – מה שישפיע מאוד על התוצאה הסופית, ולכן היא טובה בעיקר לאומדן גודל אוכלוסיות של צמחים או בעלי חיים פחות ניידים.

3. **אכלוס מחדש** – בשיטה זו מסירים מתא השטח את האוכלוסייה כולה ומודדים את קצב האכלוס מחדש. החיסרון המרכזי בשיטה זו הוא שלמין עשוי להיות תפקיד חשוב במערכת האקולוגית, ולכן הסרתו עשויה להיות הרסנית לבית הגידול. בנוסף, ההסרה מתחילה מאפס את תהליך הסוקסציה, ותהליך זה עשוי לקחת זמן רב עד תומו.

4. **שביה/חוזרת** – שיטה זו טובה לאומדן גודל האוכלוסייה של מינים ניידים, ומתבצעת על ידי לכידת מספר פרטים של המין וסימונם בדרך כלשהי. לאחר פרק זמן מסוים המשתנה בהתאם למין לוכדים שוב מספר דומה של פרטים. אנו מניחים שבין שתי הלכידות הפרטים שסומנו התערבבו באוכלוסייה, ולכן שיעור הפרטים המסומנים מקרב הפרטים שנלכדו בפעם השנייה יעיד על גודל האוכלוסייה:

$$\frac{n_{\text{marked}(t=1)}}{N_{\text{total}}} = \frac{n_{\text{marked}(t=2)}}{n_{\text{captured}(t=2)}} \Rightarrow N_{\text{total}} = \frac{n_{\text{marked}(t=1)} \times n_{\text{captured}(t=2)}}{n_{\text{marked}(t=2)}}$$

גם שיטה זו אינה חפה מבעיות. למשל, אם נחכה זמן רב מידי בין השביה לשביה החוזרת, האוכלוסייה עלולה להתחלף, בהתאם למשך החיים של המין הנחקר. בעיה נוספת הינה שיכול להיות שלפרטים שנתפסים יש נטייה מוגברת להיתפס, למשל כי הם הפעילים או האיטיים ביותר, ואז נקבל גודל אוכלוסייה שאינו נכון.

גודל האוכלוסייה מושפע מתהליכים שמוסיפים פרטים ותהליכים שגורעים פרטים, כאשר השינוי באוכלוסייה מחושב על ידי המשוואה הבאה:

**שינוי בגודל האוכלוסייה = לידות + הגירה פנימה - תמותה - הגירה החוצה**

**פיזור מרחבי** – פיזור האוכלוסייה במרחב יכול להיקבע על ידי גורמים סביבתיים וחברתיים שונים, ונחלק לשלושה **דגמי פיזור** עיקריים:

- **פיזור אקראי** – כאשר אין השפעה חזקה שמושכת או דוחה את הפרטים זה מזה, נצפה שהם יתפזרו בצורה אקראית.
- **פיזור מקובץ** – בדגם פיזור זה הפרטים מקובצים לחבורות, כאשר המרחק בין כל פרט לשכן הקרוב אליו קטן מהמרחק שהיה צפוי בפיזור אקראי. דגם זה יכול לנבוע ממשאבים שמפוזרים בצורה לא אחידה (למשל אגם בודד בלב איזור צחיח), או מאינטרקציות קבוצתיות כגון רבייה, ציד קבוצתי או הגנה מפני טורפים.
- **פיזור אחיד** – מתקבל כאשר הפרטים שואפים להתרחק זה מזה כמה שניתן, בדרך כלל בשל תחרות חזקה ביניהם.

אוכלוסיות שונות של אותו המין יכולות להתאפיין בדגמי פיזור שונים. לדוגמא, זוגן השיח הינו צמח מדברי הנפוץ בחלקים שונים של הנגב, ומפוזר באופן שונה בהתאם לבית הגידול. באיזור שדה בוקר כמות המשקעים השנתית הממוצעת היא של 100 מ"מ ודגם הפיזור הוא אקראי. לעומת זאת, ממזרח לדימונה כמות המשקעים השנתית הממוצעת היא 80 מ"מ, ולכן יש תחרות גדולה יותר על מים מה שמוביל לפיזור אחיד. ברכס חצרה, איזור הררי מדרום לדימונה, הפיזור של הזוגן הינו מקובץ, בגלל שהשטח ההררי מתאפיין בשונות גבוהה של זמינות המים.

גורם נוסף המשפיע על צורת הפיזור של מין כלשהו היא **ההפצה**. הפצה היא מעבר של פרטים או גמטות מבית הגידול המקורי לאיזורים פחות צפופים, וניתן לחלק אותה להפצה סבילה, המתבצעת בעזרת גורמים חיצוניים כמו הרוח או בעלי חיים אחרים, והפצה פעילה בה בעל החיים הולך בעצמו לבית הגידול החדש. להפצה הפעילה יתרון בכך שהיא מאפשרת לבעל החיים לבחור את בית הגידול שלו ולא להיות תלוי במקריות, אולם היא דורשת השקעת אנרגיה מצדו, כמו גם איברי תנועה ייעודיים. ישנן שלוש היפותזות המנסות לתאר את היתרון שבהפצה למרחק גדול:

1. **היפותזת ההימלטות** – על פי גישה זו היתרון המשמעותי ביותר בהפצה של זרעים לדוגמא הוא בעזיבת השטח בו חי צמח ההורה, משום שאז תהיה פחות תחרות איתו ועם הצמחים האחים הנוספים.
2. **היפותזת ההתנחלות** – גישה זו טוענת שהיתרון בהפצה מרוחקת הוא הגעה לבתי גידול חדשים שהתפנו מסיבה כלשהי, ולכן זמינים להתנחלות.
3. **היפותזת ההפצה המונחית** – על פי טענה זו ההפצה מאפשרת לזרעים להגיע בדיוק לבית הגידול הרצוי להם, למשל על ידי בחירת בעל החיים שיפיץ אותם.

**תרדמה (Dormancy\Diapause)** היא עיכוב מכוון של הגעת הגמטות לבית הגידול החדש. למעשה, זו בעצם הפצה המתבצעת במימד הזמן – על ידי התרדמה בעל החיים או הצמח דואג שהדור הבא יגדל בדיוק כאשר הזמן יתאים לכך, בדומה להפצה במרחב המכוונת לבית גידול הולם. בדרך כלל ישנו טרייד אוף בין הפצה לתרדמה, שכן שתי האסטרטגיות דורשות השקעת אנרגיה. בחרקים לדוגמא, נפוצה הן תרדמה אובליגטורית – כלומר מחויבת המציאות, והן תרדמה פקולטטיבית שתתרחש רק אם תנאי הסביבה אינם מתאימים. לסוג הראשון שייכים לדוגמא החגבים, שביצייהן בוקעות רק לאחר ששהו תקופה של חודש רצוף בטמפרטורה של אפס מעלות. תרדמה זו מבטיחה שהחגבים יבקעו מיד לאחר החורף, ולא באפיזודה חמה שעשויה להתרחש באמצעו – מה שהיה עלול לקרות אם הביצים היו מגיבות רק לטמפרטורה החיצונית. לעומתם, זבובי הפירות אינם נכנסים כולם לתרדמה אלא רק אחת לארבעה דורות, שכן אורכו של כל דור הוא שלושה חודשים ולכן החורף מגיע אחת לארבעה דורות. מין אחר של זבובי בשר נכנס לתרדמה על פי סיגנלים של קיצור אורך היממה וטמפרטורה נמוכה, כאשר ההסתמכות על מספר סיגנלים יוצרת עמידות בפני טעויות.

**דמוגרפיה** – הדמוגרפיה מתארת את חלוקת הגילאים באוכלוסייה, שנקבעת על ידי שיעורי הילודה והתמותה בכל גיל, המתוארים בעזרת **טבלאות חיים** (life tables). בעזרת טבלאות כאלה מחושב אחוז ה**שרידות** עבור כל גיל, המשמש ליצירת **עקומת השרידות** האופיינית למין. עקומה זו יכולה להשתנות בין אוכלוסיות שונות של המין ובין זכרים לנקבות, והיא בדרך כלל נראית כמו אחד משלושה טיפוסים עיקריים:

- **טיפוס I** – מינים שעקומת השרידות שלהם מטיפוס זה מתאפיינים בתמותה מעטה מאוד בגיל צעיר, שעולה מהר מאוד בגילאים מבוגרים. סוג זה של עקומה מאפיין בדרך כלל חיות גדולות, וביניהן את בני האדם.
- **טיפוס II** – אצל מינים המפגינים עקומת שרידות זו התמותה נשארת אחידה פחות או יותר למשך כל החיים. סוג זה מאפיין בדרך כלל חיות קטנות.
- **טיפוס III** – עקומה זו הינה תמונת המראה של טיפוס I, שכן התמותה בגילאים צעירים גבוהה מאוד במינים אלו, והיא דועכת מהר תוך כמה שנים, עד לתמותה הנמוכה בבגרות. עקומה זו מאפיינת את המינים שמייצרים מספר גבוה מאוד של צאצאים ולא מטפלים בהם, כמו למשל דגים או צמחים רב שנתיים.

מלבד השרידות, המרכיב השני הקובע את הדמוגרפיה הינו הרבייה, ולכן מתמקדים ברוב המקרים בנקבות של המין, ומודדים את אחוז הנקבות בעלות צאצאים מכל גיל ואת מספר הצאצאים בכל שגר לעתים הרבייה מושפעת לא רק מגיל הנקבות אלא אף ממספרן באוכלוסייה. שונות גבוהה ברבייה ובשרידות משפיעות מאוד על גודל האוכלוסייה, ולכן לא רק הגודל הממוצע חשוב. השפעה זו חזקה יותר עבור אוכלוסיות קטנות, שרגישות מאוד לשונות גבוהה בפרמטרים אלו. הפרמטרים האלה משמשים גם לחיזוי הגידול באוכלוסייה, בעזרת שני מודלים עיקריים:

- **המודל האקספוננציאלי** – מתבסס אך ורק על שיעורי הלידה (B) והתמותה (D), אשר נקבעים על ידי שיעורי הלידה והתמותה עבור כל פרט ( $b$  ו- $m$  בהתאמה). את ההפרש ביניהם מכנים  $r$ , אשר מתאר את קצב הגידול הרגעי של האוכלוסייה – אם  $r > 0$  היא גדלה עם הזמן, ואם  $r < 0$  היא קטנה עם הזמן. השינוי בגודל האוכלוסייה אם כן, הוא המכפלה של קצב זה בגודל האוכלוסייה הנוכחי ( $rN$ ). הפיתרון של המשוואה הדיפרנציאלית הזו הוא אקספוננט, שהעניק למודל את שמו, והוא תקף רק כאשר המשאבים אינם מוגבלים כלל – מצב היפותטי ברוב המקרים, שכן כמעט תמיד ישנו גורם מגביל כלשהו שמונע מהאוכלוסייה לגדול בשיעור זה. אם נסיר את המגבלה המודל יהפוך להיות תקף, והאוכלוסייה תפגין את קצב הגידול המקסימלי שלה, שנקרא לעתים  $r_{max}$ . לעתים, יש תלות חיובית בין גודל האוכלוסייה או צפיפותה לבין  $r$ , שאינו קבוע במקרים אלו. תופעה זו נקראת **Allee effect** על שם החוקר שגילה אותה, והיא נגרמת בשל אינטרקציות חברתיות בין פרטים, כמו למשל הגנה משותפת על הצאצאים. האפקט יכול להיות חלש או חזק – אפקט חלש יגרום לכך שבמספרים קטנים שיעור הגידול יפחת אך עדיין יהיה גדול מאפס, ואילו אפקט חזק עשוי לגרום לשינוי שלילי בגודל האוכלוסייה עבור מספר נמוך של פרטים. בשני המקרים נקבע למעשה רף מינימלי של גודל האוכלוסייה שמתחתיו היא לא תוכל לגדול.
- **המודל הלוגיסטי** – מודל זה הינו ריאליסטי יותר מהמודל האקספוננציאלי, שכן הוא כולל בתוכו את הגבלת המשאבים שנעדרת מהמודל הראשון. הגבלה זו מתוארת במודל בתור **כושר הנשיאה של הסביבה (K)** – גודל אוכלוסייה חזוי שמפחית את קצב הגידול ככל שמתקרבים אליו, עד לאיפוס לחלוטין שלו כאשר האוכלוסייה מגיעה למספר זה. כושר הנשיאה הוא מושג חמקמק, שכן הוא ניתן לחישוב מהתצפיות של גודל האוכלוסייה, אך קשה לנבא אותו מראש. למעשה, במקרים רבים בטבע גודל האוכלוסייה מתנדוד מעל ומתחת ל-K ללא התייצבות, מה שמקשה מאוד על חישובו. בדומה למודל האקספוננציאלי (ולכל מודל שהוא), גם למודל הלוגיסטי יש מספר הנחות מפשטות, בין השאר הנחות ש-K נשאר קבוע בין הדורות, ושכל הפרטים זהים.



$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D = bN - mN = (b - m)N = rN$$

$$\frac{dN}{dt} = r_{inst} N \frac{(K - n)}{K} \quad \frac{dN}{dt} = r_{max} N$$

מהלכי חיים (Life History), הן ההחלטות החשובות שבעלי חיים וצמחים מקבלים במהלך חייהם, ונוגעות להקדשת זמן ואנרגיה בגדילה, רבייה או שרידות – כאשר השקעה בתחום אחד דורשת כמעט תמיד ויתור על תחום אחר לפרק זמן כלשהו. דוגמאות להחלטות מסוג זה הן השקעה בכל צאצא לעומת יצירת מספר רב של צאצאים, או שרידות לעומת רבייה – האחרונה היתה במוקד של מחקר שנערך בבז המצוי. החוקרים העבירו גוזלים בין קנים כך שיצרו שלוש קבוצות של בזים: קבוצה בה הוגדלה התטולה, קבוצה בה הוקטנה התטולה וקבוצת ביקורת בה לא נעשה שינוי. המשתנה שנמדד היה מספר הבזים ששרדו את החורף, בפילוח לזכרים ונקבות. התוצאות הראו שהבזים ששרדו הכי טוב היו אלה שהתטולה שלהם קטנה, והבזים שפחות שרדו היו אלה שהתטולה שלהם הוגדלה – בשני המקרים ההשפעה על שרידות הזכרים היתה גדולה יותר מאשר על הנקבות. ניתן להסביר תוצאות אלו בכך שהבזים הזכרים נושאים בעיקר נטל הטיפול בצאצאים כמו למשל הבאת מזון, ולכן הגדלת מספר הצאצאים באה על חשבון השרידות שלהם.

בהתאם, קיימות שתי אסטרטגיות רבייה קיצוניות: **semelparity** – מינים המתרבים פעם אחת בלבד ואז מתים, לעומת **iteroparity** – מינים אשר מתרבים במשך כל חייהם. האסטרטגיה הראשונה מאפיינת בדרך כלל מינים החיים בסביבות משתנות או לא צפויות, שכן בסביבות כאלה סיכויי השרידות הן של ההורה והן של הצאצא נמוכים, ועל כן ישנה עדיפות ליצירת כמה שיותר צאצאים בפעם אחת. לעומת זאת, בסביבות יציבות יותר ההורה צפוי לשרוד יותר זמן, ולכן יכול לבצע כמה מחזורי רבייה. בנוסף, סביבות אלו מתאפיינות בדרך כלל בתחרות גבוהה יותר, ולכן השקעה בצאצא יחיד עשויה להשתלם יותר. הבדל זה במספר הצאצאים וההשקעה בכל אחד מהם נמצא אמנם בקורלציה מסוימת למספר מחזורי הרבייה, אך קשר זה אינו מחייב, ומדובר בהחלטה רבייתית נוספת, שזכתה לכינוי **אסטרטגיית r/K** על שום שני התחומים של מודל הגידול הלוגיסטי:

- **אסטרטג r** יוצר הרבה מאוד צאצאים בכל מחזור רבייה וכמעט ולא משקיע בהם, כך שלכל אחד מהם יש סיכוי קטן לשרוד. אסטרטגיה זו טובה לשלב האקספוננציאלי של המודל, שכן בשלב זה המגבלות על משאבים עדיין אינן באות לידי ביטוי והמין שייצר הכי הרבה צאצאים בפרק זמן זה ינצח.
- **אסטרטג K** יוצר מעט צאצאים בכל פעם, ומשקיע בהם זמן ואנרגיה מרובים כך שסיכויים לשרוד גדלים. אסטרטגיה זו מתאימה לשלב המישורי של המודל הלוגיסטי, שמתאפיין בתחרות גבוהה בין הפרטים השונים, ולכן נדרשת השקעה בכל צאצא על מנת להקנות לו סיכויי הצלחה גדולים ככל שניתן.

אסטרטגיות רבייה אלו מהוות דוגמא לסינדרום, כלומר מספר תכונות שנמצאות בקורלציה זו עם זו:

תכונה	ברירה ל-r	ברירה ל-K
אקלים	בעל שונות רבה, לא חזוי	יציב, חזוי
גודל האוכלוסייה	משתנה בזמן, מתחת לכושר הנשיאה	יציב בזמן, קרוב לכושר הנשיאה
ממדי גוף	קטנים	גדולים
מס' צאצאים	הרבה צאצאים	מעט צאצאים
גיל הפוריות	צעיר	מבוגר
מס' מחזורי רבייה	Semelparity (מחזור אחד)	Iteroparity (הרבה מחזורים)
חפיפה בין דורות	בדרך כלל אין	יש
משך חיים	קצר	ארוך

קצב התפתחות שרידות	מהיר טיפוס III	איטי טיפוס I או II
הקצאת משאבים	הקצאה מוגברת לרבייה	הקצאה מוגברת לגדילה ושרידות
שלב בסוקצסיה	מוקדם, מינים מיישבים	מאוחר

האקולוג ג'ון פיליפ גריים הציע מודל חלופי של אסטרטגיות החיים בשם **מודל CSR**, המאפיין בעיקר צמחים. על פי מודל זה, קיימות שלוש אסטרטגיות קצה שונות:

- **ברירת R (Ruderals)** – דומה לברירה ל-r, ומתאפיינת בהקצאת עיקר המשאבים לרבייה. אסטרטגיה זו נפוצה בבתי גידול עשירים אך זמניים/מופרעים.
- **ברירת C (Competitive)** – דומה לברירה ל-K, ומתאפיינת בהקצאת עיקר המשאבים לצמיחה על מנת להגדיל את כושר התחרות עם מינים אחרים, והקצאת משאבים מופחתת לרבייה. אסטרטגיה זו נפוצה בתי גידול עשירים אך יציבים וחזויים, בהם צפויה תחרות רבה.
- **ברירת S (Stress-tolerant)** – מאפיינת צמחים הגדלים בבתי גידול קשים, ולכן סובלים מתנאי עקה סביבתית. בבתי גידול אלה התחרות אינה גדולה, ועיקר המשאבים מופנה לשרידות ותחזוקה כנגד העקה, כאשר קצב הרבייה מוגבל.

חלוקה זו מאפשרת לנו למפות את בתי הגידול הצמחיים על פי שלושה צירים: החשיבות היחסית של הפרעות, החשיבות היחסית של תחרות והחשיבות היחסית של תנאי העקה – כאשר בקודקודי המשולש שיווצר נצפה שהצמחים ינקטו באסטרטגיה המתאימה, ובאיזורי הביניים נצפה שהם יפגינו שילוב שלהן.

חלק מהמינים יכולים לגלות גמישות במהלך החיים שלהם, ולבחור באסטרטגיית החיים המתאימה להם על פי הצורך. למשל, החילזון דרחול השיח שנפוץ במישור החוף, יכול לבחור להיכנס לתרדמת קיץ במידה ולא הגיע לגודל גוף מלא, כך שהוא יתרבה רק לאחר שנה. יש כאן עלות מול תועלת – מצד אחד קיים הסיכון שהחילזון לא יספיק להתרבות כלל, ומהצד השני ישנה העובדה שהצאצאים של חלזונות קטני גוף עשויים לא להיות תחרותיים מספיק.

היכולת של המודל הלוגיסטי לתאר את השינוי בגידול האוכלוסייה תלוייה בהשפעה של הצפיפות על קצב זה. בפועל, השפעה זו נפרטת לשינויים בשיעורי הלידה והתמותה, שעשויים לא להיות זהים. אצל צמחים שונים כמו למשל עשב הדיונות, התמותה קשורה לחשיפת השורשים על ידי הרוח או מזיקים נוספים, ועל כן נשאר קבועה ללא תלות בצפיפות. לעומתה, הרבייה מושפעת מהתחרות על המים, ולכן היא כן מתמעטת ככל שהצפיפות עולה. מאחר וקצב גידול האוכלוסייה הוא ההפרש של שני הגורמים, יתקבל גידול לוגיסטי למרות שאחד מהם נשאר קבוע למשך כל הזמן. גורמים נוספים שיכולים להשפיע על התלות בצפיפות של שיעורי הילודה והתמותה הם טריפה, מחלות, טריטוריאליזם או הפרשות רעילות של האורגניזם עצמו (תופעה הנפוצה בעיקר בחיידקים ופטריות).

אולם, התלות בצפיפות אינה יכולה להסביר לבדה את הדינמיקה של האוכלוסיות, וביתר פירוט את השאלה מדוע אוכלוסיות אחדות נשארות יציבות בעוד אוכלוסיות אחרות מתנדדות. במחקר שנערך בקנדה, נבדקו הסיבות לתנדויות הגדולה של אוכלוסיות ארנב השלג והלינקס, שמתרחשת במחזור של כעשר שנים. ההיפותזה הראשונית גרסה כי אוכלוסיית הארנבים מתנדדת בשל מחסור במזון בימות החורף, ועל כן אוכלוסיית הלינקס שטורף אותו מתנדדת בעקבותיה. כדי לבדוק את ההיפותזה הזו ערכו ניסוי בו הוסיפו מזון לארנבים בעונת החורף, אך למרות שחל גידול משמעותי באוכלוסייתם היא עדיין התנדדה. על כן נוסחה היפותזה נוספת, הטוענת כי לחץ הטריפה מקטין מאוד את אוכלוסיית הארנבים עד שלוקח לה זמן רב להתאושש, ובשל גודל האוכלוסייה הקטן של הארנבים קטן גם גודל אוכלוסיית הטורפים. ואכן, בניסוי בו גודרו שטחי המחיה של ארנב השלג מפני טורפים התברר כי היפותזה זו היא הנכונה, שכן האוכלוסייה התייצבה.

הדינמיקה של אוכלוסיות אינה מתייחסת רק לגודלן המספרי, אלא גם לפיזורן במרחב. לפעמים, בשטח כלשהו מתקיימות מספר אוכלוסיות נפרדות, שביניהן שטחים שאינם ראויים למחייה. במידה ואוכלוסיות אלו יכולות להגר בין האיזורים, הן ייקראו **תת-אוכלוסיות**, כשסכומן ייקרא **אוכלוסיית-על (Metapopulation)**. האוכלוסיה בכל "כתם" יכולה להיכחד או להגר לכתם אחר, כאשר המעבר מושפע מגורמים רבים, וביניהם הבדלים גנטיים בין הפרטים השונים של המין (**פלסטיות פנוטיפית**). לדוגמא, מין של פרפר חי בקבוצת איים השייכים לפינלנד, כאשר פרפרים שהם הטרוזיגוטים עבור גן ספציפי עמידים יותר לקור ונוטים להגר בקלות יתרה מאשר שאר הפרפרים. חלק מהכתמים טובים יותר למחייה, וקצב גידול האוכלוסיה בהם הוא חיובי. הצפיפות הגדלה בכתמים אלו מהווה טריגר להגירה החוצה של פרטים, ולכן הם נקראים **מקור (source)**. פרטים אלו מיישבים כתמים ריקים בהם תנאי הסביבה פחות טובים, הנקראים **מבלע (sink)**. באזורים אלו קצב הגידול הוא שלילי, ולכן אין להם הצדקה בפני עצמם – הם תלויים בזרם מהגרים מהמקור על מנת לא להיכחד. בכל פרק זמן שהוא מתרחשת הגירה של פרטים בין תתי האוכלוסיות מהמקור למבלע, הניתנת לתיאור כמותי בעזרת **מודל לוינס** שמתחשב באיזון בין שני פרמטרים – הכחדה (Extinction) ויישוב מחדש (Colonization):

- **קצב ההכחדה (E)** – קצב ההכחדה של תתי האוכלוסיות עבור נקודת זמן כלשהי מתקבל ממכפלת סיכוי ההכחדה עבור כתם ספציפי – גודל קבוע המסומן ב-e, בפרופורציית הכתמים התפוסים בנקודת זמן זו המסומנת ב-P. פונקציה זו היא לינארית, כך שכלל שישנם יותר כתמים תפוסים, כך יותר קל לתת אוכלוסייה כלשהי להיכחד.
- **קצב היישוב מחדש (C)** – קצב היישוב מחדש תלוי בקבוע סיכוי ההתיישובות מחדש (m), וביחס בין פרופורציית הכתמים המאוכלסים לפרופורציית הכתמים הלא המאוכלסים. לפונקציה המתקבלת יש נקודת מקסימום כאשר בדיוק חצי מהכתמים יהיו מיושבים, ובה קצב היישוב מחדש יהיה הגדול ביותר.

השינוי בפרופורציית הכתמים המאוכלסים עבור פרק זמן כלשהו הוא ההפרש בין קצב היישוב מחדש לקצב ההכחדה. על פי צורת הגרפים, ניתן לראות שמתחת לשיעור מסוים הפרש זה חיובי, והוא מתאפס בנקודת שיווי משקל שתלויה בערכי הקבועים – שהיא שיעור הכתמים המאוכלסים החזוי.

$$E = eP \quad C = m \frac{P}{1 - P} \quad \frac{\Delta P}{\Delta t} = C - E$$

למודל זה מספר הנחות מפשטות, ועל כן הוא אינו מתאר תחזית מדויקת של המציאות. הראשונה מהן היא ההנחה בדבר קצבי הכחדה והגירה קבועים, המתעלמת מכך שבהחלט עשויים להתחולל שינויים סביבתיים לאורך זמן. בנוסף, המודל מניח כי הכתמים זחים בגודלם ובאיכותם, אך במציאות הסביבה אינה הומוגנית ואיזורים שונים בה נבדלים ביניהם, תתי האוכלוסיות אינן שוות בגודלן כפי שמניח המודל ועל כן מספר המהגרים שכל אחת תורמת אינו זהה. כמו כן, המודל מניח סביבה הומוגנית בכל הנוגע לסיכויי ההכחדה והיישוב מחדש, כאשר ככל הנראה סיכויים אלו משתנים בין הכתמים השונים.

בדומה למינים אחרים, גם אוכלוסיית האדם מפגינה גידול אקספוננציאלי לאורך השנים שהתחיל במאה ה-17, ובדומה להם, גידול זה לא יוכל להמשיך לעד בשל מגבלות המשאבים. עם זאת, ניתן לראות ירידה מסוימת בגידול זה החל מאמצע המאה ה-20. כזכור, גודלה של אוכלוסייה נשאר קבוע כאשר מספר הלידות שווה לתמותה, אך חשוב להדגיש כי שיווי משקל זה אינו תלוי בגודלן האבסולוטי של הילודה והתמותה, אלא בהפרש ביניהם. לאורך השנים, ניתן לצפות במגמה דמוגרפית אופיינית שבה קודם כל התרחשה ילודה בתמותה – למשל בשל שירותי בריאות טובים יותר, שבעקבותיה הילודה הצטמצמה. שינוי זה בין שני המצבים מכונה **מעבר דמוגרפי**, והוא אינו התבצע באופן אחיד במדינות העולם. ניתן לבחון שינוי זה אם מתבוננים בהיסטורמת הגילאים

עבור מדינה כלשהי: במדינות מתפתחות, שיעור הגדילה גבוה יחסית, ואכן ההיסטוגרמה מקבלת צורה של פירמידה בה שיעור הגילאים הצעירים גבוה. לעומתן, במדינות בהן המעבר הדמוגרפי בעיצומו והגידול מתון רחב העמודות נשאר קבוע לרוב הגילאים, ובמדינות בהן גידול האוכלוסיה נבלם לחלוטין ההיסטוגרמה פרבולית כאשר העמודות הרחבות ביותר הן של בני האדם בגיל הממוצע. ישנן אף מדינות בהן גידול האוכלוסייה שלילי, כמו יפן למשל. קיטון זה מתרחש אם מספר הילדים עבור כל אישה הינו שניים ומטה.

אולם, חשוב לזכור כי אם אצל מינים שונים קשה לחזות את  $K$  משום שהוא תלוי בגורמים רבים, חיזוי זה קשה אף יותר עבור המין האנושי שכן לאורך ההיסטוריה פיתוחים טכנולוגיים שונים אפשרו לבני האדם לייצר יותר מזון מקרקע נתונה וכך להאכיל יותר נפשות, או להגדיל את מלאי סביבות המחיה הקיימות על ידי יצירת סביבות חדשות כמו למשל בנייה לגובה. על מנת להעריך בכל זאת את צריכת המשאבים של בני האדם על פני כדור הארץ, משתמשים במושג **טביעת רגל אקולוגית**, המתאר את האנרגיה השטח והמים הדרושים לאדם למחייה. בשל ההבדלים האדירים ברמת החיים בין מדינות העולם, גודלו של ערך זה משתנה מאוד בין מדינות, כך שטביעת הרגל האקולוגית של אדם ממוצע בסין נמוכה הרבה יותר מאשר של אזרח אמריקאי. מאחר וגודל זה מחושב עבור אדם אחד, טביעת הרגל האקולוגית של מדינה תלויה גם במספר התושבים בה, ולכן אם רמת החיים במדינות מרובות אוכלוסין כמו סין והודו תשתווה לרמת החיים הממוצעת במדינות המפותחות, תהיה לכך השפעה ניכרת על זמינות המשאבים בכדור הארץ.

## אקולוגיה של חברות ויחסי גומלין בין מינים

חברה היא אוסף אוכלוסיות המינים שחיות בשטח כלשהו. שתי גישות שונות מצויות בענף זה של האקולוגיה - התמקדות במספר מצומצם של מינים חשובים וחקירתם לעומק, או מחקר שטחי יותר המקיף מספר רב של מינים. בין המינים השונים המרכיבים חברה מתרחשות אינטרקציות רבות מסוגים שונים, ועל כן חקר האקולוגיה של החברות דורש הבחנה מיוחדת בין עיקר לטפל. דוגמא אחת היא של סרטן קיפוד הים, סרטן שחי בקרקעית הים ליד אינדונזיה ונושא על גבו חפצים שונים – ולעתים אף יצורים חיים כגון קיפודי ים – על מנת שישימשו כמגן. הרווח של הסרטן ברור, אבל מהו הרווח של קיפוד הים? לשאלה זו יכולות להיות שלוש תשובות שונות, המגדירות סוגים שונים של יחסי גומלין בין מינים: הדדיות (+/+), טפילות (+/-), סמוכנות (+/0). יחסי גומלין אלו מתחלקים לתתי קטגוריות על פי ההשפעה על כל מין וסוגי האורגניזמים המעורבים, והם אינם כוללים אינטרקציות תוך מיניות כמו קניבלזם למשל. כמובן שבכל סביבה שהיא יכולים להיות גורמים שונים שישיעו על יחסי הגומלין בין המינים, כמו למשל משאבים שיהיו מוגבלים בכל בית גידול.

- **דחיקה תחרותית (-/-)** – האקולוג הרוסי גיאורגי גאזזה חקר את יחסי התחרות בין שני מינים של ריסניות כאשר גידל אותם במעבדה. כאשר הוא גידל כל מין בנפרד, התקבלו עקומות גדילה לוגיסטית טיפוסיות בהן כל מין התייצב סביב K כלשהו. לעומת זאת, כאשר שני המינים גודלו באותה הסביבה, אחד המינים נכחד לחלוטין לאחר זמן מה. גאזזה שיער שבתחילת הניסוי עדיין היה עודף משאבים ולכן שני המינים הצליחו לגדול, אולם ככל שמשאבים אלו החלו להיגמר, המין שהיה לו יתרון תחרותי על פני המין השני דחק אותו לחלוטין עד להכחדתו. השערתו הכוללת היתה, שכאשר שני מינים מתחרים על משאבים דומים מידי, לא יתכן דו-קיום באותו בית הגידול.

מסיבה זו, התנאי היחיד לדו-קיום הוא קיומה של **נישה אקולוגית** נפרדת עבור כל מין. אם בית הגידול הוא ה"כתובת" של האורגניזם, הנישה האקולוגית היא ה"מקצוע שלו", שכן היא מוגדרת כסכום ואופי הניצול של המשאבים הביזוטניים והאביוטיים על ידי מין מסוים. על מנת ששתי נישות אקולוגיות יובדלו אחת מהשנייה, חייב להיות לפחות פרמטר אחד שמשתנה ביניהן, כמו למשל גודל הטרף, שעת הפעילות או גובה ענפי העץ. כאשר תנאי זה מתקיים, אפילו אם שאר הפרמטרים זהים, המינים יוכלו לחיות בדו-קיום באותו בית הגידול. לדוגמא, בישראל חיים שני מיני קוצנים: הקוצן המצוי הוא בעל פרווה כהה יחסית, לעומת הקוצן הזהוב שהוא בעל פרווה בהירה. בישראל שני המינים חיים באותו בית גידול, אך מובדלים במימד הזמן (**time partitioning**) - הקוצן הזהוב נדחק לפעילות בשעות היום בגלל הקוצן המצוי שתופס את נישת הפעילות הלילית. בניסוי שבו הסירו משטח כלשהו את אוכלוסיית הקוצן המצוי, ראו שהקוצן הזהוב החל לפעול אף הוא בלילה. דוגמא זו מהווה ראיה לתופעה המכונה **היסט תכונות**, המתארת מצב שבו חפיפה בין שני מינים בפרמטר כלשהו בנישות שלהם תגרום להם לעבור שינוי שיפריד את הנישות שלהם זו מזו. ה**נישה הבסיסית** היא זו שהמין מסוגל לתפוס בפוטנציה, לעומת ה**נישה הממשית** שהיא זו שהוא תופס בפועל, הקטנה או שווה לנישה הבסיסית שלו. הפרושים בגלפגוס לדוגמא, התפתחו בצורה שהסיטה את הנישה הממשית שלהם על מנת להפחית את התחרות – שני מיני פרושים הגדלים על איים נפרדים מתאפיינים בגודל מקור דומה מאוד, המאפשר להם לאכול את אותו המזון. אולם, באי שלישי בו מצויות אוכלוסיות של שני המינים יחדיו, גודל המקור של הפרושים התמין כך שלמין אחד יש מקור גדול ולמין השני מקור קטן – כך שכל אחד מהם מתמחה באכילת מזון אחר, כלומר זו הפרדה מבוססת משאבים (**resource partitioning**).

- למרות זאת, ישנן מספר בעיות שעלולות להשפיע על המסקנות ממחקרי דו-קיום:
  - **תחרות א-סימטרית** – לעתים התחרות אינה סימטרית, למשל במקרה של השפעת גודל הגוף של הטורף על גודל הטרף שהוא מסוגל ללכוד – טורפים גדולים יכולים לטרוף טרף גדול, אך אינם מאבדים את היכולת לטרוף טרף קטן במקביל.

- **סביבה לא הומוגנית** – המודלים הקלאסיים מניחים סביבה הומוגנית, אולם במציאות שינויים בלתי חזויים בסביבה או סתם שונות גבוהה יכולים להעניק "מקלט" למינים פחות תחרותיים שלא ייכחדו.
- **השפעה של גורמים אביוטיים** – לא תמיד ניתן לדעת מה גרם למינים מסוימים להתמחות לנישה כלשהי, שכן יכול להיות שהתהליך קרה ללא קשר לתחרות אלא כתוצאה מהשפעת גורמים אביוטיים.
- **טריפה (+/-)** – הגדרה אחת לטריפה היא אינטרקציה בה מין אחד ניזון ממין אחר. לעומתה, הגדרה אקולוגית שנייה מגדירה טריפה בתור כל אינטרקציה בין שני מינים מהטיפוס (+/-). על פי הגדרה זו, ניתן לחלק את הטריפה על סמך שלושה צירים שונים:
  - השפעה על הפיטנס של הקורבן – שווה ל-0/גדול מ-0
  - מוות של הקורבן – כן/לא
  - מספר הקורבנות עבור טורף אחד – גדול מ-1 (טורפים)/שווה ל-1 (טפילים)
- לדוגמא, וירוס שפעת התוקף בני אדם לא מונע מהם להתרבות (פיטנס גדול מ-0), לא בהכרח גורם למותם ותוקף אדם אחד בלבד; זבוב תוקף הרבה קורבנות, שאינם מתים והפיטנס שלהם חיובי; פרזיטואידים כמו צרעות מסוימות תוקפים קורבן אחד וגורמים למותו.
- חלוקה אחרת של טורפים הניזונים מבעלי חיים אחרים ואינם טפילים הוצעה על ידי תומס וו. שונר, שחילק את הטורפים לשלוש קבוצות:
  - טורפים שלא משקיעים זמן/אנרגיה בחיפוש טרף, אבל כן במרדף אחריו או הכנעתו
  - טורפים המשקיעים זמן/אנרגיה בחיפוש אבל לא במרדף/הכנעה
  - טורפים המשקיעים זמן/אנרגיה גם בחיפוש וגם במרדף/הכנעה
- לדוגמא, אוכלי נבלות כגון הנשר ישתייכו לקבוצה 2, נחשים קטנים ישתייכו לקבוצה 1 וחתולים לקבוצה 3.
- בנוסף, ניתן לחלק גם את הטורפים לפי התפריט שלהם – טורפים **מתמחים** מול **אופורטוניסטים** – להיות מתמחה זו פריווילגיה של טורפים שפוגשים הרבה טרף, לעומת טורפים שלא פוגשים הרבה טרף שלא יכולים להרשות לעצמם להיות בררנים.
- בעלי חיים רבים פיתחו הגנות שונות כנגד טריפה, שיכולות להיות מסוגים שונים:
  - הגנה מכנית – קוצים
  - הגנה כימית – ריח רע (בואש), רעל (סלמנדרות)
  - צבעים – הסוואה, **חקיינות מולריינית** (שני מינים מסוכנים המשתפים זה את זה בדגם האזהרה שלהם), **חקיינות בתסיאנית** (מין לא מסוכן המחקה מין מסוכן)
  - התאמות התנהגותיות – בריחה, הסתתרות, התנהגות חברתית.
- **הרביבוריות (+/-)** – אינטרקציה הדומה לטריפה, במסגרתה בעל חיים ניזון מצמח או מאצה. בעלי חיים ניזונים מכל חלקי הצמח – עלים, שורשים, זרעים, פירות וכו', כאשר בחלק מהמקרים – למשל בהאבקה והפצה – להרביבוריות של רכיב מוטואליסטי. מכיוון שצמחים אינם יכולים לברוח, הם פיתחו הגנות נגד הרביבורים הכוללות קוצים וחומרים דוחי הרביבורים כגון קפאין, ניקוטין, קינמון, קפסאצין וכו'. כתוצאה מיחסי צמח-הרביבור יכולים להתקיים שלושה תרחישים:
  - **ויסות הדדי** – בדומה ליחסי טורף נטרף המתאפיינות בדיכוי והתאוששות, הדינמיקה של שתי האוכלוסיות מתנדנדת אחת בעקבות השנייה.

- **הרתעה** – כאשר צמחים מפתחים אמצעי הגנה, ההרביבורים ימעטו לצרוך אותם, ויתחיל "מירוץ חימוש" בין הצמח להרביבור.
- **סיבולת (tolerance)** – במקרה זה הצמח מנסה להתאושש מאכילתו בעזרת הגדלת הסיבולת שלו ופיתוח כושר ההתאוששות.

בדומה לטורפים, גם הרביבורים בוחרים את מזונם על בסיס מספר פרמטרים. למשל, מחקר בעזים שחורות הראה שהן מתחשבות בשני גורמים שונים: צמצום כמות החומרים המזיקים (טאנינים) בצמח, והגדלת הערך התזונתי המתקבל (בעיקר חלבון ומים). העיזים משקללות את שני הקריטריונים כך שישנם צמחים שהן מעדיפות לאכול על פני צמחים אחרים.

- **האבקה והפצה (+/+)** – מקרים ספציפיים של הרביבוריה התורמים לשני הצדדים, וממלאים תפקיד אקולוגי חשוב. בשני המקרים הצמחים מספקים את המזון (צוף או פרי) ובעלי החיים מסייעים ביצירת הדור הבא של הצמח. בהאבקה המפיץ מעביר אבקה בין פרח אחד לפרח אחר, ולכן לאתר היעד יש חשיבות גדולה שבעקבותיה הוא מסומן בריח וצורה בולטים. כמו כן, לצמח חשובה זהות המאביק שכן הוא רוצה שהוא יגיע לפרח מאותו המין, ולכן התאמות אלו הן ספציפיות ומכונות **סינדרום האבקה** – פרחי ציפורים לדוגמה אינם ריחניים כי לציפורים אין חוש ריח, נפתחים ביום כי הציפורים פעילות יום ובעלת תכולת צוף רבה המשרתת את צרכיהן האנרגטיים הגבוהים של הציפורים. לעומת זאת, הפצת הזרעים היא הרבה פחות ספציפית, שכן לעתים קרובות לצמח לא משנה איזה בעל חיים יפיץ אותו כל עוד הוא יישא את הזרע רחוק מספיק.
- **סימביוזה** – שני מינים החיים בקשר ישיר זה עם זה, כאשר האינטרקציה יכולה להיות מסוגים שונים, בכל הנוגע לטיב הקשר ולהשפעה על כל מין.
  - **טפילות (+/-)** – טפיל הוא אורגניזם שחי בתוך או על אורגניזם אחר, וגוזל משאבים מהמאכסן שלו שנפגע מהאינטרקציה. לעתים מחזור החיים הכולל של הטפיל מורכב ממספר שלבים, אשר בכל אחד מהם הוא חי במאכסן אחר. חלק מהטפילים הם אובליגטוריים, כלומר יכולים לחיות אך ורק בתוך המאכסן, וחלק יכולים להתקיים גם מחוצה לו. באופן כללי, רוב הטפילים אינם הורגים את המאכסן שלהם, שכן הם רוצים להמשיך לקבל ממנו חומרי הזנה. טפילים מסוימים אפילו יכולים להאריך את חיי המאכסן על ידי כך שהם מדכאים את מנגנון הרבייה שלו כך שהוא יכול להפנות יותר אנרגיה למטרות של שרידה. חלק מהטפילים יכולים אף לשנות את התנהגות המאכסן שלהם, כמו למשל פטריה המדביקה נמלים וגורמת להן לעלות לגובה לפני שהיא מצמיחה מתוכן את גוף הפרי שלה – לעתים קשה לקבוע לטובת מי השינוי.
  - **הדדיות (+/+)** – הדדיות (mutualism) היא סימביוזה בה שני הצדדים מרוויחים. היא יכולה להיות הכרחית – כלומר מין שחייב מין אחר על מנת לשרוד, או פקולטטיבית – כלומר לא מחייבת. לדוגמה, הדג נקאי אילתי נמצא בסימביוזה פקולטטיבית עם שאר דגי השוניית – הוא מנקה את פיהם מחתיכות מזון שנתקעו בו. דוגמה נוספת היא שיח שיטה המייצר בגזע שלו מבנים שמשמשים קן לנמלים, כאשר בתמורה הנמלים מנקות את השטח מטפילים אחרים ומעשבים מתחרים. דוגמה להדדיות אובליגטורית היא החזזיות, שהן תולדה של שיתוף פעולה בין אצה לפטרייה שכך ששני המינים צריכים זה את זה על מנת להתקיים.

○ **קומנסליזם (סמוכנות) (+/0)** – קשר ישיר בין שני מינים בו מין אחד מרוויח בעוד השני אינו מושפע. לדוגמא, בין אנפית הבקר והבפאלו שוררים יחסי סמוכנות, שכן הבפאלו לא ממש מושפע מהאנפית שיושבת על גבו, בעוד האנפית ניזונה מהחרקים שנמצאים על גבו.

● **סיוע (facilitation) (+/0)** – סוג של יחסים בין מינים בהם מין אחד הקיים בסביבה מסייע למין אחר בלי שיושפע בעצמו, למעשה תמונת המראה של הקומנסליזם. סוג זה של אינטרקציה נפוץ בעיקר בין צמחים, כמו למשל סוג דגן המשפר את גדילת שאר הצמחים בביצות מלח משום שהוא משפר את אוורור הקרקע – ואכן הסרתו מצמצמת את מספר המינים בסביבה.

ניתן לשאול שלושה סוגי שאלות בנושא יחסי הגומלין בין המינים, כל אחת משתייכת לרמת ארגון שונה של האקולוגיה:

- כיצד משפיעה האינטרקציה על האוכלוסיות של שני המינים?
- כיצד משפיעה האינטרקציה על הרכב החברה ועל תהליכים המתרחשים בה?
- האם קיימות תכונות אצל שני המינים שעברו ברירה טבעית בשל האינטרקציה ביניהם?

מקובל לאפיין חברות באמצעות שני מדדים משלימים:

- **עושר מינים** – מספר המינים הקיימים בבית הגידול (R). מדד זה אינו מאפשר לנו להבחין בין יער בו 10 עצים ממין אחד ו-90 עצים ממין שונה לבין יער בו 50 עצים מכל סוג, שכן בשתי החברות העושר יהיה 2.
- **תפוצה יחסית** – בעזרת הפרופורציה של כל מין בחברה ( $p_i$ ), ניתן לחשב מדד מקובל בשם אינדקס שנון (H) המקנה ציון גבוה יותר לחברות מגוונות יותר.

$$H = - \sum_{i=1}^R p_i \ln p_i$$

מאחר וחברה היא דינמית, בתקופות שונות עושר החברה עשוי להשתנות. כמו כן, עושר החברה משפיע בעצמו על מגוון המינים שבה, כך שחברות עשירות יותר פחות רגישות להכחדה, מתאוששות מהר יותר מעקה, עמידות יותר למינים פולשים, מניבות יותר ביומסה – ממצאים שנתגלו בניסוי בן עשרים שנה שנערך במינסוטה, בו חולק שטח אדמה לריבועים שבכל אחד מהם חברה בעלת מספר מינים שונה.

מאפיין חשוב נוסף של חברה הוא **המבנה הטרופי** שלה, המתאר את יחסי התזונה בין המינים השונים בה, ואת מעבר האנרגיה מהיצרנים (צמחים ואצות) לצרכנים הראשוניים (הרביבורים) ומהם לצרכנים השניוניים (קרניבורים). ברוב החברות המבנה הטרופי מסובך מאוד כאשר השרשראות משתלבות ביניהן למארג מזון סבוך, ולכן פשוט מקובל הינו איחוד מינים שדומים בתזונתם לקבוצות גדולות יותר או התמקדות בחלק מצומצם מהמארג שהאינטרקציה בינו לבין שאר החברה פחותה יחסית. ברוב המקרים, כל שרשרת מזון היא בעלת 5 רמות או פחות, מספר המוגבל בעיקר בשל יחס המרת האנרגיה שעומד על כ-10%, כלומר כ-10 ק"ג צמחים נדרשים להזנת 1 ק"ג הרביבור, ו-10 ק"ג של הרביבור נדרשים עבור 1 ק"ג של טורף. בנוסף לשיקול האנרגטי, גודל הגוף של בעלי החיים מוגבל גם בשם שיקולים ביומכאניים כגון יחס בין משקל לגודל הרגליים.

לא לכל המינים יש את אותה החשיבות בחברה כלשהי, וישנם שלושה סוגים של מינים חשובים בהם מתמקדים בדרך כלל באקולוגיה של החברות:



- **מינים דומיננטיים** – המינים הנפוצים ביותר בחברה כלשהי. ככל הנראה הם תחרותיים יותר בניצול המשאבים המוגבלים, או בהתחמקות מפני טורפים. לעתים, מין פולש יכול להפוך למין הדומיננטי אם הטורפים שקיימים בסביבה לו מזהים אותו בתור טרף ראוי. להסרת המין הדומיננטי מהחברה עשויה להיות השפעה מועטה על מינים אחדים והשפעה ניכרת על מינים אחרים, בהתאם לאינטרקציות הקודמות ביניהם. לדוגמא, כאשר מין דומיננטי של עצי ערמון נעלם מיערות בארה"ב בעקבות טפיל, אוכלוסיות היונקים והציפורים כמעט ולא הושפעו, אך כמה מיני עשים ופרפרים שהיו תלויים בעץ הספציפי נכחדו.
- **מיני מפתח** – בדרך כלל אינם נפוצים מאוד בחברה, אך יש להם השפעה ניכרת עליה בשל הנישה האקולוגית שהם תופסים או יחסי הגומלין שלהם עם מינים אחרים. לדוגמא, לכוכב הים הסגול תפקיד מרכזי בסביבה הימית של צפון מערב ארה"ב, שכן הוא אוכל צדפות ומתחרה איתן על מקום. כאשר הסירו אותו בניסוי מגוון המינים בסביבה צלל באופן משמעותי, בגלל שהצדפות שנותרו ללא טורפים חוו פיצוץ אוכלוסין.
- **מהנדסים סביבתיים** – הם מינים שאינם דווקא נפוצים או מרכזיים המבנה הטרופי, אך ממלאים תפקיד חשוב של יצירת נישות חדשות על ידי כך שהם יוצרים שינויים אביוטיים בבית הגידול. דוגמאות למהנדסים סביבתיים הן הבונה (beaver) שיוצר אגמים קטנים על ידי בניית סכרים עשויים גזעים, הנקר היוצר חורים בעצים אליהם יכולים להיכנס לאחר עזיבתו מינים שונים, וכמובן בני האדם.

אוכלוסיות המינים המרכיבים את החברה מושפעות זו מזו, וישנם שני מודלים המתארים השפעה זו:

- **Bottom-up control (מלמטה למעלה)** – בחברות המתנהגות על פי מודל זה השליטה היא מלמטה למעלה ונמצאת ביחס ישר: כמות נוטריאנטים גבוהה בסביבה מגדילה את שפעת הצמחים, שמגדילה בתורה את שפעת ההרביבורים, שמגדילה את שפעת הטורפים.  
$$N \rightarrow V \rightarrow H \rightarrow P$$
- **Top-down control (מלמעלה למטה)** – בחברות המתנהגות על פי מודל זה השליטה היא מלמעלה למטה, עם אלטרנציה בין רמה לרמה: כמות גדולה של טורפים מקטינה את מספר ההרביבורים, שמגדיל את מספר הצמחים, שמקטין את כמות הנוטריאנטים הזמינים.  
$$P \rightarrow H \rightarrow V \rightarrow N$$

החברות על פני כדור הארץ מתנהגות על פי אחד משני המודלים, ומנת לבדוק את המודל הקובע את התנהגותה של חברה נתונה, אפשר לבצע שינוי באחד הקצוות של השרשרת ולראות מתי הרכב החברה משתנה. לאחר מכן, ניתן להשתמש בידע זה על מנת לערוך שינויים רצויים בחברה כלשהי. למשל, באגם בפינלנד היתה צמיחה גדולה של אצות (רמה 1) שהעכירו את המים. על מנת לפתור את הבעיה, סילקו מדענים חלק ניכר מהדגים (רמה 3) שהיו באגם, והכניסו אליו דגים ממין נוסף הטורפים אותם (רמה 4). התוצאה היתה עלייה בכמות הזואופלנקטון (רמה 2) שמנעה מאוכלוסיית האצות לגדול מאוד.

אולם, אין להסיק מכך שהחברות בטבע נמצאות במצב של שיווי משקל, שכן למעשה ההיפך הוא הנכון. לאורך מספר שנים, יתרחשו בחברה נתונה הפרעות שישפיעו על הרכב החברה ויוציאו אותה משיווי המשקל שלה. היפותזת ההפרעה הבינונית טוענת כי החברות בעלות מגוון המינים הגבוה ביותר הינן אלו אשר רמות ההפרעה בהן בינוניות – הפרעות תכופות או חזקות מידי יוצרות תנאי עקה סביבתיים שמקשים מאוד על מינים להתפתח, ואילו פחות מידי הפרעות יוצרו סביבה דומה ושקטה בה מספר מינים בעלי יתרון תחרותי יחקו החוצה את שאר המינים כך שמגוון המינים הכולל יפחת. להיפותזה זו התקבל אישוש תצפיתי מנחלים בניו-זילנד. נחלים אלו מאופיינים בהצפות שתדירותן משתנה, ומספר המינים הגדול ביותר נצפה בנחלים בהן תדירות ההצפות היתה בינונית. דוגמא נוספת להפרעה שיכולה להשפיע על חברות היא פלישת טפילים – כאשר טפילים פולשים לסביבה חדשה הם בדרך כלל יהיו וירולנטים ("אלימים") במיוחד, שכן המינים המאכלסים את

החברה עוד לא התרגלו אליהם. למעשה זה דווקא תוצר לוואי לא רצוי, שכן לטפיל עדיף להשאיר את המאכסן שלו בחיים זמן רב ככל הניתן. אם הטפיל יפגע במין מפתח, הדבר עלול להרוס את החברה כולה וליצור הפרעה שתחליף את מגוון המינים בה.

אי-שיווי המשקל בטבע מוסבר גם על ידי היפותזות נוספות: **היפותזת השינויים ההדרגתיים** טוענת כי הטבע נתון בשינויים עונתיים ובין-שנתיים המונעים ממינים דומיננטיים יתרון לאורך זמן, והיפותזת **הסיכוי השווה** הנקראת גם "מודל ההגרלה", על פיה לכל המינים יש אותו הסיכוי לאכלס בית גידול שהתפנה על ידי הפרעה. אם כן, מגוון המינים בחברה נקבע בין היתר על ידי: השונות בבית הגידול, הנישה האקולוגית הבסיסית של כל מין, אפקט המסה (source-sink) – גלישת מינים מאתרים נוחים לאתרים נוחים פחות, **שקילות אקולוגית** – מינים עם תפקיד אקולוגי דומה שיכולים להחליף זה את זה, ובנוסף משני גורמים נוספים – קו הרוחב וגודל תא השטח:

- **קו הרוחב** משפיע מאוד על מגוון המינים בחברה מסוימת, כאשר האיזורים הטרופיים הם הכי מגוונים, ואיזורי הקטבים הכי מצומצמים. הסיבות למגוון המינים הגדול באיזורים הטרופיים הן האקלים הנוח והיציב, עונת הגדילה הארוכה (פי חמישה מאשר עונת הגדילה בטונדרה) וההיסטוריה האבולוציונית שהחלה מוקדם יותר וכמעט ולא נפסקה עלי ידי הפרעות, לעומת איזורים גיאוגרפיים אחרים שהושפעו מתקופות הקרח למשל – מה שמוביל לכך שחלו באיזורים הטרופיים יותר אירועי התפצלות למינים. שני גורמי האקלים העיקריים המשפיעים על המגוון הם הגשם והשמש, הניתנים למדידה בגודל אחד – אידוי (evapotranspiration) הנקבע על ידם. למשל, גודל זה נמצא בקורלציה טובה למדי עם מספר היונקים בחברה כלשהי.
- **גודל השטח** משפיע מאוד אף הוא על מגוון המינים בחברה, וזאת משיקולים אקולוגיים המשתנים ככל שעולים בסדר הגודל שלו. בשטחים קטנים התחרות על נישות פנויות היא שתשפיע על מגוון המינים, לאחר מכן השונות בין בתי הגידול, לאחר מכן אפקט המסה, ולבסוף השקילות האקולוגית הבאה לידי ביטוי רק בקנה מידה גדול מאוד. בשנות ה-60 של המאה ה-20 נוסח מודל המאפשר לחשב באופן כללי את מספר המינים המשוער (S) כתלות בגודל השטח (A) וקבוע c כלשהו, המתאר קשר עולה המתמתן עם גודל השטח (z) הוא קבוע הגידול, שלרוב קטן מ-1)  $S = cA^z$  – ניתן להוציא log לשני צדדי המשוואה ולהציגה כגרף לינארי, מה שמתיישב עם ממצאים אקולוגיים מאיזורים שונים בעולם, לדוגמא מאיי מלזיה.

עבור **איים** מתקיימים השיקולים שתוארו, בנוסף לשיקולים הקשורים ליכולת של מינים להגר אליהם. הכוונה באיים הינה לסביבה מבודדת בתוך שטח לא ראוי למחייה ולא רק לאיים בלב ים, ומודלים המתארים את מגוון המינים בסביבות אלו מתחשבים במספר פרמטרים:

- **מספר המינים הקיים באי** – ככל שמספר המינים בקיים באי גדול יותר, כך סיכויי ההגירה של מינים חדשים אליו פוחתים, וסיכויי ההכחדה בו עולים.
- **גודל האי** – ככל שהאי גדול יותר כך סיכויי ההכחדה בו פוחתים, וסיכויי ההגירה אליו עולים.
- **מרחק האי מהיבשת** – ככל שהאי מבודד יותר כך סיכויי ההכחדה בו עולים, וסיכויי ההגירה אליו יורדים.

**אפיון החברה:**

מאפייני מינים	מאפייני מבנה מרחבי	מאפייני תפקוד	מאפייני ממד הזמן
הרכב מינים	שכבתיות	ביומסה	סוקצסיה
עושר ומגוון	טיפוסי ביומה	רמות טרופיות	שינויים עונתיים
שפע יחסי	פיזור מרחבי של מינים	ייצור ראשוני או משני	שינויים בטווח זמן ארוך (אבולוציוניים)
מינים דומיננטיים	הרכב צורות חיים	מעברי אנרגיה	כתמים מאוכלסים וריקים

## זרימת אנרגיה ומעגלים כימיים באקוסיסטמות

השועל הארקטי הוא טורף שנפוץ בצפון אמריקה ואסיה, אשר הוחדר למספר איים על מנת ליצור אוכלוסייה יציבה שניתן יהיה לצוד אותה בשביל פרוותה. אולם, תוך זמן לא ארוך הרכב המינים בסביבה השתנה, ונעלם העשב האופייני לבית הגידול. לא ניתן להסביר את מה שקרה רק באמצעות האקולוגיה של החברות, שכן במידה וכיוון השליטה בסביבה הוא מלמעלה למטה היינו מצפים שהשועלים יטרפו את ההרביבורים ושכמות העשב דווקא תגדל. לעומת זאת, האקולוגיה של האקוסיסטמות יכולה לענות על השאלה כיצד השפיעו השועלים על העשב. **אקוסיסטמה** מכילה את כל האורגניזמים החיים בבית גידול כלשהו, בנוסף לגורמים האביוטיים איתם הם באים באינטרקציה. במקרה של החדרת השועל הארקטי, נמצא שאחד מסוגי הטרף העיקריים שלו באי היה שחפיות, שלהן תפקיד אקולוגי חשוב במערכת – הלשלת שלהן דישנה את קרקע הארץ. כאשר מספר השחפיות היה נמוך, מעגל ביוגיאוכימי חשוב בסביבה הופסק, מה שהקשה על העשבים לצמוח. ניתן אולי להחזיר את המצב לקדמותו על ידי הפחתת השועלים, או על ידי דישון מלאכותי שיוסיף נוטריינטים לקרקע במקום השחפיות. כל אחד מהאיים אליהם הוחדרו השועלים מהווה אקוסיסטמה בפני עצמו, אך הן יכולות להיות גם בקני מידה קטנים יותר – כמו למשל נווה מדבר, או קרקע היער מתחת לגזע עץ שנפל.

בכל אקוסיסטמה מתרחשים שני תהליכים עיקריים – מעבר אנרגיה דרך כל הרמות הטרופיות, ומעגלים כימיים המשלבים אורגניזמים וגורמים אביוטיים. על פי החוק ה-I של התרמודינמיקה, האנרגיה אינה נוצרת אלא רק מומרת מסוג אחד לסוג אחר. ברוב האקוסיסטמות מקור האנרגיה הראשוני הוא קרינת השמש, אותה יודעים לנצל רק חלק מהאורגניזמים במערכת, הנקראים **יצרנים ראשוניים**, בתהליך הפוטוסינתזה. מהם האנרגיה עוברת דרך כל הרמות הטרופיות, כאשר על פי החוק ה-II של התרמודינמיקה הרבה ממנה אובד בדרך בתור פליטת חום. דוגמה לאקוסיסטמה בה מקור האנרגיה הראשוני אינו השמש היא הזרמים ההידרותרמיים אשר מצויים בקרקעית האוקיינוס. בסביבות אלו חיידקים מיוחדים יודעים לבצע **כמוסינתזה** במקום פוטוסינתזה, והם אלו שמתפקדים בתור יצרנים ראשוניים. בשל האנרגיה שנכנסת תדיר למערכת, אקוסיסטמות מוגדרות בתור מערכות פתוחות, אולם לעומת האנרגיה, החומר בהן ממוחזר פעמים רבות, וההרכב האטומי של החומרים בהן נשאר קבוע – אטומי פחמן יכולים להיות חלק ממולקולות אורגניות בגוף החיה או בתור  $CO_2$  באטמוספירה, אך בכל מקרה הפחמן נשאר פחמן.

היצרנים הראשוניים נקראים גם **אוטוטרופים**, שכן הם מייצרים את מזונם בעצמם, ובונים את המולקולות הדרושות להם בעזרת פוטוסינתזה או כמוסינתזה – בדרך כלל אלו צמחים, אצות וחיידקים ספציפיים. מי שתלויים בייצור שלהם הם ה**הטרוטרופים** הניזונים מהם באופן ישיר או עקיף. הצרכנים הראשוניים של המערכת הם ההרביבורים הניזונים מהצמחים. מעליהם נמצאים הטורפים, שהם צרכנים שניוניים, שלישוניים או אפילו רביעוניים – בהתאם למספר הרמות הטרופיות במערכת. אולם, אם בכך היתה מסתיימת השרשרת הטרופית, האקוסיסטמות היו טובעות בחומר אורגני מת (**דטריטוס**), והנוטריינטים המצויים בו לא היו מוחזרים למערכת. לכן, בכל אקוסיסטמה יש שכבה חשובה של **מפרקים (דטריבורים)**, כמו למשל חיידקים, פטריות ואוכלי נבלות, הניזונים מהחומר המת. החומר אותו מחזירים הדטריבורים לסביבה נלקח מחדש על ידי האוטוטרופים והמעגל מתחיל מחדש.

הגבול העליון למאזן האנרגיה של אקוסיסטמה כלשהי הוא היצרנות ראשונית, כלומר כמות האנרגיה המומרת. גודל זה נמוך באופן משמעותי מהאנרגיה המגיעה מהשמש, שכן הקרינה המנוצלת היא רק זו הפוגעת באוטוטרופים, הקולטים בעצמם רק 1% מהקרינה הפוגעת בהם, שכן הם יכולים לנצל רק אורכי גל מסוימים. למרות זאת, כדור הארץ מייצר 150 מיליארד טונות של חומר אורגני בכל שנה. הכמות הזו מכונה **סך הייצור ברוטו** (GPP – gross primary production). מתוכה, כ-50% נצרך על ידי הצמחים עצמם למטרות נשימה תאית, כך שהוא אינו נאגר בהם ואינו זמין לרמות הטרופיות

שמעליהם. סכום זה נקרא  $R_a$  – autotropic respiration, כאשר ההפרש בין ה-GPP לבינו מתאר את האנרגיה הזמינה להרביבורים, ונקרא **סך הייצור נטו** ( $NPP$  – net primary production). הנשימה והצריכה העצמית של כל האורגניזמים במערכת מסומנים ב- $R_T$ , ואם מפחיתים גודל זה מסך הייצור ברוטו, מקבלים את **הייצור נטו עבור האקוסיסטמה** ( $NEP$  – net ecosystem production). גודל זה נמדד ביחידות של אנרגיה/ביומסה ליחידת שטח ליחידת זמן, והוא משמש על מנת לקבוע האם נצבר במערכת פחמן או שהוא מסולק ממנה. את הייצור הראשוני ניתן להעריך בעזרת לוויין, בשל דפוס החזרת הקרינה האופייני לצמחים, אשר קולטים אור נראה ומחזירים קרינה אינפורה אדומה. תמונות לוויין אלו יכולות ללמד אותנו על מיקום הסביבות היצרניות ביותר – היערות הטרופיים, והמים הקרובים לחופים המקבלים מהם סחף. לעומתן המדבריות ומרכזי האוקיינוסים אינן סביבות יצרניות, אך בשל גודלם העצום של האחרונים הם מהווים חלק ניכר בייצור הראשוני של כדור הארץ.

כאמור, אחד הגורמים המגבילים את היצרנות הראשונית הוא זמינות האור, שלא יכול לחדור את צמרות העצים הצפופות ביערות הטרופיים או את שכבות המים העליונות במי הים. אולם, הגורם המגביל סביבה כלשהי הוא זה הנמצא במינון הנמוך ביותר – "החוליה החלשה" – ולא תמיד זוהי כמות האור. למעשה, בשכבות העליונות של האוקיינוסים כמעט תמיד הגורם המגביל הוא נוטריינט כלשהו, אשר זהותו משתנה בין הסביבות השונות. בניסוי שנערך במים ליד ניו יורק הוסיפו אליהם אמוניה (חנקן) או פוספאט (זרחן) וספרו את צפיפות הפיטופלקטון במים. התוצאות הראו כי הוספת הפוספאט כמעט ולא השפיעה, לעומת הוספת האמוניה שהגדילה את צפיפות האצות בשיעור רב מאוד, כך שכנראה החנקן הינו הגורם המגביל בסביבה זו. אולם, בניסוי באיזור דרומי יותר של האוקיינוס האטלנטי, נבדקה הקליטה (uptake) של פחמן רדיואקטיבי, לאחר הוספה של נוטריינטים שונים. הוספה של זרחן וחנקן בלבד לא השפיעה על הקליטה, אולם הוספה של ברזל הגדילה אותה מאוד, ולכן הברזל – שהוא נוטריינט הנדרש בכמות קטנה יותר – הוא הגורם המגביל עבור סביבה זו. הוספת נוטריינטים לסביבה ימית, אם בטעות כתוצאה מזיהום ואם בכוונה, יכול להוביל לפיצוץ אוכלוסיה של היצרנים הראשונים, מה שמכונה **"פריחת אצות"**. לתופעה זו השפעות מזיקות על המערכת, שכן לאחר הצמיחה המוגברת של האצות הן מפורקות על ידי הדטריבורים שירוקנו את בית הגידול מנוטריינטים, לעתים קרובות תוך פגיעה במיני הדגים הקיימים. באקוסיסטמות יבשתיות, הגורמים המגבילים הם בעיקר המים הזמינים והטמפרטורה, כאשר האיזורים הגשומים בעלי טמפרטורת ביניים הם היצרניים ביותר. לעתים משתמשים במדד האידיוי (evapotranspiration) שכן הוא כולל את שני המדדים ביחד. בקנה מידה מקומי, הגורם המגביל לרוב הוא זמינות החנקן בקרקע, ולעתים גם זמינות הזרחן בקרקעות ישנות יותר. על מנת לנצל את הנוטריינטים הזמינים בקרקע באופן המיטבי ביותר, צמחים מבצעים שיתופי פעולה עם פטריות או חיידקים על מנת לסייע בקיבוע חנקן בשורשים.

לא כל האנרגיה המיוצרת על ידי הצמחים מנוצלת על ידי ההרביבורים, שכן הם אינם מעכלים את כל חלקי הצמחים וצורכים בממוצע רק כשישית מהם (היתר מפורק על ידי דטריבורים לאחר מות הצמח). בנוסף, לבעלי החיים יש צריכת אנרגיה משל עצמם, ולכן האנרגיה שהם משקיעים ביצירת ביומסה – ושתעבור על ידי טריפה לרמה הטרופית הבאה – קטנה יותר מזו שהם מקבלים מאכילת הצמחים. יחס זה משתנה בין בעלי החיים השונים על פי השוני בצריכה האנרגטית שלהם, כאשר חרקים מנצלים 30-40% מהאנרגיה, דגים 10% ועופות ויונקים – שמוציאים אנרגיה רבה על תרמורגולציה – מנצלים רק 1-3% מהאנרגיה אותה הם צורכים. מסיבות אלו הניצולת הממוצעת של מעבר האנרגיה בין הרמות הטרופיות נמוכה מאוד, ועומדת על 10%. מספר זה קובע את מספר הרמות הטרופיות, שכן על מנת להאכיל אורגניזם כלשהו יש צורך בביומסה גדולה פי עשרה ברמה הטרופית שמתחתיו – ועל כן הביומסה מחולקת בין הרמות הטרופיות בצורה של פירמידה בעלת בסיס רחב מאוד ופסגה צרה. לעתים, למשל בסביבות ימיות, פירמידת הביומסה הינה בעלת צורה הפוכה – בבסיסה מעט פיטופלנקטון ומעליו שכבה גדולה יותר של זואופלנקטון. מצב זה מוסבר על ידי קצב הריבוי הגבוה של האצות, שמסוגלות לתמוך באוכלוסיית זואופלנקטון גדולה יותר.

בניגוד לאנרגיה שנכנסת תדיר לאקוסיסטמה, החומר בה ממוחזר, ועובר דרך הגורמים האביוטיים כמו הקרקע ודרך גופי האורגניזמים עצמם, מה שהקנה למחזורים אלו את שמם – **מעגלים ביוגיאוכימיים**. עבור כל רכיב חיוני מתקיים מעגל נפרד ועצמאי, בהתאם לצרכים המטבוליים של המינים ולמצבו הטבעי בסביבה. תנאים אלו משפיעים גם על אופי המעגל, שיכול להיות גלובלי – אצל יסודות שנמצאים במצב צבירה גזי ולכן מתערבבים באטמוספירה, או מקומי – אצל יסודות כבדים יותר המופצים כאבק למרחקים קצרים יותר. בסביבות ימיות מי הים מסוגלים לערבב את היסודות בקנה מידה רחב, ולכן נמצא בהן יותר מעגלים גלובליים. לא כל המעגלים הגיאוכימיים חשובים באותה המידה, ונתמקד בארבעה מעגלים החשובים במיוחד:

- **מחזור המים** – מים חיוניים לכל האורגניזמים החיים באשר הם, כלומר הם נצרכים מהסביבה בכל שכבות האקוסיסטמה, ומשפיעים על קצב תהליכי הייצור והפירוק בה. אולם, כל המינים הללו יכולים לנצל את המים רק במצבם הנוזלי, ולא במצב קפוא או גזי. על פני כדור הארץ קיימים מאגרי מים עצומים, אך 97% מהם הם מים מלוחים הנמצאים באוקיינוסים, ורק 1% הוא מים מתוקים הזמינים לאקוסיסטמות היבשתיות (2% הנותרים מצויים בקרחונים). התהליכים המכתיבים את מחזור המים הם פיזיקליים בעיקרם – אידי מים מהאוקיינוסים, יצירת עננים, ירידת משקעים, אידי מים מהקרקע ודיות (transpiration) על ידי צמחי היבשה.
- **מחזור הפחמן** – הפחמן (C) מהווה את הבסיס לכל המולקולות האורגניות, ולכן הוא חשוב לכל האורגניזמים. בניגוד למים, אורגניזמים שונים צורכים פחמן בצורות שונות. בעוד שהאוטוטורפים צורכים פחמן אנאורגני – המצוי באטמוספירה בתור  $\text{CO}_2$  – ומקבעים אותו במולקולות אורגניות, שאר ההטרוטורפים מסוגלים לצרוך רק פחמן אורגני, וזו למעשה הסיבה שבגינה הם חייבים לאכול. הפחמן האורגני בגופם מפורק לאחר מותם על ידי הדטריבורים ומוחזר לאטמוספירה, זאת בנוסף ל- $\text{CO}_2$  שיוצא בתהליכי הנשימה. שאר מאגרי הפחמן – דלקים מאובנים, פחמן מומס באוקיינוסים, וסלעים שונים – משתחררים לאט מאוד אם בכלל, ולכן זמינות הפחמן תלויה מאוד ביצרנים הראשוניים. מצד שני, החל מהמהפכה התעשייתית החלו בני האדם לשרוף דלקים מאובנים, מה שמגדיל את כמות ב- $\text{CO}_2$  באטמוספירה, שעלולות להיות לה השפעות כגון שינוי אקלימי נרחב.
- **מחזור הזרחן** – זרחן (P) הוא יסוד הנדרש ליצירת חומצות גרעין, פוספוליפידים ו-ATP. הצורה האנאורגנית החשובה ביותר לאקולוגיה היא ה**פוספאט** ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) המצויה בסלעי משקע ממקור ימי, מומסת באוקיינוסים, ומפוזרת בקרקע. פוספאטים משתחררים לסביבה על ידי בליית סלעים ומפוזרים ברוח, ולכן מחזור הזרחן הוא מחזור מקומי לרוב וכמעט ואינו גלובלי. הצמחים מסוגלים לקלוט אותו מהקרקע ולייצר ממנו את המולקולות הדרושות להם, וכאשר הם נאכלים הזרחן עובר לצרכנים השניוניים. את חלקו הם מפרישים בצואה, וחלקו מפורק לאחר מותם – בשני המקרים הזרחן חוזר לקרקע וזמין שוב פעם לצמחים, אך לעתים הוא נסחף אל הים ויכול לאחר זמן ממושך להיאגר בתור סלעים.
- **מחזור החנקן** – חנקן (N) הוא יסוד חשוב ליצירת חלבונים וחומצות גרעין, ועל כן הוא לעתים קרובות גורם המגביל את הייצור הראשוני. 78% מהאטמוספירה מורכבת מחנקן, אולם הוא אינו זמין לצמחים בצורתו האטמוספירית ( $\text{N}_2$ ), אלא רק בצורות של **אמוניום** ( $\text{NH}_4^+$ ) ו**ניטראט** ( $\text{NO}_3^-$ ), אליהן הוא מקובע בעיקר על ידי חיידקים מקבעי חנקן, אך גם על ידי פעילות וולקנית וברקים. בעלי חיים חייבים לצרוך חנקן אורגני על ידי אכילת צמחים, ומפרישים חנקן בשתן או בצואה, מה שמחזיר אותו למערכת. בנוסף, חלק מהניטראט המצוי בקרקע עובר דניטריפיקציה על ידי חיידקים מיוחדים ומוחזר לאטמוספירה. מאחר ולחנקן יש מצב גזי קיים מעגל חנקן גלובלי, אך ישנם גם מעגלי חנקן מקומיים המשפיעים על האקוסיסטמות השונות.

בנוסף לייצור הראשוני, מחזור החומר תלוי גם בקצב הפירוק, שמושפע מאותם הגורמים – כמות הנוטריינטים הזמינים לדטריבורים, לחות וטמפרטורת הסביבה – ולכן משתנה בין אקוסיסטמות. טמפרטורה בינונית-גבוהה זמינות נוטריינטים מובילות לקצב פירוק מהיר יחסית, שגורם לכך שמצאי הנוטריינטים בקרקע יהיה נמוך – למשל ביערות טרופיים. אין זה אומר שסביבות אלו עניות בנוטריינטים, להיפך – אך מרבית הנוטריינטים בהן אגורים בביומסה ולא בקרקע. בסביבות קרות (וכן אנאירוביות), כמו מדבריות וביצות למשל, קצב הפירוק איטי מאוד עד שיכולות להימצא בהן "מומיות" שנשמרו זמן רב.

מקרה בוחן להשפעות של מחזורי הנוטריינטים על האקוסיסטמה הינו היער הניסויי Hubbard Brook שבארצות הברית. בתחילה נבדק מאזן הנוטריינטים בסביבה, על ידי סכרים שמדדו את יציאת החומרים דרך הנחלים, וניתוח ההרכב הכימי של המשקעים. נמצא כי מתוך המים שנכנסים לאקוסיסטמה כגשם ושלג, 60% יוצאים דרך הנחלים ו-40% מתאדים. הרכב הנוטריינטים בסביבה נשאר מאוזן, כאשר האובדן היחיד שנמדד הוא אובדן זעיר (0.3%) של יוני סידן, שמפוצה ככל הנראה על ידי שחיקת סלעי גיר שמוסיפה לסביבה סידן. לאחר מכן, נבדקה ההשפעה של הצמחייה על מאזן הנוטריינטים – באיזור אחד של היער נכרתה הצמחייה, מה שהוביל לעלייה של 30-40% באובדן המים בשטפונות. אובדן זה היה מכריע לגבי מאזן הנוטריינטים – באיזור חסר הצמחייה כמות הניטראט (חנקן) שיצאה היתה גדולה פי 60 מאשר בשטחי הביקורת. מתוצאה הרסנית זו אנו לומדים שלצמחייה תפקיד חשוב בהתחדשות הנוטריינטים באקוסיסטמה כלשהי, וכריתת יערות עשויה להיות צעד כמעט בלתי הפיך, שכן לאחריה נותרת קרקע ענייה בנוטריינטים שבה יהיה קשה מאוד ליער להתחדש, ויתחיל תהליך סוקסציה שעשוי להימשך שנים רבות מאוד.

השפעה זו של האדם על הסביבה הובילה לתחום של **האקולוגיה השיקומית**, שמנסה להחזיר אקוסיסטמה למצבה המתפקד על ידי תיקון הבעיות שיצר האדם. במרכז של אקולוגיה זו עומדות שתי גישות משלימות:

- **Bioremediation** – "ריפוי הסביבה", כלומר הסרת זיהום ורעלים – תהליך זה נעשה לרוב על ידי החדרת פרוקריוטים, פטריות וצמחים המסוגלים לנטרל אותם. למשל, חיידק בשם *Shewanella oneidensis* מסוגל להתמודד עם מתכות כבדות כגון אורניום, על ידי כך שהוא הופך אותן לתרכובות לא מסיסות ששוקעות מהן לעבור למי התהום ולנחלים.
- **Bio-augmentation** – "הגברת תהליכים טבעיים", כלומר הוספה של חומרים הכרחיים, על מנת להגביר את התהליכים האקולוגיים הטבעיים בסביבה. לעתים קרובות הדבר נעשה על ידי הוספת אורגניזמים מבחון, למשל צמחים מקבעי חנקן או פטריות מיקוריזה, על מנת שההגברה תימשך לאורך זמן. בנוסף, במקרים אחדים מייבאים גם אוכלוסיית בעלי חיים או פותחים מסדרון אקולוגי שמאפשר לה להגיע לסביבה הפגועה, על מנת ליצור אינטרקציות חיוביות בין המינים השונים שיוכלו לסייע לסביבה להשתקם.

## שמירת טבע ואקולוגיה גלובלית

עד היום, זוהו כ-1.8 מיליון מינים על פני כדור הארץ, ומדענים מעריכים כי המספר האמיתי גבוה פי עשרה. מינים אלו אינם מפוזרים באופן אחיד בין הסביבות השונות, וישנם איזורים מסוימים – כמו למשל היערות הטרופיים – בהם עושר המינים גדול מאוד ביחס לסביבות אחרות. אובדן של בתי גידול כאלה הנובע בין היתר מבירוא יערות או פיתוח סביבתי של האדם, מביא לאובדן המגוון הביולוגי, מדד המצוי בשלוש רמות שונות:

1. מגוון גנטי בתוך אוכלוסיית מין מסוים, ובין אוכלוסיות שונות שלו
2. מגוון מינים בבית גידול ספציפי
3. מגוון בתי גידול באיזור גיאוגרפי

הביולוגיה של שמירת הטבע אם כן, היא מדע יישומי המשתמש בשיטות אקולוגיות שונות למטרת שמירת המגוון הביולוגי. אחד המדדים העיקריים המשמשים אותה, הוא של מינים הנמצאים בסכנת הכחדה, שמוגדרים בתור מינים שעלולים להיעלם מחלק ניכר מאיזור התפוצה שלהם. ארגונים בינלאומיים שונים מדרגים מינים רבים על פי רמות סיכון משתנות, החל ממינים שנכחדו לחלוטין, עבור באלו שחיים רק בשבי, מינים בסכנת הכחדה, מינים מאוימים (שצפויים להיות בסכנה בקרוב) ועד למינים שלא נשקפת להם סכנה בעתיד הנראה לעין. הערכת הסיכון מפורסמת כל שנה מחדש, ונכון להיום רשימת המינים כוללת כ-60,000 מינים שנבדקו, מתוכם שליש מצויים בסכנת הכחדה. אחת הבעיות העיקריות עם מדד זה, הוא שמספר המינים שרמת הסיכון שלהם הוערכה הוא זעיר מתוך מספר המינים המוכר למדע (כ-3%), ושהוא מוטה מבחינה פסיכולוגית ושיווקית לטובת יונקים. קבוצת המינים שנמצאת בסכנת ההכחדה המשמעותית ביותר היא הדו-חיים, שכן הם צריכים סביבות מחיה של מים מתוקים, משאב המצוי במחסור חריף בגלל פעילות האדם.

ההכחדה עצמה יכולה להיות **מקומית** או **גלובלית**, בהתאם לסביבה ממנה נעלם המין. הכחדות מקומיות הן מן הסתם נפוצות יותר, אך לא תמיד ניתן להכריע בין המקרים השונים, כמו למשל במקרה של יען הנגב שהיתה מין טבעי בארץ עד לפני 90 שנה ונכחדה בשל ציד. אם נתייחס לאוכלוסיית היענים בארץ בתור אוכלוסייה ספציפית של המין מדובר בהכחדה מקומית בלבד, אבל אם נגדיר אותה בתור תת-מין נפרד מדובר בהכחדה גלובלית. כאשר מדובר במינים אנדמיים, כלומר כאלה הייחודיים לבית גידול ספציפי ומצויים רק בו, כל הכחדה מקומית תהיה גם גלובלית, ולכן מינים אנדמיים בעלי אוכלוסייה קטנה צפויים להיכחד בשל Allee effect, גם אם נצליח לטפל בגורמים שהקטינו את גודלה במקור. בנוסף, לעתים האינטרקציות בין המינים השונים בחברה יכולות לגרום לכך שהכחדה מקומית של מין אחד עשויה לגרום להכחדה גלובלית של מין אחר במידה והוא אנדמי. כך למשל, הכחדתם המקומית הצפויה של עטלפי פירות מסוימים מאיי האוקיינוס השקט, תוביל להכחדתם הגלובלית של מיני עצים נדירים שתלויים בהם להאבקה והפצה.

ישנם שני פרמטרים המהווים "נורות אזהרה" למינים שעשויים להימצא בסכנת הכחדה:

- **מינים שאוכלוסייתם קטנה בגודלה** – במקרים אלו, גודלה הקטן של האוכלוסייה ימנע ממנה להתייצב בחזרה בשל Allee effect, ותחל "ספירלת היכחדות" – מעין תהליך שבו כל שלב יגביר את סבירות השלב הבא: בתחילה, גודלה הקטן של האוכלוסייה יגביר תופעות של רביית קרובים וסחף גנטי, מה שיפחית מאוד את המגוון הגנטי בקרב הפרטים בה. הפחתה זו במגוון הגנטי תוביל לכך שהפיטנס האישי של הפרטים ירד, כמו גם היכולת הכוללת של האוכלוסייה להתמודד עם שינויים בסביבה. השפעות אלו יובילו לתמותה גבוהה יותר ופריון נמוך יותר, שבתורם יקטינו עוד יותר את גודל האוכלוסייה, עד שהכחדתה תהיה בלתי נמנעת. על פי מודל זה, החדרת פרטים מאוכלוסייה אחרת של המין עשויה למנוע את הכחדת האוכלוסייה הקטנה, טיפול שנבדק ונמצא יעיל במקרה של שכווי הערבות שאוכלוסייה מסוימת שלו בצפון אמריקה כמעט ונכחדה. הבאת 250 ציפורים מאוכלוסייה שונה גרמה

להגדלת המגוון הגנטי ובשל כך גם לעלייה בפריון של האוכלוסיה כולה, מה שמנע את הכחדתה. גודל האוכלוסיה המינימלי לשרידותה (MVP) ספציפי לכל מין, ותלוי במגוון פרמטרים כמו שרידות הפרטים, המוביליות שלהם ויכולתם למצוא זה את זה. אולם, גודלה הכללי של האוכלוסיה מטעה, שכן לא כולה יכולה להתרבות. מסיבה זו, על מנת לנבא את ה-MVP, מחשבים מדענים את גודל האוכלוסיה האפקטיבי לרבייה ( $N_e$ ). יש מספר נוסחאות עבור גודל זה, התלויות בהרכב משפחתי ובגיל הבגרות, אך המשותף לכולן הוא שהן מחשבות  $N_e$  קטן יותר מאשר המספר הכללי של הפרטים. דוגמא לנוסחה כזו, המתייחסת למספר הזכרים שמתרבים ( $N_m$ ) ולמספר הנקבות המתרבות ( $N_f$ ):

$$N_e = \frac{4N_f N_m}{N_f + N_m}$$

- **מינים שאוכלוסייתם קטנה במהירות** – במינים אלו גודל האוכלוסיה אינו קטן במיוחד, אולם היא קטנה בקצב גבוה, מה שמצביע על כך שישנם גורמים סביבתיים ספציפיים האחראים לכך. במקרה זה, הגדלת האוכלוסיה לא תמנע את הכחדתה, וחייבים לטפל בבית הגידול עצמו, על ידי זיהוי הגורמים המשפיעים על הירידה בגודל האוכלוסיה ושינויים. במקרה של הנקר האמריקאי לדוגמא, נמצא ששכיחות נמוכה מידי של שריפות, גרמה לגידול בצפיפות השיחים מתחת לעצים, מה שמשפיע על זמינות המזון של הנקר. על מנת לפתור זאת, זיהו החוקרים את הגורמים שמשפיעים ביותר על תפוצתו, וטיפלו בהם באופן ישיר.

יש שלוש סיבות עיקריות המובילות להכחדת מינים:

- **הרס בתי גידול** – הרס בית הגידול הוא הסיבה המרכזית להכחדת מינים, ואכן כ-75% מהמינים המצויים בסכנת הכחדה סובלים מאובדן של בתי גידול מתאימים. המינים הנפגעים ביותר מכך הם מינים אנדמיים (משום שאין להם "גיבוי" במקומות נוספים), ומינים שאינם ניידים. במקרים רבים, אין צורך בהריסה מוחלטת של בית הגידול על מנת לפגוע אנושות בתפוצת המין, שכן גם הרס חלקי משאיר אחריו איזורים קטנים ומבודדים החשופים לאפקט שוליים (edge effect) ולזיהום.
- **החדרת מינים פולשים** – מינים פולשים הם מינים שהופצו על ידי האדם, בכוונה או שלא בכוונה, אל מחוץ לתחום המחיה הטבעי שלהם. לא תמיד החדרה זו גורמת לבעיה, אולם במידה והמין הפולש תחרותי יחסית ונטול טורפים, לדחיקה התחרותית שתיווצר עשויות להיות השפעות מרחיקות לכת על החברה. במידה ותפוצת המינים המקומיים רחבה יחסית, יכול להתרחש היסט תכונות שיאפשר את שרידתם, אך כאשר אין להם לאן לברוח הם עלולים להיכחד לחלוטין. דוגמא טובה לכך היא אגם ויקטוריה באפריקה, אליו הוחדרו דגי נסיכת הנילוס על מנת שישמשו כדגי מאכל, אך הדגים תפסו את הנישות של המינים הקיימים מה שגרם להכחדתם. דוגמא נוספת היא נחש עצים שהוחדר בטעות לאי גואם כי "תפס טרמפ" בבטן אונייה. הנחש הביא להכחדתן של מספר ציפורים מקומיות שלא היו להן טורפים טבעיים, ובשל העובדה שהאי מבודד הן לא יכלו לברוח ממנו. דוגמא נוספת להחדרה מכוונת של מינים פולשים בה לא נצפו השלכות המעשה, היא הבאתם של הארנבונים לאוסטרליה במאה ה-18, על מנת לגדלם בחוות כדי שישמשו למאכל ובתעשיית הפרווה. הארנבונים מתרבים מהר יחסית, אולם בתחום המחיה המקורי שלהם באירופה, 90% מולדותיהם נטרפים בגיל צעיר על ידי טורפים גדולים. טורפים אלו נדירים הרבה יותר באוסטרליה, מה שגרם לפיצוץ אוכלוסין של אוכלוסיית הארנבונים האוסטרלית במאה ה-20, שהיקף הנזק שלה לאקוסיסטמה אינו ידוע, שכן הוא כולל דחיקה תחרותית של חלק מיונקי הכיס ומדבור שטחים נרחבים. על מנת לטפל בבעיה, הוקמו גדרות באורך אלפי קילומטרים כדי למנוע את התפשטות הארנבונים מערבה.



- **ניצול יתר** – ניצול יתר עלול להתרחש כאשר בני האדם משתמשים במין מסוים לצרכיהם, בדרך כלל ציד למטרות מזון. אם צדים את הפרטים מהר יותר מאשר קצב הריבוי של האוכלוסייה, היא תלך ותקטן עד שתוכחד לחלוטין. המינים הפגיעים ביותר לניצול יתר הם אלו שניצודים בכמויות גדולות במיוחד – כמו דגי הטונה הכחולה הסובלים מדיג יתר ברחבי העולם, כמו גם בעלי חיים גדולים שקצב הרבייה שלהם נמוך במיוחד – כמו פילים, לויתנים ובעבר אף ממוטות.

קיימות סיבות רבות לחשיבות השמירה על המגוון הביולוגי, הנובעות מתחומים שונים לאו דווקא מדעיים. למשל, ישנם קולות רבים הרואים בחיים עצמם ערך משמעותי, ועל כן כל הכחדה של מין מסוים הינה פגיעה בערך זה. בנוסף, בהרבה תרבויות בעולם החיבור לסביבה – המתבטא בהכרת מגוון החי והצומח וטיוולים בחיק הטבע – הינו נדבך חשוב בתרבות הפנאי, ועל כן תורם לרווחה האנושית. סיבות כלכליות עשויות להיות השימוש במגוון הביולוגי בתור אינדיקציה לשינוי אקולוגי נרחב יותר שעשוי להשפיע גם על האדם, או העובדה שלמגוון הגנטי של הצמחים ובעלי החיים יש ערך תרופתי – שכן במקרים רבים מהגנים שלהם ניתן לפתח מוצרים לתועלת האדם.

סיבה נוספת לשמירה על המגוון הביולוגי היא שהחיים השוטפים של בני האדם נתמכים על ידי **שירותי אקוסיסטמה** שונים שמספקים בעלי חיים וצמחים. שירותים אלו כוללים נטרול רעלים ומחזור פסולת, טיהור מים ואוויר, מיתון אקלים קיצוני ואספקת מזון. אוסף השירותים הזה עולה כסף רב, ועל כן ניתן לומר שלאקוסיסטמות בפני עצמן ישנו ערך כלכלי. בכל זאת, עולה השאלה האם ניתן לספק שירותים אלו בעזרת מגוון מצומצם יותר של מינים – תשובה לכך עשויה להיות חיובית, אולם בשל העובדה שאנו לא מכירים את כל האינטרקציות בין המינים השונים ובין גורמי הסביבה, ובשל הרצון בגיבוי למינים מסוימים במקרה של שינויים סביבתיים קיצוניים – נעדיף לשמור על מגוון ביולוגי גבוה ככל האפשר.

שינויים אקולוגיים גלובליים הם שינויים סביבתיים המתרחשים בקנה מידה רחב המשפיע על כל הביוספירה – אוסף כל האקוסיסטמות על פני כדור הארץ. דוגמא לשינוי כזה, היא למשל שינוי בהרכב הכימי של האטמוספירה, כמו זה שיצר את **הגשם החומצי**. שינוי כימי זה התרחש החל משנות ה-60 של המאה ה-20, כתוצאה משריפה מוגברת של דלקים, וגרם להורדת גשם חומצי המזיק לחי ולצומח. שינוי גלובלי נוסף הוא המעבר של נוטריינטים בין בתי גידול כתוצאה מדישון וחקלאות. לדוגמא, באיזורים מסוימים גידול אינטנסיבי למטרות חקלאות מרוקן מהקרקע את הנוטריינטים שבה, אך גידולים אלו מיוצאים למקומות שונים, מה שגורם לכך שהנוטריינטים לא מוחזרים לסביבה המקורית. בנוסף, הנוטריינטים שמקורם בדשנים עלולים לחלחל למי התהום או להישטף בנחלים, מה שיכול להוביל ל**פריחת אצות** כתוצאה מסחיפתם אל הים. פריחה כזו הינה קצרת מועד, ולאחריה יורד באופן דרסטי ריכוז החמצן המומס במים, מה שעלול לפגוע באוכלוסיות דגים נרחבות. בנוסף לנוטריינטים, בני האדם משחררים לסביבה רעלים שונים, למשל כאלה המשמשים לתרופות או לחקלאות. הבעיה העיקרית עם הפרשת חומרים אלה, נובעת מתופעה בשם **הגברה ביולוגית**, במסגרתה חומרים המשחררים לסביבה בריכוז נמוך עולים בריכוזם במעלה הרמות הטרופיות – בשנות ה-60, התגלה כי החומר DDT ששימש כקוטל חרקים נמצא אמנם בריכוז נמוך במים, אך בגופם של שחפים ועופות דורסים הריכוז היה גבוה פי 5000, מה שגרם להם להטיל ביצים שבירות עם תכולת סידן נמוכה, תופעה שפגעה בפריון שלהם. חומרים אחרים, כגון PCB, מתפקדים בתור משבשים אנדוקריניים, וגם הם נמצאו בריכוז גבוה אצל הטורפים ברמות הטרופיות הגבוהות של החברה. בעיה נוספת שעלולה ליצור שינוי גלובלי היא העלייה בריכוז ה- $CO_2$  באטמוספירה בעקבות שריפת הדלקים המוגברת, שיחד איתה עולה גם הטמפרטורה. אמנם לא יודעים בהכרח שזו הסיבה להתחממות, אבל מדעני אקלים רבים סבורים שזה אכן כך, ושהתחממות נובעת מהמנגנון של **אפקט החממה** – גזים שונים (לא רק  $CO_2$ ) גורמים לכליאת קרינה אינפרא-אדומה בכדור הארץ מה שמעלה את הטמפרטורה על פניו. שינוי זה עשוי לגרום גם

לשינוי בדפוס פיזור המשקעים, כאשר הסביבות שיושפעו במידה הרבה ביותר הן הסביבות הקרות של הקטבים. פיתרון אפשרי לכך עשוי להיות צמצום פליטת גזי החממה על ידי מעבר לשימוש באנרגיה שאינה מגיעה מדלקי מאובנים, וצמצום של כריתת היערות שכן הצמחים הם קולטי CO<sub>2</sub> חשובים ביותר. פיתרונות אלו אמנם לא צפויים לעצור לחלוטין את ההתחממות, אך בהחלט ישנן דוגמאות לכך ששיתוף פעולה בינלאומי הפחית השפעות סביבתיות מזיקות, כמו במקרה של **הידלדלות שכבת האוזון**. שכבה זו היא חלק חשוב מהאטמוספירה של כדור הארץ, שכן לאוזון יכולת לחסום חלק ניכר מקרינת ה-UV המזיקה לאורגניזמים החיים. החל משנות ה-70, משפחה של גזים בשם CFC ששימשה לטכנולוגיות שונות הופרשה באופן תדיר לאטמוספירה, ובתהליך כימי החלה לפרק את האוזון לחמצן. הבעיה העיקרית עם תהליך הפירוק היא שהמולקולה הפעילה בו ממוחזרת בסופו, כך שמדענים צופים ששכבת האוזון תמשיך להתפרק באיטיות במשך 50 שנה לפחות. אולם, קצב הפגיעה בשכבת האוזון פחת באופן דרסטי לאחר שיתוף פעולה בינלאומי, שגרם להוצאת הגזים הפוגעים משימוש.

כדי להבין כמו שצריך את התהליכים האקולוגיים המשפיעים על הסביבה צריך להתבונן בקנה המידה הנכון במרחב או בזמן – אם בוחנים תהליכים בקנה מידה שגוי, אפשר להגיע בטעות למסקנה כי תהליך כלשהו הינו חשוב למרות שבפועל הוא שולי, או שאפשר לפספס תהליכים אחרים החשובים יותר. לדוגמא – אם נתבונן בקנה מידה קטן, בתוך בית גידול, ניתן יהיה לומר כי בנגב הצמחים מושפעים מקרבתם לסלע. אולם, אם נרחיב את נקודת המבט שלנו כך שתכיל מספר בתי גידול, נראה שההשפעה המרכזית יותר על הצמחים היא דווקא זמינות המים. לכן, כל תהליך אקולוגי ניתן לאפיין בעזרת שני הצירים של הזמן והמרחב, כך שניתן יהיה להשוות ביניהם. לדוגמא, המיקרופלורה המלווה את שורשי הצמח רלוונטית לטווח קצר מאוד ולשטח מרחבי זעיר, ועל כן היא משפיעה בעיקר על כיסוי הקרקע. לעומתה, השינויים האקלימיים משפיעים לזמן רב יותר ועל שטח גדול יותר, ולכן משפיעים על תצורות הצומח והסוקסציה.

דוגמא לתחום חדש יחסית של האקולוגיה הבוחן את ההשפעות המרחביות השונות היא **האקולוגיה של הנוף**, שנקודת המוצא שלה היא הטרוגניות סביבתית במרחב של בית הגידול. תחום זה מניח שישנם מאפיינים השונים בין "כתמי המחיה", אשר משפיעים על תהליכים ביוטיים ואביוטיים כמו פיזור האוכלוסיות השונות ודגמי התנועה שלהן, כמו גם כיצד הכתמים השונים מסודרים בתוך הסביבה הכוללת שלהם.

תחום מתפתח נוסף הינו **האקולוגיה העירונית**, הבוחנת את הצמחים ובעלי החיים שהתאימו עצמם למחיה בסביבה העירונית הגדלה, וכן את השפעתן של הערים על האוכלוסיות מחוץ להן. מאחר וערים גדולות הן תופעה חדשה יחסית, העיסוק באקולוגיה העירונית מספק חומר מחקרי חדש לאקולוגים ולחוקרי האבולוציה, שכן תנאי המחיה בערים שונים מאשר הסביבה הטבעית – נחלים עירוניים למשל, נוטים להתמלא ולהתרוקן מהר יותר מאשר נחלים בטבע, ונוטים להכיל נוטריינטים רבים יותר. בנוסף, הטמפרטורה בערים נוטה להיות גבוהה יותר, וזמינות המזון והמים גבוהות, אך איתן גם הזיהום. חלק מהמינים מצליחים מאוד בסביבות עירוניות וחלק נעלמו מהן לחלוטין, כאשר אלו שנשארו הושפעו מתנאי המחיה השונים – צפרדעים עירוניות למשל, מקרקרות בתדר גבוה יותר על מנת להתגבר על קולות תנועת המכוניות. כמו כן, הנישות האקולוגיות שהתפתחו באופן מלאכותי בערים דומות זו לזו, ולכן ניתן למצוא בהן מגוון מינים דומה.

כיום, אקולוגים משתמשים בכל גופי הידע הללו על מנת לתכנן את **מדיניות שמירת הטבע**, הכוללת פעילויות מניעתיות שנועדו לשמור על המערכת האקולוגית מפני הידרדרות, ואינה כוללת בדרך כלל את שחזור הסביבות שכבר ניזוקו. זהו תחום יישומי של האקולוגיה, הכולל גם יסודות חברתיים, תרבותיים ופוליטיים, כאשר שתי הגישות שהיו נפוצות בעבר הן זו הרואה את הטבע כבעל ערך שימושי, וזו הרואה בו ישות שלא לשימוש. שתי הגישות שמו להן למטרה את שימור המגוון הביולוגי ואת שימורם של מספר מינים נדירים, והכלים המרכזיים שנועדו לשם כך הם **שמורות טבע**, חוקים

נגד זיהום, ובמידה רבה חינוך והסברה – כמו במקרה של החוק להגנת פרחי הבר בישראל, אולי הדוגמה הטובה ביותר לפעילות חינוכית משולבת עם חקיקה, שהצליחה להשפיע במידה רבה על הציבור הישראלי. אמצעי נוסף ושנוי במחלוקת הוא השבתם של מינים נכחדים לטבע.

לעתים קרובות מאוד, שורר קונפליקט בין צרכי שמירת הטבע לבין צרכי הפיתוח הכלכלי של בני האדם, בייחוד כשהשטח קטן כמו במדינת ישראל. מצוקת שטחי בנייה במרכז הארץ, מובילה בין השאר לכך שרוב שמורות הטבע מצויות בדרום, היכן שהלחצים הכלכליים מועטים יותר. מאחר ולא ניתן לשמר את כל השטח, ניסו בעבר לשמר שטחים בהם משגשג מין ספציפי, אך בשל העובדה ששטחים אלו אינם מתאימים בהכרח למינים אחרים, המגמה כיום היא להתמקד בחברות שלמות. בנוסף, ניתן דגש לשטחים עשירים במינים אנדמיים, או כאלה המצויים בסכנת הכחדה, אך ישנה הטייה לטובת החולייתנים. גם לצורת השטחים השמורים ישנה חשיבות, והאקולוגיה של הנוף היא הכלי החשוב ביותר בקביעתה. כך, ניתן דגש לסוגיית הגבולות שבין בתי גידול השונים, משום שחלק מהמינים משגשגים באיזורי התפר ונמנעים מהם, תופעה המכונה **אפקט השוליים (edge effect)**. ברוב המקרים האפקט הוא שלילי, ולכן ישנה עדיפות לשמורה אחת גדולה שבה יש פחות שוליים מאשר באוסף של שמורות קטנות, מה עוד שלעתים חלוקה מסוג זה יוצרת **פרגמנטציה** (קיטוע) של בתי גידול ומונעת מבעלי חיים וצמחים לעבור ביניהם. פיתרון אחד לבעיה הוא יצירת **מסדרונות אקולוגיים** המאפשרים מעבר בין השמורות השונות, אשר צריכים להתאים למינים שעבורם הם מתוכננים למשל מההיבט של רוחבם. למסדרונות כאלה עשויים להיות גם חסרונות, כמו למשל מעבר קל יותר של מחלות בין אוכלוסיות שונות של מינים. פיתרון נוסף הוא יצירת שטחים לא מופרעים בעלי מעטפת כלשהי שמשמשת כבאפר בפני הפרעות לשטח הפנימי.

שיטה שנויה במחלוקת בכל הנוגע למדיניות שמירת הטבע היא כאמור **השבת מינים**, שנועדה לשמור על מין כלשהו במצבו הטבעי. נכון להיום, ניתן להשיב רק אוכלוסיה של המין ממקור שונה, מהלך שעשוי ליצור בעיות שכן האוכלוסיה המושבת עשויה שלא להתאים לסביבה שכן היא עברה אבולוציה בסביבה אחרת. נוסף על כך הזמן הארוך שעבר בדרך כלל מהכחדת האוכלוסיה המקורית ועד להשבתה, במהלכו המערכת האקולוגית עברה שינויים שונים שיכולים לגרום לכך שכיום היא כבר אינה מתאימה למין. בעיה נוספת נוגעת להכחדה עצמה, והיא שבמידה והגורמים שהובילו אליה במקור עדיין לא טופלו, עצם זה שנחזיר את המין לא אומר שהוא לא ייכחד מהסביבה שוב. יתר על כן, בדרך כלל משיבים לסביבה מעט פרטים בעלי מגוון גנטי נמוך. בעיות אלו ואחרות גורמות לכך שרוב ההשבות לטבע נכשלות, אך ישנם מקרים בהם לאחר ההשבה נוצרה אוכלוסיה בעלת גודל יציב. כזה הוא המקרה של אוכלוסיית הפראים בארץ ישראל, שנכחדו ממנה בתחילת המאה ה-20. ב-1968 יובאו מאיראן כ-20 פרטים ושחררו באיזור מכתש רמון, ולאחר מכן האוכלוסיה התייצבה על גודל של כ-100 פרטים והתפזרה לעוד מקומות. מצד אחד נראה שהשבת המין לטבע הצליחה, אך מצד שני אנחנו עדיין לא יודעים את כל ההשפעות שלה על הסביבה. היבט נוסף של מדיניות זו עודנו בעיקר מדע בדיוני, והוא החייאת מינים שנכחדו לחלוטין מפני כדור הארץ. ייתכן שכבר בעתיד הקרוב יוכלו מדענים לשבט מינים כמו הממוטה הצמרירית, מה שיוביל בנוסף לשאלות המדעיות-אקולוגיות גם לשאלות אתיות כגון אילו מינים שווה להחזיר ולאן.