

158)
ქმ
ქმ

პარამეტრის საფუძვლები



ა. რეაგანა
ბ. ნახუცარიძე
გ. ჩაქვალი

ქვემო ქართული სასწავლებლის
საქართველოს სახელმწიფო უნივერსიტეტი

ი. ელიაშვილი, გ. ნაჭვრიძე, გ. ქაჯაია

ეკოლოგიის საფუძვლები

ეკოლოგიის საფუძვლები

მეორე გამოცემისათვის განკუთვნილი

საქართველოს
საგარეო ურთიერთობების
სამსახური

საქართველოს
საგარეო ურთიერთობების
სამსახური

574(075-8)
ე-56

ივანე ჯავახიშვილის სახელობის
თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

ი. ელიავა, გ. ნახუცრიშვილი, გ. ქაჯანია

ეკოლოგიის საფუძვლები

მეორე გადამუშავებული გამოცემა

სსიპ-საქსპო-საქსპო-საქსპო
სახელმწიფო უნივერსიტეტი
თბილისი
№ 2118-



თბილისის
უნივერსიტეტის
გამომცემლობა

სამოღვაწე ქართული ენის
ინტელექტუალური ცენტრი

საქართველოს ეკოლოგიის ინსტიტუტი

წიგნში განხილულია თანამედროვე ეკოლოგიის მიზნები, ამოცანები, ძირითადი მიმართულებები. ვრცელადაა დახასიათებული ეკოლოგიური ფაქტორები, აგრეთვე პოპულაციური ეკოლოგიისა და თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიის აქტუალური პრობლემები.

ნაშრომი შედგება სამი ძირითადი ნაწილისაგან, რომლებიც შეესაბამება კლასიკური ეკოლოგიის თანამედროვე მიმართულებებს. იგი განკუთვნილია სახელმძღვანელოდ ბიოლოგიის მიმართულების ბაკალავრებისათვის. გამოადგებათ მაგისტრანტებს, მეცნიერ მუშაკებსა და ეკოლოგიის საკითხებით დაინტერესებულ მკითხველებს.

რედაქტორები: გ. მჭედლიძე,
ირ. ქორქია

რეცენზენტები: ო. აბდალაძე,
დ. თარხნიშვილი

საქართველოს ეკოლოგიის ინსტიტუტი
თბილისი, ვაჟა-ფშაველას გამზ. 109
საქართველოს ეკოლოგიის ინსტიტუტი

© თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 2009

ISBN 978-9941-13-082-3

შინაარსი

| | |
|--|-----------|
| წინათქმა | 9 |
| შესავალი (ი. ელიავა) | 11 |
| 1. ეკოლოგიის საგანი და ამოცანები | 11 |
| 2. ეკოლოგიის მოკლე ისტორია | 14 |
| 3. ეკოლოგიის კავშირი მეცნიერების სხვა დარგებთან | 18 |
| 4. გარემო და საარსებო პირობები | 21 |
| I ნაწილი. ორგანიზმთა ეკოლოგია (აუტეკოლოგია) (ი. ელიავა) | 27 |
| თავი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება | |
| ორგანიზმზე | 27 |
| 1.1. ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება | 27 |
| 1.2. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია | 30 |
| თავი 2. აბიოტური ფაქტორები | 33 |
| 2.1. მზის სხივური ენერჯია | 34 |
| 2.2. ტემპერატურა | 42 |
| 2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი | 59 |
| 2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი | 74 |
| 2.5. ნიადაგი როგორც ცოცხალი ორგანიზმების | |
| საარსებო გარემო | 80 |
| თავი 3. ბიოტური ფაქტორები | 83 |
| 3.1. საკვები როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი | 83 |
| 3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური | |
| ცხოველქმედება | 89 |
| 3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები | 91 |
| 3.3.1. ჰომოტიპური რეაქციები | 92 |
| 3.3.2. ჰეტეროტიპური რეაქციები | 92 |

| | |
|--|-----|
| II ნაწილი. პოპულაციების ეკოლოგია (გ. ქაჯაია) | 95 |
| თავი 1. პოპულაციების ზოგადი დახასიათება | 95 |
| 1.1. პოპულაცია – სახეობის არსებობის ფორმა | 95 |
| 1.2. პოპულაციების არაერთგვაროვნება | 98 |
| თავი 2. პოპულაცია სივრცეში | 101 |
| 2.1. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება | 101 |
| 2.2. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში | 103 |
| 2.3. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი | 109 |
| 2.4. იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალებები | 116 |
| თავი 3. პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები | 122 |
| თავი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე | 132 |
| 4.1. რიცხოვნობის დადგენის ზოგიერთი მეთოდი | 136 |
| თავი 5. პოპულაცია დროში | 139 |
| 5.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები | 140 |
| 5.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა | 144 |
| 5.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა | 147 |
| 5.3.1. ასაკობრივი პირამიდები | 147 |
| 5.3.2. დემოგრაფიული ტაბულები | 149 |
| 5.4. პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა | 153 |
| 5.5. ცხოველთა პოპულაციების თვითრეგულაცია | 158 |
| 5.6. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში | 163 |
| III ნაწილი. ბიოცენოზების ეკოლოგია (სინეკოლოგია) (გ. ნახუცრიშვილი) | 171 |
| თავი 1. ბიოცენოზი (თანასაზოგადოება) | 171 |
| 1.1. ბიოცენოზების ფუნქციური სტრუქტურა | 172 |
| 1.2. ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ტიპები ბიოცენოზში | 173 |

| | | |
|---------|--|-----|
| 1.2.1. | კონსორციები | 173 |
| 1.2.2. | სიმბიოზი | 175 |
| 1.2.3. | კომენსალიზმი | 176 |
| 1.2.4. | მუტუალიზმი | 176 |
| 1.2.5. | კონკურენცია | 177 |
| 1.2.6. | კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები | 179 |
| 1.2.7. | ალელოპათია | 180 |
| 1.3. | ექსპლუატაცია და ინტერფერენცია | 182 |
| 1.4. | კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი | 183 |
| 1.4.1. | კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები | 184 |
| 1.4.2. | კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში | 184 |
| 1.5. | მტაცებელი – მსხვერპლი | 185 |
| 1.6. | ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა | 187 |
| 1.7. | ბიოცენოზის დინამიკა დროში | 190 |
| 1.7.1. | ცენოზის დღელამური დინამიკა | 190 |
| 1.7.2. | ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები | 194 |
| 1.7.3. | ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები | 199 |
| 1.8. | სუქცესიები | 202 |
| 1.8.1. | პირველადი სუქცესიები | 202 |
| 1.8.2. | მეორეული სუქცესიები | 204 |
| 1.8.3. | სუქცესიების ტიპები | 205 |
| თავი 2. | ეკოსისტემა | 213 |
| 2.1. | ეკოსისტემა | 213 |
| 2.2. | ეკოსისტემების ენერგეტიკა | 218 |
| 2.3. | ეკოსისტემების პროდუქტიულობა | 221 |
| 2.3.1. | პირველადი და მეორეული პროდუქტიულობა | 221 |
| 2.3.2. | პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში | 226 |
| 2.3.3. | ორგანული ნივთიერების ხრწნა | 230 |
| 2.3.4. | პროდუქტიულობის და ბიომასის პირამიდები | 232 |
| 2.3.5. | ეკოსისტემების მაგალითები | 234 |

წინათქმა

„ეკოლოგიის საფუძვლები“ პირველად 1992 წელს გამოიცა. ქართულ ენაზე უმაღლესი სასწავლებლებისათვის განკუთვნილი ეკოლოგიის სახელმძღვანელო მანამდე პრაქტიკულად არ არსებობდა, თუმცა მოთხოვნილება მასზე დიდი იყო. ამიტომ წიგნი სწრაფად გაიყიდა და მომდევნო წლებში მისი შოვნა გაძნელდა. სამწუხაროდ, სახელმძღვანელო სათანადო რაოდენობით ვერ შეიძინა საქართველოს წამყვანი უმაღლესი სასწავლებლების, მათ შორის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის, ბიბლიოთეკებმა, რაც დამატებით სიძნელეებს უქმნიდა სტუდენტებს.

სახელმძღვანელოს მეორე გამოცემა, პირველ რიგში, თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტის ბიოლოგიის ინსტიტუტის ბაკალავრებისთვისაა გათვალისწინებული. ავტორებმა გაითვალისწინეს კოლეგების შენიშვნები და რჩევები და საგრძნობლად შეცვალეს წიგნის შინაარსი: ტექსტი შემცირებული და გამარტივებულია, ზოგიერთი თავი (ქვეთავი), სურათი და ცხრილი ამოღებულია. ამავე დროს ავტორებმა საჭიროდ მიიჩნიეს სახელმძღვანელოში რამდენიმე აქტუალური საკითხის ჩართვა.

როგორც გამოჩენილი გერმანელი მეცნიერი, ეკოლოგიის ფუძემდებელი ე. ჰეკელი აღნიშნავდა, ნებისმიერ ორგანიზმზე ერთდროულად მრავალი ფაქტორი მოქმედებს. იმის მიხედვით, თუ როგორ გარემოში ბინადრობს იგი, ფაქტორთა მოქმედების სპეციფიკა განსხვავებულია. შესაბამისად, ეკოლოგია ცოცხალ ორგანიზმებზე გარემო ფაქტორთა მოქმედების ზოგად პრინციპებს შეისწავლის. ამ მიმართულებას *ფაქტორი-ალურ ეკოლოგიას* ან *აუტეკოლოგიას* უწოდებენ.

ცალკეულ ინდივიდებზე გარემო ფაქტორების უშუალო ზემოქმედების მიუხედავად, შეგუება ამ ინდივიდთა ერთობლიობების – პოპულაციების – დონეზე ხორციელდება. ამის საფუძველზე ჩამოყალიბდა და განვითარდა ეკოლოგიის მეორე მიმართულება – *დემეკოლოგია* ანუ *პოპულაციური ეკოლოგია*, რომელიც სახეობრივი პოპულაციების ზოგად თავისებურებებსა და გარემოსთან მათი შეგუების მექანიზმებს შეისწავლის.

სახეობათა პოპულაციები იზოლირებულად არ ბინადრობენ, ისინი ასობით სხვა სახეობის პოპულაციებთან არიან დაკავშირებული. მცენარეთა, ცხოველთა და მიკროორგანიზმთა პოპულაციების ერთობლიობას

ბიოცენოზი ჰქვია; ბიოცენოზისა და გარემოს არაცოცხალი კომპონენტების ერთობლიობას – ეკოსისტემა, ხოლო ეკოლოგიის დარგს, რომელიც ეკოსისტემებს შეისწავლის, სინეკოლოგიას უწოდებენ.

ეკოლოგიის კვლევის საგანი ბიოსფეროცაა, რომელიც შეიძლება განიმარტოს, როგორც პლანეტის ყველა ბიოცენოზისა და მათი გარემომცველი არაცოცხალი ელემენტების ერთობლიობა. ბიოსფერო ის არენაა, სადაც უსასრულოდ მრავალფეროვან საარსებო გარემოსთან შეგუებული მილიონობით სახეობის მცენარე, ცხოველი და ორგანიზმი ბინადრობს.

სახელმძღვანელოში ზევით ჩამოთვლილი მიმართულებები ლოგიკური თანმიმდევრობითაა განხილული. I ნაწილი – აუტეკოლოგია პროფ. ი. ელიავამ შეადგინა, II ნაწილი – პოპულაციების ეკოლოგია – პროფ. გ. ქაჯაიამ, ხოლო III ნაწილი – თანასაზოგადოებათა ეკოლოგია (სინეკოლოგია) – პროფ. გ. ნახუცრიშვილს ეკუთვნის.

ისევე როგორც პირველ გამოცემაში, წიგნში არაა განხილული გარემოს დაცვის საკითხები. მაგრამ დაკვირვებული თვალი უთუოდ შეამჩნევს, რომ მოტანილი მასალა ის თეორიული საფუძველია, რომელზე დაყრდნობითაც უნდა ხორციელდებოდეს გარემოს დაცვითი მრავალი ღონისძიება.

წიგნზე მუშაობისას საგულისხმო დახმარებას ვიღებდით კოლეგებისგან. ესენია, პირველ რიგში, პროფ. გ. თუმანიშვილი, პროფ. რ. გაგნიძე, პროფ. არნ. გეგეჭკორი, პროფ. ე. ყვავაძე და სხვ. მეტად საქმიანი რჩევები მივიღეთ რედაქტორებისაგან – პროფ. გ. მჭედლიძისგან და ბიოლ. მეცნ. კანდიდატ ირ. ქორქიასაგან. ვსარგებლობთ შემთხვევით და ყველა მათგანს გულითად მადლობას ვუხდით.

ყოველგვარ საქმიან მითითებას და რჩევას მადლობის გრძნობით მივიღებთ და გავითვალისწინებთ წიგნის შემდგომი სრულყოფისას.

შესავალი

1. ეკოლოგიის საგანი და ამოცანები

გამოჩენილმა გერმანელმა ზოოლოგმა ე. ჰეკელმა 1866 წელს სათავე დაუდო მეცნიერების ახალ დარგს, რომელიც ასე განმარტა: *ეკოლოგია* – ესაა მეცნიერება ცოცხალი ორგანიზმების ურთიერთდამოკიდებულების შესახებ, გარემოს ორგანულ და არაორგანულ კომპონენტებთან მცენარეთა და ცხოველთა ანტაგონისტური თუ არაანტაგონისტური ურთიერთობის ჩათვლით. ეკოლოგია შეისწავლის ბუნებაში არსებულ ურთიერთკავშირებსა და ურთიერთდამოკიდებულებებს, რომელთაც ჩ. დარვინი განიხილავდა როგორც არსებობისათვის ბრძოლის პირობებს.

იმ დროიდან მოყოლებული, მეცნიერთა შეხედულება ეკოლოგიის საგნისა და შინაარსის შესახებ იცვლება, თუმცა ჰეკელისეული განმარტების არსი უცვლელი რჩება. ინგლისელი ეკოლოგის ტენსლის მიხედვით, ეკოლოგია, ფართო გაგებით, არის მცენარეთა და ცხოველთა ცხოვრების შესწავლა მათ ბუნებრივ ადგილსამყოფელში. ვინაიდან ეკოლოგია სწავლობს ორგანიზმთა ბიოლოგიას, აგრეთვე ხმელეთზე, ზღვებსა თუ მტკნარ წყლებში მიმდინარე ფუნქციურ პროცესებს, ამერიკელი ეკოლოგის ოდუმის (1975) აზრით, უფრო სწორი იქნება ამ დარგის განმარტება, როგორც მეცნიერებისა ბუნების სტრუქტურისა და ფუნქციის შესახებ. ხშირად ეკოლოგიას განმარტავენ, როგორც გარემოს ბიოლოგიას.

ამავე დროს აშკარაა ეკოლოგიისადმი განსხვავებული მიდგომაც. რუსი ეკოლოგების ერთი ნაწილი (შვარცი, 1969 და სხვ.) თვლის, რომ ეკოლოგია შეისწავლის ცოცხალ ორგანიზმთა პოპულაციებს. სხვების აზრით იგი სწავლობს ცოცხალ ორგანიზმთა მთლიან კომპლექსებს, როგორც ჩამოყალიბებულ სისტემებს.

ეკოლოგი იკვლევს არა მარტო ორგანიზმების ურთიერთობას გარემოსთან, არამედ თითოეული სახეობისათვის ისტორიულად ჩამოყალიბებულ სპეციფიკურ შეგუებებს, სპეციფიკურ სტრუქტურებსა და შიგასახეობრივ ურთიერთობებს, აგრეთვე სხვადასხვა პირობებში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად შექმნილ თანასაზოგადოებებს. შესაბამისად, როგორც ამერიკელი ეკოლოგი პიანკა (1981) აღნიშნავს, მიზანშეწონილია

ეკოლოგიური პრობლემები განვიხილოთ ეკოლუციურ ასპექტში, ეკოლუციური პრობლემები კი ეკოლოგიის თვალსაზრისით.

მე-20 საუკუნის II ნახევარში ეკოლოგიის ამოცანები მნიშვნელოვნად გაფართოვდა. ტრადიციულ ეკოლოგიურ ფაქტორებს დაემატა ადამიანის სამეურნეო საქმიანობისას წარმოქმნილი ე.წ. ანთროპოგენური ფაქტორი, რომელიც, როგორც წესი, უარყოფითად მოქმედებს ცოცხალ სისტემებზე.

სამეცნიერო-ტექნიკური პროგრესისა და თანამედროვე მეცნიერების მიღწევების გათვალისწინებით, ეკოლოგია შეიძლება დავახასიათოთ, როგორც დარგი, რომელიც ცალკეული ინდივიდების, პოპულაციებისა და თანასაზოგადოებების დონეზე შეისწავლის ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულებას მათ გარემომცველ ცოცხალ და არაცოცხალ ფაქტორებთან იმ ცვლილებების გათვალისწინებით, რომელიც გარემოში ადამიანს შეაქვს.

მე-20 საუკუნის მანძილზე ბიოლოგიაში ინტენსიურად ყალიბდება მოძღვრება ცოცხალი სისტემების იერარქიული ურთიერთობების შესახებ, რომელიც შემდეგ თანამედროვე ეკოლოგიის ერთ-ერთ ფუნდამენტურ პრინციპად იქცა. ამ პრინციპის საფუძველზე შესაძლებელი გახდა სიცოცხლის ორგანიზაციის რამდენიმე დონის გამოყოფა. ესენია: მოლეკულური, უჯრედული, ქსოვილური, ორგანული, ორგანიზმული, პოპულაციურ-სახეობრივი, ბიოცენოზურ-ეკოსისტემური, ბიოსფერული. ეკოლოგია, მეცნიერების სხვა დარგებთან ერთად, ორგანიზმებსა და ზეორგანიზმულ ბიოლოგიურ სისტემებს შეისწავლის.

განასხვავებენ მცენარეთა, ცხოველთა, მიკროორგანიზმთა ეკოლოგიას; დამოუკიდებელი დისციპლინის სტატუსს იღებს ადამიანის ეკოლოგია, რომელიც შეისწავლის ადამიანისა და გარემოს ურთიერთდამოკიდებულების კანონზომიერებებს, გარემოს სხვადასხვა ფაქტორის ზემოქმედებას ადამიანთა საზოგადოებაზე.

ეკოლოგია ჩვენი ცხოვრებისა და სახალხო მეურნეობის ყველა სფეროში შეიჭრა. შეიქმნა „სოფლის მეურნეობის ეკოლოგია“, „სამრეწველო ეკოლოგია“, „სოციალური ეკოლოგია“. სულ ახლახან ფართოდ გავრცელდა გამოთქმა „კულტურის ეკოლოგია“, რომელიც გულისხმობს ადამიანის ყოველდღიური ქცევის ნორმებს იმ გარემოში, სადაც იგი ცხოვრობს და მოღვაწეობს.

ფუნდამენტური, ანუ თეორიული ეკოლოგიისაგან განსხვავებით, ხსენებულ მიმართულებებს გამოყენებითი მნიშვნელობა აქვს. ისინი ითვალისწინებენ გარემოს დაცვასა და მისი ნორმალური მდგომარეობის შენარჩუნებას რეგიონალური და გლობალური (პლანეტური) მოვლენების ფონზე.

ეკოლოგი რთული ამოცანის წინაშე დგას. კვლევისას იგი ეყრდნობა სხვა დარგის მეცნიერთა მონაცემებს, ზოგჯერ ეკოლოგიურ კანონზომ-

იერებათა შესასწავლად იჭრება კიდეც ამ მეცნიერებათა სფეროში. ინგლისელი ეკოლოგის მაკფედინის მახვილგონიერულ გამოთქმას თუ მივმართავთ, ეკოლოგი დიპლომირებული თავისუფლად მოაზროვნეა, რომელიც „უნებართვოდ დახეტილებს ბოტანიკოსისა და ზოოლოგის, სისტემატიკოსის, ფიზიოლოგის, ზოოფსიქოლოგის, მეტეოროლოგის, გეოლოგის, ფიზიკოსის და, ასე განსაჯეთ, თვით სოციოლოგის სამფლობელოშიც კი. იგი ბრაკონიერობს ყველა ჩამოთვლილ და სხვა მრავალ უკვე ჩამოყალიბებულ დისციპლინებში“.

ბოლო წლებში ეკოლოგიის ამოცანები განუზომლად გაფართოვდა. მისი ტრადიციული ჩარჩოები დავინროვდა XX საუკუნის მეორე ნახევრისათვის. დღეს სავსებით გამოიკვეთა დედამიწაზე მიმდინარე ნებისმიერი პროცესისა თუ მოვლენისადმი ეკოლოგიური მიდგომის აუცილებლობა. საზოგადოების შემეცნებაში მნიშვნელოვანი გარდატეხა მოხდა – წარმოჩინდა ცნება მსოფლიო განვითარების ეკოლოგიური ფაზის შესახებ; სამეცნიერო-ტექნიკური პროგრესის ეპოქაში ბუნებისადმი სუფთა მომხმარებლური დამოკიდებულების საპირისპიროდ წარმოიშვა და განვითარდა „ეკოლოგიური პოზიციის“ პრინციპი. დღეს საზოგადოებას ნათლად აქვს წარმოდგენილი ეკოლოგიური კრიზისების შედეგები და ამიტომ ეკოლოგია თანდათან იქცევა მეთოდოლოგიურ ზოგადსაკაცობრიო მიდგომად. ჩვენ თვალწინ ხორციელდება „ეკოლოგიური რევოლუცია“. ნათელი გახდა, რომ თანამედროვეობის ყველა გლობალური პრობლემა თავისი არსით ეკოლოგიურია, ხოლო ამ პრობლემებისადმი არაეკოლოგიური მიდგომა სოციალურად მავნეა და ეკონომიკურად წამგებიანი.

ბოლო ხანებში ეკოლოგიაში ცენტრალური ადგილი დაიკავა ადამიანმა და მისი გადარჩენის საკითხმა. საზოგადოების არსებობა და განვითარება შეუძლებელია ეკოლოგიური პრობლემების გათვალისწინების გარეშე. ამიტომ სიტყვა „ეკოლოგია“ ხშირად იხმარება ისეთ „არაეკოლოგიურ“ ცნებებთან კავშირში, როგორცაა, მაგალითად, პოლიტიკა, სამართალი, ეკონომიკა და ა.შ.

ისეთი ეკოლოგიური სიტუაციის წარმოქმნამ, რომელიც თვით კაცობრიობას და მის შემდგომ განვითარებას აგდებს საფრთხეში, განაპირობა ე.წ. „დიდი ეკოლოგიის“ ანუ *მეგაეკოლოგიის* ფორმირება.

მიუხედავად მრავალმხრივი განვითარებისა, ეკოლოგიური განათლების საფუძველს მაინც ბიოეკოლოგია წარმოადგენს, რადგან ზოგადეკოლოგიური კანონზომიერებანი ძირითადად მისი განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე ჩამოყალიბდა. ამ კანონზომიერებების გარეშე კი შეუძლებელია გლობალური პრობლემების გაგება და გადაწყვეტა.

თანამედროვე ეკოლოგიის მნიშვნელობის შესახებ რუსი მეცნიერები რეიმერსი და იაბლოკოვი წერენ: როგორც არ უნდა გაითიშოს მსოფლიო

სოციალური, რელიგიური და სხვა ბარიერებით, დედამიწა მხოლოდ ერთია. ასევე ერთიანია მისი შესწავლის ეკოლოგიური ასპექტები მთელი მათი მრავალფეროვნებით. ეკოლოგია ამჟამად წარმოადგენს ბუნების მომჭირნე ექსპლოატაციის, ბუნებრივი რესურსების შენარჩუნებისა და აღდგენის, ადამიანის საარსებო გარემოს დაცვისა და თვით კაცობრიობის გადარჩენის უზრუნველყოფის მეცნიერულ საფუძველს.

2. ეკოლოგიის მოკლე ისტორია

ზემოთ აღინიშნა, რომ ეკოლოგია, როგორც დამოკიდებული მეცნიერება, ჩამოყალიბდა XIX საუკუნის მეორე ნახევარში, მაგრამ მისი ფესვები შორეულ წარსულში უნდა ვეძიოთ. პირველყოფილმა ადამიანმა საკმაოდ ბევრი იცოდა მცენარეთა და ცხოველთა და, საერთოდ, ბუნების შესახებ. ამას მოწმობს მის მიერ შესრულებული ნახატები, ასევე დამზადებული იარაღები და მატერიალური კულტურის სხვა ნიმუშები.

ცხოველების შესახებ მრავალი საინტერესო ცნობაა შემონახული უძველეს მწერლობაში. მაგალითად, ინდოეთის ეპიკურ პოემაში „რამაიანა“ და უძველეს თქმულებაში „მახამხარატა“, რომლებიც ჩვენს წელთაღრიცხვამდე VII-VI საუკუნეებს მიეკუთვნებიან, არის ცნობები დაახლოებით 50 სახეობის ცხოველის ცხოვრების ნირისა და ქცევის შესახებ. საყურადღებოა, რომ ჯერ კიდევ მაშინ არსებობდა დედალ ცხოველებზე ნადირობის აკრძალვის წესი.

საკმაოდ გულუბრყვილო, მაგრამ პრინციპულად სწორი იყო ანტიკურ ფილოსოფოსთა წარმოდგენა განვითარებადი ბუნების შესახებ. „მედიცინის მამა“ ჰიპოკრატე ადამიანის დაავადებებს უკავშირებდა ბუნების ფაქტორებს. დიდი არისტოტელე ცხოველებს განიხილავდა მათი ადგილსამყოფლისა და ცხოვრების ნირის მიხედვით; იგი არჩევდა ხმელეთის, წყლისა და წყალხმელეთა ცხოველების ჯგუფებს. მის კლასიფიკაციაში ისიც არის გათვალისწინებული, მარტოხელაა ცხოველი თუ ჯგუფურად მცხოვრები, დღის ცხოველია თუ ღამის (მტაცებლები, მცენარეებით მკვებავები, ნაირჭამია, სპეციალიზებული). არისტოტელეს მოწაფე, „ბოტანიკის მამა“ თეოფრასტე მცენარეებს განიხილავდა ნიადაგთან და კლიმატთან კავშირში. მრავალი ეკოლოგიური დაკვირვებაა აგრეთვე პლინიუს უფროსის ნაშრომებში.

აღორძინების ხანაში, როდესაც მცენარეებისა და ცხოველების შესახებ დიდძალი მასალა დაგროვდა, განვითარდა მეცნიერებათა ისეთი დარგები, როგორიცაა სისტემატიკა, მორფოლოგია, ფიზიოლოგია.

მრავალი ეკოლოგიური მონაცემია რუსი მეცნიერების პალასის, ლეპიოხინის და სხვათა ნაშრომებში. პირველი ეკოლუციური თეორიის ავ-

ტორი ლამარკი ორგანიზმების შეგუების მთავარ მამოძრავებელ ძალად გარემო პირობებს მიიჩნევდა. ჰუმბოლტი თვლიდა, რომ სხვადასხვა ჯგუფის მცენარეებს მსგავს პირობებში მსგავსი მორფოლოგიური ნიშნები უვითარდებათ. ეს აზრი შეესატყვისება თანამედროვე წარმოდგენას სასიცოცხლო ფორმების შესახებ. გერმანელი მეცნიერის ჰუმბოლტის აზრით, აუცილებელია ბუნებრივი კომპლექსების შესწავლა საბუნებისმეტყველო მეცნიერების სხვადასხვა დარგის ერთობლივი მონაწილეობით. იგი ცდილობდა ბუნება განეხილა, როგორც მთლიანი და დაედგინა ცოცხალი და არაცოცხალი ფაქტორების მჭიდრო კავშირი. ასეთივე პოზიცია ეკავა რუს მეცნიერს რულიეს, რომელიც სწავლობდა ბუნებრივი თანასაზოგადოებების კომპონენტთა ურთიერთდამოკიდებულებას. რულიეს შეხედულებები საფუძვლად დაედო თანამედროვე ბიოგეოცენოლოგიის ძირითად პრინციპებს.

XVIII საუკუნის გამოჩენილი ქართველი გეოგრაფი ვახუშტი ბატონიშვილი (ვახუშტი ბაგრატიონი) საქართველოს მცენარეულ საფარს გარემო პირობებთან მჭიდრო კავშირში განიხილავდა.

ეკოლოგიის განვითარებაში განსაკუთრებული როლი შეასრულა დარვინის ნაშრომებმა. დარვინის თეორია ფაქტობრივად ეკოლოგიურ-ევოლუციური თეორიაა. ორგანიზმული სამყაროს ევოლუცია ეკოგენეზს ეფუძნება და ყოველი შეგუება, დარვინის აზრით, ორგანიზმისა და გარემოს მჭიდრო ურთიერთობითაა განპირობებული. დარვინის ნაშრომებმა ბიძგი მისცა ეკოლოგიური გამოკვლევების გაღრმავებას. საგულისხმოა, რომ ჰეკელი, ტერმინ „ეკოლოგიის“ დამამკვიდრებელი, დარვინის მიმდევარი იყო და მის მოწაფედ თვლიდა თავს.

XIX საუკუნის ბოლოსათვის უკვე ჩამოყალიბდა წარმოდგენა ორგანიზმთა თანასაზოგადოებების შესახებ. გერმანელმა მეცნიერმა მეზიუსმა შეისწავლა ხამანკების გამრავლების ადგილები და შემოიტანა ტერმინი „ბიოცენოზი“. ბიოცენოზს იგი განსაზღვრავდა, როგორც მცენარეთა და ცხოველთა ბუნებრივ ერთიანობას, რომელიც ისტორიულად ჩამოყალიბდა გარკვეულ ტერიტორიაზე ადგილობრივ ლანდშაფტურ-გეოგრაფიული პირობების ზეგავლენით. მეზიუსი დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა გარემოს აბიოტურ პირობებს, რომელთაც შემდგომში დაღმა ბიოტოპი უწოდა, მაგრამ სისტემად მეზიუსი მიიჩნევდა მხოლოდ ბიოცენოზს, როგორც ორგანიზმთა თანასაზოგადოებას. პირველი, ვინც ერთიან სისტემად განიხილავდა ორგანიზმების ბუნებრივ კომპლექსებსა და აბიოტურ გარემოს, იყო ამერიკელი მეცნიერი ფორბსტი, რომელმაც შემოიტანა ტერმინი „მიკროკოსმი“.

XX საუკუნის დასაწყისისათვის უკვე სწავლობდნენ ორგანიზმების რიცხობრივ დინამიკას. ცხოველური მოსახლეობის დინამიკას განიხი-

ლავდნენ, როგორც სახეობათა ურთიერთკავშირებზე დაფუძნებულ კანონზომიერებას. ეკოლოგიური გამოკვლევები თანდათან იპყრობს ბუნებისმეტყველთა ყურადღებას. ამას ხელი შეუწყო სხვადასხვა ეკოლოგიური საზოგადოების ჩამოყალიბებამ, სპეციალური ჟურნალების გამოცემამ და სხვ.

ამ პერიოდში ეკოლოგებს შორის დიდი პოპულარობით სარგებლობდა ბუნებრივი „წონასწორობის“, „ბიოტური პოტენციალის“, „გარემოს წინააღმდეგობის“ და სხვათა იდეა. თანდათან დამკვიდრდა წარმოდგენა რიცხოვნობის რეგულირების შესწავლაში მათემატიკური მეთოდების გამოყენების შესახებ.

20-40-იან წლებში დაიწყო პოპულაციური ეკოლოგიის განვითარება. ტერმინი „პოპულაცია“ ბიოლოგიაში სოციოლოგიიდან, კერძოდ დემოგრაფიიდან შემოვიდა. მას შემდეგ, რაც სისტემატიკაში დამკვიდრდა სახეობის პოლიტიპურობის იდეა და ე.წ. ახალი სისტემატიკა, ხოლო გენეტიკაში ჩამოყალიბდა ახლებური წარმოდგენა პოპულაციების შესახებ, მათემატიკური მეთოდების დამუშავება ეკოლოგიაშიც დაიწყო. ამ მეთოდების გამოყენებით მრავალი საგულისხმო ფაქტი დადგინდა პოპულაციების დინამიკაში. დამკვიდრდა პოპულაციის რიცხოვნობის ბალანსის ცნება. რუსმა მეცნიერმა გაუზემ ინფუზორიების მაგალითზე არსებობისათვის ბრძოლის ეკოლოგიური მექანიზმები გამოავლინა.

30-40-იან წლებიდან დანყებული ცხოველთა ეკოლოგიის განვითარებაში დიდი წვლილი შეიტანეს რუსი მეცნიერების – კაშკაროვის, ფორმოზოვის და ნაუმოვის ნაშრომებმა. 1949 წელს ამერიკის შეერთებულ შტატებში გამოიცა კოლექტიური შრომა „ცხოველთა ეკოლოგიის პრობლემები“, რომელსაც დღესაც არ დაუკარგავს მეცნიერული მნიშვნელობა.

პოპულაციური ეკოლოგიის საფუძველზე განვითარდა ექსპერიმენტული ეკოლოგია, რომელიც მიზნად ისახავს პოპულაციის არსებობისა და განვითარების კანონზომიერების შესწავლას თანამედროვე მეთოდებით. შვარცის ინიციატივით ეკოლოგიაში დამკვიდრდა მორფოფიზიოლოგიური ინდიკატორების მეთოდი, რომელიც საშუალებას იძლევა შესწავლილ იქნეს პოპულაციების სტრუქტურა, შიგაპოპულაციური კავშირების მექანიზმები, პოპულაციის მდგომარეობა გარკვეულ ტერიტორიაზე და მისი რიცხოვნობის მოსალოდნელი ცვლილებები.

ხმელეთის ბუნებრივი კომპლექსების შესწავლისას აბიოტურ კომპონენტებს დიდი ხნის მანძილზე მხოლოდ გარე ფაქტორად მიიჩნევდნენ. სწორი პოზიცია შედარებით გვიან ჩამოყალიბდა. მაგალითად, დოკუჩაევი, ცნობილი ნიადაგმცოდნე, აღნიშნავდა, რომ ბუნების ყველა – როგორც ცოცხალი, ისე არაცოცხალი – კომპონენტი ერთობლივად უნდა შეისწავლებოდეს. დაახლოებით იგივე იდეაა გატარებული რუსი მეცნი-

ერის მოროზოვის წიგნში „სწავლება ტყის შესახებ“ (1912), აბოლინის ნაშრომებში ჭაობების კლასიფიკაციის შესახებ და ა.შ. ტენსლიმ 30-იან წლებში ჩამოაყალიბა ორი ძირითადი დებულება ბუნებრივი კომპლექსების შესახებ: 1 – ორგანიზმები არ შეიძლება განვიხილოთ იმ გარემოს გარეშე, სადაც ისინი ცხოვრობენ, რადგან მათთან ერთად ქმნიან ერთიან სისტემებს; 2 – ასეთი სისტემები წარმოადგენს ძირითად ბუნებრივ ერთეულებს დედამიწაზე.

აქედან დაწყებული, სწავლება თანასაზოგადოებების შესახებ იმდენად პოპულარული გახდა, რომ ზოგი მკვლევარი ბიოგეოცენოლოგიას ეკოლოგიისაგან დამოუკიდებელ მეცნიერებად მიიჩნევდა. თუმცა მკვლევართა დიდი უმრავლესობა მას მაინც ეკოლოგიის ერთ-ერთ მიმართულებად თვლის.

ეკოლოგიის განვითარების თანამედროვე ეტაპზე განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება მის მჭიდრო კავშირს ადამიანის პრაქტიკულ საქმიანობასთან. როგორც რუსი მეცნიერი ბუდიკო აღნიშნავს, ეკოლოგიის უმთავრეს ამოცანებს შორის ერთ-ერთი უპირველესია ისეთი მეთოდების შემუშავება, რომლებიც საშუალებას მოგვცემენ შევინარჩუნოთ და ვაუმჯობესოთ გარემო კაცობრიობის ინტერესების შესაბამისად. ამიტომ თანამედროვე ეკოლოგია ლოკალური პრობლემებიდან გადადის გლობალურ პრობლემათა შესწავლასა და გადაწყვეტაზე. გლობალური ეკოლოგია კი ბიოსფერული პრობლემების გადაჭრას ისახავს მიზნად.

ცნობილი რუსი მეცნიერი ვერნადსკი ცოცხალ ნივთიერებას უდიდეს გეოლოგიურ ფაქტორად თვლიდა და დედამიწაზე მცენარეთა და ცხოველთა შენარჩუნებას ადამიანის ყოველდღიურ საქმიანობასთან აკავშირებდა. იგი აღნიშნავდა, რომ ბიოსფეროს განვითარების კულმინაციას წარმოადგენს ახალი – „გონების“ – გარსის წარმოქმნა, რომელსაც მან „ნოსფერო“ უწოდა. სწორედ „ნოსფეროს“ ფაზაში განსაკუთრებით საგანგაშო გახდა ბიოსფეროს მდგომარეობა. ამიტომაც შეიქმნა სხვადასხვა საზოგადოება, კლუბი თუ პარტია, რომელთა უპირველესი საზრუნავი სწორედ ბიოსფეროს გადარჩენაა. ეკოლოგები კრიზისულ მდგომარეობას გამოეხმაურნენ გამოკვლევათა დიდი სერიით, რომელიც, ერთი მხრივ, მსოფლიოს აუწყებს ეკოლოგიური კრიზისების მოახლოებას და, მეორე მხრივ, სახავს გზას ამ კრიზისების დასაძლევად. უკვე პრაქტიკული გამოცენება პოვა მრავალმა ნაშრომმა. მეცნიერულ ნაშრომებთან ერთად გამოიცა პოპულარული და სამეცნიერო-პოპულარული შრომები. ასეთია, მაგალითად, დორსტის „მანამ, სანამ მოკვდება ბუნება“ (1968) და მრავალი სხვა. გამოცენებითი ეკოლოგიის მრავალი საკითხია განხილული ოდუმის (1975), რამადის (1981), ბიგონის, ხარპერის, ტაუნსენდის (1989), ნებელის (1993), რეველის, რეველის (1994) და სხვათა სახელმძღვანელოებში.



საქართველოში მუშავდება სახელმწიფო და უწყებრივი ეკოლოგიური პროგრამები, ჩამოყალიბდა რამდენიმე ეკოლოგიური საზოგადოება თუ ცენტრი; საფუძველი ეყრება ეკოლოგიურ ექსპერტიზებს.

მრავალ ქვეყანაში ფართო მასშტაბი მიიღო „მწვანეთა“ მოძრაობამ, რომელიც მიმართულია გარემოს დაცვისა და ადამიანის არსებობისათვის ნორმალური პირობების შენარჩუნებისაკენ, ბუნების უგუნური ექსპლუატაციის წინააღმდეგ. ასეთი მოძრაობა საქართველოშიც ჩამოყალიბდა. საქართველოს მწვანეთა მოძრაობა მიზნად ისახავს გააუმჯობესოს ჩვენში ეკოლოგიური სიტუაცია, არ დაუშვას ბუნების გაჩანაგება და ქვეყნის ბუნებრივი სიმდიდრეების არარაციონალური ექსპლუატაცია. ამ მოძრაობის მხარდაჭერა ყველა შეგნებული მოქალაქის ვალია.

უნდა დავეთანხმოთ რეიმერსის და იაბლოკოვის სიტყვებს – ნათელია, რომ არათუ მრავალი, არამედ ყველა თანამედროვე პრობლემა, თავისი არსით, ეკოლოგიურია და მათი გადაწყვეტა ეკოლოგიური მეთოდოლოგიის გამოყენების გარეშე შეუძლებელია. აქედან სავსებით გასაგებია, რომ თანამედროვე ეკოლოგია არის არა მარტო მეცნიერება, არამედ იგი, ადამიანის ყოველდღიურ საქმიანობასთან კავშირში, იქცა კაცობრიობის არსებობისა და გადარჩენის წამყვან მეთოდოლოგიად.

3. ეკოლოგიის კავშირი მეცნიერების სხვა დარგებთან

ეკოლოგია სხვა მეცნიერებებთან მჭიდრო კავშირში ვითარდება, რასაც თვით ეკოლოგიის ამოცანები, მისი საგანი და მეთოდები განაპირობებენ.

ვინაიდან ცოცხალი ორგანიზმები მჭიდრო კავშირში არიან გარემოსთან, რომელიც სხვადასხვა ფიზიკური პარამეტრით ხასიათდება, ეკოლოგია დაკავშირებულია ამ პარამეტრების შემსწავლელ მეცნიერებებთან. ეკოლოგიური კვლევისას აუცილებელია ისეთი ფაქტორების ცოდნა, როგორიცაა წყალი, ნიადაგი, სინათლე, ტემპერატურა, გაზის შემცველობა და სხვა. ცხადია, რომ ეკოლოგისათვის ფიზიკასთან, ქიმიასთან, გეოგრაფიასთან, ნიადაგმცოდნეობასა და კლიმატოლოგიასთან კავშირი აუცილებელია.

ნებისმიერი ცოცხალი არსება ხასიათდება გარემოსადმი შეგუებით. ეს შეგუება მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ხასიათისაა. ამიტომ მათი კვლევისას ეკოლოგი მიმართავს ფიზიოლოგიას, რათა დაადგინოს გარემო პირობების მოქმედება ცალკეულ ორგანიზმებზე, პოპულაციებზე და გამოავლინოს ის განსხვავებანი, რომელიც ახასიათებს ამ რეაქციების მხრივ სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებს. ამიტომ, რომ ხშირად ლაპარაკობენ ეკოლოგიურ ფიზიოლოგიაზე ან ფიზიოლოგიურ ეკოლოგიაზე. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენს წყლის ორგანიზმების მიერ

ჟანგბადის გამოყენების მექანიზმის დადგენა ფიზიოლოგიური მეთოდებით, ან ამ ორგანიზმებში მარილების ცვლის პროცესების შესწავლა.

ადაპტაციური მექანიზმები არ შემოიფარგლება მხოლოდ იმ რეაქციებით, რომლებსაც ფიზიოლოგია შეისწავლის. შეგუებისას ხდება მორფოლოგიური თავისებურებების ცვლილებები ინდივიდუალურ განვითარებაში, რაც განაპირობებს ეკოლოგიის კავშირს მორფოლოგიასა და განვითარების ბიოლოგიასთან. მაგალითად, ცნობილია, რომ უდაბნოს ქსეროფიტების მორფოლოგია მკვეთრად განსხვავდება მეზოფილურ, კერძოდ მდელოს მცენარეთა მორფოლოგიისაგან; მრავალი ცხოველის ორგანიზმში ვხვდებით ისეთ მოვლენებს, როგორცაა მეტამორფოზი, ღიაპაუზა და სხვა.

ეკოლოგიას მჭიდრო კავშირი აქვს ბიოგეოგრაფიასთან. მცენარეთა ეკოლოგია აღმოცენდა ფიტოგეოგრაფიიდან. მცენარეთა კარტოგრაფირებასთან დაკავშირებით ბოტანიკოსები „იძულებული“ იყვნენ დედამიწაზე მცენარეთა გავრცელება გარემო ფაქტორებთან, პირველ რიგში, კლიმატთან დაეკავშირებინათ.

ცხოველთა გავრცელება ბევრადაა დამოკიდებული ამა თუ იმ რეგიონის კლიმატზე, ლანდშაფტზე, მცენარეულ საფარზე და სხვა. ეკოლოგებისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმების ადაპტაციების შესწავლას, რადგან ისინი განაპირობებენ ორგანიზმთა შორის ურთიერთდამოკიდებულებას და მათი გავრცელების კანონზომიერებებს.

ეკოლოგია სისტემატიკის გარეშე წარმოუდგენელია. ერთი მხრივ, ცოცხალ ორგანიზმთა ეკოლოგიის შესწავლა შეუძლებელია, თუ ეკოლოგმა არ იცის, რა ტაქსონებთან აქვს საქმე; მეორე მხრივ, სახეობების კრიტერიუმების დადგენისას დიდი მნიშვნელობა აქვს მის ეკოლოგიურ მახასიათებლებს. თვით სახეობათა წარმოქმნის პროცესი, ევოლუციის პროცესი, თავისი არსით, ეკოლოგიური მოვლენაა და დაფუძნებულია ადაპტურ რადიაციასზე. სახეობის შიგნით შიგასახეობრივი ჯგუფები წარმოიქმნება, რომელთა შორის განსხვავებანი ძირითადად ეკოლოგიური თავისებურებებითაა განპირობებული; მორფოფიზიოლოგიური ნიშნები უფრო გვიან ვლინდება, ე.ი. ჯერ წარმოიქმნება ეკოტიპები (განსაკუთრებით ეს კარგადაა შესწავლილი მცენარეებზე) და შემდეგ – მორფოლოგიურად განსხვავებული ერთეულები. თვლიან, რომ იქ, სადაც სისტემატიკოსი ვერ ხედავს ვერავითარ სხვაობას, ეკოლოგს შეუძლია შეამჩნიოს იგი და გამოყოს ტაქსონომიური ერთეული. მაგალითად, თუ სახეობამ დაიკავა მისთვის უჩვეულო ადგილსამყოფელი, ეს უკვე მონმოზს მის დიფერენციაციას ახალ ფორმებად, ბიოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ რასებად.

კავშირი ეკოლოგიასა და გენეტიკას შორის ნათლად ჩანს. ცნობილია, რომ გარემო პირობების გავლენით წარმოიქმნება გენური ვარიაციები, რომლებიც მასალას იძლევიან გადარჩევისა და შემდგომი შეგუებისათვის. ამავე დროს, ეკოლოგიური პირობები განსაზღვრავს რეაქციის ნორმის ფარგლებში ამა თუ იმ ნიშან-თვისების გამოვლენას. თითოეული სახეობის არსებობისათვის და ცალკეული ნიშან-თვისების გამოვლენისათვის აუცილებელია კონკრეტული გარემო. ამიტომ გენეტიკოსები და სელექციონერები ყოველთვის ითვალისწინებენ იმ ეკოლოგიურ პირობებს, რომელშიც უნდა განვითარდეს ესა თუ ის ნიშან-თვისება.

ცხოველთა შეგუების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან საშუალებას წარმოადგენს ქცევა. ეთოლოგია, მეცნიერება ქცევების შესახებ, მნიშვნელოვნადაა დაკავშირებული ეკოლოგიასთან. იგი, შეიძლება ითქვას, ეკოლოგიის უახლოესი „თანამშრომელი“, რადგან მრავალი ეკოლოგიური პრობლემის გადაწყვეტა ეთოლოგიის დახმარებით ხდება. მაგალითად, ტროპიზმებისა და ტაქსისების, ცხოველთა მიგრაციის მექანიზმების, ცირკადული და სეზონური რითმების შესწავლა შეუძლებელია ცხოველთა ქცევის გათვალისწინების გარეშე. ასევე შეუძლებელია ცხოველთა კოლონიების, ჯოგების და სხვა ტიპის დაჯგუფებათა არსებობისა და ფუნქციონირების შესწავლა, თუ არ შევისწავლით ურთიერთობებს, რომლებიც ყალიბდება ამ დაჯგუფებებში შემავალ ინდივიდებს შორის. ეს ურთიერთობანი ხშირ შემთხვევაში განპირობებულია მემკვიდრულობით, რაც კარგად ჩანს საზოგადოებრივი მწერების და ჯგუფად მცხოვრებ სხვა ცხოველთა მაგალითზე.

ასევე მნიშვნელოვანია კავშირი ეკოლოგიასა და პალეონტოლოგიას შორის. პალეონტოლოგია ხშირ შემთხვევაში ახდენს იმ სიტუაციის რეკონსტრუქციას, რომელშიც ცხოვრობდნენ ორგანიზმები დედამიწაზე სიცოცხლის განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე. ამ შემთხვევაში დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ „სასიცოცხლო ფორმებს“, რომლებსაც მიეკუთვნებიან ნამარხი სახეობები. ვინაიდან პალეონტოლოგია მიისწრაფვის დაადგინოს ევოლუციის გზები, ამიტომ ნამარხი ორგანიზმების აგებულების ეკოლოგიურ ინტერპრეტაციას უდიდესი მნიშვნელობა აქვს ამ დარგისათვის. ამის შესანიშნავ მაგალითს წარმოადგენს გამოჩენილი რუსი მეცნიერის კოვალევსკის მიერ შესრულებული კლასიკური ნაშრომი, რომელიც ნამარხი ჩლიქოსნების ბუნებრივ კლასიფიკაციას მიეძღვნა.

თანამედროვე ეკოლოგია მჭიდროდაა დაკავშირებული აგრეთვე გეოლოგიასთან, სოფლის მეურნეობასა და მეცნიერების სხვა დარგებთან. ამის დადასტურებაა ეკოლოგიის ისეთი მიმართულებანი, როგორცაა სასოფლო-სამეურნეო ეკოლოგია, ისტორიული ეკოლოგია, საინჟინრო, ლანდშაფტური, კოსმოსური ეკოლოგია და სხვა.

4. გარემო და საარსებო პირობები

მატერიალური სხეულების ერთობლიობას, ენერჯიასა და მოვლენებს, რომლებიც ცოცხალ ორგანიზმებზე მოქმედებენ, ფართო გაგებით, **გარემოს** უწოდებენ. გარემო არის ყოველივე ის, რაც გარს არტყია ორგანიზმებს, უშუალოდ ან პირდაპირ მოქმედებს მათ ცხოველქმედებაზე, განვითარებასა და გამრავლებაზე. გარემო ის არენაა, სადაც მიმდინარეობს ორგანიზმების ევოლუცია, მათი შეგუება და გადაშენება, თავის მხრივ ორგანიზმები ზემოქმედებენ გარემოზე.

მაგრამ ყოველი გარემო როდია სიცოცხლისათვის გამოსადეგი! ზოგან დედამიწაზე ისეთი პირობებია, რომ ორგანიზმები ვერ არსებობენ. სიცოცხლისათვის ვარგისი გარემოს აღსანიშნავად იყენებენ ცნებას „საარსებო გარემო“. იგი ხასიათდება დიდი მრავალფეროვნებით, პერიოდული ცვალებადობით და ორგანიზმზე მუდმივი ზემოქმედებით. ორგანიზმები ეგუებიან საარსებო გარემოს და თავისი ცხოველმოქმედებით მნიშვნელოვნად ცვლიან მას. ასე შეცვალეს მწვანე მცენარეებმა ფოტოსინთეზის გზით დედამიწის ატმოსფეროს შედგენილობა, რითაც ხელი შეუწყვეს აერობების გაჩენას და მათ ევოლუციას.

ყოველი ორგანიზმი თავისთავად რთული ცოცხალი სისტემაა, რომელიც ჩამოყალიბდა ამა თუ იმ გარემოში მასთან მუდმივი ურთიერთქმედების შედეგად. ამიტომ ორგანიზმებისათვის მნიშვნელობა აქვს არა მარტო ფიზიკურ გარემოს – ეკოტოპს, არამედ მათ მიერ შექმნილ გარემოსაც, რასაც ბიოტურს უწოდებენ.

არჩევენ სამ ძირითად ფიზიკურ გარემოს, ესენია: წყალი, ხმელეთი (ანუ აერობიონტების გარემო) და წყალ-ხმელეთი ანუ ინტერსტიციალური გარემო. გარემოს კლასიფიცირება სხვა არაფიზიკური მაჩვენებლებითაც შეიძლება. ასეთი კლასიფიკაციით განასხვავებენ ინტრალურ, ეკზალურ და ბიოცენოტურ გარემოს. პირველი წარმოადგენს ორგანიზმებში მცხოვრები სხვა ორგანიზმების გარემოს (მაგალითად, პარაზიტებისათვის მასპინძლის სხეული); მეორე – ეკზალური ანუ ცენეკულარული არის სხვა ორგანიზმების სხეულზე მცხოვრებ ორგანიზმთა გარემო; მესამეა ცენობიონტების გარემო, ანუ ბიოცენოზის მთელი ცოცხალი კომპონენტების მიერ შექმნილი გარემო. სწორედ ცენობიონტების გარემო არის სიცოცხლის ის არენა, რომელსაც შეისწავლის ეკოლოგია, რადგან პირველი ორი ტიპის გარემო, ფაქტობრივად, ბიოცენოზის ცალკეული ელემენტებით – ორგანიზმებითაა წარმოდგენილი.

ყოველ ორგანიზმს თავისი საარსებო გარემო აქვს, რომელიც სხვა ორგანიზმებისათვის შეიძლება სრულიად გამოუსადეგარი იყოს. მაგალითად, ხმელეთზე მცხოვრებ ორგანიზმთა გარემო მკვეთრად განსხ-

ვაგდება ჰიდრობიონტების გარემოსაგან. მაგრამ თვით ხმელეთზე არსებული ორგანიზმები სხვადასხვა გარემოს არიან შეგუებული. ამიტომ, როდესაც ლაპარაკია საარსებო გარემოზე, ყოველ კონკრეტულ შემთხვევაში მხედველობაში გვაქვს კონკრეტული ორგანიზმი.

ამა თუ იმ ორგანიზმის ცხოვრება საარსებო გარემოში გულისხმობს, რომ აქ არის მისთვის საარსებო პირობები. ეს ორი ცნება არაა იდენტური. საარსებო გარემო შეიცავს სივრცობრივ და არა ფუნქციურ გაგებას; ამ უკანასკნელისათვისაა სწორედ შემოთავაზებული ტერმინი „საარსებო პირობები“. იმის აღსანიშნავად, რომ გარემოში ამა თუ იმ ორგანიზმისათვის ნამდვილად არის საარსებო პირობები, ხშირად იყენებენ ტერმინს „მოქმედი გარემო“.

საარსებო პირობებს უწოდებენ იმ ფაქტორების ერთობლიობას, რომლებიც აუცილებელია ორგანიზმების ცხოველქმედებისათვის. ამ ფაქტორთა გარდა არის სხვა ეკოლოგიური ფაქტორებიც, რომლებიც მოქმედებენ ორგანიზმებზე, მაგრამ მისთვის აუცილებელი არ არიან.

თუ ჩვენ ვიტყვით, რომ თეთრი დათვი არქტიკაში ცხოვრობს, ამით მივუთითებთ მხოლოდ მის კავშირზე არქტიკასთან. ეკოლოგისათვის კი პირველ რიგში არსებითია არა ის, თუ სად ცხოვრობს სახეობა, არამედ ის, თუ რა სჭირდება მას და გარემოს რა ფაქტორებია მისთვის აუცილებელი. ამიტომ „საარსებო პირობები“ გაცილებით უფრო კონკრეტული ცნებაა, ვიდრე „საარსებო გარემო“. საარსებო პირობები, როგორც ამას რუსი ეკოლოგი კაშკაროვი (1938) აღნიშნავდა, ყოველთვის ხანგრძლივი გადარჩენის შედეგია და შეესაბამება სახეობის ეკოლოგიურ მოთხოვნილებებს, რომლებიც გამოუმუშავდა მას ევოლუციის პროცესში. ამრიგად, საარსებო პირობები დაკავშირებულია ამა თუ იმ ეკოლოგიურ ფაქტორთა ინტენსივობასთან და იმ პირობებს გულისხმობს, რომელსაც „მორგებულობა“ ესა თუ ის სახეობა.

ამ ორი ტერმინის („საარსებო გარემო“ და „საარსებო პირობები“) ურთიერთდამოკიდებულება შეიძლება ასე გამოვხატოთ: საარსებო გარემო – ეს არის ტოპური ცნება, რომელიც მიუთითებს იმ სივრცეს, ტერიტორიას, რომელზეც ორგანიზმი პოულობს საარსებო პირობებს.

ორგანიზმები სასიცოცხლო პირობებს პოულობენ სხვა ორგანიზმებშიც და მკვდარ ორგანულ ნივთიერებებშიც. ზოგ შემთხვევაში ორგანიზმები ისეთ პირობებში ბინადრობენ, რომელიც, ერთი შეხედვით, სრულიად უვარგისია სიცოცხლისათვის. მაგალითად, ზოგიერთი ნემატოდა ძმარში ცხოვრობს, ზოგი ბუზის მატლი – ნავთობში და ა.შ.

თუ ორგანიზმი მთელი ონტოგენეზის მანძილზე ერთსა და იმავე გარემოშია, ასეთ გარემოს მუდმივს უწოდებენ, ხოლო თუ იგი კვების ან გამრავლებისათვის სხვა გარემოში გადაინაცვლებს, ასეთი გარემო

დროებითა. ესა თუ ის ორგანიზმი მხოლოდ იმ გარემოში გვხვდება, რომელიც მისთვის „მისაღებია“. შესაბამისად ორგანიზმები სივრცეში იკავებენ ისეთ მონაკვეთებს, რომლებშიც მათთვის ნორმალური საარსებო პირობებია. ამ ადგილებში ორგანიზმები ან ამჟამად ცხოვრობენ, ან შეიძლება ადრე ცხოვრობდნენ. ეს ის მონაკვეთებია, სადაც უნდა მოველოდეთ ამა თუ იმ ორგანიზმების არსებობას. ამ ადგილებს მოცემული სახეობის ადგილსამყოფელს უწოდებენ.

აღსანიშნავია, რომ ზოგჯერ ტერმინ „ადგილსამყოფლის“ საწინააღმდეგო იხმარება ტერმინი „ბიოტოპი“. ეს უკანასკნელი (bios – სიცოცხლე, topos – ადგილი) აღნიშნავს ეკოლოგიურად ერთგვაროვანი ტერიტორიის მონაკვეთს, რომელიც წარმოადგენს ამა თუ იმ სახეობის მცენარისა და ცხოველის არსებობის ადგილს, სხვაგვარად ბიოტოპი არის ბიოგეოცენოზის არაცოცხალი ნაწილი, რომელიც განაპირობებს ორგანიზმების არსებობას მოცემულ ტერიტორიაზე.

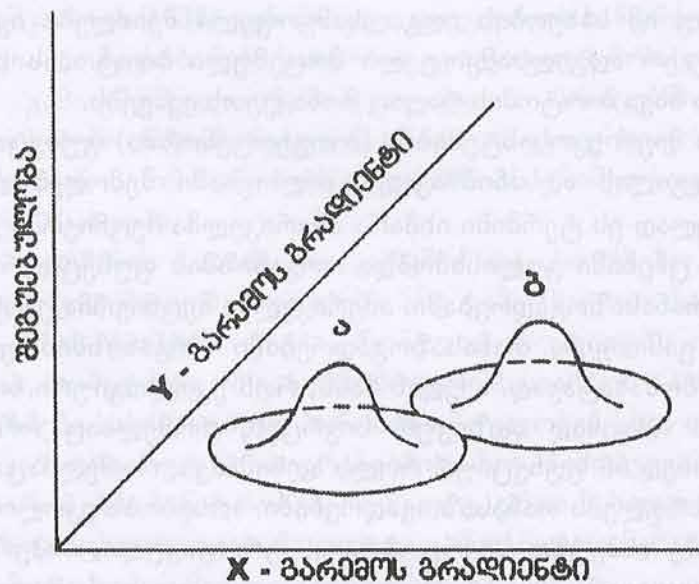
ამერიკელი და ინგლისელი ეკოლოგები ტერმინ „ბიოტოპის“ ნაცვლად ხმარობენ ტერმინს „ადგილსამყოფელი“ (habitat). კაშკაროვი თვლის, რომ ტერმინი „ადგილსამყოფელი“ სახეობის ეკოლოგიურ მახასიათებლებს გამოხატავს და არა სასიცოცხლო არენას, რომელსაც ბიოტოპი წარმოადგენს. უნდა ვიგულისხმოთ, რომ ადგილსამყოფლად ითვლება ბიოტოპის ის ნაწილი, რომელიც სახეობას აძლევს ყველა რესურსს და ქმნის მისთვის აუცილებელ სასიცოცხლო პირობებს. მაგალითად, წინვოვან ტყეში ამა თუ იმ სახეობის ადგილსამყოფელი შეიძლება იყოს წყლის ნაპირი. ზოგჯერ ადგილსამყოფელი მოცემული ბიოტოპის საზღვრებს სცილდება და სხვა ბიოტოპის რაღაც მონაკვეთს იკავებს.

სახეობის მიერ ეკოსისტემებში (ბიოგეოცენოზში) ფუნქციურად დაკავებული ადგილის აღსანიშნავად ეკოლოგიაში შემოღებულია ცნება „ნიში“. პირველად ეს ტერმინი იხმარა ამერიკელმა მეცნიერმა გრინელმა, რომელიც ამ ცნებაში გულისხმობდა ორგანიზმის ფუნქციურ როლს და მის ადგილს თანასაზოგადოებაში. ამერიკელმა მეცნიერმა ელტონმა იგივე ტერმინი გამოიყენა თანასაზოგადოებაში ორგანიზმის ფუნქციური სტატუსის გამოსახატავად. აქედან ჩანს, რომ ეკოლოგიური ნიშის ცნება მოიცავს არა იმდენად ფიზიკურ სივრცეს, რომელსაც ორგანიზმები იკავებენ, არამედ იმ ფუნქციურ როლს აღნიშნავს, რომელსაც ესა თუ ის ორგანიზმი ასრულებს თანასაზოგადოებაში. არსებობს ეკოლოგიური ნიშის რამდენიმე ასპექტი: სივრცობრივი, ტროფიკული, ჰიპერსივრცობრივი. ზოგ მკვლევარს მოაქვს ასეთი ანალოგია: ადგილსამყოფელი არის ორგანიზმის „მისამართი“, ხოლო ეკოლოგიური ნიში ბიოლოგის ენაზე მისი „პროფესიაა“. გერმანელი მეცნიერი კარგი განასხვავებდა „ფუნქციურ ნიშს“ და „ადგილის ნიშს“. ამერიკელმა ეკოლოგმა ჰატჩინსონმა

სიმრავლეების თეორიაზე დაყრდნობით მოახდინა „ნიშის“ პრობლემის ფორმალიზაცია და განსაზღვრა იგი როგორც იმ პირობების მთელი დაი-პაზონი, სადაც ცხოვრობს და მრავლდება ორგანიზმი (ან პოპულაცია). ჰატჩინსონის ნიში არ ეხება ქცევით რეაქციებს.

ტოლერანტობის (გამძლეობის) წესიდან გამომდინარე, ჰატჩინსონმა და მისმა მიმდევრებმა შეიმუშავეს „ნიშის“ განსაზღვრის ფორმალური წესი. თუ ავაგებთ გრაფიკს, რომელიც გვიჩვენებს გარემოს რომელიმე ორი გრადიენტისაგან ტოლერანტობისა და შეგუების დამოკიდებულებას, მივიღებთ ზარისებრ მრუდს (სურ. 1). შეიძლება აიგოს ისეთი გრაფიკი, რომელიც ორი ან რამდენიმე გრადიენტის ცვალებადობის დამოკიდებულებას ერთდროულად ასახავს.

ოპტიმალური პირობების ერთობლიობას, რომლის დროს მოცემულ ორგანიზმს შეუძლია არსებობა და აღწარმოება, ჰატჩინსონმა „ფუნდამენტური ნიში“ უწოდა. ეს უკანასკნელი არის ჰიპოთეზური, წარმოდგენითი ნიში, რომელშიც ორგანიზმი არ აწყდება „მტრებს“, მაგალითად, კონკურენტებსა და მტაცებლებს, და რომელშიც ფიზიკური გარემო ოპტიმალურია. ორგანიზმის არსებობისათვის საჭირო პირობების ფაქტობრივ დიაპაზონს, რომელიც ყოველთვის ნაკლებია ფუნდამენტურ ნიშზე, ან მისი ტოლია, რეალიზებული ნიში ეწოდება. ფუნდამენტურ ნიშს ზოგჯერ პოტენციურ ნიშსაც უწოდებენ, ხოლო რეალიზებულს – ფაქტობრივს.



სურ. 1. ორი ორგანიზმის (ა, ბ) შეგუებულობა x - და y -გარემოს გრადიენტების კოორდინატებში, პიანკას (1981) მიხედვით

ჰატჩინსონი აღნიშნავდა ეკოლოგიური ნიშების გადაფარვის შესაძლებლობას. აქ განიხილება რამდენიმე შემთხვევა: 1) ორი ფუნდამენტური ნიში შეიძლება იყოს იდენტური (ნაკლებად შესაძლებელი ვარიანტი), მაშინ ერთი სახეობა განდევნის მეორეს; 2) ერთი ფუნდამენტური ნიში მთლიანადაა მოთავსებული მეორეში და მაშინ კონკურენციის შედეგები დამოკიდებულია კონკურენტების შესაძლებლობებზე; 3) ორი ფუნდამენტური ნიში მხოლოდ ნაწილობრივ ფარავს ერთმანეთს, მაშინ სივრცის ნაწილს იყენებს ორივე სახეობა, ხოლო ნაწილს მხოლოდ ერთი; 4) ფუნდამენტური ნიშები მხოლოდ ეხებიან ერთმანეთს, მეზობლობენ; 5) თუ ორი ფუნდამენტური ნიში სავსებით გათიშულია და არ გადაიფარება, მაშინ კონკურენცია არ ხდება. ერთ გარემოში მცხოვრები ორგანიზმებისათვის ასეთი მოვლენა ძალიან იშვიათია.

თემა 1. ეკოლოგიური ურთიერთობები და ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე

1.1 ეკოლოგიური ურთიერთობები და ადამიანის გავლენა

ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე ურთიერთობების კონკრეტულ დონეებზე, მაგნიტუდას და ხანგრძლივობას განსაზღვრავს. ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე ურთიერთობების კონკრეტულ დონეებზე, მაგნიტუდას და ხანგრძლივობას განსაზღვრავს. ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე ურთიერთობების კონკრეტულ დონეებზე, მაგნიტუდას და ხანგრძლივობას განსაზღვრავს.

ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე ურთიერთობების კონკრეტულ დონეებზე, მაგნიტუდას და ხანგრძლივობას განსაზღვრავს. ადამიანის გავლენა ეკოლოგიაზე ურთიერთობების კონკრეტულ დონეებზე, მაგნიტუდას და ხანგრძლივობას განსაზღვრავს.

I ნანილი. ორგანიზმთა ეკოლოგია (აუტეკოლოგია)

ორგანიზმებზე გარემო მოქმედებს კლიმატური, ედაფური და ბიო-ტური ფაქტორების სახით, ასეთ ფაქტორებს ეკოლოგიურს უწოდებენ.

ორგანიზმი, თავისი განვითარების ნებისმიერ ფაზაზე, გარემოს ყველა ელემენტის ერთდროულ და ამასთან, უშუალო ან არაპირდაპირ ზემოქმედებას განიცდის. იმისდა მიხედვით, თუ როგორია გარემო ფაქტორთა მოქმედების სპეციფიკა, ორგანიზმთა შეგუებლობა განსხვავებულია. ეს ვლინდება ყველა მახასიათებელში – ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობასა და ფოტოპერიოდულ რეაქციებში, შობადობასა და სიკვდილიანობაში, სიცოცხლის ხანგრძლივობასა და ადაპტურ მოვლენებში. ქვემოთ განხილულია ორგანიზმებზე ეკოლოგიურ ფაქტორთა მოქმედების ძირითადი თავისებურებები.

თავი 1. ეკოლოგიური ფაქტორები და მათი მოქმედება ორგანიზმებზე

1.1 ეკოლოგიურ ფაქტორთა ზოგადი დახასიათება

მოიპოვება თუ არა ესა თუ ის ორგანიზმი კონკრეტულ ადგილზე, მასზე მოქმედ ფაქტორთა ინტენსივობაზეა დამოკიდებული. იმ ფაქტორს, რომლის არსებობა ან მისი შემცირება გარკვეულ დონემდე შეუძლებელს ხდის მოცემული ორგანიზმის სიცოცხლეს, შემზღუდველს უწოდებენ. ასევე შემზღუდველია ფაქტორი, თუ მისი ჭარბი ინტენსივობა ორგანიზმის გამძლეობის ფარგლებს აღემატება.

ცნობილი გერმანელი ქიმიკოსის ლიბიხის მიერ შემოთავაზებული იყო ე.წ „მინიმუმის კანონი“, რომლის მიხედვით ორგანიზმთა ზრდა იმ ელემენტებით ლიმიტირდება, რომელთა კონცენტრაცია მინიმალურია. მაგალითად, ბორი აუცილებელი ელემენტია, მაგრამ ნიადაგში ყოველთვის მცირე რაოდენობითაა. თუ მრავალი წლის მანძილზე ერთ ადგილზე ერთი და იგივე კულტურა მოჰყავთ, ბორის მარაგი გამოილევა, მცენარეთა ზრდა დაბრკოლდება და, მიუხედავად სხვა ელემენტების სიუხვისა, შეიძლება სრულიად შეწყდეს.

შემზღუდველი ფაქტორის ცნება დღევანდელ ეკოლოგიაში გამოიყენება ყველა ეკოლოგიური ფაქტორის მიმართ მათი როგორც ზედა, ისე ქვედა ზღვრის მნიშვნელობის შემთხვევაში. თითოეულ ორგანიზმს აქვს ამა თუ იმ ეკოლოგიური ფაქტორებისადმი გამძლეობის საზღვრები. გამძლეობა (ტოლერანტობა) სხვადასხვა ფაქტორის მიმართ სხვადასხვაა. ამერიკელმა მეცნიერმა შელფორდმა შემოგვთავაზა კანონი, რომელსაც **„გამძლეობის კანონი“** უწოდა.

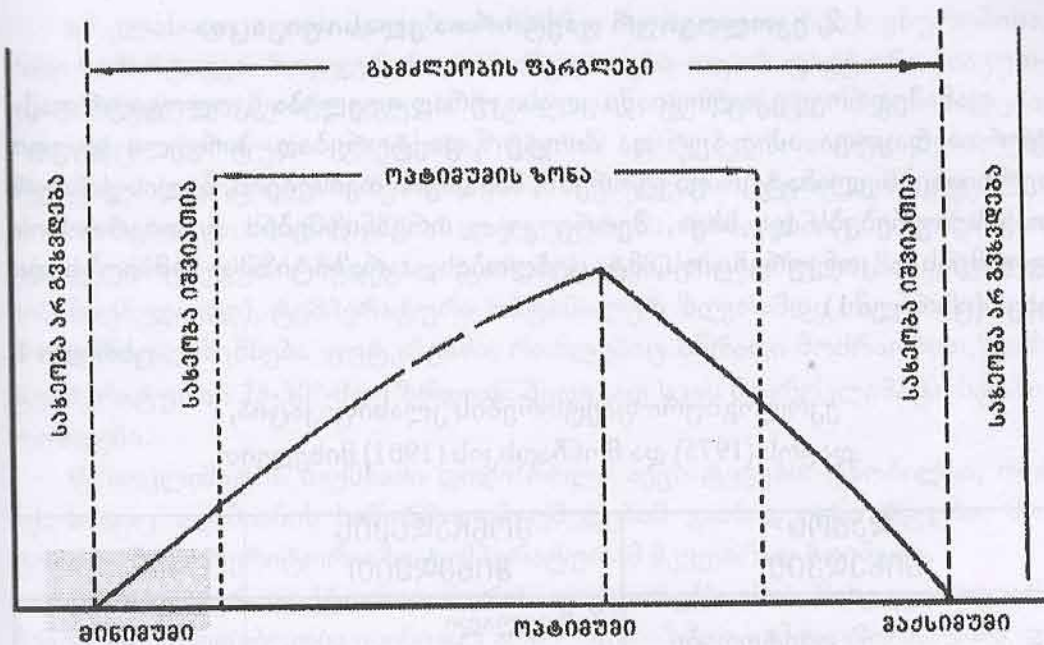
ქიმიის ანალოგიურად, ეკოლოგიაში დამკვიდრდა ვალენტოვნების ცნება. სახეობის ეკოლოგიური ვალენტოვნება არის მისი უნარი, დაიკავოს ესა თუ ის გარემო, რომელიც ეკოლოგიური ფაქტორების ინტენსივობის გარკვეული მერყეობით ხასიათდება. სახეობა, რომელსაც დაბალი ეკოლოგიური ვალენტოვნობა აქვს, ეკოლოგიური ფაქტორების მხოლოდ უმნიშვნელო ვარიაციებს იტანს და მას **სტენოტოპურს** უწოდებენ, ხოლო ფართო ეკოლოგიურ ვალენტოვნებას – **ევროტოპულს**.

ეკოლოგიური ვალენტოვნება შეიძლება იცვლებოდეს ცალკეული სახეობების ინდივიდუალური განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. მაგალითად, ზრდადამთავრებული მუცელფეხიანი მოლუსკი *Littoria neritoides* ზღვის სუბრალიტორალურ ზონაში ცხოვრობს და ყოველდღე უკუქცევის დროს წყლის გარეშე რჩება, ხოლო მისი ლარვა მუდმივად წყალშია და პლანქტონური ცხოვრების ნირით ხასიათდება.

ორგანიზმზე ერთდროულად მრავალი ფაქტორი მოქმედებს. ამ ფაქტორებს შორის არსებობს გარკვეული დამოკიდებულება, რაც ხშირ შემთხვევაში ცვლის გამძლეობის ფარგლებს. ასე მაგალითად, დაბალი ტენიანობის მიმართ გამძლეობა უფრო დიდია, თუ ტემპერატურა ოპტიმალურია.

ქვემოთ მოყვანილ სქემაზე ნაჩვენებია ფაქტორების ზოგადი მოქმედება ორგანიზმებზე (სურ. 2). *ფაქტორების მინიმალური და მაქსიმალური ინტენსივობა* ქმნის სახეობის არსებობის ფარგლებს. მასში შეიძლება გამოვყოთ ოპტიმალური ზონა, რომელშიც ორგანიზმის არსებობისათვის ხელსაყრელი პირობებია. სახეობის გამძლეობის (ტოლერანტობის) საზღვრები სცილდება ამ ზონას. *ოპტიმალურ ზონაში* შეიძლება გამოიყოს ის პირობები, რომლებიც ამა თუ იმ ორგანიზაციისათვის უმჯობესია. მას **„პრეფერენდუმს“** უწოდებენ.

მაკფედინენის მოხდენილი გამოთქმით, პრეფერენდუმი ის პირობებია, რომელსაც ორგანიზმი ამოირჩევდა, მას რომ ამის შესაძლებლობა ჰქონდეს.



სურ. 2. ფაქტორთა ზოგადი მოქმედება ორგანიზმზე, დაუოს (1975) მიხედვით

ეკოლოგიური კვლევის უმნიშვნელოვანესი ამოცანაა არა ორგანიზმზე მოქმედ ფაქტორთა აღრიცხვა, არამედ ისეთი ფაქტორების გამოვლენა, რომლებიც უშუალოდ მოქმედებენ ორგანიზმებზე, პოპულაციებსა და თანასაზოგადოებებზე და განაპირობებენ მათ არსებობას. როგორც ითქვა, თუ რომელიმე სახეობისათვის დამახასიათებელია ამა თუ იმ ფაქტორის მიმართ გამძლეობის უმნიშვნელო საზღვრები, მაშინ იგი შეიძლება ჩაითვალოს *შემზღუდველ* ანუ *მალიმიტირებელ* ფაქტორად. ამავე დროს შედარებით მუდმივად მოქმედი ფაქტორი, რომლის მიმართ სახეობა გამძლეობის ფართო დიაპაზონით ხასიათდება, ვერ შეასრულებს შემზღუდველის როლს. მაგალითად, ნიადაგში, როგორც წესი, ჟანგბადი არ ასრულებს შემზღუდველი ფაქტორის როლს, მაშინ, როდესაც იგი ამ როლს ასრულებს წყალში, რადგან ზოგიერთ წყალსატევში ჟანგბადი მცირე რაოდენობითაა.

შემზღუდველი ფაქტორების პრაქტიკული მნიშვნელობა საკმაოდ დიდია გამოყენებით ეკოლოგიაში, განსაკუთრებით სოფლის მეურნეობის მავნებელთა წინააღმდეგ ბრძოლაში.

1.2. ეკოლოგიურ ფაქტორთა კლასიფიკაცია

თანამედროვე ეკოლოგიაში კლასიკურად ითვლება ეკოლოგიურ ფაქტორთა დაყოფა აბიოტურ და ბიოტურ ფაქტორებად. პირველი ჯგუფი აერთიანებს კლიმატურ ფაქტორებს, ნიადაგის თვისებებს, წყლის ქიმიურ თვისებებებს და სხვა, მეორე კი – ორგანიზმების ურთიერთობის ფორმებს – კონკურენციას, მტაცებლობას, პარაზიტისმს, სიმბიოზს და სხვა (ცხრილი 1).

ცხრილი 1

ეკოლოგიური ფაქტორების კლასიფიკაცია,
დაჟოს (1975) და მონჩადსკის (1961) მიხედვით

| დაჟოს მიხედვით | მონჩადსკის მიხედვით | | |
|---|--|--------------------|--|
| ა. კლიმატური ფაქტორები სინათლე, ტემპერატურა | პირველადი პერიოდული ფაქტორები | აბიოტური ფაქტორები | ფაქტორები, რომლებიც არაა დამოკიდებული სიმჭიდროვეზე |
| შეფარდებითი ტენიანობა, ნალექები, სხვა ფაქტორები | მეორეული პერიოდული ფაქტორები | | |
| ბ. ფიზიკური, არაკლიმატური ფაქტორები, წყლის გარემო | მეორეული პერიოდული ან არაპერიოდული ფაქტორები | | |
| ედაფური ფაქტორები | არაპერიოდული ფაქტორები | ბიოტური ფაქტორები | სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები |
| გ. კვებითი ფაქტორები | ძირითადი მეორეული პერიოდული ფაქტორები | | |
| დ. ბიოტური ფაქტორები შიგასახეობრივი ურთიერთობანი | | | |
| სახეობათაშორისი ურთიერთობანი | არაპერიოდული ფაქტორები | | |

ამ კლასიფიკაციის დადებითი მხარე, მიუხედავად ხელოვნურობისა, მისი სიმარტივეა. ზოგჯერ ძალიან ძნელია ესა თუ ის ფაქტორი მიაკუთვნო პირველ და მეორე ჯგუფს. მაგალითად, ტემპერატურა განიხილება, როგორც აბიოტური ფაქტორი, მაგრამ ამავე დროს იგი შეიძლება შეიცვალოს ცოცხალი ორგანიზმების ზეგავლენით. ჭურჭელში ფქვილის ხოჭოს მატლები ხშირად ქმნიან დაჯგუფებებს, რომლებშიც, ორგანიზმთა ცხოველმოქმედების შედეგად (გარემოს ტემპერატურული მაჩვენებლების მიუხედავად), ტემპერატურა ოპტიმალურ ზღვრამდე იწევს. ასეთივე მოვლენა აღინიშნება ფუტკრებში, რომლებიც სწრაფი მოძრაობით სკაში ტემპერატურას 25-30°-მდე ზრდიან. შედეგად სკის მიკროკლიმატი სტაბილიზდება.

მეზოკლიმატის შექმნაში დიდი როლი აქვს ტყეებს. ცნობილია, რომ იქ, სადაც ადამიანის საწარმოო მოქმედებამ გაანადგურა ტყეები, მოტიტვლებულ ტერიტორიაზე ტემპერატურამ მკვეთრად მოიმატა.

ეკოლოგიურ ფაქტორთა შორის ფაქტორებს იმის მიხედვითაც არჩევენ, დამოკიდებულია ისინი თუ არა ორგანიზმთა სიმჭიდროვეზე. მხედველობაშია ორგანიზმთა სიმჭიდროვე ტერიტორიის ამა თუ იმ მონაკვეთზე. თუ ფაქტორის ზემოქმედება არაა დამოკიდებული ორგანიზმთა სიმჭიდროვეზე, მაშინ მისი პოპულაციის განსაზღვრული პროცენტი იღუპება, მიუხედავად საერთო რიცხოვნობისა. მეორე შემთხვევაში, როდესაც სიმჭიდროვეს ფაქტორის მოქმედებისათვის აქვს მნიშვნელობა, დაღუპულ ინდივიდთა პროცენტი იზრდება სიმჭიდროვის ზრდის პარალელურად. ამრიგად, პირველი ჯგუფის ფაქტორებში ძირითადად უნდა გაერთიანდნენ კლიმატური, ხოლო მეორეში – ე.წ. „ბიოტური ფაქტორები“. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ და დამოუკიდებელ ფაქტორებად დაყოფა ჯერ კიდევ არაა მიღებული ყველა ეკოლოგის მიერ.

ფაქტორების საკმაოდ ორიგინალური კლასიფიკაცია მოგვცა რუსმა მეცნიერმა მონჩადსკიმ (1958, 1961, 1962). მისი აზრით, ეკოლოგიური ფაქტორების რაციონალური კლასიფიკაცია უნდა ითვალისწინებდეს ფაქტორთა ზემოქმედებაზე ორგანიზმების რეაქციის თავისებურებებს.

მონჩადსკის მიხედვით, ადაპტაცია პირველ რიგში ხორციელდება იმ ფაქტორების მიმართ, რომელსაც მკაცრი პერიოდულობა ახასიათებს; მხედველობაშია დღეღამური, სეზონური და წლიური პერიოდულობა. ეს უძველესი ადაპტაციებია, რომელთა გამომწვევ ფაქტორებს მონჩადსკიმ **პირველადი** უწოდა. ამ ფაქტორთა რიცხვს ეკუთვნის ტემპერატურა, განათებულობა, ზღვის მოქცევა და უკუქცევა. განათებულობის სეზონურ ცვლასთანაა დაკავშირებული ფოტოპერიოდული რეაქციები. პირველად პერიოდულ ფაქტორებთანაა დაკავშირებული კლიმატური ზონების არსებობა; ამავე ფაქტორების მოქმედებით განისაზღვრება სახეობათა

გავრცელების საზღვრები. თუ ეს ფაქტორები იცვლება, იცვლება არეალის სიდიდე და ამის შედეგად – რიცხოვნობაც. ორგანიზმების რეაქცია პირველად პერიოდულ ფაქტორებზე ცხოველების ყველა ჯგუფში მსგავსია და არასპეციფიკური.

პირველად პერიოდულ ფაქტორებს წამყვანი მნიშვნელობა აქვთ ყველა ორგანიზმისათვის, გარდა ისეთი საარსებო ზონების ბინადრებისა, როგორცაა *აბისალი* ან *მინისქვეშა* საარსებო გარემო, სადაც ამ ფაქტორების ცვალებადობა უმნიშვნელოა ან სრულად არაა გამოხატული.

მეორეული პერიოდული ფაქტორები პირველადი ფაქტორების შედეგს წარმოადგენს. რაც უფრო მჭიდროა ფაქტორთა კავშირი, მით უფრო რეგულარულია მეორადი ფაქტორების გამოვლენა. მაგალითად, ჰაერის ტენიანობა მეორეულ პერიოდულ ფაქტორებს მიეკუთვნება და იგი მჭიდრო კავშირშია ტემპერატურასთან.

მეორეულ პერიოდული ფაქტორები თავისი წარმოშობით პირველადზე უფრო ახალგაზრდაა. ცოცხალი ორგანიზმების შეგუება ამ ფაქტორების მიმართ არ მოიცავს ხანგრძლივ პერიოდს, ამიტომ მათდამი ადაპტაცია არაა ისეთი მკვეთრი და დახვეწილი, როგორც პირველადი ფაქტორების მიმართ.

არაპერიოდულს მიაკუთვნებენ ისეთ ფაქტორებს, რომლებიც ნორმალურ პირობებში ორგანიზმის ადგილსამყოფელში არ გვხვდება, მაგრამ შეიძლება უეცრად გამოვლინდეს, რის გამოც ორგანიზმები, როგორც წესი, ვერ ასწრებენ მათდამი შეგუებას; ასეთია ქარი, ელჭექი, ხანძარი და სხვა. აქვე უნდა განვიხილოთ ადამიანის ზემოქმედების სხვადასხვა ფორმები, მტაცებლის მოქმედება, პარაზიტებისა და პათოგენური ცხოველების ზეგავლენა, ე.ი. ბიოტური ფაქტორები, ოღონდ ერთი სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედების გამოკლებით. პარაზიტზე მასპინძლის მოქმედება უნდა ჩაითვალოს მეორეულ პერიოდულ ფაქტორად, რადგან მასპინძლის სახით პარაზიტზე მოქმედებს მისთვის ნორმალური გარემო, მასპინძლისათვის კი პარაზიტი (ან პათოგენური აგენტი) აუცილებლობას არ წარმოადგენს. იგი არაპერიოდული ფაქტორია, თუმცა ზოგჯერ მასპინძელი მის მიმართ გარკვეულ ადაპტაციებს გამოიმუშავებს (იმუნიტეტი, საკვების ცვლა პარაზიტებისაგან გასანთავისუფლებლად და ა.შ.). არაპერიოდული ფაქტორების მოქმედება გარკვეულ ტერიტორიაზე ძირითადად ინდივიდთა რიცხვის ცვლაში გამოიხატება. იგი, როგორც წესი, არ ცვლის არეალს, ინდივიდუალური განვითარების ციკლს, სახეობის ბიოლოგიის ძირითად მაჩვენებლებს.

თავი 2. აბიოტური ფაქტორები

აბიოტურ ფაქტორთა რიცხვს, გარდა ე.წ. კლიმატურისა (დედამიწის მიერ მიღებული მზის სხივური ენერგია, ტემპერატურა, შეფარდებით ტენიანობა, ნალექები და ქარი), მიეკუთვნება ისეთი ფაქტორებიც, როგორცაა გრუნტის ან სუბსტრატის თავისებურებანი, გარემოს მოძრაობა (განსაკუთრებით დინებები), წნევა, მარილიანობა, ჟანგბადი, გაზთა ცვლის პირობები და საკვები (მცენარეთათვის).

კლიმატური პირობები ნაწილობრივ დამოკიდებულია თვით ორგანიზმთა სიდიდეზე. მაგალითად, ერთი რეგიონის კლიმატური პირობები ჟირაფისა და ჭიანჭველასათვის მნიშვნელოვნად განსხვავებულია. ამიტომ ეკოლოგიაში განასხვავებენ მაკროკლიმატს (რეგიონალურ კლიმატს), მეზოკლიმატს (ადგილობრივ კლიმატს) და მიკროკლიმატს (ეკოკლიმატს). მაგალითად, აღმოსავლეთ საქართველოში შირაქის ველის კლიმატი შეიძლება ჩაითვალოს მაკროკლიმატად, ხოლო იქვე, რომელიმე ტყიანი მთის კალთის კლიმატი, რომელიც ლოკალურად გამოირჩევა თავისი ზოგი კომპონენტით – მეზოკლიმატად. მიკროკლიმატი არის კლიმატი ორგანიზმის დონეზე. მისი შესწავლა ავლენს გარემოს უშუალო მოქმედებას ორგანიზმზე. მიკროკლიმატის თვისებები დგინდება სპეციალური აპარატურით, რომლის მეშვეობით შეისწავლება ტემპერატურა, ტენიანობა და სხვა ფაქტორები.

ვიდრე ცალკეული ფაქტორის როლს შევეხებოდეთ, ზოგადად განვიხილოთ ამ ფაქტორთა ძირითადი მაჩვენებლები. დედამიწის მიერ მიღებული სხივური ენერგია მზიდან მოდის. მზისგან დედამიწაზე მოემართება სხივთა კონა, რომლის ტალღების სიგრძე მიკრომეტრის მეთაღებთან (მკმ = 10^{-6} მ) რამდენიმე ათას მეტრს აღწევს. მზის ენერგიის ამ ნაკადის ნაწილები არათანაბრად გაივლის ატმოსფეროს. დედამიწის ზედაპირზე ძირითადად მხოლოდ ხილული სინათლე აღწევს (მას მოაქვს ჯამური რადიაციის დაახლოებით 50%). გარდა ამისა, დედამიწის ზედაპირზე მცირე რაოდენობით აღწევს ულტრაიისფერი სხივები (ოზონის შრე შთანთქავს იმ სხივებს, რომელთა ტალღის სიგრძე 2950 ნანომეტრზე (ნმ) ნაკლებია), ინფრანითელი სხივები (დაახლოებით 24,104 ნმ) და აგრეთვე ის რადიოტალღები, რომელთა სიგრძე 10^6 ნმ-ზე მეტია. აქედან მხოლოდ ინფრანითელ და ულტრაიისფერ სხივებს აქვს ბიოლოგიური მნიშვნელობა. რადიაციის ნაწილი ღრუბლებით აირეკლება და დედამიწის ზედაპირს ვერ აღწევს. ინფრანითელი სხივების დაახლოებით 20% წყლის ორთქლის მიერ შთანთქმება და მონაწილეობს ჰაერის გათბობაში. დედამიწის ზედაპირამდე მიღწეული რადიაციის სიდიდე დამოკიდებულია დღის ხანგრძლივობაზე, სხივების დაცემის კუთხესა და ატმოსფეროს გამჭვირვალო-

ბაზე. მიღებული სითბოს რაოდენობა დედამიწის სხვადასხვა განედზე სხვადასხვაგვარია (ცხრილი 2).

ცხრილი 2

რადიაციის სიდიდე სხვადასხვა ზონაში
დაჟოს (1975) მიხედვით

| ზონები | ზაფხულის 4 თვეში კალ/სმ ² | მთელი წლის ბანამავლობაში კალ/სმ ² |
|--------------------------------------|---|--|
| არქტიკული ზონა (80° ჩ.გ.) | 13600 | 16800 |
| ბორეალური ზონა (60° ჩ.გ.) | 30600 | 43600 |
| ზომიერად ცივი ზონა (48-52° ჩ.გ.) | 36500 | 57700 |
| ზომიერად თბილი ზონა (39-45° ჩ.გ.) | 41000 | 82000 |

ცოცხალ არსებათა სასიცოცხლო ციკლი დამოკიდებულია იმ კლიმატურ პირობებზე, რომელშიაც უხდება ცხოვრება ამა თუ იმ ორგანიზმს. სხვადასხვა რეგიონში კლიმატი (ჰავა) სხვადასხვაგვარია. კლიმატი არის გარკვეული ადგილისათვის დამახასიათებელი ამინდის რეჟიმი, რომელიც განპირობებულია მზის რადიაციით, რელიეფის თავისებურებებით, ატმოსფეროს ცირკულაციით, ტემპერატურით, ნალექებით და სხვა.

კლიმატის ეკოლოგიური კლასიფიკაცია ეყრდნობა ორ კარგად შესწავლილ ფაქტორს – ტემპერატურასა და ნალექებს. მათზე დაყრდნობით აიგება ე.წ. კლიმოგრამები, რომლებიც საშუალებას იძლევიან სწრაფად დადგინდეს კლიმატის მსგავსება-განსხვავებანი.

2.1. მზის სხივური ენერჯია

მზის სხივური ენერჯია ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ეკოლოგიური ფაქტორია. მონჩადსკის კლასიფიკაციის მიხედვით, იგი პირველად პერიოდულ ფაქტორთა ჯგუფს მიეკუთვნება. სხივური ენერჯია მონაწილეობს მრავალ ფიზიოლოგიურ მოვლენაში; მათგან უმთავრესია ფოტოსინთეზი, რომლის ინტენსივობა მნიშვნელოვანწილად განაპირობებს ეკოსისტემების პროდუქტიულობას. მზის ენერჯია უშუალო მოქმედებას ახდენს ორგანიზმებში მიმდინარე პროცესებზე.

მზის ენერჯიას, რომელსაც მცენარეები იყენებენ ფოტოსინთეზის პროცესში, ფოტოსინთეზის აქტიურ რადიაციას (ფარ) უწოდებენ. მისი

ტალღების სიგრძეა 0,38 - 0, 71 მკმ. მცენარეთა მიერ სხივები ამ დიაპაზონშიც კი არათანაბრად შთანთქმება. ფარ-ის ფარგლებში შეიძლება გამოიყოს სპექტრის ნაწილები, რომლებიც ფოტოსინთეზის მაღალ და დაბალ აქტივობას განაპირობებენ. ხშირად ეს ნაწილები დამოკიდებულია თვით მცენარეებზე და განპირობებულია მათი პიგმენტების ხასიათით. ფარ-ის სპექტრში შერჩევითად ფუნქციონირებენ ისეთი პიგმენტები, როგორცაა ქლოროფილი, კაროტინოიდები, ფიტოტრიანინი და სხვ. მწვანე პიგმენტები (ქლოროფილები a, b, c, d) ხასიათდება შთანთქმის ორი ძირითადი მაქსიმუმით სპექტრის წითელ და ლურჯ-ისფერ ნაწილებში. ამიტომ სხვადასხვა მცენარე ფარ-ის შთანთქმის განსხვავებული სპექტრული მაჩვენებლებით ხასიათდება. აღმოჩნდა, რომ ფარ-ის მაჩვენებლები ძლიერ ცვალებადია. მაგალითად, პირდაპირ სხივებში, რომლებიც პერპენდიკულარულად ეცემა ფოთლების ზედაპირს, ფოტოსინთეზისათვის აქტიურია მხოლოდ 35%, ხოლო გაფანტულ სხივებში – 70%-მდე. მცენარეებისათვის სხივების თვისობრივი შედგენილობის გარდა დიდი მნიშვნელობა აქვს მათ რაოდენობას, განათების ინტენსივობას. იგი ძლიერ ცვალებადია წლის სხვადასხვა დროს და დამოკიდებულია ადგილის განედზე. რუსეთის ტერიტორიაზე განათებულობა, როგორც წესი, იზრდება ჩრდილო-დასავლეთიდან სამხრეთ-აღმოსავლეთისაკენ. ქალაქებში, ჰაერის დაბინძურებასთან დაკავშირებით, განათებულობა 5-15%-ით დაბალია, ვიდრე ქალაქგარეთ.

სინათლის რეჟიმი მრავალფეროვანია; კარგად განათებული ტერიტორიების გარდა არის ადგილებიც, სადაც სინათლე მინიმალურია. ამასთან დაკავშირებით მცენარეებს გამოუმუშავდათ შეგუებანი, რომლებიც აძლევს მათ საშუალებას იცხოვრონ სხვადასხვა განათების პირობებში. სინათლისადმი დამოკიდებულების მიხედვით მცენარეები სამ ძირითად ჯგუფად იყოფა: 1. სინათლის მოყვარულნი ანუ *ჰელიოფიტები*, რომლებსაც განვითარების ოპტიმუმი აქვთ სრული განათების დროს. ისინი სრულიად ვერ იტანენ, ან ძალიან ცუდად იტანენ დაჩრდილვას; 2. ჩრდილის მოყვარულნი ანუ *სკიოფიტები*, რომელთა განვითარების ოპტიმუმი განათების ისეთ საზღვრებშია, რომელიც სრული განათების 1/10 – 1/3-ს უდრის; 3. ჩრდილის ამტანები. ამ ჯგუფს ძირითადად ის მცენარეები მიეკუთვნება, რომლებიც უკეთ იზრდებიან სრული განათების დროს, მაგრამ შეუძლიათ აიტანონ დაჩრდილვა ზრდა-განვითარების შესამჩნევი შეფერხების გარეშე.

მცენარეებს ახასიათებთ ხილული სინათლისადმი შეგუების ნაირგვარი თავისებურებანი, რომლებიც განაპირობებენ არსებით განსხვავებებს სინათლისა და ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა აგებულებაში. პირველ

რიგში უნდა აღინიშნოს ხილული სინათლისადმი ადაპტაციით გამოწვეული თავისებურებანი ფოთლის არქიტექტონიკაში.

ფოთოლი, როგორც ოპტიკური სისტემა, როგორც უჯრედულ, ისე ქსოვილურ დონეზე უაღრესად რთული და არაერთგვაროვანი სტრუქტურით გამოირჩევა. მცენარისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ფოთლის ე.წ. აზიმუტურ ორიენტაციას. მისი არსი ისაა, რომ რადიაციის მიღება ფოთლის მიერ მნიშვნელოვნად განსხვავებულია მისი ფირფიტის სამხრეთისა და ჩრდილოეთის ორიენტაციის დროს.

სინათლის და ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა ფოთლები განსხვავდება სიდიდით; პირველს უფრო მცირე ზომის ფოთლები აქვს. ჰელიოფიტების ფოთლები ისეა განლაგებული, რომ მათ ნაკლები სინათლე მოხვდეს, თითქოს ისინი „თავს არიდებენ“ ზედმეტ განათებას. ადაპტური ნიშნები გამოხატულია აგრეთვე ფოთლის ანატომიაშიც; მრავალ ჰელიოფიტს ისეთი გლუვი, თითქოსდა ლაქით დაფარული ზედაპირი აქვს, რომ მასზე დაცემული სხივების ნაწილი აირეკლება (მაგნოლია, დაფნა და სხვა). ზოგი ფოთოლი შებუსვილია, ან მკვრივი კუტიკულითაა დაფარული, რაც ამცირებს სხივების შემოქმედებას. ასიმულაციური ქსოვილების აგებულებაც განსხვავებულია. მაგალითად, ჰელიოფიტების ზოგიერთ წარმომადგენელში მესრისებრი ქსოვილი განვითარებულია როგორც ფოთლის ზედა, ისე ქვედა მხარეზე, მეზოფილის უჯრედები კი წვრილია და კომპაქტურადაა განლაგებული.

ჩრდილის მოყვარულ მცენარეთა ფოთლებში მეზოფილი ზოგ შემთხვევაში არ არის დიფერენცირებული მესრისებრ და ღრუბლისებრ პარენქიმად, ზოგჯერ კი ასეთი დიფერენცირება სუსტადაა გამოხატული. უჯრედები მსხვილია, მეზოფილი – ფაშარი, კარგადაა განვითარებული უჯრედშორისების სისტემა, ბაგეები დიდია და მხოლოდ ქვედა ზედაპირზეა განლაგებული.

მნიშვნელოვანი ადაპტური ნიშნებია დადგენილი სხვადასხვა მცენარეთა ფოტოსინთეზის პროცესში, რაც ამ პროცესის ინტენსივობის მნიშვნელოვან მერყეობაში გამოიხატება. ზოგჯერ მცენარე ფოტოსინთეზის უნარს კარგავს და ჰეტეროტროფულ კვებაზეც კი გადადის. ასეთ ფაკულტატური ჰეტეროტროფებად გვევლინება ზოგიერთი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარე, რომელიც ბინადრობს ნიადაგის შედარებით ღრმა შრეებში, მაგრამ ნიადაგის ზედაპირზე მოხვედრისას ფოტოსინთეზის უნარს ამჟღავნებს.

მცენარეები ადაპტირებულია აგრეთვე სინათლის რეჟიმისადმი. ამის ნათელ მაგალითს წარმოადგენს ტყის ბალახოვანი მცენარეები. გაზაფხულზე, როდესაც ხეებზე კვირტები ჯერ კიდევ არ არის გაშლილი, განათება საკმარისია, ხოლო შემდეგ, ფოთლების გაშლასთან ერთად, გა-

ნათება მცირდება; დაბოლოს კვლავ იზრდება, როდესაც ფოთლოვან ტყეებში დამთავრდება ფოთოლცვენა. გაზაფხულზე ხელსაყრელი პირობებია ე.წ. ეფემეროიდებისათვის, რომლებიც მრავალწლიან ბალახოვან მცენარეებს წარმოადგენენ. სულ რამდენიმეკვირიანი ვეგეტაციის შემდეგ ისინი ხანგრძლივი სვენების მდგომარეობაში გადადიან. როგორც კი ტყეში თოვლი დადნება, ისინი იწყებენ აქტიურ ცხოველმყოფელობას და ხეებზე ფოთლების განვითარების პერიოდისათვის უკვე კარგავენ მინისზედა ნაწილებს.

განათების რეჟიმისადმი სეზონური ადაპტაციის მეორე ტიპი დამახასიათებელია ხანგრძლივი ვეგეტაციის ბალახოვანი მცენარეებისათვის. მათი განვითარება იწყება ჯერ კიდევ ტყეების შეფოთვლამდე და მთავრდება გვიან შემოდგომაზე. ამ მცენარეების ფოტოსინთეზური აქტივობა გაზაფხულსა და ადრეულ ზაფხულს ემთხვევა. ამ მოკლე პერიოდში ისინი წარმოქმნიან ორგანული ნივთიერებების ძირითად მასას. ზაფხულში ფოტოსინთეზი დაბალ დონეზე მიმდინარეობს. ეს მცენარეები (მარიამმსხალა, ხარისჩლიქა, ტყის ჩიტისთვალა და სხვ.) ტყეში ყველაზე დაჩრდილულ ადგილებს იკავებენ.

მცენარეებს ახასიათებს ფოტოპერიოდული რეაქციები (ფპრ). მისი არსიც ისაა, რომ მცენარეები დღის ხანგრძლივობის ცვლილებებს ზრდა-განვითარებისა და ცხოველმყოფელობის ინტენსივობის ცვლით პასუხობს. მოვლენები, რომლებიც დღის ხანგრძლივობის ცვლილებათა საპასუხო რეაქციებს წარმოადგენს, **ფოტოპერიოდიზმის** სახელითაა ცნობილი. ფოტოპერიოდიზმის მოვლენა 1920 წელს გარნერმა და ალარედომ აღმოაჩინეს. ისინი მუშაობდნენ თამბაქოს სელექციის დარგში და წააწყდნენ უცნაურ ფაქტს: თამბაქოს ერთ-ერთი ჯიში სათბურში გაზაფხულსა და შემოდგომაზე ყვავილობდა, ხოლო ღია გრუნტის პირობებში – მხოლოდ შემოდგომაზე.

შემდგომში ფოტოპერიოდიზმის შესწავლას დიდი ყურადღება დაეთმო. აღმოჩნდა, რომ ყოველი სახეობისა და ჯიშისათვის დამახასიათებელია თავისი კრიტიკული ფოტოპერიოდი. მცენარეებს აღმოაჩნდათ უნარი, „გაზომონ“ დღის ხანგრძლივობა. ამასთან მცენარეებისათვის მნიშვნელობა აქვს არა მარტო დღის ხანგრძლივობას, არამედ მის სეზონურ ცვალებადობასაც.

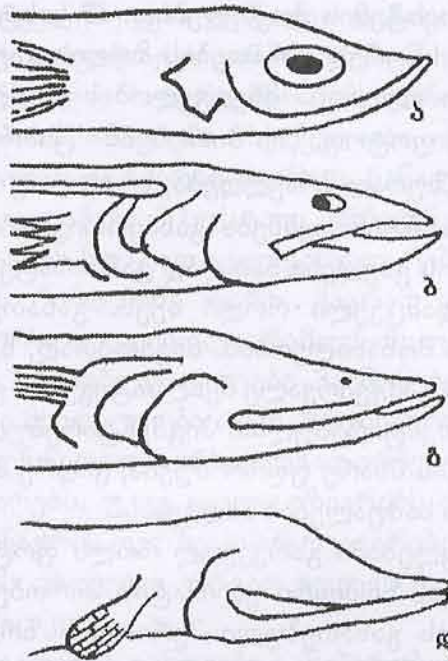
ფოტოპერიოდიზმი გეოგრაფიული მოვლენაა, რადგან განათებული პერიოდის ხანგრძლივობა განპირობებულია განედით. რუსი მეცნიერი მაქსიმოვი და სხვა ავტორები თვლიდნენ, რომ გრძელდღიანი მცენარეები ჩრდილოეთის წარმოშობისაა, ხოლო მოკლედღიანი სამხრეთისა. აგრეთვე ფიქრობენ, რომ მცენარეში მიმდინარე ყველა პროცესი განათების დღე-ღამურ რიტმთანაა დაკავშირებული.

სინათლისადმი მოთხოვნილება მცენარეებს სიცოცხლის მანძილზე ეცვლება. მაგალითად, ხე-მცენარეების აღმონაცენი და ახალგაზრდა მცენარეები ნამდვილი ჩრდილის მოყვარული არიან (ნაძვი, ნეკერჩხალი). განათების ხანგრძლივობა განაპირობებს მცენარეთა დღელამურ და სეზონურ აქტივობას. სასიცოცხლო პროცესების სეზონური რიტმი განპირობებულია დღის თანდათანობითი შემცირებით შემოდგომაზე და ზრდით გაზაფხულზე. ამასთან დაკავშირებით მცენარეებს გამოუმუშავდათ მექანიზმები, რომლებიც რეაგირებენ ფოტოპერიოდზე. ეს მექანიზმები უზრუნველყოფენ განვითარების მრავალ პროცესს, ასრულებენ სეზონური ცვლილებების სიგნალის როლს. შემოდგომაზე, დღის განათებული პერიოდის შემცირებასთან ერთად, წყდება მცენარის ზრდა, იწყება სამარაგო ნივთიერებათა დაგროვების პროცესი და სვენების მდგომარეობაში გადასვლა. ფოტოპერიოდის ზრდა ზამთრის ბოლოს და გაზაფხულის დასაწყისში განაპირობებს ზრდის პროცესების აღდგენას, ყვავილობის ვადებს და განვითარების სტადიების გავლას.

მცენარეებს, რომელთა განვითარებისათვის გრძელი დღეა საჭირო, გრძელდღიანებს უწოდებენ. მათ მიეკუთვნება ჭვავი, ხორბალი, მრავალი სახეობის სამყურა, ვარდკაჭაჭა, ზამბახი, კესანე და მრავალი სხვა. მცენარეებს, რომელთა განვითარება მოკლე დღის პირობებში მიმდინარეობს, მოკლევადიანს უწოდებენ (მატიტელა, ასტინა, ფეტვი, მზესუმზირა, სალბი და სხვა).

მზის ენერგიას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებისათვისაც. ერთი მხრივ, იგი განაპირობებს ენერგეტიკულ პროცესებს ორგანიზმში, მეორე მხრივ, მას დიდი როლი აქვს ცხოველების ცხოველქმედების, ორიენტაციის, ქცევისა და სხეულის აგებულებისთვის.

ხილული სინათლე (ტალღის სიგრძე 0,39-0,77 მკმ) აუცილებელია ყველა ცხოველისათვის, გარდა ტროგლობიონტებისა, ნიადაგისა და ზღვის დიდ სიღრმეში (1500 მ-ზე მეტი) მობინადრე ცხოველებისა. ამ უკანასკნელებს ახასიათებს შეფერილობის შესუსტება ან სრული დაკარგვა. მათ მხედველობა ან სულ არა აქვთ, ან მხედველობის ორგანოები ძლიერ რედუქციას განიცდიან (მაგ. თხუნელა). ღრმა წყლების თევზებში შეიმჩნევა კორელაცია მხედველობის ორგანოების რედუქციის ხარისხსა და ადგილსამყოფლის სიღრმეს შორის (სურ. 3).



სურ. 3. თევზების მხედველობის ორგანოების რედუქცია ადგილსამყოფლის სიღრმესთან კორელაციაში:
 ა, ბ – განვითარებული თვალებით,
 გ, დ – დიდ სიღრმეებზე მცხოვრები თევზები

განათებისადმი დამოკიდებულების მიხედვით ცხოველებს ყოფენ ფოტოფილებად – სინათლის „მოყვარულებად“ და ფოტოფობებად – სინათლის „მოძულეებად“ (ნაკლებად განათებული ადგილსამყოფლის ბინადრებად). ცხოველები, რომლების განათების ფართო სპექტრს არიან შეგუებული, თითქმის ნებისმიერი განათების პირობებში ცხოვრობენ და მათ **ევრიფოტურებს** უწოდებენ. მაგრამ არიან ისეთებიც, რომლებიც განათების ძლიერ ვიწრო დიაპაზონს ეგუებიან; მათ **სტენოფოტურები** ეწოდებათ. ე. წ. „ბინდის“ ცხოველები (თაგვები, მემინდვრიები) პირდაპირ განათებას მხოლოდ 5-30 წუთს უძლებენ, მაგრამ თვით სინათლის მოყვარულებიც კი ნაკლებად უძლებენ მზის პირდაპირი სხივების ხანგრძლივ მოქმედებას, რადგან მათი სხეულის ტემპერატურა სწრაფად მატულობს 50-55°-მდე და ცხოველი შეიძლება დაილუპოს (მაგალითად, ზოგიერთი ხვლიკი).

განათება მოქმედებს ცხოველების ონტოგენეზზე. მაგალითად, გარკვეულ ზღვრამდე განათება აჩქარებს ზღვის ზღარბისა და მრავალი სახეობით მწერის კვერცხის განვითარებას.

გამრავლების დანყება ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში სასქესო ჯირკვლების მომწიფებასთანაა დაკავშირებული, რაც ხორციელდება

რთული ჰორმონული სისტემის მოქმედებით. ამ სისტემის გააქტიურება კი მრავალ ცხოველში სწორედ განათების ზრდის გავლენით ხორციელდება (ეს უკანასკნელი აღიქმება მხედველობის რეცეპტორებით). საინტერესოა, რომ მოკლე ფოტოფაზის პირობებში ციბრუტელა – *Notomata copeus* – პარტენოგენეზურად მრავლდება, ხოლო თუ განათება დღე-ღამეში 14 საათზე მეტია, წარმოიქმნება განაყოფიერების უნარიანი დედლები. ხილული სხივების გავლენა ნათლად გამოიხატება ცხოველთა პიგმენტაციაში, რასაც დამცველი როლი აქვს. განათება განვითარების რეგულაციაშიც იღებს მონაწილეობას. მაგალითად, წყლის ცხოველების კვერცხები, რომლებიც გამჭვირვალე წყალსატევებში ვითარდებიან (თევზები, ამფიბიები), პიგმენტირებულია. პიგმენტირებულია აგრეთვე თევზები, რომელთა ზურგის მხარე უფრო მუქია, ვიდრე მუცლისა, რაც მათ გარემოსთან შეხამების საშუალებას აძლევს.

ცხოველთა გამრავლებაში გარკვეულ როლს ფოტოპერიოდულობაც ასრულებს, მაგალითად, ზომიერი კლიმატის პირობებში ფრინველების გამრავლება დღე-ღამის განათებული პერიოდის ზრდას უკავშირდება. მისი ზრდის სიგნალური მნიშვნელობა მრავალ ცხოველშია გამოხატული, განსაკუთრებით იმ ცხოველებში, რომლებიც ძირითადად გაზაფხულზე იწყებენ გამრავლებას. არსებობს განათების კრიტიკული ზღვარი, რომელიც განათებულობის საშემოდგომო რეჟიმს გამოხატავს. ზომიერი კლიმატის პირობებში უფრო ხშირია ფოტოპერიოდულობის გრძელდღიანი ტიპი. იგი დამახასიათებელია, მაგალითად, თეთრულასათვის და აღმოსავლეთის ნაყოფჯამიასათვის.

განათება მოქმედებს ცხოველთა ქცევებზეც. ცნობილია, რომ ცხოველები ზედმეტ განათებას გაურბიან. ისინი იმალებიან სორობებში, თავს აფარებენ დაჩრდილულ ადგილებს და ა.შ. განათებულობის დღელამური და სეზონური ცვლა განაპირობებს არა მარტო აქტივობის მონაცვლეობას (აქტივობისა და სვენების პერიოდი), არამედ მიგრაციებს, განგურს და სხვა. განათების ინტენსივობისადმი მოთხოვნა, რომელიც ცხოველთა აქტივობას განაპირობებს, სხვადასხვა ცხოველში მნიშვნელოვნადაა განსხვავებული. მაგალითად, კოლოები (*Culicidae*) და მოსკიტები გვარი *Phlebotomus*-დან აქტიური არიან საღამოსა და ღამის საათებში, მინიმალური განათების დროს. მაისის ღრაჭა ფრენას იწყებს საღამოს 9-10 საათზე, ხოლო მარტის ღრაჭა ნახევარი საათის განმავლობაში მზის ჩასვლის შემდეგ; კავკასიური მარმარილოს ღრაჭა ფრენას იწყებს მზის ჩასვლიდან 5-6 წუთის შემდეგ.

ექსპერიმენტში განათების ხელოვნური რეჟიმით შეიძლება შეიცვალოს თუთის, მუხის და ჩინური აბრეშუმმხვევიას მუხლუხოების აქტივობის ნორმალური დღელამური რიტმი.

ცხოველების ცხოველქმედება დიდადაა დამოკიდებული მათ მხედველობაზე, რომელიც კარგად აქვს განვითარებული უხერხემლოთა დიდ ნაწილს და ყველა ხერხემლიანს. ხერხემლიანთა უმრავლესობისათვის დამახასიათებელია ადამიანის მსგავსი მხედველობა. ისინი არჩევენ საგნების ფორმას, რაოდენობას და ხშირად ფერსაც. ნაწილს აქვს მხოლოდ შავ-თეთრი მხედველობა და ამიტომ სუსტად არჩევენ ფორმას. აღმოჩნდა, რომ ძაღლებსა და კატებს სუსტად აქვთ განვითარებული ფერადი ხედვა, ფირაფები აღიქვამენ რამდენიმე ფერს, მაგრამ ერთმანეთში ურევენ შვანეს, ნარინჯისფერსა და ყვითელს. რამდენიმე ფერს არჩევენ აგრეთვე ცხენები, ცხვრები, ღორები და ციყვები. მაიმუნებისა და ფრინველების უმრავლესობას კარგი მხედველობა აქვთ. ზღვის ფრინველები განსაკუთრებით კარგად ხედავენ წითელ ფერს, კარგად არჩევენ ამ ფერს პინგვინებიც. რაც შეეხება ხარებს, უკვე ყველა იზიარებს აზრს, რომ კორიდის დროს ისინი წითელი ნაჭრის ფერზე კი არ რეაგირებენ, არამედ ამ ნაჭრის რბევაზე. ზოგი ღამის ცხოველი კარგად ხედავს ნაკლებად ინტენსიური განათების პირობებშიც კი.

მხედველობა და გარემოს განათება განაპირობებს ცხოველების მიერ საკვების მოპოვებას, თავისი ადგილსამყოფლის შეცნობას, გზის პოვნას და ა.შ. სხვადასხვა განათების პირობებში ერთი და იგივე ცხოველი შეიძლება საკვებს სხვადასხვა ადგილებში პოულობდეს. მაგალითად, მცირე ზომის ფრინველები დღისით საკვებს ტყის სიღრმეში ეძებენ, ხოლო დღისა და საღამოს საათებში – ღია ადგილებში. ასევე იქცევიან კოდალები, წივნივები და სხვა.

სინათლის რეჟიმი განაპირობებს ზოგიერთი ცხოველის გეოგრაფიულ გავრცელებასაც. ზაფხულის თვეებში მაღალი განედების ხანგრძლივი განათება ფრინველთა მრავალფეროვან მოსახლეობას იზიდავს. ისინი ძირითადად შემოდგომაზე გადაინაცვლებენ სამხრეთით, რადგან ჩრდილოეთის განედის მოკლე დღე ვერ უზრუნველყოფს მათ კვებას.

ზოგიერთი ცხოველისათვის დამახასიათებელია დიაპაუზა. მისი მთავარი ფაქტორია ფოტოპერიოდულობა. დიაპაუზა განვითარების ხანგრძლივ შეჩერებაში ან სრულ შეწყვეტაში გამოიხატება. იგი იწყება არახელსაყრელი პირობების დადგომამდე. ფოტოპერიოდულობა ამ შემთხვევაში სიგნალურ როლს ასრულებს. მაგალითად, დადგინდა, რომ პეპლის *Axronicta rumicis* დიაპაუზის შეწყვეტისათვის აფხაზეთის (43° ჩრდ. გან.), ბელგოროდის (50° ჩრდ. გან.), ვიტებსკის (55° ჩრდ. გან.) და პეტერბურგის (60° ჩრდ. გან.) პირობებში საჭიროა დღის სხვადასხვა ხანგრძლივობა, შესაბამისად 14 სთ. 30 წთ., 16 სთ. 30 წთ., 18 სთ. და 19 სთ. ჩრდილო განედის თითოეულ 5°-ზე დიაპაუზიდან გამოსვლისათვის საჭირო დღის ხანგრძლივობა საშუალოდ 1 სთ. 30 წუთით იზრდება. დიაპაუზის ხან-

გრძლივობისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს განათებული და ბნელი პერიოდების კანონზომიერ მონაცვლეობას.

რაც შეეხება ულტრაიისფერ სხივებს, ცნობილია, რომ მათი საშუალებით ორგანიზმში ხდება ვიტამინ D-ს გამომუშავება. ულტრაიისფერ სხივებს აღიქვამს ზოგიერთი მწერი (მაგალითად, ფუტკარი); ამ დიაპაზონის სხივებს მნიშვნელობა აქვთ მათი ორიენტაციისათვის.

2.2. ტემპერატურა

გარემოს ტემპერატურას უდიდესი მნიშვნელობა აქვს ყველა ორგანიზმისათვის. სხვა კლიმატურ ფაქტორებთან ერთად ტემპერატურა განაპირობებს ორგანიზმების ცხოველქმედებას, ზრდა-განვითარებასა და განაწილებას.

ტემპერატურა განსაზღვრავს ქიმიური რეაქციების სიჩქარეს და ამიტომ მკვეთრად მოქმედებს ფიზიოლოგიურ პროცესებზე. მისი გავლენით ნივთიერებათა ცვლის ხასიათი, ცხოველქმედება და განვითარების ტემპი მნიშვნელოვნად იცვლება. ტემპერატურის 10°C -ით მომატებისას ყველა ქიმიური რეაქციის სიჩქარე 2-3-ჯერ იზრდება. ბიოლოგიური ობიექტებისათვის აჩქარების კოეფიციენტი (Q_{10}) მოქმედებს მხოლოდ იმ საზღვრებში, რომელშიც შესაძლებელია აქტიური ცხოველქმედება. განვითარებისა და ცხოველქმედების ზღვრულ ფარგლებს გარეთ ეს მოქმედება წყდება. თუ რეაქციის სიჩქარე იზრდება ორჯერ, მაშინ $Q_{10} = 2$, თუ სამჯერ, $Q_{10} = 3$ და ა.შ. თუ ორგანიზმს შეუძლია გაუძლოს ტემპერატურის ცვლის ფართო დიაპაზონს, მაშინ მნიშვნელოვნად იზრდება მის მიერ ჟანგბადის შთანთქმა (ცხრილი 3).

ცხრილი 3

კოლორადოს ხოჭოს მიერ ჟანგბადის მოხმარების ინტენსივობის ცვლა $7-30^{\circ}\text{C}$ -ზე, მარცხის მიხედვით შმიდტ-ნიელსენიდან (1982)

| ტ ე მ პ ე რ ა ტ უ რ ა | O_2 -ის მოხმარება მკლ/(გ.ს) | ტემპერატურული ინტერვალი | Q_{10} |
|-----------------------|--------------------------------------|-------------------------|----------|
| 7 | 61 | - | - |
| 10 | 81 | 7-10 | 2.57 |
| 15 | 126 | 10-15 | 2.41 |
| 20 | 200 | 15-25 | 2.52 |
| 25 | 290 | 20-25 | 2.10 |
| 30 | 362 | 25-30 | 1.56 |

ორგანიზმების ნორმალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მისი სხეულის მხოლოდ იმ ტემპერატურაზე, რომელზეც ცილები ინარჩუნებენ თავის ფუნქციას და სტრუქტურას. ორგანიზმების ცხოველქმედება, მცირე გამონაკლისის გარდა, შესაძლებელია მხოლოდ მაშინ, თუ სხეულის ტემპერატურა 0°C -დან 50°C -მდეა. მაგრამ გარემოს ტემპერატურა, რომლის დროსაც ორგანიზმებს შეუძლიათ ცხოვრება, მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია. მრავალი მცენარე, უხერხემლო ცხოველი თუ თევზი ცხოვრობს არქტიკულ წყლებში. გარემოს ტემპერატურა ხმელეთზე მნიშვნელოვნად შერყობს. ზოგჯერ მაქსიმალურ და მინიმალურ ტემპერატურებს შორის სხვაობა 80°C -საც კი აღწევს. მაგალითად, ციმბირში ცნობილია ისეთი ორგანიზმები, რომლებიც ცხოვრობენ თბილ წყლებში, რომელთა ტემპერატურა 50°C -ს აღწევს. თუ გარემოს ტემპერატურა გაცდა აქტიური ცხოველქმედების ტემპერატურულ ფარგლებს, ორგანიზმები ამ მოვლენას სხვადასხვაგვარად პასუხობენ: ნაწილი იღუპება, ნაწილმა კი შეიძლება გაუძლოს ტემპერატურის მერყეობას. ამ უკანასკნელთ ტემპერატურის ცვლილებებისადმი *ტოლერანტულ ფორმებს* უწოდებენ.

ექსპერიმენტებით დადგინდა, რომ გამშრალ მდგომარეობაში მცენარის თესლი, მტვერი და სპორები, აგრეთვე ისეთი ცხოველები, როგორცაა ციბრუტელები, ნემატოდები, უმარტივესების ცისტები, უძლებენ დაბალ ტემპერატურას, რომელიც ახლოა აბსოლუტურ ნულთან ($-271, 16^{\circ}\text{C}$ -მდე) და არ კარგავენ აქტიური ცხოველქმედების უნარს.

მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა გაცილებით უფრო ნაკლებადაა გამოხატული. მიუხედავად ამისა, ცნობილია ბაქტერიები, რომელთა სპორები რამდენიმე წუთის განმავლობაში უძლებენ $+150^{\circ}\text{C}$.

არახელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში სასიცოცხლო პროცესები დროებით წყდება და ორგანიზმი გადადის არააქტიურ მდგომარეობაში, რაც *ანაბიოზის* ან *ფარული* სიცოცხლის სახელითაა ცნობილი. ამ მდგომარეობიდან ორგანიზმი გამოდის მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მისი უჯრედებისა და მაკრომოლეკულების სტრუქტურა არ დაირღვა. აქედან ადვილად შეიძლება დავასკვნათ, რომ არახელსაყრელი ტემპერატურისადმი *ტოლერანტობა* დამოკიდებულია იმ რთულ მექანიზმებზე, რომლებიც ორგანიზმს იცავს ამ სტრუქტურების რღვევისაგან.

ტემპერატურულ პირობებს დიდი მნიშვნელობა აქვს მცენარეებისა და ცხოველების არსებობისათვის, ამიტომ ეკოლოგიაში დიდი ყურადღება ექცევა ამა თუ იმ ტერიტორიის უზრუნველყოფას სითბოთი, რაზეც ზოგად წარმოდგენას იძლევა ისეთი კლიმატური მაჩვენებლები, როგორცაა: საშუალო წლიური ტემპერატურა, ტემპერატურის აბსოლუტური მაქსიმუმი და მინიმუმი, ყველაზე თბილი და ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა. დიდი მნიშვნელობა აქვს არა მარტო სითბოს ჯამურ

სიდიდეს, არამედ მის განაწილებას დროში, რადგან მასზეა დამოკიდებული მცენარეთა ვეგეტაციის პერიოდისა და ცხოველთა აქტიური ცხოველქმედების ვადები.

კლიმატოლოგიაში არჩევენ ოთხ თერმულ სარტყელს:

1. ტროპიკული სარტყელი. ამ სარტყელში ტემპერატურა არ ეცემა 0°C -ზე დაბლა (მთიანი ოლქების გარდა). ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა უდრის $15\text{-}20^{\circ}\text{C}$ -ს. ტემპერატურის წლიური ცვლა გათანაბრებულია და ამპლიტუდა არ აღემატება $+5^{\circ}\text{C}$ -ს. სარტყელში მცენარეთა ვეგეტაცია მთელი წლის მანძილზე მიმდინარეობს და ცხოველები მუდმივად აქტიური არიან (გვალვიანი ოლქების გარდა).

2. სუბტროპიკული სარტყელი. ყველაზე ცივი თვის საშუალო ტემპერატურა $+4^{\circ}\text{C}$ -ზე მაღალია, ხოლო ყველაზე თბილისა $+20^{\circ}\text{C}$ -ზე მეტი. მინიმალური ტემპერატურა ეცემა 0°C -ზე დაბლა, მაგრამ არა ყოველწლიურად. შეიძლება იყოს ხანმოკლე ყინვები, მაგრამ ისინი იშვიათად აღწევენ -15°C -ს. თოვლის საფარი მდგრადი არ არის. მცენარეთათვის არსებობს ორი სავეგეტაციო სეზონი – ზაფხულისა და ზამთრის. ცხოველები წლის უმეტეს დროს აქტიურნი არიან.

3. ზომიერი კლიმატის სარტყელი. მცენარეებში კარგადაა გამოხატული ზაფხულის სავეგეტაციო სეზონი და ზამთრის ხანგრძლივი სვენება, ცხოველებს კი ზამთარში ახასიათებთ არააქტიური მდგომარეობა ან ძილქუში. უყინვო პერიოდის ხანგრძლივობა 70-80 დღეა. ზამთარში ხანგრძლივადაა თოვლის მდგრადი საფარი და ყინვები. გაზაფხულსა და შემოდგომაზე ხშირია სუსხი.

4. ცივი სარტყელი. მთელ სავეგეტაციო პერიოდში, რომელიც სულ 1,5-2 თვეს გრძელდება, შესაძლებელია სუსხი. მცენარეული საფარი ღარიბია და ძირითადად ჯუჯა მცენარეებითაა წარმოდგენილი. ცხოველთა სამყარო სპეციფიკურია – ძირითადად გვხვდება დაბალი ტემპერატურებისადმი ადაპტირებული სახეობები.

ტემპერატურისადმი მოთხოვნილების მხრივ ორგანიზმები იყოფიან **პოიკილოთერმულ** ანუ ექტოთერმულ (რომელთაც არ გააჩნიათ სხეულის ტემპერატურის ფიზიოლოგიური რეგულაციის უნარი და მათი ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურის ტოლია) და **ჰომოიოთერმულ** ანუ ენდოთერმულ ორგანიზმებად (რომელთაც აქვთ ტემპერატურის ფიზიოლოგიური რეგულაციის უნარი და, გარემოს ტემპერატურის ცვლილებების მიუხედავად, მათი სხეულის ტემპერატურა მუდმივია). ამ უკანასკნელთ, ჩვეულებრივ, თბილსისხლიანებს უწოდებენ პირველთაგან განსხვავებით, რომლებიც ცივსისხლიანებადაა მიჩნეული.

ა) ტემპერატურის გავლენა მცენარეთა და ცხოველთა ცხოველქმედებასა და განვითარებაზე. მცენარეთა და ცხოველთა განვითარებისათვის ონტოგენეზის პერიოდში საჭიროა სითბოს გარკვეული რაოდენობა, რასაც ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამს უწოდებენ. ეს მიესადაგება პოიკილოთერმულ ორგანიზმებს (ცხოველთა უმრავლესობას – ყველა უხერხემლოსა და ხერხემლიანებიდან თევზებს, ამფიბიებს და ქვეწარმავლებს). მათგან განსხვავებით, ფრინველები და ძუძუმწოვრები მიეკუთვნებიან ე.წ. ჰომოიოთერმულ ორგანიზმებს; თბილსისხლიან ცხოველებს აქვთ სხეულის მუდმივი ტემპერატურა და სითბოს რეგულაციის კარგად განვითარებული მექანიზმი.

ეფექტურს უწოდებენ იმ ტემპერატურას, რომელიც მოცემული ორგანიზმების განვითარების ზღვრულ ტემპერატურას, ანუ ბიოლოგიურ ნულს აღემატება. ეს უკანასკნელი კი ის ტემპერატურაა, რომელზეც განვითარება ჯერ არ მიმდინარეობს. თუ ტემპერატურა ამ ზღვარს გასცილდება, მხოლოდ მაშინ იწყება მცენარისა და ცხოველის განვითარება.

სხვადასხვა ორგანიზმისათვის სხვადასხვა ბიოლოგიური ნულია დასახასიათებელი. იგი დამოკიდებულია ამ ორგანიზმის მემკვიდრულ თვისებებზე და იმ საარსებო პირობებზე, რომელშიც ევოლუციურად ჩამოყალიბდა სახეობა. სიცივის მიმართ გამძლე მცენარეებისათვის ბიოლოგიური ნული დაახლოებით $+5^{\circ}\text{C}$ -ს უდრის, ზომიერი სარტყლის მცენარეებისათვის – $+10^{\circ}\text{C}$ -ს, ხოლო სითბოს მოყვარულთათვის $+15^{\circ}\text{C}$ და მეტსაც. ევროპაში გავრცელებული ბაყაყისათვის (*Rana fusca*) ბიოლოგიური ნული ახლოა 0°C -თან, ხოლო გომბეშოსათვის (*Bufo lentiginosa*) უდრის $+6^{\circ}\text{C}$ -ს.

განვითარების და სიცოცხლის ქვედა ზღვრულ ტემპერატურებს შორის შეიძლება დიდი ინტერვალი იყოს. მაგალითად, ქათმის განაყოფიერებული კვერცხი, რომელიც გასტრულის სტადიაში გადადის, ტემპერატურის $+4^{\circ}\text{C}$ -მდე დაცემას უძლებს. შემდეგ კი ტოლერანტობა უფრო დაბალი ტემპერატურების მიმართ მკვეთრად მცირდება.

ტემპერატურის მომატებასთან ერთად იზრდება პოიკილოთერმული ორგანიზმების განვითარების ტემპი. ორგანიზმებისათვის საჭირო ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამის დადგენას პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან იგი ხშირად განაპირობებს თაობათა რაოდენობას წლისა და სეზონის განმავლობაში. ეს კი როგორც პროგნოზირების, ისე სხვადასხვა მავნებლებთან ბრძოლის ორგანიზაციის საშუალებას იძლევა.

ტემპერატურული პირობების გავლენა თაობათა რაოდენობაზე, ზამთრისა და ზაფხულის სვენებაზე კარგად ჩანს ციამაიას (*Coccinella septempunctata*) მაგალითზე. ეს პროცესი შეისწავლა გერმანელმა მეცნიერმა ბოდენჰეიმერმა სხვადასხვა გეოგრაფიულ წერტილში (ცხრილი 4).

ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამს (X) შემდეგი ფორმულით ადგენენ:

$$X = (T - c) t,$$

სადაც T გარემოს ტემპერატურაა; c – განვითარების ზღვრული ტემპერატურა ანუ ბიოლოგიური ნული; t – იმ საათების ან დღეების რაოდენობა, როდესაც გარემოს ტემპერატურა ზღვრულზე მაღალია.

თუ ვიცით ადგილის ტემპერატურის ცვლა, შეგვიძლია გამოვთვალოთ განვითარების ფაზა ან გენერაციების რაოდენობა. ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამი ხშირად განაპირობებს ამა თუ იმ ორგანიზმის გავრცელებას. თუ ეფექტურ ტემპერატურათა ჯამი მოცემულ რაიონში არ გროვდება, სახეობა ვერ განვითარდა და ვერ მოგვცემს ახალ თაობას.

ბ) მცენარეთა ტემპერატურული ადაპტაციები. მცენარეების სხეულის ტემპერატურა დამოკიდებულია ენერგიის შთანთქმასა და გაცემაზე, რაც პირდაპირ კავშირშია როგორც გარემოს თვისებებთან, ისე თვით მცენარეთა თავისებურებებთან. მათთვის ტემპერატურის რეგულირებაში უპირველესი მნიშვნელობა აქვს ტრანსპირაციას.

ცხრილი 4

ჭიამიას განვითარება სხვადასხვა გეოგრაფიულ ნერტილში, დაჟოს (1975) მიხედვით

| დაკვირვების ადგილი | თ ვ ე ე ბ ი | | | | | | | | | | | |
|--------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| ლონდონი | -- | -- | -- | -- | -- | — | — | — | — | -- | -- | -- |
| ბერლინი | -- | -- | -- | -- | — | — ¹ | — | — | — | -- | -- | -- |
| პარიზი | -- | -- | -- | -- | — | — | — ¹ | — | — | | | |
| ნიცა | -- | -- | -- | -- | — | — ¹ | — | — ² | — | — | -- | -- |
| ნეაპოლი | -- | -- | -- | — | — ¹ | — ² | -- | -- | — ² | — | — | -- |
| ათენი | -- | -- | -- | — ¹ | — | .. | .. | .. | .. | — ¹ | — | |
| ანკარა | -- | -- | -- | — ¹ | — | — | .. | .. | — ¹ | — | -- | -- |
| თელ-ავივი | — | — | — ¹ | — | — ² | — | .. | .. | .. | — ² | — ³ | — |
| კაირო | -- | -- | — | — ¹ | — ² | .. | .. | .. | .. | — ² | — | — |
| ხარტუმი | — ¹ | — ² | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. | .. | — ² |
| ს. პეტერბურგი | -- | -- | -- | -- | -- | — | — | — | -- | -- | -- | -- |
| თბილისი | -- | -- | -- | -- | -- | — | — | — | -- | -- | -- | -- |
| მოსკოვი | -- | -- | -- | -- | — ¹ | .. | | | -- | -- | -- | -- |
| ტაივანი | — | — ¹ | — | — ² | -- | -- | -- | -- | — | — | — ² | — |

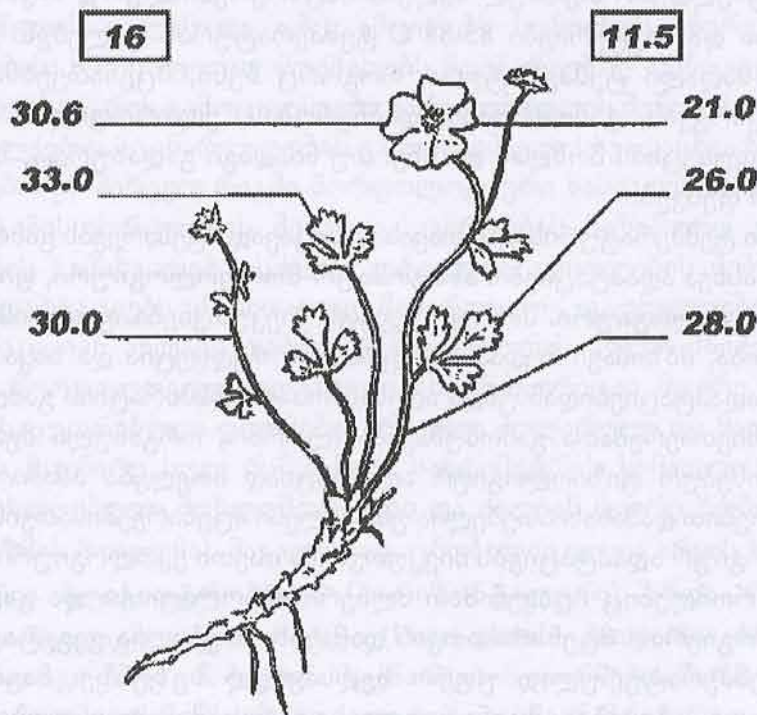
— განვითარება

... ზაფხულის დიაპაუზა

--- ზამთრის დიაპაუზა (ციფრებით აღნიშნულია გენერაციები)

მცენარეთა ტემპერატურა, როგორც წესი, მეტ-ნაკლებად განსხვავდება გარემოს ტემპერატურისაგან. იგი შეიძლება უფრო მაღალიც იყოს გარემოს ტემპერატურაზე. ასეთი შემთხვევა ხშირია ისეთ რეგიონებში, სადაც გარემოს ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და მცენარეებს აქვთ მასიური ორგანოები, ხორკლიანი ღეროები და ფოთლები (მაგალითად, კაკტუსი, რძიანა და სხვ.). მზეზე ძლიერ თბება რბილობის მქონე სხვადასხვა ნაყოფი. მაგალითად, მნიფე პომიდვრისა და საზამთროს ტემპერატურა 10-15°C-ით მაღალია ჰაერის ტემპერატურაზე. გარდა ამისა შეიმჩნევა, რომ ხის ტანის ტემპერატურა სამხრეთით მიმართულ მხარეზე 10-20°C-ით აღემატება ჩრდილოეთით მიმართულ მხარის ტემპერატურას.

აღმოჩნდა, რომ მცენარეებს გარემოზე უფრო მაღალი ტემპერატურა აქვთ ცივ ადგილსამყოფლებშიც, მაგალითად, მთაში. ამას ხელს უწყობს მუქი შეფერილობა ან მცენარეთა სხვა ოპტიკური თვისებები. უარყოფითი ტემპერატურის პირობებში ეს მოვლენა ხელს უწყობს ფოტოსინთეზს (სურ. 4).



სურ. 4. მაღალმთის მცენარის – მარწყვბალახას (*Potentilla gelida*) ტემპერატურა °C (ოთხკუთხედში ჰაერის ტემპერატურა 200 სმ-ზე ნიადაგიდან), ნახუცრიშვილის (1991) მიხედვით

ტემპერატურასთან დამოკიდებულების მიხედვით არჩევენ მცენარეთა რამდენიმე ეკოლოგიურ ჯგუფს. ესენია 1. **თერმოფილური ანუ მეგათერმული** მცენარეები (სითბოს მოყვარულები); მათი ოპტიმუმი მაღალი ტემპერატურების ფარგლებშია; ისინი ცხოვრობენ ტროპიკული და სუბტროპიკული კლიმატის ოლქებში, ხოლო ზომიერი კლიმატის სარტყელში მხოლოდ თბილ ადგილსამყოფლებს ეგუებიან. 2. **კრიოფილები ანუ მიკროთერმული** მცენარეები (სიცივის მოყვარულები); მათთვის ოპტიმალურია დაბალი ტემპერატურა; ცხოვრობენ პოლარულ ოლქებსა და მაღალმთიანეთში. 3. **მეზოფილები** – მცენარეები, რომლებიც გარდამავალ ჯგუფს წარმოქმნიან ზემოაღნიშნულ ორ ჯგუფს შორის, ფართოდ არიან გავრცელებული და ხასიათდებიან ტემპერატურული ადაპტაციების დიდი დიაპაზონით.

ღია ადგილსამყოფლებში, სადაც ძლიერია ინსოლაცია და მაღალი ტემპერატურა, მცენარეთა მიწისზედა ნაწილები შეიძლება 45-60°C-მდე გაცხელდეს. მაგალითად, კლდეზე მობინადრე ლიქენები ზოგჯერ 60-65°C-მდე ცხელდება. თერმულ წყლებში მცხოვრები ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები და ბაქტერიები 85-88°C ტემპერატურას უძლებენ. ექსტრემალურად მაღალი ტემპერატურა, როგორც წესი, მცენარეებში იწვევს წყლის დაკარგვას, გამოშრობას, დამწვრობას, ქლოროფილის დაშლას, სუნთქვის ფუნქციის მოშლას და სხვ. თუ ნიადაგი გადახურდა, ზიანდება ან იღუპება ფესვები.

მაღალი ტემპერატურისაგან თავის დასაცავად მცენარეებს გამოუმუშავდათ სხვადასხვა ადაპტაციები: **ანატომიურ-მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური და ეკოლოგიური**. პირველ ჯგუფს მიეკუთვნება ფოთლის ძლიერი შებუსხვილობა, მბზინავი ზედაპირი, ფოთლის რედუქცია და სხვა. ფიზიოლოგიური ადაპტაციებიდან უნდა აღინიშნოს ტრანსპირაციის გაძლიერება, დამცველ ნივთიერებათა გამომუშავება (ლორწო, ორგანული მჟავები და სხვა). თავისებურ ფიზიოლოგიურ ადაპტაციად ითვლება *ანაბიოზი*, რაც განსაკუთრებით დამახასიათებელია უმდაბლესი მცენარეებისათვის.

ეკოლოგიურ ადაპტაციებს მიეკუთვნება ისეთი ეკოლოგიური ნიშების დაკავება, რომლებიც იცავენ მათ ძლიერი ინსოლაციისა და გადახურებისაგან. ზოგიერთი მცენარისათვის დამახასიათებელია ვეგეტაციის გადანევა ტემპერატურულად უფრო ხელსაყრელ სეზონზე. მაგალითად, უდაბნოსა და სტეპების მცენარეული საფარის შემადგენლობაში არის ისეთი სახეობები, რომლებიც ძალიან ადრე იწყებენ ვეგეტაციას და ასწრებენ მის დამთავრებას ზაფხულის ცხელი დღეების დადგომამდე. ზაფხულის არახელსაყრელი პირობებისათვის ეს მცენარეები უკვე ივითარებენ თესლს (ერთნლიანი ეფემერები) ან მიწისქვეშა ორგანოებს (მრავალწლიანი ეფემერები, ანუ ეფემეროიდები).

ჩრდილოეთ აფრიკაში, ნეგევის უდაბნოში, ლიქენები აქტიურ ცხოველქმედებისათვის იყენებენ დღე-ღამის გრილ პერიოდს: მზის ამოსვლის შემდეგ პირველი საათების განმავლობაში მათ ახასიათებთ აქტიური ფოტოსინთეზი.

მცენარეებს უხდებათ ცხოვრება ძლიერ დაბალი ტემპერატურის პირობებშიც. ანტარქტიდაში, სადაც აღნიშნულია ტემპერატურა -90°C , მცენარეულობა არ არის, მაგრამ იაკუტიაში, სადაც ტემპერატურა -68°C -მდეა, მცენარეული საფარი არსებობს. ზომიერი და არქტიკული კლიმატის, მაღალმთიანი რაიონების პირობებში მცენარეებს რამდენიმე თვის განმავლობაში ძლიერ მკაცრ ტემპერატურულ პირობებში უხდებათ ცხოვრება. უარყოფითი ტემპერატურის პირობებში წყალი იყინება ჯერ უჯრედშორისებში, შემდეგ კი უჯრედებში; ხდება უჯრედის გაუნწყობება და მექანიკური დაზიანება. ამას მოსდევს ცილების კოაგულაცია და ციტოპლაზმის დაშლა. მაშინ, როდესაც ასეთ კატასტროფულ მოვლენებს არა აქვთ ადგილი, სიცივე არ ღუპავს მცენარეს, მაგრამ აფერხებს მასში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს (ზრდა-განვითარებას, ფოტოსინთეზს, წყლის ცვლას და ა.შ.), ამცირებს სუნთქვის ენერგეტიკულ ეფექტურობას; უარყოფითად მოქმედებს მცენარეებზე აგრეთვე ნიადაგის გადაცივებაც, რის გამოც ფესვები კარგავენ წყლის შენოვის უნარს.

ცივი ოლქების მცენარეულობას გამოუმუშავდა სხვადასხვა ხასიათის ადაპტაციები. ეს პირველ რიგში მორფოლოგიური ხასიათის ადაპტაციებია (კვირტების ქერცლების შებუსვა, კვირტების საზამთრო გაფისვა, კორპის შრის გამსხვილება, სქელი კუტიკულა, ფოთლების შებუსვა და ა.შ.). ეს ადაპტაციები ძირითადად მიმართულია გაუნწყობების წინააღმდეგ, რაც თან ახლავს დაბალ ტემპერატურას. დიდი მნიშვნელობა აქვს ისეთ მორფოლოგიურ ადაპტაციებს, როგორცაა მცირე ზომები, ზრდის განსაკუთრებული ფორმები. მრავალი პოლარული და მაღალმთიანი ბიომის მცენარე სულ რამდენიმე სანტიმეტრის სიმაღლისაა, აქვს ძლიერ დაახლოებული მუხლთშორისები და ძალიან მცირე ზომის ფოთლები (ნანიზმის მოვლენა). მაგალითად, ცნობილია ჯუჯა არყის ხე (*Betula nana*). ხშირია **პლაგიოტროპული** (ჰორიზონტალური) ზრდა, როდესაც მცენარეები ნიადაგზე გართხმული (*Pinus pumila*, *Juniperus depressa* და სხვა). ხშირია აგრეთვე ე.წ. ბალიშა მცენარეების ფორმების წარმოქმნაც.

გაცილებით უფრო სრულყოფილია სიცივისაგან მცენარეთა დაცვის ფიზიოლოგიური მექანიზმები. სიცივეგამძლე მცენარეებისათვის დამახასიათებელია უჯრედის წვენის კონცენტრაციის ზრდა (ძირითადად ხსნადი ნახშირწყლების ხარჯზე) გარემოს ტემპერატურის თანდათანობითი დაცემის დროს. სახამებლის ხსნად შაქრად გადაქცევის გზით ამ მცენარეებს შეუძლიათ გაუძლონ გაცივებას იმ ტემპერატურამდე, რო-

მელიც უჯრედის წვენის გაყინვის წერტილზე დაბალია (ყინულის წარმოქმნის გარეშე). ზოგი მცენარე სიცოცხლისუნარიანობას გაყინულ მდგომარეობაშიც კი ინარჩუნებს. მაგალითად, უუნჯრუკი, არქტიკული პირშუშხა შემოდგომაზე ყვავილობის ფაზაში იყინებიან და გალღობის შემდეგ, გაზაფხულზე, კვლავ აგრძელებენ ყვავილობას. ცდით დადასტურდა, რომ ლიქენი კლადონია ორ წელზე მეტი ხნით გაყინვის შემდეგ (-15°C -ზე) მაინც სიცოცხლისუნარიანი აღმოჩნდა.

არახელსაყრელი დაბალი ტემპერატურების პირობებში ფოტოსინთეზის ტემპერატურული ზღვარი დაბალი აქვთ ისეთ მცენარეებს, როგორცაა წინვიანები, ალპური და ანტარქტული ლიქენები. არახელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში არსებობისას დიდ მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე სუნთქვის დონის შენარჩუნებას. პამირის მცენარეებს საკმაოდ მაღალი დონის სუნთქვა აქვთ -6°C -დან -10°C -მდე. ასეთი პირობებისადმი ადაპტაციის ერთ-ერთი გამოვლინებაა მოკლე სავეგეტაციო პერიოდი, რაზეც ზემოთ ითქვა.

სიცივეგამძლეობის ერთ-ერთი ყველაზე კარგი მაგალითია ე.წ. „კრიოპლანქტონი“. ეს წყალმცენარეები თოვლის ზედა შრეებში ცხოვრობენ და მასობრივი გამრავლების დროს ფერს უცვლიან თოვლს („წითელი თოვლი“, „მწვანე თოვლი“ და სხვა). ისინი აქტიურად ვითარდებიან 0°C -ზე, მაგრამ უძლებენ ძლიერ დაბალ ტემპერატურასაც (-60°C -მდე).

ძალიან სუსტი სიცივეგამძლეობა აქვთ ტროპიკულ და სუბტროპიკულ მცენარეებს, ხოლო თერმოფილური ობის სოკოები (*Mucor*, *Anixia*) ცუდად უძლებენ $+15^{\circ}\text{C}$, $+17^{\circ}\text{C}$ -საც კი.

სეზონურ ადაპტაციებს მიეკუთვნება აქტიური და სვენების პერიოდის ცვლა, დაზამთრება თესლის სტადიაზე, მზადება დაზამთრებისათვის. ეს უკანასკნელი გამოიხატება წყლის შემცველობის მკვეთრი დაქვეითებით, ფოთოლცვენით, ჟანგვა-აღდგენის პროცესების მკვეთრი შემცირებით და ა.შ. დადგენილია, რომ ხე-მცენარეების ტოტები ზამთრის სვენების პერიოდში მოკლე დროის მანძილზე -200°C -საც კი უძლებენ. სვენებარე თესლი და სპორა უძლებენ -197°C -ს.

ზამთრის პერიოდში მრავალი მცენარისათვის დამახასიათებელია ღრმა სვენება, საიდანაც მცენარის გამოყვანა ძალიან ძნელი ან სრულიად შეუძლებელია.

ზოგი მრავალწლიანი ბალახოვანი მცენარე შემოდგომა-ზამთრის პერიოდში „იძულებით“ სვენებაშია, რაც იმით მტკიცდება, რომ სითბოში ასეთი მცენარეები შემოდგომაზეც აგრძელებენ განვითარებას.

სვენებისათვის მცენარეები წინასწარ ემზადებიან, რაც გამოიხატება იმ ადაპტაციებში, რომელთა შესახებ ზემოთ ითქვა. სიგნალური მნიშვნელობა ამ შემთხვევაში, როგორც ვიცით, აქვს შემოდგომაზე განათე-

ბული პერიოდის შემცირებას. მაგრამ სვენების პერიოდისათვის განსაკუთრებით დამახასიათებელია გარემოს ტემპერატურის დაცემა, რაც ასეთსავე დიდ როლს ასრულებს ციკლის ნორმალურ მსვლელობაში. აღმოჩნდა, რომ სვენებიდან გამოსვლისათვის საჭიროა ცივი და თბილი პერიოდების მონაცვლეობა. ასეთ მოვლენას, ფოტოპერიოდიზმის ანალოგიურად, სეზონურ თერმოპერიოდიზმს უწოდებენ

ვ) ცხოველთა ტემპერატურული ადაპტაციები. როგორც ითქვა, ცხოველთა აქტიური ცხოვრება შესაძლებელია ტემპერატურის მხოლოდ ვიწრო დიაპაზონში – 0°C -დან დაახლოებით $+50^{\circ}\text{C}$ -მდე. ცხოველთა ზრდა-განვითარებისათვის ხელსაყრელი ტემპერატურაა ოკეანეებსა და ზღვებში და ხმელეთის უდიდეს ნაწილში (თუნდაც წლის რომელიმე მონაკვეთში მაინც). მრავალი თევზი და უხერხემლოთა დიდი ნაწილი ცხოვრობს არქტიკულ წყლებში, სადაც მთელი წლის მანძილზე ტემპერატურა თითქმის უცვლელია და უდრის დაახლოებით $-1,8^{\circ}\text{C}$ -ს. მეორე უკიდურესობას წარმოადგენს ცხოველები, რომლებიც ცხელ წყლებში, დაახლოებით 50°C პირობებში ბინადრობენ. მაგრამ გადარჩენა და სიცოცხლის უნარის შენარჩუნება ხდება აღნიშნული დიაპაზონის გარეთაც. ექსპერიმენტის პირობებში ცხოველებს შეუძლიათ გაუძლონ თხევადი ჰაერის ტემპერატურას (დაახლოებით -190°C) და თხიერი ჰელიუმის ტემპერატურასაც კი (-269°C). მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა კი ნაკლებადაა გამოიმუშავებული.

პოიკილოთერმული (ექტოთერმული) ცხოველები

პოიკილოთერმულ ცხოველთა უმრავლესობის სხეულის ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურას უახლოვდება. როგორც ითქვა, ასეთ ცხოველებს ცივისსხლიანებს უწოდებენ. ეს იმას არ ნიშნავს, რომ ცხოველები აუცილებლად ცივი არიან. ტროპიკულ თევზებს, უდაბნოში მცხოვრებ ხვლიკებს და მზეზე მყოფ მწერებს სხეულის ტემპერატურა შეიძლება ძუძუმწოვრებზე ნაკლები არ ჰქონდეს. სიტყვა პოიკილოთერმული ბერძნულიდან წარმოდგა. „პოიკილოს“ ნიშნავს ცვალებადს და იმაზე მიუთითებს, რომ ამ ცხოველთა ტემპერატურა იცვლება გარემოს ტემპერატურასთან ერთად. მაგრამ რა ვუნოდოთ იმ თევზებს, რომლებიც ისეთ ღრმა წყლებში ბინადრობენ, სადაც ტემპერატურა მუდმივია და ასევე მუდმივია ცხოველის ტემპერატურა. ცხადია, ამ შემთხვევაში სიტყვა „ცვალებადი“ არ იქნება სამართლიანი. ამრიგად, უფრო სწორია სიტყვა პოიკილოთერმული გამოვიყენოთ იმ ცხოველების მიმართ, რომელთაც არა აქვთ სითბოს რეგულაციის კარგად განვითარებული მექანიზმები.

როგორც მაღალი, ისე დაბალი ტემპერატურებისადმი ტოლერანტობის განხილვის დროს უნდა გავარჩიოთ ტემპერატურა, რომელსაც ცხოველი გაუძლებს და გადარჩება და ტემპერატურა, რომელზეც მას შეუძ-

ლია გაიაროს მთელი სასიცოცხლო ციკლი. ბუზი *Polypedium*-ის მატლები გაუწყლოებულ, მშრალ მდგომარეობაში 1 წუთის განმავლობაში უძლებენ $+102^{\circ}\text{C}$ -ს და არ კარგავენ ნორმალური მეტაბოლიზმის უნარს. ნებისმიერი ცხოველისათვის დამახასიათებელია ლეტალური ტემპერატურა, რომლის დროსაც ინდივიდების 50% იღუპება (მას ხშირად ასე აღნიშნავენ – LT_{50}).

მაღალი ტემპერატურისადმი ცხოველების ტოლერანტობა დამოკიდებულია მათ ადგილსამყოფელზე. ეს კორელაცია კარგადაა გამოხატული ლიტორალური ზონის მუცელფეხიან მოლოსკებში, თევზებს შორის კი მაღალი ტემპერატურისადმი გამძლეობა ყველაზე კარგად თბილი წყლის ბინადართ აქვთ გამოხატული.

ამრიგად, ცალკეულ ცხოველთა თერმული მაქსიმუმები განსაზღვრულ გარემოში მათი ევოლუციის დაღს ატარებს. ზღვის უხერხემლოების უმრავლესობა სხეულის გათბობას უძლებს მხოლოდ $30-32^{\circ}\text{C}$ -მდე, იშვიათად 38°C -მდე (აქტინიები). მტკნარი წყლის ცხოველების გამძლეობა უფრო მაღალია, იგი $41-44^{\circ}\text{C}$ -ს აღწევს (ტბორულა, მწვანე ბაყაყი). *Ephidridae*-ს ოჯახის ბუზების მატლები ცოცხალი რჩებიან მაშინაც, როდესაც წყლის ტემპერატურა აღწევს $55-65^{\circ}\text{C}$ -ს. კალიფორნიის ცხელ წყლებში ცხოვრობს პატარა თევზი *Cyprinidom macularis*, რომელიც უძლებს 52°C და უფრო მაღალ ტემპერატურასაც კი. ასეთ ტემპერატურაზე მუდმივი ცხოვრება თითქმის შეუძლებელია. ხმელეთის უხერხემლოები უფრო გამძლენი არიან, ვიდრე ჰიდრობიონტები; ცნობილია ხოჭოები, პეპლის მუხლუხოები, რომლებიც საკმაოდ დიდხანს არსებობენ $40-45^{\circ}\text{C}$ -ის პირობებში.

არანაკლებ მნიშვნელოვანია ცხოველებისათვის დაბალი ტემპერატურა. მართალია, ზოგი ცხოველი გაყინვასაც კი უძლებს, მაგრამ უმრავლესობისათვის გაყინვა მომაკვდინებელია. არიან ისეთი ცხოველები, მაგალითად, აკვარიუმის თევზები, რომლებიც შეიძლება პირველსავე გრილ ღამეს დაიღუპონ: თევზი გუპია ვერ უძლებს ტემპერატურის დაცემას 10°C -მდეც კი.

სიცოცხლე გამძლეობა მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული სახეობის საარსებო პირობებზე და ცხოვრების ნირზე. უმარტივესების უმრავლესობა უძლებს გაცივებას -15°C -მდე. *Paramecium caudatum*-ისათვის შემჩნეული იყო წამნამების მოძრაობა -12°C -ზე. ციბრუტელები მშრალ მდგომარეობაში უძლებენ -60°C , ხმელეთის მოლუსკები კი -8°C . ეს უნარი მათ ეცვლებათ სეზონის მიხედვით და გამძლეობის მაქსიმუმი ზამთარზე მოდის.

როგორ ხდება გადაცივება? თუ წყალს ან რაიმე ხსნარს გავაცივებთ გაყინვის წერტილზე დაბლა, ეს არ გამოიწვევს აუცილებლად ყინულის კრისტალების წარმოქმნას; სუფთა წყალი შეიძლება გავაცივოთ 0°C -ზე დაბლა ყინულის წარმოქმნის გარეშე. დიდი მნიშვნელობა აქვს ყინულის

ნარმოქმნის ცენტრების არსებობას. თუ არ არის უცხო სხეულაკები, სუფთა წყალი შეიძლება გავაცივოთ -20°C -მდე, განსაკუთრებული სიფრთხილით კი -40°C -მდეც კი. როგორც კი წარმოიქმნება ყინულის პირველი კრისტალი, მთელი სითხის გაყინვა ძალიან სწრაფად მიდის.

დაკვირვებებმა ცხადყო, რომ ქვეწარმავლები და ზოგი სხვა ხერხემლიანი ცხოველი, რომელთა სითხის გაყინვის ტემპერატურა უდრის $-0,6^{\circ}\text{C}$, უძლებენ გადაცივებას -8°C -მდე და არ იყინებიან. ზოგიერთი მწერი, მაგალითად, კოლო *Chironomus*-ის მატლები ყოველგვარი ზიანის გარეშე იტანენ მრავალჯერად გაყინვას -25°C -მდე. ორგანიზმში არსებული წყლის გაყინვას უძლებენ წყლის უკუქცევის დროს ლიტორალზე დარჩენილი ცხოველები.

მწერების სხეულში ზამთრის პირას ხშირად მნიშვნელოვნად იზრდება გლიცერინის კონცენტრაცია. მაგალითად, პარაზიტულ კრაზანას (*Bracon cepi*) სხეულში ზამთრისათვის გლიცერინის კონცენტრაცია აღწევს 5 მოლს 1 კგ წყალზე (დაახლოებით 30%-ს). ამიტომ მისი ჰემოლიმფის გაყინვის ტემპერატურა ეცემა $-17,5^{\circ}\text{C}$ -მდე.

ანტარქტულ თევზებში ზამთრის დადგომისათვის გაყინვის წერტილი ეცემა, რაც დამოკიდებულია სპეციალურ ნივთიერებებზე, რომლებიც ანტიფრიზის როლს ასრულებენ. თევზ *Traematomus*-ის სისხლში აღმოჩნდა ანტიფრიზი, რომლის შემადგენლობაში შედის გლიკოპროტეინი სამი ფორმით. მათი მოლეკულური წონაა შესაბამისად 10500, 17000 და 21500. დაბალ კონცენტრაციებში (6 გრ/ლ) ეს გლიკოპროტეინი მეტად ეფექტურად (დაახლოებით 200-500-ჯერ და მეტად) ენიშნაღმდეგება ყინულის წარმოქმნას, ვიდრე NaCl. იგი მთლიანად შედგება ორი ამინომჟავის – ალანინის (23%) და ტრეონინის (16%) – განმეორებად სუბერთეულებისაგან და ტრეონინთან მიერთებულ დისაქარიდისაგან (შმიდტ-ნიელსენი, 1982).

პოიკილოთერმულ ცხოველებს ნაწილობრივ მაინც შეუძლიათ სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ქცევის ცვლის მეშვეობით. უდაბნოს ქვეწარმავლებს ახასიათებთ აქტივობის მკაცრი დღელამური რეჟიმი, რომელიც საშუალებას აძლევს მათ გაუძლონ უდაბნოსათვის დამახასიათებელ მკვეთრ ტემპერატურულ ცვლილებებს. უდაბნოში ხვლიკები ღამით თავს აფარებენ ნაპრალებს, ხვრელებს ან ქვების ქვეშ იმალებიან, ხოლო მზის ამოსვლის შემდეგ ისინი თანდათანობით თბებიან და მზეზე გამოსვლას ახერხებენ. ამ დროს მათი სხეულის ტემპერატურა $+37^{\circ}\text{C}$ აღწევს, ე.ი. ჰომოიოთერმული ცხოველის ტემპერატურას უტოლდება. ხვლიკი იწყებს აქტიურ ცხოვრებას. შუადღისათვის იგი იმალება, რათა არ გადახურდეს; დღის მეორე ნახევარში კვლავ გამოდის, მაგრამ ცდილობს, მხოლოდ სხეულის ნაწილს ეცემოდეს მზის სხივები. დღის ბოლოს იგი კვლავ ნაპრალებს მიაშურებს (ცხრილი 5).

ხვლიკის რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე,
ბეტსონის (1972) მიხედვით

| | |
|----|------------------------------------|
| 50 | |
| 40 | თუ მზე მოხვდა, იღუპება |
| 30 | იმალება ჩრდილში |
| 20 | თბება მზეზე, გამოდის თავშესაფრიდან |
| 10 | |
| 0 | შეშდება |

ტემპერატურული ადაპტაციების მიხედვით პოიკილოთერმული ცხოველები რამდენიმე ჯგუფად იყოფა: 1) **სტენოთერმული თერმოფილები** – სითბოს მოყვარული სახეობები; ასეთებს მიეკუთვნება მაგალითად, კიბოსნაირი *Thermosbaena mirabilis*, რომელიც თბილ წყლებში $+45, +48^{\circ}\text{C}$ -ს პირობებში ცხოვრობს და იღუპება, თუ ტემპერატურა $+30^{\circ}\text{C}$ -მდე დაეცა; 2) **ევრითერმული სახეობები** – ისინი ტემპერატურის დიდ დიაპაზონში ცხოვრობენ. მაგალითად, მუცელფეხიანი მოლუსკი *Hydrobia aponensis* უძლებს ტემპერატურის -1°C -დან $+60^{\circ}\text{C}$ -მდე. ჯავშნიან ტკიპებში მრავალია ისეთი, რომელიც უძლებს $+60^{\circ}\text{C}$ და ლამის ტემპერატურას დაახლოებით 0°C -მდე. 3) **სტენოთერმული** – სიცივის გამძლე სახეობები, რომლებიც აქტიური არიან 0°C -დან -10°C -მდე (კოლემბოლები). ბორეალური ალპური სახეობები, მაგალითად, ციმბირის კალია (*Aeropus sibiricus*) არჩევს ივლისში საშუალო ტემპერატურას $7-14^{\circ}\text{C}$ -ის ფარგლებში.

ჰომოიოთერმული (ენდოთერმული) ცხოველები

თერმორეგულაცია ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში იმდენად ეფექტურია, რომ სხეულის ტემპერატურის მერყეობა თითქმის მთელი სიცოცხლის განმავლობაში არ აღემატება რამდენიმე გრადუსს. ეს თერმორეგულაციის შინაგანი მექანიზმების შედეგია, რაც განასხვავებს მათ პოიკილოთერმული ცხოველებისაგან.

ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების თერმორეგულაციის სისტემა აერთიანებს რეცეპტორებს, ეფექტორებს და ჰიპოთალამუსში არსებულ უაღრესად მგრძნობიარე რეგულატორულ ცენტრს. იგი აკონტროლებს სისხლის ტემპერატურას, რომელიც ასახავს იმ ორგანოთა ტემპერატურას, რომელშიც მიედინება სისხლი.

ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ჰომოიოთერმია გარემოსთან რთული ურთიერთობის ფორმაა. ჰომოთერმიის დროს სხეულის მაღალი ტემპერატურის შენარჩუნების გზით უზრუნველყოფილია ნივთიერებათა

ცვლის მაღალი დონე. ეს არ ნიშნავს იმას, რომ სხეულის ტემპერატურა საფრთხილოდ უცვლელია. მისი დღეღამური მერყეობა ფრინველებში შეიძლება აღწევდეს 2-3°C, ხოლო ძუძუმწოვრებში 1-2°C. ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სხეულის საშუალო ტემპერატურა განსხვავებულია (ცხრილი 6). ყველაზე მაღალი საშუალო და ლეტალური ტემპერატურა ახასიათებს ბელურასნაირთა წარმომადგენლებს.

არქტიკის პირობებში, უძლიერესი ყინვის დროსაც კი (-80°C-მდე), ძუძუმწოვრების ტემპერატურა მათთვის დამახასიათებელ საშუალო ფარგლებში რჩება. ამრიგად, ჰომოთერმიის დროს ორგანიზმი გარემოს ტემპერატურის მერყეობაზე ნაკლებადაა დამოკიდებული. ეს განპირობებულია მოძრაობის ორგანოების, სისხლის მიმოქცევის სისტემის, საფარველის და ცხიმოვანი ქსოვილის კარგი განვითარებით. ჰომოიოთერმულ ცხოველებს ახასიათებთ მეტაბოლიზმის მაღალი ინტენსივობა. აღმოჩნდა, რომ ჟანგბადის გამოყენება დამოკიდებულია ცხოველის სხეულის სიდიდეზე. დაახლოებით ასი წლის წინ გერმანელი ფიზიოლოგი მაქს რუბნერი სწავლობდა სხვადასხვა სიდიდის ძაღლების მეტაბოლიზმის ინტენსივობას. მან დაადგინა, რომ სხეულის წონის ერთეულზე მეტაბოლიზმის ინტენსივობა მცირე ზომის ძაღლებში უფრო მაღალია, ვიდრე ინდივიდებში. რუბნერმა გამოთქვა აზრი, რომ ეს განპირობებულია მცირე ზომის ცხოველების სხეულის ზედაპირის შედარებითი სიდიდით. ეს შეფარდება მათ უფრო მეტი აქვთ, ვიდრე დიდი ზომის ძაღლებს. ეს დასკვნა დღეს ცნობილია **რუბნერის** წესის სახელით.

ცხრილი 6

სხვადასხვა ძუძუმწოვრებისა და ფრინველის სხეულის საშუალო და ლეტალური ტემპერატურა, შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

| ცხოველის დასახელება | სხეულის ნორმალური ტემპერატურა | სხეულის ლეტალური ტემპერატურა |
|----------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| ერთგასავლიანები (ექიდნა) | 30-31 | 37 |
| ჩანთოსნები | 35-36 | 40-41 |
| მწერიჭამია (ზღარბი) | 34-36 | 41 |
| ადამიანი | 37 | 43 |
| უმაღლესი ძუძუმწოვრები | 6-38 | 42-44 |
| ფრინველები (კივი) | | — |
| ფრინველები (ბელურასნაირთა გარდა) | 39 — | 46 |
| ფრინველები (ბელურასნაირები) | 40-41 | 47 |

არახელსაყრელი ტემპერატურისადმი შეგუება მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ და ეთოლოგიურ ადაპტაციებში გამოიხატება. ეკოლოგიაში ცნობილია რამდენიმე „ეკოლოგიური წესი“, რომელიც მორფოლოგიურ ადაპტაციებზე მიუთითებს. სახელდობრ, ბერგმანის წესის მიხედვით, ცივ კლიმატურ პირობებში მობინადრე სახეობები სხეულის დიდი ზომით ხასიათდება თბილ პირობებში მობინადრე მონათესავე სახეობებთან შედარებით.

პინგვინების დიდი ზომის სახეობა *Aptenodides forster* (სხეულის სიგრძე 1,2 მ., წონა კგ) ანტარქტიდის კონტინენტის ცენტრში ცხოვრობს და იშვიათად გვხვდება სამხრეთის განედის 61°C-ის ფარგლებს გარეთ. ყველაზე მცირე ზომის სახეობა *Spheniscus mediculus* (სიგრძე 50 სმ) კი ცხოვრობს გალაპაგოსის კუნძულებზე, ეკვატორთან ახლოს.

მიუხედავად მრავალი მაგალითისა, ბერგმანის წესი ბევრი ეკოლოგის ეჭვს იწვევს. ფიქრობენ, მნიშვნელობა აქვს არა მხოლოდ სხეულის ზომას, არამედ კანისა და საფარველის საიზოლაციო თვისებებსაც.

ცნობილია, აგრეთვე, **ალენის წესი**. იგი ბერგმანის წესიდან გამომდინარეობს. ცივ კლიმატში მცხოვრებ ძუძუმწოვრებს ყურებისა და კუდის ზედაპირი შემცირებული აქვთ, კისერი და თათები დამოკლებული. ამის კარგი მაგალითია მელიები. ფენექს (*Megalotis zerba*), რომელიც ცხელ უდაბნოებში ცხოვრობს, ძალიან გრძელი ყურები აქვს; ჩვეულებრივ მელას (*Vulpes vulpes*) ყურები შედარებით უფრო მოკლეა, ხოლო ყარსალის (*Alopex lagopus*) ყურები კიდევ უფრო პატარაა. მას დრუნჩიც გაცილებით მოკლე აქვს.

სხვა მორფოლოგიური ადაპტაციებიდან აღსანიშნავია ბენვის საფარველის თავისებურებანი. ცივი რეგიონების ძუძუმწოვრებს კარგად განვითარებული ბენვი აქვთ. მისი სიგრძე სხეულის ზრდასთან ერთად იზრდება. ეს დამოკიდებულება არა აქვთ გამოხატული ტროპიკული სარტყელის ძუძუმწოვრებს.

დიდ მნიშვნელობა აქვთ ფიზიოლოგიურ ადაპტაციებს, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებებში გამოიხატება. ეს ადაპტაციები ჰომოიოთერმულ ცხოველებს კარგად აქვთ განვითარებული. არქტიკულ ძუძუმწოვრებში ძლიერდება ნივთიერებათა ცვლა, როდესაც ტემპერატურა -30°C-მდე ეცემა; ტემპერატურის აწევის შემთხვევაში კი პირიქით, ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა მნიშვნელოვნად კლებულობს და იზრდება აორთქლება. 10°C-დან 25°C-მდე ტემპერატურის ცვლილების დროს ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის შემცირება სუბტროპიკებში გავრცელებული ტურასათვის უდრის დაახლოებით 4%-ს, ძალღებისათვის კი - 7%-ს.

არახელსაყრელი ტემპერატურული პირობებისადმი ცხოველთა ეკოლოგიური და ეთოლოგიური ადაპტაციები საკმაოდ მრავალფეროვანია. ამ ადაპტაციათა ჯგუფს მიეკუთვნება აქტივობის პერიოდული ცვლა, განვითარების შეწყვეტა, ძილქუში, თავდაცვითი ქცევა და ა.შ. ეს ადაპტაციები მსგავსია პოიკილოთერმული, ჰომოიოთერმული და აგრეთვე ფარდამავალი ტიპის (ჰეტეროთერმული) ცხოველებისათვის.

ნითელი ბალნინჯო (*Pyrocoris apterus*) სითბოს ძებნაში გაზაფხულზე ღლი რაოდენობით გროვდება შენობების სამხრეთით მიმართული კედლის ძირში. გადამფრენი კალია მზის ჩასვლისას ბალახის ზედა ნაწილში ადის. ქარცი ჭიანჭველა (*Formica rufa*) ღამლამობით თავის ბუდეში შესასვლელ ხვრელებს ხურავს ფიჭვის წინვებით და ამით ბუდეში ტემპერატურას $23-29^{\circ}\text{C}$ ფარგლებში ინარჩუნებს.

მაღალი ანდების კოლიბრი ბუდეებს კლდეზე იშენებს და კლდის მიერ დღისით დაგროვილ სითბოს იყენებს. საზოგადოებრივ მწერებს გამოუმუშავდათ ტემპერატურის კოლექტიური რეგულაციის უნარი: როგორც უკვე ითქვა, ფუტკრებს აქტიური მოძრაობით შეუძლიათ ასწიონ სკის ტემპერატურა თავისი სხეულის სითბოს ხარჯზე. პირიქით, თუ სკაში ტემპერატურა ძალიან მაღალია, ფუტკრები იწყებენ მის ვენტილაციას ფრთების მოძრაობით და თუ ეს საკმარისი არ აღმოჩნდა, მაშინ სკაში მოაქვთ წყალი და აფრქვევენ ფიჭის ზედაპირზე.

თბილისისხლიანებისათვის დამახასიათებელია კიდევ უფრო რთული ქცევები. მაგალითად, აფრიკის ზოგი ფრინველი წყლით ასველებს კვერცხებს, თუ ტემპერატურა ძალიან მაღალია. ზოგი ქათმისნაირი კვერცხების გათბობისათვის იყენებს ლპობის შედეგად გამოყოფილ სითბოს. გადახურებისაგან კვერცხებისა და ბარტყების დასაცავად ზოგიერთი ფრინველი თავის სხეულით ჩრდილავს მათ და იცავს მზის პირდაპირი სხივებისაგან.

დაბალი ტემპერატურის დროს, შემოდგომაზე, თავგები და მემინდურიები მიგრირებენ დასახლებული პუნქტებისაკენ. ცნობილია, აგრეთვე, ცხოველების ერთ ადგილას თავმოყრა ექსტრემულ ტემპერატურულ პირობებში, ასეთი მოვლენა დამახასიათებელია ანტარქტიკაში გავრცელებული იმპერატორის პინგვინისათვის, რომელსაც აქვს უნარი ბარტყები ზამთრის პერიოდში გამოჩეკოს. მდედრები დებენ თითო კვერცხს, მამრი თათებზე იდებს ამ კვერცხებს და ათბობს მას. ასე 2 თვეზე მეტ ხანს დგას მამრი $-30, -40^{\circ}\text{C}$ ყინვაში. ამ პერიოდში იგი კარგავს წონის 40%-ს. პინგვინების გადარჩენას ხელს უწყობს შეჯგუფება, რომლის დროს წონის დაკარგვა ნახევრდება.

განსაკუთრებულ მოვლენად ითვლება **ჰიბერნაცია** (ლათ. hiberna – ზამთარი) ანუ ზამთრის არააქტიური მდგომარეობა (დიაპაუზა), რო-

მელიც ჰომოიოთერმული ცხოველების ძილქუშში, ხოლო პოიკილოთერმული ცხოველების გაშეშებაში ან ანაბიოზში გამოიხატება.

მრავალ ძუძუმწოვარს და ზოგიერთ ფრინველს რეგულარულად აქვთ ზამთრის ძილქუში. ეს იმას ნიშნავს, რომ მათი სხეულის ტემპერატურა თითქმის გარემოს ტემპერატურამდე ეცემა; მცირდება მეტაბოლიზმი, სუნთქვა, გულის შეკუმშვათა რიცხვი და ა.შ. ცხოველი **ტორპიდულ** (გაშეშებულ) მდგომარეობაშია და თითქმის არ რეაგირებს გარეგან სტიმულებზე. ძილქუშში გადადიან ძირითადად მცირე ზომის ცხოველები, რადგან მათ მაღალი ინტენსივობის მეტაბოლოზმი აქვთ და ამიტომ ბევრი საკვები სჭირდებათ. ესენი არიან ძილგუდები, ზაზუნები, ლამურები, ზღარბები. ძილქუში ახასიათებს აგრეთვე ზოგ ჩანთოსანს (მაგალითად, ჯუჯა ოპოსუმს). თვლიან, რომ ზამთარში დათვის ძილი არ მიეკუთვნება ჰიბერნაციას, რადგან მისი ფიზიოლოგიური პარამეტრები შედარებით ახლოა ნორმასთან (სხეულის ტემპერატურა ეცემა მხოლოდ რამდენიმე გრადუსით, სხვადასხვა ფიზიოლოგიური ფუნქცია მცირედ არის დაქვეითებული). მეტიც, დათვებს ზამთრის ძილის დროს შეუძლიათ შობონ ბელი, რაც ნამდვილი ჰიბერნაციის დროს გამორიცხულია.

ძილქუშის მსვლელობაში და გამოღვიძებაში განსაკუთრებულ როლს ასრულებს ე.წ. მურა ცხიმი, რომელიც გულის არეში, დიაფრაგმაში და ხერხემლის გასწვრივ გროვდება. იგი წარმოადგენს მაღალი ინტენსივობის უანგვის პროცესების და ინტენსიური სითბონარმოქმნის სუბსტრატს.

არააქტიური მდგომარეობა (დიაპაუზა) დამახასიათებელია ცხოველებისათვის ექსტრემალურად მაღალი ტემპერატურის პირობებშიც. ზაფხულში ცხოველთა გაშეშებულ (ტორპიდულ) მდგომარეობაში გადასვლას უწოდებენ **ესტივაციას** (ლათ. aestas –ზაფხული). ეს მოვლენა დადგენილია როგორც პოიკილოთერმულ, ისე ჰომოიოთერმულ ცხოველებში. ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით იგი ახლოა ჰიბერნაციასთან; მაგალითად, გვალვის პერიოდში ლოკოკინები არააქტიურ მდგომარეობაში გადადიან, ზოგი მღრღნელი (თრია) სოროში რჩება და ა.შ. ხელფრთიანები შეიძლება დღეში რამდენჯერმე გადავიდნენ ესტივაციის მდგომარეობაში. ზაფხულის ესტივაცია განსაკუთრებით ფართოდაა გავრცელებული უხერხემლოებში.

ჰომოიოთერმული ცხოველების ჰიბერნაცია და ესტივაცია მოწმობს იმას, რომ ტემპერატურის რეგულაციის მექანიზმი, მიუხედავად მაღალი ადაპტური შესაძლებლობებისა, მაინც არა არის სავსებით უნაკლო.

მრავალი ცხოველის, ისევე როგორც მცენარეთა გავრცელება პირდაპირ კავშირშია ტემპერატურასთან. მაგრამ როგორც ეკოლოგები თვლიან, ძირითადი განმსაზღვრელი მაინც საკვების არსებობაა. ტემპერატურა-

რის ცვლილება ხშირად გარემოს რომელიმე სხვა პირობის ცვლილებასთანაა დაკავშირებული, განსაკუთრებით შეფარდებით ტენიანობასთან.

ტოლერანტობა მაღალი ტემპერატურის მიმართ, როგორც ითქვა, ორგანიზმებში არათანაბარია. ფიქრობენ, რომ ამის მიზეზი არის ძირითადად არა ცილების ტემპერატურული დენატურაცია, არამედ ცალკეული ფერმენტული სისტემის ინაქტივაცია ტემპერატურისადმი მათი განსაკუთრებული მგრძობელობის გამო. გარდა ამისა აქ გარკვეულ როლს, როგორც ჩანს, ასრულებს ჟანგბადის ნაკლებობა მისი მოხმარების ზრდის გამო.

2.3. წყალი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი

ცოცხალი მატერია მთლიანად წყალზეა დამოკიდებული. მეცნიერებაში მიღებულია, რომ სიცოცხლე ზღვაში ჩაისახა და ყველა ორგანიზმის ბიოქიმიური და ფიზიოლოგიური ცხოველქმედება, საბოლოო ჯამში, მიმდინარეობს იმ წყალში, რომელიც ორგანიზმებში, ქსოვილებსა და ცალკეულ უჯრედებშია.

წყალი შედის ყოველი უჯრედის შემადგენლობაში. აქტიურ ცხოველთა სხეულში მისი რაოდენობაა 70-90%, მაგრამ ზოგიერთი ხოჭოს (მაგალითად, *Tenebrio molitor*-ის) სხეულის შემადგენლობაში 50%-ს არ აღემატება. განსაკუთრებით დიდი რაოდენობითაა წყალი მედუზებში (98%). დადგენილია, რომ ახალგაზრდა ქსოვილებში წყალი გაცილებით მეტია, ვიდრე დაბერებულში. წყლის დიდი შემცველობით ხასიათდება მცენარეებიც. დიდი რაოდენობითაა წყალი მათ ძირხვენებში, ხორცოვან ფოთლებში, წვნიან ნაყოფში.

წყლის დაკარგვა საშიშია ყველა ორგანიზმისათვის. მაგალითად, ძუძუმწოვრებში, ზოგ ქვეწარმავალსა და ამფიბიებში არის სახეობები, რომლებიც უძლებენ სხეულის წონის 1/4-ის დაკარგვას წყლის ხარჯზე; მაგრამ უმრავლესობა იღუპება, თუ წონის 10-20% დაკარგა. ამიტომ წყლის ბალანსსა და ადაპტაციებს, რომლებიც ემსახურება წყლის მიღებასა და შენარჩუნებას, უდიდესი მნიშვნელობა აქვს.

წყლის მოთხოვნილების მიხედვით ორგანიზმები იყოფა რამდენიმე ჯგუფად. მცენარეებში არჩევენ შემდეგ ჯგუფებს: 1) **ჰიდატოფიტები** – წყალმცენარეები და წყლის მცენარეები – მთლიანად ან თითქმის მთლიანად წყალში მცხოვრები სახეობებია (ელოდია, წყლის ვაზი, ვალისნერია და სხვა). თუ მათ წყლიდან ამოვიღებთ, ისინი შრებიან და იღუპებიან. ამ მცენარეებს რედუცირებული აქვთ ბაგეები და არ გააჩნიათ კუტიკულა. ფესვები ან სულ არა აქვთ, ან ძლიერაა რედუცირებული. 2) **ჰიდრობიონტები** – წყალხმელეთა მცენარეები, რომლებიც ნაწილობა-

რივ წყალში არიან, იზრდებიან წყალსატევების ნაპირებზე, ქაობებში. ისინი გავრცელებული არიან სხვადასხვა კლიმატურ პირობებში. მათი გამტარი და მექანიკური ქსოვილები უკეთ არის განვითარებული, ვიდრე პირველი ჯგუფის წარმომადგენლებში (ლელი, წყლის მრავალძარღვა, წყლის სამყურა და სხვა). 3) **ჰიგროფიტები** – ხმელეთის მცენარეები, რომლებიც მაღალი ტენიანობის პირობებში ცხოვრობენ, ხშირად გვხვდებიან ტენიან ნიადაგებზე. მათ შორის არიან როგორც ჩრდილის, ისე განათებული ადგილსამყოფლების ბინადარნი. პირველთ მიეკუთვნებიან ტენიანი ტყეების ქვედა იარუსების წარმომადგენლები. ისინი სხვადასხვა კლიმატურ სარტყელში გვხვდებიან (უკადრისა, ნარი და სხვა) და ვერ უძლებენ გვალვას. განათებული ადგილების ჰიგროფიტებს მიეკუთვნებიან ზომიერი სარტყლის ღია ადგილსამყოფელთა ბინადარნი, რომლებიც მუდმივ ტენიან ნიადაგებზე ჰაერის მაღალი ტენიანობის პირობებში იზრდებიან (პაპირუსი, ბრინჯი, დროზერა, ტყის წინმატი და სხვა). 4) **მეზოფიტები** – მათ მიეკუთვნება ის მცენარეები, რომელთაც შეუძლიათ გადაიტანონ ხანმოკლე ზომიერი გვალვა; ისინი იზრდებიან საშუალო ტენიანობის პირობებში, ზომიერი სითბოს რეჟიმში, მინერალური კვების კარგი უზრუნველყოფით. მეზოფიტებს შეიძლება მივაკუთვნოთ ტროპიკული ტყეების ზედა იარუსების მარადმწვანე ხეები, სავანები, ფოთოლმცვენი ხეები, მარადმწვანე სუბტროპიკული ტყეების მერქნიანი ჯიშები, ქვეტყის ბუჩქნარი, მუხნარის ბალახოვანი მცენარეები, უდაბნოს ეფემერები და ეფემეროიდები, მთის და ბარის მდელოს მცენარეები და სხვა. წყლის ბალანსის რეგულირების უნარის მიხედვით ისინი უახლოვდებიან ჰიგროფიტებს, ხოლო ზიგიერთი მათგანი – გვალვაგამძლე ფორმებია. 5) **ქსეროფიტები** – ისეთი მცენარეებია, რომლებიც დაბალი ტენიანობის პირობებში იზრდებიან. ამიტომ მათ აქვთ სპეციალური შეგუებანი წყლის დეფიციტის გადატანისათვის. ეს შეგუებანი ხელს უწყობს აორთქლების შემცირებას და წყლის დაგროვებას გვალვიანი პერიოდისათვის. მათი ქსოვილები სხვა მცენარეებზე უკეთ ახდენს წყლის ცვლის რეგულაციას, ამიტომ აქტიური რჩება გვალვიან პერიოდშიც. ქსეროფიტები ორ ჯგუფად იყოფა: ა) **სუკულენტები** – ხორციანი მცენარეები, ძლიერ განვითარებული წყლის დამგროვებელი ქსოვილებით ღეროში, ფოთლებში, ფესვებში (კაკტუსები, ალოე, აგავა, ასპარაგუსი და სხვ.); ბ) **სკლეროფიტები** – მცენარეები, რომლებიც გარეგნულად ხმელია, ხშირად ვიწრო, წვრილი ფოთლებით (ზოგჯერ მილისებურად დახვეული), კარგად აქვთ განვითარებული *სკლერენქიმა*, ამიტომ მათ შეუძლიათ დაკარგონ ტენის 25% და არ დაჟკნენ; ფესვების შემწოვი ძალა რამდენიმე ათეულ ატმოსფეროს უდრის. უწყლობის პირობებში მკვეთრად ეცემა ტრანსპირაცია.

აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ არის შერეული და გარდამავალი ტიპის მცენარეები, რომლებიც სხვადასხვა ჯგუფისათვის დამახასიათებელ ნიშნებს ატარებენ.

მცენარეთა ანალოგიურად, წყლისადმი დამოკიდებულების მიხედვით ცხოველებიც შეიძლება გაიყოს რამდენიმე ეკოლოგიურ ჯგუფად. წყალში მცხოვრებ ცხოველებს **ჰიდროფილებს** ან **ჰიდრობიონტებს** უწოდებენ. ჰიდროფილებს მიეკუთვნებიან მხოლოდ ძლიერ ტენიანი ადგილსამყოფლის ბინადარნი (მოზრდილი ამფიბიები, ხმელეთის მუცელფეხიანი მოლუსკები, ჭიაყელები, ნიადაგის ფაუნის სხვა წარმომადგენლები, აგრეთვე **ტროგლობიონტები** ანუ მღვიმეების ცხოველთა უმრავლესობა). **ქსეოფილებს** ის ცხოველები განეკუთვნებიან, რომლებიც ცხოვრობენ ტენის დეფიციტის პირობებში (მწერების დიდი ნაწილი, ძუძუმწოვრების ნაწილი, ქვეწარმავალთა მრავალი წარმომადგენელი).

აღსანიშნავია, რომ წყლის ცვლასთანაა დაკავშირებული ორგანიზმში მარილების ცვლაც. როგორც წესი, მცენარეები და ცხოველები მარილს იღებენ წყალთან ერთად, თუმცა არიან ისეთი ცხოველებიც, რომლებიც წყალსაც და მარილებსაც საკვებიდან იღებენ. ეს ეხება იმ ცხოველებს, რომლებიც ბუნებრივ პირობებში თითქმის არასოდეს სვამენ წყალს (მაგალითად, მღრღნელების უმრავლესობა).

როგორც უკვე აღინიშნა, წყლის ბინადარნი ხმელეთის ბინადართაგან მკვეთრად განსხვავებულ პირობებში ცხოვრობენ. ეს, პირველ რიგში, განპირობებულია წყლის, როგორც გარემოს ფიზიკურ-ქიმიური თვისებებით. ჰაერისაგან განსხვავებით, წყალი გაცილებით უფრო დიდი სიმკვრივით ხასიათდება. განსხვავებულია წყალში მზის სხივების შეღწევა და განათება. მნიშვნელობა აქვს მარილიანობას, სითბოტევადობასა და დინებებს, გახსნილ გაზთა რაოდენობას და ა.შ. ყოველივე ეს განაპირობებს წყალში მობინადრე მცენარეებისა და ცხოველების შეგუებებს, მათ ბიოლოგიურ თვისებებს.

ჰიდატოფიტების ცხოვრების ნირი დამოკიდებულია იმაზე, მთლიანად არიან ისინი წყალში ჩაძირული, თუ აქვთ წყლის ზედაპირზე მოტივტივე ნაწილები. ჩაძირულ მცენარეთა შორის ნაწილი გრუნტზე ფესვებითაა დამაგრებული, ნაწილი კი წყლის სისქეში ტივტივებს. პირველ ჯგუფს მიეკუთვნება ხერხფოთოლა და სპირალური ვალისნერია, მეორე ჯგუფს – ჩაძირული რქაფოთოლა, ჩვეულებრივი ბუშტოსანა და მრავალი პლანქტონური წყალმცენარე. ნამდვილ წყლის მცენარეებს უახლოვდება სანაპიროს მცენარეები, რომელთაც წყალხმელეთას უწოდებენ. ისინი **ჰელოფიტების** სახით არიან ცნობილი (ისარა, წყლის მრავალძარღვა, ზღვის ლიტორალის ბინადარნი – ბიცობის ასტრა, წყალმცენარეების გვარებიდან *Fucus*, *Ascopyllum* და სხვ.).

წყლის მცენარეებს ახასიათებთ თავისებური ანატომიურ-მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ადაპტაციები, რომლებიც მრავლფეროვანია და დაკავშირებულია არა მარტო წყლის და მარილების ცვლის სპეციფიკასთან, არამედ სხვადასხვა სიღრმეზე განათების ინტენსივობის ხასიათთან, წყალში გახსნილ გაზთა კონცენტრაციასთან და ა.შ.

წყლის პირობებში განათების ინტენსივობა ძლიერ შემცირებულია: სიღრმესთან ერთად იცვლება სინათლის სპექტრული შემადგენლობაც; სუსტდება წითელი სხივების წილი. ამიტომ ღრმა შრეებში გავრცელებულია უპირატესად მურა წყალმცენარეები, რომლებშიც ქლოროფილის გარდა არის მურა პიგმენტები – ფიკოფეინი, ფუკოქსანტინი და სხვა. ძალიან ღრმა შრეებში ბინადრობენ წითელი წყალმცენარეები, რომელთაც ახასიათებთ პიგმენტი ფიკოერითრინი. ამ მოვლენას **ქრომატულ ადაპტაციას** უწოდებენ. წყლის ღრმა შრეების მცენარეებში ფოტოსინთეზის პროცესი შემცირებულია; მცენარეები აქ განიცდიან CO₂-ის ნაკლებობას, რაც აგრეთვე აძნელებს ფოტოსინთეზს. მნიშვნელოვანია წყალში ჟანგბადის შემცველობაც: ჩვეულებრივ, ზედა შრეებში მისი შემცველობა უდრის 6-8 მლ/ლ-ს, მდგარ წყლებში ჟანგბადი მკვეთრად მცირდება. დეფიციტი განსაკუთრებით დიდია ზამთარში ყინულის ქვეშ. თუ CO₂-ის კონცენტრაცია 0.3-3.5 მლ/ლ-მდე დაეცა, წყალში აერობების ცხოვრება შეუძლებელი ხდება. მარილები შთაინთქმება მცენარის მთელი ზედაპირით. წყალში ნაწილობრივ ჩაძირული მცენარეების წყალზედა ფოთლები განსხვავდება წყალში ჩაძირულისაგან. ამ მოვლენას **ჰეტეროფილიას** უწოდებენ. ფოთლების პირველი ჯგუფი ხმელეთის მცენარეთა ფოთლებს ჰგავს, ხოლო მეორე ჯგუფის ფოთოლთა ფირფიტა ბევრად უფრო თხელია. ფირფიტებში ძლიერ რედუცირებულია მექანიკური ქსოვილი: მცენარეებს ახასიათებს ტივტივი, რის გამოც სხეულის ზედაპირი გაზრდილია.

ზღვის მცენარეებისათვის მნიშვნელოვანი ფაქტორია წყლის მარილიანობა. იგი პრომილებში (‰) გამოიხატება, რითაც აღინიშნება მარილების შემცველობა გრამებით 1 ლიტრ წყალში. მსოფლიოს ოკეანეში მარილიანობა დაახლოებით 35%-ს უდრის, შავ ზღვაზე – 19%-ს, ხოლო მენამულ ზღვაში 41%-ს აღწევს (ცხრილი 7).

მტკნარ წყლებში, ოკეანეებსა და ზღვებში გახსნილი ძირითადი მარილების შემცველობა, დაჯოს (1975) მიხედვით

| ბარემო | სულფატები | ქლორიდები | კარბონატები | მარილიანობა გრ/ლ |
|----------------|-----------|-----------|-------------|---------------------|
| მტკნარი წყლები | 13.3 | 6.9 | 79. | - |
| ოკეანე | 10.8 | 88.8 | 0.4 | 35 |
| შავი ზღვა | 9.69 | 80.71 | 1.59 | 19 |
| კასპიის ზღვა | 30.5 | 63.36 | 1.24 | 12.86 |
| არალის ზღვა | 38.71 | 58.59 | 0.93 | 11.28 |

მარილიანობის დამოკიდებულების მხრივ მცენარეებსა და ცხოველებს შორის არჩევენ რამდენიმე ჯგუფს: ორგანიზმები, რომლებიც უძლებენ მარილიანობის მერყეობის ფართო დიაპაზონს – **ევრიჰალინიური ფორმები**; ვიწრო დიაპაზონის ამტანი ორგანიზმები – **სტენოჰალინიური ფორმები**; ამ უკანასკნელთა შორის არის მარილების მაღალი კონცენტრაციის გამძლე ორგანიზმები – **ჰოლიჰალინიური** და მცირე კონცენტრაციისადმი შეგუებულები – **ოლიგოჰალინიური**. გარდამავალ ჯგუფს შეადგენენ **მეზოჰალინიური** ორგანიზმები.

ჰიდრობიონტი ორგანიზმების ნივთიერებათა ცვლაში დიდი მნიშვნელობა აქვს ოსმოსურ წნევასა და სხეულის სითხის იონურ მდგომარეობას. ის ცხოველები, რომელთაც არა აქვთ მარილების ცვლის კარგად განვითარებული სპეციალური მექანიზმი (ზღვის უხერხემლოთა უმრავლესობა) **პოიკილოოსმოსურის** სახელითაა ცნობილი. იმ ცხოველებს, რომელთაც ასეთი მექანიზმი გააჩნიათ, **ჰომოიოსმოსურს** უწოდებენ.

პირველი ჯგუფის წარმომადგენლებში ზღვის წყლის იზოტონური მხოლოდ ღრუნაწლაგვიანები და კანეკლიანები არიან, დანარჩენები კი – ოდნავ ჰიპერტონული ან ჰიპოტონური. პოიკილოოსმოსური ცხოველები მარილიანობის ზრდის შემთხვევაში კარგავენ წყალს და მასთან ერთად ნონას, ხოლო მარილიანობის შემცირებისას სხეულში წყლის შეღწევა იზრდება და ნონაც მატულობს. ცხადია, რომ მარილების ცვლის ასეთი ტიპი შეიძლება იყოს მხოლოდ ისეთ წყალსატევებში, სადაც გარემოს მარილი-

ანობა სხეულის სითხის მარილიანობას უახლოვდება, ე.ი. ზღვებსა და ოკეანეებში. იქ, სადაც წყლის მარილიანობა ძალიან დაბალია ან ძლიერ მერყევი, შეიძლება არსებობდნენ მხოლოდ ისეთი ცხოველები, რომელთაც ოსმორეგულაციის კარგად ჩამოყალიბებული მექანიზმი აქვთ.

გარემოს მარილიანობა განსაზღვრავს ჰიდრობიონტების გავრცელებას. ცხოველთა მრავალი ჯგუფი (*Sipunculoidea*, *Echiuroidea*, *Brachipoda*, *Scaphopoda*, *Vhaetognata*, *Cephalopoda*, *Pogonophora*, *Tunicata* და სხვა) მთლიანად ზღვის ფორმებს მიეკუთვნება. მათ მიეკუთვნება უხერხემლოების სხვა ჯგუფების უმრავლესობაც (*Spongia*, *Cnidaria*, *Polychaeta*, *Bryozoa*).

ცნობილია სახეობები, რომლებიც კარგად იტანენ მაღალ მარილიანობას, თუმცა მლაშე წყლებში ბინადრობენ. მაგალითად, ლიმანებში ბინადრობს კიბოსნაირი *Artemia salina*, რომელსაც შეუძლია ისეთ წყალში ყოფნა, სადაც 1 ლ წყალზე 350 გ მარილი მოდის. ასევე გამძლენი არიან ორფრთიანების (*Ephydra* და *Straromys*) ლარვები და ზოგიერთი ტურბელარია, რომლებიც როგორც მტკნარ, ისე მლაშე წყლებში ცხოვრობენ.

ესტუარიებში, სადაც მარილიანობა დაბალია, სტენოჰალინური ფაუნა ღარიბია; მომლაშო წყლებში კი მხოლოდ ევრიჰალინური სახეობები ცხოვრობენ. არის ტბები, სადაც ერთდროულად ბინადრობენ როგორც მტკნარი წყლების, ისე ზღვის თევზები. წყალსატევებში, სადაც მარილიანობა მკვეთრად იცვლება ან განსხვავდება ორგანიზმის სითხის მარილიანობისაგან, ცხოვრობენ ჰომოიოსმოსტური ორგანიზმები. მათგან ჰიპერტონული ორგანიზმები ბინადრობენ მტკნარ წყლებში, ხოლო ჰიპოტონურები – ისეთ წყალსატევებში, რომელთა მარილიანობა სხეულის სითხის მარილიანობაზე დაბალია.

მტკნარი წყლის ბინადართა სხეულში ნორმალური ოსმოსური წნევის შენარჩუნება ზედმეტი წყლის გამოდევნით ხდება. მაგალითად ამებაში ასეთი ფუნქცია აკისრია მფეთქავ ვაკუოლს. სითხის გარდა სხეულიდან გამომყოფი სისტემების მეშვეობით მარილების ნაწილიც გამოიყოფა. მაგალითად, მდინარის კიბოს შარდში სისხლთან შედარებით 20-ჯერ ნაკლებია ქლორიდები, 10-ჯერ – კალიუმი, 4-ჯერ – კალციუმი და 25-ჯერ – მაგნიუმი. შარდის მარილიანობა 9-ჯერ ნაკლებია სისხლის მარილიანობაზე.

ზღვის ძვლოვანი თევზები ფიზიოლოგიური „სიმშრალის“ პირობებში ცხოვრობენ. გაუწყლოების თავიდან ასაცილებლად ისინი ზღვის წყალს სვამენ და ჭარბ მარილებს ლაყუჩების ფირფიტებზე კრისტალების სახით გამოყოფენ. ამგვარად, მათი გამომყოფი სისტემა მიმართულია სხეულში წყლის შენარჩუნებისაკენ.

ჰიდრობიონტები სხვადასხვა ნივთიერებებს წყლიდან „შერჩევით“ ითვისებენ. ბუნებრივი წყალსატევების წყალი განონასნორებულ ხსნარს

(„ბუფერულ“ ხსნარს) წარმოადგენს. ეს დამოკიდებულია ერთვალენტიანი (K, Na) და ორვალენტიანი (Ca, Mg) მეტალების იონების წონასწორობაზე (იონური კოეფიციენტი).

წყლის იონური მახასიათებლები განაპირობებს გარემოს მჟავე და ტუტე რეაქციებს, რაც თავისუფალი იონების კონცენტრაციაზეა (H^+ და OH^- – იონები) დამოკიდებული. იგი აღინიშნება pH-ით. მაჩვენებელი pH7 აღნიშნავს ნეიტრალურ რეაქციას, როდესაც H^+ და OH^- -იონები თანაბარი რაოდენობითაა. ამ მაჩვენებლის შემცირება (pH 6,9-დან 1-მდე) მიუთითებს მჟავიანობის მომატებაზე, ხოლო მისი ზრდა (7-დან 13-მდე) – ტუტეობის ზრდაზე.

მრავალი ცხოველი მკვეთრად რეაგირებს იონური შემადგენლობის ცვლაზე. მაგალითად, ინფუზორია *Stentor coeruleus* ცხოვრობს pH-ის ცვლის მცირე დიაპაზონში (7.7-8.0). მაგრამ არის ისეთი სახეობები, რომლებიც მოითხოვენ მჟავე გარემოს, მაგალითად, სფაგნუმისანი ჭაობის ზოგი უმარტივესი და ციბრუტელები.

წყალში მობინადრე ორგანიზმებისაგან განსხვავებით, ხმელეთზე მცხოვრები მცენარეებისა და ცხოველებისათვის ყოველთვის დგას წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით უზრუნველყოფის პრობლემა. ამ მხრივ დიდი მნიშვნელობა აქვს ნალექების წლიურ რაოდენობას და აორთქლების შეფარდებას. იმ ადგილებს, სადაც აორთქლება ჭარბობს ნალექების ჯამს, **არიდულს** უწოდებენ. აქ მცენარეები სავეგეტაციო პერიოდის უმეტეს დროს ტენის ნაკლებობას განიცდის. რეგიონებს, სადაც ნალექები სჭარბობს აორთქლებას, **ჰუმიდურს** უწოდებენ. ამ ორი ტიპის ადგილსამყოფელთა შორის გარდამავალია **სემიარიდული** ადგილსამყოფელი; ასეთ ადგილებს კი, სადაც ძლიერი გვალვიაანობაა, **ექსტრაარიდულს** უწოდებენ.

მცენარეთა და ცხოველთათვის, გარდა ნალექების საერთო რაოდენობისა, დიდი მნიშვნელობა აქვს მათ განაწილებას დროში. პირველ რიგში, მნიშვნელოვანია ვეგეტაციის პერიოდში მცენარეთა უზრუნველყოფა ტენით, აგრეთვე ნალექებისა და ტემპერატურის ცვლის შესატყვისობა.

მცენარეში წყალი ძირითადად ნიადაგიდან ხვდება ფესვების საშუალებით. წყალი ნიადაგში დაგროვილია სხვადასხვა სიდიდისა და ფორმის ფორებში. ამიტომ ნიადაგის ტენი ფიზიკური და ქიმიური თვისებების მიხედვით მრავალფეროვანია. ნიადაგში წყალი სხვადასხვაგვარადაა დამაგრებული; ეს არის გრავიტაციული, კაპილარული და ბმული წყალი. **გრავიტაციული** მოძრავი წყალია, რომელიც ნიადაგის ნაწილაკებს შორის ავსებს ფართო სივრცეებს და ჟონავს სიმძიმის ძალის მოქმედებით, სანამ არ მიაღწევს გრუნტის წყლებს. **კაპილარული** წყალი ავსებს უმცირეს სივრცეებს ნიადაგის ნაწილაკებს შორის და კაპილარული შეჭიდუ-

ლობის ძალებითაა ნიადაგში დამაგრებული; აორთქლების გავლენით კაპილარული წყალი შეიძლება ზემოთკენ მოძრაობდეს და ქმნიდეს აღმავალ ჭავლს; შესაძლებელია, აგრეთვე კაპილარული წყლის ჰორიზონტალური გადაადგილებაც მენისკური ძალების ზეგავლენით. **ბმული** წყალი დაკავშირებულია ნიადაგის ნაწილაკების ზედაპირთან ადსორბციული ძალებით. მისი რაოდენობა დიდია, რადგან ნიადაგის ნაწილაკებს ძალიან დიდი ზედაპირი აქვს; ეს წყალი მცენარეთათვის მიუწვდომელია. გარდა ამისა ნიადაგში არის აგრეთვე ორთქლის მდგომარეობაში მყოფი ტენი, რომელიც ავსებს წყლისაგან თავისუფალ ფორებს.

ნიადაგის წყლის ჩამოთვლილი ფორმები არაა ერთნაირად მისაწვდომი ფესვებისათვის. ყველაზე ადვილად შეითვისება გრავიტაციული წყალი, ყველაზე ძნელად – კაპილარული. ის ტენი, რომელიც ნიადაგის ნაწილაკებთანაა დაკავშირებული ისეთი ძალებით, რომლებიც ფესვების შემწოვი ზონის უჯრედების წველების ოსმოსურ წნევაზე ძლიერია, მცენარეებში ვერ ხვდება. მას მიუწვდომელ ტენს ანუ წყლის მკვდარ მარაგს უწოდებენ. მისი რაოდენობა დამოკიდებულია ნიადაგის ფიზიკურ და ქიმიურ თვისებებზე. არიდული ოლქების დამლაშებულ ნიადაგებში ტენის ნაკადი ძირითადად მიმართულია ზევით; ზედაპირზე გამოდის მარილები, რის შედეგად წარმოიქმნება „ოსმოსურად ლეტალური“ ბიოტოპები. ტენის ერთი და იგივე რაოდენობა სხვადასხვა ნიადაგში მცენარეების წყლით უზრუნველყოფის სხვადასხვა დონეს განაპირობებს.

ფესვებით შთანთქმის გარდა, ტენის შთანთქმის სხვა გზებიც არსებობს. წყლის წვეთებისა და ორთქლის შთანთქმა შეიძლება მოხდეს უშუალოდ მიწისზედა ორგანოების მიერ. ეს მოვლენა (ჰორიზონტალური ნალექების გამოყენება) ძირითადად ტროპიკული ტყეების ეპიფიტებში ხდება, როდესაც მცენარეები წყალს ფოთლების ზედაპირით, თალუსით და საჰაერო ფესვებით შთანთქავენ. არის ცნობები, რომ წყლის ამავე გზით შთანთქმა შეუძლია კაქტუსებს. ორთქლის შთანთქმა ახასიათებს უდაბნოს ზოგ ბუჩქსა და ხე-მცენარეს, მაგალითად, საქსაულს. მაგრამ ჰაერში წყლის ორთქლის შემცველობას ყველა მცენარისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან იგი განაპირობებს მცენარის მიერ წყლის დაკარგვის სიჩქარეს. სხვადასხვა ჰაერის ტენიანობა მნიშვნელოვნად განსხვავებულია, რაც კარგად ჩანს ქვემოთ მოცემულ ცხრილში.

ჰაერის შეფარდებითი ტენიანობა სხვადასხვა
ადგილსამყოფელში, გორიშინას (1979) მიხედვით

| ჰაერი სხვადასხვა ეკოსისტემაში | შეფარდებითი ტენიანობა |
|-------------------------------|-----------------------|
| ტენით გაჯერებული (ნისლი) | 100 |
| ტროპიკულ ტყეში | 90-95 |
| საშუალო განედების ტყეებში | 60-80 |
| სტეპებში (შუადლით) | 25-30 |
| უდაბნოში (შუადლით) | 10-15 |

მცენარეთა და ცხოველთა არსებობაზე მნიშვნელოვნად მოქმედებს თოვლიც. ერთი მხრივ, ძლიერმა თოვლიანობამ შეიძლება მექანიკურად დააზიანოს ხე- მცენარეები, რომელთაც კომპაქტური ვარჯი აქვთ; მეორე მხრივ, მცენარეებისათვის იგი დადებით როლს ასრულებს, რადგან ზამთრის სუსხისაგან იცავს მათ მიწისზედა ნაწილებს, ხოლო ნიადაგს – გაყინვისაგან. გარდა ამისა თოვლი დიდ როლს ასრულებს ტენის დაგროვებაში, რასაც მცენარეთათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს, განსაკუთრებით ვეგეტაციის საწყის ეტაპზე. ყინული მცენარეებზე უარყოფით გავლენას ახდენს, რადგან ყინულის ქერქი ხელს უშლის ნიადაგის აერაციას. სეტყვა ზიანის მომტანია და განსაკუთრებით საშიშია სოფლის მეურნეობისათვის. სამაგიეროდ, დილის ცვარი არიდულ ადგილსამყოფელში, მეტადრე უდაბნოს პირობებში – სასარგებლოა.

მცენარეთა მიერ ფესვების საშუალებით წყლის შთანთქმა უჯრედის ოსმოსურ წნევაზეა დამოკიდებული. იგი ძლიერ მერყეობს და მცენარეთა ცხოვრების პირობებით განისაზღვრება. მისი მინიმალური მაჩვენებელი უდრის 500-700-ს, ხოლო მაქსიმალური 2000-10000 კგ/ჰა-ს ($1 \text{ ატმ} = 10^5$ პასკალს (პა) = 10^2 კგ/პა).

მცენარეთა წყლის რეჟიმში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ტრანსპირაციას, რომლის ინტენსივობა შეესაბამება 1 საათის განმავლობაში მცენარის მასის ერთეულზე ან ფოთლის ზედაპირის ერთეულზე (დმ^2) აორთქლებული წყლის რაოდენობას. ტრანსპირაცია სეზონურად იცვლება ტენის მარაგის ცვლასთან ერთად. მცენარეთა წყლის რეჟიმი განაპირობებს მათ გავრცელებას დედამიწაზე. მცენარეთა უმრავლესობას აქვს უნარი მოახდინოს წყლის შთანთქმა-გაცემის რეგულაცია. იმ მცენარეებს, რომელთაც ამ რეგულაციის უნარი არ გააჩნიათ, **პოიკილოპიდრიდულს** უწოდებენ. ამ ჯგუფს მიეკუთვნება ხმელეთის წყალმცე-

ნარეები, სოკოები, ლიქენები, ზოგიერთი ხავსი და ტყეების ზოგი გვიმ-რასნაირი; ყვავილოვანი მცენარეებიდან ამ ჯგუფს მიეკუთვნება გვარ Hesper-ის წარმომადგენლები და აგრეთვე შუა აზიის უდაბნოს ისლი.

იმ მცენარეებს, რომელთაც წყლის შთანთქმა-გაცემის რეგულაციის მექანიზმი კარგად აქვთ განვითარებული, **ჰომეოჰიდრიდულს** უწოდებენ. ეს რეგულაცია გამოიხატება სხვადასხვა რეაქციებში, რომლითაც მცენარე არეგულირებს ტრანსპირაციის პროცესს (მაგალითად, ბაგეების ხვრელის შემცირება ან სრული დახურვა). ამის მეშვეობით მცენარე თავიდან იცილებს წყლის ზედმეტად დაკარგვის საშიშროებას. ქსეროფიტებში წყლის შთანთქმა გაძნელებულია, რადგან ისინი მშრალი ადგილსამყოფლებისათვის არიან დამახასიათებელი, ხოლო ტენის დეფიციტის მიმართ მათ სხვადასხვა სტრუქტურული შეგუებანი აქვთ. ერთ-ერთი ყველაზე ნათლად გამოხატული ასეთი თავისებურებაა მინისზედა და მინისქვეშა ნაწილების სიდიდის შეფარდება უკანასკნელის სასარგებლოდ. ფესვთა სისტემის მასა ქსეროფიტებში 9-10-ჯერ და ზოგ შემთხვევაში 300-400-ჯერ აღემატება მინისზედა ნაწილებისას (მაგალითად, უდაბნოს ბუჩქნარი, მაღალმთიანი ოლქების უდაბნოთა ქსეროფიტები). მათი ფესვთა სისტემა ექსტენსიური ტიპისაა, ე.ი. ძალიან გრძელია, ღრმად ჩადის გრუნტში, მაგრამ ნაკლებადაა დატოტვილი. არის მცენარეები, რომელთაც ფესვები ინტენსიური ტიპისა აქვთ, ე. ი. შედარებით მცირე მოცულობის. ეს ფესვები ნიადაგში ძლიერაა დატოტვილი და გრუნტში ღრმად არ ჩადის. ქსეროფიტების მინისზედა ორგანოები თავისებურია – წყლის გამტარი სისტემა ძლიერ აქვთ განვითარებული, ტრანსპირაციული ზედაპირი შემცირებულია; ახასიათებს ფოთლების სეზონური დიმორფიზმი, გასქელებული ეპიდერმისი, ფოთლების შებუსვა და სხვა. არსებობს ფორმები, რომელთაც ძლიერ აქვთ განვითარებული მექანიკური ქსოვილი – მათ **სკლეროფიტებს** უწოდებენ.

ხმელეთზე ცხოველთა არსებობის უპირატესობას წარმოადგენს უანგბადით ადვილად დაკმაყოფილების შესაძლებლობა, ხოლო ყველაზე დიდ საშიშროებას – გამოშრობა. მაგრამ ყველა ცხოველი, რომელიც ხმელეთზე ცხოვრობს, არ შეიძლება ჩაითვალოს ნამდვილ ხმელეთის არსებად. მხოლოდ ორი ტიპის წარმომადგენლებში მოხდა ისეთი გარდაქმნები, რომლებიც უფლებას გვაძლევს ამ ცხოველებს ჭეშმარიტად *ხმელეთის ცხოველები* დავარქვათ. ესენია ფენსაქსრიანები და ხერხემლიანები. მათი ცალკეული კლასები (ზოგი კიბოსნაირი, მრავალფეხიანი, ობობები, მწერები, ქვეწარმავლები, ფრინველები და ძუძუმწოვრები) სავსებით შეგუებულია ხმელეთის პირობებს. დანარჩენ ცხოველებს, რომლებიც ხმელეთზე ბინადრობენ, ესაჭიროებათ საკმარისად ტენიანი ადგილსამყოფელი და ამიტომ ისინი ხმელეთის ცხოველებად მხოლოდ

პირობით შეიძლება ჩაითვალოს (მაგალითად, ჭიაყელასათვის აუცილებელია ტენიანი გარემო და თუ იგი მოხვდა მინის ზედაპირზე მშრალ, მზიან ამინდში, სწრაფად ილუპება გაუწყლიანების გამო).

ნებისმიერ ხმელეთის ცხოველს, მიუხედავად იმისა, თუ რა პირობებში ბინადრობს იგი, აუცილებლად ესაჭიროება წყალი. არსებობს წყლის მიღების რამდენიმე ხერხი, რომელიც ადგილსამყოფელზე და თვით ცხოველის აგებულების თავისებურებებზეა დამოკიდებული. ესენია: ა) წყლის სმა; ბ) წყლის მიღება საკვებთან ერთად; გ) აბსორბცია სხეულის ზედაპირით; დ) „მეტაბოლური წყლის“ გამოყენება.

ცხოველები, რომელთაც სველი ზედაპირი აქვთ, სხეულის ზედაპირიდან ინტენსიურად აორთქლებენ წყალს. აქ კონვექციასთან ერთად ხდება დიფუზიაც. საფარველი ხელს არ უშლის აორთქლებას. ჭიაყელა, რომელიც მოთავსებულია მშრალი ჰაერის პირობებში, სწრაფად კარგავს წონას წყლის ინტენსიური აორთქლების გამო. წყალი ადვილად მოძრაობს ორივე მიმართულებით – ორგანიზმიდან და ორგანიზმისაკენ. ამრიგად, ჭიაყელა, ფაქტობრივად, მტკნარი წყლის ბინადარს წააგავს. ნიადაგში, სადაც იგი სასვლელებს აკეთებს, ჰაერი გაჯერებულია ორთქლით და სხეული ეხება ნიადაგის ნაწილაკებს, რომლებიც დაფარულია წყლის თხელი აპკით; სრულიად გამომშრალ ნიადაგში ჭიაყელა ვერ ცხოვრობს. სველი ზედაპირი აქვს ბაყაყსაც. აორთქლების ინტენსიობა აქაც ისეთივეა, როგორც ჭიაყელებში. ამიტომ, როგორც წესი, ზრდასრული ამფიბიები ან წყლის ნაპირზე, ან ტენიან ადგილებში გვხვდება, ე.ი იქ, სადაც აორთქლება, ჰაერის ტენით გაჯერების გამო, შედარებით მცირეა. წყალში ჩასვლის დროს ოსმოსური მაჩვენებლებით ისინი მტკნარი წყლის ტიპური წარმომადგენლების მსგავსნი არიან. მაგრამ ისეთი ბაყაყებიცაა, რომლებსაც შეუძლიათ უდაბნოში ცხოვრება, სადაც ისინი ნიადაგის ღრმა სოროებში იმალებიან. აქ ისინი არააქტიურ მდგომარეობაში არიან მანამ, სანამ არ დადგება წვიმების პერიოდი. წვიმაში ბაყაყები გარეთ გამოდიან, აღიდგენენ სხეულში წყლის ნორმალურ შემცველობას, დადებენ ქვირითს. არააქტიურ მდგომარეობაში გადასვლისას ბაყაყის შარდის ბუშტი სითხითაა ავსებული, რაც დიდ როლს ასრულებს წყლის ბალანსში. ზოგჯერ შარდის წონა მთელი სხეულის წონის 30%-ს უდრის. შარდი ძალიან თხიერია და მისი ოსმოსური კონცენტრაცია 0,1%-იან NaCl-ის კონცენტრაციას შეესატყვისება.

საინტერესოა ხმელეთის ლოკოკინა. არააქტიურ მდგომარეობაში იგი კარგად იცავს თავს გამოშრობისაგან – იმალება ნიჟარაში და ხვრელს მემბრანით – **ეპიფრაგმით** ხურავს, რომელიც შედგება გამშრალი ლორწოსაგან. ასეთ მდგომარეობაში ზოგი ლოკოკინა უძლებს უდაბნოს მშრალ პირობებს. *Sphinctronchila*-ს გვარის ლოკოკინა ამ მდგომარეობაში დღეში

კარგავს 0,5 მგ წყალს და რადგან მის ორგანიზმში დაახლოებით 1,5 გ. წყალია, მას არახელსაყრელ პირობებში შეუძლია სიცოცხლისუნარიანობა შეინარჩუნოს რამდენიმე წლის განმავლობაში.

გაცილებით ნაკლებადაა დამოკიდებული გარემოს ტენიანობაზე ობობასნაირები და მწერები. ქიტინი და მის ზედაპირზე არსებული ცვილის შრე ხელს უშლის აორთქლებას. მე-9 ცხრილში ნაჩვენებია, რამდენი მიკროგრამი წყალი ორთქლდება სხვადასხვა ფეხსახსრიანის ზედაპირის 1 სმ²-დან 1 საათის განმავლობაში, როდესაც ტენით გაჯერების დეფიციტი სინდიყის სვეტის 1 მმ-ს (0,13 კპა) უდრის.

აორთქლება მწერების სხეულიდან ტემპერატურის მატებასთან ერთად იზრდება, რასაც ცვილის შრის ფიზიკურ ცვლილებებს უკავშირებენ.

ქვეწარმავლებში სხეულის ზედაპირიდან აორთქლება 2-ჯერ და უფრო მეტად სჭარბობს სუნთქვასთან დაკავშირებულ აორთქლებას. მაგალითად, თუ ანკარას მოვათავსებთ ჰაერზე, აორთქლების 90% მოვა სხეულის ზედაპირზე; ასევეა კუებსა და ხელიკებში.

ქვეწარმავლების შემთხვევაშიც აორთქლება ძლიერაა დამოკიდებული ადგილსამყოფელზე. მშრალი ადგილების ბინადართა სხეულის ზედაპირიდან აორთქლება ყოველთვის ნაკლებია. მსგავსი მოვლენაა ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში, თუმცა აორთქლება მათ ნაკლები აქვთ.

წყლის შთანთქმის დასახელებული საშუალებებიდან ყველაზე გავრცელებულია წყლის სმა. თავისუფალი წყალი მისაწვდომია ყველა იმ ცხოველისათვის, რომელიც წყლის მახლობლად ბინადრობს. მრავალი მცირე ზომის ცხოველი იყენებს ცვარს და წვიმის წყალს. უმრავლესობისათვის თავისუფალი წყალი მხოლოდ პერიოდულადაა მისაწვდომი. არის ისეთი ადგილსამყოფლები, სადაც თავისუფალი წყლის დიდი დეფიციტია და ცხოველები იძულებული არიან სხვა გზებით მიიღონ იგი.

(ცხრილი 9

წყლის აორთქლება სხეულის ზედაპირიდან
სხვადასხვა ფეხსახსრიანებში,
შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

| | |
|----------------------------------|-----------|
| სქელფეხიანების მატლები (Bibio) | 900 მკ.გრ |
| ტარაკანი (Peripineta) | 49 მკ.გრ |
| უდაბნოს კალია (Schistocerca) | 22 მკ.გრ |
| ბუზი ცეცე (Clossina) | 13 მკ.გრ |
| ფქვილის ჭია (Tenebrio-ს მატლები) | 6 მკ.გრ |
| ფქვისლი ტკიპა (Acarus) | 2 მკ.გრ |
| ტკიპა (Dermacentor) | 0,8 მკ.გრ |

წყლის აბსორბცია სხეულის საფარველის მეშვეობით მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ამფიბიოტურ და ნიადაგში მცხოვრებ ცხოველებში. ამფიბიები და ნიადაგის მრავალი უხერხემლო ძალიან ახლო დგანან პოიკილოოსმოსურ ჰიდრობიონტებთან. ზედმეტ წყალს ისინი გამოყოფენ ჰიპოტონური შარდის სახით. აბსორბციის უნარი გააჩნიათ მწერებსა და ტკიპებს. მაგალითად, სწორფრთიანების კვერცხები წყლის აბსორბციას განვითარების წინ ახდენს. წყლის შეღწევას არეგულირებს სპეციალური „ჰიდროფილური“ უჯრედები, რომლებიც კვერცხის უკანა ბოლოზეა მოთავსებული და კუტიკულის „ჰიდროფილურ“ მონაკვეთს წარმოქმნის. აბსორბცია მიდის ოსმოსური გრადიენტების საწინააღმდეგოდ ისეთ გარემოშიც კი, როგორცაა გლუკოზის ხსნარი, რომლის წნევა უდრის 14.6 ატმ-ს. ასეთივე მექანიზმი ახასიათებს ზოგი სხვა მწერის კვერცხებსაც.

ტკიპა *Ixodes ricinus*-ის დედლები წყალს შთანთქავენ ჰაერიდან, როდესაც შეფარდებითი ტენიანობა უდრის დაახლოებით 92%-ს. წყლის ორთქლის წნევის გრადიენტის საწინააღმდეგო აბსორბცია ხდება განსაკუთრებული სეკრეტული სისტემის მეშვეობით. ტენის აბსორბციას ახდენს ლოგინის ბალნინჯო, ფქვილის ღრაჭიკას მატლები, კუტკალიები. აბსორბციის უნარს დიდი მნიშვნელობა აქვს უდაბნოს ხვლიკების კვერცხების განვითარებაშიც. სხვადასხვა ცხოველებისათვის აბსორბცია ჰაერიდან შეფარდებითი ტენიანობის სხვადასხვა დონეზეა შესაძლებელი. მე-10 ცხრილში ნაჩვენებია ჰაერის შეფარდებითი ტენიანობის ზღვრული მაჩვენებელი, რომლის დაბლა აბსორბცია აღარ ხდება.

ცხრილი 10

აბსორბციისათვის აუცილებელი ზღვრული შეფარდებითი ტენიანობა სხვადასხვა ცხოველისათვის, შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

| ცხოველის დასახელება | ზღვრული შეფარდებითი ტენიანობა (%) |
|---|-----------------------------------|
| ტკიპა <i>Ornithodorus</i> | 94 |
| ტკიპა <i>Ixodes</i> | 92 |
| ფქვილის ღრაჭიკას <i>Tenebrio</i> -ს მატლები | 90 |
| უდაბნოს ტარაკანი <i>Arenivaga</i> | 83 |
| სწორფრთიანები <i>Chortophaga</i> | 82 |
| ფქვილის ტკიპა <i>Acarus</i> | 70 |
| რწყილი <i>Xenopsylla</i> | 50 |

საინტერესოა, რომ აბსორბცია მიმდინარეობს მას შემდეგ, რაც ცხოველის ორგანიზმი ნაწილობრივ გაუნწყლოვდება.

ორგანიზმის წყლით უზრუნველყოფის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი წყაროა საკვები. მცენარეებით მკვებავი ცხოველები საკმაოდ წყალს იღებენ მცენარეთა ცოცხალი ნაწილებიდან – ფოთლებიდან, ღეროებიდან, წვნიანი ნაყოფებიდან და სხვა. ამ საკვებში წყლის რაოდენობა ზოგჯერ 90%-საც კი აღწევს, თუმცა ძალიან მშრალი საკვებიც კი წყლის გარკვეულ რაოდენობას შეიცავს. თუ ჰაერის ტენიანობა ეცემა, მაშინ ცხოველები უფრო ტენიანი საკვების გამოყენებაზე გადადიან და ადვილად უძლებენ დაბალ ტენიანობას. მაგალითად, ასე იქცევა მდელოს ფარვანას მუხლუხო. საკმარისი რაოდენობით იღებენ სითხეს ნექტარიტა და სისხლით მკვებავი მწერები. სისხლთან ერთად მრავალი მწერი ჭარბ მარилეებსაც (ქლორიდებს) იღებს, რომლებიც შემდეგ გამოიყოფა სეკრეტორული ორგანოების მიერ. მშრალი ადგილსამყოფლის ცხოველებისათვის ყველაზე მნიშვნელოვანია ის წყალი, რომელიც ორგანიზმს ნივთიერებათა ჟანგვის დროს წარმოიშობა. მას უწოდებენ ჟანგვის წყალს, ანუ მეტაბოლურ წყალს. მეტაბოლური წყლის ხარჯზე ცხოველები მშრალი საკვებით მკვებავი მწერები. ფქვილის ღრაჭიკას სხეულში წყლის შემცველობა თითქმის უცვლელია და 75-77,6%-ს აღწევს. უდაბნოს ძუძუმწოვრებს (მინის კურდღლები, გაზელები, აქლემები) და ფრინველებს ხელსაყრელ პერიოდში დაგროვილი ცხიმი ხელს უწყობს ხანგრძლივი გვაღვა გადაიტანონ მატაბოლური წყლის ხარჯზე. ეს წყალი ზოგ შემთხვევაში მთლიანად აკმაყოფილებს ორგანიზმის მოთხოვნებს. მე-11 ცხრილიდან ჩანს, რამდენი წყალი გამოიყოფა სხვადასხვა ორგანიზმის ნივთიერებების ჟანგვისას.

ცხრილი 11

საკვების დაჟანგვის შედეგად გამოყოფილი წყლის რაოდენობა, შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

| ნივთიერება | წყლის რაოდენობა 1გ საკვებზე | მეტაბოლური ენერგია კკალ/გ |
|-------------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| სახამებელი | 0,56 | 4,2 |
| ცხიმი | 1,07 | 9,2 |
| ცილა (შარდოვანას გამოყოფისას) | 0,39 | 4,3 |
| ცილა (შარდმჟავას გამოყოფისას) | 0,50 | 4,4 |

წყლის ნაკლებობა უარყოფითად მოქმედებს ცხოველთა გამრავლებაზე. მღრღნელებში იგი იწვევს გონადების ფუნქციონირების შეწყვეტას, ზრდის დაბრკოლებას; მწერების კვერცხების მნიშვნელოვანი ნაწილი

იღუპება. ზოგ შემთხვევაში ნორმალური განვითარებისათვის, პირიქით, საჭიროა მშრალი პირობები (უდაბნოს კალია). ამ პერიოდში იწყება დიაპაუზა; შემდეგ კი, ტენიანობის მომატებისას, განვითარება სწრაფად მიდის და ნორმალური კვერცხდებით მთავრდება.

წყლის ბალანსის შენარჩუნება ზოგჯერ სპეციფიკური ქცევით ხორციელდება. ტენის მოყვარული ცხოველები (მაგალითად, Agriotes-ის მატლები) ტენიან მიკროადგილსამყოფელებში მიისწრაფვიან. ზოგჯერ ტენიანობის დღელამური მერყეობა ცხოველების მიგრაციას იწვევს. მაგალითად, ორიბატიდების მრავალი წარმომადგენელი „ირჩევს“ მისთვის ოპტიმალური ტენიანობის პირობებს.

ტენის ნაკლებობისადმი შეგუების ერთ-ერთი ფორმაა არააქტიურ მდგომარეობაში (ძილქუშში) გადასვლა. სხვადასხვა სეზონში ეს ახასიათებს ნემატოდებს, ტარდიგრადებს, ციბრუტელებს და უმარტივესებს. მშრალ ნიადაგში ჭიაყელები ახდენენ ინკაპსულაციას. ტენის ჭიები არააქტიურ მდგომარეობაში იმყოფებიან დაახლოებით 60 დღის განმავლობაში.

რაც შეეხება ნალექებს, ისინი მრავალი ცხოველისათვის სასარგებლოა. მაგრამ ნალექები შეიძლება იყოს ცხოველთა რიცხოვნობის შემცირების უშუალო მიზეზიც. მაგალითად, თავსხმა წვიმები: წყალდიდობის დროს იტბორება დიდი ტერიტორია, რის შედეგად იღუპება მრავალი წვრილი ძუძუმწოვარი, ზოგიერთი მწერი.

ხმელეთის ცხოველებისათვის წყლის მოხმარებასთან ერთად დიდი მნიშვნელობა აქვს მინერალურ კვებას. საჭირო მარილებს მრავალი ცხოველი წყალსა და საკვებთან ერთად იღებს. მაგრამ ზოგ შემთხვევაში მარილებისადმი მოთხოვნილება ასეთი გზით მთლიანად ვერ კმაყოფილდება (მცოხნელები, ზოგიერთი მღრღნელი). ამიტომ მარილების ნაკლებობას ცხოველები მინერალური წყლის სმით, ბუნებაში არსებული მარილის მოხმარებით და რიგი სხვა საშუალებით ანაზღაურებენ.

გარდა მარილებისა, ზოგ ცხოველს სჭირდება თიხა, რადგან იგი ხელს უწყობს მშრალი ფეკალური მასის წარმოქმნას. ცხოველებს ესაჭიროება მიკროელემენტებიც. მათი ნაკლებობა იწვევს სხვადასხვა ფუნქციის მოშლას, დაავადებებს და დაღუპვას. ისეთი მნიშვნელოვანი ნივთიერების წარმოქმნაში, როგორცაა ვიტამინი B₁₂, მონაწილეობს კობალტი, ჰორმონ თიროქსინის წარმოქმნაში – იოდი, *ინსულინისა და კარბოანჰიდრაზის წარმოქმნაში* – თუთია, ფერმენტ *ქსანტინოქსალაზის* გამომუშავებაში – მოლიბდენი, *ტრიპსინისაში* – ქრომი, *არგინაზის* წარმოქმნაში – მანგანუმი და ა.შ. ამ ნივთიერებათა ნაკლებობა ან სიუხვე განაპირობებს მცენარეებისა და ცხოველების ნორმალურ განვითარებას, ან პირიქით – დაავადებებს. იქ, სადაც კობალტის ნაკლებობაა, მცენარეებში ცხოველთა ნაწლავის მიკროფლორის მიერ ვიტამინ B₁₂-ის სინთეზი გაძნელებულია. როდეს

საც მცენარეებში სპილენძის ნაკლებობაა, ახალგაზრდა სასოფლო-სამეურნეო ცხოველები ჩამორჩებიან ზრდაში, მათი ძვლები მსუბუქი და მტვრევადია. იქ, სადაც ბორის რაოდენობა დიდია (მაგალითად, ჩრდილო-დასავლეთი ყაზახეთი) ცხოველების 3-5% ავადდება „ბორის ენტერიტი“. მთიან რაიონებში იოდის ნაკლებობა თიროქსინის სინთეზის დარღვევას იწვევს. სომხეთის მთებში ბევრი მოლიბდენია. აქ ცხვარი დღე-ღამეში საშუალოდ 1 კგ ცოცხალ წონაზე იღებს 8 მგ მოლიბდენს. თუ სისხლში მოლიბდენმა 1.5-2-ჯერ მოიმატა, მაშინ ძლიერდება ქსანტინოქსიდაზის სინთეზი, რაც, თავის მხრივ, აჩქარებს ქსანტინისა და ჰიპოქსანტინის გარდაქმნას შარდის მჟავად. შედეგად, ამ პროვინციის მოსახლეობაში ხშირია ნიკრისი. იქ, სადაც ქარბადაა ნიკელი (ჩრდილოეთ კავკასია), ცხვარში ხშირია „ნიკელის სიბრმავე“, რაც რქოვანაში ნიკელის დაგროვებითაა გამოწვეული.

ამრიგად, ნყალსა და საკვებთან ერთად მარილებსა და მიკროელემენტების შეთვისებას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცხოველებისათვის, რადგან ისინი გარკვეულ როლს ასრულებენ მათ ცხოველქმედებაში.

2.4. ჰაერი როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი

როგორც მცენარისათვის, ისე ცხოველისათვის ჰაერს უდიდესი მნიშვნელობა აქვს. მცენარის მიერ ორგანული ნაერთების სინთეზი დაკავშირებულია ჰაერში არსებული CO₂-ის გამოყენებასთან. ამავე დროს, როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა სუნთქვა დაკავშირებულია ჟანგბადის შეთვისებასთან.

ის ორგანიზმები, რომლებიც არსებობისათვის ჟანგბადს საჭიროებენ, **აერობებს** წარმოადგენენ. ასეთია ორგანიზმთა უმრავლესობა. არის ისეთი ორგანიზმებიც (ზოგიერთი ბაქტერია, უმარტივესები, ლამში მცხოვრები სხვადასხვა უხერხემლო, პარაზიტული ჭიების ნაწილი), რომლებიც უჟანგბადო გარემოში ბინადრობენ. მათ **ანაერობები** ეწოდებათ.

ატმოსფეროს ჰაერის შედგენილობა ძალიან სტაბილურია. მე-12 ცხრილიდან ჩანს, რომ როგორც მოცულობით, ისე მასით ჰაერში ყველაზე დიდი რაოდენობით აზოტია.

ცხრილია 12

ჰაერის შემადგენლობაში შემავალი ძირითადი გაზები

| გაზის დასახელება | მოცულობა % | მასა % |
|---|------------|--------|
| აზოტი | 78,06 | 75,50 |
| ჟანგბადი | 21,00 | 23,20 |
| არგონი | 0,90 | 1,20 |
| ნახშირბადის დიოქსიდი (CO ₂) | 0,03 | — |

დასახელებული გაზების გარდა ატმოსფეროში არის ძლიერ მცირე რაოდენობის ნეონი (Ne), კრიპტონი (Kr), ქსენონი (Xe); მინარევების სახით გოგირდის დიოქსიდი (SO₂), ამონიაკი (NH₃). ჟანგბადი და ნახშირბადის დიოქსიდი (CO₂) ატმოსფეროს გარდა არის მტკნარ წყლებში, თოვლში, ყინულში, ზღვებსა და ოკეანეებში.

ჟანგბადის და ნახშირბადის დიოქსიდის შემცველობა წყალში დამოკიდებულია ატმოსფეროს მოძრაობაზე, ტემპერატურაზე, ცოცხალი ორგანიზმების ცხოველქმედებაზე. ჟანგბადით წყლის გაჯერების ხარისხი წყლის ტემპერატურის უკუპროპორციულია. მაგალითად, მტკნარ 1 ლ წყალში 0°C ტემპერატურაზე გახსნილია 10,244 სმ³ ჟანგბადი, მაშინ როდესაც 15°C-ზე – 7, 15 სმ³, ხოლო 30°C-ზე – 5,48 სმ³.

დღე-ღამის განმავლობაში CO₂-ის შემცველობა მკვეთრად იცვლება, რაც დამოკიდებულია ფოტოსინთეზის დროს გაზის გამოყენებასთან. დღისით CO₂-ის რაოდენობა მცირდება იქ, სადაც მრავლადაა მცენარეული ორგანიზმები. ატმოსფეროში CO₂-ის მომატების დროს ფოტოსინთეზი ნორმასთან შედარებით ზოგჯერ 2-3-ჯერ იზრდება. მაგრამ თუ ნახშირბადის რაოდენობამ ჰაერში რამდენიმე პროცენტს მიაღწია, მაშინ მცენარე იჩაგრება, მისი ზრდა ფერხდება.

აერობული ორგანიზმებისათვის ჟანგბადს განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს. მის გარეშე ეს ორგანიზმები იღუპებიან. თუ ჟანგბადის ნაკლებობაა, მაშინ სასიცოცხლო პროცესები კნინდება, იშლება ნივთიერებათა ცვლა. ჟანგბადზეა დამოკიდებული ჟანგვითი ეგზოთერმული პროცესი, რომლის დროსაც თავისუფლდება ის ენერგია, რომელზედაცაა დამოკიდებული ორგანიზმის ცხოველქმედება. გარდა ამისა, ჟანგვის დროს თავისუფლდება სხვადასხვა ნივთიერება, მათ შორის წყალიც.

წყალსატევში ჟანგბადის განაწილება წყლის შრეების შერევაზე და აქ მცხოვრები ორგანიზმების რიცხოვნობაზეა დამოკიდებული. ამ თვალსაზრისით არსებობს სამი ტიპის ტბა: 1) **ოლიგოტროფული** – ღრმა ტბაა. აქ ტემპერატურა დაბალია, პროდუქტიულობა არაა მაღალი, დაღუპულ მცენარეთა და ცხოველთა ხრწნა ნელა მიმდინარეობს, თევზები ძირითადად წარმოდგენილია ორაგულისებრთა ჯგუფით (მაგალითად, ტაბანყური); 2) **ევტროფული** – შედარებით თხელი ტბაა; აქ ტემპერატურა მაღალია, პროდუქტიულობა დიდი; ხრწნის პროცესი მაღალი ტემპით მიმდინარეობს; წყლის ფერი მომწვანოა; თევზები კმაყოფილდებიან ჟანგბადის შედარებით მცირე რაოდენობით; ხშირია „წყლის ყვავილობა“ (მაგალითად, კუმისის ტბა); 3) **დისტროფული** ტბა ხასიათდება ჰუმინური მჟავების მაღალი შემცველობით, მაღალი მჟავიანობითა და მოყავისფრო ფერით; ჟანგბადის შემცველობა ძალიან დაბალია; მცენარეულობა ღარიბადაა წარმოდგენილი (დაჭაობებული წყლები); თევზები აქ ვერ ბინადრობენ.

ჰიდრობიონტი ცხოველების გამძლეობა ჟანგბადის ნაკლებობისადმი სხვადასხვაგვარია. ამ მხრივ, თევზებს შორის არჩევენ ოთხ ჯგუფს: პირველი – სახეობები, რომელთაც ჟანგბადისადმი დიდი მოთხოვნილება აქვთ; მათთვის ოპტიმალურია 7-11 სმ³ 1 ლ წყალზე; ძირითადად ეს ცივი და სწრაფმდინარე წყლების თევზებია, როგორცაა, მაგალითად: კალმახი (*Salmo trutta*), კვირჩხლა (*Phoxinus phoxinus*). ასეთ ცხოველებს **ოქსიფილ-სტენოქსიბიონტებს** უწოდებენ. ისინი ე.წ. რეოფილური ფაუნის წარმომადგენლებია. მათ სასუნთქი სისტემა შედარებით სუსტად აქვთ განვითარებული (ლაცუჩები შესამჩნევადაა რედუცირებული). მეორე ჯგუფს ქმნიან თევზები, რომელთაც ყოფნის 5-7 სმ³ ჟანგბადი 1 ლ წყალში. ასეთებია: ხარიუსი (*Thymallus thymallus*), ჩვეულებრივი ციმორი (*Gobio gobio*), ქაშაპი (*Leuciscus cephalus*). მესამე ჯგუფის თევზები უფრო ნაკლებად არიან მომთხოვნი ჟანგბადისადმი; მათთვის საკმარისია 4 სმ³ 1 ლ წყალზე; ასეთია, მაგალითად, ნაფოტა (*Rutilus rutilus*). მეოთხე ჯგუფის თევზებისათვის საკმარისია ჟანგბადის უმნიშვნელო რაოდენობა, სულ 0,5 სმ³ 1 ლიტრზე. ამ ჯგუფის წარმომადგენელია კობრი (*Cyprinus carpio*).

ჟანგბადი ცხოველთა ორგანიზმში ხვდება ზედაპირიდან ან სპეციალური ორგანოების საშუალებით. ჰაერი ორგანიზმში შედის წყლის აპკით, ე.ი. დიფუზიის გზით. როგორც წესი, ჟანგბადის გადატანა ხდება სისხლის საშუალებით. სისხლში (ერიტროციტებში ან გახსნილი სახით) არის პიგმენტები, რომელთაც გააჩნიათ ჟანგბადის მიერთების უნარი; წარმოიქმნება არამდგრადი ნაერთი (ოქსიჰემოგლობინი), რომელიც ადვილად იშლება და გასცემს ჟანგბადს. სისხლის პიგმენტი სხვადასხვა ცხოველებში სხვადასხვაა. მსხვილ ცხოველებში რკინის შემცველი ჰემოგლობინია, ფეხსახსრიანებსა და მოლუსკებში – სპილენძის შემცველი და ა.შ. წყალსატევების ფსკერზე მობინადრე რგოლოვან ქიებში სუნთქვის პიგმენტის როლს ასრულებს ერიტოკრუორინი და ქლოროკრუორინი.

ჟანგბადის ნაკლებობას სხვადასხვა ცხოველი სხვადასხვაგვარად პასუხობს. თუ დაფინიას დიდი ხნით მოვათავსებთ ჟანგბადით ღარიბ წყალში, მაშინ მის სხეულში ჰემოგლობინის რაოდენობამ შეიძლება 10-ჯერ მოიმატოს, ხოლო Tubificidae-ს ოჯახის ოლიგოქეტები ტბების ღრმა შრეებში, სადაც ჟანგბადის დიდი დეფიციტია, ზოგჯერ ანაერობიოზზე გადადიან.

შთანთქმული ჟანგბადისა და გამოყოფილი CO₂-ის შეფარდება *სუნთქვის კოეფიციენტის* სახელითაა ცნობილი. ნახშირწყლების ჟანგვისას ეს შეფარდება უდრის 1-ს. თუ საკვებად გამოიყენება ცილები და ცხიმები, სუნთქვის კოეფიციენტი ქვეითდება 0,8 - 0,7-მდე, მაგრამ თუ იგი იზრდება 1-ზე მეტად, ეს იმას მოწმობს, რომ ნივთიერებათა ცვლაში ანაერობული პროცესებიც მონაწილეობენ.

ჰიდრობიონტებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს წყლის ვერტიკალურ ცირკულაციას, რომლის დროსაც წყალი მდიდრდება ჟანგბადით. თუ ეს ცირკულაცია სუსტია, ფსკერზე ჩნდება ორგანული ნივთიერებები, რომლებიც ანაერობულ პირობებში განიცდიან გოგირდწყალბადოვან დუღილს. შავ ზღვაში ეს დუღილი მიმდინარეობს სულფატმარედუცირებული ბაქტერიის *Microspira*-ს და ცილის დაშლილი ბაქტერიების მეშვეობით. მათი მოქმედების შედეგად შავი ზღვა 100-200 მეტრის ქვემოთ მონამლულია გოგირდწყალბადით და ცხოველებისათვის გამოუსადეგარია.

ჟანგბადის შემცველობა წყალსატევებში სეზონურ მერყეობას განიცდის. ჩრდილოეთის ზოგიერთი მდინარისათვის დამახასიათებელია ე.წ. „ამოხუთვა“, როდესაც ყინულის ქვეშ, ორგანული ნივთიერებების სიჭარბის გამო, თავისუფალი ჟანგბადი აღარ რჩება და თევზები მასობრივად იღუპებიან. ასეთი „ამოხუთვა“ ხდება აგრეთვე ტბორებსა და ტბებში ზამთრობით, როდესაც წყლის მთელი სარკე ყინულით იფარება. „ამოხუთვა“ შეიძლება მოხდეს ზაფხულშიც, სამხრეთში განლაგებულ ტბებში და აგრეთვე აზოვის ზღვაში, შტილის პირობებში, როდესაც წყლის ვერტიკალური ცირკულაცია თითქმის მთლიანად წყდება.

ეს პროცესი განპირობებულია იმით, რომ წყალში სხვადასხვა გაზის გახსნის კოეფიციენტები ძლიერ განსხვავდება. მე-13 ცხრილი ამის კარგი ილუსტრაციაა.

ცხრილია 13

სხვადასხვა გაზის ხსნადობა 1 ლიტრ წყალზე 15°C-ზე, შმიდტ-ნიელსენის (1982) მიხედვით

| | | |
|---------------|---------------------------|------------|
| ჟანგბადი | 34,1 მლ O ₂ | 1 ლ წყალზე |
| აზოტი | 16,9 მლ N ₂ | |
| ნახშირორჟანგი | 1019,0 მლ CO ₂ | |

ჰიდრობიონტებთან შედარებით ხმელეთის ცხოველების გადაადგილებაზე უფრო მეტი ენერგია იხარჯება. ამან გამოიწვია ჟანგვითი რეაქციების, ანუ სუნთქვის გაძლიერება. ასე, ზრდასრულ ამფიბიებში, თავკომბალებთან შედარებით, ჰემოგლობინის როოდენობა სხეულის მასის ერთეულზე რამდენჯერმე მეტია, ხოლო გულის ინდექსი 3-4-ჯერაა გაზრდილი.

ატმოსფეროს ჰაერით სუნთქვას აქვს მთელი რიგი უპირატესობა. ჰაერში ჟანგბადის დიფუზია დიდ სიჩქარით ხდება; პარციალური წნევა ჰაერში დაახლოებით 10000-ჯერ მეტია, ვიდრე წყალში.

სუნთქვაში ფილტვებისა და სხვა ორგანოების გარდა, ცალკეულ შემთხვევაში მონანილეობას იღებს კანიც. ეს განსაკუთრებით დამახასიათებელია ამფიბიებისათვის. ცხოველთა უმრავლესობა ატმოსფერული ჰაერით სუნთქვისათვის იყენებს მხოლოდ ფილტვებს და სხვა სპეციალურ ორგანოებს (მაგალითად, ტრაქეებს), მაგრამ ატმოსფეროს ჰაერით სუნთქვა შეუძლიათ არა მარტო ხმელეთის ცხოველებს, არამედ წყლის ცხოველებსაც. ასეთებს ეკუთვნის ორგვარად მსუნთქავი თევზები, ზოგიერთი სხვა თევზი, ძუძუმწოვართა ნაირგვარი ჯგუფები. აღმოჩნდა, რომ ჰაერით მსუნთქავ ძვლოვანი თევზების სუნთქვაში მონანილეობს პირის და ოპერკულარული ღრუ, კუჭი, ნანლაფი, საცურაო ბუშტი. ცნობილია, რომ ჩვეულებრივ გველთევზას (*Anguilla vulgaris*) შეუძლია მნიშვნელოვანი მანძილი დაფაროს ხმელეთზე ცოცვით. მეთევზეებს ხშირად ცოცხალი გველთევზები რამდენიმე დღე ყუთში ჰყოლიათ მოთავსებული. როგორ ძლებს ეს თევზი წყლის გარეშე, როგორ სუნთქავს? როცა გველთევზა წყლის გარეშეა, მის სალახუჩე ღრუში ჰაერია, რომელსაც იგი ანახლებს წუთში ერთხელ. მაგრამ ასე სუნთქვა მას, ცხადია, დიდხანს არ შეუძლია. ასევე ჰაერით სუნთქავს ელექტრული გველთევზაც (*Electrophorus electricus*).

ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში ჟანგბადისადმი მოთხოვნილება ძალიან დიდია. ამიტომ მათ უვითარდებათ ნაირგვარი შეგუებანი ისეთი პირობებისადმი, სადაც ჟანგბადის შემცველობა ჰაერში დაბალია. ასეთ პირობებშია ცხოველები, რომლებიც დიდი ხნის განმავლობაში არიან წყლის სიღრმეში, ასევე მთხრელი ცხოველები და მაღალმთიანი რაიონების ბინადარნი. ამ ცხოველებს აქვთ სისხლის მაღალი ტევადობა, რაც ძირითადად ჰემოგლობინის მატებასა და ერითროციტების რიცხვის გაზრდასთანაა დაკავშირებული.

დიდ სიმაღლეებზე ცხოვრებისადმი შეგუება შესაძლებელია აგრეთვე ქსოვილების მიერ ჟანგბადის მოხმარების შემცირებით. ეს თვისება აღმოაჩნდათ მაღალმთიანეთის შინაურ ცხოველებს (მაგალითად, ცხვრებს).

ისეთ ცხოველებში, როგორიცაა ვეშაპები, სისხლში მომატებულია ჰემოგლობინი, ფილტვების ალვეოლები იკეტება სპეციალური კუნთებით; კაშალოტის მარჯვენა ნესტო გადაქცეულია ჰაერის სამარაგო რეზერვუარად. გარდა ამისა ამ ცხოველებისათვის დამახასიათებელია სისხლის მაღალი ბუფერულობა CO_2 -ის მიმართ.

ჰაერის მნიშვნელობა ორგანიზმთა ცხოველმყოფელობისათვის არ შემოიფარგლება მხოლოდ მასში შემავალ გაზთა შედგენილობით. გარკვეულ როლს ასრულებს მოძრაობაც. ზემოთ უკვე იყო ნათქვამი, რომ შტილმა (როდესაც ჰაერი არ მოძრაობს) შეიძლება წყალსატევების ბინადართა ამოხუთვა გამოიწვიოს.

ჰაერის მოძრაობას, კერძოდ კი ქარს, სხვა მნიშვნელობა აქვს. ქარის მოქმედება მცენარეებზე მრავალმხრივია. პირველ რიგში, ის მოქმედებს მექანიკურად. ძლიერმა ქარმა, განსაკუთრებით ქარიშხალმა, ხეები შეიძლება ამოგლიჯოს ფესვებიანად, მნიშვნელოვნად დააზიანოს მათი ვარჯი და ა.შ. არსებობს მონაცემები იმის შესახებ, რომ ქარიშხლის დროს 1-2 საათის განმავლობაში დაიღუპა მთელი ტყე.

მუდმივად ერთ მხარეს მიმართული ქარი იწვევს ხეების დეფორმაციას: მერქნის ექსცენტრულ ზრდას, ხის ტანის გადახრას, ვარჯის ცალმხრივ განვითარებას („დროშის“ ფორმის ვარჯი). ქარის მუდმივი დანოლისაგან თავის გადარჩენა შეუძლიათ არქტიკულ და მაღალი მთის მცენარეებს. ისინი ხშირად გართხმული არიან მიწაზე. მაგრამ ქარს მცენარეთა ცხოვრებაში დადებითი როლიც აქვს. მის გარეშე ვერ მოხერხდება **ანემოფილური** მცენარეების დამტვერვა (ასეთებია დაახლოებით ფარულთესლიანთა 10%). გარდა ამისა, ქარი მონანილებს **ანემოქორული** მცენარეების თესლებისა და ნაყოფების გავრცელებაში. ამას ხელს უწყობს თესლისა და ნაყოფების მცირე ზომა ან „აეროდინამიკური“ შეგუებანი, რომლებიც იალქნის როლს ასრულებენ. ეს არის ბუსუსები, საფრენი გამონაზარდები და სხვა (მაგალითად, ალვის ხის და სხვათა ნაყოფები). ზოგჯერ ქარს 40 კილომეტრის მანძილზეც კი გადააქვს ანემოქორების თესლები. ანემოქორებს მიეკუთვნება აგრეთვე სპოროვანი მცენარეები.

ქარის დიდ როლზე მცენარეთა გავრცელებაში მეტყველებს კუნძულ კრაკატაუს (ინდონეზია) ისტორია. აქ 1885 წელს მოხდა ვულკანის ამოფრქვევა, რის შედეგად ყოველივე ცოცხალი დაიღუპა. ეს კუნძული 35 კილომეტრითაა დაშორებული სხვა, მცენარეებით მდიდარი კუნძულებიდან. ამოფრქვევიდან უკვე 3 წლის შემდეგ აქ აღმოჩნდა ფლორის 15 წარმომადგენელი, 25 წლის შემდეგ – 28, თანაც მცენარეულობის უმრავლესობა ანემოქორებს ეკუთვნოდა. ამოფრქვევიდან 50 წლის შემდეგ კუნძული ტყით დაიფარა.

ხმელეთის ცხოველებისათვის ქარი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. იგი აძლიერებს აორთქლებას და სითბოს გაცემას. ამიტომ ღია ადგილების ცხოველების სხეულის საფარი გამოირჩევა სიმჭიდროვით (ფრინველები, ძუძუმწონოვრები). ფრინველების ბუმბული მკვრივია და მჭიდროდ ეკვრის სხეულს.

ქარის თავისებურებებთანაა დაკავშირებული მრავალი სახეობის გეოგრაფიული გავრცელება და განაწილება ბიოტოპებში. ძლიერი მუდმივი ქარის პირობებში მცირე ზომის მფრინავ ცხოველთა ფაუნა შედარებით ღარიბია. აქ შემორჩენილია ძირითადად არამფრენი ფორმები ან ძლიერი, ფრთებიანი სახეობები. ეს კარგად შეამჩნია ჯერ კიდევ დარვინმა.

ზოგი ცხოველი ქარს გადაადგილებისათვის იყენებს. მაგალითად, ფრეგატები, ალბატროსები და ქარიშხალა იყენებენ ჰაერის აღმავალ ჭავლს. მრავალი მცირე ცხოველი პასიურად გადაადგილდება ქარის საშუალებით. როდესაც წყალსატევები შრება, ფსკერზე დარჩენილი არა-აქტიურ მდგომარეობაში მყოფი ცხოველები სხვა წყალსაცავებში ქარს გადააქვს. ამიტომ ერთმანეთისაგან საკმაოდ დაშორებული წყალსატევების მიკროფაუნა ხშირად ძლიერ მსგავსია. ქარით გადატანა შეიძლება ცოცხალი ორგანიზმების განვითარების ყველა სტადიაზე. არის შემთხვევები, როდესაც ქარს გადააქვს მსხვილი ცხოველებიც კი. ძლიერი ქარიშხლის დროს ქარბორბალას შეუძლია აიტაცოს მოლუსკები, ბაყაყები და თევზები, რომლებიც შემდეგ „წვიმის“ სახით ეცემა 20-30 კმ მოშორებით. ასეთი „თევზის წვიმის“ მონმენი გახდნენ ადამიანები 1947 წელს ქ. მარქსვილში.

გარდა ცხოველების შემთხვევითი გადატანისა, ქარი დიდ როლს ასრულებს მრავალი მწერის განსახლებაში. ქარით ხდება ზოგიერთი პეპლის განსახლება. ასევე ქართანაა დაკავშირებული უდაბნოს კალიის (*Schistocerca gregaria*) მიგრაცია. იგი გადაადგილდება მაღალი წნევის ზონიდან ბარომეტრული მინიმუმის ოლქებში.

ძუძუმწოვრებისათვის ქარი ხშირად საორიენტაციო საშუალებაა; ქარს მოაქვს სხვადასხვა ცხოველის სუნი, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს როგორც მტაცებლებისათვის ნადირობისას, ისე ჩლიქოსნებისათვის, რომლებიც ამ მტაცებელს გაურბიან.

2.5. ნიადაგი როგორც ცოცხალი ორგანიზმების საარსებო გარემო

ნიადაგი – დედამიწის ქერქის ზედა ფხვიერი ფენაა; იგი წარმოქმნილია ატმოსფეროს, ლითოსფეროს და ბიოსფეროს ხანგრძლივი ურთიერთობის შედეგად ფიზიკური, ქიმიური და ბიოლოგიური პროცესების ერთობლივი მოქმედებით.

ნიადაგი შეიცავს მკვრივ, თხევად და გაზობრივ კომპონენტებს. იგი მცენარეებთან, ცხოველებსა და მიკროორგანიზმებთან ერთად ქმნის რთულ ეკოლოგიურ სისტემას, სადაც მუდმივად ხორციელდება ორგანული ნივთიერებების სინთეზი და დაშლა. მისი ერთ-ერთი ფუნქციაა მზის ენერჯიის ბიოლოგიური დაგროვება, ტრანსფორმაცია და განაწილება. ნიადაგი ურთიერთქმედებს ბიოსფეროს სხვა ელემენტებთან და მონაწილეობს რიგი ქიმიური ელემენტების – ჟანგბადის, წყალბადის, აზოტის, ფოსფორის, გოგირდის, კალციუმის, სპილენძის, კობალტის და სხვათა წრებრუნვაში.

ცოცხალი ორგანიზმების როლი ნიადაგის ფორმირებაში მეტად დიდია. ისინი განსაზღვრავენ ნიადაგის ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს თავისებურებას – *ნაყოფიერებას*, რომელიც შეიძლება განიმარტოს როგორც მცენარეების საკვებით, წყლითა და ჰაერით უზრუნველყოფის უნარი.

ნიადაგის ვერტიკალურ ჭრილში აშკარად ჩანს რამდენიმე ფენა. მათ თანმიმდევრობას ნიადაგის **პროფილი** ჰქვია. ზედა ფენის (A-ჰორიზონტის) სისქე, ბიომის შესაბამისად, 2,5-დან რამდენიმე ათეული სანტიმეტრია. ეს ფენა შეიცავს მცენარეთა ფესვებს, მიკროორგანიზმებს, ნიადაგის ცხოველებს, ორგანიზმთა მკვდარ ნაწილებს.

A-ჰორიზონტში წარმოქმნილი მინერალური და ორგანული ნივთიერებები ილუვიალურ, ანუ B-ჰორიზონტში აღწევს; მას მოსდევს C-ჰორიზონტი, ანუ დედაქანი, სადაც იწყება ნიადაგის წარმოქმნის პროცესი.

ნიადაგის მინერალური შედგენილობის დაახლოებით 50% კაჟმინაზე მოდის, 25% – თიხამინაა, 1-10% – რკინის ოქსიდებია, 0,1-5% კი – მაგნიუმის, კალიუმის, ფოსფორის, კალციუმის ოქსიდები. ორგანული მასა შეიცავს ნახშირწყლებს (ლიგნინი, ცელულოზა, ჰემიცელულოზა), ცილოვან ნივთიერებებს, ცხიმებს და ა.შ. ისინი აქ მარტივ ნივთიერებად (წყალი, ნახშირბადის დიოქსიდი, ამონიაკი) იშლება ან შედარებით რთულ მასად – **ჰუმუსად** გარდაიქმნება, რომელიც ხელს უწყობს წყლის დაკავებას და ნიადაგის სიფხვიერის შენარჩუნებას.

ნიადაგის ჩამოყალიბება ხანგრძლივი და რთული პროცესია. რელიეფის და გეოლოგიური თავისებურებების შესაბამისად, ნიადაგის წარმოქმნის ხანგრძლივობა რამდენიმე ათეულ წლამდე მერყეობს. ერთი სანტიმეტრი სისქის ნიადაგის შექმნას ხშირად ასეული წლები სჭირდება.

ნიადაგში მობინადრე ორგანიზმები ძალზე მრავალფეროვანია. ზოგი ცხოველი აქ მუდმივად ბინადრობს (მაგალითად, ჭიაყელები, ჯავშნიანი ტკიპები და სხვ.), სხვები სიცოცხლის ნაწილს ატარებენ ნიადაგში (კალიასებრნი, მრავალი ხოჭო და სხვ.), ზოგი ცხოველი ნიადაგს მხოლოდ დროებით იყენებს თავდაცვის მიზნით ან როგორც თავშესაფარს (მაგალითად, ტარაკნები, ზოგი მღრღნელი და სხვ.). განსაკუთრებულ ეკოლოგიურ ჯგუფს ქმნის ქვიშნარზე მობინადრე მცენარეები და ცხოველები: აბზინდა, საქსაული, ქვიშის აკაცია, ხვლიკები, მინის კურდღელი, აქლემი და სხვ. ნიადაგში მობინადრე ორგანიზმებს **პედობიონტებს** უწოდებენ (ბერძ. „პედონ“ – ნიადაგი).

ბევრს ჰგონია, რომ ხშირ ტყეში, სადაც ფრინველი, ძუძუმწოვარი, რეპტილია, მწერი ბინადრობს, ძირითადი ცხოველური მასა ხმელეთის ზედაპირზეა კონცენტრირებული, მაგრამ ეს ასე არ არის. სინამდვილეში ცხოველური მასის მნიშვნელოვანი ნაწილი ნიადაგში ცხოვრობს. დადგენილია, რომ ჩვენს პლანეტაზე ნიადაგის ბაქტერიების საერთო წონა 10

თავი 3. ბიოტური ფაქტორები

ბიოტურ ფაქტორებში აერთიანებენ ორგანიზმთა ყველა სახის ურთიერთობას. ყოველი ორგანიზმი მუდმივად განიცდის სხვა ორგანიზმების ზემოქმედებას, რაც შეიძლება იყოს პირდაპირი და არაპირდაპირი. ნებისმიერი ორგანიზმი დაკავშირებულია თავისი სახეობის ან სხვა სახეობის წარმომადგენლებთან. გარემომცველი ორგანული სამყარო სახეობისათვის მისი გარემოს შემადგენელი ნაწილია. ეკოსისტემებში არ არსებობს ისეთი ორგანიზმები, რომელიც სხვა ორგანიზმებისაგან იყოს მონყვეტილი. ხე-მცენარეები ერთმანეთზე მოქმედებენ როგორც კონტაქტური, ისე აქროლადი ნივთიერებების საშუალებით (კონკურენცია). მცენარეთა ქსოვილებს ცხოველები იყენებენ საკვებად; ამავე დროს, თვით ცხოველები ხელს უწყობენ მცენარეთა დამტვერვას, თესლის გავრცელებას და ა.შ. ეს კავშირები იმდენად მრავალფეროვანია, რომ ჯერ კიდევ ბოლომდე არ არის გამოვლენილი. ორგანიზმები შეიძლება თავად წარმოადგენდნენ გარემოს სხვა ორგანიზმებისათვის; შეიძლება კონკურენციას უწევდნენ ერთმანეთს ან თანამშრომლობდნენ; იწვევდნენ სხვა სახეობის მასობრივ დაღუპვას ან პირიქით; ერთი სახეობის ინდივიდთა გაერთიანება შეიძლება იქცეს ამ სახეობის არსებობის აუცილებელ ფორმად.

მრავალი ეკოლოგი ბიოტურ ფაქტორებს მიაკუთვნებს აგრეთვე საკვებასაც, თუმცა მცენარეთა კვება ძირითადად ავტოტროფულია.

3.1 საკვები როგორც ეკოლოგიური ფაქტორი

კვებას, სხვა ეკოლოგიურ ფაქტორთა შორის, განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს. ხშირ შემთხვევაში სხვა ფაქტორებისადმი ტოლერანტობა მნიშვნელოვნადაა დაკავშირებული კვებასთან. მაგალითად, არახელსაყრელი ტემპერატურული პირობების ზემოქმედება შეიძლება შეამციროს საკვებით მაღალმა უზრუნველყოფამ, ხოლო წყლის დეფიციტი ხშირ შემთხვევაში შეიძლება დაიფაროს მეტაბოლური წყლის ხარჯზე, რისთვისაც ცხოველი საკვებით უზრუნველყოფილი უნდა იყოს.

კვების ხასიათის მიხედვით გამოყოფენ ორგანიზმების ორ ძირითად ჯგუფს: **ავტოტროფებსა** და **ჰეტეროტროფებს**. ავტოტროფები თვით ქმნიან აუცილებელ ორგანულ ნივთიერებებს გარემოდან შეთვისებული არაორგანული ნივთიერებების ხარჯზე. თუ სინთეზური რეაქციებისათვის ენერჯის წყაროს მზის სინათლე წარმოადგენს, მცენარეები *ფოტოავტოტროფებად* (ფოტოსინთეტიკოსებად) იწოდებიან, ხოლო თუ ენერჯიას სხვადასხვა არაორგანული ნივთიერებების დაჟანგვის გზით (მაგალითად, NH_4^+ , Fe^{2+} , Mn^{2+}) იღებენ, მაშინ – *ქემოავტოტროფებად* (ქემოს-

ინთეტიკოსებად). ფოტოავტოტროფებს მიეკუთვნება მწვანე მცენარეები და ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ბაქტერიები, ხოლო ქემოავტოტროფებს – სხვადასხვა ქემოსინთეტიკური ბაქტერიები.

ორგანულ ნივთიერებათა შესაქმნელად მცენარეებს სჭირდებათ არა მარტო სინათლე, ნახშირორჟანგი და წყალი, არამედ მინერალური რესურსები, რომლებსაც ისინი გახსნილი სახით იღებენ ნიადაგიდან ან უშუალოდ წყლიდან (თუ ეს წყლის მცენარეა). ეს არის ე.წ. მაკროელემენტები – აზოტის (N), ფოსფორის (P), გოგირდის (S), კალიუმის (K), კალციუმის (Ca), მაგნიუმის (Mg), რკინის (Fe) სახით და აგრეთვე მრავალი მიკროელემენტი. ამ ელემენტების დიდი ნაწილი აუცილებელია აგრეთვე ცხოველებისათვის.

მცენარეთა ზოგიერთი ჯგუფი ხასიათდება განსაკუთრებული მოთხოვნებით მიკროელემენტების მიმართ. მაგალითად, ზოგიერთი გვიმრასნაირისათვის აუცილებელია ალუმინი, დიატომეებისათვის – სილიციუმი, ზოგიერთი პლანქტონური წყალმცენარისათვის – სელენი.

მწვანე მცენარისათვის აუცილებელია ყველა „შეუცვლელი“ ელემენტი (H, Mg, K, Fe და სხვა), მაგრამ მინერალური რესურსების გამოყენება არათანაბარია. საინტერესოა, რომ მცენარეთა ფესვები „მიისწრაფვიან“ ნიადაგის იმ უბნებისაკენ, სადაც არის წყალი და მასში გახსნილი მინერალური ნაერთები. ნიადაგში არსებულ ხსნარებს შორის ყველაზე შეუფერხებლად გადაადგილდება აზოტი ნიტრატიონების (NO₃) ფორმით.

მცენარეებისათვის მნიშვნელოვან რესურს წარმოადგენს ჟანგბადი.

ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, ავტოტროფებისაგან განსხვავებით, მოკლებულია არაორგანული ნივთიერებებიდან ორგანული ნივთიერებების სინთეზის უნარს. ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზისა და ცხოველქმედებისათვის აუცილებელი ენერჯის მისაღებად ისინი ისეთ საკვებს იყენებენ, რომელიც ცოცხალი ან მკვდარი ორგანიზმების მზა ორგანულ ნივთიერებებს წარმოადგენს.

გარდა ობლიგატური ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფებისა, ბუნებაში არსებობს შერეული კვების მქონე ორგანიზმებიც, ისეთები, როგორიცაა ზოგიერთი ბაქტერია, ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები, რომლებიც სინათლეზე ფოტოსინთეზს ახდენენ, ხოლო სინათლის გარეშე ჰეტეროტროფებად გვევლინებიან.

თუ ავტოტროფებს მიეკუთვნება მწვანე მცენარეები, ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ბაქტერიები, ქემოსინთეზის მწარმოებელი ბაქტერიები, ჰეტეროტროფები აერთიანებს ცხოველებს, სოკოებს და ბაქტერიების მნიშვნელოვან ნაწილს. ფოტოავტოტროფები კვებისათვის იყენებენ ნახშირბადის დიოქსიდს, წყალსა და მინერალურ მარილებს; ჰეტეროტრო-

ფები საკვები რესურსების მიხედვით გაცილებით ფართო სპექტრით ხასიათდებიან.

მცენარეებს, რომლებიც არაორგანულ ნივთიერებებიდან ორგანულს ქმნიან, **პროდუცენტებს** უწოდებენ, ხოლო მათ მიერ შექმნილ პროდუქციას – პირველადს. ჰეტეროტროფული ორგანიზმები კვებით ჯაჭვში მომხმარებლის როლს ასრულებენ და მათ **კონსუმენტებს** უწოდებენ. მათ შორის განასხვავებენ პირველად, მეორეულ და მესამეულ მომხმარებლებს (პირველი, მეორე, მესამე რიგის კონსუმენტებს). სწორედ ამით არის განპირობებული ჰეტეროტროფების კვებითი ასპექტების მრავალფეროვნება. კვებით ჯაჭვში უფრო მეტი რგოლიც შეიძლება იყოს. იმის მიხედვით, თუ როგორი საკვებით იკვებება ცხოველი, განასხვავებენ **ფიტოფაგებს**, რომლებიც იკვებებიან ფიტოპლანქტონით, მცენარეთა ვეგეტატიური ნაწილებით, თესვებით და ნაყოფებით; **ზოოფაგებს** ანუ ცხოველური საკვებით მკვებავებს მიეკუთვნება ე.წ. „მშიდობიანი“ ზოოფაგები, რომლებიც იკვებებიან მცირე ზომის ფიტოფაგებით (მწერები, მრავალი კიბოსნაირი, პლანქტონითა და ბენტოსით მკვებავი თევზები, ამფიბიებისა და ქვეწარმავლების ნაწილი, მწერიჭამია ფრინველები და ძუძუმწოვრები). დანარჩენ ზოოფაგებს მტაცებლების ჯგუფს აკუთვნებენ; მათ შეუძლიათ მოზრდილი ცხოველებით კვება (ძალისნაირები, კატისნაირები, მსხვილი მტაცებელი ფრინველები, ქვეწარმავლების ნაწილი და სხვა). ზოოფაგების ჯგუფს მიაკუთვნებენ აგრეთვე გარეგან და შინაგან პარაზიტებს. დაბოლოს, მესამეულ მომხმარებელს ანუ საპროფაგებს მიეკუთვნებიან მკვდარი ორგანული საკვებით მკვებავი ცხოველები; ესენია დეტრიტით მკვებავები – **დეტრიტოფაგები**, ცხოველთა გვამით მკვებავები – **ნეკროფაგები**, ექსკრემენტებით მკვებავები – **კოპროფაგები**. მათი წარმომადგენლები გვხვდება როგორც უხერხემლოთა, ისე ხერხემლიანთა შორის.

ხშირია შერეული კვება, როდესაც სახეობა გამოიყენებს სხვადასხვა ტიპის საკვებს. ასეთები ძირითადად მაღალი ორგანიზაციის ცხოველთა ჯგუფს მიეკუთვნებიან (ძუძუმწოვრები, ფრინველები). მაგალითად, მღრღნელები კბილის აგებულებით ტიპური ფიტოფაგები არიან, მაგრამ მათ შორის მრავალია ისეთი, რომელიც საკვებად მწერებსაც იყენებს. ეს შემთხვევითი არ არის, ასეთი საკვები მათი რაციონის მნიშვნელოვან ნაწილს შეადგენს. ბელურები, რომლებიც თესლით მკვებავ ფრინველებს მიეკუთვნებიან, ზაფხულში ბარტყების გამოსაზრდელად დიდი რაოდენობით ჭამენ მწერებს. მწერებით მკვებავი ზოგი ფრინველი ზამთარში მცენარეთა თესლით კვებაზე გადადის.

მტაცებელი ზოოფაგები იკვებებიან სხვა სახეობის წარმომადგენლებით, მაგრამ მათ შორის ხშირია კანიბალიზმიც, ანუ თავისი სახეობის

ნარმომადგენლებით კვება. მაგალითად, ბალხაშის ქორჭილას ზრდასრული ინდივიდები საკვებად თავისი სახეობის მოზარდებს იყენებენ. კანიბალიზმი ახასიათებს მტაცებელ ფრინველებსაც – შიმშილის დროს ისინი საკვებად იყენებენ თავისსავე ბარტყებს. ასეთი შემთხვევები ცნობილია მტაცებელ ძუძუმწოვრებშიც.

საკვების ხასიათი განაპირობებს ცხოველის აგებულებას, საკვების მოპოვების წესს, ცხოველის ნირს. თუ მჯდომარე ცხოველები ძირითადად *ფილტრატორები* არიან, მოძრავი ცხოველები საკვების აქტიური მოპოვების უნარით ხასიათდებიან. მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე იმასაც, ჯგუფურად ცხოვრობენ ცხოველები, თუ ერთეულ-ოჯახური ცხოვრების ნირით ხასიათდებიან.

კვების ხასიათთანაა დაკავშირებული ფერმენტული შედგენილობაც. ფიტოფაგებისათვის დამახასიათებელია უპირატესად ამილაზა, ხოლო ტიპური ზოოფაგებისათვის – პროტეაზები. ზოგ უხერხემლოში (ვაზის ლოკოკინა, ზღვის მოლუსკი გვარიდან *Aplisia*, ზოგი კიბოსნაირი, უმარტივესთა დიდ ნაწილი) აღმოჩნდა უჯრედისის დამშლელი *ცელულაზა*, *ჰემიციტულაზა* და *ლიქენაზა*. მოზრდილ კალიებში, რომლებიც მხოლოდ ნახშირწყლებით იკვებებიან, ფერმენტები მხოლოდ *კარბოჰიდრაზები*თაა ნარმოდგენილი (ცელულაზა, ამილაზა, ანულინაზა, საქარაზა, მალტაზა), ხოლო ნექტარის მწოველ პეპლებში მხოლოდ *ინვერტაზა*. მონოფაგ მწერებში, რომლებიც ბენვით და ბუმბულით იკვებებიან, ფერმენტი *კერატინაზა*, რომელიც შლის სკლეროპროტეინებს. პარაზიტებს ახასიათებს პროტეოლიზური ფერმენტები.

ძნელად მოსაწვლელი საკვებისათვის მომწვლელი სისტემა უფრო გრძელია და მას დამატებითი განყოფილებები აქვს. მაგალითად, ძალიან რთულადაა აგებული მცოხნელთა მომწვლელი ტრაქტი, რომელიც მონწილესათვის დიდ როლს ასრულებს **სიმბიონტები**.

I. საკვების მოპოვების ხერხები. ცხოველებში საკვების მოპოვების მრავალი ხერხი არსებობს. ამისათვის მწერები იყენებენ ყველა გრძნობათა ორგანოს, მაგრამ მათთვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ყნოსვას. ჰიდრობიონტებისათვის, გარდა ყნოსვისა, დიდი მნიშვნელობა აქვს მექანიკური რხევების აღქმას (თევზებში გვერდითი ხაზის საშუალებით), აგრეთვე სმენას. ამფიბიების, ქვეწარმავლებისა და ფრინველებისათვის ძირითადია მხედველობა. განსაკუთრებით კარგი მხედველობა აქვთ ფრინველებს. ღამის ფრინველებისათვის კი სმენა მხედველობაზე უფრო მნიშვნელოვანია, ხოლო იმ ფრინველებისათვის, რომლებიც საკვებს მოიპოვებენ ნიადაგში, ღამში ან მსგავს სუბსტრატებში, გადამწყვეტია შეხების ორგანოები.

საკვების მოპოვების ხერხები შეიძლება დაყვანილ იქნეს სამ ძირითად ტიპამდე.

1. **პასიური კვება**, რომელიც დამახასიათებელია მჯდომარე ან ნაკლებად მოძრავი სახეობებისათვის; იგი გავრცელებულია ჰიდრობიონტებში (ლრუბელები, ნაწლავლრუიანები, მჯდომარე ან ნაკლებ მოძრავი კიბოსნაირები, ზოგიერთი ჭია, ეკალკანიანები, ტუნიკატები, ლანცეტა და სხვა). ამ ცხოველებს ახასიათებთ ნივთიერებათა ცვლის დაბალი დონე. მათ მიეკუთვნება ე.წ. ფილტრატორებიც, რომლებიც დიდ როლს ასრულებენ წყლის ბიოლოგიურ განმენდაში. მაგალითად, კოლო *Anopheles*-ის ლარვები წყლის ისეთ რაოდენობას ფილტრავენ, რომელიც ასიათასობით სჭარბობს მათი სხეულის მოცულობას. 30-40 მმ სიგრძის ორსაგდულიანი მოლუსკი მიდია ერთ საათში ფილტრავს 1000 სმ³ წყალს.

2. **პარაზიტული კვება**. პარაზიტები იკვებებიან მასპინძლის სხეულის ხარჯზე. ისინი ან მასპინძლის სხეულში არიან მოთავსებული ან მის ზედაპირზე. ასეთ კვებას არ სჭირდება დიდი ენერჯის ხარჯვა, რაც სწრაფი გამრავლებისა და ინტენსიური ზრდის საშუალებას იძლევა. ეს კი აუცილებელია, რადგან პარაზიტებში დიდია სიკვდილიანობა.

3. **აქტიური კვება**. დამახასიათებელია ცხოველთა უმრავლესობისათვის. იგი დაკავშირებულია ენერჯის ხარჯვასთან საკვების ძიებისა და მოპოვებისათვის. არჩევენ აქტიური კვების ოთხ ძირითად ფორმას (ნაუმოვი, 1963):

ა) **ძოვება** (შეგროვება). დამახასიათებელია ფიტოფაგებისა და „მშვიდობიანი“ ზოოფაგებისათვის, რომლებიც ცხოვრობენ უმოძრაოდ ან ნაკლებად მოძრავი, ადვილად მისაწვდომი საკვების ხარჯზე (ხმელეთის სხვადასხვა მცენარეულობა, პლანქტონი და ბენტოსი, მწერები და ხმელეთის სხვა უხერხემლოები). ძოვის დროს ნადგურდება საკვების მხოლოდ ნაწილი, რაც განაპირობებს მის სწრაფ აღდგენას.

ბ) **ამოჭმა** ძოვისაგან იმით განსხვავდება, რომ თანაბრად განაწილებული, მისაწვდომი საკვები გამოიყენება მთლიანად ან თითქმის მთლიანად. ამის გამო ადგილზე საკვების მარაგი მთლიანად ნადგურდება. ეს აიძულებს ცხოველებს გამოიცვალონ კვების ადგილები. ასეთი კვება იმ სახეობებს ახასიათებთ, რომლებიც ძლიერ არიან მიჯაჭვულნი საცხოვრებელ ადგილებს (სოროებს, ბუნაგებს, ბუდეებს და სხვა). ეს ცხოველები საკვებს აგროვებენ ახლომდებარე ნაკვეთებიდან, რომლებსაც ხშირად სხვადასხვა საშუალებით იცავენ. ასე იქცევიან ფრინველები ბუდობის პერიოდში, ხვლიკები და გველები, მღრღნელები, მტაცებელი და მწერიჭამია ძუძუმწოვრები, ზოგიერთი მწერი და მოლუსკი.

გ) **დადარაჯება** (ჩასაფრება). დამახასიათებელია ისეთი მტაცებლებისათვის, რომლებიც მსხვერპლს მოულოდნელად, საფარიდან ესხ-

მიან თავს. მაგალითად, თევზებიდან – ქარიყლაპია, ლოქო; ფრინველებიდან – ქორი, ზოგი ბუ; ძუძუმწოვრებიდან – კატისნაირები. ეს უკანასკნელნი ნადირობის დროს ძირითადად მხედველობასა და სმენას იყენებენ, ხოლო ძაღლისნაირები ყნოსვას და სმენას.

დ) **დევნა.** ეს საკვების მოპოვების ყველაზე აქტიური და რთული ფორმაა. იგი ფართოდაა გავრცელებული ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში. მაგალითად, ძაღლისნაირებს შეუძლიათ დიდხანს სდიონ მსხვერპლს და ამ დროს იყენებენ მისი მოპოვების ძალიან რთულ ილეთებს.

II. კვებითი სპეციალიზაცია. ცხოველებისათვის დამახასიათებელია საკვების გარკვეული ასორტიმენტი და მრავალფეროვნება. არჩვენ ე.წ. **მონოფაგებს**, რომლებიც მხოლოდ ერთი სახის საკვებს იყენებენ, **ოლიგოფაგებს**, რომლებიც მცირერიცხოვანი საკვებით იკვებებიან და **პოლიფაგებს**, რომლებსაც საკვების ფართო ასორტიმენტი ესაჭიროებათ; ზოგჯერ გამოყოფენ აგრეთვე **პანტოფაგებსაც**, ე.წ. ცხოველებს, რომლებიც „ყველაფერს“ ჭამენ, თუმცა ეს მოვლენა ძალიან იშვიათია, ან, უბრალოდ, პოლიფაგიის ერთ-ერთი გამოვლენაა.

ეკოლოგები ხშირად ხმარობენ ტერმინებს – **სტენოფაგია**, რომელიც აღნიშნავს სპეციალიზებულ კვებას, და **ევრიფაგია**, რომელიც არასპეციალიზებულ კვებას ნიშნავს, ე.ი. როდესაც საკვები ობიექტების ასორტიმენტი ძალიან ფართოა.

მონოფაგია გავრცელებულია ძირითადად უხერხემლოებში, განსაკუთრებით მწერების კლასში და პარაზიტულ ორგანიზმებს შორის. მაგალითად, მიწის რწყილების სახეობათა დაახლოებით 30% ტიპური მონოფაგია; ხახვისა და ნივრის ღეროს ნემატოდა, როგორც წესი, სხვა მცენარეებზე არ გვხვდება (ელიავა, 1966). ხშირია მონოფაგები ენდოპარაზიტებში (დოგელი, 1954); ექტოპარაზიტებში მონოფაგები შედარებით იშვიათია. მათ მიეკუთვნება ზოგიერთი სახეობა ბუმბულჭამიებიდან, რწყილებიდან, რომლებიც ფრინველთა ბუდეებში ცხოვრობენ. ხერხემლიანებიდან შეიძლება დავასახელოთ პალმის სვაჯი (*Gypohierax angolesis*), რომელიც აფრიკაშია გავრცელებული და მხოლოდ იქ ბინადრობს, სადაც არის პალმა *Elalis guineensis*, რომლის ნაყოფებითაც იკვებება (ნაუმოვი, 1963).

ოლიგოფაგია მონოფაგიაზე უფრო ხშირი მოვლენაა. მწოველი და თავეკლიანი ჭიები, ცესტოდები და ნემატოდების ნაწილი, მრავალი ტკიპა განვითარების დროს იცვლიან მასპინძელს. კოლოები (*Culicidae*) იკვებებიან შინაურ ცხოველებზე. მრავალი ბალლინჯო, სიფრიფანაფრთიანები და ქერცლფრთიანები იკვებებიან სხვადასხვა მცენარის ხარჯზე.

ზღვის თევზებს შორის მრავალია ჭიებით, მოლუსკებით, კიბოსნაირებით მკვებავი სახეობები. ოლიგოფაგია ხშირია ქვენარმავლებში:

გველებს შორის ცნობილია ისეთი გვარის წარმომადგენლები, რომლებიც ძუძუმწოვრებით, ფრინველებით, ქვეწარმავლებითა და ამფიბიებით იკვებებიან (გველგესლები). ბელურასნაირ ფრინველებში არის ისეთი სახეობები, რომლებიც იკვებებიან წიწვიანთა თესლით; მათი ნისკარტი მორგებულია გირჩებიდან თესლის ამოსაღებად. ძუძუმწოვრებში ოლიგოფაგია შედარებით იშვიათია. იგი ახასიათებს ლამურებს, რომლებიც ზაფხულობით ღამის მწერებს იჭერენ.

ევრიფაგია (პოლიფაგია და პანტოფაგია). მისი არსია შესაძლებელი საკვების მაქსიმუმის გამოყენება (იგი უფრო ხშირად გვხვდება საშუალო განედების ცხოველებში). მაგალითად, სიმინდის ფარვანა იკვებება 160-მდე დასახელების მცენარით. ასციდიების ნაწლავში ნაპოვნია 40-მდე სახეობის ცხოველისა და მცენარის ნაწილაკები. მრავალი სახეობის მწერით იკვებება ზოგი ბაყაყი, მტაცებელი ფრინველი და სხვა. ევრიფაგებს მიეკუთვნება ჩვეულებრივი ყვავი; ძუძუმწოვრებში ევრიფაგია ახასიათებს ძალისნაირებს, დათვებს. ცნობილია, რომ დათვის რაციონში ხშირად მცენარეული საკვები სჭარბობს ცხოველურს.

ვინაიდან ზოგ ადგილას საკვები ბაზა ძლიერ ცვალებადია, ცხოველებს უვითარდებათ ე.წ. **ვიკარული** (შემცვლელი) საკვების გამოყენების უნარი. ამ პირობებში საკვების სპეციფიკურობა არაა გამოხატული. მაგალითად, ჩვეულებრივი მემინდვრია ტყე-სტეპებსა და ტალღებში იკვებება 80-100 სახეობის მცენარით, საზოგადოებრივი მემინდვრია ნახევრად უდაბნოში – 155 სახეობის მცენარით (ნაუმოვი, 1855). ამრიგად, *ევრიფაგია* ცვალებადი საკვები ბაზისადმი შეგუების ფორმაა, ხოლო *სტენოფაგია* იმაზე მიუთითებს, რომ ცხოველები საკმაოდ მდიდარი და ნაკლებად ცვალებადი საკვები ბაზის პირობებში ცხოვრობენ.

3.2. საკვები ბაზა და ცხოველთა ნორმალური ცხოველქმედება

საკვებისადმი მოთხოვნილება ცხოველებში სეზონებისა და ცხოველთა ასაკის მიხედვით იცვლება. ეს ეხება არა მარტო საკვების მოცულობას, არამედ შემადგენლობასაც. შემოდგომასა და ზამთარში განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ცხიმებს, სხვადასხვა სამკურნალო ნივთიერებებს თუ ზრდა-განვითარებისთვის საჭირო სტიმულატორებს. გარემოს ტემპერატურის დაცემასთან დაკავშირებით იზრდება ენერჯის ხარჯვა, ამიტომ საკვებით უზრუნველყოფას ამ პერიოდში ცხოველებისათვის სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს. მათ სჭირდებათ პროტეინები, ცხიმები, ნახშირწყლები, ვიტამინები და სხვა ნივთიერებები. ზოგი ელემენტი უმნიშვნელო რაოდენობითაა საჭირო, მაგრამ მათი ბიოლოგიური მნიშვნელობა ძალიან დიდია, რადგან მათზეა დამოკიდებული ნორმალური ცხოველქმედება.

საკვების ნაკლებობა შეიძლება გამოიწვევოს „მოუსავლიანობით“ ან საკვების მოუნვდომლობით. საკვების ნაკლებობა იწვევს კალორიულ შიმშილს, რაც პოპულაციის დაკნინების მიზეზი ხდება. მაგალითად, პეპელა ალურა (*Ephestia elutella*) არ ვითარდება, თუ მის საკვებში არ არის რიბოფლავინი. ასეთი მოვლენები ძალიან ხშირია როგორც მწერებში, ისე სხვა ცხოველებში, მაგალითად, თავგისებრი მღრღნელები კარგად იზრდებიან და ვითარდებიან, თუ უზრუნველყოფილი არიან მცენარეთა თესლით.

ზოგჯერ საკვების გამოყენება გაძნელებულია იმით, რომ იგი ვრცელ ტერიტორიაზეა გაფანტული და მის შესაგროვებლად დიდი ენერჯის ხარჯვაა საჭირო. ზოგჯერ საკვების მოპოვებას ხელს უშლის ამინდიც (მაგალითად, თოვლი).

ცოცხალი ორგანიზმების ცხოვრების წირი, სიცოცხლის ხანგრძლივობა და ნაყოფიერება დამოკიდებულია საკვების ხასიათსა და რაოდენობაზე. საკვების ხარისხი ხშირად განაპირობებს კვერცხდების ინტენსივობას. მაგალითად, თუ კოლორადოს ხოჭოს დედლები კარტოფილის დაბერებული ფოთლებით იკვებებიან, მაშინ მათი ნაწილი სამ დღეში წყვეტს კვერცხდებას, ხოლო 11 დღის შემდეგ კვერცხდებას ყველა დედალი წყვეტს. საკვებმა შეიძლება განაპირობოს განვითარების ხასიათი: თუ ფუტკრის მატლი მუდმივად „რძით“ იკვებება, იგი ნაყოფიერ დედად იქცევა, თუ არა, მაშინ მატლიდან ჩვეულებრივ მუშა ფუტკარი ვითარდება და მას გამრავლების უნარი არ ექნება.

მრავალი ცხოველის საკვებში დიდი რაოდენობით შედის ცელულოზა. ზოგ შემთხვევაში მის გადამუშავებაში გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვთ უმარტივესებს შოლტოსნების ჯგუფიდან. ცნობილია, რომ ტერმიტები იკვებებიან ცელულოზით. მათ ნაწლავებში მყოფი შოლტოსნები მკაცრი ანაერობები არიან. თუ მოხდება ტერმიტების „დეფაუნირება“, ე.ი. შოლტოსნებისაგან მათი გამოთავისუფლება, ისინი ცელულოზით კვებისას იღუპებიან, მაგრამ თუ მომწელებელ ტრაქტში ისევ შევითანთ შესატყვის შოლტოსნებს, ტერმიტები კვლავ შეიძენენ ცელულოზის მონელების უნარს.

დიდი რაოდენობითაა უმარტივესები (რამდენიმე ათასი ინფუზორია შიგთავსის 1 მმ³-ზე) და ბაქტერიები მცოხნელების ფაშვში. ისინი მხოლოდ საკვების მონელებას კი არ განაპირობებენ, არამედ თავისი წვლილი შეაქვთ ცილების და ზოგიერთი ვიტამინის სინთეზშიც; ვიტამინ B₁₂-ს მცოხნელები მხოლოდ ამ მიკროორგანიზმებიდან იღებენ (შმიდტ-ნიელსენი, 1982).

ქვემოთ ცხრილში ნაჩვენებია სხვადასხვა უხერხემლო ცხოველში სიმბიოზური წყალმცენარეების არსებობა და მათ მიერ გამოყოფილი ნივთიერებები.

სიმბიოზური წყალმცენარეების მიერ გამოყოფილი
ნივთიერებები, სმიტისა და სხვ. (1963) მიხედვით
შმიდტ-ნიელსენიდან (1982) ცვლილებებით

| წყალმცენარეები | ცხოველთა ჯგუფები | ცხოველთა სახეობები | გამოყოფილი ნივთიერებები |
|----------------|-----------------------|---|----------------------------|
| ზოოქლორელები | უმარტივესები | Paramecium bursaria | მალტოზა |
| | ლრუბელები | Spongilla lacustris | გლუკოზა |
| | ნანლაგ - ლრუიანები | Chlorohydra viridasima | მალტოზა |
| ზოოქსანტელები | ნანლაგ - ლრუიანები | Pocillophora domicornis Anthopleura elegantissima Zoanthus confersus | გლიცერინი |
| | მოლუსკები | | — ? — |

ამრიგად, სიმბიოზური ურთიერთობანი ხელს უწყობს ცხოველების
კვებას და განაპირობებს მათ უზრუნველყოფას ისეთი ნივთიერებებით,
რომელთაც სინთეზის უნარი არ გააჩნიათ.

3.3. საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები

ჩვენ ზემოთ აღვნიშნეთ, რომ საკვები ერთ-ერთი ეკოლოგიური
ფაქტორია. დაჟოს (1975) მიხედვით, ის ბიოტურ ფაქტორთა რიცხვს მიე-
კუთვნება. მაგრამ მცენარეთა „საკვები“ წყლის, მარილისა და ნახშირ-
ჟანგის დიოქსიდის სახით ძნელია ჩაითვალოს ბიოტურ ფაქტორად, ამი-
ტომაც გამოვყავით კვება ცალკე ფაქტორის სახით.

თანამედროვე ეკოლოგიაში ჩამოყალიბდა წარმოდგენა რესურსების
შესახებ. ტილმანის მიხედვით, ყველაფერი, რასაც ორგანიზმი მოიხმარს,
მისი რესურსია, მაგრამ სიტყვა „მოიხმარს“ არ ნიშნავს სიტყვებს „შეჭამს“
ან „ჩართავს თავის სხეულში“. ცოცხალი ორგანიზმების რესურსებს
ძირითადად ის ნივთიერებები წარმოადგენენ, რომელთაგანაც აგებულია
მათი სხეული და ის ადგილები, სადაც მიმდინარეობს მათი სასიცოცხლო
ციკლის ესა თუ ის ფაზა.

ამ გაგებით რესურსებად უნდა ჩაითვალოს მზის სინათლე, არაორ-
განული მოლეკულები, მინერალური კვების ელემენტები, ჟანგბადი, სხვა

ორგანიზმები (მაგალითად, საკვები), სივრცე და სხვა. სავსებით ნათელია, რომ სხვადასხვა რესურსებით ორგანიზმის დაკმაყოფილება მის ნორმალურ ცხოველქმედებას განაპირობებს. ამიტომ რესურსის ესა თუ ის რაოდენობა თუ ინტენსივობა ამ ორგანიზმის არსებობის ფაქტორს წარმოადგენს. ამიტომ, არსებული ტრადიციის შესაბამისად, რესურსები განიხილება, როგორც ეკოლოგიური ფაქტორები ან მათი შემადგენელი ნაწილები. რესურსებად იწოდება ყველა ის ფაქტორი, რომელთა მოქმედებაც ადითურია (ჯამურია), ამასთან წარმოადგენს ორგანიზმთა (პოპულაციების) რიცხოვნობის, ბიომასისა და სიმჭიდროვის მახასიათებელს და სხვადასხვა ნივთიერებათა და ენერჯის მარაგს.

ამ ფაქტორთა რიცხვს მიეკუთვნება საკუთრივ ბიოტური ფაქტორები, ესაა გარემოში დასახლებული ორგანიზმების ნებისმიერი ურთიერთქმედება, ნებისმიერი კავშირები. ეს ურთიერთობანი ცნობილია **კოაქციების** სახელით. არჩევენ კოაქციების ორ ძირითად ტიპს: 1) *ჰომოტიპური* რეაქციები, ანუ ერთი და იმავე სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედება და 2) *ჰეტეროტიპური* რეაქციები, ანუ სხვადასხვა სახეობის ინდივიდთა ურთიერთქმედება.

3.3.1. ჰომოტიპური რეაქციები

ამ რეაქციებში გაერთიანებულია ისეთი მოვლენები, როგორცაა ჯგუფის და მასობრივი ეფექტი, შიგასახეობრივი კონკურენცია და ა.შ. რადგან ეს რეაქციები სახეობრივ პოპულაციებს ეხება, ისინი უფრო დანერვილებით წიგნის II ნაწილშია განხილული. აქ აღვნიშნავთ მხოლოდ, რომ ჯგუფის ეფექტი გამოხატავს ორგანიზმთა სიცოცხლისუნარიანობის საერთო დონის ამაღლებას ჯგუფური ცხოვრების დროს. სახეობის ნებისმიერი პოპულაციისათვის დამახასიათებელია სპეციფიკური რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, რომლის დროს იგი ნორმალურად ფუნქციონირებს. მაგრამ საკმარისია რიცხოვნობამ გადააჭარბოს ოპტიმუმის ზღვარს, პოპულაციაში თავს იჩენს ე.წ. მასობრივი ეფექტი, რომელიც, როგორც წესი, პოპულაციის სიმჭიდროვის მნიშვნელოვან ცვლილებას იწვევს. საბოლოო ჯამში, პოპულაცია უბრუნდება ოპტიმალურ რიცხოვნობას.

რაც შეეხება შიგაპოპულაციურ კონკურენციას, იგი, პირველ რიგში, ცხოველთა ტერიტორიულ ქცევებში ვლინდება და ცნობილია ტერიტორიულობის სახელწოდებით (იხ. პარაგრაფები „იზოლაცია“, „ტერიტორიულობა“, „ინფორმაციის საშუალებები“).

3.3.2. ჰეტეროტიპური რეაქციები

ორი ან რამდენიმე სახეობის ურთიერთქმედება დამოკიდებულია მრავალ პირობაზე. მათგან აღსანიშნავია ტროფიკული და სივრცობრივი

კავშირები, კონკურენცია და კოოპერაციული დამოკიდებულება. სახეობათა ურთიერთობის კლასიფიკაციაში სრული ერთსულოვნება ეკოლოგებს შორის არ არის. მაგალითად, ეკოლოგების ნაწილი (უიტეკერი (1980) და სხვა) მუტუალიზმს, კომენსალიზმს და პარაზიტიზმს სიმბიოზურ დამოკიდებულებათა ჯგუფში აერთიანებს. პიანკას (1981) მიხედვით, სიმბიოზში გაერთიანებულია ისეთი მოვლენები, როგორცაა ნეიტრალიზმი, პროტოკოოპერაცია, მუტუალიზმი და კომენსალიზმი, ხოლო პარაზიტიზმის და ამენსალიზმს იგი სიმბიოზურ კავშირების რიცხვს არ აკუთვნებს.

თვით პარაზიტოლოგები პარაზიტიზმს განიხილავენ, როგორც სახეობათა ურთიერთობის განსაკუთრებულ ფორმას. ჩვენ ვეყრდნობით ჰეტეროტიპური რეაქციების კლასიფიკაციას დაჟოს (1975) მიხედვით და გამოვყოფთ შემდეგ კომბინაციებს.

1) **ნეიტრალიზმი** – ორი სახეობა ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელია და ერთმანეთზე არავითარ გავლენას არ ახდენს.

2) **კონკურენცია** – ორი სახეობა ერთმანეთზე ახდენს არახელსაყრელ გავლენას; ისინი ერთმანეთის კონკურენტები არიან საკვების მოპოვებაში, თავშესაფრის ძებნაში, გამრავლების ადგილების შერჩევაში და სხვა. ასეთ სახეობებს კონკურენტებს უწოდებენ.

3) **თანამშრომლობა** – ორი სახეობა ქმნის თანასაზოგადეობას, თუმცა ეს მათთვის არაა აუცილებელი, რადგან ამ სახეობებს შეუძლიათ დამოუკიდებელი არსებობაც. ამავე დროს, თანასაზოგადეობაში ყოფნისას ისინი გარკვეულ უპირატესობას იძენენ. ზოგი ავტორი სიტყვა „თანამშრომლობის“ ნაცვლად, რომელიც შეგნების ელემენტს გულისხმოს, ხმარობს ტერმინს „პროტოკოოპერაცია“, ანუ პირველადი კოოპერაცია. რამდენიმე სახეობის ფრინველის ერთობლივი ბუდობა (ყანჩა, თევზიყლაპიები) ასეთი თანამშრომლობის ერთ-ერთ ფორმაა. იგი ხელს უწყობს მტაცებლისაგან თავდაცვას.

4) **მუტუალიზმი** – თითოეულ სახეობას შეუძლია ცხოვრება, ზრდა და გამრავლება მხოლოდ მეორესთან კავშირში. ისინი *სიმბიოტები* არიან და თანაბარ სარგებლობას იღებენ თანაცხოვრებით.

5) **კომენსალიზმი** – თანასაზოგადეობის ერთ-ერთი წევრი, კომენსალი, სარგებლობას იღებს თანაცხოვრებიდან, ხოლო მეორე წევრი, მასპინძელი, ასეთ სარგებლობას არ იღებს. კომენსალებს შორის კოაქციები ერთმანეთისადმი „ამტანობით“ ხასიათდება. კომენსალიზმის ერთ-ერთ ფორმას წარმოადგენს **ფორეზია**, ე.ი. მოვლენა, როდესაც დიდი მასის მქონე ორგანიზმი თავის სხეულზე ატარებს მეორეს, უფრო მცირე ზომისას. ფორეზიის მაგალითია ზოგიერთი ტკიპას ცხოვრება ფუნაგორიების სხეულზე.

6) **ამენსალიზმი** – ამ ტიპის კოაქციებში ერთი სახეობა, რომელსაც *ამენსალს* უწოდებენ, ზრდისა და გამრავლების შეფერხებას განიცდის

მეორე სახეობის ზეგავლენით, ხოლო ეს უკანასკნელი, ინჰიბიტორად წოდებული, ნორმალურად ვითარდება. ამ შემთხვევაში ადგილი აქვს ასიმეტრიულ კონკურენციას.

7) **პარაზიტიზმი** – კოაქციების ამ ტიპის დროს მცირე ზომის ცხოველი, როგორც წესი, იკვებება მასპინძლის ხარჯზე, იყენებს მას როგორც ადგილსამყოფელს (დროებით მაინც), ამუხრუჭებს მის ზრდა-განვითარებას, აფერხებს მის ცხოველქმედებას და ზოგჯერ ღუპავს კიდევ მას.

8) **მტაცებლობა** – თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმების სხვა ცხოველებით და მცენარეებით კვება. ზოგი მეცნიერის აზრით, მტაცებელი იკვებება მსხვერპლით, რომელიც თავდასხმის მომენტისათვის ცოცხალია. ასეთი განმარტება საშუალებას იძლევა განვასხვაოთ მტაცებლობა დეტრიტოფაგიისა და საპროფაგიისაგან. საინტერესოა, რომ ეს მეცნიერები მტაცებლებში აერთიანებენ არა მარტო ხორციით მკვებავ ცხოველებს, არამედ მცენარეული საკვების მომხმარებლებსაც, მაგალითად, მღრღნელებს, ჭიანჭველებს და აგრეთვე მწერებით მკვებავ მცენარეებს.

კოაქციების სხვადასხვა ტიპის მისათითებლად ეკოლოგიაში შემოღებულია აღნიშვნები, რომლებიც ორი სახეობის ურთიერთობას გვიჩვენებს. თუ ურთიერთობა ნეიტრალურია, მას აღნიშნავენ „0“-ით, უარყოფითს – „-“-ით, ხოლო დადებითს „+“-ით.

ცხრილში მოცემულია ჩამოთვლილი ურთიერთობის აღნიშვნა დასახელებული ნიშნით.

ცხრილი 15

სხვადასხვა სახეობებს შორის არსებული კოაქციები,
დაჟოს (1975) მიხედვით

| კოაქციების ტიპები | ერთად მცხოვრები სახეობები | | ცალ-ცალკე მცხოვრები სახეობები | |
|---|---------------------------|-----------|-------------------------------|-----------|
| | სახეობა ა | სახეობა ბ | სახეობა ა | სახეობა ბ |
| ნეიტრალიზმი | 0 | 0 | 0 | 0 |
| კონკურენცია | — | — | 0 | 0 |
| მუტუალიზმი | + | + | — | — |
| თანამშრომლობა | + | + | 0 | 0 |
| კომენსალიზმი (ა კომენსალია ბ-სი) | + | 0 | 0 | 0 |
| ამენსალიზმი (ა ამენსალია ბ-სი) | — | 0 | 0 | 0 |
| პარაზიტიზმი (ა პარაზიტია ბ-სი) | + | — | — | — |
| მტაცებლობა (ა მტაცებელია, ბ – მსხვერპლი) | + | — | — | 0 |

II ნაწილი. პოპულაციების ეკოლოგია

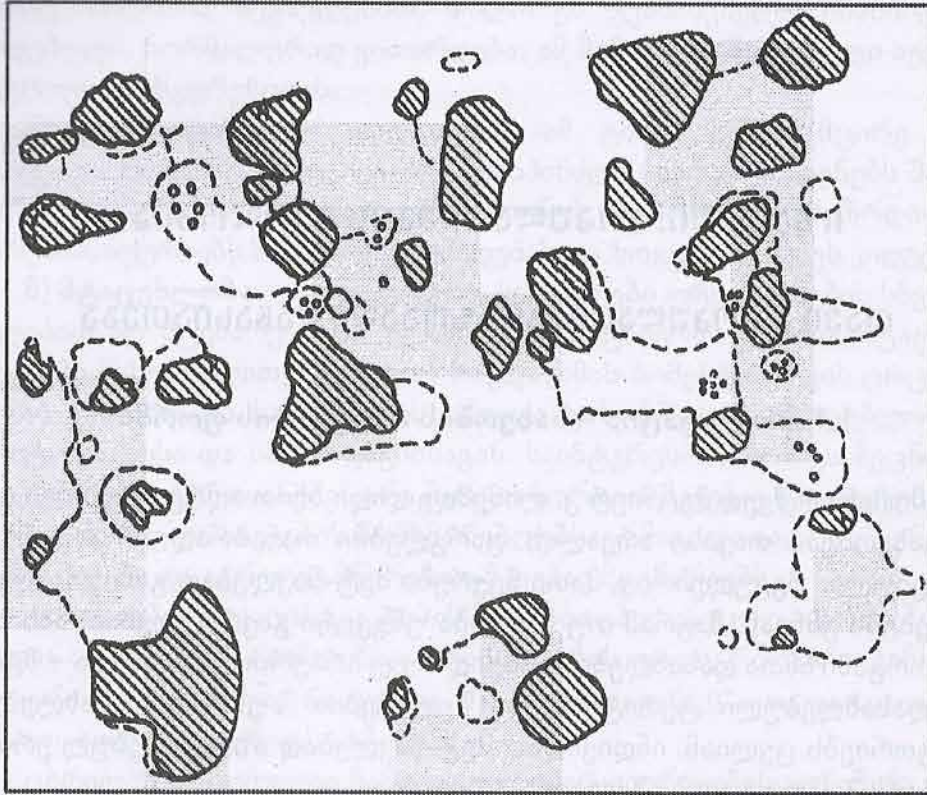
თავი 1. პოპულაციების ზოგადი დასასიათება

1.1. პოპულაცია – სახეობის არსებობის ფორმა

გამოჩენილ შვედ მეცნიერ კ. ლინემდე დიდი ხნით ადრე ცნობილი იყო, რომ სახეობები თავისი არეალის ფარგლებში თანაბრად არ არიან განაწილებული. ჩვეულებრივ, მათი წევრები მეტ-ნაკლებად გამიჯნულ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაგრამ თუ სახეობა უწყვეტი გავრცელებით ხასიათდება, ორგანიზმთა დასახლების სიმჭიდროვე არაერთგვაროვანია – მჭიდროდ დასახლებული ტერიტორიები შედარებით სუსტად დასახლებულ ტერიტორიებს ცვლიან. ინდივიდთა მეტ-ნაკლებად იზოლირებულ ერთობლიობებს პოპულაციები ჰქვიათ.

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს სახეობის არეალი, მასში ვერ მოიძებნება თუნდაც ორი წერტილი აბსოლუტურად იდენტური საარსებო პირობებით. ეს იმას ნიშნავს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედება სახეობის არეალის ფარგლებში ყოველთვის განსხვავებულია. რადგან პოპულაციები წარმოადგენენ ბუნებრივი გადარჩენის ხანგრძლივი მოქმედების შედეგს, თითოეული მათგანი რიგი ნიშნების მიხედვით მეტ-ნაკლებად განსხვავდება დანარჩენებისაგან. თანამედროვე შეხედულებით, **პოპულაცია სახეობის არსებობის ძირითადი ფორმა, ინდივიდთა ერთობლიობაა, რომელსაც გარკვეული ტერიტორია უკავია და აქვს უნარი იარსებოს განუსაზღვრელად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. მისი წევრები მეტ-ნაკლები პანმიქსიით ხასიათდებიან, ერთმანეთზე ზემოქმედებენ და, როგორც წესი, სივრცობლივად იზოლირებული არიან იმავე სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან.**

სახეობა, როგორც წესი, პოპულაციების სახით არსებობს. ნებისმიერ ბიოცენოზში იგი პოპულაციითაა წარმოდგენილი. ამ თვალსაზრისით პოპულაცია შეიძლება განვიხილოთ, როგორც ბიოცენოზის ნაწილი, ბიოცენოზი კი როგორც სხვადასხვა სახეობის პოპულაციათა ერთობლიობა.



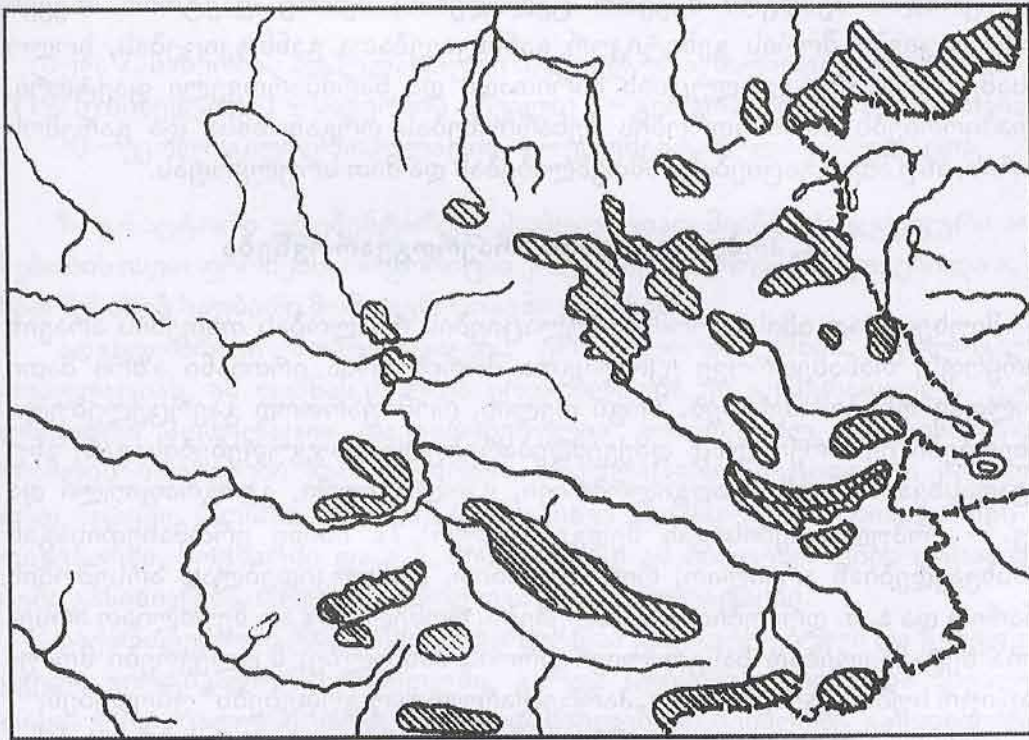
სურ. 5. ვინროქალა მემინდვრიას პოპულაციები
 აღმოსავლეთ ტიან-შანზე, ზიმინას (1964) მიხედვით

ნებისმიერი ორგანიზმი ამა თუ იმ პოპულაციის წევრია. მისი ხანგრძლივი არსებობა პოპულაციის გარეშე ძნელია, ხშირად კი შეუძლებელიც. პოპულაციის წევრები მრავალმხრივ არიან დაკავშირებული ერთმანეთთან. ამის გამო პოპულაცია ერთიან სისტემას წარმოადგენს.

სახეობების პოპულაციური სტრუქტურა განსხვავებულია. ზოგი სახეობა მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე პოპულაციითაა წარმოდგენილი (ვინრო ენდემები ან რელიქტები), სხვები – მრავალ ასეულ პოპულაციას მოიცავენ (ფართოდ გავრცელებული ევრიბიონტული ფორმები). მაგალითად, მოლუსკი *Achatinella mustelina* ჰავაის კუნძულზე მრავალ იზოლირებულ პოპულაციას ქმნის (შმალგაუზენი, 1969). იგივე ითქმის ტყის თაგვის შესახებ კავკასიაში (შიდლოვსკი, 1970). ვინროქალა მემინდვრია (*Stenocranius gregalis*) აღმოსავლეთ ტიან-შანის ერთ-ერთ მდელოზე 30-მდე პოპულაციითაა წარმოდგენილი (ზიმინა, 1964; სურ. 5), ციმბირული თხის (*Capra sibirica*) პოპულაციათა რაოდენობა მთელ ალთაიზე კი ორ ათეულს არ აღემატება (გეპტნერი და სხვ., 1961; სურ. 6).

მცენარეთა და ცხოველთა სისტემატიკური კუთვნილებისა და ტერიტორიის სპეციფიკის მიხედვით, პოპულაციები ერთმანეთისაგან სხვადასხვაგვარად არიან გამიჯნული. მცენარეების, ისევე როგორც ნაკლებად აქტიური ცხოველების პოპულაციათა საზღვრები უმეტეს შემთხვევაში შკაფიოა. რაც შეეხება შედარებით აქტიურ ცხოველებს და ისეთ ორგანიზმებს, რომლებიც, რიცხოვნობის შესაბამისად, არეალის მკვეთრი მერყეობით ხასიათდებიან (კალიასებრნი, ზოგიერთი მღრღნელი), მათ პოპულაციების საზღვრები შესაძლოა მკვეთრად არ ჰქონდეთ გამოხატული.

პოპულაციების საზღვრებთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი სქესობრივი იზოლაცია. როგორც წესი, ერთსა და იმავე პოპულაციაში ინდივიდების შეჯვარება შეუზღუდავია, სხვადასხვა პოპულაციის წევრთა შეჯვარების შესაძლებლობა კი, სივრცობრივი გათიშვის გამო, შემცირებულია. თანაც რაც უფრო სრულყოფილია ტერიტორიული იზოლაცია, მით უფრო ეფექტურია სქესობრივი იზოლაციაც.



სურ. 6. ციმბირული თხის პოპულაციები ალთაიზე, გეპტნერის და სხვათა (1961) მიხედვით

პოპულაციების დახასიათებისას არ შეიძლება ხაზი არ გაესვას მათ როლს ევოლუციის პროცესში. როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაცია ფენოტიპურად, მუტაციების გამო გენეტიკური თვალსაზ-

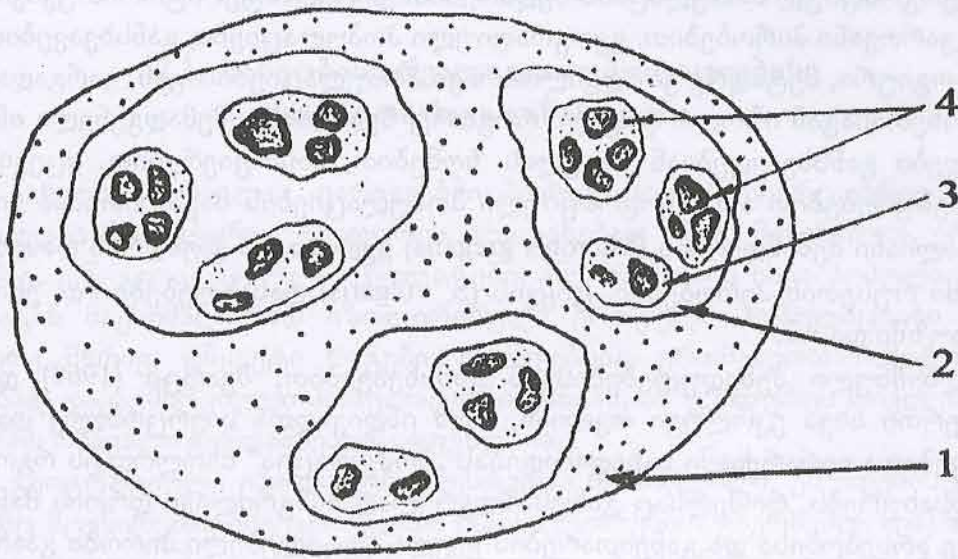
რისით იგი ყოველთვის ჰეტეროგენულია. ეს განაპირობებს პოპულაციის ეკოლოგიურ პლასტიკურობას, ქმნის მემკვიდრული ცვალებადობის რეზერვს და იცავს მის მემკვიდრულ საფუძველს გაღარიბებისაგან.

გარემო პირობების სუსტი ზემოქმედების შემთხვევაში პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა რიგი თაობების მანძილზე შესაძლოა სტატისტიკურად შედარებით უცვლელი დარჩეს. მაგრამ თუ პოპულაცია განიცდის გარემოს ამა თუ იმ ფაქტორის ინტენსიურ და ხანგრძლივ ზემოქმედებას, მისი გენოფონდი შეიცვლება, რის გარეშეც შეუძლებელია ევოლუციური პროცესების დაწყება. იმისათვის, რომ პოპულაციაში ისეთი შეუქცევადი პროცესები განვითარდეს, რომლებიც მას ევოლუციურ სარბიელზე გაიყვანენ, აუცილებელია რიგი ფაქტორების – პოპულაციური ტალღების, იზოლაციის, ბუნებრივი გადარჩევის – შემდგომი ზემოქმედება. მათგან პირველი განაპირობებს სხვადასხვა გენოტიპისა და მუტაციის კონცენტრაციათა შეცვლას და, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის გენოფონდის შემდგომ მკვეთრ ცვლილებას; მეორე ფაქტორი ინვესს პოპულაციებს შორის გენეტიკურ განსხვავებათა განმტკიცებას, ხოლო მესამე, როგორც ევოლუციის ძირითადი და წარმართველი ფაქტორი, განაპირობებს წონასწორობის შენარჩუნებას ორგანიზმსა და გარემოს შორის, ანუ ადაპტაციების ჩამოყალიბებას და მათ სრულყოფას.

1.2. პოპულაციების არაერთგვაროვნება

მიუხედავად იმისა, რომ პოპულაციების რეალობას თითქმის არავინ უარყოფს, თანამედროვე ეკოლოგთა შორის არაა ერთიანი აზრი მათი ტოლფასოვნების შესახებ. ზოგი თვლის, რომ ფართოდ გავრცელებული სახეობები იერარქიულად დაქვემდებარებული დაჯგუფებებისაგან, ანუ სხვადასხვა რანგის – ადგილობრივი, ეკოლოგიური, გეოგრაფიული და სხვ. – პოპულაციებისაგან შედგება (სურ. 7). ისინი ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არეალით, რიცხოვნობით, დამოუკიდებლად არსებობის უნარით და ა. შ. დროებით დასახლებებს, რომელთაც არ შეუძლიათ არსებობა მეტ-ნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე, მკვლევრები პოპულაციურ სუბსისტემებს, ანუ „პარცელარულ დაჯგუფებებს“ უწოდებენ.

ცნობილი ეკოლოგის ნაუმოვის განმარტებით, ადგილობრივი (ანუ ელემენტარული) პოპულაცია წარმოადგენს ინდივიდთა ისეთ ერთობლიობას, რომელსაც უკავია ბიოცენოზის ნაწილი და შეგუებულია მაქსიმალურად ერთგვაროვან პირობებში ცხოვრებას. ადგილობრივი პოპულაციების რაოდენობა დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე: რაც უფრო ერთგვაროვანია ბიოცენოზი, მით ნაკლებია მასში ადგილობრივი პოპულაციები და პირიქით.



სურ. 7. სახეობის პოპულაციური სტრუქტურა, ნაუმოვის და სხვათა (1975) მიხედვით: 1 – სახეობის არეალი; 2 – გეოგრაფიული პოპულაცია, 3 – ეკოლოგიური პოპულაცია, 4 – ელემენტარული პოპულაცია

ზოგი ავტორი ელემენტარულ პოპულაციად მიიჩნევს ჯგუფური არსებობის ისეთ ფორმებს, როგორცაა კოლონიები, ხროვები, ჯოგები და ა. შ.; მათ შესახებ საუბარი მომდევნო თავში გვექნება.

ადგილობრივი პოპულაციების ერთობლიობა ქმნის ეკოლოგიურ პოპულაციას, ამ უკანასკნელთა ერთობლიობა კი გეოგრაფიულს. ეკოლოგიური პოპულაცია დაკავშირებულია კონკრეტულ ბიოცენოზთან, რომლის თვისებები განსაზღვრავს პოპულაციის სპეციფიკას. მაგალითად, ციყვი (*Sciurus vulgaris*) სხვადასხვა ტიპის ტყეში ბინადრობს – ფიჭვნარში, სოჭნარში და ა.შ. შესაბამისად ამ ბიოცენოზების დასახლებები განიხილება, როგორც ეკოლოგიური პოპულაციები.

საქართველოში ტყის თავი ფართოდაა გავრცელებული და გვხვდება ყველა ვერტიკალურ სარტყელში, გარდა სუბნივალურისა და ნივალურისა. ვერტიკალური სარტყლების დასახლებები შეიძლება განვიხილოთ, როგორც ეკოლოგიური პოპულაციები. თითოეულ მათგანში მრავალ (2-დან 20-მდე) შედარებით მცირე დაჯგუფებას ვხვდებით, რომლებიც მორფოფიზიოლოგიურად მეტ-ნაკლებად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან და ადგილობრივი პოპულაციების რანგს იმსახურებენ. ისინი ხასიათდებიან ინდივიდთა სპეციფიკური შეფერვით, სხეულისა და ცალკეულ ორგანოთა ზომებით, კრანოლოგიური ნიშნებით, ტიპობრივი ადგილსამყოფლებით და ა.შ.

გეოგრაფიულ პოპულაციას შედარებით ვრცელი ტერიტორია უკავია ერთგვაროვანი პირობებით. გეოგრაფიული პოპულაციები, განსხვავებით ეკოლოგიური, მეტადრე კი ადგილობრივი პოპულაციებისაგან, კარგადაა ერთმანეთისაგან იზოლირებული. როგორც წესი, მათი შემადგენელი ინდივიდები განსხვავდებიან სხეულის ზომებით, ნაყოფიერებით, ქცევის თავისებურებებით ა.შ. გეოგრაფიული პოპულაციების მაგალითებია ვინროქალიანი მემინდვრიის (*Microtus gregalis*) ველისა და ტუნდრის დასახლებანი რუსეთის პირობებში, ციყვის (*S. vulgaris*) დასახლებები მდ. ენისის აუზში და ა.შ.

აღნიშნული შეხედულებებისგან განსხვავებით, შვარცი (1969) და ზოგიერთი სხვა ეკოლოგი თვლიან, რომ ინდივიდთა სივრცობრივ დაჯგუფებათა იერარქიაში სახელწოდებას „პოპულაცია“ მხოლოდ ის რგოლი იმსახურებს, რომელსაც განუსაზღვრელად ხანგრძლივი დროის მანძილზე არსებობისა და განვითარების ყველა აუცილებელი პირობა გააჩნია. ხშირია, როდესაც ცალკეული ინდივიდები ან მათი ჯგუფები ტოვებენ პოპულაციის საზღვრებს და მიგრირებენ სხვა ტერიტორიაზე. აღწერილია ყარსალის (*Alopex lagopus*) მასობრივი მიგრაცია რუსეთის უკიდურეს ჩრდილოეთ საზღვრებიდან ქ. იაკუტსკამდე, უდაბნოს კალიისა (*Schistocerca gregalis*) – ინდოეთის ჩრდილოეთის რაიონებიდან ქ. აშხაბადამდე და სხვ. ასეთ შემთხვევით დასახლებებს არაფერი აქვთ საერთო დამოუკიდებელ პოპულაციებთან. ჩამოთვლილი სახეობების განსახლებული ინდივიდები, როგორც წესი, ახალ პირობებს ვერ ეგუებიან და ილუპებიან, უკეთეს შემთხვევაში ისინი ძველ ადგილსამყოფელს უბრუნდებიან.

საქართველოსა და აზერბაიჯანის სტეპებში, უდაბნოებსა და ნახევრად უდაბნოებში თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების (*Acaroidea*) მრავალ დასახლებას ვხვდებით, მაგრამ დამოუკიდებელ პოპულაციებს მხოლოდ ტიპური ბიოტოპების ბინადარნი წარმოადგენენ. ჭალის ტყეების ბინადარნი არ შეიძლება ასეთად ჩაითვალოს, რადგან ისინი აქ მხოლოდ შედარებით თბილ თვეებში სახლობენ, ზამთრის მოახლოებისთანავე კი მიგრირებენ ახლომდებარე ბიოტოპებში (ქაჯაია, 1990).

თავი 2. პოპულაცია სივრცეში

2.1. სახეობის არეალი და პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება

სახეობის არეალის ფარგლებში პოპულაციების სივრცობრივი განაწილება ნაირგვარია. უკიდურეს მოვლენებად უნდა მივიჩნიოთ, ერთი მხრივ, ე.წ. გეოგრაფიული იზოლატები, ანუ სახეობის სხვა პოპულაციებისაგან მაქსიმალურად იზოლირებული ერთეული პოპულაციები და, მეორე მხრივ, უწყვეტი რიგები, რომლებსაც ერთმანეთთან მეტ-ნაკლებად დაკავშირებული პოპულაციები ქმნიან. ამ უკიდურეს მოვლენებს შორის მრავალი გარდამავალი საფეხურია.

გეოგრაფიული იზოლატები სუსტადაა შესწავლილი. ეს ითქმის როგორც მცენარეთა, ისე ცხოველთა (განსაკუთრებით უხერხემლოთა) მრავალი ჯგუფის შესახებ. თუმცა ცალკეული ტაქსონების ფარგლებში ამ მხრივ საინტერესო მონაცემებია დაგროვილი. მაგალითად, ამერიკელმა ზოოლოგმა კისტმა (1961) დაადგინა, რომ ავსტრალიაში გავრცელებული 425 სახეობის ფრინველი 211-226 იზოლატს ქმნის; ცნობილი ზოოლოგისა და ევოლუციონისტის მაირის (1968) მიხედვით, კუნძულებზე გეოგრაფიული იზოლატების რიცხვი კონტინენტებთან შედარებით რამდენჯერმე მეტია.

პრომეთესეული მემინდვრია (*Promethomus schaposhnikovi*) ამიერკავკასიაში ოთხი იზოლირებული პოპულაციითაა წარმოდგენილი; მათგან ერთი დიდი კავკასიონის დასავლეთ ნაწილში ბინადრობს, მეორე – მდინარე არაგვის სათავეებთან, დანარჩენი კი მცირე კავკასიონზე – მესხეთისა და არსიანის ქედებზე. შელკოვნიკოვისეული მემინდვრიის (*Pitymyschelcovnikovi*) ერთადერთი პოპულაცია – იზოლატი ჯერჯერობით მხოლოდ თალიშის მთებშია აღმოჩენილი (შიდლოვსკი, 1970).

თუ სახეობა ვრცელ და შედარებით ერთგვაროვან ტერიტორიაზე ბინადრობს, იგი შესაძლოა პოპულაციების მეტ-ნაკლებად უწყვეტ რიგს ქმნიდეს, ასეთ რიგებში პოპულაციებს შორის იზოლატია არაა სრული, ამიტომ ისინი შედარებით უმტკივნეულოდ უკავშირდებიან ერთმანეთს.

ლიტერატურაში მცენარეთა და ცხოველთა არაერთი პოპულაციური რიგია დახასიათებული. ჯერ კიდევ ციმერმანი ამ მოვლენას დიდი მედგარას (*Pulsatilla grandis*), ხოლო გრეგორი მრავალძარღვას რამდენიმე სახეობის (*Plantago maritima*, *P. lanceolata* და სხვ.) მაგალითზე იხილავდნენ. საინტერესოა რუსი ბოტანიკოსის სინსკაიას (1948) მონაცემები ველური იონჯის (*Medicago glutinosa*, *M. falcata*) პოპულაციური რიგების შესახებ კავკასიის პირობებში. ალპატოვმა (1934) შინაური ფუტკრის პოპულაცი-

ური კონტინუუმი აღწერა, არნოლდი (1941) მსგავს მოვლენას *Discoptera comarovi*-ს მაგალითზე იხილავს. მელას (*Vulpes vulpes*) პოპულაციების უწყვეტი რიგები რუსეთის ევროპულ ნაწილში აღწერილი აქვს ტერენტი-ევს (1957), თეთრი (*Motacilla alba*) და ყვითელი (*M. flava*) ბოლოქანქალების პოპულაციების რიგები პალეარქტიკაში ბერეგოვოს (1967) და ა.შ.

თარხნიშვილის მონაცემებით, ბაყაყების, გომბემოებისა და ვასაკების პოპულაციები საქართველოს სხვადასხვა ნაწილში განსხვავებული სივრცობრივი სტრუქტურით ხასიათდებიან. აღმოსავლეთ საქართველოში ამფიბიები მრავლდებიან მხოლოდ იმ წყალსატევებში, რომლებიც არ შრებიან მთელი წლის მანძილზე. თითოეულ ასეთ წყალსატევში რამდენიმე ათეულიდან რამდენიმე ათასამდე ცხოველი ბინადრობს. ეს დასახლებები კარგადაა ერთმანეთისაგან იზოლირებული.

საწინააღმდეგო სურათია დასავლეთ საქართველოში. აქ მსხვილ ტბორებს შორის მრავალი მცირე გუბეა, სადაც ხშირი წვიმების გამო ამფიბიები მრავლდება რეგულარულად. მართალია, გუბეების ნაწილი შრება, მაგრამ დარჩენილი გუბეების ხარჯზე ცხოველთა დასახლებები მაინც მუდმივ კონტაქტში იმყოფებიან.

პოპულაციების სივრცობრივ მდგომარეობასთან მჭიდროდაა დაკავშირებული მათი მორფოლოგიური და ბიოეკოლოგიური თავისებურებები. სახელდობრ, გეოგრაფიული იზოლატები სხვადასხვაგვარად განსხვავდებიან სახეობის დანარჩენი პოპულაციებისაგან, რაც იზოლაციის ხანგრძლივობასა და ხარისხზე, აგრეთვე ზოგიერთ სხვა ფაქტორზეა დამოკიდებული.

პოპულაციების უწყვეტ რიგებში ცალკეული სახეობრივი ნიშნები თანდათან, ხშირ შემთხვევაში შეუმჩნეველად, იცვლებიან, მაგრამ ისე, რომ კიდურა პოპულაციები ამ ნიშნების მიხედვით უკვე მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ნიშან-თვისებების ამგვარი ცვალებადობა აღწერილია დიდი მედგარასათვის ევროპაში, მრავალძარღვას რამდენიმე სახეობისათვის – ინგლისში, მოლუსკ *Cerion glans*-ის პოპულაციებისათვის კუნძულ ნიუ-პროვიდანსზე, ტბის ბაყაყისა და ჩრდილოეთის მელასათვის რუსეთის ტერიტორიაზე, ყურება მრგვალთავასათვის რუსეთის ევროპულ ნაწილში, კლდის ხვლიკისათვის საქართველოში და ა.შ.

კავკასიაში თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების (*Acaroidea*) სახეობრივი პოპულაციები ბუნებრივი სარტყლების მიხედვით ჩვეულებრივ სხვადასხვა მოცულობის უწყვეტ რიგებს ქმნიან. ამ რიგების კიდურა წევრებს შორის მორფოლოგიური განსხვავება ხშირად იმდენად დიდია, რომ ფორმალური მიდგომით ისინი ქვესახეობების რანგსაც კი იმსახურებენ. მაგრამ გარდამავალი ფორმების არსებობა არ იძლევა საზღვრის

გავლების შესაძლებლობას ცალკეულ პოპულაციებსა თუ მათ ჯგუფებს შორის (ქაჯაია, 1975).

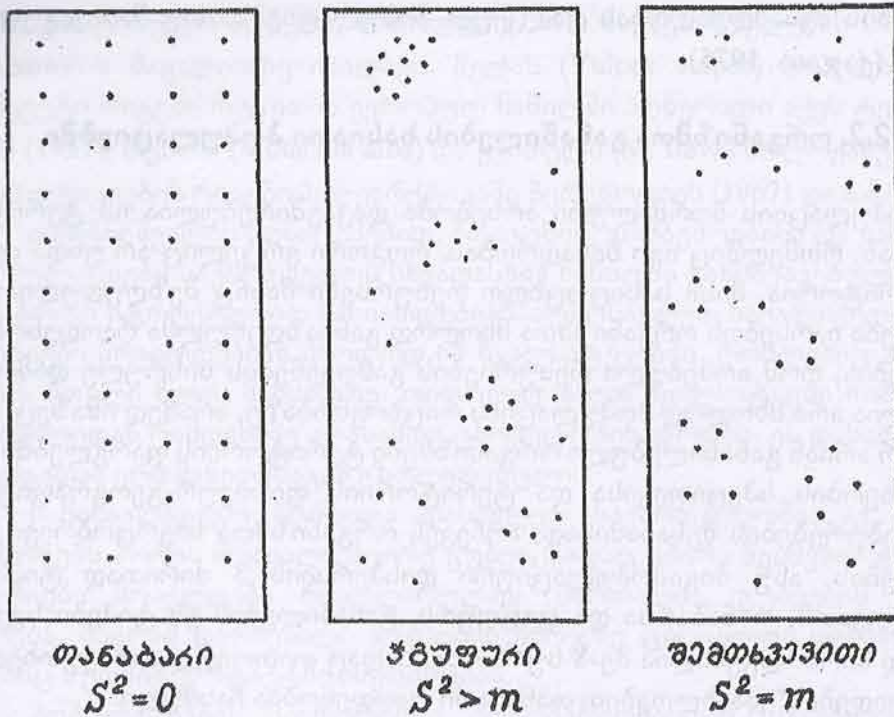
2.2. ორგანიზმთა განაწილების ხასიათი პოპულაციებში

პოპულაციის ნორმალური არსებობა დაკავშირებულია იმ ტერიტორიასთან, რომელშიც იგი ბინადრობას. როგორი ვრცელიც არ უნდა იყოს ეს ტერიტორია, მისი სასიცოცხლო რესურსები მაინც შეზღუდულია; აქ შეიძლება იარსებოს ორგანიზმთა მხოლოდ განსაზღვრულმა რაოდენობამ. გასაგებია, რომ არსებული რესურსების გამოყენების სისრულე დამოკიდებულია არა მხოლოდ პოპულაციის რიცხოვნობაზე, არამედ იმაზეც, თუ როგორ არიან განაწილებული ორგანიზმები ტერიტორიის ფარგლებში.

სახეობის სპეციფიკისა და ტერიტორიის ფიზიკურ-გეოგრაფიული თავისებურებების შესაბამისად, არჩევენ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების, ანუ შიგაპოპულაციური დისპერსიის 3 ძირითად ტიპს – შემთხვევითს, თანაბარსა და ჯგუფურს. განაწილების ეს ტიპები სქემატურად წარმოდგენილია მე-8 სურათზე, სადაც თითოეულ ოთხკუთხედში „ინდივიდების“ დაახლოებით თანაბარი რაოდენობაა ჩასმული.

შემთხვევითი განაწილება შედარებით იშვიათი მოვლენაა და ვლინდება მეტ-ნაკლებად ერთგვაროვან პირობებში, როდესაც ორგანიზმები არ მიისწრაფვიან დაჯგუფებისაკენ (განაწილების ეს ტიპი იდენტურია იმისა, რასაც მათემატიკოსები პუასონის განაწილებას უწოდებენ). თანაბარ განაწილებას ვხვდებით იმ შემთხვევაში, როდესაც ორგანიზმებს შორის კონკურენცია ძლიერია, ან მათ შორის ანტაგონისტური ურთიერთ-დამოკიდებულებაა. შედარებით ხშირი მოვლენაა პოპულაციის შიგნით სხვადასხვა ტიპის დაჯგუფებების წარმოქმნა.

პოპულაციის თავისებურებების შესწავლისათვის ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების, აგრეგაციის ხარისხის, დაჯგუფებათა სიდიდისა და მათი ხანგრძლივობის დადგენას დიდი მნიშვნელობა აქვს. იმის მიხედვით, თუ როგორია დისპერსია, პოპულაციების რიცხოვნობის დადგენის მეთოდები შესაძლოა სრულიად განსხვავებული იყოს. მაგალითად, სინჯების მეთოდი (იხ. ქვევით) სავსებით საიმედოა შემთხვევითი და თანაბარი განაწილების დროს, მაგრამ მიუღებელია ორგანიზმთა ჯგუფური განაწილებისას, რადგან ამ შემთხვევაში სინჯებში ორგანიზმთა მეტისმეტად დიდი ან მეტისმეტად მცირე რაოდენობა აღმოჩნდება. იმ შემთხვევაში, როცა საკითხი კოლონიურ ცხოველებს ეხება, მოცემულ ტერიტორიაზე კოლონიების რიცხვს სინჯების მეთოდით საზღვრავენ, შემდეგ კი – ორგანიზმთა საშუალო რაოდენობას თითოეულ მათგანში.



სურ. 8. ინდივიდთა განაწილების ძირითადი ტიპები პოპულაციებში, დაჟოს (1975) მიხედვით

შიგაპოპულაციური დისპერსია გამოიხატება ფორმულით:

$$S^2 = \frac{\sum(y - m)^2}{n - 1},$$

სადაც n სინჯების საერთო რაოდენობაა;

y – ინდივიდების რაოდენობა თითოეულ სინჯში;

m – ინდივიდთა საშუალო რაოდენობა სინჯებში.

თანაბარი განაწილების დროს $S^2 = 0$, რადგან ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში თითქმის ერთნაირია და უახლოვდება m -ს*. შემთხვევითი განაწილებისას S^2 დაახლოებით m -ის ტოლია, ხოლო ჯგუფური განაწილებისას $S^2 > m$, თანაც განსხვავდება მათ შორის მით უფრო მეტია, რაც უფრო ძლიერადაა გამოსახული ორგანიზმთა აგრეგაცია.

* ბუნებაში ორგანიზმთა აბსოლუტურად თანაბარი განაწილება თითქმის არ არსებობს. მაგრამ თუ რეალური სურათი ისეთია, რომ S^2 უახლოვდება 0-ს, განაწილება შეიძლება თანაბრად ჩაითვალოს.

თუ შეფარდება S^2/m მიისწრაფვის ნულისაკენ, განაწილება თანაბარია; თუ შეფარდება დაახლოებით ერთის ტოლია, განაწილება შემთხვევითია, ხოლო თუ 1-ზე მეტია – განაწილება ჯგუფურია.

მოვიყვანოთ რამდენიმე აბსტრაქტული მაგალითი, სადაც $n = 10$.

I მაგალითი. ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში: 10, 9, 10, 10, 10, 9, 11, 9, 10, 10.

$$m = 9,8$$

ზემოთ მოყვანილი ფორმულით სარგებლობისას აღმოჩნდა, რომ $S^2 = 0,4$. ამ შემთხვევაში დისპერსია უახლოვდება 0-ს, ხოლო $S^2/m = 0,04$, რაც მეტყველებს იმაზე, რომ ინდივიდთა სივრცობრივი განაწილება თითქმის თანაბარია.

II მაგალითი. ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში: 15, 19, 24, 16, 25, 17, 18, 26, 14, 20.

$$m = 19,4$$

$$S^2 = 18,3$$

როგორც ვხედავთ, S^2 დაახლოებით m -ის ტოლია, $S^2/m = 0,94$, რაც იმას ნიშნავს, რომ განაწილება შემთხვევითია.

III მაგალითი. ინდივიდთა რაოდენობა სინჯებში: 11, 29, 7, 21, 18, 6, 33, 22, 2, 28.

$$m = 18,3$$

$$S^2 = 98,7$$

ამ შემთხვევაში S^2 ბევრად აღემატება m -ს, ხოლო შეფარდება S^2/m 1-ზე მეტია, ამიტომ ამ მაგალითში ორგანიზმთა განაწილება ჯგუფურია.

S^2 -ისა და m -ის საშუალებით შეგვიძლია გამოვიანგარიშოთ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების რამდენიმე დამატებითი მაჩვენებელი, რომელთაც მნიშვნელობა აქვთ პოპულაციების ურთიერთშედარებისას. ერთ-ერთი მათგანია ლოიდის „საშუალო დაჯგუფების ინდექსი“, რომელიც გვიჩვენებს სიმჭიდროვის ხარისხს ჯგუფური განაწილების დროს:

$$m^* = m + \frac{S^2}{m}$$

მეორე მაჩვენებელია – აგრეგაციის კოეფიციენტი (K_a), ანუ იმ ფართის წილი, რომელიც თავისუფალია დაჯგუფებებისაგან:

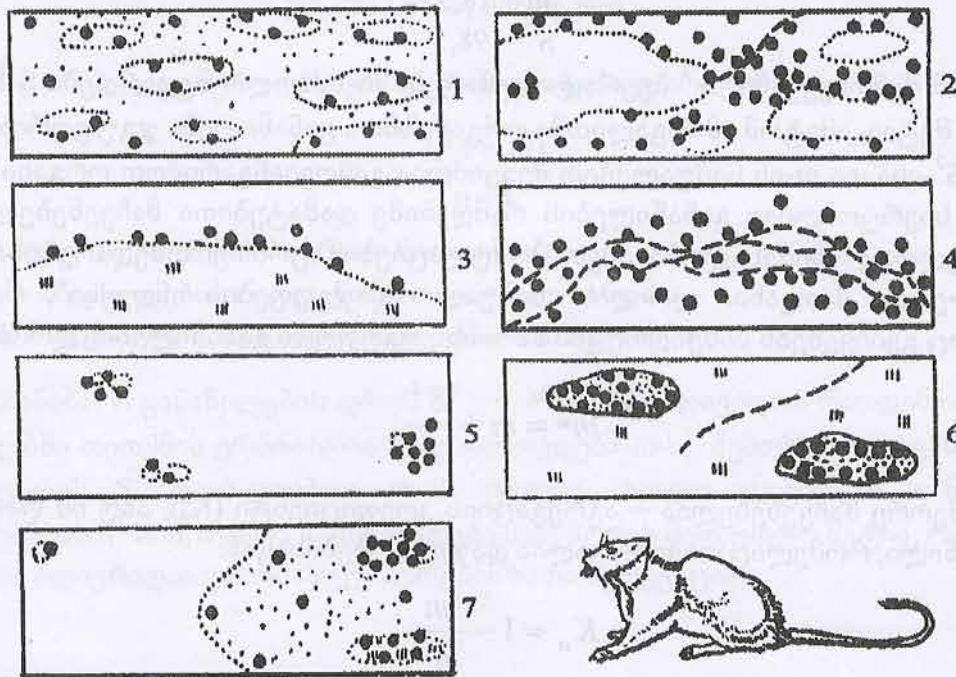
$$K_a = 1 - \frac{m}{m^*}$$

თუ გამოვიყენებთ ზემოთ მოცემულ მაგალითებს, დავრწმუნდებით, რომ თანაბარი განაწილებისას $m^* = m$, ხოლო $K_a = 0$. ჯგუფური განაწი-

ლების შემთხვევაში $m^* = 23, 7$, ხოლო $K_a = 0,2$. ეს იმას ნიშნავს, რომ პოპულაციის მიერ დაკავებული მთელი ტერიტორიის 20% (0,2) არათანაბარი განაწილების გამო თითქმის თავისუფალია, ხოლო 80%-ზე მათი სიმჭიდროვე დაახლოებით 24-ს შეადგენს.

სახეობრივი თავისებურებებისა და გარემო პირობების სპეციფიკის შესაბამისად, ბუნებაში ვხვდებით ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების ყველა აღნიშნულ ტიპს. თუ ახალგაზრდა ტყეში მხოლოდ ერთი სახეობის ხე-მცენარეა, მაშინ ეს ხეები თავდაპირველად ჯგუფებადაა განლაგებული, შემდეგ კი თანაბრად ნაწილდებიან. მცენარეთა შერეულ ასოციაციებში დომინანტი სახეობები მეტ-ნაკლებად თანაბარი განაწილებით ხასიათდებიან, დანარჩენ სახეობათა წარმომადგენლები კი სხვადასხვა ზომის დაჯგუფებებს ქმნიან. უდაბნოში ბუჩქოვანი მცენარეები ხშირად იმდენად თანაბრად და კანონზომიერადაა განლაგებული, რომ შეიძლება შეიქმნას შთაბეჭდილება, თითქოს ისინი სპეციალურადაა რიგებად დარგული.

ერთი და იმავე სახეობის წარმომადგენლები, გარემო პირობების შესაბამისად, ხშირად სრულიად განსხვავებულადაა განაწილებული. როტშილდს აღწერილი აქვს დიდი მექვიშიას შიგაპოპულაციური დისპერსიის რამდენიმე ძირითადი ტიპი (სურ. 9).



სურ. 9. დიდი მექვიშიას სივრცობრივი განაწილება, როტშილდის (1966) მიხედვით

მე-16 ცხრილში მოცემულია მოლუსკების ორი სახეობის განაწილების ხასიათი მათთვის ტიპურ ადგილსამყოფელში – შლამის გროვებში. როგორც ჩანს, მოლუსკი *M. lateralis*, ისევე როგორც *G. gemma*-ს 2-წლიანი ინდივიდები შემთხვევითი განაწილებით ხასიათდებიან, მაშინ როდესაც ამ უკანასკნელის ზრდასრული და ერთწლიანი ორგანიზმების განაწილება ჯგუფურია.

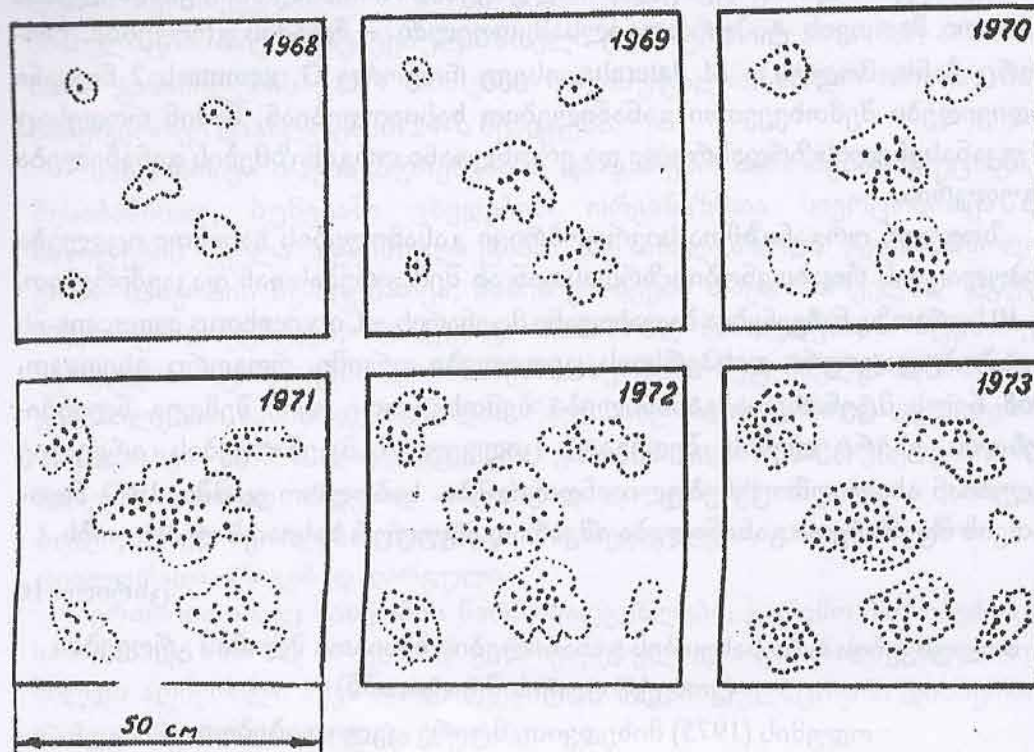
ზოგჯერ ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების ხასიათი იცვლება პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდასთან ან შემცირებასთან დაკავშირებით. მე-10 სურათზე ნაჩვენებია ბალახოვანი მცენარის – *Corynephorus canescens*-ის შიგაპოპულაციური დისპერსიის ცვლილება დროში. როგორც ვხედავთ, 1968 წელს მცენარეთა განაწილება შემთხვევითი იყო. შემდეგ წლებში, თესლის გავრცელების შედეგად, ცალკეული მცენარეების ირგვლივ ჩნდებიან ახალამოცენებული ინდივიდები. საბოლოო ჯამში, 1973 წლისათვის მცენარეთა განაწილება აშკარად ჯგუფურ ხასიათს ღებულობს.

ცხრილი 16

მოლუსკების ორი სახეობის განაწილების ხასიათი შლამის გროვებში
(კონექტიკუტის შტატი, აშშ)
ოდუმის (1975) მიხედვით, მცირე ცვლილებებით

| სახეობა, ასაკი | m | S ² | განაწილება |
|--------------------------|------|----------------|-------------|
| <i>Mulinia lateralis</i> | | | |
| ყველა ასაკი | 0,27 | 0,26 | შემთხვევითი |
| <i>Cemma gemma</i> | | | |
| ზრდასრული | 5,75 | 11,83 | ჯგუფური |
| ერთწლიანი | 4,43 | 7,72 | ჯგუფური |
| ორწლიანი | 1,41 | 1,66 | შემთხვევითი |

შიგაპოპულაციური დისპერსიის დადგენა განსაკუთრებულ მნიშვნელობას იძენს, როდესაც საქმე პარაზიტულ ან მავნე სახეობებთან გვაქვს. ცნობილია, რომ წყლის მემინდვრია დასავლეთ ციმბირის ველისა და ტყე-ველის ოლქებში ხშირად უჩვეულოდ მრავლდება და მნიშვნელოვან ზარალს აყენებს სახალხო მეურნეობას. გამოირკვა, რომ ამ ტერიტორიაზე მემინდვრია სხვადასხვანაირად ნაწილდება: წყალსატევებისაგან დაშორებულ ადგილებში შემთხვევითი განაწილება ახასიათებს, ნაპირების გასწვრივ კი – ჯგუფური. როგორც რუსი ეკოლოგი ნოვიკოვი (1979) აღნიშნავს, ეს გარემოება საგრძნობლად აადვილებს მავნებლის წინააღმდეგ ბრძოლის ღონისძიებების შემუშავებას.



სურ. 10. მეცნარე *Corynephorus canescens*-ის შიგაპოპულაციური დისპერსიის ცვლილება 1968-73 წლებში, ა. გილიაროვის (1990) მიხედვით

საინტერესო შიგაპოპულაციური დისპერსიით ხასიათდება ზოგიერთი ჰიდრობიონტი. თარხნიშვილის და პიასტოლოვას (1985) მონაცემებით, საქართველოს ზოგიერთ ტბორში ტრიტონების ახალდაბადებული ლარვები მსხვილ დაჯგუფებებს ქმნიან. მაგრამ მოძრაობის საშუალებების განვითარებასთან ერთად, ლარვები იფანტებიან, რის გამოც აგრეგაციის კოეფიციენტი მნიშვნელოვნად კლებულობს.

როდესაც ვმსჯელობთ შიგაპოპულაციურ დისპერსიაზე, ცხადია, არ უნდა დავივიწყოთ ორგანიზმთა განსახლების შესაძლებლობაც. განსახლება – პოპულაციის დამახასიათებელი თვისებაა, რომელიც განპირობებულია საარსებო პირობების მკვეთრი ცვლილებით, ინტენსიური გამრავლებით და სხვა. ცხადია, განსახლების დროს პოპულაციის ნორმალური სივრცობრივი სტრუქტურა მეტ-ნაკლებად ირღვევა. მაგრამ ეს გარემოება, როგორც წესი, დიდხანს არ გრძელდება – როგორც კი პოპულაციის საზღვრები სტაბილური ხდება, ორგანიზმთა განაწილება თანდათან ნორმას უბრუნდება.

2.3. აგრეგაცია და ჯგუფის ეფექტი

პოპულაციებში ორგანიზმთა ჯგუფურ არსებობას რამდენიმე ფაქტორი განაპირობებს. ესენია ტერიტორიის კლიმატური თავისებურებები, ამინდის სეზონური და დღეღამური ცვლილებები, გამრავლების ხელშემწყობი პირობები, საკვების მოპოვებისა და თავდაცვის აუცილებლობა, ე.წ. „სოციალური მიზიდულობა“.

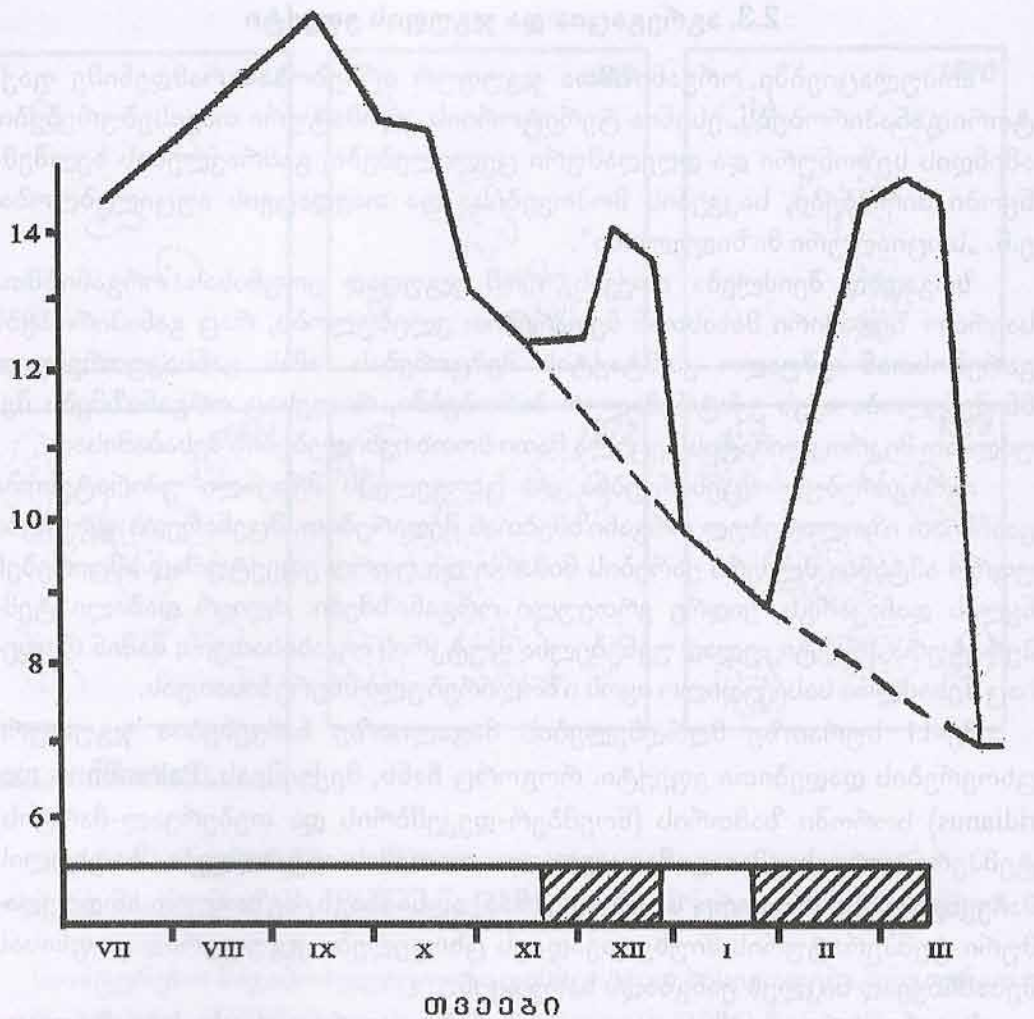
ზოგადად შეიძლება ითქვას, რომ ჯგუფად ყოფნისას ორგანიზმთა საერთო ზედაპირი მასასთან შედარებით კლებულობს, რაც განაპირობებს გარემოსთან უშუალო კონტაქტის შემცირებას. ამას განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ექსტრემალურ პირობებში, როდესაც ორგანიზმებს შეუძლიათ მიკროკლიმატის შეცვლა მათი მოთხოვნილებების შესაბამისად.

აგრეგირებულ მცენარეებსა და ცხოველებს მრავალი უპირატესობა გააჩნიათ იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით. მცენარეთა ჯგუფები უფრო ამტანია ძლიერი ქარების მიმართ და უფრო ეფექტურად ამცირებენ ნყლის დანაკარგს, ვიდრე ერთეული ორგანიზმები. ძლიერ დაბალი ტემპერატურა პრაქტიკულად უვნებელია ფუტკრის ოჯახისათვის, მაშინ როდესაც შესაძლოა სასიკვდილო იყოს იზოლირებული მწერებისათვის.

მე-11 სურათზე მღრღნელების მაგალითზე ნაჩვენებია ჯგუფური ცხოვრების დადებითი ეფექტი. როგორც ჩანს, მექვიშიას (*Pallasiomys meridianus*) სოროში ზამთრის (ნოემბერ-დეკემბრის და თებერვალ-მარტის) ტემპერატურა საკმაოდ მაღალია და თითქმის უტოლდება ზაფხულის მაჩვენებლებს. როგორც ნაუმოვი (1955) აღნიშნავს, სეზონური ან დღეღამური ტემპერატურის მიუხედავად, ეს ცხოველები ჯგუფურად ყოფნისას შესამჩნევად ნაკლებ ჟანგბადს ხარჯავენ.

მეორე მხრივ, აგრეგაცია დაკავშირებულია რთულ ფსიქოფიზიოლოგიურ რეაქციებთან: ცხოველს უჩნდება მოთხოვნილება უშუალო კონტაქტი დაამყაროს თავისი სახეობის სხვა წარმომადგენლებთან. ჯგუფად მყოფი ორგანიზმებისაგან განსხვავებით, იზოლირებულ ორგანიზმებში საგრძნობლად ქვეითდება მეტაბოლიზმი, უფრო ინტენსიურად იხარჯება სარეზერვო ნივთიერებები; ქვეითდება ზრდის ტემპი, სიცოცხლისუნარიანობა, ნაყოფიერება და ა. შ.

არსებული მონაცემებით, ფარის გარეშე დარჩენილ ცხვარს პულსი და სუნთქვა უჩქარდება; ეულად დარჩენილი ღამურები გამოზამთრებისას ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის უჩვეულო მატებით ხასიათდებიან, რაც განაპირობებს ენერჯის გაძლიერებულ ხარჯვას და ორგანიზმის დაკნინებას. მრავალი ცხოველი ჯგუფის გარეშე საერთოდ ვერ მრავლდება. მაგალითად, ზოგიერთი მტრედი კვერცხს ვერ დებს, თუ არ ხედავს თავისივე ჯიშის სხვა ფრინველს (საკმარისია ასეთ დედალს წინ დაგუდვათ სარკე, რომ მან დაინყოს კვერცხის დება).



სურ. 11. ტემპერატურის სეზონური ცვლილება მექვიშიას სოროს კამერაში, ნაუმოვის (1955) მიხედვით.

კამერაში ცხოველთა ყოფნის პერიოდი დამტრისულია; ტემპერატურის მოსალოდნელი ცვლილება ცარიელ კამერაში აღნიშნულია პუნქტირით

1929 წელს უივერმა და კლემენსმა გამოთქვეს მოსაზრება, რომ მცენარეებში აგრეგაციის ხარისხი მათი თესლებისა და სპორების გავრცელების უნარის უკუპროპორციულია. თუ მცენარეთა თესლებს გავრცელების სპეციალური საშუალებები არ გააჩნიათ, მათი აღმონაცენი დედა-ორგანიზმის სიახლოვეს კონცენტრირდება, სანინაალმდეგო შემთხვევაში კი აღმონაცენი მეტ-ნაკლებად თანაბრად ნანილდება სივრცეში.

აგრეგაცია ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა მსხვილი ტაქსონისთვისაა დამახასიათებელი. თევზების კლასიდან ზუთხისებრნი, კობრისებრნი და სხვანი ზამთრის მოახლოებისათვის რამდენიმე ათასი ინ-

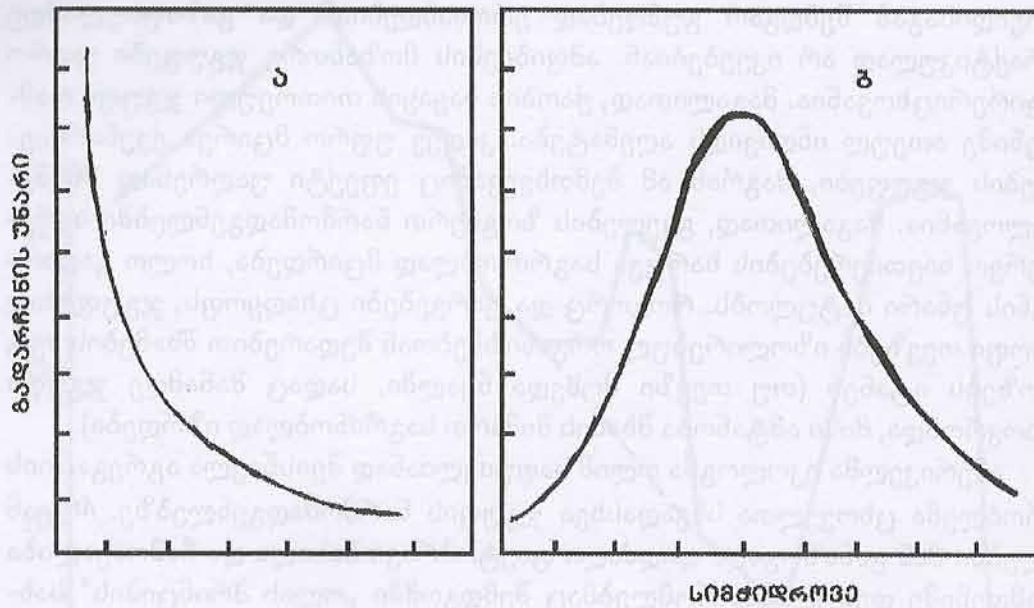
დივიდისაგან შემდგარ გუნდებად ერთიანდებიან და გაზაფხულამდე პრაქტიკულად არ იკვებებიან. ამფიბიების მოზამთრე ჯგუფები უფრო მცირერიცხოვანია. მაგალითად, ჭაობის ბაყაყის თითოეული ჯგუფი რამდენიმე ათეულ ინდივიდს აღემატება. კიდევ უფრო მცირეა ქვენარმაველების ჯგუფები, მაგრამ ამ შემთხვევაშიც ეფექტი უაღრესად მნიშვნელოვანია. მაგალითად, გველების ზოგიერთ წარმომადგენლებში სარეზერვო ნივთიერებების ხარჯვა საგრძნობლად მცირდება, ხოლო გადარჩენის უნარი მატულობს. როგორც დაკვირვებები ცხადყოფს, ჯგუფებად მყოფი თევზები იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით შხამების მეტდოზებს იტანენ (თუ თევზი მოხვდა წყალში, სადაც მანამდე ჯგუფი ცხოვრობდა, მისი ამტანობა შხამის მიმართ საგრძნობლად იზრდება).

ამერიკელმა ეკოლოგმა ოლიმ საფუძვლიანად შეისწავლა აგრეგაციის პრობლემა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფის წარმომადგენლებზე. 40-იან წლებში მან განაზოგადა დიდძალი ფაქტობრივი მასალა და ჩამოაყალიბა რამდენიმე დებულება, რომლებმაც შემდგომში „ოლის პრინციპის“ სახელწოდება მიიღეს. ოლიმ დაადგინა, რომ ცხოველთა თითოეულ სახეობას მისთვის სპეციფიკური აგრეგაცია ახასიათებს, რომელიც კონკრეტული საარსებო პირობების შესაბამისად იცვლება. როგორც მცირე, ისე უჩრველოდ დიდი სიმჭიდროვე პოპულაციაზე უარყოფითად მოქმედებს.

ოლის პრინციპი სქემატურად გამოხატულია მე-12 სურათზე, საიდანაც ჩანს, რომ ზოგიერთი სახეობის პოპულაციებში მაქსიმალური გადარჩენა უზრუნველყოფილია დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში (ა); სხვა შემთხვევაში ხელსაყრელია შუალედური სიმჭიდროვე და მისგან გადახრა იწვევს პოპულაციის გადარჩენის შესაძლებლობის დაქვეითებას (ბ).

ოლის პრინციპი დადასტურდა ცხოველების მრავალ წარმომადგენელზე. გაირკვა, მაგალითად, რომ ჩვამას ნორმალური ცხოველმოქმედება მაშინაა შესაძლებელი, თუ კოლონიაში ინდივიდების რიცხვი 10000-ზე ნაკლები არაა და 1 მ²-ზე სულ ცოტა სამი ბუდე მოდის; აფრიკული სპილოსათვის აუცილებელია, რომ ჯოგში იყოს არანაკლებ 25 ცხოველისა, ხოლო ჩრდილოეთის ირმისათვის ოპტიმალურია 300-400 ინდივიდი თითოეულ ჯოგში.

ოლიმ დაადგინა, რომ ცხოველთა ჯგუფებად გაერთიანება დაკავშირებულია კოოპერირების ანუ იმ ფორმასთან. კოოპერაცია (პროტოკოოპერაცია) საზოგადოებრივი ორგანიზაციის საფუძველია, რაც ცხოველებში სხვადასხვაგვარადაა გამოხატული და თავის კულმინაციას ადამიანში აღწევს. ქალაქის აგრეგაცია მხოლოდ გარკვეულ ფარგლებშია სასარგებლო; აგრეგაციის უზომო გაზრდა ისევე დამაკნინებლად მოქმედებს ადამიანზე, როგორც ნებისმიერ სხვა ცხოველზე.



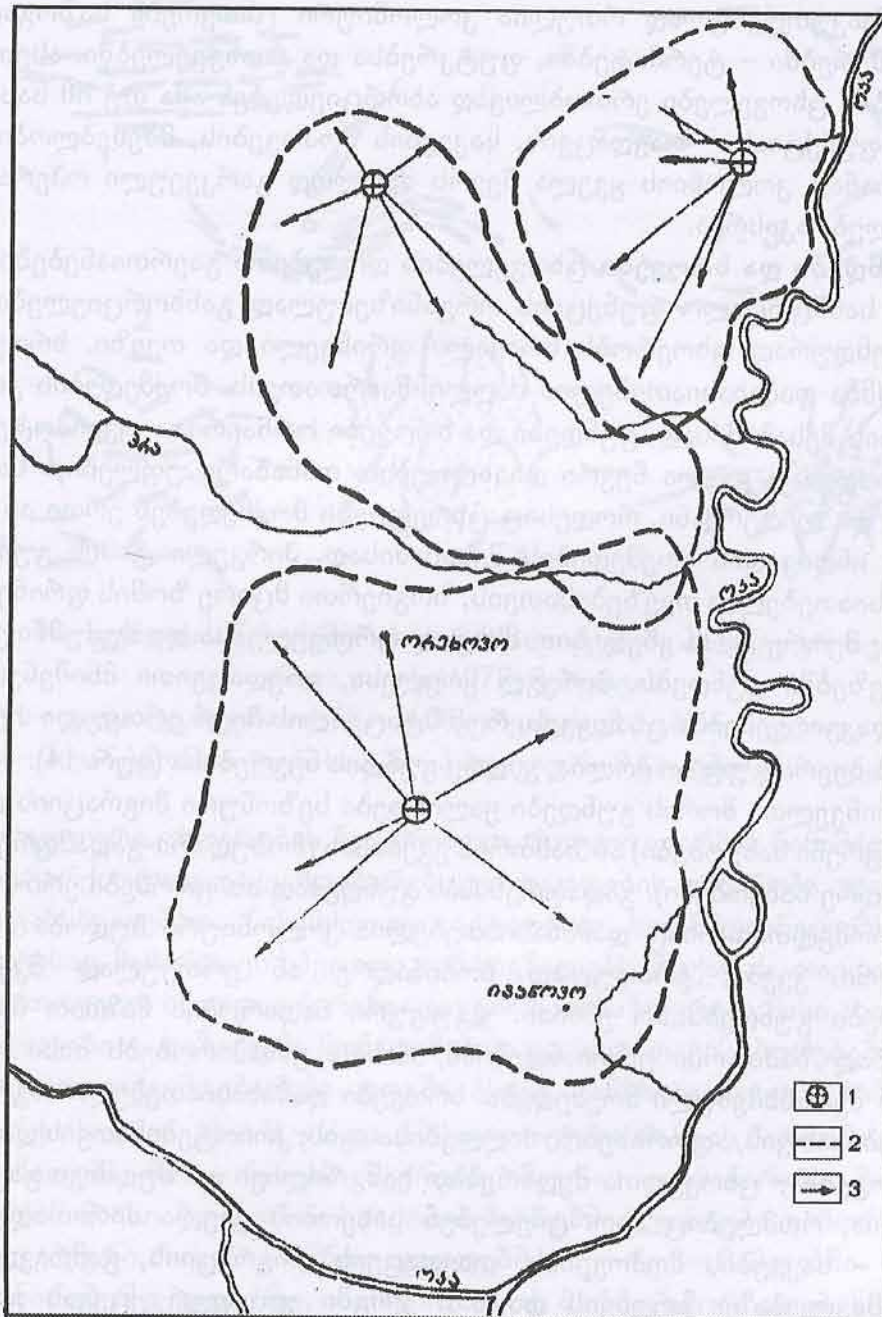
სურ. 12. ოლის პრინციპის სქემა, ოლის და სხვათა (1949) მიხედვით

ფიზიოლოგიური პროცესების ოპტიმიზაცია, რომელიც განაპირობებს ორგანიზმთა სიცოცხლისუნარიანობის საერთო ამალლებას ჯგუფური ცხოვრების დროს, **ჯგუფის ეფექტის** სახელწოდებითაა ცნობილი. ჯგუფის ეფექტი წარმოადგენს ცხოველთა ფსიქოფიზიოლოგიურ რეაქციას თავისი სახეობის სხვა ინდივიდების მიმართ. ცხადია, იგი ვერ გამოვლინდება იმ სახეობებში, რომელთა წარმომადგენლებიც იზოლირებულ ცხოვრებას ეწევიან. პირიქით, თუ ასეთ ცხოველებს ხელოვნურად შევაჯგუფებთ, მათი ფიზიოლოგიური პროცესები შესამჩნევად დაირღვევა, აგზნებადობა მოიმატებს, კონფლიქტი პოპულაციის სხვა წევრებთან გახშირდება და ა.შ. (მაგალითად, დადგენილია, რომ გრძელყურა ზღარბი ჯგუფად ყოფნისას ცალკე ინდივიდის ნორმასთან შედარებით 34%-ით მეტ ჟანგბადს ხარჯავს).

ჯგუფური ცხოვრების კერძო ფორმებია ოჯახები, კოლონიები, ჯოგები, სადაც ჯგუფის ეფექტი განსაკუთრებით კარგად ვლინდება.

ოჯახების არსებობას შთამომავლობაზე ზრუნვა უდევს საფუძვლად. ოჯახური ცხოვრება ცხოველთა სამყაროს თითქმის ყველა ჯგუფისთვისაა დამახასიათებელი, თუმცა სხვადასხვა სახეობაში ის სხვადასხვაგვარად ვლინდება. იმის მიხედვით, თუ რომელი სქესის წარმომადგენელი იღებს თავის თავზე შთამომავლობაზე ზრუნვის ფუნქციას, არჩევენ მდედრობითი, მამრობითი და შერეული ტიპის ოჯახებს. ოჯახური ცხოვრების დროს ტერიტორიული იზოლაცია მკვეთრადაა გამოხატული. ეს ხორციელდება სხვადასხვაგვარი სიგნალებით, ტერიტორიის დაკვალივით, მუქარის რიტუალური ფორმებით, პირდაპირი აგრესიით და სხვა. ოჯახე-

ბის ტერიტორიულ დამოკიდებულებაზე შეიძლება ვიმსჯელოთ მგლის საბუდარების განაწილების მიხედვით ოკის ნაკრძალის პირობებში. ყველა ოჯახს თავისი მკვებავი ტერიტორია აქვს, რომელიც აქტიურადაა დაცული მისი წევრების მიერ (სურ. 13).



სურ. 13. მგლის საბუდარების სანადირო ნაკვეთები ოკის ნაკრძალის ტერიტორიაზე, კოზლოვის (1952) მიხედვით: 1 – საბუდრის ადგილი, 2 – სანადირო ნაკვეთის საზღვრები, 3 – სანადირო მარშრუტები

კოლონიები მობინადრე ცხოველთა ჯგუფური დასახლებებია. ისინი შესაძლოა არსებობდნენ ხანგრძლივად, ან იქმნებოდნენ ცხოველთა გამრავლების პერიოდში, როგორც ამას ადგილი აქვს, მაგალითად, ჭილყვაების, თოლიების და სხვათა შემთხვევაში.

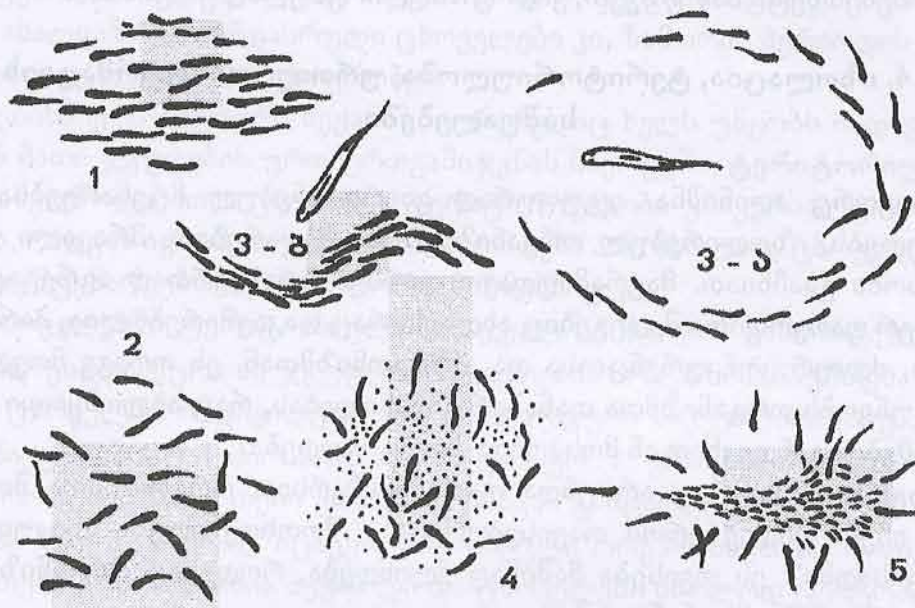
განსაკუთრებულად რთულია კოლონიური ცხოვრება საზოგადოებრივ მწერებში – ტერმიტებში, ფუტკრებსა და ჭიანჭველებში. ასეთ კოლონიებში ცხოველები ერთობლივად ახორციელებენ ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციას – თავდაცვის, საკვების მოპოვების, მშენებლობის და ა. შ., თანაც კოლონიის ყველა წევრს მხოლოდ გარკვეული ოპერაციის შესრულება აკისრია.

გუნდები და ხროვები ცხოველების დროებითი გაერთიანებებია ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციის ორგანიზებულად განხორციელებისათვის. გუნდურად ცხოვრობს მრავალი ფრინველი და თევზი. ხროვების წარმოქმნა დამახასიათებელია ძალღისნაირთათვის. მოქმედების კოორდინაციის შესაბამისად, გუნდები და ხროვები ორნაირია – ეკვიპოტენციური, როდესაც ყველა წევრი დაახლოებით თანაბარი უფლებით სარგებლობს და ლიდერიანი, როდესაც ცხოველები მოქმედებენ ერთი ან რამდენიმე ინდივიდის მოქმედების შესაბამისად. პირველი ტიპის გუნდები დამახასიათებელია თევზებისათვის, ზოგიერთი მცირე ზომის ფრინველისათვის; მეორე ტიპს ვხვდებით მსხვილ ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებში. თევზებში გუნდებს, პირველ ყოვლისა, თავდაცვითი მნიშვნელობა აქვთ. დაკვირვებებმა ცხადყოვეს, რომ მტაცებლის მიერ ერთეული თევზის დაჭერა ბევრად უფრო იოლია, ვიდრე გუნდის წევრებისა (სურ. 14).

ფრინველთა შორის გუნდები ყალიბდება სეზონური მიგრაციის დროს (მიმომფრენი სახეობები) ან ზამთრის კვებისას (მოზუდარი-გადამფრენი და მობინადრე სახეობები). გადაფრენისას გუნდებად ის ფორმები ერთიანდებიან, რომელთათვისაც დამახასიათებელია კოლონიური ბუდობა ან კოლონიური კვება; ერთეულად მობინადრე ან ერთეულად მკვებავი სახეობები გუნდებს არ ქმნიან. ჯგუფური ნადირობის მიზნით მგლები ხროვებად ზამთარში ერთიანდებიან, რასაც განაპირობებს მისი ყველა წევრის შეთანხმებული მოქმედება. ხროვები დამახასიათებელია აგრეთვე აფთრებისათვის, აფთრისებრი ძაღლებისათვის, კოიოტებისათვის და სხვა.

ჯოგები – ცხოველთა შედარებით ხანგრძლივი და მუდმივი გაერთიანებებია, რომლებიც ახორციელებენ სახეობის ყველა ძირითად ფუნქციას – საკვების მოპოვების, თავდაცვის, მიგრაციის, გამრავლების, შთამომავლობაზე ზრუნვის და ა.შ. ჯოგში ჯგუფურ ქცევას განაპირობებს დომინირებასა და დამორჩილებაზე დამყარებული ურთიერთობა, რასაც ორგანიზმთა ინდივიდუალური თავისებურებანი განსაზღვრავს. დომინირების ფორმები განსხვავებულია. ზოგიერთი სახეობის (მაგალი-

თად, ჩლიქოსნების) ჯოგს ლიდერი მართავს, რომელიც არ მიისწრაფვის სხვების დამორჩილებისაკენ, მაგრამ, როგორც ყველაზე გამოცდილი, ხელმძღვანელობს ჯოგის დანარჩენი წევრების მოქმედებას.



სურ. 14. გუნდის სტრუქტურის ძირითადი ტიპები პელაგიურ თევზებში, რადაკოვის (1972) მიხედვით:

1 - გადაადგილებისას, 2 - დაზვერვისას, 3 (ა, ბ) - თავდაცვისას, 4 - პლანქტონით კვებისას, 5 - პელაგიური მტაცებლების კვებისას

ჯგუფური ცხოვრების შედარებითი რთული ფორმაა წინამძღოლების და იერარქიულად დაქვემდებარებული ჯგუფების არსებობა. ლიდერისაგან განსხვავებით, წინამძღოლი აქტიურად ხელმძღვანელობს ჯოგს, რისთვისაც მიმართავს სპეციფიკურ სიგნალებს, მუქარას, თავდასხმასაც კი. თითოეული ინდივიდის რანგი ჯოგში განისაზღვრება მისი ასაკით, გამოცდილებით, ფიზიკური მონაცემებით და სხვა თავისებურებებით. იერარქიული დაქვემდებარება ჯოგში ასევე განსხვავებულია. ხაზობრივი იერარქიის დროს (A - B - C და ა.შ.) თითოეული რანგის წარმომადგენელი ემორჩილება წინა რანგის წევრებს, მაგრამ დომინირებს მომდევნო რანგის მიმართ. ზოგიერთი სახეობის მაიმუნში ვლინდება დამორჩილების პარალელური რიგები - ერთი დედლებში, მეორე - მამლებში. მამლები დომინირებენ დედლებზე, ისინი კი, თავის მხრივ, იმორჩილებენ ნაშიერს. დომინირება-დამორჩილების იერარქიული სისტემის ბიოლოგიური მნიშვნელობა ისაა, რომ მისი წყალობით ჯოგი მოქმედებს ზედმიწევნით შეთანხმებულად, რაც ხელსაყრელია მისი ყველა წევრისათვის და, საბო-

ლოო ჯამში, უზრუნველყოფს მთელი პოპულაციის გადარჩენას. როულ სიტუაციებში, მაგალითად, შიმშილის დროს, პირველ რიგში შედარებით სუსტი ორგანიზმები იღუპებიან, მაგრამ ჯოგის შემადგენლობაში მათ გადარჩენის მეტი შანსი აქვთ, ვიდრე იზოლირებულად ყოფნისას.

2.4. იზოლაცია, ტერიტორიულობა, ურთიერთინფორმაციის საშუალებები

როგორც აღინიშნა, ჯგუფურად გაერთიანებულ მცენარეებსა და ცხოველებს, იზოლირებულ ორგანიზმებთან შედარებით, მრავალი უპირატესობა გააჩნიათ. მაგრამ უდავო ღირსებებთან ერთად აგრეგაციას ზოგჯერ უარყოფითი შედეგებიც ახლავს, რაც დაკავშირებულია, პირველ რიგში, ძლიერ კონკურენციასა და ანტაგონიზმთან. ეს ორივე მოვლენა ხელს უწყობს ორგანიზმთა თანაბარ განაწილებას, რაც ახლომყოფი ორგანიზმების განდევნით ან მოსპობით ხორციელდება.

მაგრამ როგორც არ უნდა იყოს დისპერსია, ორგანიზმთა შორის თავს იჩენს კიდევ ერთი თავისებურება – მოთხოვნილება „საკუთარი სივრცისადმი“. ეს თვისება მაშინაც ვლინდება, როდესაც ორგანიზმები ჯგუფურად არიან განაწილებული.

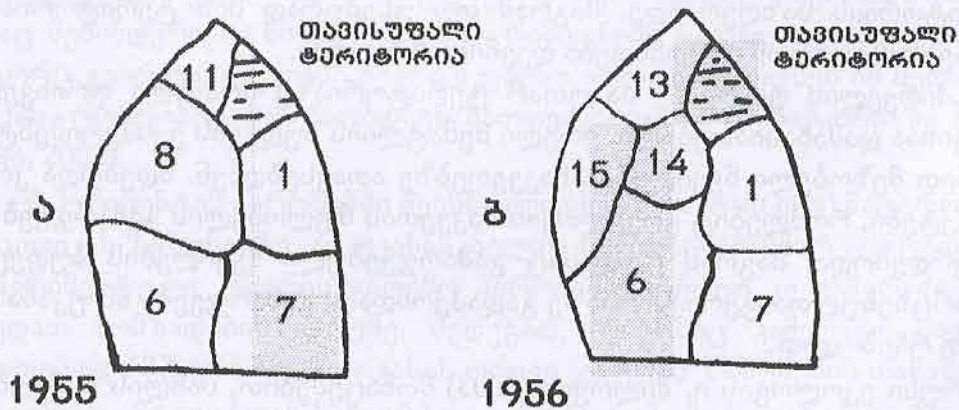
ამრიგად, პოპულაციის წევრთა ტერიტორიული განაწილების თვალსაზრისით, ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო ტენდენცია იჩენს თავს. მათგან ერთი – აგრეგაცია – ძლიერებს კონკურენციას, მაგრამ, ამავე დროს, პოპულაციას მრავალ უპირატესობას ანიჭებს (მათ შესახებ ზევით იყო აღნიშნული); მეორე – ურთიერთგამიჯვნა – ამცირებს კონკურენციას, იცავს ცხოველებს საკვების ნაკლებობისაგან, ხელს უწყობს ენერჯის შენარჩუნებას და პოპულაციის ოპტიმალურ რიცხოვნობას.

ცხადია, გარემო პირობების თავისებურებებისა და სახეობის სპეციფიკის მიხედვით, უპირატესობას იძენს პოპულაციის ის სტრუქტურა, რომელიც უზრუნველყოფს მის მაქსიმალურ გადარჩენას. ამის ერთ-ერთი დადასტურებაა პოპულაციებში სივრცობრივი ორგანიზაციის ორივე ტიპის არსებობა. ზოგიერთ სახეობაში ინდივიდთა აგრეგაცია და ურთიერთგამიჯვნა მონაცვლეობით იჩენს თავს. მაგალითად, შაშვები გამრავლების პერიოდში ძირითადად წყვილებად ცხოვრობენ, ზამთრისათვის კი ერთიანდებიან გუნდებად. მცირე მემინდვრიები აქტიური ცხოვრების პერიოდში განცალკევებულად ცხოვრობენ, ზამთრის ძილს ჯგუფებად ატარებენ, ჯგუფებადვე ერთიანდებიან გამრავლებისას, შემდეგ კი ისევ იზოლირებულ ცხოვრებას უბრუნდებიან. სხვა შემთხვევაში აგრეგაცია და ურთიერთგამიჯვნა ერთდროულად ხორციელდება. ეს გამოიხატება იმაში, რომ ერთსა და იმავე დროს, ასაკისა და სქესის მიხედვით, ორ-

განიზმები განცალკევებულ ან ჯგუფურ ცხოვრებას ეწევიან. მაგალითად, ზრდასრული ბაყაყები და გომბეშოები, მემინდვრიების მსგავსად, ზამთარში და გამრავლების პერიოდში გუნდებად ერთიანდებიან, შემდეგ კი იფანტებიან; თავკომბალები, როგორც წესი, ჯგუფურ ცხოვრებას ეწევიან; ახალგაზრდა ზრდასრული ცხოველები კი, ზამთრის პერიოდის გარდა, განცალკევებულად ცხოვრობენ.

ნებისმიერი აქტიური მექანიზმი, რომელიც ხელს უწყობს ინდივიდების ან მათი ჯგუფების ურთიერთგამიჯვნას სივრცეში, **ტერიტორიულობის** სახელწოდებითაა ცნობილი. ტერიტორიულობა უნივერსალური მოვლენაა, რადგან იგი ამა თუ იმ სახით ვლინდება არა მხოლოდ ცხოველებში, არამედ მცენარეებში და მიკროორგანიზმებშიც კი.

ცხოველებში ტერიტორიულობის ყველაზე მკაფიო გამოხატულებაა ე.წ. ინდივიდუალური ან ჯგუფური ნაკვეთების არსებობა. ნაუმოვმა 1972 წელს ცხოველთა ინდივიდუალური და ჯგუფური ნაკვეთების (ანუ „სახლის ნაკვეთების“) 4 ძირითადი ტიპი გამოყო: 1. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთისაგან განცალკევებულია და ცხოველები მათ აქტიურად იცავენ; 2. ერთეული ორგანიზმებისა, როდესაც ნაკვეთები ერთმანეთშია შეჭრილი და ცხოველები მხოლოდ ცენტრალურ უბნებს იცავენ; 3. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები მეტნაკლებად გამოყოფილი და დაცულია; 4. ჯგუფური ორგანიზმებისა, რომელთა ნაკვეთები სუსტადაა დაცული, ამიტომ ისინი ერთმანეთს ფარავენ. ცხადია, ინდივიდუალური ტერიტორიები, ისევე როგორც ცხოველთა აქტივობა, მათ მიერ დაკავებული ნაკვეთების ფარგლებში ზემოთ დახასიათებულთან შედარებით გაცილებით უფრო მრავალგვარია და რთული, ხოლო სხვადასხვა ტაქსონომიურ ჯგუფებში შესაძლებელია სრულიად განსხვავებულად ვლინდებოდეს.



სურ. 15. ა, ბ – მაგლობელი შაშვის ტერიტორიები ოქსფორდის ბოტანიკურ ბაღში, ლეკის (1966) მიხედვით

მე-15 (ა, ბ) სურათზე ნაჩვენებია მგალობელი შაშვის (*Turdus philomelos*) ინდივიდუალური ნაკვეთები ოქსფორდის ბოტანიკური ბაღის პირობებში (1955-56 წწ.). შაშვის ტერიტორიულობა იმაში გამოიხატება, რომ ნაკვეთები კარგადაა დაცული და სავსებით გამიჯნულია ერთმანეთისაგან. აღნიშნულ ნახატზე ციფრები შეესაბამება დანიშნულ მამლებს თითოეული ტერიტორიული წყვილიდან. როგორც ვხედავთ, 3 ფრინველი (1, 6, 7) ორივე წელს ერთსა და იმავე ტერიტორიას იკავებდა; დანარჩენი ორი (8 და 11) – 1956 წელს არ დაბრუნებულა და მათი ტერიტორია დაიკავა სამმა სხვა წყვილმა (13, 14, 15).

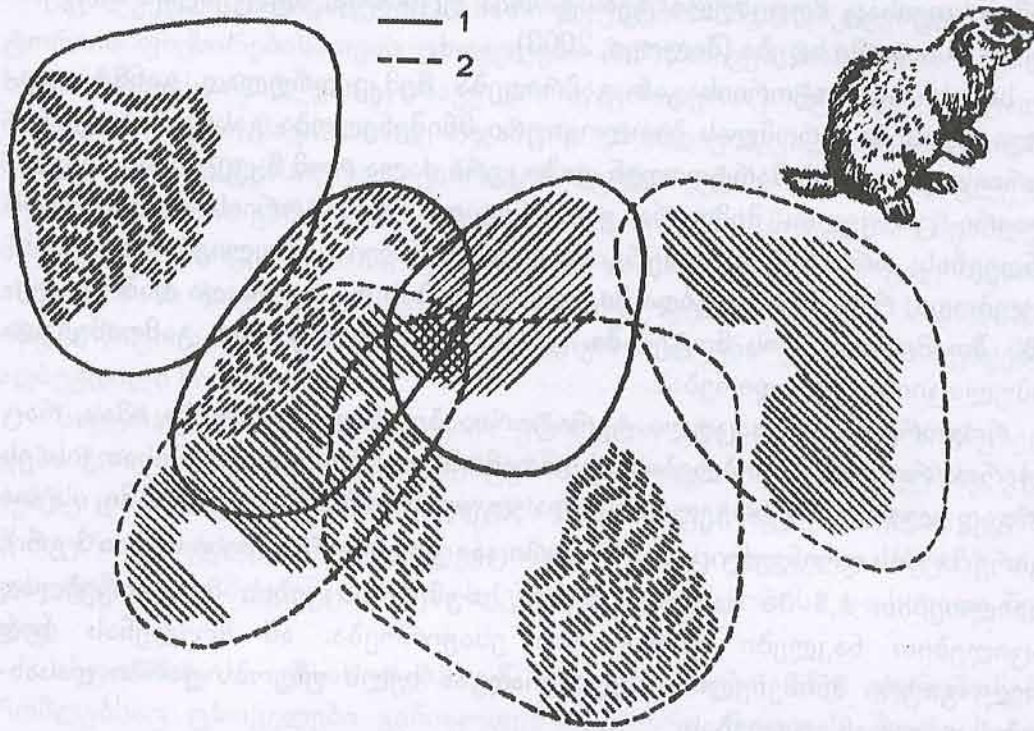
მე-16 სურათზე ნაჩვენებია ექვსი მცირე მემინდვრიის ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში. როგორც ვხედავთ, ეს ნაკვეთები ერთმანეთს მეტ-ნაკლებად ფარავენ – ცალკე აღებული დედლებისა და მამლებისა შედარებით სუსტად, სამაგიეროდ მამლების ნაკვეთები ღრმად არიან შეჭრილი დედლებისაში.

ნაკვეთზე ცხოველის დამკვიდრება რამდენიმე გზით ხორციელდება – საზღვრის აქტიური დაცვით, მუქარის რიტუალური ქცევებით, სპეციალური სიგნალებითა და ნიშნებით და სხვა. პირდაპირი აგრესია და კონკურენტისათვის ფიზიკური ტრავმის მიყენება იშვიათი მოვლენაა. ტერიტორიულობა ჩვეულებრივ მუქარის გამომხატველ ქცევებში ვლინდება. ხშირ შემთხვევაში ცხოველთა ურთიერთდაპირისპირება რიტუალური პოზებისა და ქცევების სისტემას წარმოადგენს და უცხო ცხოველის განდევნით მთავრდება.

საკუთარ ტერიტორიაზე ჩვეულებრივ თავს იჩენს აქტიური დაცვის რეფლექსი, სხვის ტერიტორიაზე კი – საორიენტაციო. ამიტომ ტერიტორიის ფარგლებში, როგორც წესი, მისი მფლობელი იმარჯვებს. მცირე მემინდვრია უმაღლეს ხარისხის თავს უცხო ცხოველს და სდევის მას საკუთარი ტერიტორიის საზღვრამდე. მაგრამ თუ უნებურად მის ტერიტორიაზე გადავიდა, თვითონ აღმოჩნდება დევნილის როლში.

„პირველის უფლება“ საკუთარ ტერიტორიაზე მრავალი ფრინველისთვისაა დამახასიათებელი. ჭრელი მემატლიის ბუდეებს ექსპერიმენტის მიზნით მეზობელი წყვილების ნაკვეთებზე ათავსებდნენ. ხდებოდა კონფლიქტები, რომლებიც ყოველთვის ნაკვეთის მფლობელის გამარჯვებით მთავრდებოდა. მაგრამ როდესაც გამარჯვებული წყვილების ბუდეები დამარცხებულთა ტერიტორიაზე გადაჰქონდათ, გამარჯვება ამ უკანასკნელთ რჩებოდათ.

რუსი ეკოლოგის ი. შილოვის (2003) მონაცემებით, სახლის თავგების ქცევა საკუთარ ტერიტორიაზე აშკარად აგრესიულია, სხვის ტერიტორიაზე – მორჩილების გამომხატველი, ხოლო ნეიტრალურ ტერიტორიაზე აგრესია და დამორჩილება თითქმის გათანაბრებულია.



სურ. 16. მემინდვრიების ინდივიდუალური ნაკვეთები ქვემო ვოლგისპირეთში, სოლდატოვას (1955) მიხედვით: 1 – დედლების ნაკვეთების საზღვრები, 2 – მამლების ნაკვეთების საზღვრები

ხანგრძლივი კავშირი კონკრეტულ ტერიტორიასთან მრავალ უპირატესობას ანიჭებს ცხოველებს. ისინი თანდათან ითვისებენ დაკავებულ ტერიტორიას, რის შედეგად გადაადგილდებიან ზედმინევენით რაციონალურად და ენერჯის მინიმალური დანახარჯით. პოლონეთის მეცნიერებათა აკადემიის ეკოლოგიის ინსტიტუტის ტყის საცდელ ტერიტორიაზე, სადაც მემინდვრიები ბინადრობდნენ, რამდენიმე გველგესლა შეიყვანეს. როგორც გაირკვა, გველები ბევრად უფრო იოლად იჭერდნენ იმ მემინდვრიებს, რომლებიც მოძრაობდნენ მათთვის უცნობ ტერიტორიაზე (შილოვი, 2003).

ექსპერიმენტის პირობებში შეისწავლიდნენ ბუს (Asio otus) ნადირობის სპეციფიკას ზაზუნებზე. ამ უკანასკნელთა ნაწილს წინასწარ აცნობდნენ ექსპერიმენტული კამერის გარემო პირობებს, ნაწილი კი კამერაში შეჰყავდათ მომზადების გარეშე. შედეგად, როდესაც კამერაში, სადაც იმყოფებოდა მშვიერი ბუ, შეიყვანეს ორივე ჯგუფის ზაზუნების თანაბარი რაოდენობა, მტაცებლის მსხვერპლი აღმოჩნდა 2 „მოზუდარი“ და 11 „მიგრანტი“ ზაზუნა (შილოვი, 2003). თუ ერთი მემინდვრიის დაჭერაზე, რომელიც იცნობდა ტერიტორიას, ბუ ხარჯავს 10-43 საათს, მემინდვრია,

რომლისთვისაც მოცემული ტერიტორია უცნობია, მტაცებლის მსხვერპლი 4-14 საათში ხდება (შილოვი, 2003).

სხვისი ტერიტორიისაგან განრიდება მემკვიდრულად განმტკიცებული თვისებაა, რომლის ბიოლოგიური მნიშვნელობა გასაგებია: ტერიტორიის დაკავებას მარტოდენ ფიზიკური ძალა რომ წყვეტდეს, ყოველი ძლიერი ცხოველის შემოჭრა გამოიწვევდა ტერიტორიის მფლობელის განდევნას; ორგანიზმთა ენერჯის დიდი ნაწილი კონფლიქტებზე დაიხარჯებოდა, რაც აამაღლებდა სიკვდილიანობას და შექმნიდა დაბრკოლებებს შთამომავლობის მოცემაში. ეს კი, საბოლოო ჯამში, გამოიწვევდა პოპულაციის დეგრადირებას.

როგორც წესი, დაცული ტერიტორია ბევრად აღემატება იმას, რაც საჭიროა როგორც მშობლების, ისე შთამომავლობის გამოკვებისათვის. ეს კარგად ვლინდება ცხოველთა ყველა ჯგუფის წარმომადგენლებში. ისეთი მცირე ზომის ფრინველიც კი, როგორცაა კოლოჭერია (მისი წონაა 3 გრ.), დაახლოებით 1,8 ჰა ნაკვეთს იცავს, თუმცა საკვების მოსაპოვებლად გაცილებით ნაკლები ტერიტორია ესაჭიროება. ამ მოვლენას დიდ ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან ხელს უწყობს ჭარბი დასახლების თავიდან აცილებას.

ზემოთ ითქვა, რომ დაკავებული ტერიტორიის პერიფერიულ ზოლში აქტიური დაცვის ინსტინქტი საგრძნობლად ეცემა. ამის გამო ინდივიდუალური თუ ჯგუფური ტერიტორიები ხშირად მეტ-ნაკლებად გადაფარულია, ხოლო ნეიტრალურ ზონებს მეზობლები ერთობლივად ითვისებენ. ჭრელი მემატლიის ბუდეებს ერთმანეთისაგან სხვადასხვა მანძილზე ათავსებდნენ. ამის შესაბამისად, ფრინველთა ქცევა განსხვავებული იყო; ბუდეების დიდ მანძილზე დაშორებისას იკვეთებოდა ნეიტრალური ზონები, სადაც ფრინველები მშვიდობიანად თანაარსებობდნენ („საკონტაქტო ზონა“), მაგრამ როდესაც მანძილი ბუდეებს შორის მეტისმეტად მცირდებოდა, ფრინველებს შორის წარმოიქმნებოდა კონფლიქტები.

ორგანიზმთა სივრცობრივი განაწილების მიუხედავად, ისინი საჭიროებენ მრავალმხრივ და რეგულარულ ურთიერთინფორმაციას. ინფორმაციის აუცილებლობა თავს იჩენს არა მხოლოდ ჯგუფური, არამედ იზოლირებული ცხოვრების დროსაც, როგორც ურთიერთდაახლოვების, ისე ურთიერთგანრიდების მიზნით.

ცხოველთა შორის ინფორმაციის გაცვლის მრავალი გზა არსებობს; ესენია: სმენითი, მხედველობითი, ყნოსვითი და სხვა.

ფრინველთა მიერ ინდივიდუალური განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე ან წლის სხვადასხვა დროს გამოცემული ბგერები განსხვავებულ ინფორმაციას შეიცავენ და ხელს უწყობენ გუნდის წევრთა ორიენტაციას სივრცეში. მრავალმხრივ ინფორმაციას შეიცავს მგლის ყმუილიც.

ცალკეული ინდივიდების ან მათი ჯგუფების მიერ დაკავებული ტერიტორიის ფიქსირებისათვის ცხოველები მიმართავენ მონიშვნის სხვადასხვა ხერხებს, რომლებიც, ამავე დროს, ურთიერთკონტაქტის საშუალებაცაა. დათვები, მაგალითად, ოჯახური ან ინდივიდუალური ნაკვეთების საზღვარზე ინტენსიურად კანრავენ მცენარეების ღეროებს, გლეჯენ მერქანს. ნიშნის განლაგების ან ნაკანრის სიღრმის მიხედვით, შეიძლება მსჯელობა ცხოველის ასაკზე, ფიზიკურ ძალაზე და ა.შ. ზოგჯერ დათვი ასეთ ნიშანს მოკლული მსხვერპლის სიახლოვესაც ტოვებს. სხვადასხვა ინფორმაციას შეიცავს ჩლიქოსნების მიერ ხე-მცენარეებზე და ბუჩქებზე აღბეჭდილი ნიშნებიც.

საყურადღებოა ინფორმაციის ყნოსვითი გზა, რომელიც ხორციელდება შარდის მისხმით, ექსკრემენტების დატოვებით ქვებზე, ხეებზე, კუნძებზე და ა.შ. მონიშვნის ასეთ ხერხს მიმართავენ მგელი, მელა, კვერნა, შინაური ცხოველები. სუნი იძლევა ინფორმაციას ცხოველთა სქესის, ასაკის, ფიზიკური მდგომარეობის, სქესობრივი აქტივობისა და სხვათა შესახებ.

ინფორმაციას ემსახურება ე.წ. ტელერგონები, ანუ ფერომონები, რომლებსაც ცხოველები გამოყოფენ ანალური, მუცლის, ზურგისა და სხვა ჯირკვლებიდან. განსაკუთრებით ინტენსიურად ფუნქციონირებს ეს ჯირკვლები ცხოველთა გამრავლების პერიოდში. თევზების მიერ გამოყოფილი ნივთიერება ხშირად განსაცდელის სიგნალის როლს ასრულებს. თუ აკვარიუმიდან, სადაც იმყოფებოდა დაჭრილი თევზი, მცირე რაოდენობის წყალს გადავიტანთ ჯანმრთელი თევზების აკვარიუმში, უკანასკნელნი აშკარად აფორიაქდებიან.

არაჩვეულებრივად ეფექტურია დედალი მწერების სასქესო ჯირკვლები, რომელთა გამონაყოფი რამდენიმე კილომეტრზე იზიდავს მამლებს, თუმცა ნივთიერების კონცენტრაცია ძალზე დაბალია – აღემატება 1 მილიკულას 1 მ³ ჰაერში.

თავი 3. პოლიმორფიზმი და შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები

როგორც აღვნიშნეთ, პოპულაცია ფუნქციონირებს როგორც ერთი მთლიანი სისტემა, თუმცა ეს იმას არ ნიშნავს, რომ იგი ერთგვაროვანია. პოპულაციების უმრავლესობა რთული სტრუქტურით ხასიათდება. მაგრამ შიგაპოპულაციური ერთეულები, პოპულაციებისაგან განსხვავებით, უმეტეს შემთხვევაში სივრცობრივად არ გამოირიცხავენ ერთმანეთს და მეტ-ნაკლებად მჭიდროდ ურთიერთქმედებენ; სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ისინი სიმპატრიული ფორმებია.

შიგაპოპულაციური ცვალებადობა შესაძლოა იყოს რაოდენობრივი და თვისობრივი. ცვალებადობა რაოდენობრივია, თუ მორფოლოგიური ტიპები თანდათან გადადიან ერთმანეთში და ცვალებადობის მეტ-ნაკლებად უწყვეტ რიგებს ქმნიან. ცვალებადობის ეს სახე თავს იჩენს ისეთ ნიშან-თვისებებში, როგორიცაა სხეულის ზომა, წონა, კანის ფერი და სხვა.

თვისობრივი არაერთგვაროვნება, ანუ პოლიმორფიზმი ნიშნავს პოპულაციის შიგნით ორ ან რამდენიმე მორფოფიზიოლოგიურად განსხვავებული ფორმის არსებობას. ზოგიერთი მკვლევარი პოლიმორფიზმში მხოლოდ მემკვიდრულად განპირობებულ ცვალებადობას გულისხმობს; არამემკვიდრულ ცვალებადობას ისინი პოლიფენიზმს უწოდებენ. მაგრამ რადგან ცვალებადობის მიზეზების დადგენა ყოველთვის ვერ ხერხდება, პოლიმორფიზმში, მისი გენეტიკური ბუნებისაგან დამოუკიდებლად, უნდა ვიგულისხმოთ ნებისმიერი დისკრეტული ცვალებადობა.

პოლიმორფიზმი შეგუებითი თვისებაა; იგი მნიშვნელოვნად ზრდის პოპულაციის სასიცოცხლო შესაძლებლობებს და ხელს უწყობს სახეობის არსებობას ცვალებად პირობებში. რაც უფრო მეტადაა გამოხატული პოლიმორფიზმი, მით ფართოა პოპულაციის ეკოლოგიური პლასტიკურობა, მით უფრო ეგუება იგი გარემოს ციკლურ და უეცარ ცვლილებებს.

შიგაპოპულაციური არაერთგვაროვნების ერთ-ერთი გამოვლინებაა პოპულაციის დემოგრაფიული სტრუქტურა. ამ უკანასკნელში იგულისხმება სხვადასხვა ასაკისა და სქესის თანაფარდობა, რომელიც განსაზღვრავს შობადობას, სიკვდილიანობას და, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებას დროში.

სქესთა თანაფარდობა პოპულაციაში. როგორც ცნობილია, სქესი განაყოფიერების მომენტში სასქესო ქრომოსომების კომბინაციის შედეგად განისაზღვრება, რაც უზრუნველყოფს ზიგოტების მეტ-ნაკლებად სტაბილურ თანაფარდობას სქესის მიხედვით. მაგრამ ეს იმას როდი ნიშნავს, რომ ასეთი თანაფარდობა მთელი პოპულაციისთვისაცაა დამახასიათებელი. სქესობრივი თავისებურებები განსაზღვრავს ორგანიზმთა მნიშვ-

ნელოვან განსხვავებებს ფიზიოლოგიის, გარემოსთან შეგუების, ქცევის თვალსაზრისით, რაც, საბოლოო ჯამში, იწვევს სქესის თანაფარდობის მეტ-ნაკლებ ცვლილებას.

სქესთა თანაფარდობა სხვადასხვა სახეობის ცხოველებში განსხვავებულია. მონოგამურ ორგანიზმებში იგი ჩვეულებრივ შეესაბამება 1 : 1, მცირე გადახრით ერთი და მეორე მიმართულებით. პოლიგამებში სქესთა თანაფარდობა დედლების სასარგებლოდ იცვლება, თანაც დისპროპორცია, როგორც წესი, მკვეთრადაა გამოხატული. ბერისა და ტრაუქსის (1950) მონაცემებით, ონდატრის ნაყარში დედლებისა და მამლების რაოდენობა დაახლოებით თანაბარია, მაგრამ სამი კვირის შემდეგ მამლები თითქმის 1,5-ჯერ სჭარბობენ დედლებს. პინგვინებში (*Megadiptes antipodes*) ბარტყების გამოჩეკისას განსხვავება სქესთა რიცხოვნობაში თითქმის არ შეიმჩნევა, მაგრამ 10 წლის შემდეგ ყოველ დედალზე ორი მამალი მოდის. ზამთრის ძილქუშის პერიოდში დედალი ღამურების სიკვდილიანობა მნიშვნელოვნად სჭარბობს მამლებისას; ამ დროს დედლების წილი თითქმის 20%-მდე კლებულობს (ჩერნოვა, ბილოვა, 1981). ადამიანის პოპულაციებში ახალდაბადებულთა შორის სჭარბობენ ვაჟები, თუმცა ქალები, როგორც წესი, უფრო სიცოცხლისუნარიანი არიან.

ექსტრემალურ პირობებში, როდესაც პოპულაცია დეპრესიულ მდგომარეობაშია, დედლების გადარჩენის უნარი ხშირად მეტად მაღალია, რის შედეგად მათი პროცენტული წილი ბევრად აღემატება სახეობისათვის დამახასიათებელ ნორმას.

მრავალი სახეობის პოპულაციათა სქესობრივი სტრუქტურა გარემო პირობებზეა დამოკიდებული. მაგალითად, დაფნიები (*Daphnia magna*) ობტიმალური ტემპერატურის დროს პართენოგენეზურად მრავლდებიან; შედარებით მაღალი ან დაბალი ტემპერატურისას პოპულაციებში ჩნდებიან მამლები. +20°-ის პირობებში ქარცი ჭიანჭველების მიერ დადებული კვერცხებიდან ვითარდებიან მამლები, უფრო მაღალი ტემპერატურის დროს კი დედლები.

პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა. პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული; ესენია ორგანიზმთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა, სქესობრივი სიმწიფის პერიოდი, სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის ნაყოფიერება და სიკვდილიანობა და ა.შ. მზარდ პოპულაციებში პროცენტულად ახალგაზრდა ინდივიდები სჭარბობენ. სტაბილურში ასაკობრივი ჯგუფების თანაფარდობა დაახლოებით ერთნაირია, მაშინ როდესაც კლებადი რიცხოვნობის პოპულაციებში ჭარბობენ ხანდაზმულები.

ამერიკელმა მეცნიერმა ლოტკამ ჯერ კიდევ 1925 წელს თეორიულად დაამტკიცა, რომ ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია სტაბილური ასაკო-

ბრივი სტრუქტურის შენარჩუნების ტენდენცია. შობადობის ან სიკვდილიანობის უჩვეულო გაზრდა, ისევე როგორც ემიგრაცია და იმიგრაცია, იწვევს ოპტიმალური სტრუქტურის დარღვევას. მაგრამ დროთა განმავლობაში სპეციფიკური მექანიზმების მეშვეობით პოპულაცია კვლავ უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას. ლოტკას ეს მტკიცება შემდგომში მრავალი სახეობის პოპულაციის მიმართ დადასტურდა.

ბოდენჰეიმერმა 1938 წელს მცენარეთა და ცხოველთა 3 ეკოლოგიური ასაკი გამოყო: პრერეპროდუქტიული, რეპროდუქტიული და პოსტრეპროდუქტიული. ამ პერიოდების ხანგრძლივობა სხვადასხვა სახეობის წარმომადგენლებში, ისევე როგორც სხვადასხვა პოპულაციებში, ძლიერ მერყეობს. ამ მხრივ, განსაკუთრებული მრავალფეროვნებით მწერები ხასიათდებიან.

ასაკობრივი ჯგუფების გამოყოფის აღნიშნული პრინციპი ზოგიერთმა ავტორმა მეტისმეტად გამარტივებულად მიიჩნია და რამდენიმე შუალედური რგოლი შემოგვთავაზა (ნოვიკოვი, 1979).

ცხოველთა პოპულაციები, როგორც წესი, რამდენიმე ასაკობრივი ჯგუფისგან შედგება. მაგალითად, ზოგიერთი მემინდვრის (*Clethrionomys*) დედლები წელიწადში სამჯერ მრავლდებიან. 2-3 თვის ორგანიზმებს უკვე აქვთ გამრავლების უნარი. ამიტომ თუნდაც ერთი წლის მანძილზე მემინდვრის პოპულაციაში რამდენიმე ასაკობრივი ჯგუფი ვითარდება. ცხენირემის პოპულაცია წლის ნებისმიერ დროს 10-11 ასაკობრივი ჯგუფისაგან შედგება, თუმცა გამრავლებას ეს ცხოველი 5 წლის ასაკიდან იწყებს.

წლის სხვადასხვა დროს დაბადებული ორგანიზმების ბიოლოგიური თავისებურებანი განსხვავებულია. ამის კარგ მაგალითს იძლევა პოლიციკლური ცხოველები (ანუ ცხოველები, რომლებიც რეპროდუქტიული პერიოდის მანძილზე რამდენჯერმე მრავლდებიან). მცირე ზომის მღრღნელები, რომლებიც სხვადასხვა ნაყარს ეკუთვნიან, მკვეთრად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან როგორც გარეგნულად, ისე გამოზამთრების უნარით, სქესობრივი მომწიფების ხანგრძლივობით, ნაყოფიერებით და ა.შ.

ერთი და იგივე ეკოლოგიური ფაქტორები ზრდასრულ და მოზარდ ორგანიზმებზე სხვადასხვაგვარად ზემოქმედებს; თუ ზოგიერთი ფაქტორი თითქმის უვნებელია ზრდასრულთათვის, შესაძლოა დამლუპველი იყოს მოზარდისათვის. მაგალითად, მცირე ზომის გუბების დაშრობა თავკომბალების მასობრივ დაღუპვას იწვევს, ზრდასრული ამფიბიების სიკვდილიანობა კი ამ ფაქტორზე ნაკლებადაა დამოკიდებული. გაზაფხულის ყინვები, რომელთაც იოლად იტანენ ხანდაზმული როჭოები, დამლუპველია მათი ბარტყებისა და კვერცხებისათვის.

ზოგჯერ საწინააღმდეგო სურათს ვაწყდებით. მაგალითად, ზრდასრული კალმახი ცუდად ეგუება წყლის ქიმიზმის ცვლილებას, სამაგიეროდ ქვირითი და ლიფსიტები, რომლებიც მდინარეების სათავეებში იყრიან

თავს, დაზღვეული არიან წყლის უარყოფითი ზემოქმედებისაგან. ასეთ შემთხვევაში კალმახის პოპულაციაში ახალგაზრდა ინდივიდები ბევრად მეტია ზრდასრულზე.

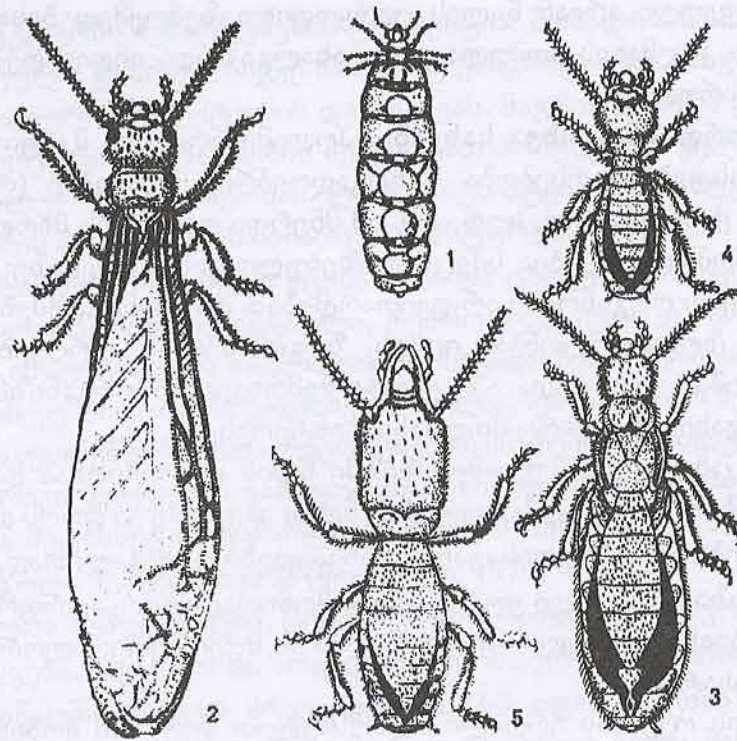
პოლიმორფიზმის სხვა სახეები. პოლიმორფიზმის მკაფიო გამოხატულებაა კასტების არსებობა საზოგადოებრივ მწერებში (ფუტკრები, ტერმიტები, ჭიანჭველები, სურ. 17). ამ მწერთა ოჯახების მხოლოდ ცალკეული წარმომადგენლებია სპეციალიზებული გამრავლებაზე; დანარჩენებს კი სასქესო ორგანოები არ უფითარდებათ და ისინი „მუშების“ როლს ასრულებენ: ზოგი კოლონიას იცავს, ზოგი საკვებს აგროვებს, ზოგიც შთამომავლობას უვლის და ა.შ. ყველა შემთხვევაში ორგანიზმები ემსახურებიან ოჯახის, როგორც მთლიანის, ინტერესებს.

მრავალ ცხოველში პოლიმორფიზმი წლის დროებთანაა დაკავშირებული. მწერების ცალკეულ სახეობებში წლის სხვადასხვა დროს დაბადებული ინდივიდები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან. მაგალითად, *Araschnia levana*-ს გამოზამთრებული ჭუპრებიდან მონითალო-მოყავისფრო პეპლები ვითარდებიან, ზაფხულის ჭუპრებიდან კი მუქი შეფერილობის პეპლები, თეთრი ნახატი.

ატლანტის ოკეანის ჩრდილო-აღმოსავლეთ წყლებში მობინადრე ქაშაყის პოპულაცია ორი გუნდისაგან შედგება; ორივეს აქვს ტოფობის საერთო ადგილი და, ჩვეულებრივ, ერთად ბინადრობენ, მაგრამ ერთმანეთს არ ეჯვარებიან. ერთი რასა მრავლდება აგვისტო-სექტემბერში, მეორე კი აპრილ-მაისში.

ზოგიერთ გამსვლელ თევზში (ორაგულისებრნი, თართისებრნი) დადგენილია განსხვავებული სეზონური ფორმების არსებობა, რომელთაც ბერგმა „საშემოდგომო“ და „საგაზაფხულო“ რასები უწოდა. პირველნი სასქესო პროდუქტების მომწიფებისათვის საჭიროებენ ხანგრძლივ დიპაუზას დაბალი ტემპერატურის პირობებში. ამიტომ ისინი შემოდგომაზე მდინარეებში გადადიან, იქ იზამთრებენ და მხოლოდ გაზაფხულზე აღწევენ ტოფობის ადგილს. რაც შეეხება „საგაზაფხულო თევზებს“, ისინი მდინარეებში უკვე მომწიფებული სასქესო პროდუქტებით შედიან და დაუყოვნებლივ გადადიან ტოფობის ადგილზე.

მრავალი მწერი პოლიმორფიზმს ავლენს ადგილსამყოფლის მიხედვით. სხვადასხვა მცენარეებზე მობინადრე რასები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან კვების სპეციფიკით, გამრავლების ვადებით და ა.შ. მაგალითად, ცნობილია ტირიფის ფოთოლჭამიას ორი რასა – ტირიფისა და არყისა. მორფოლოგიურად ეს ფორმები იდენტურია, მაგრამ სხვადასხვა მცენარის ფოთლით იკვებებიან და ერთმანეთს არ ეჯვარებიან.



სურ. 17. ტერმიტების პოლიმორფიზმი, შმაღაუზენის (1969) მიხედვით: 1 – კვერცხმდები დედალი, 2-3 – სქესობრივი ფორმები, 4 – მუშები

პოლიმორფული ცვალებადობა მჭიდროდაა დაკავშირებული კონკრეტულ საარსებო პირობებთან. შედარებით ერთგვაროვან პირობებში ცვალებადობის სპექტრი ვიწროა. თუ საარსებო პირობები მრავალფეროვანია, პოლიმორფიზმი მათულობს. ერთგვაროვან პირობებში მობინადრე მცენარეთა სახეობებს (მაგალითად, წყლის მცენარეებს) პოლიმორფიზმი სუსტად აქვთ გამოხატული; ხმელეთის ბალახოვანი, ბუჩქოვანი და ხემცენარეები, ისევე როგორც განსხვავებულ და არამდგრად პირობებში მცხოვრებ ცხოველთა დიდი უმრავლესობა, მაღალი პოლიმორფიზმით და რთული შიგაპოპულაციური სტრუქტურით გამოირჩევა. მაგალითისათვის შეიძლება მოვიყვანოთ ამფიბიების ის სახეობები, რომელთა ზრდასრული ინდივიდები მეტწილად ხმელეთზე ბინადრობენ. მათ თავკომბალებს, ერთგვაროვან პირობებში ცხოვრებასთან დაკავშირებით, პოლიმორფიზმი გაცილებით სუსტად აქვთ გამოხატული, ვიდრე ზრდასრულ ცხოველებს.

საქართველოში ტყის თავი პოლიმორფული სახეობაა. პოლიმორფიზმი სხვადასხვა თავისებურებაში ვლინდება, რომელთა შორის ერთერთია სხეულის შეფერილობა. ზურგის ფერის მიხედვით ცხოველები სამ-

გვარია – რუხი, რუხი-ნაცრისფერი და ბაცი რუხი; მუცლისა და თათების მიხედვით კი ორგვარი – ბაცი და მუქი. მაგრამ ამ ვარიანტების პროცენტული თანაფარდობა პოპულაციებში განსხვავებულია. იგივე ითქმის მკერდის ლაქის შესახებ, რომელიც ტყის თავგს სხვადასხვაგვარად აქვს გამოხატული, ზოგიერთ ინდივიდში კი იგი საერთოდ არც კი შეიმჩნევა. აღნიშნული ვარიანტების პროცენტული წილი, იმისდა მიხედვით, თუ როგორ გარემოში ბინადრობს პოპულაცია, ცვალებადობს (ცხრილი 17).

პოლიმორფიზმის დისკრეტულ ვარიანტებს შორის ფენოტიპური განსხვავება სხვადასხვაგვარია. მაგრამ ცალკეული მორფები ხშირად იმდენად განსხვავდებიან პოპულაციის „ნორმალური ტიპისაგან“, რომ ზოგიერთ მათგანს შეცდომით დამოუკიდებელ სახეობასაც კი აკუთვნებენ. ასეთი შეცდომები იმ სისტემატიკოსებს მოსდით, რომლებიც სახეობების გამოყოფისას მარტოდენ მორფოლოგიურ სტანდარტებს ემყარებიან. ავსტრალიური ქორის ორ ფორმას – *Accipiter novaehollandia*-ს (მკვეთრი თეთრი შეფერილობით) და *A. cynereus*-ს (ნაცრისფერი) – დამოუკიდებელ სახეობებად თვლიდნენ, მანამ, სანამ არ აღმოაჩინეს ბუდეები ორივე შეფერილობის ბარტყებით. სან-დიეგოს (კალიფორნია) მახლობლად გავრცელებულია გველი – *Lampropeltis getulus*, რომელსაც ორი ტიპის მოხატულობა ახასიათებს – გასწვრივზოლიანი (იგი 1935 წლიდან ცნობილი იყო, როგორც *L. californica*) და რგოლიანი (1853 წ. აღწერეს, როგორც *L. boylii*). XX საუკუნის 50-იან წლებში კლაუბერმა დაადგინა, რომ ეს ორი „სახეობა“ ფაქტობრივად ერთი სახეობის ორი მორფაა; მან რგოლიანი დედლის შთამომავლობაში 44 რგოლიანი და 13 ზოლიანი ნაშიერი აღმოაჩინა, ხოლო ზოლიანი დედლის შთამომავლობაში – 52 ზოლიანი და 12 რგოლიანი ნაშიერი.

პოლიმორფიზმი შეგუებითი თავისებურებაა, თუმცა მასში ადაპტაციის ბუნება ყოველთვის ამკარად არაა გამოხატული. ასეთი „ინდიფერენტული“ თავისებურებებია ზოლების რაოდენობა ზოგიერთი მოლუსკის ნიჟარაზე, ლაქების რაოდენობა და ზომა ქიამაიების ელიტრებზე (ნახ. 18), კუდისწინა ლაქების ფორმა ზოგიერთი თევზის სხეულზე (სურ. 19) და მრავალი სხვა. მაგრამ აბსოლუტურად „ინდიფერენტული“ თავისებურებები, როგორც ჩანს, არ არსებობს. საქმე ისაა, რომ პოპულაციისათვის ზოგიერთ ნიშანს მეტი მნიშვნელობა აქვს, ზოგს კი ნაკლები.

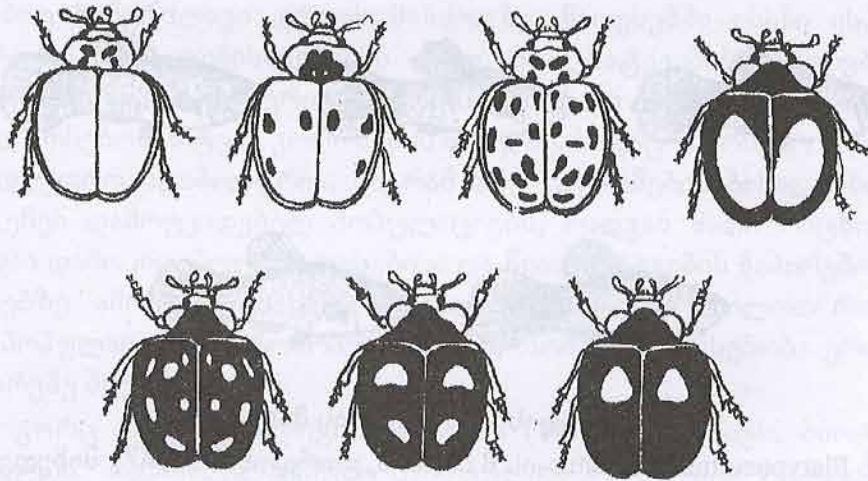
პოლიმორფიზმის შეგუებითი მნიშვნელობა მრავალი ფაქტით დასტურდება. შედარებით უკეთაა შესწავლილი შიგაპოპულაციური ცვალებადობა სუბსტრატის მიხედვით. ასე, ზღვის მოლუსკ *Littorina obtuseta*-ს ერთსა და იმავე პოპულაციაში ვხვდებით სხვადასხვა შეფერილობის მორფებს,

მორფების პროცენტული თანაფარდობა მკერდის ლაქის მიხედვით
 ტყის თავის პოპულაციებში
 მორგილევსკაიას და ცქიფურიშვილის (1989) მიხედვით

| პოპულაციები | მკვეთრად გამოსატული ლაქა | სუსტად გამოსატული ლაქა | ლაქა არ უიმიწნება |
|---|--------------------------------|------------------------------|----------------------|
| I. დასავლეთ საქართველოს ვაკე და მთისწინეთი | | | |
| ა) გაგრის პოპულაცია | 4, 35 | 6, 52 | 89, 13 |
| ბ) სოხუმის პოპულაცია | 68, 75 | 12, 50 | 18, 75 |
| II. აღმოსავლეთ საქართველოს ვაკის და მთისწინეთის პოპულაცია | 49, 34 | 33, 62 | 17, 4 |
| III. მთის ტყეები | | | |
| ა) ქვედა სარტყლის პოპულაცია | 28, 57 | 12, 61 | 58, 82 |
| ბ) შუა სარტყლის პოპულაცია | 35, 52 | 12, 98 | 51, 50 |
| გ) ზედა სარტყლის პოპულაცია | 13, 84 | 10, 06 | 76, 10 |
| IV. სამხრეთ საქართველოს მთიანეთის ველებისა და მდელოების პოპულაცია | 55, 97 | 20, 52 | 23, 51 |
| V. დიდი და მცირე კავკასიონის მთამაღალი | | | |
| ა) ქვედა სარტყლის პოპულაცია | 2, 38 | 6, 23 | 91, 93 |
| ბ) ზედა სარტყლის პოპულაცია | 43, 28 | 24, 87 | 31, 85 |

რომლებიც განსხვავებულ სუბსტრატთან არიან დაკავშირებული: ბაცი ფერის ხრეშზე და კლდეებზე ყვითელი ფორმა ბინადრობს, მუქ ხრეშზე – მუქი წენგოსფერი ან ზოლიანი. დადგენილია მკაცრი კორელაცია ლოკოკინა *Capaea*-ს მორფებსა და მათ ადგილსამყოფლებს შორის. სახელდობრ, უზოლო ყვითელი მორფა დაბალი ბალახით დაფარულ ცარცის ბორცვებთანაა დაკავშირებული, უზოლო მონითალო – წიფლის ტყეებთან, ზოლიანი ყვითელი – ბუჩქნარებთან და ა.შ. თანაც მანძილი მორფებს შორის ხშირად რამდენიმე ათეულ მეტრს არ აღემატება.

აღნიშნული მორფების თავისებურებები მხოლოდ სუბსტრატთან კავშირში როდი გამოიხატება! როგორც გამოკვლევებმა ცხადყო, სხვადასხვა შეფერილობის ცხოველები გარემო ფაქტორებს სხვადასხვაგვარად ეგუებიან. მაგალითად, მოლუსკ *Capaea hortensis*-ის უზოლო ყვითელი ინდივიდები კარგად გრძნობენ თავს, როცა ტემპერატურა $+20^{\circ}$ -ია, მაშინ როდესაც 5-ზოლიანი ინდივიდებისათვის საკმარისია $+17^{\circ}$; *C. nemoralis*-ის ყვითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები ამჯობინებენ $+20^{\circ}\text{C}$ -ს, ხოლო წითელი 3-ზოლიანი ინდივიდები $+14^{\circ}$ -ს. ასევე განსხვავებულია ჩამოთვლილ სახეობათა მორფების აქტივობა სხვადასხვა ტემპერატურის, ტენიანობის და განათების დროს.



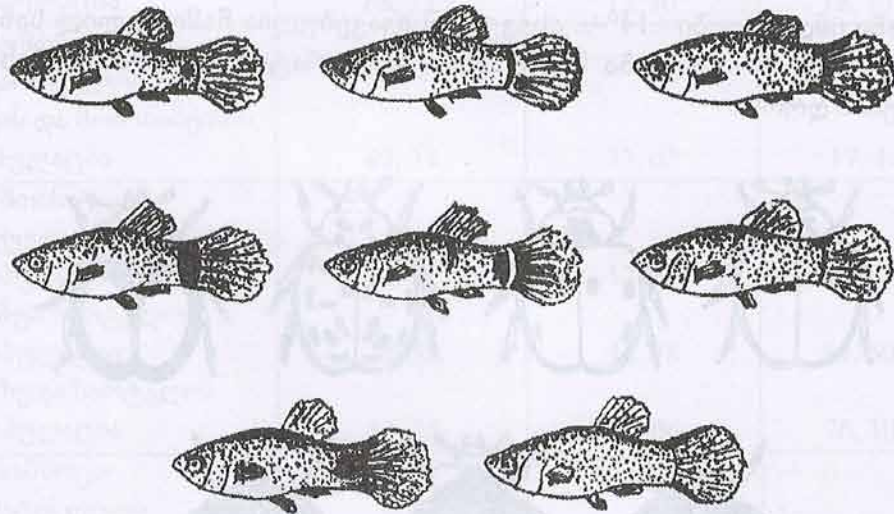
სურ. 18. ჭიამაიების შეფერილობის ტიპები, დობჟანსკის (1964) მიხედვით

შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფები. პოლიმორფიზმის კიდევ ერთი გამოხატულებაა შიგაპოპულაციური ეკოლოგიური ჯგუფების არსებობა. მკვლევართა ნაწილი (გორიშინა, 1979; ზავადსკი, 1968; ნაუმოვი, 1967) ასეთი ჯგუფების რთულ სისტემას გვთავაზობს (ბიოტიპი, ეკოელე-

მენტი, იზორეაგენტი, მორფობიოლოგიური ჯგუფი, პარცელა და სხვ.). სხვები პოპულაციის ერთადერთ შემადგენელ ერთეულად მიკროპოპულაციას მიიჩნევენ (შვარცი, 1969 და სხვ.). მოკლედ შევხვით ზოგიერთ მათგანს.

რუსი ბოტანიკოსის ზავადსკის (1968) განმარტებით, ეკოლემენტი პოპულაციის შედარებით მსხვილი ქვედანაყოფია, რომელსაც დამოუკიდებლად არსებობის უნარი გააჩნია. უმეტეს შემთხვევაში ეკოლემენტები ალოპათრული ან ნახევრად სიმპათრული ფორმებია; ისინი განსხვავდებიან ცხოვრების წესით, გამრავლების ვადებით და სხვ.

ზავადსკის აზრით, მცენარეებში ეკოლემენტების წარმოშობის აუცილებელი პირობაა იზოლაცია (ბიოლოგიური, ფიზიოლოგიური ან გენეტიკური). ბიოლოგიური იზოლაციის მაგალითია ყვავილობის განსხვავებული ვადები, რაც გამორიცხავს ჯვარედინად დამტვერვის შესაძლებლობებს და ხელს უწყობს ე.წ. „ფენოლოგიური რასების“ წარმოქმნას. ასეთი რასები აღწერილია ესპარცეტის, შვრიის, კოკსაგიზის პოპულაციებში.



სურ. 19. კუდისწინა ლაქების მიხედვით თევზ *Platypoecilus maculatus*-ის 8 მორფა, გორდონის (1947) მიხედვით

მორფოლოგიურად იდენტური ორგანიზმების დაჯგუფებები, რომლებიც ამავე დროს ერთმანეთისგან განსხვავდებიან ბიოლოგიური მაჩვენებლებით – განვითარების რიტმით, მოთხოვნილებით განათების, ტენიანობისა და სხვა ფაქტორების მიმართ, მორფობიოლოგიური ჯგუფების სახელწოდებითაა ცნობილი (ზავადსკი, 1968). ეკოლემენტებისაგან განსხვავებით მორფობიოლოგიური ჯგუფები, როგორც წესი, სიმპათრული ფორმებია. ზოგიერთ სახეობაში ისინი მკვეთრად არიან გამიჯნული მორ-

ფოლოგიურად, სხვებში – გარეგნული განსხვავება სუსტადაა გამოხატული. ზოგჯერ განსხვავება იმდენად აშკარაა, რომ მორფობიოლოგიური ჯგუფი დამოუკიდებელ სახეობასთანაა გაიგივებული. ამის არაერთი მაგალითია ცნობილი. მაგალითად, შედარებით ადრეულ სარკვევებში აღწერილი *Chaenopodium viride* ფაქტობრივად *C. album*-ის მორფობიოლოგიური ჯგუფია. რუსეთის რიგ რაიონებში კოკსაგიზის, ნაცარქათამას, ბაბუანვერას და მრავალძარღვას პოპულაციები კარგად გამოხატული მორფობიოლოგიური ჯგუფებისაგან შედგებიან. მაგალითად, ნაცარქათამას. პეტერბურგის ოლქში 6 მორფობიოლოგიურ ჯგუფს ქმნის, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ყვავილობის ვადებით, ვეგეტაციის ხანგრძლივობით, ზრდის დინამიკით და სხვა მორფოლოგიური ნიშნებით.

შვარცის (1969) შეხედულებით, პოპულაციის ერთადერთი ქვედანაყოფი მიკროპოპულაციაა, რომელსაც, პოპულაციისაგან განსხვავებით, არ შეუძლია არსებობა მეტ-ნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. ამ ავტორის მონაცემებით, ტყის თაგვი შუა რუსეთის ტყე-ველში 3 მიკროპოპულაციითაა წარმოდგენილი. იმათგან ერთი ბინადრობს ტყის კორომებში, მეორე – ნათესებში, მესამე კი წყალსატევების ნაპირებზე. ნათესებში და წყალსატევებთან დაკავშირებული დასახლებები არ არის დამოუკიდებელი პოპულაციები, რადგან არ გააჩნიათ უნარი იარსებონ მეტ-ნაკლებად ხანგრძლივი დროის მანძილზე. ნათესებში ისინი ისპობიან აგროტექნიკური ღონისძიებების გამო, წყალსატევების ნაპირებზე კი წყალდიდობისა და ძლიერი ყინვების დროს. ეს დასახლებები ფაქტობრივად არსებობენ ტყის კორომების ხარჯზე, სადაც საარსებო პირობები ბევრად უფრო სტაბილურია. მაგრამ არც კორომების ბინადარნი წარმოადგენენ დამოუკიდებელ პოპულაციებს, რადგან მათი რიცხოვნობა დიდადაა დამოკიდებული ნათესებისა და წყალსატევების ნაპირების დასახლებებზე. ამრიგად, ეს სამი დასახლება უნდა განვიხილოთ როგორც ერთი პოპულაციის მიკროპოპულაციები, რომელთა არსებობა ერთმანეთის გარეშე შეუძლებელია.

როგორც რუსი ეკოლოგი გორიშინა (1979) აღნიშნავს, ბიოტიპი – უმდაბლესი შიგაპოპულაციური ერთეულია, რომელიც გენოტიპურად ერთგვაროვან ორგანიზმებს აერთიანებს. ბიოტიპში შედიან ინდივიდები, რომლებიც სხვა ბიოტიპებისაგან თუნდაც ერთი მუტაციით მაინც განსხვავდებიან. ბიოტიპებს ძირითადად მცენარეთა პოპულაციებში გამოყოფენ. ზოოლოგთა შორის გავრცელებული ანალოგიური ცნებაა პარცელა. პარცელას შეადგენენ ის ორგანიზმები, რომელთაც ახასიათებთ ერთიანი წარმოშობა, ერთობლივი ცხოვრება, მსგავსი ჩვევები და „პირადი ნაცნობობაც“ კი.

თავი 4. პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე

პოპულაციების რიცხოვნობა – ესაა ინდივიდების საერთო რაოდენობა მოცემულ ტერიტორიაზე. რიცხოვნობა უფრო კონკრეტულ ხასიათს ღებულობს, როდესაც იგი სივრცის ერთეულშია გამოხატული. ასეთ შემთხვევაში შეგვიძლია ვიმსჯელოთ პოპულაციის სიმჭიდროვის შესახებ. სიმჭიდროვეს გამოხატავენ ორგანიზმთა რაოდენობით (ან ბიომასით) ფართის (ან მოცულობის) ერთეულზე (მაგალითად, 200 ხე 1 ჰა-ზე, 1 გრ წყალმცენარე 1 მ³ წყალში, 200 კგ თევზი წყლის ზედაპირის 1 ჰა-ზე და ა.შ.).

პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე ყოველთვის არ ემთხვევა ერთმანეთს. რიცხოვნობა შესაძლოა იყოს მაღალი, მაგრამ იმისდა მიხედვით, თუ რამდენად ვრცელია პოპულაციის მიერ დაკავებული ტერიტორია, სიმჭიდროვე განსხვავებული იქნება.

პოპულაციის რიცხოვნობა არაა მუდმივი. იგი დამოკიდებულია აბიოტურ ფაქტორებზე, სხვა სახეობებთან ურთიერთობებზე, მტაცებლების აქტივობაზე და ა.შ. ისინი ზემოქმედებენ პოპულაციის წევრთა გამრავლების ინტენსივობაზე, სიკვდილიანობასა და მიგრაციაზე, რის შედეგად საერთო რიცხოვნობა იცვლება. იგივე ითქმის სიმჭიდროვის შესახებ, რომელსაც განსაზღვრავს პოპულაციის რიცხოვნობა, არეალის ცვლა და ა.შ. მაგრამ როგორც ერთის, ისე მეორის ცვლილება უსასრულო როდია! სახეობის ნებისმიერი პოპულაციისათვის დამახასიათებელია რიცხოვნობისა და სიმჭიდროვის სპეციფიკური სიდიდე, რომლისგანაც მკვეთრი გადახრა ნორმალურ პირობებში არ ხდება.

როდესაც პოპულაციას შედარებით მცირე ტერიტორია უჭირავს, მისი რიცხოვნობის დადგენა არ არის რთული. მაგრამ ვრცელ ტერიტორიაზე, მეტადრე არაერთგვაროვან ლანდშაფტის პირობებში, რიცხოვნობის განსაზღვრა ხშირად სერიოზულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. მიუხედავად ამისა, ლიტერატურაში არაერთი საინტერესო მონაცემია დაგროვილი ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის რიცხოვნობის შესახებ. ქვემოთ მოყვანილია გარეული ჩლიქოსნების ბიომასის მაჩვენებლები რუსეთის ტერიტორიაზე. ეს მონაცემები ასახავს იმ კვლევის შედეგებს, რომელიც 60-70-იან წლებში ტარდებოდა ცხოველთა სამეურნეო ათვისების ოპტიმალური ნორმების დადგენის მიზნით. როგორც ჩანს, დაცვას დაქვემდებარებულ ტერიტორიებზე გარეული ჩლიქოსნების ბიომასა ბევრად უფრო მაღალია, ვიდრე დაუცველზე; მინიმალური ბიომასით ხასიათდება ნახევრადუდაბნოები, მაქსიმალურით – შერეული ტყეები (ცხრილი 18).

გარეული ჩლიქოსნების ბიომასა (კგ/ჰა) რუსეთის სხვადასხვა ბუნებრივ ზონაში, დობრინსკის (1975) მიხედვით, ცვლილებებით

| ბუნებრივი ზონები და ვერტიკალური სარტყელები | ბ ი ო მ ა ს ა | | |
|---|---------------|-----------------|-------------|
| | ნაკრძალები | ველური პირობები | |
| | | მინიმალური | მაქსიმალური |
| უდაბნოები | 22 | 0,03 | 2 |
| ნახევრად უდაბნოები | 52 | 0,1 | 8 |
| შერეული ტყეები | 34 | 0,9 | 10 |
| ტაიგა | 33,5 | 0,4 | 5 |
| ტუნდრა | 26 | 0,2 | 9 |
| მთის ტყეები | 29 | 0,9 | 10 |
| მაღალმთის მდელოები | 36 | 0,3 | 12 |

ბორჯომის ხეობაში მობინადრე მურა ბაყაყი, ჩვეულებრივი და მწვანე გომბეშოები და კავკასიური ჯვრიანა ხშირად ერთსა და იმავე ბიოტოპს იკავებენ. მაგრამ ამ სახეობათა რიცხოვნობა, როგორც წესი, მკვეთრად განსხვავდება ერთმანეთისაგან და მათი შეფარდება ასე გამოიხატება: 10:7:3:1. იგივე შეიძლება ითქვას თბილისის მიდამოებში მობინადრე ტრიტონებზეც: ჩვეულებრივი ტრიტონების მიკროპოპულაციები მოიცავენ რამდენიმე ასეულიდან 1500-მდე ცხოველს, მცირეაზიური ტრიტონის რიცხოვნობა 3-10-ჯერ ნაკლებია, მაშინ როდესაც სავარცხლიანი ტრიტონის რიცხოვნობა რამდენიმე ათეულს არ აღემატება (პიასტოლოვა, თარხნიშვილი, 1989). ტრიტონების მიკროპოპულაციათა განსხვავებულ რიცხოვნობას ავტორები ხსნიან ინდივიდუალური განვითარების ადრეულ სტადიებზე მათი გადარჩენის განსხვავებული უნარით. როგორც ირკვევა, სავარცხლიანი ტრიტონის ქვირითი და ემბრიონები უფრო ადვილად იღუპება, ვიდრე სხვა სახეობებისა.

პოპულაციების რიცხოვნობის განსხვავება კარგად გვიჩვენა მუსხელიშვილიმა გრძელფეხა სცინკის (*Eumeces schneideri*) მაგალითზე. ამ სახეობის პოპულაციათა რაოდენობა შუა აზიაში და ამიერკავკასიის სამხრეთ ნაწილში მეტად მაღალია, საქართველოს ცალკეულ რაიონებში კი პოპულაციები მხოლოდ ერთეული ინდივიდებისგან შედგება. ამასთან

დადგენილია, რომ დაბალი სიმჭიდროვე ჩვენს პირობებში არაა დაკავშირებული ანთროპოგენულ ზემოქმედებასთან. საინტერესო სურათს იძლევა კავკასიური ხელიკი ყაზბეგის მიდამოებში. პოპულაცია, რომელსაც დასავლეთი ფერდობები უკავია, ბევრად უფრო მრავალრიცხოვანია აღმოსავლეთ ფერდობებზე მობინადრე პოპულაციასთან შედარებით.

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაციის მიერ დაკავებული სივრცე, მისი შემადგენელი ინდივიდები აქ მაინც არათანაბრად არიან განაწილებული, სივრცის ნაწილი სახეობის მიერ თითქმის აუთვისებელი რჩება. ამის შესაბამისად, არჩევენ პოპულაციის საშუალო და ეკოლოგიურ (ანუ სპეციფიკურ) სიმჭიდროვეს. საშუალო სიმჭიდროვე დგინდება ინდივიდთა საერთო რაოდენობიდან პოპულაციის მთელი არეალის ფარგლებში, ეკოლოგიური კი – ინდივიდთა რაოდენობიდან მაქსიმალურად ათვისებული სივრცის ფარგლებში. სპეციფიკური სიმჭიდროვე ბევრად აღემატება საშუალოს. ცნობილია, რომ მსოფლიო ოკეანეში პლანქტონის ქვედა ზღვარი დაახლოებით 350 მ სიღრმეზეა, მისი ძირთადი მასა კი თავმოყრილია ზედა 100-150 მ-იან შრეში. თუმცა ფიტოპლანქტონი აქაც არაა თანაბრად განაწილებული: ზედა 10-15 მ-ის შრეში მისი საერთო მასა რამდენჯერმე მეტია, ვიდრე ქვედა შრეში.

ალბერტის ნაციონალურ პარკში (აფრიკა) ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა ბინადრობს. მათი საარსებო პირობები განსხვავებულია, ამიტომ ცხოველები უპირატესობას მხოლოდ ცალკეულ ბიოტოპებს ანიჭებენ, მაგალითად, სპილო და წყლის თხა – სავანას, კამეჩი – მდელოს და ა.შ. ამის შესაბამისად ძუძუმწოვრების საშუალო და ეკოლოგიური სიმჭიდროვე ნაციონალური პარკში განსხვავებულია (ცხრილი 19).

ცხრილი 19

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე
(ინდივიდთა რაოდენობა კმ²-ზე)
ალბერტის ნაციონალურ პარკში, ოდუმის (1975) მიხედვით

| სიმჭიდროვე | საშუალო | ეკოლოგიური |
|------------|---------|------------|
| სახეობები | | |
| სპილო | 1,48 | 3,36 |
| ჰიპოპოტამი | 0,67 | 1,5 |
| კამეჩი | 13,4 | 25,0 |
| წყლის თხა | 1,94 | 5,28 |
| ჭაობის თხა | 16,2 | 40,6 |

თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების ერთ-ერთი სახეობა – *Acarus farris* ფართოდაა გავრცელებული კავკასიაში. მაგრამ ბუნებრივი ზონების მიხედვით მისი პოპულაციების არეალი და, შესაბამისად, სიმჭიდროვეც, განსხვავებულია. სახელდობრ, ნახევრად უდაბნოების ზონაში ტკიპები უპირატესად სხვა ცხოველების პუდეებში ბინადრობენ, ამიტომ აქ მათი სპეციფიკური სიმჭიდროვე რამდენიმე ასეულჯერ აღემატება საშუალოს. „სუბტროპიკული ტყეების“ პოპულაციები კი არეალის ფარგლებში შედარებით თანაბრადაა განაწილებული, რის გამოც მათი საშუალო და სპეციფიკური სიმჭიდროვე აქ მეტ-ნაკლებად გათანაბრებულია (ქაჯაია, 1975).

როგორც უკვე ითქვა, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე ყოველთვის არ ემთხვევა ერთმანეთს, ზოგჯერ კი რიცხოვნობის მატებას და კლებას ბიომასის საწინააღმდეგო ცვლილებები ახლავს. წლის გარკვეულ დროს ახალდაბადებულთა ხარჯზე პოპულაციების რიცხოვნობა შეიძლება მეტად მაღალი იყოს. შემდეგ, დროთა განმავლობაში, რიცხოვნობა თანდათან კლებულობს, მაგრამ რადგან გადარჩენილი ინდივიდების მასა მათ ზრდასთან ერთად დიდდება, პოპულაციის საერთო ბიომასაც შესამჩნევად მატულობს და კიდევ აჭარბებს პირვანდელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს მონაცემები ნერკის პოპულაციების შესახებ, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 20). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბებში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, შემდეგ კი კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ცხრილი 20

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის ურთიერთდამოკიდებულება, ოდუმის (1975) მიხედვით

| თვეები | მაისი | ოქტომბერი | აპრილი |
|---------------------------|-------|-----------|--------|
| ინდივიდთა რაოდენობა ტბაში | 4000 | 500 | 250 |
| თევზის ბიომასა, გ. | 1 | 3,3 | 2 |

როგორც ცხრილიდან ჩანს, მაისში ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობა საკმაოდ მაღალია, ოქტომბრისათვის იგი კლებულობს 8-ჯერ, აპრილისათვის კი კიდევ ორჯერ. ნერკა ამ დროის მანძილზე იზრდება, ამიტომ პოპულაციის ბიომასა ოქტომბრისათვის არათუ მცირდება, არამედ 3,3-

დადგენილია, რომ დაბალი სიმჭიდროვე ჩვენს პირობებში არაა დაკავშირებული ანთროპოგენულ ზემოქმედებასთან. საინტერესო სურათს იძლევა კავკასიური ხვლიკი ყაზბეგის მიდამოებში. პოპულაცია, რომელსაც დასავლეთი ფერდობები უკავია, ბევრად უფრო მრავალრიცხოვანია აღმოსავლეთ ფერდობებზე მობინადრე პოპულაციასთან შედარებით.

როგორი ერთგვაროვანიც არ უნდა იყოს პოპულაციის მიერ დაკავებული სივრცე, მისი შემადგენელი ინდივიდები აქ მაინც არათანაბრად არიან განაწილებული, სივრცის ნაწილი სახეობის მიერ თითქმის აუთვისებული რჩება. ამის შესაბამისად, არჩევენ პოპულაციის საშუალო და ეკოლოგიურ (ანუ სპეციფიკურ) სიმჭიდროვეს. საშუალო სიმჭიდროვე დგინდება ინდივიდთა საერთო რაოდენობიდან პოპულაციის მთელი არეალის ფარგლებში, ეკოლოგიური კი – ინდივიდთა რაოდენობიდან მაქსიმალურად ათვისებული სივრცის ფარგლებში. სპეციფიკური სიმჭიდროვე ბევრად აღემატება საშუალოს. ცნობილია, რომ მსოფლიო ოკეანეში პლანქტონის ქვედა ზღვარი დაახლოებით 350 მ სიღრმეზეა, მისი ძირთადაი მასა კი თავმოყრილია ზედა 100-150 მ-იან შრეში. თუმცა ფიტოპლანქტონი აქაც არაა თანაბრად განაწილებული: ზედა 10-15 მ-ის შრეში მისი საერთო მასა რამდენჯერმე მეტია, ვიდრე ქვედა შრეში.

ალბერტის ნაციონალურ პარკში (აფრიკა) ძუძუმწოვრების მრავალი სახეობა ბინადრობს. მათი საარსებო პირობები განსხვავებულია, ამიტომ ცხოველები უპირატესობას მხოლოდ ცალკეულ ბიოტოპებს ანიჭებენ, მაგალითად, სპილო და წყლის თხა – სავანას, კამეჩი – მდელოს და ა.შ. ამის შესაბამისად ძუძუმწოვრების საშუალო და ეკოლოგიური სიმჭიდროვე ნაციონალური პარკში განსხვავებულია (ცხრილი 19).

ცხრილი 19

ძუძუმწოვრების სხვადასხვა სახეობის სიმჭიდროვე
(ინდივიდთა რაოდენობა კმ²-ზე)
ალბერტის ნაციონალურ პარკში, ოდუმის (1975) მიხედვით

| სახეობები | სიმჭიდროვე | საშუალო | ეკოლოგიური |
|------------|------------|---------|------------|
| სპილო | | 1,48 | 3,36 |
| ჰიპოპოტამი | | 0,67 | 1,5 |
| კამეჩი | | 13,4 | 25,0 |
| წყლის თხა | | 1,94 | 5,28 |
| ჭაობის თხა | | 16,2 | 40,6 |

თავისუფლად მცხოვრები ტკიპების ერთ-ერთი სახეობა – *Acarus farris* ფართოდაა გავრცელებული კავკასიაში. მაგრამ ბუნებრივი ზონების მიხედვით მისი პოპულაციების არეალი და, შესაბამისად, სიმჭიდროვეც, განსხვავებულია. სახელდობრ, ნახევრად უდაბნოების ზონაში ტკიპები უპირატესად სხვა ცხოველების პუდეებში ბინადრობენ, ამიტომ აქ მათი სპეციფიკური სიმჭიდროვე რამდენიმე ასეულჯერ აღემატება საშუალოს. „სუბტროპიკული ტყეების“ პოპულაციები კი არეალის ფარგლებში შედარებით თანაბრადაა განაწილებული, რის გამოც მათი საშუალო და სპეციფიკური სიმჭიდროვე აქ მეტ-ნაკლებად გათანაბრებულია (ქაჯაია, 1975).

როგორც უკვე ითქვა, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე ყოველთვის არ ემთხვევა ერთმანეთს, ზოგჯერ კი რიცხოვნობის მატებას და კლებას ბიომასის სანინაალმდეგო ცვლილებები ახლავს. წლის გარკვეულ დროს ახალდაბადებულთა ხარჯზე პოპულაციების რიცხოვნობა შეიძლება მეტად მაღალი იყოს. შემდეგ, დროთა განმავლობაში, რიცხოვნობა თანდათან კლებულობს, მაგრამ რადგან გადარჩენილი ინდივიდების მასა მათ ზრდასთან ერთად დიდდება, პოპულაციის საერთო ბიომასაც შესამჩნევად მატულობს და კიდევ აჭარბებს პირვანდელს. რიცხოვნობისა და ბიომასის ამგვარი ურთიერთობის საილუსტრაციოდ მოგვყავს მონაცემები ნერკის პოპულაციების შესახებ, რომელიც ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ შტატში ბინადრობს (ცხრილი 20). ეს თევზი მდინარეებში მრავლდება, ლიფსიტები აპრილში ტბებში მიგრირებენ, აქ აღწევენ სქესობრივ სიმწიფეს, შემდეგ კი კვლავ მდინარეებს უბრუნდებიან.

ცხრილი 20

ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობისა და ბიომასის ურთიერთდამოკიდებულება, ოდუმის (1975) მიხედვით

| თვეები | მაისი | ოქტომბერი | აპრილი |
|---------------------------|-------|-----------|--------|
| ინდივიდთა რაოდენობა ტბაში | 4000 | 500 | 250 |
| თევზის ბიომასა, ტ. | 1 | 3,3 | 2 |

როგორც ცხრილიდან ჩანს, მაისში ნერკის პოპულაციის რიცხოვნობა საკმაოდ მაღალია, ოქტომბრისათვის იგი კლებულობს 8-ჯერ, აპრილისათვის კი კიდევ ორჯერ. ნერკა ამ დროის მანძილზე იზრდება, ამიტომ პოპულაციის ბიომასა ოქტომბრისათვის არათუ მცირდება, არამედ 3,3-

ჯერ მატულობს. თუ ბიომასის მაჩვენებლებს თვეების მიხედვით გავყოფთ თვეზის რაოდენობის მაჩვენებლებზე, შეგვიძლია დავადგინოთ ნერკის საშუალო წონის ცვლილება წლის მანძილზე. როგორც ჩანს, მაისში იგი უახლოვდება 0,25 კგ-ს, ოქტომბერში - 6, 6-ს, ხოლო აპრილში - 8 კგ-ს.

ეს პროცესი კიდევ უფრო მკაფიოდ ვლინდება ცხოველებში, რომლებიც მაღალი ნაყოფიერებით ხასიათდებიან. თარხნიშვილის მონაცემებით, ბორჯომის ხეობაში მურა ბაყაყის ერთ-ერთი პოპულაციის რიცხოვნობა დაახლოებით 700-ის ტოლია. თითოეული დედალი გამრავლებისას 1500 ქვირითს ყრის, ამიტომ აპრილში პოპულაციის რიცხოვნობა დაახლოებით 750-ჯერ მატულობს და აღწევს 0,5 მილიონს. ზაფხულის ბოლომდე თავკომბალების დიდ ნაწილი იღუპება და პოპულაციის რიცხოვნობა 50-100-ჯერ მცირდება, მაგრამ გადარჩენილი თავკომბალების მეტამორფოზმის ხარჯზე, პოპულაციის ბიომასა შემოდგომამდე მაინც რამდენიმეჯერ მატულობს.

4.1. რიცხოვნობის დადგენის ზოგიერთი მეთოდი

იმის მიხედვით, თუ რომელ ორგანიზმებს ვიკვლევთ და როგორ გარემოში ბინადრობენ ისინი, პოპულაციების რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე სხვადასხვა მეთოდით დგინდება. ქვემოთ მოგვყავს ზოგიერთი მათგანის აღწერა:

ა. უშუალო ათვლის მეთოდი

რიცხოვნობის აღრიცხვის ეს მეთოდი გამოიყენება იმ შემთხვევაში, როდესაც საქმე გვაქვს მეტ-ნაკლებად ღია ტერიტორიაზე მობინადრე შედარებით მცირერიცხოვანი და დიდი ზომის ორგანიზმებთან. როდესაც დრო შეზღუდულია, ხოლო ტერიტორია ვრცელი, იყენებენ თვითმფრინავს, ვერტიკალურს, მიმართავენ აეროფოტოგრაფირებას.

მცენარეების, ძუძუმწოვრებისა და ფრინველების აღრიცხვისათვის ფართოდ გამოიყენება მარშრუტული მეთოდი, რომლის მიხედვით შესასწავლი ობიექტების აღრიცხვა წარმოებს გარკვეული სიგრძისა და სიგანის სამარშრუტო ზოლზე. აი, როგორაა აღწერილი ალ. არაბულის მიერ, ირმის რიცხოვნობის დადგენის მიზნით, 1976 წლის თებერვალ-მარტში ჩატარებული სამუშაოები ბორჯომის სახელმწიფო ნაკრძალში: ნაკრძალისა და მის მიმდებარე ტერიტორიაზე შერჩეული იყო დაახლოებით 176 კმ სიგრძისა და 0,5 კმ სიგანის სამარშრუტო ზოლი, რომელზეც 12 დღის მანძილზე წარმოებდა ირმის აღრიცხვა ნაკვალევისა და უშუალოდ დანახული ცხოველების მიხედვით. აღმოჩნდა, რომ შედარებით ინტენსიურად დასახლებული ტერიტორიის ყოველ 1000 ჰა-ზე 8-12 ირემი ბინადრობს

(ეკოლოგიური სიმჭიდროვე), ნაკლებად დასახლებული ტერიტორიის იმავე ფართზე კი 4-6 ირემი (საშუალო სიმჭიდროვე). ირმის საერთო რაოდენობა მთელ ნაკრძალში და მის მიმდებარე ტერიტორიაზე დაახლოებით 200-ია. მარშრუტული მეთოდით იყო აღრიცხული ალტაური ციყვის რიცხოვნობა თებერდის სახელმწიფო ნაკრძალში (მელაძე, 1959).

ბ. ნიშანდების მეთოდი პეტერსენის მიხედვით

მეთოდს საფუძვლად უდევს შემდეგი პრინციპი: თუ პოპულაციის ნაწილი წინასწარაა ნიშანდებული, მაშინ ცხოველთა გაშვებისა და ხელმეორედ დაჭერისას, ნიშანდებულთა წილი პოპულაციის საერთო რიცხოვნობის უკუპროპორციული იქნება. ამ მეთოდით რიცხოვნობის დადგენისათვის პოპულაციის ნაწილს იჭერენ, ნიშნავენ (შეღებვით, სალტით და ა.შ.) და შემდეგ ათავისუფლებენ. მას შემდეგ, რაც დანიშნული ცხოველები შეერევიან პოპულაციის ძირითად მასას, ცხოველებს ხელმეორედ იჭერენ და დანიშნული ინდივიდების რაოდენობის მიხედვით ადგენენ პოპულაციის რიცხოვნობას.

თუ პოპულაციის რიცხოვნობას აღვნიშნავთ N -ით, ნიშანდებული ორგანიზმებისას – a -თი, ხელმეორედ დაჭერილი ორგანიზმების რაოდენობას – b -თი, რომელშიც დანიშნული აღმოჩნდა c ინდივიდი, შეიძლება შევადგინოთ განტოლება:

$$\frac{a}{N} = \frac{c}{b}, \text{ საიდანაც } N = \frac{ab}{c}.$$

პეტერსენის აღნიშნული მეთოდი დროთა ვითარებაში დაიხვეწა, ხოლო ფორმულამ ასეთი სახე მიიღო:

$$N = \frac{a(b+1)}{c+1}.$$

ეს მეთოდი მით უფრო სარწმუნოა, რაც უფრო სტაბილურია პოპულაცია, ანუ მაშინ, როდესაც ცხოველთა მიგრაციები, შობადობა და სიკვდილიანობა პირველიდან მეორე დაჭერამდე მინიმალურია. მეთოდი დამაკმაყოფილებელ შედეგს იძლევა, თუ პოპულაციის რიცხოვნობა, ისევე როგორც a -ს, b -ს და c -ს მნიშვნელობები, მაღალია. წინააღმდეგ შემთხვევაში ცდომილება შესაძლოა მეტისმეტად დიდი იყოს.

ბ. შემთხვევითი ნაკვეთების მეთოდი

ეს მეთოდი გამოიყენება ნაკლებად მოძრავი ან უძრავი ორგანიზმების (მაგალითად, მცენარეების) რიცხოვნობის და სიმჭიდროვის დასადგენად. ამისათვის საკვლევ ტერიტორიაზე გამოყოფენ რამდენიმე ნაკვეთს და ანგარიშობენ ორგანიზმთა რაოდენობას ფართის ერთეულზე. ხე-მცენარე-

რეების შემთხვევაში, მეტადრე როდესაც ისინი მეჩხერად არიან განლაგებული, გამოყოფენ შედარებით დიდ ნაკვეთებს, ბალახოვანი მცენარეების აღრიცხვისას კი ბევრად უფრო მცირეს. ცხადია, რომ ნაკვეთების შერჩევა შემთხვევითობის პრინციპს უნდა ემყარებოდეს.

აღნიშნული მეთოდის ნაირსახეობაა „უახლოესი მეზობლის“ მეთოდი. საკვლევ ტერიტორიაზე ნებისმიერი ხე-მცენარიდან ზომავენ მანძილს ყველა უახლოეს მცენარემდე ოთხივე მიმართულებით. საშუალო მანძილის გამოანგარიშებით ადგენენ ინდივიდების რიცხოვნობას ფართის ერთეულზე.

დ. სინჯების მეთოდი

მეთოდი წარმატებით გამოიყენება როგორც ხმელეთის, ისე ზღვისა და მტკნარი წყლების მობინადრეთა რიცხოვნობის დასადგენად. ბალახოვან მცენარეებზე გავრცელებული მწერებისა და სხვა ფეხსახსრიანთა მოსაგროვებლად ენტომოლოგები დიდ ხანია იყენებენ მწერსაჭერ ბადეს. შედარებით ახლო წარსულში გამოიყენებოდა აგრეთვე ე.წ. სელექტორი, რომელიც საშუალებას იძლევა მასალა აღირიცხოს იარუსების მიხედვით.

მდელოს ფაუნის შესწავლისას საკვლევ ფართობზე გამოყოფენ კვადრატებს. მათი სიდიდე დამოკიდებულია ცხოველის ზომაზე: შედარებით დიდი ცხოველებისათვის ფართი შესაძლოა შეადგენდეს 20-25 მ²-ს, მცირე ზომის ცხოველების შესწავლისას კი ბევრად ნაკლებს. თითოეულ კვადრატში ბალახი იმკება და ნიადაგის ზედა ფენასთან ერთად ისინჯება. სხვადასხვა კვადრატისათვის მიღებული მონაცემების მიხედვით ანგარიშობენ პოპულაციის საშუალო სიმჭიდროვეს.

ხეებზე მცხოვრები ფეხსახსრიანების აღრიცხვა ტოტების ჩამობერტყვით ხდება. ცხადია, ფრთიანი ფორმებისათვის, ისევე როგორც იმ სახეობების წარმომადგენლებისათვის, რომლებიც მერქანში ან ხის ფულურში ბინადრობენ, ეს მეთოდი მიუღებელია.

ნიადაგის მიკროფაუნისათვის იყენებენ სპეციალურ ზონდს, რომლის საშუალებით სინჯებს ნიადაგის სხვადასხვა ფენიდან იღებენ. სინჯების რაოდენობა დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად ერთგვაროვანია გარემო, ხოლო მათი მოცულობა – საკვლევ ცხოველების საერთო რაოდენობაზე.

ნიადაგიდან ცხოველთა გამოდევნის მეთოდები ეფუძნება მათ უარყოფით დამოკიდებულებას განათების, ტემპერატურისა და ტენის მიმართ. შედარებით ფართოდაა გავრცელებული ბერლესის აპარატი, რომელიც 1905 წელს შეიქმნა, მაგრამ შემდეგ არაერთი მკვლევრის (ტულგრენი, მაკფედიენი, კანი და სხვ.) მიერ იყო მოდიფიცირებული.

თავი 5. პოპულაცია დროში

1915 წელს გამოქვეყნდა ცნობილი გენეტიკოსის ჩეტვერიკოვის საინტერესო შრომა „სიცოცხლის ტალღები“, რომელშიც ნაჩვენებია, რომ ამა თუ იმ სახეობის პოპულაციები რეგულარულად განიცდიან გარკვეულ რაოდენობრივ მერყეობას. რიცხოვნობის ცვლა, ანუ ფლუქტუაცია უნივერსალური მოვლენაა, თუმცა სახეობრივი კუთვნილებისა და გარემო პირობების შესაბამისად, იგი სხვადასხვაგვარად ვლინდება. ზოგიერთ სახეობაში ფლუქტუაცია მეტად ნელა და შეუმჩნეველად მიმდინარეობს, სხვებში კი შედარებით კარგადაა გამოხატული და მეტ-ნაკლებად რეგულარულად მეორდება. ზოგჯერ პოპულაციის მაქსიმალური რიცხოვნობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მრავალჯერ აღემატება მინიმალურს. ასე, თავისებური მღრღნელების რიცხოვნობა წლის მანძილზე შესაძლოა მერყეობდეს 300-500-ის ფარგლებში, ზოგიერთი მწერისა – რამდენიმე ათასის ფარგლებში. მასობრივ გამრავლებას, როგორც წესი, თან სდევს რიცხოვნობის სტაბილიზება.

პოპულაციის დინამიკა გულისხმობს მისი რიცხოვნობის ცვლილებას დროში. რაოდენობრივი ცვლილება ყოველთვის განაპირობებს თვისობრივს, რადგან იცვლება პოპულაციის ისეთი პარამეტრები, როგორიცაა სიმჭიდროვე, დემოგრაფიული სტრუქტურა, თავდაცვისა და თავდასხმის უნარი, გავრცელების ხასიათი და ა. შ.

როდესაც საქმე ლაბორატორიულ პოპულაციასთან გვაქვს, მისი დინამიკის შესწავლა არ წარმოადგენს სიძნელეს. თუ, მაგალითად, უმარტივესთა 50 ინდივიდისაგან შემდგარი პოპულაციის რიცხოვნობა 1 საათის მანძილზე 150-მდე გაიზარდა, შეიძლება დავასკვნათ, რომ პოპულაციის ზრდის სიჩქარეა 100 ინდივიდი საათში, ხოლო ერთი ინდივიდის ზრდის სიჩქარე – $100 : 50 = 2$ ინდივიდი საათში.

ბუნებრივი პოპულაციების შემთხვევაში საქმე მნიშვნელოვნად რთულდება, რადგან მათ დინამიკას მრავალი ფაქტორი განაპირობებს. ესენია, ერთი მხრივ, კანონზომიერი მოვლენები, რომლებიც წლის თუ დღე-ღამის მანძილზე რეგულარულად მეორდება, ხოლო, მეორე მხრივ, შემთხვევითი მოვლენები, რომელთა წინასწარ გათვალისწინება გარკვეულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. ცხადია, ამ უკანასკნელთა როლის დადგენა პოპულაციის ცხოვრებაში შეუძლებელია. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე ეკოლოგიამ მრავალი წამყვანი ფაქტორი გამოავლინა, რომლებიც პოპულაციის დინამიკის ზოგად სურათს განსაზღვრავენ.

5.1. პოპულაციის რიცხოვნობის განმსაზღვრელი ფაქტორები

პოპულაციის რიცხოვნობა და მისი ცვალებადობა განპირობებულია ორი ძირითადი და ურთიერთსაინანაღმდეგო მოვლენით – შობადობითა და სიკვდილიანობით, რასაც ორგანიზმთა განსახლება (ემიგრაცია) და სხვა პოპულაციების წევრთა შემოსახლება (იმიგრაცია) ემატება.

თეორიულად, ნებისმიერ პოპულაციას, თუ იგი არაა შეზღუდული გარემო ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედებით, რიცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარის აქვს. როგორც დარვინი აღნიშნავდა, „ყველა ორგანიზმი ბუნებრივად იმდენად სწრაფად მრავლდება, რომ მოსპობის ფაქტორი რომ არ მოქმედებდეს, ერთი წყვილი მოკლე დროში დაფარავდა მთელი დედამიწის ზურგს“. ასეთ შემთხვევაში პოპულაციის რიცხოვნობა დამოკიდებული იქნება სახეობის **ბიოტურ პოტენციალზე**, რომელიც შეესაბამება ერთი წყვილის (ან ერთი ინდივიდის) შთამომავლობის მაქსიმუმს მისი სიცოცხლის მანძილზე.

ცხოველთა სხვადასხვა სახეობის ნაყოფიერება სხვადასხვაგვარია. მაგალითად, დედალ ირემს მთელი სიცოცხლის მანძილზე შეუძლია შობოს 15-მდე ნუკრი, შინაური ფუტკარი დებს 40-50 ათას კვერცხს, მთვარა თევზი კი 3 მილიარდამდე ქვირითს ყრის.

ცხადია, პოპულაციის ბიოტური პოტენციალი იშვიათად ხორციელდება, რეალური (ეკოლოგიური) შობადობა კი ხშირ შემთხვევაში ბევრად ჩამორჩება მაქსიმალურს. ხშირად შეიმჩნევა აშკარა დისპროპორცია შობადობის ამ ორ ფორმას შორის: პროცენტულად რაც უფრო მაღალია სახეობის მაქსიმალური შობადობა, მით უფრო დაბალია ეკოლოგიური და პირიქით.

ამის საილუსტრაციოდ მოგვყავს ორი სახეობის მაქსიმალური და ეკოლოგიური შობადობის მაჩვენებლები. ერთ-ერთი მათგანი წარმოდგენილია ბუნებრივი პოპულაციით, მეორე კი ლაბორატორიულით (ცხრილი 21).

როგორც ჩანს, ფქვილის ღრაჭიკას მაქსიმალური შობადობა ბევრად აღემატება ასპუჭაკისას, მაგრამ ამ უკანასკნელის შესაძლებლობანი უფრო სრულადაა რეალიზებული. სახელდობრ, ასპუჭაკს ეკოლოგიური შობადობა შედგენს 74-100%-ს (კვერცხდების მიხედვით) და 32-72%-ს (ბარტყების მიხედვით). ფქვილის ღრაჭიკას შესაბამისი მაჩვენებლებია 7-22% და 2-6%.

განსხვავება ამ ორ პოპულაციას შორის კიდევ უფრო მკაფიოდ ვლინდება შობადობის ერთ დედალზე გადაანგარიშებისას. ამ მხრივ ასპუჭაკა მნიშვნელოვნად უსწრებს ღრაჭიკას: თუ პირველისათვის ეს მაჩვენებელი შეადგენს 13,4-ს (დადებული კვერცხების მიხედვით) და 7,8-ს (ბარტყების მიხედვით), მეორისათვის, შესაბამისად, 2,4-ს და 0,61-ს ახალ ფქვილში და 0,73-ს და 0,19-ს ძველ ფქვილში.

თუ ΔN_1 -ით აღვნიშნავთ პოპულაციის ნამატს შობადობის შედეგად, ხოლო Δt -თი შესაბამის დროს, მაშინ დროის აღნიშნულ მონაკვეთში შობადობა:

$$b = \frac{\Delta N_1}{\Delta t}$$

ცხრილი 21

ასპუტაკას და ფქვილის ღრატიკას მაქსიმალური და რეალური შობადობა, ოდუმის (1975) მიხედვით

I. ასპუტაკას პოპულაცია

| ნაბარტყი | მაქსიმალური შობადობა (დადებული კვერცხების მიხედვით) | ეკოლოგიური შობადობა | | | |
|---------------|---|-----------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|
| | | დადებული კვერცხები | | გამორჩევილი ბარტყები | |
| | | რაოდენობა | % მაქსიმალურიდან | რაოდენობა | % მაქსიმალურიდან |
| I | 170 | 170 | 100 | 123 | 72 |
| II | 175 | 163 | 93 | 90 | 51 |
| III | 165 | 122 | 74 | 52 | 32 |
| სულ წელიწადში | 510 | 455 | 89 | 265 | 52 |

II. ფქვილის ღრატიკას პოპულაცია

| ადგილსამყოფელი | მაქსიმალური შობადობა (დადებული კვერცხების მიხედვით) | ეკოლოგიური შობადობა | | | |
|----------------|---|-----------------------|---------------------|-----------|---------------------|
| | | დადებული კვერცხები | | წარვეები | |
| | | რაოდენობა | % მაქსიმალურიდან | რაოდენობა | % მაქსიმალურიდან |
| ახალი ფქვილი | 11988 | 2617 | 22 | 773 | 6 |
| ძველი ფქვილი | 11988 | 839 | 7 | 205 | 2 |

სიკვდილიანობა შობადობის საწინააღმდეგო მოვლენაა, რომელიც გამოიხატება დროის ამა თუ იმ მონაკვეთში დალუპულ ორგანიზმთა რაოდენობით. ზოგიერთი ავტორი განასხვავებს მინიმალურ და რეალურ (ეკოლოგიურ) სიკვდილიანობას. გარკვეული თვალსაზრისით „მინიმალური“ სიკვდილიანობა პირობითი ცნებაა. ნებისმიერი ორგანიზმი ადრე თუ გვიან იღუპება, მაგრამ პოპულაციის რიცხოვნობის თვალსაზრისით მნიშვნელობა აქვს იმას, თუ როდის იღუპება იგი – ადრეულ პერიოდში თუ გვიან. ამიტომ ლოგიკურია ვილაპარაკოთ არა „მინიმალური“ სიკვდილიანობაზე, არამედ სიკვდილიანობაზე სიცოცხლის ადრეულ ან გვიან პერიოდში, ანუ ორგანიზმთა გადარჩენის უნარზე. მინიმალური სიკვდილიანობა ხორციელდება იდეალურ პირობებში, როდესაც პოპულაცია არ განიცდის შემზღვეველი ფაქტორების ზეგავლენას. ამ შემთხვევაში ორგანიზმთა მაქსიმალური ასაკი მათი სიცოცხლის ფიზიოლოგიურ ხანგრძლივობას შეესაბამება, რაც საშუალოდ მნიშვნელოვნად აღემატება რეალურს. ცხადია, ამ ასაკს ცხოველები იშვიათად აღწევენ.

ეკოლოგიური (რეალური) სიკვდილიანობა გულისხმობს პოპულაციის რიცხოვნობის შემცირებას რეალურ პირობებში, ყველა შემზღვეველი ფაქტორის გათვალისწინებით. ეს სიდიდე არაა მუდმივი და გარემო პირობებისა და პოპულაციების მდგომარეობის შესაბამისად იცვლება.

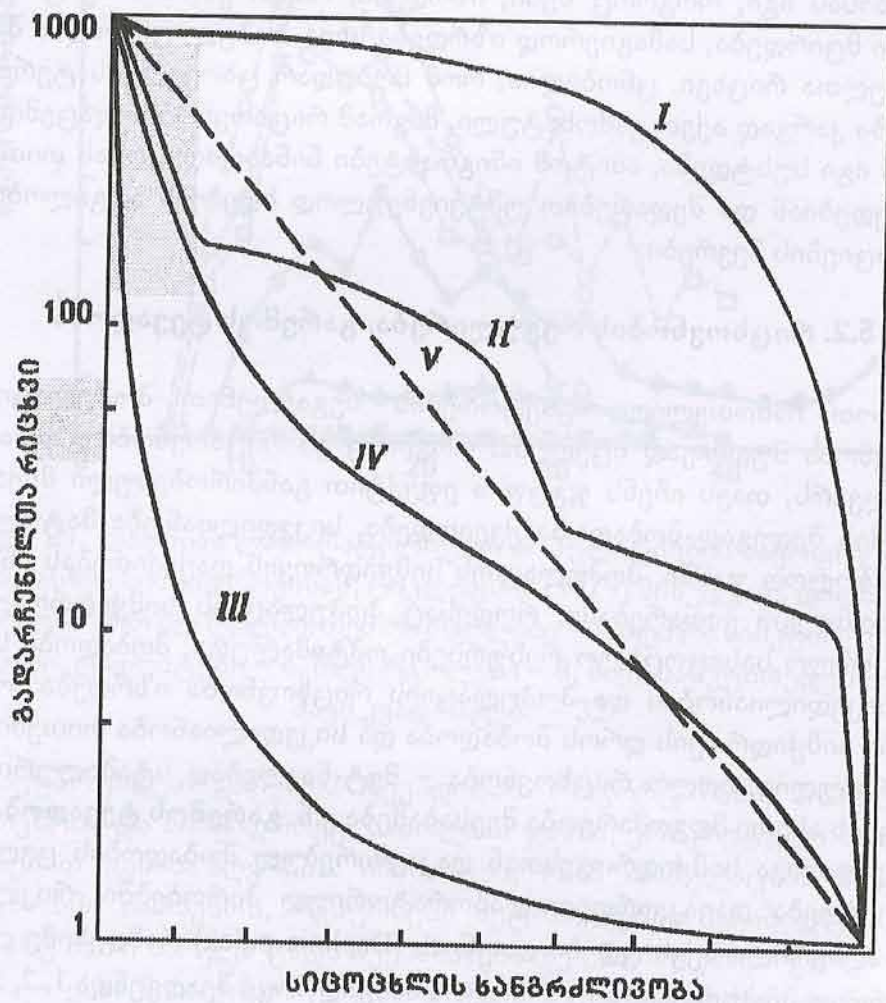
თუ ΔN_2 -ით აღვნიშნავთ დალუპულ ორგანიზმთა რაოდენობას, ხოლო Δt -თი – შესაბამის დროს, მაშინ დროის აღნიშნულ მონაკვეთში სიკვდილიანობა

$$d = \frac{\Delta N_2}{\Delta t}.$$

ჩვეულებრივ „სიკვდილიანობის“ მაგივრად ხშირად ხმარობენ მეორე ცნებას – „გადარჩენის უნარს“, რომელიც სიკვდილიანობის საწინააღმდეგოა: რაც უფრო მაღალია სიკვდილიანობა, მით ნაკლებია გადარჩენის უნარი და პირიქით.

ცხოველთა სახეობის შესაბამისად არჩევენ სიკვდილიანობის, ანუ გადარჩენის უნარის 4 ძირითად ტიპს, რომლის შესაბამისი მრუდები ნაჩვენებია ნახევრად ლოგარითმულ სკალაზე (სურ. 20): I – ამოზნექილი მრუდი ახასიათებს ცხოველებს, რომელთა სიკვდილიანობის მაქსიმუმი სიცოცხლის ბოლო სტადიაზე მოდის; II – საფეხურებრივი მრუდი – სახეობებს, რომელთა სიკვდილიანობა მკვეთრად იცვლება ონტოგენეზის ერთი სტადიიდან მეორეში გადასვლისას; III – ჩაზნექილი მრუდი – სახეობებს მაქსიმალური სიკვდილიანობით სიცოცხლის ადრეულ სტადიებზე; IV – დაკლაკნილი მრუდი – სახეობებს, რომელთა სიკვდილიანობა სხვადასხვა ასაკში დაახლოებით თანაბარია. ეს მრუდი ახლოა წრფესთან (V), რომელიც ასახავს ჰიპოთეზურ პოპულაციას გადარჩენის ერთნაირი უნარით მთელი სიცოცხლის მანძილზე.

უნდა აღინიშნოს, რომ გადარჩენის ჩამოთვლილი ტიპები პირობითია, რადგან შედარებით მაღალი სიკვდილიანობა სიცოცხლის ადრეულ ეტაპებზე ყველა ორგანიზმისთვისაა დამახასიათებელი. ამ მოვლენას რამდენიმე მიზეზით ხსნიან. მაგალითად, სილერი ერთ-ერთ მიზეზად თვლის მუდმივად მოქმედ უარყოფით ფაქტორებს, რომელთა ინტენსივობა პოპულაციის არსებობის მანძილზე მეტ-ნაკლებად სტაბილურია. ახალდაბადებული ორგანიზმების მნიშვნელოვანი ნაწილი იღუპება, მაგრამ განვითარების შემდეგ ეტაპებზე შეგუების უნარი მატულობს, რის შედეგად გადარჩენის ალბათობაც თანდათან იზრდება. არანაკლებ მნიშვნელოვანია პოპულაციის სიმჭიდროვე. მაღალი სიმჭიდროვე უარყოფითად მოქმედებს ახალდაბადებულ ორგანიზმებზე, მაგრამ სიკვდილიანობის შედეგად პოპულაციაში მყარდება მეტ-ნაკლებად ოპტიმალური სიმჭიდროვე, რაც ინვევს გადარჩენის ალბათობის ზრდას.



სურ. 20. გადარჩენის მრუდების ძირითადი ტიპები, ოდუმის (1975) მიხედვით

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, პოპულაციის რიცხოვნობას, შობადობასა და სიკვდილიანობასთან ერთად, განაპირობებენ მიგრაციები. პოპულაციის წევრთა განსახლება (ემიგრაცია) და მისი შევსება სხვა პოპულაციების წევრებით (იმიგრაცია) კანონზომიერი მოვლენაა; პირველი ხელს უწყობს სახეობის არეალის გაფართოებას; მეორე კი – პოპულაციის მრავალფეროვნების ზრდას.

ყველა ცხოველი განსახლების სპეციფიკური მაჩვენებლით ხასიათდება. მაგალითად, კურდღლის პოპულაციებში ახალდაბადებულთა მხოლოდ 1% ტოვებს თავის არეალს, დიდი წივნივას პოპულაციებიდან ემიგრანტთა რიცხვი 2/3-ს უახლოვდება.

განსახლების ინტენსივობა ერთსა და იმავე პოპულაციაში სხვადასხვა პირობებში შესაძლოა სხვადასხვაგვარი იყოს. პოპულაციის სიმჭიდროვის მომატებისას იგი, როგორც წესი, იზრდება, რიცხოვნობის შემცირების დროს კი მცირდება, სამაგიეროდ იზრდება სხვა პოპულაციებიდან შემოსახლებულთა რიცხვი. ცნობილია, რომ მოზუდარ ცხოველებს ტერიტორიულობა კარგად აქვთ გამოხატული. მაგრამ რიცხოვნობის დაცემის პერიოდში იგი სუსტდება. ამიტომ იმიგრანტები წინააღმდეგობას თითქმის აღარ ხდებიან და შედარებით უმტკივნეულოდ ხდებიან ადგილობრივი პოპულაციების წევრები.

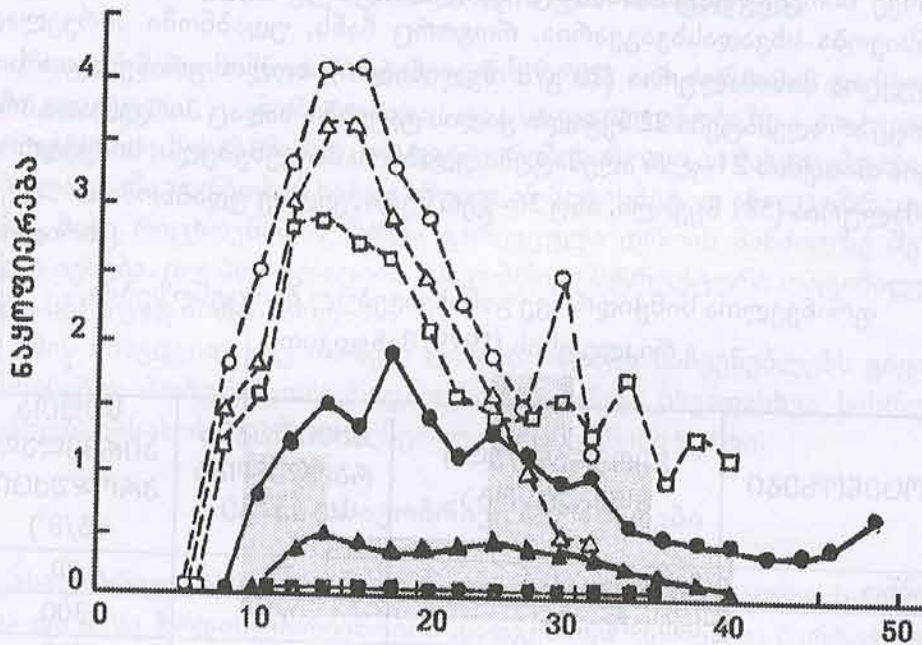
5.2. რიცხოვნობის რეგულირება. გარემოს ტევადობა

ზემოთ ჩამოთვლილი ფაქტორების ზეგავლენით პოპულაციების რიცხოვნობა მუდმივად იცვლება. როგორც კი რიცხოვნობა გადააჭარბებს ზღვარს, თავს იჩენს ჯგუფის ეფექტით განპირობებული მექანიზმები. ამის შედეგად შობადობა ქვეითდება, სიკვდილიანობა მატულობს, რაც, საბოლოო ჯამში, პოპულაციის სიმჭიდროვის დაქვეითებას იწვევს. სანინააღმდეგო ვითარებაში, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე დაბალია, ხოლო სასიცოცხლო რესურსები ოპტიმალური, შობადობა სჭარბობს სიკვდილიანობას და პოპულაციის რიცხოვნობა იზრდება. ოპტიმალური სიმჭიდროვის დროს შობადობა და სიკვდილიანობა თითქმის გათანაბრებულია, ხოლო რიცხოვნობა – მეტ-ნაკლებად სტაბილური. პოპულაციის ასეთი მდგომარეობა შეესაბამება ე.წ. **გარემოს ტევადობას**.

სხვადასხვა სიმჭიდროვესთან დაკავშირებულ შობადობის ცვლილებას შეიძლება დავაკვირდეთ ლაბორატორიულ პირობებში. რიკლეფსს (1979) აღწერილი აქვს ცდები დაფნიას (*Daphnia pulex*) რამდენიმე ლაბორატორიულ პოპულაციაზე, რომელთა სიმჭიდროვე შეადგენდა 1, 2, 3, 4, 8, 16, 32 ინდივიდს 1 მლ წყალზე. თითოეული პოპულაცია თავსდებოდა ერთი და იმავე ზომის ქურჭელში, სადაც დაფნიებს კვებად წყალმცე-

ნარეებით. საკვების რაოდენობა შეესაბამებოდა მათ სიმჭიდროვეს. ორი თვის მანძილზე აღირიცხებოდა შობადობა და სიკვდილიანობა, რის შემდეგ თითოეული ვარიანტისათვის იგებოდა დემოგრაფიული ტაბულა.

როგორც 21-ე სურათიდან ჩანს, მაქსიმალური ნაყოფიერებით ხასიათდება მინიმალური საწყისი სიმჭიდროვის პოპულაცია (1 ინდივიდი 1 მლ წყალზე). საწყისი სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად დაფნიების შობადობა ქვეითდება, მაქსიმალური საწყისი სიმჭიდროვის პოპულაციაში (32 ინდივიდი 1 მლ წყალზე) გამრავლება არ ხდება და პოპულაცია მე-40 დღეზე ილუპება.



სურ. 21. დაფნიას ლაბორატორიული პოპულაციების ნაყოფიერება სხვადასხვა სიმჭიდროვისას, რიკლეფსის (1979) მიხედვით. დაფნიების რაოდენობა ერთ მლ წყალში: თეთრი რგოლები - 1, თეთრი სამკუთხედები - 2, თეთრი კვადრატები - 4, შავი რგოლები - 8, შავი სამკუთხედები - 16, შავი კვადრატები - 32

დავუბრუნდეთ გარემოს ტევადობას. როგორც ჩანს, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, საბოლოო ჯამში, კონკრეტული საარსებო პირობებით განისაზღვრება. იმისათვის, რომ პოპულაციამ მოცემულ ბიოცენოზში იარსებოს, რესურსები მეტ-ნაკლებად სტაბილური უნდა იყოს, ანუ მათი ხარჯვა უნდა შეესაბამებოდეს წარმოქმნას. გარემოს ტევადობა - ესაა მისი უნარი, შეინარჩუნოს პოპულაციის სიმჭიდროვე ოპტიმალურ დონეზე. თუ სიმჭიდროვე გადააჭარბებს გარემოს ტევადობის ზღვარს, მაშინ რესურსების ხარჯვა აღემატება აღწარმოებას, ეს კი

პოპულაციის დაკნინებას გამოიწვევს. პოპულაციის სიმჭიდროვე ნორმის ფარგლებში დარჩება, თუ რესურსების ხარჯვამ არ გადააჭარბა ალდგენას. აქედან გამომდინარე, პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე დამოკიდებულია ბიოცენოზის სპეციფიკაზე – რაც უფრო მაღალია ბიოცენოზის პროდუქტიულობა, მით მაღალია პოპულაციის სიმჭიდროვე და პირიქით. განსხვავებულ ბიოცენოზებში მობინადრე პოპულაციები განსხვავებული რიცხოვნობით და სიმჭიდროვით ხასიათდებიან.

22-ე ცხრილი გვიჩვენებს, თუ როგორ იცვლება ფრინველთა სიმჭიდროვე ბიოცენოზებში, სადაც პირველადი პროდუქციის წარმოქმნის ინტენსივობა სხვადასხვაგვარია. როგორც ჩანს, უდაბნოში პირველადი პროდუქცია მინიმალურია (70 გ/მ² წელიწადში), ხოლო ფრინველთა სიმჭიდროვე არ აღემატება 22 წყვილს. ჭალის ტყეებში, სადაც პირველადი პროდუქცია თითქმის 21-ჯერ აღემატება უდაბნოს მაჩვენებელს, სიმჭიდროვე მაქსიმალურია (581 წყვილი, ანუ 26-ჯერ მეტი, ვიდრე უდაბნოში).

ცხრილი 22

ფრინველთა სიმჭიდროვე განსხვავებულ ბიოცენოზებში, რიკლეფსის (1979) მიხედვით

| ბიოცენოზები | გეოგრაფიული მდებარეობა | წყვილების რაოდენობა 40 ჰა-ზე | სუფთა პირველადი პროდუქცია (გ/მ ²) |
|---------------|------------------------|------------------------------|---|
| უდაბნო | მექსიკა | 22 | 70 |
| პრერია | სასკაჩევანი | 92 | 300 |
| ჩაპარალი | კალიფორნია | 190 | 500 |
| ფიჭვნარი | კოლორადო | 290 | 800 |
| ფოთლოვანი ტყე | დასავლეთი ვირჯინია | 320 | 1000 |
| ჭალის ტყე | მერილენდი | 581 | 1500 |

ბიოცენოზის პროდუქტიულობის ამაღლება იწვევს პოპულაციის სიმჭიდროვის სწრაფ ცვლილებას. ამის მაგალითს აღწერს რიკლეფსი (1979), რომელმაც შეისწავლა შავკუდა ირმის პოპულაცია აშშ-ის კალიფორნიის შტატში. დიდი ხნის მანძილზე ირემი ბინადრობდა ამ რეგიონისათვის დამახასიათებელ ზამთარ-წვიმიან ხეშეშფოთლიან ტყეებში (ჩაპარალი). თავდაპირველად ტყის ბიოცენოზი შედარებით ერთგვაროვანი იყო და ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვეც წლების მანძილზე თითქმის არ იცვლებოდა. მაგრამ როდესაც ტყის ზოგიერთი უბანი გაამეჩხერეს და ცარიელ ადგილებზე ბალახოვანი მცენარეები დათესეს, ხე-მცენარეთა

ფოთლოვანი საფარველის მასა გაიზარდა 2,8-ჯერ, ხოლო ბალახოვანისა თითქმის 17-ჯერ. ბალახოვნების მომატებით გაუმჯობესდა საკვების ხარისხიც (ცილების საერთო რაოდენობამ მოიმატა 5%-ით). საბოლოო ჯამში, ირმის პოპულაციის სიმჭიდროვე დაახლოებით ორჯერ გაიზარდა, ხოლო ცხოველის წონამ 5-10%-ით მოიმატა. როგორც ავტორი აღნიშნავს, საკვების სიჭარბემ გამრავლების ინტენსივობისა და მკვე მდედრების პროცენტული რაოდენობის ზრდა განაპირობა.

5.3. პოპულაციის ზრდის უნარის დადგენა

როგორც აღვნიშნეთ, პოპულაციის ზრდა ორ ძირითად ფაქტორზეა დამოკიდებული – შობადობასა და სიკვდილიანობაზე. პოპულაციის სტრუქტურის შესაბამისად, ამ ფაქტორების როლი განსხვავებულია. თუ პოპულაციაში ჭარბობენ ხანდაზმული ან მეტისმეტად ახალგაზრდა დედები, მისი რიცხოვნობის ზრდა გარკვეული დროის მანძილზე შეზღუდული იქნება. თუ პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა ოპტიმალურია, ზრდა სწრაფად მიმდინარეობს.

იმის მიხედვით, თუ რომელ დემოგრაფიულ მაჩვენებლებს გავითვალისწინებთ, პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდა სხვადასხვა სისრულით შეიძლება აისახოს. ქვემოთ აღწერილია რამდენიმე ხერხი.

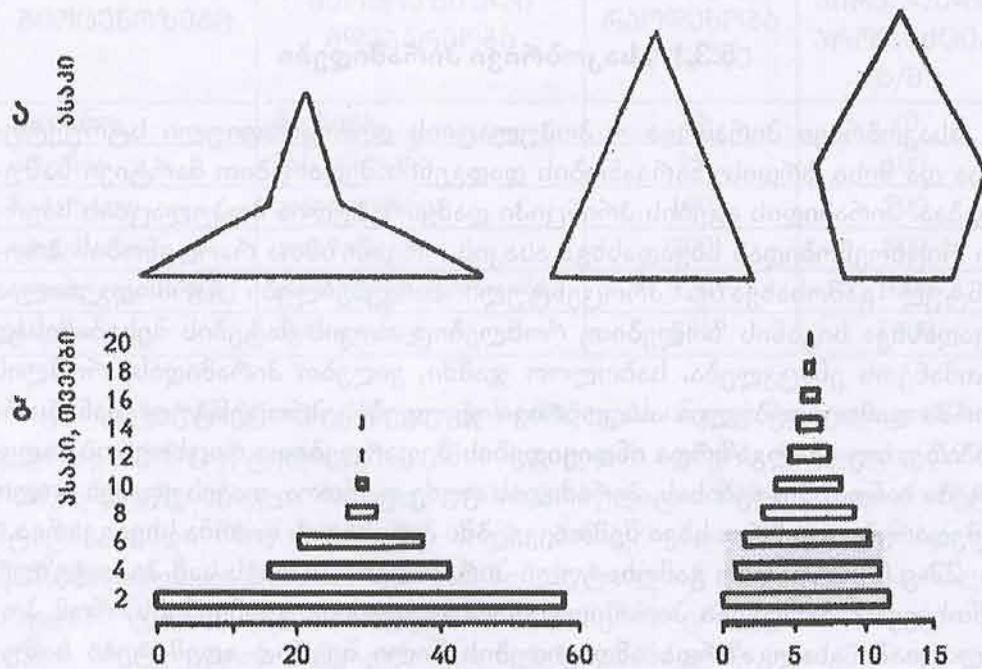
5.3.1. ასაკობრივი პირამიდები

ასაკობრივი პირამიდა – პოპულაციის დემოგრაფიული სტრუქტურისა და მისი ზრდისუნარიანობის დადგენის შედარებით მარტივი საშუალებაა. პირამიდის აგების პრინციპი დამყარებულია პოპულაციის საერთო რიცხოვნობიდან სხვადასხვა ასაკის ორგანიზმთა რაოდენობის პროცენტულ გამოსახვაზე. პროცენტული მაჩვენებლები წარმოდგენილია სხვადასხვა სიგანის ზოლებით, რომლებიც ასაკის მატების შესაბამისად ერთმანეთს ენაცვლება. საბოლოო ჯამში, ვიღებთ პირამიდას, რომლის ფორმა დამოკიდებულია ასაკობრივი ჯგუფების პროცენტულ თანაფარდობაზე; თუ ახალგაზრდა ინდივიდების შეფარდებითი რიცხოვნობა აღემატება ხანდაზმულებისას, პირამიდის ფუძე ფართოა, თავისუფალი ბოლო კი შედარებით ვიწრო. სხვა შემთხვევებში პირამიდის ფორმა სხვაგვარია.

22-ე (ა) სურათზე გამოხატული პირამიდები ასახავს სამ ჰიპოტეზურ შემთხვევას: მარცხენა პირამიდა, ფართო ფუძით, გვიჩვენებს, რომ პოპულაციაში ახალგაზრდა ინდივიდების წილი ბევრად აღემატება საშუალო და ხანდაზმული ასაკისას. შუა პირამიდის მიხედვით სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფების რაოდენობა დაახლოებით თანაბარია. მარჯვენა პი-

პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციაში საშუალო ასაკობრივი ჯგუფები შესამჩნევად სჭარბობს ახალგაზრდებისას. პირამიდები საშუალებას გვაძლევს ვივარაუდოთ პოპულაციების რიცხოვნობა მომავალში: პირველი გვიჩვენებს, რომ თუ გარემო პირობები მკვეთრად არ შეიცვლება, პოპულაციის რიცხოვნობა საგრძნობლად მოიმატებს; მეორე პირამიდის მიხედვით, პოპულაციის რიცხოვნობა დაახლოებით უცვლელი დარჩება; მესამე პირამიდა ცხადყოფს, რომ რიცხოვნობა შემცირდება.

22-ე (ბ) სურათზე გამოსახულია საზოგადოებრივი მემინდვრიის ორი კონკრეტული პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები. მათგან პირველი გვიჩვენებს, რომ ახალგაზრდა ინდივიდების რიცხოვნობა პოპულაციაში ძალიან დიდია, ხანდაზმულებისა კი მცირე (მაგალითად, 2-თვიანი ცხოველების რაოდენობა შეადგენს 60%-ს, 4-თვიანი ცხოველებისა – 26%-ს, 14-თვიანი ცხოველებისა კი მხოლოდ 1-2%-ს). ამ პირამიდის მიხედვით შეგვიძლია დავადგინოთ, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მომავალში გაიზრდება. მეორე პირამიდა ასახავს მეტ-ნაკლებად სტაბილურ პოპულაციას, რომელშიც სხვადასხვა ასაკობრივი ჯგუფის წილი დაახლოებით თანაბარია (2-თვიანი ცხოველების რიცხოვნობა შეადგენს 12%-ს, 4-თვიანი ცხოველებისა – 10-11%-ს, 14-თვიანი ცხოველებისა – 2-3%-ს და ა.შ.). ეს პირამიდა ცხადყოფს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა მკვეთრად არ შეიცვლება.



სურ. 22. ასაკობრივი პირამიდები, ოლუმის (1975) მიხედვით

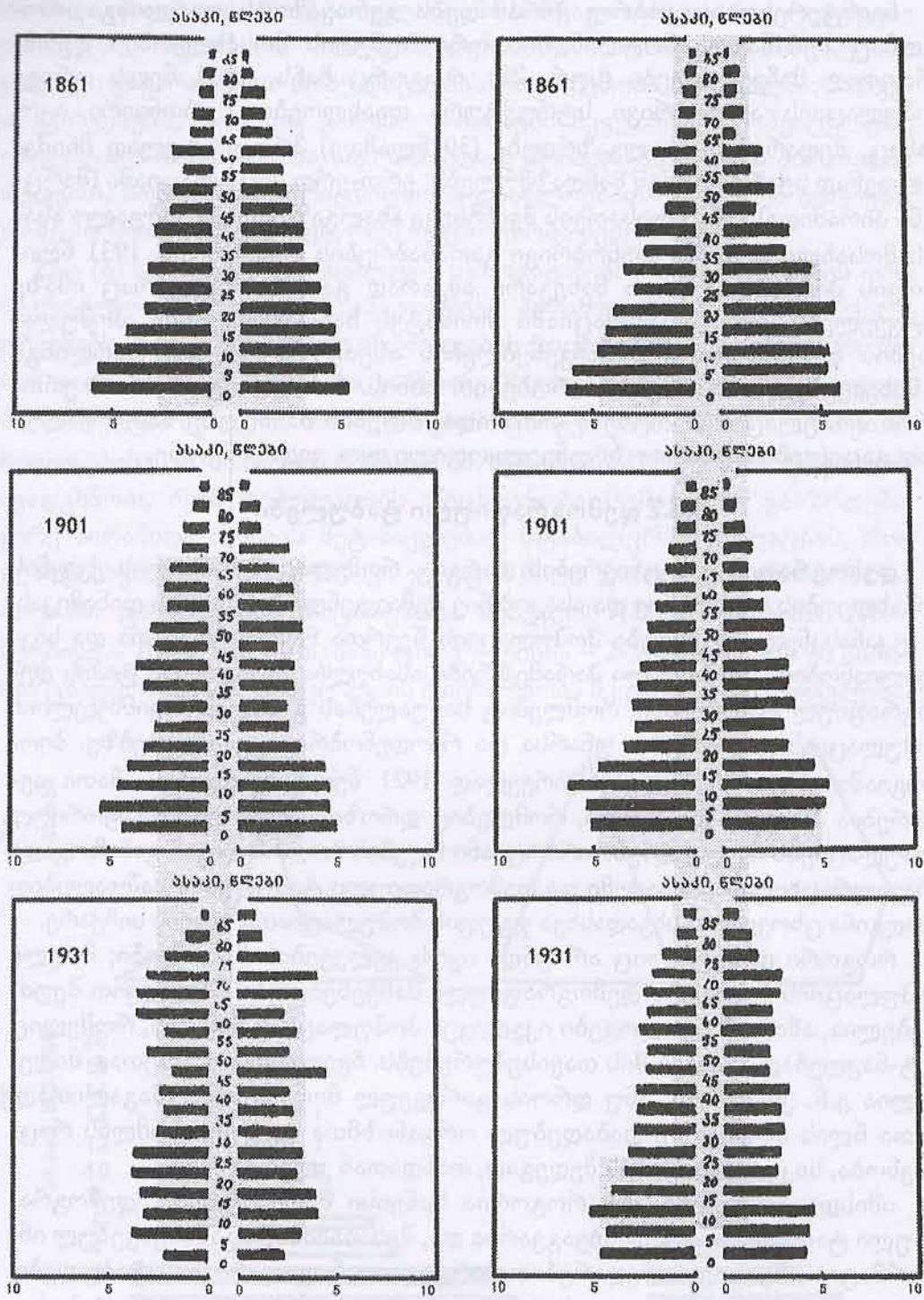
საინტერესო ასაკობრივ პირამიდებს გვთავაზობს დარლინგი, რომელმაც შეისწავლა შოტლანდიის ორი პუნქტის მოსახლეობის დემოგრაფიულ მაჩვენებლები (სურ. 23). როგორც ჩანს, 1861 წელს ორივე პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა დაახლოებით ერთნაირი იყო, თანაც, შედარებით ახალგაზრდები (30 წლამდე) პროცენტულად მნიშვნელოვნად სჭარბობდნენ ხანდაზმულებს. ერთ-ერთ პოპულაციაში (მარცხენა პირამიდა) 1901 წლისათვის შეიმჩნევა ახალგაზრდა და საშუალო ასაკის მოსახლეობის რაოდენობრივი გათანაბრების ტენდენცია. 1931 წლისათვის პირამიდის ზედა ნახევარი აშკარად გაფართოვდა, რაც იმაზე მეტყველებს, რომ პოპულაციაში მოიმატეს ხანდაზმულებმა. პოპულაციების დემოგრაფიული მაჩვენებლების ასეთ ცვლილებას დარლინგი განსხვავებული საარსებო პირობებით ხსნის. მან დაადგინა, რომ ერთ-ერთი პოპულაცია (მარცხენა პირამიდა) წლების მანძილზე მატერიალურად გაცილებით უფრო უზრუნველყოფილი იყო, ვიდრე მეორე.

5.3.2 დემოგრაფიული ტაბულები

დემოგრაფია – მეცნიერების დარგია, რომელიც შეისწავლის ქვეყნის მოსახლეობის სქესობრივ და ასაკობრივ შემადგენლობას და მის დინამიკას. ეს უკანასკნელი დგინდება პოპულაციის წევრთა ნაყოფიერებითა და სიკვდილიანობით. აღნიშნული პარამეტრები ასახულია სხვადასხვა ტიპის დემოგრაფიულ ტაბულებში, რომლებიც საშუალებას გვაძლევენ ვიმსჯელოთ პოპულაციის გადარჩენის უნარსა და რაოდენობრივ ცვლილებებზე. ბიოლოგიაში ასეთი ტაბულები პირველად 1921 წელს შეადგინეს. მათი ავტორებია პარკერი და პირლი, რომლებიც დროზოფილას ლაბორატორიულ პოპულაციებს იკვლევდნენ. ორმოციანი წლების ბოლოს დივიმ განაზოგადა მრავალრიცხოვანი მონაცემი და დემოგრაფიული ტაბულების საშუალებით დაადგინა ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფის პოპულაციათა ზრდის სიჩქარე.

როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს კვლევების მეთოდები, მთელი პოპულაციის შესწავლა დემოგრაფიული მაჩვენებლების მიხედვით შეუძლებელია, ამიტომ ეკოლოგები იკვლევენ პოპულაციის ნაწილს, რომელიც მეტ-ნაკლებად ასახავს მის თავისებურებებს. ჩვეულებრივ, ასეთად მიღებულია ე.წ. კოჰორტა, ანუ დროის გარკვეულ მონაკვეთში (მაგალითად, ერთი წლის მანძილზე) დაბადებულ ორგანიზმთა ჯგუფი, რომლის რიცხოვნობა, სიკვდილიანობის შედეგად, თანდათან კლებულობს.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორია საწყისი პარამეტრები, დემოგრაფიული ტაბულები სხვადასხვაგვარია და, შესაბამისად, განსხვავებულ ინფორმაციას შეიცავენ. შედარებით მარტივია ე.წ. გადარჩენის ტაბულები, რომელთა საშუალებით ადგენენ ცხოველთა გადარჩენის უნარს (lx) ასაკობრივი კლასების მიხედვით. უფრო რთულ დემოგრაფიულ ტაბულებში, გადარჩენის ინდექსის გარდა, ანგარიშობენ მეორე მაჩვენებელსაც – ასაკობრივი კლასების ნაყოფიერებას (bx) (რიკლეფსი, 1979).



სურ. 23. ადამიანის ორი პოპულაციის ასაკობრივი პირამიდები, დარლინგის (1951) მიხედვით

აღნიშნული საწყისი პარამეტრების დადგენა ზოგჯერ გარკვეულ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული, თუმცა ცხოველთა მრავალი ჯგუფისათვის ასაკისა და ნაყოფიერების განსაზღვრის მეთოდები მეტ-ნაკლებად დამუშავებულია. მაგალითად, თევზების ასაკი დგინდება წლიური რგოლებით ქერცლებზე და სმენის ძვლებზე, ამფიბიებისა და რეპტილიებისა – მილისებრ ძვლებში ფენების რაოდენობით, ძუძუმწოვრების ნაყოფიერებას ადგენენ ჩანასახების უშუალო დათვლით; მწერების, ზღვის უხერხემლოების, ისევე როგორც ფრინველების ნაყოფიერებას – კვერცხდების ინტენსივობით და ა.შ.

მაგალითისათვის გავაანალიზოთ ამერიკული მუფლონის (*Ovis dalli*) ერთ-ერთი პოპულაცია, რომელიც მაკ-კინლის (ალაისკა) ნაციონალურ პარკში ბინადრობს. იგი დაცულია კანონით, ამიტომ მისი სიკვდილიანობა განპირობებულია მხოლოდ ბუნებრივი მიზეზებით. მიურიმ 40-იან წლებში შეისწავლა 608 ცხოველის ქალა და რქები, რომელთა მიხედვით დაადგინა დალუპულ ცხოველთა ასაკი და ააგო პოპულაციის გადარჩენის ტაბულა.

ტაბულაში ძირითადი მაჩვენებელია თითოეული ასაკობრივი კლასის გადარჩენის ინდექსი (l_x), რომელიც გამოიანგარიშება ფორმულით:

$$l_x = \frac{N_x}{N_0},$$

სადაც N_x არის X ასაკამდე მიღწეულ ორგანიზმთა რიცხვი, N_0 – კოჰორტის თავდაპირველი რიცხოვნობა.

23-ე ცხრილიდან ჩანს, რომ აღნიშნულ პოპულაციაში 121 ცხოველი დაიღუპა 1 წლის ასაკამდე, 7 ცხოველი – 1-დან 2 წლამდე, 8 ცხოველი – 2-დან 3 წლამდე და ა.შ. თუ ჩავთვლით, რომ დაბადებისათვის 608-ვე ცხოველი ცოცხალი იყო, 1 წლის ასაკამდე მიუღწევია 487-ს (608-121), 2 წლის ასაკამდე – 480-ს (608-128), 3 წლის ასაკამდე – 472-ს და ა.შ., ხოლო მე-14 წელზე დაიღუპა ყველაზე ხანდაზმული 2 მუფლონი.

როგორც აღინიშნა, გადარჩენის ინდექსი (l_x , ცხრილის მე-4 სვეტი) წარმოადგენს გარკვეული წლოვანების ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველ რიცხოვნობაში. ასე, 2 წლის ასაკს მიღწეული 480 ცხოველი თავდაპირველი რიცხოვნობის 0,79-ს შეადგენს, 7 წლის ასაკამდე მიუღწევია თავდაპირველი რიცხოვნობის 0,64 -ს, 13 წლის ასაკამდე – 0,003-ს და ა.შ.

ამერიკული მუფლონის გადარჩენის ტაბულა
მაკ-კინლის ნაციონალური პარკის პირობებში,
რიკლეფსის (1979) მიხედვით

| ასაკი (X) | ცხოველთა რაოდენობა ასაკის დასაწყისში | დაღუპულ ცხოველთა რაოდენობა ასაკობრივ ინტერვალში (აბსოლუტური სიკვდილიანობა) | გადარჩენის ინდექსი (L_x) | შეფარდებითი გადარჩენის ინდექსი (P_x) |
|-----------|---|--|------------------------------|---|
| 0 | 608 | | | |
| 1 | 487 | 121 | 0,801 | 0,80 |
| 2 | 480 | 7 | 0,790 | 0,99 |
| 3 | 472 | 8 | 0,776 | 0,98 |
| 4 | 465 | 7 | 0,764 | 0,99 |
| 5 | 447 | 18 | 0,734 | 0,96 |
| 6 | 419 | 28 | 0,688 | 0,94 |
| 7 | 390 | 29 | 0,640 | 0,93 |
| 8 | 348 | 42 | 0,571 | 0,89 |
| 9 | 268 | 80 | 0,439 | 0,77 |
| 10 | 154 | 114 | 0,252 | 0,57 |
| 11 | 59 | 95 | 0,096 | 0,38 |
| 12 | 4 | 55 | 0,006 | 0,07 |
| 13 | 2 | 2 | 0,003 | 0,5 |
| 14 | 0 | 0 | 0,000 | 0,00 |

როგორც ვხედავთ, მაქსიმალური სიკვდილიანობით ცხოველები სიცოცხლის პირველი წლის მანძილზე ხასიათდებიან. შემდეგ ეს მაჩვენებელი ეცემა, 8 წლის ასაკამდე უმნიშვნელოდ იზრდება, ხოლო მომდევნო წლებში კვლავ მკვეთრად მატულობს. ამგვარად, მოცემულ პოპულაციაში გადარჩენის მაქსიმალური ინდექსი ახასიათებთ 2-7 წლის ცხოველებს. ამ ასაკში დაიღუპა მხოლოდ 218 ცხოველი, ანუ თავდაპირველი რიცხოვნობის 35,8%.

23-ე ცხრილის მონაცემების საფუძველზე შეგვიძლია რამდენიმე დამატებითი პარამეტრის განსაზღვრა. ერთ-ერთი მათგანია შეფარდებითი გადარჩენის ინდექსი (P_X), რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორია გადარჩენის ალბათობა დროის (ასაკის) ამ თუ იმ ინტერვალში:

$$P_X = \frac{N_X}{N_{X-1}},$$

სადაც $X-1$ არის X -ის წინა ასაკი.

ამ ფორმულის მიხედვით, მუფლონის გადარჩენის ალბათობა 3 წლის ასაკში

$$P_3 = \frac{N_3}{N_2} = \frac{472}{480} = 0,98,$$

7 წლის ასაკში

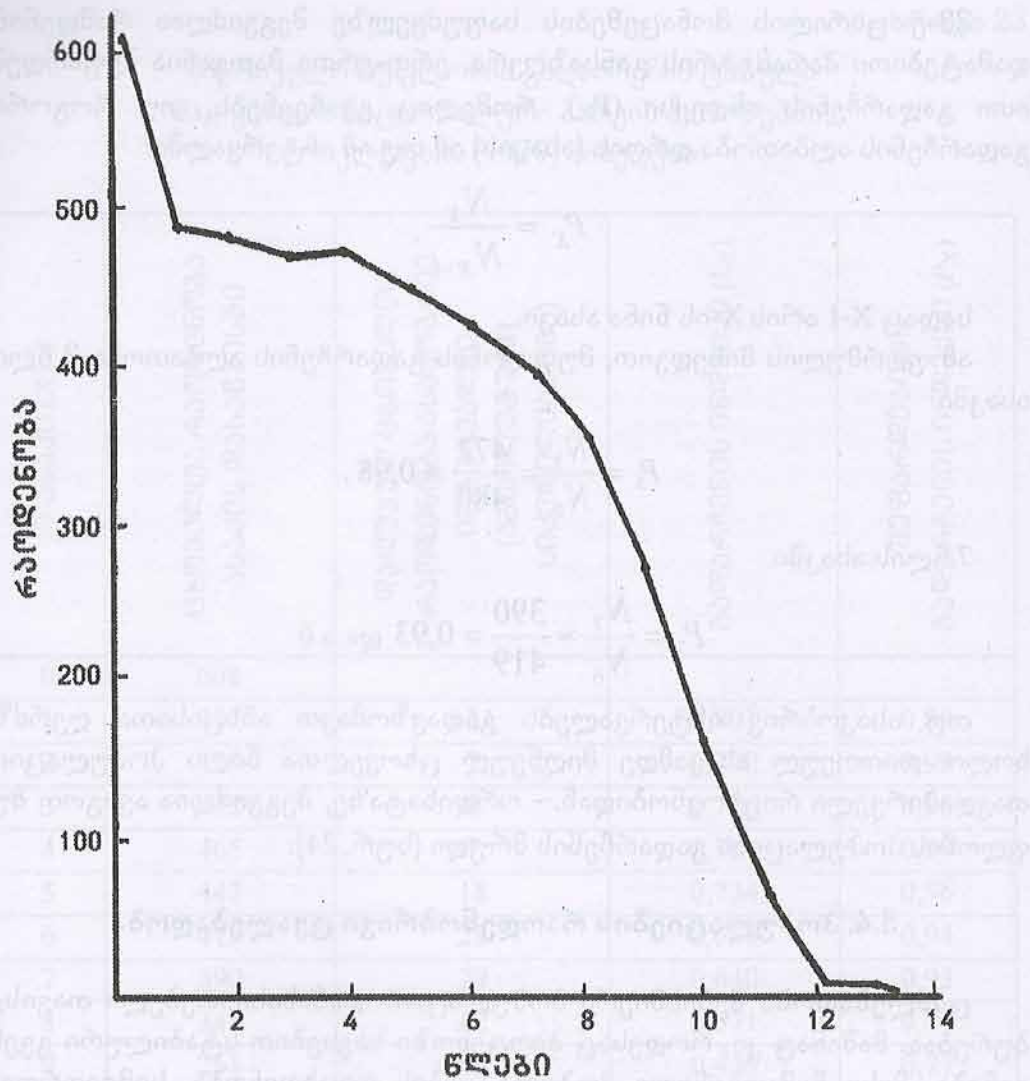
$$P_7 = \frac{N_7}{N_6} = \frac{390}{419} = 0,93 \text{ და ა.შ}$$

თუ ასაკობრივ ინტერვალებს გადავზომავთ აბსცისათა ღერძზე ხოლო თითოეულ ასაკამდე მიღწეულ ცხოველთა წილს პოპულაციის თავდაპირველი რიცხოვნობიდან – ორდინატაზე, შეგვიძლია ავაგოთ მუფლონის პოპულაციის გადარჩენის მრუდი (სურ. 24).

5.4. პოპულაციების რაოდენობრივი ცვალებადობა

ცვალებადობა ნებისმიერი პოპულაციის დამახასიათებელი თავისებურებაა. მაშინაც კი, როდესაც ბიოცენოზი სტაბილური გვეჩვენება, მისი შემადგენელი პოპულაციების რიცხოვნობა, სიმჭიდროვე, შობადობა, სიკვდილიანობა და სხვა მახასიათებლები მეტ-ნაკლებ ცვლილებას განიცდის. ეკოლოგს უნდა აინტერესებდეს არა მარტო ის, თუ რა გზით იზრდება ან მცირდება პოპულაცია, არამედ ისიც, თუ რამდენად ხშირად და ინტენსიურად იცვლება იგი.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ნებისმიერ პოპულაციას თეორიულად რიცხოვნობის განუსაზღვრელი ზრდის უნარი გააჩნია, რომელიც სახეობის ბიოტურ პოტენციალს შეესაბამება. თუ დავეშვებით, რომ სახეობის ბიოტური პოტენციალი რეალიზებულია, ხოლო საკვები არაა ლიმიტირებული, პოპულაცია გაიზრდება გეომეტრიული პროგრესიით. თუ ასეთ ზრდას გრაფიკულად გამოვსახავთ, მივიღებთ უსასრულობისკენ მიმართულ მრუდს, რომელსაც ექსპონენციალურს უწოდებენ (სურ. 25).



სურ. 24. მუფლონის გადარჩენის მრუდი

ჩავთვალოთ, რომ პოპულაცია ხასიათდება ექსპონენციალური ზრდით. მისი თავდაპირველი რიცხოვნობა აღვნიშნეთ N -ით, დრო t -თი. თუ სიმბოლო გამოხატავს ცვალებად ნიშანს, მას წინ ეწერება ბერძნული ასო Δ (დელტა). ასეთ შემთხვევაში ΔN გამოხატავს ორგანიზმთა რიცხოვნობის ცვლილებას, Δt - განვლილ პერიოდს, ხოლო შეფარდება $\Delta N/\Delta t$ ორგანიზმთა რიცხოვნობის ცვლილებას დროის მონაკვეთში. სხვადასხვა პოპულაციის შედარებისას სასურველია ვიცოდეთ, თუ როგორ იცვლება (იზრდება ან მცირდება) პოპულაცია ერთ ორგანიზმზე დაანგარიშებით. ამას ადგენენ შეფარდებით

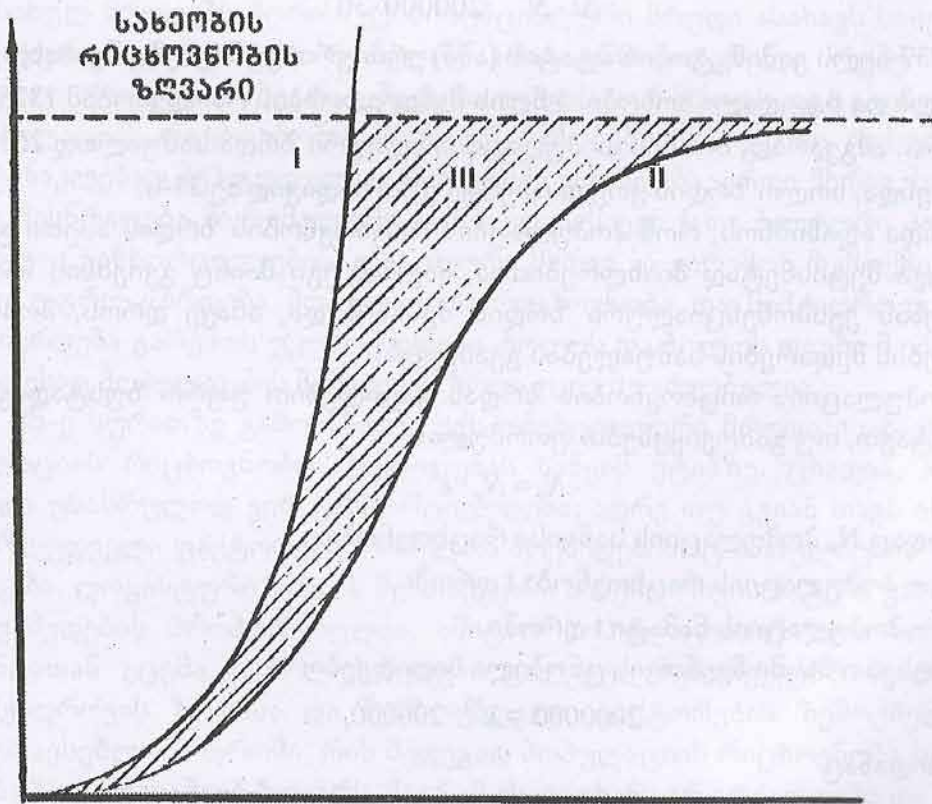
$$\frac{\Delta N}{\Delta t \cdot N}$$

თუ ვისარგებლებთ შობადობისა (b) და სიკვდილიანობის (d) ტოლობებით, პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა შეიძლება გამოიხატოს ფორმულით:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = b - d = c.$$

რაც მეტია სხვაობა შობადობასა და სიკვდილიანობას შორის, მით მეტია პოპულაციის ზრდის კოეფიციენტი c (თუ სხვაობა უარყოფითია, ანუ სიკვდილიანობა სჭარბობს შობადობას, ზრდის კოეფიციენტი უარყოფითი იქნება).

მონაცემები ბუნებრივი პოპულაციების შობადობისა და სიკვდილიანობის შესახებ ჩვენ უმეტეს შემთვევაში არ გავაჩნია. ამიტომ პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებაზე იძულებული ვართ ვიმსჯელოთ ჯამური მაჩვენებლების მიხედვით, რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორ იზრდება (ან მცირდება) პოპულაცია დროის მონაკვეთში.



სურ. 25. პოპულაციის ზრდის მრუდები, დაჟოს (1975) მიხედვით:
 I - ექსპონენციალური ზრდის მრუდი, II - ლოგისტური ზრდის მრუდი,
 III - გარემოს წინააღმდეგობა

მაგალითისათვის განვიხილოთ ორი პოპულაციის ზრდა, რომელიც შეესაბამება 25-ე სურათზე გამოსახულ ექსპონენციალურ მრუდს. 1929 წელს კუნძულ ტასმანიაზე შეიყვანეს შინაური ცხვარი, რომლის რიცხოვნობა არ აღემატებოდა 200 ათასს. 1950 წლისათვის ცხვრის რაოდენობა 2 მილიონს მიუახლოვდა. ჩვენ არ გაგვაჩნია მონაცემები იმის შესახებ, თუ როგორი იყო ცხვრის შობადობა და სიკვდილიანობა ამ 30 წლის მანძილზე; ის კი ცხადია, რომ, საერთო ჯამში, შობადობა მნიშვნელოვნად სჭარბობდა სიკვდილიანობას. თუ გამოვიყენებთ ზემოთ მოყვანილ ტოლობებს, დავრწმუნდებით, რომ ცხვრის პოპულაციის ზრდა შეადგენდა საშუალოდ 60 000-ს წელიწადში:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{2000000 - 200000}{30},$$

ხოლო პოპულაციის ზრდის კოეფიციენტი ერთ ინდივიდზე – 0,3-ს

$$\frac{\Delta N}{\Delta t \cdot N} = \frac{1800000}{200000 \cdot 30}.$$

1937 წელს ვაშინგტონის შტატის (აშშ) ერთ-ერთ კუნძულზე შეასახლეს 2 მამალი და 6 დედალი ხოხობი. 5 წლის შემდეგ ხოხობის რაოდენობამ 1325-ს მიაღწია. ამგვარად, ხოხობის პოპულაციის წლიური ზრდა საშუალოდ 263-ს შეადგენდა, ხოლო ზრდის კოეფიციენტი ერთ ინდივიდზე 33-ს.

უნდა აღინიშნოს, რომ პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდის ასეთი გამომხატვა მეტისმეტად მიახლოებითია, მაგრამ იგი მაინც გვიქმნის წარმოდგენას ექსპონენციალური ზრდის შესახებ და, ამავე დროს, პოპულაციების შედარების საშუალებას გვაძლევს.

პოპულაციის რიცხოვნობის ზრდას გაცილებით უფრო ზუსტად გამოვხატავთ, თუ გამოვიყენებთ ფორმულას:

$$N_t = N_0 \cdot \lambda^t,$$

სადაც N_0 პოპულაციის საწყისი რიცხოვნობაა,

N_t – პოპულაციის რიცხოვნობა t დროში,

λ^t – პოპულაციის ნამატი t დროში.

ჩავსვათ მასში ჩვენთვის ცნობილი სიდიდეები:

$$2000000 = \lambda^{30} \cdot 200000,$$

საიდანაც

$$\lambda^{30} = 10, \quad \lambda = \sqrt[30]{10} = 1,08$$

ამგვარად, 30 წლის მანძილზე ცხვრის პოპულაციის წლიური ნამატი (λ) 1.08-ს ანუ 8%-ს შეადგენდა.

აღნიშნული ფორმულა საშუალებას გვაძლევს გამოვიანგარიშოთ ცხვრის პოპულაციის რიცხოვნობა ნებისმიერი დროისათვის; მაგალითად, მე-3 წელს იგი შეადგენდა დაახლოებით 252 000-ს ($N_3 = 1,08^3 \times 200000$), მე-10 წელს – 432000-ს ($N_{10} = 1,08^{10} \times 200000$) და ა.შ.

როგორც ითქვა, პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდა შედარებით იშვიათად ხორციელდება; „b-d“ ყოველთვის არ გამოხატავს დადებით სიდიდეს, ხშირად იგი უარყოფითია, ან 0-ს უახლოვდება.

ფრანგმა მათემატიკოსმა ვერხიულსტმა 1845 წელს გამოთქვა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად ადამიანის პოპულაციის ზრდა S-ის მაგვარი მრუდით გამოიხატება; ასეთ მრუდს მან **ლოგისტური** უწოდა (სურ. 25). პერლმა 1925 წელს ეს მრუდი მიუსადაგა ცხოველთა ნებისმიერ პოპულაციას, რომლისთვისაც საკვები შეზღუდულია, თუმცა მისი შევსება მაინც მუდმივად ხდება (გასაგებია, რომ თუ საკვები რესურსები არ შეივსო, პოპულაციის რიცხოვნობა იწყებს კლებას, სანამ არ დავა ნულამდე).

ადვილად დასანახია პრინციპული განსხვავება 25-ე სურათზე გამოსახულ მრუდებს შორის. ექსპონენციალური მრუდი ასახავს სახეობის ბიოტურ პოტენციალს, რომელიც არაა დამოკიდებული რესურსების საერთო რაოდენობაზე. რაც შეეხება ლოგისტურ მრუდს, იგი გვიჩვენებს პოპულაციის რიცხოვნობას რეალურ პირობებში, როდესაც რესურსები მეტ-ნაკლებად შეზღუდულია. ამ მრუდში ვლინდება, ერთი მხრივ, სახეობის მისწრაფება მაქსიმალური გამრავლებისაკენ (ანუ ბიოტური პოტენციალის განხორციელებისაკენ), მეორე მხრივ კი გარემოს ზემოქმედება; რაც უფრო იზრდება პოპულაციის რიცხოვნობა და სიმჭიდროვე, მით ძლიერდება გარემოს უკუმოქმედება. ბოლოს და ბოლოს დგება მომენტი, როდესაც პოპულაციის შემდგომი ზრდა უკვე შეუძლებელია.

25-ე სურათზე გამოსახული ექსპონენციალური მრუდი ასახავს პოპულაციის რიცხოვნობის ცვლილებას საწყის ეტაპზე. ცხადია, ასეთი ზრდა უსასრულოდ ვერ განხორციელდება; ადრე თუ გვიან თავს იჩენენ შემზღუდველი ფაქტორები, რომელთა მოქმედებითაც პოპულაციის ზრდა წყდება. ლოგისტური ზრდის შემთხვევაში სიმჭიდროვის მატება გარემოს უკუქმედების პროპორციულია, ამიტომ პოპულაციის ზრდის სიჩქარე თანდათან ეცემა და ბოლოს წყდება. ცალკეულ შემთხვევებში შეიმჩნევა სიმჭიდროვის ზრდისა და შემზღუდველი ფაქტორების ზემოქმედების შეუთავსებლობა დროში, რის შედეგად პოპულაციის რიცხოვნობა სცილდება ზედა დასაშვებ ზღვარს. მაგრამ ეს დიდხანს არ გრძელდება და რიცხოვნობა სწრაფად უბრუნდება გარემოს ტევადობის დონეს.

5.5. ცხოველთა პოპულაციების თვითრეგულაცია

ბიოლოგიაში თვითრეგულაცია განიმარტება, როგორც ბიოლოგიური სისტემების უნარი, სტაბილურ დონეზე შეინარჩუნონ სასიცოცხლო ფუნქციები გარემოს ცვალებად პირობებში. ამ პროცესის წარმართველი მექანიზმი თვით ბიოსისტემაში ყალიბდება.

თვითრეგულაცია, ანუ ჰომეოსტაზი, – ნერს ი. შმალგაუზენი (1968), – ყველა ბიოლოგიური სისტემის დამახასიათებელი თვისებაა, რომელიც განსაზღვრავს სისტემის შედგენილობასა და სტრუქტურას, შინაგან კავშირებს, ცვლილებებს სივრცესა და დროში. ასეთი ჰომეოსტაზური სისტემაა, პირველ რიგში, ყველა ინდივიდი და ყველა პოპულაცია.

თვითრეგულაცია ხორციელდება უკუკავშირების რთული მექანიზმით. ამ მოვლენის არსი ისაა, რომ სისტემის ესა თუ ის ელემენტი იღებს ინფორმაციას სხვა ელემენტებისაგან და შესაბამის ცვლილებებს იწვევს მომდევნო საფეხურებზე.

პოპულაციების თვითრეგულაციის კონცეფცია გასული საუკუნის 50-იან წლებში ვითარდება. ამ კონცეფციის თანახმად პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად თავს იჩენს ამ პროცესის დამამახრუჭებელი მექანიზმი. ეს ვლინდება მის შემადგენელ წევრთა ნაყოფიერების დაქვეითებაში, სქესობრივი მომწიფების ვადების გახანგრძლივებაში, სიკვდილიანობის ზრდაში, მიგრაციულ პროცესებში და სხვა.

როგორც აღნიშნავს ამ კონცეფციის ერთ-ერთი ავტორი, ინგლისელი ეკოლოგი ჩიტი, „ნებისმიერ პოპულაციას გააჩნია რიცხოვნობის რეგულირების უნარი ადგილსამყოფლის განახლებადი რესურსების მკვეთრი ცვლილებისა და სხვა ეკოლოგიური ფაქტორების ძლიერი ზემოქმედების გარეშე“.

პოპულაციების თვითრეგულაცია მრავალი გზით ხორციელდება. აქედან მნიშვნელოვანია დაძაბულობის რეაქციასთან ანუ *სტრესთან* დაკავშირებული მოვლენები. 1936 წელს კანადელმა ფიზიოლოგმა ჰანს სელიემ დაადგინა, რომ ექსტრემალურ პირობებში ადამიანს ხშირად უვითარდება ძლიერი დაძაბულობა, რომელიც, გახანგრძლივების შემთხვევაში, შესაძლოა სიკვდილით დამთავრდეს. ამ მოვლენას სელიემ სტრესი (ინგლ. „stress“ – დაძაბულობა) უწოდა. შემდგომში სტრესი ცხოველთა სხვადასხვა ჯგუფშიც იყო აღწერილი.

თავდაპირველად თვლიდნენ, რომ სტრესი ჩნდება მხოლოდ ძლიერი ფიზიკური ან ფსიქიკური ზემოქმედების შედეგად, მაგალითად, ტრავმის, შიშის, ტემპერატურის მკვეთრი ცვლილების დროს. მაგრამ შემდეგ გაირკვა, რომ სტრესული მდგომარეობა შესაძლოა აღმოცენდეს ცხოველთა სიმჭიდროვის ზრდის შემთხვევაშიც, რომლის დროსაც ერთი და იმავე სახეობის წარმომადგენლები მეტისმეტად ხშირად ურთიერთობენ.

სტრესის ერთ-ერთი შედეგია თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის ზრდა და კორტიკოსტეროიდული ჰორმონების კონცენტრაციის მკვეთრი მატება, რაც ამუხრუჭებს სასქესო ჯირკვლების მოქმედებას და ხელს უწყობს ცხოველთა ნაყოფიერების დაცემას, ზოგჯერ კი გამრავლების პროცესის სრულ შეწყვეტასაც კი.

არის მოსაზრება, რომ რეგულაციის სტრესული მექანიზმი მხოლოდ ლაბორატორიულ პირობებში ვლინდება, სადაც შესაძლებელია სიმჟიდროვის ისეთ დონემდე გაზრდა, როგორსაც ბუნებაში ვერასოდეს შევხვდებით. მაგრამ ასეთი მოსაზრება მცდარია. ცნობილია სტრესული დაავადების აშკარა ნიშნების მქონე ცხოველთა მასობრივი სიკვდილიანობა ბუნებრივ პირობებში; დადგენილია კორელაცია პოპულაციის სიმჟიდროვის ზრდასა და სტრესისათვის დამახასიათებელ ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიურ თავისებურებებს შორის. ნაჩვენებია, რომ სტრესული რეაქციისათვის ყოველთვის არაა აუცილებელი პოპულაციის მეტისმეტად მაღალი სიმჟიდროვე; ზოგიერთი ცხოველის მდედრებში თირკმელზედა ჯირკვლის აქტიურობის ზრდა მიიღწევა აგრესიული მამრების უბრალო გამოჩენითაც კი, თანაც ვიზუალური კონტაქტი შესაძლოა არ აღემატებოდეს რამდენიმე წუთს დღეში.

სტრესის ერთ-ერთი გამოვლენაა ცხოველთა უკიდურესი აგრესიულობა, რომელიც, ჩვეულებრივ, ჩხუბით მთავრდება. შედარებით ხშირად ეს მოვლენა მღრღნელებში აღინიშნება. ერთი მხრივ, ჩხუბი იწვევს სუსტი ინდივიდების დაღუპვას და პოპულაციის რიცხოვნობის შემცირებას, ხოლო, მეორე მხრივ, სტრეს-რეაქციის შემდგომ განვითარებას. როდესაც საკვებთან ერთად თავგებს აძლევდნენ ქლორპრომაზინს, რომელიც ხსნის აგრესიას, ჩხუბის შემთხვევები მკვეთრად მცირდებოდა.

სტრესის ნაირსახეობაა ორსულობის შეწყვეტა დედლებში უცხო მამლებთან ვიზუალური კონტაქტის დროს (ე.წ. „ბრუსს-ეფექტი“). ლემინგების, სახლის თავგების, მემინდვრიების პოპულაციებზე დაკვირვებამ ცხადყო, რომ ასეთი კონტაქტების დროს მდედრების 55-87%-ს უწყდება ორსულობა.

პოპულაციის თვითრეგულაციის ერთ-ერთი მექანიზმი ცხოველთა რეპროდუქციასთანაა დაკავშირებული. ფრინველებში ეს ვლინდება დადებული კვერცხებისა და გამოჩეკილი ბარტყების თანაფარდობაში: რაც უფრო მაღალია პოპულაციების რიცხოვნობა, მით ნაკლებია ბარტყების წილი დადებულ კვერცხებთან შედარებით. ინგლისელი ეკოლოგის კრებსის მონაცემებით, როდესაც დიდ წინკანას პოპულაციის სიმჟიდროვეს ხელოვნურად ამცირებდნენ, გამოჩეკილი ბარტყების რიცხოვნობა ადეკვატურად იზრდებოდა.

მაღალი სიმჟიდროვის პერიოდში მღრღნელების გამრავლების ინტენსივობა (გამრავლებაში მონაწილე დედლების წილი), როგორც წესი,

მცირდება. მაგალითად, ზაზუნების გამრავლებაში ჩვეულებრივ ყველა სქესმნიფე დედალი მონანილეობს, მაგრამ როდესაც ცხოველთა სიმჭიდროვე იზრდება, გამრავლების ფუნქციას მხოლოდ 6-9-წლიანი დედლები ასრულებენ (შილოვი, 2003).

საინტერესოა თეთრი ყარყატის (*Ciconia ciconia*) ერთ-ერთ ევროპულ პოპულაციაში აღწერილი მოვლენები. მაღალი სიმჭიდროვის პერიოდში ზოგიერთი ფრინველი ვერ პოულობს ბუდის მონყობისათვის ხელსაყრელ ადგილს და ამიტომ ვერ მრავლდება. ასეთი მარტოხელა მამლები მობუდარ დედლებში ინვევენ მშობლისეული ინსტინქტის გაქრობას, რაც ვლინდება ბუდეებიდან ბარტყების მასობრივ გადმოყრა ენ (შილოვი, 2003).

ცხოველთა განსახლება პოპულაციის სიმჭიდროვის რეგულირების ერთ-ერთი გზაა. განსახლების შედეგად პოპულაცია ხშირად 40-70%-ით მცირდება. ემიგრაციის უკიდურეს ფორმას ლემინგები ავლენენ. ლემინგი – ევრაზიისა და ჩრდ. ამერიკის ტყეებისა და ტუნდრის ბინადარია. დაახლოებით 4 წელიწადში ერთხელ აქ აღინიშნება მათი მასობრივი გამრავლება, რასაც მოსდევს მასობრივი განსახლება სამხრეთის მიმართულებით. მათ ვერ აკავებს ვერავითარი წინააღმდეგობა, რომელთა გადალახვისას უამრავი ცხოველი იღუპება. როგორც ვარაუდობენ, ემიგრაციის მიზეზი არა იმდენად საკვების სიმცირეა, როგორც წინათ ფიქრობდნენ, რამდენადაც შიგაპოპულაციური ურთიერთობის გამწვავება და სიმჭიდროვის ზრდასთან დაკავშირებული მოვლენები.

განსახლების თავისებური ფორმაა ჯოგის გაყოფა დამოუკიდებელ ჯგუფებად, რაც დაკავშირებულია სიმჭიდროვის ზრდასთან და მართვის უნარის დაქვეითებასთან. განსაკუთრებით ხშირად ეს მოვლენა მაიმუნებში შეიმჩნება.

განსახლებასთან დაკავშირებული თვითრეგულაციის კლასიკური მაგალითია ფაზური ცვალებადობა, რომელიც ცნობილმა რუსმა ენტომოლოგმა ბ. უვაროვმა 1921 წელს კალიასებრთა შესწავლისას აღმოაჩინა.

მწერთა ამ ჯგუფისათვის დამახასიათებელია ორი ფაზა – ერთეული და გუნდური, რომელთა წარმომადგენლები განსხვავდებიან აგებულებით, ქცევით, განვითარების ტემპით და ა.შ. გუნდური ფაზა ერთეული ფაზიდან ყალიბდება პოპულაციის რიცხოვნობისა და სიმჭიდროვის მკვეთრი მომატების დროს. გუნდები სწრაფად ვრცელდებიან; გავრცელებისას მათ მიერ დაკავებული ტერიტორია ხშირად 1000-1500-ჯერ აღემატება ერთეული ფაზის არეალს. გუნდის რიცხოვნობა კოლოსალურ სიდიდეს აღწევს. ვარაუდობენ, რომ *Schistocerca gregaria*-ს გუნდი სომალის ტერიტორიაზე დაახლოებით $1,6 \cdot 10^{10}$ ინდივიდს, მასა კი 50000 ტ-ს შეადგენდა. თუ გავითვალისწინებთ, რომ ერთი კალია დღეში დაახლოებით

იმდენ მცენარეულ მასას სპობს, რამდენსაც იწონის, იოლად წარმოადგენია მწერების მიერ მიყენებული ზარალის მასშტაბები.

საყურადღებოა თვითრეგულაციის ქიმიური გზა, რომელიც აღინიშნება როგორც უხერხემლოთა, ისე, განსაკუთრებით, ხერხემლიან ცხოველთა წარმომადგენლებში. ფქვილის ღრაჭიკაზე ჩატარებული ცდებით დადასტურდა, რომ მაღალი სიმჭიდროვის დროს სპეციალური ჯირკვლებით მწერები სპეციფიკურ ნივთიერებას – ეთილკვინონს გამოყოფენ, რომელიც იწვევს ცხოველთა ზრდისა და განვითარების შენელებას. თუ ინჰიბიტორის კონცენტრაცია მეტისმეტად გაიზარდა, მწერები იხოცებიან. პარალელურად, მაღალი სიმჭიდროვისას შეიმჩნევა კანიბალიზმის მოვლენაც (ცხრილი 24).

ცხრილი 24

კანიბალიზმის დამოკიდებულება სიმჭიდროვსთან
ფქვილის ღრაჭიკას პოპულაციაში,
დაჟოს (1975) მიხედვით

| | | | | | | |
|--------------------------------------|------|------|----|------|------|------|
| მავნებლის რიცხოვნობა 1 გრ ფქვილში | 1,25 | 2,5 | 5 | 10 | 20 | 40 |
| შეჭმული კვერცხების რაოდენობა (%) | 7,7 | 17,0 | 20 | 39,7 | 70,2 | 98,4 |

60-იან წლებში რუსეთის მეცნიერებათა აკადემიის ეკოლოგიის ინსტიტუტში ასეთ ექსპერიმენტს ატარებდნენ: ბაყაყების ერთ-ერთი სახეობის თავკომბალებს ერთი და იმავე მოცულობის აკვარიუმებში ათავსებდნენ. აკვარიუმის ერთ ჯგუფში ცხოველები ორჯერ უფრო მეტი იყო, ვიდრე მეორეში. მჭიდროდ დასახლებულ აკვარიუმებში თავკომბალები ბევრად ნელა იზრდებოდნენ. როდესაც აკვარიუმების პირველი ჯგუფიდან მეორეში მცირე რაოდენობის წყალი გადაასხეს, თავკომბალების ზრდა-განვითარება მეორე ჯგუფში აშკარად შენელდა.

შემდგომმა გამოკვლევებმა ცხადყო, რომ მსხვილი და სწრაფად მზარდი თავკომბალები სპეციფიკური ქიმიური გამონაყოფის მეშვეობით აბრკოლებენ მცირე ზომის ცხოველთა განვითარებას, ხოლო ეს უკანასკნელები – პირიქით, თავისი გამონაყოფით აჩქარებენ მსხვილი თავკომბალების ზრდას. მეცნიერებმა დაასკვნეს, რომ გადაჭარბებული სიმჭიდროვისა და სივრცის უკმარისობის პირობებში, თავკომბალების მაქსიმალური გადარჩენა არაა ხელსაყრელი პოპულაციისათვის, რადგან ეს მნიშვნელოვნად დააქვეითებს მისი სიცოცხლისუნარიანობის საერთო დონეს. ამიტომ თავკომბალების დიდ ნაწილი იღუპება ზრდის შეჩერების

გამო. სამაგიეროდ დანარჩენი ცხოველების ზრდა ინტენსიურად მიმდინარეობს და მათი სიცოცხლისუნარიანობა მაღალ დონეზე რჩება.

საინტერესოა ნიჩაბფეხას – ჩვეულებრივი მყვარის მონათესავე სახეობის თვითრეგულაციის მექანიზმი. ეს ცხოველი ქვირიტს წყალში ყრის. დაბალი სიმჭიდროვის დროს გამოჩეკილი თავკომბალები ერთგვაროვანია. სამაგიეროდ მაღალი სიმჭიდროვისას წარმოიქმნა ორი დისკრეტული მორფა – შედარებით წვრილი და მრავალრიცხოვანი, რომელიც წყლის უხერხემლოებით და მცენარეული ნარჩენებით იკვებება და მსხვილი, მაგრამ მცირერიცხოვანი, რომელსაც კანიბალიზმი ახასიათებს. ამ შემთხვევაში კანიბალიზმი სასარგებლოა სახეობისათვის. ეს ვლინდება მაშინ, როდესაც წყალსატევებში საკვები მცირეა და პოპულაცია დალუპვის საშიშროების წინაშე დგება. ასეთ პირობებში მსხვილი ინდივიდები იწყებენ მცირე ინდივიდებით კვებას. როგორც წესი, შედეგი სახეობისათვის სასარგებლოა, რადგან გადარჩენილი ორგანიზმების ხარჯზე პოპულაცია იოლად აღადგენს ნორმალურ რიცხოვნობას.

ცხოველთა სიმჭიდროვის რეგულირებაში უმნიშვნელოვანეს როლს მისი *გენეტიკური სტრუქტურა* ასრულებს. გენეტიკური მექანიზმი ითვალისწინებს პოპულაციაში მინიმუმ ორ განსხვავებულ გენოტიპს, რომელთაგან ერთს უპირატესობა აქვს მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში, მეორეს კი დაბალი სიმჭიდროვისას. კანადელმა ეკოლოგმა კრებსმა აჩვენა, რომ მემინდვრიის (*Microtus pensylvanicus*) რიცხოვნობის პიკზე და დეპრესიის პერიოდში პიკებს შორის სხვადასხვა გენოტიპები დომინირებენ: ერთ-ერთი გენოტიპის წარმომადგენლები სწრაფად მრავლდებიან, მაგრამ ცუდად იტანენ მაღალ სიმჭიდროვეს, მეორისა კი – საწინააღმდეგო თვისებებით ხასიათდებიან. ამ გენოტიპების მონაცვლეობით მემინდვრიის სიმჭიდროვე მეტ-ნაკლებად სტაბილურ დონეს ინარჩუნებს და პოპულაციის სიმჭიდროვის გადამეტებული ზრდა პრაქტიკულად არ ხდება.

თვითრეგულაცია მცენარეებშიც ხორციელდება, თუმცა ნაკლები ეფექტურობით. მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში მრავალ მცენარეს ახასიათებს გენერაციური ორგანოების ზრდისა და სათესლე პროდუქციის წარმოქმნის შენელება; ფიტოცენოზებში ადგილი აქვს თვითგამეჩხერების პროცესს, რომლის დროს იღუპება შედარებით სუსტი ან ახალაღმოცენებული მცენარეები, რომელთაც არ გააჩნიათ ნიადაგის რესურსების ეფექტური გამოყენების უნარი (სუკაჩევი, 1941; ზავადსკი, 1968).

ვმსჯელობთ რა თვითრეგულაციაზე, არ უნდა დავივიწყოთ, რომ პოპულაციები არსებობენ არა იზოლირებულად, არამედ სხვა სახეობების პოპულაციებთან კავშირში. ამიტომ თვითრეგულაციის პარალელურად ყოველთვის ხორციელდება რეგულაციის პოპულაციათაშორისი მექანიზმი. ამ შემთხვევაში პოპულაცია გამოდის როგორც რეგულირებადი

სისტემა, რეგულატორის როლს კი მთელი ბიოცენოზი ასრულებს. ბიოცენოზი და მასში შემავალი მცენარეების, ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების პოპულაციები არსებით ზეგავლენას ახდენენ კონკრეტულ პოპულაციაზე, ეს უკანასკნელი კი, თავის მხრივ, ზემოქმედებს იმ ბიოცენოზზე, რომელსაც იგი განეკუთვნება.

5.6. რაოდენობრივი მერყეობა ბუნებრივ პოპულაციებში

პოპულაციების დინამიკის ზემოთ მოტანილი მონაცემები უპირატესად ლაბორატორიულ დაკვირვებებს ან თეორიულ განზოგადობებს ეფუძნება. ნებისმიერი თეორიული დასკვნა, როგორი დახვეწილიც არ უნდა იყოს იგი, სრულად ვერ ასახავს ბუნებრივ პროცესებს. ამიტომ მათი გადატანა ბუნებრივ მოვლენებზე სათანადო კორექტივების გარეშე არამართებულია. მეორე მხრივ, ბუნებრივი პოპულაციები ნებისმიერ მომენტში მრავალი ფაქტორის ერთობლივ ზემოქმედებას განიცდიან, რომელთა გათვალისწინება ექსპერიმენტის პირობებში შეუძლებელია. ამგვარად, ბუნებრივი პოპულაციების დინამიკის შესწავლა საშუალებას გვაძლევს, ერთი მხრივ, ავსახოთ რეალური სურათი, მეორე მხრივ კი კორექტივები შევიტანოთ თეორიულ დასკვნებში და, საბოლოო ჯამში, შევიშავოთ პოპულაციის დინამიკის სრულყოფილი მოდელი.

ბუნებრივი პირობები იშვიათადაა ისეთი სტაბილური, როგორც ლაბორატორიული; საკვები, კლიმატი, მტაცებლები, რომლებიც ორგანიზმთა გადარჩენის უნარს განსაზღვრავენ, მუდმივ ცვლილებას განიცდიან და სხვადასხვა ინტენსივობით ზემოქმედებენ პოპულაციაზე. ამიტომ პოპულაციის სიდიდე დამოკიდებულია, ერთი მხრივ, გარემო პირობების მერყეობაზე, ხოლო, მეორე მხრივ, თვით პოპულაციის უნარზე, შეინარჩუნოს ოპტიმალური რიცხოვნობა და სტრუქტურა.

ოპტიმალური რიცხოვნობა მნიშვნელოვანი ფაქტორია არა მხოლოდ მოცემული პოპულაციისთვის, არამედ იმ ბიოცენოზისათვისაც, რომლის წევრიცაა იგი. სხვადასხვა სახეობის ხანგრძლივი თანაარსებობა მხოლოდ მაშინაა შესაძლებელი, როდესაც მათი რაოდენობრივი თანაფარდობა ნორმის ფარგლებში მერყეობს. ამიტომ ყველა ბარიერი, რომელიც ზღუდავს პოპულაციების უზომო გაზრდას, შენარჩუნებული და განმტკიცებულია ბუნებრივი გადარჩევით.

მოსაზრებები პოპულაციების რიცხოვნობისა და მისი მერყეობის მიზეზთა შესახებ პირობით შეიძლება 3 ძირითად ჯგუფად გაიყოს:

1. ერთნი (ბოდენჰეიმერი, უვაროვი, ანდრეევარტა, ბარჩი და სხვ.) თვლიან, რომ რიცხოვნობის ცვლილებაში ძირითადია კლიმატური ფაქტორები. ბიოტური ფაქტორების – საკვების, პარაზიტების, ბუნებრივი მტრების, დაავადებების და სხვათა – მნიშვნელობა კი მეორეხარისხოვანია.

2. ავტორთა მეორე ჯგუფის (ლოტკა, ვოლტერა, ნიკოლსონი, სმიტი და სხვ.) აზრით, რიცხოვნობა მხოლოდ იმ ფაქტორებზეა დამოკიდებული, რომლებიც პოპულაციის სიმჭიდროვეს განსაზღვრავენ.

3. მილნეს, ნაუმოვს და ზოგ სხვა ეკოლოგს შუალედური პოზიცია უკავია. ისინი რიცხოვნობის მერყეობას ფაქტორთა ორი ჯგუფის ზემოქმედებით ხსნიან. მათგან ერთი ჯგუფი (მტაცებლები, პარაზიტები, სახეობათაშორისი და შიგასახეობრივი კონკურენცია) დაკავშირებულია პოპულაციის სიმჭიდროვესთან, მეორე კი (კლიმატური, ფიზიკურ-გეოგრაფიული და სხვა აბიოტური ფაქტორები) სიმჭიდროვისაგან დამოუკიდებლად მოქმედებს.

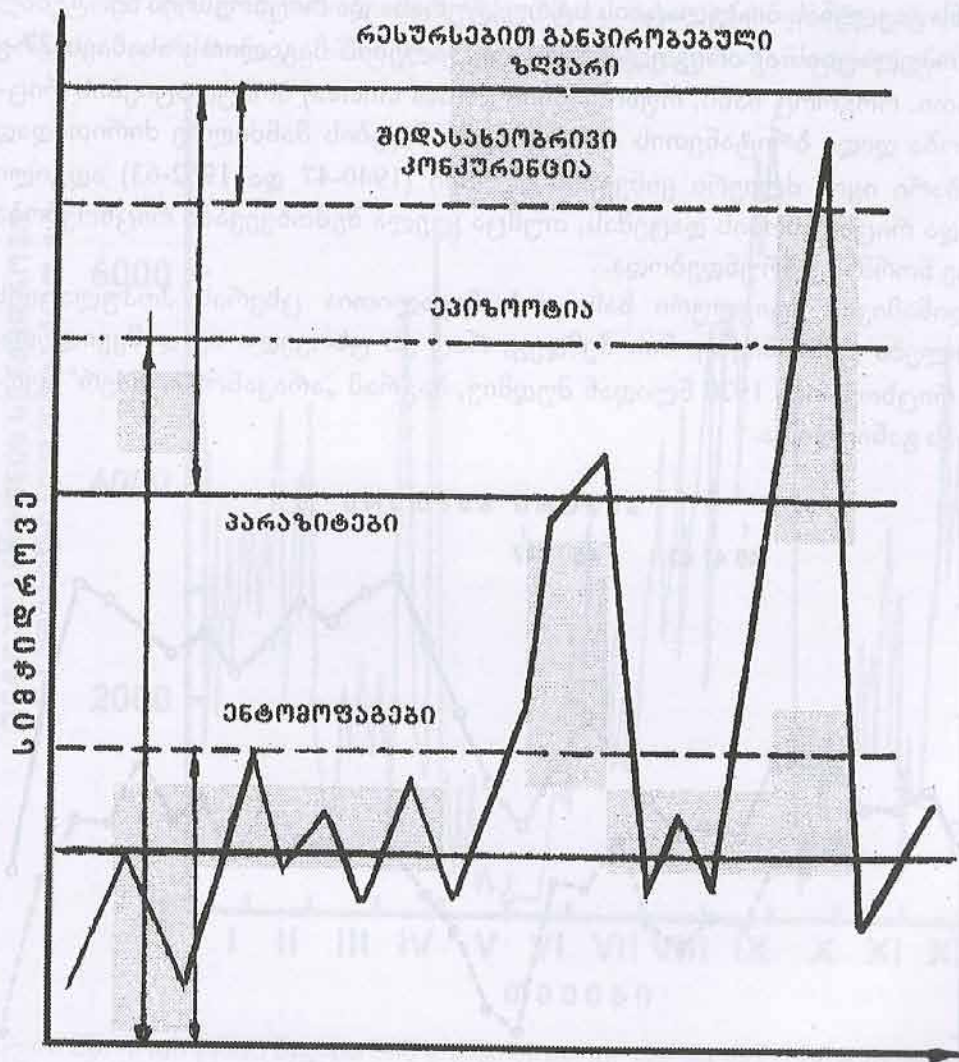
აღნიშნული შეხედულების ერთ-ერთი ვარიანტია რუსი ენტომოლოგის ვიქტოროვის მიერ 1967 წელს დამუშავებული ფაქტორთა თანმიმდევრული მოქმედების პრინციპი (სურ. 26). ავტორის აზრით, მწერების მრავალ ჯგუფში პოპულაციების დინამიკას რამდენიმე მიზეზი განსაზღვრავს: დაბალი რიცხოვნობისას – მტაცებელი მონოფაგები; რიცხოვნობის მომატებისას – სპეციალიზებული პარაზიტები, რადგან ეს უკანასკნელნი მასობრივად მხოლოდ მაშინ მრავლდებიან, როდესაც მასპინძელ ორგანიზმთა რიცხოვნობა მაღალია. სიმჭიდროვის შემდგომი მნიშვნელოვანი გაზრდისას პოპულაციაში მატულობს ინფექციურ დაავადებათა აღმოცენებისა და გავრცელების შესაძლებლობა. ამასთან მოქმედებას იწყებს „ჰომეოსტაზის შიგაპოპულაციური მექანიზმები“. პოპულაციის უკიდურესი გაზრდა იწვევს საკვები რესურსების ამონწურვას, რასაც მოჰყვება რიცხოვნობის მკვეთრი დაცემა.

რიცხოვნობის რეგულირების აღნიშნულ სქემას ზოგი ავტორი მეტისმეტად გამარტივებულად მიიჩნევს; სხვები ანალოგიურ სქემებს საერთოდ უარყოფენ, რადგან თვლიან, რომ პოპულაციის რიცხოვნობა და მისი მერყეობის ხასიათი დამოკიდებულია არა ცალკეულ ფაქტორებზე, არამედ მათ ერთობლიობაზე, რომელიც საარსებო პირობების შესაბამისად პოპულაციაზე სხვადასხვაგვარად მოქმედებს. როგორც ოდუმი (1975) აღნიშნავს, ხშირ შემთხვევაში ჩვენ არ შეგვიძლია ფლუქტუაციის მიზეზების დადგენა და იძულებული ვართ მხოლოდ ფაქტების კონსტატაციით დაგვკმაყოფილდეთ.

თუ არსებულ მონაცემებს გავაანალიზებთ, შეიძლება გამოვყოთ ბუნებრივი პოპულაციების დინამიკის ორი ძირითადი ტიპი:

I – პოპულაციების დინამიკას არა აქვს ციკლური ხასიათი. იმისდა მიხედვით, თუ რომელი სისტემატიკური ჯგუფის წარმომადგენლებთან გვაქვს საქმე, დინამიკა სხვადასხვაგვარად ვლინდება. სახეობათა ნაწილი, გარემო პირობების ცვლილების მიუხედავად, შედარებით მდგრადია; დანარჩენი – გარემოს ნებისმიერ ცვლილებაზე რეაგირებს, ამიტომ მისი რიცხოვნობა მუდმივ მერყეობას განიცდის.

II – პოპულაციის დინამიკას, გარემო პირობების ცვლილების მიუხედავად, ციკლური ხასიათი აქვს. ერთ შემთხვევაში რიცხოვნობა მკვეთრად გამოსატული სეზონური მერყეობით ხასიათდება; მეორეში – რიცხოვნობის მკვეთრი მომატება და დაცემა რამდენიმე წლის ინტერვალით მეორდება.



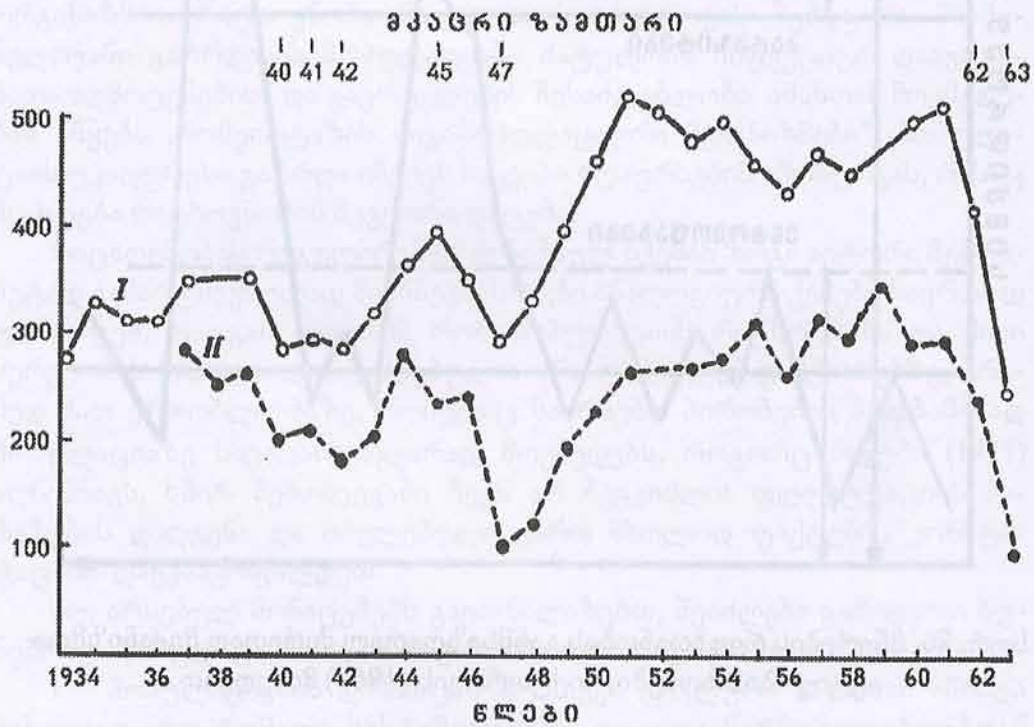
სურ. 26. მწერების რიცხოვნობის განმსაზღვრელ ძირითად მექანიზმთა აქტივობის ზონები, ვიეტნამის (1967) მიხედვით

დინამიკის I ტიპი დამახასიათებელია ხანგრძლივად მცხოვრები მცენარეებისა და ცხოველებისათვის, რომელთაც გადარჩენის მაღალი უნარი და დაბალი ნაყოფიერება აქვთ. მათი პოპულაციები ხასიათდებიან რთული ასაკობრივი სტრუქტურით; ცხოველებში კარგადაა გამოხატული შთა-

მომავლობაზე ზრუნვის ინსტიქტი. მაგალითად, მსხვილ ჩლიქოსნებს პრერეპროდუქტიული და რეპროდუქტიული პერიოდები ხანგრძლივი აქვთ, ამიტომ მათ პოპულაციებში შედარებით ახალგაზრდა ინდივიდების წილი ყოველთვის მაღალია; შესაბამისად, გამრავლება რეგულარულად ხორციელდება, ხოლო შობადობის ხანმოკლე დაყოვნება თითქმის არ ახდენს გავლენას პოპულაციის სტრუქტურასა და რიცხოვნობაზე.

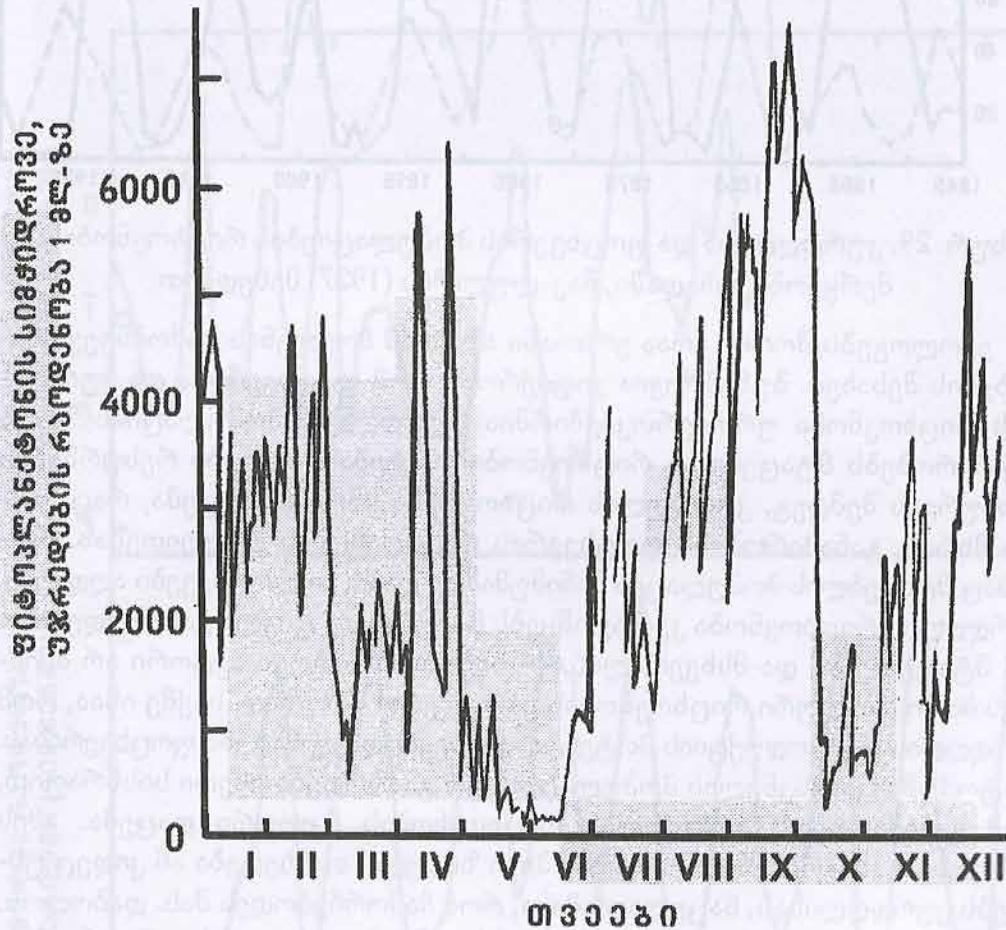
პოპულაციის არარეგულარული ცვლილების მაგალითს ასახავს 27-ე სურათი. როგორც ჩანს, რუხი ყანჩის (*Ardea cinerea*) პოპულაციების რიცხოვნობა დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში წლების მანძილზე ძირითადად თანაბარი იყო; ძლიერი ყინვების წლებში (1940-47 და 1962-63) ადგილი ჰქონდა რიცხოვნობის დაცემას, თუმცა ყველა შემთხვევაში რიცხოვნობა კვლავ ნორმას უბრუნდებოდა.

დინამიკის აციკლური ხასიათის მაგალითია ცხვრის პოპულაციის ცვლილება ტასმანიაზე. მას შემდეგ, რაც ეს ცხოველი იქ დამკვიდრდა, მისი რიცხოვნობა 1920 წლიდან მუდმივ, მაგრამ „არაკანონზომიერ“ მერყეობას განიცდიდა.



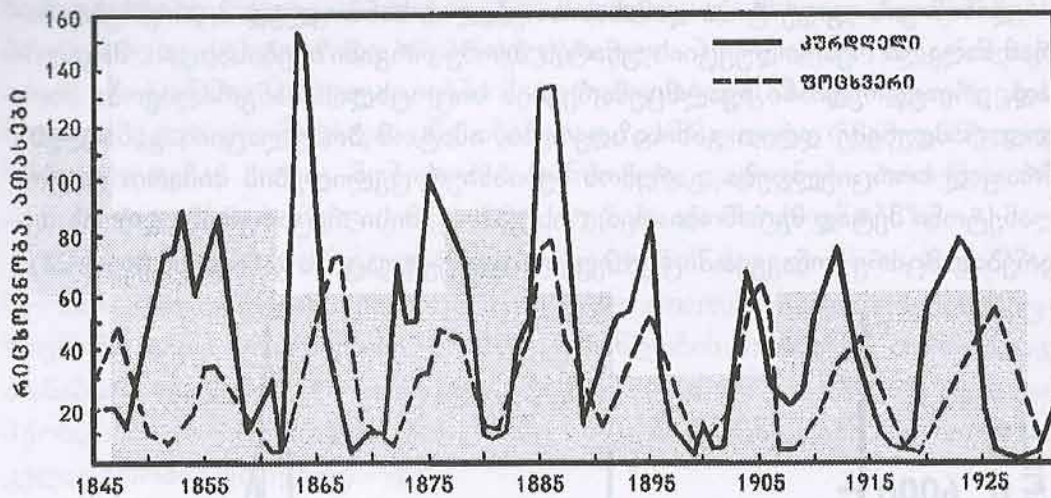
სურ. 27. რუხი ყანჩის რიცხოვნობის ცვლილება დიდი ბრიტანეთის ორ პუნქტში, ლეკის (1966) მიხედვით

დინამიკის იგივე ტიპი დამახასიათებელია ხანმოკლედ მცხოვრები, მაგრამ მაღალი რეპროდუქციის უნარის მქონე ორგანიზმებისათვის. მაგალითად, ერთუჯრედიანი წყალმცენარეების სიცოცხლის ხანგრძლივობა მხოლოდ რამდენიმე დღით განისაზღვრება, ამიტომ პოპულაციის განახლება სწრაფად ხორციელდება. გარემოს ნებისმიერ ცვლილების მიმართ ფიტოპლანქტონი მეტად მგრძობიარეა, რის გამოც, მისი რიცხოვნობა დროის შედარებით მცირე მონაკვეთშიც კი მკვეთრ ფლუქტუაციას განიცდის (სურ. 28).



სურ. 28. ერის ტბის წყლის სინჯებში ფიტოპლანქტონის სიმჭიდროვის ცვლილება 1962 წელს, რიკლეფსის (1979) მიხედვით

ხანგრძლივად მცხოვრები ორგანიზმებისათვის (პირველ რიგში, ფრინველებისა და ძუძუმწოვრებისათვის) დინამიკის მრავალწლიანი (3-დან 10-მდე) ციკლია დამახასიათებელი. მაგალითად, კანადაში ფოცხვერის პოპულაციის რიცხოვნობა ყოველ 9-10 წელიწადში ერთხელ მკვეთრად მატულობს. თანაც შემჩნეულია, რომ ამ მტაცებლის რიცხოვნობის ცვლილება მისი ძირითადი მსხვერპლის – კურდღლის რიცხოვნობის ცვლილებას ემთხვევა (სურ. 29).



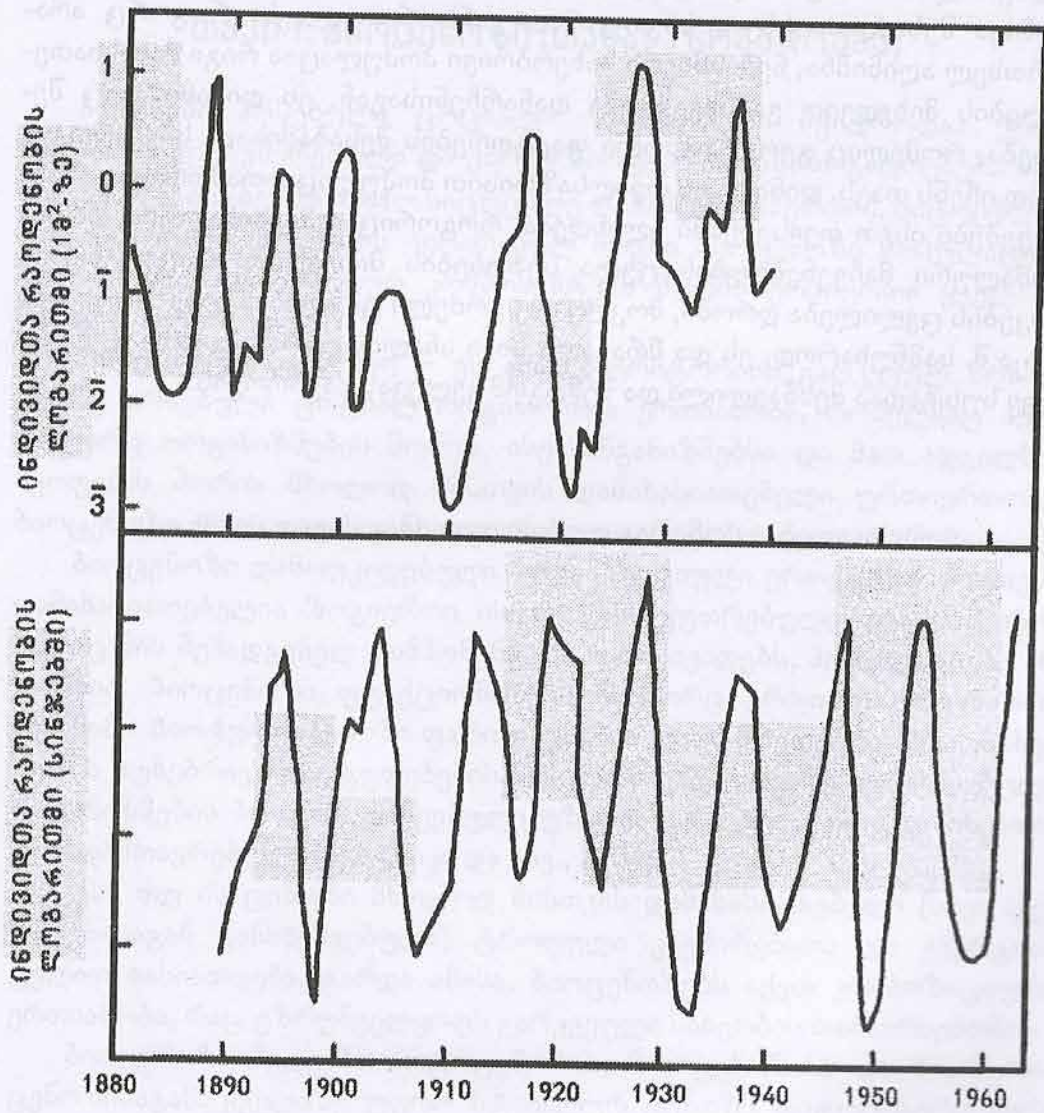
სურ. 29. კურდლისა და ფოცხვერის პოპულაციების რიცხოვნობის მერყეობა კანადაში, მაკ-ლულიჩის (1937) მიხედვით

ეკოლოგებს შორის არაა ერთიანი აზრი ამ მოვლენის გამომწვევი მიზეზების შესახებ. ბუნებრივია ვიფიქროთ, რომ ფოცხვერისა და კურდლის რიცხოვნობა ურთიერთკავშირშია: კურდლის პოპულაციის ზრდა განაპირობებს მტაცებლის რიცხოვნობის მატებას. საკვები რესურსების ამონურვის შემდეგ, კურდლის რიცხოვნობა სწრაფად ეცემა, რაც, თავის მხრივ, განაპირობებს ფოცხვერის რიცხოვნობის დაქვეითებას. როდესაც მტაცებლის პოპულაცია მინიმუმამდე დავა, ხოლო საკვები აღდგება, კურდლის რიცხოვნობა კვლავ იწყებს მატებას და ციკლი განახლდება.

მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთობას ზოგი ავტორი არ მიიჩნევს მათი ციკლური რიცხოვნობის ერთადერთ მიზეზად. საქმე ისაა, რომ კურდლის რეპროდუქციის პოტენციალი ბევრად აღემატება ფოცხვერისას. ამიტომ ამ უკანასკნელის პოპულაცია ვერ გაიზრდება ისეთი სისწრაფით, რომ განაპირობოს კურდლის რიცხოვნობის მკვეთრი დაცემა. ამის გარდა, ფოცხვერის რიცხოვნობის პიკი ზოგჯერ თანხვედება ან კიდევ უსწრებს კურდლისას, ნაცვლად იმისა, რომ ჩამორჩებოდეს მას. დაბოლოს, აღსანიშნავია ისიც, რომ ზოგიერთ კუნძულზე, სადაც ფოცხვერი არ არის, კურდლის რიცხოვნობის დინამიკა ისეთივეა, როგორც მატერიკზე.

არის მოსაზრება, რომ კურდლისა და ფოცხვერის რიცხოვნობის ციკლურობა განპირობებულია საკვები რესურსებით. საკვების რაოდენობისა და ხარისხის შემცირება იწვევს კურდლის რიცხოვნობის მკვეთრ შემცირებას. სხვების აზრით, რიცხოვნობის 9-10-წლიანი ციკლი დაკავშირებულია კოსმოსურ მოვლენებთან, სახელდობრ მზის აქტივობის ცვლასთან. ასეთი ვარაუდის სასარგებლოდ მეტყველებს მრავალი სხვა ცხოველის რიცხოვნობის ანალოგიური სურათი, რომელიც არაა დამოკიდებული არც მტაცებლებზე, არც საკვებზე.

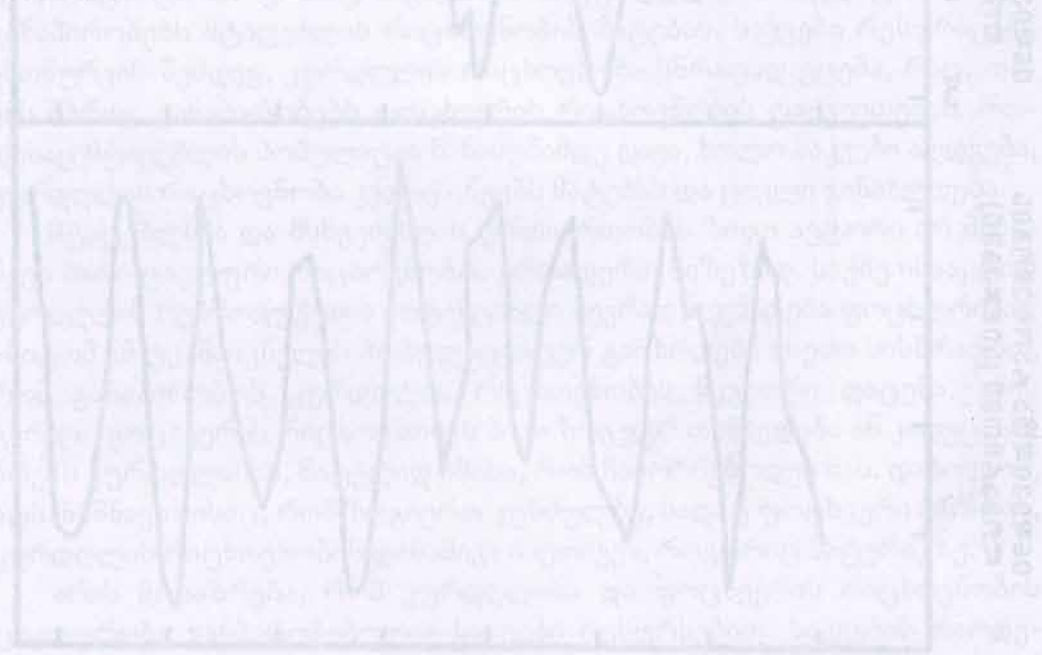
უფრო ხანმოკლე ციკლი დამახასიათებელია თაგვისნაირთათვის. ჩრდილოეთ ამერიკისა და ევრაზიის ტუნდრაში 3-4 წელიწადში ერთხელ ადგილი აქვს ლემინგების (გვარები Lemus და Dicrostonyx) რიცხოვნობის კატასტროფულ ზრდას. ეს განაპირობებს ჩრდილოეთის მელას (*Alopex lagopus*) და პოლარული ბუს (*Nyctea scandiaca*) რიცხოვნობის მკვეთრ მომატებას. ამ მტაცებლებისა და მათი მსხვერპლის რიცხოვნობის დაცემა ასევე ემთხვევა ერთმანეთს – ჩრდილოეთის მელას პოპულაციის დიდი ნაწილი ადგილზე იღუპება, ბუ კი მიგრირებს სამხრეთისაკენ.



სურ. 30. პეპლების ორი სახეობის რიცხოვნობის მერყეობა ევროპაში:
ზემოთ – *Bupalus sp.* ლიტცინგენის (გფრ) ტყეებში, ვარლის (1949) მიხედვით;
ქვემოთ – *Zeiraphera sp.* ენგადინის (შვეიცარია) ფოთლოვან ტყეებში,
ბალტენსცვაილერის (1961) მიხედვით

30-ე სურათზე ასახულია პეპლების ორი სახეობის რიცხოვნობის დინამიკა ევროპაში. როგორც ჩანს, მინიმალური სიმჭიდროვე რამდენიმე ათასჯერ ნაკლებია მაქსიმალურზე, რომელიც 8-12 წლის ინტერვალით მეორდება. ალპებში ლარიქსის ფოთოლმხვევიას რიცხოვნობის ციკლი 10 წელიწადს შეადგენს. ამ ხნის მანძილზე მავნებლის მაქსიმალური რიცხოვნობა დაახლოებით 10000-ჯერ აღემატება მინიმალურს.

ცხადია, ბუნებრივ პოპულაციათა რიცხოვნობის მერყეობა მხოლოდ აღწერილით არ შემოიფარგლება. სახეობის სპეციფიკის შესაბამისად დინამიკა შესაძლოა სხვადასხვაგვარად განხორციელდეს. როგორც არაერთხელ აღინიშნა, ნებისმიერი სახეობრივი პოპულაცია რიგი მახასიათებლების მიხედვით განსხვავდება დანარჩენისაგან. ეს დინამიკასაც შეეხება, რომელიც გეოგრაფიული ფაქტორების შესაბამისად, სპეციფიკურად იჩენს თავს. დინამიკის თვალსაზრისით პოპულაციათაშორისი განსხვავებები ისეთ თვისებებში ვლინდება, როგორცაა მაქსიმალური და მინიმალური მაჩვენებლების ცვლა სეზონების მიხედვით, რიცხოვნობის პიკების ცვლილება დროში, მოკლე თუ გრძელი ციკლების ხანგრძლივობა და ა.შ. სამწუხაროდ, ეს და მრავალი სხვა ანალოგიური საკითხი ჯერ კიდევ სუსტადაა შესწავლილი და შემდგომ კვლევას საჭიროებს.



III ნაწილი. ბიოცენოზების ეკოლოგია (სინეკოლოგია)

თავი 1. ბიოცენოზი (თანასაზოგადობა)

ბუნებაში არსებული ცოცხალი ორგანიზმები მჭიდროდაა ერთმანეთთან დაკავშირებული და ქმნიან ბიოტურ თანასაზოგადოებებს ანუ ბიოცენოზებს (ბერძნ. *bios* – სიცოცხლე და *koinos* – საერთო). სიცოცხლის ორგანიზაციის დონეების იერარქიულ რიგში ბიოცენოზი პოპულაციის ზემოთ დგას და ბიოტურ კომპონენტებს შორის ერთ-ერთი ყველაზე მაღალი საფეხურია.

ბიოცენოზი (ცენოზი) – ეს არის ტერიტორიის გარკვეულ მონაკვეთზე არსებული ცოცხალ ორგანიზმთა ერთიანობა, რომელსაც აქვს როგორც ორგანიზმების შორის, ისე ორგანიზმებსა და მათ ადგილსამყოფელს შორის მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ურთიერთობა. ბიოცენოზი ქმნის თავის განსაკუთრებულ გარემოს – *ბიოგარემოს*.

ბიოცენოზი დამოუკიდებელი ორგანიზაციული ერთეულია. მისთვის დამახასიათებელია ზოგიერთი ისეთი განსაკუთრებული თვისება, რომელიც მის შემადგენელ კომპონენტებს – ინდივიდებს, პოპულაციებს არ გააჩნია. ბიოცენოზი ფუნქციონირებს როგორც ერთიანი ორგანიზმი. ტერმინი *ბიოტური ცენოზი* ფართო ცნებაა და გამოიყენება სხვადასხვა ზომის ბუნებრივი დაჯგუფებების აღსანიშნავად – ქვაზე დასახლებული ორგანიზმების ბიოტით დაწყებული უზარმაზარი ტყის ან ოკეანის ბიოტით დამთავრებული (ნენტვიკი და სხვ., 2004).

ესა თუ ის ცენოზი მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი (სხვა ცენოზებისაგან განსხვავებული) ტროფული კავშირებითა და ენერჯის ცვლით ხასიათდება. გარდა ამისა, ბიოცენოზებს აქვთ კომპოზიციური ერთიანობა, რაც უზრუნველყოფს გარკვეული სახეობის თანაარსებობას.

ბიოცენოზი შედგება ფიტოცენოზის, ზოოცენოზისა და მიკრობოცენოზისაგან. ყველაზე უფრო სტაბილურ ცენოზს ფიტოცენოზი წარმოადგენს, ამიტომ ბუნებაში ბიოცენოზებს შორის საზღვრის გავლენა სწორედ ფიტოცენოზის საზღვრის მიხედვით ხდება. მაგალითად, საქართველოს მაღალმთიანეთში დეკას მიერ შექმნილი ცენოზი და მის მეზობლად არსებული არყნარი ტყე ერთმანეთისაგან, პირველ რიგში, მცე-

ნარეთა სახეობრივი შემადგენლობითა და გარეგნული იერით განსხვავდებიან, მაგრამ განსხვავებული არიან ასევე ბიოკლიმატით, ფაუნით (განსაკუთრებით ნიადაგის ფაუნით), მიკროორგანიზმების შემადგენლობითა და ნივთიერებათა და ენერჯის ცვლის თავისებურებებით. ეს კომპონენტები ვიზუალურად შეუმჩნეველია (სმიტ რ., სმიტ ტ., 1999).

1.1 ბიოცენოზის ფუნქციური სტრუქტურა

როგორც აღინიშნა, ბიოცენოზის ძირითადი კომპონენტია მცენარეულობა. მისი ფუნქცია ბუნებაში ძალიან დიდია, რადგან მხოლოდ ისაა ბიოსფეროში პირველადი ორგანული მასის წარმომქმნელი და ენერჯისა და ნივთიერებათა ცვლის ძირითადი წყარო. ცენოზში, გარდა ავტოტროფული კომპონენტებისა, შედის მცენარეთა ჰეტეროტროფული ფორმებიც – პარაზიტი და, განსაკუთრებით, საპროფიტი ორგანიზმები. ისინი ცხოველების ანალოგიურ ფუნქციას ასრულებენ და ამიტომ, ფუნქციური თვალსაზრისით, სხვა მცენარეულ ფორმებთან მათი გაიგივება არაა სწორი.

ცენოზში არანაკლებ მრავალფეროვანი ფუნქცია აქვთ ცხოველურ კომპონენტებს: ფიტოფაგებს, ზოოფაგებს, საპროფაგებს და ა.შ. ცხოველები მწვანე მცენარეებთან ან მათ მკვდარ ნაწილებთან ურთიერთობაში წარმოქმნიან რთულ კონსორტიულ სისტემებს, ანუ ცენოზის სტრუქტურულ ერთეულებს, რომლებშიც ავტოტროფები გაერთიანებული არიან ჰეტეროტროფებთან. ეს ჯგუფები ცენოზში სხვადასხვა მიზანს ემსახურებიან, ისინი ახორციელებენ ნივთიერებებისა და ენერჯის გარდაქმნას. მაგალითად, ფესვებით მკვებავი ფიტოფაგები (რიზოფაგები) ზემოქმედებას ახდენენ მცენარეების წყლითა და მინერალური ნივთიერებებით უზრუნველყოფაზე, ფოთლით მკვებავები – გაზთა ცვლაზე, ნაყოფით მკვებავები კი მოქმედებენ ფიტოცენოზის ავტოტროფული კომპონენტის სახეობრივი შემადგენლობის გამძლეობაზე, კერძოდ, ისინი გარკვეულად ზღუდავენ მომავალი თაობის განვითარებას.

ბიოცენოზში კიდევ უფრო მეტადაა დიფერენცირებული მიკროორგანიზმების ფუნქცია. მიკროორგანიზმები სასიცოცხლო ფორმების შემადგენლობისა და ცენოზში „მუშაობის“ ხასიათით ძალიან მრავალფეროვანია. მათ აქვთ ისეთი ქიმიური რეაქციების უნარი, რომლებიც სრულიად მიუწვდომელია უმაღლესი მცენარეებისა და ცხოველებისათვის, მაგალითად: ატმოსფეროს თავისუფალი აზოტის ფიქსაცია, ორგანული მასალის მინერალიზაცია, დედამიწის ქერქის მინერალების დაშლა და სინთეზი. ბევრი მიკროორგანიზმი მრავალფუნქციურია. მაგრამ არსებობს ამ ორგანიზმების ისეთი ჯგუფებიც, რომელთაც გარკვეული ბიოქიმიური თვისებები გააჩნიათ და ბიოცენოზში მხოლოდ მათთვის დამახასიათებელ

სპეციფიკურ ფუნქციას ასრულებენ. ამ მიკროორგანიზმებს ცენოზში მიმდინარე ნივთიერებათა გარდაქმნის პროცესში საკმაოდ დამოუკიდებელი ადგილი უჭირავთ.

ცენოზის ფუნქციურ სტრუქტურაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ნიადაგს, რომლის ნებისმიერი გენეზისური პორიზონტი, როგორც ფიზიკურ-ქიმიური, ისე ბიოლოგიური თვისებებით, სხვებისაგან არსებითად განსხვავებული წარმონაქმნია. ცენოზში გამოირჩევა აგრეთვე *მკვდარი საფარი* ანუ *დეტრიტი*. ის ძირითადად შედგება მცენარეთა მკვდარი ნარჩენებისაგან, რომლებიც სპეციფიკური ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების ზემოქმედების შედეგად თანდათანობით იხრნებიან.

1.2 ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ტიპები ბიოცენოზში

ერთმანეთისაგან სრულიად განსხვავებული ორგანიზმები ძალიან ხშირად მჭიდრო ურთიერთდამოკიდებულებაშია. ასე, მაგალითად, მცენარეებთან ყოველთვის დაკავშირებულია ბაქტერიები, სოკოები, ცხოველები. განვიხილოთ ბიოცენოზში ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების ძირითადი ტიპები:

1.2.1 კონსორციები

განსხვავებული ორგანიზმების ურთიერთდამოკიდებულების ერთ-ერთი ნათელი გამოხატულებაა კონსორციის მოვლენა, ანუ ბიოცენოზში ავტოტროფები გაერთიანებულნი არიან ჰეტეროტროფებთან და გარკვეულ სტრუქტურულ ერთეულებს ქმნიან.

კონსორცია შედგება ცენტრალური ბირთვისაგან (კონსორციის დეტერმინანტი) წარმოქმნილი ავტოტროფული მცენარეების პოპულაციისაგან და მასთან დაკავშირებული ორგანიზმებისაგან. ორგანიზმებს, რომლებიც კონსორციის ცენტრალურ სახეობასთან ტროფულად ან ტოპურად არიან დაკავშირებული, **კონსორტები** ეწოდება. ეს უკანასკნელნი წარმოქმნიან მთელ რიგ კონცენტრებს. პირველ მათგანში შედიან კონსორტები, რომლებიც უშუალოდ უკავშირდებიან კონსორციის ავტოტროფს – დეტერმინანტს – მხოლოდ ტროფულად (უმთავრესად ფიტოფაგი ცხოველები) ან ტროფულადაც და ტოპურადაც (პარაზიტული ორგანიზმები, ენდობიონტები, სიმბიონტები), ან მხოლოდ ტოპურად (ეპიფიტები, ლიანები, ავტოტროფულ მცენარეებზე დაბუდებული ცხოველები). ავტოტროფებთან ტროფულად დაკავშირებული კონსორტები მათგან მიიღებენ ენერგიასა და ნივთიერებებს (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები) ან მხოლოდ ნივთიერებებს (ნახევრად პარაზიტები). ძალიან ხშირად ის ცხოველები და ფიტოპარაზიტები, რომლებიც კონტაქტურად

არიან დაკავშირებული კონსორციის დეტერმინანტებთან არა მარტო იღებენ მათგან ენერჯისა და ნივთიერებას, არამედ მათ ქსოვილებში გამოყოფენ თავის მეტაბოლიტებს.

პირველი კონცენტრის ბიოტროპულ კონსორტებს მიეკუთვნებიან ფიტოფაგი ცხოველები, ფიტოპარაზიტები (სოკოები, ბაქტერიები, ვირუსები, პარაზიტი ყვავილოვანი მცენარეები), სიმბიონტები. ამავე კონცენტრის საპროტროფულ კონსორტებს მიეკუთვნებიან ცხოველები – საპროფაგები (ჭიკველები), სოკოები, ბაქტერიები, აქტინომიცეტები. ისინი ახდენენ არა მხოლოდ ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების მკვდარი ნაწილების მინერალიზაციას და ამით უზრუნველყოფენ მცენარეების მინერალურ კვებას, არამედ ნიადაგში გამოყოფენ თავის მეტაბოლიტებს, რომლებსაც შეუძლიათ მცენარეებზე იმოქმედონ როგორც დადებითად, ისე უარყოფითად. ასეთ ორგანიზმებს **ეკრისოტროფები** ეწოდებათ. ეკრისოტროფული კონსორტებიდან განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვთ რიზოსფერულ ორგანიზმებს (ბაქტერიები, სოკოები, აქტინომიცეტები და სხვ.). ეკრისოტროფების როლი ცენოზში დიდია.

კონსორციის მეორე კონცენტრში შემავალი კონსორტები ენერჯისა და ნივთიერების წყაროდ იმ ორგანიზმებს იყენებენ, რომლებიც პირველ კონცენტრს ქმნიან (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები, საპროფაგები).

ერთი ტროფული დონიდან მეორეზე გადასვლა ორგანიზმების და მათში დაგროვებული ენერჯის მკვეთრ შემცირებას იწვევს. მეორე და მომდევნო კონცენტრების კონსორტები არ არიან უშუალოდ დაკავშირებული კონსორციის ავტოტროფულ დეტერმინანტებთან, მაგრამ ფიტოფაგებისა და ფიტოპარაზიტების რიცხოვნობის რეგულირების გზით მათ შეუძლიათ დეტერმინანტზე არაპირდაპირი ზეგავლენა იქონიონ. ამის შესანიშნავ ილუსტრაციას წარმოადგენს დარვინის მიერ აღწერილი მაგალითი სამყურას გავრცელების კავშირსა და კატების გავრცელებასთან: სამყურა ვრცელდება თესლით, თესლი წარმოიქმნება მისი ყვავილების ბაზებით დამტვერვის შედეგად, თავგები იკვებებიან ფიჭით და ანადგურებენ ბაზების ბუდეებს, კატები იკვებებიან თავგებით.

აღსანიშნავია, რომ ცალკეული კონსორციები ჩამოყალიბდნენ სახეობის შეუღლებული ევოლუციის პროცესში. მათ ჰქონდათ ეკოლოგიური, ბიოლოგიური და გარემოს წარმოქმნის ინდივიდუალური თვისებები, შეგუებათა ერთიანობა, რამაც განაპირობა ეკოტოპის გარკვეულ პირობებში სხვა სახეობებთან ერთად მათი არსებობისა და ბიოცენოზში შესაფერისი ადგილის დაკავების უნარი. ყოველ სახეობას ჩამოუყალიბდა მისთვის დამახასიათებელი სიცოცხლის სტრატეგია. ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ცენოზის შემადგენლობაში მხოლოდ ის სახეობები შევიდნენ, რომელთაც გარემოს გარკვეულ პირობებში ერთად არსებობა შე-

ძლეს. ამ სახეობების ბუნებრივი გადარჩევა ცვალებად გარემო პირობებში (ტემპერატურათა მკვეთრი მერყეობა) და სტრესულ სიტუაციებში (ხანძრები, ანთროპოგენული ფაქტორების უარყოფითი ზემოქმედება და ა.შ) მიმდინარეობდა. ყოველივე ამან განაპირობა ცენოზებში ორგანიზმთა ურთიერთდამოკიდებულების დინამიკური სისტემის ფორმირება და ისეთი სახეობების წარმოშობა, რომლებიც საარსებო პირობების ნაირგვარ დარღვევებზე ტოლერანტობას ამჟღავნებენ.

კონსორციის შესანიშნავი მაგალითია ავსტრალიაში აკაციის ერთ-ერთი სახეობისა და ჭიანჭველების ურთიერთდამოკიდებულება. ეს აკაცია ჭიანჭველებს უზრუნველყოფს საკვებით და საცხოვრებლით (ჭიანჭველები სახლდებიან ეკლის გამსხვილებულ ძირში), ჭიანჭველები კი, თავის მხრივ, ხეს იცავენ ფიტოფაგი მწერებისაგან. თუ აკაციას ჭიანჭველებს მოაშორებთ, რაც ხშირად ხდება ხოლმე, მაშინ ხეს ფოთოლჭამია მწერები ესევიან, აკაცია უფოთლოდ რჩება და ხმება.

1.2.2. სიმბიოზი

როგორც ადრე ითქვა, ბიოცენოზში ორგანიზმთა შორის ურთიერთდამოკიდებულების ერთ-ერთო ფორმაა *სიმბიოზი*, რაც ორივე პარტნიორისათვის სასარგებლო ურთიერთობას გულისხმობს; თუმცა ზოგიერთი მკვლევრის აზრით, სიმბიოზში პარაზიტიზმი და კომენსალიზმიც იგულისხმება (იხ. ქვემოთ). ამ შეხედულების მიმდევრები იმას ეყრდნობიან, რომ სიტყვა სიმბიოზი პირდაპირი მნიშვნელობით „ერთად ცხოვრებას“ ნიშნავს.

ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების სიმბიოზური ურთიერთობის ერთ-ერთი თვალსაჩინო მაგალითია *მიკოსიმბიოტროფია* ანუ სოკოსა და მცენარის ურთიერთობა, როდესაც მცენარე უფრო ეფექტურად იყენებს ნიადაგში არსებულ ფოსფორს და ზოგ ისეთ ნივთიერებებს, როგორიცაა ცინკი, კალიუმი, სტროციუმი. გარდა ამისა, მიკროზული სოკოები მცენარეს ამარაგებენ ზრდის მასტიმულირებელი ნივთიერებებით და ვიტამინებით. რაც შეეხება მიკორიზის წარმომქმნელ სოკოებს, ისინი მცენარისაგან ითვისებენ ცელულოზასა და ლიგნინს.

აღსანიშნავია აგრეთვე სიმბიოზური კავშირი ბაქტერიებსა და მცენარეებს შორის. მაგალითად, კოჟრის ბაქტერიებს, რომლებიც ძირითად პარკოსან მცენარეთა ფესვებზე სახლდებიან, თავისუფალი აზოტი ბმულ მდგომარეობაში გადაჰყავთ. ამის შედეგად მცენარეს აზოტის შეთვისების საშუალება ეძლევა.

1.2.3. კომენსალიზმი

კომენსალიზმი პოპულაციების ან ცალკეული ინდივიდების ურთიერთდამოკიდებულების ფორმაა, როდესაც ერთი პარტნიორისათვის ეს სასარგებლოა, მეორისათვის კი ნეიტრალური. ორგანიზმთა შორის დადებით ურთიერთობაში კომენსალიზმი შედარებით მარტივი ფორმაა და ამგვარი ურთიერთობის განვითარების პირველ საფეხურს წარმოადგენს. კომენსალიზმი განსაკუთრებით ხშირია ოკეანეებში. ურთიერთობის ამ ფორმას ძალიან ბევრ ცხოველზე შეიძლება დავაკვირდეთ. მაგალითად, ორსაგდულიანი მოლუსკების ნიჟარებში, ღრუბელების თუ სხვა უხერხემლოთა სხეულში თავშესაფარს პოვებენ უცხო ორგანიზმები, რომელთაც ამ ცხოველებისათვის არც სარგებლობა მოაქვთ და არც ზიანი. ხამანკას მანტიის ღრუში ზოგჯერ საშუალო ზომის კიბორჩხალა ცხოვრობს, რომელიც კომენსალია, თუმცა ცალკეულ შემთხვევაში ის არღვევს „სტუმრის“ ფუნქციას და თავის პატრონს შეექცევა ხოლმე.

კომენსალიზმი ძალიან მცირედ განსხვავდება იმ სიტუაციისაგან, როდესაც ორი ორგანიზმის გაერთიანების ან სხვა რომელიმე ურთიერთქმედების შედეგად ერთ-ერთი მათგანი იღებს უპირატესობას. ამ შემთხვევაში ჩვენ საქმე გვაქვს ე.წ. პროტოკოოპერაციასთან. ამის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ კიბორჩხალების და ღრუნანლავიანების გაერთიანება. ეს უკანასკნელნი მაგრდებიან კიბორჩხალის ზურგზე, ნიღბავენ და ამით იცავენ მათ. ღრუნანლავიანები, თავის მხრივ, კიბორჩხალებისაგან იღებენ საკვების იმ ნაწილს, რომელიც მათი „ნასუფრალისაგან“ რჩება. ამრიგად, არც კიბორჩხალები და არც ღრუნანლავიანები არ არიან ერთმანეთზე მთლიანად დამოკიდებული.

1.2.4. მუტუალიზმი

პოპულაციების ურთიერთდამოკიდებულების განვითარების მომდევნო საფეხურს *მუტუალიზმი* ანუ *ობლიგატური სიმბიოზი* წარმოადგენს. სიმბიოზის ამ ფორმის დროს თითოეულმა თანამცხოვრებმა ორგანიზმმა უნდა მიიღოს თანაბარი სარგებლობა. ეს შემთხვევა უფრო ხშირია განსხვავებული მოთხოვნილების მქონე ორგანიზმებში. ობლიგატური სიმბიოზის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი სისტემები ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების ურთიერთობის შედეგად წარმოიქმნება; ცენოზის ეს ორი კომპონენტი აღწევს საბოლოოდ განონასწორებულ სიმბიოზს.

კარგადაა შესწავლილი ობლიგატური სიმბიოზი მცოხნელებსა და მათ ფაშვში მყოფ მიკროორგანიზმებს შორის. ფაშვში არსებული ანაერობული პირობები ბაქტერიების ზრდისათვის არ არის ხელსაყრელი (მაგალითად,

ძროხის მიერ შექმული ბალახის ენერჯის მხოლოდ 10% ასიმილირდება ბაქტერიების მიერ), მაგრამ სწორედ ამ არახელსაყრელი პირობების გამო მცოხნელებს შეუძლიათ არსებობა ისეთი ნივთიერების ხარჯზე, როგორცაა უჯრედისი. მიკროორგანიზმების მოქმედების შედეგად მიღებული ენერჯის ძირითადი ნაწილი გროვდება სხვადასხვა ცხიმოვან მუჟავაში, რომელიც წარმოიქმნება უჯრედისიდან, მაგრამ შემდეგ უკვე აღარ იხრწნება; მცოხნელებს შეუძლიათ ამ საბოლოო პროდუქტების უშუალო ასიმილაცია. ამგვარი პარტნიორობა ძალიან სასარგებლოა მცოხნელებისათვის, რომლებიც ენერჯის დიდ ნაწილს იღებენ უჯრედისის ხარჯზე; ისინი ამ ენერჯიას სიმბიონტების გარეშე ვერ გამოიყენებდნენ. რაც შეეხება ბაქტერიებს, ისინი, თავის მხრივ, უზრუნველყოფილი არიან გარემოთი, სადაც ტემპერატურული პირობები მუდმივია.

1.2.5. კონკურენცია

კონკურენცია, ფართო გაგებით, ისეთი ურთიერთობაა, როდესაც ორგანიზმები მიისწრაფვიან ერთი და იმავე რესურსის გამოსაყენებლად. სახეობათაშორისი კონკურენცია – ესაა ორი ან მეტი სახეობის პოპულაციებს შორის ნებისმიერი ურთიერთქმედება, რომელიც უარყოფით გავლენას ახდენს მათ ზრდასა და გადარჩენაზე. ახლომონათესავე ან სხვა ნიშნით ახლო მყოფ სახეობებს შორის კონკურენცია ინვესს მათ ეკოლოგიურ განცალკევებას. კონკურენცია, ამასთანავე, ხელს უწყობს გადარჩევის პროცესში მრავალი ადაპტაციის წარმოქმნას, რაც, თავის მხრივ, ინვესს ამა თუ იმ ცენოზში თანაარსებულ სახეობათა მრავალფეროვნების ზრდას. როდესაც კონკურენციაზეა საუბარი, აუცილებელია დავაზუსტოთ, თუ რომელი რესურსისათვისაა (სინათლის, წყლის, მინერალური ნივთიერების) იგი.

არჩევნ შიგასახეობრივ და სახეობათა შორის კონკურენციას. შიგასახეობრივი კონკურენცია მრავალი ფაქტით დასტურდება. გარკვეულ ზღვრამდე ნათესში მცენარეთა განაწილების სახშირის ზრდა შეიძლება დადებითად მოქმედებდეს მცენარეებზე, ვინაიდან სიხშირის ზრდით მცირდება ქარის მექანიკური ზემოქმედება, ტემპერატურის მერყეობის გავლენა და ტრანსპირაცია. მცენარეთა მიწისზედა და მიწისქვეშა ორგანოების უფრო ძლიერი სისტემის ფორმირების შედეგად იზრდება კონკურენციის ინტენსივობა ჯერ წყლისა და მინერალური ელემენტებისათვის, ხოლო უფრო მოგვიანებით სინათლისათვის.

ერთად მზარდი ერთი სახეობის ინდივიდები ერთმანეთზე ზემოქმედებენ. ფართობის ერთეულზე ინდივიდთა რიცხვის ზრდასთან ერთად მკვდარი ინდივიდების წილი მატულობს. ამა თუ იმ მცენარის მაქსიმალური

მოსავლიანობის მიღწევა შესაძლებელია ინდივიდთა საშუალო სიხშირის დროს. რა თქმა უნდა, ინდივიდთა ოპტიმალური განაწილება დამოკიდებულია მათ სახეობრივ თავისებურებებსა და ადგილსამყოფლის ხასიათზე.

სახეობათა შორის კონკურენციის შესწავლის შედეგად მკვლევრები მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ კონკურენცია სახეობათა ცვლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. ოდუმმა განიხილა ჩიკაგოს უნივერსიტეტის პროფესორის თომას პარკის ექსპერიმენტი, რომელიც სახეობათა შორის კონკურენციის ერთ-ერთი თვალსაჩინო მაგალითია. პარკმა და მისმა სტუდენტებმა შეისწავლეს ფქვილის ღრაჭიკას, კერძოდ, გვარ *Tribolium*-ის სახეობები. ამ პატარა ხოჭოებს მთელი თავისი სასიცოცხლო ციკლის გავლა შეუძლიათ ძალიან მარტივ და ერთგვაროვან გარემოში – ფქვილიან ან ქათიან ქილაში. ეს გარემო წარმოადგენს მათი მატლისა და იმაგოს საკვებსაც და ადგილსამყოფელსაც. საკვების რეგულარული განახლების შემთხვევაში ხოჭოს პოპულაციას შეუძლია ძალიან დიდხანს იარსებოს. ენერჯის მიწოდების თვალაზრისით ამ ექსპერიმენტულ სისტემას შეიძლება *სტაბილიზებული ჰეტეროტროფული ეკოსისტემა* ვუნოდოთ.

გამოირკვა, რომ თუ ამ ერთგვაროვან გარემოში მოვათავსებთ ღრაჭიკას გვარის ორ სხვადასხვა სახეობას და მათზე სხვადასხვა ეკოლოგიური ფაქტორით ვიმოქმედებთ, მაშინ ერთ-ერთი სახეობა აუცილებლად ელიმინირდება, ხოლო მეორე კარგად განვითარდება. პარკის ექსპერიმენტში გაიმარჯვა იმ სახეობამ, რომელიც მოექცა მაღალი ტემპერატურისა და ტენის პირობებში (*T. castaneum*).

ამგვარი ექსპერიმენტული მოდელების გამოყენებით ადვილია ისეთი პირობების შექმნა, როდესაც სახეობები შეძლებენ თანაარსებობას. თუ კულტურებს მოვათავსებთ ხან ცხელ და ნოტიო, ხან კი მშრალ და ცივ პირობებში, მაშინ ერთი სახეობის უპირატესობა, რასაც მეორის მოსპობა შეიძლება მოჰყვეს, არ იქნება ხანგრძლივი. იმ შემთხვევაში, თუ სისტემა იქნება „ღია“ და დომინირებული სახეობის ინდივიდებს მიგრაციის საშუალება ექნებათ, მაშინ კონკურენცია იმდენად სუსტი აღმოჩნდება, რომ ორივე სახეობა შეძლებს თანაარსებობას.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ერთი სახეობის ინდივიდებს შორის კონკურენცია ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ბუნებრივი ფაქტორია, რომელიც დამოკიდებულია სიმჭიდროვეზე. იგივე შეიძლება ითქვას სახეობათა შორის კონკურენციის შესახებაც. კონკურენცია უდიდეს გავლენას ახდენს ახლომდგომი სახეობების განაწილებაზე. ცნობილია, რომ ახლომონათესავე ან მსგავსი მოთხოვნილების მქონე სახეობები სხვადასხვა გეოგრაფიულ რეგიონებში ან ერთი და იმავე რეგიონის სხვადასხვა ადგილსამყოფელში არიან გავრცელებული. კონკურენციის ასაცილებლად მრავალი

სხვა გზაც არსებობს, მაგალითად, ახლომდგომი სახეობების განსხვავება დღიური ან სეზონური აქტიური რიტმით, საკვების დიფერენცირებით და ა.შ. ის, რომ ახლომონათესავე სახეობები ბუნებაში მკვეთრად არიან გამიჯნული, არ ნიშნავს, რომ ამ გამიჯვნის შესანარჩუნებლად მათ შორის განუწყვეტლივ მიმდინარეობს კონკურენცია. ევოლუციის პროცესში ამ სახეობებს შეიძლება გამოუმუშავდეთ განსხვავებული მოთხოვნილებები და უპირატესობები და მაშინ მათ შორის კონკურენციული ურთიერთობა შეწყდება. ცნობილ ფრანგ ბოტანიკოსს ბრაუნ-ბლანკეს მოჰყავს ასეთი მაგალითი: ევროპაში გვარ *Rhododendron*-ის ერთ-ერთი სახეობა *Rh. hirsutum* კარბონატულ ნიადაგზე იზრდება, ხოლო მეორე – *Rh. ferrugineum* – მუყავე ნიადაგზე. არც ერთ მათგანს არ შეუძლია არსებობა საწინააღმდეგო ტიპის ნიადაგზე, ამის გამო ამ სახეობებს შორის კონკურენცია პრაქტიკულად არ არსებობს. როდესაც ამა თუ იმ ბიოცენოზში, კერძოდ კი ფიტოცენოზში, სახეობის პოზიცია საკმაოდ მყარია, მაგრამ ინდივიდთა რაოდენობის თვალსაზრისით არცთუ ისე გაბატონებული მდგომარეობა უკავია, ეს იმას ნიშნავს, რომ ამ სახეობას კონკურენციის კარგი უნარი აქვს, რაც განსაზღვრავს მის არსებობას თანასაზოგადოებაში (ფიტოცენოზში). ამავე დროს იგივე სახეობა ნაკლები კონკურენციის უნარის მქონეა იმ სახეობასთან შედარებით, რომელიც უფრო გაბატონებულია ფიტოცენოზში, ე.ი. არსებობს სახეობის შედარებითი კონკურენციისუნარიანობა, რაც ინდივიდების ასაკთან, გარემო პირობებთან და მასთან ერთად მოზარდ სახეობასთან კავშირში იცვლება.

სახეობათა კონკურენციის უნარი განისაზღვრება მათი ეკოლოგიური და ბიოლოგიური თავისებურებებით და აგრეთვე მცენარეთა კონსორტებთან ურთიერთდამოკიდებულებებით, დადებითად მოქმედი კონსორტების (მაგალითად, სიმბიონტების) არსებობით, კონსორტების უქონლობით ან მათი სუსტი აქტიურობით, უარყოფითი ზემოქმედებით (ფიტოფაგები, ფიტოპარაზიტები) და სხვა.

მაგალითად, პარაზიტული სოკო – თოვლის ობი, რომელსაც ტემპერატურის დაბალი ოპტიმუმი აქვს, აავადებს ახალგაზრდა წიწვოვანი მცენარეების წიწვებს, მაგრამ არ ვნებს ფოთლოვან ხეებს. ამის შედეგად კონკურენცია ხელსაყრელი ხდება ფოთლოვანი მცენარეებისათვის.

1.2.6. კონტაქტური ურთიერთმოქმედებები

ორგანიზმთა შორის ურთიერთობის ერთ-ერთ მარტივ ტიპს წარმოადგენს კონტაქტური ურთიერთმოქმედება. ამ ურთიერთობის ორ ტიპს გამოყოფენ: კონტაქტი ორგანიზმების შეზრდით და შეზრდის გარეშე. ამათგან განსაკუთრებულ ყურადღებას იმსახურებს მცენარეთა ფესვე-

ბის შეზრდა, რაც უფრო ხშირად ხე-მცენარეებში ხდება. უმეტეს შემთხვევაში ფესვები შეეზრდებათ ხოლმე ერთსა და იმავე ინდივიდს. ძალიან იშვიათია, როდესაც ხდება სხვადასხვა სახეობის მცენარეთა ფესვების შეზრდა. შეზრდილი ფესვებით ნივთიერების (ორგანული ნივთიერებისა და წყლის ჩათვლით) მცენარიდან მცენარეში გადატანის შესაძლებლობა ექსპერიმენტულადაა დადასტურებული და დადგენილია, რომ იგი მცენარეთა გადარჩენის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი საშუალებაა.

ხშირად ერთად მოზარდი მცენარეები ერთმანეთს მნიშვნელოვან დაბრკოლებებს უქმნიან, რის გამოც მათი ნორმალური განვითარება ფერხდება. მაგალითად, მცენარის მიწისზედა ორგანოები ქარით დამტვერავი მცენარეების მტვერს იჭერენ, რითაც ხელს უშლიან იმ ინდივიდების დამტვერვას, რომელნიც მცირე რაოდენობით არიან წარმოდგენილი თანასაზოგადოებაში. მცენარეთა თესლით გამრავლებაზე უარყოფითად მოქმედებს ხავსებისა და ლიქენების მძლავრი საფარის განვითარება. მათ ქვეშ მოხვედრილი თესლი ძალიან ძნელად ღივდება, ხოლო თუ აღმოცენდა, მისი გახარება სუსტად მიმდინარეობს. ხავსის საფარის მოცილების შემდეგ კი აღმონაცენი კარგად ვითარდება და იწყება მისი ინტენსიური ზრდა.

მცენარეთა კონტაქტური ურთიერთობის კარგ მაგალითს წარმოადგენს ის შემთხვევა, როდესაც ერთი მცენარე დაბრკოლებას უქმნის მეორე მცენარის მიწისქვეშა ორგანოებს: ფესურებს, პნკალებს (სტოლონებს), ფესვის ამონაყარებს და ამით აძნელებს მათ გადაადგილებას. მიწისქვეშა ორგანოების ზრდის მიმართულების შესაცვლელად მცენარე დიდ ენერგიას ხარჯავს.

ერთი მცენარის მეორეზე გავლენის განსაკუთრებული ფორმაა მექანიკური ზემოქმედება, რაც ბუნებრივი მოვლენების, კერძოდ ქარის, საშუალებით ხორციელდება. ასეთი ზემოქმედების კარგი მაგალითია ნაძვისა და არყის ტოტების ერთმანეთზე მიხეთქება ქარის დროს და სხვ.

1.2.7. ალელოპათია

ალელოპათია მცენარეთა ურთიერთობის ისეთი ფორმაა, როდესაც მცენარეები ერთმანეთზე მოქმედებენ მათ მიერ გამოყოფილი ქიმიური ნივთიერებებით. ამ ნივთიერებებს მცენარეები გამოყოფენ როგორც სიცოცხლის პერიოდში, ისე სიკვდილის შემდეგ გახრჩნის სტადიაში მყოფი ორგანოებიდან.

ბოტანიკოსები თვლიან, რომ ალელოპათია არ უნდა განიხილებოდეს ურთიერთობის ისეთ ფორმად, როდესაც ერთი მცენარე უშუალო ზეგავლენას ახდენს მეორეზე. ავტოტროფების და საპროტროფების (მათ შორის

ცხოველებს) მეტაბოლიტები გარემოში (ჰაერში, ნიადაგში, წყალში) მოხვედრისას სხვა ორგანიზმებზე მოქმედებენ ამ გარემოს შეცვლის გზით. სწორედ ამიტომ ალელოპათიას ორგანიზმთა შორის ტრანსაბიოტურ ურთიერთობას მიეკუთვნებენ. აქედან გამომდინარე, ალელოპათია გულსხმობს მცენარეთა შორის ისეთ ურთიერთობას, როდესაც ერთნი (ორგანიზმები) ზემოქმედებენ მეორეზე სპეციფიკური მეტაბოლიზმის მეშვეობით. აღსანიშნავია, რომ ეს მეტაბოლიტები არ წარმოადგენენ მცენარეებისათვის არც მინერალური და არც ნახშირბადული კვების წყაროს.

სავარაუდოდ თვლიან, რომ მცენარეთა გამონაყოფი შემდეგი კომპონენტებისაგან შედგება: ბალასტი მეტაბოლიტები, რომელთაგანაც განთავისუფლება მცენარისათვის აუცილებელია; ნივთიერებები, რომლებიც მიიზიდავენ მცენარისათვის სასარგებლო კონსორტებს და დააფრთხობენ მათს, უზრუნველყოფენ მცენარეთა წარმატებით არსებობას ჰაერის მაღალი ტემპერატურისა და წყლის ნაკლებობის პირობებში და სხვ.; მცენარისათვის აუცილებელი, ნიადაგიდან შთანთქმული ან სიმბიონტებისაგან მიღებული ნივთიერებები, რომლებიც ჯერჯერობით მცენარეს არ გამოუყენებია უფრო რთული შენაერთების სინთეზისათვის; პარაზიტებით ან მავნებლებით დაავადების დროს წარმოქმნილი კომპონენტები.

ბალასტი მეტაბოლიტები უარყოფითად მოქმედებენ მცენარეთა ზრდა-განვითარებაზე. მცენარეთა მიერ გამოყოფილი ეს ნივთიერებები იზიდავენ ნემატოდებს, ხელს უწყობენ პარაზიტი ყვავილოვანი მცენარეების თესლის აღმოცენებას და სხვა. მეორე მხრივ არსებობს ასეთი მოსაზრებაც, რომ მშრალ კლიმატურ პირობებში ბევრი მცენარის მეტაბოლიტები, კერძოდ ეთერზეთები, მცენარეთა მიერ წყლის ეკონომიურ ხარჯვას უზრუნველყოფენ, რითაც იცავენ მათ მზის ძლიერი გადახურებისაგან.

გამოყოფილი ნივთიერებების რაოდენობა და შედგენილობა იცვლება მცენარის სახეობის, ორგანოების, სასიცოცხლო მდგომარეობის გავრცელების პირობებისა და სხვათა მიხედვით.

მცენარის ღერო მეტაბოლიტების უმნიშვნელო რაოდენობას გამოყოფს, ნიადაგში ისინი ძირითადად ფესვით გამოიყოფა, ატმოსფეროში – ფოთლებით. ეს მეტაბოლიტები აქროლადი აირების მსგავსი ნივთიერებებია და ძალიან ხშირად ტრანსპირაციის დროს წყლის ორთქლთან ერთად გამოიყოფა. ზოგიერთი ეთერზეთოვანი მცენარის აქროლად გამონაყოფში შემჩნეულია ნივთიერება ტერპენები, რომელიც სხვა მცენარეებისათვის ტოქსიკურია.

მეტაბოლიტები საკმაოდ დიდი რაოდენობით ჩამოირეცხება ხოლმე წვიმის წყლით მცენარეთა მიწისზედა ორგანოებიდან, განსაკუთრებით ფოთლებიდან. ნიადაგში ორგანული ნივთიერებების საკმაოდ დიდი რაოდენობა შედის, რის შედეგადაც ფესვის გარშემო კონცენტრირდებიან მი-

კროორგანიზმები. ამრიგად, იქმნება რიზოსფერო, რომლის ორგანიზმები განსაკუთრებულ ფუნქციურ ჯგუფს – *ეკრისოტროფებს* მიეკუთვნებიან. მათი როლი უმაღლესი მცენარეებისათვის უაღრესად დიდია, ვინაიდან ისინი ქმნიან თავისებურ ფილტრს, რომელშიც გაივლის ფესვის გამონაყოფი და აგრეთვე ყველაფერი ის, რაც ფესვებისაკენ მიემართება. ეკრისოტროფები ახდენენ ფესვებიდან რიზოსფეროში შემავალი და გარემოდან მოწოდებული ნივთიერებების დეტოქსიკაციას.

1.3. ექსპლუატაცია და ინტერფერენცია

კონკურენციის დროს ორი (ან მეტი) სახეობა აქტიურად თრგუნავს ერთმანეთს. კონკრეტული ურთიერთმოქმედება მრავალგვარი შეიძლება იყოს. ამ ურთიერთობათა ზუსტი კლასიფიკაცია არ ხერხდება, რადგან ბუნებაში შეუძლებელია კონკურენციის რომელიმე სახის გამოცალკევება. კონკურენციის სხვადასხვა სახეები თანაარსებობენ და ერთმანეთს ენაცვლებიან. გამოყოფენ კონკურენციის ორ ძირითად სახეს: ექსპლუატაციას და ინტერფერენციას. ეს დაყოფაც საკმაოდ პირობითია და ბუნებაში მათ შორის მკვეთრი ზღვრის გავლება, ან იმ დროის დაფიქსირება, როცა ისინი ერთმანეთს ენაცვლებიან, ხშირად ვერ ხერხდება. ექსპლუატაცია ანუ არაპირდაპირი კონკურენცია – ესაა კონკურენცია ერთი და იმავე რესურსისათვის, ერთსა და იმავე ადგილზე, ერთსა და იმავე დროს. ცხადია, უფრო კონკურენტუნარიანად ითვლება ის სახეობა, რომელიც უფრო ეფექტურად ითვისებს და იყენებს რესურსებს საკუთარი ბიომასის ზრდისათვის. კონკურენციის ექსპლუატაციურ ფორმას მიეკუთვნება მტაცებლობა, პარაზიტობა და ნახევრად პარაზიტობა, ანტიბიოზი. ინტერფერენცია ანუ პირდაპირი კონკურენცია კი ნიშნავს ერთ-ერთი კონკურენტი პოპულაციის მიერ მეორის მოსპობას ან ძლიერ დათრგუნვას სხვადასხვა გზით, დანყებული მომნამგლელი ნივთიერებებით ზემოქმედებიდან დამთავრებული უშუალო ბრძოლით და ფიზიკური მოსპობით. ინტერფერენციულ კონკურენციას ეკუთვნის, მაგალითად, ალელოპათია და ერთი სახეობის მტაცებლის მიერ მეორის განადგურება: ინტერფერენციის პირობებში დარვინის ტერმინი „არსებობისათვის ბრძოლა“ პირდაპირ მნიშვნელობას იძენს და აქედან გამომდინარე, ინდივიდთა კონკურენტუნარიანობა მათ ბრძოლის უნარზეა დამოკიდებული.

მაგალითად, ფოცხვერი და მგელი ერთსა და იმავე ტერიტორიაზე კონკურენტი იქნებიან, რადგან ერთნაირ რესურსებს იყენებენ; მათი საკვები რაციონი ძირითადად მსგავსია. ამიტომ ერთ-ერთ მტაცებელს ძლიერი ექსპლუატაციის გზით პოტენციური მსხვერპლის (მაგალითად, კურდღლის) რაოდენობის შემცირება შეუძლია, რაც, ცხადია, მეორე მტა-

ცებლის არსებობის პირობებში მნიშვნელოვან გავლენას მოახდენს, რადგან მის მიერ მსხვერპლის დაჭერის ალბათობა მკვეთრად შემცირდა. ასეთი ურთიერთობა ექსპლუატაციური კონკურენციის გამოხატული ფორმაა. მეორე მხრივ, შეხვედრის დროს ფოცხვერი და მგელი ხშირად ებმებიან ერთმანეთს, რომლის შედეგი შეიძლება იყოს არ მარტო დამარცხებულის განდევნა დაკავებული ტერიტორიიდან, არამედ ერთ-ერთი კონკურენტის მოსპობა მეორის მიერ. ეს ნამდვილი ინტერფერენციული კონკურენციაა.

1.4. კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპი

ცნობილია, რომ ერთნაირი ცხოვრების წესისა და მორფოლოგიის მქონე მონათესავე სახეობების წარმომადგენლები ერთსა და იმავე ადგილას არ ბინადრობენ, ხოლო თუ ისინი მაინც ერთსა და იმავე ადგილზე ცხოვრობენ, მაშინ ან სხვადასხვა რესურსებს იყენებენ, ან სხვადასხვა დროს იჩენენ აქტივობას, რაც მათ შორის კონკურენციას ასუსტებს. ახლომონათესავე სახეობების ამგვარი ეკოლოგიური დათიშვის ახსნა შესაძლებელია ე.წ. კონკრეტული გამოთიშვის პრინციპით, რაც ლაბორატორიული ცდებით დაადგინა გაუზემ. ამიტომ მას ხშირად გაუზემს პრინციპს უწოდებენ. გაუზემს მიერ ჩატარებული ცდები ნათლად გვიჩვენებს ამ პრინციპის არსს და მისი გამოვლინების კლასიკურ მაგალითებად ითვლება.

ამ ცდების ობიექტები იყვნენ ახლომონათესავე ინფუზორიები – *Paramecium caudatum* და *P. aurelia*, რომლებიც ადვილად იზრდებიან საკვებ არეებში. ეს ორი სახეობა იკვებება ერთი და იმავე სახეობის ბაქტერიებით, ე.ი. ორივე მტაცებლობს. კულტურებში მათი ცალ-ცალკე გაზრდის შემთხვევაში შესაძლებელია, რომ მტაცებელი ინფუზორიების სიმჭიდროვე მუდმივი დარჩეს, მაგრამ ერთსა და იმავე კულტურაში ერთობლივად გაზრდისას დაახლოებით 2 კვირაში *P. caudatum* ისპობოდა, კონკურენციაში გამარჯვებული *P. aurelia* სრულად თრგუნავდა მას. აღსანიშნავია, რომ ეს ინფუზორიები ერთმანეთს არ ესხმიან და არც ერთმანეთისათვის მავნე ნივთიერებას გამოყოფენ. საქმე ისაა, რომ *P. aurelia* უფრო სწრაფად იზრდება და მრავლდება, ე.ი. უფრო ეფექტურად იყენებს საკვებსა და სივრცეს, რის შედეგადაც შემცირებული საკვები რესურსების პირობებში ჯაბნის *P. caudatum*-ს, ერთი სიტყვით, საქმე გვაქვს პრაქტიკულად წმინდა ექსპლუატაციურ კონკურენციასთან.

1.4.1. კონკურენტი სახეობების თანაარსებობის პირობები

კონკურენტული გამოთიშვის პრინციპისა და არსებობისათვის ბრძოლის დარვინისეული თეორიიდან გამომდინარე, სავარაუდოა, რომ ევოლუციის შედეგად წარმოიქმნას ერთი ყველაზე კონკურენტუნარიანი სახეობა, რომელიც დათრგუნავს ყველა დანარჩენს. სინამდვილეში, ცხადია, ასე არ ხდება. ნებისმიერი სახეობა სხვებზე მეტ კონკურენტუნარიანობას მხოლოდ მკაცრად განსაზღვრულ კონკრეტულ პირობებში ამჟღავნებს და, კონკრეტული გამოთიშვის პრინციპის თანახმად, გაბატონებულ მდგომარეობას აღწევს. მოცემული პირობების შეცვლა უპირატესობას უკვე სხვა სახეობას ანიჭებს, სახელდობრ, იმას, რომელიც ამ ახალ პირობებში სხვებზე მეტად კონკურენტუნარიანი აღმოჩნდება. სხვადასხვა სახეობის თანაარსებობა შესაძლებელი ხდება, თუ ისინი არ უწევენ ერთმანეთს კონკურენციას ერთი და იმავე რესურსისათვის. თუ ამ სახეობებს არსებობისათვის ერთი სახის საკვები ესაჭიროებათ, მაშინ ისინი იყენებენ მას დროის სხვადასხვა მონაკვეთში, ან თვით კონკურენტი სახეობები იმგვარად ნაწილდებიან სივრცეში, რომ რესურსებისათვის ერთსა და იმავე ადგილზე კონკურენცია აიცილონ. ასეთ პირობებში შესაძლებელია სხვადასხვა სახეობის თანაარსებობა განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში. რაც ისევ ინფუზორიებზე ლაბორატორიული ცდებით გამოავლინა გაუზემ. თუ *P. caudatum* და *P. bursaria* სივრცეში ისე ნაწილდებოდნენ, რომ საკვებს განცალკევებულად იღებდნენ, ამით კონკურენციას არიდებდნენ თავს და ერთსა და იმავე კულტურაში განუსაზღვრელი დროის განმავლობაში თანაარსებობდნენ.

1.4.2. კონკურენცია და სახეობათა განაწილება ბუნებაში

როგორც ვნახეთ, ესა თუ ის სახეობა სხვებზე მეტ კონკურენტუნარიანობას პირობათა (საკვები რესურსების რაობა, გარემოს ფიზიკურ-ქიმიური პირობები, რესურსების განაწილება დროსა და სივრცეში) მხოლოდ გარკვეული კომბინაციის დროს იჩენს. თუ მოცემული კომბინაცია საკმაოდ ხანგრძლივი დროის განმავლობაში უცვლელი იქნება, მაშინ აქ გაბატონდება მოცემული კომბინაციის შესაბამისი უმაღლესი კონკურენტუნარიანობის მქონე სახეობა. დედამიწაზე არსებული ბუნებრივი პირობების მრავალფეროვნებისა და უთანაბრობის გამო, პირობათა კომბინაცია ზოგან მკვეთრად, ზოგან თანდათანობით იცვლება და ამ კომბინაციის ცვლილების შესაბამისად ხდება გაბატონებულ სახეობათა მონაცვლეობა და ბუნებაში განაწილება. ამ ვითარებას ასახავს ე.წ. ეკოლოგიური ნიშის კონცეფცია. ეკოლოგიური ნიში, ზოგადად რომ

ვთქვათ, წარმოადგენს პირობათა ისეთ კომბინაციას, რომელშიც გარკვეული სახეობა სხვებზე მეტად კონკურენტუნარიანია და ამიტომაცაა გაბატონებული, ანუ ეს სახეობა სხვებზე მეტადაა შეგუებული მოცემული პირობებისადმი. როგორც ვნახეთ, საერთო რესურსებისათვის კონკურენციის შემთხვევაში, კონკურენციის აცილებისა და სახეობათა თანაარსებობის ერთ-ერთი პირობაა სახეობათა განაწილება დროში ან სივრცეში, რასაც ეკოლოგიური ნიშების **დიფერენციაციას** უწოდებენ. მაგალითად, ერთ ადგილზე მოზარდი მცენარეების ფესვთა სისტემა ნიადაგში ქმნის იარუსებს, რის გამოც მათ შორის სხვადასხვა ჰორიზონტიდან წყლის შთანთქმისათვის კონკურენცია მნიშვნელოვანწილად შესუსტებულია. დროში განაწილების კარგ მაგალითს ტყის ეფემეროიდები გვიჩვენებენ: სასიცოცხლო ციკლს ტყის შეფოთვლამდე, ადრე გაზაფხულზევე ამთავრებენ, ე.ი. მანამ, სანამ ხეებქვეშ სინათლე უხვად აღწევს და გაზაფხულის ხშირი წვიმების გამო წყლითაც უზრუნველყოფილი არიან. როგორც ვნახეთ, ევოლუციის შედეგად არ წარმოიქმნება უნივერსალური, ყოველგვარ პირობებში მაქსიმალურად კონკურენტუნარიანი სახეობა, არამედ ხდება სახეობათა სპეციალიზაცია მკაცრად განსაზღვრული პირობების მიმართ. ეს იმის შედეგია, რომ სახეობათა ფილოგენეზი მიმდინარეობს არა დამოუკიდებლად, არამედ ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირში. სხვადასხვა სახეობათა თანასაზოგადოებების ევოლუცია მაღალი რანგის ბიოლოგიურ სისტემებს აყალიბებს, რომელთაც ეკოსისტემებს უწოდებენ.

1.5. მტაცებელი – მსხვერპლი

ეკოლოგიური თვალსაზრისით მტაცებლობა ფართო ცნებაა და გულისხმობს ერთი სახეობის წარმომადგენლების კვებას მეორე სახეობის წარმომადგენლებით.

მტაცებლისა და მსხვერპლის ურთიერთობის შედეგად ერთი პოპულაცია გამარჯვებული გამოდის, მეორე – დათრგუნული და დამარცხებული. როცა მტაცებელი პირველადი კონსუმენტია, მაშინ, ცხადია, საქმე გვაქვს ფიტოფაგიასთან, ანუ მცენარით კვებასთან. იმ შემთხვევაში თუ ერთ-ერთი პოპულაცია ისეთ ორგანულ ნივთიერებას ქმნის, რომელიც მავნეა კონკურენციაში მყოფი ორგანიზმისათვის, მაშინ ასეთ ურთიერთობას **ალელოპათიას** ან **ანტიბიოზს** უწოდებენ.

ბუნებრივი გადარჩევა ხელს უწყობს პოპულაციებს შორის უარყოფითი ურთიერთობების თანდათანობით შესუსტებას, ან საერთოდ წყვეტს მას, ვინაიდან ორგანიზმებს შორის ხანგრძლივმა ანტაგონისტურმა ურთიერთობამ შეიძლება ერთ-ერთის ან ორივე პოპულაციის ამოწყვეტა გამოიწვიოს.

სრულიად ბუნებრივია, რომ მტაცებელი, პარაზიტი და ფიტოფაგი ორგანიზმები კლავენ ან ღიდ ზიანს აყენებენ იმ ორგანიზმებს, რომლითაც ისინი იკვებებიან და რომელთა წინააღმდეგაც გამოყოფენ ტოქსიკურ ნივთიერებებს.

ამავე დროს აღსანიშნავია, რომ მტაცებლები, ისევე როგორც პარაზიტები, ხელს უწყობენ ფიტოფაგი მწერების პოპულაციის სიმჭიდროვის რეგულაციას ისე, რომ ეს მწერები არ სპობენ საკუთარი კვების წყაროს და არ ანადგურებენ თავის ადგილსამყოფლებს. უნდა აღინიშნოს, რომ ფიტოფაგი ცხოველებისა და მცენარეების ერთობლივი ევოლუცია იქამდე მივიდა, რომ ამ ორგანიზმებს შორის თითქმის მუტუალისტური ურთიერთობები დამყარდა.

ამერიკელი მკვლევრების მონაცემებით, ირმების რაოდენობა ამერიკაში 1924 წელს 1907 წელთან შედარებით 20-ჯერ და უფრო მეტად გაიზარდა. ეს მოვლენა დაემთხვა ამ პერიოდში მტაცებლების მოსპობასთან დაკავშირებით ჩატარებულ ღონისძიებებს. უკანასკნელი ოცი წლის გამოკვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ირმების რაოდენობა იმდენად გაიზარდა, რომ მათ გადათელეს და გადაჭამეს თავისი საკვები ბაზა, რასაც ამ ცხოველების პოპულაციის შემდგომი შემცირება მოჰყვა. 70-იანი წლების ამერიკელი მკვლევრები საეჭვოდ ხდიან ირმების ქარბდასახლების მნიშვნელობის საკითხს და აგრეთვე იმის მტკიცებას, რომ თითქოს მათი გამრავლების ერთ-ერთი მიზეზი მტაცებლის მოსპობა იყოს. მათი აზრით, საძოვრის დეგრადაციაში გარკვეული როლი შეასრულა აგრეთვე მსხვილფეხა საქონლის ძოვებამ და ხანძრებმა. ამრიგად, ეკოლოგები მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ წყვილჩლიქოსნების რიცხოვნობის აფეთქების მიზეზია გარემოსა და საკვები პირობების ისეთი ცვალებადობა, რომელიც პოპულაციას ამოაგდებს რაოდენობრივი რეგულაციის ჩვეულებრივი მექანიზმიდან.

აღსანიშნავია, რომ მტაცებელი ცხოველების უმეტესობა, როგორცაა, მაგალითად, მგელი, ვეფხვი და სხვ. არასპეციალიზებულ მტაცებლებად ითვლებიან. ეს მტაცებლები ხშირად ამცირებენ მსხვერპლის პოპულაციის რიცხოვნობას. მაგალითად, ბრიტანეთის კოლუმბიის ერთ-ერთ ტბაში ნერკის შთამომავლობის რიცხვი გაიზარდა მას შემდეგ, რაც ამ ტბიდან განდევნეს მტაცებელი პტიხოხეილუსი და კალმახი. მაგრამ უმეტეს შემთხვევაში მსხვერპლის პოპულაციის რაოდენობას სპეციალიზებული მტაცებლები განსაზღვრავენ. ეს იმით აიხსნება, რომ არასპეციალიზებული მტაცებლები ხან ერთ მსხვერპლს ესხმიან თავს და ხან მეორეს, იმის მიხედვით, თუ რომელი მათგანი უფრო მრავლადაა წარმოდგენილი ან უფრო ადვილად მისაწვდომი. სპეციალიზებულები კი – მხოლოდ გარკვეულ სახეობებს სპობენ.

დადგენილია, რომ უარყოფითი ურთიერთობის (მტაცებელი – მსხვერპლი) დაძაბულობა დროთა განმავლობაში სუსტდება. როგორც ირკვევა, ორგანიზმთა ჯგუფური გადარჩევის პროცესში ვითარდება „წინდახედულობის“ ნიშნები, რომელიც აკავებს მტაცებლებს თავის მსხვერპლის გადაჭარბებული ექსპლუატაციისაგან.

1.6. ბიოცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა

სახეობრივი შემადგენლობა ბიოცენოზის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ნიშანია. ამა თუ იმ ცენოზის შესწავლის დროს, პირველ რიგში, უნდა დადგინდეს მისი ყველა ცოცხალი კომპონენტის – უმაღლესი და უმაღლესი მცენარეების, უხერხემლო და ხერხემლიანი ცხოველების – სახეობრივი სტრუქტურა (მრავალფეროვნება). დიდი რიცხოვნობისა და არაჩვეულებრივი მრავალფეროვნების გამო მიკროორგანიზმების აღრიცხვა მეტად ძნელია, მაგრამ შესაძლებლობის შემთხვევაში აუცილებლად უნდა იქნეს გათვალისწინებული ცენოზებში ამ ორგანიზმთა მონაწილეობაც. გარდა სახეობრივი სტრუქტურის დადგენისა, ამგვარი გამოკვლევებისათვის მნიშვნელობა აქვს თანასაზოგადოებაში შემავალი სახეობების მორფოლოგიის, ეკოლოგიისა და ფიზიოლოგიის შესწავლას.

სხვადასხვა ცენოზები, მაგალითად, არყნარი და მუხნარი, ერთმანეთისაგან, პირველ რიგში, განსხვავდებიან მათში შემავალი ორგანიზმების სისტემატიკური შემადგენლობით. განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ცენოზში გაბატონებული სახეობების შემადგენლობას და სახეობათა რაოდენობრივ შეფარდებას, რადგან სწორედ მათზეა დამოკიდებული ცენოზის იერი და მიკრო- ან მეზოკლიმატის თავისებურებანი. ბიოცენოზში თითოეულ სახეობას დიდი მნიშვნელობა აქვს გარემოზე ბიოგეოქიმიური ზემოქმედებისა და ადგილსამყოფლის ტრანსფორმაციის თვალსაზრისით.

დედამინის მცენარეულობის სახეობრივი შემადგენლობა ძლიერ მერყევიანია. სახეობრივი მრავალფეროვნება ცენოზში მისი ცენოზური სირთულის უტყუარი მაჩვენებელია. მაგალითად, თუ მაღალმთიანეთის ნივალურ სარტყელში ან არქტიკული უდაბნოსა და ანტარქტიდის უკიდურეს პირობებში მცენარეთა სახეობების რაოდენობა 1-5 არ აღემატება, ნვიმიან ტროპიკებში მათი რიცხვი 5.000-10.000 აღწევს (ნენტვიკი და სხვ., 2004).

სხვადასხვა ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა განისაზღვრება დიასპორების შემოტანისა და არსებულ პირობებში ცალკეული სახეობების განვითარების შესაძლებლობით. მცენარეებს, ისევე როგორც ცხოველებს, ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესში ამა თუ იმ ტერიტორიაზე გასავრცელებლად მრავალი შეგუებითი თავისებურება გამოუმუშავდათ. მცენარეთა სპორების, თესლების, ნაყოფის გავრცელების ძირითადი აგენტებია: ქარი, წყალი, ცხოველი და ადამიანი. ამასთან დაკავშირებით,

არჩევენ ანემოხორიას (ქართი გავრცელებას), ჰიდროხორიას (წყლით გავრცელებას), ზოოხორიას (ცხოველებით გავრცელებას), ანთროპოხორიას (ადამიანით გავრცელებას).

ცენოზების სახეობრივი შემადგენლობა ბევრად არის დამოკიდებული იმ წინააღმდეგობებზე, რომლებიც ხელს უშლიან სახეობათა გავრცელებას. პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ისეთი წინააღმდეგობები, როგორცაა მთები, ზღვები და ოკეანეები, მაგრამ მცენარის ამა თუ იმ თანასაზოგადოებაში დასახლებას ხშირად წინ ელობება თვითონ ცენოზი, მცენარეულობა (ფიტოცენოზი). მაგალითად, მცენარეთა ბევრი სახეობა ტყის ველობებზე მხოლოდ იმიტომ ვერ სახლდება, რომ ველობი გარშემორტყმულია ტყით.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ყველა სახეობას, რომლის დიასპორაც¹ ამა თუ იმ ცენოზში ხვდება, არ შეუძლია მოიკიდოს იქ ფეხი. სახეობათა გადარჩევა იმის მიხედვით მიმდინარეობს, შეუძლია თუ არა მას განვითარდეს, ერთი მხრივ, ამ ეკოტოპის² პირობებში (ეკოტოპური გადარჩევა), ხოლო მეორე მხრივ, სხვა სახეობებსა და ორგანიზმებთან (ცენობიოტური გადარჩევა) ერთად. ყოველი ორგანიზმი, რომელიც ბიოცენოზში შედის, თავისი ცხოველმყოფელობის პროცესში ცვლის ეკოტოპის თვისებებს. ბიოცენოზის ყველა კომპონენტის ზემოქმედების შედეგად ეკოტოპი გარდაიქმნება ბიოტოპად. ამ მოვლენას რაბოტნოვი ბიოტოპურ გადარჩევას უწოდებს.

ეკოტოპურ გადარჩევას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ახლად ჩამოყალიბებულ ტერიტორიებზე ცენოზების ფორმირების საწყისი ეტაპისათვის. ცნობილია, რომ მცენარის ყოველი სახეობა ეკოლოგიურად ინდივიდუალურია, რაც უპირატესად იმაში მჟღავნდება, რომ მას მხოლოდ განსაკუთრებულ ეკოლოგიურ პირობებში შეუძლია არსებობა. ყოველი სახეობა განსაკუთრებული ეკოლოგიური არეალითა და ეკოლოგიური ოპტიუმით ხასიათდება. აქედან გამომდინარე, ნებისმიერი ეკოტოპის დასახლება მხოლოდ იმ სახეობებს შეუძლიათ, რომელთა აუტეკოლოგიური არეალი ამ ეკოტოპის პირობებს შეესატყვისება. პირველ რიგში, ეს ეხება კლიმატურ პირობებს. დროთა განმავლობაში ეკოტოპური გადარჩევა გადადის ბიოცენოტურ გადარჩევაში. ბევრ სახეობას ამ ეკოტოპის პირობებში შეუძლია იარსებოს მხოლოდ სხვა ორგანიზმებთან კონკურენციის გარეშე და ამიტომ ისინი იდეგნებიან უკვე ჩამოყალიბებული თანასაზოგადოებებიდან. ეკოტოპის ფლორისტური ტევადობა³

¹ მცენარის ან სოკოს ნებისმიერი გასამრავლებელი საშუალება: სპორა, თესლი, ნაყოფი, კვირტი.

² ორგანიზმების ადგილსამყოფელი

³ სახეობათა საშუალო რიცხვი ფართის ერთეულზე

ყოველთვის მაღალია ცენოზის ფლორისტულ ტევადობაზე. ხშირად ამა თუ იმ ბიოცენოზში მცენარეთა ზოგიერთი სახეობის არსებობა განისაზღვრება მათზე ზოოკომპონენტის ზემოქმედებით (ზოოგენური გადარჩევა). უმეტეს შემთხვევაში ძნელი გასარჩევია, თუ რითაა განპირობებული სახეობის გავრცელების შეზღუდვა: ფიტოფაგებით და პარაზიტებით თუ სხვა მცენარეებთან კონკურენციით. ამიტომ ამ გადარჩევას **ცენოზიოტური** უწოდეს. ხშირად ცენოზში სახეობათა შემცირების მიზეზი ადამიანია. მაგალითად, მდელოების მცენარეთა თესლის მომწიფებამდე თიბვა იწვევს იმ სახეობების გაქრობას, რომლებიც თესლით მრავლდებიან.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ეკოტოპზე ადამიანის ზემოქმედება (ამოშრობა, რწყვა, მოკირიანება, სასუქების შეტანა) იწვევს ერთი სახეობების მოსპობას და სხვათა დასახლებას (ანთროპულ-ეკოტოპური გადარჩევა). მდელოს მცენარეულობის ფლორისტულ შედგენილობაზე დიდ გავლენას ახდენს საქონლის ძოვება. მაგალითად, საქართველოს მაღალმთიან საძოვარზე ინტენსიური ძოვების შედეგად ცენოზებიდან ძლიერ ითრგუნებიან ისეთი საკვები ბალახები, როგორცაა თივაქასრა, ნამიკრეფია და სხვა. მათ ადგილს იკავებენ მარმუჭი, შხამა და ა.შ. (ანთროპულ-ზოოგენური გადარჩევა).

მცენარეებით ყველაზე უფრო მდიდარი ცენოზები ყალიბდებიან იქ, სადაც არც ერთ სახეობას არ შეუძლია გახდეს აბსოლუტური დომინანტი, ანუ სხვაზე მეტად გამოიყენოს იქ არსებული რესურსები. ასეთი პირობები კი იქმნება იქ, სადაც სახეობათა შორის კონცენტრაციის ხასიათი საშუალებას აძლევს ბევრ სახეობას იარსებოს ერთად, ე.ი. სადაც სუსტადაა გამოხატული ფიტოცენოზური გადარჩევა. ასეთი პირობებია, მაგალითად, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, კავკასიის სუბალპურ სარტყელსა და სტეპებში.

ცნობილია, რომ ჩრდილოეთ განედებში და ტროპიკული ზონის იმ ნაწილში, სადაც ერთმანეთს ენაცვლებიან წვიმიანი და მშრალი სეზონები, ცენოზებში გავრცელებულია ჩვეულებრივი ან მცირერიცხოვანი დომინანტი სახეობები, რომლებიც ინდივიდების დიდი სიმრავლით გამოირჩევიან. ამავე პირობებისათვის დამახასიათებელია მრავალი იშვიათი, მაგრამ ცოტა ინდივიდებით წარმოდგენილი სახეობა. ტენიან ტროპიკებში კი, სადაც სეზონთა მონაცვლეობა არ ხდება, გავრცელებულია მრავალი სახეობა, მაგრამ ინდივიდთა მცირერიცხოვნებით. სახეობათა მრავალფეროვნების ზრდის ზოგადი ტენდენცია შეიმჩნევა ჩრდილოეთ განედებიდან სამხრეთის მიმართულებით.

მთიან ქვეყნებში სიმაღლის მატებასთან ერთად ცენოზის სახეობრივი შემადგენლობა ღარიბდება. მაგალითად, თუ ყაზბეგის რაიონის სუბალპურ სარტყელში (1850-2500 მ ზ. დ.) სახეობათა რაოდენობა დაახლოებით 500-600-ია, სუბნივალურ სარტყელში (2900-366 მ ზ. დ.) მისი რიცხვი 80-90-ს არ აღემატება.

ცხადია, რომ სიმაღლის მატებით სახეობათა რაოდენობის ასეთი შემცირების მიზეზი ეკოლოგიური პირობების გაუარესებაა (კერნერი, 2008; ნახუცრიშვილი, 1989).

ცნობილია, რომ რაც უფრო ჰეტეროგენულია გარემო (სივრცისა და დროის მიხედვით), მით უფრო ადვილია ეკოლოგიურად განსხვავებული სახეობების ერთად დასახლება და ამით ბიოცენოზების სახეობრივი შემადგენლობის გამდიდრება. აღსანიშნავია, რომ მინისმთხრელების ცენოზებში ზემოქმედების შედეგად ბიოცენოზი ჰეტეროგენური ხდება. ასეთი პირობების შექმნა კი ინვესს მაღალი კონკურენციის მქონე მცენარეების რაოდენობის შემცირებას და იმ სახეობების გაბატონებას, რომელთაც არა აქვთ კონკურენციის უნარი (მაგალითად, ერთნლიანი მცენარეები). ამით ირღვევა ევოლუციის პროცესში შექმნილ სახეობათა თანაარსებობა. ცენოზში ზოგი სახეობა მუდამ ერთად არსებობს, ხშირად ერთნი სხვებს ხელშემწყობ პირობებს უქმნიან, ზოგჯერ კი ორი ან რამდენიმე სახეობა გამოიყენებს სხვადასხვა საკვებ რესურსებს, რაც გამორიცხავს ამ სახეობების ურთიერთუარყოფით ზემოქმედებას (ნახუცრიშვილი, გამცემლიძე, 1986).

1.7. ბიოცენოზის დინამიკა დროში

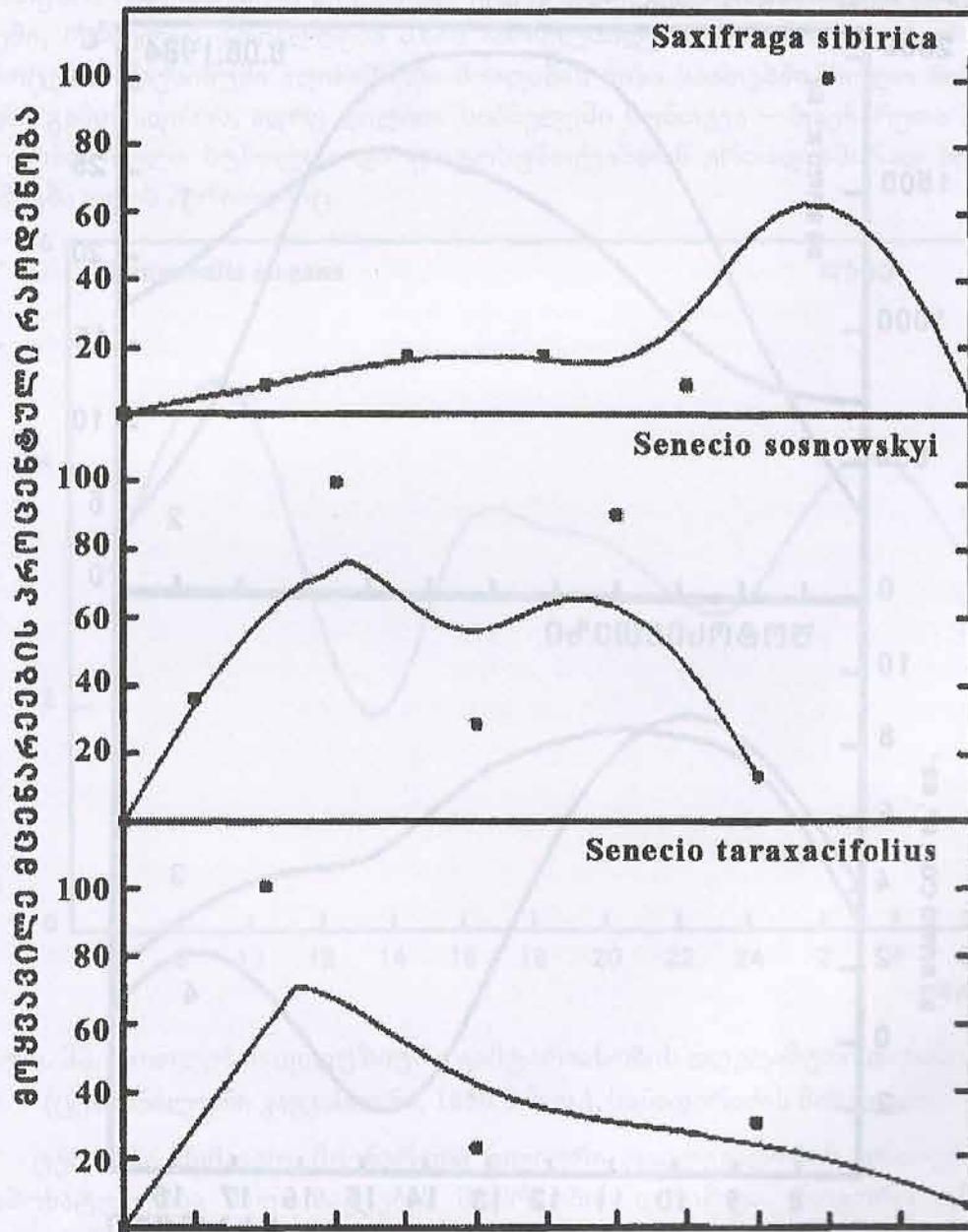
ბიოცენოზებისათვის დამახასიათებელია ცვალებადობა როგორც დღე-ღამის, ისე სეზონისა და წლების განმავლობაში.

1.7.1. ცენოზის დღელამური დინამიკა

ცენოზის დღელამური დინამიკა ბევრად არის დამოკიდებული სინათლის ინტენსივობაზე, ტემპერატურაზე, ჰაერის ტენიანობაზე, ქარის მიმართულებაზე და მის სისწრაფეზე. დღე-ღამის განმავლობაში, პირველ რიგში, მკვეთრად იცვლება ცენოზის ძირითადი კომპონენტების – ცხოველებისა და მცენარეების სასიცოცხლო ფუნქციები. მაგალითად, მცენარეებში იცვლება ფოტოსინთეზი, ტრანსპირაცია, ბაგეების გახსნის ხარისხი, მინერალური კვება, აქროლადი ნივთიერებების გამოყოფა, ყვავილობის რიტმი და სხვ. ბუნებრივია, რომ ცალკეული ორგანიზმებისათვის სასიცოცხლო პროცესების ცვალებადობასთან ერთად იცვლება მთელი ცენოზის ფუნქციური პროცესებიც, კერძოდ, ევაპოტრანსპირაცია, გაზთა ცვლა, სუნთქვა და სხვ. (ლარხერი, 2006; კერნერი, 2008).

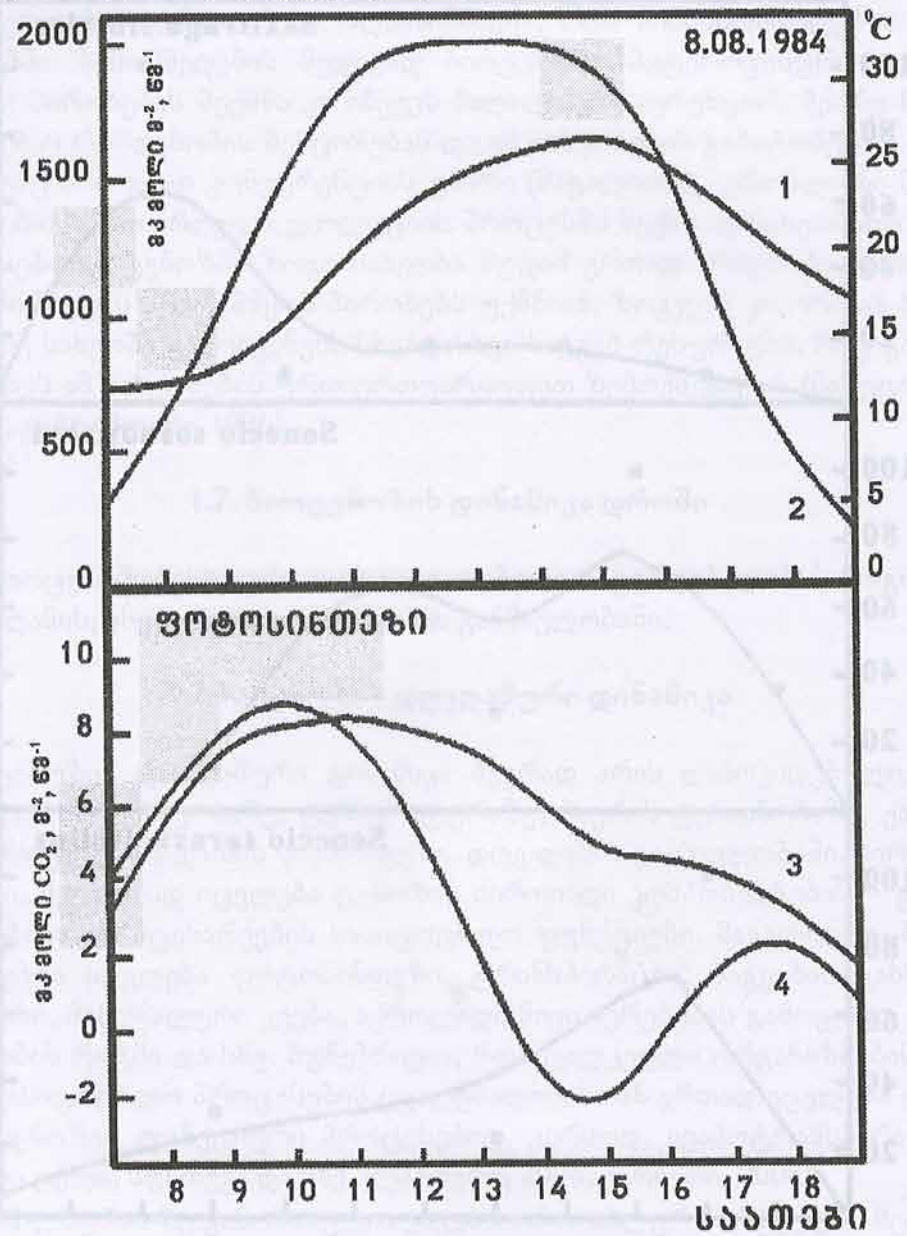
31-ე სურათზე გამოსახულია კავკასიონის აპლურ სარტყელში მცენარეთა ყვავილობის დღიური დინამიკა. როგორც ვხედავთ, სამივე სახეობას ყვავილობის განსხვავებული დღიური რიტმი ახასიათებს: ციმბირულ ფხიჭას (*Saxifraga sibirica*) აყვავების მაქსიმუმი (ყველაზე დიდი რაოდენო-

ბით ყვავილების გაშლა) საღამოს საათებში აღინიშნება, სოსნოვსკის თავყვითელა (*Senecio sosnowskyi*) თითქმის მთელი დღის განმავლობაში აქტიურად ყვავილობს (თუ მხედველობაში არ მივიღებთ შუადღის მცირე დეპრესიას); იმავე თავყვითელას მეორე სახეობის (*S. taraxacifolius*) ყვავილობის მაქსიმუმი კი დილის საათებში აღინიშნება.



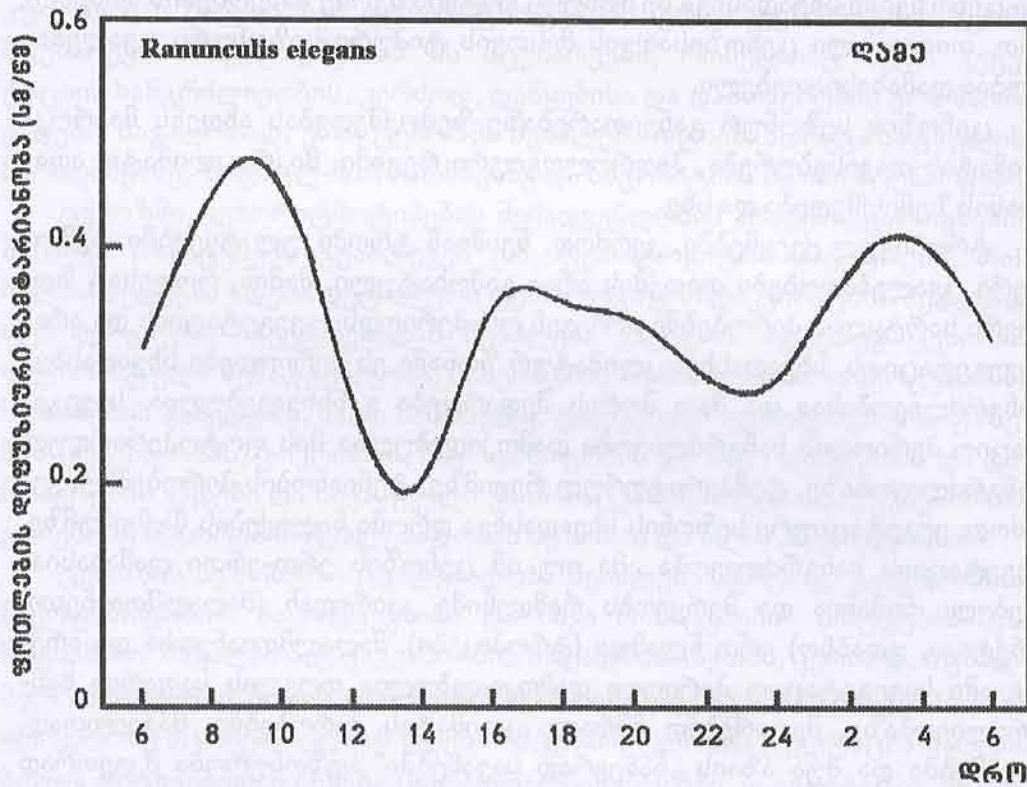
სურ. 31. ყვავილების გაშლის დღიური რიტმი (3000 მ ზ. დ.) მყინვარწვერის მახლობლად, უდენტის, ნახუცრიშვილის მიხედვით

მაღალმთის მცენარეთა ფოტოსინთეზის დღიური დინამიკისათვის დამახასიათებელია მისი მაჩვენებლის მკვეთრი ცვალებადობა. დილით, როდესაც დაბალია განათება (კერძოდ, ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია) და ჰაერის ტემპერატურა, ხოლო ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა – მაღალი, ნახშირორჟანგის შთანთქმის ინტენსივობა ძალიან დაბალია, ან თითქმის მთლიანად შეწყვეტილია (სურ. 32).



სურ. 32. სამყურას ფოტოსინთეზისა და სუნთქვის დღიური დინამიკა საძოვარზე (3) და ნაკრძალ მდელოზე (4), ტემპერატურასა (1) და მზის რადიაციასთან (2) კავშირში, ი. აბდალაძის მიხედვით

გარკვეული დროის შემდეგ ასიმილაციის პროცესი საგრძნობლად მატულობს და შუადღის საათებში (11-12 სთ.) მაქსიმუმს აღწევს. ხშირად შუადღის საათებში, ძლიერი მზის რადიაციისა და მაღალი ტემპერატურის შემთხვევაში, ფოტოსინთეზი ძლიერ ითრგუნება და ნახშირორჟანგის შთანთქმას აჭარბებს ხოლმე მისი გამოყოფა. საღამოს საათებში ფოტოსინთეზის ინტენსივობა მკვეთრად ეცემა და იწყება ე.წ. სუნთქვა სიბნელეში, რომელიც გრძელდება მზის ამოსვლამდე. აღსანიშნავია, რომ ამ პროცესის მაქსიმუმი აღინიშნება შუალამის წინა საათებში, ხოლო მინიმუმი განთიადისას, ადრე დილით. სიბნელეში სუნთქვა – მცენარეთა მიტოქონდრიული სუნთქვაა და ფოტოსუნთქვასთან ერთად ხშირად აღინიშნება დღის პერიოდშიც.



სურ. 33. ფოთლების დიფუზიური გამტარიანობის დღელამური დინამიკა (ცენტრალური კავკასიონი, 1850 მ ზ.დ.), სანადირაძის მიხედვით

ცენოზში შემავალ მცენარეთა დღიური ცვალებადობის ერთ-ერთი გამოხატულებაა მათი ბაგეების მოძრაობის დინამიკა. როგორც ცნობილია, ბაგეები არეგულირებენ წყლის რეჟიმს და გაზთა ცვლას მცენარეებში. კავკასიონის მაღალმთიანეთის პირობებში დილისა და საღამოს საათებში ბეგეები თითქმის ყოველთვის დახურული ან ოდნავ ღიაა.

დაახლოებით 9-11 საათისათვის ბაგეები იღება. შუადღისას, თუ მზის რადიაცია ძლიერია, ჰაერის ტემპერატურა მაღალი, ხოლო ჰაერის ფარდობითი ტენიანობა დაბალია, ბაგეები კვლავ იხურება. ამით მცენარე არეგულირებს წყლის და გაზთა ცვლის ბალანსს. აღსანიშნავია, რომ ამავდროულად მალაქმთიანეთის მცენარეებს ღამის საათებში ბაგეები ძალიან ხშირად ღია აქვთ (სურ. 33).

1.7.2. ცენოზის სეზონური დინამიკა. ფენორიტმოტიპები

ფიტოცენოზების სეზონური დინამიკა გამოწვეულია წლის განმავლობაში მცენარეთა და ცხოველთა საარსებო პირობების ცვალებადობით და ცენოზებში სხვადასხვა სეზონური რიტმის მქონე სახეობების არსებობით. თითოეული ცენოზისათვის მისთვის ტიპური სეზონური ცვალებადობაა დამახასიათებელი.

ცენოზის სეზონურ განვითარებაზე ზემოქმედებას ახდენს მაკროკლიმატის თავისებურება, ჰიდროლოგიური რეჟიმი, მიკროკლიმატი, ადამიანის ზემოქმედება და სხვ.

ტროპიკულ ქვეყნებში, კერძოდ, წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, სეზონური ცვალებადობები თითქმის არაა გამოხატული, მაშინ, როდესაც ზომიერი სარტყლის პირობებში არჩევენ ორ პერიოდს – ვეგეტაციის და არასავეგეტაციოს. სხვადასხვა კლიმატურ ზონაში ეს პერიოდები სხვადასხვა ხანგრძლივობისაა და მათ შორის შეფარდება განსხვავებულია. სავეგეტაციო პერიოდის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია მის ფოტოპერიოდულ ხანგრძლივობაზე, ტემპერატურულ რეჟიმზე, ტენიანობის პირობებზე, კერძოდ, ვეგეტაციური სეზონის სხვადასხვა დროში ნალექების მაქსიმუმზე. ვეგეტაციის ხანგრძლივობა ამა თუ იმ ცენოზის ერთ-ერთი დამახასიათებელი ნიშანია და მერყეობს რამდენიმე კვირიდან (მაღალმთიანეთი, არქტიკა, უდაბნო) ერთ წლამდე (ტროპიკები). მაღალმთიანეთსა და არქტიკაში სავეგეტაციო პერიოდი დამოკიდებულია თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე. შედარებით მშრალი კლიმატის პირობებში, მაგალითად, სავანებში და შუა აზიის „ნახევრად სავანებში“ სეზონურობა მკვეთრად ვლინდება გვალვების დადგომასთან დაკავშირებით. მაგალითად, გაზაფხულზე იქ ვითარდება მოკლე ვეგეტაციის მქონე მრავალწლიანი სახეობისაგან (ეფემეროიდები) შექმნილი მჭიდრო მცენარეული საფარი. გვალვის დადგომისთანავე კი ეს მცენარეები გადადიან სვენების მდგომარეობაში, ხოლო ვეგეტაციას განაგრძობენ გვალვა- და სიცხეგამძლე სახეობები.

აღმოსავლეთ საქართველოში (შიდა და ქვემო ქართლის ვაკე, ივრის ზეგანი) სტეპური და ნახევარუდაბნოს მცენარეულობის სახეობათა უმრავლესობა ძლიერი სიმშრალის და მაღალი ტემპერატურის პირობებში (ივლისი-აგვისტო) სვენების პერიოდში გადადის.

თუ რა გავლენას ახდენს მიკროკლიმატი ცენოზის სეზონურ დინამიკაზე, შეიძლება დავრწმუნდეთ ფოთოლცვენია ტყის მაგალითზე. გაზაფხულზე, როდესაც ტყე ჯერ კიდევ არ არის შეფოთილი და სინათლის სხივები კარგად აღწევენ ნიადაგამდე, აქ კარგად ვითარდებიან ადრე გაზაფხულის მცენარეები (ფურისულა, ფრინტა, ცისთვალა და სხვ). ისინი განვითარების ციკლს უკვე ტყის შეფოთვლისთანავე ამთავრებენ, ე.ი. მაშინ, როდესაც წყდება ამ მცენარეებამდე სინათლის მიღწევა. შეფოთილი ტყის პირობებში მათ ადგილს უკვე ჩრდილის ამტანი მცენარეები (გვიმრები, ორფერი და სხვ.) იკავებენ.

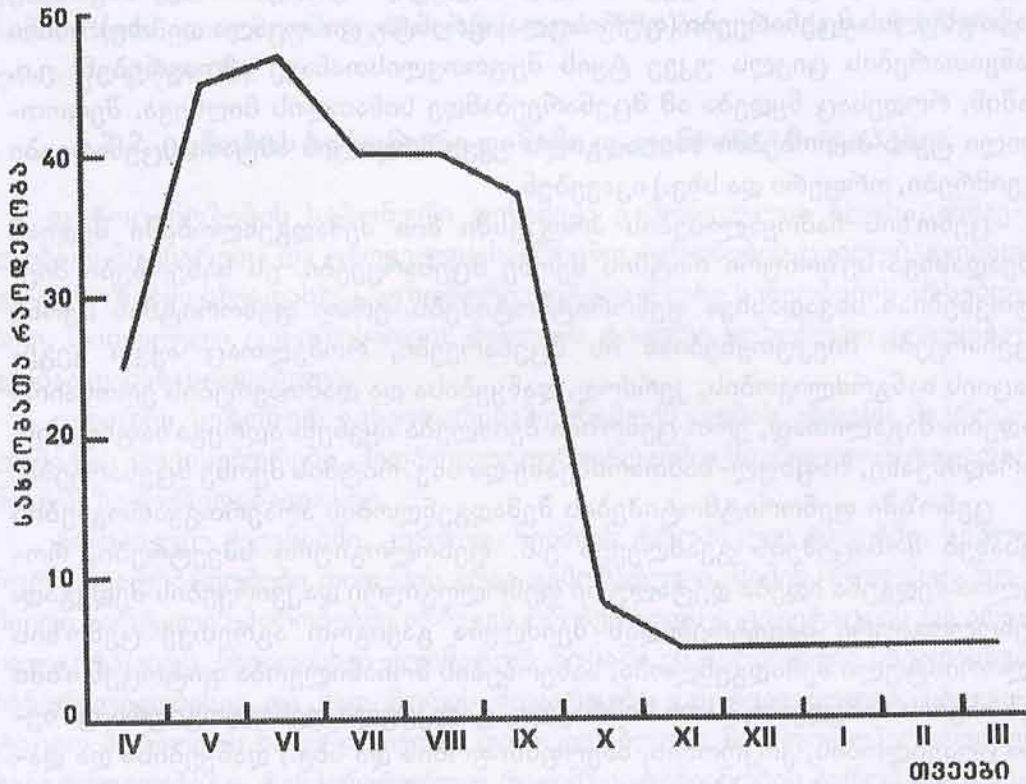
ცენოზის ჩამოყალიბების პროცესში მის შემადგენლობაში შედიან სხვადასხვა სეზონური რიტმის მქონე მცენარეები. ეს სახეობები მიეკუთვნებიან სხვადასხვა ფენორიტმოტიპებს. ერთი ფენორიტმის მქონე მცენარეებს მიეკუთვნებიან ის მცენარეები, რომელთაც აქვთ ვეგეტაციის ხანგრძლივობის, კერძოდ, დაწყებისა და დამთავრების ერთნაირი ვადები. მაგალითად, ერთ ცენოზში შეიძლება იყვნენ: ადრეგაზაფხულის, მარადმწვანე, ზაფხულ-ზამთარმწვანე და სხვ. რიტმის მქონე მცენარეები.

ცენოზში ფენორიტმოტიპების შემადგენლობის არაერთგვაროვნების შესახებ მონაცემებს გვაძლევს ე.წ. ფენოლოგიური სპექტრები, რომელთა შედგენა ხდება დეტალური ფენოლოგიური დაკვირვების შედეგად. ფენოლოგიური სპექტრებიდან შეიძლება გავიგოთ აგრეთვე ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა, სახეობების მონაწილეობა ფიტოცენოზში სეზონების მიხედვით, მათი სიმრავლე, ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების (ყვავილობის, კოკრობის, ნაყოფმწიფობის და სხვ.) დაწყებისა და დამთავრების ვადები და სხვა. ყველა ეს მონაცემი შეიძლება დავუკავშიროთ გარემო ფაქტორების ცვალებადობას სეზონის და წლის განმავლობაში.

ცენოზის სეზონური ცვალებადობა შეიძლება აგრეთვე ყვავილობის, ნაყოფმწიფობის, ნაყოფცვენისა და სხვა მონაცემების მრუდებით გამოვსახოთ. მაგალითად, კავკასიონის მაღალმთიანეთში, კერძოდ, სუბალპურ სარტყელში ზღვის დონიდან 2000 მ სიმაღლეზე სამხრეთ ექსპოზიის ფერდობზე მცირეთოვლიან წლებში მცენარეულობის ვეგეტაცია მარტის ბოლო რიცხვებიდან იწყება (ჭარბთოვლიან წლებში კი ვეგეტაცია 20, ხოლო ზოგჯერ 30 დღითაც იგვიანებს). ვეგეტაციაში მყოფი სახეობების მაქსიმუმი უკვე მაისსა და ივნისში აღინიშნება; ვეგეტაციაში მყოფი მცენარეების რიცხვის მკვეთრი დაცემა კი – ოქტომბრის დასაწყისში (სურ. 34).

ცენოზის სეზონური დინამიკის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მაჩვენებელია მცენარეთა ყვავილობის ფაზის ცვალებადობა წლის განმავლობაში. მაღალმთიანეთის იმავე პირობებში, რომელიც ზემოთ იყო განხილული, მოყვავილე სახეობები უკვე აპრილის დასაწყისში გვხვდება. მათი რიცხვი გაზაფხულიდან ზაფხულისაკენ ინტენსიურად იზრდება და ივ-

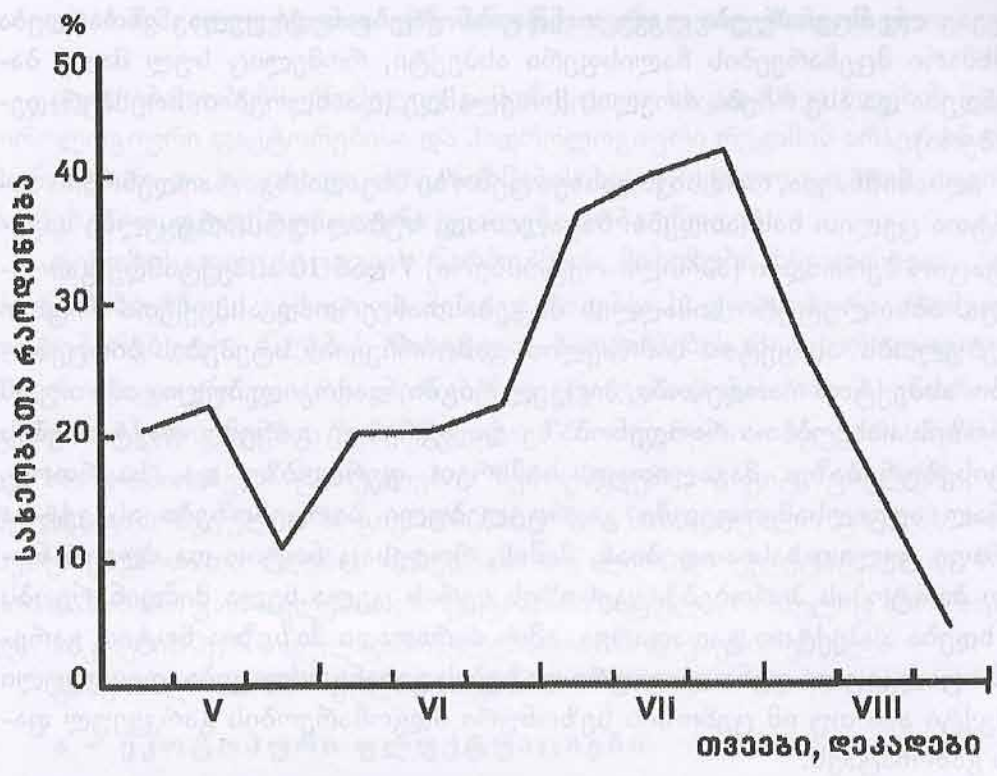
ლისის ბოლო დეკადისათვის მაქსიმუმს აღწევს. შემდეგ კი მრუდი საკმაოდ მკვეთრად ეცემა და სექტემბრის შუა რიცხვებში თითო-ორიოლა მცენარე თუ ყვავილობს (სურ. 35).



სურ. 34. მცენარეულობის განვითარების სეზონური დინამიკა სუბალპურ მდელოზე (ცენტრალური კავკასიონი, სამხრეთი ფერდობი)

როგორც აღინიშნა, ზღვის დონიდან სიმაღლის მატებასთან ერთად კლიმატური პირობები თანდათან მკაცრდება, რაც ბუნებრივია მოქმედებს ცენოზების სეზონურ დინამიკაზე. მაგალითად, ზღვის დონიდან 2900-3000 მ-ზე (ზედა ალპურ სარტყელში) ვეგეტაცია იწყება მხოლოდ ივნისის მეორე ნახევრიდან და მცენარეები ყველა ფაზას გადიან ძალიან შემჭიდროებულ ვადებში, მაგრამ, სუბალპური სარტყლისაგან განსხვავებით, სექტემბერში აქ ჯერ კიდევ ვხვდებით მოყვავილე მცენარეებს.

ცენოზების სეზონური ცვალებადობა განსაკუთრებით კარგად გამოიხატება მათი მცენარეული საფარის საერთო იერის ანუ ასპექტთა ცვლით. აღსანიშნავია, რომ ყოველი თანასაზოგადოება, როგორი მცირე ზომისაც არ უნდა იყოს ის, მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელ ასპექტთა ცვლის თავისებურებებით გამოირჩევა.



სურ. 35. მცენარეთა ყვავილობის სეზონური დინამიკა
 ისლიან-მარცვლოვან მდელოზე (ცენტრალური კავკასიონი)

ასპექტები უნდა გამოიყოს ცენოზის ყველა იმ ნიშან-თვისებათა გათვალისწინებით, რომელიც ამ ცენოზისათვის დროის ამა თუ იმ მონაკვეთშია დამახასიათებელი. მაგალითად, კავკასიონის სუბალპურ მდელოებს ადრე გაზაფხულზე (აპრილის დასაწყისი) აქვს გასულ წელს დაგროვებული მკვდარი მცენარეული მასის – ჩალისფერი და ახლად განვითარებული მცენარეების მკრთალი მწვანე ელფერი. გარკვეული დროის შემდეგ ასპექტი იცვლება: ჩალისფერი მცირდება და ბატონდება მწვანე, რაშიც ჩანინკლულია ვარდისფრად მოყვავილე ფურისულა, ყვითელყვავილიანი ბაია და მარწყვბალახა. ზაფხულის პირას ცენოზის იერი კიდევ უფრო მკეთრად იცვლება. თითქმის მთლიანად ქრება გამხმარი მცენარეების ფერი და უკვე კარგად განვითარებულ მწვანე ბალახნარის ფონზე სხვადასხვაფერად მოყვავილე მცენარეები ბატონობენ.

მთელი ზაფხულის განმავლობაში, დაახლოებით ყოველი 10-15 დღის ინტერვალით, ჩნდებიან სხვადასხვა სახეობის მცენარეები, რომლებიც თავიანთი ყვავილებისა და სხვა ორგანოების (ღეროების, ნაყოფების) ნაირგვარი ფერებით ცვლიან ცენოზის არსებულ იერს. შემოდგომისაკენ

მოყვავილე მცენარეები უკვე თანდათან ქრებიან და კვლავ ვითარდება გამხმარი მცენარეების ჩალისფერი ასპექტი, რომელიც სულ მალე ბატონდება და ასე რჩება თოვლის მოსვლამდე (დაახლოებით ნოემბერ-დეკემბერი).

აღსანიშნავია, რომ სხვადასხვა ცენოზი სხვადასხვა რაოდენობის ასპექტთა ცვლით ხასიათდება. მაგალითად, სუბალპურ სარტყელში სავეგეტაციო პერიოდში (აპრილი-ოქტომბერი) 7-დან 10 ასპექტამდე გამოიყოფა. აბსოლუტური სიმაღლის მატებასთან ერთად ასპექტთა რიცხვი კლებულობს. ასპექტთა სიმრავლით გამოირჩევიან სტეპების ბიოცენოზები. ასპექტთა რაოდენობა, პირველ რიგში, დამოკიდებულია ამა თუ იმ ცენოზის სახეობათა რაოდენობაზე და აგრეთვე გარემო ფაქტორების თავისებურებაზე. მაგალითად, სამხრეთ ფერდობზე და, საერთოდ, მშრალ ადგილსამყოფელში გავრცელებული ბიოცენოზები ასპექტთა სწრაფი ცვლით ხასიათდებიან, მაშინ, როდესაც ნოტიო და ძლიერ ნოტიო ბიოტოპის პირობებში ცენოზის იერის ცვლა ნელა მიმდინარეობს და ხდება ასპექტთა გადაფარვა. ამის ძირითადი მიზეზია ნოტიო გარემოში ცალკეული ფენოლოგიური ფაზების გახანგრძლივება. თითოეული ასპექტი ამა თუ იმ ცენოზის სეზონური მდგომარეობის გარკვეულ ფაზას გამოხატავს.

ამა თუ იმ ცენოზის ფლორისტული შემადგენლობა სეზონის განმავლობაში მკვეთრად არ იცვლება და ძირითადად სეზონური ვეგეტაციის მქონე (გაზაფხულის, ზაფხულის, შემოდგომის) მცენარეების ამოვარდნასთანაა დაკავშირებული. სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში განსაკუთრებით ცვალებადობს სახეობათა ინდივიდების რიცხვი, ვინაიდან, როგორც ცნობილია, წლის და სავეგეტაციო პერიოდის განმავლობაში ინდივიდები არათანაბრად ვითარდებიან და ასევე არათანაბრად იღუპებიან. გარდა ამისა, წლის განმავლობაში ბევრი ინდივიდი ერთი ასაკობრივი მდგომარეობიდან მეორეში გადადის. ინდივიდების რიცხოვნობის ცვალებადობა ყველაზე კარგად არის გამოხატული იმ მცენარეებში რომლებიც თესლით მრავლდებიან. ასეთი მცენარეების თესლის ნაწილი ნიადაგში მოხვედრისას აღმოცენდება, ზოგიერთ მათგანს ცხოველები ჭამს, ბევრი კარგავს აღმოცენების უნარს, ხოლო ზოგიერთი სახეობის თესლი ინახება ნიადაგში. მცენარეთა აღმონაცენი მასობრივად წარმოიქმნება სავეგეტაციო სეზონის გარკვეულ დროს, კერძოდ, უშუალოდ თესლის ცვენის შემდეგ და მეორე სავეგეტაციო პერიოდის დასაწყისში. როგორც წესი, აღმონაცენის უმეტესობა უკვე მისი წარმონაქმნის წელსვე იღუპება და ამიტომ მათი რიცხოვნობა სავეგეტაციო სეზონის განმავლობაში ძლიერ მერყეობს.

1.7.3. ფლუქტუაციური ანუ წლიური ცვალებადობები

ცვალებადობებს, რომელიც გამონვეულია სხვადასხვა წლების მეტეოროლოგიური ფაქტორებისა და ჰიდროლოგიური რეჟიმის არაერთნაირი პირობებით და ცოცხალი ორგანიზმების სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებით, **ფლუქტუაციური ცვალებადობა** ეწოდება.

ცენოზის ფლუქტუაციის წარმოქმნის მიზეზები სხვადასხვაა, კერძოდ, რაბოტნოვი გამოყოფს შემდეგ ტიპებს: 1. ეკოტოპური, რომელიც დაკავშირებულია წლების მიხედვით ბიოტოპების მეტეოროლოგიური, ჰიდროლოგიური და სხვა პირობების ცვალებადობასთან; 2. ანთროპოგენური – ცხოველების ზემოქმედება; 3. ზოოგენური – მცენარისმჭამელი და სოროსმთხრელი ცხოველების ზემოქმედება; 4. ფიტოციკლური, რომელიც გამონვეულია ზოგიერთი სახეობის სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებით და წლების მიხედვით თესლით და ვეგეტატიურად მათი არათანაბარი გამრავლებით; 5. ფიტოპარაზიტული, რომელიც პარაზიტული სოკოების პერიოდულ გამრავლებასთანაა დაკავშირებული.

განვიხილოთ თითოეული მათგანი.

ა – ეკოტოპური ფლუქტუაციები

ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ მაღალმთიანეთში, ამა თუ იმ წელს, ვეგეტაციის დაწყება დამოკიდებულია თოვლის საფარის ხანგრძლივობაზე. არის წლები, როდესაც თოვლი ადრე დნება და მცენარეთა ვეგეტაცია ციკლის დასრულებასთან ერთად იწყება. მაგრამ არის ისეთი წლებიც, როდესაც თოვლის საფარი დიდხანს რჩება და მცენარეების გამოღვიძება ზოგჯერ ერთი თვითაც კი იგვიანებს. გარდა ამისა, მცენარეთა და ცხოველთა გამოზამთრებაზე მოქმედებს ძლიერი ყინვები, ზამთარში უეცარი დათბობა, ნიადაგზე ყინულის „ქერქის“ გაჩენა და სხვა.

ძალიან დიდ ცვლილებებს იწვევს ადრე გაზაფხულზე მდინარისპირა მდელოების წყლით გადაფარვის ხასიათი სხვადასხვა წლების, დროის ხანგრძლივობისა და ფართობის ოდენობის მიხედვით.

მეტეოროლოგიური და ჰიდრობიოლოგიური პირობების სხვაობა ცალკეულ წლებში უშუალო და არაპირდაპირ გავლენას ახდენს ბიოცენოზში არსებულ ცხოველებზე. წლების მიხედვით ცვალებადობს მცენარეთა დაავადებები სოკოვანი და ბაქტერიული პარაზიტებით. ყოველივე ეს კი მოქმედებს ცენოზების პროდუქტიულობაზე, ხოლო ბევრ შემთხვევაში მათი კომპონენტების შეფარდებაზეც.

ეკოტოპური ფლუქტუაციების გამოხატულება დამოკიდებულია ცალკეული რეგიონის კლიმატის თავისებურებაზე და ცენოზის ადგილმდებარეობაზე. მაგალითად, ძლიერი კონტინენტური კლიმატის რეგიონებში

ფლუქტუაციები უფრო ძლიერ ვლინდება, ვიდრე ნოტიო (ოკეანური) კლიმატის რაიონებში.

ბ - ფიტოციკლური ფლუქტუაციები

ძირითადად ვლინდება ბალახოვან მცენარეებში, კერძოდ, მათი სასიცოცხლო ციკლის თავისებურებებში, არაყოველწილურ თესლცვენასა და აღმონაცენების გახარებაში.

შედარებით კარგად არის შესწავლილი მდელოს ცენოზებში სამყურას ორი სახეობის (მდელოს სამყურა და ვარდისფერი სამყურა) მონაწილეობის ციკლურობა. ეს სახეობები გვხვდება მდელოს ბევრ ცენოზში, მაგრამ მათი აქ მონაწილეობა უმნიშვნელოა. ზოგიერთ, მათთვის ხელსაყრელ წელს სამყურები ძალიან კარგად ვითარდებიან და სჭარბობენ სხვა მცენარეებს. მათი ასეთი ძლიერი განვითარება მთავრდება ან იმავე წლის ბოლოს, ან მომავალ წელს. ასეთი მასობრივი განვითარების შემდეგ სამყურების მხოლოდ მცირე რაოდენობა რჩება და ისიც საკმაოდ დაკნინებული, მაგრამ ნიადაგში ჩაიბნევა თესლის დიდი ნაწილი, რომელიც ე.წ. „სამყურას წელს“ კვლავ დიდ მოსავალს იძლევა. „სამყურას წლის“ დადგომა დამოკიდებულია ამ მცენარის კონკურენციის უნარზე სხვა მცენარეებთან, განსაკუთრებით მარცვლოვნებთან. ყოველივე ეს კი არაპირდაპირაა დაკავშირებული ცალკეული წლის ჰიდროთერმულ რეჟიმთან. „სამყურას წლის“ ხელოვნური გამოწვევა შესაძლებელია კალიუმის, ფოსფორისა და კალიუმფოსფორიანი სასუქების შეტანით, რადგან მარცვლოვნები კონკურენციას სწორედ ამ ნივთიერებების შეთვისებაში უწევენ სამყურას.

გ - ზოოგენური ფლუქტუაციები

განსაკუთრებით მკვეთრად არის გამოხატული იმ წლებში, როდესაც ბიოცენოზში დიდი რაოდენობით მრავლდებიან მინისმთხრელი ცხოველები და ფიტოფაგები. ამ დროს ცენოზები ირღვევა, ხოლო ამ ორგანიზმთა პოპულაციების შემცირების პერიოდში მიმდინარეობს ბიოცენოზების თანდათან აღდგენა.

დ - ფიტოპარაზიტული ფლუქტუაციები

შეიძლება გამოწვეული იყოს პარაზიტული კონსორტების, განსაკუთრებით კი პარაზიტული სოკოების (მაგალითად, ჟანგის) მასობრივი გამრავლებით. ეს სოკოები აავადებენ ტყის ცენოზის მცენარეებს, რითაც ზეგავლენას ახდენენ სახეობათაშორის კონკურენციაზე და ცვლიან მათ რაოდენობრივ შეფარდებას. ზოგ შემთხვევაში ამის შედეგად მიმდინარეობს ცენოზში პროდუქტიულობის შემცირება. ფიტოპარაზიტული ფლუქტუაციები მკვეთრადაა დაკავშირებული წლების მიხედვით მეტეოროლოგიური და ჰიდროლოგიური პირობების ცვალებადობაზე.

ე - ანთროპოგენური ფლუქტუაციები

ანთროპოგენური ფლუქტუაციები იმ შემთხვევაში ვლინდება, თუ ცენოზზე ადამიანის ზეგავლენის ფორმა და ინტენსიურობა წლების მიხედვით იცვლება. ხშირად ფლუქტუაციები გამოწვეულია საკვები სავარგულების სახის შეცვლით, მაგალითად, სათიბების ნაცვლად მდელოების საძოვრად გამოყენება, საკვები სავარგულების მორწყვა, მდელოებში სასუქების შეტანა. ყოველივე ეს იწვევს ამ ცენოზების შემადგენელი მცენარეული, ცხოველური და მიკროორგანიზმების კომპონენტების სტრუქტურული და ფუნქციური მაჩვენებლების შეცვლას. რომელიმე ამ ღონისძიების შეწყვეტას მოჰყვება პირვანდელი ცენოზის სწრაფი აღდგენა.

ფლუქტუაციები ბუნებაში სხვადასხვაგვარადაა გამოხატული. ამის მიხედვით არჩევენ რამდენიმე ტიპს: *ფარულს, ოსცილაციურს და დიგრესიულ-დემუტაციურს.*

ფარული ფლუქტუაციის შემთხვევაში ცენოზის კომპონენტები წლების მიხედვით რაოდენობრივად თითქმის არ იცვლება, ან იცვლება ისე უმნიშვნელოდ, რომ მათი გამოვლენა მხოლოდ სპეციალური ზუსტი გამოკვლევის შედეგადაა შესაძლებელი.

ოსცილაციური ფლუქტუაციების შემთხვევაში ბალახოვანი ცენოზის დომინანტი სახეობები იცვლებიან იმის მიხედვით, თუ ეკოლოგიური თვალსაზრისით როგორი წელი დგება. მაგალითად, ნოტიო წელს ბატონობენ ამ პირობებთან შეგუებული სახეობები, ხოლო მცირენალექიან წელს სიმშრალის მოყვარული სახეობები.

დიგრესიულ-დემუტაციური, ისევე როგორც ოსცილაციური ფლუქტუაციები, ბალახოვანი თანასაზოგადოებებისათვისაა დამახასიათებელი. ის გამოიხატება ცენოზის ძლიერი დარღვევით (დიგრესიით) და შემდეგ მისი აღდგენით (დემუტაციით). დარღვევა შეიძლება მოხდეს ამ ცენოზისათვის დამახასიათებელი მეტეოროლოგიური და ჰიდროლოგიური პირობების მკვეთრი გადახრით საშუალოდან (ძლიერი ხანგრძლივი გვალვა, გაზაფხულზე წყლის ხანგრძლივი გაჩერება ნიადაგზე, მცირეთოვლიანი მკაცრი ზამთარი და სხვ.). ცენოზები ძლიერად ირღვევა მაშინ, როდესაც უარყოფითი გარემო პირობების ზემოქმედება მეორდება ზედიზედ რამდენიმე წლის განმავლობაში, რასაც მოჰყვება მათი კომპონენტების მასობრივი მოსპობა ან ძლიერი დათრგუნვა. დარღვეული ცენოზისათვის დამახასიათებელი ნორმალური პირობების დადგომის შემდეგ ის კვლავ უბრუნდება პირვანდელ სახეს.

დიგრესიულ-დემოტაციური ფლუქტუაციების მიზეზი შეიძლება იყოს აგრეთვე პარაზიტული ცხოველების, სოკოების, მიწისმთხრელი მღრღნელების გამრავლება და სხვ.

საქართველოს მაღალმთიანეთის მცენარეულობაში ეკოლოგიურმა გამოკვლევებმა ნათლად გვიჩვენა, რომ აქ ძირითადად ფარული ფლუქტუაციები აღინიშნება. კერძოდ, წლების მიხედვით უმნიშვნელოა მდელოების ბიოლოგიური მასის ცვალებადობა, არ არის მკვეთრი გადახრები ფენოლოგიურ (ყვავილობის, ნაყოფმსხმოიარობის, ნაყოფცვენის) ფაზებში, თუ მხედველობაში არ მივიღებთ ვეგეტაციის დაწყების ვადებს, დაკავშირებულს თოვლის დნობის პერიოდთან. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ეს მოვლენები ხდება მხოლოდ ვეგეტაციის დასაწყისში.

1.8. სუქცესიები

არც ერთი ბიოცენოზი არ არსებობს მუდმივად. ადრე თუ გვიან ის იცვლება, მაგრამ ვიდრე ერთი ცენოზი შეიცვლება მეორეთი, შესაძლებელია ის მოისპოს გარეგანი (ეკზოგენური) ფაქტორების, მათ შორის ადამიანის, ზემოქმედების შედეგად.

ცენოზების ცვლა ბიოცენოზების და, კერძოდ, ფიტოცენოზების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი თვისებაა და მას **სუქცესიებს** (ლათ. successio – მონაცვლეობა, მემკვიდრეობითობა) უწოდებენ.

სუქცესიები დაკავშირებულია ბიოცენოზების, როგორც ღია სისტემების, არსებობასთან. ცენოზების ცვლას განაპირობებს გარემო ფაქტორების ზემოქმედება. გარდა ამისა, მას ხელს უწყობს აგრეთვე ფიტოტროფებისა და მათი კონსორტიების უნარიც – თავიანთი ცხოველყოფილობით შეცვალონ ცენოზების ადგილსამყოფელი.

სუქცესიების მეცნიერული დასაბუთება და მათ შესახებ თეორიული საკითხების დამუშავება ეკუთვნის ამერიკელ მეცნიერებს კაულს და კლემენტსს.

არჩევნ სუქცესიების ორ ტიპს: პირველადს, როდესაც ცენოზი ყალიბდება ისეთ სუბსტრატებზე, სადაც ადრე მცენარეულობა არ არსებობდა და მეორეულს, როდესაც ცენოზი ყალიბდება იმ ადგილას, სადაც წარსულში მცენარეულობა არსებობდა და ამა თუ იმ მიზეზის გამო განადგურდა. მეორეული სუქცესიები ძირითადად ადამიანის ზემოქმედების შედეგად წარმოიქმნებიან და თანამედროვე პირობებში ძალიან დიდ ფართობებზე ვითარდებიან. პირველადი სუქცესიები კი დედამიწის შედარებით მცირე ფართობებზე წარმოიქმნებიან.

1.8.1. პირველადი სუქცესიები

პირველადი სუქცესიების დროს ბიოცენოზი ყალიბდება იქ, სადაც ისეთი სუბსტრატი არსებობს, რომელზედაც შესაძლებელია მცენარეების დასახლება. ასეთია, მაგალითად, კლდეები, ვულკანების ამოფრქვევის

შედეგად წარმოქმნილი მთის ქანები, ქვიშნარი დიუნები, დამშრალი ტბებისა და ზღვების გაშიშვლებული ფსკერი, მყინვარების უკან დახვევის შედეგად განთავისუფლებული ტერიტორიები, ეროზიის შედეგად შექმნილი გაშიშვლებები და სხვ.

პირველადი სუქცესიები მხოლოდ პირველადი ფიტოცენოზების წარმოქმნითა და შემდეგ მათი თანდათანობითი განვითარებით როდი მთავრდება, არამედ ხდება განსაზღვრული ტიპის ბიოცენოზების (ტიპების) ფორმირება. მასში გარემო ფაქტორების ზემოქმედების გარდა მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ გარემოს შემქმნელი ორგანიზმები, კერძოდ, ავტოტროფული მცენარეები და მათთან დაკავშირებული კონსორტიები (სოკოები, ცხოველები და სხვ.).

პირველად სუქცესიებში მიმდინარეობს შემდეგი პროცესები: სუბსტრატის წარმოქმნა, ორგანიზმთა მიგრაცია, მათი მიჩვევა (შეგუება) ადგილსამყოფელთან, ორგანიზმთა ურთიერთობის ჩამოყალიბება, მათ მიერ გარემოს შეცვლა, ცენოზების ცვლა.

პირველადი სუქცესიების შემთხვევაში ცენოზების წარმოქმნა იწყება ორგანიზმებით დაუსახლებელ სუბსტრატზე დიასპორის (მცენარის გასამრავლებელი ორგანოების: სპორის, თესლის, ნაყოფის, კვირტის, ფესურისა და სხვ.) მოხვედრით და ხელსაყრელი გარემო პირობების შემთხვევაში პიონერული მცენარეებისა და მათთან ერთად ჰეტეროტროფების (ცხოველებისა და სოკოების) დასახლებით. უმეტეს შემთხვევაში ახალ სუბსტრატებზე პირველად სახლდებიან ბაქტერიები, წყალმცენარეები, ლიქენები (ქარაგოზები), უფრო მოგვიანებით კი უმაღლესი მცენარეები და ცხოველები.

მცენარეთა მიგრაცია ხორციელდება ძირითადად ქარის და უფრო იშვიათად წყლის მეშვეობით.

ცარიელ სუბსტრატთან ორგანიზმთა მიჩვევა, შეგუება, საკმაოდ რთული პროცესია. ძალიან ხშირად ზოგიერთი მცენარის თესლი არ აღმოცენდება, ან თუ აღმოცენდა, შეიძლება ვერ შეეგუოს ეკოტოპს და ადრეულ ასაკშივე დაიღუპოს.

პირველადი სუქცესიის ადრეულ სტადიებზე, როდესაც მცენარეულობა ჯერ კიდევ შეკრული არ არის, არსებულ პირობებთან შეგუებისათვის მცენარეთა შორის კონკურენციულ ურთიერთობას არა აქვს არსებითი მნიშვნელობა. უფრო მოგვიანებით, როდესაც მცენარეულობის დაფარულობა მატულობს, მცენარეთა შორის ურთიერთობას სულ უფრო მეტი მნიშვნელობა ენიჭება იმ ახალგაზრდა ინდივიდების შეგუებისათვის, რომლებიც იქვე არიან აღმოცენებული, ან გარედან არიან თესლით შემოტანილი. ამით ცენოზში გადარჩევის მნიშვნელობა თანდათან იზრდება.

მცენარეულობის, ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების ჩამოყალიბებასთან ერთად მიმდინარეობს ნიადაგის ფორმირება. საბოლოოდ იქმნება ისეთი ცენოზი, რომლის ყველა კომპონენტი ერთმანეთთან და, ამავე დროს, ფიზიკურ გარემოსთან ჰომეოსტატიკურ (განონასწორებულ) მდგომარეობაში იმყოფება. ფორმირების ამ სტადიაში ბიოცენოზები სტაბილურობით ხასიათდებიან. ბიოცენოზის, კერძოდ კი, ფიტოცენოზის ასეთ მდგომარეობას კლემენტსმა **კლიმაქსური** უწოდა. სუქცესიის პროცესში მყარი ცენოზის ჩამოყალიბებამდე ერთმანეთს ცვლიან ე.წ სერიული ცენოზები; კლიმაქსური ცენოზები კი სუქცესიების დასკვნით ეტაპს წარმოადგენენ. თეორიულად კლიმაქსური ცენოზი თავის თავს თვითონ ინარჩუნებს განუსაზღვრელად დიდ ხნის მანძილზე.

სერიულებისაგან განსხვავებით, ასეთ ცენოზებში წლიური პროდუქცია და „იმპორტი“ (შემოტანილი ენერგია და ნივთიერება) განონასწორებულა წლიური მოხმარებითა და „ექსპორტით“ (გაცემული ენერგია და ნივთიერება).

ბიოცენოზის, კერძოდ, ფიტოცენოზის ჩამოყალიბებაში კლემენტსი განსაკუთრებით დიდ მნიშვნელობას ანიჭებდა კლიმატს და თვლიდა, რომ კლიმაქსური ცენოზები მდგრად ნონასწორობაში იმყოფებიან კლიმატთან.

კლიმატური კლიმაქსის გარდა არჩევენ *ტოპოგრაფიულ* (რელიეფთან დაკავშირებულ), *ედაფურ* (ნიადაგწარმოქმნელი ქანების თავისებურებებით გამოწვეულ), *ზოოგენურ* (ცხოველების ზემოქმედების შედეგად წარმოქმნილ), *პიროგენულ* (ცეცხლის ზემოქმედებით წარმოქმნილ), *ანთროპულ* (ადამიანის მიერ საძოვრად და სათიბად გამოყენებული ტერიტორიები) კლიმაქსებს.

1.8.2. მეორეული სუქცესიები

პირველადისაგან განსხვავებით, მეორეული სუქცესიები ვითარდება იქ, სადაც უკვე არსებობს ნიადაგი, მრავალრიცხოვანი მიკროორგანიზმები, სპორები და თესლი, მცენარეთა მიწისქვეშა ორგანოები, ცხოველები და სხვ. ამასთან დაკავშირებით, მეორეული სუქცესიები ვითარდება უფრო სწრაფად. იაპონელი მეცნიერის ტაგავას დაკვირვებებით, აღმოჩნდა, რომ სამხრეთ-დასავლეთ იაპონიაში მეორეული სუქცესიის დროს კლიმაქსური ცენოზის ჩამოყალიბებისათვის 5-7-ჯერ უფრო მცირე დროა საჭირო, ვიდრე პირველადისათვის. მეორეული სუქცესიების დროს თანასაზოგადოებების ცვლა მიდის საწყისი ბიოცენოზების აღდგენისაკენ, ანუ დემუტაციისაკენ. ზოგიერთ შემთხვევაში დემუტაცია ვერ ხორციელდება იმიტომ, რომ ძირეულადაა შეცვლილი ედაფოტოპი (მაგალითად, ეროზიის შედეგად ნიადაგის ჩამორეცხვა), ან იმიტომ, რომ ტერიტორიის ძალიან დიდ ფართობზე შეცვლილია მცენარეულობა, რო-

მელიც უნდა ყოფილიყო იმ დიასპორების გავრცელების წყარო, რომელთა მონაწილეობაც აუცილებელია კლიმაქსისაკენ მიმართულ სუქცესიებში.

1.8.3 სუქცესიების ტიპები

სუქცესიების კლასიფიკაციას მრავალი მკვლევარი შეეხო და ამასთან დაკავშირებით ბევრი ტერმინიც შეიქმნა. რუსი მეცნიერი სუკაჩოვი როგორც პირველადი, ისე მეორეული სუქცესიებისათვის გამოყოფს სინგენეზურ, ენდოეკოგენეზურ და ეკზოგენეზურ სუქცესიებს.

სინგენეზი პროცესია, რომელიც მიმდინარეობს მცენარეულობით ჯერ კიდევ დაუფარავ ან ადგილობრივი მცენარეულობის მოსპობის შემდეგ განთავისუფლებულ ადგილზე მცენარეების ან ცხოველების დასახლების დროს. რაბოტნოვი სინგენეზურ სუქცესიებს აკუთვნებს აგრეთვე იმ მოვლენას, როდესაც უკვე ჩამოყალიბებულ თანასაზოგადოებებში მცენარეთა და ცხოველთა ახალი სახეობები სახლდებიან.

უკანასკნელ პერიოდში ფართოდ გავრცელდა ადამიანის სამეურნეო საქმიანობასთან დაკავშირებული ცენოზების ცვლათა ფორმები. ამის მაგალითია გასული საუკუნის ბოლოს ავსტრალიაში ცოცხალი ღობეების შესაქმნელად ამერიკიდან ოპუნციის შეტანა. ავსტრალიის კლიმატი და ნიადაგი ამ მცენარისათვის აღმოჩნდა ხელსაყრელი, გარდა ამისა, ამ ქვეყნის ფაუნაში არ აღმოჩნდნენ ისეთი ადგილობრივი ცხოველები, რომლებიც ოპუნციას მოსპობდნენ. ყოველივე ამის შედეგად, ძალიან მოკლე ვადაში ოპუნცია უზარმაზარ ფართობზე გავრცელდა და ცენოზებში საგრძნობლად შეამცირა ადგილობრივი ფლორის წარმომადგენელთა რაოდენობა. ოპუნციის მოსასპობად ავსტრალიაში შეიტანეს პეპლის ერთ-ერთი სახეობა, რომელიც ოპუნციის აქტიური ბიოტროფული კონსორტია. ამით ოპუნციასთან ბრძოლის პრობლემა წარმატებით დამთავრდა.

საერთოდ, სინგენეზი ისეთ ცენოზებშია შესაძლებელი, სადაც არის თავისუფალი ეკოლოგიური ნიში ანუ იმ ორგანიზმის გაბატონებისათვის.

ა - აუტოგენური სუქცესიები

ამა თუ იმ ტერიტორიაზე დასახლებისას მცენარეები და ცხოველები მათ გარშემო არსებულ გარემოს ცვლიან. დასაწყისში ეს ცვლილებები ორგანიზმებისათვის სასარგებლო მიმართულებებით ვითარდება; მაგრამ დგება დრო, როდესაც ისინი საკუთარი გარემოს შეცვლის შედეგად აღმოჩნდებიან არახელსაყრელ პირობებში. ამის შედეგად კი ერთი ცენოზი იცვლება მეორეთი. ცვლილებების ამ სახეს აუტოგენური სუქცესია ეწოდება. მაგალითად, ტბაში არსებული მცენარეები ამცირებენ ლელვას, ამაგრებენ ტბის ძირს და ამით იცავენ თავს ფესვების გამორეცხვისაგან. მაგრამ დროთა განმავლობაში ისინი საკუთარი ორგანიზმი მასთან ისე

ავსებენ ტბას, რომ ილუპავენ თავს და მათ ადგილს უკვე ჭაობის მცენარეები იკავებენ. ამრიგად, ტბის მცენარეულობა იცვლება ჭაობის მცენარეულობით. აღინიშნება გარკვეული კანონზომიერება ნიადაგში აზოტისა და ორგანული ნივთიერების თანდათანობით დაგროვებასა და კარბონატებისა და pH-ის შემცირებას შორის, რაც დაკავშირებულია ორგანიზმების გარემოს წარმომქმნელ მოქმედებასთან და გარემო ფაქტორების (განსაკუთრებით, ატმოსფერული ნალექების) ზემოქმედებასთან. ატმოსფერული ნალექები, როგორც ცნობილია, ხელს უწყობს კარბონატების ჩარეცხვას ნიადაგში. საერთოდ, ჩარეცხვა და ნიადაგის ზედა ფენიდან ქვედაში ნივთიერებათა გადაადგილება განხილულ უნდა იქნეს როგორც ორგანიზმებისა და ატმოსფერული ფაქტორების ურთიერთქმედების შედეგი. ავტოგენური სუქცესიები არასოდეს მიმდინარეობს ალოგენური (ეკზოგენური) სუქცესიების გარეშე.

ბ – ალოგენური სუქცესიები

იმ შემთხვევაში, როდესაც გარემოს გარეგანი ძალები (მაგალითად, გრიგალი, ხანძარი) რეგულარულად ზემოქმედებენ ცენოზის ცვლაზე და აკონტროლებენ მას, სუქცესიას *ალოგენურს* ანუ *ეკზოგენურს* უწოდებენ. გარემოს ფაქტორების ზემოქმედებას შეუძლია შეცვალოს, შეაჩეროს ან უკან დაწიოს ცენოზის სუქცესიის პროცესი. მაგალითად, ტბის ევტროფიკაცია (საკვები ნივთიერებებით გამდიდრება) მიმდინარეობს მასში ბიოგენური ელემენტებისა და ნიადაგის გარედან შეტანის შედეგად. სუქცესიური თვალსაზრისით, ასეთი ბიოცენოზი იხევს უკან – უფრო „ახალგაზრდა“ (წარსული) მდგომარეობისაკენ. იმ შემთხვევაში კი, როდესაც თანასაზოგადოებაზე ალოგენური პროცესების გავლენა სჭარბობს აუტოგენურს, ისეთი ცენოზი, როგორიცაა, მაგალითად, მცირე ზომის ტბა ან ტბორი, კი არ სტაბილიზდება, არამედ, პირიქით, ილუპება (ივსება ორგანული ნივთიერებით და გადაიქცევა ჭაობად ან ხმელეთის თანასაზოგადოებად). ასეთი ბედი ელის ყველა იმ ხელოვნურ ტბას, რომლის ნაპირებიც ეროზიას მოუცავს. ამრიგად, ანთროპოგენური ევტროფიკაცია, რომელიც მკვეთრად აუარესებს წყლის ხარისხს, ხანმოკლეს ხდის მის არსებობას. ეს პროცესი შეიძლება უკან შევაბრუნოთ, თუ ძლიერ შევზღუდავთ წყალსაცავებში ბიოგენური ნივთიერებების შეტანას. ასე მოხდა სიეტლში (აშშ) ტბა *ვაშინგტონის* „გამოჯანმრთელება“ (ოდუმი, 1986): აქ 20 წლის განმავლობაში ბიოგენებით მდიდარი წყლები ტბას უერთდებოდა, ტბა სულ უფრო იმღვრეოდა და ხდებოდა წყალმცენარეთა ჭარბი „ყვავილობა“. საზოგადოების მოწოდებების შედეგად, ჩამდინარე წყლები ააცილეს ტბას, რის შედეგად ის სწრაფად დაუბრუნდა თავის პირვანდელ მდგომარეობას; გასუფთავდა და წყალმცენარეთა „ყვავილობაც“ შეწყდა.

ალოგენური სუქცესიები ვითარდება როგორც ბუნებრივი, ისე ანთროპოგენური ფაქტორების ზემოქმედების შედეგად. ისინი შეიძლება გაგრძელდეს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში და მოიცვას დიდი ტერიტორია, ასევე განვითარდეს ძალიან სწრაფად. გამოყოფენ: ანთროპოგენურ, კლიმატოგენურ, ედაფოგენურ და ზოოგენურ სუქცესიებს.

ადამიანის ზემოქმედება ცენოზზე უაღესად მძლავრი ფაქტორია, ის ინვესს სახეობრივი შემადგენლობის სტრუქტურისა და პროდუქტიულობის მკვეთრ შეცვლას. ხშირად ანთროპოგენური ზემოქმედება ერთ თანასაზოგადოებას ცვლის მეორეთი. მაგალითად, ტყის გაჩეხვით შესაძლებელია ერთი ფიტოცენოზი შეიცვალოს მეორეთი, ან მოხდეს განადგურებული ტყის აღდგენა. ეს პროცესი შემდეგნაირად შეიძლება წარმართოს: ტყის გაჩეხვის შემდეგ გადარჩებიან ცალკეული ხეები, ბუჩქები, ბალახები, ხავსისა და ლიქენების საფარი. უცვლელად რჩება ნიადაგის ორგანიზმების ადგილსამყოფელი; იცვლება მცენარეთა მინერალური კვების პირობები; ხდება ინტენსიური ნიტრიფიკაცია, რაც გამოწვეულია ტყის მკვდარი საფარის გახრწნის შედეგად ამონიუმის წარმოქმნით. მიკროელემენტებისა და ტყის საფარის შეცვლის შედეგად ბევრი ბალახოვანი მცენარე ძალიან ითრგუნება, ამასთან დაკავშირებით, იზრდება სხვა მცენარეების კონკურენციის უნარიანობა და მათი წილი ამ ცენოზში საკმაოდ მატულობს. გაჩეხილ ტყეში ხე-მცენარეების აღდგენა ვეგეტატიური გამრავლების გზით მიმდინარეობს.

წინვოვანი ტყეების განადგურების შემდეგ, პირველ წლებში, ჯერ ბალახოვანი მცენარეები ვითარდებიან, შემდეგ იწყებენ თანდათან შემოჭრას წვრილფოთოლა ხეები (არყი, იფანი), ხოლო შემდეგ – ნაძვი და ბოლოს აღდგება ნაძვნარი. ზოგ შემთხვევაში, თუ, ვთქვათ, ტერიტორიას სათიბად ან საძოვრად იყენებენ და ტყის აღდგენა არ მიმდინარეობს, მის ადგილზე მდელი ვითარდება.

ცენოზის ფორმირებაში ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ცეცხლს; ის მცენარეულობაზე მოქმედებს როგორც უშუალოდ, ისე არაპირდაპირ – გარემოს პირობების შეცვლის გზით. იქ, სადაც ხანძარი ხშირია, მცენარეებს გამოუმუშავდათ სპეციალური შეგუებითი თვისებები, რომლებიც განაპირობებენ მათ მდგრადობას ხანძრის მიმართ. მაგალითად, წარმოიქმნენ ისეთი სახეობები, რომელთაც თესლით გამრავლების უნარი აქვთ მხოლოდ მას შემდეგ, როდესაც ჩნდება ხანძრები. ხანძრების შემდეგ იქმნება ხელსაყრელი გარემო თესლების აღმოცენებისათვის და მათი აღმონაცენის გახარებისათვის. ეს პირობებია: განათების გაუმჯობესება, მინერალური ელემენტებით მომარაგება, ასაკოვან მცენარეებთან კონკურენციის ძლიერი შემცირება.

ცნობილია, რომ ფიჭვის განახლება დაკავშირებულია ხანძრებთან. ნაძვნარ-ფიჭვნარ ტყეში ხანძრების შედეგად განათება მატულობს, ბალახოვანი საფარი ისპობა, რაც ხელს უწყობს ფიჭვის აღმონაცენის სწრაფ განვითარებას (ფიჭვი სინათლის მოყვარული მცენარეა) და ნაძვის ამონაზარდის დათრგუნვას (ნაძვი ჩრდილის მოყვარული მცენარეა).

ხანძრების ზეგავლენით წარმოიშობა ცენოზის სუქცესიების შემდეგი ციკლი: კლიმაქსური ცენოზი → დემუტაციური (აღდგენილი) → ცემოზების სერია, რომელთათვისაც დამახასიათებელია ნამწვის მცენარეებით დასახლება → კლიმაქსური თანასაზოგადოება. ამ ციკლში მოხდება სახეობათა გადარჩევა, რომლებსაც უნარი აქვთ შექმნან დემუტაციური ცენოზები.

ალოგენური სუქცესიები ვითარდება აგრეთვე სოფლის მეურნეობის მიზნებისათვის ჭაობების, დაჭაობებული ტყეებისა და მდელოების ამოშრობის შედეგად. თანასაზოგადოებები შესაძლებელია სწრაფად შეიცვალოს მორწყვითაც. მაგალითად, ადამიანმა მორწყვით უდაბნო შესაძლებელია ოაზისად გადააქციოს. ზოგჯერ მორწყვას უარყოფითი შედეგებიც მოაქვს, მაგალითად, თუ სარწყავად გამოიყენება ისეთი წყალი, რომელშიც ჭარბადაა ადვილად ხსნადი მარილები ან ტოქსიკური ნივთიერებები. ხშირად არასწორი მორწყვა ამა თუ იმ ტერიტორიის დაჭაობებას ან დამლაშებას იწვევს. დამლაშება მარილებით მდიდარი გრუნტის წყლების ზედა ფენიდან წყლის გაძლიერებული აორთქლების შედეგად ხდება. ცენოზების ცვლა მიმდინარეობს როგორც წყლის უშუალო ზემოქმედების მიზეზით, ისე მათ კომპონენტებს შორის კონკურენციული ურთიერთობების შეცვლის გამო. მაგალითად, მორწყვისას ილუპებიან ადრე გაბატონებული სიმშრალის მოყვარული მცენარეები და მათ ადგილს ნოტიო ადგილსამყოფლის სახეობები იკავებენ. ძალიან ხშირად სარწყავ წყალს მოჰყვებიან და ბატონდებიან ამ ადგილისათვის უცხო მცენარეები.

ეგზოგენური სუქცესიების ერთ-ერთი გამომწვევი ფაქტორია ცხოველთა ძოვება. ამ მოვლენაზე შედარებით უფრო დეტალურად შევჩერდებით, ვინაიდან საქართველოს ტერიტორიის ძალიან დიდი ნაწილის მცენარეული საფარი სწორედ გადაჭარბებული ძოვების შედეგადაა შეცვლილი. ძოვება ხდება ყველა ცენოზში: უდაბნოში, სტეპში, ტყეში, მაღალმთიან მდელოზე და სხვა. ვიდრე ადამიანი გამოიყენებდა ამა თუ იმ ტერიტორიას, როგორც საკვებად ვარგის სავარგულს, აქ ბალახნარს ძოვდნენ გარეული ცხოველები, განსაკუთრებით ჩლიქოსნები. ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში ასეთ საძოვრებზე მცენარეებსა და ცხოველებს შორის ჩამოყალიბდა გარკვეული ურთიერთობა, მაგრამ, მიუხედავად ამისა, მაინც აღინიშნებოდა მცენარეულობის დარღვევები და, ამასთან დაკავშირებით, ფოტოცენოზების სუქცესიები. ძოვების შედეგად შეცვლილ ცენოზებს პასტორალური ფიტოცენოზები უწოდეს. გარდა იმისა, რომ ძოვებისას ცხოველი ჭამს ბალახნარს, ის ჩლიქებით ტკეპნის ნიადაგს

და მის ზედა ფენებს ამკვრივებს. ძლიერ დაქანებულ ფერდობებზე ჩნდება ბილიკები. ძალიან ხშირად ასეთი ადგილები ეროზიის კერად იქცევა. ალსანიშნავია, რომ ტენიანი კლიმატის პირობებში ნიადაგის ზედა ფენის გამკვრივების შედეგად მკვეთრად იცვლება მისი წყლის შენარჩუნებისა და აერაციის თვისებები, მცირდება ფორების მოცულობა, წყალტევადობა და სხვა. ბუნებრივია, ასეთ თანასაზოგადოებებში იცვლება მცენარეთა სახეობები. მაგალითად, კავკასიონის მაღალმთიან მდელოებზე ხშირი ძოვების შედეგად განადგურდა, ან შემცირდა ამ მდელოებისათვის ისეთი ტიპური მცენარეები, როგორცაა: ბრტყელფოთოლა ნამიკრეფა, ქრელი შვრიელა და სხვ. მათი ადგილი დაიკავეს საკვებად ყოვლად უვარგისმა ბალახებმა, როგორცაა: მარმუჭი, მრავალძარღვა, ნარი და სხვ. გარდა სახეობრივი შემადგენლობისა, მკვეთრად იცვლება თვით ფიტოცენოზის სტრუქტურაც. კერძოდ, გაძოვილ მდელოებზე მთელი მცენარეული მასა თავმოყრილია ნიადაგისპირა 0-2 სმ ატმოსფეროს ფენაში, მაშინ, როდესაც გაუძოვარ მდელოზე ბალახნარის სიმაღლე 20-30 სმ-ს აღწევს. საძოვრის ტერიტორიის განაკრძალების შემთხვევაში შესაძლებელია გაძოვილი მდელო დაუბრუნდეს თავის პირვანდელ თანასაზოგადოებას (ე.ი. მოხდეს დემუტაცია). მაგრამ თუ მცენარეების დეგრადაცია ძალიან შორს არის წასული (დარღვეულია მცენარეულობის სტრუქტურა, ნიადაგი), მაშინ არაა გამორიცხული, რომ ამ სუქცესიამ ვერ დაუბრუნოს ცენოზს საწყისი კლიმაქსური ფიტოცენოზის სახე.

თითქმის ყველა ქალაქსა და დიდ დასახლებებში არსებობს მცენარეულობით დაფარული ტერიტორიები. ბევრი მათგანი ტყის მახლობლადაა გაშენებული. ეს მცენარეულობა ადამიანის ზეგავლენით მნიშვნელოვნად იცვლება. ასეთ მოვლენას „რეკრეაციული დიგრესია“ უწოდეს. ამ შემთხვევაში მცენარეულობაზე ადამიანის გავლენა იწვევს მცენარეთა მიწისზედა ორგანოების ტრავმირებასა და ნიადაგის გატკეპნას. ამგვარი რეკრეაციული დატვირთვის შედეგად სუსტდება ტყის ამონაზარდი, ბუჩქები და მოზრდილი ხე-მცენარეები იღუპებიან. ამით ტყე ძლიერ მეჩხერდება, მატულობს ბალახოვანი მცენარეებისათვის სინათლის მიწოდება, რის შედეგად გამეჩხერებულ ტყეში იჭრებიან სინათლის მოყვარული კორდის წარმომქმნელი ბალახოვანი (მდელოს) მცენარეები; ტყის ბალახოვანი მცენარეებისათვის კი პირობები არახელსაყრელი ხდება და ისინი თანდათან იღვენებიან.

გ - ტექნოგენური სუქცესიები

ტექნოგენურ სუქცესიებს იწვევს სათბობის წვისას გამოყოფილი ტოქსიკური ნივთიერებები. ეს ნივთიერებები ჰაერში გამოიყოფა აირების, ზოგჯერ კი წვეთოვან-ხსნადი მკვრივი (მტვერი) აეროზოლის სახით.

ბევრი აირი (ფტორის მჟავა, გოგირდოვანი ანჰიდრიდი, აზოტის ჟანგები, ნახშირჟანგი, ოზონი) და მკვრივი ნაწილაკები მცენარეებზე მოქმედებენ უშუალოდ. ატმოსფეროში დიდი რაოდენობით გამოიყოფა გოგირდოვანი ანჰიდრიდი (SO₂), რომელიც ატმოსფერულ ნალექებში გახსნისას ამჟავებს მათ და უარყოფითად მოქმედებს როგორც ცალკეულ მცენარეზე, ისე მთელ ცენოზზე. ცნობილია, რომ გოგირდოვანი ანჰიდრიდი განსაკუთრებით უარყოფითად მოქმედებს ლიქენებზე. უმაღლესი მცენარეები, განსაკუთრებით კი ყვავილოვანი მცენარეები, ამ ნივთიერების მიმართ შედარებით გამძლეა. გოგირდოვანი ანჰიდრიდის ზემოქმედების ინტენსივობა თანდათანობით სუსტდება დაბინძურების კერიდან მოშორებით. ამასთან დაკავშირებით, იქმნება სუქცესიური რიგი, რომელიც გვიჩვენებს მცენარეულობის დარღვევის თანდათანობით შემცირებას. მაგალითად, ნინვიანი ტყეების გავრცელების რეგიონში ეს რიგი შემდეგნაირად გამოიხატება: ყველაზე უფრო ძლიერი ტექნოგენური ზემოქმედების ადგილებზე წარმოქმნილია ბალახოვანი ცენოზები, მას მოსდევს ფოთოლმცვენი ტყე და ბუჩქები, ნინვიანი ტყე.

დ - ზოოგენური სუქცესიები

ცენოზებზე ცხოველების ზემოქმედება საკმაოდ კარგად არის გამოხატული თითქმის ყველა კლიმატურ ზონასა და სარტყელში, მაგრამ როგორი ძლიერიც არ უნდა იყოს მათი მოქმედება, ერთი ფიტოცენოზი მეორეთი მაინც არ იცვლება. თითქმის ყველა ის ცვლილება, რომელიც ცხოველების აქტიური ცხოველმყოფელობით არის გამოხატული, უფრო ფლუქტუაციურ ხასიათს ატარებს, ვიდრე სუქცესიურს. ეს უკანასკნელი აღინიშნება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც რომელიმე ფიტოფაგის მასობრივ გამრავლებასთან დაკავშირებით იღუპება ამა თუ იმ ცენოზის ძირითადი სახეობა. ბიოცენოზებში სუქცესია წარმოიქმნება აგრეთვე ადგილობრივი ფაუნისათვის უცხო ცხოველის გამრავლების შედეგად; მაგალითად, ავსტრალიაში შინშილას შეყვანის შემდეგ, ორგანიზმთა შორის არსებული ურთიერთობის დარღვევის გამო, ბევრი მცენარე გადაშენდა.

ე - კლიმატოგენური სუქცესიები

დედამიწაზე სიცოცხლე 3.5 მლრდ წლის წინათ ჩაისახა. მას შემდეგ დედამიწის კლიმატი არაერთხელ შეიცვალა. მასთან ერთად შეიცვალა ბიოცენოზებიც. გათბობასთან დაკავშირებით მატულობდა სითბოს მოყვარული ორგანიზმების რაოდენობა, ხოლო აცივება იწვევდა სიცივის მოყვარული მცენარეებისა და ცხოველების რაოდენობის მომატებას.

კლიმატურ სუქცესიებზე ზოგადი წარმოდგენა შეიძლება შეგვექმნას საქართველოს მცენარეულობის ისტორიის განხილვის შედეგად.

პალეოგენში¹, კერძოდ კი ეოცენურ დროს დღევანდელი საქართველოს ტერიტორიაზე არსებობდა მცენარეული საფარი, მკვეთრად განსხვავებული თანამედროვე ფლორისაგან. ამჟამად მას, ალბათ, ყველაზე მეტად ჰგავს ინდურ-ავსტრალიური ტროპიკული ფლორა თავისი მარადმწვანე ხეებით, ხისმაგვარი გვიმრებით, პალმებით და სხვ. რელიეფისა და მცენარეული საფარის ცვლილება ბოლო ათეული მილიონი წლის განმავლობაში ძალიან რთულად მიმდინარეობდა.

ჰავის თანდათანობითმა გაცივებამ ტროპიკული ჰავის ფლორის სახეობების მოსპობა გამოიწვია. პლიოცენურ დროს² მთისწინეთისა და მთის ქვედა სარტყლებში გავრცელებული იყო უმთავრესად სუბტროპიკული ტყეები, რომელთა პირველ იარუსში ჭარბობდა ფოთოლმცვენი სახეობები; უფრო ზედა სარტყელში განვითარებული იყო ზომიერი ჰავის ტყეები, სადაც იზრდებოდა ამ ადგილებში ახლაც გავრცელებული მცენარეთა სახეობები. პლიოცენის დასაწყისშივე ხმელეთის იმ ნაწილში, რომელიც ამჟამად დასავლეთ საქართველოს და შავი ზღვის სანაპიროს ზოგიერთ მომიჯნავე ტერიტორიას უჭირავს, წარმოიშვა უფრო ძველი მეზოფილური ტყის ფლორის რელიქტთა კოლხური რეფუგიუმი (თავშესაფარი). ამ რეფუგიუმის წარმოშობას ხელი შეუწყო ქედების იმგვარმა განლაგებამ, რომელიც უზრუნველყოფდა კოლხეთის ტერიტორიაზე შედარებით თბილი და ტენიანი ჰავის შენარჩუნებას. კოლხეთის რეფუგიუმს უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა რელიქტური სახეობების შენარჩუნებისათვის პლიოცენსა და განსაკუთრებით, მეოთხეულ პერიოდში³, მათ შორის გამყინვარების ეპოქებში. აქ თავშესაფარი პოვა ძველმა სახეობებმა, რომლებიც ასიათასობით და მილიონობით წლის წინათ ამოწყდნენ დასავლეთ ევრაზიის დანარჩენ ტერიტორიაზე. კოლხეთში ჩვენს დრომდე მოაღწიეს ისეთმა სახეობებმა, როგორცაა მედვედევის არყი, პონტური მუხა, იმერული ხეჭრელი, კოლხური სურო, ლაფანი, კავკასიური მოცვი, წყავი, შქერი და ბევრი სხვა. მათთან სისტემატიკურად და ეკოლოგიურად ახლომდგომი მცენარეები ამჟამად იზრდებიან უმთავრესად აღმოსავლეთ და სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში, აპალაჩის მთებში და ნაწილობრივ ატლანტიკაში, აზორის კუნძულებზე; ასეთია, მაგალითად, ეპიგეას გვარის წარმომადგენლები. ამჟამად ამ გვარის მხოლოდ სამი სახეობაა ცნობილი,

¹ პალეოგენური პერიოდი – დედამიწის გეოლოგიური ისტორიის კაინოზოური ერის პირველი სისტემა, რომელიც დაიწყო 67 მლნ წლის წინათ და გრძელდებოდა 41 მლნ წელი, იყოფა სამ ეპოქად: პალეოცენი, ეოცენი და ოლიგოცენი.

² პლიოცენი – ნეოგენური სისტემის მეორე ეპოქა (მთების წარმოშობის პერიოდი).

³ მეოთხეული პერიოდი – დედამიწის ისტორიის უკანასკნელი პერიოდი, რომელიც დღესაც გრძელდება.

რომელთაგან ერთი იზრდება იაპონიაში, მეორე – ჩრდილოეთ ამერიკაში, შესამე – აჭარასა და ლაზეთში.

მიუხედავად იმისა, რომ საქართველოს ტერიტორიაზე (განსაკუთრებით კოლხეთში) ძველი (გამყინვარებამდელი) ფლორის ბევრი რელიქტი შემორჩა, მისი მცენარეული სამყარო მეოთხეულ პერიოდში მნიშვნელოვნად შეიცვალა. ამონყდა სითბოს მოყვარული სახეობების უმეტესობა; მცენარეულ საფარში მკვეთრად გაიზარდა შედარებით სიცივეგამძლე მცენარეების წილი; მთებში ქვემოთ დაიწია ვერტიკალურმა სარტყლებმა. საქართველოსა და მისი მომიჯნავე ქვეყნების ტერიტორიაზე გაძლიერდა ბორეალური¹ ფლორის ელემენტების შემოჭრა. მეზობელი ფლორისტული – უმათავრესად აღმოსავლეთ ხმელთაშუაზღვიური და წინააზიური – ცენტრების გავლენის გარდა, საქართველოს ფლორის ჩამოყალიბებაში დიდი როლი შეასრულა ადგილობრივმა პროცესებმა, რომლებმაც განაპირობეს ბევრი ენდემური, მათ შორის ვინროენდემური სახეობების წარმოქმნა.

ვ - ედაფოგენური სუქცესიები

ედაფური, ანუ ნიადაგური პირობების შეცვლით ცენოზების ცვლა შეიძლება როგორც ხანგრძლივი დროის მანძილზე და დიდ ფართობზე, ისე შედარებით მცირე დროსა და ლოკალურ პირობებში.

ხანგრძლივი, ანუ საუკუნოვანი ედაფოგენური სუქცესიები დაკავშირებულია ისეთ პროცესებთან, რომლებიც ფორმას უცვლიან რელიეფს; ასეთია მთის წარმომქმნელი პროცესები. ამგვარი სუქცესიების მიზეზებია ჰიდროლოგიური რეჟიმის ან მათაა წარმოქმნის შემთხვევაში – საერთო კლიმატის შეცვლა.

ლოკალური ედაფოგენური სუქცესიები შეიძლება მოხდეს ამა თუ იმ ცენოზზე კატასტროფული ედაფური მოვლენების ზემოქმედების შედეგად (მაგალითად, მენყერებით მისი ჩამარხვა). ლოკალური სუქცესია შეიძლება გამოიწვიოს აგრეთვე მდინარის კალაპოტის გადაადგილებამ.

აღსანიშნავია, რომ იმ ადგილებში, სადაც რელიეფი, ნიადაგი, წყლის რეჟიმი და პერიოდული სტრესები (მაგალითად, ხანძრები) ხელს უშლის საბოლოო (კლიმაქსური) ცენოზის ჩამოყალიბებას, სუქცესია ედაფური კლიმაქსით მთავრდება.

თუ თეორიულად დავუშვებთ, რომ ტყის თანასაზოგადოება განვითარდა მშრალ ნიადაგში და დიდი ხნის მანძილზე, მაშინ ის თანდათან გამდიდრდება ორგანული ნივთიერებებით და, მასთან ერთად, გაიზრდება ნიადაგის ტენტევადობა; დროთა განმავლობაში ასეთი გარემო უფრო ტენის მოყვარული ტყის განვითარების პირობებს შექმნის.

¹ ბორეალური ფლორა (ლათ. borealis — ჩრდილოეთი) – მცენარეთა სახეობები, რომლებიც თავის გავრცელებით დაკავშირებულია ზომიერი სარტყლის ტაიგასთან.

თავი 2. ეკოსისტემა

2.1. ეკოსისტემა

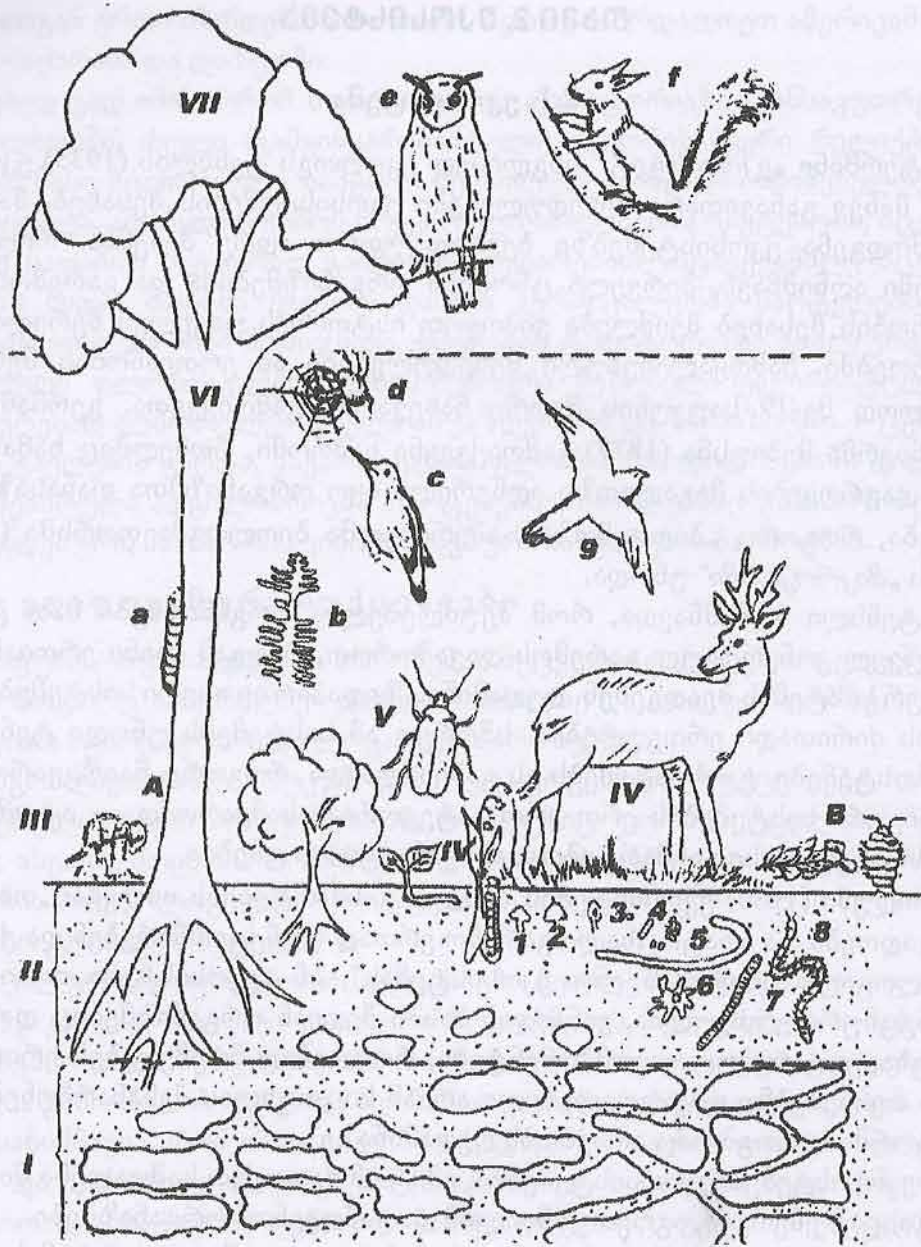
ტერმინი „ეკოსისტემა“ ინგლისელ ეკოლოგს ტენსლის (1935) ეკუთვნის. მანვე განავითარა შეხედულებები ეკოსისტემების შესახებ. მაგრამ წარმოდგენა ეკოსისტემებზე ბევრად უფრო ადრე შეიქმნა. როგორც ოდუმი აღნიშნავს, პირველი ცნობები ორგანიზმებისა და გარემოს ერთიანობის შესახებ შეიძლება ვიპოვოთ ისტორიის უძველეს წერილობით წყაროებში. ჩამოყალიბებული შეხედულებები ამ ერთიანობის შესახებ მხოლოდ მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში გამოიკვეთა. გერმანელმა მეცნიერმა მებუუსმა (1877) გამოაქვეყნა ნაშრომი, რომელშიც ხამანსკეების დაგროვების მაგალითზე აღწერილი იყო ორგანიზმთა თანასაზოგადოება, როგორც „ბიოცენოზი“. ამერიკელმა ბიოლოგმა ფორსმა (1887) ტბას „მიკროკოსმი“ უწოდა.

ტენსლი აღნიშნავდა, რომ შეუძლებელია ორგანიზმები მათ გარემომცველ კონკრეტულ გარემოს დავაშოროთ, რადგან ისინი ერთიან ფიზიკურ სისტემას შეადგენენ. დედამიწის ზედაპირზე ასეთი სისტემები ბუნების ძირითადი ერთეულებია. სწორედ ამ სისტემებს უწოდა ტენსლიმ ეკოსისტემები. ეკოსისტემებს ის განიხილავდა, როგორც ნაირგვაროვანი ფიზიკური სისტემების ერთ-ერთ კატეგორიას სამყარომდე – ატომამდე. ეკოსისტემა, მისი განმარტებით, აბსტრაქტული ცნებაა.

ოდუმი (1986) ეკოსისტემის შემდეგ განმარტებებს იძლება: „თანასაზოგადოება და არაცოცხალი გარემო ერთად ფუნქციონირებენ და ქმნიან ეკოლოგიურ სისტემას ანუ ეკოსისტემას“, ან „ეკოსისტემა ძირითადი ფუნქციური ერთეულია, ვინაიდან მასში შედიან ორგანიზმებიც და არაცოცხალი გარემოც – კომპონენტები, რომლებიც მოქმედებენ ერთმანეთის თვისებებზე და აუცილებელი არიან სიცოცხლის შესანარჩუნებლად იმ ფორმით, როგორიც არსებობს დედამიწაზე“.

ეკოსისტემები ღია სისტემებია, ამიტომ მათ აქვთ საშუალება მიიღონ და გასცენ ენერგია, აგრეთვე მიიღონ და განდევნონ ორგანიზმები.

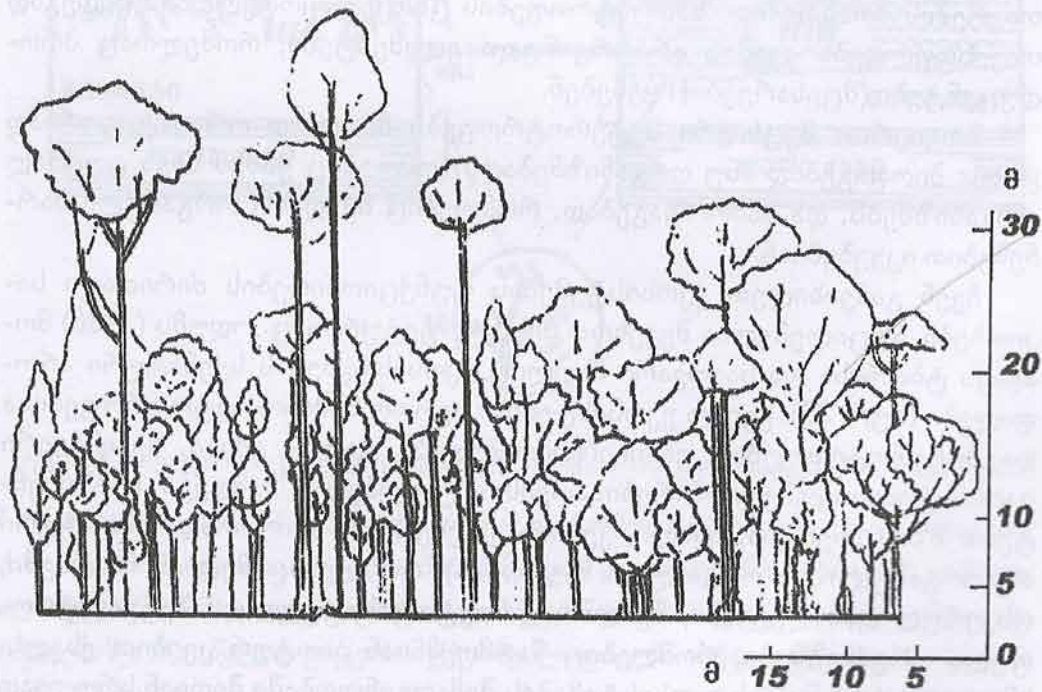
ტროფული სტრუქტურის თვალსაზრისით ოდუმი ეკოსისტემას ყოფს ორ იარუსად: 1. ზედა ავტოტროფული (დამოუკიდებლად მკვებავი) ანუ „მწვანე იარუსი“, რომელიც შეიცავს ქლოროფილის შემცველ მცენარეებს ან მის ნაწილებს. აქ ხდება სინათლის ენერგიის ფიქსაცია, მარტივი არაორგანული ნაერთების გამოყენება და რთული ორგანული ნაერთების დაგროვება და 2. ქვედა ჰეტეროტროფული (სხვა ორგანიზმებით კვება) იარუსი, ანუ ნიადაგის, ხრწნადი ნივთიერებების, ფესვების და სხვ. ე.წ. „ყავისფერი სარტყელი“. აქ უკვე ჭარბობს რთული ნაერთების გამოყენება, ტრანსფორმაცია და გახრწნა.



სურ. 36. შუა ევროპის ფოთლოვანი ტყის იარუსები

I - ნიადაგის ქვედა ფენა; II - ნიადაგის ზედა ფენა; 1 - მწერების ლარვები; 2 - სოკოები; 3 - ბაქტერიოფაგი ვირუსები; 4 - ბაქტერიები; 5 - ნემატოდები; 6 - ამებები; 7 - ჭიკაძელები; 8 - ხოლოპოდები; III - ნიადაგისპირა ფენა; A - ხავსის ბალიშები კუდფეხიანებით; B - ჩამოცვენილი ფოთლები (იზოპოდებით); IV - ბალახოვანი შრე, შველი; V - ბუჩქნარი ფენა, ხოჭო; VI - ხე-მცენარეების შრე; a - მუხლუხო; b - ქერქიჭამიების სავალები; c - კოდალა; d - ობობა; VII - ხის ზედა ვარჯი; e - ბუ; f - ციყვი; 9 - შევარდენი, ბ. შტუგერენის (1972) მიხედვით

მოკლედ შევეხოთ ეკოსისტემების იარუსებს, რომლებიც კარგადაა გამოხატული ტყეში (სურ. 36). შტუგრენმა შეიძინა სხვადასხვა შრე სამ ჯგუფად გააერთიანა: *მინისქვედა*, *ნიადაგისპირა* და *მინისზედა*. მინისქვედა ფენა მოიცავს ნიადაგს და მის მოსახლეობას. ნიადაგში გამოყოფილია ორი ფენა: 1. ნიადაგის ღრმა ქვედა-მინიმალური, სადაც ბევრი არაორგანული ნივთიერებაა და არაა ორგანული; 2. ზედა ორგანული ფენა, რომელიც მდიდარია ორგანული ნაერთებით და ღარიბია არაორგანულით. ამ ფენაში ბევრია დეტრიტი (ხრწნადი მცენარეების სხვადასხვა ნაწილები), რომელიც შეიცავს ნიადაგის წყალმცენარეებს, ხავსის ბალიშებს და ფოთლების საფარს. ამავე ფენისათვის სპეციფიკურია სხვადასხვა უხერხემლო ცხოველის სიმრავლე. ნიადაგისპირა ფენა ნიადაგისა და მის ზედა სასიცოცხლო სამყაროს დამაკავშირებელი რგოლია, სადაც მიმდინარეობს ორგანული ნივთიერებების დაშლის პროცესები. მინისზედა ნაწილში გამოიყოფა ხუთი ფენა: 1. ბალახების, 2. ბუჩქების, 3. ხეების (ღეროები), 4. ვარჯისა და 5. ვარჯისზედა ჰაერის.



სურ. 37. ტროპიკული წვიმიანი ტყის იარუსიანობა, ბორნეო, ბ. შტუგრენის (1972) მიხედვით

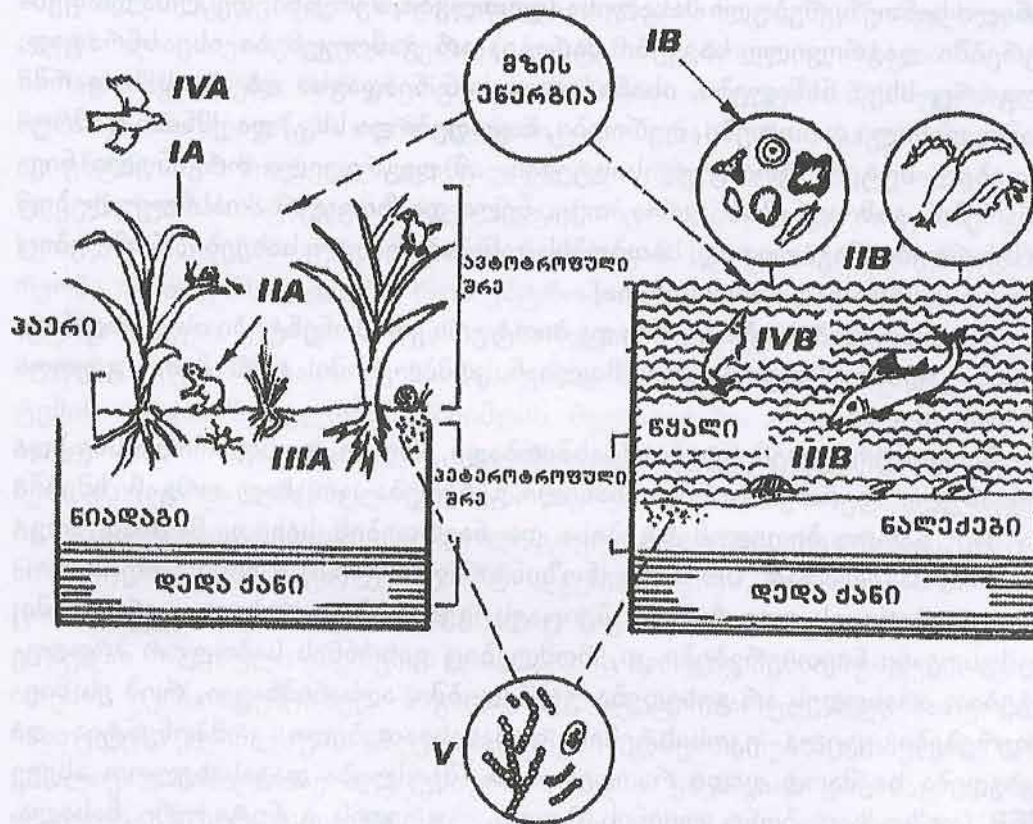
იარუსთა განსაკუთრებით დიდი რაოდენობა აღინიშნება წვიმიან ტროპიკულ ტყეებში, რაც გამოწვეულია ხე-მცენარეთა სახეობების დიდი რაოდენობით (სურ. 37).

ბიოლოგიური თვალსაზრისით ეკოსისტემების შემადგენლობაში უნდა გამოიყოს შემდეგი კომპონენტები: 1. არაორგანული ნივთიერებები (C, N, CO₂, H₂O და სხვ.), რომლებიც ჩაბმულია წრებრუნვებში; 2. ორგანული ნაერთები (ცილები, ნახშირწყლები, ცხიმები, ჰუმუსოვანი ნივთიერებები და სხვ.), რომლებიც აკავშირებენ ბიოტურ და აბიოტურ ნაწილებს; 3. ჰაერის, წყლისა და სუბსტრატის გარემო, რომელიც აერთიანებს კლიმატურ რეჟიმს და სხვა ფიზიკურ ფაქტორებს. 4. პროდუცენტები, ავტოტროფული ორგანიზმები, ძირითადად მწვანე მცენარეები, რომელთაც შეუძლიათ შექმნან საკვები მარტივი არაორგანული ნაერთებისაგან; 5. მაკროკონსუმენტები ან ფაგოტროფები – ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, ძირითადად ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან სხვა ორგანიზმებით ან ორგანული ნივთიერების ნაწილაკებით; 6. მიკროკონსუმენტები, საპროტროფები, დესტრუქტორები ანუ ოსმოტროფები, ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, ძირითადად ბაქტერიები და სოკოები, რომლებიც ენერგიას იღებენ ან მკვდარი ქსოვილების გახრწნით, ან ხსნადი ორგანული ნივთიერების შთანთქმით. საპროტროფების ცხოველმყოფელობის შედეგად თავისუფლდება კვების არაორგანული ელემენტები, რომელთაც პროდუცენტები (მცენარეები) იყენებენ.

ზოგიერთი მეცნიერი ჰეტეროტროფებს მხოლოდ ორ კატეგორიად ყოფს: ბიოფაგებად ანუ ორგანიზმებად, რომლებიც ჭამენ სხვა ცოცხალ ორგანიზმებს, და საპროფაგებად, რომლებიც მკვდარი ორგანული ნარჩენებით იკვებებიან.

ჩვენ განვიხილეთ ეკოსისტემების ფუნქციონირების ძირითადი საკითხები. აუცილებელია შევეხოთ მის სტრუქტურასაც. ოდუმს (1986) მოჰყავს ტბორისა და საძოვარი მდელოს ეკოსისტემების სქემატური პროფილები (სურ. 38). ყველა ეკოსისტემის საერთო ნიშანია ავტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების ურთიერთმოქმედება. გარდა ამისა, ნებისმიერი ეკოსისტემის ფუნქციონირებისათვის აუცილებელია შემდეგი კომპონენტები: მზის ენერგია, წყალი, კვების ელემენტები (ძირითადი აბიოტური არაორგანული და ორგანული ნაერთები), რომლებიც შედიან ნიადაგში, ფსკერულ დანალექებში, წყალში, და ავტოტროფული და ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, რომლებიც წარმოქმნიან ბიოტურ კვებით ქსელს. ხმელეთისა და წყლის ეკოსისტემების შემადგენლობაში შედიან სრულიად განსხვავებული სახეობები. გარდა ამისა, ღრმა წყალსაცავების ეკოსისტემებში მწვანე მცენარეები წარმოდგენილია ძალიან მცირე ზომის, ხშირად მიკროსკოპული ფორმებით (ფიტოპლანქტონით), ხოლო ხმელეთისა და მცირეწყლიანი ეკოსისტემების მცენარეები დიდი ზომის არიან. როგორც უკვე აღინიშნა, ორგანიზმები, რომლებიც მონაწილეობენ წრებრუნვის სხვადასხვა პროცესში, სივრცობრივად სხვადასხვა ფენაში

არიან განაწილებული; ავტოტროფული პროცესები უფრო აქტიურად მიმდინარეობს ზედა იარუსში („მწვანე სარტყელი“), სადაც უფრო მისაწვდომია მზის ენერგია, ხოლო ჰეტეროტროფული პროცესები უფრო ინტენსიურად სრულდება ქვედა იარუსში („ყავისფერი სარტყელი“), სადაც ნიადაგსა და სხვადასხვა დანალექში გროვდება ორგანული ნივთიერება.



სურ. 38. ხმელეთისა (მდელოს) და წყლის (ტბორის) ეკოსისტემების შედარება

I – ავტოტროფები: A – ბალახები; B – ფიტოპლანქტონი; II – ფიტოფაგები; A – მდელოს თანასაზოგადოების მწერები და ძუძუმწოვრები; B – ზოოპლანქტონი; III – დეტრიტით მკვებავები: A – ნიადაგის უხერხემლოები ხმელეთზე; B – წყლის ფსკერის უხერხემლოები; IV – მტაცებლები: A – ფრინველები და სხვა ცხოველები ხმელეთზე; B – თევზები წყალში; V – საპროფაგები (გახრწნილი ბაქტერიები და სოკოები), ოდუმის (1986) მიხედვით

გარდა ამისა, ეკოსისტემების კომპონენტების ეს ძირითადი ფუნქციები განაწილებულია დროშიც, ვინაიდან ავტოტროფული ორგანიზმების მიერ ორგანული ნივთიერების პროდუცირებასა და ჰეტეროტროფების მიერ მის მოხმარებას შორის შეიძლება გავიდეს დიდი დრო. ამასთან

დაკავშირებით, ოდუმს მოჰყავს შემდეგი მაგალითი: ტყის ეკოსისტემის კორომში ძირითადი პროცესია ფოტოსინთეზი. ამ პროცესის შედეგად შექნილი პროდუქციის მცირე ნაწილს გამოიყენებს თვითონ მცენარე, მცენარეჭამია ცხოველები და პარაზიტები, რომლებიც იკვებებიან ფოთლებით და სხვა აქტიურად მოზარდი მცენარის ნაწილებით. ძალიან დიდი ნაწილი სინთეზირებული მასალისა (ფოთლები, მერქანი, თესლსა და ფესვურებში დაგროვილი საკვები მარაგი) არ გამოიყენება ისე სწრაფად, როგორც სხვა ნაწილები. ისინი გადადიან ნიადაგსა და ტყის საფარში (ჩამოცვენილი ფოთლები, ლეროები, ნაყოფები და სხვ.) და ქმნიან დამოუკიდებელ ჰეტეროტროფულ სისტემას. ამ დაგროვილი ორგანული ნივთიერების გამოყენებას კვირა, თვე, წელი და ზოგჯერ ათასწლეულებიც კი სჭირდება (მაგალითად, სათბობის განამარხებული სახეები, რომლებიც დღეს ასე სწრაფად გამოიყენება).

ეკოსისტემების აბიოტური და ბიოტური კომპონენტები ისე მჭიდროდ არიან გადახლართული ერთ მთლიან კომპლექსში, რომ მათი გაყოფა ძალიან ძნელია.

ბიოგენური ელემენტების (ნახშირბადი, აზოტი, ფოსფორი და სხვ.) და ორგანული ნაერთების დიდი ნაწილი გვხვდება ცოცხალ ორგანიზმებში და მათ გარეთ ბიოელემენტებისა და ნაერთების სახით. მაგრამ ზოგი ნაერთი, მაგალითად, ატფ (ადენოზინტრიფოსფატი) – ნივთიერება, რომელიც ენერჯის დიდ მარაგს შეიცავს, გვხვდება ცოცხალ უჯრედებში; ჰუმუსოვანი ნივთიერებები კი, რომლებიც გახრწნის საბოლოო პროდუქტებია, არასოდეს არ გვხვდება უჯრედებში. აღსანიშნავია, რომ ეს ნივთიერებები ყველა ეკოსისტემის დამახასიათებელი კომპონენტია და გვხვდება საკმაოდ დიდი რაოდენობით. შეიძლება დავასახელოთ ასევე ღწმ (დეზოქსირიბონუკლეინის მუჟავა), უჯრედის გენეტიკური მასალა. ქლოროფილი როგორც უჯრედის შიგნით, ისე მის გარეთაც გვხვდება, მაგრამ უჯრედის გარეშე არ ფუნქციონირებს.

2.2. ეკოსისტემების ენერგეტიკა

ბუნებასა და სამყაროში მიმდინარე ენერგეტიკულ პროცესებს შეისწავლის **თერმოდინამიკა**. თერმოდინამიკის კანონები ბუნების ყველა სხვა კანონზე უფრო ზოგადია და მათ ემორჩილება აბსოლუტურად ყველა ბუნებრივი მოვლენა, მათ შორის ბიოლოგიური პროცესებიც. ფიზიკის კურსიდან ცნობილია თერმოდინამიკის სამი ძირითადი კანონი, ანუ სანყისი. მათი არსი ისაა, რომ ენერჯია მუდმივია, იგი შეიძლება მხოლოდ გარდაიქმნას, რის ხარჯზეც შესრულდება მუშაობა, ხოლო მისი გაქრობა ან არაფრისაგან წარმოქმნა შეუძლებელია. ცნობილია, რომ ცოცხალი სისტემები, მათ შორის ეკოსისტემებიც, ღია თვითრეგულირებად (თვი-

თორგანიზებად) სისტემებს მიეკუთვნება. ამგვარი სისტემებისათვის დამახასიათებელია ის, რომ მათ შეუძლიათ გარემოდან მიიღონ ენერგია, გარდაქმნან იგი სასარგებლო მუშაობად და ამით შეამცირონ ენტროპია და გაზარდონ საკუთარი შინაგანი სტრუქტურის ორგანიზაციის ხარისხი. ამ პროცესს ენერგიის **დისიპაცია** ეწოდება. ცხადია, რომ მისი ინტენსივობა დამოკიდებულია თავისუფალი ენერგიის ნაკადზე, რომელსაც მიიღებს ღია თვითრეგულირებადი სისტემა. საბოლოოდ ისეთი წონასწორობა მყარდება, რომ ენერგიის დისიპაციის პროცესში შესრულებული მუშაობა ანაზღაურებს თერმოდინამიკური წონასწორობისაკენ სწრაფვას და ენტროპიის მიღწეული დონე უცვლელი რჩება. ღია სისტემის ამგვარ მდგომარეობას სტაციონარული მდგომარეობა ეწოდება. როგორც ვნახეთ, თერმოდინამიკური წონასწორობისაგან სტაციონარული მდგომარეობა იმით განსხვავდება, რომ ენტროპიის უცვლელობა უკანასკნელში აქტიურად, ე.ი. ენერგიის მუდმივი ხარჯვით მიიღწევა, მაშინ როცა თერმოდინამიკური წონასწორობა პასიურად მყარდება და დახურული სისტემის ორგანიზებულობის მინიმუმს შეესაბამება. როგორც აღინიშნა, ბიოლოგიური სისტემები ღია თვითრეგულირებად სისტემებს მიეკუთვნება და ზემოთ აღნიშნული კანონზომიერებანი მათში სრულად ვლინდება. მაგალითად, ნებისმიერი ბიოლოგიური ობიექტის (უჯრედის, ორგანიზმის) არსებობა შეიძლება წარმოდგენილ იქნეს, როგორც მისი სტაციონარული მდგომარეობა, რომელიც ნივთიერებათა ცვლის პროცესში გარედან მიღებული ენერგიის დისიპაციის ხარჯზე შენარჩუნდება. იგივე ითქმის ეკოსისტემებზეც. მაგალითად, სტაციონარულ მდგომარეობად ჩაითვლება კლიმაქსური ან ეკოსისტემების განვითარების რომელიმე ხანგრძლივად მიმდინარე სუბცესიური სტადია. ენერგიის დისიპაცია, რაც თვითორგანიზებასა და სტრუქტურის შენარჩუნებას ემსახურება, ეკოსისტემის კვებით ქსელში ნივთიერებათა წრებრუნვის გზით ხორციელდება. ეს პროცესები ქვემოთ უფრო დეტალურად იქნება განხილული.

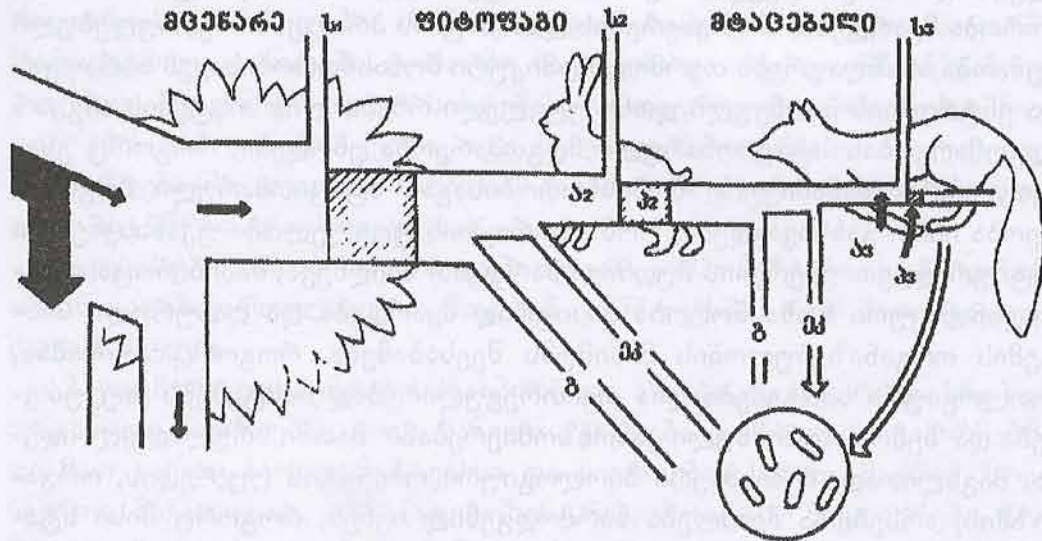
ეკოსისტემაში ენერგიის ნაკადი სხვადასხვა კვებით (ტროფულ) დონეებს გაივლის. 39-ე სურათზე სქემატურადაა გამოხატული ენერგიის ნაკადი, რომელიც მარტივი კვებითი ჯაჭვის სამ დონეს მოიცავს.

მწვანე მცენარეების მიერ შთანთქმული მზის სხივური ენერგიის (ე) მხოლოდ მცირე ნაწილი გამოიყენება ნახშირწყლების სინთეზისათვის, ამ გზით ფიქსირებული ენერგია წარმოადგენს ეკოსისტემების ჯამურ (ბრუტო) პროდუქციას (პბ). სინთეზირებული ორგანული ნივთიერების დიდ ნაწილს მცენარეები ხარჯავენ სუნთქვის (ს) პროცესში, ნაწილი კი ხმარდება მცენარის ზრდას, ფოთლების, ყვავილების, ნაყოფების და ა.შ. წარმოქმნას. სუფთა (ნეტო) პროდუქცია (პნ) უტოლდება ჯამურ პროდუქციას სუნთქვაზე დანახარჯების გამოკლებით:

$$P_6 = P_3 - S_1.$$

უფრო ადვილია განისაზღვროს P_6 (ფაქტობრივად, კვლევის პერიოდში შექმნილი ბიომასა და S_1 (გამოყოფილი CO_2 -ის რაოდენობის მიხედვით) სიდიდეები. მაშინ პროდუცენტების ჯამური პროდუქცია გამოისახება ასე:

$$P_3 = P_6 + S_1.$$



სურ. 39. ენერჯის ნაკადი მარტივი კვებითი ჯაჭვის სამ დონეზე, ოდუმის (1986) მიხედვით

პროდუცენტების მიერ შექმნილი ნივთიერებების ნაწილი მცენარის მჭამელი ცხოველების საკვებია, დანარჩენი ნაწილი კი გამოუყენებელი (გ) რჩება. იგი საბოლოოდ კვდება და მას ბიორედუცენტები ითვისებენ. როდესაც ცხოველი ჭამს მცენარეს, იგი საკვებში არსებული ნივთიერების ნაწილის ასიმილაციას (a_2) ახდენს, დანარჩენ ნაწილს კი გამოყოფს ექსკრემენტების (ეკ) და სხვა სახით. a_2 -ის სახით ასიმილირებული საკვების მხოლოდ ნაწილი გამოიყენება მცენარის მჭამელ ცხოველთა ბიომასის შესაქმნელად. დანარჩენი ნაწილი კი იხარჯება სუნთქვის პროცესზე.

მაშასადამე, მეორეული პროდუქტიულობა (მცენარის მჭამელ დონეზე) განისაზღვრება ფორმულით:

$$P_2 = a_2 - S_1.$$

ენერჯის ნაკადი, რომელიც გაივლის კვებითი ჯაჭვის პირველ დონეს, ასე გამოისახება:

$$P_3 = P_2 + S_1.$$

მტაცებლები მსხვერპლისაგან მიღებული საკვების ნაწილს ბიომასის შე-
საქმნელად იყენებენ, სხვა ნაწილი კი სუნთქვითი ენერგიისათვის იხარჯება.

ენერგიის ნაკადი, რომელიც ხორცის მჭამელთა კვებით დონეზე
გაივლის, განისაზღვრება ფორმულით:

$$P_3 = P_2 + S_3.$$

როგორც ჩანს, გარკვეულ პერიოდში შექმნილი პროდუქცია ანუ ასი-
მილირებული ნივთიერება (მშრალ წონაზე გადაანგარიშებით) შეიძლება
გამოვხატოთ გრამებში.

ეკოსისტემებში განვლილი ენერგიის ნაკადი ასიმილირებულია ორ-
განული ნივთიერებების სახით. ენერგიის აღნიშნული ნაკადის გაზომვი-
სათვის საჭიროა ორგანული ნივთიერებების რაოდენობა გამოვხატოთ
ერთნაირ ერთეულებში – კალორიებში.

კალორია – ეს სიტბოს ის რაოდენობაა, რომელიც აუცილებელია 1 გრამი
წყლის 1 გრადუსით გასათბობად, კილოკალორია (კკალ) = 1000 კალორიას.
ჩვეულებრივ იყენებენ შემდეგ თანაფარდობას: 1 გ ნახშირწყლები = 4 კკალ,
ცილები = 4, ლიპიდები = 9, ხის მერქანი = 4,5, ცოცხალი ფოთლები = 4,7,
ტყის ჩამონაცვენი = 4,5 კკალ.

39-ე სურათი კარგად გამოხატავს ცნობილ მოვლენას: ცოცხალი ორ-
განიზმები დიდი დანაკარგებით ახდენენ ენერგიის ტრანსფორმირებას.
ენერგიის ნაკადი, ანუ კვების ჯაჭვებში ასიმილირებული ნივთიერებები,
კვებითი ჯაჭვების ყოველ მომდევნო დონეზე მცირდება. სხვა სიტყვებით
რომ ვთქვათ, კვებითი ჯაჭვების რგოლებში განვლილი ენერგიის ტრანს-
ფორმაციას აქვს დაბალი მარგი ქმედების კოეფიციენტი.

2.3. ეკოსისტემების პროდუქტიულობა

2.3.1. პირველადი და მეორეული პროდუქტიულობა

პროდუქტიულობა – ეს არის ბიომასის წარმოქმნის სისწრაფე. ბიო-
მასას უწოდებენ ორგანიზმების ერთობლიობას ეკოსისტემაში, რომელიც
გამოხატულია ინდივიდების რაოდენობით, წონით ან ენერგიის ერთეუ-
ლებით (კალორიებით).

პირველადი პროდუქტიულობა ეწოდება იმ სისწრაფეს, რომლითაც
პროდუცენტები (მწვანე მცენარეები) ფოტოსინთეზის დროს შთანთქავენ
ენერგიას და მას ორგანული ნივთიერებების სახით იმარაგებენ.

პირველად ჯამურ პროდუქტიულობას უწოდებენ ფოტოსინთეზის
მთლიან პროდუქციას, რომელშიც შედის ის ნივთიერებაც, რომელიც
დაიხარჯა ფოტოსინთეზის განსაზღვრის პერიოდში სუნთქვის დროს.

სუფთა პირველადი პროდუქტიულობა კი ეს არის – ფოტოსინთეზის პროდუქციას გამოკლებული სუნთქვაზე დახარჯული ნივთიერება. სუფთა პროდუქცია – ეს არის ნივთიერება, რომელიც შეიძლება აინონოს მოსავლის ალების დროს.

მეორეული პროდუქტიულობა გამოიხატება იმ ბიომასით, რომელსაც წარმოქმნიან კონსუმენტები ან დამშლელი (გამხრწნელი) ორგანიზმები.

ტყე, მდელო, ჭაობი და სხვა ეკოსისტემები ასრულებენ ქარხნის ფუნქციას, სადაც ორგანული მასალა ბუნებრივი ტექნოლოგიების საფუძველზე იქმნება. პროდუქცია იქმნება ორი ერთმანეთზე მოქმედი სხვადასხვა ბიოლოგიური პროცესით: ინდივიდთა რაოდენობის გამრავლებით და ინდივიდთა ზრდით.

პროდუქციის მაღალი სისწრაფე (მაღალი პროდუქტიულობა) იმ ბუნებრივ და ხელოვნურ ეკოსისტემებში აღინიშნება, სადაც ხელსაყრელი ფიზიკური ფაქტორებია, განსაკუთრებით კი იქ, სადაც დამატებითი ენერგია შემოდის გარედან, რითაც მცირდება ეკოსისტემების საკუთარი დანახარჯები სიცოცხლისუნარიანობის შესანარჩუნებლად. ასეთი დამატებითი ენერგია შეიძლება მიწოდებულ იქნეს სხვადასხვა სახით: ტროპიკულ წვიმიან ტყეში – ქარის და წვიმის მოქმედების ფორმით, ესტუარებში¹ – ზღვის მოქცევის ენერგიის ფორმით, სასოფლო-სამეურნეო ნათესებში – ადამიანისა და ცხოველის მიერ შესრულებული სამუშაოსა და განამარხებული სათბობის ნარჩენების ფორმით (ტექნიკის გამოყენებისას). ეკოსისტემების პროდუქტიულობის შეფასებისას აუცილებელია მხედველობაში იქნეს მიღებული როგორც მოსავლის ალებასთან, გარემოს დაჭუჭყიანებასთან, არახელსაყრელი კლიმატური პირობების დადგომასთან და სხვა სტრესული მოვლენების ზემოქმედებასთან დაკავშირებული ენერგიის დაკარგვა, ისე ენერგიის მიღება, რომელიც ზრდის პროდუქტიულობას და ხელს უწყობს სუნთქვის დროს დაკარგული ენერგიის აღდგენას. ყოველივე ეს აუცილებელია ბიოლოგიური სტრუქტურის შესანარჩუნებლად.

„პროდუქტიულობა“ და „პროდუქციის სისწრაფე“ ურთიერთშემცვლელი ტერმინებია. საერთოდ, „პროდუქტიულობა“ მიუთითებს ეკოსისტემის სიმდიდრეზე. მდიდარ ანუ პროდუქტიულ ეკოსისტემაში შეიძლება იყოს მრავალგვარი ორგანიზმი. მაგრამ ორგანიზმთა მრავალფეროვნება არაა აუცილებელი ეკოსისტემების სიმდიდრისათვის. ძალიან ხშირად მრავალკომპონენტური ეკოსისტემები უფრო დაბალი პროდუქტიულობით ხასიათდებიან, ვიდრე მცირეკომპონენტური. მაღალპროდუქტიულ ანუ მდიდარ საძოვარზე, რომელიც ინტენსიურად იძოვება,

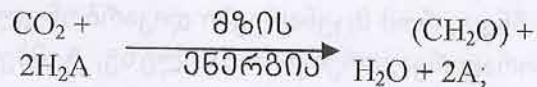
¹ ესტუარები – მდინარის ძაბრისმაგვარი შესართავი, რომელიც ფართოვდება ზღვის მიმართულებით.

ბალახნარის მოსავალი უფრო ნაკლები იქნება, ვიდრე ნაკლებპროდუქტიულ საძოვარზე, რომელზედაც დაკვირვების პერიოდში საქონელი არ იყო გაშვებული, ანუ რომელიც არ იძოვებოდა.

არ უნდა ავუროთ ერთმანეთში არსებული ბიომასა, ანუ მოსავალი, და პროდუქტიულობა. პროდუქტიულობის განსაზღვრა არ შეიძლება მხოლოდ ორგანიზმების დათვლით ან ანონვით. ბიომასა ან ფიტომასა (მცენარის მასა) კი უნდა განისაზღვროს ორგანიზმების შეგროვების ან აჭრის შედეგად მათი დათვლით ან ანონვით. პროდუქტიულობის განსაზღვრისას აუცილებლად უნდა გავითვალისწინოთ დრო, კერძოდ, მხედველობაში უნდა იყოს მიღებული დროის გარკვეულ პერიოდში ფიქსირებული (დაგროვილი) ენერჯის რაოდენობა.

მეორეული პროდუქტიულობის განსაზღვრა შრომატევადია, მისი რეალიზაციისათვის აუცილებელია წინასწარ ვიცოდეთ მცენარეჭამია ცხოველების სახეობრივი შემადგენლობა, მათი რიცხოვნობა და საკვების ზუსტი რაციონი.

ქიმიური თვალსაზრისით, ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად მზის ენერჯის ნაწილი მარაგად იქცევა საკვების ანუ პოტენციური ენერჯის სახით. ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის საერთო განტოლება შეიძლება შემდეგნაირად გამოიხატოს:



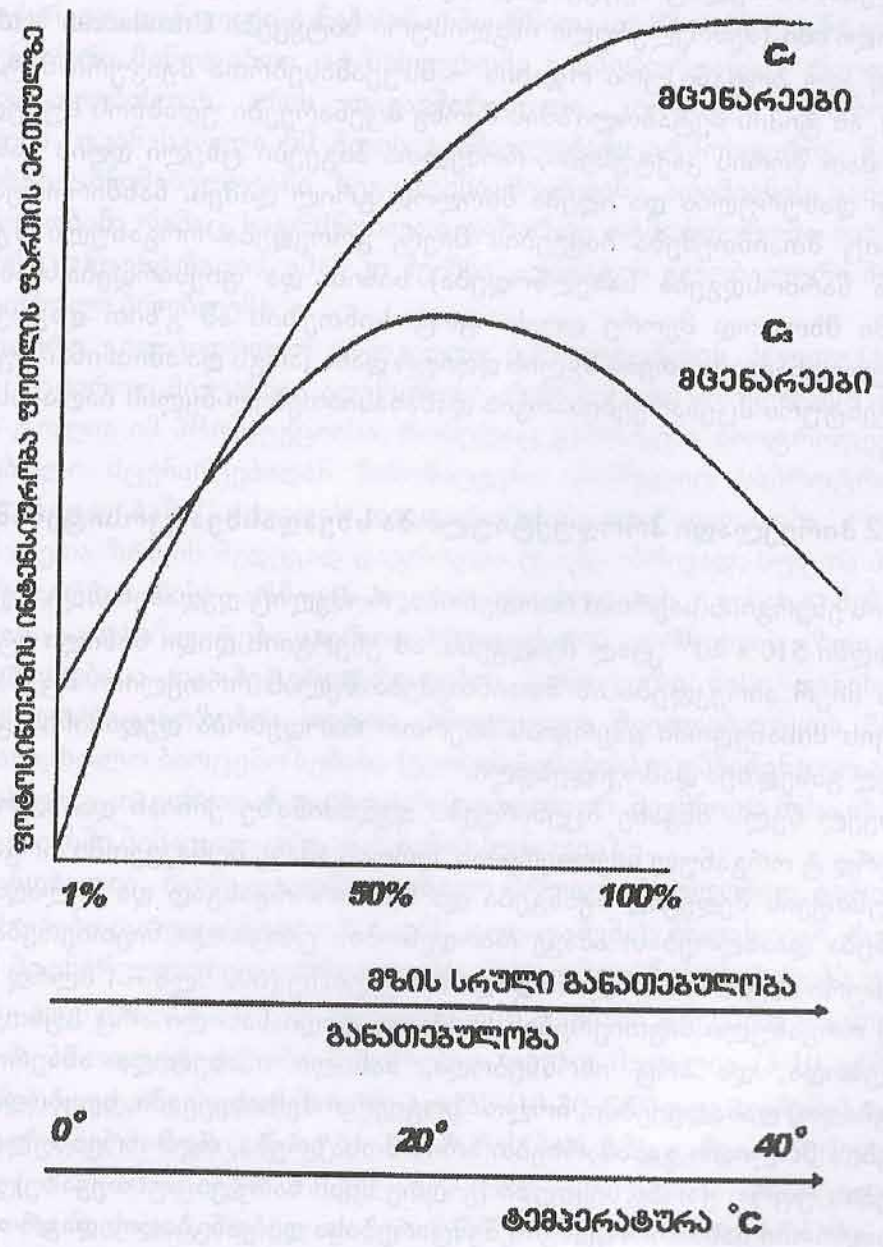
მწვანე მცენარეებისათვის A არის ჟანგბადი, რომელიც წყლის დაჟანგვისას გამოიყოფა გაზის სახით, ხოლო ნახშირორჟანგში აღდგება ნახშირწყლამდე (CH_2O) წყლის გამოთავისუფლებით.

ბაქტერიული ფოტოსინთეზის შემთხვევაში, პირიქით, H_2A (აღმდგენელი) წყალი კი არ არის, არამედ აღმდგენელი ან გოგორდის არაორგანული შენაერთია (მაგალითად, გოგირდწყალბადი H_2S მწვანე და მენამული გოგირდოვანი ბაქტერიებისათვის), ან ისეთი ორგანული შენაერთი, როგორც აქვთ მენამულ და ნაბლა არაგოგირდულ ბაქტერიებს. ამ ჯგუფების ბაქტერიული ფოტოსინთეზის დროს ჟანგბადი არ გამოიყოფა.

ფოტოსინთეტიკოსი ბაქტერიები ძირითადად წყლის (ზღვის და მტკნარი წყლის) ორგანიზმებია და ორგანული ნივთიერების შექმნაში უმნიშვნელო მონაწილეობას იღებენ. სამაგიეროდ მათ შეუძლიათ არსებობა იმ პირობებში, რომლებიც მწვანე მცენარეებისათვის ექსტრემალურია. მაგალითად, მწვანე და მენამული გოგირდბაქტერიები ასრულებენ მნიშვნელოვან ფუნქციას გოგირდის წრებუნვაში. ეს ობლიგატური ანაერობები, რომლებიც აქტიურად ცხოვრობენ, იმყოფებიან მხოლოდ უჟანგბადო გარემოში, მხოლოდ ისეთ გარემოში ხვდებიან, სადაც სინათლე

თითქმის არ აღწევს (ღრმა წყლის დანალექში). არაგოგირდოვანი ფოტოსინთეტიკოსი ბაქტერიები, პირიქით, წარმოადგენენ ფაკულტატიურ აერობებს. მათ შეუძლიათ ფუნქციონირება როგორც ჟანგბადიან, ისე უჟანგბადო გარემოში. სიბნელეში ისინი იქცევიან როგორც ჰეტეროტროფები. ამრიგად, ბაქტერიული ფიტოსინთეზი სასარგებლო იქნება დაჭუჭყიანებულ, აგრეთვე ორგანული და მინერალური ნივთიერებებით მდიდარ წყლებში, მაგრამ მას არ შეუძლია შეცვალოს „ნამდვილი“ ფოტოსინთეზი, რომლის დროსაც გამოიყოფა ჟანგბადი.

ამ უკანასკნელ პერიოდში აღმოჩნდა, რომ უმაღლეს მცენარეებში ნახშირორჟანგის აღდგენა სხვადასხვა ბიოქიმიური გზით ხდება, რომელთაც ეკოლოგიური თვალსაზრისით ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვთ. ცნობილია, რომ მცენარეთა უმეტესობაში ნახშირორჟანგის ფიქსაცია მიმდინარეობს C_3 – პენტოზოფოსფატური – გზით, ანუ კალვინის ციკლით; ფოტოსინთეზის ეს გზა მრავალი წლის განმავლობაში ითვლებოდა ერთადერთად. მიმდინარე საუკუნის 60-იან წლებში აღმოაჩინეს, რომ ზოგიერთ მცენარეს ნახშირორჟანგის აღდგენის კიდევ სხვა, კერძოდ C_4 – დიკარბონულ მჟავათა ციკლის გზა აქვს. ამ მცენარეებს გამტარი კონების (ფოთლის ძარღვებს შორის) შემომდგენ უჯრედებში აქვთ მსხვილი ქლოროპლასტები, რომლებიც განსაკუთრებულ ფიზიოლოგიურ როლს ასრულებენ. აღმოჩნდა, რომ მცენარეები დიკარბონულ მჟავათა ციკლით სრულიად სხვანაირად რეაგირებენ სინათლეზე, ტემპერატურაზე, წყალზე (სურ. 40). მაგალითად, C_3 მცენარეების ფოტოსინთეზის მაქსიმალური ინტენსიურობა აღინიშნება ზომიერი განათებისა და ტემპერატურის პირობებში. ხოლო ჭარბი განათება და მაღალი ტემპერატურა ამ მცენარეებში თრგუნავენ ფოტოსინთეზს; C_4 – მცენარეები კი შეგუებული არიან ძლიერ განათებასა და მაღალ ტემპერატურას. ასეთ პირობებში მათი პროდუქტიულობა ბევრად აღემატება C_3 – მცენარეების პროდუქტიულობას. გარდა ამისა, პირველი ჯგუფის მცენარეები, უფრო ეფექტურად იყენებენ წყალს, ვიდრე მეორე. ასე, მაგალითად 1 გ მშრალი ნივთიერების შესაქმნელად მათ სჭირდებათ 400 გრამამდე წყალი, ხოლო C_3 – მცენარეებს 400-დან 1000 გრამამდე, C_4 – მცენარეების ფოტოსუნთქვა საგრძნობლად დაბალია, რის გამოც განათების გაზრდით ფოტოსინთეზის პროცესის შედეგად დაგროვებული პროდუქტები არ იხარჯება სუნთქვაზე. აღსანიშნავია, რომ C_4 – მცენარეები ჭარბობენ უდაბნოში, სტეპებში და სხვა თბილი და ტროპიკული კლიმატის პირობებში.; ისინი იშვიათად არიან ტყეებში, ჩრდილოეთში, ტენიან მაღალმთიანეთში, კერძოდ ალპებში, კავკასიაში.



სურ. 40. C₃ და C₄ მცენარეების ფოტოსინთეზის განათებულობისა და ტემპერატურის ზრდასთან კავშირში, ოდუმის (1986) მიხედვით

ამ ცოტა ხნის წინ აღმოჩენილ იქნა ფოტოსინთეზის კიდევ ერთი საშუალება, რომელიც შეგუებულია უდაბნოს პირობებთან – ე. წ. CAM-მეტაბოლიზმი (შემოკლებული ინგლისური სიტყვები Crasulacean acid metabolism, ანუ ბოტანიკური ოჯახის – მსუქანასებრთა მჟავური მეტაბოლიზმი). ამ ტიპის მეტაბოლიზმის მქონე მცენარეები უდაბნოს სუკულენტებია, მათ შორის კაქტუსები, რომელთა ბაგეები ცხელი დღის განმავლობაში დახურულია და იღება მხოლოდ გრილ ღამეს. ნახშირორჟანგი, რომელიც შთაინთქმება ბაგეების მიერ, გროვდება ორგანული მჟავას (აქედან წარმოსდგება სახელწოდება) სახით და ფიქსირდება ნახშირწყლებში მხოლოდ მეორე დღეს. ფოტოსინთეზის ამ გზით დაყოვნება მნიშვნელოვნად ამცირებს წყლის დღიურ დანაკარგს და ამით ინარჩუნებს სუკულენტური მცენარეებისათვის დამახასიათებელ წყლის ბალანსსა და მარაგს.

2.3.2 პირველადი პროდუქტიულობა სხვადასხვა ეკოსისტემაში

მზის ენერჯის საერთო რაოდენობა, რომელიც დედამიწამდე აღწევს, წელიწადში $510 \cdot 10^{18}$ კკალ შეადგენს. ამ ენერჯის დიდი ნაწილი ატმოსფეროს მიერ აირეკლება ან შთაინთქმება წყლის ორთქლით. მცენარეებისათვის მისაწვდომი ენერჯის საერთო რაოდენობა დედამიწის გეოგრაფიულ განედზეა დამოკიდებული.

ყოველ წელს მწვანე მცენარეები დედამიწაზე ქმნიან დაახლოებით 100 მლრდ ტ ორგანულ ნივთიერებას. დროის ამავე მონაკვეთში ორგანიზმთა სუნთქვის შედეგად იჟანგება და ნახშირორჟანგად და წყლად გარდაიქმნება დაახლოებით ამავე რაოდენობის ცოცხალი ნივთიერება. გეოლოგიური ისტორიის ძალიან დიდ მონაკვეთზე (600 მლნ – 1 მლრდ წლის წინათ) ორგანული ნივთიერების საკმაოდ დიდი ნაწილი არც სუნთქვაზე იხარჯებოდა, და არც იხრწნებოდა, ნაწილი ინახებოდა ანაერობულ (უჟანგბადო) დანალექებში, ხოლო ზოგიერთ შემთხვევაში, ხდებოდა ნივთიერების მთლიანი განამარხება. არის მოსაზრება, რომ ორგანული ნივთიერების უფრო ჭარბი სინთეზი (ვიდრე მისი ხარჯვა სუნთქვაზე) გახდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის შემცირებისა და ჟანგბადის დაგროვების ძირითადი მიზეზი. როგორც ცნობილია, ამ მოვლენამ განაპირობა სიცოცხლის უმაღლესი ფორმების ევოლუცია და არსებობა. პალეონტოლოგიური გამოკვლევებით დადასტურებულია დედამიწაზე ორგანული ნივთიერების პროდუქციის განსაკუთრებით დიდი სიჭარბე, დაახლოებით 300 მლნ წლის წინათ, რამაც განაპირობა ამ დროის ნალექებში განამარხებული სათბობის წარმოქმნა. უკანასკნელი 60 მლნ წლის განმავლობაში შეიქმნა ატმოსფეროში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის სტაბილური

მდგომარეობა, რომელიც გამოწვეულია ბიოტური ბალანსის გაუმჯობესებით, ვულკანური აქტიურობის მერყეობით, მთის ძირითადი ქანების გამოქარვით, დანალექი ქანების წარმოქმნითა და მზის სხივური ენერჯის ინტენსიური მიწოდებით. ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის რაოდენობის ცვალებადობასთან არის დაკავშირებული კლიმატის გათბობა და აცივება. უკანასკნელი 50 წლის განმავლობაში ატმოსფეროს შემადგენლობაზე მნიშვნელოვანი ზეგავლენა მოახდინა ადამიანის სამეურნეო საქმიანობამ, რამაც საგრძნობლად გაზარდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის კონცენტრაცია. ამან კი შექმნა კლიმატის გლობალური შეცვლის სერიოზული პრობლემა.

ვიდრე გადავიდოდეთ ცალკეული ეკოსისტემების პროდუქტიულობაზე, საჭიროდ მიგვაჩნია აღვნიშნოთ, რომ სუფთა პირველადი პროდუქცია ტოლია იმ პროდუქციისა, რომელიც გამოიყენა ბიოტროფებმა, მიმატებული მცენარეებიდან ჩამონაცვინი, რომელიც საპროტროფების „განკარგულებაში“ გადადის და ფიტომასის ის რაოდენობა, რომელიც მცენარეთა ზრდის შედეგად დაგროვდა (ფაქტობრივად, სუფთა პროდუქცია). გარდა ამისა, არჩევნ სუფთა პროდუქციას ეკოსისტემების დონეზე; ის განისაზღვრება საერთო პროდუქციის აღრიცხვის გზით და ფოტოტროფებისა და ჰეტეროტროფების სუნთქვაზე მისი დანახარჯით. მყარი ფიტოცენოზების სუფთა პროდუქცია შეიძლება იყოს მნიშვნელოვანი, ხოლო ბიოცენოზებისა (ეკოსისტემების) – უმნიშვნელო ან ნულთან ახლოც კი, ვინაიდან ფოტოტროფების მიერ შექმნილი მასა იხარჯება ბიოცენოზში შემავალი ორგანიზმების სუნთქვაზე.

ცნობილია, რომ ყველაზე დაბალი პროდუქტიულობით გამოირჩევა ღია ზღვები და უდაბნოები (0.1 გ/მ^2 დღე-ღამეში); ბალახოვან ქსეროფილურ მცენარეულობას, ღრმა ტყეებს, მაღალმთიანეთის ტყეებს უკავიათ მეორე ადგილი ($0.5 - 3 \text{ გ/მ}^2$ დღე-ღამეში); ტენიანი ტყეების, არცთუ ღრმა ტბების პროდუქტიულობა შედარებით უფრო მაღალია ($3-10 \text{ გ/მ}^2$ დღე-ღამეში). ყველაზე მაღალ მაჩვენებლებს ($10-20 \text{ გ/მ}^2$ დღე-ღამეში) აღწევენ ესტუარიები, მარჯნის რიფები, მდინარის პირებზე განვითარებული მცენარეული ფორმაციები. პირველადი პროდუქტიულობა დამოკიდებულია ძირითად მალიმიტირებელ ფაქტორებზე – წყლის რაოდენობაზე, საკვებ ნივთიერებებზე, მზის სხივური ენერჯის ინტენსიურობაზე და სხვ. მაგალითად, უდაბნოს ეკოსისტემებში მნიშვნელოვანია წყალი, ღრმა ტბებსა და ზღვებში – სინათლე და საკვები, მარილების რაოდენობა და ა.შ.

25-ე ცხრილში შეჯამებულია მონაცემები მსოფლიოს ეკოსისტემების პირველადი პროდუქტიულობისა და ბიომასის შესახებ.

სუფთა პირველადი პროდუქცია და ბიომასა დედამიწის
სხვადასხვა ეკოსისტემებში, ლარხერის მიხედვით (2006)

| თემპერატურული სარტყლედი და ბიოკლიმატური ოლქები | ფართობი 10 ⁶ კმ ² | პირველადი პროდუქცია (მშრალი ნივთიერება) | | ბიომასა (მშრალი ნივთიერება) | |
|--|--|---|---------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|
| | | საშუალო ტ/ჰა წელიწადში | სულ 10 ⁹ ტ წელიწადში | საშუალო ტ/ჰა წელიწადში | სულ 10 ⁹ ტ წელიწადში |
| პოლარული | 8.05 | 1.6 | 1.33 | 17.1 | 13.77 |
| ბორეალური | 23.20 | 6.5 | 15.17 | 189.2 | 439.06 |
| სუბტროპიკალური: | | | | | |
| ჰუმიდური ¹⁾ | 7.39 | 12.6 | 9.34 | 342.0 | 253.58 |
| სემიარიდული ²⁾ | 8.10 | 8.2 | 6.64 | 20.8 | 16.85 |
| არიდული ³⁾ | 7.04 | 2.8 | 1.99 | 11.7 | 8.24 |
| ჯამი | 22.53 | 7.9 | 17.99 | 123.6 | 278.67 |
| სუბტროპიკული: | | | | | |
| ჰუმიდური | 6.24 | 25.5 | 15.92 | 366.1 | 228.42 |
| სემიარიდული | 8.29 | 13.8 | 11.49 | 98.7 | 81.90 |
| არიდული | 9.73 | 7.3 | 7.14 | 13.9 | 13.58 |
| ჯამი | 24.26 | 14.2 | 34.55 | 133.5 | 323.90 |
| ტროპიკული: | | | | | |
| ჰუმიდური | 26.50 | 29.2 | 77.32 | 440.4 | 1166.17 |
| სემიარიდული | 16.01 | 14.1 | 22.59 | 107.4 | 171.96 |
| არიდული | 12.84 | 2.0 | 2.62 | 7.0 | 9.01 |
| ჯამი | 55.35 | 18.5 | 102.53 | 243.3 | 1346.1 |
| ნმელეთი (მცინვარების, ტბების, მდინარეების გამოკლებით) | 133.4 | 12.8 | 171.54 | 18.1 | 2402.5 |
| კონტინენტები (მთლიანად) | 149.3 | 11.5 | 172.54 | 160.9 | 2402.54 |
| ოკეანეები | 361.0 | 1.7 | 60.0 | 0.005 | 0.17 |
| პლანეტა (მთლიანად) | 510.3 | 4.5 | 232.54 | 47.1 | 2402.71 |

1. **ჰუმიდური** – ტენიანი კლიმატი, რომელშიც წვიმის ნალექები სჭარბობენ აორთქლებას;
2. **სემიარიდული** – ჰუმიდურსა და არიდულს შორის ვარდამავალი კლიმატი;
3. **არიდული** – მშრალი კლიმატი, რომელშიც აორთქლება სჭარბობს წვიმის ნალექებს.

მიუხედავად იმისა, რომ ხმელეთის ფართობი დედამიწის მხოლოდ 1,3-ს შეადგენს და მის მნიშვნელოვანი ნაწილი დაფარულია ტუნდრისა და უდაბნოს მცირედი პროდუქტიულობით, ხმელეთის ყოველწლიური საერთო პირველადი პროდუქცია ორ-სამჯერ უფრო მეტია ოკეანეს პროდუქციაზე. ყველაზე მაღალი პროდუქტიულობით ხასიათდება წვიმიანი ტროპიკული ტყეები. პროდუქტიულობა ტროპიკული ტყეებიდან ზომიერი ზონის, ხოლო შემდეგ ბორეალური ზონის ტყეებისაკენ გადასვლისას კანონზომიერად მცირდება. კულტივირებული მიწების პროდუქტიულობა კონტინენტების მცენარეულობის პროდუქციის მხოლოდ 9%-ს შეადგენს.

არქტიკული უდაბნოდან (უკიდურეს ჩრდილოეთით განვითარებული მცენარეულობა) დაწყებული ფართოფოთლოვანი ტყეების ზონამდე როგორც პროდუქტიულობა, ისე ბიომასის საერთო მარაგი იზრდება. სამხრეთისაკენ ბალახოვან, ბუჩქოვან და, განსაკუთრებით, უდაბნოს მცენარეულობაზე გადასვლისას ბიომასა და პროდუქტიულობა მცირდება. მცენარეულობის პროდუქცია და მცენარეული ბიომასის საერთო მარაგი განისაზღვრება, პირველ რიგში, ტემპერატურით და მცენარეების წყლით მომარაგებით.

განვიხილოთ მონაცემები საქართველოს მაღალმთიანეთის ბალახოვანი ეკოსისტემების მცენარეულობის პროდუქტიულობისა და ბიომასის შესახებ. ყაზბეგის სუბალპურ სარტყელში (1900-2100 მ. ზ. დ.) მიწისზედა ორგანული მასის საერთო მარაგი 3-დან 9 ტ/ჰა-მდე აღწევს, ხოლო ბიომასა – 0,4-დან 4 ტ/ჰა-მდე. სუბნივალურ სარტყელში დაახლოებით 20-ჯერ უფრო მცირე მასა გროვდება, ვიდრე სუბალპურში. მკვდარი ორგანული მასის რაოდენობა ამავე რეგიონში 1,4-დან 8,1 ტ/ჰა-მდე აღწევს. მკვდარი მასა ყველაზე დიდი რაოდენობით გროვდება ცივ და ტენიან ჩრდილოეთისა და დასავლეთის ექსპოზიციის კალთაზე წარმოდგენილ ეკოსისტემებში.

პროდუქციის ინტენსივობის მიხედვით სუბალპურ სარტყელში მკაფიოდ გამოიყოფა ორი პერიოდი: აქტიური (გაზაფხულის პერიოდი) და პასიური (ზაფხულის პერიოდი). წლიური ამონაზარდი, ანუ იგივე პროდუქტიულობა 3 ტ/ჰა-ს აღწევს, ხოლო დღიური პროდუქცია უდრის 1.24–3.0 გ/მ²-ს. აღსანიშნავია, რომ სუბალპურ სარტყელში ყველაზე მაღალი პროდუქტიულობით ნოტიო ეკოტოპის პირობებში წარმოდგენილი ეკოსისტემები გამოირჩევიან. საგულისხმოა, რომ მცენარეულობის წლიური ჩამონაცვენის თითქმის ტოლია წლიური ამონაზარდისა. როგორც ზემოთ აღინიშნა, მცენარეულობის პროდუქციის დახასიათება შესაძლებელია აგრეთვე მასში ენერჯის შემცველობის მიხედვით.

ცნობილია, რომ დედამიწის მცენარეული საფარი ყოველწლიურად აფიქსირებს 687.19¹⁸ კალ მზის სხივურ ენერჯიას, მათ შორის კონტინენ-

ტების მცენარეულობა – 426.10¹⁸ კალ, ხოლო ოკეანის მცენარეები 261.10¹⁸ კალ. ხმელეთის მცენარეულობის მიერ მზის ენერგიის გამოყენების ხვედრითი წილი შემდეგნაირად ნაწილდება: ტყეების – 65%, ბუნებრივი ბალახოვანი მცენარეულობის – 14%, კულტურული ნათესებისა – 9%. თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ ყოველ წელს ჩვენი პლანეტის ზედაპირამდე 510.10¹⁸ კკალ მზის ენერგია აღწევს, მაშინ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ მისი მხოლოდ 0,13% შთაინთქმება მცენარეების მიერ. ხმელეთის მცენარეულობა გამოიყენებს 0,3%-ს, ხოლო ოკეანის მცენარეები – 0,07%-ს. ფიტომასის კალორიულობა ცვალებადობს კლიმატთან და მცენარის სახეობასთან კავშირში. საერთოდ, ეს პარამეტრები ზომიერი სარტყლის ტყეებში უფრო მაღალია, ვიდრე ტროპიკებში; ფარულთესლოვან მცენარეებში კი უფრო დაბალი, ვიდრე შიშველთესლიანებში. მიწისზედა და მიწისქვეშა ორგანოების შესაქმნელად ბალახოვანი მცენარეები ხეებზე უფრო ეკონომიურად ხარჯავენ ენერგიას.

ტყეებში ენერგიის საერთო მარაგი ძირითადად თავმოყრილია მერქანში. ფოთლებსა და წიწვებში ენერგიის შემცველობა დაბალია.

2.3.3. ორგანული ნივთიერების ხრწნა

ბუნებაში ორგანული ნივთიერების ხრწნის ჰეტეროტროფული პროცესი დაახლოებით ათანაბრებს ავტოტროფულ მეტაბოლიზმს. ხრწნა, ფართო გაგებით, ეს არის ნებისმიერი ბიოლოგიური დაჟანგვა, რომელიც ენერგიას იძლევა. ამავე დროს იგი როგორც აბიოტური, ისე ბიოტური პროცესების შედეგია. ხანძრები, რომლებიც ძალიან ხშირია ტყისა და სტეპების ეკოსისტემებში, ორგანული ნივთიერების დაშლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. მათი საშუალებით ატმოსფეროს უბრუნდება ნახშირორჟანგის და სხვა გაზების საკმაოდ დიდი რაოდენობა, ხოლო ნიადაგს – მინერალური ნივთიერებები. ორგანული ნარჩენების მექანიკური დანაწევრება ხდება გაყინვისა და გაღობის პროცესების შედეგად წარმოშობილი გამდინარე წყლის ძალის ზემოქმედებით, მაგრამ ორგანული ნივთიერებების საბოლოო დაშლა ხორციელდება ჰეტეროტროფული მიკროორგანიზმების ან საპროფაგების მეშვეობით. ეს პროცესი თავისთავად ბაქტერიებისა და სოკოების მიერ საკვების მოპოვების შედეგია და აუცილებელია სიცოცხლისათვის. მისი შეწყვეტა გამოიწვევდა ყველა ბიოლოგიური ელემენტის მკვდარ ნარჩენებში დარჩენას და სიცოცხლის გაგრძელება შეუძლებელი იქნებოდა. ბაქტერიულ უჯრედებში და სოკოს მიცელიუმში არის ფერმენტთა ჯგუფები, რომლებიც ხელს უწყობენ ხრწნის პროცესის დროს სპეციფიკური ქიმიური რეაქციების მსვლელობას. ეს ფერმენტები გამოიყოფა მკვდარ ნივთიერებაში, რომ-

ლის ხრწნის ზოგიერთ პროდუქტს გახრწნილი ორგანიზმები გამოიყენებენ საკვებად, ხოლო ნაწილი რჩება გარემოში. აღსანიშნავია, რომ საპროტროფის არც ერთ სახეობას არ შეუძლია მკვდარი ნარჩენების სრული გახრწნა. მაგრამ, როგორც წესი, დამშლელების კომპლექსი ბიოსფეროში შედგება მრავალრიცხოვანი სახეობებისაგან, რომლებიც აწარმოებენ სრულ დაშლას. მცენარისა და ცხოველის სხვადასხვა ნაწილები სხვადასხვა სისწრაფით იშლება. მაგალითად, ცხიმები, შაქრები და ცილები იხრწნება სწრაფად, მაგრამ მცენარეული უჯრედისი (ცელულოზა), მერქნის ლიგნინი, ქიტინი, თმა და ძვალი ძალიან ნელა იშლება.

გახრწნის მიხედვით ყველაზე მყარი პროდუქტია ჰუმუსი. ჰუმუსი მუქი ფერის, ხშირად მოყვითალო-ყავისფერი ამორფული ან კოლოიდური ნივთიერებაა, გაურკვეველი ქიმიური შემადგენლობით. როგორც აღვნიშნეთ, ეს ნივთიერება ყველა ეკოსისტემის აუცილებელი კომპონენტია. მისი გახრწნის სამი სტადია გამოიყოფა: 1. დეტრიტის დანაწევრება ფიზიკური და ბიოლოგიური ზემოქმედების შედეგად, რასაც თან სდევს ხსნადი ორგანული ნივთიერებების განთავისუფლება; 2. ჰუმუსის შედარებით სწრაფი წარმოქმნა და საპროტროფების მიერ ხსნადი ორგანული ნივთიერებების განთავისუფლება; 3. ჰუმუსის შედარებით ნელი მინერალიზაცია.

გახრწნის ძირითად ფუნქციად ყოველთვის ითვლებოდა ორგანული ნივთიერების მინერალიზაცია. მაგრამ, როგორც ოდუმი აღნიშნავს, ამ უკანასკნელ დროს მას მეორე ფუნქციასაც მოაწერენ. კერძოდ, გახრწნის დროს გამოყოფილ ორგანულ ნივთიერებებს შეუძლიათ ძლიერ იმოქმედონ ეკოსისტემების სხვა ორგანიზმების ზრდაზე.

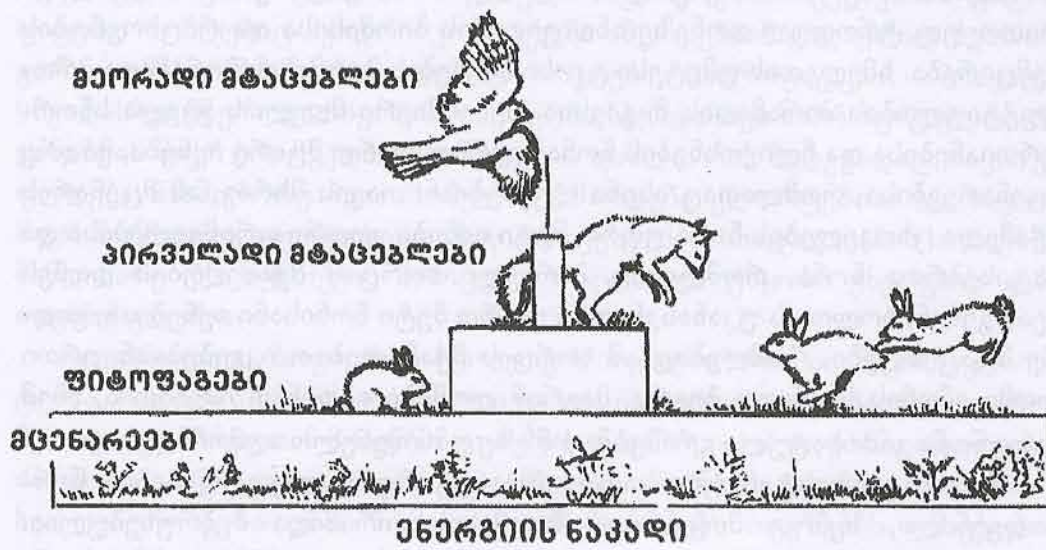
ამრიგად, ორგანული ნივთიერებების გახრწნა საკმაოდ ხანგრძლივი და რთული პროცესია, რომელიც აკონტროლებს ეკოსისტემების რამდენიმე მნიშვნელოვან ფუნქციას. როგორც ოდუმი აღნიშნავს, ამ პროცესების შედეგად: 1. ნივთიერებათა წრებრუნვას უზრუნდება კვების ელემენტები, რომლებიც მკვდარ ორგანულ ნივთიერებაში არიან; 2. წარმოიქმნება ხელატური (ნივთიერება, რომელიც მეტალთან ერთად წარმოქმნის კომპლექსურ მარილს) კომპლექსები კვების ელემენტებით; 3. მიკროორგანიზმების მეშვეობით კვების ელემენტები და ენერგია ბრუნდება ეკოსისტემაში; 4. დეტრიტულ კვების ჯაჭვში ორგანიზმების თანამიმდევრობითი რივისათვის წარმოიქმნება საკვები; 5. წარმოიქმნება მეორეული მეტაბოლიტები, რომელთაც აქვთ მაინჰიბირებელი, მასტიმულირებელი და ხშირად რეგულაციური მოქმედება; 6. გარდაიქმნება დედამინის ზედაპირის ინერტული ნივთიერებები, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ისეთი უნიკალური ბუნებრივი სხეული, როგორიცაა ნიადაგი და 7. რეგულირდე-

ბა ატმოსფეროს შემადგენლობა, რაც ხელს უწყობს ისეთი მსხვილი აეროზების სიცოცხლეს, როგორც ჩვენ ვართ.

მოკლედ შევჩერდეთ ყაზბეგის მაღალმთიანეთში ჩვენ მიერ ჩატარებულ დაკვირვებებზე. ალპურ სარტყელში, კავკასიონზე ერთ-ერთ ფართოდ გავრცელებულ ისლიან ეკოსისტემაში შესწავლილ იქნა ფიტომასის დაშლის (გახრწნის) თავისებურებანი. აღმოჩნდა, რომ პირველი შვიდი დღის განმავლობაში გაიხრწნა ფიტომასის 5.9%, მაშინ, როდესაც მომდევნო 40 დღეში – მხოლოდ 8.1%, რაც შეადგენს პირველი შვიდი დღის განმავლობაში დაშლის (გახრწნის) საშუალოდ 0.8%-ს, ხოლო ორმოცი დღის განმავლობაში – 0.2%-ს. აღსანიშნავია, რომ ბიომასის გახრწნის სისწრაფე ორჯერ უდრო მეტია, ვიდრე დეტრიტისა (მკვდარი, ჩამოცვენილი მასის). გახრწნის სისწრაფე ექსპოზიციის დროის გაზრდით თანდათან კლებულობს. შესწავლილი ეკოსისტემების ფოტომასის (ბიომასა და დეტრიტი ერთად) გახრწნის სისწრაფე უდრის 30 მგ.გ^{-1} -ს დღელამეში, რაც ტიროლის ალპების (ავსტრია) მსგავს ეკოსისტემაში ჩატარებული გამოკვლევების შედეგებს უახლოვდება.

2.3.4. პროდუქტიულობის და ბიომასის პირამიდები

მეტაბოლიზმის პროცესის შედეგად მიღებული ენერჯის რაოდენობა ყოველ მომდევნო ტროფულ დონეზე მცირდება. მწვანე მცენარეები, პირველადი პროდუცენტები, წარმოქმნიან ყველაზე უფრო პროდუქტიულ ტროფულ დონეს; ნაკლებ პროდუქტიულები არიან მცენარის მჭამელი ცხოველები, კიდევ უფრო ნაკლები – ხორცის მჭამელი ცხოველები. ყოველი ტროფული დონის პროდუქტიულობა იზღუდება წინა დონის პროდუქტიულობით. ვინაიდან მცენარეები და ცხოველები ენერჯის ნაწილს თავისი არსებობის შესანარჩუნებლად ხარჯავენ, ამიტომ სულ უფრო და უფრო მცირე ენერჯია გადაეცემა თითოეულ მის ზემოთ მდგომ ტროფულ დონეს. ცნობილია, რომ მცენარის მიერ ასიმილირებული სინათლის ენერჯის 30%-დან 70%-მდე გამოიყენება თვითონ მცენარის მიერ სიცოცხლის შესანარჩუნებლად და ბიოსინთეზის პროცესებისათვის. მცენარის მჭამელი და ხორცის მჭამელი ცხოველები უფრო აქტიურ ცხოვრებას ეწევიან, ვიდრე მცენარეები და მცენარეების მიერ ასიმილირებული ენერჯის კიდევ უფრო მეტ რაოდენობას ხარჯავენ. ამის შედეგად, თითოეული ტროფული დონის პროდუქტიულობა შეადგენს წინა დონის მხოლოდ 5-20%-ს. ენერჯის შედარებით რაოდენობას, რომელიც ერთი ტროფული დონიდან მეორეს გადაეცემა, ბიოცენოზის ეკოლოგიური ეფექტურობა, ანუ კვებითი **ჯაჭვის ეფექტურობა** ეწოდება.



სურ. 41. ეკოლოგიური პირამიდა, რომელიც ასახავს ტროფულ დონეზე ეკოსისტემების პროდუქტიულობას, რიკლეფსის (1979) მიხედვით

რიკლეფს მოჰყავს ეკოლოგიური პირამიდა (სურ. 41), რომელიც გამოსახავს სუფთა პროდუქტიულობას ეკოსისტემის თითოეულ ტროფულ დონეზე. სურათზე ეკოსისტემის თითოეული ტროფული დონე წარმოდგენილია ბლოკის სახით, რომლის სიდიდე ამ დონის პროდუქტიულობას შეესატყვისება, ხოლო შემდეგ ეს ბლოკები, დაწყებული პირველადი პროდუცენტებიდან, ერთმანეთზეა დაწყობილი. საბოლოოდ გამოსახულია ეკოსისტემებისათვის დამახასიათებელი პირამიდა. ამ პირამიდის სტრუქტურა მერყეობს ცენოზიდან ცენოზისაკენ მისი ტროფული დონეების ეკოლოგიურ ეფექტურობასთან დაკავშირებით. წარმოდგენილ სურათზე ეს ეკოლოგიური ეფექტურობა შეადგენს 20, 15 და 10%-ს. მცენარის მჭამელი ცხოველების (ფიტოფაგების) პროდუქტიულობა შეადგენს მცენარეების პროდუქციის 20%-ს; პირველი რიგის ხორცის მჭამელების პროდუქცია შეადგენს ფიტოფაგების პროდუქციის 15%-ს და მცენარეების პროდუქციის მხოლოდ 3%-ს; მეორე რიგის ხორცის მჭამელების პროდუქცია უდრის მცენარეების პროდუქციის მხოლოდ 0,3%-ს. ეს მონაცემები ალბათ ბუნებრივი ეკოსისტემების მონაცემებთან შედარებით საგრძნობლად მაღალია. მაგრამ ეს პირამიდა გვიჩვენებს ტროფული დონის მატებასთან ერთად გამოსაყენებლად მისაწვდომი ენერგიის შემცირებას, რაც ჩვეულებრივი მოვლენაა ყველა ცენოზში და, მასთან ერთად, ყველა ეკოსისტემაში.

აღსანიშნავია, რომ ენერჯის რაოდენობის შემცირებას თან ახლავს თითოეულ ტროფულ დონეზე ინდივიდების ბიომასისა და რიცხოვნობის შემცირება. ხმელეთის უმეტესი ეკოსისტემების ბიომასის პირამიდა პროდუქტიულობის პირამიდის მსგავსია. ნებისმიერი მდელოს ყველა სწორფრთიანებისა და ჩლიქოსნების წონა ბევრად უფრო მცირე იქნება, ვიდრე მცენარეებისა, რომლითაც ისინი იკვებებიან; თავის მხრივ, ამ მცენარის მჭამელი ცხოველების წონა უფრო მეტი იქნება, ვიდრე ფრინველებისა და კატისებრთა წონა, რომლებიც პირველი ხორცის მჭამელების დონეს შეადგენენ, ხოლო ეს უკანასკნელნი უფრო მეტი წონისანი იქნებიან, ვიდრე მტაცებლები, რომლებიც ამ ხორცის მჭამელებით იკვებებიან. ერთი ლომი იწონის საკმაოდ ბევრს, მაგრამ ლომები იმდენად იშვიათია, რომ მათი წონა გამოხატული გრამებში 1 მ^2 -ზე უმნიშვნელო აღმოჩნდება.

წყლის ეკოსისტემებში, სადაც პლანქტონური დაჯგუფებებია წარმოდგენილი, ზემოთ მოყვანილი ბიომასის პირამიდა შებრუნებულია. წყალმცენარეები უფრო პროდუქტიულები უნდა იყვნენ, ვიდრე უწვრილესი ცხოველები, რომლებიც ამ წყალმცენარეებით იკვებებიან. მაგრამ ფიტოპლანქტონი ზოგჯერ ისეთი სისწრაფით გამოიყენება, რომ მისი რაოდენობა, მცენარის მჭამელი ზოოპლანქტონის აქტიურობის გამო, ძალიან დაბალ დონეზეა. ინტენსიური გამოჭმა ამცირებს ფიტოპლანქტონს, მაგრამ წყალმცენარეების (ფიტოპლანქტონის) პროდუქტიულობა იმდენად მაღალია, რომ ოპტიმალურ პირობებში მათ შეუძლიათ გამოკვებონ ის მცენარის მჭამელი ცხოველები, რომელთა ბიომასაც აჭარბებს მათ ბიომასას.

რაოდენობის პირამიდა უფრო ნაკლებად მდგრადია, ვიდრე ბიომასის პირამიდა. პათოგენური მიკროორგანიზმები, კოლოები, ქიანჭველები და სხვ. უფრო მრავალრიცხოვანნი არიან, ვიდრე ორგანიზმები, რომლებითაც ისინი იკვებებიან.

2.3.5. ეკოსისტემების მაგალითები

ეკოსისტემებს ყოფენ სამ ძირითად ტიპად: 1. *მიკროეკოსისტემები* – გადაჭრილი ხე, აკვარიუმი და სხვ.; 2. *მეზოეკოსისტემები* – ტყე, ტბა და სხვ.; 3. *მაკროეკოსისტემები* – ოკეანე. განვიხილოთ ზოგი მათგანი.

მიკროეკოსისტემების ერთ-ერთი მაგალითია გადაჭრილი ხე თავისი ამონაყარით (ყლორტებით). ის დამოუკიდებელი ეკოსისტემაა იმიტომ, რომ მას აქვს მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელი ავტოტროფული და ჰეტეროტროფული კომპონენტები და მათთან დაკავშირებული აბიოგენური გარემო. ავტოტროფებია ყლორტები, ხეზე დასახლებული ხავსები და ლიქენები, რომლებიც აწარმოებენ ფოტოსინთეზს და ჰქმნიან

ორგანულ ნივთიერებას. ამ ორგანული ნივთიერებით იკვებებიან ფიტოფაგები, რომლებიც მჭიდრო კონტაქტში იმყოფებიან გადაჭრილ ხესთან, გარდა ამისა, მასზე სახლდებიან სოკოები, საპროფიტები, მრავალი სხვადასხვა მწერი და სხვ. მიმდინარეობს სხვადასხვა საპროფიტული ორგანიზმის მიერ ხის მკვდარი ნაწილების დაშლა, რის შედეგადაც თავისუფლდება ნახშირორჟანგი, რომელიც ხმარდება ყლორტებისა და ხავსის მიერ წარმოებულ ფოტოსინთეზის პროცესს. ძირითადად ლამის საათებში მიმდინარეობს სუნთქვის პროცესი, რაც ხელს უწყობს ენერჯის განთავისუფლებას.

აკვარიუმიც, ზოგიერთი ეკოლოგის თვალსაზრისით, მიკროეკოსისტემაა, რადგან აქ წარმოდგენილია ყველა ის ძირითადი კომპონენტი, რომელიც ერთმანეთთან მჭიდრო ფუნქციურ დამოკიდებულებაში იმყოფება. ძირითადი არაცოცხალი გარემოა წყალი; ენერჯის წყაროა ოთახის ან ხელოვნური განათება, რომელიც განაპირობებს თევზების არსებობას აკვარიუმში. ჟანგბადით მომარაგება ხდება, ძირითადად, წყლის მცენარეების ან წყალმცენარეების საშუალებით, რომელთაც აქტიური ფოტოსინთეზის უნარი აქვთ. ფოტოსინთეზისათვის საჭირო ნახშირორჟანგი გამოიყოფა უმთავრესად თევზების ცხოველქმედებისა და მცენარეების სუნთქვის შედეგად. ზოგი მეცნიერი, მაგალითად, ოდუმი თვლის, რომ რადგანაც აკვარიუმში არ არსებობს „წონასწორობა“, ამიტომ ის ეკოსისტემად არ ჩაითვლება.

მიკროეკოსისტემების ანუ მიკროკოსმების მაგალითად ოდუმს მოაქვს ბოთლში ან სხვა ჭურჭელში მოწყობილი ავტონომიური სამყარო. მისი აზრით, ასეთმა მოდელმა შეიძლება შექმნას წარმოდგენა სხვადასხვა ეკოსისტემების ბუნებაზე.

მეზოეკოსისტემების ტიპური მაგალითია ტბა. ტბის ენერჯის წყაროა მზის სინათლე. წყალში სხივების გავლისას მათი ერთი ნაწილი შთანთქმება პლანქტონის მიერ და ფოტოსინთეზის პროცესში გამოიყენება; სინათლის დანარჩენ ნაწილს შთანთქავს წყალი. ამრიგად, სიღრმის მატებასთან ერთად განათება მცირდება. ღრმა ტბებში არსებობს ე.წ. კომპენსაციური დონე ანუ სიღრმე, რომელშიც იმდენი სინათლე აღწევს, რამდენიც საჭიროა მწვანე მცენარეების მინიმალური არსებობისათვის.

სიღრმე, რომელშიც კომპენსაციური დონეა, დამოკიდებულია წყლის გამჭვირვალობაზე. ამ სიღრმის ზემოთ მცენარეები გამოყოფენ უფრო მეტ ჟანგბადს, ვიდრე იყენებენ. ეს ზედმეტი ჟანგბადი კი შეუძლიათ მოიხმარონ სხვა ორგანიზმებმა. ამ სიღრმის ქვემოთ ფოტოსინთეზს არ შეუძლია უზრუნველყოს სუნთქვა, ამიტომ ორგანიზმებისათვის მისაწვდომია მხოლოდ ის ჟანგბადი, რომელიც შემოდის წყალთან ერთად ტბის ზედა ფენებიდან. ფესვიანი წყლის მცენარეები, როგორცაა წყლის პრო-

შანები და ლელი, იზრდებიან ტბის წყალმარჩხ ადგილებზე. ამ მცენარეთა შორის თავშესაფარსა და საკვებს პოულობენ თევზები, თავკომბალები, მწერები, მოლუსკები, ქიები. ტბის ზედაპირზე ვხვდებით თავისუფლად მცურავ ცხოველებს, რომელთაც ჭარბი ჟანგბადის გარეშე არსებობა არ შეუძლიათ.

დიდ სიღრმეში, სადაც ჟანგბადი ნაკლებადაა, ხოლო ფოტოსინთეზისათვის საჭირო სინათლე არ არის საკმარისი, ენერგიის ძირითად ნაკადს წარმოადგენს ის მკვდარი მცენარეები და ცხოველები, რომლებიც ჩამოეშვებიან ზემოდან, ორგანიზმები – რედუცენტები (გამხრწნელები), აგრეთვე თევზები და უხერხემლოები, რომელთაც შეუძლიათ მცირე ჟანგბადიან გარემოში არსებობა, იკვებებიან ამ ნარჩენებით და ერთმანეთით.

როგორც ადრე იყო აღნიშნული, პროდუქტიულობის მიხედვით ტბები შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: **ევტროფული** – შედარებით წყალმარჩხი, ორგანული და მინერალური ნივთიერებებით მდიდარი და ჟანგბადით ღარიბი და **ოლიგოტროფული** – შედარებით ღრმა გამჭვირვალე ტბები, რომლებიც ღარიბია საკვები ნივთიერებებით, მაგრამ მდიდარია ჟანგბადით. სრულიად ბუნებრივ მოვლენად უნდა ჩაითვალოს ასეთი ტბის თანდათანობით ამოვსება მკვდარი ორგანული ნივთიერებით და საბოლოოდ მისი ეუტროფიზაცია. იმ შემთხვევაში, თუ ოლიგოტროფული ტბა ღრმაა, ეს პროცესი შეიძლება მიმდინარეობდეს მილიონი წლების განმავლობაში.

ქალაქს იხილავენ როგორც ჰეტეროტროფულ ეკოსისტემას და თვლიან, რომ ის არასრულწევრიანი ეკოსისტემაა, რომელიც ენერგიას, საკვებს, ბოჭკოვან მასალას (ცელულოზას), წყალს და სხვა ნივთიერებებს იღებს იმ დიდი ფართობებიდან, რომელიც მას გარშემო აკრავს. ქალაქი ბუნებრივი ჰეტეროტროფული ეკოსისტემებისაგან განსხვავდება შემდეგი ნიშნებით: 1. ფართობის ერთეულზე მეტაბოლიზმის ბევრად უფრო მაღალი ინტენსივობით, რაც მოითხოვს კონცენტრირებული ენერგიის უფრო დიდი ნაკადის შემოსვლას გარედან (ეს ენერგია ძირითადად შემოდის სათბობის სახით); 2. ნივთიერების გარედან შემოტანის დიდი მოთხოვნილებით (მაგალითად, ვაჭრობისა და წარმოებისათვის მეტალების შემოტანა); აქ მხედველობაში არ არის მიღებული ის მეტალები, რომლებიც საჭიროა სიცოცხლის არსებობისათვის. 3. უფრო მომშხამველი ნარჩენებით, რომელთა დიდი ნაწილი სინთეზური ნაერთებია და უფრო ტოქსიკური, ვიდრე ბუნებრივი ნედლეული.

ამჟამად ქალაქების უმეტესობას გარს აკრავს „მწვანე სარტყელი“, მაგრამ ამ მწვანე კომპონენტების ორგანულ პროდუქციას არ შეუძლია მნიშვნელოვნად იმოქმედოს ქალაქის ტრანსპორტის, ქარხნებისა და მო-

სახლეობის მომარაგებაზე. საკვების, საწვავის, ელექტროდენისა და წყლის უზარმაზარი რაოდენობით შემოტანის გარეშე ქალაქის ინფრასტრუქტურა დაირღვევა; ხალხი ან შიმშილით დაიღუპებოდა, ან ქალაქიდან გავიდოდა. რა თქმა უნდა, ქალაქის მიმდებარე ტყეებს, მდელოებსა და პარკებს უდიდესი ესთეტიკური და რეკრეაციული მნიშვნელობა აქვთ; ისინი ამცირებენ ქალაქში ტემპერატურის რყევას, ხმაურსა და დაჭუჭყიანებას, ხელს უწყობენ მგალობელი ფრინველებისა და სხვა ცხოველების ადგილსამყოფლების ჩამოყალიბებას.

ცნობილია, რომ ქალაქის ერთი ჰექტარი 1000-ჯერ უფრო მეტ ენერჯიას იყენებს, ვიდრე იგივე ფართობი სოფელში. ქალაქის ფუნქციონირების შედეგად წარმოქმნილი სითბო, მტვერი და სხვა დანაგვიანებული ნივთიერებები მნიშვნელოვნად ცვლის ქალაქის კლიმატს. როგორც ცნობილია, ქალაქებში უფრო თბილა, მომატებულია ღრუბლიანობა, ნაკლებია მზის სინათლე, მეტია ნისლი, ვიდრე სოფლებსა და მის მიდამოებში.

ოდუმის გამოთქმით, თანამედროვე ქალაქი – თავისი შემოგარენით (სოფლის) პარაზიტია. ქალაქი არ აწარმოებს, ან თითქმის არ აწარმოებს საკვებს ან სხვა ორგანულ ნივთიერებებს, არ ასუფთავებს ჰაერს, არ აბრუნებს, ან თითქმის არ აბრუნებს წრებრუნვაში წყალსა თუ არაორგანულ ნივთიერებებს. მეორე მხრივ, ის იმყოფება სიმბიოზურ დამოკიდებულებაში მის გარემომცველ ადგილთან, ვინაიდან ქალაქი აწარმოებს და ქალაქიდან გადის საქონელი, ფული, კულტურული ღირებულებები და სხვ. ქალაქი, თავის მხრივ, იღებს საქონელს და აქვს მომსახურების სფერო.

ქალაქი ეკოსისტემად შეიძლება ჩაითვალოს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მხედველობაში მივიღებთ მის ფართო გარემოს ენერჯიისა და ნივთიერებების როგორც გასვლით, ისე შემოსვლით.

ქალაქს, როგორც ეკოსისტემას, და ამ საკითხის ირგვლივ არსებულ ლიტერატურას უფრო ფართოდ შეიძლება გაეცნოთ ოდუმის (1986) წიგნში.

ნათესი მინდორიც ეკოსისტემა – *აგროეკოსისტემაა*. აქ კარგად არის გამოხატული ორგანიზმების ერთმანეთთან და გარემოსთან დამოკიდებულება. აგროეკოსისტემები უფრო მარტივადაა ორგანიზებული, ვიდრე ბუნებრივი ეკოსისტემები. ისინი, ბუნებრივი ეკოსისტემებისგან განსხვავებით, დამატებით ენერჯიას იღებენ ადამიანის „მუშაობის“ და ცხოველების, სასუქების, პესტიციდების, სარწყავი წყლის, მანქანების მუშაობის სახით. აგროეკოსისტემებში ორგანიზმების მრავალფეროვნება ძლიერ შემცირებულია. გაბატონებული სახეობების სელექცია ხელოვნური და არაბუნებრივი გადარჩევის გზით წარიმართება.

აგროეკოსისტემები ისეა ორგანიზებული, რომ საკვები პროდუქტების მისაღებად რაც შეიძლება უხვად იქნეს გამოყენებული მზის ან სხვა ენერჯია. აგროეკოსისტემებს უჭირავთ ხმელეთის 10%.

თავი 3. ბიოსფერო

3.1. ბიოსფეროს განსაზღვრება

ბიოსფერო ეკოსისტემების ერთობლიობაა. იგი წარმოადგენს დედამიწის ზედაპირის გარსს, რომელიც მას კოსმოსური გარემოსგან მიჯნავს.

მეცნიერული შეხედულება ბიოსფეროს¹ შესახებ პირველად 1875 წელს განავითარა ავსტრიელმა გეოლოგმა ზიუსმა. ბიოსფეროს ის განიხილავდა, როგორც სიცოცხლით მოცულ დედამიწის ქერქის განსაკუთრებულ გარსს.

1927 წელს რუსმა მეცნიერმა ვერნადსკიმ ეკოლოგიური თვალსაზრისით განიხილა ბიოსფეროს შესახებ მოძღვრების ძირითადი დებულებები. მისი განმარტებით, ბიოსფერო – ეს არის დედამიწის არა მხოლოდ დღევანდელი, ცოცხალი ორგანიზმებით დასახლებული გარეგანი გარსი, არამედ ლითოსფეროს (გამოფიტვის ქერქი) ის ნაწილიც, რომელიც წარსულში დასახლებული იყო უძველესი ორგანიზმებით. ზოგიერთი მკვლევარი მიზანშეწონილად თვლის განასხვავოს მასში ნოოსფერო და პალეობიოსფერო. თვლიან აგრეთვე, რომ თანამედროვე ბიოსფეროს ფარგლებში უნდა გამოიყოს ფიტოტროფოსფერო და გეოსფერო, რომელიც შეიცავს მხოლოდ ფოტოსინთეზის უნარმოკლებულ ორგანიზმებს (ჰეტეროტროფებს, მცენარეთა ფესვებს, გამერქნებულ ღეროებს და სხვ.). ასეთ გეოსფეროს (ან გეოსფეროს ნაწილებს) უნდა მიეკუთვნოს: ატმოსფეროს ის ნაწილი, რომელიც ბიოცენოზის (ეკოსისტემის) ზევითაა წარმოდგენილი; ზღვისა და ოკეანის ღრმა ფენები და გამოფიტვის ქერქისა და ნავთობის დაროვების შრეები, სადაც ბაქტერიები სახლობენ. ეს სისტემები განხილული უნდა იყოს, როგორც ეკოსისტემები და არა როგორც ბიოცენოზები.

არსებობს ბიოსფეროს ცნების ოდნავ განსხვავებული ინტერპრეტაციაც, კერძოდ, რომ ბიოსფერო – ესაა პლანეტის ნაწილი, რომელიც დასახლებულია ცოცხალი ორგანიზმების ერთობლიობით და რომელშიც მუდმივი სიცოცხლეა შესაძლებელი. ამ განმარტებას ასე აზუსტებენ: დედამიწის ზედაპირი ყველგან ერთნაირად ხელსაყრელი არ არის ცოცხალი ორგანიზმებისათვის. უკიდურეს პოლარულ სარტყლებსა და მთების დიდ სიმაღლეებზე ან ღრმა წყლებში მცენარეებს და ცხოველებს არსებობა არ შეუძლია. იქ მხოლოდ ბაქტერიები და სოკოების სპორები არსებობენ, ზოგიერთი ხერხემლიანი ცხოველი (მაგალითად, გადამფრენი ფრინველები) აქ მხოლოდ შემთხვევით შეიძლება მოხვდეს. ასეთ გარდამავალ ზონებს **პარაბიოსფეროებს** უწოდებენ.

¹ ტერმინი „ბიოსფერო“ პირველად გამოიყენა ლამარკმა.

არის ასეთი განმარტებაც: ბიოსფერო არის ჰეტეროგენული ეკოლოგიური სისტემა, რომელიც მოიცავს ცოცხალ სამყაროს და მის სასიცოცხლო კერას. ამისი ილუსტრაცია მოცემულია 42-ე სურათზე.

ბუნებრივი ფიზიკური პირობების მიხედვით ბიოსფეროს ყოფენ სამად:

1. **ლითოსფერო** (ვინრო გაგებით) – დედამიწის ზედაპირის ყველაზე ზედა ფენებით შემოსაზღვრული გარემო. ეს არის მატერიკების მკვერივი ზედაპირი;

2. **ჰიდროსფერო** – დედამიწის წყლის გარსი, რომლის მთავარი შემადგენელი ნაწილია მსოფლიო ოკეანე. მას პლანეტის ზედაპირის 7/10 უკავია;

3. **ატმოსფერო** – ჰაერის ფენა, რომელიც წარმოადგენს ჩვენი პლანეტის პერიფერიულ გარსს და ეკვრის პირველ ორ გარემოს.

ბიოსფეროს მრავალრიცხოვანი მახასიათებლებიდან ორს გამოყოფენ:

1. წყალს, რომელიც ყველგან და ყოველთვის თხევად მდგომარეობაშია;

2. მზის რადიაციას, რომელიც განუწყვეტლივ აღწევს ბიოსფეროში და ენერჯის ერთადერთ წყაროს წარმოადგენს.

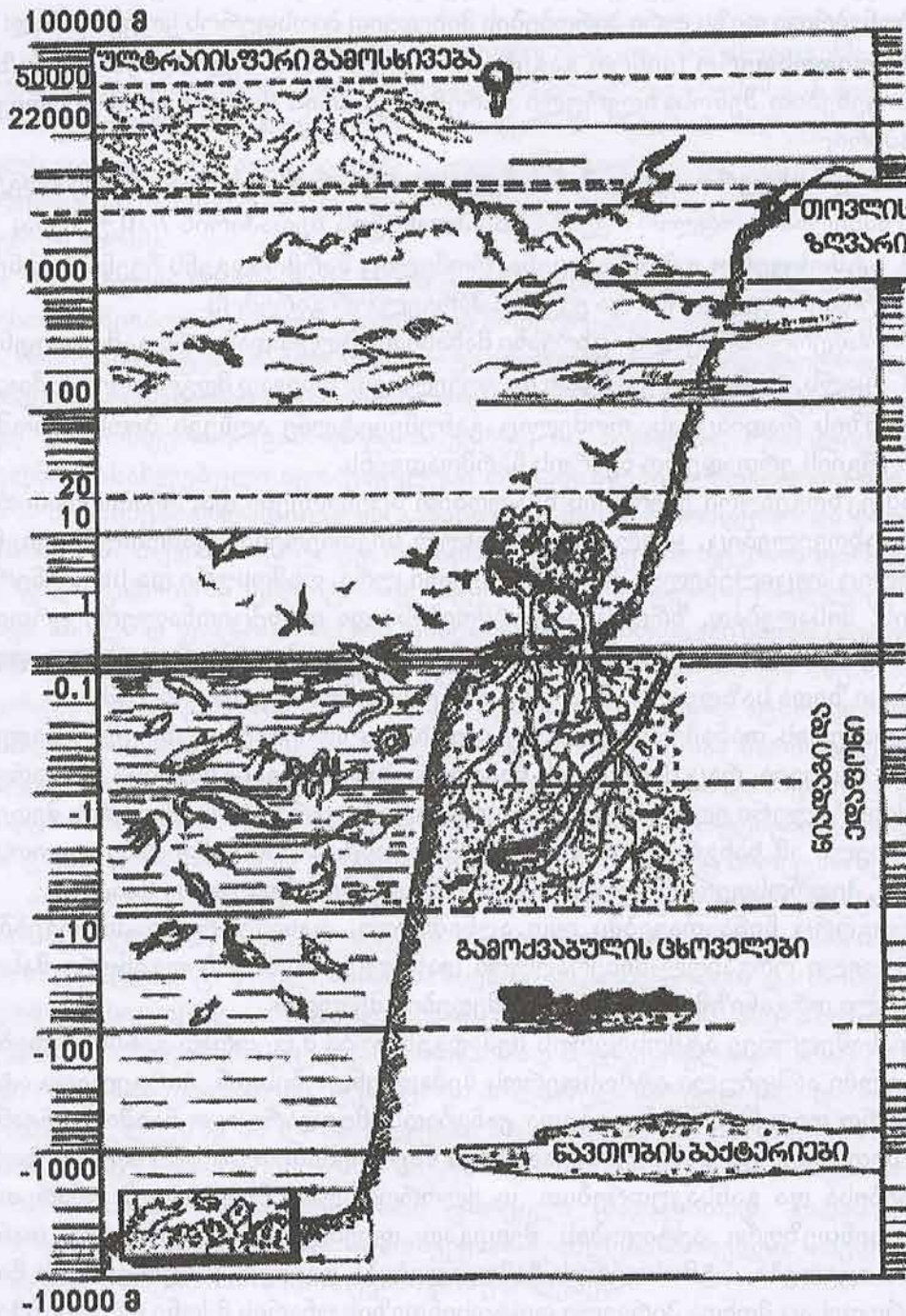
ამ ეკოგენური ენერჯის წყალობით მცენარეები და, არაპირდაპირი გზით ცხოველებიც, ყველა იმ ორგანულ ნივთიერებას გამოიმუშავენ, რომელიც აუცილებელია ქიმიური, მექანიკური, ოსმოსური და სხვა ენერჯების მისაღებად, ზრდის, აღწარმოებისა და ფუნქციონალური ურთიერთობებისათვის. ატმოსფეროსთან შედარებით ბიოსფერო თხელი ფენაა. მისი ზედა საზღვარი 10-12 კმ-ს აღწევს, ხოლო ქვედა – 2-3 კმ-ს.

პლანეტის თანამედროვე სახე ცოცხალი არსებების ცხოველმყოფელობის შედეგია, რაც მღრ წლის წინათ დაიწყო. ორგანიზმებისა და გარემოს მინერალური ელემენტების განუწყვეტელი ურთიერთქმედების შედეგად მთელი ამ ხანგრძლივი გეოლოგიური ისტორიის მანძილზე ლითოსფერომ, ჰიდროსფერომ და ატმოსფერომ თანამედროვე იერი მიიღო.

როგორც წინა თავებში იყო აღნიშნული, თანამედროვე პირობებში დაგროვილი ორგანულ-მინერალური დანალექები, ანუ ბიოგენური მასა, ცოცხალი ორგანიზმების ცხოველქმედების შედეგია.

თანამედროვე ატმოსფეროს შემადგენლობა მკვეთრად განსხვავდება წარსულში არსებული ატმოსფეროს შემადგენლობისგან. პირველადი ატმოსფერო თითქმის არ შეიცავდა ჟანგბადს, მდიდარი იყო ნახშირორჟანგით, მეთანითა და აზოტის სხვადასხვა ნაერთებით. ავტოტროფული ბაქტერიებისა და განსაკუთრებით კი ქლოროფილის შემცველ მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობის შედეგად დღემდე შემადგენლობა თანდათან იცვლება. ატმოსფეროს ჩამოყალიბება დაიწყო 2 მლრდ წლის წინათ, როდესაც მოხდა პირველი ფოტოსინთეზის უნარის მქონე ორგანიზმებისა და აზოტის მაფიქსირებლების დიფერენცირება. ეს პროცესი ვითარდებოდა მანამ, ვიდრე 0,5 მლრდ წლის შემდეგ არ გაჩნდნენ ეუკარიოტები.

ამის შედეგად დაიწყო ჟანგბადის უფრო დიდი რაოდენობით გამოყოფა ატმოსფეროში და, ამასთან ერთად, მისი ნახშირორჟანგით გაღარიბება.



სურ. 42. სიცოცხლის სივრცობრივი განაწილება ბიოსფეროში, ბ. შტუგენის (1972) მიხედვით

ფიქრობენ, რომ 1 მლრდ წლის წინათ ატმოსფერო შეიცავდა თანამედროვე ჟანგბადის რაოდენობის მხოლოდ 1%-ს. ამ დროს დიდ როლს ასრულებდა ფიტოპლანქტონის ფოტოსინთეზური აქტიურობაც. ფოტოსინთეზის ინტენსივობის გაზრდასთანაა დაკავშირებული ატმოსფერული ოზონის წარმოქმნა. მისი რაოდენობა ამ პერიოდში უკვე საკმარისი აღმოჩნდა იმისათვის, რომ ულტრაიისფერი სხივების ქარბი რაოდენობის უარყოფითი ზემოქმედება შეეჩერებინა. ამ საინტერესო ფენომენმა კი ხელი შეუწყო ორგანული სამყაროს განვითარებას ჯერ კიდევ წყლის ზედაპირის ზედა ფენაში, ხოლო შემდეგ ხმელეთზე.

3.2. ბიოგეოქიმიური ციკლები

ბიოსფეროს ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ფუნქციაა ქიმიური ელემენტების, მათ შორის ბიოელემენტების (ციტოპლაზმის ყველა ძირითადი ელემენტის) ბრუნვა გარემოდან ორგანიზმში და ორგანიზმიდან კვლავ გარემოში. ასეთი წრებრუნვა ნახევრად დახურულ გზას წარმოადგენს და მას ბიოქიმიურ ციკლს უწოდებენ.

სიცოცხლისათვის აუცილებელი ელემენტებისა და არაორგანული ნივთიერების მოძრაობას შეიძლება ეწოდოს საკვები ელემენტების წრებრუნვა.

ყოველ წრებრუნვაში არჩევენ ორ ნაწილს ანუ ორ „ფონდს“. ესენია: 1. სარეზერვო ფონდი – მიქმედ მოძრავი ნივთიერებების დიდი მასა, რომელიც ძირითადად არაბიოლოგიურ კომპონენტებს წარმოადგენს და 2. მოძრავი, ანუ *გაცვლითი ფონდი* – უფრო მცირე მასის მქონე, მაგრამ უფრო აქტიური, რომლისთვისაც ორგანიზმებსა და მათ უშუალო გარემოს შორის სწრაფი ცვლაა დამახასიათებელი.

განვიხილოთ ძირითადი ნივთიერებებისა და ბიოლოგიური ელემენტების წრებრუნვა.

ნახშირბადის წრებრუნვა

ნარშირბადი ბუნებაში, აზოტისაგან განსხვავებით, დიდი რაოდენობითაა და მრავალი ნაერთის სახით გვხვდება. მაგრამ ცოცხალი ორგანიზმები ნახშირბადს მხოლოდ ხსნად ან გაზისებურ მდგომარეობაში მყოფი ნახშირორჟანგისაგან ითვისებენ. მცენარეებში ნახშირორჟანგი ფოტოსინთეზის შედეგად შაქრებად გარდაიქმნება, ხოლო ბიოსინთეზის პროცესების საშუალებით ისინი მათი პროტეიდებად, ლიპიდებად და სხვ. გარდაიქმნებიან. ეს ნივთიერებები ნახშირბადის წყაროა ცხოველებისა და არამწვანე მცენარეებისათვის. მეორე მხრივ, ყველა ორგანიზმი სუნთქვის დროს ნახშირორჟანგის სახით ატმოსფეროში გამოყოფს ნახშირბადს. სიკვდილის შემდეგ საპროფიტები და ბიორედუცენტები შლიან გვამს და

კვებითი ჯაჭვის საბოლოო პროდუქტს ხშირად წარმოადგენს ნახშირორ-ჟანგი, რომელიც კვლავ ერთვება წრებრუნვაში. ზოგჯერ მკვდარი მცენარეული და ცხოველური ნარჩენები აფერხებენ ნახშირბადის წრებრუნვას.

ნიადაგში არსებული საპროფაგები და საპროფიტული მიკროორგანიზმები ნიადაგის ზედაპირზე დაგროვილ ნარჩენებს ახალ ორგანულ მატერიად, ყავისფერ ან შავ მასა ჰუმუსად გარდაქმნიან.

აზოტის წრებრუნვა

მიუხედავად იმისა, რომ აზოტის წრებრუნვა ძალიან რთულია, იგი ბუნებაში წინააღმდეგობის გარეშე და სწრაფად მიმდინარეობს.

ელექტრონული განმუხტვის დროს, რაც თან ახლავს ჭექა-ქუხილს, ატმოსფერული აზოტისა და ჟანგბადისაგან წარმოიქმნება აზოტის ჟანგი, რომელიც წვიმის წყლით ხვდება ნიადაგში. ნიადაგში ხდება აზოტის ქიმიური ფიქსაცია, მაგრამ აზოტის ყველაზე მეტი რაოდენობა ეკოსისტემებში ხვდება მიკროორგანიზმების – აზოტის ფიქსატორების მოქმედების შედეგად. ხშირად ბაქტერიები სუნთქვის ენერჯის ხარჯზე ატმოსფერულ აზოტს გარდაქმნიან პროტიიდებად. არსებობს აერობული (*Azotobacter*) და ანაერობული (*Clostridium*) ბაქტერიები. მათი ნაშთები ნიადაგს ამდიდრებენ ორგანული აზოტით.

ყველაზე ფართოდაა გავრცელებული ბაქტერიები, რომლებიც სიმბიოზში იმყოფებიან ძირითადად პარკოსან მცენარეებთან. წყალში და ტენიან ნიადაგში ჰაერიდან აზოტის ფიქსაცია ზოგიერთი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარის საშუალებით ხდება.

სხვადასხვა გზით ფიქსირებული აზოტი ნიტრატების სახით მცენარის ფესვებში ხვდება, საიდანაც გადადის ფოთლებში, იქ კი პროტინებად გარდაიქმნება. პროტინები ცხოველების აზოტური კვების საფუძველია. ცხოველური და მცენარეული წარმოშობის პროტინები ზოგიერთი პარაზიტი ბაქტერიის საკვებია. მეორე მხრივ, დენიტრიფიკატორი ბაქტერიები შლიან ნიტრატებს და მათ მოლეკულურ აზოტად გარდაქმნიან, რომელიც ატმოსფეროში გადადის.

წყლის წრებრუნვა

წყალი არ მარტო წყალბადისა და ჟანგბადის წყაროა, არამედ, როგორც უკვე ითქვა, ცოცხალი ორგანიზმების ძირითადი შემადგენელი ნაწილიცაა. ადამიანის ორგანიზმი შეიცავს 60%, მცენარისა – 95%-მდე წყალს.

ცნობილია წყლის დიდი წრებრუნვა მზის ენერჯის საშუალებით. წყლის ზედაპირიდან წყალი ატმოსფეროში ტენის სახით გადადის, სადაც კონდენსირდება ღრუბლებად. ღრუბლების გაცივების შედეგად მოდის ნალექები წვიმისა და თოვლის ფორმით. ნალექები შთაინთქმება ნიადაგის მიერ ან ჩადის ზღვებსა და ოკეანეებში.

ეკოსისტემაში მიმდინარეობს ამ წრებრუნვის 4 ყველაზე მნიშვნელოვანი პროცესი: მცენარეების მიერ წყლის შთანთქმა, ევაპოტრანსპირაცია (აორთქლება მთელი ეკოსისტემებიდან), ინფილტრაცია და ჭავლი.

ნალექების ნაწილს ნიადაგში ჩასვლამდე მცენარეულობა შთანთქავს და შემდეგ აორთქლებს ატმოსფეროში. ინფილტრაციული წყლის¹ ნაწილი ნიადაგში რჩება და ის მით უფრო მეტია, რაც უფრო ძლიერია ნიადაგის კოლოიდური კომპლექსი (ჰუმუსი, თიხა). წყლის ნაწილი, რომელიც ნიადაგის 20-30 სმ ფენაშია, შეიძლება ზედაპირზე კაპილარებით ამოვიდეს და აორთქლდეს. მცენარეთა ფესვები შთანთქავენ წყალს და ფოთლებით აორთქლებენ ატმოსფეროში (ტრანსპირაცია).

ევაპოტრანსპირაცია არის ატმოსფეროში წყლის გაცემა ეკოსისტემების ან ფიტოცენოზის მიერ. ტრანსპირაციის კოეფიციენტი – ეს არის მცენარის მიერ შთანთქმული წყლის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა 1 კგ მშრალი ნივთიერების შესაქმნელად სეზონის განმავლობაში. მაგალითად, 1 ტ (მშრალი წონა) მარცვლის პროდუცირებისათვის საჭიროა 250-დან 550 ტონამდე წყალი.

თუ ნიადაგში მოხვედრილი წვიმის წყლის რაოდენობა მეტია ამ ნიადაგის მაქსიმალურ ტევადობაზე, მაშინ იგი აღწევს გრუნტის წყლებს.

ფოსფორის წრებრუნვა

ფოსფორის წრებრუნვა მარტივი, ჩაუკეტავი ციკლია. ფოსფორი ციტოპლაზმის მნიშვნელოვანი და აუცილებელი შემადგენელი ნაწილია. ბიორედუცენტები მკვდარი ორგანიზმების ორგანული ნაერთების ფოსფორს ფოსფატებად გარდაქმნიან, რომლებსაც მცენარე ფესვებით ითვისებს. მთის ქანები შეიცავს გეოლოგიურ წარსულში დაგროვილი ფოსფორის უდიდეს მარაგს. დაშლის შედეგად ეს ქანები ეკოსისტემებს ფოსფატებით ამარაგებენ. ფოსფატების მნიშვნელოვანი რაოდენობა მონაწილეობს წყალთან ერთად წრებრუნვაში და ზღვებში ხვდება. აქ მათ შთანთქავს ფიტოპლანქტონი და მასთან დაკავშირებული კვების ჯაჭვში შემავალი ორგანიზმები. შემდეგ კი ისინი ხვდებიან ოკეანის სიღრმეებში. მათი ნაწილი ბრუნდება ხმელეთზე ზღვის ფრინველებისა და თევზრუნვის საშუალებით.

გოგირდის წრებრუნვა

ნიადაგში არსებული გოგირდი წარმოადგენს პირიტების (გოგირდის კოლჩედანი FeS_2), პალკოპირიტების (სპილენძის კოლჩედანი $CuFeS_2$) შემცველი მთის ქანებისა და აგრეთვე მცენარეული წარმოშობის ორგანული

¹ დედამიწის ქერქის წყალგამტარი ფენების გავლით წყლის გაჟონვა.

ნივთიერებების დაშლის პროდუქტს. ცხოველური ორგანული ნივთიერებები ძალიან მცირე რაოდენობით შეიცავენ გოგირდს.

მცენარის ფესვები შთანთქავენ ნიადაგში გოგირდს, რომელიც შემდეგ მცენარეში გარდაიქმნება გოგირდოვან ამინომჟავებად (ცისტინი, ცისტეინი, მეთიონინი).

მცენარეთა ლპობის შედეგად გოგირდი ბრუნდება ნიადაგში. ეს ხდება მრავალრიცხოვანი მიკროორგანიზმების საშუალებით, ზოგი მათგანი ორგანულ გოგირდს აღადგენს გოგირდწყალბადად და მინერალურ გოგირდად, სხვანი კი დაშლის პროდუქტებს ჟანგავენ სულფატებად. უკანასკნელი კვლავ შთანთქმებიან მცენარის ფესვებით და ამრიგად, გრძელდება წრებრუნვა.

3.3. ბიოელემენტების წრებრუნვა

ჩვენ განვიხილეთ ამ ქიმიური ელემენტების (ნახშირბადი, აზოტი, ჟანგბადი, ფოსფორი, გოგირდი) მიმოქცევა, რომელიც აუცილებელია ცოცხალი ორგანიზმების ფორმირებისათვის. ორგანიზმთა სიცოცხლე შეუძლებელია, თუ საკმაო რაოდენობით არ იქნება ზოგიერთი კათიონი, კერძოდ, კალიუმი, კალციუმი, მაგნიუმი. ისინი მცენარისათვის საჭიროა დიდი რაოდენობით (მშრალი წონის მეთექვსმეტე ნაწილი), ამიტომ მათ **მაკროელემენტებს** უწოდებენ. რკინა, ბორი, თუთია, სპილენძი, მანგანუმი, მოლიბდენი, ქლორის ანიონი კი მცირე რაოდენობითაა (მშრალი წონის მემილიონედი ნაწილი) საჭირო და ისინი მიკრო- ანუ **ოლიგოელემენტებად** იწოდებიან.

ნიადაგში აღნიშნულ ელემენტთა აბსოლუტური და შეფარდებითი კონცენტრაცია დიდ როლს ასრულებს მცენარეული საფარის შემადგენლობის განსაზღვრაში.

ხმელეთზე ბიოგენური კათიონების ძირითადი წყარო ნიადაგია, რომელიც წარმოიქმნება ქანების დაშლისას. მაგრამ მათი შემოტანა ხდება ატმოსფერული ნალექებითაც, რაზეც მიუთითებს ეპიფიტების განვითარება. კათიონები ადსორბირდებიან ფესვების მიერ, ნაწილდებიან მცენარის სხვადასხვა ნაწილში, ყველაზე დიდი რაოდენობით გროვდებიან ფოთლებში, შემდეგ კი ბალახის მჭამელი ცხოველებით ჩაერთვებიან კვებით ჯაჭვის მომდევნო რგოლში.

ექსკრემენტებისა და გვამების მინერალიზაციის დროს ბიოგენური კათიონები ფესვების განაწილების ზონაში უბრუნდება ნიადაგს. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ციკლი შეიძლება უწყვეტად გაგრძელდეს, თუმცა ხე-მცენარეთა მერქანში, განსაკუთრებით კი ქერქში კათიონების დაგროვება იწვევს ამ პროცესის შეყოვნებას. ამასთანავე, ტენიანი კლიმა-

ტის პირობებში ნიადაგში ტუტეების რაოდენობა ძლიერ მცირდება. წვიმის წყალს კათიონები გადააქვს ნიადაგის ჭავლის სისტემაში, იქიდან – ზედაპირულ ჭავლში, ბოლოს კი ზღვებში. ტუტეების ძლიერი შემცირება, პირველ რიგში, იწვევს კოლოიდური მადსორბირებული კომპლექსის დეგრადირებას (ნიადაგი ველარ აკავეებს კათიონებს), სუსტდება ფესვთა სისტემაც, ამიტომ მეორეული ადსორბციაც ნელა მიმდინარეობს. ტუტეების შემცირება ავტოკატალიზური პროცესია, რაც უფრო ვითარდება ეს პროცესი, მით მეტად დეგრადირდება ნიადაგის კოლოიდები. კოლოიდებით დეგრადირებულ ნიადაგში კიდევ უფრო მცირდება ტუტეები, ასეთი ნიადაგი თანდათან ღარიბდება მცენარეულობით. მძიმე მდგომარეობა შეიძლება შეიქმნას ტროპიკებში, სადაც ტუტეების ინტენსიური შემცირების გამო განსაკუთრებით ძნელია ბუნებრივი წონასწორობის შენარჩუნება; ამის მიზეზია კოკისპირული წვიმები და ნიადაგის დაბალი ადსორბციული აქტივობა (მცირე პაუზა).

შაქრის ლერწმის, ყავის, კაკაოს, სიმინდის, არაქისის და სხვა მონოკულტურების გამოფიტული ნიადაგებიდან უფრო მდიდარ ტყის ნიადაგებზე დარგვა არღვევს (მათ მიერ ნიადაგში საკვები ნივთიერებების შემცირების გამო) პროდუქტიული ტყის ეკოსისტემების განვითარებას და თავის შემდეგ ტოვებს დაბალი პროდუქტიულობის ეკოსისტემებს. ჩამოყალიბებული ტროპიკული ნიადაგები პრაქტიკულად აღარ შეიცავენ ორგანულ აზოტს, ფოსფორს, კალციუმს და ძლიერ ღარიბი არიან სხვა ბიოგენური კათიონებით, რადგან ამ ელემენტების ნაწილი წვიმითაა ნიადაგიდან გამორეცხილი, ნაწილი კი დაგროვილია ბიომასაში. მკვდარი მასის გახრწნისას განთავისუფლებული მინერალური ელემენტები სწრაფად შთაინთქმება მცენარეთა ფესვების მიერ და კვლავ შედის ბიომასის შემადგენლობაში; მიღწეული წონასწორობა არ არის მყარი: თუ ტროპიკულ ტყეს გაჩეხავენ ან გადაწვან, რათა ნიადაგი გაანთავისუფლონ სასოფლო-სამეურნეო კულტურებისათვის, მაშინ მინერალური ელემენტების ბიოგენური მარაგი სწრაფად შემცირდება და ნიადაგი დაკარგავს თავის ნაყოფიერებას. თუ თესვა დროებით შეწყდა, ნიადაგი კვლავ შეძლებს სიცოცხლე მისცეს მეორეულ ტყეს, რომელიც უფრო დაბალი სიხშირისა და ბიომასის იქნება, ვიდრე პირველადი ტყე იყო. თუ ანალოგიური ღონისძიებები განმეორდება, ნიადაგი დაიფარება ღარიბი მცენარეულობით, შემცირდება ბიომასის პროდუქტიულობა და შეიცვლება ბიომასები: პირველად განვითარდება სავანა, შემდეგ სტეპები და ბოლოს უდაბნო.

ზომიერ სარტყელში მინერალური საკვების დიდი ნაწილი შეიძლება დაგროვდეს ჰუმუსის სქელ ფენაში; ეს აღადგენს კათიონების წრებრუნვას, რასაც თან ახლავს ნახშირბადისა და აზოტის ცვლა; აქ იქმნება რეზერვი, რომელიც თანდათანობით გარდაიქმნება მცენარის შესათვისე-

ბლად ვარგის ფორმად. ასეთ პირობებში ვითარდება ნაკლებმომთხოვნი სახეობები: წინვიანი, მანანასებრნი, არყი, მოცვი და სხვა.

ტყის მასობრივი ჭრის დროს ირღვევა და იძარცვება მინერალური ნივთიერების ისეთი მარაგი, როგორცაა ჰუმუსი. თანდათანობით ირღვევა ელემენტთა წრებრუნვა, წარმოიქმნება მცენარეულობით ღარიბი ტყე ან მცენარეულობით დაუსახლებელი ადგილები.

3.4. მინერალური ელემენტების გამოტანა

ქანების დაშლისა და აზოტის ფიქსირების წყალობით, მცენარე ნიადაგში პოულობს მისთვის საჭირო ყველა ელემენტს. ეს იმ შემთხვევა-საც კი ეხება, როდესაც ელემენტთა წრებრუნვა ჩაკეტილი სქემით მომდინარეობს (ეკოსისტემების ნიადაგიდან მიღებული ელემენტები უბრუნდება ნიადაგს მკვდარი ფოთლების, ტოტების, გვამების, ექსკრემენტების სახით).

საპროფიტების მიერ კვებით ჯაჭვებში ხდება ორგანული შენაერთებიდან მინერალური ნივთიერებების გამოთავისუფლება, რომელთაც კვლავ ითვისებენ მცენარეთა ფესვები. ელემენტთა წრებრუნვა დამაკმაყოფილებლად ფუნქციონირებს მაშინ, როცა ნიადაგის კოლოიდებს აქვთ უნარი წინააღმდეგობა გაუწიონ ტუტეების შემცირებას.

თანამედროვე სოფლის მეურნეობაში ნიადაგს ბიომასის მცირე ნაწილი უბრუნდება, დიდი ნაწილი კი გამოიტანება. ადამიანის მოქმედებით ბიოქიმიური ციკლი შეიძლება მნიშვნელოვნად დაირღვეს.

ნიადაგის გამოფიტვის აგრონომიული კვლევით დადგენილია, რომ ზოგიერთი სასოფლო-სამეურნეო კულტურა ძლიერ სწრაფად აღარბებს ნიადაგს. მაგალითად, ჭარხალს, კარტოფილს, ზეთოვან კულტურებს ყოველწლიურად 1 ჰა ნიადაგიდან 300-დან 700 კგ-მდე მინერალური ნივთიერება გამოაქვთ. ზოგი კი შედარებით ნაკლებად აღარბებს ნიადაგს (ბოსტნეული, ხეხილი, მარცვლოვნები). მოგვყავს რამდენიმე კლასიკური მაგალითი (იხ. ცხრილი 26, 27).

საკვები ნივთიერებები თანდათან იკლებს ზომიერი სარტყლის ტყეებშიც. როცა ტყიდან ქერქვაცლილი ღეროები გამოაქვთ, მაშინ დანაკარგი შედარებით მცირეა, რადგან ქერქი დიდ რაოდენობით შეიცავს Ca-ს. მერქანი კი ნაცრის ელემენტებით შედარებით ღარიბია.

ნიადაგიდან ყოველწლიურად გამოტანილი ძირითადი საკვები ნივთიერებების რაოდენობა (კგ/ჰა) საშუალო მოსავლიანობის დროს, ლარხერის (2006) მიხედვით

| კულტურა | N | P | K | Ca |
|-----------|----|----|-----|-----|
| ხორბალი | 70 | 30 | 50 | 30 |
| კარტოფილი | 90 | 40 | 160 | 76 |
| იონჯა | — | — | — | 264 |

ცხოველთა ძოვების შედეგად ნიადაგიდან ყოველწლიურად გამოტანილი ძირითადი საკვები ნივთიერებების რაოდენობა (კგ/ჰა), ლარხერის (2006) მიხედვით

| ერთი ცხოველის წონა კგ | N | P | K | Ca |
|-----------------------|-----|-----|-----|-----|
| ხარი, 600 | 16 | 5 | 1 | 9 |
| ცხვარი | 1.6 | 0.4 | 0.1 | 0.1 |

დადგენილია, სასოფლო-სამეურნეო კულტურებსა და ტყის მცენარეებს Ca ნიადაგიდან თითქმის ერთნაირი რაოდენობით გამოაქვთ, მაგრამ სასოფლო-სამეურნეო კულტურები ნიადაგს უფრო სწრაფად ფიტავენ.

ტყის ბალახოვანი საფარის თიბვა, ჩამონაცვენის მოგროვება და ძოვება იწვევს ბიოგენური ელემენტების გამოტანას. მრავალჯერ ჩატარებული ასეთი ღონისძიებების შედეგად ეკოსისტემების პროდუქტიულობა მცირდება.

ცნობილია, რომ ზოგიერთი სარტყლის ტყეებში Ca-ის შთანთქმა უფრო ინტენსიურად ხდება და ეს დამოკიდებულია ტყის ტიპზე. გამოანგარიშებულია, რომ ფართოფოთლოვანი ტყის თითოეული ჰექტარი 4-ჯერ მეტ კალციუმს შეიცავს, ვიდრე ფიჭვნარი და 2-ჯერ მეტს, ვიდრე წიწვიანთა სხვა სახეობის ტყეები.

სამივე ტიპის ტყეში კალციუმი და კალიუმი ძირითადად გამერქნებულ ქსოვილებში ნაწილდება – ფოთლოვანთა ქერქი და მერქანი შეიცავს კალციუმის მთლიანი რაოდენობის 75%-ს, ხოლო წიწვიანების მერქანი და ქერქი 50 %-ს.

ქირითადი ლიტერატურა

1. კერნერი ქ., ალბურ მცენარეთა ეკოლოგია. თბილისი, 2008.
2. ლარხერი ვ., მცენარეთა ეკოლოგია. თბილისი, 2006.
3. მელაძე დ., თებერდის ნაკრძალში აკლიმატიზებული ციყვის რაოდენობრივი აღრიცხვა. თსუ შრომები, ტ. 70, 1959.
4. ქაჯაია გ., ცხოველთა პოპულაციური ეკოლოგია. თსუ გამომცემლობა, 1990.
5. Алпатов В. В., Изменчивость и низшие систематические категории. Русск. зоол. журн., 4, 1924.
6. Арнольди К. В., К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций. Тр., Зоол. инст. АН СССР, 6, 1941.
7. Береговой В. Е., Проблема подвида и популяции полиморфных видов. ЖОБ, 28, 1, 1967.
8. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., Экология. Особи, популяции и сообщества. т. 1,2, М., Мир, 1981.
9. Будыко М. И., Глобальная экология. М., 1977.
10. Викторов Г. А., Проблема динамики численности насекомых. М., Наука, 1967.
11. Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г., Млекопитающие Советского Союза. "Высшая школа", М., 1961.
12. Гиляров А. М., Популяционная экология. Изд. МГУ, 1990.
13. Горышина Т. К., Экология растений. М., 1979.
14. Дажо Р., Основы экологии. М., 1975.
15. Дорст Ж., До того как умрёт природа. М., 1968.
16. Завадский К. М., Вид и видообразование. Л., Наука, 1968.
17. Зимина Р. П., Закономерности вертикального распределения млекопитающих. М., Наука, 1964.
18. Каджая Г. Ш., Опыт экологического анализа акарид Кавказа. Тбилиси, 1975.
19. Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных. Л., 1945.
20. Макфедьен Э., Экология животных. М., Мир, 1965.
21. Наумов Н. П., Сигнальные поля и их значение для животных. ЖОБ, 34, №6, 1973.
22. Наумов Н. П., Экология животных. М., 1975.
23. Нахуцришвили Г. Ш. /ред./, Экология высокогорий. Тб., 1989.

24. Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г., Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. М. -Л., 1986.
25. Небел Б., Наука об окружающей среде: как устроен мир, т. 1,2, М., Мир, 1993.
26. Новиков Г. А., Основы общей экологии и охраны природы. Л., 1979.
27. Одум Ю., Основы экологии. М., 1979.
28. Одум Ю., Основы экологии. тт. 1,2. М., 1986.
29. Пианка Э. Эволюционная экология. М., Мир, 1981.
30. Пястолова О. А., Тархнишвили Д. Н., Экология онтогенеза хвостатых амфибий и проблема сосуществования близких видов. Свердловск. 1989.
31. Работнов Т. А., Фитоценология. М., 1984.
32. Радкевич В. А., Экология, Минск, 1977.
33. Рамад Ф., Основы прикладной экологии. Л., 1981.
34. Ревель П., Ревель Ч., Среда нашего обитания, т. 1-4, М., Мир. 1994/95.
35. Риклефс Р., Основы общей экологии. М., 1979.
36. Синская Е. Н., О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений, Сб.: Проблемы популяций у высших растений, 2, Л., 1963.
37. Сукачев В. Н. (ред.), Основы лесной биогеоценологии. М., 1961.
38. Тархнишвили Д. Н., Пястолова О. А., Динамика численности личинок тритонов Кавказа при их совместном развитии. Зоол. Журн., т. 64, вып., 7, 1985.
39. Терентьев П. В., О применении понятия "подвид" в изучении внутривидовой изменчивости. Вест. ЛГУ, сер. биол., 21, 1957.
40. Чернова Н. М., Былова А. М., Экология. М., 1981.
41. Шварц С. С., Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.
42. Шлидовский М. В., Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси, "Мецниереба", 1970.
43. Шилов И. А., Экология. М., "Высшая школа", 2003.
44. Шмальгаузен И. И., Проблемы дарвинизма. Л., 1969.
45. Шмидт-Ниелсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М., Мир, 1980.
46. MacArthur RH, Geographical ecology. Harper, Row, New York, 1972.
47. Nentwig W., Bacher S., Beierkuhnlen C., Brande R., Grabherr G., Ökologie Spektrum Akademischer Verlag, Gustav Fischer, Heidelberg – Berlin, 2004.
48. Smith R., Smith T., Ecology and field biology, Addison Wesley, Boston, 1999.
49. Whittaker RH, Communities and Ecosystems. Macmillan, London, 1975.

24. ...
 25. ...
 26. ...
 27. ...
 28. ...
 29. ...
 30. ...
 31. ...
 32. ...
 33. ...

გამომცემლობის რედაქტორი ცირა ჯიშკარიანი
 გარეკანის დიზაინი თინათინ ჩირინაშვილი
 კომპიუტერული უზრუნველყოფა ნინო ვაჩეიშვილი

34. ...
 35. ...
 36. ...
 37. ...
 38. ...
 39. ...
 40. ...
 41. ...
 42. ...
 43. ...
 44. ...
 45. ...
 46. ...
 47. ...
 48. ...
 49. ...
 50. ...

0128, თბილისი, ი. ჭავჭავაძის გამზირი 14

0128, Tbilisi, 14, I. Chavchavadze Av.
www.press.tsu.ge (25-14-32)