



ეკოლოგია

რობერტ რიკლევსი
ბარი მილერი

ეკოლოგია

რობერტ რიკლეფსი

მისურის ნმ. ლუისის უნივერსიტეტი

გარი მილერი

მისისიპის უნივერსიტეტი

ეკოლოგია. რობერტ რიკლეფსი, გარი მილერი

Ecology. Robert E. Ricklefs, Gary Miller

ეს შესავალი სახელმძღვანელო ზოგად ეკოლოგიაში მიმართულია იმაზე, რომ დაეხმაროს სტუდენტებს ეკოლოგიის ძირითადი კონცეფციების წვდომაში და კურსი უფრო გამოყენებითი გახადოს, ვიდრე თეორიული. ევოლუციური პერსპექტივა წიგნში გაშლილი მთელი დისკუსიის საფუძველს ქმნის. სახელმძღვანელოს გამორჩეული წყობა - ყოველ თავში ყურადღება გაამახვილოს მხოლოდ რამდენიმე ძირითად კონცეფციაზე - მას თავის სფეროში “კონკურენტებზე” მაღლა აყენებს.

წიგნის თარგმანი დაფინანსდა საქართველოს მეცნიერებისა და განათლების სამინისტროს პროგრამით - “საუნივერსიტეტო სახელმძღვანელოების განვითარება”. წიგნი მომზადდა ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ.

ილიას სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა
ქაქუცა ჩოლოყაშვილის 3/5, თბილისი, 0162, საქართველო
Ilia State University Press
3/5 K. Cholokashvili Ave, Tbilisi, 0162, Georgia

ავტორთა შესახებ



რობერტ რიკლევსი — ბიოლოგიის პროფესორი მისურის წმ. ლუისის უნივერსიტეტში. ამ ფაკულტეტზე 1966 წელს გადმოვიდა პენსილვანიის უნივერსიტეტის ბიოლოგიის განხრა-ში ოცდაშვიდწლიანი მუშაობის შემდეგ. დაიბადა კალიფორნიაში. დაამთავრა სტენფორდის უნივერსიტეტი. პენსილვანიის უნივერსიტეტში მიიღო ფილოსოფიის დოქტორის ხარისხი. მისი კვლევის სფეროა ფრინველთა რეპროდუქციის დინამიკა, განვითარების ციკლის ევოლუციური დიფერენციაცია, ბიოგეოგრაფია და ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების ისტორიული განვითარება, მათ შორისაა ბიომრავალფეროვნების ფართომასშტაბიანი ნიმუშების გენერაცია და შენარჩუნება. სამუშაოს კვლევითი ხასიათის გამო, მას უამრავ განსხვავებულ ადგილას მოუწია ყოფნა, დაბლობი ტროპიკებიდან ანტარქტიდის კუნძულე-ბამდე. პროფესორი რიკლევსი არის ამერიკის მეცნიერებისა და ხელოვნების აკადემიის აღზევების ასოციაციის წევრი. არის ავტორი წიგნისა „The Economy of Nature“ და ამერიკული სამეცნიერო ლექსიკონის ერთ-ერთი თავის „Aging: A Natural History“-ის თანაავტორი. ორივე წიგნი გამოსცა „W.H. Freeman and Company“-მ.

გარი მილერი — პროფესორი და ბიოლოგიის განხრის ხელმძღვანელი მისისიპის უნი-ვერსიტეტში. ამ ფაკულტეტზე მუშაობს 1989 წლიდან. გაიზარდა შენანდოას ველზე, ვირ-ჯინიის შტატში. დაამთავრა უილიამისა და მერის კოლეჯი 1966 წელს, სადაც მიიღო ბაკალა-ვრის ხარისხი ბიოლოგიაში და მეორე პროფესია ანთროპოლოგიაში. 1982 წელს მისისიპის სახელმწიფო უნივერსიტეტში მიიღო ფილოსოფიის დოქტორის ხარისხი სტატისტიკის განხრით. მის კვლევაში განსაკუთრებული ყურადღება გამახვილებულია ღომ ობობებში ყურადღების მიქცევის, არშიყის ევოლუციაზე. გამოქვეყნებული აქვს ნაშრომები მრავალ სფეროში, მათ შორისაა თანასაზოგადოებისა და მოსახლეობის ეკოლოგია, თეორიული ეკოლოგია და ცხოველთა ქცევა. ამჟამად ჟურნალ „Journal of the ecological society of America“-ს რედაქტორის თანამშემნეა. მისისიპის უნივერსიტეტში მიჰყავს კურსი თეორიულ ეკოლო-გიასა და ბიოსტატისტიკაში, ხოლო თავმჯდომარეობამდე, ექვსი წლის განმავლობაში, ასწავლიდა ზოგად ეკოლოგიას. მილერის პირველი წიგნი გამოქვეყნდა „W.H. Freeman and Company“-ს მიერ.

მოკლე სარჩევი

ნაწილი I. შესავალი

1. ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი
2. წესრიგის აღმოჩენა ბუნებაში

ნაწილი II. ორგანიზმები ფიზიკურ გარემოში

3. სიცოცხლე და ფიზიკური გარემო
4. წყალი და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსი
5. ენერგია და სითბო
6. პასუხი გარემოს ცვლილებებზე
7. ბიოლოგიური ფაქტორები გარემოში
8. კლიმატი, ტოპოგრაფია და ბუნების სამყაროს მრავალფეროვნება

ნაწილი III. ენერგია და ნივთიერებები ეკოსისტემაში

9. ეკოსისტემის კონცეფცია
10. ენერგიის დინება ეკოსისტემაში
11. ელემენტთა მოძრაობა და გზები ეკოსისტემაში
12. საკვები ნივთიერებების რეგენერაცია ხმელეთის და წყლის ეკოსისტემებში
13. ეკოსისტემის ფუნქციის რეგულირება

ნაწილი IV. მოსახლეობის ეკოლოგია

14. მოსახლეობის სტრუქტურა
15. მოსახლეობის ზრდა
16. მოსახლეობის რეგულირება

17. მეტაპოპულაციები
18. მოსახლეობათა ფლუქტუაცია და ციკლები
19. გადაშენება, შენარჩუნება და აღდგენა

ნაწილი V. მოსახლეობის ინტერაქციები/ ურთიერთქმედება

20. რესურსები და მომხმარებლები
21. კონკურენციის თეორია
22. კონკურენცია ბუნებაში
23. მტაცებლობა
24. ბალანსიმჭამელობა და პარაზიტიზმი
25. თანაცხოვრება და მუტუალიზმი

ნაწილი VI. თანასაზოგადოებათა ევოლუცია

26. თანასაზოგადოების კონცეფცია
27. თანასაზოგადოების სტრუქტურა
28. თანასაზოგადოების განვითარება
29. ბიომრავალფეროვნება

ნაწილი VII. ევოლუციური ეკოლოგია

30. ევოლუცია და ადაპტაცია
31. ადაპტაცია ჰეტეროგენულ გარემოებებთან
32. სასიცოცხლო ციკლების ევოლუცია
33. სქესი
34. ევოლუცია და სოციალური ქცევა

პრცელი სარჩევი

ავტორთა შესახებ

მოკლე სარჩევი

ეკოლოგიის ანალიტიკური მოდელი

ეკოლოგიის მოდელი და ტექნოლოგია

ეკოლოგიის გაყოფის ჯაჭვი

ნაწილი I შესავალი

1. ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი

- 1.1 ჩვენ შეიძლება, დავაკვირდეთ სტრუქტურას ბუნებრივ სამყაროში
- 1.2 ბუნებრივი სამყარო მრავალფეროვანი, კომპლექსური და ურთიერთდამოკიდებულია
- 1.3 ბუნებრივი სამყარო დინამიკურია, მაგრამ ამავდროულად სტაბილური და თვითგანახლებადი
- 1.4 ბუნებრივი სამყარო ორგანიზებულია ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესების მიერ
- 1.5 სტრუქტურები ბუნებაში გაგებულია ევოლუციისა და ბუნებრივი გადარჩევის საშუალებით
- 1.6 აღქმა გავლენას ახდენს და ზღუდავს ბუნების ჩვენეულ გაგებას
- 1.7 ბუნების ისტორია (ბუნებათმცოდნეობა) წარმოადგენს ეკოლოგიური კვლევის საფუძველს
- 1.8 ბუნების წესრიგზე გავლენას ახდენს ადამიანთა საქმიანობა

2. ბუნების წესრიგის აღმოჩენა

- 2.1 კითხვები ბუნების შესახებ გაფართოებული და რაფინირებულია ჰიპოთეზებსა და თეორიებში
- 2.2 დასკვნები ბუნების სამყაროს შესახებ მოიცავს უზუსტობებს
- 2.3 ეკოლოგები იყენებენ არჩევით კვლევებს ეკოლოგიური პარამეტრების განსასაზღვრად

- 2.4 ეკოლოგები ბუნებაში მიზეზობრივი კავშირის შესასწავლად იყენებენ ექსპერიმენტებს
- 2.5 ექსპერიმენტული კვლევები მოიცავენ დამუშავების გამოყენებას და რეაქციაზე დაკვირვებას
- 2.6 ისტორიული ანალიზი გვანდის ინფორმაციას ევოლუციური ცვლილების შესახებ
- 2.7 ეკოლოგიური კვლევა აწყდება ბევრ პრაქტიკულ და ლოგისტიკურ გამოწვევას
- 2.8 ეკოლოგები ერთმანეთს იდეებს პუბლიკაციების გზით უზიარებენ
- 2.9 სოფლის მეურნეობა და რესურსთა მენეჯმენტი ეკოლოგიურ პრინციპებს ემყარება
- 2.10 ეკოლოგიური კვლევა შეიძლება ორგანიზებული იყოს მზარდი კომპლექსურობის დონეთა გარშემო

ნაწილი II. ორგანიზმები ფიზიკურ გარემოში

3. სიცოცხლე და ფიზიკური გარემო

- 3.1 ბიოლოგიური და ფიზიკური სამყაროები ურთიერთდამოკიდებულია
- 3.2 სიცოცხლეს უნიკალური ნიშნები აქვს, რომლებსაც არ იზიარებენ ფიზიკური სისტემები
- 3.3 ცოცხალ ორგანიზმებს შეუძლიათ თერმოდინამიკურად გაზარდონ თავიანთი ენერგიის მარაგი წარმოუდგენელი ტრანსფორმაციის საშუალებით
- 3.4 ორგანიზმებს შეუძლიათ, გააკონტროლონ ენერგიის და ნივთიერებათა დინება თავიანთ შინაგან და გარეგან სამყაროებს შორის

- 3.5 ფორმა და ფუნქცია იცვლება სხეულის ზომასთან ალომეტრიულად
- 3.6 სიცოცხლის ფორმების ადაპტირებაზე კომპრომისი დომინირებს

4. წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსი

- 4.1 წყლის შემცველობა ორგანიზმს სიცოცხლისადმი კეთილგანწყობას ანიჭებს
- 4.2 ხსნად გარემოში დაშლილი ნივთიერებები ორგანიზმებისთვის ოსმოსურ წნევას წარმოშობენ
- 4.3 მარილებისა და წყლის ბალანსი ერთდროულად ხდება
- 4.4 ცხოველებისთვის ნივთიერებათა თხევადი სახით გადაცემა არის ამ ცხოველების ოსმორეგულირებადი ადაპტაცია
- 4.5 ახოტოვანი ნარჩენების გამოყოფა ხმელეთის ცხოველებს განსაკუთრებულ პრობლემებს უქმნის
- 4.6 ნიადაგისთვის დამახასიათებელი წყლის შეკავება დამოკიდებულია გრუნტის ნაწილაკების ზომაზე
- 4.7 წყლის გადაადგილება ნიადაგიდან მცენარეში და შემდეგ ატმოსფეროში დამოკიდებულია აორთქლებაზე და წყლის კოჰეზიურ (შეერთების უნარი) თვისებებზე
- 4.8 ცხოვრება მოითხოვს არაორგანულ საკვებ ნივთიერებებს

5. ენერგია და სითბო

- 5.1 ბიოლოგიური ენერგიის ტრანსფორმაციათა უმრავლესობა დამოკიდებულია ჟანგბადისა და ნახშირბადის ქიმიაზე
- 5.2 სინათლის ენერგია სასიცოცხლო პროცესების უმნიშვნელოვანესი მამოძრავებელი ძალაა
- 5.3 წყალში სინათლის ატენუაცია (განელება) ზღუდავს ფოტოსინთეზს წყლიან ადგილებში
- 5.4 C₄ და CAM ფოტოსინთეზი ზრდის წყლის გამოყენების ეფექტურობას
- 5.5 სასიცოცხლო პროცესები ტემპერატურათა ვიწრო დიაპაზონში იჩენენ თავს

- 5.6 გამოსხივება, გამტარობა და კონვექცია განსაზღვრავენ ხმელეთზე მობინადრე ორგანიზმების თერმულ გარემოს
- 5.7 ადაპტაციების შედეგად ორგანიზმთა ოპტიმალური ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურას ემთხვევა

6. რეაქციები გარემოს ცვლილებაზე

- 6.1 ჰომეოსტაზი დამოკიდებულია უარყოფით უკუკავშირზე
- 6.2 სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ცხოველებში ჰომეოსტაზის მნიშვნელოვანი ასპექტია
- 6.3 რეგულაციის დონე აბალანსებს მოგებასა და საფასურს
- 6.4 ტემპერატურის რეგულაცია და წყლის ბალანსი უდაბნოებში მოითხოვს მრავალფეროვან ჰომეოსტაზურ ადაპტაციას
- 6.5 ცვლილებები გარემოში თავს იჩენენ სხვადასხვა დროით და სივრცით მასშტაბებზე
- 6.6 ორგანიზმის მიერ „პეტჩების“ არჩევა განსაზღვრავს მისი აქტიურობის სფეროს
- 6.7 ჰომეოსტაზური რეაქციები იცვლება თავისი დროის კურსების მიხედვით
- 6.8 მიგრაცია, დაგროვება და ძილი საშუალებას აძლევს ორგანიზმებს გაუძლონ შეუფერებელ პირობებს
- 6.9 უახლოესი სიგნალები ორგანიზმებს საშუალებას აძლევს, წინასწარ შეიგრძნონ მოსალოდნელი გარემოს ცვლილება
- 6.10 ეკოტიპური დიფერენციაცია ასახავს ადგილობრივი პირობებისადმი ადაპტაციას

7. ბიოლოგიური ფაქტორები და გარემო

- 7.1 ბიოტური ფაქტორები ხელს უწყობს მრავალფეროვნებას მაშინ, როცა აბიოტური ფაქტორები კონვერგენციას
- 7.2 მტაცებელთა ადაპტაცია ცხადყოფს ბიოტური გარემოს, როგორც ბუნებრივი გადარჩევის აგენტის მნიშვნელობას

- 7.3 მსხვერპლი თავს იცავს არიდებით, მოტყუებითა და დამცავი მორფოლოგიით
- 7.4 ბალახისმჭამელებმა უნდა გადალახონ მცენარეთა უნიკალური დამცავი საშუალებები
- 7.5 მცენარეები იყენებენ სტრუქტურულ და ქიმიურ დამცავ სასუალებებს ბალახისმჭამელობის წინააღმდეგ
- 7.6 პარაზიტებს ახასიათებთ მტარების სპეციფიკურობა და კომპლექსური სასიცოცხლო ციკლები

8. ბუნებრივი სამყაროს კლიმატი, ტიპოგრაფია და მრავალფეროვნება

- 8.1 განედებთან ერთად მზის რადიაციის ცვლილება ქმნის უდიდეს გლობალურ სტრუქტურებს ტემპერატურასა და ნალექებში
- 8.2 სეზონებს მოაქვს მოსალოდნელი ცვლილებები გარემოში
- 8.3 ირეგულარული ფლუქტუაცია გარემოში დიდად აისახება პერიოდულ ციკლებზე
- 8.4 ადგილობრივი ტოპოგრაფიული და გეოლოგიური თვისებები გლობალურ კლიმატურ სტრუქტურებში დამატებით ცვლილებებს წარმოშობენ
- 8.5 ნალექიანობასა და ევაპოტრანსპირაციას შორის ბალანსი გავლენას ახდენს გარემო პირობებზე
- 8.6 მცენარეთა განაწილება დამოკიდებულია კლიმატურ ნიშნებზე, ტოპოგრაფიასა და ნიადაგზე
- 8.7 მცენარეთა და ცხოველთა ადაპტაციები ემთხვევა გარემო პირობებს თავიანთი გარემოს ფარგლებში
- 8.8 მცენარეთა ფორმაზე დაფუძნებული კლასიფიკაცია, ეთანხმება კლიმატს
- 8.9 გლობალური სასიცოცხლო ფორმები შეიძლება დიფერენცირებული იყოს ტემპერატურასა და ნალექებს შორის ურთიერთობით
- 8.10 ბიომის კონცეფცია ბუნებრივ სამყაროში ფართომასშტაბიანი ცვლილებების ორგანიზებას ახდენს
- 8.11 წყლის სისტემების კლასიფიკაცია დამყარებულია ფიზიკურ მახასიათებლებზე

ნაწილი III. ენერგია და ნივთიერებები ეკოსისტემაში

9. ეკოსისტემის კონცეფცია

- 9.1 თანამედროვე ეკოლოგიის უმეტესი ნაწილი ემყარება ორ კონცეფციას, რომლებიც წარმოიშვა მეოცე საუკუნის ნატურალისტების დაკვირვებათა შედეგად
- 9.2 ორგანიზმის ანალოგი გამოყენებულ იქნა ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებებში ფ.ე. კლემენტისა და ა.გ. ტენსლის მიერ
- 9.3 ჩარლზ ელტონმა აღწერა თანასაზოგადოებები კვებითი ურთიერთობების საფუძველზე
- 9.4 ა.ჯ. ლოტკამ მხარი დაუჭირა ეკოსისტემის თერმოდინამიკულ ხედვას
- 9.5 რაიმონდ ლინდემანმა განავითარა ეკოსისტემის ტროფულ-დინამიკური კონცეფცია
- 9.6 ა.ჯ. ლოტკამ აღწერა ეკოსისტემის ფუნქციური რეგულაცია კომპონენტური ნომენკლატურის ეკოლოგიური ურთიერთობის საფუძველზე
- 9.7 ეუგენ ოდუმმა გაავრცელა ეკოსისტემის დინამიკის კვლევა
- 9.8 წყალგამოყოფის კვლევებმა ხაზი გაუსვა ელემენტებისა და ენერგიის დინებას ეკოსისტემებში და მათ შორის
- 9.9 ლანდშაფტის ეკოლოგია განიხილავს სივრცითი მასშტაბის გავლენას ეკოსისტემის ფუნქციაზე
- 9.10 ეკოსისტემათა შესასწავლად გამოიყენება როგორც ტაქტიკური, ისე სტრატეგიული მიდგომები

10. ენერგიის დინება ეკოსისტემებში

- 10.1 მცენარეები ახდენენ სინათლის ასიმილაციას ფოტოსინთეზის საშუალებით
- 10.2 მცენარის პროდუქტიულობის გაზომვის მეთოდები იცვლება ბუნებრივი გარემოსა და ზრდის ფორმებთან ერთად
- 10.3 ფოტოსინთეზის დონე იცვლება სინათლის, ტემპერატურის, წყლისა და საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობის მიხედვით

- 10.4 ხმელეთისა და წყლის ეკოსისტემების პროდუქტიულობა იზღუდება სხვადასხვა ეკოლოგიური ფაქტორებით
- 10.5 ეკოლოგიური ეფექტურობა ახასიათებს ენერგიის მოძრაობას კვებით ჯაჭვში
- 10.6 ინდივიდუალური რგოლი კვებით ჯაჭვში არის ძირითადი ერთეული კვებით სტრუქტურაში
- 10.7 ასიმილაციისა და პროდუქციის ეფექტურობა განსაზღვრავს ეკოლოგიურ ეფექტურობას
- 10.8 ხმელეთის ეკოსისტემებზე დომინირებს დეტრიტული კვებითი ჯაჭვები
- 10.9 რა დრო არის საჭირო იმისთვის, რომ ენერგიამ გადაკვეთოს მთელი ეკოსისტემა?
- 10.10 ენერგიის ტრანსფერი და აკუმულაცია აღწერს ეკოსისტემის სტრუქტურასა და ფუნქციას
- 10.11 კვებითი ჯაჭვების სიგრძე შეზღუდულია ეკოლოგიური ეფექტურობით

11. ელემენტთა მოძრაობა და გზები ეკოსისტემაში

- 11.1 მრავალი ელემენტის მოძრაობა ხდება ენერგიის დინების პარალელური გაერთიანებების საშუალებით
- 11.2 ელემენტები ცირკულირებენ ეკოსისტემის ნაწილებს შორის
- 11.3 წყლის ციკლი წარმოადგენს ეკოსისტემაში ელემენტთა ბრუნვის ფიზიკურ მოდელს
- 11.4 სისტემის ჟანგვა-აღდგენითი პოტენციალი განსაზღვრავს მისი ენერგიის დონეს
- 11.5 ახლანდელი ნახშირბადის ციკლი მოიცავს დაღეჭილი ნახშირბადის ნაკლებობას
- 11.6 აზოტი გვხვდება მრავალნაირ ჟანგვით მდგომარეობაში ეკოსისტემაში მოძრაობის დროს
- 11.7 ფოსფორის ციკლი მჭიდრო კავშირშია ნიადაგში pH-სა და წყლიან გარემოში საკვებ ინტერაქციებთან
- 11.8 გოგირდი მრავალ ჟანგვა-აღდგენით რეაქციაში მონაწილეობს

- 11.9 ეკოსისტემებში ელემენტთა ციკლები ერთმანეთთან კომპლექსურ ინტერაქციებში მოდიან
- 11.10 მიკროორგანიზმები განსაკუთრებულ როლს ასრულებენ ელემენტთა ციკლში

12. საკვებ ნივთიერებათა რეგენერაცია ხმელეთის და ზღვის ეკოსისტემებში

- 12.1 რეგენერაციული პროცესები ხმელეთის ეკოსისტემებში თავს იჩენს ნიადაგში
- 12.2 ეროზია, გამოქარვა არის ქანების ფიზიკური და ქიმიური დაშლა დედამიწის ზედაპირთან ახლოს
- 12.3 საკვები კათიონების ტუტეებად აღდგენა განისაზღვრება ნიადაგში თიხის და ჰუმუსის შემცველობით
- 12.4 ხმელეთის ეკოსისტემებში არსებულ საკვებ ნივთიერებათა უმრავლესობა ბრუნავს დეტრიტის საშუალებით
- 12.5 საკვებ ნივთიერებათა რეგენერაცია უფრო სწრაფად მიმდინარეობს ტროპიკულ ტყეებში, ვიდრე ზომიერი სარტყლის ტყეებში
- 12.6 მცირე სიღრმეების დანალექები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ საკვები ნივთიერებების რეგენერაციაში
- 12.7 მიკრობული პროცესები დომინირებენ კვებით ჯაჭვებსა და საკვებ ნივთიერებათა ციკლირებაზე არაპროდუქტიულ ღია წყლებში
- 12.8 საკვებ ნივთიერებათა რეგენერაციაზე ძლიერ გავლენას ახდენს დინებებსა და მდინარეებში წყლის მოძრაობა
- 12.9 ესტუარიებმა/დელტებმა და ჭაობებმა შეიძლება წარმოშვან ენერგიისა და საკვები ნივთიერებების ქსელური შენატანი საზღვაო ეკოსისტემებში

13. ეკოსისტემის ფუნქციის რეგულაცია

- 13.1 ეკოლოგები ცდილობენ, გაიგონ ეკოსისტემის რეგულაცია ექსპერიმენტების, შედარებითი კვლევებისა და მათემატიკური მოდელირების საშუალებით

- 13.2 აზოტისა და ფოსფორის რეგულაციური როლები განსხვავდება მტკნარ წყალსა და ზღვის ეკოსისტემებში
- 13.3 ფიზიკური ტრანსპორტირების პროცესებს შეუძლიათ, დაარეგულირონ ისეთი ეკოსისტემები, სადაც საკვები ნივთიერებები შეზღუდული რაოდენობით მოიპოვება
- 13.4 წარმოება არ იცვლება საკვები ნივთიერებების ციკლირების პირდაპირპროპორციულად
- 13.5 სისტემათა მოდელები ხატავენ ეკოსისტემათა სტრუქტურასა და ფუნქციებს როგორც ერთმანეთთან ურთიერთქმედი სატრანსფერო ფუნქციების წყებას
- 13.6 წყლის ეკოსისტემებში საკვები ნივთიერებების ციკლირების მოდელი მოიცავს აზოტის ტრანსფორმაციას წყლის მასაში
- 13.7 ხმელეთის ეკოსისტემებში საკვები ნივთიერების ციკლირების მოდელი მოიცავს კომპარტმენტებს ნიადაგის, მცენარეთა ბიომასებისა და დეტრიტებისთვის
- 13.8 პროდუქტიულობა შეიძლება გაძლიერდეს ან შემცირდეს ბალახისმჭამელობით
- 13.9 ხდება თუ არა ეკოსისტემის რეგულირება დაღმავალი ან აღმავალი მიმართულებით

ნაწილი IV. პოპულაციის ეკოლოგია

14. პოპულაციის სტრუქტურა

- 14.1 სახეობათა გეოგრაფიული გადანაწილება და ადგილობრივი პოპულაციის ადგილმდებარეობა ეკოლოგიურად ხელსაყრელი საბინადრო გარემოთი განისაზღვრება
- 14.2 ინდივიდთა დისპერსია ასახავს საბინადრო გარემოს ჰეტეროგენულობას და სოციალურ ინტერაქციებს/ურთიერთქმედებას
- 14.3 პოპულაციის სიმჭიდროვის განსაზღვრა მნიშვნელოვანია მისი დინამიკის შესწავლისას
- 14.4 ინდივიდთა მოძრაობა პოპულაციებს შორის გავლენას ახდენს მოსახლეობაში მიმდინარე პროცესებზე

- 14.5 პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა აღწერს გენეტიკური ცვალებადობის რაოდენობასა და გავრცელებას
- 14.6 ცხოვრების ხანგრძლივობის ცხრილებში შეჯამებულია პოპულაციებს შორის ინდივიდთა გადარჩენა და რეპროდუქცია
- 14.7 ბუნებრივ პოპულაციებში გადარჩენის დონის განსაზღვრისას გამოიყენება შერჩევის რამდენიმე მოდელი
- 14.8 პოპულაციათა მოდელების ოთხ კლასს განასხვავებს გამოკვების ეპიზოდების დისკრეტულობა და თაობათა სანახევრო გადაფარვა

15. პოპულაციის ზრდა

- 15.1 ინდივიდები შეიძლება შეუერთდნენ პოპულაციას მუდმივი/განგრძობითი რეპროდუქციით ან წყვეტადი რეპროდუქციული პერიოდების განმავლობაში
- 15.2 გეომეტრიული განტოლებები აღწერენ დროის დისკრეტული ზრდის პროცესებს
- 15.3 პოპულაციის ზრდის დონე დამოკიდებულია ინდივიდთა პროორციაზე თითოეულ ასაკობრივ ჯგუფში
- 15.4 მატრიცული მოდელები წარმოადგენენ მეთოდებს ქვედანაყოფებიანი და სტადიების მიხედვით კლასიფიცირებული პოპულაციის ზრდის ანალიზისთვის
- 15.5 პოპულაცია მყარი არსებობის ხანგრძლივობის ცხრილით განიცდის სტაბილურ ასაკობრივ გავრცელებას და იზრდება მუდმივი ინტენსივობით
- 15.6 პოპულაციის ზრდის თანდაყოლილი დონე განისაზღვრება მისი ცხოვრების ხანგრძლივობის არსებობის შეფასებებით

16. პოპულაციის რეგულაცია

- 16.1 ლოგისტიკური ჰიდრატაცია აღწერს პოპულაციის რეგულირებულ ზრდას
- 16.2 პოპულაციის მუდმივი ზრდის ხარისხიანი მოდელი ამჟღავნებს ურთიერთობას პოპულაციის სიმჭიდროვესა და ზრდის დონეებს შორის

- 16.3 პოპულაციები შეიძლება რეგულირებულ იქნას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორების ეფექტურობით
- 16.4 ანდრევართამ და ბირქმა ეჭვქვეშ დააყენეს პოპულაციის რაოდენობის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაცია
- 16.5 სიმჭიდროვის დამოუკიდებლობის თეორიამ უდიდესი უთანხმოებები გამოიწვია ეკოლოგებს შორის

17. მეტაპოპულაციები

- 17.1 მეტაპოპულაციის კონცეფცია მოიცავს ადგილობრივ პოპულაციებს შორის ინტერაქციასა და ნაწილის დინამიკას
- 17.2 მარტივი მეტაპოპულაციის მოდელები წარმოადგენენ ბალანსს ადგილობრივ გადაშენებასა და ხელახალ დასახლებას შორის
- 17.3 მეტაპოპულაციის სტრუქტურა მოიცავს მონაკვეთის ზომისა და სიმჭიდროვის მახასიათებლებს
- 17.4 მეტაპოპულაციები შეიძლება მერყეობდნენ ნაკვეთის ათვისების დონეში
- 17.5 მეტაპოპულაციაზე გავლენას ახდენს მიგრაცია და ადგილობრივი პოპულაციის დემოგრაფია
- 17.6 მეტაპოპულაციებში გენეტიკური ცვლილებების დონეს განსაზღვრავს ურთიერთობა პოპულაციის მოცულობას, გადაშენებასა და კოლონიზაციას შორის
- 17.7 სამყარო არსებობს როგორც საარსებო ბუნებრივ გარემოთა მოზაიკა — სახელად ლანდშაფტი

18. პოპულაციის ფლუქტუაცია და ციკლები

- 18.1 პოპულაციაში მერყეობს სიმჭიდროვე
- 18.2 დროებითი ცვლილება გავლენას ახდენს ასაკის სტრუქტურაზე პოპულაციაში
- 18.3 პოპულაციას ზრდის მაღალი მაჩვენებლები უფრო მეტად სდევს ფლუქტუაციებს გარემოს, ვიდრე დაბალი ზრდის მაჩვენებლებიან პოპულაციას

- 18.4 პოპულაციის ციკლირება შეიძლება შინაგანი დემოგრაფიული პროცესებიდან გამომდინარეობდეს
- 18.5 პოპულაციის ციკლები მჟღავნდება პოპულაციის დისკრეტული დროის ლოგისტიკურ მოდელებში
- 18.6 დროებითი შეფერხებები იწვევენ ოსცილაციას/რხევებს განგრძობითი დროის მოდელებში

19. გადაშენება, შენარჩუნება და აღდგენა

- 19.1 გადაშენება ბუნებრივი პროცესია, რომელიც სახეობათა ადაპტაციის უუნარობას გამოხატავს
- 19.2 გადაშენების რისკზე გავლენას ახდენს პოპულაციის მოცულობა, გეოგრაფიული არეალი, ასაკობრივი სტრუქტურა და სივრცითი განლაგება
- 19.3 სხეულის ზომა, სიცოცხლის ხანგრძლივობა და პოპულაციის მოცულობა ურთიერთქმედებენ, რათა გავლენა მოახდინონ გადაშენების რისკზე
- 19.4 გავრცელების სტრუქტურები კუნძულებზე და კუნძულებს შორის მიგვანიშნებენ, რომ გადაშენება შეიძლება გამომდინარეობდეს კონკურენტუნარიანობის დაქვეითებიდან
- 19.5 როდესაც შენარჩუნება შეუძლებელი ხდება, გამოსავალი ხანდახან აღდგენაა
- 19.6 მეტაპოპულაციის კონცეფცია მნიშვნელოვანია კონსერვაციულ ბიოლოგიაში
- 19.7 აღდგენითი გეგმები დამყარებულია არსებული სახეობების სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლებზე საფრთხის წინაშე
- 19.8 გენეტიკური მრავალფეროვნების მართვა შენარჩუნებისა და აღდგენის არსებითი ნაწილია
- 19.9 აღდგენა ხშირად სახეობათა ხელახალ გაცნობას გულისხმობს

ნაწილი V. პოპულაციების ინტერაქციები

20. რესურსები და მომხმარებლები

- 20.1 ინტერაქციები, მათში მონაწილე სახეობებზე გავლენის მიხედვით, შეიძლება დაიყოს კატეგორიებად

- 20.2 რა არის რესურსები და მომხმარებლები?
- 20.3 დაფნია /წყლის რწყილი/ მომხმარებელი და წყალმცენარეებიანი რესურსი ამჟღავნებენ მომხმარებელი-რესურსის სისტემის მახასიათებლებს
- 20.4 რესურსთა ცვლილების მაჩვენებლები და მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდა შეიძლება დინამიკურად დაწყვილდნენ ლოგისტიკურ მოდელებთან
- 20.5 მონოდის განტოლება აკავშირებს პოპულაციის ზრდის დონეს ერთეული რესურსის რაოდენობასთან
- 20.6 ორ რესურსს ერთდროულად შეუძლია, შეზღუდოს მომხმარებელთა პოპულაცია
- 20.7 მომხმარებელი-რესურსის სისტემა შეიძლება მოიცავდეს ორზე მეტ რესურსს ან ორზე მეტ მომხმარებელს

21. კონკურენციის თეორია

- 21.1 ეკოლოგიაში კონკურენციის, როგორც ცენტრალური თეორიის წარმოშობა ძალიან ნელი და ფრთხილი პროცესი იყო
- 21.2 ტენსლის, გაუსისა და პარკის ექსპერიმენტებმა წარმოგვიდგინეს კონკურენციის ადრეული ექსპერიმენტული დემონსტრაციები
- 21.3 კონკურენტული გამონაკლისის პრინციპი — ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა ერთი შეზღუდული რესურსის ხარჯზე
- 21.4 პოპულაციების რეგულირება შესაძლებელია შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი კონკურენციით
- 21.5 ლოგისტიკური განტოლება შეიძლება მოდიფიცირდეს, რათა თავის თავში მოიცვას სახეობათაშორისი კონკურენცია
- 21.6 წონასწორობის კონკურენციის მოდელები ამჟღავნებენ ორი კონკურენტული პოპულაციის თანაარსებობის პირობებს
- 21.7 გრაფიკული გამოსახულება აღწერს ლოგისტიკური კონკურენციის ძირითად თვისებებს
- 21.8 ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ კონკურენციის კოეფიციენტი კონკურენციის ექსპერიმენტების შედეგების მიხედვით

- 21.9 ორი სახეობის კონკურენცია შეიძლება გამოისახოს გრაფიკულად პოპულაციის ცვლილების რესურსების ხელმისაწვდომობასთან მიმართებაში
- 21.10 დარღვევას შეუძლია გავლენა მოახდინოს სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე
- 21.11 მომხმარებლებს შეუძლიათ გავლენა მოახდინოს სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე
- 21.12 არაპირდაპირმა ინტერაქციებმა შეიძლება გამოიწვიოს თვალსაჩინო კონკურენცია
- 21.13 მეტაპოპულაციებში სუსტ კონკურენტებს შეუძლიათ თანაარსებონ შედარებით ძლიერ კონკურენტებთან

22. კონკურენცია ბუნებაში

- 22.1 როგორ იჩენს თავს კონკურენცია?
- 22.2 რომელი სახეობები არის უფრო მიდრეკილი კონკურენციისკენ?
- 22.3 სახეობათა ჩამოშორება, რომელიც თან სდევს კონკურენტთა გაცნობას, გვიჩვენებს პოპულაციაში კონკურენციის ეფექტებს
- 22.4 მოცილების, დამატებისა და ჩანაცვლების ექსპერიმენტები მნიშვნელოვანი მექანიზმებია მცენარეთა კონკურენციის შესწავლისას
- 22.5 როგორც მიწისზედა, ისე მიწისქვეშა კონკურენცია მნიშვნელოვანია მცენარეთათვის
- 22.6 კონკურენციის ეფექტი შეიძლება განსხვავებული იყოს თითოეული კონკურენტი პოპულაციისთვის
- 22.7 სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი კონკურენციის შედარებითი ინტენსივობა შეიძლება განისაზღვროს ჩანაცვლებითი ექსპერიმენტებით
- 22.8 ექსპერიმენტულმა კვლევებმა გამოავლინეს შიდასახეობრივი კონკურენცია
- 22.9 ინტერაქციებს, უმაღლესი კატეგორიის კონკურენტებს შორის, შეუძლიათ, შეცვალონ თანაარსებობის პირობები
- 22.10 მომხმარებლებს შეუძლიათ, გავლენა მოახდინონ რესურსთა პოპულა-

ციებს შორის არსებული კონკურენტული ინტერაქციების საბოლოო შედეგებზე

- 22.11 კონკურენციას შეუძლია, გამოიწვიოს კონკურენტთა ევოლუციური დივერგენცია

23. მტაცებლობა

- 23.1 მტაცებლებსა და პარაზიტებს ეფექტურად შეუძლიათ, შეზღუდონ მსხვერპლთა პოპულაცია
- 23.2 მტაცებლობას შეუძლია, მოახდინოს დაწყვილებული მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების ოსცილაცია/მერყეობა
- 23.3 მარტივი, მტაცებლისა და მსხვერპლის მოდელები წინასწარ განსაზღვრავენ ოსცილაციას პოპულაციის რაოდენობასა და ზომაში
- 23.4 ნიკოლსონმა და ბაილიმ შემოგვთავაზეს ლოტკა-ვოლტერას მოდელის ალტერნატივა
- 23.5 მტაცებელთა რეაქცია მსხვერპლთა სიმჭიდროვეზე არ არის წრფივი
- 23.6 მტაცებელთა პოპულაციას ზრდითა და მიგრაციით შეუძლია საპასუხო რეაქცია მისცეს მსხვერპლთა სიმჭიდროვის ზრდაზე
- 23.7 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემებში სტაბილურობის პირობებს გვიჩვენებს გფიკული ანალიზები
- 23.8 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემებს შეიძლება ჰქონდეთ ორი სტაბილური წონასწორობა
- 23.9 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემები აღწევენ მახასიათებელ პოპულაციასთან თანაფარდობას
- 23.10 მსხვერპლთა სარისკო ქცევის საბოლოო შედეგები აისახება პოპულაციაზე
- 23.11 მტაცებლისა და მსხვერპლის ან პარაზიტისა და მტარებლის სივრცით განლაგებას შეუძლია, გავლენა მოახდინოს ინტერაქციის სტაბილურობაზე
- 23.12 მეტაპოპულაციებში მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემათა დინამიკაზე გავლენას ახდენს სივრცითი ურთიერთობები და გადაადგილების სტრუქტურა

24. ბალახის მჭამელები და პარაზიტიზმი

- 24.1 ბალახის მჭამელობა და პარაზიტიზმი კომპლექსური პროცესებია, რომლებიც განსხვავდებიან მტაცებლობისა და პარაზიტიზმისგან
- 24.2 მცენარე-ბალახის მჭამელის ინტერაქციები ტაქსონომიურად და ეკოლოგიურად მრავალფეროვანია
- 24.3 ბალახის მჭამელობას შეუძლია გამოიწვიოს მაკომპენსირებელი რეაქციები მცენარეთაგან
- 24.4 ბალახის ძოვას შეუძლია შეცვალოს მცენარეთა ზრდა და გავლენა მოახდინოს მათ პირველად პროდუქტიულობაზე
- 24.5 ბალახის მჭამელობის გავლენას მცენარეთა პოპულაციაზე ართულებს ბალახის მჭამელების მრავალრიცხოვნება, მცენარეთა განვითარება და პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა
- 24.6 მცენარეთა პოპულაციების მგრძნობელობაზე ბალახის მჭამელობის მიმართ შეიძლება გავლენა მოახდინოს პოპულაციათა თანასაზოგადოების სივრცითმა დინამიკამ
- 24.7 ბალახის მჭამელები ამჟღავნებენ ფუნქციურ რეაგირებას მცენარეთა ხელმისაწვდომობაზე
- 24.8 მცენარეები და ცხოველები იფარებენ პარაზიტთა დიდ ნაირსახეობებს
- 24.9 მიკროპარაზიტული პოპულაციის დინამიკა შეიძლება მოდელირებულ იქნას ინფექციის სახით
- 24.10 პარაზიტთა ტოქსიკურობა დამოკიდებულია გადადების თვისებებზე და მტარებლის იმუნურ რეაქციებზე

25. თანაევოლუცია და მუტუალიზმი

- 25.1 ევოლუციური ურთიერთობები ანტაგონისტებს შორის ხშირად ახდენს თანაევოლუციის დემონსტრირებას
- 25.2 დროითი და სივრცითი მასშტაბის შეფასება მნიშვნელოვანია თანაევოლუციის გაგებისთვის

- 25.3 თანაევოლუციის მექანიზმად შემოგვთავაზეს გენეტიკური პროცესი სახელად „გენი გენისთვის“
- 25.4 ორგანიზმები ხშირად ქმნიან მუტუალისტურ (სიმბიოზურ) ურთიერთობებს
- 25.5 მრავალი მუტუალისტური ურთიერთობა განვითარდა ჭიანჭველებსა და სხვა ორგანიზმებს შორის
- 25.6 ცვლილებებს მცენარეთა დამცავ ქიმიკატში გენეტიკური საფუძველი აქვს
- 25.7 მცენარეთა და ცხოველთა მუტუალიზმის ყველაზე გავრცელებული ფორმა არის დამტევრვა
- 25.8 შალითამტარებელი ჩრჩილი არის იუკას ერთდროულად ევოლუციონობის დამტევრავი
- 25.9 მუტუალიზმი მოიცავს თანდაყოლილ კონფლიქტს მონაწილეებს შორის, რომელსაც შეუძლია გამოიწვიოს თაღლითობა

ნაწილი VI. თანასაზოგადოების ეკოლოგია

26. თანასაზოგადოების კონცეფცია

- 26.1 თანასაზოგადოება არის პოპულაციათა გაერთიანებას
- 26.2 არსებობს თუ არა ბუნებრივი ერთეული ეკოლოგიური ორგანიზაციის თანასაზოგადოების დონეზე?
- 26.3 ეკოტონები თავს იჩენენ მკვეთრი ფიზიკური საზღვრების პირობებში ან იქ, სადაც ჭარბი მოსახლეობა იწვევს ცვლილებას
- 26.4 ბუნებრივი თანასაზოგადოებების სტრუქტურა შეიძლება აღწერილი იქნას ეკოლოგიურ continua-თან მიმართებაში
- 26.5 ქრონოლოგიურმა ჩანაწერებმა გამოამჟღავნეს როგორც ცვლილება, ისე უწყვეტობა თანასაზოგადოებებში
- 26.6 ევოლუციურმა ისტორიამ შეიძლება დატოვოს განსაზღვრული ანაბეჭდი თანასაზოგადოების ორგანიზებაზე
- 26.7 თანასაზოგადოების მახასიათებლები წარმოიშობა დროისა და სივრცის მასშტაბებზე პროცესების იერარქიისგან

27. თანასაზოგადოების სტრუქტურა

- 27.1 თანასაზოგადოების სტრუქტურის გაგება მოითხოვს ჩვენგან მრავალმხრივი პერსპექტივის გააზრებას
- 27.2 სახეობათა ჩამონათვალი ბიოლოგიური თანასაზოგადოების აღწერის პირველი საშუალება იყო
- 27.3 სახეობათა ნათესაობის სიჭარბე არის თანასაზოგადოების სტრუქტურის საზომი
- 27.4 მრავალფეროვნების ინდექსები აერთიანებს სახეობათა სიმდიდრეს და სახეობათა სიჭარბეს
- 27.5 სახეობათა რიცხვმა ზრდა განიცადა მოცემული არეალის პირდაპირ პროპორციულად
- 27.6 კვებითი ჯაჭვის ანალიზი გამოიყენება თანასაზოგადოების სტრუქტურის გამოსავლენად
- 27.7 ტოპოლოგიური კვებითი ჯაჭვების ანალიზთან ერთად განვითარდა იდეები იმის შესახებ, რომ კვებითი ჯაჭვები გავლენას ახდენს თანასაზოგადოების სტაბილურობაზე
- 27.8 კვებითი ქსელების ინტერაქციის ანალიზს თავისი ფესვები თეორიულ და ექსპერიმენტულ ეკოლოგიაში აქვს
- 27.9 არაპირდაპირი ინტერაქციები თანასაზოგადოების სტრუქტურის მნიშვნელოვანი ნიშნებია
- 27.10 კვებითი ჯაჭვების ინტერაქციათა ანალიზი მოითხოვს თეორიაზე დამყარებულ ექსპერიმენტებს

28. თანასაზოგადოების განვითარება

- 28.1 სახეობათა შეცვლის პრინციპს თანსდევს სუქცესია
- 28.2 საწყისი სუქცესია ვითარდება გარცელების არეალში, რომლებიც ახლად იქნა გახსნილი მცენარეთა და ცხოველთა კოლონიზაციისთვის
- 28.3 აშლილობის ინტენსივობა და დონე გავლენას ახდენს მეორადი სუქცესიის სტრუქტურაზე
- 28.4 სუქცესია ვითარდება ორგანიზმების შესაძლებლობებში ცვლილებების შედეგად, გარემოში

- მოახდინონ აშლილი არეალების კოლონიზება, სუქცესია თან სდევს ახალი სახეობების გამოჩენას
- 28.5 სუქცესია ძველ ველებზე და ყინულოვან არეებში გამოხატავს სერიების განვითარებას
- 28.6 სუქცესიის ანალიტიკური მოდელები დამყარებულია ტრანზიცი-აზე ერთი სუქცესიული ფაზიდან მომდევნოზე
- 28.7 კლიმაქსის (სტაბილური სტადია თანასაზოგადოებათა სუქცესიაში) ხასიათი განისაზღვრება ადგილობრივი პირობებით

- 29.11 აშლილობამ შეიძლება გავლენა მოახდინოს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე
- 29.12 ამჟღავნებენ თუ არა თანასაზოგადოებები სახეობათაშორის კონკურენციის დამამტკიცებელ საბუთებს?
- 29.13 ადგილობრივი სახეობების გაჯერებულობისა და თანასაზოგადოების კონვერგენციის ცხადი დამამტკიცებელი საბუთების ნაკლებობა გულისხმობს, რომ რეგიონალური / ისტორიული ფაქტორები უდიდეს როლს თამაშობენ თანასაზოგადოების მრავალფეროვნებაში

29. ბიომრავალფეროვნება

- 29.1 აკვირდებიან სახეობათა მრავალფეროვნების ზოგად სტრუქტურას
- 29.2 თანამედროვე აზროვნება, თანასაზოგადოების ორგანიზაციის თაობაზე, ათანხმებს რეგიონულ/ისტორიულ და ადგილობრივ/დეტერმინისტულ მეხედულებებს მრავალფეროვნების შესახებ
- 29.3 კუნძულებზე სახეობათა რიცხვი დამოკიდებულია იმიგრაციისა და გადაშენების მაჩვენებლებზე
- 29.4 ხდება თუ არა სახეობათა წარმოშობა უფრო სწრაფად ტროპიკებში, ვიდრე უფრო მაღალ ადგილებში?
- 29.5 დროის ჰიპოთეზის მიხედვით, ძველი საბინადრო არეები უფრო მრავალფეროვანია
- 29.6 ნიშის თეორია წარმოადგენს ჩარჩოს სახეობათა მრავალფეროვნების რეგულირების თეორიისთვის
- 29.7 სახეობათა მრავალფეროვნება იზრდება პირველადი პროდუქციისას ზოგ შემთხვევაში
- 29.8 გარემოსა და სასიცოცხლო ციკლების ცვლილებებმა შეიძლება გავლენა მოახდინოს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე
- 29.9 მტაცებელთა და ბალახისმჭამელთა ქმედებებს შეუძლიათ გავლენა მოახდინონ სახეობათა საქმიანობაზე
- 29.10 შეიძლება თუ არა შემცირებულმა კონკურენციამ ახსნას მრავალფეროვნების მაღალი დონე?

ნაწილი VII. ევოლუციური ეკოლოგია

30. ევოლუცია და ადაპტაცია

- 30.1 ადაპტაციას გენეტიკური საფუძველი აქვს
- 30.2 არსებობს ევოლუციური ეკოლოგიის კვლევის ხუთი მეთოდი
- 30.3 გადარჩევაზე ევოლუციური რეაქცია მომდინარეობს პოპულაციებს შორის გენთა ჩანაცვლებიდან
- 30.4 ეკოლოგიური ინტერესის ბევრ შტრიხს პოლიგენური საფუძველი აქვს
- 30.5 რაოდენობითი შტრიხების ხელოვნური გადარჩევა გამოხატავს ბუნებრივ პოპულაციებში ევოლუციის ზოგ მახასიათებელს
- 30.6 ურთიერთდაკავშირებული რეაქციები გადარჩევაზე ზღუდავენ ევოლუციურ რეაქციებს
- 30.7 პოპულაციის გენეტიკა გვთავაზობს რიგ მნიშვნელოვან გზავნილს ეკოლოგიისთვის
- 30.8 ითვლება, რომ სახეობები მოგებას ნახულობენ სექსისგან, რადგან ის ზრდის გენეტიკურ ცვლილებებს მათ შთამომავლობაში
- 30.9 გამრავლების სისტემები მართავს გენეტიკურ ცვლილებებს სქესობრივ მოსახლეობებში
- 30.10 ევოლუციის ეკოლოგები ახდენენ ფორმისა და ფუნქციის ინტერპრეტირებას, როგორც გარემოსადმი ადაპტაციას

- 30.11 ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია (ESS) უმკლავდება სხვა ფენოტიპის ინვაზიას (პატრონის სხეულში შეღწევა)
- 30.12 ფენოტიპის გავლენა გასაღებია ადაპტაციის გაგებისთვის
- 30.13 ადაპტაციურ პროგრამას გააჩნია მრავალი სირთულე
- 30.14 ტაქსონომიურად სასარგებლო თვისებები ცხადყოფს, რომ ერთხელ გამოჩენის/დადგენის შემდეგ, ზოგი ადაპტაცია უძლებს შემდგომ ცვლილებებს
- 30.15 აქვთ თუ არა დიდ სისტემებს უნიკალურად ჩამოყალიბებული თვისებები?

31. ადაპტაცია ჰეტეროგენული გარემოსადმი

- 31.1 მეტაფორულად პოპულაცია შეიძლება განვიხილოთ ადაპტაციური ლანდშაფტის პიკზე განლაგებულად
- 31.2 პოლიმორფიზმი შეიძლება შენარჩუნებულ იქნას ევოლუციის მიერ ჰეტეროგენულ გარემოში
- 31.3 ურთიერთობა ფენოტიპსა და გარემოს შორის ინდივიდუალური ორგანიზმებისთვისაა
- 31.4 ოპტიმალური კვების თეორია მიმართულია რესურსებსა და საბინადრო გარემოს შორის არჩევანის პრობლემისკენ
- 31.5 მტაცებლებს შეუძლიათ, მოახდინონ განსხვავებული სახის მსხვერპლის ოპტიმიზაცია რაციონში
- 31.6 ოპტიმალური საკვების მოპოვების „კლასიკური“ მოდელი მოიცავს შეტაკების მაჩვენებლებისა და ინდივიდუალური მსხვერპლის მომგებიანობის კონცეფციებს
- 31.7 ნაკვეთის ოპტიმალური გამოყენება დამოკიდებულია მის ხარისხზე და ნაკვეთებს შორის მოძრაობის ხანგრძლივობაზე
- 31.8 იდეალური თავისუფალი გავრცელება ათანაბრებს მოგებას პოპულაციის ინდივიდებს შორის
- 31.9 რისკისადმი მგრძნობიარე საკვების მოპოვების მოდელები ყურადღებას ამახვილებს შიმშილობის რისკის მინიმიზაციაზე

- 31.10 საკვების მომპოვებელი ცხოველები შეიძლება მტაცებლური ცხოველების წესის რისკის ქვეშ იყვნენ
- 31.11 სტოქასტიკური დინამიკური დაპროგრამება არის სამოდელო მიდგომა, რომელიც აფასებს თუ რა შენატანს აკეთებს მოკლევადიანი გადანყვებილები მთლიანად ცხოველებისეულ შეგუებულობაზე

32. სასიცოცხლო ციკლის ევოლუცია

- 32.1 სასიცოცხლო ციკლის ადაპტაციებში ინტერესის სტიმულირება სახეობებს შორის ცვლილებებით ხდება
- 32.2 სასიცოცხლო ციკლის თეორია სწრაფად განვითარდა 1960-იან წლებში
- 32.3 ბუნებრივი გადარჩევა არეგულირებს შეზღუდული დროისა და რესურსების გადანაწილებას კონკურენტულ მოთხოვნებს შორის
- 32.4 პირველი რეპროდუქციის ასაკი ზოგადად იზრდება ზრდასრული ინდივიდების სიცოცხლის ხანგრძლივობის პირდაპირპროპორციულად
- 32.5 მრავალწლიანი სასიცოცხლო ციკლებისადმი კეთილგანწყობილი არის მაღალი და შედარებით მუდმივი ზრდასრულთა გადარჩენა
- 32.6 ოპტიმალური რეპროდუქციული ძალისხმევა იცვლება ზრდასრულთა გადარჩენის უკუპროპორციულად
- 32.7 როდესაც გადარჩენა და ნაყოფიერება იცვლება ასაკთან ერთად, სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის მოდელები უნდა იყოს დაფუძნებული სიცოცხლის ხანგრძლივობის ცხრილზე
- 32.8 ფსონების დაზღვევას მინიმუმამდე დაჰყავს რეპროდუქციული წარუმატებლობა მოულოდნელობებით სავსე გარემოში
- 32.9 გამრავლებისთვის დიდ მზადებას და არამყარ ან ეფემერულ გარემო პირობებს შეუძლიათ გაუძლონ ერთ, ყოვლისმომცველ რეპროდუქციულ ეპიზოდს
- 32.10 ფიზიოლოგიური დაბერება თავს იჩენს ხანდაზმულ ასაკში
- 32.11 სასიცოცხლო ციკლის ნიმუშები იცვლება პოპულაციის ზრდის მაჩვენებლების მიხედვით

33. სქესი

- 33.1 სქესთა გამოცალკევება მომგებიანია, როცა სქესის მუდმივი/ფიქსირებული ხარჯები მაღალია და სექსუალური ფუნქციები რესურსებისთვის ერთმანეთთან ძლიერ კონკურირებენ
- 33.2 ოპტიმალური შთამომავლობითი სქესობრივი თანაფარდობა აბალანსებს შენატანს შეგუების უნარში მამრისა და მდედრის ფუნქციების საშუალებით
- 33.3 გარკვეულ სიტუაციებში დედებმა უნდა შეცვალონ თავიანთი შვილების სქესობრივი თანაფარდობა თავისი საკუთარი გამრავლების პირობების პროპორციულად
- 33.4 სიფრიფანაფრთიან და სხვა ჰაპლოდიპლოიდ უხერხემლოებში სქესობრივი თანაფარდობა ნაშიერებისა ფაკულტატურად გაკონტროლებულია ადგილობრივი პარტნიორების კონკურენციის მიხედვით
- 33.5 ადგილობრივ რესურსთა კონკურენციას შეუძლია, გამოიწვიოს მამრობითცენტრული სქესობრივი თანაფარდობა
- 33.6 პარტნიორობის სისტემები დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა დონემდე შეუძლია ერთი სქესის ინდივიდს რესურსების მონოპოლიზება
- 33.7 პარტნიორობის სისტემები დამოკიდებულია საბინადრო გარემოს და რაციონზე
- 33.8 პარტნიორობის სისტემათა კონფიგურაცია მეტწილად დამოკიდებულია მშობლების მზუნველობის განაწილებაზე
- 33.9 პოპულაციები შეიძლება შეიცავდნენ ერთი სქესის ინდივიდებს, რომელთაც სხვადასხვა რეპროდუქციული სტრატეგიები აქვთ
- 33.10 მცენარეებში დომინირებს პარტნიორობა სამი სისტემა
- 33.11 სქესობრივმა გადარჩევამ გამოიწვია საარსიკო ქცევის გამომუშავება
- 33.12 მდედრებისთვის არჩევანის ნაკლებობამ შეიძლება გამოიწვიოს „ქორწინების“ გარეშე კოპულაცია

34. ევოლუცია და სოციალური ქცევა

- 34.1 ტერიტორიულობა და დომინანტობის იერარქიები უზრუნველყოფს სოციალური ინტერაქციების ორგანიზებას პოპულაციებს შორის
- 34.2 სოციალური დომინანტობის კომუნიკაციები, როგორც წესი, გარიტუალებულია
- 34.3 ჯგუფურ ცხოვრებას აქვს თავისი დადებითი და უარყოფითი მხარეები
- 34.4 სოციალური ინტერაქციები, ევოლუციური მოდიფიკაცია აბალანსებს სოციალური ქცევის ხარჯებსა და მოგებას
- 34.5 ჯგუფური გადარჩევის, ნათესაური გადარჩევის და რეციპროკული ალტრუიზმის საშუალებით არის ახსნილი ალტრუისტული ქცევის წარმოშობა
- 34.6 ნათესაურ გადარჩევას შეუძლია მიემხროს ალტრუისტულ ქმედებებს მონათესავე ინდივიდებს შორის
- 34.7 რამდენიმე ბიჰევიორისტული სისტემა განიხილავს ნათესაური გადარჩევის მოქმედებას
- 34.8 ნათესაური გადარჩევა ჩართულია გამაფრთხილებელი შეფერილობის ევოლუციაში
- 34.9 თამაშის თეორიის მოდელი გვიჩვენებს, როგორ უნდა ურთიერთობდნენ ინდივიდები სოციალურად დიდ პოპულაციაში
- 34.10 მშობელთა ინვესტიციების ოპტიმალური დონე შეიძლება განსხვავდებოდეს მშობლებისა და შვილებისთვის
- 34.11 ეუსოციალური მწერების თანასაზოგადოებები დამყარებულია დედამამიშვილთა ალტრუიზმსა და მშობელთა დესპოტიზმზე

სიტყვარი
ბიბლიოგრაფია
სავარჯიშოთა პასუხები
ინდექსი

ეკოლოგიის ანალიტიკური მოდელები

ალომეტრული განტოლება: $Y = aX^b$

Y = ფიზიოლოგიური პროცესი, ანატომიური თვისება ან ეკოლოგიური ან ბიჰევიორისტული მახასიათებელი;

X = სხეულის ზომა;

a = პროპორციულობის კონსტანტა;

b = ალომეტრული კონსტანტა

პუასონის გადანაწილება: $P(x) = M^x e^{-M} / x!$

$P(x)$ = სიდიდე x -ის ალბათობა;

M = ინდივიდების საშუალო რიცხვი ერთ

მონაკვეთზე, დროსა თუ სივრცეში;

$x!$ = x -ის ფაქტორიალი

პოპულაციის ეფექტური მოცულობა:

$$N_e = 4[(1/N_{\text{males}}) + (1/N_{\text{females}})]^{-1}$$

N_e = პოპულაციის ეფექტური მოცულობა;

N_{males} = პოპულაციის ეფექტური მოცულობა მამრებში;

N_{females} = პოპულაციის ეფექტური მოცულობა მდედრებში;

$$N_{\text{males}} = [(N_m K_m - 1) / (K_m + V_m / K_m) - 1];$$

$$N_{\text{females}} = [(N_f K_f - 1) / (K_f + V_f / K_f) - 1];$$

N_m და N_f არის გამრავლებადი მამრებისა და მდედრების რაოდენობა შესაბამისად;

K_m და K_f არის მამრებისა და მდედრების მიერ წარმოებული ნაშიერების საშუალო რაოდენობა;

V_m და V_f წარმოადგენს დისპერსიას თითოეული სქესის წარმომადგენლის მიერ წარმოებული ნაშიერების რიცხვში

გადარჩენა: $l_x = \Pi s_i$

l_x = ალბათობა, რომ ახალშობილი ინდივიდი ცოცხალი იქნება x ასაკისათვის;

s_i = გადარჩენის ალბათობა x და $x+1$ ასაკს შორის

მოსახლეობის ექსპონენციალური ზრდა: $N_t = N_0 e^{rt}$

N_t = მოსახლეობის სიმჭიდროვე t დროისთვის;

N_0 = თავდაპირველი რაოდენობა მოსახლეობის ($t = 0$);

r = ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარე

მოსახლეობის გეომეტრული ზრდა: $N(t) = N(0) \lambda^t$

$N(t)$ = მოსახლეობის სიმჭიდროვე t დროისთვის;

$N(0)$ = თავდაპირველი მოსახლეობის სიმჭიდროვე;

λ = გეომეტრული ზრდის სიჩქარე

კავშირი ექსპონენციალურ და გეომეტრული მოსახლეობის ზრდის მაჩვენებლებს შორის: $r = \ln \lambda$

გადაფარვად თაობებიანი ასაკ-სტრუქტურირებული მოსახლეობის ზრდის სიჩქარე: $dN/dt = N \int r_x c_x dx$

dN/dt = მოსახლეობის ზრდის სიჩქარე;

r_x = ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარე x ასაკამდე;

c_x = ინდივიდთა პროპორცია მოსახლეობაში x ასაკში

ზრდა ასაკ-სტრუქტურირებულ მოსახლეობებში განცალკევებული თაობებით:

$$N(t+1) = \sum n_x(t) s_x + \sum n_x(t) s_x b_x + 1$$

$N(t+1)$ = ინდივიდთა რიცხვი მოსახლეობაში $t+1$

დროისათვის;

$n_x(t)$ = ინდივიდთა რიცხვა x ასაკობრივ კლასში t დროისათვის;

s_x =

b_{x+1} = ახალშობილთა რიცხვი, რომლებიც შემატა მოსახლეობას $x+1$ ასაკობრივმა ჯგუფმა. გან-

ტოლების მარჯვენა მხარის პირველი ნაწილი

არის გადარჩენის ვადა, ხოლო მეორე –

დაბადებისა. ეს შეიძლება გამარტივებულ იქნას

შემდეგი განტოლების სახით: $\sum n_x(t) s_x (1 + b_x + 1)$

მოსახლეობის ზრდის ლუის-ლეისლის მატრიცული მოდელი: $A_n(0) = n(t)$

A' = ლუის-ლეისლის მატრიცის შემცველობაში

ასაკისთვის სპეციფიკური შობადობის დონე;

$n(0)$ = ვექტორი, რომელიც შეიცავს თითოეულ ასაკობრივ კლასში არსებული ინდივიდების რაოდენობას $t = 0$ დროისათვის;

$n(t)$ = ვექტორი, რომელიც შეიცავს თითოეულ ასაკობრივ კლასში არსებული ინდივიდების რაოდენობას $t = t + 1$ დროისთვის

მოსახლეობის მახასიათებრივი განტოლება (ეულერის განტოლება): $1 = \sum e^{-\lambda x} l_x b_x$

(მოსახლეობებისათვის ექსპონენციალური ზრდით);

$1 = \sum \lambda^{-x} l_x b_x$ (მოსახლეობებისათვის გეომეტრული ზრდით)

r = ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარე;

λ = გეომეტრული ზრდის სიჩქარე;

l_x = გადარჩენა x ასაკამდე;

b_x = ასაკობრივი შობადობის დონე

მოსახლეობის ზრდის ლოგისტიკური

განტოლება i : $dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i)$

dN/dt = მოსახლეობის ზრდის სისწრაფე;

N_i = მოსახლეობის ზომა;

K_i = i მოსახლეობის გადატანითი მოცულობა;

r_i = მოსახლეობის ზრდის თანდაყოლილი სიჩქარე

მეტაპოპულაციებში დაკავებული ნაკვეთების პროპორციითა ცვლილების დონე:

$dp/dt = mp(1-p) - ep$

dp/dt = ცვლილების დონე დაკავებული ნაკვეთების პროპორციაში, p ;

m = მონაკვეთთა კოლონიზების დონე;

p = დაკავებული მონაკვეთების სრული რაოდენობის პროპორცია;

e = მონაკვეთთა ამოწურვის დონე/სიჩქარე

მოსახლეობის განახლების/შეესების ფუნქციის

ზოგადი ფორმულა: $N(t+1) = f[N(t)]$

$N(t+1)$ = მოსახლეობის მოცულობა

$t+1$ დროისათვის;

$f[N(t)]$ = რაღაც f ფუნქცია

მოსახლეობისა t დროისთვის;

$t = 0, 1, 2, \dots$ (დისკრეტული დროის მოდელი)

რიკერის განახლების/შეესების მოდელი:

$N(t+1) = N(t)er(1 + N(t)/K)$

$N(t+1)$ = მოსახლეობის მოცულობა $t+1$ დროისთვის;

$N(t)$ = მოსახლეობის მოცულობა t დროისთვის;

K = გადატანითი მოცულობა;

r = ექსპონენციალური ზრდა;

$t = 0, 1, 2, \dots$ (დისკრეტული დროის მოდელი)

ნონასწორობას მიახლოებული მოსახლეობის

გადაშენების ალბათობა: $p_o(t) = [bt/(1+bt)]^N$

$p_o(t)$ = გადაშენების ალბათობა t დროისთვის;

b = შობადობის დონე;

N = მოსახლეობის მოცულობა

T = გადაშენების დრო (ასევე ცნობილია, როგორც გაძლების დრო);

V = დისპერსია თანდაყოლილ ზრდის დონეში, r ;

K = გადატანითი მოცულობა;

$c = 2r/V - 1$

მონოდის განტოლება, რომელიც გამოხატავს მოსახლეობის ზრდის დონეს რესურსების დონესთან მიმართებაში:

$1/C \cdot dC/dt = qR/(k+R)$

$1/C \cdot dC/dt$ = ზრდის დონე ერთ სულ მოსახლეზე;

C = მომხმარებელი მოსახლეობის მოცულობა;

q = მომხმარებელი მოსახლეობის ზრდის დონე შემჭიდროვების არარსებობის პირობებში.

k =

R =

ლოტკა-ვოლტერას მოდელი მოსახლეობა j -ს

კონკურენტული ეფექტი მოსახლეობა i -ზე:

$dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_j)$

dN_j/dt = მოსახლეობა j -ს ზრდის სისწრაფე;

r_i =

N_i და N_j = შესაბამისად i და j მოსახლეობების მოცულობა;

K_i და K_j = შესაბამისად მოსახლეობა i -სა და j -ს გადატანითი მოცულობა,

a_{ij} = შეჯიბრების კოეფიციენტი, j -ს ინდივიდი წევრების გავლენა i მოსახლეობის წევრების ესპონენტული ზრდის სიჩქარეზე.

(დამატებითი განტოლება მოსახლეობა i -ს

კონკურენტული ეფექტისა მოსახლეობა j -ზე

შემდეგია: $dN_j/dt = r_j N_j (1 - N_j/K_j - a_{ji} N_i/K_i)$

ლოტკა-ვოლტერას ზოგადი განტოლებები მტაცებლისა და მისი მსხვერპლის ზრდის ტემპის შესახებ:

$dH/dt = f(H, P)$ (მსხვერპლის პოპულაცია);

$dP/dt = g(H, P)$ (მტაცებლის პოპულაცია)

dH/dt და dP/dt = შესაბამისად მსხვერპლი და მტაცებელი პოპულაციების ზრდის ტემპები;

$f(H, P)$ = მსხვერპლთა (H) და მტაცებელთა (P)

პოპულაციების მოცულობების

რაღაც f ფუნქცია;

$g(H, P)$ = მსხვერპლთა (H) და მტაცებელთა (P)

პოპულაციათა მოცულობების რაღაც g ფუნქცია

ლოტკა-ვოლტერას მოდელი მსხვერპლის

პოპულაციის ზრდისა მტაცებლის არსებობის

პირობებში: $dH/dt = rH - pHP$

dH/dt = მსხვერპლი მოსახლეობის ზრდის ტემპი;

r = მსხვერპლი მოსახლეობის ექსპონენციალური

ზრდის ტემპი;

H = მსხვერპლი მოსახლეობის მოცულობა;

P = მტაცებელი მოსახლეობის მოცულობა;

p = შეხვედრათა პროპორცია, რომელიც სიკვდილით სრულდება

ლოტკა-ვოლტერას მტაცებელი მოსახლეობის ზრ-

დის ტემპის მოდელი: $dP/dt = apHP - dP$

dP/dt = მტაცებელი მოსახლეობის ზრდის ტემპი;

H = მსხვერპლი მოსახლეობის მოცულობა;

P = მტაცებელი მოსახლეობის მოცულობა;

p = შეხვედრათა პროპორცია, რომელიც სიკვდილით სრულდება;

a = ეფექტურობა, რომლითაც მსხვერპლი იქცევა მტაცებელთა რეპროდუქტორად

ნიკოლსონ-ბარეის განტოლება

პარაზიტ-მტარებლის ურთიერთქმედების შესახებ:

$H(t+1) = bH(t)[e^{-aP(t)}]$ (მტარებელი);

$P(t+1) = cH(t) [1 - e^{-aP(t)}]$ (პარაზიტი)

$H(t+1)$ = მტარებელთა რიცხვი შემდეგ ($t+1$)

თაობაში;

$P(t+1)$ = პარაზიტთა რიცხვი მომდევნო $(t+1)$ თაობაში;

$H(t)$ და $P(t)$ = შესაბამისად მტარებელთა და პარაზიტთა პოპულაციების სიმჭიდროვე;

a = პარაზიტის ძიების ეფექტურობა;

c = პარაზიტთა ნაშიერების რიცხვი, რომლებიც მტარებელზე თავდასხმის შედეგად წარმოიშვნენ;

b = მტარებელთა შობადობის დონე ერთ სულ მოსახლეზე

ჰოლინგის დისკის განტოლება: $E = aHT/(1 + aHT_h)$

E = შეხვედრათა რიცხვი;

H = მსხვერპლის სიმჭიდროვე;

T_h = დროის რაოდენობა დახარჯული თითო მსხვერპლთან გამკლავებაზე;

T = მთლიანი გამკლავების დრო;

a = ძიების ეფექტურობა

ლოტკა-ვოლტერას მოდელი

მტაცებელი-მსხვერპლის მონაკვეთთა დინამიკის:

$dH/dt = aH - bHM - cH$ (მსხვერპლი);

$dP/dt = bHP - dP$ (მტაცებელი)

dH/dt და dP/dt = მსხვერპლი და მტაცებელი

მოსახლეობების ზრდის ტემპი;

H და P = მსხვერპლი და მტაცებელი

მოსახლეობების მოცულობა;

a = დონე, რომლის დროსაც დისპერსირებადი მსხვერპლი აარსებს ახალ კოლონიას;

b = ის თუ რა დონით იჭრებიან მტაცებლები მსხვერპლთა ნაკვეთებში

c = ის თუ რა დონით იწყებენ გადაშენებას მსხვერპლთა საარბიტრო მონაკვეთები;

d = ის თუ რა დონით იწყებენ გადაშენებას მტაცებელთა საარბიტრო მონაკვეთები

პათოგენური მოსახლეობის დინამიკის ინფექციის მოდელი: $dx/dt = b(x+y+z) - \beta xy - dx$ (პოპულაციის ალემისუნარიანი, მგრძნობიარე ნაწილი);

$dy/dt = \beta xy - (D + \gamma)y$ (მოსახლეობის

ინფექცირებული ნაწილი);

$dz/dt = \gamma y - dx$ (მოსახლეობის ის ნაწილი,

რომელიც გამოკეთდა ინფექციისგან)

dx/dt , dy/dt და dz/dt = შესაბამისად

მოსახლეობის მგრძნობიარე, ინფიცირებულ და გამოჯანმრთელებულ პორციებში ცვლილების დონე;

x , y და z = მოსახლეობის ის ნაწილი, რომელიც არის მგრძნობიარე, ინფიცირებული ან გამოკეთებული;

β = ტრანსმისიის (გადაცემის) კოეფიციენტი;

d = მგრძნობიარე მოსახლეობის სიკვდილიანობის მუდმივი კოეფიციენტი;

D = ინფიცირებული ჯგუფის სიკვდილიანობის მუდმივი კოეფიციენტი;

γ = გამოჯანმრთელების კოეფიციენტი

ინფექციის რეპროდუქციული დონე:

$R(x) = \beta x / (D + \gamma)$

$R(x)$ = ინფექციის რეპროდუქციული დონე, საშუალო რიცხვი ინდივიდებისა, რომლებიც ინფიცირდებიან მოსახლეობაში ინფიცირებული ინდივიდების სიცოცხლეში;

β = ტრანსმისიის (გადაცემის) კოეფიციენტი;

D = ინფიცირებული ჯგუფის სიკვდილიანობის მუდმივი კოეფიციენტი;

γ = გამოჯანმრთელების კოეფიციენტი

სახეობათა-ადგილის ურთიერთობა:

$S = cA^z$ (წრფივი ფორმა: $\log S = \log c + z \log A$)

S = სახეობის რიცხვი;

A = ადგილი;

c და z = მონაცემებთან შესაბამისობაში მყოფი კონსტანტები

მეის ერთობის სტაბილურობის მოდელი:

$b(SC)^{1/2} < 1$

b = სახეობათა ინტერაქციის საშუალო ძალა;

S = სახეობათა რიცხვი;

C = საკვები ქსელის დაკავშირებულობა

მაკროვის მდგომარეობათა ცვლის პროცესი:

$PN(t) = N(t+1)$

$N(t)$ = მდგომარეობათა ვექტორი t დროისთვის;

$N(t+1)$ = მდგომარეობათა ვექტორი $t+1$ დროისათვის,

P = ცვლის ალბათობათა მატრიცა

ალელის სიხშირის ცვლილება ერთი თაობიდან მეორეში სელექციის ქვეშ:

$\Delta q = sq^2(1-q)/(1-sq^2)$

Δq = ცვლილება ალელის სიხშირეში;

q = ალელის სიხშირე;

s = ჰომოზიგოტის ვარგისიანობის ფრაქციის შემცირება

ურთიერთობა კომპონენტებსა და დისპერსიას

შორის: $V_p = V_G + V_E$

V_p = ფენოტიპური დისპერსია;

V_G = გენეტიკური დისპერსია;

V_E = გარემოებითი დისპერსია

მემკვიდრეობითობა: $h^2 = V_A/V_p$

h^2 = მემკვიდრეობითობა;

V_A = ადაპტაციური გენეტიკური დისპერსია;

V_p = ფენოტიპური დისპერსია

მტრის რეაქცია სელექციის ერთ თაობაზე:

$R = h^2S$

R = რეაქცია (ცვლილება ფენოტიპში);

h^2 = მემკვიდრეობითობა;

S = სელექციის დიფერენციალი

ეკოლოგიის მეთოდები და მოდელები

ეკოლოგიურ კვლევაში მრავალნაირი ტექნოლოგია და მიდგომა გამოიყენება. აქ თქვენ შეხვდებით ყველაზე ხშირად გამოყენებად და ყველაზე მნიშვნელოვან ტექნოლოგიებს იმ რიგის მიხედვით, რითაც ისინი ტექსტში ჩნდებიან

1. ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი

ეკოლოგიური კითხვების ტიპები
ევოლუციური საფუძველი
ბუნებათმცოდნეობის დაკვირვება

2. ბუნებრივი სამყაროს აღმოჩენა

ჰიპოთეზის გამოცდა
ეკოლოგიური მოდელები
სტატისტიკური ანალიზი
არჩევითი კვლევა
ექსპერიმენტული მიდგომები
ფილოგენეტიკური ანალიზი
ეკოლოგია და სოფლის მეურნეობა
ეკოლოგიური მეცნიერების ქვესფეროები

3. სიცოცხლე და ფიზიკური გარემო

ფიზიკური კანონების გამოყენება
ალომეტრული სკალირება

4. წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების გადანაწილი

მოლეკულათა ქიმიური მოდელები

5. ენერგია და სითბო

ქიმიური რეაქციების განტოლებანი
ფიზიკური სიდიდეების პირდაპირი გაზომვა
მორფოლოგიისა და ფუნქციის ურთიერთობა
ევოლუციური „ტრეიდოფების“ (უარყოფითი კორელაციის ტიპი) შედარება
გაცვლისა და ინტერაქციების მასშტაბის განსაზღვრა
ადაპტაციის მისადაგება გარემო ფაქტორებისადმი

6. რეაქცია გარემოს ცვლილებებისადმი

(უკუკავშირის სისტემათა გამოკვლევა;
მთელი რიგი მდგომარეობების რეაქციათა დაკვირვება;
ქცევის დაკვირვება;
ხარჯებისა და მოგების ანალიზი)

7. გარემოს ბიოლოგიური ზაქტორები

მორფოლოგიისა და ქცევის ინტერპრეტირება
ეკოლოგიურ და ევოლუციურ კონტექსტში
მცენარეთა ქიმიური ანალიზი
ორგანიზმის სიცოცხლის ციკლთა განსაზღვრა

8. ბუნებრივი სამყაროს კლიმატი, ტიპობრივია და მრავალფეროვნება

ადგილობრივი და გლობალური წყლის თვისებათა პოვნა
წყლის ზედაპირის ქვეშ ტემპერატურისა და ჟანგბადის გაზომვა
გრძელვადიანი თვისებების ამოცნობა
ბუნებრივ პროცესებზე ტოპოგრაფიის გავლენის განსაზღვრა
სახეობათა რიგის განსაზღვრა
კომპლექსური ფენომენების გრაფიკული გამო-სახულებების შექმნა
ვეგეტაციაში ფართო მასშტაბიანი ბუნებრივი სტრუქტურების აღმოჩენა

9. ეკოსისტემის კონცეფცია

იდეათა ისტორიის შეფასება
ანალოგიების გამოყენება ახალი კონცეფციების გასაუმჯობესებლად
დიფერენციალური განტოლებების გამოყენება ეკოლოგიური ფენომენის მოდელირებისათვის მასალების ფართომასშტაბიანი გაზომვებ;
ეკოლოგიურ პროცესებზე სივრცითი მასშტაბის გავლენათა შემოწმება
ტაქტიკური მოდელები;
სტრატეგიული მოდელები)

10. ეკოსისტემაში ენერგიის დინამიკა

ფიზიკურ და ბიოტურ გარემოებს შორის კავშირების დაზუსტება/დაკონკრეტება პროდუქციის გაზომვა
სინათლის ინტენსივობის გაზომვა
ენერგიის დინების მათემატიკური მოდელები
ეკოლოგიურ ქმედითობაზე დამყარებული კვებითი ჯაჭვის დინამიკის მათემატიკური მოდელები)

11. ეკოსისტემაში ელემენტთა მიმართულება

(ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციები
ქიმიური ტრანსფორმაციების ენერგიის

პოტენციალის გაზომვა; ელემენტთა გლობალური ციკლირების დადგენა)

12. სახელათო და წყლის სისტემებში საკვებ ნივთიერებათა რეგულირება

ნიადაგის ანალიზი

საკვებ ნივთიერებათა ანალიზი

13. ეკოსისტემის ფუნქციის რეგულირება

ბიოსინჯური ექსპერიმენტები;

შედარებითი კვლევები

საკვები ნივთიერებების დანამატთა

ექსპერიმენტები ტბის მთლიანი განაყოფიერების

ექსპერიმენტები ეკოსისტემის ორგანოფილებიანი სისტემის მოდელები

ეკოსისტემის სამგანყოფილებიანი სისტემის მოდელები

14. პოპულაციის სტრუქტურა

ორგანიზმის სივრცობრივი გადანაწილების სტატისტიკური ანალიზი

მოსახლეობის სიმჭიდროვის განსაზღვრა

დისპერსიის მათემატიკური ახსნები

სამეზობლოს მოცულობის განსაზღვრა

პოპულაციაში გენეტიკური ცვლილებების გაზომვა

მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის მოცულობის განსაზღვრა

სიცოცხლის ხანგრძლივობის ცხრილები

ბუნებრივ პოპულაციებში გადარჩენის განრიგის განსაზღვრა

15. პოპულაციის ზრდა

პოპულაციის ექსპონენტული ზრდის მოდელი

პოპულაციის გეომეტრიული ზრდის მოდელი

ასაკის სტრუქტურის პოპულაციების ზრდის მოდელები

პოპულაციის ზრდის მატრიცული მოდელები

დონე-კლასიფიცირებული პოპულაციების ზრდის მოდელები

პოპულაციის განტოლების მახასიათებლები

16. პოპულაციის რეგულაცია

პოპულაციის რეგულირების ლოგისტიკური მოდელი

პოპულაციის რეგულირების გრაფიკული მოდელი

17. მატაპოპულაციები

მეტაპოპულაციის ზრდის მოდელი

გადაშენების მოდელი

18. პოპულაციის ფუნქციონირება და ციკლი

პოპულაციისთვის დამახასიათებელი უკუსვლის დროის განსაზღვრა; განსხვავების განტოლებები;

ნამატის განტოლებები; ზღვრული ციკლი და ქაოსი

19. გადაშენება, შენახვა და აღდგენა

ამონურვადი მონაცემების გამოყენება

გადაშენების დროის მოდელები

მოსახლეობის სიცოცხლის უნარიანობის ანალიზი

შენახვისთვის გენეტიკური მრავალფეროვნების მენეჯმენტი

გამრავლება ტყვეობაში

ხელახალი გაცნობის პროგრამები

20. რესურსები და მომხმარებლები

რესურსთა დონისა და პოპულაციის ზრდის მოდელები

რესურსთა კრიტიკული დონის განსაზღვრა

21. კონსერვაციის თეორია

კონკურენციის ლოგისტიკური მოდელები

კონკურენციის გრაფიკული მოდელები

ექსპერიმენტებით კონკურენციის

კოეფიციენტების განსაზღვრა

კონკურენციაზე აშლილობის გავლენის მოდელები

კონკურენციაზე მტაცებლობის გავლენის

მოდელები

მეტაპოპულაციის თეორიის გამოყენება

შეჯიბრების გაგებისთვის

22. კონსერვაცია გუნებაში

მიმატების ექსპერიმენტები;

ჩანაცვლების ექსპერიმენტები;

ექსპერიმენტები, რომლებიც მოიცავენ

ინტერაქციათა ეფექტებს

23. მტაცებლობა

(ლოტკა-ვოლტერას მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელები;

ნიკოლსონისა და ბაილის მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელები

ფუნქციური გამოხმაურების მოდელი

რიცხოვრივი გამოხმაურების მოდელი

მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემის გრაფიკული ანალიზი;

მაქსიმალურად მუდმივი პროდუქციის განსაზღვრა;

მტაცებელი-მსხვერპლის დინამიკაზე ქცევის

გავლენის მოდელები;

პარაზიტი-მტარებელი სისტემებში სივრცობრივი დინამიკის მოდელები

24. ბალანსირება და პარაზიტიზმი

არაეფექტურობის მოდელები

25. თანაპოპულაცია და ბალანსირება

(თანაპოპულაციის გენეტიკური მოდელები)

26. თანასაზოგადოების კონცეფცია

გრადიენტული ანალიზი, ფილოგენეტიკური ანალიზი

27. თანასაზოგადოების სტრუქტურა

ფლორისტიკული ანალიზი
სახეობათა შედარებითი გავცელებულობის გაზომვა

28. თანასაზოგადოების განვითარება

თანმიმდევრულობის ანალიტიკური მოდელები
მარკოვის პროცესი

29. ბიომრავალფეროვნება

რეგიონული/ისტორიული მიდგომა
ბიომრავალფეროვნებისადმი
ადგილობრივი/დეტერმინისტული მიდგომა ბიომრავალფეროვნებისადმი
კუნძულთა გეოგრაფიის თეორია
სახეობათა/გვარების პროპორცია
ნიშის (ნიშა – სახლობისათვის სფეციფიკური პირობების კომპლექსი) თეორია და ბიომრავალფეროვნება;
ნულოვანი მოდელები)

30. ევოლუცია და ადაპტაცია

პოპულაციის გენეტიკა
ჰარდი-ვაინბერგის კანონის გამოყენება
ევოლუციის დონეების განსაზღვრა
რაოდენობრივი გენეტიკა და დისპერსია
ხელოვნური გადარჩევის ექსპერიმენტები
ევოლუციური რეაქციების კორელაციური შესწავლა
ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიები (შშ))

31. ჰეატროგენული გარემოსადმი ადაპტაცია

ადაპტაციური ლანდშაფტი
რეაქციის ნორმა
ნაცვალგებითი ტრანსპლანტირების ექსპერიმენტები ოპტიმალურობის მოდელირება
სტოქასტიკური დინამიკის პროგრამირება

32. სასიცოცხლო ციკლის ევოლუცია

სასიცოცხლო ციკლების ანალიზი
სასიცოცხლო ციკლში ტრეიდოფების (უარყოფითი კორელაციის ტიპი) გაზომვა)

33. სქესი და ადაპტაცია

(თამაშის თეორია)

34. ევოლუცია და სოციალური ქცევა

(ვარგისიანობის დანახარჯი-შედეგის ანალიზი)

ადამიანის სფერო

ამ წიგნში განხილულ ყველა პრინციპს კავშირი აქვს ადამიანურ მდგომარეობასთან. ქვემოთ მოცემულია იდეათა სია თითოეული თავიდან, რომლებიც გვემსახურებიან ერთგვარი გზამკვლელების სახით ადამიანთა საქმიანობაში ეკოლოგიის მოხმარებისას.

1. გუნებრივი სამყაროს წესრიგი

ცნობისმოყვარეობა და ბუნება
სილამაზე და ბუნება
ალქმის მნიშვნელობა ადამიანის მიერ ბუნების გაგებისას
ადამიანის ურთიერთქმედება ბუნებრივ სამყაროზე

2. გუნების წესრიგის აღმოჩენა

ეკოლოგიის სამუშაო
ისტორიის როლი
ეკოლოგიური კვლევის ლოგისტიკური გამოწვევები
ეკოლოგიური კვლევების ინტელექტუალური ასპექტები
სოფლის მეურნეობა და ეკოლოგია
ენვაირომენტალიზმი [სწავლება გარემოს შესახებ], კონსერვატიზმი და დამცველობა

3. სიცოცხლე და ფიზიკური გარემო

მშრალი რაიონებისა და მტვრის ქარიშხლების ზონა
ადამიანთა გავლენა დედამიწის ატმოსფეროზე სათბურის ეფექტი

4. წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსი

წყლის მნიშვნელობა დედამიწაზე სიცოცხლისთვის

5. ენერგია და სითბო

სიცოცხლის უზენაესი ენერგიის წყარო
სუნთქვის ენერგია

ტემპერატურის დიაპაზონი დედამიწაზე
ცხოვრებისთვის
აორთქლება და გაგრილება

6. რაქციონალიზმი გარემოს ცვლილებაზე

უკუკავშირის სისტემები და სხეულის ტემპერატურა

7. გარემოს ბიოლოგიური ფაქტორები

პარაზიტები და დაავადებანი

8. კლიმატი, ტოპოგრაფია და გუნებრივი სამყაროს მრავალფეროვნება

სეზონური ცვლილება;
El Niño

9. ეკოსისტემის კონცეფცია

10. ენერგიის დინამიკა ეკოსისტემაში

კვებითი ჯაჭვი

11. ელემენტთა მიმართულება ეკოსისტემაში

ადამიანები და ნახშირწყლების ციკლი
გლობალური დათბობა
ამონზურვადი სანვაი
სასუქი
აზოტის ქვეჟანგი და გლობალური დათბობა
მჟავე წვიმა

12. საკვებ ნივთიერებათა რეგენერაცია ხეივანეთისა და წყლის ეკოსისტემაში

მჟავე წვიმები და ნიადაგი
ტყეების გაჩეხვა

13. ეკოსისტემის ფუნქციის რეგულირება

ჰაერის დანაგვიანება და ბიოლოგიური მოთხოვნილება ჟანგბადზე

14. პოპულაციის სტრუქტურა

ინდუცირებული სახეობების გავრცელება
რეკომბინანტული დნმ
დნმ თითის ანაბეჭდების აღება
გადარჩენა და სიკვდილიანობა

15. მოსახლეობის ზრდა

დემოგრაფია
ადამიანთა მოსახლეობის ზრდა

16. მოსახლეობის რეგულირება

გახშირება და მოსახლეობის ზრდა

17. მეტაპოპულაციები

საცხოვრებელი ადგილის ფრაგმენტაცია და გა-
ნადგურება

18. პოპულაციების ფლუქტუაცია და ციკლები

ველური ბუნებისა და სათევზაო პოპულაციები

19. გადაშენება, შენახვა და აღდგენა

ადამიანის როლი გადაშენებაში
ბუნების „შენახვა“ /შენარჩუნება
შენარჩუნების ეკონომიკური შეხედულებები
გენეტიკური მარავალფეროვნების მენეჯმენტი
ბუნების აღდგენა)

20. რესურსები და მომხმარებლები

ბუნებრივი რესურსები
აღდგენითი რესურსები

21. კონსერვაციის თეორია**22. კონსერვაცია გუნებაში**

(კონკურენცია და ბრძოლა მავნებლებთან)

23. მტაცებლობა

(მტაცებლები და პარაზიტები სოფლის მეურნეობის
სისტემებში;
მავნებლებთან ბრძოლა)

24. ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი

დაავადებების გამავრცელებელი ორგანიზმები
დაავადების გადაცემა
ინფექცია
იმუნიზაცია დაავადების წინააღმდეგ

25. თანავემოქმედება და მუტუალიზმი

ვირუსები და მოსავლის მავნებლები

26. თანასაზოგადოების კონცეფცია

საბინადრო ადგილის ფრაგმენტაცია

27. თანასაზოგადოების სტრუქტურა**28. თანასაზოგადოების განვითარება**

სარეველა მცენარეები და ცეცხლის ეფექტი

29. მრავალფეროვნება

ადამიანის ჩარევა და ბიომრავალფეროვნება

30. ევოლუცია და ადაპტაცია

ადამიანისა და მცენარეთა გამრავლება
სქესის ევოლუციური მნიშვნელობა

31. ჰეტიროგენულ გარემოსადმი ადაპტაცია

ნამგლისებურუჯრედიანი გენი

32. სასიცოცხლო ციკლის ევოლუცია

დაბერება ადამიანებში
მდედრობითი ასაკობრივი და შობადობის
დეფექტები ადამიანებში

33. სქესი და ადაპტაცია

ადამიანთა სქესთა თანაფარდობა
ადამიანთა სქესის განსაზღვრა

34. ევოლუცია და სოციალური ქცევა

ალტრუისტული ქცევა
მშობლებისა და ნაშიერების კონფლიქტი

წინასიტყვაობა

კვლევის ძალიან ცოტა სფერო არის იმაზე მეტ პიდაპირ კავშირში ადამიანურ მდგომარეობასთან, ვიდრე ეკოლოგიის სფერო. ეკოლოგიის სფერო არის ორგანიზმების ინტერაქციები, ურთიერთქმედება თავიანთ ფიზიკურ და ბიოლოგიურ გარემოსთან. მოსახლეობა გამრავლებას აგრძელებს და მასთან ერთად იზრდება მოთხოვნილება საკვებზე. იზრდება ადამიანის საქმიანობის გავლენა იმ ბუნებრივ სისტემებზეც, რომლებიც დედამიწაზე სიცოცხლეს ინარჩუნებენ. ჩვენი ეკონომიკის და სოციალურ-პოლიტიკური სტრუქტურების მზარდმა გლობალიზაციამ გამოიწვია როგორც წინასწარ გამიზნული, ისე შემთხვევითი ორგანიზმების წარმოშობა დედამიწის ყველა კუთხეში. მათ შორის, მავნებლების, პარაზიტებისა და დაავადებებისა. ამას ჩვენ ფართომასშტაბიან ეკოლოგიურ გლობალიზაციას ვუწოდებთ. ინდუსტრია, სოფლის მეურნეობა და მეტყვეობა ახდენს ბუნებრივი სამყაროს ენერგიის ტრანსფორმირებას ადამიანის საქმიანობისთვის და ამ პროცესში გავლენას ახდენენ იმ სისტემებზე, რომლებიდანაც მოიპოვებენ ენერგიას. ბუნებასთან ჩვენი ინტერაქციების გრძელვადიანი ეფექტები ზუსტად არ არის ცნობილი.

თითქმის ათწლეული გავიდა „Ecology“-ს მესამე გამოცემის გამოქვეყნებიდან. ამ პერიოდში გაიზარდა ცნობიერება იმისა, რომ ბუნებრივი სამყაროს დინამიკის გაგება ძალიან მნიშვნელოვანია. ამის გამო, ჩვენ მოწმენივართ მრავალი ეკოლოგიური ჟურნალისა და ორგანიზაციის გავრცელებისა, რომლებიც ყურადღებას ამახვილებენ ბუნების შენახვისა და აღდგენისთვის ეკოლოგიური პრინციპების გამოყენებაზე. არანაკლებ მნიშვნელოვანი იყო ძვრები ეკოლოგიაში სტუდენტური ბიოლოგიის სასწავლო გეგმასა და არასამეცნიერო სასწავლო პროგრამებში. ეკოლოგიას სულ უფრო მეტად ასწავლიან საბაკალავრო სასწავლო გეგმებში და მისი ცოდნა ახლა უკვე მოითხოვება პირველი და მეორე კურსების სასწავლო პროგრამაში. ბოლო კურსების სტუდენტებს ეკოლოგიის პროგრამის ახლა უფრო ფართო არჩევანს სთავაზობენ, ვიდრე ოდესმე. სამედიცინო კოლეჯებისთვის მოსამზადებელი ბევრი სასწავლო პროგრამა ახლა უკვე მოიცავს კურსებს, სადაც განსაკუთრებული ყურადღებაა გამახვილებული გარემოს ინტერაქციებზე, პარაზიტულ ეკოლოგიასა და დაავადებათა ევოლუციურ დინამიკაზე. აქცენტების ეს ძვრა განხორციელდა უმეტესწილად სტუდენტთა ინტერესების გათვალისწინებით. ეს მათ საშუალებას მისცემს, უკეთ გაიგონ ის სამყარო, რომელიც უკვე იციან, რომ საფრთხეშია.



ამ ახალმა აქცენტმა ეკოლოგიაზე ძალიან გაგვამხნევა „Ecology“-ის მეოთხე გამოცემის მომზადებისას. ახლა უფრო, ვიდრე ოდესმე, დარწმუნებულები ვართ, რომ ეკოლოგიის სფეროს ესაჭიროება ყოვლისმომცველი შესწავლა ისტორიული პერსპექტივიდან, ევოლუციური საფუძვლების გათვალისწინებითა და ყურადღების გამახვილებით თანამდროვე თეორიებზე. ეს ჩვენი რწმენით წინა სამი გამოცემის ძლიერი მხარეები იყო. როგორც წინა გამოცემებში, ამ სახელმძღვანელოს უმთავრესი მიზანია — ეკოლოგიის სფეროში მიმდინარე ტენდენციებისა და მიდგომების აღწერა. ჩვენ ასევე მიგვაჩნია, რომ ამ სფეროს ყოვლისმომცველი კვლევები უნდა იყოს ხელმისაწვდომი. ამრიგად, ჩვენი მეორე მიზანი იყო, არსებითად გაგვეძლიერებინა წიგნის პედაგოგიური თვისებები ახალი ორრიგინალი დიზაინით, რამდენიმე საკვანძო ორგანიზაციული ცვლილებითა და ახალი პედაგოგიური მიდგომით.

ეკოლოგიური თემები და ახალი აქცენტები

როგორც წინა გამოცემებში, ჩვენი თხრობის საფუძველსაც ევოლუციისა და ადაპტაციის, ენერგიის დინების, მოსახლეობისა და ერთობების ინტერაქციების და ბიჰევიორისტული ეკოლოგიის ძირითადი პრინციპები შეადგენს. ვეთანხმებით შეხედულებას, რომ ინდივიდი ორგანიზმების საპასუხო რეაქციები ფიზიკური და ბიოტური გარემოს პირობებზე აყალიბებენ ეკოლოგიური კვლევის ძირითად საინფორმაციო ბაზას. ამ შეხედულებას ჩვენ დავურთეთ აქცენტები სხვა სფეროებშიც:

ეკოლოგიური კვლევის მეთოდები
 ადამიანთა ინტერაქციები ბუნებრივ სამყაროსთან
 სივრცითი მასშტაბის მნიშვნელობა ეკოლოგიაში
 ელემენტთა გლობალური ბრუნვა
 ბიომრავალფეროვნება
 კონსერვაციული ბიოლოგია
 მცენარეთა ეკოლოგია
 თანაევოლუცია და მუტუალიზმი





ორგანიზება

ისინი, ვინც იცნობენ „ეკოლოგიის“ წინა გამოცემებს, იცნობენ ასევე წიგნის ორგანიზების ზოგად სტილსაც. თუმცა, მთელმა რიგმა მნიშვნელოვანმა ცვლილებებმა, წიგნი უფრო ადვილად გამოსაყენებელი გახადა. ეს ცვლილებები გვეხმარება აგრეთვე ეკოლოგიის სხვადასხვა ქვესფეროებს შორის ურთიერთობის ფორმულირებაშიც. პირველი ნაწილი შემცირებულ იქნა ორ შესავალ თავამდე, სადაც ახსნილია ეკოლოგიური კვლევის მნიშვნელობა და მისი განხორციელების ხერხები. როგორც უნინ, ჩვენც ვიყენებთ ამ ნაწილს ბუნებრივ სა-
მყაროში ევოლუციის მნიშვნელობის ხაზგასასმელად.

ურთიერთობა ინდივიდუალურ ორგანიზმებსა და მათ ფიზიკურ და ბიოტურ გარემოს შორის გადმოცემულია მეორე თავში. წიგნის ამ ნაწილში გაკეთებულ აქცენტს გარემოს ფიზიკურ და ქიმიურ თვისებებზე თავისთავად გადავყავართ ენერგიის დინამიკისა და ელემენტთა ბრუნვის თემებზე, რომლებიც განხილულია მესამე თავში. ეკოსისტემათა ეკოლოგიის თემის ესოდენ ადრეული ხსენება, რაც ადრეული გამოცემების ინოვაცია გახლდათ, საშუალებას გვაძლევს, ადრეულ ეტაპზე გავაძლიეროთ იდეები ადამიანთა ინტერაქციების შესახებ გარემოში, რომლებიც აღწერილია მეორე თავში. მეოთხე (მოსახლეობის ეკოლოგია) და მეხუთე (მოსახლეობის ინტერაქციები) ნაწილების განლაგება ეთანხმება ეკოლოგიური ტექსტების ტრადიციულ ორგანიზაციულ იერარქიას. ჩვენ დავურთეთ ახალი თავები მეტაპოპულაციებისა (მეჩვიდმეტე ნაწილი) და გადაშენების, შენარჩუნებისა და აღდგენის (მეცხრამეტე თავი) შესახებ მეოთხე ნაწილში. მეხუთე ნაწილში თემათა რიგი შეცვლილია ისე, რომ კონკურენცია განხილულია მტაცებლობის, ბალახისმჭამელობის, პარაზიტიზმისა და მუტუალიზმის წინ. მტაცებლობისა და ბალახისმჭამელობის სხვადასხვა თავებში განხილვა ასახავს წინა გამოცემებთან შედარებით მეტ აქცენტს მცენარეებსა და მათ მომხმარებლებს შორის არსებულ ინტერაქციებზე.

ამ გამოცემაში წიგნის დასასრულს ჩასმულია თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიის თავები – მეექვსე ნაწილში. იგი თან სდევს მოსახლეობის შესახებ არსებულ ორ თავს. ჩვენ გავაუქმეთ თავი ეკოლოგიური ნიშის შესახებ და დავურთეთ ამ თავის ყველაზე რელევანტური მასალა ახალ თავს. ამ თავში ყურადღება გამახვილებულია სახეობათა მრავალფეროვნებაზე. ჩვენ ვასრულებთ წიგნს მეშვიდე ნაწილით, რომელიც მოიცავს თავებს ევოლუციური ეკოლოგიის შესახებ. ევოლუციური ეკოლოგიის ფართო განხილვა უცნობი იყო აქამდე „Ecology“-თვის. ჩვენი ღრმა რწმენით, ეს ნაწილი მნიშვნელოვანია იმდენად, რამდენადაც მხარს უჭერს ევოლუციური ეკოლოგიის ჩვენეულ თეორიას. მეორე მიზეზი და ალბათ უფრო მნიშვნელოვანიც არის ის, რომ აერთიანებს ეკოლოგიას ქცევასთან, გენეტიკასა და ევოლუციასთან. იმის მიუხედავად, რომ გვესმის, ეს მასალა ხშირად არ არის ხოლმე გადმოცემული ეკოლოგიის ზოგად კურსებზე, მისი ბოლოში განთავსება, ჩვენი აზრით, წიგნის გამოყენებას გააადვილებს.

პედაგოგიური აქცენტები

ეკოლოგიურ თეორიათა უმრავლესობა კომპლექსური და აბსტრაქტულია. ამრიგად, წმინდა თხრობასთან ერთად, ჩვენ ტექსტს დავურთეთ მთელი რიგი პედაგოგიური მექანიზმებისა, რომლებიც ჩვენი ღრმა რწმენით, დაეხმარებიან სტუდენტებს ეკოლოგიის შესახებ თავიანთი აზროვნების ორგანიზებაში. მათ შორის აღსანიშნავია: შესავალი კითხვები, რომლებიც უძღვნიან თითოეული თავის შესწავლას და აძლიერებენ გამოკითხვის მნიშვნელობას სამეცნიერო აღმოჩენებში; დეტალური დასათაურება, რომელიც წიგნის ყოვლისმომცველ შეჯამებას წარმოადგენს; სპეციალიზებული დასათაურება, რაც ეხმარება სტუდენტს მასალის სწრაფად მოძებნაში; თავების დანომრილი ქვესათაურები; მეორადი სათაურები, რომლებიც აღნიშნავენ გადასვლას და ხაზს უსვამენ მნიშვნელოვან თემებს; თავების შეჯამებანი; თავების სავარჯიშოები, მათ შორის საპრობლემო და საფიქრალი კითხვები საჭიროების შემთხვევაში; გამუქებული საკვანძო სიტყვები და ტერმინები, რომლებიც განსაზღვრულია ტექსტში და მოიპოვება სიტყვარში; მკვეთი ახსნა-განმარტებებით თავებს შორის თემათა დასაკავშირებლად.

„ეკოლოგია“ იყო პირველი წიგნი ამ სფეროში, რომელმაც გაგვაცნო ეკოლოგიის მათემატიკური თეორია. ჩვენ კვლავაც ძლიერ გვჯერა ეკოლოგიურ კვლევაში მათემატიკური მოდელის ღირებულებისა და ამიტომ შევინარჩუნეთ მათემატიკური აქცენტი წიგნში. ვინაიდან ასევე გვჯერა, რომ ეკოლოგიური თეორია გასაგები უნდა იყოს ეკოლოგიის დამწყები სტუდენტისთვის, ჩვენ ავხსენით მათემატიკური თეორიის განვითარება, რაც შეიძლება დაწვრილებით და ცხადად. უმრავლეს შემთხვევაში ჩვენ თხრობაში რიცხობრივი მაგალითებიც დავურთეთ თეორიის უდიდესი მნიშვნელობის ხაზგასასმელად. ზოგ შემთხვევაში, სავარჯიშოებია გამოყენებული მოდელებისა და რაოდენობრივი ურთიერთობებისადმი უფრო ღრმა და ინტუიციური გაგების გასავითარებლად. მცირე გამოწკლისების გარდა, მკითხველს, რომელსაც შეუძლია ალგებრის მარტივი ამოცანების ამოხსნა, ესმის ხარისხები, ლოგარითმები და უტოლობები და რომელსაც არ უჭირს გრაფიკების კონსტრუირება-ინტერპრეტირება, არ შეხვდება დიდი სიძნელე ამ წიგნში მოცემულ მათემატიკასთან გამკლავებისას.

ეს გამოცემა არის თანამშრომლობის შედეგი უფროს ავტორს, რომელმაც წიგნის პირველი სამი გამოცემა დაწერა და უმცროს ავტორს შორის, რომელმაც მეოთხე გამოცემის უდიდესი პასუხისმგებლობა იტვირთა. ჩვენ სიამოვნებით ვმუშაობდით ერთად რევიზიის უმნიშვნელოვანეს კომპონენტებზე. ჩვენ ასევე დიდი სარგებელი ვნახეთ „W.H. Freeman“-ის რედაქციისა და გამომცემლობისგან და ბევრი ჩვენი კოლეგისგან, რომლებიც გვანვდიდნენ ინფორმაციას და კითხულობდნენ თავების შავ ჩანაწერებს. ჩვენი კმაყოფილი ვიქნებით მაშინ, თუ ეს წიგნი დაეხმარება სტუდენტებს ბუნების შესწავლაში, ბუნებრივ გარემოსთან ჩვენი ურთიერთობის მძიმე შედეგების გაგებაში და იმის დანახვაში, როგორ შეგვიძლია, ვიპოვოთ, საშუალებანი ეკოლოგიური პრობლემების გადასაჭრელად ეკოლოგიური პრინციპების უკეთ გაცნობის საშუალებით.

მადლიერება

ჩვენ უაღრესად დიდი ბედნიერება გვხვდა წილად „W.H. Freeman“-ის ორ შესანიშნავ რედაქტორთან მუშაობის სახით. დებორა ალენი წიგნის განვითარებაში დასაწყისიდანვე აქტიურად იყო ჩართული. იგი ამოწმებდა ტექსტის პირველ რევიზიებს, არედაქტირებდა მათ და ავითარებდა ახალი დიზაინის საფუძველს. მისმა კრეატიულობამ, სამეცნიერო ცოდნამ, მშვენიერმა იუმორის გრძნობამ და მუდმივმა გამხნევებამ წაწია პროექტი წინ გადამწყვეტ ფაზამდე. სარა ტენიმ წიგნი წარმატებულ დასასრულამდე მიიყვანა უსაზღვრო ზრუნვითა და პროფესიონალიზმით. მისი შეფასებანი სამეცნიერო შინაარსსა და პედაგოგიურ ელემენტებთან დაკავშირებით გამოიხატა უმნიშვნელოვანეს გაუმჯობესებებში. ნორმა რომემ ტექსტის ლიტერატურული რედაქტირება დიდი პროფესიონალიზმითა და ცოდნით მოახდინა, რითაც იგი უსაზღვროდ გააუმჯობესა. დიან მასი, ქეთი ბენდო, ჯესიკა ოლშენი, დიანა ბლუმე, ლუ კაპალო და პოლ როლოფი „W.H. Freeman“-დან ასევე უსაზღვროდ დაგვეხმარნენ.

კენ კლემოვმა და ჯეკ გრუბაუმ მთელი ხელნაწერის ორი რევიზია წაიკითხეს, გვანვდიდნენ რა დეტალურ კომენტარებს შინაარსსა და სტილზე. ამ დახმარებისთვის ჩვენ განსაკუთრებულად მადლიერნი ვართ. ბევრმა ეკოლოგმა საგრძნობი დრო დაუთმო ნამუშევრის სხვადასხვა თავის კითხვას. მათ შორის არიან: ს. ალისენი, ა. ბლაუშტაინი, რ. ბრუგამი, რ. ბერკი, გ. კაპელი, ფ. ჩეუ, ს. დობსონი, პ. ევალდი, დ. ფონგი, ქ. ფრიმანი, მ.

ფალტონი, ს. ჰერდი, ვ. ჰათჩისონი, თ. მილერი, პ. მულჰოლანდი, ჰ. ნეუფელდი, მ. პიგლიუჩი, გ. პოლისი, ს. რელი, დ. რეზნიკი, თ. შოენერი, ვ. სოუზა, ე. თემელსი და დ. ვაიზი. ჩვენ განვიხილეთ წიგნის მრავალი ასპექტი ს. თრელკელდთან, რ. ჰოლბერტონთან, ს. ბრუვერთან, ქ. ოქსთან, გ. სტრატონთან, ვ. ჰარისონთან და პ. მილერთან, მთლიან ეკოლოგიისა და ევოლუციის ჯგუფთან მისისიპის უნივერსიტეტში. ბ. ბაკამ, ჯ. ჩემბერსმა, ვ. ჰიუსტონმა, კ. ოვერსტრიტმა, კ. რიუმ, ს. სამპელსმა და მ. ვილეგესმა დაწვრილებით გადახედეს მესამე ნაწილს, როგორც ქ. ოქსის დამამთავრებელი კურსს ბიოქიმიაში. მისისიპის ბაკალავრიატის მაგისტრანტებმა ბ. მაილსმა და კ. მეისიმ იმსახურეს, როგორც კვლევის ასისტენტებმა და მკითხველებმა და მათ სამუშაოსაც ძლიერ ვაფასებთ. ლ. ირვინგმა, ა. ჰიუსტონმა, ა. უილიამსმა და რ. ლანდრეტმა წარმოადგინეს ლოგისტიკური მხარდაჭერა. ს. ლუისი და პ. ო'ნილი გვამხნევებდნენ ძნელ დროს. ჩვენ ძალიან მადლიერნი ვართ მართა სვანისა და მისისიპის უნივერსიტეტის ჯ. დ. უილიამსის ბიბლიოთეკის ბიბლიოთეკათაშორისო სააბონენტო სამსახურის კოლექტივის დაუღალავი შრომისთვის ჩვენი დავალებით. ასევე მადლობას ვუხდით ელენ ჰებეტს არიზონას უნივერსიტეტიდან და ბობ სუტერს ვასარის კოლეჯიდან ჩვენი სურათებით მომარაგებისთვის. გ. მილერსაც დიდად ვუმაღლით გამხნევებას. განსაკუთრებით ვაფასებთ მერი სტაქის მხარდაჭერას, რომელმაც, თავად ექვსი სამეცნიერო წიგნის ავტორმა, ზუსტად იცოდა, როდის შემოეთავაზებინა ჩვენთვის მხარდაჭერა, რჩევა და როდის – გულიანი სიცილი. გმადლობთ, მერი.

ნაწილი პირველი შესავალი



ყველა ცოცხალი ორგანიზმი ბუნებრივ სამყაროზე დამოკიდებული და მისგან იღებს „სასიცოცხლო ენერგიას“. თავის მხრივ, თითოეული მათგანი აქტიურად ზემოქმედებს გარემოზე. მოსახლეობის რიცხვის სწრაფი ზრდა და მასთან ერთად ეკონომიკური, სოციალური და პოლიტიკური სისტემების გლობალიზაცია დღეს ბუნებრივ სამყაროში ცვლილების უძლიერეს ფაქტორს წარმოადგენს.

დედამიწაზე სიცოცხლის შემანარჩუნებელ სისტემებზე ამ ცვლილებების გავლენის შეფასებისთვის უნდა გავიგოთ, როგორ მოქმედებს ბუნებრივი სამყარო, რის საშუალებასაც ეკოლოგიის შესწავლა გვაძლევს. პირველ ნაწილში განვიხილავთ იმ საშუალებებსა და ტექნოლოგიებს, რომლებსაც ეკოლოგები მის შესასწავლად და ბუნებრივი გადარჩევის გზით ევოლუციის თეორიის პრინციპების განვითარებისთვის იყენებენ. ეს თეორია ბიოლოგიური კვლევის საფუძველს წარმოადგენს.

ბუნებრივი სამყარო ერთდროულად ორგანიზებული, ლამაზი და დამაბნეველია. ეკოლოგებს კვლევისას უბრალო ცნობისმოყვარეობა ამოძრავებთ, რაც კითხვებისთვის ფორმისა და ფუნქციის მიცემის მანიფესტია. ასეთი კითხვები აღმოჩენათა მამოძრავებელი ძალა და ექსპერიმენტირების საფუძველიცაა. პირველ თავში განვიხილავთ, როგორ მჟღავნდება ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი ჩვენს მიერ დასმული კითხვების მეშვეობით. ვნახავთ, როგორ მოქმედებს და ზღუდავს ბუნების გაგებას ჩვენეული აღქმა. იმასაც შევნიშნავთ, რომ ბუნებრივი სამყაროს სილამაზე ეკოლოგიური კვლევისთვის შთაგონების წყაროს წარმოადგენს.

ეკოლოგებს, ისევე, როგორც სხვა მეცნიერებს, მარტივი დაკვირვებები და კითხვები ეხმარება ექსპერიმენტირებითა და სინჯთა სისტემატური გადარჩევის საშუალებით პასუხის პოვნაში. ამ საქმიანობას გზამკვლევად ემსახურება თეორია, რომელიც მას პროცესების ბუნების შესახებ ალტერნატიულ იდეებს სთავაზობს. ამ იდეებს შემდეგ სხვები იზიარებენ წიგნებისა და სამეცნიერო სტატიების გამოქვეყნების საშუალებით. სამეცნიერო აღმოჩენების პროცესებს მეორე თავში განვიხილავთ. იქ ვნახავთ, როგორ ცდილობენ ეკოლოგები მიმდინარე მნიშვნელოვან კითხვებზე პასუხების მოძიებას.

თავი 1



ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ იყენებენ ეკოლოგები კითხვებს ბუნებაში ნიმუშთა გამოსავლენად?
- რა ტიპისაა ეკოლოგების მიერ დასმული კითხვები?
- როგორ არის ბუნებრივი სამყარო ერთდროულად მრავალფეროვანი და კომპლექსური?
- როგორ არის ბუნება ერთდროულად დინამიკური და თვითგანახლებადი?
- რამდენად ადვილი განსაჯერეთა ბუნების სტრუქტურები?
- როგორ იჩენს თავს ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით?
- როგორ ახდენს გავლენას აქტა და შეხედულება ბუნების ჩვენეულ გაგებაზე?
- რა არის ბუნებისმცოდნეობა და როგორ გამოიყენება ის ეკოლოგიის კვლევაში?
- როგორ მოახდინა ადამიანის საქმიანობამ გავლენა ტბა ვიქტორიას ბუნებრივ პროცესებზე?

უამრავი სახეობის ცხოველი, მცენარე და მიკროორგანიზმი ბინადრობს დედამიწაზე. თავის გამოსაკვებად, გამრავლებისთვის და სხეულის შესაბამისი მდგომარეობის შესანარჩუნებლად, ცოცხალ არსებებს სჭირდებათ სხვა ორგანიზმებთან ურთიერთობა და იმ ადგილის ფიზიკურ პირობებზე რეაგირება, სადაც ბინადრობენ. თითოეული მათგანი ფლობს მხოლოდ ამ სახის ორგანიზმებისთვის დამახასიათებელ მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ და ბიჰევიორისტულ თვისებებს. ამით ისინი თავიანთ წარმომავლობას გამოხატავენ. ცოცხალ ორგანიზმთა წყებას, ფიზიკურ პირობებს, რომლებშიც ისინი ბინადრობენ, ურთიერთქმედებებს ორგანიზმებს შორის და გარემომცველ ფიზიკურ სამყაროს — **ბუნებრივ სამყაროს** ან უბრალოდ, **ბუნებას** ვუწოდებთ. იმის გაგება, თუ როგორ ფუნქციონირებს ბუნება, **ეკოლოგიის** საქმეა (სიტყვა წარმოიშვა ბერძნული სიტყვისგან „oikos“, რაც ნიშნავს სახლს, ადამიანის უშუალო გარემოს). ეკოლოგია შეისწავლის ორგანიზმთა ურთიერთობას ერთმანეთთან და გარემოსთან.

ეკოლოგიის პრინციპთა შეფასება არსებითი მნიშვნელობისაა ადამიანთა მდგომარეობის შესასწავლად.

ადამიანი იმაზე ნაკლებად როდია დამოკიდებული ბუნებაზე, ვიდრე მუხის ხე, მატლი ან თუნდაც შინაური კატა, რომელსაც ტკბილად სძინავს თქვენს საყვარელ მაისურზე. თუმცა, თანამედროვე სამყაროს კომფორტულმა პირობებმა შეიძლება გააფერმკრთალოს ჩვენი შეხედულება ამ დამოკიდებულებაზე, ის არ გვათავისუფლებს ფიზიოლოგიური მოთხოვნილებებისგან, იქნება ეს ჭანგბადი, წყალი თუ საკვები — ყოველივე ამის მოპოვება მხოლოდ ბუნებრივი სამყაროდან შეგვიძლია. როგორც ყველა ცოცხალი არსება, ჩვენც ვიკმაყოფილებთ ამ მოთხოვნილებებს ბუნების სხვადასხვა კომპონენტთან შეხებისას. ამ ინტერაქციას კი შეუძლია შეცვალოს ბუნებრივი სამყარო, რომელზეც ჩვენ ესოდენ ვართ დამოკიდებული. ბუნების შეცვლის ჩვენი პოტენციური აშკარად განუსაზღვრელი და უკვე საკმაოდ თვალსაჩინოა. ამ ცვლილების მოკლე და გრძელვადიანი ეფექტების განსაზღვრა ბუნებრივი სამყაროს დინამიკის ღრმა ცოდნას ანუ ეკოლოგიის პრინციპების ცოდნას საჭიროებს.

სხვა ორგანიზმების მსგავსად, ადამიანები დამოკიდებულები არიან და გავლენას ახდენენ ბუნე-

ბრივ სამყაროზე. თუმცა, ბუნებრივ სამყაროსთან ადამიანის ურთიერთობა განსხვავდება ბუნების სხვა ასპექტებისგან იმდენად, რამდენადაც იგი შეიცავს ესთეტიკურ კომპონენტს. მხატვრობის, მუსიკისა და ლიტერატურული ნაწარმოებების შთაგონების წყაროს ძირითადად ბუნების საიდუმლოებებისა და სილამაზის ჩვენეული ინტერპრეტაცია წარმოადგენს. ჩვენს წიგნზე გამოსახული სურათი არის ბუნების ინტერპრეტაცია, რომელიც მიუხედავად იმისა, რომ გამოხატავს ძირითად ეკოლოგიურ ურთიერთობებს, თავს უფლებას აძლევს, იყოს ფამილარული რეალობასთან სტიმულირების, დარწმუნებისა და გართობისთვის. ბუნების ეს ესთეტიკური გაცნობიერება მომდინარეობს ცნობისმოყვარეობიდან ბუნების შესახებ და მისი დაფასებიდან, რაც ახლო დაკვირვების დროს წარმოიშობა. ეს კი არის საქმიანობა, რომელიც შეიძლება იყოს ძალიან დიდი სიამოვნებისა და სიხარულის მომგვრელი. მხატვრის მსგავსად, ეკოლოგიც ტკბება ბუნებრივი სამყაროს სანახაობის, სურნელების, ხმებისა და ტექსტურის აბსოლუტური სიამოვნებით.

ეკოლოგები ცდილობენ, გამოიკვლიონ ბუნებრივი სამყაროს წესრიგი. რა არის ეს წესრიგი? შესაძლებელია კი აღინეროს სტრუქტურა და კავშირები ცოცხალ არსებებს შორის და ასევე, ცოცხალ ორგანიზმებსა და ფიზიკურ გარემოს შორის? როგორ მოქმედებს ბუნებრივი სამყაროს პროცესები ადამიანებსა და სხვა ორგანიზმებზე? ეს კითხვები მხოლოდ მცირე ნაწილია ეკოლოგთა მრავალ კითხვათაგან. დღის ყოველი სიახლე ყურადღებას გვამახვილებინებს ამ კითხვების მნიშვნელობაზე. ამ წიგნის შექმნის პერიოდში იყო დედამიწის ისტორიაში ყველაზე ცხელი ზაფხული (1998). შეერთებული შტატების სამხრეთ ნაწილში ზოგჯერ ტემპერატურა ფარენჰეიტით 100°-ს აღწევდა. ამ წელს სამხრეთ კალიფორნიაში ნალექის რეკორდული რაოდენობა აღინიშნა — კოკისპირული წვიმა, რომელიც El Niño-მ გამოიწვია. გვალვით გამოწვეულმა შიმშილობამ კიდევ ერთხელ გადაუარა ცენტრალურ აფრიკას, ხანძარმა კი ინდონეზიის დიდი ნაწილი გაანადგურა. თევზთა პოპულაცია მსოფლიო მასშტაბით იკლებს, ფრინველთა მიგრაციულ პოპულაციებში შემცირების ტენდენციები კვლავაც გრძელდება. მონაცემები მსოფლიოში ამფიბიებისა და სალამანდრების პოპულაციათა მკვეთრი შემცირების შესახებ წარმოშობს კითხვებს დედამიწაზე სიცოცხლისუნარიანობის თაობაზე. ამ დროს ადამიანთა პოპულაციები ზრდას განაგრძობენ. ეს ცვლილებები ფენომენია ბუნებრივ სამყაროში და ამრიგად, ეკოლოგიის მეცნიერების კომპეტენციაში შედის.

ჩვენი მიზანია, გავაშუქოთ ცოცხალ ორგანიზმებსა და მათ საბინადრო გარემოს შორის არსებული კომპლექსური ურთიერთობის დეტალები, რათა აღვწეროთ ამ ურთიერთობების სტრუქტურა და ავხსნათ მათი ძირითადი მექანიზმები. გზადაგზა გიჩვენებთ, თუ როგორ იყენებენ ეკოლოგები, სხვა მეცნიერთა მსგავსად, დაკვირვებას, ექსპერიმენტსა და მათემატიკურ მოდელირებას ბუნების სამყაროს საიდუმლოთა გამოსამჟღავნებლად.

1.1 ვენ შეიძლება დავაკვირდეთ ბუნებრივი სამყაროს სტრუქტურას

როგორც ამ წიგნში მოყვანილ ეკოლოგიური კვლევების მაგალითებში ნახავთ, ეკოლოგიური ცოდნის გაუმჯობესება-დახვეწა მოითხოვს ჰიპოთეზის შეფასებას ექსპერიმენტისა და შერჩევის გზით. თუმცა, ხშირად, ეკოლოგები კვლევას უფრო მარტივი დაკვირვებისა და კითხვების დასმით იწყებენ. მათთვის დაკვირვება და კითხვების დასმა იმის შესახებ თუ რას ხედავენ ირგვლივ, არსებითი და სასიამოვნო პირველი ნაბიჯებია სტრუქტურისა და ურთიერთკავშირების დადგენის გზაზე. ბუნებ რივ სამყაროში მომუშავე მექანიზმების შესახებ საწყისი დაკვირვებებიდან და აღმოჩენებიდან წარმოიშობა ჰიპოთეზები და საბოლოოდ, ამ მექანიზმთა დეტალები ექსპერიმენტისა და მეტი დაკვირვების შედეგად სააშკარაოზე გამოდის. ამ თავში განვიხილავთ, როგორ აკვირდებიან ეკოლოგები ბუნებრივ სამყაროს და აღვწერთ მის ზოგიერთ ფუნდამენტურ თვისებას.

ეკოლოგიური კითხვები

ეკოლოგები თავიანთ სამუშაოს კითხვების დასმით ასრულებენ. ზოგი კითხვა ორგანიზმების, ინტერაქციის ან ეკოლოგიური სისტემის მდგომარეობის ან პირობების უბრალო შესწავლაა. (პირველ ორ თავში სიტყვა „სისტემით“ აღვნიშნავთ ნებისმიერ კომპლექსურ ეკოლოგიურ ინტერაქციათა წყებას. მომდევნო თავებში კი ეკოლოგიურ სისტემათა სპეციფიკური ტიპების იდენტიფიცირებას მოვახდენთ). „რა ჯიშის ხეები არის ტყეში?“ „რას ჭამს ენოტი?“ და „წელიწადის რა დროს გამოაქვს მცენარეს ნაყოფი?“ — ასეთი კითხვების მაგალითებია. ეკოლოგთა უმრავლესობისთვის ეს კითხვები ცნობისმოყვარეობაა და შეიძლება არც მოითხოვდეს ფართო შესწავლას. გამოცდილი მეტყვევ ეკოლოგისთვის, რომელსაც ერთი შეხედვით შეუძლია სხვადასხვა ჯიშის ხეების განსხვავება და რომელიც მრავალი წლის მანძილზე სწავლობდა ტყეთა დინამიკას, კითხვა: „რა ჯიშის ხეებია ტყეში?“ დასმული და კითხვაგაცემულია თითქმის სინქრონულად, როცა ის გონებრივად აფასებს ტყეს. თუმცა ამგვარი კითხვები მნიშვნელოვანია, თუკი ვიკვლევთ უცნობ ადგილებს და პროცესებს. ერთ დროს, როდესაც ტყის ეკოლოგი არ იყო ასეთი გამოცდილი ტყის დინამიკაში, ცნობისმოყვარეობა მას ძირითადად კითხვაზე „რა?“ გაამახვილებინებდა ყურადღებას. კითხვა „რა?“, აღმოჩენათა დაწყების ერთგვარი მამოძრავებელია.

ეკოლოგები ხშირად სვამენ კითხვებს ბუნების ძირითადი მექანიზმების ან ფუნქციების შესახებ. კითხვა: „როგორ იცვლის მუხის ფოთოლი ფერს შემოდგომაზე?“ იკვლევს იმ ფოთლების უჯრედების ფიზიოლოგიურ მექანიზმებს, რომლებიც შეიცავენ სპეციალურ პიგმენტებს. „როგორ ირჩევს მდებრილომი ობობა მამრ პარტნიორს?“ — ეს კითხვა იკვლევს მამრ და მდედრ ობობებს შორის კომუნიკა-



სურ. 1.1 მამალი ლომი
ობობა არშიყობისას ობობა
იქნევს წინა კიდურებს, რომლე-
ბზეც შავი ფერის ბენვი აქვს,
რათა მიიპყროს ამით მდედრის
ყურადღება. (Courtesy of G.E.
Stratton)

ციების მექანიზმებს (სურ. 1.1). მექანიზმთა შესახებ დასმული კითხვების შეფასება ეკოლოგიური სამუშაოს არსებით ნაწილს შეადგენს, რადგან ფუნქციური ურთიერთობების აღქმას ბუნებრივი სამყაროს გაგებისთვის უდიდესი მნიშვნელობა აქვს.

იმის ცოდნა, თუ როგორ ფუნქციონირებს გარკვეული სისტემა, არ ხსნის ამ სისტემის ამგვარად და არა სხვანაირად ფუნქციონირების მიზეზებს. ბუნებრივი სამყაროს სრულყოფილად გაგებისთვის საჭიროა პოტენციური ალტერნატიული ფუნქციების კლასიფიცირება. კითხვას: „რატომ იცვლიან მუხის ფოთლები ფერს შემოდგომაზე?“ აინტერესებს სულ მცირე, ორი ალტერნატიული ფენომენის შედარებითი უპირატესობანი. ერთის მხრივ, ფოთლებს შეუძლიათ, შეიცვალონ ფერი, თანდათან მოკვდნენ და ჩამოცვიდნენ ხიდან. მეორეს მხრივ კი, ისინი შეიძლება დარჩნენ მწვანედ და იარსებონ ზამთარშიც. ამგვარი ალტერნატივების ევოლუცია ფენომენის ან პირობის ევოლუციურ ბაზისს ამჟღავნებს. როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ეკოლოგიური პროცესები დამყარებულია ევოლუციაზე, სადაც შედარებითი უპირატესობა დაკავშირებულია გადარჩენისა და შთამომავლობის დატოვების შესაძლებლობასთან.

ბუნებისთვის კითხვების დასმა: გასეირნება წვიმიან ტყეში

ევოლუცია ფორმას აძლევს ყველა ცოცხალ არსებას შორის ურთიერთქმედებას და ამგვარად, ბუნების სამყაროს გაგების საფუძველს წარმოადგენს. ეკოლოგიის პრინციპები, შესაძლოა, მთლიანად იქნას გაგებული მხოლოდ ევოლუციური თეორიის კონტექსტში. ამ თავში გიჩვენებთ, რომ ძირითადი ევოლუციური პრინციპები წარმოიშვა ადრეული ნატურალისტების ჩარლზ დარვინისა და ალფრედ უოლესის ყურადღებიანი დაკვირვებების შედეგად. წიგნში ნახავთ, როგორ მჟღავნდება ევოლუციური მექანიზმების დეტალები მთელი მსოფლიოს ეკოლოგიების სავსელ და ლაბორატორულ ექსპერიმენტებში (იხ. ფერადი დანართი „ეკოლოგები მუშაობისას“).

რიგითი დამკვირვებლისთვის ბუნებრივი სამყარო, სტრუქტურისა და ორგანიზების გარეშე ქოტური ჩანს. ტყის მონაკვეთზე ხეების განლაგება, გაზაფხულზე მათ გვერდით მფრინავი პეპლის წრიული მოძრაობა ან ღამის კაკაფონია, რომელიც ავსებს ტყეს, შეიძლება შემთხვევითი გვეგონოს ახსნის გარეშე. მაგრამ ნატურალისტისთვის ბუნებრივი სამყარო სავსეა ფორმებითა და ურთიერთკავშირებით. ბალის



(ა)



(ბ)

სურ. 1-2 (ა) ობობის ქსელი. (ბ) მომღერალი მამრი ბაყაყი
(ა. გ.ლ. მილერის ფოტო; მოგვანოდა ბ. კ. კარლ გერპარდტმა)

ობობას ქსელის განლაგება ასახავს მისი, როგორც საოცარი ინჟინრის გადაწყვეტილებას, დამყარებული ქსელების სხვა შესაძლო განლაგების შესახებ გაკეთებულ შეფასებებზე (სურ. 1-2 ა). გაზაფხულზე ბაყაყთა ყიყინი წარმოადგენს კონკურენტი მამრების სიფრთხილით ორკესტრირებულ სიმფონიას, სადაც თითოეული ცდილობს სხვაზე უპირატესობის მოპოვებას მდედრის ყურადღების მისაპყრობად (სურ. 1-2 ბ). ერთი შეხედვით, ბალახის, ბუჩქებისა და ახალგაზრდა ხეების შემთხვევითი გადანაწილება მიტოვებულ სამეურნეო ველზე წარმოადგენს მცენარეული პოპულაციების კომპლექსური, განგრძობითი და ორგანიზებული ცვლილების პროცესების მცირე სურათს (სურ. 1-3 ა). ეს დაკვირვებები ასახავს სტრუქტურასა და პროგნოზირებად ფენომენებს, რომლებსაც ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესები მართავს. ბუნებრივ სამყაროში სტრუქტურის აღმოჩენა პირველი ნაბიჯია ეკოლოგიურ კვლევაში. ნაბიჯი, რომელიც მოითხოვს რამდენიმე ხელსაწყო. თქვენ მხოლოდ უნდა ჩაიცვათ ჩექმები და დაადგეთ ტყისკენ მიმავალ გზას, გზაში კი დასვათ კითხვები (სურ. 1-3 ბ).



(ა)



(ბ)

სურ. 1-3 (ა) სასოფლო-სამეურნეო მდელოები. (ბ) ეკოლოგიის ფაქულტეტის სტუდენტები იყენებენ ბადეს მდინარეში თევზის დასაჭერად. (მოგვანოდეს ა, მ. გრინსტონმა და ბ, ჯ. ბრისტონმა).

უკეთესს რას შევარჩევდით ბუნებაში სტრუქტურის ძიებისას ნაწიმიარი ტყის გარდა, სადაც ცხოვრება მრავალფეროვანი და მდიდარია (იხ. სურ. 1-4)? ამაზე უკეთესად სხვაგან ვერსად ვერ აცნობიერებს ადამიანი ბუნებას. (იხ. ფერადი დანართი „გასეირნება წვიმიან ტყეში“).

მრავალფეროვანი არსებების აქტივობა, განსაკუთრებით ღამით, უდიდეს ქალაქთა ცხოვრებასაც კი ფერმკრთალს ხდის. პანამის წვიმიან ტყეში ნოემბრის დღის მზის დელიკატურ სინათლეს ახლომახლო ღრიალა მაიმუნთა ხმაურიანი შეძახილები არღვევს. ხმაური წყნარდება, მაგრამ სულ მალე მას უეპასუხებს კიდევ ერთი ჯგუფი შორიდან, მას კიდევ სხვანი და სხვანი. ჩვენ ადვილად შეგვიძლია მაიმუნთა უახლოესი ჯგუფების ადგილმდებარეობის დადგენა. გავხდით თუ არა ახლახან თითოეული ჯგუფის მიერ დილის ტერიტორიული პროკლამაციების მოწმენი?

ახლა უკვე საკმაო სინათლეა, რათა გზა გავიკვლიოთ ტყის ვიწრო ბილიკებზე. ფრთხილად უნდა ვიყოთ, რომ ხის კუნძს ან ბასრ ეკალს არ გამოვედოთ. ჩვენ დავდივართ ხეების ძირებიდან ამოშვერილ უზარმაზარ ფესვებზე, რომლებიც მთელი ტყის მიწის ზედაპირს ფარავს (სურ. 1-5). უცებ მსუბუქი ხმაური გაისმის და ჩვენი მზერა სწრაფად პოულობს პატარა ზომის ცხოველს ბუჩქებში. კიდევ ერთი გატაცუნების ხმა: პატარა ობიექტი გადახტება ჩვენს თვალწინ და იქვე, მიწაზე დაეშვება. როგორც იქნა, დავადგინეთ ხმაურის წყაროს ადგილმდებარეობა — მცირე ბუჩქი, რომლის ნაყოფიც იხსნება და ფანტავს თავის თესლს ტყის მიწის ზედაპირზე. როცა სამგვერდიანი ბარდის პარკის მსგავსი ნაყოფი გამოშრება, პარკის კიდეები ერთდება და თესლებს სულ უფრო მეტი ძალით უჭერს, სანამ პარკი არ გასკდება და თესლი არ გამოვარდება იქიდან საკმაოდ დიდი ძალით (იხ. სურ. 1-6). როგორ აგროვებს ეს მცენარე თესლების გამოსროლისთვის საჭირო ძალას?

ტყის შინაგან მკრთალ ყავისფერ და მწვანე შეფერილობას ხანდახან კვეთს პეპლის ჭრელი ფრთების გაელვება. ლურჯი მორფო პეპელა ჩაგვიფრენს გვერდით ხელის განვდენის მანძილზე. რა გასაოცარია, რომ ეს პეპლები ესოდენ თვალშისაცემი და ჩრჩილებისგან (ჩრჩილებს ღამლამოხით შენობათა სინათლე იზიდავს, თუმცა ფლობენ შეუმჩნეველად არსებობის საშუალებებს) განსხვავებულნი არიან (სურ. 1-7). ჩრჩილების ყავისფერი და ნაცრისფერი შეფერილობა მკვედარ ფოთლებსა და ხის მერქანს ჰგავს. ბევრი მაღავს თავის კიდურებს ფრთების ქვეშ; სხვები კი



სურ. 1-4 ტროპიკული წვიმიანი ტყე პანამაში (მოგვანოდა რ.ბ. სუტერმა).



სურ. 1-5 ტროპიკული ტყის ხე ამოწეული ფესვებით (მ.ლ. კრამპისა და პ. ფაინსინგერმა მოგვანოდა)



სურ. 1-6 ბალისტიკურად გავრცელებადი თესლები



სურ. 1-7 ზომიერი და ტროპიკული ზონების ბინადარ პეპლებს ხშირად აქვთ გასაოცარი სტრუქტურა და ფერები.**

სარგებელს პოულობენ მოდიფიცირებული ფეხები-სგან, რომლებიც წააგავს მერქანს ან ხის ხავსს (იხ. ქვემოთ). ჩრჩილების ერთი სახეობა, როგორც წესი, ყოფს ერთ კიდურს ან მეორეს თავისი ჩვეულებრივი მოხაზულობიდან, რათა დაარღვიოს ცხოველური ფორმებისთვის ესოდენ დამახასიათებელი სიმეტრია. სხვებს აქვთ ფრთები, რომლებსაც (მართალია, ხელუხლებელია) მოტეხილი ან დაზიანებული მკვდარი ფოთლის ფორმა აქვთ. სხვა სახეობის ფრთები ჰგავს დახვეულ ფოთოლს. როგორ მოხდა, რომ ჩრჩილები ასე ძალიან დაემსგავსნენ ფოთლებს? რატომ არიან სხვა სახის პეპლები ესოდენ თვალშისაცემი?

ფიქრები შეგვანყვეტინა ტყის დაჩრდილული ნაწილიდან ფართო მიწის მონაკვეთზე გასვლამ, თითქოს კარი შევალეთ და ადგილი მოვინაცვლეთ. აქ მზე მომენტალურად გვიბრმავეს თვალს. ახლად დაცემულმა ხემ გამოიწვია ეს სიცარიელე ტყის საფარველში. გიგანტმა არ გაიარა გრაციოზულად, თან გაიყოლა სულ მცირე ათობით ხე, რომლებიც გზაზე გადაედო-ბა ან გამოეხა ხეიარებით. ამ ტაფობზე გამოსვლით, ჩვენ პირველად დავინახეთ ცა რამდენიმე საათის სიარულის შემდეგ. შევარდნების გრძელი, გრაციოზული ლენტის მდუმარედ მიცურავს სამხრეთისკენ ასობით ფუტის სიმაღლეზე. მათი ფრენა თითქოს არანაირ ძალისხმევას არ მოითხოვს – არც ერთი მათგანი ფრთებს არ ამოძრავებს. ვინრო ლენტი ირღვევა მოულოდნელად ზევით მიმართული სპირალური მოძრაობებით, თითქოს წასვლა ეჩქარებოდეთ შევარდნებს. ესენი ის ფრინველები ხომ არ არიან, ამ წელს რომ ვნახეთ პენსილვანიაში აპალაჩებზე მოსრიდლენი? რამ წამოიყვანა ისინი სამხრეთით? სადამდე წავლენ? რა მიანიშნებს მათ, რომ ჩრდილოეთში გაზაფხული დაბრუნდა და დრო დადგა მათი უკან გამგზავრებისა?

როცა ჩვენი მოგზაურობა ტყეში დასრულდება, ჩვენი თვლები და ყურები იმაზე მეტ შთაბეჭდილებას მიიღებენ, ვიდრე ჩვენს გონებას შეუძლია გააანალიზოს. კითხვები, რომლებიც ჩვენ დავსვით მაიმუნებზე, ბალისტიკურად გავრცელებად თეს-ლებზე, პეპლებისა და ჩრჩილების შეფერილობასა და შევარდნათა ფრენაზე, გზამკვლევებია ბუნების

სტრუქტურებისკენ. ჩვენ დავიღალეთ ხანგრძლივი სეირნობისგან, მაგრამ მაღლიერნი ვართ შხაპისა და საკვებისთვის, რომელიც შეგვამზადებს სალამოს საუბრების, დაკვირვებათა განხილვისა და კიდევ მრავალი კითხვის დასმისთვის.

ცხადია, ყოველ ჩვენგანს არ აქვს საშუალება, მოხედეს ტროპიკული წვიმის ტყეში, მაგრამ ახლო-მახლო გასეირნება, თუ ამას ცნობისმოყვარეობისა და თავგადასავლის მაძიებლური გრძნობით განვახორციელებთ, გამოამჟღავნებს ზუსტად იმდენივე სტრუქტურასა და სიურპრიზს.

1.2 ბუნებრივი სამყარო მრავალფეროვანი, კომპლექსური და ურთიერთ-დამოკიდებულია

ნატურალისტი განიცდის აღფრთოვანებას ბუნებაში ფორმათა მრავალფეროვნების და ამ ფორმების ერთმანეთთან და გარემოსთან რთული ურთიერთქმედების გამო. ტროპიკულ ტყეში გასეირნებისას ჩვენ ჩავუარეთ ასობით ათას სხვადასხვა ხეს, შეუჩვენელი თვალისთვის ყველა ხე ერთმანეთს ჰგავდა. ეს ხეები იყენებდნენ თავიანთ მწვანე ფოთლებში ასიმბლირებულ მზის სინათლეს ჰაერიდან, წყლიდან, მინერალებიდან და ნიადაგიდან მოპოვებულ ნახშირმჟავას (ნახშირბადის დიოქსიდი) მათი სტრუქტურის ორგანულ მოლეკულებად გარდასაქმნელად. რატომ უნდა არსებობდეს ამდენი ნაირსახეობის მცენარე, თუ ყველა მათგანს შეუძლია ერთი და იმავე ფუნქციის შესრულება?

ტყეებში ასობით სხვადასხვა სახეობის პეპელა, ჩრჩილი და სხვა მწერია. მათი გარეგნობა იმდენად განსხვავებულია, რომ ვინმე შეიძლება დაინტერესდეს, არის თუ არა ტყეში იმდენივე სხვადასხვა გარემო, რამდენი სახის მწერიც მოიპოვება. იმის მიუხედავად, რა განსხვავებულადაც არ უნდა გვეჩვენებოდნენ პეპლები და ჩრჩილები (და სავარაუდოდ, მათი ბუნებრივი მჭამელები), ისინი მაინც საგრძნობლად განსხვავდებიან კვებითი ჩვევების მიხედვით. ზრდასრულებს, ყველას აქვთ გრძელი მილისებრი ხორთუმები, რომლებიც ჩვეულებრივ დახ-



სურ. 1-8 პანამური პეპლის თავი, საიდანაც მოჩანს მილისებრი ხორთუმი. ეს ხორთუმი იშლება და ჩაეშვება ყვავილში საკვების მოსაპოვებლად. (ფოტო მოგვანოდა რ.ბ. სუტერმა)



სურ. 1-9 მუხლუხო
მცენარის ჭამისას (ფოტო
მოგვანოდა ჯ. ბარგეტმა)

ვეული სახით მათი თავის ქვეშაა მოთავსებული. ამ ხორთუმებს შეუძლიათ გაშლა, რათა ჩასწვდნენ ყვავილს სიღრმეში საკვების მოსაპოვებლად (იხ. სურ. 1-8). ზრდასრული პეპლები და ჩრჩილები, ისევე, როგორც ბევრი სხვა მწერი, ფრინველი და ღამურა, ტყეში სასიცოცხლო მნიშვნელობის ფუნქციას ასრულებს — გადააქვთ მტვერი ყვავილიდან ყვავილზე და ამით უზრუნველყოფენ მცენარეთა გამრავლებას. როგორ წყვეტენ ისინი რომელ ყვავილს ეწვიონ? სანამ მუხლუხოები არიან, მწვანე მცენარეებით იკვებებიან (იხ. სურ. 1-9).



(ა)



(ბ)

სურ. 1-10 (ა) ხოჭო „არლეკინი“ ცენტრალური აფრიკიდან;
(ბ) ფსევდომორიელები ჯირითისას
(დ. ზეჰისა და ჯ. ზეჰის მონოდებული ფოტო.)



სურ. 1-11 ხის ხავსი (ფოტო მოგვანოდა რ.ე. რიკლეფსმა)**

სახეობათა უმრავლესობა შერჩევითი მჭამელია, საკვების მოძიებისას ისინი ირჩევენ, რა ჭამონ, ყველაფერს არ ეტანებიან. სწორედ ამიტომ, მათი მოძებნა მცენარეთა მხოლოდ ერთ-ორ სახეობაზე შეიძლება. როგორ ხვდებიან ზრდასრულები, რომელი მცენარეა შესაფერისი კვერცხების დასადებად? რატომ ახასიათებთ ამ ორგანიზმებს (რომლებიც ერთი ან ძალიან მცირე სახეობის საკვებით იკვებებიან) სპეციფიკური თვისებების მატარებელი ადგილების დაკავება ან კვერცხების მხოლოდ ერთ-ორ სასურველ ადგილას დადება? ძალიან ცოტა სახეობაა უნივერსალი, რომლებიც იკვებებიან ტყის „შვედური სამზარეულოთი“ და ნაკლებ ადარდებთ სპეციფიკური საბინადრო ან კვერცხების დასადები ადგილების ძიება. რატომ უვითარდებთ მათ არსებობის ასეთი სტილი? რატომ ამბობს ზრდასრული აბრეშუმის ჭია ერთბაშად უარს ჭამაზე და კვდება პარკიდან გამოსვლიდან რამდენიმე დღეში?

სახეობები გადარჩენისთვის ერთმანეთზე არიან დამოკიდებულნი. დელიკატურად შეფერილი ხოჭო „არლეკინი“, მაგალითად, თავის ზურგზე ატარებს ტკიპებისა და ფსევდომორიელების მცირე რაოდენობას, რომლებიც იკვებებიან ტკიპებით (სურ. 1-10 ა და ბ).

ტკიპები ხოჭოსთვის სასარგებლო ფუნქციას ასრულებენ — ასუფთავებენ სოკოსგან მის ნაზ მემბრანისებრ შიდა ფრთებს (სოკო ტროპიკებში თითქმის ყველგან და ყველაფერზე იზრდება). ფსევდომორიელები კი სარგებლობენ ამ მზამზარეული საკვების მიწოდებით. მაგრამ ტკიპები, ყოველ შემთხვევაში, ცალმხრივად მაინც არიან დაცულები, როდესაც ისინი იმალებიან ხოჭოს ფრთებზე არსებულ მრავალრიცხოვან მცირე ორმოებში. ინტიმურ, ურთიერთდამოკიდებულ პირობებში მობინადრე ორგანიზმების სხვა მაგალითებიც მრავალია. ხავსი არის წყალმცენარეებისა და ობის კომბინაცია (იხ. სურ. 1-11).

წყალმცენარეები იძლევა ფოტოსინთეზისგან მიღებულ ნახშირწყლებს, ობი — წყალსა და მინერალებს, რომლებიც მოიპოვება იმ ქვისგან ან ხისგან, სადაც ხავსი იზრდება. საკვების მონელების პროცესის დიდი ნაწილი, რომელიც ცხოველთა ნაწლავებში მიმდინარეობს, ხორციელდება იქ მობინადრე სპე-

ციალიზებული ბაქტერიებისა და უმარტივესი ორგანიზმების მიერ. სპეციალიზებული სოკოები იყენებენ მცენარეებს ნიადაგიდან მინერალების მისაღებად, რომლებიც მჭიდროდ ეკვრიან მათ ფესვებს. ფრინველები და ძუძუმწოვრები, მათ შორის ღამურებიც, ჭამენ ხის ნაყოფს და შემდეგ, დეფეკაციისას, ავრცელებენ მათ თესლს. როგორ ხდებიან სახეობანი ურთიერთდამოკიდებულნი? არის თუ არა ყველა ასეთი ურთიერთობა მომგებიანი ორივე სახეობისთვის ინტერაქციულ წყვილში?

1.3 ბუნებრივი სამყარო დინამიურია, მაგრამ თვითგანახლებული

ჩვენ ვნახეთ, როგორ შეუძლია კითხვებსა და დაკვირვებებს მიგვიყვანოს ბუნებრივი სამყაროს სტრუქტურისა და კომპლექსურობის დანახვამდე. თუ კიდევ უფრო ჩავუღრმავდებით კითხვებს და დაკვირვებებს, ჩვენ იმასაც აღმოვაჩენთ, რომ ბუნებაში ცვლილებასა და წონასწორობას შორის გამუდმებული დაძაბულობა არსებობს. თქვენს სახლთან ახლოს მდებარე ტყე შეიძლება მოგეჩვენოთ, რომ წლიდან წლამდე ნაკლებად იცვლება. მაგრამ ტყის თანასაზოგადოება სინამდვილეში მუდმივად იცვლება, სიკვდილის გზით ინდივიდების ჩამოშორებით და ახალშობილებით მათი ჩანაცვლების საშუალებით. ზუსტად ისე, როგორც თქვენი სხეულის ფორმა და ზომა რჩება შედარებით უცვლელი მაშინ, როცა უჯრედები და მოლეკულები მის შიგნით მუდმივად ჩანაცვლებიან ერთმანეთს თქვენი ცხოვრების განმავლობაში. სწორედ ასევე ტყე რჩება ტყედ იმის მიუხედავად, რომ მისი შემადგენელი ნაწილები მუდმივად იცვლება.

ორგანიზმთა პოპულაციები ასევე მუდმივად ჩანაცვლებადნი არიან. მწერს შეუძლია ყოველწლიურად ათასობით კვერცხი დადოს, ზოგი ზღვაში მობინადრე ორგანიზმი კი მილიონობით კვერცხს დებს. ეს საჭიროზე მეტიც კია პოპულაციის ინდივიდთა დანაკარგების შესავსებად. და მაინც, ზრდისა და გაფართოების ამ უზარმაზარი პოტენციალის მიუხედავად, სხვადასხვა ფაქტორი ინარჩუნებს პოპულაციებს ძალიან ვიწრო საზღვრებში.



სურ. 1-12 ცეცხლი ბალახში ბუნებრივი აშლილობის ერთ-ერთი მაგალითია. (ჯ.ს. ბრევერ უმცროსმა მოგვანოდა)

ყველა სისტემა განიცდის დარღვევას (ამინდი, ცეცხლი, ტყის დაცემა – ამ ყველაფერმა შეიძლება უდიდესი დარღვევები გამოიწვიოს ზოგი ორგანიზმისთვის), რის შემდეგაც ისინი მუდმივად გამოკეთების პროცესს ემორჩილებიან (სურ. 1-12).

დარღვევის ზონები, ეგრეთ წოდებული „პეტჩები“ შეიძლება შეადგენდეს რამდენიმე მილიმეტრს, როცა, მაგალითად, მატლები ნიაგადში გზას მიიკვლევნენ მინის ჭამით, ან მოიცავდეს დედამიწის დიდ ფართობებს, როცა გლობალური საამინდო სტრუქტურები იცვლება. მრავალი ცვლილება ხორციელდება ფიზიკური გარემოს მიერ – კლიმატი, ოკეანეთა დინება, ლანდშაფტი – მაგრამ ბევრი მათგანი დაგროვილია ასევე ბიოლოგიური სამყაროს მიერ. ბევრი ორგანიზმი ქმნის დარღვევას სხვებისთვის; იღებენ საკვებს და გზას განაგრძობენ. პოპულაციათა ინტერაქციების დინამიკამ, შეიძლება, გამოიწვიოს პოპულაციის ცვლის ციკლები, რომლებიც გზავნი იმპულსებს ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებაში. ცვლილებები შეიძლება მიჩნეულ იქნეს ბუნებრივი სამყაროს წონასწორობის ნაწილად.

განახლება და მატება ასევე ბუნებრივი სამყაროს მახასიათებელია. ორგანიზმთა მკვდარი სხეულები და ბიოლოგიური პროცესების ნარჩენები არ გროვდება. ისინი იხრნება და მათი კომპონენტები გადამუშავდება. მკვდარი ფოთლები, ჩვენს ფეხებს ქვეშ რომ შრიალებენ, ფარავენ ნიადაგში ხრნად სხვა ფოთლებს. ნიადაგის ორგანიზმების ელევანტური ფორმები ტრანსფორმირდება ხრნად და დაშლად მცენარის ქსოვილის — ჰუმუსის ამორფულ მასად. საბოლოოდ ისინი დადიან მინერალური ელემენტების დონეზე, სწორედ ისეთებად, რომლებისგანაც ერთ დროს სინთეზდებოდნენ.

1.4 ბუნებრივი სამყარო ორგანიზებულია ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესების მიერ

ჩვენ ვცნობთ სტრუქტურას, ორგანიზაციასა და ურთიერთკავშირს ჩვენი გარემოცვის კომპლექსურობაში ელემენტთა პროგნოზირების გამო. ჩვენ შევიგრძნობთ ბუნებას სხვადასხვაგვარად, მაგრამ ყველაზე ეფექტური, წარსული გამოცდილების დაგროვების გზაა. ასე მაგალითად, გამოცდილება ჰაერში ნასროლი ნივთების მოძრაობის შესახებ საშუალებას გვაძლევს, აკურატულად განვსაზღვროთ მათი ტრაექტორიები. ბეისბოლის კარგ მოთამაშეს შეუძლია წინასწარ განსაზღვროს, სად დაეცემა ბურთი მის რეალურად დაცემამდე დიდი ხნით ადრე, რადგან მას ბურთების სროლის დიდი გამოცდილება აქვს.

მხოლოდ მაშინ შეგვიძლია შესაბამისი რეაგირება მოვახდინოთ ბუნებაზე, თუ ის პროგნოზირებადია. ფრინველები ბინადრობენ ტყეში, თევზები სახლობენ ზღვაში. ერთ კონკრეტულ ტყეში, თუნდაც ვერ ვნახოთ, მაინც ფრინველების ნახვას მოველით და არა — თევზებისას. წინა გამოცდილებაზე დაყრდნობით, სიურეალიზმისა და სიზმრების არაბუნებრივობის გა-

მოცდის შემდეგ, ვაცნობიერებთ რაოდენ მოცულია ჩვენი გონება იმ სხვადასხვა სახის სტრუქტურით, რომლებსაც ბუნებაში ვაკვირდებით. ეკოლოგმა გ. ეველინ ჰათჩინსონმა ერთხელ აღნიშნა: „[თუ] თავს წარმოვიდგენთ საკერავი მანქანის მთის ბროლის ამონაკვეთში, რომელიც ასოცირდება მკვდარ თევზებთან, სადაც საფოსტო მარკებს აკრავენ, შეიძლება დავეჭვდეთ: ჩვენ შევედით ფანტაზიათა სამყაროში, სადაც ჩვეულებრივი კონცეფციები სრულიად არეულ-დარეული გახდა.“

სტრუქტურებს პროგნოზირების ორი წყარო აქვთ. ერთი ეყრდნობა დაკვირვებას, მეორე კი იმ მექანიზმების გაგებას, რომლებიც წარმოშობს ამ სტრუქტურას. პირველ შემთხვევაში, პროგნოზები კეთდება წინა დაკვირვებების ახალ მსგავს სიტუაციებთან ექსტრაპოლირების მეშვეობით. ამას ვაკეთებთ, როდესაც განვჭვრეტთ ბეისბოლის ბურთის ფრენის მიმართულებას. მაგრამ მოძრაობის კანონების გამოყენებით, ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ ბურთის ტრაექტორია ამ ფენომენთან დავკავშირებით წინასწარი გამოცდილების გარეშე, მხოლოდ მისი საწყისი სიჩქარისა და მიმართულების გათვალისწინებით. ასევე, იმ პრინციპების გაგებით, რომლებიც მართავენ ცხოველების ფორმასა და ფუნქციას, ვიცით, რომ თევზისმაგვარ ორგანიზმს ვერ ვიპოვით ტყეში.

მეცნიერებაშიმპირიულადდაკვირვებადისტრუქტურები ხშირად წინ უძღვიან ამ სტრუქტურების წარმომშობ კაუზალური პრინციპების აღმოჩენას. დეტალური დაკვირვების შემდეგ გერმანელმა ასტრონომმა იოჰან კეპლერმა აღმოაჩინა, რომ დრო, რომელიც დედამიწას სჭირდებოდა მზისთვის წრის დასარტყმელად, უკუპროპორციულ დამოკიდებულებაშია დედამიწასა და მზეს შორის არსებულ მანძილთან. მხოლოდ მოგვიანებით მოახდინა ინგლისელმა ისააკ ნიუტონმა მოძრაობის კანონების ფორმულირება, რომელთა პროგნოზირებადი ცვლილებები იმდენად დიდია, რომ შესაძლებელს ხდის უხილავი პლანეტების აღმოჩენას. ეს კი ხერხდება სხვა ცნობილი, ხილვადი პლანეტების მოძრაობაზე, მათი გრავიტაციის გავლენაზე დაკვირვების შედეგად. ალფრედ ვეგერმა არაფერი იცოდა კონტინენტური დრეიფის შესახებ, როდესაც 1915 წელს თავის გეოლოგიურ და გეოგრაფიულ დაკვირვებებზე დაყრდნობით წამოაყენა მოსაზრება, რომ ხმელეთის დიდი მასები მიედინებოდნენ დედამიწის ზედაპირზე. სარწმუნო ახსნები იმისა, თუ როგორ ხდება ეს, მხოლოდ ახლახან იქნა შემოთავაზებული და დამტკიცებული. იგივე შეიძლება ითქვას ბიოლოგიურ მეცნიერებაზეც. ადრეული ნატურალისტები ახდენდნენ ორგანიზმთა კლასიფიცირებას ჩვეულებრივ სახეობათა იერარქიებად და სხვა ტაქსონომიურ ჯგუფებად მსგავსებებზე დაყრდნობით. მაგრამ მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ჩარლზ დარვინმა წამოაყენა თავისი ევოლუციის თეორია, გაირკვა ამ ნიმუშთა საფუძველი.

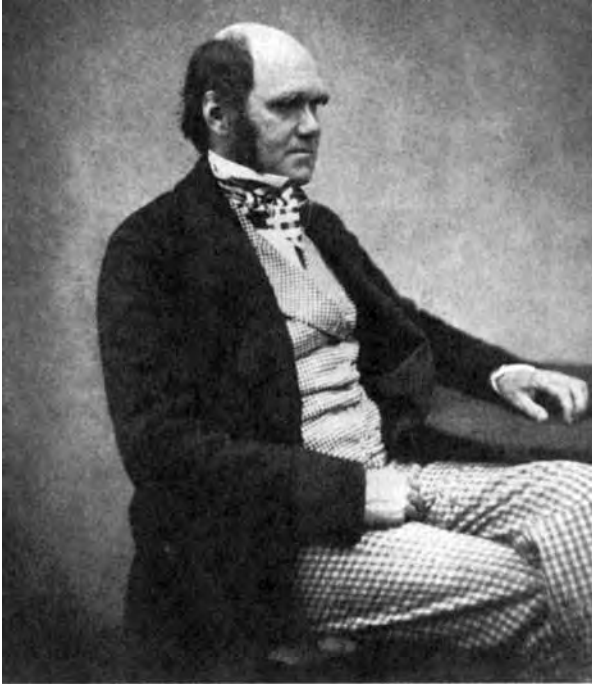
1.5 სტრუქტურები ბუნებაში გაგებულია ევოლუციისა და ბუნებრივი გადარჩევის საშუალებით

ბუნების ერთ-ერთი ყველაზე გატაცებული დამკვირვებელი იყო ჩარლზ დარვინი (1809-1882) (სურ. 1-13). მას შემდეგ, რაც მიხვდა, რომ სამედიცინო კარიერა არ შეეფერებოდა, დარვინმა კემბრიჯის უნივერსიტეტში გაიარა მოსამზადებელი კურსები თეოლოგიაში. თუმცა სასულიერო წესით ცხოვრების სურვილს სძლია დაუოკებელმა ინტერესმა ბუნებისა და მისი საიდუმლოებების მიმართ. 1831 წელს, მოკლე ხანში, მას შემდეგ, რაც მიიღო ხარისხი, დარვინი შეუერთდა გემ „H.M.S. Beagles“-ის ნატურალისტთა ჯგუფს ხუთწლიანი საზღვაო ვოიაჟისთვის, რომლის დროსაც მათ უნდა მოემზადებინათ რუკები ბრიტანული საზღვაო ფლოტისთვის. სწორედ ამან მისცა მას საშუალება, აღმოეჩინა და შეეგროვებინა ნიმუშები მთელი მსოფლიოდან — ამ მოგზაურობისას გაკეთებული დაკვირვებებისა და ინგლისში დაბრუნების შემდეგ ჩატარებული მომდევნო კვლევების შედეგად ბუნებრივი გადარჩევის საფუძველზე ჩამოაყალიბა ევოლუციის თეორია. მისი წიგნი „The Origin of Species by Means of Natural Selection“ (1859) აღიარებულია ფუნდამენტურ ნამუშევრად ევოლუციურ თეორიაში. დარვინის ევოლუციის თეორია, რომელიც იმ დროისთვის რევოლუციური იყო, თანამედროვე ბიოლოგიისა და ეკოლოგიის საფუძველია.

ევოლუცია და სტრუქტურა ბუნებრივ სამყაროში

როდესაც დარვინმა მსოფლიოს გარშემო მოგზაურობა დაიწყო, კითხვები ბუნებრივი სამყაროს ორ უმნიშვნელოვანეს თვისებაზე ისმებოდა: დედამიწის ასაკი და ცვლილებების ბუნება სხვადასხვა ცხოველისა და მცენარის ტიპებში, სახეობებში. მეცნიერთა და ინტელექტუალთა უმრავლესობას დედამიწა საკმაოდ ახალგაზრდა ეგონა — ზედმეტად ახალგაზრდა იმისთვის, რომ დაეშვათ სახეობათა ცვლილებისთვის საჭირო დროის არსებობა. ტრადიციული შეხედულების თანახმად, თითოეული სახეობა არ განიცდიდა მუტაციას, ანუ იყო უცვლელი გაჩენის დღიდან.

ბუნების დამკვირვებლებს ცნობისმოყვარეობას ალუძრავდა შეუთანხმებლობა ბუნების შესახებ ზოგადად გავრცელებულ შეხედულებებსა და მათ დაკვირვებებს შორის. ადრეულ 1800-იან წლებში გეოლოგმა ჩარლზ ლიელმა გამოთქვა აზრი, რომ დედამიწის თანამედროვე ფიზიკური თვისებები, როგორიცაა მთები და მდელოები, იყო გეოლოგიურ ცვლილებათა პროცესების შედეგი. ეს პროცესები მიმდინარეობდა ძალიან ნელა ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში. ლიელის იდეის მიხედვით, დედამიწა საკმაოდ ძველი და ბებერი იყო. ნიადაგში შენახული სულ უფრო და უფრო მეტი ნამარხი ორგა-



სურ. 1-13 ჩარლზ დარვინი (სურათი მოგვანოდა ამერიკის ბუნების ისტორიის მუზეუმმა)

ნიზმის აღმოჩენა, რომლებიც საერთოდ არ ჰგავდნენ თანამედროვე ფორმებს, ეთანხმებოდა და ამყარებდა ამ შეხედულებას. ზოგი ასეთი ორგანიზმის აღმოჩენამ წარმოშვა ეჭვი სახეობათა უცვლელობის შესახებ. შეხედულება, რომ სახეობები სავარაუდოა, განიცდიდნენ ცვლილებას, შეიძლება აღმოვაჩინოთ ჯერ კიდევ რენესანსის ეპოქაში. სახეობათა ცვლილების ერთი თეორია წამოაყენა 1809 წელს ფრანგმა ნატურალისტმა ჟან ბატისტ დე ლამარკმა ნიგნში „*Philosophie Zoologique*“. ლამარკის შეხედულებით, სახეობებს ცვლილებისკენ ამოძრავებდათ გაუმჯობესების „შინაგანი სტიმული“. რა გაუმჯობესებისთვისაც არ უნდა მიეღწიათ ინდივიდებს თავიანთი ცხოვრების განმავლობაში, ის შემდეგ გადაეცემოდა მათ ნაშიერებს. ამ იდეის, რომელსაც ჩვენ ლამარკისეულ ევოლუციას ვუწოდებთ, კლასიკური მაგალითი არის ჟირაფის კისრის სიგრძის ახსნა: ბალახის ქამიდან ხის ფოთლებით კვებაზე გადასვლით, წინაპარი ჟირაფები მუდმივად წელავდნენ კისერს, რათა სულ უფრო მაღლა მისწვდომოდნენ ფოთლებს. ამის შედეგად, საბოლოოდ გაჩნდნენ გრძელკისერა ჟირაფები. მართალია, ლამარკისეული ევოლუციის თეორია ახლა დისკრედიტებულია?, მაგრამ ის მიღებული იყო დარვინის დროის ბევრი მეცნიერის მიერ და მისგან წამოვიდა თანამედროვე იდეები სახეობათა ცვლილების შესახებ. დარვინისთვის იდეა, რომ სახეობები შეიძლება განიცდიდნენ ცვლილებას, გააძლიერა შინაური ცხოველებისა და მცენარეების გამრავლების მისეულმა გაგებამ, რომლის დროსაც მომშენებლის მიერ რეპროდუქციისთვის ირჩეოდა ის ინდივიდი, რომელსაც სპეციფიკური სასურველი თვისებები ჰქონდა.

ტროპიკულ ტყეში წარმოსახვითი გასეირნებისას, ჩვენ ხაზი გავუსვით ბუნებრივ სამყაროში არსებულ სახეობათა დიდ მრავალფეროვნებას. სწორედ ამ მრავალფეროვნებაზე ფართო დაკვირვებამ, ბუნების შესახებ წარმოშობილმა კითხვებმა დააინტერესა დარვინი, თუ როგორ წარმოიშვა ეს მრავალფეროვნება. გალაპაგოსის კუნძულებზე (ეს არის მცირე ზომის კუნძულები ეკვატორთან, დაახლოებით 900 მილის დაშორებით სამხრეთ აფრიკის დასავლეთ სანაპიროდან. მეთოთხმეტე თავში ჩვენ განვიხილავთ თანამედროვე ნატურალისტთა ზოგიერთ კვლევას გალაპაგოსის კუნძულებზე), დარვინი აკვირდებოდა მცირე, საკმაოდ ერთფეროვან მთიულებს (ფრინველის სახეობა), რომლებიც მართალია, საკმაოდ განსხვავდებოდნენ ერთმანეთისგან ფორმითა და ზომით, მაგრამ ჰგავდნენ კიდევ იმისთვის, რომ სხვადასხვა სახეობებად დაგვეყო. მან ასევე აღმოაჩინა, რომ თითოეულ კუნძულზე სახლობდა ერთი ან ორი უნიკალური სახეობა ამ მთიულებისა, რომლებსაც ჰქონდათ სხვა კუნძულების მთიულებისგან განსხვავებული ნისკარტის მორფოლოგია. ალბათ ყველაზე დამაინტრიგებელი იყო იმის შენიშვნა, რომ გალაპაგოსის კუნძულთა მთიულები ძალიან ჰგავდნენ ცენტრალური აფრიკის დასავლეთ ნაწილში მოზინადრე მთიულებს. როგორ გაჩნდა მთიულების ასეთი მრავალფეროვნება გალაპაგოსის კუნძულებზე?

ბუნებაზე თავისი დაკვირვებების განხილვა-დამუშავების დაახლოებით ოცი წლის შემდეგ, მეგობრის თხოვნით დარვინი დაუკავშირდა სხვა ბიოლოგს — ალფრედ რასელ უოლესს — ბუნებრივი გადარჩევის გზით ევოლუციის იდეის დასახვეწად. იდეის კომპონენტები საკმაოდ მარტივია. ორგანიზმებს რეპროდუქციის დიდი შესაძლებლობა აქვთ და ნაშიერები ერთმანეთს ძალიან არ ჰგვანან. ასე რომ, სახეობათა პოპულაციაში იარსებებს ფორმისა და ფუნქციის დიდი მრავალფეროვნება. ყველა კურდღელი არ იქნება ზუსტად ერთი და იმავე ზომის, არ ექნება ერთი და იგივე სიჩქარე და არც ნივთიერებათა ცვლის ერთი და იგივე ინტენსივობა. რესურსები, როგორებიცაა საკვები, სივრცე, წყალი, სინათლე და პარტნიორთა ხელმისაწვდომობა, შეზღუდულია და ამრიგად, ყველა ინდივიდი ვერ შეძლებს გადარჩენასა და გამრავლებას. ზოგი მახასიათებელი აძლევს ინდივიდს რესურსების დაუფლების და რეპროდუქციის უკეთეს შანსს, ვიდრე სხვა ნიშნები. ინდივიდები, რომლებიც ამ მახასიათებლებით დაიბადნენ, უფრო მეტად გადარჩებიან. სხვა სიტყვებით, ადგილი აქვს უპირატესი ნიშნების **ბუნებრივ გადარჩევას**.

ვიცით, რომ ცვლილებებს, რომლებსაც ვხედავთ ინდივიდებში, გენეტიკური ბაზისი აქვთ და ამის გამო ზოგი ნიშანი შეიძლება შთამომავლობით გადავიდეს. ის ინდივიდები, რომლებიც ფლობენ უპირატეს ნიშნებს, უფრო მეტად მიდრეკილნი არიან, გადასცენ ეს ნიშნები მომდევნო თაობებს. დიფერენციალური რეპროდუქცია იწვევს ცვლილებას პოპულაციის გე-

ნეტიკურ კომპოზიციაში. მაგალითად, წარმოიდგინეთ პოპულაცია, სადაც თითოეულ ორგანიზმს აქვს ან ა ნიშანი, ან — ბ. თუ ა ნიშანი უპირატესი შტრიხია, რომელიც მის მფლობელს აძლევს საკვებისა და თავშესაფრის მოპოვების უკეთეს საშუალებას, მაშინ სავარაუდოა, რომ უფრო მეტი ა ნიშნისანი ინდივიდი წარმოიშობა, ვიდრე ბ-იანი. ა ნიშანი განიხილება როგორც **ადაპტაცია**, გენეტიკურად განსაზღვრული მახასიათებელი, რომელიც აძლიერებს ინდივიდის შესაძლებლობას, გაუმკლავდეს გარემოს. ხდება ა ნიშნისანი ინდივიდების გადარჩევა, ხოლო ბ ნიშნისანისა — არა. მომდევნო თაობაში, შედეგად, უფრო მეტი ა ნიშნისანი ინდივიდი იქნება და თანდათან პოპულაციის გენეტიკური კომპოზიციაც შეიცვლება.

მარტივი მაგალითი ცხადყოფს ძირითადი ევოლუციური თეორიის მთელ რიგ მნიშვნელოვან ასპექტებს. ბუნებრივი გადარჩევა მოქმედებს მხოლოდ შთამომავლობით გადაცემად ცვლილებებში, ეს არის გენეტიკური საფუძვლის მქონე ნიშნები. შტრიხები, რომლებიც შეძენილია არსებობის განმავლობაში, როგორიცაა ბეისბოლის ბურთისთვის დარტყმის შესაძლებლობა, მანქანის ტარება არ გადაეცემა შთამომავლებს (თუმცა გენეტიკაზე დამყარებული მახასიათებლები, რომლებიც განგანყოფენ, გამოირჩეოდეთ ამ საქმიანობაში, შეიძლება შთამომავლობით გადავიდეს). ლამარკის „შინაგანი ძალა“ არ ამოძრავებს ევოლუციას. და კიდევ, ბუნებრივი გადარჩევის პროცესი მოქმედებს ინდივიდუალურ დონეზე, მაგრამ ევოლუციური ცვლილება პოპულაციური ფენომენია. ზემოთ მოყვანილ მაგალითში ა-ნიშნისანი ინდივიდი შეიძლება წარმატებით არსებობდეს თავის გარემოში და მრავლდებოდეს, მაგრამ რაც შეეხება ამ ორ ნიშანს, თავად ინდივიდი არ იცვლება. ინდივიდს ყოველთვის ექნება ან ა, ან ბ ნიშანი. იცვლება მხოლოდ ა ნიშნისანი პოპულაციის პროპორცია — ასე წარმოიშვა პოპულაცია.

არსებობს ასევე ორი გავრცელებული არამახასიათებელი ევოლუციური თეორიისა, რომლებიც უნდა აღინიშნოს: 1. ცნობილ ნაწერებში ბუნებრივი გადარჩევა ხშირად დახატულია როგორც ცხადი და აგრესიული ბრძოლა გადარჩენისთვის ინდივიდებს შორის. ამით ჩვენ გვარწმუნებენ ძალაში, მოხერხებულობასა და ბრძოლის მოგების უნარში. ზემოთ მოყვანილი მარტივი მაგალითი კი გვიჩვენებს, რომ ბუნებრივი გადარჩევის პროცესი გაცილებით უფრო მოწყალეა, რბილია. ინდივიდები შედიან სამყაროში, ფლობენ რა რიგ თვისებებს, რომელთა მეშვეობითაც მეტად ან ნაკლებად ეგუებიან გარემოს. რეალური ბრძოლა არის საკვების მოპოვებასა და რეპროდუქციის შესაძლებლობაში. 2. ევოლუციური ცვლილება არ არის მიმართული რაიმე იდეალური ფორმის ან არსების გამოსაყვანად. გადარჩევა, უბრალოდ, მხარს უჭერს და აძლიერებს იმ ნიშანს, რომელიც აძლევს ორგანიზმებს უპირატესობას თავიანთ გარემოში, იქნება ეს მიმდინარე ფორმის გამარტივება თუ გართულება.

სუქცესიური ევოლუციური ცვლილება ყოველივე ამის შედეგად გვაძლევს ტიპთა წარმომავლობით ხაზს წინაპრებიდან თანამედროვე ფორმამდე, სადაც თითოეული ტიპი უთმობს გზას ცვალებადი გარემოსადმი უკეთესად ადაპტირებულს. ერთ დროს თითოეული ტიპი წარმოადგენდა ყველაზე „თანამედროვე“ დასაუკეთესო ფორმას, ანუ ფორმას, რომელიც ყველაზე უკეთ ახდენდა ადაპტაციას გარემოსთან. ევოლუციური ნაბიჯი ერთი ტიპიდან შემდეგში არ არის ნაბიჯი მზარდი მნიშვნელობის და ღირებულების კიბეზე — ეს უფრო არის ნაბიჯი ცვლილებათა გრძელ ბილიკზე.

ევოლუციის მექანიზმები

მას შემდეგ, რაც დარწმუნა შემოგვთავაზა ევოლუციის თეორია, გაჩნდა მისი ცნებების მხარდამჭერი დიდი რაოდენობის ლიტერატურა, რომელიც გვეხმარება ევოლუციის მექანიზმების უკეთ გაგებაში. მოქმედი ევოლუციის ერთ-ერთი ყველაზე განმაცვიფრებელი ნიმუშია ინდუსტრიული მელანიზმი (შავი პიგმენტების სიჭარბე) ინგლისის ღამის პეპლების ერთ სახეობაში (*Biston betularia*). მეცხრამეტე საუკუნის ადრეულ პერიოდში აგროვენდენ ჩვეული ჩრჩილების (*Biston betularia*) დროდადრო შავ ანუ **მელანიზურ** ნიმუშებს (სურ. 1-14). მომდევნო 100 წლის განმავლობაში, ეს შავი ფორმა, რომელსაც *carbonaria*-ს ეძახდნენ, ძალიან ხშირი გახდა ინგლისის ინდუსტრიული რეგიონების ახლომდებარე ტყეებში. სწორედ ამიტომ, ამ ფენომენს ხშირად ინდუსტრიულ მელანიზმს უწოდებენ. ადგილებში, სადაც არ იყო ფაბრიკები და მძიმე ინდუსტრიის სხვა წარმომადგენლები, ჭარბობდა ღამის პეპლების უფრო ნათელი ან დანინკლული ფორმები. ამ ფაქტმა დიდი ინტერესი გამოიწვია გენეტიკოსთა შორის. მათ შავი და ნათელი წყვილების შეჯვარებით გამოარკვეეს, რომ მელანიზმი შთამომავლობითი ნიშანია, განსაზღვრული ერთი დომინანტური გენით. რადგანაც მელანიზური შტრიხი შთამომავლობით მიღებული მახასიათებელია, მისი გავრცელება გამოხატავს გენეტიკური ცვლილებების (ევოლუციის) გავრცელებას პოპულაციაში.

დანინკლული ჩრჩილები სახლობენ უღრან ტყეებში და ღლის განმავლობაში ისვენებენ ხის შტამბზე. იქ, სადაც მელანისტიკური ინდივიდები უფრო მოხშირდნენ, გარემო, სავარაუდოდ, ისეთნაირად შეიცვალა, რომ მუქი ფორმებისთვის მეტი უპირატესობა მიენიჭებინა გადარჩენისთვის. გონივრული ჩანს იმის ვარაუდი, რომ ბუნებრივმა გადარჩევამ გამოიწვია ტიპური ნათელი ინდივიდების ჩანაცვლება *carbonaria* ინდივიდებით. ამ ჰიპოთეზის გამოსაცდელად, ინგლისელმა ბიოლოგმა ჰ.ბ.დ. კეტეველმა დაიჭირა ორივე ფორმის ჩრჩილთა ნიმუშები, მონიშნა თითოეული მათგანი ცელულოზის ნერტილებით და შემდეგ ისინი კვლავ ტყეში გაუშვა (Kettlewell 1955, 1956, 1959). ნიშანი დასმულ იქნა ჩრჩილების



(ა)



(ბ)

სურ. 1-14. (ა) ლამის პეპლის მელანიური ფორმა. (ბ) ტიპური დანიშნული ფორმა (პ.ბ.დ. კეტეველმა მოგვანოდა)

ფრთების ქვედა მხარეს ისე, რომ არ მიეპყრო მტაცებელთა ყურადღება. რამდენიმე დღის შემდეგ, კეტეველმა კიდევ ლამის რამდენიმე პეპელა დაიჭირა ტყის ცენტრში დადგმული ვერცხლისწყლის ლამპის მეშვეობით. (კვლევაში მხოლოდ მამრების გამოყენება იყო შესაძლებელი, რადგან მდედრებს არც სინათლე იზიდავს, არც მდედრი პეპლები). ამგვარ კვლევას უწოდებენ მონიშვნა-ხელახლა დაჭერის კვლევას. ჩვენ გაჩვენებთ მეთოთხმეტე თავში, რომ ამგვარი კვლევა შეიძლება პოპულაციის მოცულობის დასადგენადაც გამოვიყენოთ.

ერთ-ერთ ასეთ მონიშვნა-ხელახლა დაჭერის ექსპერიმენტში კეტეველმა დანიშნა და გაუშვა 102 ტიპური (ნათელი ფორმა) და 601 მელანიური ჩრჩილი ინდუსტრიული ბირმინგემის მახლობელ ტყეში. შედეგებმა აჩვენა, რომ ექსპერიმენტის მსვლელობისას, მუქი ფორმების უფრო მაღალი პროცენტული მაჩვენებელი ახერხებდა გადარჩენას (ცხრილი 1-1). იმავე ექსპერიმენტმა არაინდუსტრიულ არეალში გამოამჟღავნა გადარჩენის მაღალი პროცენტული მაჩვენებელი ტიპურ (ნათელ) ჩრჩილებში.

სპეციფიკური გადარჩევის აგენტი (მამოძრავებელი ძალა) ადვილად დასადგენი აღმოჩნდა. კეტეველი მიხვდა, რომ ინდუსტრიულ არეალებში ჰაერის დაბინძურებამ იმდენად გაამუქა ხეები, რომ ტიპური

ჩრჩილები მათზე დასხდომისას გამოიკვეთებოდნენ და მტაცებლებიც ადვილად პოულობდნენ მათ. ნებისმიერი გადახრილი მუქი ფორმა უკეთეს კამუფლაჟს იკეთებდა და მათი ასეთი შეფერილობა ეხმარებოდა გადარჩენაში (იხ. სურ. 1-14). საბოლოოდ, მუქი და ნათელი ფორმების დიფერენცირებული გადარჩენა ინვევდა ცვლილებას პოპულაციის შედარებით სიხშირეში. ამ იდეის გამოსაცდელად კეტეველმა თანაბარი რაოდენობის ნათელი და მუქი ჩრჩილები განათავსა ხეების ტანზე როგორც დანაგვიანებულ, ისე დაუნაგვიანებელ ტყეებში და აკვირდებოდა მათ ფრთხილად ბლანდიდან (ბლანდი არის კარვისებრი სტრუქტურა, რომელსაც იყენებენ დაკვირვების სუბიექტებისგან დამკვირვებლების დასამალად; ინგლისში მას უფრო ხშირად სამალავს ეძახიან). მან უცებ შენიშნა, რომ რამდენიმე სახეობის ფრინველმა, რომლებიც რეგულარულად იკვლევდნენ ხეებს ჩრჩილების და სხვა მწერების დასაჭერად, უფრო სწრაფად იპოვეს ჩრჩილები, რომლებიც მკვეთრად კონტრასტულნი იყვნენ ხისა, ვიდრე ისინი, რომლებიც წააგავდა იმ ხავსს, რომელზეც ისხდნენ (ცხრილი 1-2). ეს მონაცემები ემთხვეოდა მონიშვნა—ხელახლა დაჭერის ექსპერიმენტის შედეგს. ორივე ერთად კი ცხადყოფდა ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებას, რომელიც ხანგრძლივი პერიოდის შემდეგ გამოიხ-

ცხრილი 1-1	კატაპელის მონიშვნა — ხელახლა დაჭერის ექსპერიმენტის შედეგები	
	ტიპურები	მელანიკები
გამომწვეული ჩრჩილების რიცხვი	201	601
ხელახლა დაჭერილი ჩრჩილების რიცხვი	34	205
ხელახლა დაჭე-რილთა პროცენტული მაჩვენებელი	16	34

ცხრილი 1-2	ფრინველების მტაცებლობა დანიშნული ჩრჩილების ტიპურ (ნათელ) და მელანიურ (მუქ) ფორმაზე	
	ტიპურები	მელანიკები
დაუბინძურებელი ტყე	26	164
დაბინძურებული ტყე	43	15

ატა დაბინძურებულ არეალებში დანიშნული ჩრჩილების პოპულაციის გენეტიკურ ცვლილებაში.

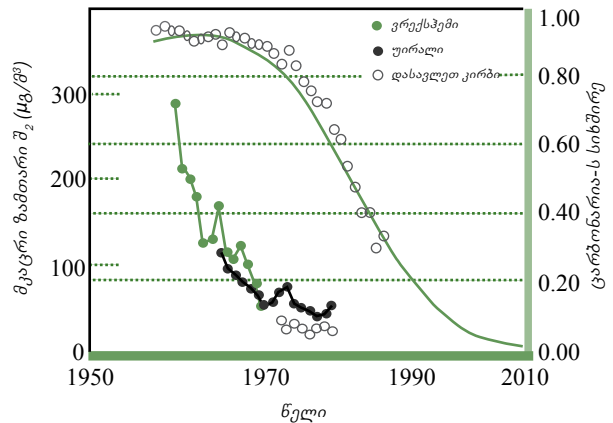
დანიშნული ჩრჩილების ისტორიის ერთ-ერთი ყველაზე სასიხარულო ასპექტი არის ის, რომ გამოწვევის კონტროლის პროგრამათა გავრცელებით და ტყეების დასუფთავებით, მელანინური ჩრჩილების სიხშირემ იკლო. ჩრდილო-დასავლეთ ინგლისში მდებარე ინდუსტრიული ცენტრის კირბის მახლობელ მიდამოებში, მაგალითად, *carbonaria*-ს ფორმა შემცირდა პოპულაციის 90%-ზე მეტიდან 30%-მდე 20 წლიან დროის პერიოდში (სურ. 1-15).

1.6 ალქმა გავლენას ახდენს და ზღუდავს ბუნების ჩვენეულ გაგებას

ზომის, მობილურობისა და ცხოვრების მსვლელობის გამო, ჩვენ მგრძნობიარენი ვართ დროისა და სივრცის გარკვეული მასშტაბების ცვლილებების მიმართ. მანძილის ჩვენეული ალქმა განსხვავდება პანანინა კოლემბოლის ალქმისგან, რომელიც ჯუნგლებს მინის მნიშვნელოვან პოპულაციას ან წყლის პატარა რწყილის ალქმისგან (სურ. 1-16), რომელიც წყლის წვეთს ღელედ ისე აღიქვამს, როგორც ჩვენ მთლიანად ღელეს. ჩვენთვის რამდენიმე ათწლეული ცხოვრებაა. მაგრამ ჩვენი ცხოვრება წამია წითელი ხისთვის და უსასრულოა — მიკროორგანიზმებისთვის.

ჩვენს შეზღუდულ ბუნების ალქმას შეუძლია, ხელი შეუშალოს ჩვენს შესაძლებლობას, გავიგოთ ბუნების ფენომენები. წლების განმავლობაში ეკოლოგთა უმრავლესობა იწვრთნებოდა და მუშაობდა ევროპაში და ამერიკის ზომიერ სარტყელში, სადაც ტემპერატურის სეზონური ფლუქტუაციები გარემოს უმნიშვნელოვანესი ასპექტებია. როდესაც ნატურალისტები ეწვივნენ ტროპიკებს, მათზე დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა მუდმივმა მაღალმა ტემპერატურამ და მათ იფიქრეს, რომ ბიოლოგიური თანასაზოგადოებები ტროპიკულ რეგიონებში ნაკლებ ცვალებადი იქნებოდა, ვიდრე სხვა რეგიონებში. მხოლოდ ახლახან იკადრეს ეკოლოგებმა, დაეთვალიათ, ტროპიკულ სახეობათა ინდივიდები. მათდა გასაოცრად აღმოჩნდა, რომ ტროპიკებში პოპულაციები განიცდიან აშკარა სეზონურ ფლუქტუაციას და მეტიც, მათ შეუძლიათ, საგრძნობლად შეიცვალონ წლიდან წლამდე. ტემპერატურა სეზონს ზომიერ კლიმატურ ზონაში განსაზღვრავს. მაგრამ ტროპიკებში, სადაც სეზონები აღინიშნება სველი და მშრალი პერიოდებით და სადაც წვიმა არაპროგნოზირებადია წლის ბევრ დროს სხვა მოდელი მოქმედებს.

ბუნებრივი სამყაროს ჩვენეულ ინტერპრეტაციაზე ასევე გავლენას ახდენს ის, თუ როგორ განსაზღვრავს ზომა დროისა და სივრცის შესაბამის მასშტაბს. რწყილს შეუძლია თავის სიგრძეზე ასჯერ შორს გადახტეს. ჩვენ მყისვე ვახდენთ რეაგირებას, გადმოგვყავს რა ეს მანძილი ჩვენთვის ნაცნობ მასშტაბში — რწყილის ზომას ადამიანის ზომას



სურ. 1-15 ცვლილებები დანიშნული ჩრჩილების მელანინური ცარბონარია ფორმათა სიხშირეში ინგლისში 1950-იან წლებში დაბინძურების კონტროლის პროგრამების დაწყების შემდეგ. დაბინძურების ინდექსი არის გოგირდის დიოქსიდის დონე ზამთარში, სადაც $I = 300$ მიკროგრამს ჰაერის ყოველ კუბურ მეტრზე. გოგირდის დიოქსიდი პირდაპირ გავლენას ახდენს ხეის ხავსების ზრდაზე, ამ ხავსებზე დღისით ჩრჩილები ისვენებენ. ჰაერის დაბინძურების დონეებზე ევოლუციური რეაქციის დავიანება ასახავს დროს, რომელიც ტყეებს სჭირდებათ უფრო ნორმალური (დაუბინძურებელი) მდგომარეობის დასაბრუნებლად ისევე, როგორც დაბალი სანყისი სიხშირე რეცესიული ალელისა ტიპური შეფერილობისთვის (after Clarke et al. 1985, Mani and Majerus 1993).

ვადარებთ. რწყილის ნახტომის მსგავსი ადამიანის ნახტომის სიგრძე შეადგენდა ფეხბურთის ორ სტადიონს. რა ძლიერები არიან რწყილები! მაგრამ სინამდვილეში, რწყილები სულაც არ სჩადიან ათლექტურ საოცრებებს. ზომის ცვლილებასთან ერთად, შესაბამისად იცვლება ურთიერთობები მანძილს, ძალასა და დროს შორის. განვიხილოთ მფრინავი ორგანიზმების ფრთების მოქნევა. შეეცადეთ, ამოძრავოთ მკლავები ზევით-ქვევით, რაც შეიძლება სწრაფად. რამდენად სწრაფად შეგიძლიათ ამის გაკეთება? ორჯერ ან სამჯერ წამში? დიდი ფრინველების უმრავლესობას შეუძლია, მოიქნიოს ფრთები 2-20-მდე წამში. ზოგიერთი მწერი კი, წამში 500-ჯერაც კი ასწრებს. ეს შეიძლება გასაოცრად ჟღერდეს, მაგრამ როცა ზომის მასშტაბი იცვლება, ასევე იცვლება შესაბამისი დროის მასშტაბიც. თქვენ ძალიან მარტივად შეგიძლიათ ამის დემონსტრირება თქვენი თავისთვის. მიაბით რაიმე ტვირთი სიმს და ამოძრავეთ ის ქანქარასავით. როცა სიმის სიგრძეს შეამცირებთ, ნახავთ, რომ იგი წინ და უკან მეტი სისწრაფით მოძ-



სურ. 1-16. წყლის რწყილი *aphnia magna*, მცირე წყლის ცხოველი ხილულია შიშველი თვისთვის. (მ. მურმა მოგვანოდა სურათი).

რაობს. რხევის დონე იცვლება სიმის სიგრძის უკუპროპორციულად. გაანახევრეთ სიმის სიგრძე და მისი რხევის სიჩქარე გაორმაგდება. მრავალი მწერის ფრთის სიგრძე სანტიმეტრზე მცირეა, ასე რომ, არ უნდა გვიკვირდეს — მწერს ასჯერ სწრაფად შეუძლია ფრთების ქნევა, ვიდრე ჩვენ მკლავებისა.

1.7 ბუნების ისტორია (ბუნებათმცოდნეობა) წარმოადგენს ეკოლოგიური კვლევის საფუძველს

წარმოვიდგინოთ, რომ პანამის ტროპიკული ტყიდან გადავინაცვლეთ ჩრდილოეთით — სამხრეთ კალიფორნიის მოხავეს დიდ უდაბნოში. უდაბნო, როგორც წესი, არის უკაცრიელი ადგილი წვიმის დიდი ნაკლებობით, ზაფხულის მწველი მზითა და ზამთრის სიცივით. აქ ისეთი აუტანელი პირობებია, რომ მცირე მცენარეების გარდა, ერთი შეხედვით ის ცოცხალი ორგანიზმებისგან სრულიად განმედილია წლის უმეტეს დროს. მაგრამ უდაბნოს სიჩუმე და მოჩვენებითი უნაყოფოება დროდადრო დარღვეულია ზამთრის რბილ დღეებში და სწორედ იანვრის ერთ-ერთ ასეთ დღეს დილაადრიან მოვედით ჩვენ აქ. როცა დილის მზემ გაათბო უდაბნო, მოულოდნელად ყველაფერი გამოცოცხლდა. ქვიშაში გამოჩნდნენ მწერებისა და სხვა არსებების ჯგუფები, რომლებიც გაცხოველებულნი მიმორბიან, მიხობავენ და დაფრინავენ აქეთ-იქით, სარგებლობენ რა, იმ ზომიერი ტემპერატურით, რომელსაც ეს დილა სთავაზობს. გამოძვრნენ სამალავებიდან და შეუდგნენ თავიანთ საქმეს: საკვებისა და/ან პარტნიორის ძიებას. ჩვენი ყურადღება მიიპყრო ერთი შეხედვით ათასობით წითელმა წერტილმა, რომლებიც ქვიშაზე მოძრაობენ. ჩვენ მუხლებზე ვეცემით, რათა უკეთესად შევხედოთ მათ. გაგვიმართლა, რომ ამ დღეს თან გვახლავს ეკოლოგები — ლოიდ ტევისი და ირვინ ნეველი, რომლებიც კარგად იცნობენ უდაბნოს ცხოვრებას. ისინი გვამცნობენ, რომ ახლა ჩვენ ვხედავთ *Dinothrombium pondorae*-ს, გიგანტურ წითელ ხავერდოვან ტკიპებს, რომელთა სამეცნიერო სახელი „სისხლის საშინელი წვეთი“ მომდინარეობს მათი სისხლთან მსგავსებიდან (სურ. 1-17). ტევისმა და ნეველმა ბევრი რამ იციან ამ არსებების შესახებ, რადგან 1960-იან წლებში ცნობისმოყვარეობამ მრავალი კითხვა დაასმევინა მათ ამ ორგანიზმების შესახებ (Tevis and Newell 1962). მათი მონათხრობი შთამბეჭდავია. ის მოიცავს ძირითად ინფორმაციას გიგანტური წითელი ხავერდოვანი ტკიპის შესახებ, მისი საბინადრო ადგილის, საკვებისა და რეპროდუქციული თვისებების შესახებ. რასაც ტევისი და ნეველი გვიყვებიან ტკიპის შესახებ, არის ბუნებათმცოდნეობა, ეკოლოგიური კვლევის საფუძველი.

ტევისმა და ნეველმა იმის ძიებით დაიწყეს, იყო თუ არა გამოჩენილი ტკიპების ქცევა დაკავშირებული უდაბნოს ფიზიკურ პირობებთან. მათ აღმოაჩინეს, რომ ტკიპები წლის უმეტეს ნაწილს ქვიშის

ქვეშ ჩაფლულები ატარებდნენ. ასევე გაარკვიეს, რომ გარკვეული პირობები, რომლებიც ინვევენ ტკიპების გამოჩენას, ხშირად იჩენს თავს მახოვას უდაბნოში. ოთხწლიანი დაკვირვების განმავლობაში, მოთმინება — ყველა ნატურალისტის კარგი თვისებაა, ზრდასრული ტკიპები მინის ზედაპირზე მხოლოდ ათჯერ გამოჩნდნენ, ყოველთვის დეკემბრის, იანვრის ან თებერვლის გრილ დღეებში, როცა შეეძლოთ, უდაბნოს ზედაპირის ტემპერატურის გაძლება. თავიანთი დაკვირვებებიდან ტევისის და ნეველს შეეძლოთ, დაესკვნათ, რომ ზედაპირზე გამოჩენა მოხდებოდა პირველ მზიან დღეს სამ მეთედ დუმიანი წვიმის შემდეგ იმ პირობით, თუ ტემპერატურა ზომიერი იქნებოდა.

ჩვენი უდაბნოში ჩასვლის დღეს, დილის 9-10 საათისთვის ტკიპები გამოვიდნენ თავიანთი სამალავებიდან და გვიანი დილისთვის უკვე შეგვეძლო ათასობით ტკიპას დანახვა, რომლებიც სხვადასხვა მიმართულებით მოძრაობდნენ. შუადღისას, 11:30-სა და 12:30-ს შორის, ტკიპები კვლავ ქვიშაში ჩაძვრნენ და მხოლოდ მომავალ წელს კიდევ ერთხელ თუ ამოძვრებოდნენ მინის ზედაპირზე.

„სისხლის საშინელი წვეთები“ უბრალოდ იმისთვის არ ტოვებენ თავიანთ ორმოებს, რომ დაატერორონ უდაბნოში მოგზაურები. ყოველ წელს თავიანთ 2-3 საათიანი ზედაპირზე ამოსვლის განმავლობაში ტკიპმა უნდა შეასრულოს ორი მნიშვნელოვანი ფუნქცია: კვება და დაწყვილება. იმავე დღეს, როდესაც ტკიპები სამალავებიდან გამოდიან, ჩნდებიან ასევე ტერმიტების ურდოები, რომლებიც უდაბნოს ქვიშის თავზე დაფრინავენ და მათი გამოჩენაც იმავე ფაქტორებითაა გამოწვეული. სწორედ ამ ტერმიტებით იკვებებიან ტკიპები. ცხადია, მფრინავ ტერმიტს მხოხავი ტკიპი ვერ დაიჭერს. მან უნდა დაადგინოს თავისი მსხვერპლის ადგილსამყოფელი, როცა ტერმიტები მიწაზე ეცემიან და ფრთებს კარგავენ მანამ, სანამ ის მიწაში ჩაფლობას მოასწრებს. ეს ყოველივე ძალიან სწრაფად ხდება და ტკიპებსაც თავიანთი მსხვერპლის შესაპყრობად მხოლოდ ერთი საათი ეძლევათ.



სურ. 1-17 გიგანტური წითელი ხავერდოვანი ტკიპა

რადგანაც ტკიპები მარტონი არიან სოროებში, ისინი უნდა დაწყვილდნენ იმ მოკლე პერიოდში, რომელსაც მინის ზედაპირზე ატარებენ. გიგანტური ხავერდოვანი ტკიპის არშიყი ძალიან ჰგავს ობობას და სხვა მისი ნათესავების არშიყს. მამრი ნერვიულად დადის მჭამელი მდედრის გარშემო, ურტყამს და ჩხვლეტს რა მას თავზე, მის გარშემო ქვიშას ფარავს თხელი ქსელით. მამრები მჭამელ მდედრებს ორი მიზეზით ეარშიყებიან: პირველი, მდედრებს აქვთ უდიდესი მადა (მათ ხომ ბოლო ერთი წელი არ უჭამიათ) და ისევე გემრიელად შეჭამენ მამრ ტკიპს, როგორც ტერმიტს. მეორე და ალბათ უფრო მნიშვნელოვანი გარემოება გახლავთ ის, რომ მდედრებს კვერცხების დადება შეუძლიათ მხოლოდ მაშინ, თუ საკვები აქვთ მიღებული. ამრიგად, მჭამელ მდედრთან შეჯვარებით, მამრს გარანტირებული აქვს, რომ მისი ძალისხმევა ფუჭი არ არის.

დაახლოებით შუადღისთვის, მას შემდეგ, რაც ტკიპები დანაყრდნენ და დაწყვილდნენ, ისინი გროვდებიან ქვიშის დიუნების ქარისკენ მიმართულ ვარდნილებში, სადაც ზედაპირის ტემპერატურა და ქვიშის ნამცეცების ზომა მათთვის შესაფერისია (ნახევარ მილიმეტრზე მცირე დიამეტრში) და ეფლობიან მინაში ფაქტობრივად ერთდროულად, თითქმის იგივე უზილავი ხელი ამოძრავებდეთ. პირველ დღეს ტკიპები თავიანთი სოროების თხრას განაგრძობენ მანამ, სანამ გვიანი ზამთრის სიგრილე არ შეანელებს მათ საქმიანობას. თხრა გრძელდება მომდევნო დღეებშიც, როცა ქვიშა ხდება საკმარისად თბილი, სანამ სოროები არ მიიღებენ დასრულებულ ფორმას. მომდევნო წლის განმავლობაში ზრდასრული ტკიპა დროს სოროში ზევით-ქვევით მოძრაობაში ატარებს, რათა სდიოს მისი სასურველი ტემპერატურის მოძრაობას, როცა მინის ზედაპირი ცხელდება და ცივდება დღის განმავლობაში.

მდედრები კვერცხებს ადრეულ გაზაფხულზე დებენ. ტკიპები მალევე იჩეკებიან და მიცოცავენ უდაბნოს ზედაპირისკენ მასპინძლის, როგორც წესი, კალიების ძიებაში და ეკვრიან მათ. ზრდის პროცესში ახალგაზრდა ტკიპი რჩება თავის მასპინძელთან და იკვებება მასპინძლის სხეულის სითხით. ზრდასრულობაში შესული ტკიპა სწყდება თავის მტარებელს და ეძებს შესაფერის ადგილს ქვიშაში სოროს ამოსათხრელად. ის ამით ანახლებს გიგანტური ხავერდოვანი ტკიპის სასიცოცხლო ციკლს.

ბუნებრივი ისტორიის (ბუნებათმცოდნეობის) დაკვირვებანი არ არის დაყვანილი მხოლოდ ორგანიზმთა ყოველდღიურ დეტალებამდე. ეს დაკვირვებები მოიცავენ პოპულაციებსა და თანასაზოგადოებებში ორგანიზმთა ინტერაქციებისა და კომპლექსური ეკოსისტემების ბიოლოგიურ და ფიზიკურ კომპონენტებს შორის რთული ურთიერთქმედებების პროცესებს. ბუნების შესახებ ჩვენი დაჟინებული კითხვების დასმა და ჩვენი ექსპერიმენტული გამოძიებანი ხელს უწყობენ ბუნების ისტორიის გავრცობას, მის გამდიდრებას

მანამდე, სანამ ის განსაცვიფრებელ, საუკეთესო მისტიკურ ნოველაზე არანაკლებ საინტერესო ისტორიად არ გადაიქცევა.

ბუნებრივი ისტორია (ბუნებათმცოდნეობა) ამ წიგნის ყველა, დესკრიფციულიდან დაწყებული და თეორიულით დასრულებული, თავის საფუძველია; თითოეული ისტორია, რომელსაც ჩვენ წარმოგიდგენთ, ხაზს უსვამს ეკოლოგიური პრინციპების განსხვავებულ კომპლექტს.

1.8 ბუნების წესრიგზე გავლენას ახდენს ადამიანთა საქმიანობა

ამ თავის დასაწყისში ხაზი გავუსვით იმას, რომ ბუნებრივი სამყაროს სრულად გასაგებად, ასევე სრულად უნდა შეგვეფასებინა ბუნებაში ადამიანთა საქმიანობა. ადამიანთა საქმიანობას, როგორცაა, მაგალითად, სოფლის მეურნეობა, რეალური ეკოლოგიური გავლენა აქვს. ისინი ცვლიან ბუნებრივ პროცესებს, პროცესებს, რომლებიც დედამიწაზე სიცოცხლეს ინარჩუნებენ. ჩვენი მიზანი ამ წიგნში არ არის მკაცრად ყურადღების გამახვილება იმ გავლენაზე, რაც ადამიანებს აქვთ ბუნებაზე, მაგრამ ჩვენ ხშირად შევხებით ამ თემას. გვსურს, ხაზი გავუსვათ ეკოლოგიის ამ ასპექტის მნიშვნელობას და ამ თავს დავასრულებთ იმაზე საუბრით, რომ ადამიანთა საქმიანობა, მართალია, საუკეთესო განზრახვით აღსრულებულნი, დრამატულად ცვლიან ეკოლოგიურ სისტემას.

ადამიანთა პოპულაციის ზრდის უმაღლესი მაჩვენებელი (2-3,5 % წელიწადში) არის საჰარის სამხრეთ აფრიკაში. ეს არის ფართო რეგიონი, სადაც ადამიანთა გადარჩენა დიდი ხანია დაკავშირებულია ეკოსისტემის ჯანმრთელობაზე, რადგანაც ის დიდად არის დამოკიდებული საარსებო დონის მესაქონლეობასა და თევზჭერაზე. რეგიონში ხშირია გვალვა და არის შავი ჭირით მოცული ბუნებრივი რესურსების ზედმეტად ექსპლუატირების არე. 1954 წლის დასაწყისში ვიქტორიას ტბაში კეთილი განზრახვით ნილოსის ქორჭილა მოამრავლეს. 30 მილიონ ადამიანზე მეტი იყო დამოკიდებული ამ ტბიდან მთლიანად ან ნაწილობრივ საკვების მიღებაზე (Kaufman 1992), მაგრამ ვინაიდან ელემენტარული ეკოლოგიური პრინციპები იგნორირებულ იქნა, ტბის მთლიანი მეთევზეობა რისკის ქვეშ აღმოჩნდა (Barel et al. 1985, Kaufman 1992, Goldschmidt et al. 1993).

ნილოსის ქორჭილას შემოყვანამდე ვიქტორიას ტბაში ბინადრობდნენ ციხლიდები და სხვა სახეობის თევზები. ციხლიდები (საერთო სახელი, რომლითაც აღინიშნებიან *Cichlidae*-ს ოჯახში შემავალი თევზები) არიან მტკნარ წყალში მოსახლე თევზები, რომლებიც უმეტესწილად სამხრეთ და ცენტრალური ამერიკისა და აფრიკის ტბებსა და მდინარეებში ბინადრობენ, სადაც მათ ხშირად აგროვებენ და ყიდნიან აკვარიუმისთვის. მოპოვების უმეტეს ადგილებში, მათ განიცადეს ფართო ეკოლოგიური დივერსიფიცირება ეკოლო-



სურ. 1-18. აფრიკური ციხლიდის თევზი (Photo © Ken Lucas)

ციის გზით და წარმოდგენილი არიან მრავალი სახეობის ნიშნით — მხოლოდ ვიქტორიას ტბაში 300-მდე სახეობა მოიპოვება, რომელთაგან თითოეულს აქვს სპეციალიზებული საკვების მიღების და საბინადროს არჩევის ჩვეულებანი (სურ. 1-18). ევოლუციის გზით დივერსიფიკაციის ეს პროცესი ცნობილია **ადაპტაციური გამოსხივების** სახელით.

ციხლიდები ბალახის მჭამელები არიან და იკვებებიან მცენარეული ნივთიერებებით და დეტრიტით (ახალი ან ნახევრად გახრწნილი მცენარეული თუ ცხოველური ნივთიერებანი). ნილოსის ქორჭილა (სურ. 1-19) არის დიდი მტაცებელი, რომელიც იკვებება სხვა თევზებით — ამ შემთხვევაში მცირე ციხლიდებით. როდესაც ერთი ორგანიზმი ჭამს მეორეს, მოხმარებულ ორგანიზმში არსებული მთლიანი ენერგია არ არის ხელმისაწვდომი მომხმარებლისთვის. მოხმარებული მცენარის ან ცხოველის ნაწილებს ვერ ინელებს ორგანიზმი და გარკვეული რაოდენობის ენერგია იკარგება ნივთიერებათა ცვლის არაეფექტურობის გამო. ამის გამო, ნილოსის ქორჭილას ნაირი მტაცებელი თევზი შეუძლებელია მოიყვანო ისეთი მაღალი რაოდენობით, როგორც მისი ბალახისმჭამელი მსხვერპლი — ციხლიდები. მეტიც, ქორჭილა უცხო იყო ვიქტორიას ტბისთვის და ადგილობრივი ციხ-



სურ. 1-19 ნილოსის ქორჭილა (ლ. კაუფმანმა მოგვანოდა)

ლიდების ევოლუცია არ მოიცავდა მტაცებლისგან გაქცევის ჩვევას. ცხადია, ქორჭილამ მუსრი გაავლო ციხლიდების პოპულაციას, გაანადგურა რა ადგილობრივი მეთევზეობა და თავისი საკვები. ამის გამო, მან დააჩქარა საკუთარი, როგორც საექსპლუატაციო თევზის გადაშენება. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ადგილობრივი მეთევზეობა უკვე საკმარისზე მეტად იყო ექსპლუატირებული ადგილობრივი ადამიანის პოპულაციების ზრდის და თანამედროვე გაუმჯობესებული სათევზაო ტექნოლოგიების გამოყენების გამო. ამ პრობლემების შესაფერისი გადაჭრის გზა იქნებოდა ციხლიდების უკეთესი გამრავლება და არა მათთვის ახალი ეფექტური მტაცებლის შემოყვანა.

კიდევ სხვა, ახალი სახეობის უცხო თევზების შემოყვანა ამ ისტორიას შეცდომათა ტრაგიკომედიად აქცევს. ვიქტორიას ტბის სანაპიროების მახლობლად მცხოვრებ ხალხს ნილოსის ქორჭილას ხორცი არ მოსწონს. მათ ადგილობრივი თევზების ტექსტურა და გემო ურჩევნიათ. მეტიც, ნილოსის ქორჭილას ხორცს მოსახლეობა მზეზე კი არ აშრობდა, არამედ ბოლავდა. ასე რომ, ადგილობრივი ტყეები მალე გაიჩეხა შეშისთვის. რადგანაც დიდი ნილოსის ქორჭილას დიდი ბადეები ესაჭიროება, ადგილობრივი მეთევზეები, რომელთათვისაც ეს საქმიანობა საარსებო წყაროს წარმოადგენს, კონკურენციას ვერ უწევენ თანამედროვე ტექნოლოგიით აღჭურვილ კომერციული მიზნებისთვის მოთევზავე უცხოელებს. ამას სავალალო შედეგად კი ის მოსდევს, რომ ვიქტორიას ტბაში დაჭერილი ტონობით თევზის უმეტესი ნაწილი ხელმიუწვდომია ადგილობრივი მეთევზეებისთვის, მათ არ აქვთ ნილოსის ქორჭილას დასაჭერად საჭირო ხელსაწყოები. მეტიც, ეჭვი არსებობს თავად ნილოსის ქორჭილას ვარგისიანობას მოსახლეობის სტაბილურობისთვის. 1980-იანი წლებიდან ადგილი აქვს ნილოსის ქორჭილათა აუხსნელ ფართომასშტაბიან სიკვდილიანობას ვიქტორიას ტბაში (Kaufman 1992).

ახალი ეგზოტიკური სახეობების გაცნობით ეკოსისტემათა არევის შედეგები შორს მიმავალი და პროგნოზირებადია. ვიქტორიას ტბაში ციხლიდის მეთევზეობის განადგურება ნილოსის ქორჭილას შემოყვანის ერთადერთი რეპერკუსია არ არის. არსებობს იმის სარწმუნო სამხილებიც, რომ ტბის ფუნდამენტური ფიზიკური და ბიოლოგიური თვისებები, როგორიცაა ჟანგბადის მიწოდება, სიმღვრივე, პროდუქტიულობა (ფოტოსინთეზის დონე) და სანაპიროს ხაზის მცენარეული თანასაზოგადოების სტრუქტურა დრამატულად გაუარესდა ნილოსის ქორჭილას შემოყვანის შემდეგ. ცხადია, ვიქტორიას ტბის მახასიათებლებში მომხდარი ზოგ ცვლილებათაგანი გამოწვეული იყო ტბის გარშემო მოსახლე მზარდი ადამიანური პოპულაციების მიერ საკვების მოხმარების ზრდით, რამაც გამოიწვია

წყალმცენარეთა პროდუქტიულობის ზრდა. ამ პროცესს **ვეტროფიკაციის** სახელით იცნობენ. გუნდურად ვიქტორიას ტბის ციხლიდები მოიხმარდნენ წყალმცენარეთა ტიპების დიდ მრავალფეროვნებას და იკავებდნენ მრავალ სხვადასხვა საბინადრო ზონას. ციხლიდებს გამრავლების შემთხვევაში ჰქონდათ შესაძლებლობა, გადაემუშავებინათ საკვები ნივთიერებები და ამრიგად, შეეჩერებინათ ევტროპიკაცია მზარდი ადამიანური მოხმარების ფონზე. ნილოსის ქორჭილამ ტბიდან ციხლიდების მოშორებით, ჩაშალა ეს ბუნებრივ ნარჩენთა გადამუშავების სისტემა, დააჩქარა რა ამით ევტროპიკაციის პროცესი (Kaufman 1992, Goldstein et al. 1993).

ამ მაგალითიდან გამომდინარე, გაკვეთილი მარტივია: ადამიანი ვიქტორიის ტბის ეკოლოგიური

არეალის მნიშვნელოვანი შემადგენელი ნაწილია. ტრადიციული ადგილობრივი თევზაობა ხორციელდებოდა ათასი წლის მანძილზე, პოპულაციათა ზრდის ზენოლამდე და თევზის საექსპორტოდ გატანის შესაძლებლობის აღქმამ გამოიწვია ეკოლოგიურად არაჯანსაღი გადაწყვეტილების მიღება და დასავლეთ აფრიკის რეგიონის ეკონომიკური და სოციალური კატასტროფა.

მომდევნო თავში ჩვენ უფრო დეტალურად განვიხილავთ იმ მეთოდებს, რომლებსაც ეკოლოგები იყენებენ ვიქტორიას ტბის მსგავსი სიტუაციებისა და სხვა ეკოლოგიური სისტემების შესასწავლად. ჩვენ ვნახავთ, რომ ყველა სახის ეკოლოგიური კვლევა ემყარება ამ სტრუქტურების გაგებას ევოლუციურ პროცესებზე დაყრდნობით.

დასკვნა

1. ფენომენები, რომლებსაც ვაკვირდებით ბუნებაში წარმოადგენს ერთგვარ სტრუქტურას. ჩვენი კითხვები ბუნების შესახებ ეკოლოგიური გამოკითხვის დასაწყისია. ეკოლოგები სვამენ კითხვებს, რომლებიც იკვლევენ სისტემის მდგომარეობასა და პირობებს, ფუნქციებსა და მექანიზმებს და სტრუქტურის ევოლუციურ საფუძველს.

2. უამრავი სხვადასხვა სახის ორგანიზმი სახლობს ბუნებრივ სამყაროში. ამ მრავალფეროვნებამ შეიძლება მოახდინოს საკუთარი თავის, როგორც ფაქიზი ცვლილებების მანიფესტაცია ძირითად თემაზე. ამის მაგალითია ჩრჩილებისა და პეპლების, სხეულის მსგავსი ფორმისა და საკვები სტრუქტურის შემაცბუნებელი მრავალფეროვნება.

3. ბუნებრივ სამყაროს ახასიათებს კომპლექსური ინტერაქციები, რომლის საშუალებითაც სხვადასხვა სახეობა ერთმანეთზეა დამოკიდებული.

4. სიკვდილი და ცვლილება ბუნებრივი სამყაროს მახასიათებლებია, მაგრამ მასალები და პოპულაციები განახლდებიან რეპროდუქციის ციკლებით და საკვები ნივთიერებების გადამუშავებით.

5. სტრუქტურებს, რომლებსაც ჩვენ ვაკვირდებით ბუნებაში, საფუძველად უდევს ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესები. ამ პროცესთა გაგება გვაძლევს, საშუალებას წინასწარ განვჭვრიტოთ და ავხსნათ სტრუქტურები.

6. სტრუქტურები ბუნებრივ სამყაროში საუკეთესოდ არის გაგებული, როგორც ევოლუციის გზით ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი, რაც თავდაპირველად ჩარლზ დარვინმა შემოგვთავაზა. ბუნებრივი გადარჩევა გულისხმობს ორგანიზმების დიფერენციალურ გადარჩენას, რომლებიც ფლობენ გარკვეულ უპირატეს ნიშნებს — ადაპტაციებს. ეს პროცესი ემყარება იმ ფაქტს, რომ ინდივიდებს შორის თვისებები იცვლება და ამათგან ზოგი ინდივიდი მეტადაა მიდრეკილი გამრავლებისკენ. ინდუსტრიული მელანიზმი ინგლისის დანიწკლულ ჩრჩილებში ბუნებრივი გადარჩევის მაგალითია.

7. ბუნების ჩვენეული ინტერპრეტაცია შეზღუდულია ჩვენი სენსორული სიმკვეთრით და ჩვენი შეხედულებებით.

8. ეკოლოგები იგებენ ბუნებას კითხვების დასმით, კავშირების აღმოჩენით და მათგან ბუნებრივი ფენომენის დეტალური თეორიის განვითარების საშუალებით. ამ ინფორმაციას ბუნებათმცოდნეობა ეწოდება და ის შეადგენს ეკოლოგიური კვლევის საფუძველს.

9. ეფექტი, რომელიც დასავლეთ აფრიკის ვიქტორიის ტბაში ნილოსის ქორჭილას შემოყვანამ მოახდინა ადგილობრივ ციხლიდებზე, ცხადი მაგალითია იმისა, თუ როგორ შეუძლია ბუნებათმცოდნეობის (ბუნებრივი ისტორია) ცოდნის ნაკლებობას ეკოლოგიური კატასტროფის გამოწვევა.

საპარჯიშოები

1. ადამიანები გადარჩენისთვის ბუნებრივ სამყაროზე არიან დამოკიდებულნი. ამის ილუსტრირებისთვის, წარმოიდგინეთ ის საჭმელები, რომლებიც გუშინ სამხარზე მიირთვით. ჩამოთვალეთ რა ორგანიზმს წარმოადგენს საკვები, დედამიწის რა ადგილას ბინადრობს ორგანიზმი და ველურ ბუნებაში იპოვა ის ადამიანმა თუ მოიყვანა.

2. წარმოიდგინეთ ამ წიგნის ყდაზე არსებული ნახატი, რომელიც წარმოადგენს ბუნებრივი სამყაროს მხატვრისეულ ინტერპრეტაციას. რა ბუნებრივი ინტერაქციებია ასახული ამ ნამუშევარში? ახსენით, რა თავნებობის საშუალება მისცა მხატვარმა საკუთარ თავს ბუნების წესრიგის ასახვისას ინფორმირებისა და გართობის ეფექტის მისაღწევად.

3. მოძებნეთ ტყის, უდაბნოს ან მდელოს მშვიდი ნაკვეთი/პეტჩი, სადაც ერთ-ორ საათს დაჰყოფთ. ამ დროის განმავლობაში ჩაიწერეთ ათი „როგორ?“-ზე დაწყებული და ხუთი „რატომ?“-ზე დაწყებული კითხვა. ამ წიგნის ან ნებისმიერი სხვა წყაროს გამოყენებით, წარმოადგინეთ პასუხი ერთ „როგორ?“ და ერთ „რატომ?“ კითხვაზე.

4. ბუნებაში თქვენი გასვლის განმავლობაში ჩაიწერეთ ყველა სახის ბუნების ინტერაქცია, რომლებიც თქვენი იქ ყოფნით არის გამოწვეული. იფიქრეთ, თუ

როგორ რეაგირებენ ცხოველები თქვენს გარშემო თქვენს იქ ყოფნაზე ან იმაზე, თუ როგორ გავლენას ახდენს თქვენი მოძრაობა იმ არეში არსებულ მცენარეებზე. ასევე, ჩაინიშნეთ თუ როგორ მოქმედებენ ბუნებრივი სამყაროს კომპონენტები თქვენზე.

5. ჩვენი, როგორც მეცნიერების, პასუხისმგებლობის ნაწილია ბუნების ინტერპრეტირება მათთვის, ვინც არ არის გაწვრთნილი სამეცნიერო პრინციპებით. წარმოადგინეთ ბუნებრივი სამყაროს მრავალფეროვნების, კომპლექსურობის მნიშვნელობის და სილამაზის ფართე ახსნა.

6. დაწერეთ ევოლუციის გზით ბუნებრივი გადარჩევის ფართო აღწერა ისე, რომ არც სიტყვა „ევოლუცია“ და არც „სელექცია“ არ გამოიყენოთ. თქვენს ახსნას შეიძლება ჰქონდეს მაგალითის ფორმაც.

7. დღეების ან კვირების განმავლობაში ჩატარებული დაკვირვების გამოყენებით გაავრცელეთ შინაური ძაღლის ან კატის, ან რომელიმე სხვა შინაური ცხოველის ან სხვა რომელიმე ორგანიზმის ბუნებრივი ისტორია, რომლის დაკვირვებაც თქვენ რეგულარულად შეგიძლიათ. ბუნებრივი ისტორია უნდა მოიცავდეს მის მნიშვნელოვან ინტერაქციებს სხვა ორგანიზმებთან, როგორიც ხარტ, მაგალითად, თქვენი ან თქვენი მეგობრები.

თავი 2



ბუნების წესრიგის აღმოჩენა

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ გამოიყენება ეკოლოგიაში ჰიპოთეზები?
- როგორ გამოიყენება ეკოლოგიაში თეორიული მეთოდები?
- რა მნიშვნელობა ენიჭება სტატისტიკას ეკოლოგიურ კვლევაში?
- რა სახის კითხვებზეა პასუხის გაცემა შესაძლებელი არჩევითი კვლევის მეშვეობით?
- რა მნიშვნელოვანი თვისებები აქვს ექსპერიმენტს?
- როგორ გამოიყენება ექსპერიმენტები ამფიბიების პოპულაციის ვარდნის გამოსაკვლევად?
- რატომ არის მნიშვნელოვანი ორგანიზმთა ევოლუციური ისტორიის გაგება მათი ეკოლოგიის გაგებისთვის?
- რა ნაბიჯებს მიჰყვებიან ეკოლოგები თავიანთი კვლევების შედეგების გამოქვეყნებისას?
- რა ურთიერთობაა ეკოლოგიასა და სოფლის მეურნეობის პრაქტიკას შორის?
- რა სხვადასხვა კომპლექსურობის დონეებისგან შედგება ეკოლოგიური კვლევა?
- რა განსხვავებაა ეკოლოგიის მეცნიერებასა და გარემოს მენეჯლიზმის პრაქტიკას შორის?

ბუნებრივი სამყაროს კვლევას ბუნებაში სტრუქტურისა და კავშირების გამონახვით ვინყებთ. ამისთვის ვსვამთ მარტივ კითხვებს სტრუქტურის შესახებ და აღვწერთ ჩვენს მიერ გამოკვლეული ობიექტის ბუნებრივ ისტორიას (თავი 1). ბუნების ჩვენეული აღმოჩენა გამყარებული და გაფართოებულია უფრო ენერგიული და გათვლილი გამოკითხვის სტრატეგიებით, ისეთებით, როგორებიც ევოლუციური თეორიის კონტექსტითაა შემოფარგლული, სისტემატური დაკვირვებით და ექსპერიმენტირებით წარმოებული, მათემატიკის, სტატისტიკისა და ბუნების ფიზიკური ძალების ცოდნით მხარდაჭერილი. ამ კვლევების დროს ჩვენ სირთულეებს გვიქმნის ბუნების უდიდესი ცვლილებები, რომლებიც ბუნების შესახებ ჩვენს დასკვნებს დამაჯერებლობას აკლებენ. სიძნელეებს გვიქმნის ასევე ბუნებრივ სამყაროში მუშაობის ზოგჯერ ღრმა ლოგისტიკური პრობლემები, მაგრამ ჩვენი, როგორც მეცნიერების ვალია, აღმოჩენათა გავრცელება და ახალ აღმოჩენათა

თა მნიშვნელობისა და შესაძლო გამოყენებების შესახებ საჯარო განხილვებში მონაწილეობა. ამ თავში ჩვენ ავხსნით ეკოლოგიური სამუშაოს პრაქტიკულ ასპექტებს, გაჩვენებთ, როგორ აფართოვებენ ეკოლოგები თავიანთ მარტივ კითხვებს, ბუნებრივი ისტორიის თავიანთ ცოდნას და ევოლუციური პროცესების მათეულ გაგებას ეკოლოგიური კვლევების განსახორციელებლად.

ეკოლოგიური კვლევის პროცესი მოიცავს შემდეგ ძირითად საფეხურებს: (1) დაკვირვებისა და აღმოჩენის გზით კითხვების დაგროვება; (2) ამ კითხვებზე შესაძლო პასუხების შესახებ მოსაზრებათა განვითარება; (3) შესაძლო კონკურენტული პასუხების შეფასება სისტემატური დაკვირვებებისა და ექსპერიმენტირების გზით და ამ დაკვირვებებისა და ექსპერიმენტების შედეგთა გამოყენება; (4) ბუნებრივი სამყაროს შესახებ დასკვნების გამოტანა. თავის პირველ ნაწილში ჩვენ ამ ნაბიჯებს დეტალურად აღვწერთ და ხაზს გავესვამთ იმას, თუ რა გავლენას

ახდენს მათზე ბუნებრივი ცვლილებები. თავის ბოლო ნაწილში განვიხილავთ ეკოლოგიური კვლევის ზოგიერთ პრაქტიკულ პრობლემასა და გამოწვევას. ასევე აღმოვაჩენთ, თუ როგორ გამოიყენება ეკოლოგიური კვლევების მეშვეობით მიღებული ცოდნა.

2.1 კითხვები ბუნების შესახებ გაზარტოვებული და რაფინირებული ჰიპოთეზებსა და თეორიებში

როცა დასმული კითხვის შესაძლო პასუხს განვიხილავთ, ჩვენ გამოვთქვამთ აზრს იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებს რაღაც. მაგალითად, ეკოლოგებს, რომლებმაც პირველად იკითხეს, თუ რატომ მცირდება ვიქტორიის ტბაში ციხლიდების პოპულაცია (იხ. თავი 1), შესაძლოა, ბუნებრივად მიეჩნიათ, რომ ნილოსის ქორჭილა გადამწყვეტ გავლენას ახდენდა ამ პოპულაციაზე. მოსაზრებას, რომ ციხლიდების კლება გამოწვეული იყო ნილოსის ქორჭილას მიერ, ეწოდება **ჰიპოთეზა**. იდეას, რომელსაც ჩვენ ვადგენთ სპეციფიკური მოსაზრებისთვის გარკვეულ დროს, **ნულოვანი ჰიპოთეზა** ეწოდება. ყველა სხვა შესაძლო მოსაზრებას ბუნებრივი პროცესების შესახებ **ალტერნატიული ჰიპოთეზები** ეწოდება. ალტერნატიული ჰიპოთეზები იმის შესახებ, თუ რატომ იკლო ციხლიდების პოპულაციების რიცხვმა ვიქტორიის ტბაში, მოიცავს ტბაში ახალი პარაზიტების გაჩენას, დრამატულ ცვლილებებს წყალმცენარეებში, რომლებითაც ციხლიდები იკვებებოდნენ ან დრამატულ ცვლილებებს ტბის ქიმიურ შემადგენლობაში, რომელიც გამოიწვია სოფლის მეურნეობისთვის წყლის დიდი რაოდენობით მოხმარებამ.

გამოთქმული ჰიპოთეზები ღებულობს თხრობითი, და არა კითხვითი წინადადების ფორმას. მაგალითად, „ნილოსის ქორჭილას შემოყვანამ ვიქტორიის ტბაში გამოიწვია ციხლიდების პოპულაციის კლება“, არის ჰიპოთეზა. იმ დროს, როცა შეკითხვა: „გამოიწვია თუ არა ვიქტორიის ტბაში ციხლიდები თევზების კლება ამ ტბაში ნილოსის ქორჭილას შემოყვანამ?“ ჰიპოთეზა სულაც არ არის. ჰიპოთეზები ხშირად უფრო ცხადად ფორმულირებულია ბუნებრივი სამყაროს ზოგ გაზომვად თვისებას შორის ურთიერთობის მათემატიკური გამოსახულების სახით. ამ თვისებებს **ცვლადები** ეწოდება, რადგანაც ისინი იძენენ შეფასებათა ნებისმიერ რიცხვს. ლურჯი პეპლების რიცხვი, რომლებსაც ჩვენ ვაკვირვებოდით ტროპიკულ ტყეში ჩვენი წარმოსახვითი სეირნობისას, ვიქტორიის ტბაში ყოველწლიურად წარმოშობილი ნილოსის ქორჭილათა რიცხვი და გიგანტური ხავერდოვანი ტკიპის მინის ზედაპირზე ამოსვლის წელიწადის დრო — ყოველივე ეს ცვლადთა მაგალითებია.

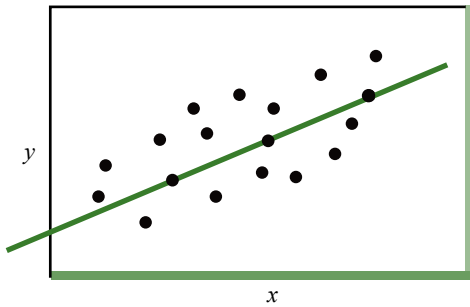
ბუნებრივი სამყაროს ცვლადობასა და კომპლექსურობას შეუძლია, გაართულოს ნულოვანი ჰიპოთეზების განვითარება. ხშირად არ არსებობს ერთი

კონკრეტული მოსაზრება იმის თაობაზე, თუ როგორ მოქმედებს სისტემა. ეკოლოგებმა უკვე დიდი ხანია აღიარეს, რომ სწორედ სხვადასხვა კომპონენტებს შორის ურთიერთკავშირი ბუნებას განსხვავებულ მახასიათებლებს ანიჭებს. როგორც წინაშე ვნახავთ, ამ ურთიერთკავშირებს ცხადად წარმოადგენს ნივთიერებათა მიმოცვლა, ენერგიის ტრანსფორმაცია, კვებითი ურთიერთობები, სოციალური ინტერაქცია და ბევრი სხვა პროცესი. ჩვენმა პირველმა მარტივმა კითხვებმა, შეიძლება ვერ მიგვიყვანონ პირდაპირ მარტივ ჰიპოთეზებამდე. ამის გამო, ეკოლოგიაში ბევრი ჰიპოთეზა წარმოიშობა თავდაპირველად თეორიული მოდელების განვითარების საშუალებით. ეს თეორიული მოდელები ხსნიან კომპლექსური სისტემების არსებითი ცვლადების ინტერაქციებს.

თეორიული ეკოლოგიური მოდელები არის ვერბალური, ალგებრული ან გრაფიკული კონსტრუქციები, რომლებიც ექსპლიციტურად გამოხატავენ სისტემის ცვლადებს შორის ურთიერთობებს. მარტივი ჰიპოთეზა შეიძლება თეორიულ მოდელად იქნეს მიჩნეული თავის უმარტივეს ფორმაში. მაგალითად, ნულოვანი ჰიპოთეზა: „მამალი ბაყაყები მღერიან გაზაფხულის წვიმის შემდგომი თბილი საღამოების დროს“, წინ სწევს ურთიერთობას გარკვეულ ცვლადებს შორის, რომლებიც წარმოადგენენ ბაყაყის გარკვეულ ქცევას (მამლის საარშოიო სიმღერის დროის შერჩევა) და ცვლადებს, რომლებიც წარმოადგენენ გარემოს პირობებს (ტემპერატურა და ნალექები).

ეკოლოგიურ თეორიათა უმრავლესობა გამოხატულია ალგებრული გამოსახულებებითა და განტოლებებით. ასეთი გამოსახვის ძალა განსაზღვრავს მათ მკაფიოდ ჩამოყალიბებულ ბუნებას წინასწარ განჭვრიტონ სისტემის ერთი კომპონენტის დინამიკა ამავე სისტემის სხვა კომპონენტებთან მიმართებაში. მათემატიკური გამოსახულებანი წარმოადგენენ ნაბიჯ-ნაბიჯ ინსტრუქციებს იმისა, თუ როგორ იცვლება ერთი ცვლადი მეორე ცვლადთან მიმართებაში. ძალიან მარტივი მაგალითი არის წრფივი განტოლება, $y = mx + b$, სადაც y და x ცვლადები არიან და m და b მუდმივები. მანამ, სანამ იცით m (ხაზის დახრილობა) და b (y -მკვეთი), y მნიშვნელობა ცნობილი იქნება x -ის ნებისმიერი მნიშვნელობისთვის. ეს მარტივი მოდელი არაორაზროვნად გვიჩვენებს, თუ როგორ არიან დაკავშირებული y და x როცა ცნობილია m და b .

მათემატიკურ გამოსახულებებს არ შეუძლიათ, ასახონ ეკოლოგიური პროცესების ზუსტი დინამიკა ბუნებაში ცვლილებების არსებობის გამო. მათემატიკური გამოსახულებები ბუნების მოდელებია. ამრიგად, ორი ცვლადის არსებობის პირობებში, რომლებსაც ჰიპოთეზის მიხედვით დადებითი ხაზობრივის ურთიერთობა აქვთ ($y = mx + b$), ეს ურთიერთობა ზოგადად ასეთია, მაგრამ აბსოლუტურად ზუსტი მართლაც არ არის. ეს ასახულია სურ.



სურ. 2-1 წრფე მათემატიკური მოდელია, რომელიც განსაზღვრავს დამოკიდებულებას ორ, x და y , ცვლადს შორის. თუ x და y ბუნებრივი სამყაროს ორი ფაქტორია და ერთი – y იზრდება, როცა x იზრდება, მაშინ ეს ურთიერთობა ვერ იქნება სრულყოფილი, რასაც ამ წრფის გარშემო გაბნეული წერტილები გვაჩვენებენ. ასეთ შემთხვევაში წრფე გვემსახურება მხოლოდ ორ ფაქტორს შორის ურთიერთობის მოდელის სახით.

2-1-ში, სადაც წერტილები გაფანტულია სწორი წრფის გარშემო. წრფე, თუ გნებავთ, ეკოლოგიური მოდელი — არის ჩვენი ჰიპოთეზა x და y ცვლადებს შორის ურთიერთობის შესახებ. წერტილები წარმოადგენენ x და y -ის ნამდვილ მნიშვნელობებს, რომლებიც ჩვენ ბუნებაში გავზომეთ. ცვლადებს მართლა წრფივი ურთიერთდამოკიდებულება აქვთ, მაგრამ ჩვენ ვერ გავავლებთ ერთ სწორ ხაზს, რომელიც ერთდროულად ყველა წერტილს შეაერთებდა. მოდელის მნიშვნელობა მდგომარეობს იმაში, რომ ის ფაქიზად აღწერს ურთიერთობის არსს.

მათემატიკური გამოსახულებების (ჩვენ ასევე შეგვიძლია მათ თეორიის გამოსახულებები ვუწოდოთ) ჰიპოთეზური განცხადებების სახით გამოყენების სარგებლიანობა შეიძლება დემონსტრირებული იყოს წრფივი განტოლების მომდევნო გარჩევით. თუ x და y ეკოლოგიური ინტერესის ცვლადები არიან, წრფივი განტოლება იქნებოდა ჰიპოთეზა ორი ცვლადის დინამიკის შესახებ. თუ ეკოლოგს მიაჩნია, რომ მიმართება არის შემდეგი: $y = mx + b$, ის გულისხმობს მხოლოდ იმას, რომ y და x ცვლადები წრფივ ურთიერთდამოკიდებულებაში არიან ერთმანეთთან. წრფის რეალური კონფიგურაცია, ანუ ის თუ წრფე, სად კვეთს y -ღერძს (b) და აქვს თუ არა მას დადებითი თუ უარყოფითი დახრილობა (m) — დაუზუსტებელი რჩება. თუმცა, თუ ეკოლოგი დაასკვნის, რომ მიმართება არის $y = -1,5x + 2,0$, ის გულისხმობს არა მარტო იმას, რომ აქ წრფივ ურთიერთობას აქვს ადგილი, არამედ იმასაც, რომ ეს არის ძალიან სპეციფიკური უარყოფითი წრფივი ურთიერთობაა. ამის მსგავსი მათემატიკური გამოსახულებანი და ბევრი სხვა, რომლებსაც ამ წიგნში შევხვდებით, წარმოადგენენ პირდაპირ და არაორაზროვან საშუალებებს ბუნების შესახებ ჰიპოთეზების თანდათანობით ამოხსნისთვის.

კიდევ ერთი თვისება მათემატიკური ეკოლოგიური თეორიისა, რომლის დემონსტრირებაც რთულია უბრალო წრფივი დამოკიდებულების საშუალებით,

მდგომარეობს თავად მათემატიკის ევრისტიკულ ბუნებაში. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, ცვლადებს შორის ალგებრული დამოკიდებულების აღმოჩენას შეუძლია, გამოამჟღავნოს სტრუქტურა სისტემაში, ანუ მომდევნო ჰიპოთეზა, რომელიც ჯერ კიდევ სრულყოფილად არ ჩანს. მათემატიკური თეორიის ამ ასპექტის შესაფასებლად წარმოიდგინეთ, რომ ეკოლოგი დაინტერესებულია იმის დადგენით, თუ როგორ ღებულობს სურსათის მომპოვებელი ჯილდოს ენერგიის სახით ერთგვაროვანი მსხვერპლისგან, რომელსაც ჭამს. არჩევითი კვლევისა და სხვა დაკვირვებების საფუძველზე თქვენ ფიქრობთ, რომ მნიშვნელოვანი შემდეგი ცვლადებია: 1. დრო — T_s , რომელსაც ეს ცხოველი ხარჯავს მსხვერპლის მოძიებაში; 2. სიხშირე — λ , რომლითაც მაძიებელი ცხოველი პოულობს მსხვერპლს გარემოში; 3. დრო — h , რომელიც სჭირდება ამ ცხოველს თითოეული მსხვერპლის დამორჩილებაში, მოკვლასა და შეჭმაში; 4. ენერგიის რაოდენობა — E_p , მიღებული თითოეული მსხვერპლისგან. თქვენ ინსტინქტურად გრძნობთ, რომ ამ ჩამონათვალთაგან ყველაზე მნიშვნელოვანი მსხვერპლის ძებნაში დახარჯული დროის მთლიანი რაოდენობაა. სანამ ექპერიმენტირებას დაიწყებთ, თქვენ რამდენიმე ხანს დაჰყოფთ ამ ცვლადებს შორის არსებული შესაძლო დამოკიდებულებების შესახებ ფიქრში. ანუ თქვენ ავითარებთ თეორიას. თქვენ მსჯელობებს შემდეგ დასკვნებამდე მიჰყავხართ:

ძებნის დროს მოპოვებული მსხვერპლის რაოდენობა $T_s \lambda$ -ია.

ენერგია E -ს მთლიანი მოცულობა, რომელსაც მაძიებელი ცხოველი იღებს ამ დროის განმავლობაში არის $(T_s \lambda) E_p$.

მსხვერპლთან გამკლავებისთვის დახარჯული დრო არის $(T_s \lambda) h$; ამრიგად, დროის მთლიანი რაოდენობა, რაც საჭიროა ენერგიის მისაღებად, უდრის ძებნის დროს პლიუს მსხვერპლთან გამკლავების დრო, $T_s + (T_s \lambda) h$, რასაც თქვენ უწოდებთ T -ს.

ამ იდეათა გამოყენებით, თქვენ განსაზღვრავთ იმ სიდიდეს, რომელიც ასახავს ცხოველის მიერ მიღებულ ჯილდოს საკვების მოძიების დროს. ის უდრის: დაგროვილი ენერგია გაყოფილი დახარჯული დროის მთლიან რაოდენობაზე ან:

$$\frac{(T_s \lambda) E_p}{T_s + (T_s \lambda) h}$$

როცა თქვენ ყურადღებით შეხედავთ ამ გამოსახულებას, თქვენ მიხვდებით, რომ შესაძლებელია მისი გამარტივება:

$$\frac{\lambda E_p}{1 + \lambda h}$$

ანუ მთლიანი მოძიების დრო, რომელიც თქვენი აზრით იყო მნიშვნელოვანი, საერთოდ არ ჩნდება განტოლების ამ ფორმაში. როგორც ჩანს, მნიშვნელოვანია ის დრო, რომლის განმავლობაშიც

მსხვერპლი მოიპოვება გარემოში — ჯ და დრო, რომელიც მაძებარ ცხოველს სჭირდება მათ მოსაკლავად და შესაჭმელად — *h*. უფრო უკეთ რომ ვთქვათ, ეს არის ძალიან გამარტივებული დამოკიდებულება თეორიის კომპლექსური ერთობისადმი, რომელიც უფრო დეტალურად ოცდამეთერთმეტე თავშია განხილული. თუმცა ის გვიჩვენებს, როგორ შეუძლია ცვლადებს შორის მარტივი დამოკიდებულების ალგებრული მოქმედებების ერთ მარტივ აქტს ბუნებრივი პროცესების მნიშვნელოვანი თვისებების გამომჟღავნება.

ხშირად ჩვენ ეკოლოგიური პრინციპების შესახებ მსჯელობას ვინწყებთ თითქმის ისევე, როგორც ალგებრულ ზემოთ ჰიპოთეტური სიტუაცია. ამას იმიტომ ვაკეთებთ, რომ ხაზი გავუსვით ეკოლოგიასა და მეცნიერებაში ზოგადად თეორიული აზროვნების მნიშვნელობას. თქვენ შეიძლება გამოიყენოთ ზემოთ მოყვანილი თეორიული ნამუშევარი ჰიპოთეზის საფუძვლად, რათა წარმოაჩინოთ ექსპერიმენტებისა და არჩევითი კვლევის გამოყენება. ან თქვენ შეიძლება არჩიოთ თქვენი თეორიის განვრცობა და მოიცვათ მასში ერთზე მეტი მსხვერპლი ან შეზღუდოთ რამენაირად მაძიებელი ცხოველის საქმიანობა. ამ მხრივ, თქვენ შეიძლება იპოვოთ გამოსახულება, რომელიც გულისხმობს ზოგად ტენდენციას და ფუნდამენტურ პროცესებს, ისინი ანესრიგებენ თქვენს აზროვნებას სტრუქტურათა ფართო კომპლექტის მიმართ. როცა ამგვარი თეორია განვითარებულია, შეგიძლიათ დაიწყოთ მოსაზრებებისა და განჭვრეტების ექსპერიმენტებით გამაგრება.

2.2 დასკვნები ბუნების სამყაროს შესახებ მოიცავენ უზუსტობებს

ჩვენ ხაზი გავუსვით იმ როლს, რომელსაც ცვლილებები თამაშობენ ევოლუციის გზით ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში (იხ. თავი 1). ბუნებაში ცვლილებების არსებობა ასევე პირდაპირ გავლენას ახდენს ჩვენს შესაძლებლობაზე აღმოვაჩინოთ ბუნების სამყაროს წესრიგი. კითხვები, რომლებსაც ეკოლოგები სვამენ, ჩნდება ინდივიდუალურ მოვლენებზე დაკვირვების შედეგად, მაგრამ ისინი გამიზნულნი არიან მოერგონ ამგვარი დაკვირვებების მთლიან ქსელს. ჩვენ ვხედავთ ფუტკარს, რომელიც სპეციფიკური სახეობის მცენარეთა ყვავილს სტუმრობს და გვანტერესებს, რამდენ ყვავილს სტუმრობს ფუტკარი ყოველდღე (სურ. 2-2) (ყოველდღე მონახულებულ ყვავილთა რიცხვი არის ცვლადი). ჩვენი ინტერესი არ არის შემოსაზღვრული ერთი ფუტკრით, რომელსაც იმ მომენტში ვუცქერით. გვანტერესებს ყველა ფუტკარი, რომლებიც სტუმრობენ ამ სახეობის მცენარეს ამ არეალში. ბუნებრივი ცვლილება ფუნდამენტურ შეზღუდვას აწესებს ამგვარი კითხვების ჩვენებულ გაგებაზე. ის არეალი, რომელშიც



სურ. 2-2. საშუალო რიცხვი იმისა, თუ რამდენჯერ სტუმრობენ ფუტკრები ყვავილებს მდელოში, შეიძლება განსაზღვრული იყოს ბევრითი დამკვირვებლის მიერ ფუტკართა მცირე ნაწილის მეშვეობით. ამ რიცხვს ეწოდება სტატისტიკური და განსაზღვრავს უცნობ რეალურ ვიზიტთა რიცხვს, პარამეტრს, რომლის დადგენა, პრაქტიკული მიზეზების გამო შეუძლებელია.

ჩვენ ფუტკარს ვაკვირდებით, შეიძლება, ათასობით ფუტკარს მოიცავდეს და თითოეული შეიძლება განსხვავდებოდეს ყვავილების რიცხვით, რომლებსაც ის ეწვევა დღის განმავლობაში. ამ ცვლილების საპირისპიროდ, ჩვენ კითხვას ვაზუსტებთ და თავიდან ვსვამთ: „როგორია ყვავილთა ის საშუალო რაოდენობა, რომლებსაც ფუტკარი დღის განმავლობაში სტუმრობს?“ რომ შეგვეძლოს ყვავილთა რაოდენობის დათვლა, ამ მონაცემთა შეკრება და მათი ჯამის გაყოფა არეალში მყოფ ფუტკართა სრულ რაოდენობაზე, ჩვენ მოვიპოვებდით რეალურ საშუალო რიცხვს იმ ყვავილებისა, რომლებსაც ფუტკარი დღის განმავლობაში საშუალოდ სტუმრობს. შესაძლებელი იქნებოდა საშუალოდ ვიზიტთა ნამდვილი რაოდენობის გაგება, თუ ჩვენ დავაკვირდებოდით არეალში მყოფი ყველა ფუტკრის ქვესიმრავლეს, მაგრამ ვინაიდან ამის საშუალება არ არსებობს, ყოველდღიური ვიზიტების ნამდვილი საშუალო რაოდენობის განსაზღვრა პრაქტიკულად შეუძლებელია.

ეს მარტივი მაგალითი გვაჩვენებს ყველა სახის მეცნიერული კვლევის მნიშვნელოვან თვისებას. ეს იდეა შეიძლება გაძლიერდეს შემდეგი სიტუაციის წარმოდგენით: თქვენ და თქვენი მეგობარი სხედხართ ერთმანეთის პირისპირ მაგიდის სხვადასხვა მხარეს; მაგიდაზე არის მუქი ეკრანი, რომელიც თქვენს სახეს მთლიანად ფარავს. თქვენს მეგობარს წინ აქვს საგანი, რომლის ზომა და ფორმა თქვენთვის უცნობია, რადგან მას ეკრანი ფარავს. თქვენი მიზანია, გაარკვიოთ საგნის კონფიგურაცია კითხვების დასმის საშუალებით. თქვენმა მეგობარმა მხოლოდ თქვენს მიერ დასმულ ზუსტ შეკითხვებს უნდა უპასუხო. ამრიგად, თუ ობიექტი არის პლასტიკის კუბი და თქვენ ეკითხებით მეგობარს „ეს ნივთი

ოთხკუთხედი?” თქვენი მეგობარი გიპასუხებთ — „არა“, რადგან ოთხკუთხედი ორგანიზომილებიანი ფიგურაა და ამრიგად, დაფარული ნივთის მხოლოდ ერთ მხარეს აღწერს. თქვენს მეგობარს ერთი საათის განმავლობაში უსვამთ კითხვებს, აკეთებთ ფრთხილ შენიშვნებს და ჩანახატებს ამ პროცესში. ამ ფრთხილი დაკითხვიდან თქვენ საგნის შესახებ ბევრ ინფორმაციას იღებთ, როგორიცაა მისი ზომა, ფერი და მასალა, რომლისგანაც ისაა დამზადებული და ცოტა ხნის შემდეგ რამდენიმე შესაძლო კონფიგურაცია მოგდით გონებაში. საბოლოოდ, იმის მიუხედავად, რომ ზოგიერთი ცნობა არ ეთანხმება თქვენს დასკვნას, თქვენ ფიქრობთ, რომ განავითარეთ კარგი აღწერა თქვენი მეგობრის საგნისა და მოითხოვთ მის ნახვას, რათა გაარკვიოთ, მიხვდით თუ არა, რა საგანია ეს. ამ დროს, თქვენი მეგობარი უცებ დებს საგანს ქაღალდის ჩანთაში და ტოვებს ოთახს. გარკვეულწილად, ეს არის უმთავრესი სირთულე, რომელსაც მეცნიერები აწყდებიან. თუ ბუნებას ფრთხილად და სისტემატურად „დავკითხავთ“, ბევრ რამეს შევიტყობთ მის შესახებ, მაგრამ ვერასდროს ვიქნებით აბსოლუტურად დარწმუნებულნი, არის თუ არა ჩვენი დასკვნები ჭეშმარიტი.

ამ გაურკვევლობის გამო, მეცნიერები ეყრდნობიან გამოკითხვის ალბათობის მოდელს, რომელიც განხორციელებულია **სტატისტიკაში**. ეს არის თვლადი მონაცემების შესწავლა და ანალიზი. სტატისტიკური მიდგომა გვაძლევს საშუალებას, გავიგოთ პროცესი რაღაც სპეციფიკური გაურკვევლობის დონის გათვალისწინებით. მაგალითად, არ იქნებოდით იმედგაცრუებული მეგობრის უეცარი გასვლით ოთახიდან, თქვენ რომ ვთქვათ, 90%-ით დარწმუნებული ყოფილიყავით თქვენი მოსაზრების სისწორეში. სწორედ ამ სახის დაურწმუნებლობას — არა სრულყოფილს, მაგრამ არსებობს — წარმოგიდგენს ეკოლოგიური მონაცემების სტატისტიკური ანალიზი. ჩვენ სტატისტიკური ანალიზის გარკვეულ ასპექტებს ავხსნით ეკოლოგიური კვლევების განხილვისას მთლიანად წიგნში. ამ მომენტისთვის კი, მოდით ვახსენოთ რამდენიმე ძირითადი იდეა.

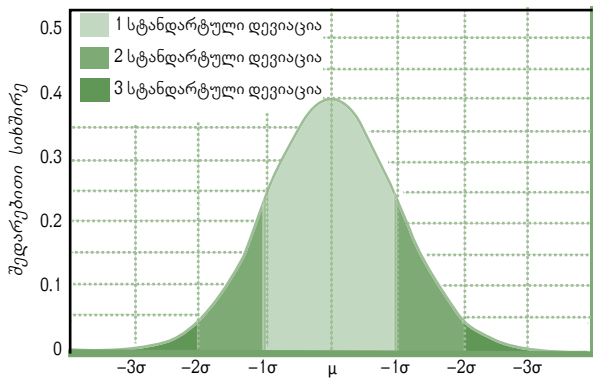
ძირითადი სტატისტიკა

სტატისტიკაში სისტემის უცნობ, ნამდვილ მახასიათებელს, ისეთს, როგორიცაა ფუტკრების მიერ მონახულებული ყვავილების საშუალო რიცხვი ან თქვენი მეგობრის მიერ დამალული საგნის ზუსტი ზომა და ფორმა, ეწოდება **პარამეტრი**. ეკოლოგიური სისტემის პარამეტრები ამოუცნობია გარკვეული მიზეზების გამო. მაგალითად, როგორც ადრე ვახსენეთ, სანამ ტექნიკურად შესაძლებელი იქნება არეალში ყოველი ფუტკრის მიერ დღეს მონახულებული ყვავილთა რიცხვის დადგენა, ამგვარი ინფორმაციის მოპოვებისთვის საჭირო ენერგიის რაოდენობა წარ-

მოუდგენლად დიდია. ცხადია, ზოგი ეკოლოგიური სისტემა საკმარისად მცირეა ან საკმარისად იზოლირებულია იმისთვის, რომ მოცემული ცვლადის ყველა შესაძლო გაზომვა განხორციელებადი იყოს. მაგალითად, გადაშენების საფრთხის წინაშე არსებული ცხოველებისა და მცენარეების პოპულაციები შეიძლება მოიცავდნენ უმცირეს ინდივიდებს. როცა პარამეტრის ოდენობა განისაზღვრება პირდაპირი დაკვირვებით ან გაზომვით, მაშინ სტატისტიკური ანალიზის გამოყენების საჭიროება აღარ არის.

სამეცნიერო კვლევის მიზანი — ინტერესის პარამეტრის გაზომვა ან პარამეტრის შესახებ ჩამოყალიბებული ჰიპოთეზის ექსპერიმენტის საშუალებით გაზომვაა. პარამეტრის გაზომვა **სტატისტიკის** საშუალებითაა შესაძლებელი. ეს არის რიცხობრივი მნიშვნელობა ან ინდექსი, რომელიც გამოითვლება **ცვლადის** გაზომვათა ნიმუშის მიხედვით, რაც თავის მხრივ, მიიღება ცვლადის შესაძლო გაზომვების მთლიანი ჯგუფისგან. ცვლადის ყველა შესაძლო გაზომვის ჯგუფს **სტატისტიკური პოპულაცია** ეწოდება. სტატისტიკური პოპულაცია განსხვავდება ბიოლოგიური პოპულაციისგან: პირველი შედგება ცვლადის დაკვირვებათა მთლიანი წყებისგან, უკანასკნელი კი — ერთ არეალში ერთი სახეობისადმი მიკუთვნებულ ინდივიდთა ჯგუფისგან. ყველა შესაძლო დაკვირვება ფუტკრების დღიური ვიზიტების რაოდენობისა ყვავილებთან ერთ განსაზღვრულ არეალში შეადგენს სტატისტიკურ პოპულაციას. ყვავილთან ვიზიტების ყოველდღიური რაოდენობის საშუალო მაჩვენებელი არის პარამეტრი. პარამეტრები სტატისტიკური პოპულაციების მახასიათებლებია. თუ ჩვენ შეგვიძლია, დავაკვირდეთ ორმოცდაათი ფუტკრის ყოველდღიურ ვიზიტს ყვავილთან, ეს ორმოცდაათი დაკვირვება იქნება სტატისტიკური პოპულაციის ნიმუში. საშუალო რიცხვი ყოველდღიური ვიზიტებისა ყვავილებთან ორმოცდაათი ფუტკრისთვის არის სტატისტიკა, რომელიც განსაზღვრავს რეალურ პარამეტრულ საშუალო მაჩვენებელს. სტატისტიკა ნიმუშის მახასიათებელია.

როგორც განსაზღვრა, ისე ჰიპოთეტური ტესტირება ეყრდნობა ცვლადის ინტერესის სხვადასხვა მნიშვნელობათა ძირითადი შესაძლებლობების ცოდნას. ამოკრეფილ დაკვირვებათა და ნიმუშიდან გამოანგარიშებული სტატისტიკის შესაფასებლად, ჩვენ უნდა გავითვალისწინოთ ცვლადის ძირითადი შესაძლებლობების გავრცელება. ბუნებრივი სისტემის მრავალი ცვლადი თითქმის უტოლდება მას, რაც **ნორმალური გავრცელების** სახელითაა ცნობილი (ზარის ფორმის ცნობილი მრუდი: სურ. 2-3). ამგვარი გავრცელების საშუალო მაჩვენებელი არის საშუალო პარამეტრული, აღნიშნული μ -თი (პარამეტრების აღსანიშნად ბერძნული ასოები გამოიყენება იმ დროს, როცა სტატისტიკურ მაჩვენებლებს რომაული ასოებით აღნიშნავენ). ნამდვილ, ნორმალურ გავრცელებ-



სურ. 2-3 ბევრ ბუნებრივ ცვლადს გრაფიკულად ზარის ფორმის შესაძლებლობების გავრცელება აქვს, მას ნორმალური გავრცელება ეწოდება. ნორმალურ ცვლადს აქვს ნამდვილი საშუალო მნიშვნელობა μ (საშუალო პარამეტრი). ცვლადის მნიშვნელობები სიმეტრიულად განლაგდებიან μ -ს გარშემო. ამ დროს ერთი ნახევარი საშუალო მაჩვენებლის დაბლა, მეორე კი მაღლა. დონე, რომლითაც მაჩვენებლები გაფანტულნი არიან μ -ის გარშემო გამოითვლება პარამეტრით, სახელად დისპერსია, σ^2 . დისპერსია გამოითვლება შემდეგნაირად $\sum(x_i - \mu)^2/N$. არის დაკვირვებათა მთლიანი რიცხვი სტატისტიკურ პოპულაციაში n , არიან ცვლადის ინდივიდუალური მნიშვნელობანი. ცვლადის კვადრატულ ფესვს გავრცელების სტანდარტული დევიაცია ეწოდება. დაკვირვებების დაახლოებით 68% სტანდარტული დევიაციის ფარგლებში მოხდება.

ბაში ცვლად მნიშვნელობათა ერთი ნახევარი საშუალოს ქვევითაა განლაგებული, მეორე ნახევარი კი — ზევით. ძალიან მცირე მნიშვნელობა იქნება საშუალოზე მცირედით ნაკლები და საგრძნობლად დიდ მნიშვნელობათა უმეტესობა საშუალოსთან ახლოს იქნება, მხოლოდ მცირედი მეტ-ნაკლებობით განესხვავება მას. ნორმალური განაწილების ფორმას განსაზღვრავს ის, თუ როგორ არის გავრცელებული დაკვირვებები საშუალოს გარშემო, ამას **დისპერსია** ეწოდება და აღინიშნება σ^2 -ით. დისპერსია გამოითვლება შემდეგნაირად $\sum(x_i - \mu)^2/N$. N არის დაკვირვებათა მთლიანი რიცხვი სტატისტიკურ პოპულაციაში ($i = \dots N$). ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ μ -სა და σ^2 -ს პარამეტრები ცვლადის გაზომვათა ნიმუშის მოპოვებით და სტატისტიკური მაჩვენებლის გამოთვლით $\bar{x}$, ეს არის ამორჩევი საშუალო მნიშვნელობა, რომელიც განსაზღვრავს μ -ს. ხოლო სტატისტიკური მაჩვენებელი s^2 განსაზღვრავს σ^2 -ს. ამორჩევითი დისპერსია s^2 გამოითვლება შემდეგნაირად: $s^2 = \sum(x_i - \bar{x})^2/(n-1)$. $(n-1)$ -ზე გაყოფა, რასაც თავისუფლების ხარისხი ეწოდება, აუცილებელია იმისთვის, რომ s^2 σ^2 -ის მიუკერძოებელი განმსაზღვრელი იყოს. თუ ეკოლოგს გონივრულად შეუძლია დაუშვას, რომ ცვლადს ნორმალური განაწილება აქვს და რომ არჩეულთა მოცულობა n , საკმარისად დიდია, არჩევითი სტატისტიკური მაჩვენებლები $\bar{x}$ და s^2 ცვლადის დისპერსიისა და საშუალო მნიშვნელობის კარგი განმსაზღვრელები არიან.

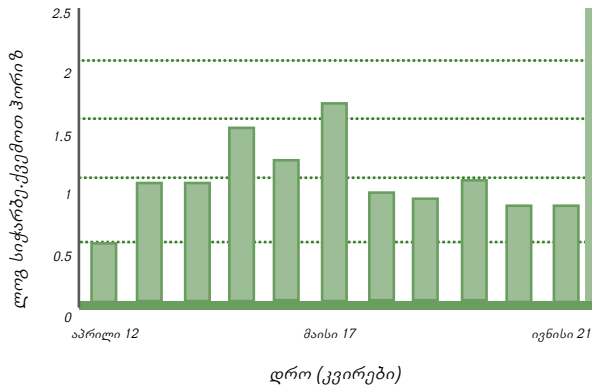
თქვენ შეამჩნევდით, რომ სანამ საშუალო მაჩვენებელი მოცემულია იმავე ერთეულში, რომელშიც ცვლადია, დისპერსია ყოველთვის მოცემულია ერთეულის კვადრატში. ანუ, თუ ცვლადი იზომება მეტრობით, მაშინ საშუალო მაჩვენებელიც მეტრობით, ხოლო დისპერსია კვადრატული მეტრობით (m^2) გაიზომება. კიდევ ერთი საზომი საშუალო მაჩვენებლის გარშემო გაბნეულობისა ნორმალურ განაწილებაში არის დისპერსიის კვადრატული ფესვი, $-\sqrt{s^2}$, სახელწოდებით **სტანდარტული დევიაცია** s . სტანდარტული დევიაცია მოცემულია იმავე ერთეულებში, რაშიც ცვლადი. ნორმალურ გავრცელებაში დაკვირვებათა დაახლოებით 68% ხდება სტანდარტული დევიაციის ფარგლებში, დაახლოებით 95% ხდება ორი სტანდარტული დევიაციის ფარგლებში, ხოლო 99% — სამი სტანდარტული დევიაციის ფარგლებში (იხ. სურ. 2-3). სტატისტიკის სიზუსტის საზომს ეწოდება **სტანდარტული ცდომილება**, აღინიშნება ამგვარად — SE. იგი გამოითვლება შემდეგნაირად:

$$SE = s/\sqrt{n}.$$

სიზუსტე აღნიშნავს, თუ რამდენად ახლოს არიან ერთმანეთთან ერთი და იმავე სიდიდის განმეორებული გაზომვები. მცირე სტანდარტული ცდომილება მიგვანიშნებს იმას, რომ სტატისტიკის განმეორებადი გამოთვლები ერთმანეთთან ახლოს არის. სტანდარტული ცდომილების ზომა დამოკიდებულია ამონარჩევის მოცულობაზე n . უფრო მსხვილ ამონარჩევებს უფრო ნაკლები სტანდარტული ცდომილება ექნებათ ცვლადში მოცემული დისპერსიისთვის. იქნება თუ არა არჩევითი საშუალო მაჩვენებელი რეალურ საშუალო მაჩვენებელთან ახლოს, **აკურატულობის** საკითხია. გაზომვის აკურატულობა ნიშნავს, თუ რამდენად ახლოსაა ეს გაზომვა იმ ცვლადის რეალურ მნიშვნელობასთან, რომელსაც ვზომავთ.

2.3 ეპოლოგები იყენებენ არჩევით კვლევას ეკოლოგიური პარამეტრების განსაზღვრად

ბუნებრივ სამყაროს აქვს რაოდენობრივი თვისებები, მაგალითად, როგორიცაა მოცემულ არეალში მყოფი სახეობის ინდივიდთა რაოდენობა, მათი ასაკი, ეკოლოგიური მოვლენების განხორციელების დრო, ყვავილობა, საარშიყო ქცევის დაწყება და ა.შ. ბუნებრივი სამყაროს ამ თვისებათა შესახებ მეტი ინფორმაციის მოპოვებისთვის ეკოლოგები **არჩევით კვლევებს** იყენებენ. არჩევითი კვლევები მოიცავენ ბუნების მთელ რიგ დაპროგრამებულ დაკვირვებებს. მაგალითად, ეკოლოგს შეიძლება აინტერესებდეს წლის რა დროს ქვირითობს ტბის მტკნარ წყალში მოსახლე თევზის გარკვეული სახეობა. წყალში დიდი რაოდენობით თევზის ლიფსიტის (მოუმწიფებელი



სურ. 2-4. ლიფსიტების სიჭარბე გარკვეულ დროში (ლოგ. მასშტაბი). ეს ინფორმაცია მოპოვებულია შერჩევითი კვლევის საფუძველზე ტალაჰატის მდინარეში, მისიისპის შტატი. პიკი წარმოადგენს ქვირითობის მოვლენას, რომელიც განხორციელდა გვიან აპრილში, როდესაც წყლის ტემპერატურა საკმარისად თბილი გახდა იმისთვის, რომ გამოჩენილიყვნენ ლიფსიტები. (რომ თურნერ ეტ ალ. 1994.)

ფორმები) არსებობა მეტყველებს ახლანდელ ქვირითობაზე (სურ. 2-4). ამრიგად, თუ ეკოლოგი ტბაში ლიფსიტების კვლევას პერიოდულად ამოირჩევდა, ვთქვათ, ყოველ კვირას ერთი წლის განმავლობაში, ის დაადგენდა ქვირითობის დროს ამორჩეულ ნიმუშებში ლიფსიტებზე დაკვირვების საშუალებით.

არჩევითი კვლევები ხშირად მოიცავენ სხვადასხვა ცვლადების დიდ რაოდენობას, რაც შემდგომ ექვემდებარება **კორელაციურ ანალიზს**. კორელაცია ცვლადებს შორის აღნიშნავს მათ ურთიერთდამოკიდებულებას. თუ ორი ცვლადი დადებით კორელაციაშია ერთმანეთთან, ერთის მაღალი მაჩვენებელი ასოცირდება მეორის მაღალ მაჩვენებელთან. მაგალითად, ნაყოფიერი თევზების ქვირითობის დრო ხშირად დადებით კორელაციაშია წყლის ტემპერატურასთან. ზემოხსენებულ არჩევით კვლევაში მეტ ლიფსიტაზე იქნება შესაძლებელი დაკვირვება გაზაფხულზე ტემპერატურის მომატებისას. კორელაცია ორ ცვლადს შორის არ გულისხმობს, რომ მათ ერთმანეთზე პირდაპირი გავლენის მოხდენა შეუძლიათ. ქვირითობის მიზეზი, შესაძლოა, არანაირ კავშირში არ იყოს ტემპერატურის ზრდასთან. კორელაცია ქვირითობასა და ტემპერატურას შორის შეიძლება შემთხვევითი იყოს ან ისინი ერთმანეთთან კომპლექსურად იყვნენ დაკავშირებულნი მესამე ცვლადის საშუალებით, რომელიც არ იქნა გაზომილი.

ხანდახან დიდი რაოდენობით ცვლადები იზომება და ყველა სახის თანაკორელაციები მათ შორის ექვემდებარება ერთდროულ ანალიზს **მრავალმხრივი ანალიზის** გამოყენებით. ამგვარი პროცედურები აანალიზებენ ერთდროულად ცვლადთა ჯგუფებს. როგორც წესი, ეს ხორციელდება ჯგუფებში სტრუქტურის დაჭერის მიზნით, რაც გამოისახება წრფივი კომბინაციით ან ცვლადთა რომელიმე სხვა ინდექსით. ეს პროცედურები მნიშვნელოვანია ეკოლო-

გიის თანასაზოგადოებაში, სადაც მრავალფეროვანი სახეობები ურთიერთქმედებენ.

გრძელვადიანი ეკოლოგიური მონიტორინგი

ეკოლოგიური პროცესები ხშირად ძალიან ნელა მიმდინარეობს და მათი გაგება შეიძლება მხოლოდ წლების ან ათწლეულების დაკვირვების შემდეგ. ამის გამო, ეკოლოგები იყენებენ ინდივიდუალური სახეობებისა და მთლიანი ეკოლოგიური სისტემების **გრძელვადიან ეკოლოგიურ მონიტორინგს**. ეს გრძელვადიანი კვლევები მოიცავენ ნიმუშთა დაგროვებას წლიდან წლამდე, ათწლეულების განმავლობაში. ვიქტორიას ტბაში თევზთა დინამიკის ჩვენებული აღქმის დიდი ნაწილი ტბის თევზების გრძელვადიანი შერჩევის შედეგია. უზარმაზარი ფასისა და შრომითი მოთხოვნების გამო, ისინი, როგორც წესი, ინდივიდთა, საგანმანათლებლო და სამთავრობო ინსტიტუტების კონსორციუმის მიერ ხორციელდება. ბევრ შემთხვევაში მონიტორინგული კვლევები ხორციელდება კვლევით ცენტრებში (ნახ. 2-5), რომლებიც განლაგებულნი არიან დედამიწის ძალიან მოწყვლად ნაწილებში, ან ადგილებში, სადაც ადამიანის ინტერვენციას ჯერ კიდევ მნიშვნელოვანი მასშტაბებისთვის არ მიუღწევია და სადაც შესაძლებელია წმინდა ბუნებრივი მოვლენების დაკვირვება. ამგვარი კვლევები უაღრესად მნიშვნელოვანია გლობალური კლიმატური ცვლილების არსისა და დონის განსაზღვრისათვის.

გრძელვადიანი მონიტორინგული კვლევების ჩატარების საჭიროება ცხადადაა ნაჩვენები მსოფლიოში ამფიბიათა პოპულაციებში (ბაყაყები, გომბეშოები და სალამანდრები) არსებული დღევანდელი კრიზისის საშუალებით. 1980-იანი წლებიდან მეცნიერებმა შენიშნეს მკვეთრი ვარდნა ამფიბიათა პოპულაციების მოცულობაში. ბევრ ადგილას პოპულაციებში ბაყაყების რაოდენობა ათეული ათასიდან რამდენიმე ასეულამდე შემცირდა, ხოლო მთელ რიგ ადგილებში პოპულაციები



სურ. 2-5 არქტიკული ტუნდრის გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევის ადგილმდებარეობა ალიასკაში, ტულიკის ტბასთან.

ეს კვლევითი ცენტრი განლაგებულია ჩრდილოეთ ალიასკის ძალიან შორეულ ადგილას, ბრუკსის ქედთან (რ.ლ. ჰოლბერტონმა მოგვანოდა სურათი).



სურ. 2-6 ოქროსფერი გომბეშო (უფო პერიგლენეს) კოსტა-რიკაში მონტევერდეს მთიანი ტყის ნაკრძალიდან. გომბეშოთა პოპულაციებმა დრამატული და აუხსნელი ვარდნა განიცადეს 1987-1989 წ.წ. პერიოდში (მ.ლ. კრამპმა მოგვანოდა სურათი).

მთლიანად განადგურდა. კოსტა-რიკის ოქროსფერი გომბეშო (*Bufo periglenes*) (სურ. 2-6) წარმოადგენს ამგვარი დაცემის დრამატულ მაგალითს. გომბეშო ბინადრობს კოსტა-რიკის ნესტიანი მთიანი ტყის მონტევერდეს ნაკრძალში, დაცულ არეალში, რომელიც დაცული ჩანს ადამიანის პირდაპირი ინტერვენციისგან. ბევრი სხვა ბაყაყისა და გომბეშოს მსგავსად, ზრდასრული ოქროსფერი გომბეშოები დიდი რაოდენობით გროვდებიან დროებით გუბეებში გაზაფხულზე, სადაც ისინი წყვილებიან და დებენ კვერცხებს. ამგვარი გამრავლების ეპიზოდი უმთავრეს გასამრავლებელ ადგილას ბრილანტეში 1987 წელს მოიცავდა 1 500-ზე მეტ გომბეშოს (Crump et al. 1992). მაგრამ 1988-89 წლებში, მხოლოდ ერთი გომბეშო აღმოჩნდა ამ ადგილას და საერთოდ ვერც ერთი გომბეშო ვერ იქნა შემჩნეული 1990-92 წლების გამრავლების პერიოდში. ამ დროის განმავლობაში, ინტენსიური ძებნის დროს აღმოაჩინეს მხოლოდ რამდენიმე ინდივიდი გამრავლების სხვა ადგილებში. მსგავსი მკვეთრი ვარდნა შეინიშნებოდა სხვა სახეობების მიმართაც მსოფლიოს სხვადასხვა ნაწილში. ლეოპარდისებრი ბაყაყების (*Rana pipiens*) ექვსი პოპულაციის კვლევამ კოლორადოში 1973-82 წლების განმავლობაში გამოამჟღავნა, რომ 1981 წლისთვის რეპროდუქტიულ წარუმატებლობას და გადაშენებას ჰქონდა ადგილი ექვსივე პოპულაციაში (Corn and Fogelman, 1984).

ის გრძელვადიანი კვლევები არ არის ხშირი და ამიტომ ხანდახან ძნელი დასადგენია პოპულაციების კლება სახეობათა კატასტროფული გადაშენებაა, თუ უბრალოდ პოპულაციის ბრუნვის ბუნებრივი დაბალი დონე (იხ. თავი 18). ამ მიზნით, 1991 წელს მსოფლიოს მეცნიერთა და სხვა ამ თემით დაინტერესებულთა ჯგუფმა დაიწყო ამფიბიათა პოპულაციის მონიტორინგი. ამ ორგანიზაციას, რომელსაც აფინანსებს გაერთიანებული სამეფოს ღია უნივერსიტეტი (Open University of United Kingdom), ეწოდება ამფიბიათა პოპულაციების კლების შემსწავლელი კომისია (Declining Amphibian Populations Task Force, DAPTF). მისი

ცხრილი 2-1 LTER ადგილების სია, რომელსაც ახლა ეროვნული სამეცნიერო ფონდი აფინანსებს:

- პ.ჯ. ენდრუსის ექსპერიმენტული ტყე, ლურჯი მდინარე, ორეგონის შტატი;
- არქტიკული ტუნდრა, ტულიკის ტბა, ბრუკის ქედი, ალიასკას შტატი;
- ბალტიმორის ურბანული LTER, ბალტიმორი, მერილენდის შტატი;
- ბონანზას ყურის ექსპერიმენტული ტყე, ფაირბენკსი, ალიასკის შტატი;
- ცენტრალური არიზონა-ფენიქსის ურბანული LTER, ფენიქსი, არიზონის შტატი;
- Cedar Crik-ის ეროვნული ისტორიული არე, მინეაპოლისი, მინესოტის შტატი;
- კოვეტას ჰიდროლოგიური ლაბორატორია, ოტო, ჩრდილოეთ კაროლინა;
- ჰარვარდის ტყე, პეტერშამი, მასაჩუსეტის შტატი;
- ჰაბარდ ბრუკის ექსპერიმენტული ტყე, დასავლეთ თორონტონი, ნიუ-ჰემფშირის შტატი;
- ჯორნადის ბასეინი, ლას კრუსესი, ნიუ-მექსიკოს შტატი;
- ე.კ. კელოგის ბიოლოგიური სადგური, ჰიკორი კორნერსი, მიჩიგანის შტატი;
- კონზა პაირიეს კვლევის ბუნებრივი არეალი, მანჰეტენი, კანზასის შტატი;
- ლუკილოს ექსპერიმენტული ტყე, სან-ხუანის მახლობლად, პუერტო რიკო;
- მაკმუდროს მშრალი ველები, მაკმუდროს სადგური, ანტარქტიკა;
- გრინ ლაქეს ველი (მწვანე ტბების ველი), ბოულდერის მახლობლად, კოლორადოს შტატი;
- ჩრდილო ზომიერი ტბები, ვისკონსინი;
- პალმერის სადგური, ანტარქტიკა;
- სევილეტას ეროვნული ნაკრძალი, ალბუკერკის მახლობლად, ნიუ-მექსიკოს შტატი;
- შორტგრის სტეპი, ნუნი, კოლორადოს შტატი;
- ვირჯინიის სანაპიროს მონაკვეთი, ოისტერის მახლობლად, ვირჯინიის შტატი;
- LTER ჯგუფის ოფისი, ალბუკერკი, ნიუ-მექსიკო.

მიზანია ამფიბიათა პოპულაციების კლების დონის განსაზღვრა და თანამშრომლობა ამ კლების მიზეზების გამოსაკვლევად. DAPTF-ის მონიტორინგულმა ძალისხმევამ, ქვემოთ აღწერილ ფრთხილ ექსპერიმენტულ კვლევებთან ერთად, მისცეს ეკოლოგებს საბაზი, ერწმუნათ, რომ ამფიბიათა პოპულაციების კლება ადამიანის საქმიანობასთან დაკავშირებული კლიმატური ცვლილების შედეგია.

ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი გრძელვადიანი მონიტორინგი არის აშშ-ის ნაციონალური სამეცნიერო ფონდის მიერ 1980 წელს დაწყებული გრძელვადიანი ეკოლოგიური კვლევის პროგრამა. ამ პროგრამის მიზანი იყო გრძელვადიანი კვლევითი

ადგილების (მას ასევე LTER ადგილებსაც უწოდებენ) დაფუძნება აშშ-ის ყველაზე მგრძნობიარე და მნიშვნელოვან ეკოსისტემებში. ეს ადგილები ერთგვარი ფოკალური წერტილების როლს ასრულებდნენ ეკოლოგიური და კლიმატოლოგიური ინფორმაციის მონიტორინგისა და ერთობლივი კვლევის საქმეში. დღეისთვის პროგრამა მოიცავს 12 LTER ადგილს (ცხრილი 2-1), აქ დასაქმებულია 900-ზე მეტი ეკოლოგი სხვადასხვა საგანმანათლებლო თუ სამთავრობო ინსტიტუტიდან. პროგრამა გაფართოვდა და მოიცავს ანტარქტიკული კვლევის ორი ასეთი ადგილი. ურბანული გარემოს ეკოლოგიის მნიშვნელობის ხაზგასასმელად, ორი ურბანული LTER ადგილი (ფენიქსი და ბალტიმორი) დაფუძნდა 1997 წელს. 1993 წელს გამოქვეყნდა საერთაშორისო TER ჯგუფი მსოფლიოს ეკოლოგების საქმიანობის კოორდინირების მიზნით, საქმიანობისა, რომელსაც დიდი დრო და სივრცითი მასშტაბები სჭირდება. LTER პროგრამის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი თვისებათაგანი არის მონაცემთა ბაზის განვითარება, სადაც შესულია ინფორმაცია LTER ადგილების ეკოლოგიური ფაქტორებისა და კლიმატური პირობების შესახებ. ეს მონაცემები, რომლებიც ყველა მეცნიერისთვისაა ხელმისაწვდომი, წარმოადგენს ეკოლოგიური ცვლილების ისტორიას, რაც დაეხმარება ეკოლოგებს, გაიგონ როგორ მოქმედებს ბუნებრივი სამყარო.

2.4 ეკოლოგიაში გუნებაში მიზანოპრივი კავშირის შესასწავლად იყენება ექსპერიმენტებს

ყურადღებით დაკვირვებას და სისტემატურ გრძელვადიან ამორჩევას, შეუძლია, აღჭურვოს მეცნიერები ბუნების მოქმედების შესახებ არსებითი ინფორმაციით. მაგალითად, ტროპიკულ რეგიონებში შევარდნებზე ხანგრძლივი დაკვირვების შემდეგ, რომლებიც ბეჭედადებულნი იყვნენ პენსილვანიის მთებში, ეკოლოგები უკვე მეტი დარწმუნებით საუბრობენ შევარდნების მიგრაციის შესახებ. ტბის თევზების ქვირითობით დაინტერესებული ეკოლოგი დაასკვნის, რომ ქვირითობას ადგილი აქვს გვიან მარტში, თუ მისი ამორჩევითი კვლევა აჩვენებს, რომ წლიდან წლამდე ამ თევზების ლიფსიტების რიცხვი მკვეთრად იზრდება წლის ამ დროს. მაგრამ ამორჩევითი კვლევა არ გვანდის ინფორმაციას შევარდნების მიგრაციის და თევზების ქვირითობის ციკლების მიზეზების შესახებ. ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებს ბუნებრივი სისტემის ერთი კომპონენტი მეორეზე, არის ყველაზე რელევანტური ბუნებრივი სამყაროს გაგებისთვის. მიზეზთა შესახებ ინფორმაციის მისაღებად საჭიროა ექსპერიმენტების ჩატარება.

ექსპერიმენტი არის ქმედება, რითაც ბუნებრივი პროცესები მიმდინარეობს ექსპერიმენტატორის

მიერ კონტროლირებად პირობებში. ზოგ შემთხვევაში ექსპერიმენტატორი ახორციელებს საკმაოდ დიდ კონტროლს ბუნების ნაწილის ხელახლა შექმნით ან ლაბორატორიაში ან გარეთ პატარა კონტეინერებში (სურ. 2-7), სადაც ყველა, ან უმრავლესობა მნიშვნელოვანი ცვლადებისა, მის კონტროლქვეშ არიან. სხვა შემთხვევებში, მას შეუძლია, გააკონტროლოს, სისტემის არჩეული ნაწილები და ამით საშუალება მისცეს მის დანარჩენ ნაწილებს, ადგილობრივ პირობებში მიმდინარეობდნენ. ექსპერიმენტის მიზანია, ნულოვანი ჰიპოთეზის შესახებ დასკვნების გაკეთება. ანუ იმის განსაზღვრა, ნულოვანი ჰიპოთეზა სწორია თუ მცდარი. თუ დასკვნის მიხედვით ნულოვანი ჰიპოთეზა მცდარია, მაშინ სხვა რომელიმე ალტერნატიული ჰიპოთეზა იქნება მართალი. თუმცა ექსპერიმენტთა უმრავლესობა ვერ ასხვავებს ალტერნატიულ ჰიპოთეზებს და ამრიგად, ასეთ შემთხვევებში, საჭირო ხდება მეტი ექსპერიმენტი.

ჩვენ შეგვიძლია, საბოლოოდ განვსაზღვროთ, არის თუ არა ნულოვანი ჰიპოთეზა მართებული. ამრიგად, ნებისმიერ ექსპერიმენტულ პროცედურას თანდაყოლილი აქვს მცირე ცდომილება. ნულოვანი ჰიპოთეზის შეფასებისას, შესაძლებელია გარკვეული სახის შეცდომების დაშვება. ამის ნათელსაყოფად, მოვიშველიოთ ამერიკული იურისპრუდენცია, სადაც ექვმიტანილი უდანაშაულოდ ცნეს. ნულოვანი ჰიპოთეზის მიხედვით, „ადამიანს დანაშაული არ ჩაუდენია“. სასამართლო პროცესი ექსპერიმენტად წარმოვიდგინოთ, რომელიც ნულოვანი ჰიპოთეზის მართებულობის განსასაზღვრად იმართება. სამხილების განხილვის შემდეგ, მსაჯულებს გამოაქვთ განაჩენი, რომელიც ადამიანს სცნობს ან „დამნა-



სურ. 2-7 ექსპერიმენტული დაწესებულება ფიელდ სტეიტონის მისისიპის უნივერსიტეტში. ექსპერიმენტები ხორციელდება ცალკეულ რეზერვუარებში. რადგანაც თითოეული რეზერვუარი ერთი და იგივე წყლის წყაროს იყენებს და ერთსა და იმავე გარემო პირობებშია მოთავსებული, ისინი განსხვავდებიან მხოლოდ ექსპერიმენტატორის მიერ განხორციელებული მოპყრობით. (ს.ტ. თრეკლედმა მოგვანოდა)

		ნულოვანი ჰიპოთეზა	
		სწორი	შეცდომა
უარყოფა		I ტიპის შეცდომა	სწორი გადაწყვეტილება
გადაწყვეტილება ნულოვანი ჰიპოთეზის შესახებ		სწორი გადაწყვეტილება	II ტიპის შეცდომა
თანხმობა			

სურ. 2-8 II ტიპის შეცდომა. II სახის ექსპერიმენტული შეცდომა. როცა ნულოვანი ჰიპოთეზა სწორია (ფაქტი, რომელიც უცნობია მკვლევარისათვის), I ტიპის შეცდომას უშვებენ, როცა ჰიპოთეზას უარყოფენ. როცა ნულოვანი ჰიპოთეზა მცდარია, II ტიპის შეცდომას აქვს ადგილი, თუ ჰიპოთეზას თანხმდებიან. I და II ტიპის შეცდომის ალბათობა კონტროლდება ექსპერიმენტული დიზაინით.

შავედ“ ან „უდანაშაულოდ“. მაგრამ განსაზღვრავს კი რეალურად მსაჯულთა ვერდიქტი ეჭვმიტანილის ბრალეულობას ან უდანაშაულობას? ვერ განსაზღვრავს, რადგან მხოლოდ ეჭვმიტანილმა იცის, თუ წარმოვიდგენთ, რომ მოწმეები არ არსებობენ, არის თუ არა ის დამნაშავე. ვთქვათ, ეჭვმიტანილს დანაშაული არ ჩაუდენია — სხვა სიტყვებით, ნულოვანი ჰიპოთეზა: „ეჭვმიტანილს დანაშაული არ ჩაუდენია“ მართალია. თუ მსაჯულები გამოიტანენ ვერდიქტს: „დამნაშავე“, — მათ გაასამართლეს უდანაშაულო ადამიანი და დაუშვეს აშკარა შეცდომა. მათ უარყვეს ნამდვილი ნულოვანი ჰიპოთეზა, რაც სტატისტიკის ტერმინოლოგიით არის **I ტიპის შეცდომა** (სურ. 2-8). თუ მსაჯულები მიიჩნევენ, რომ ეჭვმიტანილი უდანაშაულოა, მათ სწორი გადაწყვეტილება მიუღიათ. ახლა წარმოვიდგინოთ ნულოვანი ჰიპოთეზა: „ეჭვმიტანილს დანაშაული არ ჩაუდენია“, არის მცდარი — ადამიანმა მართლაც ჩაიდინა დანაშაული. თუ მსაჯულები გამოიტანენ განაჩენს, რომ ის უდანაშაულოა, მათ დაუშვეს **II ტიპის შეცდომა**. ეს ნიშნავს მცდარი ნულოვანი ჰიპოთეზის მიღებას. სწორად შედგენილი ექსპერიმენტები აკონტროლებენ I და II ტიპის შეცდომებს. ამრიგად, ექსპერიმენტატორმა შეიძლება ზუსტად არ იცოდეს, უარყო თუ არა ნამდვილი ნულოვანი ჰიპოთეზა, მაგრამ მას ეცოდინება, რა ალბათობა არსებობს ამგვარი შეცდომის დაშვებისა.

მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერება, რომ დაურწმუნებლობის არსებობა და შეცდომის დაშვების შესაძლებლობა არ აუფასურებს სამეცნიერო ინფორმაციას, არც ბუნების წესრიგისკენ მიმართულ პროგრესს უშლის ხელს. დაურწმუნებლობა ყველა სამეცნიერო კვლევის სფეროს ნაწილია. პოლიტიკური მეცნიერი ვერასდროს იქნება აბსოლუტურად დარწმუნებული, რომ მან იცის მოსახლეობის აზრი

გარკვეულ საკითხთან დაკავშირებით. ხელოვნების ისტორიკოსი ვერასდროს იქნება აბსოლუტურად დარწმუნებული თავის დასკვნაში, რომ ახლახან აღმოჩენილი ხელმოწერელი ნახატი ნამდვილად ადრეული მეოცე საუკუნის ფრანგი მხატვრის, ჰენრი რუსოს დახატულია. ორივე მოქმედებს მოპოვებულ ინფორმაციაზე დაფუძნებული თავდაჯერებით და იმის სრული გაცნობიერებით, რომ მათი დასკვნა შეიძლება მცდარი იყოს. მეცნიერების ექსპერიმენტული მიდგომა ზომავს და ამცირებს თანდაყოლილ უზუსტობას კვლევაში. ექსპერიმენტები მიმდინარეობს I ან II ტიპის შეცდომის დაშვების შესაძლებლობის წინასწარ განსაზღვრულ დონეზე.

ექსპერიმენტის ჩატარების სახე დამოკიდებულია როგორც გარკვეული ინტერესის ნულოვანი ჰიპოთეზაზე, ისე სხვა ფაქტორებზეც. ინტერესის ფენომენის ზომა და ფიზიკური მახასიათებლები გავლენას მოახდენენ ექსპერიმენტის ტიპზე. ეკოლოგს, რომელსაც აინტერესებს ადამიანის მიერ შექმნილი ქიმიური ნივთიერებები, ვთქვათ, ქლოროფორმის შირბადი (CFC₂), რომელიც გამოიყენება აეროზოლის პროდუქტებში და გავლენას ახდენს დედამიწის დამცავ ოზონის ზონაზე (O₃), ძალიან გაუჭირდება ექსპერიმენტის ატმოსფეროს მაღალ ფენაში ჩატარება (თუმცა, ზოგი ექსპერიმენტი ჩატარებულია კიდეც). ამის მიუხედავად, ეკოლოგს შეუძლია საკმაოდ ბევრი ისწავლოს CFC-ისა და ოზონის ინტერაქციათა შესახებ ლაბორატორიული ექსპერიმენტების ჩატარებით, რომლის დროსაც შესაძლებელია ქიმიური რეაქციების კონტროლი და უფრო იოლია დაკვირვება. ექსპერიმენტებმა ასევე უნდა უზრუნველყოს მონაწილე ორგანიზმების სპეციფიკურობა და უნიკალური თვისებები. ეს მოითხოვს, რომ ექსპერიმენტატორს საფუძვლიანად ესმოდეს ინტერესის ობიექტების ბუნებრივი ისტორია. გაგება კი მოდის ბუნების ყურადღებიანი დაკვირვებითა და კითხვების დასმით (როგორც პირველ თავში ვნახეთ). ამრიგად, ექსპერიმენტატორმა, რომელსაც სურს, გაარკვიოს, როგორ ირჩევს გამრავლების ღამეს მდედრი ობობა თავის პარტნიორს, საექსპერიმენტო პირობებში უნდა მოიცვას სინათლის დაბალი დონე. ექსპერიმენტი, რომლის მიზანია, გაარკვიოს ურთიერთობა ნიადაგის pH-სა და მცენარეთა ზრდას შორის, უნდა ჩატარდეს ისეთ ნიადაგში, სადაც იზრდება ინტერესის ობიექტი — მცენარე.

2.5 ექსპერიმენტული კვლევაში მოიცავს დამუშავების გამოყენებას და რააქციის დაკვირვებას

მთელი რიგი მიზეზების გამო, ბაყაყთა მრავალი პოპულაციის სწრაფი და შემაზოფოტებული კვლევის გასაგებად განხორციელებული ახლანდელი ექსპერიმენტული მიდგომები ძალიან კარგი ინსტრუქციუ-

ლი საშუალებაა ეკოლოგიაში ექსპერიმენტის როლისა და ტექნიკის აღმოსაჩენად. ისევე, როგორც ბევრ სხვა ეკოლოგიურ პროცესზე, ამფიბიათა პოპულაციებზეც სხვადასხვა ურთიერთმოქმედი ფაქტორი ახდენს გავლენას. სხვადასხვა ფაქტორის მნიშვნელობა და მათი ურთიერთქმედება შეიძლება განსხვავდებოდეს გეოგრაფიულ ადგილმდებარეობათა მიხედვით. ამ პრობლემის გადასაჭრელად გამოყენებულმა ექსპერიმენტულმა ოქმებმა ამგვარი კომპლექსურობა უნდა გაითვალისწინონ.

მეორე, ამფიბიათა პოპულაციების კლების შესახებ წარმოქმნილ მრავალ ნულოვან ჰიპოთეზათაგან ყურადღებას ამახვილებენ ადამიანთა ინტერაქციებზე გარემოსთან, რაც გლობალური გარემოსთვის მავნებლად არის მიჩნეული. ამფიბიათა სასიცოცხლო ციკლი ძალიან მჭიდროდ აკავშირებს მათ წყლიან და ხმელეთის საბინადრო ადგილებთან. ისინი კვერცხებს წყალში დებენ და სახეობათა უმრავლესობა თავის სიცოცხლეს ჭაობის მახლობელ ტერიტორიაზე ატარებს. თავკომბალები და მოზრდილები მთლიანად წყალში ბინადრობენ და ლაყურებით სუნთქავენ. ზრდასრულები უფრო ხშირად ხმელეთის სველ არეალებში ბინადრობენ, სადაც ისინი ჟანგბადის უმეტეს ნაწილს კანის საშუალებით ღებულობენ, რომელიც სწორედ ამ მიზნით უნდა იყოს სველი. ზოგმა ეკოლოგმა ივარაუდა, რომ ამ მიზეზების გამო ამფიბიები განსაკუთრებულად მგრძნობიარენი არიან ადამიანის საქმიანობით გამოწვეული გარემოს ცვლილებებისადმი და ამფიბიათა პოპულაციების კლება წინასწარმეტყველებს დედამიწაზე სიცოცხლის დრამატულ ცვლილებას ადამიანის მიერ გამოწვეული კლიმატური ცვლილების გამო.

დაბოლოს, რადგანაც ამფიბიათა კლების შესახებ ჩატარებული ექსპერიმენტული სამუშაო შედარებით ახალია, პრობლემის მასშტაბის ახლანდელი გაცნობიერების გამო, კონკურენტი ნულოვანი ჰიპოთეზები ჯერ კიდევ დადგენის სტადიაშია. მეცნიერებიც გაცხოველებულ დებატებში არიან ჩაბმულნი სხვადასხვა ფაქტორთა გამო.

ამფიბიათა პოპულაციაში თვალსაჩინო კლების მიზეზები ჯერ უცნობია, მაგრამ ეს შემდეგი ფაქტორებიდან ერთ-ერთის ან მათი კომბინაციის შედეგია: (1) ადამიანის მიერ წარმოებული პესტიციდებისა და პერბიციდების ტოქსიკური ნარჩენების არსებობა, (2) ბიოლოგიური სისტემისთვის ძალზე საზიანო ტიპის ულტრაიისფერი გამოსხივების რაოდენობის ზრდა, (3) ადამიანის მიერ მიწის გამოყენება, რის გამოც განადგურდა ამფიბიათა არსებობისთვის საჭირო ბევრი ჭაობი, (4) სოკოებისა და პარაზიტების აქტივობა, რომელმაც შეიძლება ჩვეულზე მაღალ პოპულაციის დონეს მიაღწია (Blaustein and Wake 1990, Carey 1993, Blaustein et al. 1994, 1995, Licht and Grant, 1997). მოდით, ჩავუღრმავდეთ ერთ-ერთ ამ ფაქტორთაგანს — ულტრაიისფერ გამოსხივებას.

დედამიწის ატმოსფეროზე მოხვედრილი მზის გამოსხივება შედგება სხვადასხვა სიგრძის ტალღების სინათლის სპექტრისგან, რომლებსაც ენერგიის სხვადასხვა დონე აქვთ. სინათლის ეს ტალღები 400-700 ნანომეტრამდე (ნმ; მეტრის ერთ მეტილ-იარდედი, ან 10⁹) ხილულია ადამიანის თვალისთვის (ხილული სპექტრი). ხილული სინათლე გადის დედამიწის ატმოსფეროში, სადაც მას შთანთქავს დედამიწის ზედაპირი, მცენარეულობა და წყალი. ულტრაიისფერ გამოსხივებას, რომლის ტალღის სიგრძეები ხილულ სპექტრზე მოკლეა, დიდი ენერგია აქვს. ულტრაიისფერი გამოსხივება შეიძლება დაიყოს სამ ფორმად სინათლის ტალღათა სიგრძის მიხედვით: ულტრაიისფერი ა (UV-A), რომლის ტალღის სიგრძეა 320-400 ნმ, UV-B ტალღის სიგრძით 280-320 ნმ-მდე, UV-C, რომელსაც ხანდახან შორ-UV-საც ეძახიან, მისი ტალღის სიგრძე 280 ნმ-ზე ნაკლებია. ულტრაიისფერი გამოსხივების ამ ფორმებიდან UV-C ყველაზე საზიანოა ბიოლოგიური სისტემისთვის. თუმცა ამ ფორმის უდიდეს ნაწილს შთანთქავს ატმოსფერული აირები და ის ვერ აღწევს დედამიწის ზედაპირამდე. UV-B-ც ასევე მავნებელია ცოცხალი ორგანიზმებისთვის, მისი მოქმედება ყველაზე მარტივად ნაჩვენებია ნამზუურით, რომელსაც ის იწვევს. UV-B-სადმი ზედმეტი მიფიცხება ასევე დაკავშირებულია კიბოსთან და იმუნური სისტემის დაქვეითებასთან (Black and Chan 1977, Jagger 1985). UV-B მოქმედებს დნმ-ის მოლეკულის სტრუქტურის დაშლით. დნმ-ის ამგვარი დაზიანება შეიძლება გამოსწორებულ იქნას სხვადასხვა გზით, უჯრედული მექანიზმის საშუალებით, რომელიც მოიცავს ფერმენტულ ფოტოლიზას და ყველაზე მეტად UV-A გამოსხივებისადმი მიფიცხების გზით. UV-A-ს, როგორც ჩანს, ბიოლოგიურ სისტემაზე მცირე საზიანო ეფექტი აქვს.

სტრატოსფერო (დედამიწის ატმოსფეროს ზედა ფენა 10-50 კილომეტრის სიმაღლეზე დედამიწის ზედაპირიდან) შეიცავს ბუნებრივ ფილტრს UV-B გამოსხივებისთვის ოზონის შრის სახით (O₃). ოზონი იქმნება, როდესაც ულტრაიისფერი გამოსხივება იწვევს ჟანგბადის (O₂) მოლეკულათა შლას ზედა ატმოსფეროში, აჩენს რა მაღალ რეაქტიულ ინდივიდუალურ ჟანგბადის ატომებს (O₂ → O + O). ამ O ატომთან ზოგიერთი კვლავ ერთიანდება O₂-ის მისაღებად, სხვები უერთდებიან O₂-ს, რათა შეადგინონ ოზონი (O + O₂ → O₃). ამ რეაქციის ეფექტი არის დედამიწის ატმოსფეროს ზედა შრეზე დაცემილი ულტრაიისფერი გამოსხივების დიდი ნაწილის შეწოვა.

ადრეული 1970-იანი წლებიდან ატმოსფერული ოზონის შრის ზომამ საგრძნობლად იკლო დედამიწის ზოგიერთი რეგიონის, განსაკუთრებით ანტარქტიდის თავზე, სადაც დაცულია დედამიწის ერთ-ერთი ყველაზე პროდუქტიული წყლის ეკოსისტემა. ამგვარი „ოზონის ხვრელები“ ახლა შესამჩნევია ზომიერი სარტყელის რეგიონებშიც კი. დედამი-

ნის ბუნებრივი ულტრაიისფერი ფილტრების დეგრადაცია თითქმის მთლიანად ადამიანის მიერ ქლორ-ფტორნახშირბადის (CFCs) ატმოსფეროში გამოყოფამ გამოიწვია. ეს ნივთიერებები ფართოდ გამოიყენება მაცივრებსა და სპრეის ჰერმეტიკულ ქილებში. ატმოსფეროში CFCs-ის ქლორის ატომები რეაქციაში შედიან ოზონთან და ქმნიან ქლორის მონოქსიდს (ClO) და ჟანგბადს ($\text{Cl} + \text{O}_3 \rightarrow \text{ClO} + \text{O}_2$). ქლორის მონოქსიდის ატომებს კვლავ შეუძლიათ რეაქციაში შევიდნენ ჟანგბადის ატომებთან და კვლავ გამოიყონ ქლორის ატომები ($\text{ClO} + \text{O} \rightarrow \text{Cl} + \text{O}_2$), რომლებიც ოზონს კიდევ უფრო მეტად შლიან.

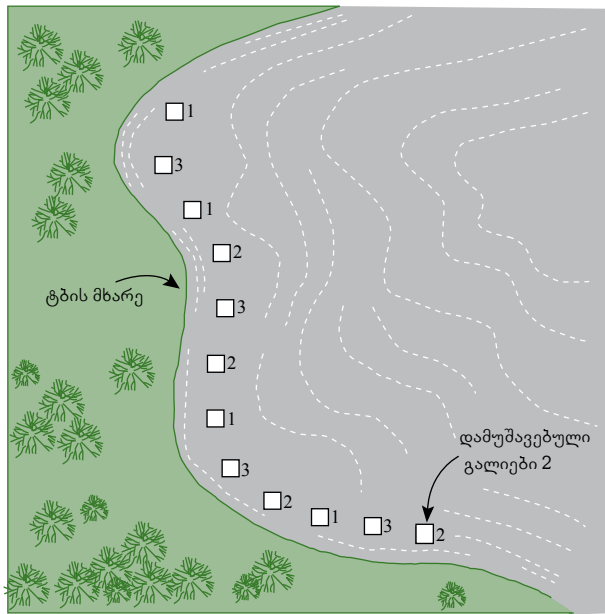
ენდრიუ ბლაუშტაინმა ორეგონის სახელმწიფო უნივერსიტეტიდან და მისმა თანამშრომლებმა ჩაატარეს სავსე ექსპერიმენტები იმის განსაზღვრად, თუ რა გავლენას ახდენს UV-B ამფიბიათა პოპულაციებზე (Blaustein et al. 1994, 1995). ბაყაყთა პოპულაციების კვლევებში ბლაუშტაინმა და მისმა გუნდმა ყურადღება გაამახვილა იმაზე, თუ როგორ მოქმედებს UV-B გამოსხივება კვერცხიდან წარმატებულ გამოჩეკვაზე. ბაყაყების და სალამანდრების ბევრი სახეობა კვერცხს ჭაობებისა და ტბების ზედაპირულ ადგილებში დებს. ზრდასრულებისგან განსხვავებით, რომლებიც საკმაოდ მოძრავნი არიან და შეუძლიათ, მზეს თავი აარიდონ, კვერცხები ვითარდება იქ, სადაც დადებენ. ხშირად მზიან ადგილებში. თუ UV-B ამცირებს კვერცხის წარმატებულად გამოჩეკვის შანსს, პოპულაცია იკლებს, რადგან ძალიან ცოტა ინდივიდი აღწევს რეპროდუქციულ ასაკამდე. ამრიგად, ბლაუშტაინის ექსპერიმენტებში ინტერესის ცვლადი იყო გამოჩეკილი კვერცხების რაოდენობა. ამ ცვლადს ჰქვია **დამოკიდებული ცვლადი** (ან ხშირად **საპასუხო ცვლადი**), რადგან ეს არის ცვლადი, რომლისთვისაც ექსპერიმენტული მანიპულაციებით გამოწვეულ ცვლილებას აკვირდებიან. ექსპერიმენტის ნულოვანი ჰიპოთეზა შემდგენილია ჟღერს: „გამოჩეკვის წარმატებულობაზე (დამოკიდებული ცვლადი) UV-B გამოსხივების დონე გავლენას არ ახდენს“. ამ ჰიპოთეზის უარყოფის შემთხვევაში, რომელიმე სხვა ალტერნატიული ჰიპოთეზაა მართებული. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თუ ჰიპოთეზა უარყოფილია, არსებობს 1 ტიპის შეცდომის დაშვების ალბათობა. ბლაუშტაინის მიერ გამოყენებული ექსპერიმენტის შემთხვევაში ამგვარი შეცდომის დაშვების ალბათობა იყო 5%, საკმაოდ მცირე ეკოლოგიურ კვლევათა უმრავლესობისთვის.

კითხვები, რომლებიც გასდევს ამ ექსპერიმენტულ კვლევებს, არის კითხვები მექანიზმის შესახებ (იხ. თავი 1). ექსპერიმენტების მიზანი იყო ერთი ფაქტორის, UV-B სინათლის სხივების გავლენის დადგენა მეორე ფაქტორზე, გამოჩეკვის წარმატებულობაზე. ექსპერიმენტატორებს სურდათ გაეგოთ, არსებობს თუ არა იმის დამამტკიცებელი საბუთი, რომ UV-B გამოსხივება მკვეთრად ამცირებს წარმატებით გა-

მოჩეკვის სიხშირის დონეს. ბლაუშტაინმა და მისმა გუნდმა, როგორც ქვემოთ ვნახავთ, დასვეს კიდევ მრავალი ევოლუციური კითხვა ამ სისტემასთან დაკავშირებით.

ბევრ სხვა ფაქტორს, როგორიცაა წყლის ტემპერატურა და კვერცხის განადგურება მტაცებლების მიერ, შეუძლიათ, გავლენა მოახდინონ ბაყაყის კვერცხის გამოჩეკვის წარმატებულობაზე. ამრიგად, გამოჩეკვის წარმატებულობაზე UV-B გავლენის გამოსარიცხად, ბლაუშტაინს უნდა შეედგინა ექსპერიმენტი, რომელიც ამცირებდა, ან საერთოდ გამორიცხავდა სხვადასხვა ფაქტორის გავლენას. მის გუნდს ასევე უნდა გამოენახა გზა, რათა კვერცხი მიეფიცებინათ სხვადასხვა ინტენსივობის UV-B გამოსხივებისთვის. UV-B გამოსხივების სხვადასხვა დონეზე მიეფიცებას ეწოდება ექსპერიმენტის **დამუშავება**. დამუშავება ცვლადია, რომელიც გამომძიებლის კონტროლის ქვეშ არის და ეწოდება **დამოუკიდებელი ცვლადი**. ექსპერიმენტს შეიძლება ერთზე მეტი დამოუკიდებელი ცვლადი ჰქონდეს. როგორც წესი, ერთი დამუშავება არის ნორმალური მდგომარეობა, ექსპერიმენტული პროცედურების ნებისმიერ სპეციფიკურ ასპექტთან ერთად. ამ დამუშავებას ეწოდება **კონტროლი**. მაგალითად ექსპერიმენტში, რომელიც მოიცავს ცხოველებისთვის სხვადასხვა დოზირებით ნამლების შეყვანის, ნამლის დოზები იქნებოდა დამუშავება. ერთი დამუშავება არ მოიცავდა არც ერთ ნამალს, მაგრამ მოიცავდა აცრას უვნებელი სითხით, როგორიცაა ფიზიოლოგიური ხსნარი. ამრიგად, ამ ცხოველებს საკონტროლო (არა ნამლის) დამუშავებით იგივე პროცედურა ჩაუტარდებოდათ, რაც სხვებს: მათ გაუკეთდებოდათ აცრები ისევე, როგორც სხვა ცხოველებს. ბლაუშტაინი აკონტროლებდა UV-B გამოსხივების დონეს, რომელსაც ეფიცებოდნენ ბაყაყის კვერცხები, სამი სხვადასხვა ტიპის ფილტრის გამოყენებით. ერთ-ერთ დამუშავებაში, UV-B სრულიად დაბლოკილი იყო მაილარით (პოლიეთილენის სახეობა). მეორეში გამოყენებულ იქნა აცეტატის ფილტრი, რომელიც ატარებდა UV-B გამოსხივების დაახლოებით 80%-ს. მესამეში კი – საკონტროლოში, საერთოდ არ გამოიყენებოდა ფილტრი.

ბაყაყთა ბუნებრივ ისტორიას, რომელსაც ბლაუშტაინი შეისწავლიდა, ჰქონდა რიგი ექსპერიმენტული დიზაინის სიძნელეებისა. მისი გუნდი შეისწავლიდა ბაყაყთა სამ სახეობას, რომლებიც ბუდობდნენ ორეგონის კასკადის მთის რამდენიმე ტბაში: *Hyla regilla*, *Rana cascadae*, *Bufo boreas* (სახეობები *Hyla* [ხის ბაყაყები], *Rana* [ხარი ბაყაყები] და *Bufo* [გომბეშოები] წარმოადგენენ ბაყაყთა სამ ძირითად ნაირსახეობას). ეს ბაყაყები კვერცხებს ზედაპირული ტბის ნაპირებში დებენ. როგორც უკვე ვახსენეთ, UV-B-ს გარდა სხვა ფაქტორებსაც, როგორიცაა წყლის ტემპერატურა და მტაცებლები, შეუძლია, გავ-

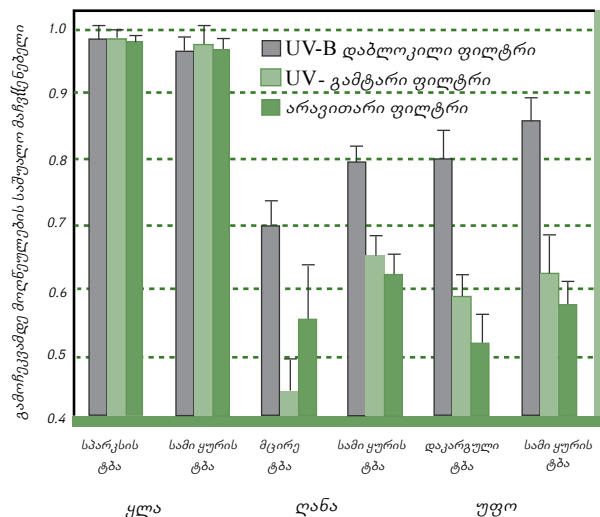


სურ. 2-9 კონტინენტების განლაგების სქემატური დიაგრამა ბლაუშტაინის ექსპერიმენტში, რათა განესაზღვრათ UV-B გამოსხივების გავლენის მნიშვნელობა ამფიბიათა კვერცხების გამოჩეკვის წარმატებულობაზე. ეს გალიები განლაგებულ იქნა ტბის ნაპირის გასწვრივ, თითოეული 5-10 სმ სიღრმეზე წყალში. სამი დამუშავება (1 = UV-B დაბლოკილი, 2 = 80%-იანი გამტარობა, 3 = სრული გამტარობა [საკონტროლო]) უტარდებოდათ კონტინენტებს. აქედან ოთხ-ოთხი გალია ღებულობდა თითო დამუშავებას. (Based on Blaustein et al. 1994.)

ლენა მოახდინოს კვერცხების მდგომარეობაზე. ეს ფაქტორები განსხვავდებიან თავიანთი გავლენით ლიფსიტების გამოჩეკვისას როგორც სხვადასხვა ტბაში, ისე ერთი ტბის სხვადასხვა ადგილებში. გამოჩეკვის ეფექტურობაზე UV-B გავლენის დასადგენად საჭირო იყო ამ ფაქტორების გამორიცხვა ან მათი კონტროლი რაიმე გზით. ამის მისაღწევად ექსპერიმენტატორებმა ააგეს 28სმ X 38სმ X 7სმ ღოზე, რომლის წყალში მოთავსებაც შესაძლებელი იყო, რათა კვერცხის ჯგუფები განსაზღვრულ ადგილებში დაეჭირათ. ბადის კარი იძლეოდა ყოველ კონტინენტზე ტბის წყლის ცირკულირების საშუალებას. თორმეტი კონტინენტი განლაგებულ იქნა წრფივად სანაპიროს გასწვრივ ტბის ორ ადგილას (ჯამში 24 ღოზე თითო ტბაში, იხ. სურ. 2-9). თითოეული კონტინენტი განლაგებული იყო წყალში 5-10სმ სიღრმეზე. შემდეგ ექსპერიმენტატორები აგროვებდნენ გარკვეული სახეობის ბაყაყთა ახლად დადებულ კვერცხებს (24 საათზე ნაკლები დროის) ტბის სხვადასხვა ადგილიდან და ათავსებდნენ 150 კვერცხს თითო ღოზეში. ამ კონტინენტების გამოყენებით შესაძლებელი ხდებოდა ყველა კვერცხის ერთნაირ პირობებში მოთავსება ექსპერიმენტის განმავლობაში. საჭირო არ იყო წყლის ქიმიის კონტროლი, რადგან ყველა კვერცხი ერთი და იმავე ტბის გარემოში იმყოფებოდა.

თუმცა ექსპერიმენტისგან მოელოდნენ, რომ ყველა კონტინენტში ერთნაირი პირობები იქნებოდა, შეუძლებელი იყო თითოეულ მათგანში მომხდარი მცირე ცვლილებების აბსოლუტური კონტროლირება. ამგვარი ცვლილებების ეფექტთა გამოსარიცხად სამი დამუშავება (UV-B დაბლოკილი, 80%-იანი გამტარობა და სრული გამტარობა) უნესრიგოდ უტარდებოდა თითოეულ ღოზეს (იხ. სურ. 2-9). რადგანაც ყოველ ადგილას თორმეტი კონტინენტი იყო და სამი დამუშავება, თითოეული დამუშავება უტარდებოდა ოთხ კონტინენტს. ოთხ კონტინენტს ერთნაირი დამუშავება უტარდებოდა, მათ უწოდეს ექსპერიმენტის **რეპლიკანტები**. რეპლიკაცია (განმეორება, დუბლირება) არსებითი მნიშვნელობისაა ექსპერიმენტებში, რადგანაც ეს არის ერთადერთი შესაძლებლობა განვსაზღვროთ, თუ რა დონეზე აიძულებს დამუშავება ცვლადს გავლენა მოახდინოს დამოკიდებულ ცვლადზე. ექსპერიმენტის კონსტრუირების შემდეგ, ბლაუშტაინი და მისი თანამშრომლები აკვირდებოდნენ კონტინენტებს, სანამ ყველა კვერცხი არ გამოიჩეკა ან არ მოკვდა. ამრიგად, ექსპერიმენტის დასასრულს არსებობდა დამოკიდებული ცვლადის ერთი მნიშვნელობა თითოეული კონტინენტისთვის. მათ გამოსახეს ეს მნიშვნელობა, როგორც კონტინენტში გამოჩეკილ კვერცხთა პროპორცია.

ბლაუშტაინის ექსპერიმენტის შედეგები გამოსახულია ნახატ 2-10-ში. თითოეული სვეტი ნახატზე



სურ. 2-10. ბლაუშტაინის კვლევის შედეგები. ექსპერიმენტი ჩატარდა ბაყაყთა სამ სხვადასხვა სახეობაზე (ყლა რეგილა, ღანა ცასცადა, უფო ბორეას). თითოეული სვეტი წარმოადგენს თითო კონტინენტში გამოჩეკილ კვერცხის პროპორციას საშუალო მაჩვენებელს გარკვეული დამუშავების შემდეგ. ხაზი, რომელიც ამოშვერილია თითოეული სვეტის თავიდან, გამოხატავს სტანდარტულ ცდომილებას ($s/\sqrt{n}$), სიზუსტის საზომს. შედეგები გვიჩვენებს, რომ ყლა რეგილა არ არის მგრძნობიარე UV-B სხვადასხვა დონის მიმართ. სამაგიეროდ, ორი დანარჩენი სახეობა ამჟღავნებს მგრძნობელობას გარკვეული დონით (From Blaustein et al. 1994).

წარმოადგენს დამუშავების რეპლიკანტების საშუალო მაჩვენებელს. თითოეული ხაზი, რომელიც გამომდინარეობს სვეტიტიდან, საშუალო მაჩვენებლის სტანდარტული ცდომილებაა (იხ. ზემოთ). სტანდარტული ცდომილება იმის საზომია, თუ რამდენად ზუსტია გამოჩეკვის წარმატებულობის ეს კონკრეტული გაზომვა. თუ სტანდარტული ცდომილების ხაზების ორი სვეტი ნაწილობრივ ემთხვევა, მაშინ გაზომვა არ არის საკმარისად ზუსტი იმისთვის, რომ ვამტკიცოთ ამ სვეტებში წარმოდგენილ ორ დამუშავებას შორის განსხვავება. თუ ცდომილების ხაზები არ ემთხვევა, ჩვენ შეგვიძლია დარწმუნებით ვთქვათ, რომ დამუშავებას განსხვავებული ეფექტები აქვს. ამ შედეგებში ჩვენ ვხედავთ, რომ *Hylla regilla* კვერცხები უგრძნობი UV-B გამოსხივების სხვადასხვა დონეების მიმართ. იმ დროს, როცა როგორც *Rana cascadae*, ისე *Bufo boreas* გაცილებით მეტი გამოიჩეკა წარმატებით, როცა UV-B გამოსხივება სრულიად გაფილტრული იყო. შედეგები ასევე გვაჩვენებს, რომ მცირე განსხვავებაა ტბათა სტრუქტურებს შორისაც, სადაც ეს ექსპერიმენტები იქნა ჩატარებული.

ბლაუშტაინმა და მისმა კოლეგებმა (1995) ჩაატარეს მსგავსი ექსპერიმენტი ჩრდილო-დასავლეთის სალამანდრაზე (*Ambystoma gracile*) და აღმოაჩინეს, რომ მისი კვერცხები ძალიან მგრძნობიარე იყო UV-B-ს მიმართ. მაგრამ პ. კორნის მიერ ჩატარებულმა შედარებით ახალმა ექსპერიმენტმა (1998) *Bufo boreas*-ზე ბლაუშტაინის მსგავსი ექსპერიმენტული დიზაინის გამოყენებით, ვერ აჩვენა მგრძნობიარობა UV-B გამოსხივებისადმი. ეს, ერთი შეხედვით, წინააღმდეგობრივი შედეგები ხშირია მეცნიერებაში, განსაკუთრებით ისეთ სფეროებში, სადაც ცოდნა ჯერ-ჯერობით მხოლოდ გროვდება, როგორც ამფიბიათა პოპულაციების კლების მიზეზების შესწავლის შემთხვევაში. კორნის კვლევა წარმოშობს საინტერესო და მნიშვნელოვან კითხვებს ბაყაყთა პოპულაციებში გენეტიკური ცვლილებების ეფექტებსა და პათოგენური სოკოების გავლენაზე, რაც მიჩნეულია ბაყაყთა პოპულაციების კლების ერთ-ერთ ფაქტორად. კვლევათა შედეგების დაუმთხვევლობამ სტიმული მისცა მომდევნო კვლევებს და ბუნების შესწავლის დონის ზრდას.

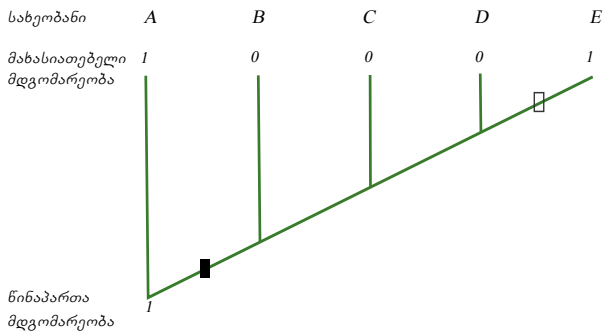
ეს ექსპერიმენტები მნიშვნელოვან ინფორმაციას გვანდობს ბაყაყთა პოპულაციების კლების შესაძლო მიზეზების შესახებ. მაგრამ ჩვენთვის კვლავ გამოცანად რჩება, როგორ უშლის ხელს UV-B გამოსხივება ბაყაყთა კვერცხის გამოჩეკვას და რატომ აქვს მას გავლენა ზოგ სახეობაზე და სხვაზე არა. ბლაუშტაინს და მის კოლეგებს აინტერესებდათ პრობლემის ეს ასპექტიც, რადგან მრავალი ეკოლოგის დაკვირვებამ აჩვენა, რომ ამფიბიათა ზოგი პოპულაცია დრამატულად შემცირდა, ზოგი კი – არა. ეს დაკვირვებანი წარმოშობენ რიგ კითხვებს და მათ მიიყვანეს ბლაუშტაინი დასკვნამდე, რომ რადგანაც UV-B გამოსხივება არ არის ერთგვარ-

როვანი მთელ დედამიწაზე, ამფიბიები განვითარდნენ სხვადასხვა UV-B გარემოში. ადგილებში, სადაც UV-B ბუნებრივი გამოსხივება მაღალია, ბუნებრივი გადარჩევა ნაახალისებდა UV-B ზიანისგან დნმ-ის აღდგენით შესაძლებლობებს. იმ დროს, როცა დაბალი UV-B გამოსხივების გარემოში განვითარებულ პოპულაციებს, შესაძლოა, არ ჰქონდეს ესოდენ განვითარებული აღდგენითი მექანიზმები. დნმ-ის აღდგენითი შესაძლებლობის მაჩვენებელი არის უჯრედებში ფერმენტების ფოტოლიაზა. ფოტოლიაზა UV-B გამოსხივების პირობებში ხელს უწყობს დნმ-ის აღდგენას. ნულოვანი ჰიპოთეზის შესამოწმებლად, რომელიც აცხადებს, რომ ფოტოლიაზას შემცველობის დონე ბაყაყთა ყველა პოპულაციაში ერთნაირია, ბლაუშტაინმა ჩაატარა ქიმიური ანალიზი ფერმენტების შემცველობაზე სხვადასხვა სახეობის ამფიბიებში. მან აღმოაჩინა, რომ *R. cascadae*-სა და *B. boreas*-ს ფერმენტის ძალიან დაბალი დონე ჰქონდათ, იმ დროს როცა *Hyla*-ს სახეობაში ეს დონე გაცილებით მაღალი იყო.

2.6 ისტორიული ანალიზი გვანდობს ინფორმაციას ევოლუციური ცვლილების შესახებ

ყველა ცოცხალი ორგანიზმის არსებობაზე გავლენას ახდენს მისი ინტერაქცია გარემოსთან და სხვა ორგანიზმებთან. პირველ თავში საგანგებოდ აღვნიშნეთ, რომ ორგანიზმი ამ ინტერაქციებში იძენს სხვადასხვა ფიზიკურ, ფიზიოლოგიურ და ბიჰევიორისტულ თვისებას, რომლებიც საბოლოოდ აყალიბებს მას. ინდივიდებს აქვთ თავიანთი სახეობების სხვა წევრების მსგავსი საერთო თვისებები, თუმცა იშვიათია, რომ ორი ინდივიდი იდენტური იყოს. ინდივიდებს ასევე აქვთ საერთო თვისებები თავიანთ წინაპრებთან და ტაქსონებთან, რომლებთანაც საერთო წინაპრები ჰყავთ. ამრიგად, თქვენი შინაური კატა საოცრად ჰგავს აფრიკულ ლომს, აზიურ ვეფხვს და ჩრდილო ამერიკულ წითურ ფოცხვერს, რომლებთანაც მას შორეული ნათესაობა აკავშირებს. სახეობებს ან ტაქსონომიურ ჯგუფებს შორის ევოლუციური ურთიერთობის სისტემას ეწოდება **ფილოგენია**. ეკოლოგები მიიჩნევენ, რომ სახეობათა ფილოგენიის გაგება არსებითია მათი ეკოლოგიური ურთიერთობების სიღრმისეული გაგებისთვის.

ფილოგენური ურთიერთობები მნიშვნელოვანია ბუნების ადაპტაციის გაგებისთვის, როგორც სურ. 2-11-შია ნაჩვენები. ნახატი გვიჩვენებს ევოლუციურ ურთიერთობებს ხუთ სახეობას შორის. მათ ერთი საერთო წინაპარი ჰყავთ. ამ დიაგრამას ეწოდება **კლადოგრამა**. თითოეულ სახეობას აქვს თვისება, რომელსაც შეუძლია, თავი იჩინოს 1 მდგომარეობაში, წინაპართა მდგომარეობაში ან 0 მდგომარეო-



სურ. 2-11 (დიაგრამაზე ნაჩვენებია: , , წინაპართა მდგომარეობა) ჰიპოთეტური კლადოგრამა, რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორ ასახავს ხუთი ცოცხალი სახეობის თვისებები (A-დან E-მდე) ევოლუციურ ისტორიას. თითოეულს, ხუთ სახეობათაგან აქვს თვისება ან მახასიათებელი, რომელსაც შეიძლება ჰქონდეს ორიდან ერთი მდგომარეობა – 1 ან 0, ხოლო წინაპართა მდგომარეობა არის 1. სახეობებს და აქვთ წინაპართა მდგომარეობა იმ დროს, როცა სახეობებს, C და აქვთ 0 მდგომარეობა. , C და მდგომარეობა არის A-სა და B-ს შორის მომხდარი ევოლუციური მოვლენების (მუქი შავი ოთხკუთხედი) შედეგი. კიდევ ერთმა მოვლენამ (ღია ოთხკუთხედი) და სახეობებს შორის მდგომარეობა კვლავ წინაპართა მდგომარეობამდე შეცვალა. სახეობათა შორის ევოლუციური ურთიერთობების ცოდნა ეკოლოგებს თითოეული მახასიათებლის გამოყენების განსაზღვრისას დაეხმარება.

ბაში. ეკოლოგი აკვირდება, რომ სახეობებს A-სა და E-ს აქვთ 1 მდგომარეობა და სხვა სახეობებს აქვთ 0 მდგომარეობა. ეკოლოგმა რომ არ იცოდეს ამ ხუთ სახეობას შორის ევოლუციური ურთიერთობის შესახებ, მას შესაძლოა ეფიქრა, რომ ბუნებრივმა გადარჩევამ უპირატესობა მიანიჭა 1 მდგომარეობას A და E სახეობებში. ანუ ამ სახეობებმა განიცადეს გადარჩევის მსგავსი გავლენები ამ ნიშნის გამო. მან შეიძლება იგივე დასკვნა გამოიტანოს B, C, და D სახეობებისთვის. მაგრამ სახეობათა ფილოგენიის გაგებას სხვა დასკვნამდე მივყავართ. განვიხილოთ ურთიერთობანი A და B სახეობებს შორის. A სახეობა პირდაპირი შთამომავალია საერთო წინაპრისა და ამიტომ მას შეუნარჩუნდა წინაპართა მდგომარეობა—1. სახეობა B წარმოშობილია საერთო წინაპრისგან, მაგრამ მას არ აქვს მემკვიდრეობითი ნიშანი. ის უფრო ახალ ნიშანს ამჟღავნებს, სახელად **შეძენილი ნიშანი** მდგომარეობა—0. ეს ნიშნავს, რომ ევოლუციურ მოვლენას ადგილი ჰქონდა წინაპარსა და B სახეობას შორის, რაც აღნიშნულია მუქი ოთხკუთხედით.

C და D სახეობების, რომლებსაც B-სთან საერთო წინაპარი ჰყავთ, ასევე აქვთ შეძენილი 0 მდგომარეობა. მეორე ევოლუციურ მოვლენას ჰქონდა ადგილი სახეობებს D-სა და E-ს შორის, რამაც შეცვალა ნიშანი კვლავ 1 მდგომარეობამდე — მემკვიდრეობითი მდგომარეობა. ეს ინფორმაცია გვაჩვენებს, რომ A სახეობის 1 მდგომარეობა და E სახეობის 1 მდგომარეობა სხვადასხვა პროცესისგან არის წარმოშობილი. A სახეობის შემთხვევაში, ნიშანი არის

უბრალოდ შთამომავლობით მიღებული წინაპართა მდგომარეობიდან. E სახეობათა შემთხვევაში კი, ეს არის ორი ევოლუციური მოვლენის შედეგი. ამრიგად, თვისების გამოყენების პირდაპირი დაკვირვება A და E სახეობებს შორის არ არის სწორი. ამ ტიპის ანალიზი სულ უფრო და უფრო მეტად გამოიყენება ეკოლოგიური პრობლემების გადაწყვეტისას.

ჩვენ მიმოვიხილეთ ის სტრატეგიები, რომლებსაც ეკოლოგები იყენებენ ბუნების გამოსაკვლევად. ამ თავის დარჩენილ ნაწილში ყურადღებას გავამახვილებთ რამდენიმე პრაქტიკულ პრობლემაზე, რომელთა წინაშეც დგებიან ხოლმე ეკოლოგები მუშაობისას. ასევე იმას, თუ როგორ ვრცელდება ეკოლოგიური კვლევების შედეგები და როგორ შეიძლება ეკოლოგიური ცოდნის გამოყენება. ჩვენ ასევე განვსაზღვრავთ ეკოლოგიური კვლევების სხვადასხვა სფეროს.

2.7 ეკოლოგიური კვლევა აწყდება გვირგვინსა და ლოგისტიკურ გამოწვევას

ეკოლოგიური ექსპერიმენტებისა და შერჩევითი კვლევების ჩატარებისას უზარმაზარი ლოგისტიკური დაბრკოლებებია გადასალახავი. ბევრ შემთხვევაში ინტერესის ფენომენს ადგილი აქვს მოშორებულ ან მიუდგომელ ადგილას: ტროპიკული ტყის საფარის წვერზე, უდაბნოში, წყლის სიღრმეში და ა.შ. მრავალი ორგანიზმი ძალზე პატარაა საიმისოდ, რომ მიკროსკოპის დახმარების გარეშე დააკვირდეთ და ზოგი დაკვირვება, როგორიცაა პირველ თავში აღწერილ ხოჭოზე „მოჯირითე“ ფსევდომორილეები (იხ. სურ. 1-10ბ), დიდი სიძნელეებით არის შესაძლებელი. მრავალი ცხოველი სწრაფად მოძრაობს და მოქმედებს ფართო მასშტაბით, რაც რთულს ხდის ბუნებრივი ისტორიის დეტალებზე დაკვირვებას. ამრიგად, ბუნებრივ სამყაროზე დაკვირვება, შერჩევა და მონიტორინგი ალბეჭდილია როგორც გამომგონებლობით, კრეატიულობითა და სიმამაცით, ასევე უბრალო ცნობისმოყვარეობითაც.

ეკოლოგებისთვის ყველაზე საინტერესო და ამაღელვებელ გამოწვევათაგანია ტყეების მაღალ საფარველზე მუშაობა. ტროპიკული ტყის ძირში დაკვირვების წერტილიდან ჩვენ ვერ ვხვდებით აქტივობას ტყის მაღალ საფარველში, რომელიც ჩვენგან 30 მეტრის სიმაღლეზე მდებარეობს. ლოგისტიკური პრობლემები ასოცირებული უმაღლესი ტროპიკული ხეების წვერებზე მისასვლელის მოპოვებასთან და ერთი წვერიდან მეორეზე გადაადგილებასთან, ორგანიზმებსა და სახეობებზე დაკვირვების მიზნით, უზარმაზარია. ამის მიუხედავად, თავგადასავლების მაძიებელმა რამდენიმე პირმა წარმატება მოიპოვა ბუნებრივი სამყაროს მიუვალი ადგილების მიღწევი-



სურ. 2-12 საფარველის ტივი ტროპიკული ტყის თავზე. ტივის ხეების სიმაღლის დონეზე ნევის და შემდეგ ხეებზე დებს ცხელ ჰაერზე მომუშავე დირიჟაბლი. (სურათი მოგვანოდა სეტსუმანმა)

სას. ერთი პროექტი საფარველის გვიანაში მოიცავდა ტყის ხშირ საფარველზე უზარმაზარი რეზინის ტივის დადებას (Halle, 1990). ექვსკუთხა ტივი კონსტრუირებული იყო დიდი გასაბერი ბრუბებისგან და აღჭურვილი იყო მავთულბადიანი იატაკით (სურ. 2-12). ტივს ტყის საფარველის თავზე ასრიალებდა ცხელი ჰაერით მომუშავე დირიჟაბლი და შემდეგ ფრთხილად ათავსებდა ხეების წვეროებზე, სადაც ის ირწეოდა ხეებთან ერთად ქარის დროს. მეცნიერები ამ ტივზე კვირების განმავლობაში ცხოვრობდნენ, აგროვებდნენ ნიმუშებს და აკვირდებოდნენ ტყის საფარველში მომდინარე ცხოვრებას. კიდევ ერთი საშუალება ტროპიკულ ტყეა საფარველის დაკვირვებისა იყო პანამაში აშშ-ის სმითსონისეული ტროპიკული კვლევის სადგურის გახსნა. ამნე, რომლის კოშკურა ადიოდა 40 მეტრის სიმაღლეზე, ტყის საფარველის თავზე, აშენებულ იქნა შიგ ტყეში. 50 მეტრის სიგრძის მოძრავი კონსტრუქცია გამოდიოდა ამნიდან, რომლის ბოლოშიც მიმაგრებული იყო გონდოლა, საკმარისად დიდი იმისთვის, რომ რამდენიმე ადამიანი დაეცია. შესაძლებელი იყო გონდოლას ზემოთ-ქვემოთ მოძრაობა, რაც სხვადასხვა

დონეზე დაკვირვების საშუალებას იძლეოდა და შესაძლებელი იყო მთლიანი კონსტრუქციის მოტრიალება, ეს მეცნიერებს დიდი ტერიტორიის შესწავლის საშუალებას აძლევდა. აქ ორი მაგალითია იმ ექსტრაორდინალური ძალისხმევისა, რომელსაც იჩენენ ეკოლოგები ბუნებრივი სამყაროს შესწავლისას.

ეკოლოგიური კვლევის დაფინანსება

როგორც ყველა სამეცნიერო ნაშრომს, ეკოლოგიურ კვლევასაც დაფინანსება სჭირდება. ეკოლოგებს ხშირად უხდებათ შორეულ ადგილებში მოგზაურობა ექსპერიმენტის მასალებით, ისინი ფულს უხდიან მუშებს, რომლებიც ეხმარებიან მათ ცდების ჩატარებასა და გრძელვადიანი მონიტორინგისა და ექსპერიმენტების განხორციელებაში. ეკოლოგებს ასევე უწევთ გადახდა თავიანთი ნაშრომების პუბლიკაციისთვის. მრავალი სამთავრობო სააგენტო ქირაობს ეკოლოგებს ეკოლოგიური სისტემის შესასწავლად, რომელიც დიდი მნიშვნელობისაა ერის კეთილდღეობისთვის. მაგალითად, აშშ-ის სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტი, გარემოს დაცვის სააგენტო და სამხედრო სამსახურებიც კი ქირაობენ ეკოლოგებს სამოსავლო სისტემებზე, დაავადებებზე, ადამიანის მიერ წარმოებული ქიმიური ნივთიერებების მოქმედებასა და მათ მავნე გავლენაზე, გლობალური ცვლილებების ეფექტებზე და ა.შ. ექსპერიმენტების ჩასატარებლად. ასეთ შემთხვევებში კვლევა ფინანსდება სააგენტოს ბიუჯეტიდან. ბევრ ეკოლოგს თანამდებობები უკავიათ უნივერსიტეტებსა და კოლეჯებში, სადაც მათ მოვალეობებში შედის სტუდენტების სწავლება, მომზადება, უნივერსიტეტის კომიტეტებში მუშაობა და კვლევების ჩატარება. ამ მეცნიერთა უმრავლესობა ეყრდნობა გრანტებსა და კონტრაქტებს კერძო მენარმეების ან სამთავრობო სააგენტოების მხრიდან, რათა ნილში შევიდნენ მათი უნივერსიტეტის ან კოლეჯის მიერ წარმოებული კვლევის დაფინანსებაში. ასეთი გრანტები ხშირად კონკურენციის საფუძველზე გაიცემა და ეყრდნობა მეცნიერის მიერ დეტალურად წარმოდგენილი კვლევის სიძლიერეს. აშშ მთავრობის ამ ფონდებს შორის, რომლებიც აფინანსებენ ამგვარ სამუშაოს, არიან: ეროვნული მეცნიერების ფონდი, ეროვნული ჯანმრთელობის ინსტიტუტი, გარემოს დაცვის სააგენტო და სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტები.

2.8 ეკოლოგები ერთმანეთს იღაივს პუბლიკაციების გზით უზიარებან

როგორც ტროპიკულ ტყეში ჩვენი წარმოსახვითი გასეირნებიდან შევიტყვეთ, ბუნების შესწავლას კითხვების დასმით და იმის ყურადღებით აღწერით ვიწყებთ, რასაც ვხედავთ. ეკოლოგიური კვლევის

ადრეულ ფაზაში ამ მეტ-ნაკლებად უნესრიგო დაკვირვებებს იმის განსაზღვრით ვაგრცობთ, თუ რა არის უკვე ცნობილი ამა თუ იმ საკითხის შესახებ. ეს მოითხოვს ჩვენგან გამოქვეყნებული ლიტერატურის ნაკითხვას, ამ კითხვაზე მომუშავე სხვა ეკოლოგებთან საუბარს და იმ სამეცნიერო შეხვედრებში მონაწილეობის მიღებას, სადაც ახალი იდეები და შედეგებია წარმოჩენილი.

სხვა მეცნიერების მსგავსად, ეკოლოგები თავიანთი ნამუშევრების შედეგებს აქვეყნებენ სამეცნიერო ჟურნალებსა და წიგნებში. ეკოლოგიურ ჟურნალთა უმრავლესობას სამეცნიერო ორგანიზაციები ან საზოგადოებები უშვებენ, რომელთა წევრებსაც აქვთ საერთო მიზნები, მიდგომები ან გეოგრაფიული მდებარეობა. მაგალითად, ამერიკის ეკოლოგთა საზოგადოება უმსხვილესი ეკოლოგიური ორგანიზაციაა, რომლის წევრთა რიცხვიც 75000-ს აჭარბებს. ის უშვებს ჟურნალებს: „Ecology“, „Ecological Monographs“, „Ecological Application“. თქვენ ნახავთ ამ ჟურნალების და კიდევ ასობით სხვა ჟურნალის ჩამოთვლილ გვერდებს წიგნის ბიბლიოგრაფიაში.

როცა ეკოლოგი ასრულებს კვლევას და მზადაა საბოლოო დასკვნის გამოსატანად, ის ამზადებს ნამუშევარს, სადაც თავმოყრილი და შეჯამებულია გამოყენებული მეთოდები, მიღებული სპეციფიკური შედეგები და ამ შედეგებიდან გამომდინარე ჩამოთვლილი პირველადი დასკვნები. ნაწერი ასევე შეიცავს საკითხის მნიშვნელობის ახსნას და სხვათა ნამუშევრების მიმოხილვას შესწავლილ სისტემასთან დაკავშირებით. ნამუშევრის დასასრულს მოცემულია ვარაუდი, თუ რა სახის ექსპერიმენტების ჩატარებაა შესაძლებელი მომავალში წარმოდგენილი სისტემის უკეთ გაგებისთვის. შემდეგ ხელნაწერი გადაეცემა ეკოლოგიური ჟურნალის რედაქტორს, რომელიც სთხოვს რამდენიმე მეცნიერს, მეტწილად კვლევის სისტემასა და ტექნიკაში გათვითცნობიერებულ სარედაქტორო კოლეგიის წევრს, რომ გაუზიაროს აზრი ნამუშევრის სუსტ და ძლიერ მხარეებზე. ამ მიმომხილველთა აზრის გათვალისწინებით, რედაქტორს შეუძლია, გადაწყვიტოს, გამოაქვეყნოს ნამუშევარი, უარი თქვას გამოქვეყნებაზე ან სთხოვოს ავტორს, ჩაასწოროს ის მიმომხილველთა კომენტარების მიხედვით და ხელახლა მიიღოს შემდეგ მომდევნო განხილვისთვის. ნაწერებს, რომლებიც გამოცემებში ჩნდებიან ამგვარი პროცესების გავლის შემდეგ, პირველად ლიტერატურას უწოდებენ.

ეკოლოგი ან ეკოლოგთა ჯგუფი ინტენსიურად შეისწავლის გარკვეულ სისტემას და საბოლოოდ შესწავლილი მასალის წიგნად გამოცემასაც აპირებს. ამის მაგალითია პირველ თავში ნახსენები დარვინის „On the Origin of Species“ (სახეობათა წარმოშობის შესახებ). წიგნებმა შეიძლება მიიღონ ყოველმხრივი და უნიფიცირებული თხრობის ფორმა. ან შეიძლება შედგებოდნენ სხვადასხვა ნაწყვენი მუშაკების ცაკლუული შენატანების სერიებისგან ამ სფეროში.

ბუნებასა და გარემოზე ადამიანის საქმიანობის გავლენის თაობაზე მზარდი ინტერესის გამო, სულ უფრო მეტი ეკოლოგი ირჩევს, წარმოადგინოს თავიანთი სამუშაოთა შეჯამება პოპულარულ ჟურნალებსა თუ გაზეთებში, პოპულარულ წიგნებში ან ზოგ შემთხვევებში, სატელევიზიო დოკუმენტურ გადაცემებში. ცხადია, ეკოლოგები გამოსცემენ სახელმძღვანელოებს და სხვა მასალას სწავლების დროს გამოსაყენებლად. ამ ფორმით გამოქვეყნებული ინფორმაცია, როგორც წესი, გვერდს უვლის ძირითადი კვლევების დეტალებს და ყურადღებას ამახვილებს სამუშაოსა და აღმოჩენების მნიშვნელობაზე ადამიანთა ცხოვრებაში.

სწორედ ბექდურ მედიაში ამ აღმოჩენათა გაფანტვის საშუალებით უმჯობესდება ცოდნა. პუბლიკაციები ფაქტობრივად ქმნიან გამუდმებულ დისკუსიას დამაინტრიგებელი პრობლემის ან სისტემის თაობაზე. ბოლო წლებში ამ დისკუსიათა მასშტაბი და ხანგრძლივობა მნიშვნელოვნად გაიზარდა ინტერნეტის გამოყენებით, სადაც სამეცნიერო განხილვები უფრო ხანგრძლივად მიმდინარეობს. რამდენიმე ეკოლოგიური ჟურნალი ინტერნეტში ქვეყნდება და ბევრი სხვა წარმოადგენს აბსტრაქტულ და ცხრილოვან გამოსახულებებს თანამედროვე საკითხების შინაარსის შესახებ. შესანიშნავი ლიტერატურის მონაცემთა ბაზა ხელმისაწვდომია და მათ რიცხვში მრავალი უნივერსიტეტისა და კოლეჯის ბიბლიოთეკები შედის.

2.9 სოფლის მეურნეობა და რესურსთა მენეჯმენტი ეკოლოგიურ პრინციპებს ეყრდნობა

ადამიანის საქმიანობა, როგორიცაა სოფლის მეურნეობა და აქვაკულტურა, უცვლელადაა დამოკიდებული ბუნებრივი სამყაროს ეკოლოგიურ ურთიერთობებზე (სურ. 2-13). ენერგია, რომელიც თქვენ მიიღეთ გუშინდელი წვნიანი მეოთხედ ფუნტიანი ჰამბურგერისგან, მოდიოდა მზიდან ფოტოსინთეზური ბალახის აქტივობის საშუალებით, რომელიც შემდეგ ხარმა შეჭამა, მისი შემწვარი ხორცი მოათავსეს კუნჭუტის ფუნთუშებს შორის. თინუსი, რომელიც სამხარზე მიირთვით, იყო თინუსთა დიდი პოპულაციის წევრი, რომლის მოცულობაც დამოკიდებულია შობადობისა და სიკვდილიანობის თანაფარდობაზე. ეს ეკოლოგიური პროცესებია, რომლებიც დამოკიდებულია რესურსთა ხელმისაწვდომობასა და ბიოლოგიურ ინტერაქციებზე.

თანამედროვე ეკოლოგია მოიცავს ბუნებრივი სამყაროს არა მარტო ხელუხლებელი, სუფთა ნაწილების შესწავლას, არამედ ასევე სახნავ-სათეს მიწებს, ხელახლა დარგული ტყეებისა და რეგულირებადი თევზებისა და სანადირო ფრინველის პოპულაციებს. პირველ შემთხვევაში ყურადღება მახ-

ვილდება იმის აღმოჩენაზე, თუ როგორ მოქმედებს ბუნებრივი სამყარო ადამიანის ჩარევის გარეშე. უკანასკნელში კი — მიზანია ეკოლოგიური პრინციპების გამოყენება მოსავლის შესანარჩუნებლად ან გასაზრდელად. ხორბლის, სიმინდის ან სოიოს მოსავალი განისაზღვრება უთვალავი ფაქტორით, მათ შორის არის მარცვლოვანი მცენარეების რეაქციები გარემო პირობებზე, რაზეც გავლენას ახდენს გლობალური კლიმატური ცვლილება; ასევე დაავადებათა და ბალახის მჭამელთა ეკოლოგია, რომლებიც ანადგურებენ ამ მოსავალს; ნიადაგობრივი პროცესების ბუნება და ადგილობრივი ჰიდროლოგიური ციკლი. ყოველივე ამაზე შეიძლება გავლენა მოახდინოს ახლომახლო მდებარეობა ან ტყეებში მიმდინარე პროცესებმა და ადამიანის საქმიანობამ. რეგულირებად ეკოსისტემათა შესწავლის ფუნდამენტური მიდგომა მსგავსია იმისა, რაც გამოიყენებოდა ზემო-განხილულ ამფიბიათა პოპულაციების კლების კვლევისას: კითხვები, დეტალური დაკვირვებანი, შერჩევა და ექსპერიმენტირება; ბუნებრივი სისტემების გაგება, როგორიცაა ამფიბიათა პოპულაციები, ინვეს პირდაპირ გამოყენებას სოფლის მეურნეობაში. თევზთა მრავალმა სახეობამაც განიცადა კლება დაახლოებით ამფიბიათა პოპულაციების კლების მსგავსად (Myers et al. 1997). ეკოლოგიური კვლევის ფოკუსი მიმართულია იმის გაგებისკენ, თუ როგორ მოქმედებენ სისტემის ცოცხალი ორგანიზმები. ამგვარი ცოდნა, თუ ის ფრთხილად გაწვინდებული დეტალური შერჩევითა და ექსპერიმენტებით, ხშირად ბუნებაში ძალიან ზოგადია და ამრიგად შესაძლებელია მისი გამოყენება ისეთ რეგულირებად სისტემებში, როგორიცაა სოფლის მეურნეობაში მარცვლოვანი კულტურების მოყვანა და მეფრინველეობა.



სურ. 2-13 სოიოს ყანა ობობებზე მავნებლებთან ბრძოლის გავლენათა შემსწავლელ ექსპერიმენტულ კვლევაში. სოიოს მარცვლების მსგავსი მარცვლოვანობა ირგება გრძელ რიგებად და ამიტომ მათ რიგოვანი კულტურები ეწოდებათ. (სურათი მოგვანოდა *a. ripstram*).

2.10 ეკოლოგიური კვლევა შეიძლება ორგანიზებული იყოს მზარდი კომპლექსურობის დონითა ირგვლივ

ეკოლოგიური კვლევის მიმდინარეობა დიდად არის დამოკიდებული იმაზე, თუ რამდენად ამახვილებს ეკოლოგი ყურადღებას თავის დაკვირვებებზე. მაგალითად, ერთი მეცნიერის ინტერესი ფოტოსინთეზისადმი შეიძლება განპირობებული იყოს პროცესის ბიოქიმიური მექანიზმებით (რაც ყურადღებიან ლაბორატორიულ ექსპერიმენტებს მოითხოვს) ან მთლიანი ტყის ფოტოსინთეზის დონით (რომელიც გარკვეული სახის საველე სამუშაოს მოითხოვს). არსებობს ეკოლოგიური კვლევის ჩატარების ფართოდ მიღებული სხვადასხვა დონე, რომელიც ხელს უწყობს ეკოლოგიის შესახებ მოსაზრებების ორგანიზებას.

ეკოლოგიურ კვლევებში ყურადღება შეიძლება გავამახვილოთ ინდივიდი ორგანიზმების გარემოსთან ინტერაქციებზე. იმის კვლევა, თუ როგორ არიან ორგანიზმები ადაპტირებულნი ტემპერატურის ცვლილებისადმი, შესაბამისი წყლისა და მარილების ბალანსის შენარჩუნებისადმი, ჟანგბადისა და ნახშიროჟანგის კონცენტრაციების დაბალანსებისადმი ან ფიზიკური გარემოს სხვა ფაქტორებთან გამკლავებისადმი, ამგვარ ფოკუსთა მაგალითებია. ამ მიდგომას ხშირად უწოდებენ **ფიზიოლოგიურ ეკოლოგიას** ან **ეკოფიზიოლოგიას** (მე-4-6 თავები). ფიზიოლოგიური ეკოლოგიის კვლევა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს სოფლის მეურნეობაში, რადგანაც მარცვლოვანი მოსავალი დიდადაა დამოკიდებული მცენარეების ინდივიდუალურ რეაქციებზე. ეკოფიზიოლოგია ასევე მნიშვნელოვანი ნაწილია შენარჩუნების კვლევებისთვის. მაგალითად, მიგრირებად ფრინველთა სახეობების კლების მიზეზთა დასადგენი კვლევების ერთ-ერთი გზა ყურადღებას ამახვილებს იმაზე, თუ როგორ ახდენენ გარემოს ცვლილებები გავლენას ფიზიოლოგიურ მექანიზმებზე, რომლებიც ფრინველებს ხანგრძლივი ფრენისთვის ამზადებენ (Wingfield 1990).

ინდივიდმა ორგანიზმებმა უნდა მიიღონ ენერგია ფოტოსინთეზით ან სხვა ორგანიზმების საშუალებით. ენერგიის ამ ტრანსმისიასთან ასოცირდება ნივთიერებათა ცვლა ორგანიზმებში და მათ შორის და ორგანიზმებსა და ფიზიკურ გარემოს შორის. ზოგი ეკოლოგი დაინტერესებულია ენერგიის ტრანსმისიის დინამიკითა და ნივთიერებათა გადაცემით ორგანიზმთა დიდ კრებულში და ამ ორგანიზმების მიერ დაკავებულ ფიზიკურ გარემოში. ამ ურთიერთმოქმედ ობიექტს **ეკოსისტემა** ეწოდება, ხოლო მის შემსწავლელ ეკოლოგიის ქვესფეროს — **ეკოსისტემათა ეკოლოგია** (ნაწილი 3, 9-11 თავები). თანამედროვე ეკოსისტემათა ეკოლოგები ძალიან დაინტერესებულნი არიან იმით, თუ როგორ მოქმედებს ადამიანთა საქმიანობა ნივთიერებათა გლობალურ ბრუნვაზე.

კვლევები იმის შესახებ თუ რას იწვევენ ბუნებრივ სამყაროში ადამიანის მიერ წარმოებული და მისი საქმიანობის შედეგად ატმოსფეროში გაშვებული სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებები, ეკოსისტემათა ეკოლოგიის კომპეტენციას განეკუთვნება.

ჯგუფთა და ორგანიზმთა ეკოლოგიის კვლევას ადგილი აქვს სხვადასხვა დონეზე. ერთ ადგილსა და დროში მობინადრე ერთი სახეობის ორგანიზმები შეადგენენ ეკოლოგიურ პოპულაციას. ჩვენ შეიძლება განვიხილოთ ლოკოინების, ნაძვების, ვეშაპების, ვომბატების და ნებისმიერი სხვა სახის ცოცხალი ორგანიზმის ერთი პოპულაციის დინამიკა (ნაწილი 4, 14-19 თავები), ან ყურადღება გავამახვილოთ ორი პოპულაციის, მაგალითად, მსხვერპლისა და მტაცებლის, ინტერაქციებზე (ნაწილი 5, 20-25 თავები). ევოლუციური ცვლილება თავს იჩენს პოპულაციის დონეზე. პოპულაციის თეორია პირდაპირ კავშირშია თევზისა და ფრინველის პოპულაციების, მეტყვეოებისა და სოფლის მეურნეობის რეგულაციასთან. ეს ასევე ფუნდამენტური მნიშვნელობისაა დავაადებათა გავრცელების გაგებისთვის.

სადაც არ უნდა გავიხედოთ ბუნებაში, ჩვენ დავინახავთ თანამცხოვრებ ორგანიზმებს. ორგანიზმთა თითოეული ინდივიდი პოპულაციის ნაწილია. ბევრი განსხვავებული ორგანიზმის პოპულაციები, რომელთაც ჩვენ ვხედავთ გარკვეულ ადგილას, დაკავშირებულნი არიან ერთმანეთთან საკვები ურთიერთობებითა და სხვა ინტერაქციებით. ურთიერთმოქმედ პოპულაციათა ამ წყებებს ეწოდებათ **ეკოლოგიური თანასაზოგადოებები** და მათ შესწავლას **თანასაზოგადოებათა ეკოლოგია** ეწოდება (ნაწილი 6, 26-29 თავები). თანასაზოგადოებათა ეკოლოგია სხვა ეკოსისტემათა ეკოლოგიისგან იმით განსხვავდება, რომ თანასაზოგადოებათა კვლევების ფოკუსი კეთდება ძირითადად იმაზე, თუ რა გავლენას ახდენენ ბიოტური ინტერაქციები, როგორიცაა მტაცებლობა, ბალახისმჭამელობა და კონკურენცია ორგანიზმთა რიცხვსა და გავრცელებაზე და არა ენერგიის ტრანსფერსა და ნივთიერებათა ბრუნვაზე ორგანიზმებს შორის და მათ ბიოტურ და აბიოტურ გარემოებს შორის. თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიას აქვს გარკვეული კავშირი ბიოლოგიური მრავალფეროვნების ბუნების ჩვენეულ გაგებასთან.

კითხვები იმასთან დაკავშირებით, თუ როგორ ირჩევენ ცხოველები პარტნიორს, განსაზღვრავენ თავიანთი ნაშიერების სქესს, ეძებენ საკვებს და ბინადრობენ ჯგუფებში, ან იმის შესახებ, თუ როგორ იზიდავენ მცენარეები დამმტვერავეს, აფრქვევენ თესლებს ან ანაწილებენ რესურსებს ზრდასა და რეპროდუქციის შორის, იმ კითხვების მაგალითებია, რომლებიც დასმულია ეკოლოგიის ერთ-ერთ ქვესფეროში, **ევოლუციურ ეკოლოგიაში** (ნაწილი 7, 30-34 თავები). ევოლუციური ეკოლოგები დაინტერესებულნი არიან იმით, თუ როგორ ახდენს ორგანიზმების ფორმა და ფუნქცია გარემოსთან

ადაპტირებას. ევოლუციური ეკოლოგიის ცნებები განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ბუნების გრძელვადიანი რეაქციების შესაფასებლად ბუნებრივ და ადამიანთა მიერ გამოწვეულ ცვლილებებზე.

ეკოლოგიური კვლევის სფეროთა ერთ ნაწილს ესაჭიროება ეკოლოგიის ქვესფეროთა სინთეზი ისევე, როგორც მიდგომა, რომელიც ითვალისწინებს ეკოლოგიის პროცესთა მოქმედებას ფართო სივრცით მასშტაბებში. **ლანდშაფტის ეკოლოგია** ყურადღებას ამახვილებს იმაზე, თუ როგორ მოქმედებენ ეკოლოგიური პროცესები საბინადრო გარემოს პეტეროგენულობის ფონის წინააღმდეგ. **კონსერვაციული ბიოლოგიის** სფერო აერთიანებს გენეტიკის კონცეფციებს პოპულაციისა და თანასაზოგადოების ეკოლოგიასთან, ხშირად ლანდშაფტური მიდგომის გამოყენებით, ბიომრავალფეროვნებისა და საფრთხეში მყოფი სახეობების შენარჩუნების საკითხთა გათვალისწინებით. სულ უფრო მეტი ეკოლოგი მიიჩნევს თავის პასუხსაგებ მოვალეობად ბუნების არა მხოლოდ აღმოჩენას, ექსპანსიასა და შენარჩუნებას, არამედ ცოდნის გამოყენებას ბუნებრივ სისტემათა ინტეგრირებულობის აღსადგენად, იმის აღსადგენად, რაც დააზიანა ადამიანთა საქმიანობამ. ეკოლოგიის ამ ახალ და ამალევებელ სფეროს **აღდგენის ეკოლოგია** ეწოდება.

ევოლუციური თეორია წარმოადგენს ეკოლოგიური კვლევის საფუძველს. ევოლუციურ ცვლილებათა მექანიზმები მუდამდება გენეტიკის მეცნიერებაში, ხოლო გენეტიკური კონსტრუქციის ექსპანსიის საშუალებანი მოიპოვება ფიზიოლოგიის, ენდოკრინოლოგიისა და ქცევის მეცნიერებებში. ეკოლოგია გარკვეულწილად ყველა მათგანს აერთიანებს.

მნიშვნელოვანია განვასხვავოთ ეკოლოგიის სფერო სხვა სფეროებისგან, რომლებიც დაკავშირებულია სამეცნიერო კვლევებთან. ეკოლოგია შეისწავლის ურთიერთკავშირს ორგანიზმებსა და მათ გარემოს შორის. **გარემოს მეცნიერება** ყურადღებას ამახვილებს ბუნებაზე ადამიანთა სპეციფიკური გავლენის გაგებაზე. გარემოს მეცნიერების კვლევა აერთიანებს ეკოლოგიის, ქიმიის, ფიზიკისა და სხვა მეცნიერების პრინციპებს ეკონომიკასთან, პოლიტიკასთან და ეთიკასთან. გარემოს ზოგი მეცნიერი შეისწავლის ადამიანის მიერ დამზადებულ ნივთიერებათა (მაგ. როგორიცაა პესტიციდები, დეტერგენტები და სხვა) ბედსა და ქმედებებს ბუნებრივ სამყაროში. სამეცნიერო კვლევის ეს საშუალება ხშირად მოიხსენიება **ეკოტოქსიკოლოგიის** სახელით. ეკოტოქსიკოლოგები დაინტერესებულნი არიან იმის კვლევით, თუ რა გავლენას ახდენენ ადამიანის მიერ წარმოებული ნივთიერებები ადამიანის ჯანმრთელობაზე. ისინი ხშირად ქმედების მოდელებად იყენებენ სხვა ცხოველებს, ისეთებს, როგორებიც არიან თევზები და პატარა უხერხემლოები.

და ბოლოს, ეკოლოგია უნდა განვასხვავოთ რიგი სხვა მცდელობებისგან, რომლებიც მასში ეშლებათ.



სურ. 1-14 მაგალითი ადგილისა, სადაც ენვაირონმენტალისტების საქმიანობა ძალიან საჭიროა. ამგვარი ადგილების განმეინდა მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს ადამიანთა დაუდევარი საქმიანობის შემცირებისთვის ბუნებრივ სამყაროში (სურათი მოგვანოდა გარისონმა).

გარემოს მენტალიზმი, კონსერვაციონიზმი (დაცვა, გაფრთხილება) და **პრეზერვაციონიზმი** (შენარჩუნება) სოციალური და პოლიტიკური მოძრაობებია და არა სამეცნიერო კვლევის სფეროები. ყველაზე კონსტრუქციული და საპასუხისმგებლო ფორმით ეს მოძრაობები იღვნიან საზოგადოების გასანათლებლად, ადამიანის მიზეზით გამოწვეული გარემოს პრობლემები მათი განხილვის საგანია. ისინი ასევე მოუწოდებენ საზოგადოებას გავლენა მოახდინონ ცვლილებებზე, რაც პრობლემას აღმოფხვრის. პასუხისმგებლობის გრძნობის მქონე ენვაირონმენტალიზმი დაფუძნებულია ეკოლოგიური პრონციპების საფუძვლიან გაგებაზე, მაგრამ ის არ არის

ეკოლოგიის ქვესფერო. ეკოლოგია არც კეთილგანზრახვიან საჯარო გალამაზებას ახორციელებს და არც გამწმენდ სამუშაოებს. თითქმის ყველა მომხრეა ამგვარი სამოქალაქო პასუხისმგებლობისა, მაგრამ ამგვარი საქმიანობა მეცნიერება არ არის, ის არ ზრდის ბუნებრივი სამყაროს ჩვენეულ გაგებას, თუმცა გაცილებით სასიამოვნოს ხდის მასზე დაკვირვებას (იხ. სურ. 2-14).

ეკოლოგიური კვლევის ქვესფეროები წარმოადგენს შესაფერის გზებს ეკოლოგიის სხვადასხვა მიდგომებზე საფიქრალად, მაგრამ ბევრ შემთხვევაში, ცალკეული ეკოლოგები აწარმოებენ სამუშაოს, რომელიც სცილდება ქვედისციპლინების საზღვრებს. ბუნების კომპლექსურობა ეკოლოგთა უმრავლესობის ბუნებრივ ცნობისმოყვარეობასთან ერთად ხშირად ახალისებს ფართო მიდგომებს. პოპულაციითა ეკოლოგმა, რომელიც იწყებს მცენარეთა დინამიკის აღმოჩენას, შეიძლება აღმოაჩინოს, რომ ეს დინამიკა დამოკიდებულია მცენარის ფიზიოლოგიურ თვისებებზე (ფიზიოლოგიური ეკოლოგია), მის ურთიერთობაზე სხვა მცენარეებთან (ერთობათა ეკოლოგია) და ბალახისმჭამელთა ქცევაზე, რომლებიც იკვებებიან ამ მცენარით (ქცევის ეკოლოგია). მისმა კვლევებმა შეიძლება გამოიწვიოს იდეები სისტემის მნიშვნელოვან ცვლადებს შორის ურთიერთობაზე, რომლებიც შემდგომში თეორიად განვითარდებიან, რაც მერე და მერე სხვა ეკოლოგთა ექსპერიმენტებში ჰიპოთეზის სახით შეიძლება იქნეს გამოყენებული. მან შეიძლება დაწეროს თავისი ნამუშევრის შესახებ, რათა გაუზიაროს იგი სხვა მეცნიერებს ან ზოგადად საზოგადოებას. ამგვარი ნამუშევრიდან მიღებული სარგებლობა უდიდესია, რაშიც ვიმედოვნებთ, რომ თავად დარწმუნდებით.

დასკვნა

1. მოსაზრებებს იმის შესახებ, თუ როგორ მუშაობს ესა თუ ის რამ, ჰიპოთეზა ეწოდება. გარკვეულ დროს წარმოშობილი სპეციფიკური ინტერესის ჰიპოთეზებს ნულოვანი ჰიპოთეზები ეწოდება, ხოლო მათ ყველა სხვა შესაძლო ახსნას — ალტერნატიული ჰიპოთეზები. ჰიპოთეზა შეიძლება გამოხატულ იქნეს სიტყვიერად ან მათემატიკური გამოსახულების სახით, რომელთაც თეორიული ეკოლოგიური მოდელები ეწოდებათ. ისინი გვიჩვენებენ ურთიერთობას ბუნების გასაზომ თვისებებს ცვლადებს შორის. ეკოლოგიური თეორია წარმოადგენს ექსპერიმენტის ჩატარებამდე ცვლადებს შორის კომპლექსური ურთიერთობების ახსნას.

2. ბუნების შესახებ გაკეთებულ ნებისმიერ დასკვნას, არსებული ცვლილებების გამო, თან ახლავს გარკვეული ეჭვი. ეკოლოგები იყენებენ სტატისტიკურ მეთოდებს ცდომილების რაოდენობის მართვისთვის.

3. ეკოლოგიურ ცვლადებზე ძირითადი ინფორმაციის მოპოვების მიზნით, ეკოლოგები იყენებენ ამორჩევით კვლევებს, რომელთა საშუალებითაც სისტემატურად აკვირდებიან ბუნებას. ხანგრძლივ პროცესთა დინამიკის გარკვევის მიზნით, ეკოლოგები იყენებენ გრძელვადიანი მონიტორინგის პროგრამებს.

4. ბუნებაში კაუზალური ურთიერთობების გამოსავლენად, ეკოლოგებმა ექსპერიმენტები უნდა ჩაატარონ. ექსპერიმენტი ბუნებრივი სამყაროს რომელიმე კომპონენტს აძლევს საშუალებას, იმოქმედოს ისეთ პირობებში, რომლებსაც ექსპერიმენტატორი აკონტროლებს. ექსპერიმენტები ერთი ან რამდენიმე ნულოვანი ჰიპოთეზის პირდაპირი ტესტირება. რადგანაც ნულოვანი ჰიპოთეზათა უმრავლესობის მართებულობა უცნობია, ექსპერიმენტატორებს შეუძლიათ, დაუშვან ორი ძირითადი შეცდომა: სწორი ნულოვანი ჰიპოთეზა

ის უარყოფა, — სახელად I ტიპის შეცდომა ან მცდარი ჰიპოთეზის აღიარება — II ტიპის შეცდომა. ექსპერიმენტული პროცედურები აკონტროლებენ ამ ტიპის შეცდომების დაშვების ალბათობას.

5. ზოგი ექსპერიმენტი, რომლებიც ამფიბიათა პოპულაციების კლებას განსაზღვრავს, ყურადღებას ამახვილებს გარკვეულ ულტრაიისფერ ტალღათა (UV-B) ეფექტებზე, რომლებიც მიჩნეულია, რომ საზიანოა ბიოლოგიური ქსოვილებისთვის. ადამიანთა საქმიანობამ დააზიანა, შეათხელა ოზონის შრე, რომელიც UV სხივებისთვის ბუნებრივი ფილტრის როლს ასრულებს. ამან მეცნიერები მიიყვანა ნულოვან ჰიპოთეზამდე, რომლის თანახმად გაზრდილი UV გამოსხივება აზიანებს ბაყაყების კვერცხებს. ორეგონში ჩატარებულ ექსპერიმენტებში კვერცხები მოათავსეს სამი დონის UV-B გამოსხივების ქვეშ. მათ აღმოაჩინეს, რომ ორში ბაყაყთა შესასწავლი სამი სახეობიდან გაზრდილმა UV-B გამოსხივებამ შეამცირა გამოჩენის ნარმატიულობა, ექსპერიმენტი მნიშვნელოვანი ცვლადი.

6. ფილოგენია ევოლუციური ურთიერთობის სტრუქტურა სახეობებს ან ტაქსონომებს შორის. ეკოლოგები იყენებენ ამ ინფორმაციას ცოცხალ სახეობათა ადაპტაციების განსაზღვრად.

7. ეკოლოგიური კვლევა მოითხოვს მნიშვნელოვან რესურსებს და ქმნის მრავალ ლოგისტიკურ პრობ-

ლემას. ეკოლოგებმა კვლევები უნდა ჩაატარონ შორეულ ადგილებში, რომლებიც ხშირად არასტუმართმოყვარეობით გამოირჩევა.

8. ეკოლოგები აქვეყნებენ თავიანთი ნამუშევრების შედეგებს ეკოლოგიურ ჟურნალებში, რომლებსაც აფინანსებენ ისეთი ეკოლოგიური ორგანიზაციები, როგორცაა მაგალითად, ამერიკის ეკოლოგიური საზოგადოება. მათ ასევე შეუძლიათ, წიგნების გამოცემა. პუბლიკაციებს, რომლებსაც პირველად მიმოიხილავენ სხვა მეცნიერები, პირველადი ლიტერატურა ეწოდება.

9. სოფლის მეურნეობა და რესურსთა მენეჯმენტი დამყარებულია ეკოლოგიურ პრინციპებზე. ამ სფეროებში ეკოლოგიის გამოყენება გამიზნულია მოსავლის გაზრდისა და გარემოს მომავალი პროდუქტიულობის შენარჩუნებისათვის.

10. ეკოლოგია, როგორც მეცნიერების დარგი, დაყოფილია რიგ ქვესფეროებად, მათ შორის ფიზიოლოგიურ, ეკოსისტემათა, პოპულაციების, თანასაზოგადოებების, ევოლუციურ, ლანდშაფტის შენარჩუნებისა და აღდგენის ეკოლოგიად. გარემოებითი მეცნიერება შეისწავლის გარემოზე ადამიანთა გავლენას. გარემოს მენეჯლიზმი, კონსერვაციონიზმი და პრესერვაციონიზმი სოციალური და პოლიტიკური მოძრაობანია და არა ეკოლოგიის განშტოებანი.

სავარჯიშოები

1. გაიხსენეთ მესამე სავარჯიშო პირველი თავიდან, სადაც უნდა მოგეფიქრებინათ კითხვები ბუნების შესახებ. განავითარეთ ნულოვანი ჰიპოთეზა თქვენ მიერ დასმულ თითოეულ შეკითხვაზე.

2. გაიხსენეთ ბუნებრივი ისტორია, რომელიც განავითარეთ პირველი თავის მეშვიდე სავარჯიშოში. ჩამოაყალიბეთ მარტივი მათემატიკური მოდელი, რომელიც ასახავს ორგანიზმის ბუნებრივი ისტორიის ორი კომპონენტის შემცველ ჰიპოთეტურ ურთიერთობას (მინიშნება: „კომპონენტში“ ვგულისხმობთ ორგანიზმის განსაზღვრულ საქმიანობას, გარემოს ფიზიკურ მდგომარეობას ან ურთიერთმოქმედი ორგანიზმის გარკვეულ ქცევას).

3. იმის გამოყენებით, რაც უკვე აქამდე ისწავლეთ მეცნიერული კვლევების დაურწმუნებელი ბუნების შესახებ, როგორ უპასუხებდით მოსაზრებას, რომ სამეცნიერო იდეები ყოველთვის საეჭვოა, რადგან

მეცნიერებს არასდროს შეუძლიათ სიმართლის გაგება?

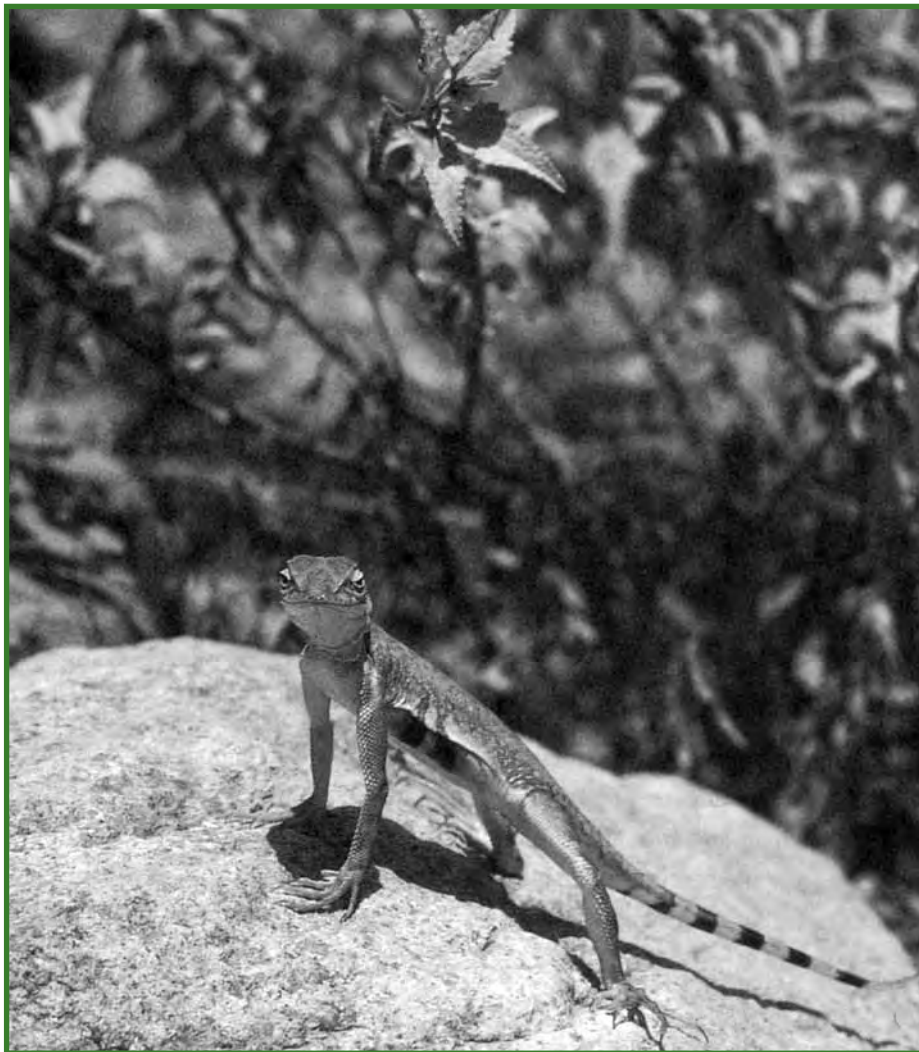
4. განავითარეთ ექსპერიმენტი თქვენს მიერ ჩამოყალიბებული ერთ-ერთი ნულოვანი ჰიპოთეზის გამოსაცდელად.

5. განსაზღვრეთ, რამდენი დაჯდება იმ ექსპერიმენტის მომზადება და განხორციელება, რომელიც მეოთხე სავარჯიშოში ჩამოაყალიბეთ.

6. „World Wide Web“-ის გამოყენებით განავითარეთ სამეცნიერო ორგანიზაციათა სია, რომლებიც ხაზს უსვამენ ეკოლოგიურ კვლევის მნიშვნელობას. (შენიშვნა: ამ ორგანიზაციათა უმრავლესობა ყურადღებას ამახვილებს ცხოველების, მცენარეების ან მიკროორგანიზმების გარკვეულ ჯგუფზე. მაგალითად, ამერიკის არაქნოლოგიური საზოგადოება მოიცავს ეკოლოგებს, რომლებიც დაინტერესებულნი არიან ობობებით.)

ნახილი 2

ორგანიზმები ფიზიკურ გარემოში



რვენ ადვილად შეგვიძლია, განვასხვავოთ ბუნებრივი სამყაროს ორი ძირითადი სფერო: ცოცხალი და არაცოცხალი. მაგრამ ეს ორი სფერო არ არსებობს ერთმანეთისგან იზოლირებულად. ორგანიზმები დამოკიდებული არიან ფიზიკურ გარემოზე. ისინი ასევე გავლენას ახდენენ ფიზიკურ სამყაროზე და შესაბამისად — მათ გარემო პირობებზე. ადამიანთა მიერ შექმნილი ტექნოლოგიებისა და მიწის მოხმარების შედეგად გლობალურ კლიმატში გაჩენილი ცვლილებები წარმოადგენს იმის დრამატულ მაგალითს, თუ როგორ გავლენას ახდენენ ორგანიზმები ფიზიკურ გარემოზე. მეორე თავში ჩვენ განვიხილავთ ამგვარი ინტერაქციების ბუნებას. ასევე გაგაცნობთ მოსაზრებებს ორგანიზმების სხვა ორგანიზმებთან ინტერაქციების შესახებ.

მესამე თავში გიჩვენებთ ბიოლოგიური და ფიზიკური სამყაროების ძირითად განსხვავებებს. ყურადღებას გავამახვილებთ იმაზე, თუ როგორ ინარჩუნებენ ორგანიზმები დაუჯერებლად დიდი რაოდენობის ენერგიას, მიუხედავად ფიზიკური ძალების მიერ ენერგიის არარაციონალური გაფანტვისა. განვიხილავთ ცოცხალ ორგანიზმებსა და ფიზიკურ გარემოს შორის ენერგიისა და ნივთიერებების მიმოცვლის ბუნებას და ამ დინების კონტროლისთვის ორგანიზმთა ადაპტაციებს. წყალი გადამწყვეტი მნიშვნელობისაა სიცოცხლისთვის და მეოთხე თავში შევხებით წყლის განსაკუთრებულ თვისებებს, რომლებიც ხელს უწყობენ სიცოცხლეს დედამიწაზე. აქვე განვიხილავთ, როგორ მართავენ ორგანიზმები წყლისა და მარილის ბალანსს თავიანთ სხეულებში. ასევე, აღწერთ წყლის მოძრაობას ნიადაგიდან მცენარეთა ღეროებში.

ენერგიის ბიოლოგიურ ტრანსფორმაციათა უმრავლესობა დამყარებულია ნახშირბადისა და ჟანგბადის ქიმიურ რეაქციებზე. არაორგანული ნარხშირბადის ორგანულად გარდაქმნა ფოტოსინთეზში წარმოადგენს ეკოსისტემის საკვანძო ენერგეტიკულ რგოლს. ფოტოსინთეზის დონეზე გავლენას ახდენს ტემპერატურა ისევე, როგორც სინათლის ინტენსივობა და ხარისხი. მეოთხე თავში ყურადღებას გავამახვილებთ ეკოლოგიურ ფაქტორებზე, რომლებიც გავლენას ახდენენ ფოტოსინთეზსა და სინათლისა და ტემპერატურის სხვადასხვა რეჟიმისადმი ორგანიზმთა ადაპტაციაზე. ფიზიკური გარემოს თვისებები იცვლებიან დროში და გარემოს სხვადასხვა ადგილას, რაც ხშირად თანხვედრა დღიურ ან სეზონურ ციკლებს. როგორც მეექვსე თავში ვნახავთ, ორგანიზმებმა უნდა მოახდინონ რეაგირება ამ ცვლილებებზე, რათა გადარჩნენ.

ცოცხალმა არსებებმა არა მარტო რეაგირება უნდა მოახდინონ ფიზიკური გარემოს პირობების ცვლილებებზე, არამედ უნდა ურთიერთქმედებდნენ სხვა ორგანიზმებთან. ორგანიზმების რეაქცია ფიზიკურ გარემოზე ხელს უწყობს ფორმისა და ფუნქციის კონვერგენციას. ვნახავთ, რომ ბიოლოგიური ინტერაქციები ხელს უწყობენ მრავალფეროვნებას. მეშვიდე თავში განვიხილავთ თავიანთ ბიოლოგიურ გარემოსთან ორგანიზმთა ადაპტაციის ბუნებას.

მეორე ნაწილი სრულდება მერვე თავით, რომელიც აღწერს დედამიწის კლიმატისა და ტოპოგრაფიის სტრუქტურებს. ეს სტრუქტურები დედამიწის მზის გარშემო ბრუნვის დინამიკის შედეგია, რომელიც ინტერაქციულად უკავშირდება რეგიონულ, ადგილობრივ ტოპოგრაფიულ და გეოლოგიურ თვისებებს. დედამიწის კლიმატი და ტოპოგრაფიული თვისებები გავლენას ახდენენ მცენარეთა და ცხოველთა გავრცელებაზე. მცენარეულობისა და კლიმატის უნიკალურ თვისებებზე დაყრდნობით, ეკოლოგებმა დაადგინეს ბიომთა რიცხვი მსოფლიოში.

თავი 3



სიცოცხლე და ფიზიკური გარემო

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ არიან დამოკიდებულნი ცოცხალი არსებები ფიზიკურ გარემოზე გადარჩენისთვის ბრძოლაში?
- რა გზებით იცვლებიან ცოცხალი არსებები ფიზიკურ გარემოში?
- რა გზებით ახდენენ გავლენას ადამიანები ფიზიკურ გარემოზე?
- რა თვისებები აქვთ ცოცხალ არსებებს, რაც განასხვავებს მათ უსულო საგნებისგან?
- როგორ აკონტროლებენ ორგანიზმები ნივთიერებათა და ენერგიის დინებას თავიანთ შინაგან და გარეგან გარემოში?
- როგორ იცვლება ფორმა და ფუნქცია სხეულის ზომასთან ალომეტრიულად?
- როგორ ასახავენ ადაპტაციები კომპრომისს ცოცხალ ორგანიზმებში?

ჩვენ ხშირად ვხედავთ ცოცხალისა და არაცოცხალის დაპირისპირებას: ბიოლოგიური გარემო ფიზიკურისა და ქიმიურის წინააღმდეგ, ორგანული არაორგანულის წინააღმდეგ, ბიოტური აბიოტურის წინააღმდეგ, სულიერი უსულოს წინააღმდეგ. იმ დროს, როცა ბუნებრივი სამყაროს ეს ორი დიდი სფერო თითქმის ყოველთვის განსხვავებულია ერთმანეთისგან, ისინი არ არსებობენ ერთმანეთისგან იზოლაციაში. სიცოცხლე დამოკიდებულია ფიზიკურ სამყაროზე. იმისთვის, რომ ცოცხლები დარჩნენ, ორგანიზმებმა მუდმივად უნდა ცვალონ ნივთიერებები და ენერგია ფიზიკურ გარემოსთან. ცოცხალი არსებები, თავის მხრივ, გავლენას ახდენენ ფიზიკურ სამყაროზე: ნიადაგი, ატმოსფერო, ტბები, ოკეანეები და მთის მრავალი დანალექი ქანი თავიანთ თვისებებს ნაწილობრივ ცხოველებსა და მცენარეებს უნდა უმადლოდნენ. მართლაც, დედამიწის ჟანგბადით მდიდარი ატმოსფერო თავის ჟანგბადს იმ მაფოტოსინთეზირებ-

ელ ორგანიზმებს, უნდა უმადლოდეს რომლებიც მას ბოლო 3,5 მილიონი წლის მანძილზე აწარმოებენ. ბიოლოგიური და ფიზიკური ტრანსფორმაციები, რომლებსაც ურთიერთკავშირში მოჰყავთ ცოცხალი და არაცოცხალი სფეროები, განსაზღვრავენ გლობალურ ეკოსისტემას. ამ ურთიერთობათა გაგება ბუნების მოქმედების შეფასებისკენ გადადგმული პირველი ნაბიჯია.

3.1 ბიოლოგიური და ფიზიკური სამყაროები ურთიერთდამოკიდებულია

დედამიწაზე სიცოცხლის ერთადერთი წყარო მზის სინათლეა. მცენარეთა და წყალმცენარეთა მწვანე ქსოვილში არსებული პიგმენტები შთანთქავენ სინათლეს და იღებენ მის ენერგიას. გამოსხივების ენერგია გარდაიქმნება ქიმიურ ენერგიად ნახშირორჟანგისა და წყლის გარდაქმნით მარტივი ორგანული ნახშირ-

ყლების ნაერთებად. ამ პროცესს **ფოტოსინთეზი** ეწოდება, სიტყვასიტყვით — „სინათლესთან შეერთება“. შაქრისა და სხვა ორგანულ ნაერთებში დაგროვილი ენერგია გამოიყენება ბალახისმჭამელი და იმ მტაცებელი ცხოველების მიერ, რომლებიც ჭამენ ბალახისმჭამელ ცხოველებს და ა.შ. თქვენს ჰამბურგერში დაგროვილი ენერგია სულ რამდენიმე ნაბიჯით შორდება ფოტოსინთეზის ენერგიის ტრანსფორმაციას.

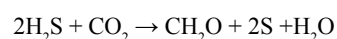
ფიზიკური გარემო წარმოადგენს როგორც ნედლეულს სიცოცხლისთვის, ისე პირობას სიცოცხლის არსებობისთვის. ორგანიზმები ენერგიას მზის სინათლისგან იღებენ. ისეთი ძირითადი ელემენტებისთვის, როგორიცაა ჟანგბადი და ნახშირბადი და ისეთი მნიშვნელოვანი მოლეკულებისთვის, როგორიცაა წყალი და ნახშირწყლები, ისინი დამოკიდებულია ფიზიკურ გარემოზე. ორგანიზმებმა ასევე უნდა აიტანონ გარემოს ტემპერატურის, ტენიანობის, მარილის შემცველობისა და სხვა ფიზიკური ფაქტორების უკიდურესობები. უდაბნოს სიცხე და სიმშრალე გამოიწვევს სიცოცხლის ფორმათა უმრავლესობას. ისევე, როგორც პოლარული რეგიონების მწარე სიცივე უკან აბრუნებს ყველას, იმათ გარდა, ვინც გამძლეობს. მცენარეებისა და ცხოველების ფორმა და ფუნქცია უნდა ემორჩილებოდეს ფიზიკური სამყაროს კანონებს. ის ფაქტი, რომ წყალს ჰაერზე მეტი სიმკვრივე და სიბლანტე გააჩნია, მოითხოვს თევზებისგან მოკვერცხილ, ნაკლებადწინააღმდეგობრივ ფორმებს მკაცრი ჰიდროდინამიური პრინციპების მიხედვით, რათა სწრაფები და მოქნილები იყვნენ. ის ფაქტი, რომ ჟანგბადს ჰაერსა და წყალში შეზღუდული ხსნადობა აქვს, აწესებს ზედა ზღვარს ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების მეტაბოლურ დონეებზე.

ცოცხალი ორგანიზმები თითქმის მთლიანად ფიზიკურ სამყაროზე არიან დამოკიდებულნი და ამავე დროს თვითონაც ახდენენ მასზე გავლენას, ხშირად ძალიან მნიშვნელოვანსა. დედამიწის ატმოსფეროს შემადგენლობა, ნიადაგის მდგომარეობა და ხარისხი, ადგილობრივი ტოპოგრაფიის ფორმაცია, ადგილობრივი კლიმატური პირობები და გაუდაბნოების დონეები არ არის ფიზიკური სამყაროს მიერ ცოცხალ არსებებზე თავსმოხვეული ურყევი პირობები. ეს უფრო გარემოს ცოცხალ და არაცოცხალ კომპონენტებს შორის ჩახლართულ ურთიერთქმედებათა შედეგებია. ამ ურთიერთქმედებას ახასიათებს ფიზიკური და ქიმიური ტრანსფორმაციების მუდმივი ბიოლოგიური განახლება ევოლუციის პროცესის საშუალებით, აძლევს რა ორგანიზმებს უკეთესად ფუნქციონირების საშუალებას ფიზიკური გარემოს ჩარჩოებში. დედამიწაზე სიცოცხლის გაჩენიდანვე ფიზიკური გარემოს მახასიათებლები იცვლებოდა და მოდიფიცირდებოდა ცოცხალ არსებათა საქმიანობის შედეგად. ჩვენ ვნახავთ, რომ ადამიანები სამყაროს ფიზიკურ პირობებზე და ამრიგად, დედამიწაზე არსებულ სიცოცხლეზეც საგრძნობ გავლენას ახდენენ.

ორგანიზმთა როლი დედამიწის ატმოსფეროს ფორმირებაში

დედამიწამ არსებობა დაიწყო ატმოსფეროსა და ოკეანეების გარეშე. დღესდღეობით, ატმოსფერო შეიცავს ჟანგბადის სტაბილურ 20%-იან კონცენტრაციას. კონცენტრაციას, რომელიც ჟანგბადით არც ზედმეტად მდიდარია (25%-ზე მაღალი კონცენტრაცია, ყველაზე ნესტიან ნივთებსაც კი დაწვის საშიშროების წინაშე დააყენებდა) და არც ზედმეტად ღარიბი (15%-ზე ნაკლები კონცენტრაცია გამოიწვევდა ცეცხლის არსებობას) (Lovelock 1979). დედამიწის ატმოსფეროს ჩამოყალიბების ისტორია ყველაზე შთამბეჭდავი და საინტერესო მაგალითია იმისა, თუ როგორ ახდენენ გავლენას ორგანიზმები ფიზიკურ გარემოზე. ცხადია, ორგანიზმები არ არსებობდნენ დედამიწის ისტორიის დასაწყისში. ატმოსფეროს პირველი კომპონენტები, როგორიცაა წყალი, ნახშირბადი, ნახშირორჟანგი, ქლორი, აზოტი და გოგირდი, დედამიწაზე მეტეორიტების საშუალებით მოხვდნენ ან ამოიფრქვენ დედამიწის ქერქიდან ვულკანური ძალების მეშვეობით (Schlesinger, 1991). დედამიწის ქერქის გაგრილებამ გამოიწვია წყლის კონდენსაცია და საბოლოოდ, დაახლოებით 3,8 მილიარდი წლის წინ ოკეანეები გაჩნდა. მართალია, ძნელია ზუსტად და დარწმუნებით ამის ცოდნა, მაგრამ ვარაუდობენ, რომ 3,5 მილიარდი წლის წინ ატმოსფერო შედგებოდა ისეთი იშვიათი აირებისგან, როგორებიცაა: მეთანი (CH_4) ან ნახშირორჟანგი (CO_2), ამიაკი (NH_3) ან მოლეკულური აზოტი (N_2), წყლის ორთქლი (H_2O) და წყალბადი (H_2) (Berkner and Marshall 1965, Chapman and Schopf 1983, Schlesinger 1991). იმჟამადვე დედამიწის ოკეანეებში ძალიან მარტივი ორგანული მოლეკულები დაგროვდა. ამ ადრეულ გარემოში არ არსებობდა ჟანგბადი. ეს კარგიც იყო, რადგან თავისუფალი ჟანგბადი მალევე დაშლიდა პირველ მარტივ ორგანულ მოლეკულებს, რომლებიც სიცოცხლის შექმნისთვის აუცილებელი გახლდათ. ამ გარემოში განვითარდნენ პირველი ძალიან მარტივი ცოცხალი ორგანიზმები და დაიწყო დრამატული ცვლილებები, რომლებმაც ფუნდამენტურად განსხვავებული ატმოსფეროს ჩამოყალიბება გამოიწვია.

ალბათ, ცხოვრების ციკლში ცოცხალ არსებათა ყველაზე მნიშვნელოვანი ინოვაცია იყო ფოტოსინთეზის განვითარება, დაახლოებით 3,5 მილიარდი წლის წინ. ყველაზე ადრეული ფოტოსინთეზური რეაქციები, ალბათ მოიცავდნენ ისეთი რედუცირებული აირის ჟანგვას, როგორიცაა გოგირდწყალბადი (H_2S). **ჟანგვა** არის პროცესი, რომლის დროსაც ატომს ან მოლეკულას ერთი ან მეტი ელექტრონი სცილდება. ელექტრონების დამატებას კი **აღდგენა** ეწოდება. H_2S -ის ჟანგვა ადრეულ დედამიწაზე შეიძლება გამოენდია გოგირდბაქტერიას ძლიერი ვულკანური აქტივობის ადგილებში, როგორც ქვემოთ მოცემულ რეაქციაშია ეს წარმოდგენილი:



გზები, რომელთა მეშვეობითაც მიკროორგანიზმები და მცენარეები მოქმედებენ ფიზიკურ გარემოზე

ორგანიზმთა აქტიურობამ წარმოშვა ატმოსფერო, რომელსაც როგორც უკვე ვიცით, შეუძლია სიცოცხლის შენარჩუნება დედამიწაზე. მცენარეებისა და მიკროორგანიზმების გავლენა ფიზიკური გარემოს უნაყოფო, უსიცოცხლო ადგილებზე დღეს ცოცხალ არსებათა ტრანსფორმაციული შესაძლებლობების კიდევ ერთი მაგალითია. ვულკანურ ამოფრქვევებს, ეროზიას, მყინვარების უკან დახევას (დეგლაციაცია) და ადამიანთა ინდუსტრიული საქმიანობის ნარჩენების დაგროვებას, შეუძლია, შექმნას ან წარმოშვას ადგილები, რომლებიც არსებითად მოკლებულნი არიან სიცოცხლეს. თავდაპირველად, ამგვარ ადგილებში შეიძლება არ მოიპოვებოდეს ნიადაგი და საკვები ნივთიერებები, რადგან ისინი წარმოადგენენ მძიმე ფიზიკურ გარემოს, რომელიც შეუფერებელია სიცოცხლისთვის. მაგრამ ეს დიდხანს არ გასტანს. მცენარეები და მიკროორგანიზმები თანაბრად მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ქვებისგან, ქვიშის დიუნებისგან ან სხვა უნაყოფო მინერალებისგან ნიადაგის წარმოქმნაში (Olson 1958, Shure and Ragsdale 1977, იხ. 28-ე თავი). მცენარეთა ფესვები იჭრებიან გაშიშვლებული მთის ქანების პანანინა ბზარებში და აფხვიერებენ კლდეს, როცა იზრდებიან და ფართოვდებიან. მცენარეთა დეტრიტები ხრწნის ბაქტერიებისა და სოკოების საშუალებით, წარმოშობენ ორგანულ მჟავებს, რომლებიც შლიან მინერალებს ქვებში, ასუსტებენ მათ კრისტალისებრ სტრუქტურას და აჩქარებენ მათ ეროზიას. დეტრიტების ფრაგმენტები საბოლოო ჯამში ცვლიან ნიადაგის სტრუქტურას. გარკვეული ბაქტერიები და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები პასუხისმგებელნი არიან ატმოსფეროდან აზოტის ბიოლოგიურ ფიქსაციაზე, რითაც ქმნიან კავშირს ბიოტურ და აბიოტურ სამყაროებს შორის (Broda 1975, Schlesinger 1991).

მცენარეები და მიკროორგანიზმები როგორც ადგილობრივად, ისე გლობალურად მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ტენიანობისა და ტემპერატურის კონტროლში. ისინი ხელს უწყობენ ნიადაგის შენარჩუნებას და ამრიგად, გავლენას ახდენენ გარემოში წყლის ცირკულაციაზე. ისინი ასევე ზემოქმედებენ ატმოსფეროს შემცველობაზე და აქედან გამომდინარე, კლიმატზე. ხშირად ძალიან ადვილია იმის შეფასება, თუ როგორ ახდენენ მცენარეები და მიკროორგანიზმები გავლენას ფიზიკურ გარემოზე, როცა მათ მოაშორებ ამ გარემოს. ხშირად სწორედ ასეც ხდება, როდესაც ადამიანები ცვლიან ბუნებრივ სამყაროს სოფლის მეურნეობისთვის ან ბუნებრივი პროდუქტების მოსაპოვებლად. იმის ნათელმა მაგალითმა, თუ რა ხდება, როცა ცოცხალი ორგანიზმების ეს ფუნქციები იშლება, თავი იჩინა შუა დასავლეთ ამერიკის ე.წ. „დასთ ბოულში“ (ქვიშიანი ქარიშხლების ზონა) 1930-იან წლებში. „დასთ ბოულის“ რეგიონი, როგორც წესი, მშრალი და ქარიანია, მაგრამ ადგილობრივ მრავალწლიან



(ა)



(ბ)

სურ. 3-2 შუა დასავლეთი აშშ-ს „დასთ ბოული“. ქარისმიერი ეროზია იწყება ნიადაგების ინტენსიური ხვნის და ნაკლები წვიმიანობის შედეგად. (ა) საშემოდგომო ხორბლის წარუმატებელმა მოსავალმა 1954 წლის მარტში გამოიწვია ნიადაგის გამოქარვა ფინიში, კანზასის შტატში. (ბ) კოლორადოს შტატში, 1937 წლის მაისში, ქვიშიანი ქარიშხლის ტრაგედიისას მტვრადქცეული გაფანტული ნიადაგის ნაწილაკებისგან შემდგარი ქვიშიანი ქარიშხალი უახლოვდება სპრინგფილდს, (სურათი მოგვანოდა ნიადაგის შენარჩუნების სამსახურმა).

მცენარეებს, რომლებიც ცოცხლობდნენ წლების განმავლობაში, ფესვები საკმარისად ღრმად ჰქონდათ გადგმული იმისთვის, რომ ნიადაგი ადგილზე შეენარჩუნებინათ. როდესაც პერიები 1980-იან წლებში გადახნეს, ნაკლებად ვრცელი ფესვიანი სისტემის მქონე მრავალწლიანმა ყოველწლიურმა მარცვლოვანმა კულტურებმა ჩაანაცვლეს ადგილობრივი მრავალწლიანი მცენარეები. მშრალი წლების სერიამ შეამცირა მარცვლოვანი კულტურების ზრდა და ნიადაგის ზედაპირი წვრილი ქვიშის მტვრად აქცია. ამის შედეგი ილუსტრირებულია სურათ 3-2-ში.

მცენარეებისა და მიკროორგანიზმების აქტიურობის მნიშვნელობა ასევე მჟღავნდება მაშინ, როდესაც განუკითხავად ჩეხვენ ტყეებს. ეს საქმიანობა დღეს მსოფლიოს მასშტაბით საგანგაშო დონეს აღწევს. ადამიანები ჩეხვენ და წვან ტყეებს შემისა და საკვების მისაღებად, საექსპორტოდ ან მიწის კულტივაციისთვის გამოსაყენებლად. ტყეების გაჩეხვასთან ერთად, ნადგურდება მათი მნიშვნელოვანი ფუნქციებიც, რომლებსაც ისინი ბუნებრივი სამყაროსთვის ასრულებდნენ. ტყეები, რომლებიც როგორც წესი, ჩრდილით უზრუნველყოფენ, ამცირებენ წყლის აორთქლებას და ინარჩუნებენ ნიადაგის ტენიანობას. მეტიც, მცენარეულობა მზის სინათლეს იმაზე ეფექტურად შთანთქავს, ვიდრე შიშველი მიწა, რადგანაც მას აქვს დამანოტივებელი ეფექტი ატმოსფეროზე, მცენა-



სურ. 3-3 თხების ზედმეტმა სიარულმა საძოვარზე თითქმის გაანადგურა ჩრდილოეთ კენიის ამ ადგილის მცენარეულობა (მსოფლიოს ცოცხალი ბუნების ფონდის [World Wildlife Fund/ UCN] ნაბოძები).

რეულობა ცვლის ადგილობრივ სითბურ ბალანსს, ტყის ნალექებს და ამით გავლენას ახდენს ადგილობრივ ამინდზე. ამრიგად, ტყეთა გაჩეხვის შედეგად, ტყის მასივების გაქრობამ თანდათანობით შეცვალა გარემო პირობები და კლიმატი ბევრ ადგილას. ჩრდილოეთ აფრიკაში ერთ დროს ფართო, ალჟირის ვრცელი ტყეები ახლა თითქმის განადგურებულია. ამის შედეგი კი იყო ადგილობრივი წვიმების რაოდენობის კლება, მთის თოვლის საფარველის თანდათანობითი შემცირება, უფრო ხშირი და ექსტრემალური გვალვები, დასალევი წყლის ნაკლებობით და მასობრივი ნიადაგის ეროზიით (Zaimèche, 1994). აფრიკის ვრცელ რეგიონებში, საჰარას უდაბნოს სამხრეთით, ყველა ადგილობრივი მცენარეული განადგურდა საკვების შეგროვებისა და საძოვრებზე საქონლის მომრავლების გამო. 1980-იან წლებში ამან გამოიწვია გამანადგურებელი გვალვები. (სურ. 3-3).

მცენარეები და მიკროორგანიზმები ასევე გავლენას ახდენენ გარემოში წყლის ცირკულაციაზე. წვიმა არ გროვდება იქ, სადაც ეცემა დედამიწაზე. წვიმა რომ გროვდებოდა, ნიუ-იორკის შტატი ადამიანის ცხოვრების განმავლობაში 60 მეტრიანი წყლის ფენით დაიფარებოდა. წყლის ნაწილი შეინოვება ნიადაგში ან ჩაედინება მდინარეებში, ტბებსა და საბოლოო ჯამში — ოკეანეებში, დანარჩენი კი ორთქლდება დედამიწის ზედაპირიდან და მცენარეთა ფოთლებიდან. ისეთ ადგილებში, როგორიცაა აღმოსავლეთ აშშ, სადაც ხეების ფოთლებს ოთხჯერ იმაზე დიდი ფართი უკავიათ, ვიდრე მიწას მათი ტოტების ქვეშ, მცენა-

რეულობა წყლისთვის ატმოსფეროსკენ მიმავალ უმნიშვნელოვანეს გზას წარმოადგენს. როდესაც ტყე იჩეხება, იმ წყლის უდიდესი ნაწილი, რომელიც ფოთლებიდან უნდა აორთქლებულიყო, მდინარეებში ჩაედინება. ფართო გადარგვის უზრუნველყოფის გარეშე ტყის გაჩეხვა იწვევს წყლადიდობებს, მზარდ ეროზიას, მეწყერებს და გაშიშვლებული ნიადაგიდან საკვები ნივთიერებების ჩამოშორებას. ნესტიან ნიადაგში მცენარეულობა ინარჩუნებს საკვებ ნივთიერებებს, ტყის გაჩეხვა იწვევს ნიადაგის ნაყოფიერების შემცირებას, შედეგი ტრაგიკულია.

მცენარეთა და მიკროორგანიზმების აქტივობა დიდ გავლენას ახდენს დედამიწის ატმოსფეროს აიროვან შემცველობაზე. ტორფიანი ჭაობების ბუნებრივი მცენარეები და ჭაობების კულტურული მცენარეები, როგორიცაა ბრინჯი, სოფლის მეურნეობის მოსავლის მატებასთან ერთად, მატებენ ნახშირბადს დედამიწის ატმოსფეროს მეთანის ფორმით. ამ მცენარეებთან ასოცირებული მიკროორგანიზმები წარმოქმნიან მეთანს (CH_4). მართალია, ნახშირორჟანგთან შედარებით მეთანი მცირე კომპონენტია მსოფლიო ატმოსფეროს მთლიანი ნახშირბადისა, მისი შემცველობა ატმოსფეროში ნახშირბადისაზე მეტად იზრდება (Schlesinger 1991). ეს ზრდა არის მლელვარების მიზეზი იმდენად, რამდენადაც მეთანი 20-ჯერ უფრო ეფექტურია ნახშირორჟანგზე, როგორც სათბურის აირი (იხ. თავი 11, Lashof and Ahuja 1990). მეთანის რაოდენობის გლობალური ზრდა ნაწილობრივ დაკავშირებულია კულტურული მცენარეების, ბრინჯის მდებლობთან, კერძოდ, მათი მიკროფლორის აქტივობასთან. (Schlesinger 1991, Ehrlich et al. 1994).

როგორ ახდენენ ცხოველები გავლენას ფიზიკურ გარემოზე

ცხოველებიც ასევე გავლენას ახდენენ ფიზიკური გარემოს პირობებზე, თუმცა მათი გავლენა არ არის იმდენად დრამატული, რამდენადაც მცენარეებისა და მიკროორგანიზმებისა. ცხოველთა საქმიანობა, როგორიცაა მიწის თხრა, ტყეპა და წმენდა, გარკვეულ როლს თამაშობს ნიადაგის განვითარებასა და ცვლილებაში. მატლების აქტივობამ შეიძლება შეცვალოს ნიადაგის სტრუქტურა და საკვები ნივთიერებების შემცველობა (Lee 1985), შეიცვლება დონეც, რომლითაც შლა/დეკომპოზიცია იჩენს თავს ტყის ჩამოცვენილ ფოთლებსა და სასოფლო სამეურნეო ნიადაგში (Wolters and Schaefer 1993). მღრღნელების მიწისმთხრელი საქმიანობა და მათი შარდისა და ექსკრემენტების დეპონირება ანახლებენ მცენარეულობას სოროს შესასვლელთან. მღრღნელთა გაკეთებულ გვირაბებს, შეუძლია, გავლენა მოახდინოს მათ ზემოთ მდებარე მცენარეულობის სტრუქტურასა და სახეობათა კომპოზიციაზე (Tilman 1983, Koide et al. 1987, Swihart 1991). გოფერების მიერ შექმნილი დიდი გორაკები (სურ. 3-4)



სურ. 3-4 გოფერების გორაკები სან-დიეგოს მახლობლად, კალიფორნიის შტატში. ეს გორაკები გოფერების სოროების შესასვლელთან ქმნიან ამოთხრილი მიწის გროვებს. გოფერები აშენებენ ახალ შესასვლელებს გამოცხადებულ გორაკებზე, რადგან გაზაფხულზე გორაკებს შორის ადგილები წყლით იფარება დიდი წვიმების გამო. (გ.ვ. კოქსმა მოგვანოდა, from Cox 1984)

შთამბეჭდავი ნიმუშია მთხრელთა აქტივობის გავლენისა ადგილობრივ ტოპოგრაფიაზე (Cox 1984, Cox and Allen 1987). წყლის ცხოველების საქმიანობა ასევე მოქმედებს ფიზიკურ გარემოზე. მაგალითად, მიჩნეულია, რომ მცირე მოტივტივე წყალმცენარეების და კიბოსნაირების (კოლექტიურად მათ პლანქტონი ეწოდება) სიუხვე და პოპულაციითა დინამიკა გარკვეულწილად მოქმედებს მტკნარი წყლის ტბების ტემპერატურის დინამიკაზე. ცხადია, უმრავლესმა ჩვენგანმა იცის, თუ როგორც ცვლიან თახვების აშენებული ჯებირები ადგილობრივი წყლის დინების მიმართულებას.

როგორ ზემოქმედებენ ადამიანები ბუნებრივ სამყაროზე

ბუნებრივი სამყაროს ფიზიკური მახასიათებლების შეცვლის ყველაზე მეტ პოტენციალს ცოცხალ არსებათა შორის ფლობს ადამიანი — *homo sapiens*. ზემოგანხილული ქვიშიანი ქარიშხალი და ვიქტორიის ტბაში ნილოსის ქორჭილას შემოყვანის ეფექტი (იხ. თავი პირველი) იმის მაგალითებია, თუ რა მნიშვნელოვნად შეუძლია ადამიანთა საქმიანობას შეცვალოს გარემო. ჩვენი რწმენით, მნიშვნელოვანია ჩვენი საკუთარი სახეობის მიერ გარემოზე მოხდენილი გავლენის უფრო დეტალურად განხილვა.

ადამიანის ტექნოლოგიებს, რომლებიც ზრდის სოფლის მეურნეობის პროდუქტიულობას და რომლებმაც მედიცინისა და კვების განვითარებით გაზარდეს სიცოცხლის ხანგრძლივობა მსოფლიოს ზოგ ნაწილში, თავიანთი საფასური აქვთ. ტექნოლოგიური პროცესები და მათი არასასურველი გვერდითი პროდუქტები ახდენენ ბუნებრივი ნივთიერებების ისეთ ხელახალ გადანაწილებას, რომელსაც შეუძლია დედამიწის ფიზიკურ მდგომარეობაში დრამატული ცვლილებები შეიტანოს. ალბათ საუკეთესო მაგალითი არის დიდი რაოდენობით ნახშირბადის ხელახალი გავრცელება. ამან გამოიწვია დედამიწის საშუალო ტემპერატურის საკმაო ზრდა. ნახშირბადი დედამიწაზე სხვადასხვა სახით არსებობს, მაგრამ მისი საერთო რაოდენობა, ასე თუ ისე, მუდმივია. ნარხშირორჟანგი ნახშირის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი ფორმაა, რადგან

ფოტოსინთეზის საშუალებით ნახშირბადის ატომები ნახშირორჟანგიდან სინთეზირდება ორგანულ ნაერთებად, რომლებიდანაც რესპირაციის პროცესში ენერგია წარმოიშობა. ნახშირორჟანგი, ისევე, როგორც ატმოსფეროს სხვა აირები, მნიშვნელოვან როლს თამაშობს დედამიწის გარემოს შესანარჩუნებლად ტემპერატურათა შედარებით ვიწრო დიაპაზონში. ეს ბუნებრივი სამყაროს თვისებაა, რომელსაც ცვლის ადამიანთა აქტიურობა.

ხილული სინათლე და ულტრაიისფერი გამოსხივება, რომლებიც აღწევენ დედამიწის ატმოსფეროში, შთანთქმებიან დედამიწის ზედაპირის, მცენარეულობისა და წყლის მიერ. შესაძლებელია მოხდეს ენერგიის ხელახალი გამოსხივება ინფრანთელი გამოსხივების მეშვეობით. ეს არის დაბალი ენერგიის გამოსხივება, რომლის სინათლის ტალღათა სიგრძე მერყეობს 700-დან 1000 ნმ-მდე. ნახშირორჟანგი და სხვა **სათბურის აირები** (ღრუბლებთან და წყლის ორთქლთან ერთად) ატმოსფეროში შთანთქავენ ამ ინფრანთელ გამოსხივებას ისე, რომ სითბო შენარჩუნებულია. ასე რომ, დედამიწის ატმოსფერო ერთგვარი სათბურის ფუნქციასაც ასრულებს ისევე, როგორც შუშის სახურავი უშვებს მზის სინათლეს, მაგრამ აკავებს შიგნიდან ხელახლა გამოსხივებულ გრძელტალღოვან ენერგიას, რითაც ათბობს თავის შიგთავსს. ჩვენ ამ ფენომენს **სათბურის ეფექტს** ვუწოდებთ. ეს ბუნებრივი სათბური ინარჩუნებს ტემპერატურას ფიზიოლოგიური ფუნქციონირებისთვის საჭირო ჩარჩოებში, რითაც შესაძლებელს ხდის სიცოცხლეს. ადამიანის საქმიანობამ, კერძოდ კი, ნიალისეული საწვავის წვამ, საგრძნობლად გაზარდა ატმოსფეროში ნახშირორჟანგისა და სხვა სათბური აირების კონცენტრაცია, რითაც გაიზარდა დედამიწის სათბურის ეფექტურობაც და დედამიწის ატმოსფეროს გათბობაც. ეს პროცესი კარგად არის დოკუმენტირებული (Robert and MacArthur 1994, Vitousek 1994). მიმდინარე მონაცემების მიხედვით, გლობალური ტემპერატურის ზომიერ ზრდასაც კი შეუძლია გამოიწვიოს მნიშვნელოვანი ხელახალი განაწილება სახნავ მიწებში, წყალდიდობები ზოგიერთ სანაპირო თანასაზოგადოებაში და ბიომრავალფეროვნების საკმაო შემცირება ვეგეტაციური ტიპების ხელახალი განაწილების გამო.

3.2 სიცოცხლეს უნიკალური ნიშნები აქვს, რომლებსაც არ იზიარებენ ფიზიკური სისტემები

ცოცხალი ორგანიზმები, როგორც წესი, საკმაოდ განსხვავდებიან უსულო ობიექტებისგან. ისინი მოძრაობენ, მრავლდებიან, განიცდიან მეტაბოლიზმს და ინარჩუნებენ ისეთ შინაგან მდგომარეობას, რომელიც განსხვავდება გარემო პირობებისგან. მიუხედავად ამისა, ცოცხალმა არსებებმა უნდა იფუნქციონირონ ფიზიკური კანონების მიერ დადგენილ ფარგლებში. ავტომობილის ძრავაში ბენზინის წვა ქიმიური პროცესია, ენერგიის გადაცემა ცილინდრებიდან ბორბლებამდე კი — მექანიკური. ნახშირწყლების მეტაბოლიზმი ცოცხალ ორგანიზმებში და მისი ნარჩენების მოძრაობაც იმავე წესებით მოქმედებს. როგორც შიდა წვის ძრავები, ორგანიზმები ახდენენ ენერგიის ტრანსფორმირებას, რათა შეასრულონ სამუშაო. როგორც ძრავა, ისე ორგანიზმიც თერმოდინამიკის კანონებს ემორჩილება. არც ერთს არ შეუძლია ენერგიის შექმნა ან განადგურება, მაგრამ მათ შეუძლიათ მისი ტრანსფორმაცია, მაგალითად, ქიმიურის — მექანიკურად (თერმოდინამიკის პირველი კანონი). და როგორც ძრავაში, ისე ორგანიზმში რაღაც დოზით ენერგია იხარჯება ტრანსფორმაციის დროს (თერმოდინამიკის მეორე კანონი). ამრიგად, ბიოლოგიური სამყარო არ არის ფიზიკური სამყაროს ალტერნატივა, არამედ მისი გაფართოება.

ბიოლოგიური სისტემები მოქმედებენ იმავე პრინციპების მიხედვით, როგორც ფიზიკური, თუმცა მათ შორის დიდი განსხვავებაა. ფიზიკურ სამყაროში ენერგიის ტრანსფორმაციები ამცირებენ განსხვავებას ენერგიის დონეთა შორის მთელ სისტემაში და ყოველთვის მინიმალური წინააღმდეგობის გზას მიჰყვებიან. ბიოლოგიურ სისტემებში ენერგიის ტრანსფორმაციები ინარჩუნებენ ორგანიზმებს ფიზიკური მიზიდულობის ძალის, სითბური ნაკადის, დიფუზიისა და ქიმიური რეაქციის წონასწორობის გარეთ. ცოცხალი ორგანიზმი გამოიყოფა ფიზიკური სამყაროდან, მისდევს ის მსხვერპლს თუ არა, აწარმოებს თესლებს, თუ ინარჩუნებს სხეულის ძირითად ფუნქციებს.

გარკვეულწილად, ორგანიზმის მიერ ენერგიის გამოყენება სიცოცხლის საიდუმლოა. დაღმართზე დაგორებული ლოდი ენერგიას ხარჯავს დაშვებისას, მაგრამ ის არანაირ სასარგებლო სამუშაოს არ ასრულებს. ენერგიის წყარო, ამ შემთხვევაში — გრავიტაცია, გარეგანია და როგორც კი ლოდი ქვემოთ გაშლილ მდელზე გაჩერდება, ის კვლავ წონასწორობაში აღმოჩნდება გარემოს ფიზიკურ ძალებთან. მფრინავი ფრინველი კი, მეორე მხრივ, მუდმივად განაახლებს დახარჯულ ენერგიას, რათა შეინარჩუნოს საკუთარი თავი ჰაერში მიზიდულობის კანონის წინააღმდეგ. ფრინველის ენერგიის წყარო — საკვები, რომელიც მიიღო, შინაგანია და ფრინველი იყენებს ამ ენერგიას საჭირო სამუშაოს შესასრულებლად. ეს სამუშაო მსხვერპლის დევნა ან მიგრაცია.

გარეშე ფიზიკური ძალების წინააღმდეგ მოქმედების შესაძლებლობა ყველა ცოცხალი ორგანიზმის საერთო თვისებაა, ანიმაციის წყაროა, რომელიც განასხვავებს ცოცხალს არაცოცხალისგან. ფრინველის ფრენა სწორედ ამ თვისებას წარმოაჩენს, მაგრამ მცენარეები ასევე ასრულებენ სამუშაოს ფიზიკური ძალების დასაძლევად, ისინი ფესვებით შეინოვენ ნიადაგის მინერალებს და ახდენენ უაღრესად კომპლექსური ნახშირწყლების და ცილების სინთეზს თავიანთი სტრუქტურის შესაქმნელად.

3.3 ცოცხალ ორგანიზმებს შეუძლიათ, თერმოდინამიკურად გაზარდონ თავიანთი ენერგიის მარაგი წარმოუდგენელი ტრანსფორმაციების საშუალებით

ქიმიური და ფიზიკური სისტემის ენერგიის შემცველობა მცირდება დროის გასვლასთან ერთად, როცა სისტემა კარგავს ენერგიას გარემოში. სხვა სიტყვებით, სისტემა სპონტანურად იცვლება მაღლიდან დაბალი ენერგიის მდგომარეობამდე. ქალაქის წვა — მარტივი ქიმიური პროცესი, უშვებს ენერგიას სინათლისა და სითბოს სახით. ამ ჟანგვის პროდუქტები, ნახშირორჟანგი და წყალი, მორეაგირე ნივთიერებაზე, ჟანგბადსა და ნახშირწყლებზე ნაკლებ ენერგიას ფლობენ. ენერგია მოქანავე ქანქარაში — უზრალო ფიზიკური პროცესი, პერიოდულად განიცდის ტრანსფორმაციას ქანქარას ძირში მოძრავი წონის კინეტიკურ ენერგიასა (მოძრაობის ენერგია) და მის წვერში დაცულ პოტენციურ ენერგიას (პოზიციის ენერგია) შორის. ხახუნისგან თავისუფალ გარემოში ქანქარა ქანაობას უსასრულობამდე გააგრძელებდა ენერგიის კარგვის გარეშე, მაგრამ ატმოსფეროში ის ამოძრავებს აზოტისა და ჟანგბადის მოლეკულებს და ამრიგად, თავისი ენერგიის გარკვეულ ნაწილს გადასაცემს გარემოს. ენერგიის კარგვასთან ერთად, ქანქარას სულ უფრო და უფრო მცირე ამპლიტუდით მოძრაობს. ამრიგად, თავდაპირველად ქანქარაში არსებული ენერგია უფრო თანაბრად ნაწილდება შედარებით ვრცელ პროცესში.

ჩვენ რომ ენერგიის სიმკვრივის სინათლესავით აღქმა შეგვეძლოს, ორგანიზმები ფიზიკური სამყაროს მკრთალ ფონზე პატარა სასიგნალო შუქურებად მოგვეჩვენებოდა. ცხოველები და მცენარეები წარმოადგენენ ენერგიის უზარმაზარ კონცენტრატებს ენერგიისა, რომლებსაც ისინი ყველაზე კაშკაშა სინათლისგან, მზისგან იღებენ თავიანთ გარემოში. ფიზიკური და ქიმიური პროცესები ინტენსიურად მიმდინარეობს და წონასწორობაში მოჰყავს ორგანიზმის მაღალი და მისი გარემოს დაბალი ენერგია. სხვა სიტყვებით, ორგანიზმები გასცემენ თავიანთ ენერგიას მათ გარშემო არსებულ გარემოში. ორგანიზმები ასრულებენ სამუშაოს, რათა შეანელონ ეს პროცესი და შეინარჩუნონ საკუთარი ინტეგრირებულობა. ანალოგიურად, წარმოიდგინეთ თავი ქვიშის დიდ გორად

ბრტყელ ლანდშაფტზე. მარცვლების მცირე ზეგვები იყრება თქვენი გვერდებიდან, ქარი სხვა მარცვლებს ყრის და წვიმა შლის თქვენს სტრუქტურას და მი-აქვს თქვენი ნივთიერება რძისებრი ნაკადულებით. მდგრადობის შესანარჩუნებლად, თქვენ გამუდმებით ინიჩბავთ ახლომდებარე ქვიშას და იყრით მას თავზე. შეგიძლიათ, სხვა გორასაც მისწვდეთ, სადაც ქვიშა უფრო ადვილი მოსაგროვებელია. თქვენ რომ ჭკვიანი ყოფილიყავით, საძირკველთან კედლებს ააშენებდით, რათა შეგენარჩუნებინათ ქვიშა. უმრავლეს შემთხვევაში, ცოცხალი ორგანიზმები ამგვარად მოქმედებენ და ქვიშა არის მათი ენერგია და შემადგენლობა.

ცოცხალი ორგანიზმები მუდმივად აფართოვებენ თავიანთ ენერგიას, რომელიც შენახულია ორგანული მოლეკულების ქიმიური კავშირების ფორმით. ეს მოლეკულები იჭანგებიან უჯრედში მიმდინარე ქიმიური რეაქციებისას, ამ პროცესს უჯრედოვან რესპირაციას უწოდებენ, რათა აწარმოონ მაღალი ენერგიის შუალედური ნაერთები, ასეთი ნაერთია ატფ, რომელიც გამოიყენება ბიოლოგიური პროცესების წარმართვისთვის. სიცოცხლის შესანარჩუნებლად დახარჯული ენერგია დაბალანსებული უნდა იქნას ენერგიის შენატანების მიერ, თუ ორგანიზმი სიცოცხლეს აგრძელებს. ამრიგად, ორგანიზმმა უნდა მოიძიოს ორგანული მოლეკულები — საკვების მიღებით ან მცენარეთა შემთხვევაში, ფოტოსინთეზის მეშვეობით უჯრედული რესპირაციისთვის. ხოლო ზრდისა და გამრავლებისთვის, ორგანიზმებს ესაჭიროება იმაზე მეტი ენერგია, ვიდრე ძირითადი სასიცოცხლო ნიშნების შენარჩუნებისთვის არის საჭირო. ამ ენერგიის საჭიროება დაკმაყოფილებული უნდა იქნას ფიზიკური ძალების სახით, რომლებიც ენერგიის გასაფანტად მუშაობენ. როცა ენერგია გარდაიქმნება ქიმიურ რეაქციებად, მოხდება ენერგიის გარკვეული რაოდენობა სითბოს სახით დიკარგება. ამ ტრანსფორმაციების არაეფექტურობის გამო, მთელი დაგროვილი ენერგია, იფანტება ფიზიკურ სისტემებში. ორგანიზმებს მხოლოდ ამ პროცესის შენელება შეუძლიათ. საბოლოო ჯამში, ფიზიკური კანონები იმარჯვებენ, ენერგიის ბალანსი ორგანიზმსა და მის გარემოს შორის მიიღწევა და ორგანიზმი კვდება.

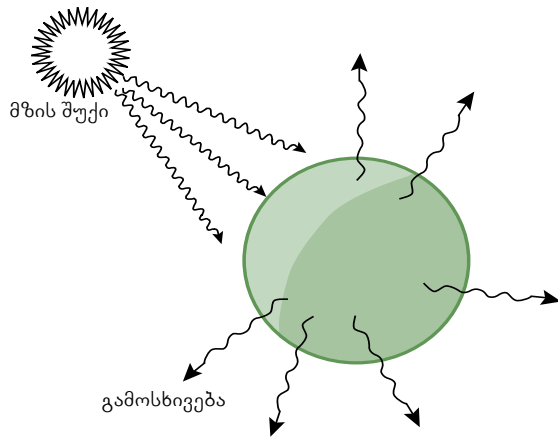
3.4 ორგანიზმებს შეუძლიათ, გაააოვნ-ტროლონ ენერგიის და ნივთიერებათა დინება თავიანთ შინაგან და გარეგან სამყაროებს შორის

თავისი არსებობის მანძილზე, ორგანიზმი ცდილობს, მოიპოვოს ენერგია და წინ აღუდგეს მის დაკარგვას, რაც ძირითადად, ბუნების ქიმიური და ფიზიკური ძალების მიერ ხორციელდება. ენერგიის მოძრაობა ორგანიზმის შიგნით და გარეთ არის ეკოლოგიური პროცესის დასტური და მას ეწოდება **დინება**. ეკოლოგიურ სისტემებს ახასიათებთ ენერგიისა და ნივთიერებების დინება ან მოძრაობა სისტემასა და ამ სისტემის

გარშემო არსებულ გარემოს შორის. თქვენს სხეულში წყლის დინება მოიცავს წყლის კარგვას კანიდან მისი აორთქლებისა და შარდვის გზით, ხოლო მის მოპოვებას — სმის მეშვეობით. ტყის მცირე მდელზე არსებული ტყის წყლის დინება კი, მოიცავს წყლის დაკარგვას ჩარეცხვისა და ნაკადთა დინების სახით და მის შეძენას ნალექების სახით. სისტემების ორივე მაგალითში (თქვენი ორგანიზმი და ტყე) დაცული წყალი მეტია გარემოსაზე, მაგრამ მაინც ადგილი აქვს წყლის კარგვასა და მოპოვებას.

ეს მაგალითი გვიჩვენებს დინების მნიშვნელოვან მახასიათებელს, რომლის დემონსტრირებაც შეიძლება უბრალო ფიზიკური სისტემის წარმოდგენით. მაგალითად, ერთიანი (მყარი) მეტალის სფერო ჰაერში. სრულიად უსიცოცხლო სფერო პასიურად იჭერს მზიდან ან სხვა რომელიმე უფრო შორეული ვარსკვლავიდან წამოსულ სინათლეს და ახდენს ენერგიის ხელახალ გამოსხვებას სივრცეში (სურ. 3-5). როდესაც სფერო შთანთქავს სინათლეს, მისი ტემპერატურა იზრდება, რადგან მოლეკულები იწყებენ სწრაფად მოძრაობას და სინათლის ენერგია გარდაიქმნება სითბოს ენერგიად. ენერგია ასიმილირდება, ტრანსფორმირდება და იკარგება სისტემიდან. რაც უფრო ცხელია ობიექტი, მით უფრო სწრაფად კარგავს ენერგიას და აწვდის გარემოს. ასე რომ, სფერო სულ უფრო და უფრო მეტ ენერგიას ასხივებს სივრცეში. საბოლოოდ, სფერო ისე ცხელდება, რომ ის კარგავს ენერგიას ისევე სწრაფად, როგორც შთანთქავს და ამ მომენტში სფეროს ტემპერატურა უწონასწოროდება გარემოს. წონასწორობა არის **თერმოდინამიკურად მდგრადი მდგომარეობა**, სადაც სისტემის თერმული მახასიათებლები, რომელთაგან ყველაზე მნიშვნელოვანია არის წონასწორობის ტემპერატურა, რჩება მუდმივი, მაგრამ სისტემა აგრძელებს ასევე გამუდმებულ ენერგიის მიღებასა და კარგვას ანუ ენერგიის დინებას. სფერო რჩება თავის გარემოზე ცხელი — ანუ ის უფრო მეტ ენერგიას შეიცავს, მიუხედავად იმისა, რომ ენერგიის კლება და მიღება გრძელდება. ამგვარადვე გვაქვს საქმე ენერგიისა და ნივთიერებების დინებასთან ცოცხალ სისტემაში. მანამ, სანამ შენატანები სისტემაში წარჩნდება, ენერგიისა და ნივთიერებათა რაოდენობა რჩება გარემოსაზე მაღალი, იმის მიუხედავად, რომ შეიძლება ადგილი ჰქონდეს მუდმივ კლებასა და მატებას.

სითბოს ენერგიის დინება მეტალის უსულო სფეროში არის სფეროს სითბოს ენერგიის წყაროსთან განლაგების შედეგი, ესაა სიტუაცია, რომელზეც სფეროს არანაირი გავლენის მოხდენა არ შეუძლია. სფეროსგან განსხვავებით, ორგანიზმებს, შეუძლიათ, განახორციელონ გარკვეული კონტროლი თავიანთ სხეულებში ენერგიის დინებაზე. მაგალითად, როცა თქვენ ზღუდავთ თქვენი სხეულიდან სითბოს კარგვას ზამთარში თბილი ტანსაცმლის მეშვეობით, თქვენ ამით ცვლით ენერგიის დინებას თქვენს სხეულსა და გარემოს შორის. ტემპერატურის მატების შესამცირებლად, ცხოველს შეუძლია, უბრალოდ, მზიანი ადგილიდან ჩრდილ-



სურ. 3-5 მყარი სფეროს თერმული მოდელი იღებს ენერგიას, შთანთქავს რა სინათლეს და კარგავს მას სივრცეში სითბოს გამოსხივების სახით. როდესაც სფერო ისე გაცხელდება, რომ დაიწყებს ენერგიის ისევე სწრაფად კარგვას, როგორც მის შექმნას, იგი თერმოდინამიკულად მდგრად მდგომარეობაში ექცევა.

ში გადაინაცვლოს. ამგვარი ქცევა ყველა ჩვენგანს განუხორციელებია ზაფხულის ცხელ დღეს. მართლაც, მცენარეებისა და ცხოველების რეაქციები მრავალ ფაქტორზეა დამოკიდებული, რომლებიც განხილული იქნება მომდევნო თავებში. ეს რეაქციები შეიძლება გავიაზროთ, ყოველ შემთხვევაში, ნაწილობრივ მაინც, იმის საფუძველზე, თუ როგორ მოძრაობს ენერგია და ნივთიერებები მათ ზედაპირზე.

ენერგიისა და ნივთიერებების დინება ორგანიზმის ზედაპირზე შეიძლება ზოგადად აღინეროს როგორც დინება = გრადიენტი $\times$ გამტარობა $\times$ ზედაპირის ფართი. **გრადიენტი** არის განსხვავება ორგანიზმის შიგნით არსებულ ენერგიას ან ნივთიერებათა დონეს ან კონცენტრაციასა და გარემოში არსებულ მდგომარეობას შორის. **გამტარობა** არის სიადვილე, რითაც ენერგია და ნივთიერება კვეთს ზედაპირის ბარიერს. ორგანიზმებს შეუძლიათ დინების კონტროლი გასწიონ ზემოთ მოყვანილი განტოლების სამი კომპონენტიდან ნებისმიერის ცვლილების მეშვეობით.

ძუძუმწოვრის სქელი, ზამთრის ბუნჯი ამცირებს სითბოს გამტარობას (თერმულ გამტარობას) მისი სხეულიდან გარემოში. მაგარი, ცვილისებრი კუტიკულა, რომელიც მწერების გარე ჩონჩხს ფარავს, ამცირებს წყლის გამტარობას მათი სხეულის ზედაპირზე. ვინაიდან მკრთალი ფერები მუქ ფერებზე მეტ სინათლეს ირეკლავენ, ისინი ეხმარებიან უდაბნოს ორგანიზმებს გამოსხივებული სითბოს მიღების შემცირებაში. ბიოლოგიურ ზედაპირს ასევე აქტიურად შეუძლიათ ნივთიერებების ტრანსპორტირება როგორც შიგნიდან გარეთ, ისე გარედან შიგნით.

ორგანიზმებს თავიანთი ზედაპირული ნაწილით მანიპულირება სხვადასხვა სახით შეუძლიათ. მათ შეუძლიათ მისი ეფექტურად შემცირება ზედაპირის გარკვეული ნაწილის ჩამოშორებით და ამით დინების უფრო მცირე მასშტაბებამდე შეზღუდვა, რაც შეიძლება მეტად სპეციფიკური იყოს. მაგალითად, ფოთ-

ლის გარე ზედაპირი დაცულია წყლის კარგვისგან ცვილისებრი კუტიკულით, რომელიც არ ჰგავს მწერის ზედაპირს. აირთა დინება ფოთლის შიგთავსსა და გარემოს შორის ხდება მასზე არსებული სანამე ბაგეების საშუალებით. ეს პატარა ხვრელებია, რომელთა ზომის კონტროლირებაც ფოთლს შეეძლება მასში წყლის კონცენტრაციის მიხედვით. ზედაპირის ფართობიც შეიძლება გაზრდილ იქნას საგულდაგულოდ გამოშუშავებული ნაკეცების წარმოქმნით, სალამანდრას გარეგანი ლაყურების ან ძუძუმწოვრების შინაგანი ფილტვების ანალოგიურად.

გრადიენტი ორგანიზმსა და მის გარემო არსებულ სამყაროს შორის დამოკიდებულია ცხადია, შინაგან და გარეგან გარემოებებზე. შინაგანი გარემო ნაწილობრივ ნაკარნახევია სხეულის ტემპერატურული დიაპაზონით, იონთა კონცენტრაციით და სასიცოცხლო პროცესებისთვის შესაფერისი სხვა პირობებით. მეტიც, ბიოქიმიური ტრანსფორმაციები ხშირად ზედმეტად ზრდის გრადიენტს და ამით მაღალ დინებას იწარჩენებს. მაგალითად, როდესაც ჩვენი ქსოვილები ჭარბად მოიხმარენ ჟანგბადს, ჩვენი შინაგანი ჟანგბადის კონცენტრაცია მცირდება, იზრდება რა ამით შინაგან-გარეგანი გრადიენტი და ძლიერდება ჟანგბადის დინება. ამის საპირისპიროდ, მეტაბოლიზმი წარმოშობს ნახშირორჟანგს, მისი კონცენტრაციები გროვდება ქსოვილსა და სისხლში და მისი გარეთ გადინება მატულობს.

გრადიენტს შინაგან და გარეგან გარემოთა შორის ასევე შეუძლია, შეცვალოს ორგანიზმის მოძრაობა ჰეტეროგენულ გარემოში. მაგალითად, ჩრდილიანი და მზიანი ადგილები წარმოადგენენ დრამატულად განსხვავებულ გამოსხივებულ გარემოებს ორგანიზმებისთვის, რომლებმაც თავიანთი სხეულის ტემპერატურა უნდა არეგულირონ. როდესაც სინესტე, იონთა კონცენტრაცია, pH, ნიადაგის საკვებაზი ნივთიერებები, გახსნილი ჟანგბადი, მსხვერპლთა სიუხვე, დაავადებულ ორგანიზმთა არსებობა და სხვა ფაქტორები იცვლება პარამეტრებში, რომლებიც ადამიანის ყოველდღიურ მოძრაობათა დიაპაზონთან შედარებით მცირეა, გარემოს შერჩევას პირდაპირი გავლენა აქვს ენერგიისა თუ ნივთიერებათა დინების სიდიდეზე.

დაბოლოს, ჩვენ ერთმანეთისგან უნდა განვასხვავოთ პასიური (ფიზიკური) და აქტიური (ბიოლოგიური) დინებები. **პასიური დინება** არის ბუნებრივი თერმოდინამიკური ტენდენცია ნივთიერებებისა ან ენერგიისა იმოძრაონ მაღალი კონცენტრაციის უბნიდან დაბალი კონცენტრაციის უბნისკენ. პასიური დინებანი სხეულის ან საგნის ზედაპირზე თავს იჩენენ ამ ზედაპირზე გრადიენტის პირდაპირპროპორციულად. მოცემულ დროსა და სხვა პროცესების არ არსებობისას, პასიური დინება გამუდმებით ამცირებს გრადიენტს, სანამ დინება ნულამდე არ დაიწევს. ამრიგად, ენერგიის მიწოდების არარსებობის პირობებში, ცხელი სფერო თანდათან ცივდება, სანამ თავისი გარემოს ტემპერატურამდე არ დავა.

აქტიური დინება ბიოლოგიურ სისტემებს საშუალებას აძლევს, დააგროვონ ნივთიერებები ფიზიკური გრადიენტის წინააღმდეგ (ასე, მაგალითად, როცა ქვიშის არასტაბილური გორაკები ვიყავით და ქვიშის მარცვლებს ვაგროვებდით ჩვენში) და ამრიგად, მათ ესაჭიროებათ ენერგიის ხარჯვა. ორგანიზმები გარემოსთან ინტერაქციებში შედიან თავიანთი სხეულის ზედაპირის ფართობის შესაბამისად, როგორც ჩვენ გიჩვენეთ, სპეციფიკური გრადიენტისა და გარკვეული ქმედებისთვის ზედაპირის გაზრდა – შემცირების, ასევე ნივთიერებებისა და ენერგიის დინების რეგულირებით. ცოცხალი ორგანიზმის ზედაპირი გასაოცრად რთული სტრუქტურაა, რომელსაც აქვს შესაძლებლობა სხვადასხვა დონეზე ნივთიერებათა მიღება-არმიღებისა. ეს დამოკიდებულია შინაგან გარემოზე, ზედაპირის კიდის ბიოქიმიურ სტრუქტურასა და ფიზიკურ პირობებზე. სწორედ ეს პროცესები უდევს საფუძვლად აქტიურ დინებას.

3.5 ფორმა და ფუნქცია იცვლება სხეულის ზომასთან ალომეტრიულად

დიდი ზომის ორგანიზმებს მცირეებისგან განსხვავებით, სხვა დამოკიდებულება აქვთ თავიანთ გარემოსთან, რადგანაც მრავალი ფიზიკური და ფიზიოლოგიური პროცესი იცვლება ზომის მიხედვით (Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1990). ამ ფენომენს **ალომეტრია** ეწოდება. ეკოლოგიაში ურთიერთობები პროცესთა დონეებსა და ობიექტთა განზომილებებს შორის ხშირად აღინერება ხოლმე **ალომეტრიული განტოლების** საშუალებით:

$$Y = aX^b,$$

სადაც Y წარმოადგენს ფიზიოლოგიურ პროცესს, როგორიცაა ნივთიერებათა ცვლის სიჩქარე ან გულისცემის სიხშირე; ანატომიური თვისება, როგორიცაა ტვინის მასის ან თესლის ზომა ან ეკოლოგიური და ბიჰევიორისტული მახასიათებელი, როგორიცაა მშობლების ინვესტიციები ნაშიერებში. X ცვლადი წარმოადგენს ზომის გარკვეულ სიდიდეს, როგორიცაა სხეულის მასა, სხეულის სიგრძე ან მისი ძირითადი ფართობი (მცენარეებში). a კონსტანტა, **პროპორციულობის კონსტანტა**, წარმოადგენს ურთიერთობის სიდიდეს იმ დროს, როცა b , **ალომეტრიული კონსტანტა**, ზომავს X -ის ცვლილების დონეს Y -თან. როცა $b = 1$, Y არის X -ის პირდაპირპროპორციული ($Y=aX$). როცა $b > 1$, პროპორციულად უფრო სწრაფად იზრდება, ვიდრე X და მიმართება Y/X იზრდება X -ზე უფრო მეტად. როცა $b < 1$, იზრდება პროპორციულად X -ზე ნაკლები სიჩქარით და შესაბამისად, მიმართება Y/X მცირდება X -ზე უფრო მეტად. ალომეტრიული განტოლება არის საჩვენებელი ფუნქცია, ანუ დამოკიდებული ცვლადი X იზრდება სიდედ b -სთან მიმართებაში და ამრიგად, არა წრფივია b -ს მნიშვნელობებისთვის, გარდა ერთისა. მეტი მოხერხებულობისთვის ურთიერთობა X -სა და Y -ს შორის ხშირად გადაიყვანება ლოგარითმებში:

$$\log(Y) = \log(a) + b \log(X).$$

მნიშვნელოვანია შევაფასოთ, რომ ლოგარითმული ფორმის გამოყენება არ ცვლის X -ისა და Y -ის არანრფივ ურთიერთობას. ის უბრალოდ ცვლის მასშტაბს, რომელშიც X და Y არიან წარმოდგენილი. ანუ ურთიერთობა რომელიმე X სხეულის ზომის სიდიდესა და ფიზიოლოგიურ პროცესს შორის არ არის წრფივი. ამ სახის ტრანსფორმაციები ხშირია მათემატიკურ მოდელებში. ანალოგიის სახით, წარმოდგენით მსოფლიოს რუკა ქალაქზე. სამყარო სფეროა და ამრიგად, სხვადასხვა ქვეყნის ორ განზომილებაში გამოსახატავად მათი ფორმა და შედარებითი განლაგება უნდა შეიცვალოს. ეს გამოსახულება არ ცვლის გლობუსის სფერულ ბუნებას, არც გლობუსის ერთი ნაწილის რეალურ მიმართებას მეორესთან. ის უბრალოდ არის გამარტივება, რომელიც ადაპტირებულია, რათა დაგვეხმაროს დედამიწის სხვადასხვა ადგილის ვიზუალიზაციაში.

ალომეტრია წარმოდგება მარტივი ფიზიკური და გეომეტრიული მოსაზრებებისგან. ორი სამგანზომილებიანი ობიექტი, რომელიც გეომეტრიულად მსგავსია (ერთი ფორმის), ეთქვათ, როგორიცაა ორი სფერო ან ორი კუბი, მიჩნეულია იზომეტრიულად. იზომეტრიულ საგნებს მნიშვნელოვანი თვისებები აქვთ: მათი ზედაპირის დონე იცვლება წრფივი განზომილების კვადრატით და მათი მოცულობა იცვლება წრფივი განზომილების კუბით. ამრიგად, სფეროს მოცულობა V იზრდება მისი დიამეტრის კუბის პროპორციულად:

$$V = ad^3,$$

სადაც a არის კონსტანტა, მაგრამ ზედაპირის დონე S , იზრდება მხოლოდ დიამეტრის კვადრატის პროპორციულად:

$$S = ad^2$$

ჩვენ შეგვიძლია ზედაპირი შემდეგნაირად გამოვსახოთ:

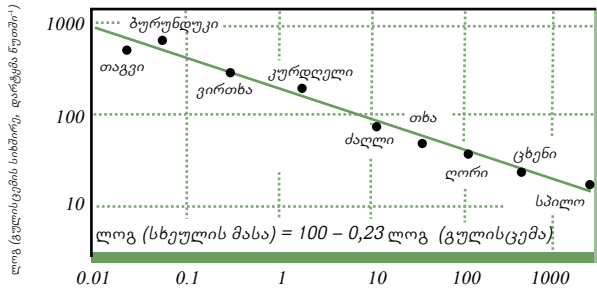
$$S = a(d^2)^{2/3}$$

$V = ad^3$ ზემოთ მოყვანილი განტოლებით ჩანაცვლების შემთხვევაში მივიღებთ:

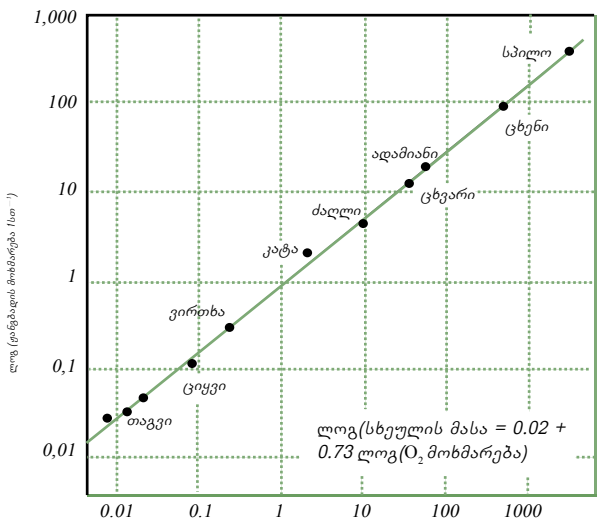
$$S = aV^{0.67}$$

ამრიგად, ურთიერთობას ზედაპირსა და მოცულობას შორის აქვს ალომეტრიული კონსტანტა $2/3$.

თუ ორგანიზმები აღიქმებიან სფეროებად, დიდ ორგანიზმებს მცირე ზედაპირი აქვთ თავიანთი სხეულის მასასთან შედარებით. r რადიუსის სფეროს აქვს $4\pi r^2$ -ის ტოლი ზედაპირი და $(4\pi r^3)/3$ -ის ტოლი მოცულობა. ზედაპირის მოცულობასთან მიმართება არის $(4\pi r^2)/(4\pi r^3)/3 = 3/r$. ამრიგად, ერთმილიმეტრიანი დიამეტრის მქონე სფეროს, რომელიც ზომაში მცირე წყლის რწყილს უტოლდება, 1000ჯერ უფრო დიდი ზედაპირის ფართობი აქვს მოცულობის ერთ ერთეულზე გათვლით დათვის ზომის ერთმეტრიანი დიამეტრის სფეროსთან შედარებით. მცირე ცხოველი მეტ მოგე-



(ა) Log სხეულის მასა კილოგრამებში.



(ბ) Log(სხეულის მასა კილოგრამებში)

სურ. 3-6 (ა) ალომეტრიული ურთიერთობა გულისცემის სიხშირესა და სხეულის მასას შორის სხვადასხვა ძუძუმწოვრებში, რომლებიც ხარისხდებიან ზომით — თავიდან სპილომდე. (ბ) ალომეტრიული ურთიერთობა ძირითად ნივთიერებათა ცვლასა (RMR), რომელიც გამოითვლება საათში მოხმარებული ჟაგზადის ოდენობით) და სხეულის მასას შორის სხვადასხვა ძუძუმწოვრებში. (Altman and Dittmer, 1964).

ბას ნახულობს ზედაპირის ფართობით მოცულობასთან შედარებით, როცა საქმე ეხება ზედაპირთან დაკავშირებულ ფენომენს, ისეთს, როგორიცაა ჟანგბადის მიღება. მაგრამ მისი მცირე ზომის გამო სითბოსა და წყლის კარგვამ შეიძლება სერიოზული პრობლემები შექმნას.

სურ. 3-6 გვიჩვენებს ურთიერთობას ძუძუმწოვართა გულისცემის სიხშირესა და სხეულის მასას შორის. ამ ცხოველების დალაგება ხდება სიდიდის მიხედვით. წრფივ განტოლებას, რომელიც საუკეთესოდ მიესადაგება ამ ურთიერთობას, აქვს ალომეტრიული კონსტანტა $b = -0,23$, აღწერს რა უფრო დიდი სახეობების შედარებით ნელ გულისცემას. ამის საპირისპიროდ, ძირითად ნივთიერებათა ცვლა (RMR) ძუძუმწოვრებში იზრდება მათ ზომასთან ერთად, მაგრამ ნაკლებად სწრაფად, ვიდრე თავად მასა. RMR-სა და სხეულის მასას შორის ურთიერთობის ალომეტრიული კონსტანტა არის 0.73 (ნახ. 3-6 ბ). ჩვენ კიდევ ერთხელ ხაზს ვუსვამთ იმას, რომ ძირითადი ურთიერთობა RMR-სა და ზომას შორის არანრფივია. ჩვენ ვირჩევთ წრფივი ტრანსფორმაციის გამოყენებას ამ ურთიერთობის აღწერისას მეტი მოხერხებულობისა და სიმარტივისთვის.

ფიზიოლოგიური, ანატომიური და ბიჰევიორისტული მახასიათებლები იცვლება სხეულთან ალომეტრიულად. მცენარეებში თესლის წარმოქმნა და მცენარის არქიტექტონიკა ხშირად გადატანილია მცენარის ზომაზე. ცხოველების სხვადასხვა ნიშნები, ისეთივე განსხვავებული, როგორც ინდივიდუალური კვერცხის მასა და ზომა, კვების სტრუქტურა და გამრავლების ორგანოები, მშობელთა ინვესტიციები და შხამიანი ნივთიერებებისადმი მგრძნობელობა, ამჟღავნებენ ალომეტრიულ ურთიერთობებს სხეულის ზომასთან მიმართებაში. ცხრილი 3-1 გვიჩვენებს ალომეტრიული ურთიერთობის მაგალითებს, რომლებიც კარგად შესაძენეია თევზებში.

ცხრილი 3-1

პროცესები და მახასიათებლები, რომლებიც ცნობილია, რომ იცვლებიან თევზების სხეულის ზომასთან ალომეტრიულად

პროცესი ან შტრიხი	ზომის საზომი	ხ-ს ტიპური მნიშვნელობა ან დიაპაზონი/ინტერვალი
ლაყუჩების ადგილი	სხეულის წონა	0,8
24 საათიანი პერიოდის განმავლობაში მოხმარებული საკვები	სხეულის წონა	1,1 – 0,40
სტანდარტული მეტაბოლიზმი	სხეულის წონა	<1,0
სხეულის წონა	სხეულის წონა	ცვლადი
ზრდის სისწრაფე	სხეულის წონა	-0,4
ერთ პარტიაზე დადებული კვერცხების რაოდენობა	სხეულის წონა	1,0 – 5,0
დღიური უეცარი სიკვდილის მაჩვენებელი	სხეულის წონა	<0.0

რადგანაც ალომეტრია წარმოადგენს ურთიერთქმედებას სპეციფიკურ ნიშნებს შორის, რომლებიც ბუნებრივი გადარჩევის სუბიექტები არიან, შეგვიძლია, ვიფიქროთ, რომ ალომეტრიულ ურთიერთობებს ადაპტირებადი მნიშვნელობა აქვთ. ამგვარ ადაპტაციურ ალომეტრიაზე აგებულ იქნა ჰიპოთეზა, რომელიც ეხება ზოგიერთი მცენარის თესლს. ეს მცენარეები დამოკიდებულნი არიან ფრინველების მიერ მათი ნაყოფის შეჭმა-მონელებაზე თავიანთი თესლის გავრცელებისთვის. მიჩნეულია, რომ ასეთი მცენარეების წაგრძელებული ნაყოფი უფრო ადვილი გადასაყლაპი იქნება ფრინველისთვის და ამრიგად, ნაყოფი პროგრესულად უფრო გრძელი უნდა იყოს მისი დიამეტრი ზომასთან შედარებით. ამგვარი ალომეტრია ნაყოფის სიგრძესა და დიამეტრს შორის ნაჩვენებია ზოგ ნეოტროპიკულ ხეში, მაგალითად *Okotea tenera* (დაფნისებრთა ოჯახი), რომელიც ზოგიერთი ფრინველის საკვების ძირითადი წყაროა (Mazer and Wheelwright 1993).

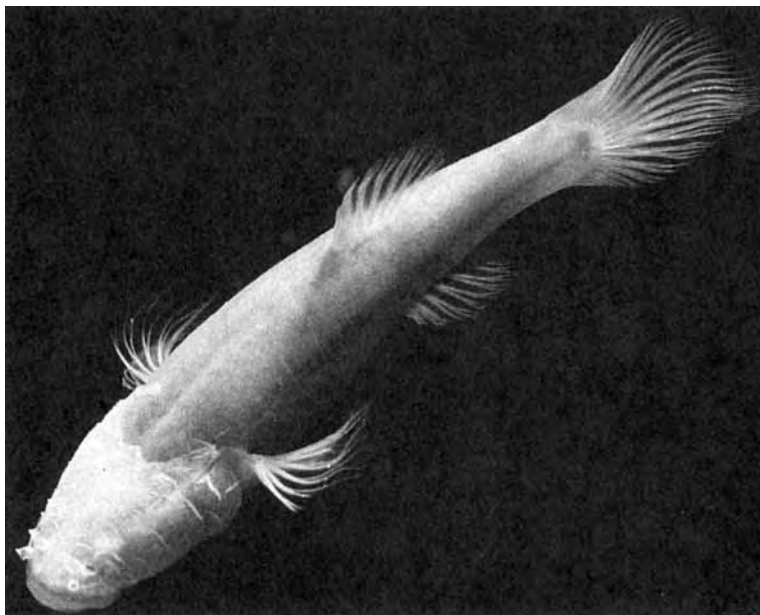
3.6 სიცოცხლის ფორმების ადაპტირებაზე კომპრომისი დომინირებას

კომპრომისი ორგანიზმებსა და მათ გარემოს შორის ურთიერთობაში ურყევი პირობაა. ხმელეთის ორგანიზმებს არ შეუძლიათ წყლის კარგვის შემცირება იმავდროულად ჟანგბადის მიწოდების შემცირების გარეშე ან მცენარეთა შემთხვევაში, ნახშირორჟანგის

შემცირების გარეშე ატმოსფეროში. იგივე ბენზიანი საფარველი, რომელიც ხელს უშლის სხეულის სითბოს კარგვას ცივ გარემოში, ხელს უშლის ასევე ზედმეტი სითბოს გაფანტვას თბილ გარემოში. ცხენის ფეხებისა და ტერფების აგებულება, ასევე მათი მოძრაობის თანდაყოლილი სიფართოვე, რომელიც საშუალებას აძლევს ცხენს, ჩქარა ირბინოს, კიდურებს უსარგებლოს ხდის ბუზების მოგერიებისას. ცხადია, ცხენებმა იპოვეს გზა ამ პრობლემის მოსაგვარებლად — ისინი ამისთვის გრძელ კუდებს იყენებენ. კიდევ ერთი გამოსავალი არის მტვერში გორაობა.

და მაინც, ყოველ ადაპტაციას აქვს თავისი საფასური. არც ერთ ორგანიზმს არ აქვს უსასრულო დრო, რესურსები ან სხეულის ქსოვილი. ის, რაც ემატება ერთ ფუნქციას, შეიძლება წაერთვას მეორეს — არაფერია უფასო. სარგებლის არ არსებობის პირობებში ნებისმიერი მცირედი საფასურიც კი თვალშისაცემი ხდება. თვალი, ესოდენ მნიშვნელოვანი ადამიანებისთვის, უსარგებლოა გამოქვაბულში მობინადრე თევზებისთვის, რომლებიც სრულ სიბნელეში ბინადრობენ. თვალის და მასთან ასოცირებული კუნთებისა და ნერვების წარმოქმნის მნიშვნელობა, ჩანს, იმდენად დიდია, რომ ევოლუციის პროცესში მრავალი გამოქვაბულის ორგანიზმის თვალები პანანინა, ელემენტარულ სტრუქტურებამდე დავიდა (სურ. 3-7).

ამ თავში მოყვანილი მაგალითები, ძირითადად, ფიზიკური არსებობისთვის ბრძოლას ეხება, მაგრამ ორგანიზმები ასევე უნდა ებრძოლონ თავიანთი გარემოს ბიოლოგიურ ასპექტებსაც: მტაცებლები, მსხვერ-



სურ. 3-7 ჩრდილოეთის ბრმათევზას (მბლყოპსის სპეცია) წყალქვეშა დინებათა მობინადრის ინდიანასა და კენტუკის შტატებში აქვს რუდიმენტარული, უფუნქციო თვალები. (თ.ქ. ბარმა მოგვანოდა 1968.)

პლი, პარაზიტები და ა.შ. ეს ფაქტორებიც აწესებენ გარკვეულ სტრუქტურულ და ფუნქციურ მოთხოვნებს წარმატებული ცხოვრებისთვის, ისინი ასევე განთავსების და ტერიტორიის განაწილების ჟამს წარმოქმნილ კონფლიქტებს აღვივებენ. დრო, რომელსაც მტაცებელი დამალვისას ხარჯავს, შეიძლება კვებისას დაეხარჯა. ნახშირწყალბადები, რომლებსაც მცენარე

ხარჯავს ეკლების, როგორც ბალახისმჭამელების წინააღმდეგ დამცავი საშუალების საწარმოებლად, უკვე აღარ მოთავსდება მის თესლებში. შეთანხმება, თითოეული სახის ორგანიზმი რომ დებს ამ კონფლიქტურ საჭიროებათა შორის კომპრომისისთვის, ევოლუციურად ჩამოყალიბებულია იმ წინააღმდეგობებათაგან, რომლებსაც ის ხვდება გარემოში.

დასკვნა

1. ორგანიზმები იღებენ წყალს და სხვა საარსებო ნივთიერებებს ფიზიკური სამყაროდან და ამ პროცესში ისინი ახდენენ ცვლილებებს ფიზიკურ სამყაროში. დედამიწის ჟანგბადით მდიდარი ატმოსფერო წარმოიშვა ორგანიზმების ძალზე ადრეული ფოტოსინთეზური პროცესების შედეგად. ორგანიზმები ცვლიან ნიადაგის შემცველობას, ახდენენ გარემოში წყლის მოძრაობის მოდიფიცირებას და ზემოქმედებენ კლიმატზე.

2. უსულო ობიექტებისგან განსხვავებით, ცოცხალი ორგანიზმები მოძრაობენ, მრავლდებიან, აწარმოებენ ნივთიერებათა ცვლას და ინარჩუნებენ შინაგან პირობებს, რომლებიც ხშირად ძალიან განსხვავდება მათი გარემო პირობებისგან.

3. ცოცხალი ორგანიზმები უნიკალურნი არიან იმ ნიშნით, რომ აგროვებენ დიდი რაოდენობით ენერგიას საკუთარი მოხმარებისთვის. ორგანიზმებმა უნდა იმუშაონ, რათა შეინარჩუნონ ამ ენერგიის მაღალი კონცენტრაცია ფიზიკური ძალების წინააღმდეგ, რომლებიც მათ ამ ენერგიას აცლის.

4. ნივთიერებებისა და ენერგიის დინება ორგანიზმის ზედაპირზე დაკავშირებულია ორგანიზმის ზედაპირის

ფართობზე, ნივთიერებათა გრადიენტზე ორგანიზმის შიგნიდან გარეთ და სიადვილეზე, რომლითაც ნივთიერება შეიწოვება კანში ან ორგანიზმის გარე საფარში. ეს გამოისახება შემდეგნაირად: დინება = გრადიენტი $\times$ გამტარობა $\times$ ზედაპირის ფართობი. ცოცხალი ორგანიზმების ზედაპირი დინამიკური სტრუქტურაა, მას აქვს მნიშვნელოვანი ფუნქცია, მართოს ენერგიისა და ნივთიერებათა დინება.

5. ორგანიზმთა ეკოლოგიასთან დაკავშირებული მრავალი ფაქტორი არაპროპორციულად არის განაწილებული მთლიანი სხეულის ზომასთან მიმართებაში. ამგვარი ურთიერთობები აღწერილია როგორც დახრილი (ალომეტრიული კონსტანტა) წრფე, რომელიც აღნიშნავს რაიმე სტრუქტურის ლოგარითმულ სიდიდეს ან სხეულის ზომის ლოგარითმულ ფუნქციას.

6. იმ ორგანიზმების მახასიათებლები, რომლებსაც შეუძლიათ, გაუმკლავდნენ ფიზიკური სამყაროს ერთ ასპექტს, ზოგჯერ არ არიან მომზადებულნი გარემოს მეორე კომპონენტთან გამკლავებისთვის. ამრიგად, ორგანიზმის თვისებები გამოხატავენ კომპრომისის კონკურენტულ შეზღუდვებს შორის.

სავარჯიშოები

1. დედამიწაზე რომ ამ წამს ცხოვრების ყველანაირმა ფორმამ შეწყვიტოს არსებობა, როგორი პირობები იქნება? რადენად განსხვავებული ვითარება იქნება ასი წლის შემდეგ? გაითვალისწინეთ ისეთი ცვლილებები, როგორებიცაა ტემპერატურა, ატმოსფეროს შემადგენლობა. რით იქნება ეს პირობები განსხვავებულნი მთვარეზე არსებული პირობებისგან? მარსზე არსებული პირობებისგან?

2. ჩამოთვალეთ ოთხი ან ხუთი საქმიანობა, რომლებითაც თქვენ დღეს იყავით დაკავებული და რომლებიც გავლენას ახდენს გარემოზე, რომელშიც

თქვენ ცხოვრობთ და ახსენით, რა გავლენებია ეს (მინიშნება: ხანდახან ქმედება რამდენადმეა დაშორებული იმ ეფექტისგან, რომელსაც ის ახდენს).

3. შექმენით ექსპერიმენტი ან აღწერეთ დაკვირვებათა სერიები, რომლებიც წარმოადგენენ სახლის თავის თერმოდინამიკულ თვისებათა საზომს.

4. შექმენით სასიცოცხლო ფორმა, რომელიც ეფექტურად იარსებებდა, გარემოში დედამიწის მიზიდულობის ძალა არსებულის ერთი მესამედი რომ ყოფილიყო.

თავი 4



წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსი

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ ანიჭებს კოვალენტური და წყალბადური ბმები წყალს უნიკალურ თვისებებს?
- რა ეკოლოგიური გამოწვევები არსებობს სხვადასხვა ორგანიზმისთვის, რომლებიც გარემოსადმი ჰიპეროსმოლარული და ჰიპოსმოლარულები არიან?
- რა ოსმორეგულირებად გამოწვევებს ხვდებიან მტკნარი წყლის, ზღვისა და ხმელეთის ორგანიზმები?
- რა გზით ინარჩუნებს სითხით მკვებავი ზოგიერთი ცხოველი სითხისა და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსს?
- როგორ არის ხმელეთის და ზღვის ორგანიზმებში აზოტის კონცენტრაციის ამოცანა ამოხსნილი?
- რა ფაქტორები განსაზღვრავენ წყლის რაოდენობის შენარჩუნებას ნიადაგში?
- როგორ მოძრაობს წყალი ნიადაგიდან მცენარეთა წვერამდე?
- რა ფუნქციები და წყაროები აქვს ექვს არაორგანულ ნაერთს?

წყალი ალბათ ბუნებრივი სამყაროს ყველაზე არსებითი შემადგენელი ნაწილია. ბუნებრივი სამყაროს მოქმედების ჩვენული გაგება, თითქმის ყველა დონეზე — ინდივიდუალური ორგანიზმიდან ეკოსისტემებამდე, დამოკიდებულია წყლის თვისებათა შეფასებასა და მასში მიმდინარე ან მის მიერ განხორციელებულ პროცესებზე. ყველა ორგანიზმი, სადაც არ უნდა ბინადრობდეს ის, ტბებში, მდინარეებსა თუ მიწაზე, მეტწილად წყლის შემცველია. მრავალი ნაერთი წყალში იხსნება, სხვები კი, წყალთან ერთად მოძრაობენ. ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლისთვის საჭირო საკვები ნივთიერებები მისი შინაგანი წყლის გარემოს საშუალებით მოძრაობენ. წყალი ასევე ხშირად გამოიყენება მე-

ტაბოლიზმის დროს წარმოშობილი ტოქსიკური ნივთიერებების გამოსადევნად. ალბათ, ცოცხალი ორგანიზმების ყველაზე დიდი ამოცანა, თავიანთი თხიერი, წყლიანი გარემოს შესაბამისი მოცულობის და კონცენტრაციის შენარჩუნებაა.

ამ თავში განვიხილავთ წყლის შემცველობას და იმ პრობლემებს, რომლებსაც ინდივიდები აწყდებიან სხეულსა და გარემოს შორის ნივთიერებათა და წყლის დინების მართვისას. მომდევნო თავებში ვნახავთ, რომ წყალი მნიშვნელოვნად ზემოქმედებს ეკოლოგიური ორგანიზაციის მაღალ საფეხურზე მდგარ ინდივიდუალურ ორგანიზმებზე. წყლის სიჭარბე ზღუდავს მცენარეებისა და ცხოველების გავრცელებას. ნივთიერებათა მოძრაობა წყალში,

როგორც ხმელეთის, ისე ზღვის მრავალი ეკოსისტემის არსებით დინამიკას წარმოადგენს. გლობალური მასშტაბით კლიმატური ნიშნები მეტწილად წყლის მოძრაობით განისაზღვრება.

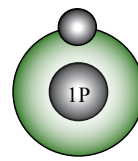
4.1 წყლის შემცველობა ორგანიზმის სიცოცხლისადმი კეთილგანწყობას ანიჭებს

წყლის მოლეკულა (H_2O) შედგება უმარტივესი ელემენტის ორი ატომისგან, წყალბადისგან და ჟანგბადის ერთი ატომისგან. ეს სარგებლიანობას ანიჭებს ორგანიზმს, ეს თვისებები არსებითია სიცოცხლისთვის. აქ ჩვენ განვიხილავთ წყლის ქიმიურ და თერმულ მახასიათებლებს. მოგვიანებით თქვენ ნახავთ, რამდენად მნიშვნელოვანია ყოველივე სიცოცხლისთვის.

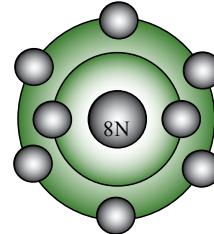
წყლის ქიმიური თვისებები

წყლის უნიკალური თვისებები შეიძლება აიხსნას წყალბადისა და ჟანგბადის ატომთა შემცველობით და წყალბადის ორ და ჟანგბადის ერთ ატომს შორის არსებული კავშირით, რომლებიც შეადგენენ წყალს (H_2O). ატომები შედგებიან დადებითად დამუხტული პროტონებისა და დაუმუხტავი ნეიტრონების შემცველი ატომური ბირთვებისგან, აგრეთვე უარყოფითად დამუხტული ელექტრონებისგან, რომლებიც ბირთვების გარშემო მუდმივად მოძრაობენ. ელექტრონები ბირთვიდან სხვადასხვა მანძილზე მოძრაობენ. ეს განპირობებულია მათი ენერგეტიკული დონით. რაც უფრო მაღალია ენერგეტიკული დონე, მით უფრო დიდია მანძილი ბირთვსა და ელექტრონს შორის. ეს დონეები თავს იჩენენ დისკრეტულად, რომლებიც მოცემულია აღნიშვნებით K, L, M, N და ა.შ. სადაც K არის ბირთვთან უახლოესი ენერგეტიკული დონე. თითოეულ ენერგეტიკულ დონეს შეუძლია, დაიტოვოს განსაზღვრული რაოდენობის ელექტრონები. ორ ელექტრონს შეუძლია განლაგდეს K დონეზე, 6-ს – L დონეზე, 18-ს – M დონეზე და 32-ს – N დონეზე.

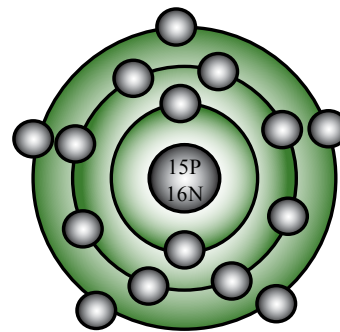
სურ. 4-1 გვიჩვენებს წყალბადის, ჟანგბადის, ფოსფორისა და კალციუმის ატომებს. სხვადასხვა დონის ელექტრონები დახატულია ბირთვის გარშემო წრიულ ორბიტალებზე. წყალბადის ატომის უფრო რეალური გამოსახულება ნაჩვენებია ნახატ 4.2-ზე, აქ ელექტრონის პოზიცია გამოსახულია ღრუბლის სახით და აღნიშნავს, რომ მისი ზუსტი ადგილმდებარეობა გარკვეულ დროს უცნობია. წყალბადის ელექტრონი ჩნდება მეტ-ნაკლებად სფერულ არეალში K ენერგიის დონეზე. სფერულ ღრუბელს, მოცულობას, რომელშიც ელექტრონი შეინიშნება დროის 90%-ში — უწოდებენ **ორბიტალს**. ორი სფერული ორბიტალი K დონეზე, რომელთაგან თითო შეესაბამება



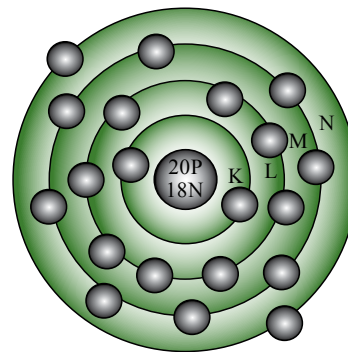
წყალბადის



ჟანგბადის



ფოსფორის

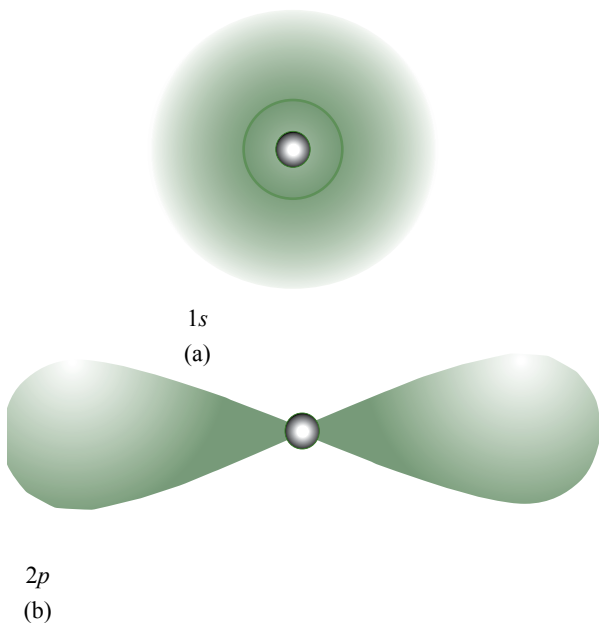


კალციუმის

სურ. 4-1

წყალბადის (H), ჟანგბადის (O), ფოსფორის (P) და კალციუმის (Ca) ატომები. ნახატზე ნაჩვენებია ელექტრონების რიცხვი და განლაგება K, L, M, და N ენერგეტიკულ დონეებზე. მეტი სიმარტივისთვის ელექტრონები წარმოდგენილია მყარ წრიულ ორბიტალებზე ატომის ბირთვის გარშემო.

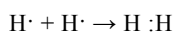
ება თითო ელექტრონს იმ ორიდან, რომელთაც შეუძლიათ, განთავსდნენ ამ ენერგიის დონეზე, აღინიშნება ასე: „1s“ (გაითვალისწინეთ, რომ მხოლოდ ერთი ელექტრონი ჩნდება K დონეზე წყალბადის ატომში). მაგრამ ყველა ორბიტალს სფერული ფორმა არ აქვს. მაგალითად, ჟანგბადის ატომს ექვსი ელექტრონი აქვს, ორი K ენერგეტიკულ დონეზე და ექვსი – L დონეზე. ორ ელექტრონს დონეზე აქვს 1s ორბიტალები, რომლებიც სფერულია. ორ ელექტრონს



სურ. 4-2 (ა) წყალბადის ატომის სფერული 1s ორბიტალი. ორბიტალი დახატულია ღრუბლის სახით, რათა ხაზი გაესვას იმას, რომ ელექტრონის პოზიცია გარკვეულ დროს არ არის ცნობილი. ორბიტალი არის მოცულობა, სადაც ელექტრონი ნაპოვნია დროის 90%-ში. (ბ) 1s ჟანგბადის ატომის ენერგეტიკული დონის 3d-ტელისებრი ფორმის 2p ორბიტალი.

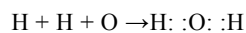
დონეზე აქვს სფერული ორბიტალი, სახელწოდებით 2s ორბიტალები, მაგრამ დანარჩენ ოთხ ელექტრონს 3d-ტელისებრი ორბიტალები აქვს და ეს ორბიტალები აღინიშნება 2p-თი (სურ. 4-2ბ).

ატომები ქმნიან **კოვალენტურ** კავშირებს ელექტრონთა გაზიარებით. მაგალითად, წყალბადის ატომს აქვს ერთი ელექტრონი ენერგიის დონეზე (და ამ ელექტრონს აქვს 1s ორბიტალი), მაგრამ მას შეუძლია ორი ელექტრონის დატევა. წყალბადის ორ ატომს შეუძლია, შეავსოს ენერგეტიკული დონე ელექტრონთა ურთიერთგაზიარების საშუალებით, როგორც ეს ნაჩვენებია მარტივ ფორმულაში, სადაც თითოეული წერტილი წარმოადგენს ელექტრონს:



ამგვარი კოვალენტური კავშირების შედეგად იქმნება მოლეკულური წყალბადი H_2 . ახლა წარმოიდგინეთ კოვალენტური კავშირები წყალბადის ორ ატომსა და ჟანგბადის ერთ ატომს შორის, რომლებიც ქმნიან წყლის მოლეკულას. ჟანგბადს აქვს ექვსი ელექტრონი, ორი – K და ოთხი L ენერგეტიკულ დონეებზე. ჟანგბადის დონეს, შეუძლია, დაიტოოს ორი დამატებითი ელექტრონი, რომლებიც შეიძლება მიიღოს წყალბადის ორი ატომის სახით, ამათგან თითოეულს ერთი

ელექტრონი აქვს. ელექტრონთა გაზიარებით წყალბადის ორი ატომის K და ჟანგბადის L ენერგეტიკული დონეები შეიძლება შეივსოს:



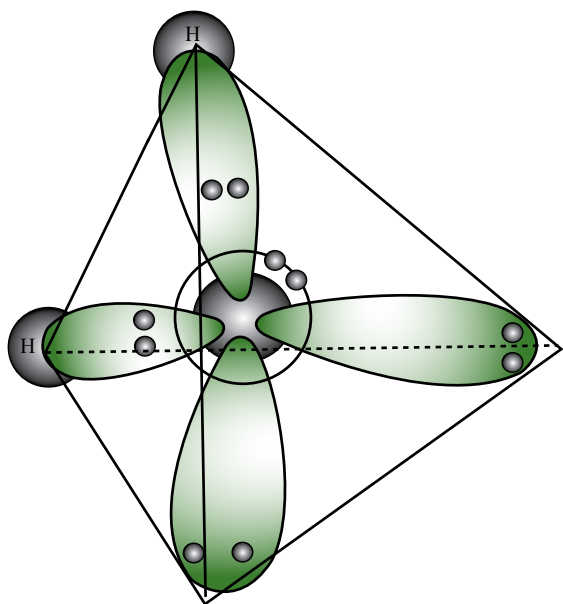
არც ერთ ორ ელემენტს არ შეუძლია, ჰქონდეს მიზიდულობის ერთნაირი ძალა ელექტრონებზე. ამრიგად, ატომებს შორის კოვალენტურ ბმებში ელექტრონებმა შეიძლება მეტი დრო გაატარონ ბმული წყვილის ერთ-ერთი წევრის გარშემო — იმ წევრის გარშემო, რომელსაც მიზიდულობის უფრო მეტი ძალა აქვს, ვიდრე სხვას. ამ შეთანხმებას **პოლარული კოვალენტური** ბმა ეწოდება. წყლის მოლეკულაში ელექტრონები უფრო ძლიერ ჟანგბადს ეკვრიან, ვიდრე წყალბადს, ამიტომ უფრო მეტი უარყოფითი მუხტი ასოცირებულია ჟანგბადის ატომთან, ვიდრე წყალბადთან. წყლის სამ ატომს წრფივი განლაგება რომ ჰქონოდა – $\text{H} : \text{O} : \text{H}$, როგორც ჩვენ ზემოთ მოყვანილ ფორმულაში დავხატეთ ისინი, ელექტრონთა მუხტი სისტემატურად მოლეკულის გასწვრივ იქნებოდა განაწილებული. მაგრამ როდესაც ჟანგბადი კოვალენტურად უკავშირდება წყალბადის ორ ატომს წყლის შესაქმნელად, 2s და 2p ორბიტალები ჟანგბადის ატომის ენერგიის დონეზე ისეთნაირად დეფორმირდებიან, რომ წყალბადის ატომები ჟანგბადის ატომის ერთ მხარეს არიან განლაგებულნი და ქმნიან ტეტრაედრული ფორმის მოლეკულას (სურ. 4-3). ეს შეიძლება დაიხატოს შემდეგნაირად :



ამ განლაგებაში მოლეკულის ჟანგბადის დაბოლოებას უარყოფითი მუხტი აქვს, წყალბადის ატომის დაბოლოებას კი — დადებითი მუხტი, რაც მთლიან მოლეკულას პოლარულობას სძენს.

წყალი, როგორც გამხსნელი

წყლის მოლეკულის პოლარულობის გამო, წყალს აქვს უზარმაზარი შესაძლებლობა, გახსნას არაორგანული ნაერთები, რითაც ხელმისაწვდომს ხდის მათ ცოცხალი სისტემებისთვის, წყლის მეშვეობით, მათ შეუძლიათ რეაქციებში შესვლა ახალი ნაერთების შესაქმნელად. მრავალი მოლეკულა შედგება ელექტრულად დამუხტული ატომებისგან ან ატომთა ჯგუფებისგან. მათ სახელად **იონები** ეწოდებათ. ისინი მიერთებულნი არიან ერთმანეთთან საწინააღმდეგო მუხტების მიზიდულობით. მაგალითად, ჩვეულებრივი სუფრის მარილი — ნატრიუმის ქლორიდი (NaCl) შედგება დადებითად დამუხტული ნატრიუმის ატომისგან (Na^+) და უარყოფითად დამუხტული ქლორის ატომისგან (Cl^-). როცა მარილი მოთავსებულია წყალში, წყლის მოლეკულების მიერ დამუხტული ქლორისა და ნატრიუმის მიზიდულობა



სურ. 4-3 წყლის მოლეკულის ტეტრაედრული ფორმა წარმოიშობა წყალბადის ორი ატომისა და ჟანგბადის ერთი ატომის კოვალენტური ბმის დროს ორბიტალების დეფორმაციის შედეგად. ეს დამახასიათებელი ფორმა, ელექტრონების ტენდენციასთან ერთად — უფრო მეტხანს ბრუნავენ ჟანგბადის ატომის სიახლოვეს, სძენს წყლის მოლეკულას პოლარულობას, უარყოფითი მუხტით ჟანგბადის მხარეს და დადებითი მუხტით წყალბადის მხარეს.

მარილის მოლეკულიდან იმაზე დიდია, ვიდრე ის ბმები, რომლებიც მარილის მოლეკულას აერთიანებენ. ასე რომ, მარილის მოლეკულა სწრაფადვე იშლება თავის კომპონენტ იონებად. ეს გვაძლევს კიდევ ერთ საშუალებას იმის სათქმელად, რომ მარილი გაიხსნა.

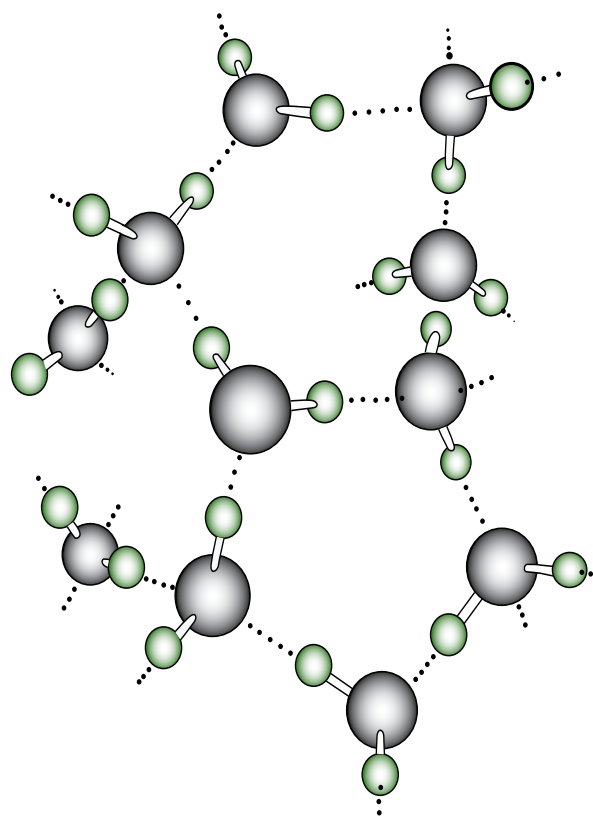
ბევრი სხვადასხვა ნაერთი იხსნება წყალში და შესაბამისად, ტბები, მდინარეები და ოკეანეები შეიცავენ მთელ რიგ კათიონებს, რომლებიც დადებითად არიან დამუხტული და ანიონებს, რომლებიც უარყოფითად არიან დამუხტულები. ყველაზე მნიშვნელოვანი კათიონებს შორის არის კალციუმი (Ca^{2+}), კალიუმი (K^+) ნატრიუმი (Na^+) და ამიაკი (NH_4^+). ყველაზე მნიშვნელოვანი ანიონებს შორის არიან იონი (NO_3^-), ფოსფატის იონი (PO_4^{3-}), ნახშირის იონი და ბიკარბონატის იონი (HCO_3^-). ამ იონთა ხელმისაწვდომობა, როგორც ვნახავთ მე-11 და მე-12 თავებში. ძალიან მნიშვნელოვანია ორგანიზმისთვის.

წყლის მოლეკულის წყალბადური ბმა

რადგანაც წყლის მოლეკულები პოლარულია, ისინი იზიდავენ ერთმანეთს. ამ შედარებით სუსტ მიზიდულობას **წყალბადურ ბმას** უწოდებენ. ატომთა განლაგება წყლის მოლეკულაში საშუალებას აძლევს თითოეულ მოლეკულას წყალბადურად გადაებას

ოთხ სხვა მოლეკულას (სურ. 4-4). წყლის თითოეული ოთხი გარეგანი მოლეკულიდან დაკავშირებულია კიდევ ოთხთან, ისინი სხვებთან და ა.შ. აქედან მიხედვით, რომ ფინჯანში, საცურაო აუზსა თუ ოკეანეში არსებული წყლის მოცულობა მეტ-ნაკლებად მუდმივი ქიმიური ნაერთია. წყალბადური ბმა ძალიან სუსტია და ამრიგად ისინი მუდმივად იშლება და აღდგება თავიდან. ამიტომაც წყლის მოცულობა არ არის მყარი და არის თხევადი, ისეთი, როგორსაც თქვენ ხედავთ. წყლის მოლეკულების ერთმანეთისადმი მიზიდულობას **კოჰეზია** ეწოდება და ეს კოჰეზია სძენს წყლის ზედაპირის მის **ზედაპირულ დაჭიმულობას**.

წყლის მოლეკულები მიიზიდებიან დამუხტული ზედაპირების მიერ. ეს თვისება, სახელწოდებით — **ადჰეზია** (მიკრობა, მიწებება), ხსნის, თუ რატომ სველდება ზოგი ზედაპირი. წყლის კოჰეზიური და ადჰეზიური თვისებები ხსნიან **კაპილარული ქმედების** ფენომენს. ეს არის წყლის მოძრაობა მცირე მილში მიზიდულობის კანონის წინააღმდეგ. მცირე მილში წყლის მოლეკულები ეკრობიან მილის ზედაპირს და მოლეკულები, რომლებიც არ არიან მილის ზედაპირთან ახლოს, ასევე მიიზიდებიან კოჰეზიური ძალის მიერ. როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ეს



სურ. 4-4 წყალბადური ბმა წყლის მოლეკულებს შორის. თითოეულ მოლეკულას შეუძლია, შექმნას წყალბადის ბმა ოთხ სხვა მოლეკულასთან.

ცხრილი 4-1**წყლის თერმული თვისებები**

თვისება	განსაზღვრება	რაოდენობა
კუთრი სითბოტევადობა	სითბური ენერგიის რაოდენობა, რომელიც საჭიროა 1გ. წყლის ტემპერატურის 1°C-მდე გასაზრდელად	1 კალორია (კალ) ან 4.2 ჯოული (ჯ)
გაცივნის სითბო	სითბური ენერგიის რაოდენობა, რომელიც უნდა დაემატოს ყინულს, რათა დაადნოს 1გ. წყლად 0°C-ზე	80 კალ ან 335 ჯ
აორთქლების სითბო	სითბური ენერგიის რაოდენობა, რომელიც უნდა იქნას დამატებული 1გ წყლის ასაორთქლებლად	597 კალ ან 2 498 ჯ 0°C-ზე; 536 კალ ან 2 243 ჯ 100°C-ზე
თერმოგამტარობა	სითბოს დინება 1სმ ² ნაწილში, 1°C სმ ⁻¹ გრადიენტით	(ერთეულებია ჯ სმ ⁻¹ , ს ⁻¹ , °C ⁻¹): 0,0055 0°C-ზე, 0,0060 20°C-ზე, 0,0063 40°C-ზე, 0,022 ყინულისთვის 0°C-ზე
სიმკვრივე	მასა მოცულობის ერთ ერთეულზე	წყალი 30°C = 0,99565 გ სმ ⁻³ 20°C = 0,99821 10°C = 0,99970 4°C = 0,99997 (მაქსიმალური სიმჭიდროვე) 0°C = 0,99984 ყინული 0°C = 0,917

პროცესი გარკვეულწილად უწყობს ხელს მცენარეებში და ნიადაგის ნაწილაკებს შორის მცირე სივრცეში წყლის მოძრაობას.

ყინული

როდესაც წყალი ცივდება, მოლეკულების მოძრაობა მცირდება და სუსტი წყალბადური ბმა ისევე ადვილად გასაწყვეტი აღარაა. ყინულის ფორმირების მომენტში (0°C) წყლის მოლეკულები ხისტად არიან დაკავშირებულნი წყალბადური ბმებით.



სურ. 4-5 ყინულის ბადისებრი სტრუქტურა ამ ანტარქტიკულ აისბერგში შეიცავს მრავალ ცარიელ სივრცეს. ამ ცარიელ სივრცეთა ფორმაცია ხდის მას ნაკლებად მჭიდროს, ვიდრე თხევადი წყალია (იხ. სურ. 4-4).

ტეტრაედრული ფორმის გამო, წყლის მოლეკულები ქმნიან ბადისებრ სტრუქტურას, რომელიც შეიცავს დიდი რაოდენობით ცარიელ სივრცეს (იხ. ნახ 4-4). წყლის ეს თვისება საკმაოდ ილბლიან შემთხვევასთანაა დაკავშირებული, რადგან იმ დროს, როცა ნივთიერებათა უმრავლესობა უფრო ბლანტი ხდება დაბალ ტემპერატურაზე, წყალი ნაკლებად ბლანტდება, როცა ცივდება 4°C-ს ქვემოთ. წყალი ასევე ფართოვდება და კიდევ უფრო ნაკლებად ბლანტი ხდება გაცივნისას. ამის შედეგად, ყინული ტივტივებს (სურ.4.5), რაც არა მარტო შესაძლებელს ხდის ყინულზე სრიალს, არამედ ხელს უშლის ოკეანეებისა და ტბების ფსკერთა გაცივნას და საშუალებას აძლევს წყლის მცენარეებსა და ცხოველებს, იპოვონ იქ თავშესაფარი ზამთარში.

წყლის თერმული თვისებები

წყლის თერმულ თვისებათა უმრავლესობა „კეთილგანწყობილია“ სიცოცხლის მიმართ (ცხრილი 4.1). მაგალითად, საჭიროა დიდი რაოდენობის სითბური ენერგიის მიმატება ან გამოკლება წყლის ტემპერატურის ცვლილებისთვის. ამასთან, წყალი სითბოს სწრაფად ატარებს. ამ ორი თვისების გამო, რომლებსაც შესაბამისად **კუთრი სითბოტევადობას** და წყლის **თერმოგამტარობას** უწოდებენ, წყლიან

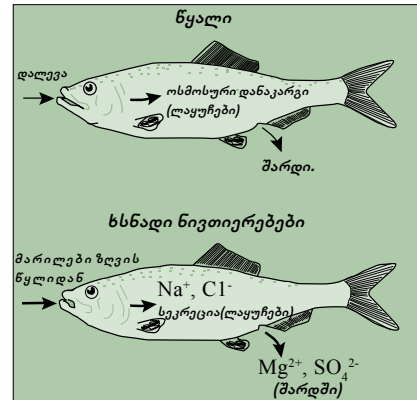
გარემოთა და იქ მობინადრე ორგანიზმთა ტემპერატურა, როგორც წესი, შედარებით მუდმივი და ჰომოგენურია. წყალი ასევე უძლებს ცვლილებებს მყარ (ყინული), თხევად და აირად (აორთქლების სითბო) მდგომარეობებში გადასვლისას. წყლის ასაორთქლებლად საჭიროა დაახლოებით 500-ჯერ იმაზე მეტი ენერგია, ვიდრე მისი ერთი გრადუსით გათბობისთვის იხარჯება. ყინული მოითხოვს 80-ჯერ მეტი სითბოს ჩამოცილებას (გაყინვის სითბო), ვიდრე იმავე რაოდენობის წყლის ტემპერატურის 1°C -ით შემცირებისთვისაა საჭირო.

4.2 ხსნად გარემოში დაშლილი ნივთიერებები ორგანიზმებისთვის კოსმოსურ წნევაზე წარმოშობა

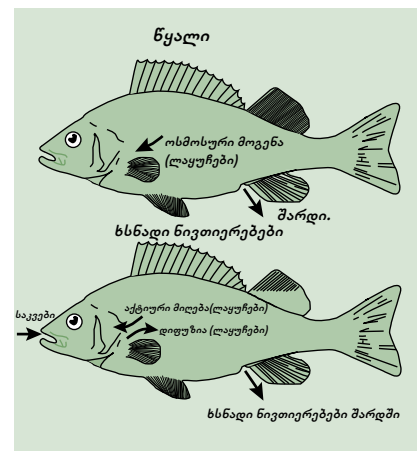
ორგანიზმები საკვებ ნივთიერებებს ნიადაგიდან და წყლიდან იღებენ. ხშირად ეს ნივთიერებები უფრო მეტადაა კონცენტრირებული ორგანიზმთა ქსოვილებში, ვიდრე მათ გარემოცვაში და ამიტომ ორგანიზმებმა უნდა მოახდინონ მათი ასიმილირება უპირატესი გრადიენტის წინააღმდეგ. ორგანიზმებმა ასევე უნდა გამოიყონ გარემოში სხეულიდან მრავალი, ის ჭარბი ნივთიერება, რომელიც მეტაბოლურად უსარგებლოა და შესაძლოა, მაღალი კონცენტრაციის მიღწევისას, ტოქსიკურიც კი. თუ სხეულის ზედაპირი სასურველი ნივთიერების დინების საშუალებას იძლევა, მას შეუძლია სხვა ნივთიერებების დინების შეფერხება მხოლოდ შერჩევითი გამტარობით (თუ სასურველი და არასასურველი ნივთიერებები ძალიან განსხვავდებიან ზომითა და ელექტრული მუხტით) ან არასასურველი ნივთიერებების ზედაპირიდან აქტიური გადატუმბვით.

წმინდა ფიზიკის კანონების მიხედვით, იონები გაიბნეოდნენ ორგანიზმთა ზედაპირზე მაღალი კონცენტრაციის უბნებიდან დაბალი კონცენტრაციის უბნებისკენ და ამით კონცენტრაციას გაათანაბრებდნენ. წყალიც ასევე მოძრაობს გამტარი მემბრანების გავლით იონთა მაღალი კონცენტრაციის უბნისკენ (ანუ წყლის დაბალი კონცენტრაცია), რაც ასევე ათანაბრებს გახსნილი ნივთიერებების კონცენტრაციას მემბრანის ორივე მხარეს. ამ პროცესს **ოსმოსი** ეწოდება. ხსნადი ნივთიერების თვისება — მიიზიდოს წყალი, ცნობილია **ოსმოსური წნევის** სახელით.

წნევა შეიძლება გამოსახული იყოს მთელი რიგი სხვადასხვა ერთეულებით. წნევა, რომელსაც ახორციელებს ატმოსფერო ზღვის დონეზე, არის 14,7 ფუნტი ერთ კვადრატულ დუიმზე, რომელიც აღინიშნება როგორც 1 ატმოსფერო (ატმ). ერთეულთა საერთაშორისო სისტემაში 1 ატმ = 101 325 პასკალს (pa) ან დაახლოებით 0,1 მეგაპასკალს (mpa) (პრეფიქსი მეგა წარმოადგენს 100-ის ფაქტორიალს). ხანდახან წნევა გამოსახულია ერთეულებში, რომელსაც ბარი ეწოდება. ერთი ბარი უდრის 0,987 ატმ და ამრიგად, 0.1 mpa-ს.



(ა) ზღვის თევზებში



(ბ) მტკნარი წყლის თევზებში

სურ. 4-6. წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების ცვლის გზები (ა) ზღვის თევზებში, რომელთა სხეულის სითხეები ჰიპო-ოსმოსურია (იმაზე ნაკლებ ხსნად ნივთიერებებს შეიცავს, ვიდრე მისი გარემო) და (ბ) მტკნარი წყლის თევზებში, რომელთა სხეული სითხეები ჰიპეროსმოსურია. ლაყუჩები და თირკმელები აქტიურად გამოდევნიან ან ინარჩუნებენ ხსნად ნივთიერებებს მარილის ბალანსის შესანარჩუნებლად. ზღვის თევზებმა უნდა მიიღონ, რათა სითხე მიიღონ (Schmidt-Nielsen-ის მიხედვით, 1975.)

ხსნარის ოსმოსური წნევა დამოკიდებულია მის კონცენტრაციაზე. რაც უფრო მაღალია რომელიმე ნივთიერების კონცენტრაცია, მით უფრო მეტია წყლის მიზიდულობა ხსნარისკენ და მაღალია კოსმოსური წნევა. ნივთიერებათა მოლარული კონცენტრაცია ხსნარში (1 მოლი ნივთიერებისა ლიტრზე) აწარმოებს დაახლოებით 2,1 mpa-ის ტოლ ოსმოსურ წნევას. ზღვის წყლის ოსმოსური წნევა დაახლოებით 1,2 mpa-ია, ხოლო მტკნარი წყლის — დაახლოებით ნულის ტოლი. ხერხემლიანი ცხოველების სხეულის სითხეები, რომელთა ოსმოსური წნევა ზღვის წყლის ოსმოსური წნევის 30-40%-ს შეადგენს (0,3 – 0,5 mpa), იკავებენ შუალედურ პოზიციას. მტკნარის უჯრედები იზიდავენ წყალს, რადგან ციტოპლაზმა უფრო მეტადაა კონცენტრირებული, ვიდრე უჯრედის გარეთ არსებული კონცენტრატები. სწორედ ოსმოსური წნევა ანიჭებს

უჯრედებს სიმყარეს, რიგიდულობას, ამ მოვლენას **ტურგორი** ეწოდება. როდესაც წყალი გარემოში ჭარბად მოიპოვება, მცენარის უჯრედი იზიდავს წყალს, რითაც აიძულებს ციტოპლაზმის მემბრანას, მიეკრას შედარებით რიგიდული უჯრედის კედელს და ამით მთლიანად უჯრედს მიანიჭოს რიგიდულობა. ტურგორი ეხმარება მცენარეს, დარჩეს სწორი. **ჭკნობის** სახელით ცნობილი უჯრედული ტურგორის დაკარგვა შეიძლება მაშინ მოხდეს, როდესაც წყლის მიწოდება მცენარისთვის ძალიან მწირია.

მტკნარი წყლის თევზთა ქსოვილებში მარილის უფრო მაღალი კონცენტრაციაა, ვიდრე მის გარშემო წყალში. ამგვარი ორგანიზმები **ჰიპეროსმოსურები** არიან, როგორც წესი, იღებენ წყალს და გარემოს აწვდიან ხსნად ნივთიერებებს. ზღვის თევზები, რომლებსაც მარილის უფრო დაბალი კონცენტრაცია აქვთ, ვიდრე გარშემო ზღვის წყალს, **ჰიპოსმოსურებად მოიხსენიებენ**. ისინი იღებენ ხსნად ნივთიერებებს, კარგავენ წყალს და ამიტომ, სითხის შესავსებად, წყალი უნდა მიიღონ (სურ. 4-6). როგორც ქვემოთ ვნახავთ, თევზები უმკლავდებიან ამ ოსმოსურ გამოწვევებს ნატიური სატრანსპორტო მექანიზმების გამოყენებით, რათა გადატვირთონ იონები ერთ ან მეორე მხარეს თავიანთი სხეულის ზედაპირზე (კანი, თირკმლის მილაკები და ლაყურები). ამ პროცესში ისინი შესამჩნევ ენერგიას ხარჯავენ.

4.3 მარილბუხისა და წყლის ბალანსი ერთ-დროულად მყარდება

სხვადასხვა გარემო გარკვეულ პირობებს ქმნის წყლისა და ხსნადი ნივთიერებების ბალანსის შესანარჩუნებლად. ორგანიზმმა უნდა დახარჯოს ენერგია, რათა შეინარჩუნოს იონური დისბალანსი საკუთარ და გარე სამყაროს შორის ოსმოსისა და დიფუზიის ფიზიკური ძალების საწინააღმდეგოდ. ამ პროცესში, რომელსაც **ოსმორეგულაცია** ეწოდება, უმეტესწილად მარილის შეკავებასა და ექსკრეციაში სპეციალიზებული ორგანოები მონაწილეობენ. როგორც ვნახავთ, იონთა შეკავება განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია როგორც ხმელეთის, ისე მტკნარი წყლის ორგანიზმებისთვის.

ოსმორეგულაცია წყლიან საბინადრო გარემოში

მტკნარი წყლის თევზები ჰიპეროსმოსურები არიან, ისინი მუდმივად იღებენ წყალს პირიდან და ლაყურებიდან, გარემოსადმი გახსნილი ყველაზე გამტარი ქსოვილებიდან. კანი შედარებით გაუმტარია. წყლის ამგვარ შემოდინებასთან გასამკლავებლად, თევზები მუდმივად გამოყოფენ წყალს შარდით. ცხადია, მათ რომ შერჩევითად არ დაეტოვებინათ ნივთიერებათა დაშლილი იონები, ისინი სულ მალე წყლის უსულო პარკებად გადაიქცეოდნენ. თევზების თირკმელები

ინახავენ მარილებს, აქტიურად აცლიან რა მათ შარდს, იონებს და აბრუნებენ უკან სისხლის მიმოქცევაში. ამასთან, ლაყურებს შეუძლია, შერჩევითად შეინოვონ იონები გარშემო წყლიდან და გაუშვან ისინი სისხლის დინებაში (Schmidt-Nielsen 1997).

ზღვის თევზები გარშემორტყმულნი არიან წყლით, რომელშიც მარილის კონცენტრაცია მათ სხეულში არსებულზე მეტია. ამის შედეგად, ისინი კარგავენ წყალს და ამიტომაც, უნდა მიიღონ წყალი, რათა ეს დანაკლისი შეივსონ. მარილი, რომელიც შემოედინება წყალთან და საკვებთან ერთად, ასევე ისიც, რომელიც სხეულის ზედაპირზე ვრცელდება, უნდა იქნას გამოყოფილი დიდი მეტაბოლური ძალისხმევით ლაყურებისა და თირკმელების მეშვეობით.

ზღვის ხერხემლიანებში მარილის გამოდევნა მხოლოდ თევზებით არ შემოიფარგლება. ზღვის ფრინველები და რეპტილიები იღებენ იმაზე მეტ მარილს საკვებიდან, ვიდრე მათ თირკმელებს შეუძლია, გამოეყოს. მრავალ სახეობას დამატებითი მარეგულირებელი ორგანოები, ეგრეთ წოდებული **სამარილე ჯირკვლები** აქვს. ეს ჯირკვლები, როგორც წესი, განლაგებულია თვალების ან ცხვირის შესასვლელთან და ეხმარება სხეულს, უარი თქვას მარილის მიღებაზე იმ დროს, როცა წყალს შთანთქავს (Peaker and Linzell 1975).

ზოგმა ზვიგენმა მიაღწია ოსმორეგულირების პრობლემის საკმაოდ ნატიფ გადაწყვეტას. ზვიგენები ინარჩუნებენ სისხლში შარდოვანას $[CO(NH)]$ – მეტაბოლიზმის ჩვეულებრივ აზოტოვან ნარჩენ პროდუქტს ხერხემლიანებში, იმის მაგივრად, რომ ის შარდთან ერთად გამოეყოს. შარდოვანა ზრდის სისხლში იონთა კონცენტრაციას და ზრდის აგრეთვე ოსმოსურ წნევას ზღვის წყლის დონემდე ნატრიუმის ქლორიდის კონცენტრაციის გაზრდის გარეშე. სისხლში შარდოვანას მაღალი კონცენტრაცია ეფექტურად ანეიტრალავს წყლის ტენდენციას — დატოვოს სხეული ოსმოსის მეშვეობით და წყლის ბადისებრი მოძრაობა თანდათანობით უკვე აღარ შეიმჩნევა ზვიგენის სხეულის ზედაპირზე. ეს სტრატეგია გაცილებით აადვილებს იონების დინების რეგულირებას (როგორიცაა ნატრიუმი), რადგან ზვიგენს აღარ სჭირდება მარილიანი წყლის დაღწევა ოსმოსის შედეგად დაკარგული წყლის ასანაზლაურებლად. მართალია, შარდოვანა ცილების დესტაბილიზაციას ახდენს, ეს პრობლემა დაძლეულია სხვა ნაერთი მარილის, ტრიმეთილამინის ოქსიდის მეშვეობით $[NO(CH_3)_3]$ (Yancey and Somero 1980, Yancey et al. 1982). ის ფაქტი, რომ მტკნარი წყლის ზოგიერთი ზვიგენი არ აგროვებს შარდოვანას სისხლში (Thorson et al. 1967), ხაზს უსვამს მის ოსმორეგულირებად როლს ზღვის სახეობებში.

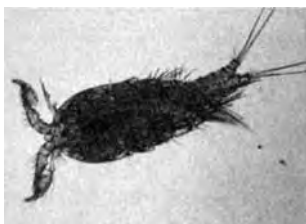
წყლიანი გარემო, რომელსაც ზღვის წყალზე მეტი მარილის კონცენტრაცია აქვს, არსებობს ხმელეთით შემოსაზღვრულ ზოგიერთ აუზში, კერძოდ, არიდულ ზონაში, სადაც დიდია წყლის აორთქლება. დიდი მარილიანი ტბა (20% მარილი) იუტაში და მკვდარი ზღვა (23%

მარილი) ისრაელსა და იორდანის შორის ამგვარი აორთქლებადი აუზების ადგილია. ამგვარ გარემოში ოსმოსური წნევა გამოდევნიდა წყალს ცხოველები-სა და მცენარეების უმეტესობისგან, მაგრამ წყლის ზოგიერთ არსებას, როგორცაა კრევეტი არტემია (*Artemia*), შეუძლია, გადარჩეს ისეთ მარილიან წყალშიც, რომელშიც კონცენტრაცია კრისტალიზაციას აღწევს (300გრ. ლიტრზე, ან 30%). არტემია გამოყოფს მარილს საოცრად დიდი რაოდენობით, რათა შეინარჩუნოს სხეულის სითხე უფრო ნაკლებ კონცენტრაციაში, ვიდრე მისი გარემო (Croghan 1958, Gilles 1975).

მცირე კოკეპოდი ტიგრიოპუსი (სურ. 4-7) ბინადრობს ზღვების აუზებში კლდიანი სანაპირო ზოლების ტალღებისთვის მისაწვდომ ზონებში. ეს აუზები იშვიათად იღებენ მტკნარ წყალს და როდესაც წყალი ორთქლდება, მათი მარილის კონცენტრაცია მაღალ დონეზე იწევს. არტემიასგან განსხვავებით, ტიგრიოპუსი წყლის დანაკარგის პრობლემას თავის სხეულის სითხეთა ოსმოსური წნევის გაზრდით უმკლავდება. ის ამას ახერხებს ზოგიერთი ამინომჟავის ზედმეტი რაოდენობით სინთეზირების საშუალებით (Burton and Feldman 1982). ეს მცირე მოლექულები ზრდიან სხეულის ოსმოსურ წნევას ისე, რომ მარილის მაღალი დონეების მავნებელი ფიზიოლოგიური ეფექტების გარეშე ის საბინადრო გარემოს უტოლდება (Yancey et al. 1982).

ოსმორეგულაცია ხმელეთის საბინადრო გარემოში

წყლისა და მარილის ბალანსი მჭიდროდაა დაკავშირებული როგორც ხმელეთის, ისე წყალში მობინადრე ორგანიზმებში. ხმელეთზე მობინადრე ცხოველები მინერალურ იონებს სასმელი წყლიდან და საკვებიდან იღებენ. ცხოველები, განსაკუთრებით ხორცისმჭამელები, იმაზე მეტ მარილს ღებულობენ საკვებიდან, ვიდრე ესაჭიროებათ. იქ, სადაც წყალი უხვადაა, ამ ცხოველებს შეუძლიათ, დიდი რაოდენობით მიიღონ ის და შესაბამისად, დიდი რაოდენობით გამოყონ შარდი, რომელსაც გამოაქვს მარილი მათი სხეულიდან. იქ, სადაც წყალი იშვიათია, ცხოველებს



სურ. 4-7 კოკეპოდი ტიგრიოპუსი კალიფორნიკუსი. ზრდასრული 1-2მმ სიგრძისაა. ეს მცირე ორგანიზმი ბინადრობს მარილიან აუზებში კლდიანი სანაპიროების გასწვრივ. ის ახდენს ამინომჟავების სინთეზს, რათა გაზარდოს სხეულის სითხეთა ოსმოსური პოტენციალი და შეაჩეროს წყლის კარგვა. (რ.ს. ბარტონმა მოგვანოდა.)

კონცენტრირებული შარდი უნდა ჰქონდეთ, რათა შეინახონ წყალი. ამრიგად, როგორც მოსალოდნელი იყო, უდაბნოს ცხოველებს ძალიან ძლიერი თირკმელებიაქვთ (Schmidt-Nielsen 1964, Amanove 1994). ვთქვათ, ადამიანებს შეუძლიათ, შარდში ოთხჯერ მეტი მარილის იონთა კონცენტრაცია, ვიდრე სისხლის პლაზმაში გააჩნიათ. უდაბნოში მობინადრე ჩანთოსანი ვირთხის შარდში, მარილის კონცენტრაცია 14-ჯერ უფრო მაღალია, ვიდრე მის სისხლში (Schmidt-Nielsen 1964).

ავსტრალიურ ჩანთოსან თაგვს, კიდეც ერთ უდაბნოსთან ადაპტირებულ სახეობას, აქვს შარდი 25-ჯერ მეტი მარილის შემცველობით, ვიდრე მის სისხლშია (MacMillen and Lee 1967).

სხეულის სითხეებში შარდოვანას, როგორც ოსმოსური წნევის დაწევის საშუალების დაგროვება, მხოლოდ ზღვის ზვიგენებს როდი შეუძლიათ. ზოგი ამფიბია, რომელიც ადაპტირებულია უდაბნოში არსებობასთან, წვიმის მოლოდინში რჩება მიწისქვეშა სოროში წლამდე ან მეტი ხნის განმავლობაში. დროის სვლასთან ერთად, სოროს გარშემო ნიადაგსაც ეცლება წყალი და მისი მარილის კონცენტრაცია იზრდება და ქმნის ვითარებას, რომელშიც ნიადაგის ოსმოსური წნევა მაღალია ამფიბიის სხეულის სითხესთან შედარებით. ზვიგენების მსგავსად, ნიჩბისებურ ფეხიანი გომბეშოები (*Scaphiopus*) და უდაბნოს სალამანდრები (*Ambystoma tigrinum*) დიდი რაოდენობით ინარჩუნებენ შარდოვანას სხეულის სითხეებში, რათა ხელი შეუშალონ ან შეანელონ წყლის კარგვა სოროებში ძილის პერიოდებში (Shoemaker et al. 1992).

ოსმორეგულაცია ხმელეთის და წყლის მცენარეებში

ზოგ მცენარეს შეუძლია, იარსებოს ისეთ ადგილას, სადაც მაღალია მარილის კონცენტრაცია. ამ **ჰალოფიტებმა** წარმატებით გადაჭრეს გარემოში წყლის დაკარგვის პრობლემა იმით, რომ მათ უჯრედებს მეტი ოსმოსური წნევა ჰქონდათ. ვინაიდან მათ ქსოვილების დეჰიდრატაცია ემუქრებათ, მრავალი ჰალოფიტი ჭრის ამ პრობლემას **შეთავსებადი ხსნადი ნითიერებების** წარმოქმნით. ეს ნაერთებია: ამინომჟავები, ზოგიერთი მაღალმოლეკულური სპირტი და მეთილირებული ამინის მაღალი კონცენტრაციის ნაერთები, რომლებიც შეინიშნებიან ციტოპლაზმაში, ამით იზრდება ოსმოსური წნევა, მაგრამ ამას არ მოაქვს ზიანი უჯრედის ფერმენტული სისტემისთვის. როდესაც საბრძოლველად მისმა თანაშემწეებმა (1995) საგაზაფხულო ხორბლის (*Triticum aestivum*) თესლი ჩატოვეს გვალვაში წყლის გარეშე 3 დღის განმავლობაში ან როცა ზედმეტად მარილიან გარემოში მოათავსეს, (კონცენტრირებული ნატრიუმის ქლორიდიანი წყლით რწყავდნენ) მცენარის ქსოვილში აღმოაჩინეს გლიცინ-ბეტაინის დიდი რაოდენობა, პროლინის და ასპარაგინის, გლუტამინისა და ვალინის ამინომჟავები.

მანგრისებრი მცენარეები იზრდება ზღვის დანალექებში. ამ გარემოს ყოველდღიურად მდინარის შესართავებში ზღვის ძლიერი მოქცევა ახასიათებს. (მანგრისებრთა ეკოლოგიის ახლანდელი მიმოხილვა გამოქვეყნებულია ჯაკარინისა და მარინის მიერ, 1992). ამ საბინადრო გარემოს არა მარტო მარილის დიდი დატვირთვა აქვს, არამედ მაღალი ოსმოსური წნეცა, რომელიც გარს ეკვრის მის ფესვებს და ართულებს წყლის შეწოვას. ამ პრობლემის გადასაჭრელად მრავალი მანგრისებრი მცენარე შეიცავს მაღალი რაოდენობით შეთავსებად ხსნად ნივთიერებებს, ასეთებია: პროლინი, სორბიტი და გლიცინო-ბეტაინი, თავიანთ ფესვებსა და ფოთლებში, რაც ზრდის მათ ოსმოსურ წნევას. ამასთან, მარილის სპეციალური გამომყოფი უჯრედები გამოყოფენ მარილს ფოთლის გარე ზედაპირზე (სურ. 4-8). მრავალი მცენარის ფესვი არ იღებს მარილს, სავარაუდოდ, ნახევრად გამტარი მემბრანების საშუალებით. ჩვენ ვიცით, რომ აქტიური ტრანსპორტირება აქ არ არის ჩართული, როგორც ეს ფოთლების მარილის უჯრედების შემთხვევაში ხდება,



(ა)



(ბ)

სურ. 4-8 (ა) მანგრისებრი მცენარეულობის ფესვები ჩაშვებულია მარილიან წყალში. ზოგი სახეობა შესულ მარილს ფესვებიდან გამოყოფს. (ბ) სპეციალიზებული ჯირკვლები მანგრისებრი *Conocarpus erecta*-ს ფოთლებზე გამოყოფენ მარილს, რომელიც შემდგომ მის ზედაპირზე ილექება.

რადგან არც გაგრილება და არც მეტაბოლური ინჰიბიტორები არ ამცირებენ ფესვებიდან მარილის გამოყოფას. მანგრისებრი მცენარეები აფერხებენ მარილის დატვირთვას ფოთლებიდან წყლის აორთქლების შემცირებით. რადგანაც ამ ადაპტაციათა უმრავლესობა წააგავს მშრალ გარემოთა მცენარეების ადაპტაციას, სადაც წყალი იშვიათია, მანგრისებრთა საბინადრო ადგილს უწოდებენ **ოსმოსურ უდაბნოს**.

ოსმოსური წნევის კონტროლის ზუსტი მექანიზმი მცენარეებში დაუდგენელია (Hellebust 1976, Morgan 1990). დაკვირვება, რომ მარილიან წყალში აბსციზული მჟავის — მცენარეული ჰორმონის კონცენტრაცია ხშირად იზრდება (Morgan 1990, Skriver and Mundy 1990), რაც მეტყველებს ჰორმონთა მარეგულირებელ როლზე მცენარეებში სტრესზე რეაგირებისას. მიჩნეულია, რომ აბსციზული მჟავა აქტივებს ცილა ოსმოსინის წარმომქმნელ გენებს, რაც თავის მხრივ, წარმოადგენს ერთგვარ დაცვას მცენარეებში მარილის მოჭარბების წინააღმდეგ (Skriver and Mundy 1990). ახლახან დაადგინეს, რომ მცენარეთა რეაქცია სტრესზე ჰორმონალურად კონტროლებული ცენტრალიზებული პროცესია, რომელიც მოიცავს საკვების მიღებაში, წყლის დაბალანსებასა და ფოტოსინთეზში ინტეგრირებულ ცვლილებას (Chapin 1991).

4.4 ცხოველბისთვის ნივთიერებათა თხევადი სახით გადაცემა არის ამ ცხოველბის ოსმორეგულირებადი ადაპტაცია

ზოგი ცხოველი დიდი რაოდენობით წყალს მოიხმარს წველის, ნექტარის ან სისხლის მიღების შედეგად. მწერებს შორის სახეობათა დიდ უმრავლესობას მჩხვლეთავი და მწუნწავი პირის აპარატი აქვს, რომელიც იჭრება მცენარის ან ცხოველის ქსოვილში სითხეთა ამოწოვის მიზნით. ასეთი ამომწოვი პირის აპარატი აქვთ მღილბებს, ბალნინჯოებს, ხოჭოებს, ბუზებს და კოლოებს. ზოგი მწერი, ვთქვათ, ბუზი, იყენებს ჭრილობებიდან გამოსულ სისხლს (Chapman 1982, Hadley 1994). თითქმის ყველა ასეთ შემთხვევაში, სითხეთა მიღება გაძლიერებულია ამომწოვი მოქმედების გარკვეული ფორმით პირში ან საცლაპავ მილში.

სითხით მკვებავი მწერები ორი დიდი პრობლემის წინაშე დგანან, ეს არის საკვების მიღების შემდეგ ზედმეტი წყლის მოშორება და იონების შენახვა. მორფოლოგიური ადაპტაციები, როგორიცაა მუცლის ნაოჭები და კუტიკულას — ფეხსახსრიანთა არაუჯრედოვანი ცვილოვანი საფარის სიხისტის შემცირება (რაც სითხით კვების განმავლობაში მუცლის გაზრდის საშუალებას იძლევა), ხშირია სითხით მკვებავ მწერებში (Hadley 1994). წყალი, ხშირად ძალიან სწრაფად იდევნება ანუსიდან ან გარდაიქმნება ჰემო-

ლიმფად (სხეულის სითხე), რათა გადამუშავდეს მალ-პიგის მილაკებში (ფეხსახსრიანთა ექსკრემენტმწარმოებელი ორგანოები). ზოგ ტკიპში სითხე მიედინება ნაწლავიდან ჰემოლიმფაში და შემდეგ გამოიდევენება სხეულიდან სპეციალური სანერწყვე ჯირკვლების საშუალებით. უჩვეულოდ ზედმეტი წყლის გამოყოფის მექანიზმი აქვს ბუზ *Rhagoletis pomonella*-ს, როცა ის იღებს დიდი რაოდენობით სითხეს კაკლის წვენის ამონოვის შემდეგ (Hendrichs et al. 1992, Hadley 1994). ამ მეთოდს „ბუშტების წარმოქმნა“ ეწოდება. სითხით სავსე ბუზი წარმოშობს წყლით სავსე პანანინა ბუშტს ხორთუმის წვერზე. წყალი შემდეგ გამოიყოფა წვეთიდან აორთქლების გზით, ხოლო ფასეული ხსნადი ნივთიერებები რჩება ბუშტში ხორთუმის წვერზე და თანდათანობით უკან, სხეულში ბრუნდება.

იონების ამგვარი შენარჩუნება შეუძლებელია ნექტრით მკვებავებისთვის, რადგან მათ საკვებში ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაცია სხეულისაზე საკმაოდ დაბლა დგას. დურგალი ფუტკრის (*Xylcopa capitata*) საკვები ნექტარი წარმოადგენს ჭარბ წყალს ძალიან დაბალი ნატრიუმისა და კალიუმის შემცველობით (Nicolson 1990). პრობლემას ამწვავებს ფუტკრის ნივთიერებათა ცვლის საოცრად მაღალი სისწრაფე. დურგალი ფუტკრები გამოყოფენ თხევად შარდს საიმისოდ, რომ ჩამოიშორონ ზედმეტი წყალი, თუმცა ნატრიუმისა და კალიუმის თითქმის მთლიანი რაოდენობა გადამუშავდება ნაწლავში.

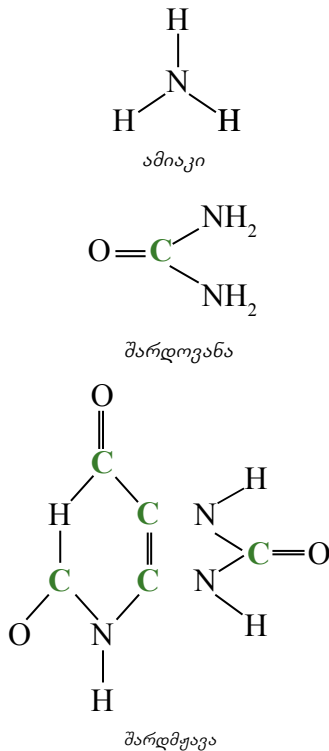
კოლიბრების თხევადი რაციონი აწყდება ოსმორეგულირების ისეთ პირობებს, რომლებიც ნექტრით მკვებავი მწერების პრობლემებს წააგავს. ანას კოლიბრების (*Calypste anna*) კვლევა გვიჩვენებს, რომ ის ამ პრობლემებს უმკლავდება მტკნარი წყლის თევზების მსგავსი საშუალებებით, შარდვის სახით წყლის მაღალი კარგით და წყლის სწრაფი ბრუნვის დროით (Beuchat et al. 1979, Powers and Nagy 1988, Beuchat et al. 1990). ანას კოლიბრის მთლიანი სხეულის წყლის შემცველობა დაახლოებით 2,8 მილილიტრია, მისი სხეულის მასის დაახლოებით 63%. წყლის მიღებისა და შარდოვანი წყ-

ლის კარგვის გაზომვამ გვიჩვენა, რომ ანას კოლიბრს, შეუძლია, მიიღოს დღეში 15 მლ და მოშარდოს 14 მლ. წყალი. წყალი ასევე, იკარგება ფეკალიების სახითაც და კიდევ უფრო ნაკლები რაოდენობით აორთქლების სახით. დრო, რომელიც სჭირდება ანას კოლიბრს, რათა მთლიანად აბრუნოს მისი სხეულის მასის ტოლი წყლის მასა, განისაზღვრება 15 საათით. ეს იმაზე უფრო სწრაფად ხდება, ვიდრე მსგავსი მასის მქონე სხვა ხერხემლიანებში, მათ შორის მტკნარი წყლის თევზთა სახეობებში (Calder 1984, Beuchat et al. 1990).

ნატრიუმის ნაკლებობამ ზოგ საბინადრო პირობებში შეიძლება, აიძულოს ცხოველები, მარილები მიიღონ პირდაპირ მინერალური წყაროებიდან, ე.წ. „სალოკავებიდან“ (Herbert and Cowan 1971, Botkin et al. 1973, Weeks and Kirkpatrick 1976) ან განავითარონ მექანიზმები დაბალი შემცველობის მარილის წყაროებიდან მარილის დაგროვებისთვის. ამ უკანასკნელი სტრატეგიის ერთ-ერთი ყველაზე აღსანიშნავი მაგალითია შეგუბების ქცევა მრავალ პეპელასა და ჩრჩილში, როდესაც ზრდასრული წვერები, ძირითადად მამრები, აგროვებენ მარილებს წყალში, რათა შემდგომ მიიღონ. სმედლიმ და აისნარმა (1995) აჩვენეს, როგორ აგროვებს ჩრჩილი (*Gluphisia septentrionis*) ნატრიუმის იონებს უზარმაზარი რაოდენობის წყლიდან, რომელსაც ის იღებს და შემდეგ როგორ უცხად გამოყოფს მას ანალურ ჭავლად (სურ. 4-9). ამ სახეობათა პირის აპარატები სპეციალიზებულია წყლის სწრაფი მიღებისთვის, ხოლო ნაწლავის სპეციალური აგებულება საშუალებას აძლევს მათ, წყლიდან შეინოვონ იონები. სმედლი და აისნარი დააკვირდნენ, რომ მამრები, რომლებიც წყალს ბუნებრივი გუბებიდან იღებდნენ, საშუალოდ 18,4-ჯერ გამოყოფდნენ ყოველ წუთში. თითოეული ამ აქტის დროს გამოყოფილი წყლის რაოდენობა, აღმოჩნდა, რომ იყო 8,2 მლ, რაც ეკვივალენტურია ჩრჩილის სხეულის მასის დაახლოებით 12%-ისა. ზოგიერთი მამრი შეიძლება დარჩეს გუბეში და წყლის მიღებაში გაატაროს ერთი საათი. ერთ-ერთ ასეთ შემთხვევაში, მამრმა გამოყო 38,4 მლ სითხე.



სურ. 4-9 წყლის ჭავლი, გამოყოფილი ჩრჩილ *Gluphisia septentrionis*-ის ანუსიდან. ჩრჩილი დაგუბების ქცევით არის დაკავებული. ის იღებს ნატრიუმს წყლიდან, რომელსაც იღებს დიდი რაოდენობით და პერიოდულად გამოყოფს ანუსიდან დიდი ძალით (ს.რ. სმედლისა და ტ. აისნარმა მოგვანოდა; from Smedley and Eisner 1995)



სურ. 4-10 ჩვეულებრივი აზოტის ნარჩენი პროდუქტების ქიმიური სტრუქტურა. ამიაკი არ არის ნახშირბადი და მისი შხამი. შარდოვანა და შარდმჟავა ნაკლებად საზიანოა, მაგრამ ალდგენილ ნახშირბადში არსებული საკმაო რაოდენობის ენერგია ორგანიზმისთვის დანაკლისს წარმოადგენს.

4.5 აზოტოვანი ნარჩენების გამოყოფა სხეულის ცხოველხს განსაკუთრებულ პრობლემას უქმნის

ხორცისმჭამელთა უმრავლესობა, მიუხედავად იმისა, იკვებებიან ისინი კიბოსნაირებით, მწერებით თუ ძუძუმწოვრებით, რაციონში მოხმარენ ზედმეტ აზოტს ისევე, როგორც ზედმეტ მარილს. ეს აზოტი ორგანიზმში ხვდება როგორც მსხვერპლის ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების კომპონენტი და გამოდევნილ უნდა იქნას სხეულიდან, როდესაც ეს ნაერთები მეტაბოლიზმს განიცდიან (სურ. 4-10) (Campell 1970, Schmidt-Nielsen 1983). ცხოველებს აკლიათ ბიოქიმიური მექანიზმები, რომელსაც ფლობს ზოგიერთი მიკროორგანიზმი მოლეკულური აზოტის კვლავნარმოებისათვის (N_2) და მათ არ შეუძლიათ აზოტის ისეთ აირად გარდაქმნა, სისხლიდან ფილტვებისა და ლაყუჩების საშუალებით რომ გამოიყოფა. მრავალი დაჟანგული, არაორგანული აზოტის ფორმა, მაგალითად, ნიტრატი — ძალიან შხამიანია და შეუძლებელია მათი დიდი რაოდენობით წარმოება ტოქსიკური ეფექტების გარეშე. წყალში მოხინდრე ორგანიზმთა უმრავლესობა გამოყოფს აზოტს მარტივი მეტაბოლური ნარჩენი პროდუქტის, ამიაკის (NH_3) სახით. თუმცა ამიაკი ნახევრად შხამიანია ქსოვილებისთვის, წყლის ორგანიზმებს მისი

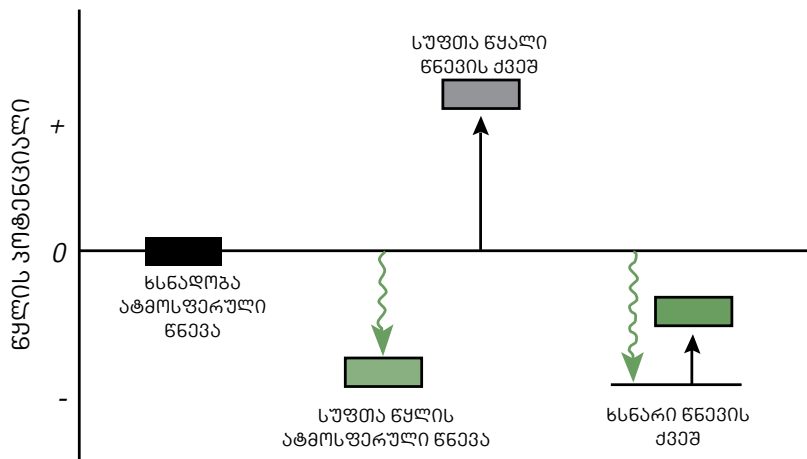
სწრაფი გამოდევნა შეუძლიათ უხვი, გაზავებული შარდის მეშვეობით, სანამ ის საშიშ კონცენტრაციას მიაღწევს სხეულში.

ხმელეთის ცხოველებს არ შეუძლიათ დიდი რაოდენობით წყლის მოხმარება აზოტის გამოსაყოფად. ამ პრობლემის მოსაგვარებლად ისინი აწარმოებენ ცილების მეტაბოლიტებს, რომლებიც ამიაკზე ნაკლებად ტოქსიკურია და ამიტომ შეიძლება მათი კონცენტრაცია სისხლსა და შარდში საშიში ეფექტების გარეშე (Hochachka and Somero 1973). ძუძუმწოვრებში ეს ნარჩენი პროდუქტი არის შარდოვანა $[\text{CO}(\text{NH}_2)_2]$, იგივე ნივთიერება, რომელსაც წარმოქმნიან და ინახავენ ზვიგენები ზღვის გარემოში ოსმოსური ბალანსის მისაღწევად (Mommson and Walsh 1989). რადგანაც შარდოვანა წყალში იხსნება, შესაძლებელია მისი გამოყოფა შარდის მეშვეობით. წყლის დანაკარგის რაოდენობა დამოკიდებულია თირკმელების კონცენტრაციის ძალაზე.

ფრინველებსა და რეპტილიებს შესაძლებლობა აქვთ, გამოდევნონ აზოტი ორმაგი ნაერთის, შარდმჟავას ($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$) საშუალებით. შარდმჟავას წარმოება ფრინველებისა და რეპტილიების ემბრიონებიდან აზოტის გამოყოფის ადაპტაციაა (Needham 1931). რადგანაც წყალს არ შეუძლია, გადაკვეთოს მათი კვერცხის ნაჭუჭი, ემბრიონების მიერ წარმოებული აზოტის ნარჩენები უნდა იქნან შენარჩუნებული კვერცხის შიგნით. ეს ნარჩენი იზოლირებულია უვნებლად შარდმჟავას კრისტალების სახით სპეციალურ მემბრანაში ემბრიონის გარეთ და იყრება გამოჩეკვისას (Clark and Fisher 1957). შარდმჟავა გამოკრისტალდება ხსნარიდან და ამიტომ, მას შეუძლია, იყოს მეტად კონცენტრირებული შარდში. ამით ის აძლიერებს ფრინველებსა და რეპტილიებში წყლის შენახვას, განსაკუთრებით უდაბნოს გარემოში. შარდმჟავა ასევე ყველაზე ხშირი აზოტოვანი ნარჩენი პროდუქტია ხმელეთის ფეხსახსრიანთა შორის (Hadley 1994). წყალი ნარჩუნდება შარდოვანას ან შარდმჟავას გამოყოფით, ამას კი თავისი საფასურიც ახლავს თან ამ ნაერთების შექმნისთვის საჭირო ორგანულ ნახშირბადში დახარჯული ენერგიის სახით. შარდოვანასა და შარდმჟავაში გამოყოფილი აზოტის ერთ ატომზე მოდის შესაბამისად 0,5 და 1,25 ორგანული ნარჩენის ატომის დანაკარგი.

4.6 ნიადაგისთვის დამახასიათებელი წყლის შიკავება დამოკიდებულია გრუნტის ნაწილაკების ზომაზე

ხმელეთის მცენარეთა უმრავლესობა საჭირო წყალს ნიადაგიდან იღებს. წყლის რაოდენობა, რომელსაც იკავებს ნიადაგი, იცვლება ნიადაგის ნაწილაკების ფიზიკური სტრუქტურის მიხედვით (Brady 1974). ნიადაგი შედგება თიხის, შლამის და ქვიშის მარცვლებისგან ისევე, როგორც მკვდარი და გახრწნილი ორგანული ნივთიერებების ნაწილაკების —



სურ. 4-11 ხსნარების კონცენტრაციითა და წნევის ეფექტი წყლის პოტენციალზე. სუფთა წყლის პოტენციალი ნულის ტოლია. ხსნარების დამატება (ტალღოვანი მწვენი ისრები) ამცირებს წყლის პოტენციალს სუფთა წყლის ქვემოთ მაჩვენებელამდე (წნევის უარყოფითი ერთეულები). წნევის გამოყენება (შავი ისრები) ზრდის როგორც სუფთა წყლის, ისე ხსნარის წყლის პოტენციალს (ალსანიშნავია, რომ წნევა შეიძლება უარყოფითი იყოს, როცა დაძაბულობას აქვს ადგილი, სიტუაცია, რომელიც ნაჩვენებია ამ ნახატში). (სალსბურისა და როსის მიხედვით, 1992).

დეტრიტისგან. თიხის მარცვლები (0,002მმ-ზე მცირე ნაწილაკები), რომლებიც წარმოიშობა გარკვეული სახის კლდოვან მინერალთა გამოქარვის შედეგად, ყველაზე მცირე ზომისაა. ქვიშის მარცვლები (0,05მმ-ზე დიდი ნაწილაკები), რომლებიც წარმოიშობა კვარცის კრისტალებისგან, ხშირად ყველაზე დიდია. შლამის ნაწილაკები შუალედური ზომისაა. ერთად ეს ნაწილაკები შეადგენენ „გრუნტის ჩონჩხს“. როგორც სახელწოდებიდან ჩანს, ნიადაგის ჩონჩხი სტაბილური კომპონენტია, რომელიც გავლენას ახდენს ნიადაგის ფიზიკურ სტრუქტურაზე და წყლის შეკავების შესაძლებლობაზე, მაგრამ არ თამაშობს მნიშვნელოვან როლს ქიმიური ტრანსფორმაციებისას.

წყლის პოტენციალი

წყლის პოტენციალის კონცეფცია ცენტრალური თემაა წყლის, მცენარეებისა და ნიადაგის დინამიკაში. სისტემის წყლის პოტენციალი არის წყლის თავისუფალი ენერგია სისტემაში. ოსმოსური წნევის მსგავსად, წყლის პოტენციალიც წნევის ერთეულებში (mpa) იზომება. წყლის პოტენციალის გასაგებად ერთი საშუალება დიფუზიის პროცესის წარმოდგენაა. ისევე, როგორც ხსნადი ნივთიერება გაიწვევა ხსნადი ნივთიერებების მაღალი კონცენტრაციის უბნიდან დაბალი კონცენტრაციის უბნისკენ, წყალიც დიფუზიას განიცდის წყლის პოტენციალში ცვლილების გაჩენისას, გადაადგილდება რა მაღალი წყლის პოტენციალის არეებიდან დაბლისკენ. სუფთა წყალს ხსნარზე მაღალი წყლის პოტენციალი აქვს. წყალი დაბლა სწევს წყლის პოტენციალის გრადიენტს. ამრიგად, წყლით გარშემორტყმული ცოცხალი უჯრედები მიიღებენ წყალს ოსმოსის საშუალებით. უჯრედს გარშემო წყალზე დაბალი წყლის პოტენციალი აქვს. კონვენციით, სუფთა წყლის პოტენციალი ატმოსფერულ წნევით ნულის ტოლია. ამრიგად, ხსნარის წყლის პოტენციალი

უარყოფითი იქნება (მაგალითად $-3,2 \text{ mpa}$ $3,0 \text{ mpa}$ -ზე დაბალი წყლის პოტენციალი).

არსებობს წყლის პოტენციალის მთელი რიგი კომპონენტები (სურ. 4-11), რომელთაგან ერთ-ერთი ახლახან გამოვარკვეეთ. წყლის პოტენციალი სუფთა წყლის უჯრედში განისაზღვრება ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაციით. რაც უფრო კონცენტრირებულია ხსნარი, მით უფრო დაბალია (უფრო უარყოფითი) წყლის პოტენციალი. წყლის პოტენციალის ამ კომპონენტს ოსმოსური ან ხსნადი კომპონენტი ეწოდება. წყლის პოტენციალზე შეიძლება ასევე წნევამ მოახდინოს გავლენა. თუ წყლის წნევა გაიზრდება ატმოსფერულ წნევაზე მეტად, წყლის პოტენციალი გაიზრდება (იგი გახდება დადებითი). წყლის პოტენციალი ხსნარებისას ასევე იზრდება წნევის ზრდასთან ერთად. შემდეგ წყლის პოტენციალი შეიძლება წარმოვიდგინოთ, როგორც ოსმოსური კომპონენტისა და წნევის კომპონენტის ჯამი:

$$\text{წყლის პოტენციალი} = \text{ოსმოსურ კომპონენტს} + \text{წნევის კომპონენტი}$$

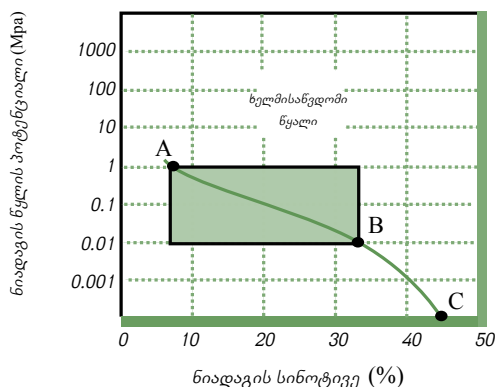
წყლის პოტენციალის ოსმოსური კომპონენტი ყოველთვის უარყოფითია, რადგან ხსნარს სუფთა წყალზე ნაკლები წყლის პოტენციალი აქვს. წნევის კომპონენტი შეიძლება იყოს როგორც დადებითი, ისე უარყოფითი. მას დაძაბულობას ეწოდებენ და ეს უკანასკნელი თავს იჩენს ხოლმე, როდესაც ადგილი აქვს შეწოვას სისტემაში. წყლის პოტენციალი დადებითი იქნება, თუ სისტემაზე გამოყენებული წნევა გადალახავს წყლის პოტენციალის კლებას, რაც თავის მხრივ გამოწვეულია ხსნარების არსებობით. ურთიერთობას ოსმოსურ და წნევის კომპონენტებს შორის მნიშვნელოვანი შედეგები აქვს მცენარის უჯრედებში. როდესაც უჯრედი იღებს წყალს, მისი შინაგანი წნევა იზრდება მყარი უჯრედის კედლის არსებობის გამო. წნევა უჯრედს ტურგორს აძლევს. წნევის ზრდა ნელ-ნელა ასევე მაღალ სწევს უჯრედის წყლის პოტენციალსაც.

ნიადაგის, ატმოსფეროსა და სხვადასხვა სახის მცენარეთა წყლის პოტენციალის შედარება გვეხმარება იმის გაგებაში, თუ როგორ მოძრაობს წყალი ნიადაგიდან მცენარის უმაღლეს წერტილებამდე. ამ თემას უფრო დეტალურად 4.7 ნაწილში განვიხილავთ. როგორც წესი, წყლის პოტენციალი ყველაზე დაბალია (ყველაზე უარყოფითი) ატმოსფეროში და ყველაზე მაღალი — ნიადაგში. მცენარის ფოთლებს, ღეროებს და სხვა ნაწილებს ჩვეულებრივ აქვთ წყლის პოტენციალი, რომელიც მაღალია ატმოსფერული წყლის პოტენციალზე და დაბალია ნიადაგის წყლის პოტენციალზე. ეს განსხვავება ქმნის ქვევით მიმართული წყლის პოტენციალის გრადიენტს ნიადაგიდან ფოთლებამდე და აგრეთვე გარეთ ატმოსფეროსკენ, რაც ეხმარება სითხეს მცენარეში გადაადგილებისას.

მცენარის სითხის პოტენციალზე გავლენას ახდენს ხსნარების კონცენტრაცია და დაძაბულობის (უარყოფითი წნევის) გამოყენება მცენარის ზოგიერთ ნაწილში. წყლის პოტენციალზე ნიადაგში, ყოველ შემთხვევაში, ნიადაგის იმ ნაწილებში, რომლებიც გრუნტის წყლების დონეზე მაღალია, წნევა ესოდენ დიდ გავლენას ვერ ახდენს. მაგრამ გავლენას ახდენს კიდევ ერთი ფაქტორი: ნაწილაკებისადმი წყლის მოლეკულების მიზიდულობა.

წყალი ნიადაგში

მცენარეები წყალს ნიადაგიდან იღებენ. ნიადაგში წყლის ხელმისაწვდომობა მხოლოდ ნაწილობრივ არის განსაზღვრული იმ პერიოდში იქ არსებული წყლით. იგი ასევე იმით განისაზღვრება, თუ რამდენად ძლიერად არის წყალი შეკავებული ნიადაგში. თუ შინ ახარებთ მცენარეებს, თქვენ უკვე გეცოდინებათ ნიადაგის ელემენტარული თვისებები. როდესაც რწყავთ მცენარეს,



სურ. 4-12 ურთიერთობა თიხნარის წყლის შემადგენლობასა და ნიადაგის ნაწილაკების მიერ წყლის მიზიდულობის ძალის საშუალო მეჩვენებელს (წყლის პოტენციალი) შორის. განსხვავება საველე შესაძლებლობის დონეზე ნიადაგის წყლის შემცველობასა (B, 0,1 ატმ) და ჭკნობის კოეფიციენტს (A, 15 ატმ) შორის არის მცენარეებისთვის ხელმისაწვდომი წყალი. წერტილი C არის ნიადაგის შენოვის შესაძლებლობა (ბრანდის მიხედვით 1974).

წყლის გარკვეული რაოდენობა, რომელიც დაასხით მინას, დაგროვდება გობში, რომელშიც ქოთანს დევს ან დაიღვრება იატაკზე, თუ ძალიან ბევრი დაასხით. ეს წყალი მიედინება ნიადაგში მიზიდულობის ძალის მიერ. ნიადაგს ქოთანში არ შეუძლია თქვენ მიერ დასხმული წყლის მთლიანად შენოვა, თუმცა რაღაც ნაწილი მართლაც რჩება ნიადაგში. წყლის რაოდენობას, რომელიც ინახება ნიადაგში მიზიდულობის ძალის წინააღმდეგ, ეწოდება ნიადაგის **მდელსებრი შესაძლებლობა** (field capacity). წყალს, რომელიც გაივლის ნიადაგს და დაგროვდება გობში, ან სხვა გარემოში, წყალს, რომელიც მოძრაობს ქვევით მანამ, სანამ არ გახდება გრუნტის წყლების ნაწილი, ეწოდება **გრავეიტაციული წყალი**. როგორ ჩერდება წყალი ნიადაგში?

წყალი ნიადაგში ნარჩუნდება კაპილარული მოქმედებით, რომელიც წარმოიშობა ნიადაგის ჩონჩხთან წყლის ელემენტების შეერთების შედეგად. ეს კაპილარული ქმედება ინარჩუნებს წყალს ნიადაგში ძალით, რომელიც უტოლდება 0,1 ატმ-ს ან 0,01 mpa. წყალი, რომელიც მიიზიდება ნიადაგის მიერ 0,01 mpa-ზე ნაკლები ძალით ანუ წყალი, რომელიც მსხვილ ნიადაგის ნაწილაკებს შორისაა არსებულ სიცარიელეში, ხდება გრავეიტაციული წყალი და უერთდება გრუნტის წყლებს ქვემოთ არსებული კლდოვანი საძირკვლის ნაპრალებში. წყალი ნიადაგის ნაწილაკებს შორის არსებულ სიცარიელეში კავდება კოჰეზიის მიერ, რაც ავითარებს წნევას დაახლოებით 0.015 mpa-ის ოდენობით. წყალი ნიადაგის დიდ ფორებში, ნიადაგის ნაწილაკების ზედაპირიდან მოშორებით, ნარჩუნდება 0,015 mpa-ზე ნაკლები წნევით და როგორც წესი, მიედინება ნიადაგში გრავეიტაციის ძალით (გახსოვდეთ, რომ „0,015 mpa-ზე ნაკლები“ ნიშნავს ნებისმიერ ციფრს, რომელიც უფრო უარყოფითია). წარმოიდგინეთ, 0,01 მმ დიამეტრის პლამის ნაწილაკი ამ გვერდის ზომაზე გადიდებული (x 25 000). წყლის ნაცხი, რომელიც შეკავებულია საველე შესაძლებლობის დონეზე კაპილარული მიზიდულობის ძალების მიერ, იმავე სისქის იქნებოდა, რაც ამ გვერდის ნახევარი.

ნიადაგის ტენდენციას, შეიკავოს წყლის დამატებითი მოლეკულები, ეწოდება **მატრიცული პოტენციალი**. მატრიცული პოტენციალი უტოლდება საშუალო ძალას, რომლითაც ყველაზე ნაკლებად მიზიდული მოლეკულებია დაკავებული. ნიადაგის მატრიცული პოტენციალი ხელს უწყობს წყლის პოტენციალს. თუ ნიადაგი ძალიან მშრალია, მატრიცული პოტენციალი შეიძლება იყოს ძალიან დაბალი (მაგალითად — 200 მპა ან კიდევ უფრო დაბალი). ეს შეამცირებს ნიადაგის წყლის პოტენციალს, გახდის რა ამით წყლის გრადიენტს უფრო სუსტს ნიადაგიდან მცენარემდე.

როცა ნიადაგის წყალი გამოილევა, ნარჩენებს საოცრად ძლიერი ძალები აკავებენ, რადგანაც უფრო დიდი რაოდენობის წყალია ნაწილაკების ზედაპირთან ახლოს. ურთიერთობა წყლის შემცველობასა და წყლის პოტენციალს შორის ნაჩვენებია სურ. 4-12-ში ტიპური ნიადაგისთვის ნაწილაკთა ზომის მეტ-ნაკლებად

თანაბარი განაწილებით, თიხიდან დაწყებული (დაახლოებით 0.002 მმ), შლამითა (0,002 – 0,05 მმ) და ქვიშით (0.05 მმ) დასრულებული. ამგვარ ნიადაგს **თიხნარი** ეწოდება. მორწყვის დროს თიხნარი იჭერს დაახლოებით 45 გრამ წყალს 100 გრამ მშრალ ნიადაგზე. ეს არის ნიადაგის ტენის შემცველობის 45%. თიხნარის საველე შესაძლებლობა არის 32%. ამრიგად, როდესაც თიხნარი ირწყვება, წყლის დაახლოებით 13% იკარგება გრუნტის წყლებში. თიხნარის **ჭკნობის კოეფიციენტი** ნიადაგის მინიმალური წყლის შემცველობაა, რომლის დროსაც მცენარეებს უკვე აღარ შეუძლიათ წყლის მიღება. ეს დაახლოებით ტენიანობის 7%-ია. განსხვავება საველე შესაძლებლობასა და ჭკნობის კოეფიციენტს შორის (დაახლოებით 25% ამ შემთხვევაში) ზომავს მცენარისთვის ხელმისაწვდომ წყალს. ცხადია, მცენარეები იღებენ წყალს ყველაზე მონდომებით მაშინ, როდესაც ნიადაგის ტენიანობა დახურულია საველე შესაძლებლობისთვის.

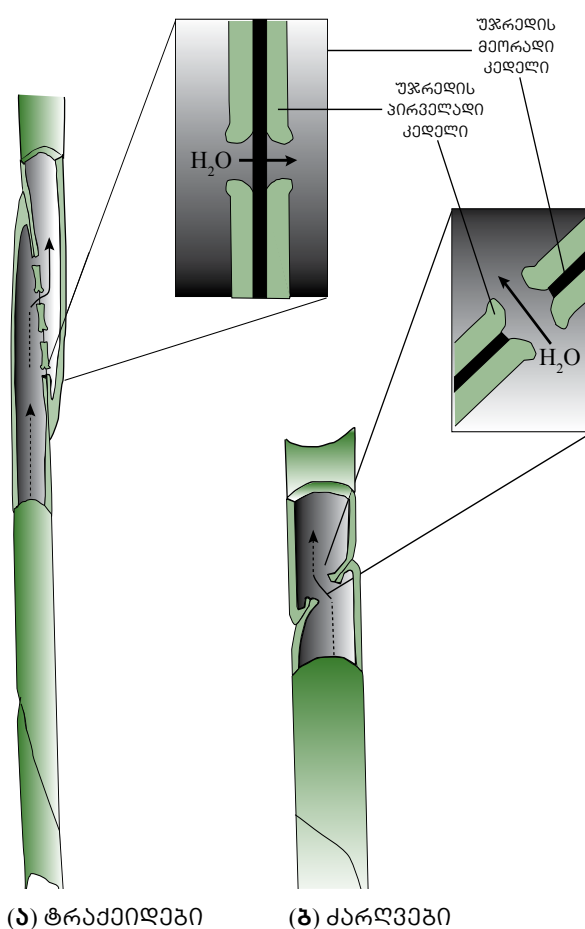
ძალიან მცირე ნაწილაკებით შემდგარ ნიადაგში გრუნტის ჩონჩხს შედარებით დიდი რაოდენობის ზედაპირი აქვს. ამგვარი ნიადაგი მეტი რაოდენობის წყალს იკავებს როგორც ჭკნობის კოეფიციენტის, ისე საველე შესაძლებლობისთვის. შესაბამისად, ნიადაგის წყლების მეტ ნაწილს 0,012 მპა-ზე ძლიერი ძალები იკავებენ. ნიადაგს საოცრად დიდი ნაწილაკებით ნაკლები ზედაპირის ფართობი და ნაწილაკებს შორის დიდი დაშორებები აქვს. ნიადაგის წყლის მეტი წილი ხელმისაწვდომია მცენარეებისთვის, მაგრამ ასეთ ნიადაგს დაბალი საველე შესაძლებლობა აქვს მაღალი დრენაჟის გამო. მცენარეებს შეუძლიათ მეტი წყლის მიღება ნიადაგიდან, რომელიც სხვადასხვა ზომის ნაწილაკებისგან შედგება.

4.7 წყლის გადაადგილება ნიადაგიდან მცენარეში და შემდეგ ატმოსფეროში დამოკიდებულია აორთქლებაზე და წყლის კოჰეზიურ (შეერთების უნარი) თვისებაზე

იმისთვის, რომ ხმელეთის მცენარეებმა იარსებონ, მათ უნდა მიიღონ წყალი ნიადაგიდან და მიაწოდონ ისინი მცენარის ყველა ნაწილს, სადაც უჯრედული პროცესები მიმდინარეობს. ტრანსპორტირების ეს მექანიზმი შეიძლება მოიცავდეს წყლის მიწოდების საშუალებას ფესვებიდან მცენარის უმაღლეს ადგილებამდე და ეს ყოველივე მიზიდულობის ძალის საწინააღმდეგოდ. თუ ჩვენ ყველაზე მაღალ ხეებს გავიხსენებთ, რომელთა სიმაღლე ათობით მეტრს აღწევს, შევძლებთ, შევაფასოთ მცენარეებში წყლის მოძრაობა.

ქსილემა

ძარღვოვანი მცენარეები ისეთი მცენარეებია, რომლებშიც შინაგანი სატრანსპორტო სისტემები



სურ. 4-13 ორი ტიპის ქსილემა: (ა) ტრაქეიდები და (ბ) ძარღვები. ერთი განსხვავება ამ ორ ელემენტს შორის არის ფორმის სტრუქტურა. ტრაქეიდებში ფორის შესასვლელი დაფარულია უჯრედის კედლის თხელი გაგრძელებით. ძარღვოვანი ელემენტების ფორმებზე კი არავითარი საფარი არ შეინიშნება. ამის გამო და კიდევ დაბოლოებებში მეტი პერფორაციების არსებობის გამოც, წყალი უფრო თავისუფლად მოძრაობს ძარღვოვან ელემენტებში.

ფორმირებულია გარკვეული ქსოვილისგან. ეს ქსოვილები ქმნიან სტრუქტურებს, რომლებშიც სითხე მოძრაობს. ქსილემა (ბერძნული სიტყვა *xylon*, ნიშნავს ხეს) არის ქსოვილი, რომელიც უპირველეს ყოვლისა, პასუხისმგებელია მცენარეში წყლის ტრანსპორტირებაზე. ორი სახის ქსილემური უჯრედები, **ტრაქეიდები** და **ძარღვოვანი ელემენტები**, ორგანიზებულია ანატომიურ განსხვავებებზე დაფუძნებით (სურ. 4-13). მომწიფებისას ორივე ამ უჯრედთაგანი კვდება და უჯრედული შემადგენლობები იშლება, ტოვებენ რა ცარიელ მილს. ეს მკვდარი უჯრედები ერთდება ბოლოებით მცენარეთა ღეროებში. ტრაქეიდები წაგრძელებული უჯრედებია კონუსისებრი ბოლოებით და უჯრედის ძალიან სქელი კედლებით. ამრიგად, ისინი წარმოადგენენ მცენარისთვის საყრდენს ისევე, როგორც სითხეთათვის სავალ გზას. მიჩნეულია, რომ ძარღვოვანი ელემენტები ევოლუციურად უფრო გვიანდელია, ვიდრე ტრაქეიდები, რადგან ისინი თავს

იჩენენ მხოლოდ ფარულთესლოვნებში (ყვავილიანი მცენარე). ზოგადად, ისინი ტრაქეიდებზე მოკლე და ფართოა. ძარღვოვანი ელემენტები ჩამწკრივებულნი არიან ხაზზე და ერთმანეთის ბოლოებს ეხებიან. ამით ისინი ქმნიან ძარღვებს, სტრუქტურებს, რომელთაგან ზოგიერთი შეიძლება მილიონობით ძარღვოვანი ელემენტისგან შედგებოდეს და 10მ სიგრძის იყოს. როგორც ტრაქეიდები, ისე ძარღვოვანი ელემენტები შეიცავენ მთელ რიგ სტრუქტურებს, სახელად **ფორებს**. ფორები ერთგვარი შესასვლელებია უჯრედის კედელში, რომელთა საშუალებითაც ნივთიერებები ერთი უჯრედიდან მეორეში მოძრაობენ. ტრაქეიდებისა და ძარღვოვანი ელემენტების ფორები ერთმანეთისგან სტრუქტურით განსხვავდებიან, რაც ხსნის, თუ რატომ მიედინებიან სითხეები ძარღვოვან ელემენტებში ტრაქეიდებთან შედარებით უფრო ადვილად. ტრაქეიდებში ფორა, დაფარულია ქსოვილის თხელი საფარით, რომელიც უჯრედის კედლის ნაწილია. ეს ქსოვილი შერჩევითად წყლისა და დაშლილი ნივთიერებების გამტარია. ტრაქეიდების უჯრედის კედლის ეს საფარი წარმოადგენს ერთგვარ შემაკავებელ ძალას სითხეთა მოძრაობისთვის, რასაც ადვილი არ აქვს ძარღვოვან ელემენტებში, რომელთა ფორებსაც არ აქვთ ქსოვილოვანი საფარი. ამას გარდა, ძარღვოვანი ელემენტები ძალზე პერფორირებულია ბოლოებში, სადაც ისინი უერთდებიან სხვა ელემენტებს და წყალს ამ პერფორაციებში თავისუფლად შეუძლია მოძრაობა.

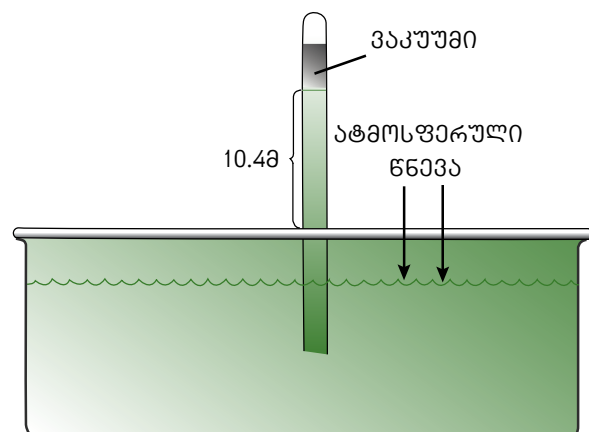
წყლის მოძრაობა მცენარეებში

ქსილემის ქსოვილები ქმნიან მილსადენს წყლის მოძრაობისთვის მცენარის ფესვებიდან ღეროებისა და ფოთლებისაკენ, თუმცა ამ მილსადენში წყლის მოძრაობა ადვილი სულაც არ არის. წარმოიდგინეთ ის წინააღმდეგობა, რომელიც უნდა გადაილახოს ამ პროცესში. ქსილემას ქსოვილი თვითონ წარმოადგენს ერთ-ერთ პრობლემას იმდენად, რამდენადაც მასში წყლის მოძრაობისთვის დაძლეულ უნდა იქნას ხახუნის ძალა ტრაქეიდებისა და ძარღვოვანი ელემენტების შიდა უჯრედებთან. მეტიც, ქსილემა შემდგარია ერთმანეთთან ბოლოებით მიჯრილი უჯრედებისგან და წყლის გადაადგილებაზე გავლენას ახდენს ერთი უჯრედიდან მეორეში გადასვლა. წყლის მოძრაობას ყოველჯერზე დაბრკოლება ელოება, როცა ის ერთი უჯრედიდან მეორეში გადადის, რადგან მან უნდა გაიაროს ფორები ან უჯრედის კედლის პერფორაციები. მიზიდულობის ძალა, რომელიც ქსილემის მთელ სიგრძეზე წყალს ქვევით ექაჩება, ასევე უნდა იქნას დაძლეული. ეს უდიდესი გამოწვევაა უმაღლესი ხეებისთვის.

რა სიდიდის ძალა უნდა იქნას დაძლეული, რომ წყალმა მაღალი ხის კენწერომდე მიაღწიოს? წარმოიდგინეთ გრძელი, წვრილი, ერთ მხარეს დარჩილული და წყლით გავსებული მინის წკირი (სურ. 4-14). თუ მილის

ღია პირს ჩაუშვებთ წყლიან აუზში, მიზიდულობის კანონის თანახმად, გრავიტაციული ძალა იმოქმედებს წყალზე მილში და ჩაუშვებს მას დაბლა, მაგრამ წყლის რაღაც ნაწილი კვლავ მილში დარჩება. ეს იმიტომ, რომ აუზის ზედაპირზე მოქმედი ატმოსფეროს წნევა წყალს ზემოთ ექაჩება. ზღვის დონეზე ატმოსფერო ავითარებს დაახლოებით 0.1 mpa (1.0 ატმ) წნევას აუზის ზედაპირზე, რაც საკმარისია იმისთვის, რომ შეინარჩუნოს წყალი მილში დაახლოებით 10 მეტრის სიმაღლეზე. იმისთვის, რომ მილში წყალი ასი მეტრის სიმაღლეს აღწევდეს, რაც დაახლოებით უმაღლესი ხის ზომას უახლოვდება, საჭიროა 1,0 mpa (10ატმ) წნევა ან მეტი. ცხადია, მცენარეები გაცილებით უფრო კომპლექსურები არიან შუშის მილთან შედარებით. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ წყლის მოძრაობამ ქსილემამ უნდა დაძლიოს ხახუნის ძალა, რომელიც წარმოიქმნება ტრაქეიდებისა და ძარღვოვანი ელემენტების კედლებთან. ასევე დასაძლევია წინააღმდეგობა წყლის მოძრაობის გზაზე, რომლებსაც ქმნიან ფორები. მცენარის შინაგანი ტრანსპორტირების სისტემის ეს თვისებები მოითხოვენ კიდევ უფრო მეტ ძალას მცენარის შიგნით წყლის ტრანსპორტირებისთვის. როგორ არის ეს ძალა დაძლეული?

პასუხი ამ კითხვაზე არ არის ადვილად გასაგები. ყველაზე მისაღები ახსნის მიხედვით, იგი უკავშირდება აორთქლების პროცესს და წყლის კოჰეზიურ თვისებებს. მცენარის ქსილემური ქსოვილი ქმნის მუდმივ წყლის სვეტს ფესვიდან ფოთლამდე. იმისთვის, რომ ფესვებში შეაღწიოს, წყალმა უნდა დაძლიოს მიზიდულობის ძალა, რომელიც მას დაბლა ეწევა. ჩვენ ვიცით, რომ ფესვების მიერ წყლის შეწოვის პროცესს შეუძლია წარმოშვას საგრძნობი ოსმოსური წნევა, რომელსაც



სურ. 4-14 ზღვის დონეზე ატმოსფეროს წნევა აუზის წყლის ზემოთ განავითარებს საკმარის წნევას (1ატმ) იმისთვის, რომ შეაკავოს წყლის სვეტი წვრილ მილში მიზიდულობის ძალის წინააღმდეგ დაახლოებით 10 მეტრის სიმაღლეზე. 10 ატმ წნევა იქნება საჭირო წყლის სვეტის 100 მეტრის სიმაღლეზე შესანარჩუნებლად. ამ სიმაღლეს აღწევნა ყველაზე მაღალი ხეები.

ფესვის წნევა უწოდებენ ზოგიერთ მცენარეში. თუმცა ეს წნევა არ არის საკმარისი იმისთვის, რომ წყალი ფესვებიდან ხის უმაღლესი ნაწილებისკენ გადაადგილდეს.

წყალი იკარგება ფოთლებიდან აორთქლების პროცესის მეშვეობით. ფოთლები შედგება პარენქიმის ქსოვილისგან, რომელიც შეიცავს შედარებით არაცენტრალიზებულ უჯრედებს. ეს უჯრედები ფაშარად, არამჭიდროდ არიან განლაგებულნი, რითაც ფოთოლში ჰაეროვან სივრცეებს ქმნიან. წყლის ორთქლი იკარგება ფოთლის სანამეებიდან ფოთლის ქსოვილის ამ ნოტიო ჰაეროვან სივრცეში აორთქლების შედეგად. როდესაც წყლის ორთქლი სივრციდან სანამეებში და შემდეგ ფოთლის გარეთ გადის, მის ადგილს იკავებს წყალი ფოთლის უჯრედებიდან, რომლებიც გარს ეკვრიან ჰაეროვან სივრცეებს და ამით აძლიერებენ ამ უჯრედების ოსმოსურ წნევას. რადგანაც ფოთლის უჯრედებს ტიპურად ძალიან თხელი კედლები აქვთ, წყალს შეუძლია იმოძრაოს ერთი უჯრედიდან მეორეში ოსმოსური გრადიენტის საპასუხოდ. ამრიგად, უჯრედები მაღალი ოსმოსური წნევით იზიდავენ წყალს მეზობელი უჯრედებიდან. თუ წარმოვიდგენთ ჰაეროვან სივრცეებში მოთავსებული უჯრედების რიგს, სადაც რიგის ერთი ბოლო ახლოს არის სანამეებთან, შევძლებთ, დავინახოთ, რომ აორთქლება და შესაბამისი წყლის დანაკარგი ჰაეროვან სივრცეებში შეიძლება გაფართოვდეს მთელი ფოთლის ქსოვილის მასშტაბით ფოთლის ღეროს ქსილემამდეც კი. ამრიგად, აორთქლება ავითარებს ამომწევ ძალას (წნევის ძალას) ფოთლის წყალზე და ამ ძალას ხანდახან **აორთქლებით ამოტუმბვას** ეძახიან. ეს დაჭიმულობა იგრძნობა ქსილემაში და ქსილემის ქსოვილის წყლის პოტენციალს ნიადაგის წყლის პოტენციალზე უარყოფითს ხდის. როგორც წესი, ქსილემის წვენი ძალიან გაზავებულია და შედეგად მას სუფთა წყალზე ოდნავ ნაკლები წყლის პოტენციალი აქვს. წვენის დაჭიმულობა წყლის პოტენციალს უფრო უარყოფითს ხდის და მხარს უჭერს კლებადი წყლის პოტენციალის შენარჩუნებას ნიადაგიდან ატმოსფერომდე. წყლის კოჰეზიური თვისება და ის ფაქტი, რომ ქსილემის ქსოვილი ქმნის წყლის მუდმივ სვეტს მცენარის ფესვებიდან ფოთლებამდე, ხსნის მცენარეში წყლის მოძრაობის ფენომენს. როდესაც წნევა ვითარდება სვეტის წვერზე აორთქლების შედეგად, მთლიანი სვეტი ზემოთ იქაჩება.

წყლიან ავზში ჩაშვებული შუშის მილის მარტივ მაგალითს რომ მივუბრუნდეთ, დავინახავთ, თუ როგორ ჩაენაცვლება აორთქლებითი ამოტუმბვა ატმოსფერულ წნევას. იმისთვის, რომ წყალი მილის ზემოთ მივმართოთ, უნდა განვაკითხოთ წნევა წყლის ზედაპირზე, რითაც აუზის წყალს მილში ავქაჩავთ. ალტერნატიულად, ჩვენ შეგვიძლია, გავხსნათ მილის დარჩილული თავი და გამოვიყენოთ ტუმბო (დაჭიმულობა) წყლის ავზიდან მილში ამოსაყვანად, როგორც სასმელს ვსვამთ ხოლმე წკირით. მექანიკური ხელსაწ-

ყოები საშუალებას მოგვცემდნენ გაგვევითარებინა საკმაო წნევა წყლის სვეტზე და გაგვეზარდა იგი დიდ სიმაღლემდე. ამის მსგავსად, აორთქლებასთან ასოცირებული ამოქაჩვა წარმოადგენს გარკვეულ ძალას წყლის მოძრაობისთვის.

ნიადაგის წყალი და ჭკნობა

მცენარეები იღებენ წყალს ნიადაგიდან ოსმოსის საშუალებით, ასე რომ, მათი ფესვების შესაძლებლობა, შეინოვონ მინიდან წყალი, დამოკიდებულია მათში განვითარებულ ოსმოსურ წნევაზე. ოსმოსური წნევა თავის მხრივ, არის ფესვების უჯრედებში დაშლილი მოლეკულების (მათ შორის შაქრის) და იონების კონცენტრაციის ფუნქცია. თავიანთი ფესვების უჯრედების ოსმოსური ქცევის მანიპულირებით, მცენარეებს შეუძლიათ, ცვალონ ნიადაგიდან წყლის შენოვის შესაძლებლობა. უდაბნოებსა და მარილიან გარემოში არსებულ მცენარეებს შეუძლიათ ფესვების წყლის პოტენციალის გაზრდა -6,0 მპა-მდე თავიანთ ფესვებში ამინომჟავების, ნახშირწყლების ან ორგანული მჟავების კონცენტრაციის გაზრდით. თუმცა ისინი იღებენ გარკვეულ მეტაბოლურ საფასურს დაშლილი ნივთიერებების მაღალი კონცენტრაციის შესანარჩუნებლად.

მცენარის ფესვები ადვილად იღებენ წყალს, რომელიც არამჭიდროდ ეკვრის ნიადაგის ნაწილაკებს. თუმცა ნიადაგის ნაწილაკების ზედაპირთან ახლოს წყლის მოლეკულებსა და ნიადაგის ნაწილაკებს შორის უფრო ძლიერი ძალები იჭერს წყალს მჭიდროდ ნიადაგში დაახლოებით -0,5 მპა ან მეტი პოტენციალით. მცენარეები ჯერ იმ ნიადაგის წყალს იწოვენ, რომელიც ყველაზე ნაკლები ძალით არის შეკავებული და ყველაზე ადვილად ამოსაღებია. როდესაც ნიადაგი შრება, დარჩენილი წყალი სულ უფრო მეტი ძალით არის შეკავებული, რაც საბოლოოდ ხმობას და ჭკნობას იწვევს. ზოგადი წესის სახით, მცენარეები ნოტიო გარემოდან ვერ ეუფლებიან წყალს, რომელიც -1,5 მპა-ზე მეტი ძალით (ჭკნობის მუდმივი კოეფიციენტი) არის შეკავებული (Slatyer 1967, Meinder and Sheriff 1976). მას შემდეგ, რაც გახმობის სტრესში მყოფი მცენარეები შეინოვენ მთელ წყალს, რომელსაც -1,5 მპა-ზე ნაკლები ძალა აკავებს, მათ აღარ შეუძლიათ მეტი წყლის მიღება და ჭკნებიან, იმის მიუხედავად, კი, რომ წყალი შეიძლება კიდევ რჩებოდეს ნიადაგში.

4.8 ცხოვრება მოითხოვს არაორგანულ საკვებ ნივთიერებას

ორგანიზმთა სხეულები არ შედგება მხოლოდ ნახშირბადის, ჟანგბადისა და წყალბადისგან. სხვა ელემენტები, როგორებიცაა აზოტი, ფოსფორი, გოგირდი, კალიუმი, კალციუმი, მაგნიუმი და რკინა, ასევე მნიშ-

ცხრილი 4-2

უმნიშვნელოვანესი მინერალური
საკვები ნივთიერებები,
რომლებიც სჭირდება
ორგანიზმებს და მათი ზოგიერთი
უმნიშვნელოვანესი თვისება

ელემენტი	ფუნქცია
აზოტი (N)	როტინებისა და ნუკლეინის მჟავების სტრუქტურული კომპონენტი
ფოსფორი (P)	ნუკლეინის მჟავების, ფოსფო- ლიპიდებისა და ძვლების სტრუქტურული კომპონენტი
გოგირდი (S)	მრავალი ცილის სტრუქტურული კომპონენტი
კალიუმი (K)	დიდი ხსნადი ნივთიერება ცხოველურ უჯრედებში
კალციუმი (Ca)	ძვლისა და ხემატების უჯრედშორის არსებული ნივ- თიერებების სტრუქტურული კომპონენტი. უჯრედების გამ- ტარების რეგულატორი
მაგნიუმი (Mg)	ქლოროფილის სტრუქტურული კომპონენტი, მონაწილეობს მრავალი ფერმენტის ფუნქციაში
რკინა (Fe)	ჰემოგლობინისა და მრავალი ფერმენტის სტრუქტურული კომპონენტი
ნატრიუმი (Na)	დიდი ხსნადი ელემენტი ორგანიზმების უჯრედგარეშე სითხეებში

ენელოვანია. ამ ელემენტებს **მინერალური საკვები ნივთიერებები** ეწოდებათ და მათი უმთავრესი ფუნქციები თავმოყრილია ცხრილ 4-2-ში. ამრიგად, ორგანიზმებმა უნდა მოახდინონ ქიმიურ ელემენტთა დიდი ნაირსახეობის ასიმილაცია. მრავალი სხვა ელემენტი, როგორცაა ბორი, სელენიუმი, თუთია, სპილენძი და მოლიბდენი, რომელთაც ხანდახან **მიკრომკვებავებს** უწოდებენ, შედარებით მცირე რაოდენობით არის საჭირო.

მცენარეები იღებენ მინერალურ საკვებ ნივთიერებებს წყლიდან. ისინი ლეზულობენ აზოტს ამონიუმის იონიდან (NH_4^+) ან ნიტრატის იონიდან (NO_3^-), ფოსფორს ფოსფატის იონების (PO_4^{3-}) სახით, კალციუმს და კალიუმს ელემენტარული იონების (Ca^{2+} , K^+) სახით და ა.შ. თითოეული ამ ელემენტის ხელმისაწვდომობა იცვლება მათ ქიმიურ ფორმასთან ერთად ნიადაგში და ტემპერატურასთან, მჟავიანობასთან და ნიადაგის წყალში იონების არსებობასთან ერთად. ზოგი ელემენტი სხვაზე მეტად იშვიათია (ცხრილი 4-3). კერძოდ, ფოსფორის ნაკლებობა ხშირად ზღუდავს მცენარეთა გამრავლებას, განსაკუთრებით მჟავურ და ტუტე ნიადაგებში, რადგან ის ქმნის წყალში უხსნად ნაერთებს გარკვეულ კათიონებთან (იხ. 11 თავი). ცხრილი 4-3

გვიჩვენებს ასევე, რომ ზოგი ელემენტი, კერძოდ კი კალციუმი, კალიუმი და აზოტი, უფრო დიდი რაოდენობით მიიღება, ვიდრე მათი კონცენტრაციები ნიადაგში.

ნიადაგის მიერ იშვიათი საკვები ნივთიერებების აქტიური შეწოვა

მცენარეები იღებენ მინერალურ საკვებ ნივთიერებებს – აზოტს, ფოსფორს, კალიუმს, კალციუმს და სხვას ნიადაგის წყალში გახსნილი ამ ელემენტთა შემცველი ნივთიერებების დაშლილი ფორმებიდან (Haynes and Goh 1978, Chapin 1980). როდესაც ელემენტი ნიადაგის ხსნარში ჭარბადაა და მაღალი აქტივობის გამო ირჩევა, როგორც ეს კალციუმისა და მაგნიუმის იონების (Ca^{2+} და Mg^{2+}) შემთხვევაშია, მათ ზედმეტი რაოდენობით შეწოვას ზღუდავს, პირველ რიგში, ფესვების შეწოვის უნარი (Nye 1977). ამავე დროს, ნიადაგში დეფიციტური საკვები ნივთიერებების რაოდენობის კომპენსაციას მცენარეები ამ საკვები ნივთიერების აქტიური შეწოვით ახდენენ და ამას ფესვის სისტემის გაფართოებით, ანუ ფესვის შემწოვი ზედაპირის გაზრდით ახერხებენ. ლაბორატორულ ექსპერიმენტებში ქერისა და ჭარხლის ფესვებმა პასიურად შეიწოვეს ფოსფორი, როდესაც მისი კონცენტრაცია ფესვის გარშემო არსებულ წყალში 0,2 – 0,5 მილიმოლზე მეტი იყო (Barber 1972). ამ პირობებში ფოსფორის კონცენტრაცია ფესვების ქსოვილებში და ფოთლების მიერ გატარებულ წყალში ნაკლები იყო მიწის ხსნარში არსებულ ფოსფორის კონცენტრაციაზე. როდესაც გარე არის კონცენტრაცია 0,2 – 0,5 მილიმოლზე ნაკლები იყო, ფესვები აქტიურად შეიწოვდნენ ფოსფორს. ამგვარი აქტიური შეწოვა მოითხოვს ენერგიის ხარჯვას, როდესაც ფესვის ქსოვილი ამოძრავებს იონებს კონცენტრაციის გრადიენტის წინააღმდეგ.

მცენარეებს ასევე შეუძლიათ, მოახდინონ რეაგირება ნიადაგში შემცირებულ საკვებ ნივთიერებათა ხელმისაწვდომობაზე ფესვების ზრდის გაძლიერებით ღეროსა და ტოტების ზრდის ხარჯზე. ამ სტრატეგიას მცენარის საკვებ ნივთიერებათა საჭიროება შესაბამისობაში მოჰყავს მის ხელმისაწვდომობასთან, ამცირებს რა ფოთლების მიერ საკვების მოთხოვნას და ავრცელებს რა ფესვებს ნიადაგის ისეთ ახალ ადგილებში, სადაც იშვიათი მინერალების რაოდენობა შეიძლება ჯერ კიდევ არ იყოს ამონაწერი (Chapin 1980). ამგვარ მოდიფიკაციებს მთლიანად არ შეუძლიათ ნიადაგის კლებადი ნაყოფიერების კომპენსირება და ამიტომ, როგორც კონცენტრაცია, ისე მთლიანი ოდენობა ლიმიტირებული საკვები ნივთიერებისა მცენარეში იცვლება ნიადაგში საკვები ნივთიერების ხელმისაწვდომობის პირდაპირპროპორციულად.

პურეული მარცვლოვნები და მათი გარეული სახეობები, რომლებიც ნაყოფიერ ნიადაგებზე იზრდება, ფლობს უზარმაზარ შესაძლებლობას, შეინარსოს საკვები ნივთიერებები თავიანთი ფესვების ზედაპირის

ცხრილი 4-3

ტიპური კონცენტრაციები ელემენტებისა ნიადაგში და მცენარეთა მიერ წლიურ შეწოვილ ნივთიერებებში

ელემენტი	ნიადაგის შემცველობა (ნონა %)*	ყოველწლიური მცენარეთა შეწოვა (კგ ha ⁻¹ yr ⁻¹)	ნიადაგის შემცველობა / წლიური შეწოვა (ნლები)†
სილიციუმი (Si)	33	20	21 000
ალუმინი (Al)	7	0,5	180 000
რკინა (Fe)	4	1	52 000
კალციუმი (Ca)	1	50	260
კალიუმი (K)	1	30	430
ნატრიუმი (Na)	0,7	2	4 600
მაგანიუმი (Mg)	0.6	4	2 000
ტიტანი (Ti)	0.5	0.08	62 000
აზოტი (N)	0.1	30	40
ფოსფორი (P)	0.08	7	150
მანგანუმი (Mn)	0.08	1	1 000
გოგირდი (S)	0.05	2	320
ფტორი (F)	0,02	0,01	26 000
ქლორი (Cl)	0,01	0,06	220
ცინკი (Zn)	0,005	0,01	6 500
სპილენძი (Cu)	0,002	0,006	4 200
ბორი (B)	0,001	0,03	400
მოლიბდენი (Mo)	0,0003	0,0003	13 000
სელენიუმი (Se)	0,0000001	0,0003	40

*აზოტი, ჟანგბადი, წყალბადი და სხვა დამატებითი მიკროელემენტები ავსებენ დარჩენილ პროცენტებს. †ნიადაგის შემადგენლობა (გ m⁻²) გაყოფილი წყოველწლიურ შეწოვაზე (გ m⁻² yr⁻¹) უდრის კოეფიციენტს, ნიადაგის ეროზიის დროს ხელახალი შევსების არ არსებობის პირობებში, გამოსახულია ნლებში. (rom Bohm et al. 1979)

საშუალებით. მათი ზრდის ხარისხი ნიადაგში საკვებ ნივთიერებათა რაოდენობის ცვლილების მიხედვით იცვლება. სახეობები, რომლებიც საკვები ნივთიერებებით ღარიბ ნიადაგში არსებობასთან ადაპტირებული არიან, თავიანთი ზრდა-განვითარების დონით უფრო მეტ კონსერვატულობას ამჟღავნებენ (Chapin 1980). ისინი ებრძვიან საკვებ ნივთიერებათა სიმცირესა და მათი მოპოვების სიძნელეს თავიანთი ბიომასის დიდი ნაწილის ფესვებში მოთავსებით; სოკოებთან სიმბიოზური ურთიერთობის განვითარებით, რაც აძლიერებს მინერალთა შეწოვას; ზრდის ნელი ტემპით და ფოთლების ხანგრძლივი პერიოდების განმავლობაში შენარჩუნებით, რითაც ამცირებენ საკვების მოთხოვნას. ამგვარ სახეობებს, როგორც წესი, არ შეუძლიათ მოახდინონ რეაგირება საკვები ნივთიერებების ხელოვნურად გაზრდილ რაოდენობაზე თავიანთი ზრდის ტემპის გაზრდით. საკვები ნივთიერებების უეცარი მოჭარბების საპასუხოდ, მათი ფესვები შეიწოვენ იმაზე მეტ საკვებ ნივთიერებას, ვიდრე მცენარეს სჭირდება და ინახავენ მათ თანდათანობითი მოხმარებისთვის, როდესაც ნიადაგში საკვებ ნივთიერებათა დონე დაიკლებს (Grime and Hunt 1975, Grime 1979).

წყალში ხსნადი მინერალები

ბუნებრივი წყალი შეიცავს გარკვეული რაოდენობით გახსნილ ნივთიერებებს. მიუხედავად იმისა, რომ თითქმის სუფთაა, წვიმის წყალი იღებს გახსნილ მინერალებს მტვრის ნაწილაკებიდან და ატმოსფეროში არსებულ ოკეანის დისპერსიული შხეფებიდან (Ingham 1950, Likens et al. 1977). ტბებისა და მდინარეების უმრავლესობა შეიცავს 0,01-0,02% გახსნილ მინერალებს და ოკეანეების მარილის კონცენტრაციის 0,05-0,02%-ს, სადაც მარილები და სხვა მინერალები გროვდებოდა ათასწლეულების განმავლობაში (Hutchison 1957).

მტკნარ და მარილიან წყალში ნაპოვნი გახსნილი მინერალები განსხვავდებიან ერთმანეთისგან მარილთა შემცველობის პროპორციით და რაოდენობით ნივთიერებათა ხსნადობის დონეთა გამო (ცხრილი 4-4). ზღვის წყალი შეიცავს ნატრიუმისა და ქლორის მაღალ კონცენტრაციას, სულფატისა და მაგნიუმის მნიშვნელოვან რაოდენობასთან ერთად. მტკნარი წყალი შეიცავს უფრო თანაბრად გადანაწილებულ მრავალფეროვან იონებს, თუმცა Ca²⁺, როგორც წესი, ყველაზე ჭარბი კათიონია,

ცხრილი 4-4

მდინარეებში (მტკნარი წყალი), ზღვის წყალში და ორგანიზმთა (ბაყაყების) სისხლის პლაზმასა და უჯრედებში გახსნილი მინერალების პროცენტული შემადგენლობა

მინერალური იონი	დელავერის მდინარე	რიო გრანდე	ზღვის წყალი	ბაყაყის პლაზმა	ბაყაყის უჯრედები
ნატრიუმი (Na^+)	6,7	14,8	30,4	35,4	1,3
კალიუმი (K^+)	1,5	0,9	1,1	1,3	77,7
კალციუმი (Ca^{2+})	17,5	13,7	1,2	1,2	3,1
მაგნიუმი (Mg^{2+})	4,8	3,0	3,7	0,4	5,3
კლორი (Cl^-)	4,2	21,7	55,2	39,0	0,8
სულფატი (SO_4^{2-})	17,5	30,1	7,7	—	—
კარბონატი (CO_3^{2-})	33,0	11,6	0,4	22,7	11,7

შენიშვნა: უარყოფითად დამუხტული იონების (ანიონების) პროცენტული მაჩვენებლები აჭარბებენ დადებითად დამუხტული იონების (კატიონების) პროცენტულ მაჩვენებლებს. დადებითად და უარყოფითად დამუხტული იონების რაოდენობა დაახლოებით თანაბარია.

ხოლო კარბონატები (CO_3^{2-}) და სულფატები (SO_4^{2-}) — ყველაზე ჭარბი ანიონები არიან. რამდენიმე ნაერთი თავის მაქსიმალურ სიჭარბეს აღწევს მტკნარ წყალში. მათი კონცენტრაციები ასახავენ ნიადაგსა და ქვაში (რომლებთან კონტაქტშიც წყალი შედის) ამ ნივთიერებათა რაოდენობის დონეს და შემადგენლობას. კირქვა შედგება პირველ რიგში, კალციუმის კარბონატისგან, რომელიც მალე იხსნება. ამრიგად, წყალი კირქველ არეალებში მოიცავს კალციუმის ჭარბ იონებს და არის ხისტი. გრანიტი შეიცავს ისეთ მინერალებს, როგორიცაა კვარცი და მინდვრის შპატი, ისინი არ შეიცავენ კალციუმს და წყალშიც თითქმის არ იხსნებიან. წყალი, რომელიც გრანიტულ არეებში მიედინება შეიცავს მცირე რაოდენობით რამდენიმე გახსნილ ნივთიერებას და რბილია.

ოკეანეები ახდენენ მინერალების კონცენტრირებას, როცა სუფთა წყალი ორთქლდება ზედაპირიდან, ხოლო საკვები ნივთიერებებით დატვირთული წყალი შემოედინება ნაკადებისა და მდინარეების სახით. აქ ზოგი მინერალის კონცენტრაცია, კერძოდ კი კალციუმის კარბონატისა, შეზღუდულია. 1 გრამ (დაახლოებით 1სმ³) წყალში იხსნება მხოლოდ 0,00014 გრამი კალციუმის კარბონატი. მისმა კონცენტრაციებმა ოკეანეებში მიაღწია ამ დონეს უსასრულობის წინ, ხოლო ჭარბი Ca^{2+} -ის შედინება ყოველწლიურად დინებებისა და მდინარეებისგან იღექება და ქმნის კირქვის დანალექებს. მეორე შემთხვევაში NaCl (0.36 გ წყლის 1 გ-ზე) ხსნადობა უკვე დიდი ხანია, გაცდა მის კონცენტრაციას ზღვის წყალში; ოკეანეში შესული NaCl -ის უმეტესი ნაწილი გაუხსნელი რჩება.

დასკვნა

1. წყალი სიცოცხლის ძირითადი საშუალებაა. წყლის ქიმიური, ფიზიკური და თერმული თვისებები წყალბადსა და ჟანგბადს შორის არსებული კოვალენტური ბმების ბუნების შედეგია წყლის მოლეკულებში.

2. ხსნადი ნივთიერებების ტენდენციას, მიიზიდონ წყალი, ეწოდება ოსმოსური წნევა. წყლიან საბინადრო პირობებში გახსნილი მარილის კონცენტრაციებს შორის განსხვავებები ავითარებენ ოსმოსურ გრადიენტს ორგანიზმსა და მის გარემოს შორის. ჰიპეროსმოსური ორგანიზმები კარგავენ მარილს და იღებენ წყალს. ჰიპოოსმოსური ორგანიზმები იღებენ მარილს და კარგავენ წყალს. ორგანიზმები ოსმოსურ ნონასწორობას თავიანთი სხეულის სითხეებში ხსნადი

ნივთიერებების კონცენტრაციის ცვლილებით და მემბრანის გარეთ მარილის აქტიურად გამოყოფის საშუალებით აღწევენ.

3. ორგანიზმები ინარჩუნებენ შესაფერის იონურ ბალანსს გარემოსთან ოსმორეგულაციის საშუალებით. მტკნარი წყლის ორგანიზმები ჰიპეროსმოსურები არიან, დგანან ზედმეტი წყლის თავიდან მოშორების პრობლემის წინაშე და ამავედროულად, ინარჩუნებენ ხსნად ნივთიერებებს. ზღვის ორგანიზმები ჰიპოოსმოსურები არიან და წყალი გარემოში ეკარგებათ.

4. ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან თხევადი რაციონით, დგანან ზედმეტი წყლის გამოყოფის და

იონების შენარჩუნების პრობლემის წინაშე. იმავე პრობლემის წინაშე დგანან მტკნარი წყლის ორგანიზმები. რიგმა ადაპტაციებმა, მათ შორის მაღალი წყლის ცვლამ, თავი იჩინა წყლით მკვებავ ორგანიზმებში, რათა გადაეჭრათ სითხის დიდი დოზით მიღების პრობლემა.

5. ხორცისმჭამელი ცხოველები იღებენ ჭარბი რაოდენობით აზოტს, რომლის დაჟანგული, არაორგანული ფორმები დიდი რაოდენობის მიღწევისას ტოქსიკურები არიან. წყლის ორგანიზმები გამოყოფენ აზოტს ამიაკის (NH_3) სახით. ამ პროცესს დიდი რაოდენობით წყალი სჭირდება და შესაბამისად, ხელმოუწვდომელია ხმელეთის ორგანიზმებისთვის, რომლებმაც წყალი უნდა შეინახონ. ძუძუმწოვრები ჭარბ აზოტს გამოყოფენ გადამუშავების საბოლოო პროდუქტის შარდოვანას ($\text{CO}[\text{NH}_2]_2$) სახით. ის წყალში ხსნადია და შარდის საშუალებით გამოიყოფა. ფრინველები და რეპტილიები აწარმოებენ შარდმჟავას ($\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$), რომელიც შეიძლება დიდი რაოდენობით იყოს კონცენტრირებული შარდში. ორივე სახის ადაპტაცია იძლევა წყლის შენახვის საშუალებას.

6. სისტემის წყლის პოტენციალი არის წყლის თავისუფალი ენერგია სისტემაში, რომელიც წნევის ერთეულებით იზომება. მტკნარი წყლის პოტენციალი ნულის ტოლია, ხოლო ხსნარისა — ნულზე ნაკლები. წნევას შეუძლია, გაზარდოს, როგორც სუფთა წყლის, ისე ხსნარი წყლის პოტენციალი. წყალი მოძრაობს მაღალი წყლის პოტენციალის არეალებიდან დაბლისკენ. ატმოსფერული წყლის პოტენციალი ძალიან დაბალია, ნიადაგის წყლის პოტენციალი — ძალიან მაღალი. მცენარის ქსოვილის წყლის პოტენციალი,

როგორც წესი, ატმოსფეროსა და ნიადაგის წყლის პოტენციალებს შორისაა.

7. ხმელეთის მცენარეთა დიდი უმრავლესობა წყალს ნიადაგიდან იღებს. თიხა, ქვიშის მარცვლები და გახრწნილი ორგანული ნივთიერებები, დეტრიტები, შეადგენენ ნიადაგის ჩონჩხს. წყალი ნარჩუნდება ნიადაგში მის ნაწილაკებთან მიწებების საშუალებით. ნიადაგის მოცულობა, რომელიც შედარებით უფრო მცირე ნაწილაკებისაგან (თიხა) შედგება, ვიდრე დიდებისგან (ქვიშა), მეტ წყალს შეაკავებს, ვიდრე იმავე მოცულობის, ძირითადად, მსხვილი ნაწილაკებისგან შემდგარი ნიადაგი. წყლის რაოდენობას, რომელიც ნარჩუნდება ნიადაგში მიზიდულობის ძალის წინააღმდეგ, სავსე შესაძლებლობა ეწოდება.

8. წყალი მოძრაობს მცენარეებში შინაგანი სატრანსპორტო სისტემის მეშვეობით, რომელსაც ქსილემა ეწოდება. ეს არის ღრუ, მკვდარი უჯრედებისგან შემდგარი სისტემა, რომელიც ფესვებიდან ფოთლებამდე მუდმივად წყლის სვეტის არსებობის საშუალებას იძლევა. აორთქლება ფოთლებზე ქმნის დაჭიმულობას/წნევას ქსილემაში წყლის სვეტზე და წყლის კოჰეზიური ბუნების გამო მთლიანი სვეტი ზემოთ არის აქაჩული.

9. ნახშირბადთან, ჟანგბადთან და წყალბადთან ერთად, ცოცხალ არსებებს სჭირდებათ მინერალური საკვები ნივთიერებები, როგორიცაა აზოტი, ფოსფორი, გოგირდი, კალიუმი, კალციუმი, მაგნიუმი და რკინა. მცენარეები ამ საკვებ ნივთიერებებს წყლიდან იღებენ. შესაძლოა, საჭირო გახდეს ენერგიის დახარჯვა (აქტიური მიღება) იშვიათი საკვები ნივთიერებების მისაღებად.

სავარჯიშოები

1. გაიხსენეთ წყლის თვისებები. როგორ შეუძლიათ ოკეანეებს და დიდი ზომის წყალსატევებს გავლენა მოახდინონ კლიმატზე მათ მახლობლად?

2. წარმოიდგინეთ, რომ ოსმორეგულაციის მიზნით თქვენ გჭირდებათ, შეგნებულად აკვირდებოდეთ როგორც გარემოს, ისე სხეულის სხვადასხვა პირობებს და გამიზნულად მოქმედებდეთ თქვენს სხეულში შესაბამისი წყლის ბალანსის შესანარჩუნებლად. რა ფაქტორებს და პირობებს უნდა აკვირდებოდეთ მუდმივად და რა ქმედებებისკენ უბიძგებდეთ თქვენს სხეულს შესაბამისი წყლის ბალანსის შესანარჩუნებლად? რომელ სხვადასხვა პარამეტრს დააკვირდებოდით და რა სხვადასხვა ინსტრუქციას გაითვალისწინებდით ზაფხულისა და ზამთრის დღეებში? (მინიშნება: გაიხსენეთ თქვენს სხეულში სხვადასხვა ორგანოს ფუნქციები).

დეთ მუდმივად და რა ქმედებებისკენ უბიძგებდეთ თქვენს სხეულს შესაბამისი წყლის ბალანსის შესანარჩუნებლად? რომელ სხვადასხვა პარამეტრს დააკვირდებოდით და რა სხვადასხვა ინსტრუქციას გაითვალისწინებდით ზაფხულისა და ზამთრის დღეებში? (მინიშნება: გაიხსენეთ თქვენს სხეულში სხვადასხვა ორგანოს ფუნქციები).

3. შეადარეთ ადამიანების ოსმორეგულირებადი მექანიზმები მტკნარი წყლის თევზებისას.

თავი 5



ენერგია და სითბო

გზამკვლევი კითხვები

- რა ქიმიური განტოლებით გამოისახება ფოტოსინთეზი და რესპირაცია?
- რა სხვადასხვა სახის გამოწვევას აწყდებიან წყლისა და ხმელეთის მცენარეები ნახშირბადის მიღებასთან დაკავშირებით?
- რა გავლენას ახდენს დედამიწის ატმოსფერო სინათლეზე?
- როგორ ზღუდავს წყალი ფოტოსინთეზისთვის საჭირო სინათლეს?
- როგორ ზრდიან C_4 და CAM წყლის გამოყენების ეფექტურობას?
- რა სახის ადაპტაციებია საჭირო ექსტრემალურად მაღალ და ექსტრემალურად დაბალ ტემპერატურაზე საარსებოდ?
- რომელი ოთხი, სითბოს ტრანსფერის გზა არსებობს ორგანიზმსა და გარემოს შორის?
- როგორ უძლებს ზოგი ორგანიზმი გარემო პირობების ფართო დიაპაზონს?
- როგორ მოქმედებს ტემპერატურა სხეულში წყლის შენარჩუნებაზე?

როგორც მეორე თავში აღვნიშნეთ, ცოცხალი ორგანიზმები აგროვებენ ენერგიას, ხოლო ენერგეტიკულ კავშირს ფიზიკურ და ბიოლოგიურ სამყაროს შორის ფოტოსინთეზი წარმოადგენს. ამ პროცესში სინათლის ენერგია მზიდან პოტენციურ ან ქიმიურ ენერგიად ტრანსფორმირდება ორგანული მოლეკულის ქიმიურ ბმეებში. აორთქლების პროცესის საშუალებით, ცხოველები და მცენარეები ამ ორგანული მოლეკულების ენერგიას გარდაქმნიან ენერგიად, რომელიც გამოიყენება სასიცოცხლო ფიზიოლოგიურ პროცესებში. ფოტოსინთეზისა და რესპირაციის ენერგეტიკული ტრანსფორმაციები დამოკიდებულია ფიზიკური გარემოს პირობებზე. ფოტოსინთეზი შესაბამისი სიგრძის სინათლის სხივს და წყლისა და ნახშირბადის მზა წყაროს მოითხოვს. რესპირაციისთვის ჟანგბადია საჭირო. შესაფერისი წყლის ბალანსი და ტემპერატურის რეჟიმი უნდა იყოს შენარჩუნებული იმისთვის, რომ ეს ტრანსფორმაციები განხორციელდეს.

ამ თავში განვიხილავთ, თუ რა შეზღუდვებს აწესებენ ფიზიკური გარემოს პირობები ენერგიის ტრანსფორმაციაზე. ჩვენი პრეზენტაცია აქ გაყო-

ფილია ორ ნაწილად. პირველ თავში მოთხრობილია იმ გამოწვევების შესახებ, რომლის წინაშეც დგანან წყლისა და ხმელეთის ორგანიზმები, რათა მოიპოვონ შესაბამისი წყლის ბალანსი, ნახშირორჟანგი და ჟანგბადი ფოტოსინთეზისთვის. დეტალურადაა განხილული ფოტოსინთეზის ადაპტაციები წყლის შესანარჩუნებლად. სხვადასხვა ტემპერატურაზე არსებობისთვის ადაპტაციათა დიაპაზონი და მექანიზმები, რომლითაც ორგანიზმები ურთიერთქმედებენ თერმულ გარემოსთან, ამ თავის მეორე ნაწილის ძირითადი თემებია.

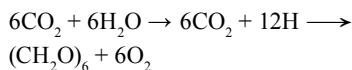
5.1 ბიოლოგიური ენერგიის ტრანსფორმაციათა უმრავლესობა დამოკიდებულია ჟანგბადისა და ნახშირბადის ქიმიურაზე

მცენარეები და ცხოველები შედგებიან მრავალი ელემენტისგან, რომლებიც გაერთიანებულია ორგანულ მოლეკულებში და ქმნის ინდივიდის სტრუქტურას. ამგვარი ორგანული ნაერთები ორგანიზმის შენარჩუნებისთვის ასევე აღჭურვილია საჭირო ენერგიით. ეს ენერგია არსებობს ატომებსა და მოლეკულებს შორის

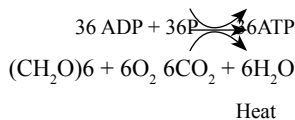
ქიმიური კავშირების სახით. ამ ენერგიის შემცველი ქიმიური ბმები იქმნებიან სხვადასხვა ელემენტის ატომებში მომხდარი ცვლილებების შედეგად. ეს ქიმიური რეაქციები ბუნებრივი სამყაროს ფუნდამენტური ტრანსაქციებია, მათი გაგება კი ბუნების შეცნობისკენ გადადგმული პირველი ნაბიჯია.

ფოტოსინთეზი და აორთქლება

ყველა ცოცხალ სისტემას ენერგეტიკულად მართავს ნახშირბადის აღდგენა. ეს ხდება, როდესაც ნახშირბადის ატომს ელექტრონები ემატება. ნახშირბადის ტიპური ჟანგვითი ფორმა არის ნახშირორჟანგი (CO_2), რომელიც აირის სახით მოიპოვება ატმოსფეროში და გახსნილი სახით — წყალში. ფოტოსინთეზის დროს მცენარეები აღადგენენ ნახშირბადის ატომს CO_2 -ში. აღდგენილი ნახშირბადი თავის მხრივ გამოიყენება ორგანული მოლეკულების შესაქმნელად, როგორცაა ნახშირწყალი გლუკოზა ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), რომელშიც არსებული ენერგიის დონეები ძალიან მაღალია. მცირე გამონაკლისის გარდა, დამატებული ენერგია მოდის სინათლისგან. ფოტოსინთეზი შეიძლება მოკლედ ჩამოყალიბებულ იქნას შემდეგი ფორმულის სახით, რომელიც აჩვენებს CO_2 -ის 6 მოლის აღდგენას შაქრის ერთ მოლად:



ამ დაგროვილი ენერგიის სხვა მიზნებისთვის გამოყენებისთვის, როგორც მცენარეები, ისე ცხოველები ხელახლა გარდაქმნიან ფოტოსინთეზის პროდუქტებს შაქარში ორგანული ნახშირბადის დაჟანგვით ისევ CO_2 -ად რესპირაციის პროცესის მეშვეობით. ეს ტრანსფორმაციები ათავისუფლებენ ენერგიას, რომლის ნაწილსაც ორგანიზმები ინახავენ ატფ-ის სახით. რესპირაცია შეიძლება მოკლედ ჩამოყალიბებულ იქნას შემდეგი განტოლების სახით, რომელიც გვიჩვენებს შაქრის მოლის ტრანსფორმაციას:

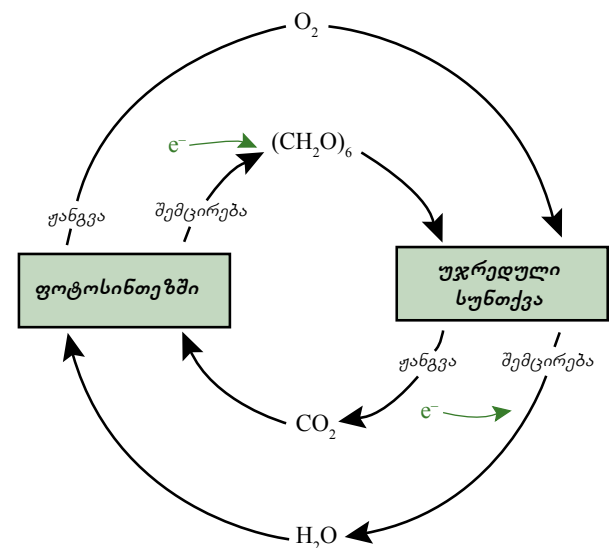


ფოტოსინთეზი და რესპირაცია მოიცავენ ნახშირბადისა და ჟანგბადის დამატებით ჟანგვასა და აღდგენას (სურ. 5-1). ჟანგბადის ყველაზე ხშირი დაჟანგული მდგომარეობა არის მოლეკულური ჟანგბადი (O_2), რომელიც გაზის სახით არის ატმოსფეროში და გახსნილია წყალში. აღდგენილ მდგომარეობაში ჟანგბადი ქმნის წყლის მოლეკულას (H_2O). ამრიგად, როცა ნახშირბადის აღდგენა ხდება ფოტოსინთეზის დროს, ჟანგბადი იჟანგება თავისი წყლის ფორმიდან მოლეკულურ ფორმაში. არსებითად ელექტრონები წყალში გადაეცემა ნახშირბადს. რესპირაციის დროს ეს ელექტრონები კვლავ ჟანგბადს უბრუნდებიან,

რომელსაც შეისუნთქავენ ან შეინოვენ კიდევ ერთხელ, წარმოქმნიან რა წყალს. მაშ, ჟანგვითი რეაქციის აღდგენით რეაქციასთან დაწყვილებას რატომ მოაქვს შედეგად ენერგიის წარმოშობა? ჟანგბადის აღდგენა წყლად თერმოდინამიკულად უფრო ხელმისაწვდომია (ნაკლებ ენერგიას მოითხოვს), ვიდრე ნახშირბადის აღდგენა ორგანულ მოლეკულებად. ამრიგად, ორგანული ნახშირბადის ჟანგვა გამოყოფს იმაზე მეტ ენერგიას, ვიდრე ჟანგბადის აღდგენას სჭირდება (აი, რატომ არის ჟანგბადი ესოდენ კარგი მჟანგავი).

ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი ხმელეთისა და წყლის გარემოში

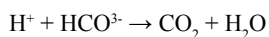
იმის მიუხედავად, რომ ჩვენ ხშირად ყურადღებას მცენარეთა ფოტოსინთეზურ ფუნქციებზე ვამახვილებთ, მცენარეებს რესპირაციაც შეუძლიათ. თუმცა მცენარეები აღადგენენ იმაზე მეტ ნახშირბადს, ვიდრე ჟანგავენ (სხვაგვარად ისინი ვერ გაიზრდებოდნენ), მათ ესაჭიროებათ ნახშირბადის გარეგანი წყარო. ერთადერთი პრაქტიკული წყარო არაორგანული ნახშირბადისა CO_2 -ია. იგი საოცრად დაბალი კონცენტრაციითაა ატმოსფეროში (დაახლოებით 0,03% ან ზღვის დონეზე პოტენციური წნევის დაახლოებით 0,2 ტორი [1 ტორი = 0,0013ატმ-ს]). ამის შედეგად, ნახშირბადის



სურ. 5-1 ფოტოსინთეზში CO_2 აღდგენა ორგანული ნაერთების (CH_2O) შესაქმნელად და H_2O იჟანგება, რათა შექმნას მოლეკულური ჟანგბადი O_2 , რითაც წყლის ელექტრონები ნახშირბადს გადაეცემა. ეს ელექტრონები შემდეგ უკან უბრუნდება ჟანგბადს. უჯრედულ სუნთქვაში O_2 -ის აღდგენა H_2O -დ თერმოდინამიკულად უფრო ეფექტურია, ვიდრე ნახშირის აღდგენა ორგანულ მოლეკულებად. ამრიგად, ენერგია გამოთავისუფლდება რესპირაციისას ორგანული მოლეკულების ჟანგვის დროს.

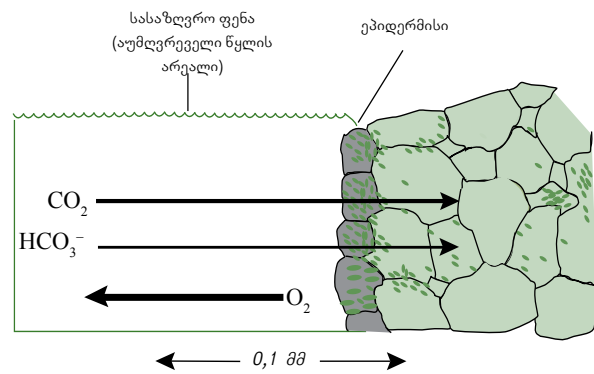
კონცენტრაციითა გრადიენტები ატმოსფეროსა და მცენარეთა უჯრედების შიგთავსს შორის დიდი არ არის — გაცილებით მცირე, ვიდრე წყლის ორთქლის წნევის გრადიენტები მცენარესა და მის გარშემო ატმოსფეროს შორის. ეს მცენარეებს განსაკუთრებულ პრობლემებს უქმნის წყლის შენოვასთან დაკავშირებით, განსაკუთრებით მშრალ გარემოში. როცა კი მცენარეთა ფოთლების სანამები იღება CO_2 -ის შესათვისებლად, ფოთლიდან წყალი იკარგება. მცენარეებმა შეიძლება დაკარგონ 500 გრამამდე წყალი თითოეული დაგროვილი ნახშირბადის გრამისთვის. როდესაც CO_2 წყალში იხსნება, მისი ზოგიერთი მოლეკულა რეაქციაში შედის წყალთან, რათა შექმნას ნახშირმჟავა (H_2CO_3) — მოლეკულური ნაერთი, რომელიც რეზერვუარს წარმოადგენს არაორგანული ნახშირბადისთვის. CO_2 -ის კონცენტრაცია ატმოსფეროში დაახლოებით $0,0003 \text{ სმ}^3 / \text{სმ}^3$ -ია (სმ^3 ნახშირორჟანგის აირისა წყლის ორთქლის თითო სმ^3 -ზე); მისი ხსნადობა მტკნარ წყალში იდეალურ პირობებში დაახლოებით იგივეა. თავის მხრივ, ნახშირმჟავის მოლეკულები იშლება ბიკარბონატებად (HCO_3^-) და ნახშირბადის (CO_3^{2-}) იონებად. ბუნებრივი წყლების (pH 6-9) უმრავლესობათა სიმჟავის დიაპაზონის ფარგლებში ბიკარბონატების იონები ნახშირბადის ყველაზე ხშირი ფორმებია. თუმცა უფრო მეტი ნახშირბადი წარმოიქმნება, როდესაც წყალი მჟავა (იხ. მე-11 თავი) (Stumm and Morgan 1981, Wetzel 1983). ბიკარბონატის იონები ადვილად იხსნება წყალში. ამის შედეგად, ზღვის წყალი ჩვეულებრივ შეიცავს $0,03\text{-}0,06 \text{ სმ}^3 / \text{სმ}^3$ ეკვივალენტ ბიკარბონატის იონებს, ეს 100-ჯერ აღემატება გახსნილი ნახშირორჟანგის აირების კონცენტრაციას (Nicol 1967), რაც შედარებით უადვილებს წყლის მცენარეებს წყლიდან ნახშირბადის მიღებას.

როცა მცენარის უჯრედში შეაღწევენ, ბიკარბონატის იონები შეიძლება გამოყენებულ იქნან პირდაპირ, როგორც ნახშირბადის წყარო ფოტოსინთეზისთვის. თუმცა მათ CO_2 -ის მოხმარების ეფექტურობის მხოლოდ 10-40% აქვთ. როცა CO_2 ამოიწურება, ბიკარბონატის იონებიც ასევე აწამოებენ CO_2 -ს ფოტოსინთეზის განხორციელების ადგილას. ბიკარბონატის იონები და CO_2 ქიმიურ წონასწორობაში თანაარსებობენ, რაც ბალანსს წარმოადგენს H^+ -სა და HCO_3^- -ს შორის ერთი მხრივ და CO_2 -სა და H_2O -ს შორის მეორეს მხრივ. ჩვენ ამ წონასწორობას შემდეგი სახით გამოვსახავთ:



როდესაც CO_2 გამოიყენება ფოტოსინთეზში, ზოგიერთი ბიკარბონატის იონი ხელახლა უერთდება წყალბადის იონებს, რათა შეავსონ CO_2 -ის დანახარჯები.

სამწუხაროდ, აუმღვრეველ წყალში CO_2 -ის დიფუზიის დონე დაახლოებით 10 000-ჯერ მცირეა, ვიდრე ჰაერში და ბიკარბონატის იონები კიდევ უფრო მცირე რაოდენობით იქმნება. წყალმცენარეების თუ წყლის მიკროორგანიზმების ყოველი ზედაპირი დაფარულია

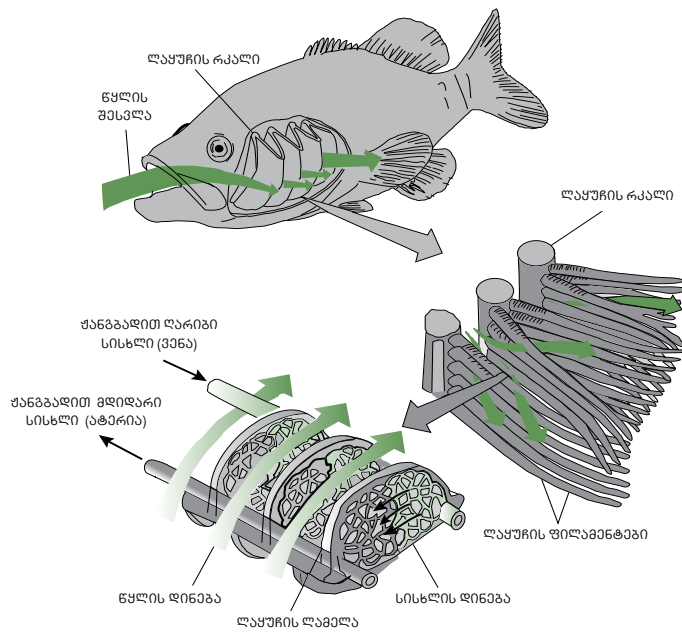


სურ. 5-2 დიაგრამაზე გამოსახული წყლის მცენარის *Vallisneria spiralis* ფოთლის ჭრილი, რომელიც გვიჩვენებს სასაზღვრო ფენის სისქეს. ისრების სისქე სასაზღვრო ფენებში ნახშირორჟანგის (CO_2), ბიკარბონატების იონების (HCO_3^-) და ჟანგბადის (O_2) დიფუზიის დონეების პროპორციულია. უფრო მსხვილი ბიკარბონატული იონები უფრო ნელა ვრცელდებიან სასაზღვრო ფენებში.
(Prins and Elzenga mixedviT 1989.)

სასაზღვრო ფენით — ეს არის აუმღვრეველი წყლის ზონა, რომელიც შეიძლება მერყეობდეს 10 მიკრომეტრი ($\mu\text{მ}$) სისქიდან ერთუჯრედიანი წყალმცენარისთვის ტურბულენტურ წყლებში 500 $\mu\text{მ}$ -მდე ჩამდინარე წყლების წყლის დიდ მცენარეებში (სურ. 5-2). ამრიგად, ამ ორგანიზმების გარემომცველ წყალში, ბიკარბონატული იონების მაღალი კონცენტრაციის მიუხედავად, ფოტოსინთეზი შეიძლება მაინც შეზღუდული იყოს სასაზღვრო ფენის მიერ შექმნილი დიფუზური დაბრკოლების გამო.

როგორც ნახშირორჟანგის ხელმისაწვდომობა უქმნის პრობლემებს მცენარეებს ხმელეთზე, ასევე ჟანგბადის ხელმისაწვდომობა ზღუდავს ცხოველებს წყალში. ატმოსფეროში მის რაოდენობასთან ($0,2 \text{ სმ}^3 / \text{სმ}^3$) შედარებით, ჟანგბადის მაქსიმალური ხსნადობა წყალში (0°C -ზე მტკნარ წყალში) $0,01 \text{ სმ}^3 / \text{სმ}^3$ -ია. ჟანგბადის ხსნადობა მცირდება წყლის ტემპერატურის ზრდასთან ერთად. მეტიც, სინათლის შეღწევის ზღვარს ქვემოთ წყლის სიღრმეში და დატბორილ დანალექებსა და ნიადაგში, სადაც წყლის მცენარეები არ არსებობენ, ფოტოსინთეზის მეშვეობით ჟანგბადი არ წარმოიშობა. ამიტომაც, როცა ცხოველები და მიკროორგანიზმები ჟანგბადს იყენებენ ორგანული ნივთიერებების გადასამუშავებლად, მათი საბინადრო გარემო შეიძლება მკვეთრად დაიცალოს გახსნილი ჟანგბადისგან.

ადაპტაცია, რომელიც აძლიერებს გახსნილი ჟანგბადის მიღებას წყლიდან, დინების საწინააღმდეგო ცირკულაციაა. ამგვარი მოწყობილობა შეინიშნება ლაყუჩების სტრუქტურაში, სადაც წყალი და სისხლი ერთმანეთის საწინააღმდეგო მიმართულებით



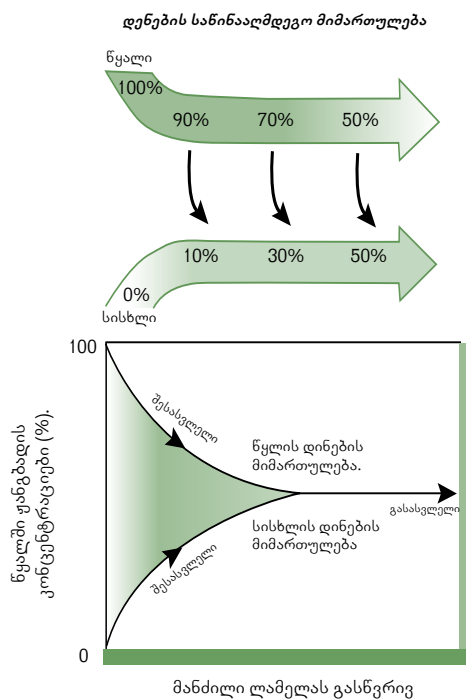
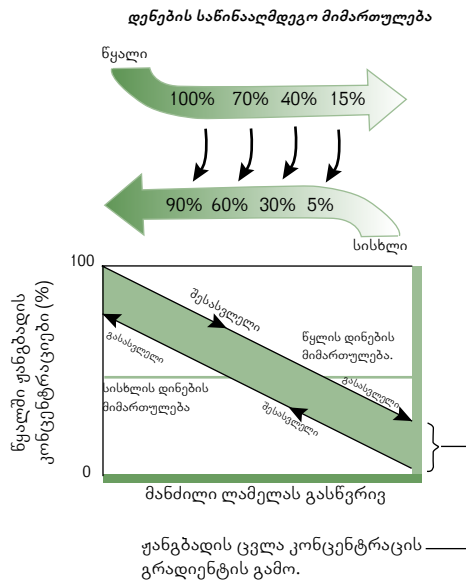
სურ. 5-3 თევზის ლაჭური შედგება რამდენიმე ლაჭუროვანი რკალისგან, რომლიდანაც თითოეული აღჭურვილია ფილამენტების ორი რიგით. ფილამენტებს აკრავთ თხელი ლამელები, რომლებიც ორიენტირებული არიან ლაჭურში წყლის დინებისკენ. ლამელაში სისხლი მიედინება წყლის დინების სანინალმდეგო მიმართულებით. (იხ. სურ. 5-4; რომ *Randall 1968.*)

მიედინება (სურ. 5-3). ამ ურთიერთსანინალმდეგო დინების სისტემაში, როცა სისხლი იღებს ჟანგბადის კონცენტრაციას ლაჭურებში შემოსული წყლიდან, ის კონტაქტში შედის წყალთან, რომელსაც დიდი რაოდენობის ჟანგბადის კონცენტრაცია აქვს, რადგან წყალმა ლაჭურის ლამელადან მცირე მანძილი გაიარა (სურ. 5-4). ამგვარი მოწყობილობით სისხლის პლაზმაში ჟანგბადის კონცენტრაცია შეიძლება გაუტოლდეს ირგვლივ წყალში არსებულ კონცენტრაციას. წყალი და სისხლი ლაჭურებში ერთი მიმართულებით რომ მიედინებოდნენ (პარალელური დინება), ჟანგბადის კონცენტრაციის გათანაბრება სწრაფად მიიღწეოდა საშუალო კონცენტრაციის დონეზე სისხლსა და წყალში. ურთიერთსანინალმდეგო დინების სისტემა წყალსა და სისხლს წონასწორობის გარეთ ამყოფებს და ამით ინარჩუნებს მუდმივ გრადიენტს, რომელშიც ჟანგბადს შეუძლია მოძრაობა.

ჟანგბადს მოკლებულ საბინადრო გარემოს, როგორიცაა წყლები ტბების სიღრმეებში და ჭუჭყიანი დანალექები ჭაობებში, ეწოდება **ანაერობული** ანუ **უჟანგბადო** გარემო. ჭაობების დატბორილი ნიადაგი პრობლემებს უქმნიან ხმელეთის მცენარეებს, რომელთა ფესვებსაც ესაჭიროებათ ჟანგბადი რესპირაციისთვის. ასეთ ადგილებში მრავალი მცენარის ფესვი შეიცავს სპეციალურ ძარღვოვან ქსოვილს, სახელად **აერენქიმას**, რომელიც აწვდის ფესვებს ჟანგბადს პირდაპირ ატმოსფეროდან. კვიპაროსის ხის ფესვებს და მანგროვნების მრავალ სახეობას განუვითარდა ვერტიკალური გამონაზარდები, რომლებიც ამოშვებულია უჟანგბადო ნიადაგიდან და აწვდის ჟანგბადს ფესვებს პირდაპირ ატმოსფეროდან (სურ. 5-5).

5.2 სინათლის ენერგია სასიცოცხლო პროცესების უმნიშვნელოვანესი მამოძრავებელი ძალაა

მზისგან მომავალი სინათლე ბიოსფეროს სიცოცხლის უპირველესი წყაროა. გამონაკლისი თავს იჩენს ღრმანწყლისეულ ჰიდროთერმულ სავენტილაციო ეკოსისტემებში, სადაც პაგონოფორების (სპეციალიზებული ბიოლოგიური ფილუმი, რომელიც მოიცავს თევზების ანალურ ხვრელებში მობინადრე მატლებს) ნაწლავებში მობინადრე სიმბიოზური ბაქტერიები ფლობენ შესაძლებლობას ნახშირბადის მიღებისა წყალბადის სულფიდური აირის დაჟანგვის შედეგად წარმოქმნილი ენერგიის საშუალებით. მწვანე მცენარეები, წყალმცენარეები და ზოგიერთი ბაქტერია შთანთქვენ მზის სინათლეს და ახდენენ მისი ენერგიის ასიმილირებას ფოტოსინთეზის მეშვეობით. თუმცა ნებისმიერი სინათლე, რომელიც დედამიწის ზედაპირზე ეცემა, არ გამოდგება ფოტოსინთეზისთვის. ცისარტყელა და პრიზმაში თეთრი სინათლის ფერად სპექტრად დაშლა ნათლად გვიჩვენებს, რომ სინათლე შედგება სხვადასხვა ტალღის სიგრძის მქონე სხივებისგან, რომლებსაც ჩვენ სხვადასხვა ფერად აღვიქვამთ. როდესაც მეორე თავში ამფიბიათა პოპულაციების გადაშენებაზე ვსაუბრობდით, გავისვენეთ, რომ სხივის სიგრძე ნანომეტრებში იზომება (ნმ მეტრის ერთი მემილიარდედი ან 10⁻⁹მ). ხილული სპექტრი ვრცელდება 400ნმ-დან (იისფერი) 700ნმ-მდე (წითელი) სხივის სიგრძეებს შორის, სწორედ ეს სხივები არის ფოტოსინთეზისთვის გამოსადეგი. 400ნმ-ზე მოკლე სხივები შეადგენენ სპექტრის **ულტრაიისფერ** სპექტრს, ხოლო 700ნმ-ზე გრძელ სხივებს ჩვენ **ინფრანითელს** ვეძახ-



სურ. 5-4 ცვლილება ჟანგბადის კონცენტრაციებში სისხლსა და წყალში დინების სანინალმდეგო და დინების პარალელურ მიმართულებებში. რაც ხშირია დაჩრდილვა, მით მეტი ჟანგბადის კონცენტრაცია შედის ლაყუჩის ლამელაში (გრაფიკის ზედა მარცხენა კუთხე). ლაყუჩებში დაბრუნებული სისხლი სხვა მიმართულებით მიედინება ძარღვებში, რომლებიც ლამელასთან ძალიან ახლოს არიან. ვინაიდან დაბრუნებული სისხლი ჟანგბადით ღარიბია, სისხლსა და წყალს შორის კოცენტრაციის გრადიენტი არსებობს და ჟანგბადი ვრცელდება სისხლძარღვებში. კონცენტრაციის გრადიენტი ნარჩუნდება, ვინაიდან მაღალი ჟანგბადის კონცენტრაციის შემცველი წყალი და ჟანგბადის დაბალი კონცენტრაციის შემცველი სისხლი ყოველთვის ერთმანეთის სიახლოვეს არიან. პარალელურ დინებაში, სადაც წყალი და სისხლი ერთი მიმართულებით მიედინება, შეუძლებელია ჟანგბადის კონცენტრაციის გრადიენტის შენარჩუნება. (Schmidt-Nielsen მიხედვით 1975.)

ით. სინათლის ენერგიის შემცველობა იცვლება სინათლის სიგრძესთან ერთად და შესაბამისად, იცვლება ფერიც. მოკლე სხივის ლურჯი ფერი ენერგიის მეტ დონეს შეიცავს, ვიდრე გრძელი წითელი სხივი.

სინათლე, რომელიც სწვდება დედამიწის ატმოსფეროს ზედა ფენას მზიდან, ხილვადი დიაპაზონის გარეთ შემდეგნაირად იყოფა: ულტრაიისფერი სფეროს გავლით, სპექტრის ბოლოს, მაღალი ენერგიის მქონე მოკლე X-სხივებამდე სპექტრის ერთ ბოლოში და ინფრანითელი სფეროს გავლით ძალიან გრძელ, დაბალენერგიულ გამოსხივებამდე (როგორიცაა რადიო ტალღები) სპექტრის მეორე ბოლოში (სურ. 5-6, *Gates 1980*). მისი მაღალი ენერგიის დონის გამო, ულტრაიისფერ სინათლეს შეუძლია, დააზიანოს მისთვის ხელმისაწვდომი ქსოვილები და უჯრედები. სწორედ ულტრაიისფერი B (UV-B) გამოსხივების გაზრდილი დონეების არსებობა, რომელიც გამოწვეულია დედამიწის ატმოსფეროს ოზონის შრის დაშლით, არის მიჩნეული ერთ-ერთ უმთავრეს მიზეზად მსოფლიო მასშტაბით ამფიბიათა პოპულაციების კლებისა.

მცენარეების მიერ სინათლის ენერგიის ქიმიურ ენერგიად ფოტოქიმიური კონვერსია თავს იჩენს, პირველ ყოვლისა, დედამიწის ზედაპირზე არსებული ისეთი სინათლის სპექტრის ფარგლებში, რომელიც ყველაზე დიდი რაოდენობის ენერგიას შეიცავს. სინათლის შთანთქმის სტრუქტურა დამოკიდებულია მშთანთქმელი ნივთიერების ბუნებაზე. წყალი მხოლოდ სუსტად შთანთქავს სინათლეს, რომლის მახასიათებელი სხივები განლაგებულია სპექტრის ხილვად სფეროში. ამის შედეგად წყლიანი ჭიქა უფერო ჩანს. საღებავები და ფერები ხილვადი სფეროს გარკვეული სიგრძის სხივების ძლიერი მშთანთქმელები არიან და ამიტომ ირეკლავენ ან გადასცემენ განსაზღვრული ფერის სინათლეს. მცენარეთა ფოთლები შეიცავენ გარკვეული სახის პიგმენტებს, კერძოდ — **ქლოროფილს** (მწვანე) და **კაროტინოიდს** (ყვითელი), რომლებიც შთანთქავენ სინათლეს და იყენებენ მის ენერგიას (სურ. 5-7). კაროტინოიდები, რომლებიც სტაფილოს თავის ფერს სძენენ, შთანთქავენ პირველ ყოვლისა, ლურჯ და მწვანე სინათლეს და ირეკლავენ სპექტრის სინათლეს ყვითელ და სტაფილოსფერ სფეროებში. ქლოროფილი შთანთქავს წითელ და იისფერ სინათლეს და ირეკლავს მწვანესა და ლურჯს. როდესაც ქლოროფილი და კაროტინოიდები ერთად იჩენს თავს მცენარეში, ყველაზე მეტად მწვანე სინათლე ირეკლება, ამრიგად, ფოთლები მწვანედ გამოიყურება.

5.3 წყალში სინათლის ატენუაცია (გან- ალაბა) ზღუდავს ფოტოსინთეზს წყლიან ადგილებში

წყალში საკმარისი სინათლის შთანთქმა ან გაფანტვა ზღუდავს სიღრმეებს, რომლებშიც შესაძლებელია ფოტოსინთეზის განხორციელება წყლიან გარემოში. ჭიქა წყლის გამჭვირვალობა მატყუარაა. სუფთა ზღ-



სურ. 5-5 ამ ჭაობის კვიპაროსის მუხლები მტენარი წყლის ჭაობში სამხრეთ კაროლინაში შთანთქავენ ჰაერს ატმოსფეროდან ფესვები-სკენ, რომლებიც ჩაზრდილია დატბორილ, ანაერობულ ნალექებში. ჭაობის სხვა მცენარეებს აქვთ ჰაერგამტარი ქსოვილები (აერენქიმა). (აშშ ტყის მომსახურებმა მოგვანოდეს)

ვის წყალში სინათლის ენერგიის რაოდენობა სპექტრის ხილულ ნაწილში მცირდება მისი სიდიდის 50%-მდე 10 მეტრის სიღრმეზე და 7%-მდე 100 მეტრის ფარგლებში. მეტიც, წყალი შთანთქავს უფრო გრძელ სხივებს უფრო ძლიერად, ვიდრე მოკლეს. ვიზუალურად ყველა სახის ინფრანითელი გამოსხივება ქრება წყლის ყველაზე ზედაპირულ ფენებში (Weisskopf 1968). სინათლის მოკლე სხივებს (იისფერი და ლურჯი) წყლის მოლეკულები ფანტავენ და ისინი ღრმად ვერ აღწევენ. ამის შედეგად სიღრმის ზრდასთან ერთად დომინირებს მწვანე ფერი. წყლის მცენარეთა ფოტოსინთეზური პიგმენტები ადაპტირებულია ამ სპექტრალურ თავისებურებასთან. მცენარეები, რომლებიც ოკეანის ზედაპირთან ახლოს იზრდება (როგორიცაა წყალმცენარე ულვა), შეიცავენ ხმელეთის მცენარეების მსგავს პიგმენტებს და უკეთესად შთანთქავენ ლურჯ და მწვანე სინათლეს. ღრმა წყლის ნითელ წყალმცენარეს *Porphyra*-ს დამატებითი პიგმენტები აქვს, რომლებიც საშუალებას აძლევს მას, უფრო ეფექტურად გამოიყენოს მწვანე სინათლე (სურ. 5-8).

ფოტოსინთეზი მოითხოვს სინათლეს. სიღრმე კი, სადაც წყალმცენარეებს ოკეანეებსა და წყლებში არსებობა შეუძლიათ, შეზღუდულია სინათლის შეღწევის მხრივ. წყალმცენარეები შეზღუდულნი არიან ზედაპირთან საკმაოდ ახლოს მყოფი, შედარებით ვიწრო ზონისთვის, სადაც ფოტოსინთეზი აჭარბებს რესპირაციას. სიღრმეთა დიაპაზონს ეწოდება **ეეფოტური ზონა**. ეეფოტური ზონის ქვედა ზღვარს, სადაც ფოტოსინთეზი დაბალანსებულია რესპირაციასთან, **კომპენსაციური ნერტილი** ეწოდება (5-9). ის შეიძლება განისაზღვროს სიღრმით ან სინათლის დონით. თუ წყალმცენარე კომპენსაციური ნერტილის ქვემოთ

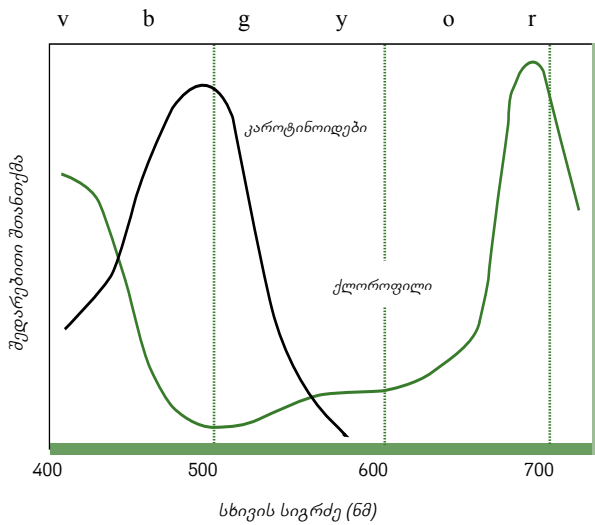
ჩაიძირება ან მის ქვემოთ დინების მიერ იქნება ჩატანილი და მალევე არ დაბრუნდება პირვანდელ ადგილზე, აუცილებლად დაიღუპება, რადგან მას აღარ შეეძლება ფოტოსინთეზის საშუალებით ენერგიის მიღება.

ზოგიერთ გამონაკლისად გამჭვირვალე ოკეანეებსა და ტბებში კომპენსაციური ნერტილი შეიძლება გადიოდეს ზედაპირიდან 100 მეტრს ქვემოთ, მაგრამ ეს ძალიან იშვიათია. პროდუქტიულ წყლებში (ანუ სადაც მაღალი დონის ფოტოსინთეზია), რომლებიც შეიცავენ ხშირ ფიტოპლანქტონს ან წყლებში, რომლებიც ალევროლითური, შლამის ნაწილაკებით არის ამღვრეული, ეეფოტური ზონა შეიძლება იყოს ზედაპირულ ერთ მეტრზეც. ზოგიერთ დაბინძურებულ მდინარეში სინათლე აღწევს რამდენიმე სანტიმეტრზე.

5.4 C₄ და CAM ფოტოსინთეზი ზრდის წყლის გამოყენების ეფექტურობას

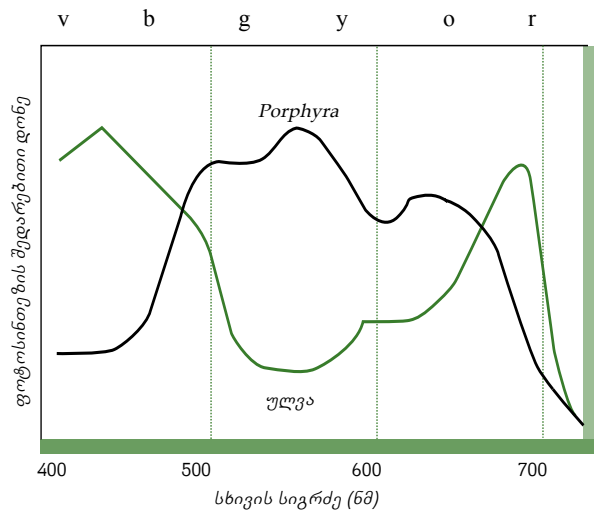
მცენარეებს სჭირდებათ წყლის მუდმივი მიწოდება თავდაპირველად იმისთვის, რომ აინაზღაურონ დანაკარგი, რომელიც თავს იჩენენ, როდესაც სანამეები ღიაა. როგორც ზემოთ ვნახეთ, რადგანაც CO₂-ის კონცენტრაცია ატმოსფეროში ესოდენ დაბალია, ფოთლიდან წყლის დანაკარგის კონცენტრაციის გრადიენტი სიდიდეთა რამდენიმე თანრიგით მეტია ფოთოლში CO₂-ის ასიმილაციაზე. და რადგანაც წყლის ორთქლის წნევა იზრდება ტემპერატურასთან ერთად, წყლის დანაკარგის პრობლემა იზრდება ცხელ გარემოში.

სითბოსა და გვალვასთან ადაპტირებული მცენარეები განიცდიან ანატომიურ და ფიზიოლოგიურ მოდიფიკაციას, რაც ამცირებს ნივთიერებათა ტრანსპორტირებას მათ ზედაპირზე, ამცირებენ სითბურ დატვირთვას



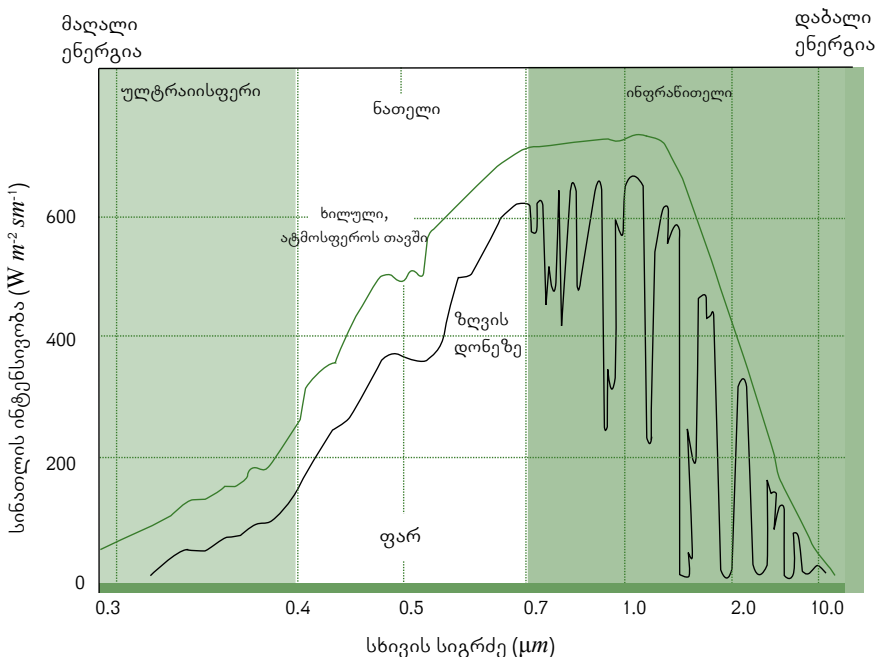
სურ. 5-7 სხვადასხვა სიგრძის სხივების სინათლის შთანთქმა ორი სახის მცენარეული პიგმენტების – ქლოროფილების (ნაცრისფერი ხაზი) და კაროტინოიდების (მწვანე ხაზი) – მიერ, რომლებიც იჭერენ სინათლის ენერგიას ფოტოსინთეზისთვის. სპექტრის ფერები არის იისფერი (v), ლურჯი (b), მწვანე (g), ყვითელი (y), სტაფილოსფერი (o) და წითელი (r). (Merson and Lewis მიხედვით 1942.)

და საშუალებას აძლევს მცენარეებს, გაუძღონ მაღალ ტემპერატურას (Hadley 1970, Berry and Bjorkman 1980). როდესაც მცენარეები შთანთქავენ მზის სინათლეს, ისინი განიცდიან გადახურებას. ზედმეტი გადახურება შეიძლება შემცირდეს სითბოს გაფანტვის მიზნით ზედაპირის არეალის გაფართოებით და ზედაპირის დაცვით პირდაპირი მზის სხივებისგან ხშირი ბუსუსებით ან ეკლებით (Ehleringer 1984; სურ. 5-10). ბუსუსები და ეკლები ასევე აწარმოებენ ჰაერის კიდევ მეტ სასაზღვრო ფენას, რომელიც იჭერს სინესტეს და ამცირებს აორთქლებას. რადგანაც სქელი სასაზღვრო

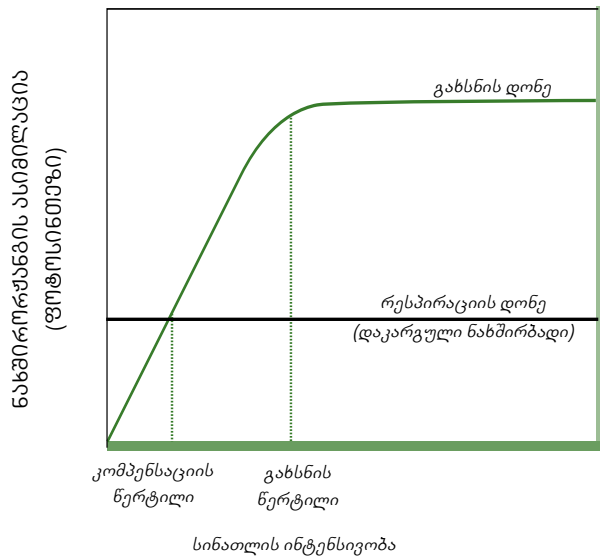


სურ. 5-8 შეღებებითი ფოტოსინთეზის დონეები მწვანე წყალმცენარის ულვასი და ღრმა წყალში მოპინადრე წითელი წყალმცენარის *Porphyra*-სი, როგორც სინათლის ფერის ფუნქცია. (Haxo and Blinks მიხედვით 1950.)

ფენები ამცირებენ ასევე სითბოს კარგვასაც, ბუსუსები გავრცელებულია გრილ, მშრალ გარემოშიც, თუმცა ნაკლები სიხშირით იჩენენ თავს უდაბნოებში. აორთქლების შეჩერება ასევე შეიძლება სქელი, ცვილისებრი წყალგაუმტარი კუტიკულების არსებობით და სანამეების ღრმა ადგილებში მოთავსებით, რომლებიც ხშირად თავად არიან ბუსუსებზე დაფარული (სურ. 5-11). თვით ფოტოსინთეზის პროცესიც კი მოდიფიცირებულია ზოგ მცენარეში წყლის შენახვის სახით, როგორც ამას შემდეგ ვნახავთ.



სურ. 5-6 სპექტრული განაწილება მზის პირდაპირი სინათლისა დედამიწის ატმოსფეროს ზემოთ და ზღვის დონეზე. FAR აღნიშნავს სპექტრის ფოტოსინთეზურად აქტიურ რეგიონს. ოზონი ატმოსფეროს ზედა შრეში შთანთქმავს სინათლეს სპექტრის ულტრაიისფერ რეგიონში და წყლის ორთქლი და ნახშირორჟანგი შთანთქმავს სინათლეს ინფრარითელ რეგიონში. (After Gates 1980.)



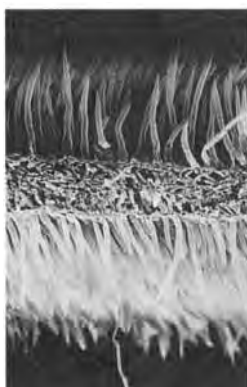
სურ. 5-9. ურთიერთობა CO_2 -ის დაგროვებასა (ფოტოსინთეზი) და წყალში სინათლის ინტენსიურობას შორის ურთიერთობა, რომელიც ასახავს კომპენსაციის წერტილს, რომლის დროსაც ფოტოსინთეზი აბალანსებს რესპირაციას. ასევე ასახულია ხსნადობის წერტილი, რომლის იქითაც დამატებითი სინათლე ვერ ზრდის ფოტოსინთეზს. (Barbour et al. მიხედვით 1980)

C_3 ფოტოსინთეზი

ცენარეთა უმრავლესობა მეზონურ გარემოში (გარემო ადეკვატური წყლით) ახდენს CO_2 -ის ნახშირბადის ასიმილირებას ორგანულ მოლეკულებად. ამას ისინი ახორციელებენ მარტივი ბიოქიმიური მეთოდით, რომელიც **კელვინ-ბენსონის ციკლის** სახელით არის ცნობილი (სურ. 5-12). ეს ნაბიჯი შეიძლება წარმოდგენილი იყოს ასე:



სადაც RuBP (რიბულოზა ბიფოსფატი) არის ხუთი ნახშირბადის ორგანული ნაერთი და PGA (ფოსფოგლიცერინი) — სამი ნახშირბადის ნაერთი. ნახშირბა-



(ა)

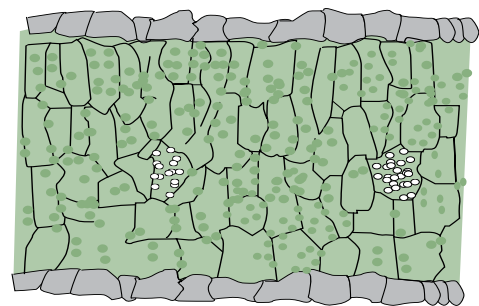


(ბ)

სურ. 5-10 განივი ჭრილი (ა) და ზედახედი (ბ) უდაბნოს მცენარის *nceliopsis argophylla*-ს ფოთლის, სადაც ჩანს დამცავი ბუსუსები (ჯ.რ. ეპლერინგერმა მოგვანოდა.)

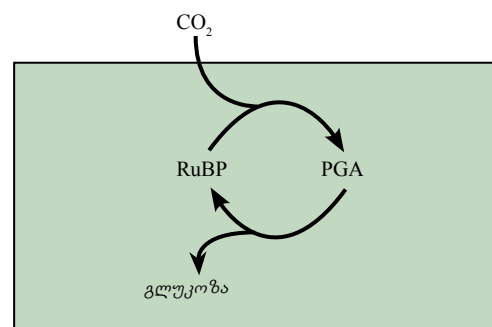


სურ. 5-11 ოლეანდრში, გვალვამდელ მცენარეში სანამეები განლაგებულია ძალიან ღრმა ბუსუსებიან ორმოებში (გადიდებულია დაახლოებით 500-ჯერ). ბუსუსები ამცირებს წყლის კარგვას ჰაერის მოძრაობის შემცირებით და წყლის შეკავებით (Courtesy of M. Pathasathy)



მეზოფილის უჯრედები.

(ა)



მეზოფილის უჯრედები

(ბ)

სურ. 5-12 (ა) C_3 მცენარის ფოთლის განივი ჭრილი, რომელიც გვიჩვენებს მეზოფილში ქლოროსტომების გაფანტულობას. (ბ) CO_2 -ის ასიმილირების კელვინ-ბენსონის ციკლის უმთავრესი ნაბიჯები. ნახშირბადის ასიმილირება მოიცავს სამნახშირბადიან ნაერთის PGA (ფოსფოგლიცერინი) ფორმაციას, ამიტომაც მექანიზმს ეწოდება C_3 ფოტოსინთეზი. (ალერინგერმა მოგვანოდა.)

დის ასიმილაციის უშუალო პროდუქტი არის სამნახშირბადიანი ნაერთი ამ მექანიზმს **C₃ ფოტოსინთეზს** უწოდებენ. PGA-ს წარმოქმნის რამდენიმე ბიოქიმიური ნაბიჯის მიღმა იწყება RuBP-ის ერთი მოლეკულის გენერირება, რათა დაასრულოს კერვინ-ბენსონის ციკლი, როდესაც ნახშირბადის ერთი ატომი ხელმისაწვდომი ხდება გლუკოზის სინთეზისთვის იმდენად, რამდენადაც გლუკოზა არის ექვსნახშირბადიანი ნაერთი, თითოეული წარმოებული გლუკოზის მოლეკულა მოითხოვს კელვინ-ბენსონის ციკლის ექვს ბრუნს.

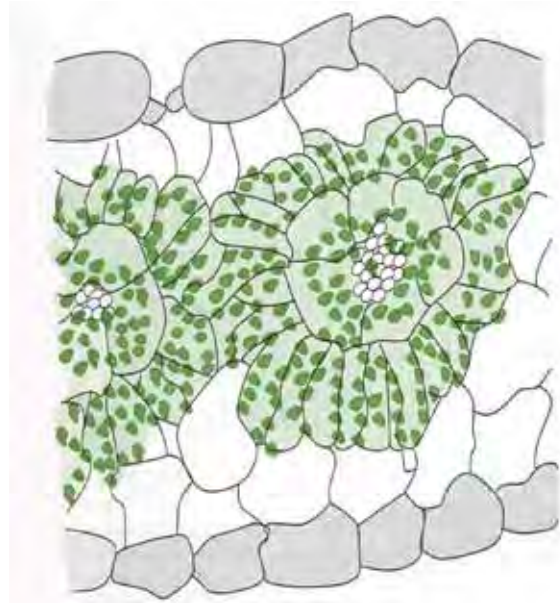
ნახშირბადის ასიმილირებისთვის პასუხისმგებელი ფერმენტი არის რიბულოზა ბიფოსფატი კარბოქსილაზა/ოქსიგენაზა (რუბისკო), რომელიც მცირედ წააგავს ნახშირორჟანს. შედეგად, მცენარეები ნახშირბადის ასიმილაციას ძალიან არაეფექტურად ახერხებენ. ასიმილაციის მაღალი დონის მისაღწევად უჯრედები დატვირთულნი უნდა იყვნენ დიდი რაოდენობით რუბისკოთი. დამატებითი პრობლემა ამ ფერმენტთან დაკავშირებით არის ის, რომ იგი ხელს უწყობს RuBP-ის ჟანგვას ჟანგბადის მაღალი და ნახშირბადის დაბალი კონცენტრაციების არსებობისას, გასაკუთრებით მაშინ, როდესაც ფოთლის ტემპერატურა გაზრდილია. RuBP-ის ჟანგვა კვლავ გარდაქმნის ხოლმე რუბისკოს მიღწევებს, როდესაც ის ნახშირბადს ამცირებს და ამით ფოტოსინთეზს არაეფექტურს ხდის. სინამდვილეში ნახშირბადის დაგროვება თვითშემაკავებელი გამოდის, თუ უჯრედში CO₂ მაღალი დონით არ იქნება შენარჩუნებული. ამის გაკეთება კი შეიძლება მხოლოდ სანამეების გაღებით, რათა ფოთოლში აირი შევიდეს. ეს კი, ცხადია, იწვევს წყლის კარგვას.

C₄ და CAM ფოტოსინთეზი

მრავალ მცენარეს, მათ შორის სიმინდს და აფრიკულ ფეტეს (მწყერფეხა), რომლებიც ცხელ კლიმატში ხარობენ, გამოუმუშავდათ C₄ ფოტოსინთეზის მოდიფიკაცია. ეს მოდიფიკაცია მოიცავს დამატებით ნაბიჯს CO₂-ის ასიმილირების გზაზე და თავდაპირველი ასიმილაციის ნაბიჯის სივრცობრივ დაშორებას კელვინ-ბენსონის ციკლის გზიდან ფოთლის შიგნით. მას C₄ ფოტოსინთეზი ეწოდება, რადგან CO₂-ის ასიმილაცია თავდაპირველად შედეგად იღებს ოთხნახშირბადოვან ნაერთს:

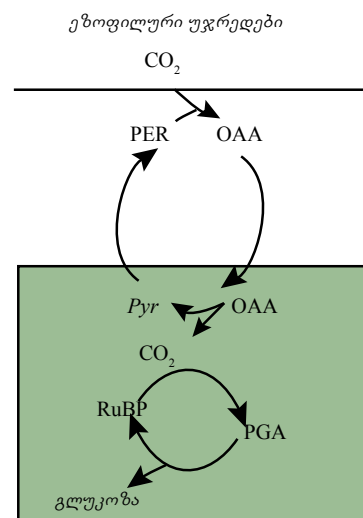


სადაც PEP (ფოსფოენოლპირუვატი) არის სამნახშირბადოვანი ნაერთი და OAA (მჟაუნ-ძმარმჟავა) არის ოთხნახშირბადოვანი ნაერთი (Hatch and Slack 1966, Bjorkman and Berry 1973, Edwards and Walker 1983). ამ ასიმილაციური რეაქციის კატალიზატორი არის PEP კარბოქსილაზა, რომელსაც რუბისკოსგან განსხვავებით, CO₂-თან დიდი მსგავსება აქვს. ასიმილაცია თავს იჩენს ფოთლის მეზოფილურ უჯრედებში, მაგრამ მცენარეთა უმრავლესობაში C₄ ფოტოსინთეზი,



ძარღვოვანი კონის შემომფენი უჯრედები

(ა)

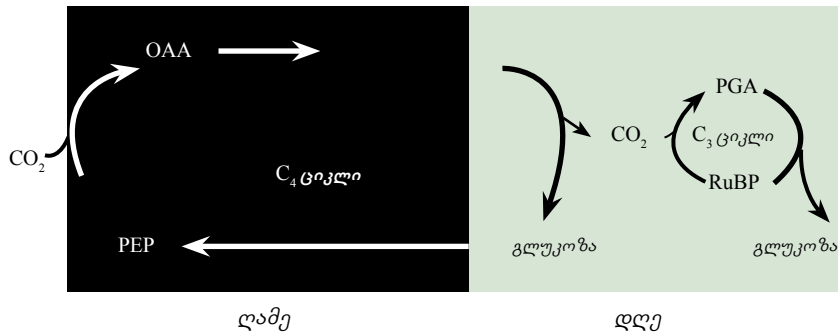


ძარღვოვანი კონის შემომფენი უჯრედები

(ბ)

სურ. 5-13 (ა) C₄ ფოტოსინთეზის მცენარის ფოთლის განივი ჭრილი, რომელიც გვიჩვენებს ძარღვოვანი კონის შემომფენ უჯრედებში არსებული ქლოროპლასტების კონცენტრაციებს. (ბ) თავდაპირველი ასიმილაციის ნაბიჯი C₄ ფოტოსინთეზში მოიცავს, CO₂-ის ტრანსფორმაციას ოთხნახშირბადოვან ნაერთ OAA-დ (აქედან მოდის სახელიც C₄ ფოტოსინთეზი). ამ ნაბიჯს გადაჰყავს CO₂ მეზოფილური უჯრედებიდან ძარღვოვანი კონის შემომფარგლავ უჯრედებში, სადაც ის გადის ტრანსფორმაციას კელვინ-ბენსონის ციკლში (სურ. 5-12).

(ჯ. ელერინგერმა მოგვანოდა.)



სურ. 5-14 CAM მცენარეებში

ფოტოსინთეზური გზის დიაგრამა. CO₂ შეიწოვება ფოთოლში ღამით, როდესაც გრილა და წყლის კარგვა მინიმალურია. CO₂ ჩაებმება კელვინ-ბენსონის ციკლში დღის განმავლობაში, როდესაც სანამეები დახურულია. (არბორუნე მიხედვით 1982)

კელვინ-ბენსონის ციკლის ჩათვლით, თავს იჩენს სპეციალიზებულ უჯრედებში, რომლებიც გარს ერტყმინ ფოთლის ძარღვებს. მათ **ძარღვოვანი კონის შემომფენი უჯრედები** ეწოდებათ (სურ. 5-13). OAA, ან სხვა რომელიმე ოთხნახშირბადმწარმოებელი, ვრცელდება ძარღვოვანი კონის შემომფენ უჯრედებში, სადაც ის არის მეტაბოლიზებული და აწარმოებს CO₂-ს და კიდევ პირუფატს, სამნახშირბადიან ნაერთს. პირუფატი უკან ბრუნდება მეზოფილურ უჯრედში, სადაც ფერმენტები გარდაქმნიან მას PEP-ად, რათა დაასრულოს ნახშირბადის ასიმილირების ციკლი. OAA-ს მეტაბოლიზმის შედეგად ძარღვოვანი კონის შემომფენ უჯრედებში გამოშვებული CO₂ შედის კელვინ-ბენსონის ციკლში, როგორც ეს ხდება C₃ ფოტოსინთეზის მცენარეებში.

C₄ ფოტოსინთეზს დადებითი მხარე ის აქვს, რომ შესაძლებელია CO₂-ის დიდი რაოდენობით დაგროვება ძარღვოვანი კონის შემომფენ უჯრედებში. ეს რაოდენობა დიდად აღემატება მისი ატმოსფეროდან დიფუზიის ნონასწორობის დონეს. ამ მაღალი კონცენტრაციის პირობებში კელვინ-ბენსონის ციკლი უფრო ეფექტურად მოქმედებს. მეტიც, C₄ ფოტოსინთეზს შეუძლია, შეიკავოს CO₂ უფრო დაბალი კონცენტრაციითაც უჯრედში, რითაც საშუალებას აძლევს, მცენარეს, გაზარდოს სანამე წინააღმდეგობა და შეამციროს წყლის კარგვა.

C₄ ფოტოსინთეზის მცენარეები სივრცობრივად აშორებენ ნახშირბადის თავდაპირველ ასიმილაციებს და კელვინ-ბენსონის ციკლს სხვადასხვა ქსოვილში. გარკვეული სუკულენტი მცენარეები (სქელფოთლიანთა ოჯახი) უდაბნოებში იყენებენ იმავე ბიოქიმიურ გზებს, რომლებსაც C₄ მცენარეები. მაგრამ ისინი ნახშირბადის ასიმილაციებსა და კელვინ-ბენსონის ციკლს მხოლოდ დროებით აცალკევებენ, დღესა და ღამეს შორის. ვინაიდან ასეთი მოწყობა პირველად აღმოაჩინეს სქელფოთლიანთა ოჯახის მცენარეებში და რადგანაც იგი მოიცავს გარკვეული ოთხნახშირბადიანი ორგანული მჟავების შენახვას (ვაშლის მჟავა და OOA), მას უწოდებენ **სქელფოთლიანთა ტიპის ნახშირმჟავების მეტაბოლიზმს**) ან CAM (Kluge and Ting 1978, Osmond 1978).

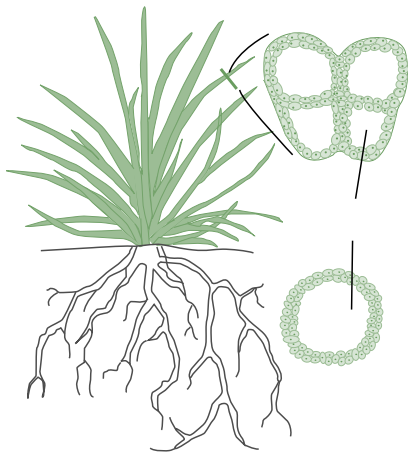
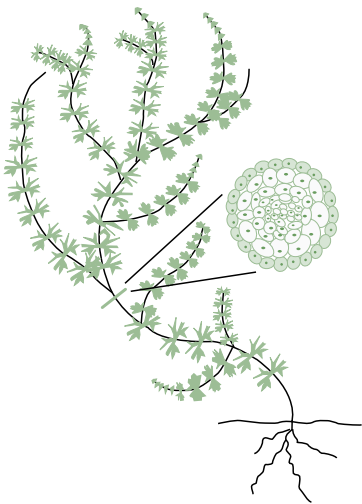
CAM მცენარეები უდაბნოში ალებენ თავიანთ სანამეებს აირთა გასაცვლელად გრილ ღამეებში. ამ დროს წყლის კარგვა მინიმალურია. CAM მცენარეები

თავდაპირველად აგროვებენ CO₂ ოთხნახშირბადიანი OAA-ს და ვაშლის მჟავას ფორმით, რომლებსაც ფოთლის ქსოვილები მაღალი კონცენტრაციით ინახავენ (სურ. 5-14). დღის განმავლობაში სანამეები იხურება და შენახული ორგანული მჟავები თანდათან გადაშვადდება, რათა გამოყონ CO₂ კელვინ-ბენსონის ციკლისთვის. CO₂-ის ასიმილაცია და PEP-ის რეგენერაცია რეგულირდება ფერმენტების მიერ, რომლებსაც სხვადასხვა ოპტიმალური ტემპერატურა სჭირდებათ. CAM ფოტოსინთეზს შედეგად საოცრად მაღალი წყლის გამოყენების კოეფიციენტი მოაქვს და საშუალებას აძლევს მცენარეთა გარკვეულ ტიპებს, იარსებონ ძალიან ცხელ და მშრალ საბინადრო გარემოში.

CAM და C₄ ფოტოსინთეზი წყლის მცენარეებში

წყლით დაფარული მცენარეები დგანან ხმელეთის მცენარეებისგან სრულიად განსხვავებული პრობლემების წინაშე. მათთვის წყლის კარგვა პრობლემას არ წარმოადგენს, თუმცა ბევრი ამ მცენარეთაგანი, ყველაფრის მიუხედავად, აწარმოებს CAM და C₄ ფოტოსინთეზს. *Myriophyllum* ხარობს საკვები ნივთიერებებით მდიდარ ტბორებსა და ტბებში (სურ. 5-15 ა). ფოტოსინთეზური დონეები მაღალია და მცენარე მალე იზრდება. ამგვარი ადაპტაციების შედეგი არის ის, რომ ფოტოსინთეზის მიერ წარმოებული ჟანგბადი დიდი რაოდენობით გროვდება ფოთოლში, რასაც შეუძლია შეაფერხოს მომავალი ფოტოსინთეზი. *Myriophyllum*-ნაირი მცენარეები უმკლავდებიან ამ პრობლემას C₄ მექანიზმის გამოყენებით, რომელიც იზრდება CO₂-ს დონემდე ფოთლის უჯრედებში და ხელს უწყობს ფოტოსინთეზის მაღალი დონეების შენარჩუნებას.

Isoetes არის პრიმიტიული წყალმცენარე, რომელიც შორეულად ენათესავება გვიმრას. *Myriophyllum*-გან განსხვავებით, ის იზრდება საკვები ნივთიერებებით ღარიბ ტბორებსა და ტბებში. ის საკვებსა და CO₂-ს უპირველეს ყოვლისა, დანალექებისგან იღებს. შესაბამისად, მის ფოთლებს აქვთ ზედაპირისა და მოცულობის ნაკლები ურთიერთდამოკიდებულება და სქელი კუტიკულები, რათა ხელი შეუშალოს იონებისა და CO₂-ის კარგვას წყალში (5-15 ბ). მისი ფესვთა სისტემა მაღალგანვითარებულია და მცენარის მთლიანი შიგ-



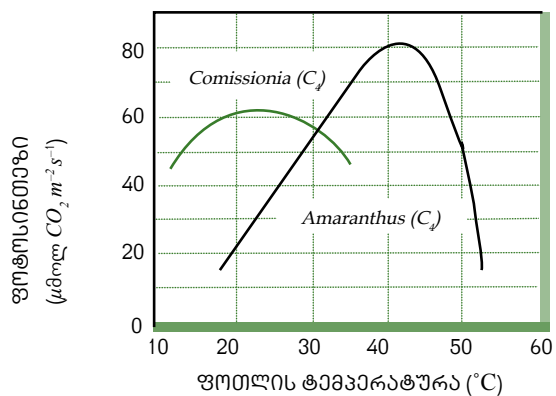
სურ. 5-15 წყლის საფარის ქვეშ მოზინადრე ორი წყალმცენარის სტრუქტურა (ა) *Myriophyllum* გავრცელებულია წყლებში, საკვები ნივთიერებების მაღალი კონცენტრაციაა. (ბ) *Isoetes* ხარობს ტბებსა და ტბორეებში სადაც, საკვები ნივთიერებების დაბალი შემცველობაა. გაიხსენეთ ჰაერით სავსე კამერები, რომლებიც იძლევიან აირთა შინაგანი ცვლის საშუალებას ფოთლებსა და ფესვებს შორის.

(Aeely and Mooney მიხედვით 1991.)

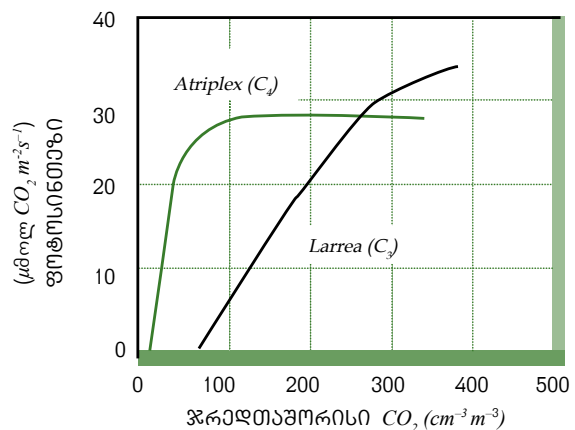
თავსი, ფესვებიდან ფოთლებამდე, სავსეა მსხვილი ჰაეროვანი სივრცეებით. ფოტოსინთეზის პროცესი მეტწილად თავს იჩენს იმ უჯრედებში, რომლებიც მოთავსებულია ფოთლების ჰაეროვან სივრცეებში. დანალექებში ნახშირორჟანგი ინარმოება ბაქტერიებისა და ცხოველების რესპირაციების შედეგად, რომლებიც ასევე ცლიან ჟანგბადს გარშემო წყალში. მცენარე იძენს CO_2 -ს დანალექებიდან ფესვებით. CO_2 ვრცელდება ფესვებიდან ფოთლებამდე შინაგანი ჰაეროვანი სივრცეების მეშვეობით და შემდეგ იქ ინახება ღამის განმავლობაში CAM ასიმილაციის მეშვეობით. ფოტოსინთეზის მიერ წარმოებული ჟანგბადი დღის განმავლობაში ვრცელდება და მიდის ფესვებამდე, სადაც

ის გამოიყენება ფესვების რესპირატორული უჯრედების მიერ.

Stulite Isoetes-ს ნათესავია და იზრდება ტორფის ნარჩენებზე სეზონურ ჭაობებში დაახლოებით 4000 მ სიმაღლეზე სამხრეთ ამერიკის ანდებში. *Stylite*-ს ფოთლებს აქვთ სქელი კუტიკულა, რომელიც არსებითად CO_2 -ისა და წყლის ორთქლის მიმართ გაუმტარია. ეს კუტიკულები ხელს უშლიან წყლის კარგვას მშრალ ამინში. ნახშირმჟავა მიიღება ხრწნადი ტორფიდან ფესვების მეშვეობით ისევე, როგორც მისი წყალმცენარე ნათესავის შემთხვევაში. ორივე შემთხვევაში, ფოთლებს შეიძლება ჰქონდეთ გაუმტარი გარეშე, ზედაპირი, რადგან ისინი შინაგანად ცვლიან აირებს ფესვებთან და შემდეგ ფესვების გარემოსთან.



(ა)



(ბ)

სურ. 5-16 (ა) ურთიერთდამოკიდებულება ფოტოსინთეზის (იზომება ფოთლის კვადრატულ კილომეტრზე წამში ასიმილირებული CO_2 -ის მიკრომოლებში) და ფოთლის ტემპერატურას შორის ზამთარში აქტიურ C_3 ტიპის უდაბნოს ბალახ *Comissionia claviformis*-ში და ზაფხულში აქტიურ C_4 ტიპის უდაბნოს ბალახში *Amaranthus palmeri*-ში: C_3 ტიპის მცენარე უფრო ეფექტურია 30°C -ზე დაბალ ტემპერატურაზე. (ბ) ურთიერთობა ფოტოსინთეზის უჯრედში CO₂-ის კონცენტრაციებთან უდაბნოს ორ ბუჩქში: *Atriplex hymenelytra* (C_4) და *Larrea divaricata* (C_3) ნიმუშის მიხედვით, სინათლის მაღალი ინტენსივობისა და 30°C ფოთლის ტემპერატურის დროს.

ევოლუციური ტრეიდ-ოფი (უარყოფითი კორელაციის ტიპი) C_3 და C_4 ფოტოსინთეზებს შორის

C_4 ფოტოსინთეზი ზრდის ნახშირბადის ასიმილაციის დონეს ცხელ გარემოში ჭარბი მზის გამოსხივებით და ზრდის წყლის გამოყენების კოეფიციენტს მშრალ ადგილებში. რატომ არ იყენებს ყველა მცენარე C_4 ფოტოსინთეზის გზას? პასუხი ამ კითხვაზე, როგორც ჩანს, სამი ნაწილისგან შედგება: 1. C_4 მცენარეებმა უნდა დახარჯონ ენერგია პირუვატიდან PEP-ის გენერირებისთვის. ასე რომ, C_4 ენერგეტიკულად C_3 -ზე ნაკლებმომგებიანი პროცესია. 2. რუბისკო შედარებით ეფექტურად მოქმედებს 25°C -ზე ნაკლებ ტემპერატურაზე, რადგან მას ნაკლები ტენდენცია აქვს იმისთვის, რომ იყოს დამჟანგავი. ამრიგად, C_4 ფოტოსინთეზის მოქმედება გამოირიცხავს გრილ გარემოს. გამოდის, რომ სინათლის და არა CO_2 -ის ხელმისაწვდომობა ზღუდავს ფოტოსინთეზს (5-16 ა). მაქსიმალური ფოტოსინთეზი მიიღწევა C_4 მცენარეების მიერ დაახლოებით 45°C -ზე. ეს ტემპერატურა ახლოსაა იმ მაქსიმალური ტემპერატურის მაჩვენებელთან, რომლის ატანაც შეუძლიათ მცენარეებს. ხოლო C_3 ფოტოსინთეზის მცენარეებისთვის მაქსიმალური ტემპერატურა 20° და 30°C -ია. შედეგად, C_4 ფოტოსინთეზი დომინირებს ცხელ, ხოლო C_3 ფოტოსინთეზი — გრილ კლიმატში (Teeri and Stowe 1976, Pearcy and Ehleringer 1984, Ehleringer et al. 1991). იქ, სადაც ისინი ერთად ჩნდებიან, C_4 მცენარეები ხშირად მწვანე რჩებიან ცხელი, მშრალი ზაფხულის განმავლობაში — პირობებში, რომლებიც აიძულებენ C_3 სახეობებს დაიძინონ. 3. C_4 მცენარეების შესაძლებლობა, დააგროვონ CO_2 ძარღვოვანი კანის უჯრედებში, მცირდება CO_2 -ის მაღალი კონცენტრაციის შემთხვევაში (სურ. 5-16 ბ). ზოგადად მიჩნეულია, რომ ფოტოსინთეზი განვითარდა მაშინ, როდესაც დედამიწის ადრეულ ატმოსფეროში CO_2 -ის მაღალი შემცველობა შეინიშნებოდა. ამრიგად, იმის მიუხედავად, რომ დედამიწის განვითარების ისტორიის განმავლობაში ცხელი და მშრალი კლიმატი ხშირი იყო, არ არსებობდა არავითარი ევოლუციური უპირატესობა C_4 ფოტოსინთეზისთვის, სანამ CO_2 -ის ატმოსფერული დონეები არ დაეცა დღევანდელ დონემდე (Ehleringer et al. 1991).

ფოტოსინთეზური მექანიზმები და კლიმატის გლობალური ცვლილება

სინათლის დიდი ნაწილი, რომელიც გადის ატმოსფეროში, შთაინთქმება დედამიწის ზედაპირის, მცენარეულობისა და წყლების მიერ. შესაძლებელია ამ ენერგიის ხელახალი გამოსხივება ინფრანითელი გამოსხივების სახით. ეს სუსტი გამოსხივებაა, რომლის სინათლის სხივების სიგრძე 700-დან 1000 ნმ-მდეა. ნახშირორჟანგი და სხვა ე.წ. **სათბურის აირები** ატმოსფეროში (წყლის ორთქლსა და ღრუბლებთან ერ-

თად) შთანთქმებენ ამ ინფრანითელ გამოსხივებას და აკავებენ სითბოს დედამიწის ზედაპირთან ახლოს. ამრიგად, დედამიწის ატმოსფერო ძალიან წააგავს სათბურს, სადაც შუშის ჭერი ატარებს სინათლეს, მაგრამ აკავებს შენობის შიგნიდან მომავალ გრძელ ტალღიან გამოსხივებას, რითაც ათბობს ინტერიერს. ჩვენ ამ ფენომენს სათბურის ეფექტს ვუწოდებთ. ბუნებრივი სათბური ინარჩუნებს დედამიწის ტემპერატურას ფიზიოლოგიური ფუნქციონირებისთვის აუცილებელი ტემპერატურის ფარგლებში, რითაც შესაძლებელს ხდის სიცოცხლეს იმ ფორმებში, რომლებიც ჩვენთვის ცნობილია.

ადამიანთა საქმიანობამ — კერძოდ, სანავთი ნიალისეულის წვამ ავტომობილთა ძრავებში, საკმაოდ გაზარდა CO_2 -ისა და სხვა სათბურის აირების კონცენტრაცია ატმოსფეროში (იხ. 11 თავი). ამით ძლიერდება დედამიწის სათბურის ეფექტიც და იწყება დედამიწის ატმოსფეროს მზარდი გათბობა. ეს პროცესი ახლა უკვე თვალშისაცემია (Vitousek 1994, Robert and MacArthur 1994) ზაფხული ამ წიგნის გამოცემამდე იყო ყველაზე ცხელი ზაფხული ამ დრომდე.

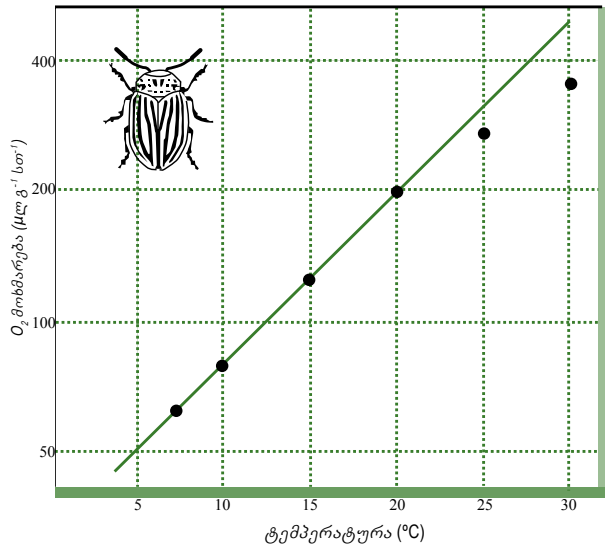
ჩვენი შენატანი CO_2 -ის კონცენტრაციაში ატმოსფეროში ორი სახის გავლენას ახდენს მცენარეებზე ფიზიკურ გარემოში. პირველი: ცხადია, იზრდება ფოტოსინთეზისთვის ხელმისაწვდომი CO_2 -ის რაოდენობა. მეორე: ვინაიდან CO_2 ზრდის სათბურის ეფექტს, მცენარეთა გარემოს ტემპერატურამ შეიძლება იმატოს. გრძელვადიან პერსპექტივაში ცვლილებებმა ატმოსფერული CO_2 -ის კონცენტრაციაში შეიძლება განსხვავებულად იმოქმედოს C_3 და C_4 ტიპის მცენარეების გავრცელებაზე. CO_2 -ის კონცენტრაციის გაზრდილი დონეები სავარაუდოდ გაზრდიან C_3 ტიპის მცენარეების უპირატესობის კოეფიციენტს იმ დროს, როდესაც C_4 მცენარეებს უპირატესობა ექნებათ CO_2 -ის დაბალ დონეებზე. პალეოეკოლოგიური კვლევები (ადრინდელი ეკოლოგიის კვლევები ნიალისეულისა და წარსულის შესწავლის სხვა საშუალებების გამოყენებით, მაგალითად, როგორიცაა ნახშირბადით დათარიღება) გვიჩვენებენ, რომ C_4 ტიპის მცენარეები გავრცელდნენ დედამიწაზე ატმოსფეროში დაბალი CO_2 კონცენტრაციის დროს, როგორც მაგალითად, მიოცენის დასასრულს (დაახლოებით 25 მილიონი წლის წინ), როცა C_4 ფართოდ იყო გავრცელებული (Ehleringer 1991).

ფოტოსინთეზის ინტენსივობა იზრდება ტემპერატურის ზრდასთან ერთად როგორც C_3 , ისე C_4 მცენარეებში, მაგრამ როგორც უკვე ვნახეთ (იხ. სურ. 5-16 ა), ეს ზრდა არ არის უსაზღვრო. მცენარეთა ყოველ სახეობას აქვს თავისი ოპტიმალური ფოტოსინთეზური ტემპერატურა და ეს ყოველთვის შეესაბამება მცენარეთა ზრდის ოპტიმალურ ტემპერატურას. ამრიგად, გარემოს ტემპერატურის ცვლილებებმა შეიძლება ზრდის პირობები არახელსაყრელი გახადოს მცენარეთათვის ამ გარემოში. როგორც C_3 , ისე C_4 მცენარეების გავრცელება ნაწილობრივ დამოკიდებულია ტემპერატურულ პირობებზე.

როგორც მცენარეთა გავრცელება, ისე მათი ზრდის დონე დაკავშირებულია ატმოსფეროში CO_2 -ის რაოდენობასთან და ტემპერატურასთან, რომელიც თავის მხრივ, დამოკიდებულია CO_2 -ის კონცენტრაციაზე. გლობალურ კლიმატურ ცვლილებებს შეიძლება არსებითი გავლენა ჰქონდეს მსოფლიოს სოფლის მეურნეობაზე (Adams et al. 1990, Parry 1990, Parry et al. 1990, Rosenzweig and Parry 1994). მეტიც, ამ ცვლილებათა ეფექტი შეიძლება განსხვავებული იყოს C_3 და C_4 მცენარეებისთვის. მრავალი მარცვლეული სახეობა, როგორიცაა ხორბალი, ბრინჯი, ლობიო და სხვა ბოსტნეული, C_3 მცენარეებია. ამგვარი მცენარეები მოსალოდნელია, რომ აყვავდებიან მაღალი CO_2 გარემოში, თუ შესაბამისად არ გაიზრდება ტემპერატურა. გლობალური ეკონომიკისთვის ყველაზე მნიშვნელოვანი მცენარეებია სიმინდი, ფეტვი, შაქრის ღერნამი და სორგო, რომელთაგან ყველა C_4 -ის ტიპისაა. ეს მცენარეები არ არიან ესოდენ მგრძნობიარე CO_2 -ის კონცენტრაციის მიმართ. ტემპერატურისა და CO_2 -ის კონცენტრაციის ზრდასთან ერთად, ზოგი მარცვლეული მცენარე ესოდენ წარმატებით ველარ გაიზრდება ზოგიერთ რეგიონში. ყველაზე ხშირად გამოყენებული კლიმატის გლობალური ცვლილების მოდელების მიხედვით, გლობალური ტემპერატურის ზრდას უარყოფითი ეფექტი ექნება როგორც C_3 , ისე C_4 მცენარეებზე, თუ ატმოსფეროში CO_2 -ის მაღალი დონე არ გამოიწვევს მცენარეთა ზრდას. მაგრამ CO_2 -ის მაღალი კონცენტრაცია რომც გამოიხატოს გაზრდილ ფოტოსინთეტიკურ ეფექტურობაში, C_3 ტიპის მცენარეები მაღალ ტემპერატურასა და მაღალი CO_2 -ის გარემოში უკეთეს მდგომარეობაში აღმოჩნდებიან, ვიდრე C_4 ტიპის მცენარეები.

5.5 სასიცოცხლო პროცესები ტაეპერ-ატურათა პინრო დიაპაზონში იჩენა თასს

ჩვენთვის ცნობილი სასიცოცხლო პროცესები ძირითადად შეზღუდულია ტემპერატურის იმ დიაპაზონში, რომლის დროსაც წყალი არის თხევადი. ეს დიაპაზონი 0°C - 100°C -ია დედამიწის ზედაპირზე. ტემპერატურას რამდენიმე წინააღმდეგობრივი გავლენა აქვს სასიცოცხლო პროცესებზე. სითბო ზრდის მოლეკულათა კინეტიკურ ენერგიას და ამით აჩქარებს ქიმიურ რეაქციებს. ბიოლოგიურ პროცესთა მიმდინარეობის დონეები ჩვეულებრივ იზრდება ორჯერ ან ოთხჯერ ტემპერატურის ყოველი 10°C -ით მატებისას ფიზიოლოგიური დიაპაზონის განმავლობაში (Schmidt-Nielsen 1983, Hochachka and Somero 1973, 1984). ზრდის ამ ფაქტორს ეწოდება პროცესის Q_{10} და ის განისაზღვრება ლოგარითმული მასშტაბით და ტემპერატურით გრაფიკზე დატანილ ფიზიოლოგიურ პროცესებს შორის ურთიერთობით (სურ. 5-17). ასევე ფერმენტები და სხვა ცილები ნაკლებ სტაბილური ხდებიან და მაღალ



სურ. 5-17 კოლორადოს კარტოფილის ხოჭოს ჟანგბადის მოხმარების დონე (log მასშტაბი). ჟანგბადის მოხმარების ზრდა ექსპონენციალურია, იზრდება რა 2,5 კოეფიციენტით ყოველ 10°C -ზე. ზრდის კოეფიციენტს ეწოდება პროცესის 10. (After Marzusch 1952)

ტემპერატურაზე მათ შეიძლება ვერ შეინარჩუნონ სტრუქტურა და ვერ იფუნქციონირონ ნორმალურად. ამასთან, უჯრედში სითბოს ენერგია გავლენას ახდენს ცილების კონფორმაციაზე. ისინი დაბალანსებული სითბოთი გამოწვეულ ბუნებრივ კინეტიკურ მოძრაობებსა და მოლეკულების სხვადასხვა ნაწილების ქიმიური მიზიდულობის ძალებს შორის. უჯრედის მემბრანაში არსებული და საკვები ენერგიის სახით, მრავალი ცხოველის მიერ დაგროვებული ცხიმის მოლეკულების ფიზიოლოგიური თვისებები დამოკიდებულია ტემპერატურაზე. გაციებისას, ცხიმი ხდება მკვრივი (წარმოიდგინეთ ცხიმი მაცივრიდან გამოღებულ ხორცზე), გამთბარი კი, თხევად მდგომარეობაში გადადის. ორგანიზმთა უმრავლესობისთვის შესაფერისი ტემპერატურების დიაპაზონი არის 0°C - 45°C ტემპერატურას შორის.

სიცოცხლე საოცრად მაღალ ტემპერატურაზე

ორგანიზმების მხოლოდ მცირე ნაწილს გააჩნია 45°C -ზე მაღალი ტემპერატურის პირობებში არსებობის უნარი. ფოტოსინთეზურ ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებს შეუძლიათ, აიტანონ 75°C ტემპერატურა (Brock 1970, 1985, Brock and Darland 1970). ზოგიერთი ბაქტერია, რომელსაც თერმოფილურ ბაქტერიებს უწოდებენ, ჩნდება ცხელ ზაფხულში წყლის დუღილის წერტილთან ახლო ტემპერატურაზე (სურ. 5-18). თერმოფილური ბაქტერიები ასევე მოიპოვებიან ოკეანის ჰიდროთერმულ ჭრილებში იქ, სადაც დედამიწის ქერქის ფილები ერთმანეთს უერთდებიან. ეს ჭრილები



სურ. 5-18. ცხელი ზაფხული იელოუსტონის (ყვითელი ქვა) ეროვნულ პარკში. იმის მიუხედავად, რომ წყლის ტემპერატურა დუღილის წერტილის ალნეცს, ზოგიერთი თერმოფილური ბაქტერია ცოცხლობს ამ გარემოში (რ. რიკლფსის ფოტო.)

ხშირად განლაგებულია ზედაპირიდან 3000 მეტრის სიღრმეზე, სადაც წყლის წნევამ შეიძლება გადააჭარბოს 40 mpa-ს. ამ ადგილებში, მაღალი წნევის გამო, წყლის დუღილის წერტილი გაცილებით მაღალია, ვიდრე ზღვის დონეზე და ამრიგად, წყალი რჩება თხევადი გაცილებით მაღალ ტემპერატურაზე. ახლანდელი კვლევის მიხედვით, საკმაოდ დიდი მრავალფეროვნება ორგანიზმებისა სახლობს ამ საოცრად ღრმა ცხელ ადგილებში (Straube et al. 1990, Deming and Baross 1993), ხოლო ამ ჭრილების გარშემო ძალიან ცხელ დანალექებში ხშირია ეუკარიოტული ორგანიზმები (Juniper et al. 1992). უნარი, რომელიც ძალიან მაღალ ტემპერატურაზე არსებობის საშუალებას იძლევა, ჯერ არ არის კარგად შესწავლილი. ბაქტერიათა უმრავლესობასთან შედარებით, თერმოფილურ ბაქტერიათა ცილებს აქვთ უმნიშვნელოდ განსხვავებული ამინომჟავების პროპორციები, რომლებიც ზრდიან ცილების მოლეკულებს შორის დამაკავშირებელ ძალებს. ისინი ასევე აძლევენ ამ ცილების სტრუქტურას საშუალებას, დარჩნენ სტაბილურნი 97°C ტემპერატურაზეც კი (Singleton and Ameluxen 1973, Hochachka and Somero 1984).

ზოგიერთი მცენარე (უდაბნოს მცენარეები აგავასა და კაქტუსის ოჯახებიდან) ადაპტირებულია საიმისოდ, რომ 50°C-ზე მეტ ტემპერატურას გაუძლოს (Nobel 1988). მშრალ და ნახევრადმშრალ გარემოში მცენარეთა ზედაპირი, კერძოდ კი ფოთლები, რომლებიც მზის საოცრად მაღალი გამოსხივების ქვეშ იმყოფებიან და გარემოს ტემპერატურაზე მეტად ხურდებიან. ეს ზრდის მცენარიდან წყლის აორთქლებას იმ დონემდე, რომ ის შეიძლება სიცხისგან სტრესულ მდგომარეობაში ჩავარდეს. მცენარეებს, რომლებიც არსებობენ მზის მაღალი გამოსხივების პირობებში, აქვთ უნარი, შეამცირონ მათზე მზის სხივების უშუალო ზემოქმედება. ცვილოვანი ზედაპირის განვითარება, ფოთლის ბუსუსების არსებობა, რომლებიც აირეკლავენ მზის სინათლეს ან ფოთლის სისქის ზრდა შემცირებული ზედაპირის ფართობით, შეგუების მაჩვენებელია.

ბევრი მცენარე განსაკუთრებით მგრძნობიარეა მაღალი ტემპერატურის მიმართ ადრეული განვითარების დროს ან ზრდის სხვა პერიოდებში. მოწყვლადობას უზარმაზარი ეკონომიკური გავლენა აქვს სასოფლო-სამეურნეო ეკოსისტემებში, სადაც მაღალ ტემპერატურას კრიტიკულ პერიოდში ზრდის პრო-

ცესში შეუძლია, დააზიანოს ნათესები და შეამციროს მოსავალი. ისეთი მცენარეები, როგორებიცაა სოიოს მარცვლები, ბამბა, პომიდორი, ბრინჯი, სორგო და ვიგნა, განსაკუთრებით მგრძნობიარეა მაღალი ტემპერატურის მიმართ განვითარების ადრეულ ფაზაში. ამ მცენარეთა სახეობების უმრავლესობაში თესლის ან რბილობის განვითარება მცირდება მაღალი ტემპერატურის დროს.

სიცოცხლე საოცრად დაბალ ტემპერატურაზე

მიუხედავად იმისა, რომ ტემპერატურა დედამიწაზე იშვიათად სცდება 50°C-ს, გარდა ნიადაგის ზედაპირისა ცხელი ზაფხულის დროს უდაბნოებში, გაყინვის წერტილს დაბლა დანეული ტემპერატურა ხშირია დედამიწის ზედაპირის ვრცელ ტერიტორიებზე. როდესაც ცოცხალი უჯრედები იყინება, ყინულის კრისტალური აგებულება არღვევს სასიცოცხლო პროცესთა უმრავლესობას და მას შეუძლია, დააზიანოს უჯრედის სტრუქტურა, რაც სწრაფ სიკვდილს იწვევს. მრავალი სახის ორგანიზმი წარმატებით უმკლავდება გაყინვის ტემპერატურას იმ მექანიზმების გააქტიურებით, რომლებიც საშუალებას აძლევენ მათ თავიდან აიცილონ გაყინვა (Somme 1964, Baust 1973).

წყლის გაყინვის წერტილი შეიძლება შესუსტებულ იქნას გახსნილი ნივთიერებების მეშვეობით, რომლებიც ხელს უშლიან ყინულის ფორმირებას, მაგალითად, ზღვის წყლის მეშვეობით, რომელიც შეიცავს დაახლოებით 3,5% გახსნილ მარილს, გაყინვის წერტილი არის 1,9°C. ხერხემლიანთა უმრავლესობის სისხლი და სხეულის ქსოვილი ზღვის წყლის მარილის შემცველობის ნახევარზე ნაკლებ მარილს შეიცავს და ამიტომ, შეიძლება გაიყინოს უფრო მაღალ ტემპერატურაზე, ვიდრე ოკეანე. უფრო მარილიან სისხლს შეეძლო, საშუალება მიეცა ხერხემლიანებისთვის, პოლარულ ზღვებში ეარსებათ, მაგრამ ცილების სტრუქტურა და ფუნქციები ზედმეტად მგრძნობიარეა მარილის კონცენტრაციის მიმართ ამგვარი პრაქტიკული გამოსავლის აღსრულებისთვის. მრავალი ორგანიზმი ამცირებს სხეულის გაყინვის წერტილს დიდი რაოდენობით (30%-ამდე ზოგიერთ სახმელეთო ხერხემლიანში) გლიცერინისა და გლიკოლპროტეინების საშუალებით, რომლებიც ანტიფრიზის სახით მოქმედებენ. მათი არ-

სებობა სისხლსა და ქსოვილში საშუალებას აძლევს არქტიკულ თევზებს, იყვნენ აქტიური ზღვის წყალში, რომელიც ზომიერი და ტროპიკული ზღვის თევზების სისხლის ნორმალური გაყინვის წერტილზე ცივია (DeVries 1980, 1982).

მეორე გამოსავალს გაყინვის პრობლემიდან გადაციება წარმოადგენს. გარკვეულ პირობებში სითხეები შეიძლება დაეცნენ გაყინვის წერტილის ქვემოთ ყინულის კრისტალების ფორმირების გარეშე. ყინული, როგორც წესი, ფორმირდება რაიმე ობიექტის, თესლის გარშემო, რომელიც შეიძლება იყოს ყინულის კრისტალი ან სხვა რომელიმე ნაწილაკი. თუ ამგვარი თესლი არ არსებობენ, სუფთა წყალი შეიძლება თავის გაყინვის წერტილზე 20°C-ით ნაკლებ ტემპერატურამდე გაცივდეს. ამრიგად, თუ ორგანიზმი შეძლებს, გამოდევნოს თესლი თავისი სხეულის სითხეებიდან, მას შეეძლება გადარჩეს ძალიან ცივ ტემპერატურაზე. დადგინდა, რომ გადაციების დონე რეპტილიებში არის 10°C (Packard et al. 1997) და 18°C – ხერხემლიანებში, კერძოდ მწერებსა და ობობებში (e.g., Baust and Morrissey 1975, Catley 1992, Bayram and Luff 1993, Storey et al. 1993, Danks et al. 1994, Lee et al. 1994, Van der Merwe et al. 1997). მწერებში გადაციების წერტილი შეიძლება გაზრდილ იქნას ბაქტერიებისა და სოკოს არსებობით, რომლებიც ხელს უწყობენ ყინულის კრისტალების ფორმირებას (Lee et al. 1993, Lee et al. 1994). როდესაც ამგვარი ბაქტერია ან სოკო შთაინთქმება მწერის მიერ, ზამთარში შეიძლება მნიშვნელოვანმა სიკვდილიანობამ იჩინოს თავი. მიჩნეულია, რომ შესაძლებელია ზოგიერთი პარაზიტული მწერის კონტროლირება ბაქტერიებისა და სოკოს გამოყენებით (Lee et al. 1993). გადაციება არ შეინიშნება ზოგიერთ ცხოველში, როგორიცაა, მაგალითად, ამფიბიები, რადგან ამფიბიების წყალგამტარ კანს არ შეუძლია შეაჩეროს სხეულში თესლის ფუნქციის შესაძლო მატარებელი მცირე ყინულის კრისტალების ან სხვა ნაწილაკების შეღწევა (Pinder et al. 1992). მცენარეთა ხის საფარი შეიძლება გადაცივდეს 15°C-მდე და ზოგი ქსოვილი, როგორიცაა, ვთქვათ, წიწვოვანი ხეების კვირტი, შეიძლება გადაცივდეს 40°C-მდე (Burke et al. 1976, George et al. 1982, Hopkins 1995). მცენარეებში გადაციება მიიღწევა დაახლოებით იმავენაირად, როგორც ცხოველებში: ქსოვილის სითხეებს არ აქვთ სტრუქტურა, რომლის გარშემოც ყინულის კრისტალების ფორმირება შეიძლება.

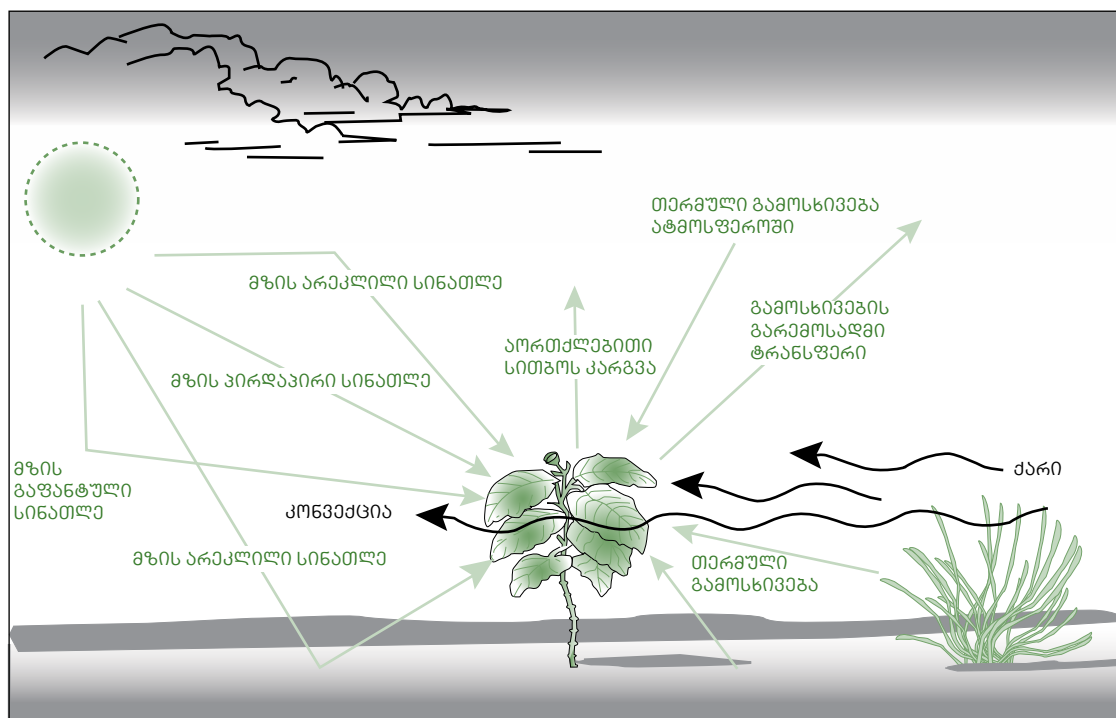
და ბოლოს, ზოგიერთ მცენარესა და ცხოველს შეუძლია, აიტანოს სხეულის სითხეების მთლიანი ან უმეტესი ნაწილის გაყინვა. ამგვარი ორგანიზმები ფლობენ მექანიზმებს, რომლებიც ზღუდავენ ყინულის ფორმირებას უჯრედებს შორის სივრცეში და არა უჯრედში. ვინაიდან მარილები გამოიყენებიან ყინულიდან და ამიტომ გროვდებიან თხევად წყალში უჯრედებს შორის, ყინვაგამძლე ცხოველები უნდა გაუმკლავდნენ მარილის საოცრად მაღალ დონეებს ზამთარში.

ხერხემლიან ცხოველებს შორის, ბაყაყთა მხოლოდ მცირე რაოდენობას (სულ ოთხი სახეობა), როგორიცაა სალამანდრები და ადრეული განვითარების დონეზე მყოფი მოხატული კუ (*Chrysemys picta marginata*), აღმოაჩნდათ მექანიზმი ორგანიზმის სითხეებიდან ყინვის განსაღვენად (Pinder et al. 1992, Packard et al. 1997). ამ სახეობებში უჯრედთაშორისი სითხეები იყინება წყლის გაყინვის წერტილზე დაბალ ტემპერატურაზე (დაახლოებით 10°C). ინტესტიციალური სითხეების გაყინვას გამოაქვს წყალი ხსნადი ნივთიერებებიდან, რითაც ზრდის მარილის კონცენტრაციას დარჩენილ სითხეებში, ხდის რა მათ ჰიპერტონულებს უჯრედის შიგთავსის მიმართ. ეს ინვესს წყლის ქსელურ მოძრაობას უჯრედიდან გარეთ და მარილების მოძრაობას უჯრედში. ამ პროცესის დროს ხსნადების კონცენტრაცია გამომშრალ უჯრედში იზრდება მანამ, სანამ გაყინვის წერტილი საოცრად დაბალ მაჩვენებელზეა გაჩერებული (ეს მონათესავეა მექანიზმისა, როდესაც ამცირებენ წყლის გაყინვის წერტილს მასში მარილის დამატებით). უჯრედშორის სივრცეებში გაყინვის შეზღუდვა აფერხებს ნაზი უჯრედების ორგანოების დაზიანებას ყინულის კრისტალების მიერ ისევე, როგორც ამცირებს უჯრედის შიგნით არსებული სითხეების გაყინვის წერტილს. თუმცა უჯრედმა კვლავ უნდა განაგრძოს ფუნქციონირება, ყოველ შემთხვევაში, მინიმალურ დონეზე მაინც, დრამატულად გაზრდილი ხსნადი ნივთიერებების კონცენტრაციის პირობებში, თუ ცხოველს ყინვის გადატანა სურს.

მცენარეები, რომლებიც პოლარულ განედებში ან დიდ სიმაღლეზე არსებობენ, ხშირად არიან საკმარისად ცივი ტემპერატურის გავლენის ქვეშ. ზოგიერთი მცენარე, როგორიცაა ლარიქსი (*Larix dahurica*), რომელმაც უნდა გაუძლოს ციმბირულ ზამთრებს, სადაც ტემპერატურა შეიძლება დაეცეს 70°C-მდე, იტანს თავისი ქსოვილების გაყინვას. ხშირად ამგვარ სახეობებში ისეთი ქსოვილები, როგორიცაა თესლი, საკმაოდ გამომშრალია და არ იყინება. როგორც ამფიბიებსა და სხვა ყინვაგამძლე ცხოველებში, ამ მცენარეთა ყინულის ფორმაცია იზღუდება უჯრედის გარეშე არელების მიერ, რითაც მცირდება უჯრედული დაზიანება ყინულის ფორმაციების მეშვეობით (Hopkins 1995).

5.6 გამოსხივება, გამტარობა და კონვექცია განსაზღვრავს ხემათა მოზიდვას ორგანიზმების თერმულ გარემოს

ობიექტების მიერ შთანთქმული მზის გამოსხივების უმეტესი ნაწილი სითბოდ გადაიქცევა. დედამიწა თბება დღის განმავლობაში და გრილდება ღამით. როდესაც დღის ხანგრძლივობა იზრდება ზაფხულში და მზე ცაში ზევით იწევს, გარემო სულ უფრო თბილი ხდება, რადგან ყოველდღე იმაზე მეტ სითბოს იღებს, ვიდრე



სურ. 5-19 მცენარესა და მის გარემოს შორის სითბოს გაცვლის გზები გამოსხივებით, კონვექციითა და აორთქლებით (After Gate 1980).

კარგავს. მზე ათბობს ატმოსფეროს, რითაც იწვევს მის გაფართოვებას და ამრიგად, იქმნება ქარი. წყლის მიერ შთანთქმული ენერგია წარმოადგენს აორთქლებისთვის საჭირო სითბოს უდიდეს წყაროს.

სითბო არის სისტემაში მოლეკულათა მთლიანი კინეტიკური ენერგია. სისტემის ტემპერატურა არის

მოლეკულათა საშუალო კინეტიკური ენერგია. როგორც მესამე თავში განვიხილეთ, თითოეული ობიექტი და ორგანიზმი მუდმივად ცვლის სითბოს გარემოსთან. როდესაც გარემოს ტემპერატურა აჭარბებს ორგანიზმისას, ორგანიზმი იღებს სითბოს და უფრო თბება. როდესაც გარემო გრილი ხდება, ორგანიზმიც კარგავს სითბოს და ცივდება. ორგანიზმის სითბოს ბიუჯეტი მოიცავს სითბოს მოპოვებისა და დაკარგვის გზებს (სურ. 5-19). როდესაც ტემპერატურა განიხილავთ, სითბო თანაბრად იკარგება. როდესაც მოგება აჭარბებს დანაკარგს, ენერგია ინახება ან გროვდება სხეულში და ორგანიზმის ტემპერატურა იწვეს. როდესაც დანაკარგი აჭარბებს მიღებას, მისი ტემპერატურა ეცემა.

გამოსხივება არის ელექტრომაგნიტური ენერგიის შთანთქმა ან გამოყოფა. გამოსხივების წყაროები გარემოში არის მზე, ცა (გაფანტული სინათლე) და ლანდშაფტი, მათ შორის მცენარეულობაც. ღამით, იმის მიუხედავად, რომ ვერ ვხედავთ ინფრანითელ გამოსხივებას, მზეზე გამთბარი ობიექტები ხელახლა ასხივებენ თავიანთ შენახულ სითბოს გარემოს გრილი ნაწილებისაკენ და საბოლოოდ — სივრცეში. ორგანიზმთა სხეულები, განსაკუთრებით თბილისსხილიანი ფრინველებისა და ძუძუმწოვრებისა, ხშირად ღამით ყველაზე მკაფიო ობიექტებია (სურ. 5-20). ვინაიდან გამოსხივება იზრდება თემოდინამიკული ტემპერატურის (K) მეოთხე ხარისხით, ჩვენ ვასხივებთ უსაზღვროდ დიდი რაოდენობის ენერგიას კრიალა, ღამის შავ ცაზე. ჩვენ ასევე შეგვიძლია გამოსხივების მიღება ატ-



სურ. 5-20 კანადური ბატების თერმული სურათები გრილი დილის მდგომარეობაში. ცხადია, რომ ბატები მეტ ენერგიას კარგავენ კისრებიდან და ფეხებიდან, ვიდრე კარგავენ იზოლირებული სხეულიდან (სურათი მოგვანოდა რ. ბუნსტრამ, from Boonstra et al. 1995)

მოსფერული წყლის ორთქლისა და მცენარეულობის-გან, რომლებიც აბალანსებენ ჩვენს გამოსხივებას.

გამტარობა (კონდუქცია) არის კინეტიკური ენერგიის ტრანსფერი კონტაქტში მყოფ ნივთიერებებს შორის ან ნივთიერების ერთი ნაწილიდან მეორეში. ნივთიერების თერმული გამტარობა (k) გამოიხატება ვატებში (ჯოულები წამში), ნორმალიზდება განივკვეთის ფართობის (sm^2), განვლილი მანძილის ინვერსიის (sm^{-1}) და ტემპერატურის გრადიენტის ($^{\circ}C$) მიერ. ამრიგად, კონდუქციის ერთეულებია: ვტ, sm^2 , sm , $^{\circ}C$ და ვტ $sm^{-1}C^{-1}$. ნივთიერებები დიდად განსხვავდებიან სითბოს გამტარობის შესაძლებლობებით. ვერანაირი სითბო ვერ გაივლის ვაკუუმში ($k = 0$). ზოგიერთი მეტალი, როგორიცაა ვერცხლი ($k = 4,3$) და სპილენძი ($k = 4,0$), სწრაფად ატარებენ სითბოს. გამტარობის დონე ორ ობიექტს შორის ან ორგანიზმის შინაგან და გარეგან გარემოს შორის, დამოკიდებულია ზედაპირის საიზოლაციო თვისებებზე (გამძლეობა სითბოს ტრანსფერის მიმართ, k -ს ფუნქცია და ზედაპირის სისქე), ზედაპირის არეალსა და ტემპერატურის გრადიენტზე. ორგანიზმს შეუძლია, მოიპოვოს ან დაკარგოს სითბო იმის მიხედვით, თუ რა დამოკიდებულებაა ორგანიზმისა და გარემოს ტემპერატურებს შორის.

კონვექცია არის სხვადასხვა ტემპერატურის სითხეთა და აირთა მოძრაობა, კერძოდ ზედაპირებზე, რომლებზეც ხდება სითბოს ტრანსფერი გამტარობის გამო. ხშირად სითხეები და აირები მოძრაობენ არეულად მორევეებისა და ნაკადების სახით. ჰაერი სითბოს ცუდად ატარებს. უძრავი ჰაერის სასაზღვრო ფენა ფორმირდება სხეულის ზედაპირზე. თბილი სხეული ათბობს ამ სასაზღვრო ფენას თავისი ტემპერატურით, ეფექტურად იზღვევს რა თავს სითბოს კარგვისგან. ჰაერის დინებას ზედაპირზე შეუძლია, დაარღვიოს სასაზღვრო ფენა და გაზარდოს გამტარობით სითბოს ცვლის დონე. სითბოს სხეულიდან კონვექცია არის საფუძველი ქარით გაგრილების ეფექტისა. ცივ დღეს ჰაერის მოძრაობა უფრო მეტი სიცივის შეგრძნებას გვიტოვებს, ვიდრე ეს სინამდვილეში ხდება. მაგალითად, როდესაც $7^{\circ}C$ დროს 32 კმ/სთ ქარი უბერავს, სიცივე აღწევს $23^{\circ}C$ -ს.

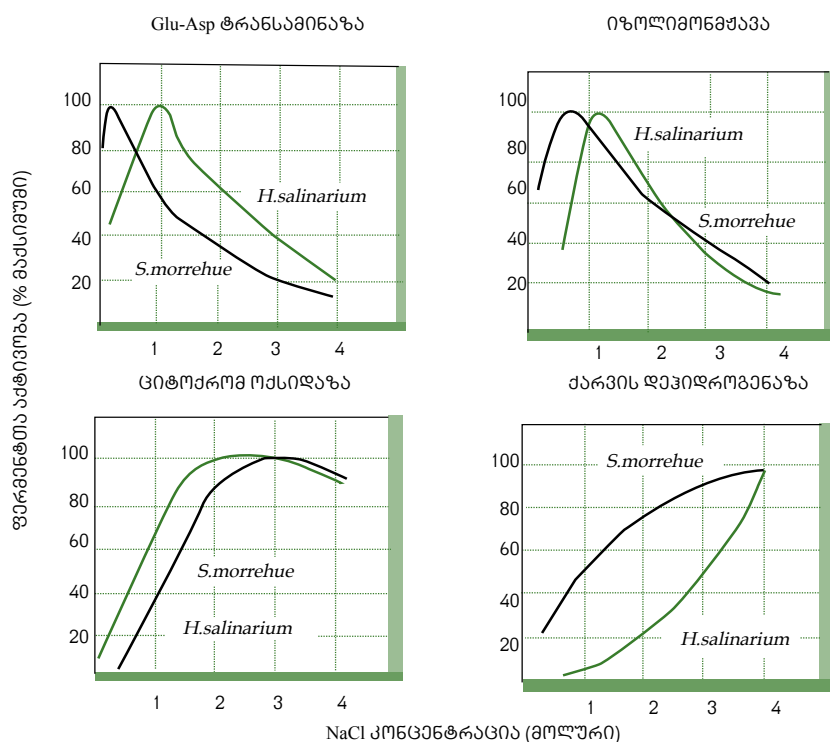
წყლის **აორთქლება** მოითხოვს სითბოს. სხეულის ზედაპირიდან 1 გ წყლის აორთქლება ჩამოაშორებს 2,43 კჯ სითბოს $30^{\circ}C$ -ზე. როდესაც მცენარეები და ცხოველები ცვლიან ენერგიას გარემოსთან, წყალი ორთქლდება მათი რესპირატორული ზედაპირებიდან. მცენარეებში წყლის აორთქლებას ფოთლების ზედაპირიდან **ტრანსპირაცია** ეწოდება. აორთქლების, ტრანსპირაციული სითბოს კარგვის დონე დამოკიდებულია ორგანიზმის ზედაპირზე არსებული წყლის რაოდენობაზე, ჰაერისა და ზედაპირის შედარებით ტემპერატურაზე და ატმოსფეროს ორთქლის წნევაზე. ორთქლის წნევა არის საზომი ატმოსფეროს შესაძლებლობისა — შეიკავოს წყალი. როდესაც ორთქლის წნევა ატმოსფეროში გამოხატულია, ის წარმოადგენს წყლის ორთქლის ფრაქციულ წონას გაჯერებულ

ჰაერში. ამრიგად, $30^{\circ}C$ ატმოსფეროს ორთქლის წნევა არის 0,042 ატმ, რაც ნიშნავს, რომ ჰაერს შეუძლია 4,2% წყლის შეკავება წონით. როდესაც წყლის წვეთებით გაჯერებული ჰაერის ტემპერატურა ეცემა $30^{\circ}C$ -დან $20^{\circ}C$ -მდე, მისი წყლის შეკავების შესაძლებლობა ეცემა 4,2%-2,3% და განსხვავება თითქმის 2% კონდენსირდება და ქმნის ღრუბლებს ან ატმოსფერულ დანალექებს.

სითბოს მსგავსად, სინოტივეც შეიძლება შეკავებული იქნას ჰაერის სასაზღვრო ფენის მიერ, რომელიც ფორმირდება სხეულის გარშემო. კონვექცია არღვევს საზღვარს ისევე, როგორც გამტარობით სითბოს კარგვას. რადგანაც თბილი ჰაერი უფრო მეტ წყალს იკავებს, ვიდრე ცივი ჰაერი ($51 \text{ g m}^{-3} 40^{\circ}C$ -ზე; $17,3 \text{ g m}^{-3} 20^{\circ}C$ -ზე და $4,8 \text{ g m}^{-3} 0^{\circ}C$ -ზე), მას უფრო მეტი წყლის აორთქლების პოტენციალი აქვს, ვიდრე ცივ ჰაერს. როდესაც წყალი უხვად მოიპოვება ცხელ კლიმატებში, ცხოველები აორთქლებენ წყალს თავიანთი კანიდან და რესპირატორული ზედაპირებიდან, რათა გაგრილდნენ. ცივ გარემოში თბილისხლიანი ცხოველებისთვის აორთქლება შეიძლება გახდეს აუცილებელი პრობლემა, როდესაც მცირე რაოდენობის წყლის შემცველი ცივი ჰაერი თბება სხეულის ზედაპირთან კონტაქტისას. ზამთრის დღეებში ჩვენ ამგვარი წყლის კარგვის მაგალითებს ვხედავთ, როდესაც ფილტვების თბილი ზედაპირიდან აორთქლებული წყალი კონდენსირდება, როცა ჩვენი სუნთქვა ერევა ცივ ჰაერს.

5.7 ადაპტაციების შედეგად ორგანიზმთა ოპტიმალური ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურას ემთხვევა

ნახშირორჟანგი, ჟანგბადი და ნიადაგის მკვებავი ნივთიერებები, განსხვავებით ტემპერატურისა და მარილის კონცენტრაციისგან, გავლენას ახდენენ ორგანიზმზე. ეს გავლენა გამოიხატება იმ დონეებში, რომლებითაც მიმდინარეობენ ფიზიკური და ბიოქიმიური პროცესები და ასევე გამოიხატება იმ ეფექტებში, რომლებსაც ისინი ახდენენ ისეთი ბიოქიმიურად მნიშვნელოვანი მოლეკულების სტრუქტურაზე, როგორიცაა ცილები და ლიპიდები (Hochachka and Somero 1973, 1984). ამგვარი ინტერაქციების შედეგად, ყოველ ორგანიზმს ზოგადად აქვს პირობათა ვიწრო დიაპაზონი, რომელსაც ის საუკეთესოდ ერგება, რომელიც განსაზღვრავს მის **ოპტიმუმს**. ოპტიმუმი ბუნებრივი გადარჩევის საგანია, რომელიც მოქმედებს უჯრედების ქსოვილებში ფერმენტებისა და ლიპიდების ფუნქციონირებაზე, რათა ხელი შეუწყოს ორგანიზმების ფუნქციონირებას გარემოს გარკვეულ პირობებში. პირობათა დიაპაზონი, რომლის ატანაც ორგანიზმებს შეუძლიათ, საკმაოდ ცვალებადია. ამტანობის ფართო დიაპაზონის მქონე (ასე ვთქვათ, ფიზიოლოგიური გენერალისტები) ორგანიზმებს **ევრიტიპური** ორგანიზმები ეწოდებათ. ვიწრო ამტანობის დიაპაზონის



სურ. 5-21 არსებული აღნიშნული ფერმენტების აქტივობის დონეები *Halobacterium salinarium* პალაფილურ ბაქტერიებში (მწვანე მრუდი) და *S.morrhuae*-ში (ნაცრისფერი მრუდი). ეს უკანასკნელი არის ბაქტერია, რომელსაც არ შეუძლია მარილის მაღალი კონცენტრაციების ატანა. ზღვის წყალში მარილის კონცენტრაცია არის დაახლოებით 0,6 მოლი. (After Larsen 1962.)

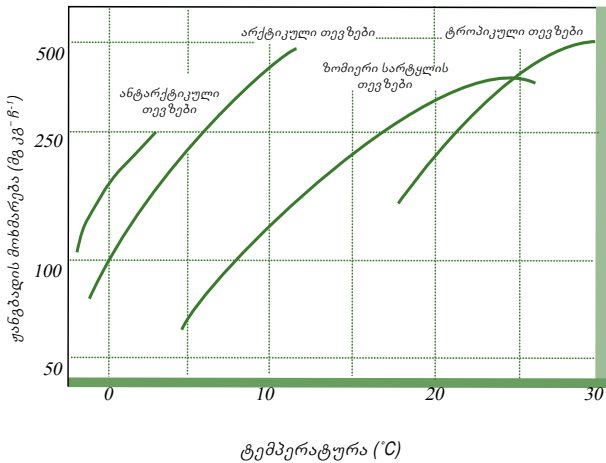
მქონე ორგანიზმებს (ფიზიოლოგიური სპეციალისტები) კი — **სტენოტიპური**. გარემო პირობების ოპტიმუმი მომხდარი ძვრები შეგვიძლია დავინახოთ მარილის დაბალი კონცენტრაციებზე ადაპტირებულ ბაქტერიებსა და კონცენტრირებულ მარილწყალში მობინადრე **ჰალოფილურ** სახეობებში არსებულ სხვადასხვა ფერმენტებზე მარილის კონცენტრაციების ეფექტების შედარებით (სურ. 5-21). თუმცა, მიუხედავად იმისა, რომ ოპტიმალური მარილის კონცენტრაცია *ჰალოფილური Halobacterium salinarium*-სთვის ძალიან მაღალია, მის ყველა ინდივიდუალურ ფერმენტს როდი აქვს მარილის მაღალი ოპტიმუმი. ისინი ოდნავ მაღალია მარილის კონცენტრაციებისადმი არადაპტირებული სახეობების ოპტიმუმზე.

როგორც წესი, წყლის გაყინვის წერტილსა (0°C) და ცოცხალ ფორმათა უმრავლესობის ტემპერატურის ზედა ზღვარს (40°C - 50°C) შორის მაღალი ტემპერატურა აჩქარებს ცხოვრების ტემპს ორგანიზმისა და მისი გარემოს კინეტიკური ენერგიის გაზრდით. ტემპერატურა გავლენას ახდენს ისეთ ფიზიკურ პროცესებზე, როგორებიცაა დიფუზია და აორთქლება, აგრეთვე ბიოქიმიურ რეაქციებზე. მაგალითად, გაზრდილი ტემპერატურა აჩქარებს აირების დიფუზიას ფრინველის კვერცხის ნაჭუჭში ან მინერალური იონების დიფუზიას გრუნტის წყლებში. ტემპერატურა ასევე გავლენას ახდენს ფერმენტებისა და სხვა ცილების ფორმაზე, რადგან ასეთ მოლეკულებზე გადაცემულ სითბოს ენერგიას შეუძლია, დაშალოს ის სუსტი ძალები, რომლებიც ინარჩუნებენ სტრუქტურას. ყოველი ფერმენტი საუკეთესოდ ფუნქციონირებს ტემპერატურათა ვი-

წრო დიაპაზონში, რომელსაც განსაზღვრავს ამინომჟავათა თანმიმდევრობა მის ცილების ჯაჭვში (ცილის თავდაპირველი სტრუქტურა) და განსაზღვრავს ისიც, თუ როგორ მოქმედებენ ისინი ბმებზე, რომლებიც ცილების გარკვეულ კონფიგურაციებს ქმნიან. ეს თანმიმდევრობანი წარმოადგენენ ცხადია, ევოლუციური მოდიფიკაციების საგნებს.

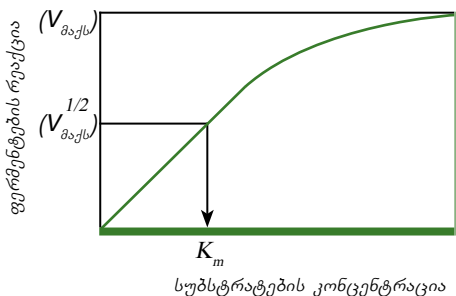
ტემპერატურული ადაპტაცია მჟღავნდება გარემოდან აღებული სხვადასხვა ტემპერატურული მახასიათებლის მქონე ორგანიზმების შედარებით. როდესაც ჩვენ ვაკვირდებით სხვადასხვა ტემპერატურაზე ამ ორგანიზმების ქცევას, ვამჩნევთ, რომ თითოეული მათგანი, როგორც წესი, ახორციელებს მაქსიმალურ აქტივობას ისეთი ტემპერატურის პირობებში, რომელიც მისი ბუნებრივი პირობების ტემპერატურას შეესაბამება. მრავალი თევზი ყინულოვან ოკეანეში ანტარქტიკის გარშემო ისევე აქტიურად ცურავს, როგორც ტროპიკული მარჯნის რიფების ბინადარი თევზი. ჟანგბადის მოხმარებასა და წყლის ტემპერატურას შორის ურთიერთობის ამსახველი გრაფიკები გვიჩვენებენ, რომ ცივი წყლის თევზების მეტაბოლური დონეები იმდენად მორგებულია, რომ ცივ წყალში მათი აქტივობის დონეები უტოლდება თბილ წყალში მობინადრე თევზების აქტივობას (სურ. 5-22). ტროპიკული თევზი რომ ცივ წყალში მოვათავსოთ, ის პასიური ხდება და მალე კვდება. შესაბამისად, ანტარქტიკის თევზებს არ შეუძლიათ, გაუძლონ 5°C - 10°C -ზე მაღალ ტემპერატურას.

როგორ შეიძლება ცივ გარემოში მობინადრე თევზები მეტაბოლურად ისეთივე აქტიურები იყვნენ,



სურ. 5-22

როგორც თევზები ტროპიკებიდან? მეტაბოლიზმი შედგება ბიოქიმიურ ტრანსფორმაციათა სერიებისგან, რომელთა უმრავლესობის კატალიზატორები ფერმენტები არიან. რადგანაც მოცემული ტრანსფორმაცია თავს უფრო სწრაფად მაღალ ტემპერატურებზე იჩენს, ვიდრე დაბალზე, სიცივესთან ადაპტირებულ თევზებში აღმოჩენილმა კომპენსაციამ უნდა მოიცვას იმ სუბსტრატების ან ფერმენტების რაოდენობრივი ზრდა, რომლებიც ამ პროცესში თითოეული ნაბიჯის კატალიზატორები არიან (Somero 1978). მრავალი ფერმენტი თავს იჩენს შედარებით განსხვავებული ფორმებით, რომლებიც ხასიათდებიან ცილების ჯაჭვში ამინომჟავების ცვლილებით. ამ ფორმებს უწოდებენ **იზოფერმენტებსა** და **იზოენზიმებს**. მათი განსხვავება, როგორც წესი, გენის მცირე ცვლილებიდან გამომდინარეობს, რომელიც შიფრავს ცილის სტრუქტურას.

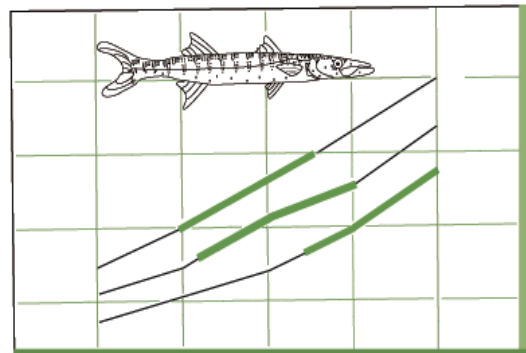


სურ. 5-23 ფერმენტების რეაქციის, როგორც სუბსტრატების კონცენტრაციის ფუნქციის სიჩქარე. რეაქციის დონეები თანაბრდება, როდესაც ფერმენტები გაჯერებულია (V_{max}). მიხაილს-მენტანის კონსტანტა (K_m) არის სუბსტრატების კონცენტრაცია, რომელშიც რეაქცია მიმდინარეობს თავისი მაქსიმალური დონის ნახევარი ძალით.

ფერმენტთა სტრუქტურები განსხვავდებიან არა მარტო სხვადასხვა სახეობის პოპულაციებისა და წარმომადგენლების შორის, არამედ ერთზე მეტმა ფერმენტის ფორმამ შეიძლება იჩინოს თავი ერთსა და იმავე პოპულაციაში და ერთ ინდივიდშიც კი (მაშისა და დედისგან სხვადასხვა სახის ფერმენტები შეიძლება იქნეს გადაცემული).

იზოლირებული ფერმენტების ფუნქციონირების ლაბორატორიულმა კვლევამ ბევრ შემთხვევაში გვიჩვენა, რომ სხვადასხვა იზოფერმენტს სხვადასხვა კატალიზური თვისება აქვს, როდესაც მათ სხვადასხვა ტემპერატურაზე, pH, მარილის კონცენტრაციებზე და სუბსტრატების ხელმისაწვდომობაში ცდიან. კატალიზური შესაძლებლობის გაზომვის ერთ-ერთი გზა არის ის სიადვილე, რომლითაც ფერმენტი უერთდება სუბსტრატს. ეს, როგორც წესი, გამოხატულია **მიქაელ-მენტანის კონსტანტას** (K_m) სახით, რაც წარმოადგენს სუბსტრატის კონცენტრაციას, რომლის დროსაც რეაქციის სიჩქარე მისი მაქსიმუმის ნახევარს უდრის. ოპტიმალურად ადაპტირებულ ფერმენტებს ეს მუდმივა სუბსტრატების კონცენტრაციის იმ დიაპაზონში აქვთ, რომელიც როგორც წესი, ქსოვილებში მოიპოვება. კატალიზური რეაქციის დონე, ამრიგად, ძალიან მგრძნობიარეა სუბსტრატის კონცენტრაციებში მომხდარი ცვლილებების მიმართ (სურ. 5-23). K_m სიდიდეები ლაქტატდეჰიდროგენაზის (LDH) იზოფერმენტებისთვის ბარაკუდების სამ სახეობაში ასახავს კომპენსაციას. იმ ტემპერატურათა დიაპაზონში, რომელსაც თითოეული ამ სახეობათაგანი აწყდება, გარკვეული LDH-ების K_m სიდიდეები ერთნაირია (სურ. 5-24).

მეტაბოლური კომპენსაციის სურათი ცხადია, საოცრად გამარტივებულია. გარემოში ცვლილებები-



სურ. 5-24 ურთიერთობა K_m -სა და ტემპერატურას შორის სამი სახეობის ბარაკუდას (*Sphyræna*) ფერმენტებში ზომიერი (t), სუბტროპიკული (st) და ტროპიკული (tr) წყლებიდან. ტემპერატურის კომპენსაციის გამო ამ სამი სახეობის K_m -ები თითქმის იდენტურია მათი გარემოს ნორმალური ტემპერატურის დიაპაზონის ფარგლებში. (After Hochachka and Somero 1984.)

სადმი ადაპტირება მოითხოვს მეტაბოლური გზების სრულ გადაწყობას, რაც შეიძლება მოიცავდეს ცვლილებებს ფერმენტთა სტრუქტურაში და კონცენტრაციაში. შესაძლებელია საერთოდ სხვა მეტაბოლური გზების გამოყენებაც. მეტაბოლური სისტემის ევოლუცია სრულად გაგებული არ არის და იგი ცხადია, ჩვენი ახლანდელი განხილვის მასშტაბს სცდება. ცხოველები და მცენარეები იყენებენ მთელ რიგ სტრუქტურულ და ფუნქციურ ადაპტაციებს, რომლებიც ახდენენ მათსა და ბუნებას შორის ურთიერთობის ოპტიმიზაციას (Hochachka and Somero 1984, Prosser 1986).

5.8 სხეულის ორგანიზმებისთვის წყლის შეკავება ტემპერატურის მატებასთან ერთად უფრო ძნელი ხდება

სითბური სტრესის თავიდან აცილება კრიტიკული მნიშვნელობისაა ინდივიდთა გადარჩენისთვის. ძუძუმწოვრები და ფრინველები სხეულის ტემპერატურას ინარჩუნებენ მაქსიმალური ლეტალური ტემპერატურიდან მხოლოდ 6°C -ით ქვემოთ. ესაა ტემპერატურა, რომელიც ზედმეტად მაღალია იმისთვის, რომ ფიზიოლოგიურმა პროცესებმა გააგრძელონ მოქმედება. გრილ გარემოში მცენარეები და ცხოველები ფანტავენ აქტივობით დაგროვებულ ან მზისგან შთანთქმულ ზედმეტ სითბოს მისი გარემოსადმი გადაცემითა (გამტარობა) და გამოსხივებით. მაგრამ როდესაც ჰაერის ტემპერატურა უახლოვდება ან აჭარბებს სხეულის ტემპერატურას, ინდივიდებს სითბოს კარგვა მხოლოდ კანიდან და რესპირატორული ზედაპირებიდან წყლის აორთქლების მეშვეობით შეუძლიათ. უდაბნოებში წყლის იშვიათობა აორთქლებით სითბოს კარგვას ძვირადღირებულ მექანიზმად აქცევს. ცხელ, ნოტიო კლიმატში ჰაერის წყლის ორთქლის წნევა აწელებს სხეულის ზედაპირიდან აორთქლებას და აორთქლებით ამცირებს სითბოს კარგვის კოეფიციენტს. ნებისმიერ შემთხვევაში, ცხელ გარემოში სითბოს ბიუჯეტის დაბალანსებისთვის ორგანიზმები ხშირად იძულებულნი არიან შეამცირონ სითბოს შემგროვებლობითი საქმიანობა, გამოიყენონ გრილი მიკროკლიმატი ან განახორციელონ სეზონური მიგრაციები გრილი რეგიონებისკენ (სურ. 5-25). უდაბნოს მრავალი მცენარე მიმართავს ფოთლებს იმგვარად, რომ თავი აარიდოს მზის პირდაპირ სხივებს (Ehleringer and Forseth 1980, Schulze et al. 1987), ან ჩამოყრის მათ, რათა გახდეს პასიური სითბოსა და წყლის ერთობლივი სტრესების პერიოდებში.

სითბური სტრესის არარსებობის პირობებშიც კი ცხელი, მშრალი გარემო ართმევს სხეულს წყალს მხოლოდ იმიტომ, რომ სხეულის ზედაპირზე წყლის ორთქლის წნევა იზრდება ტემპერატურასთან ერთად. ორთქლის წნევა მკვეთრად ორმაგდება ტემპერატურის თითოეულ 10°C -იან ზრდასთან ერთად. იქ, სადაც

წყალი იშვიათია, ხშირია ადაპტაციები წყლის კარგვის შესამცირებლად. ძუძუმწოვრებს შორის ჩანთოსანი ვირთხა კარგად არის ადაპტირებული ფაქტობრივად უწყლო გარემოსთან მთელი რიგი კარგად განვითარებული წყლის შემნახველი მექანიზმების საშუალებით (Schmidt-Nielsen and Schmidt-Nielsen 1952, 1953). მაგალითად, ჩანთოსანი ვირთხის კუჭ-ნაწლავი შთანთქავს წყალს ნარჩენი ნივთიერებებისგან იმდენად ეფექტურად, რომ მისი ფეკალიები ფაქტობრივად მშრალია.

ცხოველთა უმრავლესობაში წყლის კარგვის რესპირატორული გზა ამ პროცესში უმნიშვნელოვანესი საშუალებაა. ჩანთოსანი ვირთხები ფილტვებიდან აორთქლებულ წყალს უკან იბრუნებენ ცხვირის გაფართოებულ ღრუებში კონდენსაციის საშუალებით (Schmidt-Nielsen et al. 1970). როდესაც ჩანთოსანი ვირთხა შეისუნთქავს მშრალ ჰაერს, სინესტე მისი ცხვირის ღრუში ორთქლდება, რითაც აგრილებს ცხვირს და ასველებს შესუნთქულ ჰაერს. როდესაც ნოტიო ჰაერი ამოისუნთქება ფილტვებიდან, მისი წყლის შემცველობის უდიდესი ნაწილი კონდენსირდება ცხვირის ღრუში. კონდენსაციისა და აორთქლების მონაცვლეობით სუნთქვის დროს ჩანთოსანი ვირთხებს მინიმუმადე დაჰყავთ რესპირატორული გზით წყლის დანაკარგი.

ექსტრემალურად ცხელ გარემოში, სადაც გარემო ტემპერატურა აჭარბებს სხეულის ტემპერატურას, ორგანიზმებს შეუძლიათ გაგრილება მხოლოდ აორთქლების მეშვეობით. ასე რომ, თუ წყალი თავისუფლად ხელმისაწვდომი არ არის, ინდივიდებმა უნდა შეამცირონ აქტივობა ან უნდა ეძებონ გრილი მიკროგარემო სითბოსა და წყლის ბიუჯეტის დასაბალანსებლად. ჩანთოსანი ვირთხა ამას მხოლოდ კვებითი აქტივობის ღამის გრილ პერიოდებამდე შეზღუდვით ახერხებს,



სურ. 5-25 შაკეუდიანი კალიფორნიული კურდღელი, რომელიც ეძებს თავშესაფარს სამხრეთ არიზონის მწველი მზისგან მესკიტის ხის ჩრდილში. უდაბნოში მობინადრე შაკეუდიანი კურდღლების მსხვილი ყურები და გრძელი ფეხები ეფექტურად ასხივებენ სითბოს, როდესაც გარემო მათ სხეულზე უფრო დაბალი ტემპერატურისაა (U.S. Fish and Wildlife Service-მა მოგვანოდა)

დღის საათებს მიწის ქვეშ შედარებით გრილ, მშრალ გარემოში ატარებს. მისგან განსხვავებით, თრიები დღის განმავლობაში აქტიური რჩებიან, რასაც წყლის აორთქლებით და გაგრილების შეზღუდვით აღწევენ. ამის შედეგად, მათი სხეულების ტემპერატურა იზრდება, რადგან ისინი მიწის ზემოთ იმყოფებიან და მზის ზემოქმედებისაღმდეგ მისაწვდომები არიან. სანამ

მათი სხეულის ტემპერატურა საშიშ მაჩვენებელს მი-აღწევს, ისინი უბრუნდებიან გრილ სოროებს, სადაც თავისუფლდებიან ზედმეტი სითბოს მუხტისაგან გამტარობითა და გამოსხივებით და არა აორთქლებით. ამგვარად, თრიები აქტიურდებიან დღის სიცხეში და იხდიან შედარებით მცირე საფასურს წყლის კარგვის სახით (Hudson 1962).

დასკვნა

1. ცოცხალ სისტემებში ენერგიის ტრანსფორმაციები დამყარებულია ნახშირბადისა და ჟანგბადის ქიმიზე. ფოტოსინთეზის პროცესში ნახშირბადის რაოდენობა მცირდება და იქმნება ორგანული მოლეკულები, რომლებიცაც მცენარე სინათლის ენერგიის ტრანსფორმაციას ახდენს ქიმიური ბმების პოტენციურ ენერგიად. სუნთქვაში ორგანული მოლეკულები იჟანგებიან, ათავისუფლებენ რა ენერგიას სითბოს სახით და ატფ-ის სინთეზისთვის.

2. CO_2 -ის გრადიენტი ატმოსფეროსა და ხმელეთის მცენარეების სხეულებს შორის უფრო მცირეა, ვიდრე წყლის ორთქლის წნევის გრადიენტი. ამრიგად წყლის კონსერვაცია მცენარეთათვის და მშრალი გარემოსთვის პრობლემას წარმოადგენს. წყლის მცენარეები არც ისე შეზღუდულები არიან CO_2 -ის ხელმისაწვდომობით, როგორც ხმელეთის მცენარეები, რადგან CO_2 კარგად იხსნება წყალში. გახსნილი CO_2 -ის ნაწილი ქმნის ნახშირმჟავას (H_2CO_3), რომელიც იშლება ბიკარბონატის (HCO_3^-) და ნახშირმჟავის (CO_3^{2-}) იონებად მრავალ ბუნებრივ წყალში. ნახშირბადი ამ იონებში შეიძლება პირდაპირ იქნეს გამოყენებული ფოტოსინთეზისას.

3. ფოტოსინთეზისთვის ხელსაყრელია სხივების ტალღების სიგრძე 40068 (იისფერი) და 70068-ს (წითელი) შორის, ხილულ სპექტრში. მცენარის ფოთლები შეიცავენ პიგმენტებს, ისეთებს, როგორიცაა ქლოროფილი (მწვანე) და კაროტინოიდები (ყვითელი). ეს პიგმენტები შთანთქავენ ამ სინათლეს და იყენებენ მის ენერგიას.

4. წყლის მიერ სინათლის შთანთქმასა და გაფანტვას ზღუდავს სიღრმე, რომელზეც ფოტოსინთეზი შეიძლება განხორციელდეს წყლის გარემოში. წყალი გრძელი სხივების ტალღებს უფრო ძლიერ შთანთქავს, ვიდრე მოკლეებს. ამიტომ მზარდ სიღრმეში მწვანე შუქი დომინირებს. ღრმა წყლის წყალმცენარეებს აქვთ პიგმენტები, რომლებიც შთანთქავენ მწვანე სინათლეს. ზედაპირთან ახლოს არსებულ წყალმცენარეებს, სადაც უფრო მოკლე სხივები დომინირებენ (იისფერი და ლურჯი), აქვთ პიგმენტები, რომლებიც

შთანთქავენ ამ სხივებს. ფოტოსინთეზი თავს იჩენს მხოლოდ იმ სიღრმეში, სადამდეც სინათლეს ჩაღწევა შეუძლია, ძირითადად ზედაპირთან ახლოს, ამას ევფოტური ზონა ეწოდება. ევფოტური ზონის ქვედა ლიმიტს, სადაც ფოტოსინთეზი აბალანსებს რესპირაციას, ეწოდება კომპენსაციის წერტილი.

5. ფოტოსინთეზის განმავლობაში მცენარეები ახდენენ ნახშირბადის ასიმილირებას C_3 (კელვინ-ბენსონის ციკლი) იმ გზის საშუალებით, რომლის კატალიზატორიც ფერმენტი რუბისკოა. ამ ფერმენტს ნაკლები კავშირი აქვს CO_2 -სთან და ახორციელებს ჟანგვას მაღალ ტემპერატურაზე. მაღალ ტემპერატურასთან ადაპტირებულ მცენარეებში (C_4 ტიპის მცენარეები) წინ წამოინია ნახშირბადის ასიმილაციის უფრო ეფექტურმა მეთოდმა, რომელიც ფოთოლში სივრცობრივად დაშორებულია C_3 რეაქციებისაგან. უდაბნოს ცხელ გარემოში ზოგიერთი მცენარე იყენებს CAM ფოტოსინთეზს, რათა დროში განაცალკევოს ნახშირბადის ასიმილაციები და კელვინ-ბენსონის ციკლის რეაქციები. C_4 და CAM ზრდიან წყლის გამოყენების კოეფიციენტს მაღალ ტემპერატურებზე, მაგრამ ენერგეტიკულად ნაკლებად ეფექტური არიან C_3 ფოტოსინთეზთან შედარებით, რომელსაც უპირატესობა ენიჭება გრილ, ნოტიო გარემოში.

6. ტემპერატურა მოქმედებს ქიმიური რეაქციების დონეზე, ფერმენტების სტაბილურობასა და პროტეინების კონფორმაციაზე. ორგანიზმთა უმრავლესობა ცხოველმოქმედებს 0°C და 45°C შორის. უდაბნოს ზოგიერთი მცენარე აგავასა და კაქტუსის ოჯახებიდან ადაპტირებულია იმისთვის, რომ გაუმკლავდეს 50°C -ზე მაღალ ტემპერატურას გამოსხივებისაღმდეგ მათი ხელმისაწვდომობის შემცირებით. ორგანიზმთა მრავალ სახეობას შეუძლია გადაიტანოს ძალიან დაბალი ტემპერატურა (ყინვის წერტილზე დაბლა) ისეთი მექანიზმების საშუალებით, რომლებიც საშუალებას აძლევს მათ ან ყინვას გაუმკლავდნენ ან აიტანონ ყინვის ზემოქმედება.

7. ორგანიზმებსა და მათ გარემოს შორის სითბოს ტრანსფერის ოთხი გზა არსებობს. გამოსხივება

არის ელექტრონული ენერგიის შთანთქმა და გაცემა. გამტარობა არის სითბოს კინეტიკური ენერგიის ტრანსფერი კონტაქტში მყოფ ნივთიერებებს შორის ან ნივთიერების ერთი ნაწილიდან მეორეში. კონვექცია არის სხვადასხვა ტემპერატურის სითხეების ან აირების მოძრაობა ზედაპირზე, სადაც მიმდინარეობს სითბოს ტრანსფერი გამტარობით. აორთქლების პროცესში დაკარგული წყალი უზრუნველყოფს სითბოს კარგვას.

8. იმის მიუხედავად, რომ ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესები ჩქარდება მაღალ ტემპერატურაზე,

მეტაბოლური პროცესების ტემპერატურული ოპტიმუმი შეიძლება აწყობილი იყოს გარემოს მახასიათებელ ტემპერატურაზე საკვანძო ფერმენტების სტრუქტურისა და რაოდენობის შეცვლით.

9. წყლის სტრესი იზრდება ტემპერატურასთან ერთად. მშრალ გარემოში ცხოველები ეძებენ გრილ მიკროკლიმატს, ხოლო მცენარეები ზრდიან ფოთლების წინააღმდეგობის უნარს. ამგვარი რეაქციები ერთდროულად ამცირებს პროდუქტიულობას გაზრდილი გადარჩენის სანაცვლოდ.

სასაზღვროები

1. ფოტოსინთეზი მიმდინარეობს უჯრედის ორგანელაში, რომელსაც ქლოროპლასტი ეწოდება, ხოლო უჯრედული სუნთქვა ხორციელდება მიტოქონდრიაში. რატომ აქვს ყველა ევკარიოტულ უჯრედს მიტოქონდრია და მხოლოდ რამდენიმეს — ქლოროპლასტი?

2. როდესაც სითხე (ორთქლის ან თხევადი სახით) ეხება ზედაპირს, ფორმირდება სასაზღვრო ფენა — არეალი ზედაპირის ახლოს, სადაც სითხე არ მიედინება. სასაზღვრო ფენა წყალმცენარეების ზედაპირზე ზღუდავს წყლიდან მცენარისკენ ნახშირბადის დიფუზიას. მოიფიქრეთ, სხვა სახის სასაზღვრო ფენები ეკოლოგიაში და განმარტეთ მათი მნიშვნე-

ლობა. ახსენით ურთიერთობა სასაზღვრო ფენასა და კონვექციას შორის და განიხილეთ მცენარეთა და ცხოველთა ადაპტაციები, რომლებიც გავლენას ახდენენ ამ ურთიერთობაზე.

3. წარმოიდგინეთ ზედაპირული ტბა, რომელიც მოიცავს თევზების პოპულაციას და მაფოტოსინთეზირებელ პლანქტონს. ზამთრის ერთ სეზონზე ტბა იფარება ძალიან გამჭვირვალე ყინულის საფარით. მომდევნო სეზონზე, ყინულის ფორმირების შემდეგ, თოვლის სქელი ფენა დაილექება ყინულის თავზე. განასხვავეთ ტბის ორი მდგომარეობა და მასში მოხინაღრე ორგანიზმების ბედი ორი ზამთრის მაგალითზე.

თავი 6



რეაქცია გარემოს ცვლილებაზე

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ გამოიყენება უკუკავშირის მარყუჟი ჰომეოსტაზის რეგულირებისთვის?
- რა ურთიერთობაა გარემოს ტემპერატურასა და ტემპერატურის ენერგეტიკულ საფასურს შორის ჰომეოთერმებში?
- რა განსხვავება არსებობს ჰომეოთერმებში და პოიკილოთერმებში თერმორეგულაციის მექანიზმებს შორის?
- რა რეგულატორულ წინააღმდეგობას აწყდებიან უდაბნოს ორგანიზმები და როგორ უმკლავდებიან ისინი მათ?
- რას წარმოადგენს ცხოველის ცხოველქმედების სივრცე?
- რით განსხვავდებიან რეგულატორული, აკლიმატორული და განვითარების რეაქციები?
- რა უპირატესობები აქვს მიგრაციას, შენახვასა და მიძინებას?
- რითაა მნიშვნელოვანი ევროპის წყლისმზომელას განვითარების რეაქციები?
- რა განსხვავებას გარემოს ცვლილებების წინასწარმეტყველების უშუალო და შორეულ მინიშნებებს?
- რა არის ეკოტიპი?

მეოთხე და მეხუთე თავებში ჩვენ აღვწერეთ ფიზიკური გარემოს თვისებები და განვიხილეთ, თუ როგორ ინარჩუნებენ ორგანიზმები საკუთარი გარემოს წონასწორობას წყალთან, მარილებთან, ქიმიურ ენერგიასთან და სითბოსთან მიმართებაში. ჩვენ ხაზი გავუსვით იმას, რომ გარკვეული დისბალანსის მდგომარეობის შენარჩუნება, რომელშიც ორგანიზმები ინარჩუნებენ გრადიენტებს სხეულისა და ნივთიერებების კონცენტრაციებში თავიანთ სხეულებსა და გარემოს შორის, მოითხოვს ენერგიის ხარჯვას. ორგანიზმის გარემოსთან ურთიერთობის გართულება არის ფაქტი, რომ ცვლილებები ხშირია გარემოში, ესაა: სინათლისა და სიბნელის დღიური პერიოდები, სეზონების წლიური ციკლი, ხშირად არაპროგნოზირებადი კლიმატი. თითოეული ინდივიდის გადარჩენა დამოკიდებულია მის შესაძლებლობაზე, გაუმკლავდეს ცვლილებებს გარემოში. მხოლოდ ადამიანები შეიძლება აცნობიერებდნენ თავიანთ რეაქციას ცვლილებებზე. როდესაც თბილი ოთახიდან გარეთ გავ-

დივართ ცივ ამინდში, შეიძლება ავკანკალებდეთ — ეს ჩვენი ორგანიზმის სითბოს შენარჩუნების ერთგვარი მექანიზმია. ჩვენი რეაქციები გარემოებით ცვლილებაზე ინარჩუნებენ შინაგან მდგომარეობას ნორმალური ფუნქციონირებისთვის საჭირო ოპტიუმზე. მაგრამ რა განსაზღვრავს საუკეთესო შინაგან პირობებს? რა დონეზე უნდა იფუნქციონიროს ინდივიდმა? როგორ შეიძლება ყველაზე ეფექტურად გარემოს ცვლილებაზე რეაგირება?

რეაქციები გარემოს ცვლილებებზე უნდა იქნას გაანალიზებული ისე, როგორც პრობლემა ეკონომიკაში მოგებისა და საფასურის საფუძველზე. როდესაც გარემო ცივდება, კანკალი წვავს გლუკოზას, რათა შექმნას გარე სითბო, რითაც გაათბობს სხეულს. გრძელვადიანი მოგება არის ის, რომელიც ზრდის ორგანიზმის გადარჩენის ალბათობას. მაგრამ კანკალი ასევე მოითხოვს ენერგიას სხეულის სითბოს საწარმოებლად, რომელმაც თავის მხრივ, შეიძლება დაშალოს ცხიმის

რეზერვი და ცხოვრება უფრო არასაიმედო გახადოს საკვების მოულოდნელი დეფიციტის წინაშე. ორგანიზმს შეუძლია, შეამციროს ტემპერატურის რეგულირების ამგვარი საფასური რეგულირებადი ტემპერატურის შემცირებით ისევე, როგორც ჩვენ დაბლა ვწევთ თერმოსტატს სანვავის დასაზოგად. მაგრამ ორგანიზმის სიცოცხლის ძრავის დაწვევასევე ამცირებს მისი აქტივობის დონეს და ამრიგად, მისი საკვების შემგროვებლობისა და მტაცებლებისგან თავის დაღწევის შესაძლებლობებს.

როდესაც განვიხილავთ მრავალ ფაქტორს, რომლებიც გარკვეული რეაქციის საფასურსა და მოგებაზე გავლენას ახდენს, ოპტიმუმი ფაქიზი კონცეფცია ხდება. ამ თავში ჩვენ აღმოვაჩინეთ გარემოს ცვლილების გამო ორგანიზმთა რეაქციების საზღვრებს, რათა გავიგოთ, რატომ არეგულირებს სხვადასხვა ორგანიზმი თავის შინაგან პირობებს სხვადასხვა დონეებზე, ან რატომ არ არეგულირებენ საერთოდ და რა მიზნით იყენებენ ისინი რეაგირების სხვადასხვა საშუალებას გარემოს ცვლილებებზე.

6.1 ჰომეოსტაზი დამოკიდებულია უარყოფით უკუკავშირზე

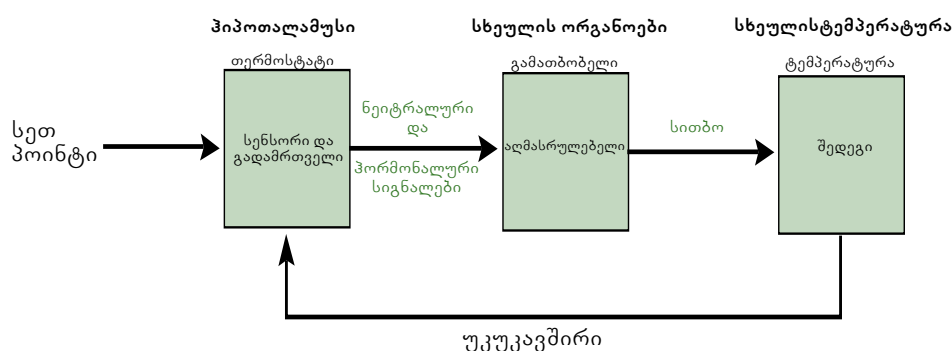
ჰომეოსტაზი არის ინდივიდის შესაძლებლობა, შეინარჩუნოს შინაგანი პირობების მუდმივობა გარემო პირობების მდგომარეობის ცვლილების წინაშე. ყველა ორგანიზმი ავითარებს ჰომეოსტაზს რაღაც დონით, ზოგიერთი გარემო პირობის გათვალისწინებით, თუმცა ჰომეოსტაზური მექანიზმების გაჩენის პირობები და ეფექტურობა იცვლება.

ყველა სახის ჰომეოსტაზი ამჟღავნებს **ნეგატიური უკუკავშირის** თვისებებს, რისი მაგალითიც თერმოსტატის მოქმედებაა. როდესაც ოთახში

ზედმეტად ცხება, ტემპერატურისადმი მგრძნობიარე გადამრთველი გამორთავს გამათბობელს. როდესაც ტემპერატურა მეტად ეცემა, გადამრთველი კვლავ ჩართავს მას. ბნელი ოთახიდან მზის სინათლეზე გასვლისას, თვალის გუგა სწრაფად ვიწროვდება, რაც ზღუდავს თვალეში შემავალი სინათლის რაოდენობას. სიცხესთან ზედმეტი მიფიცხება იწვევს ოფლის დენას, რაც თავის მხრივ ზრდის აორთქლებით სითბოს კარგვას კანიდან და ხელს უწყობს სხეულის ტემპერატურის ნორმალურ დონეზე შენარჩუნებას.

ამგვარი ნეგატიური უკუკავშირის რეაქციის ფორმებია: როდესაც სისტემა გადაიხრება თავისი ნორმიდან ან სასურველი მდგომარეობიდან, შინაგანი რეაქციის მექანიზმები მოქმედებენ ამ მდგომარეობის აღსადგენად. სისტემა შეიძლება, გადავიდეს ნორმიდან გარეგანი (ანუ გარემო პირობების) ან შინაგანი გავლენის საშუალებით, რომლებიც ორგანიზმის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაში მომხდარი ცვლილების შედეგია. მაგალითად, აქტივობას თან სდევს სითბოს მზარდი მეტაბოლური პროცესი, რომელიც გაფანტულ უნდა იქნას ოფლდენით (ე.ი. აორთქლებით) ან სხვა რომელიმე ფიზიკური მექანიზმით. სისხლში ჟანგბადის კონცენტრაცია მცირდება, ხოლო ნახშირბადისა — იზრდება. ეს ცვლილებები გამოსწორდება გახშირებული სუნთქვით, რაც ზრდის აირების ცვლას სისხლსა და ფილტვებს შორის.

ამგვარი ნეგატიური უკუკავშირის სისტემის არსებითი ელემენტებია: 1. მექანიზმი, რომელიც შეიგრძნობს ორგანიზმის შინაგან მდგომარეობას; 2. რეალური შინაგანი მდგომარეობის სასურველ მდგომარეობასთან შედარების საშუალება ან **სეთ პოინტი** (რეგულირებადი სიდიდის დადგენილი მნიშვნელობა); 3. აღმასრულებელი მოწყობილობა, რომელიც ცვლის ორგანიზმის შინაგან



სურ. 6-1 სხეულის ტემპერატურის რეგულირების ნეგატიური უკუკავშირის სისტემის ძირითადი თვისებები. თერმოსტატი სხეულის მდგომარეობას სეთ პოინტს ადარებს. როდესაც ეს ორი განსხვავდება, ის სიგნალს უზგავნის აღმასრულებელ ორგანოებს, რათა კვლავ ჩააყენონ სეთ პოინტთან ნორმაში სხეულის მდგომარეობა. სხეულის ტემპერატურის რეგულირების საკითხში, თერმოსტატი განლაგებულია ჰომეოსტაზში.

მდგომარეობას საჭირო მიმართულებით (სურ. 6-1). ზოგ შემთხვევაში, ნეგატიური უკუკავშირის სისტემები არსებობენ ერთ უჯრედში ან ერთ მოლეკულაშიც კი. მაგალითად, მეტაბოლური დონის ზრდასთან ერთად, სისხლსა და ქსოვილში ჟანგბადის კონცენტრაცია მცირდება. ამავედროულად, იზრდება ნახშირორჟანგისა და წყალბადის იონების კონცენტრაცია. ჩვენს სისხლში არსებული ჰემოგლობინის მოლეკულების სტრუქტურები რეაგირებენ წყალბადის იონების გაზრდილ კონცენტრაციაზე იმგვარად, რომ მოლეკულები ნაკლებად მჭიდროდ იკავშირებენ ჟანგბადს და უფრო ადვილად უშვებენ სისხლის ქსოვილებსა და პლაზმაში. ამრიგად, ჰემოგლობინს აქვს მისთვის სტრუქტურაში ჩაშენებული მექანიზმი მეტაბოლიზმის საჭირო ქსოვილებისადმი ჟანგბადის გადაცემის გასაზრდელად.

სხვა შემთხვევებში ნეგატიური უკუკავშირის ერთ სისტემაში სხეულის მრავალი ნაწილია ჩართული. მაგალითად, ძუძუმწოვრები სხეულის ტემპერატურას ჰიპოთალამუსში მოძრავი სისხლის ტემპერატურის მიხედვით „ზომავენ“. საპასუხოდ, ნერვული სისტემის მიერ შესაბამისი სიგნალები იგზავნება სხეულის სხვადასხვა ნაწილში, რომელიც ასტიმულირებს კუნთებს კანკალისთვის, კანს ოფლის გამოსაყოფად და სისხლში არსებული ჰორმონებს, რომლებსაც შეუძლიათ, ბიცენტრალური ორგანოების მეტაბოლური სიბოროს წარმოქმნის გაზრდა. თუმცა რაღაც დოზით სიბოროს რაოდენობაზე კონტროლს ინარჩუნებს ადგილობრივი დონეც. როდესაც კანის ნაწილი ხელმისაწვდომია სიცივისთვის, ძარღვები ვიწროვდება და ხელს უშლის სისხლის (და სიბოროს) დინებას ზედაპირისკენ. რეაქციები ტემპერატურის ცვლილებისადმი მოიცავენ შემდეგ ქცევებს: მრავალი მცირე ზომის ფრინველი და ძუძუმწოვარი ერთმანეთს ეკვრის ცივ ამინდში, ძაღლები რგოლად იკვრებიან, რათა შეამცირონ სიცივისთვის ხელმისაწვდომი ზედაპირის ფართობი, ჩვენ, ადამიანები კი, თბილ ტანისამოსს ვიცვამთ.

ფიზიკური გარემოს ცვლილებებზე თავიანთი რეაქციების მიხედვით, ორგანიზმები ორ ძირითად კატეგორიად იყოფა: 1. **რეგულატორები** არიან ორგანიზმები, რომლებიც ინარჩუნებენ მუდმივ შინაგან გარემოს ტემპერატურასთან, პ-თან, თუ ხსნარებთან მიმართებაში. 2. **კონფორმერები** საშუალებას აძლევენ თავიანთ შინაგან გარემოს, მისდონ გარეგან ცვლილებებს. ბაყაყები სისხლში მარილის კონცენტრაციას არეგულირებენ, მაგრამ შეესაბამებიან გარემოს ტემპერატურას. თბილისხლიანი ცხოველებიც კი ნაწილობრივ ემორჩილებიან გარემოს ტემპერატურას. ცივ ამინდში ჩვენი ხელები, ფეხები, ცხვირი და ყურები — ჩვენი სხეულის სიცივემისაწვდომი ნაწილები — საოცრად ცივი ხდება.

6.2 სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ცხოველებში ჰომეოსტაზის მნიშვნელოვანი ასპექტია

ტემპერატურა ბიოლოგიური ფუნქციის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი დეტერმინანტია, რადგან უმრავლესი ბიოქიმიური პროცესების ინტენსივობა იზრდება ტემპერატურის ზრდასთან ერთად. მაგალითად, სალამანდრა *Plethodon jordani*-ების მეტაბოლური დონის Q_{10} (ტემპერატურის ყოველ 10°C -ით ზრდასთან შესაბამისობაში მყოფი ზრდის ფაქტორიალი) — არის $\mu\text{l O}_2\cdot\text{h}^{-1}$ $10-20^{\circ}\text{C}$ ტემპერატურათა დიაპაზონში (Feder et al. 1984). ორგანიზმთა უმრავლესობა ისეთ ადგილას ბინადრობს, სადაც გარემოს ტემპერატურა იცვლება. ხშირად ეს ცვლილებები დროებითია, როგორც ღამის სიგრილე და ზამთრის სიცივე. ტემპერატურა ასევე შეიძლება სივრცობრივად იცვლებოდეს, როგორც ჩრდილიანი და მზიანი ადგილების შემთხვევაში ხდება. ამ ნაწილში ჩვენ განვიხილავთ ადაპტირებას გარემოს ტემპერატურის ცვლილებებთან.

ძუძუმწოვართა და ფრინველთა უმრავლესობა ინარჩუნებს სხეულის მუდმივ ტემპერატურას, სადაც 36°C -სა და 40°C -ს შორის, იმის მიუხედავად, რომ გარემოს ტემპერატურა შეიძლება იცვლებოდეს — 50°C -დან $+50^{\circ}\text{C}$ -მდე. ამგვარი რეგულაცია, რომელსაც **ჰომოთერმია** უწოდებენ (ბერძნული სიტყვა „ჰომო“ — ნიშნავს იგივეს), ქმნის მუდმივ ტემპერატურულ (ჰომოთერმულ) პირობებს უჯრედებში, რომლის ფარგლებშიც ბიოლოგიურ პროცესებს, შეუძლიათ ეფექტურად მოქმედება. ამასთან, ამგვარი მაღალი ტემპერატურა აჩქარებს რეაქციებს და ხელს უწყობს აქტივობის მაღალ დონეს. ამისგან განსხვავებით, ცივისხლიანი ან **პოიკილოთერმული** ორგანიზმების (მაგალითად ამფიბიებისა და მწერების) შინაგანი გარემო ეთანხმება გარემო ტემპერატურას (ბერძნულად „poikilo“ ნიშნავს ცვალებადს). ცხადია, ამ ორგანიზმებს არ შეუძლიათ ფუნქციონირება ექსტრემალურად მაღალ ან დაბალ ტემპერატურაზე. მათ შეუძლიათ, იყვნენ აქტიური მხოლოდ გარემო პირობების ვიწრო დიაპაზონში.

ე.წ. „ცივისხლიანი“ ცხოველთა უმრავლესობა, მათ შორის რეპტილიები და მწერები, სხეულის სიბოროს ბალანსს არეგულირებენ ბიჰევიორულად, უბრალოდ, ჩრდილიდან გამოსვლით ან მზის მიმართულებით თავიანთი ორიენტაციის შეცვლით. რადგანაც მათი სიბოროს წყარო მდებარეობს მათი სხეულის გარეთ, ბიოლოგები მათ **ექტოთერმებს** („გარეგანი სიბორო“) უწოდებენ; „თბილისხლიანი“ ცხოველები (ძუძუმწოვრები და ფრინველები) მოიხსენიებიან **ენდოთერმებად** („შინაგანი სიბორო“). თუმცა განსხვავება ენდოთერმებსა და ექტოთერმებს შორის არც ისე მკვეთრია. ზოგ ენდოთერმს შეუძლია, შეამციროს სხეულის სიბორო

ისეთ დროს, როდესაც საკვები არ არის უხვად და დასვენების პერიოდებში. ამ სტრატეგიას ჰეტეროთერმია ეწოდება (Hutchison and Dupré 1992). მაგალითად, მწერის მჭამელ ღამურებს, რომლებიც ცხადია, ენდოთერმები არიან, შეიძლება გაუჭირდეთ სხეულის მაღალი ტემპერატურის შენარჩუნება სიცხის დროს, რადგან მათი ექტოთერმული მსხვერპლი არის აქტიური. ეს პრობლემა შეიძლება დაძლეულ იქნას მათი სხეულის ტემპერატურის დროდადრო, ღამის ძილის დროს შემცირების გზით. ამის მსგავსად, ზოგიერთ ექტოთერმულ ცხოველს, შეუძლია, გაზარდოს თავისი შინაგანი სხეულის ტემპერატურა ფიზიოლოგიურად დროის მოკლე პერიოდების განმავლობაში — ამ სტრატეგიას **ფაკულტატური ენდოთერმია** ეწოდება. ცხრილი 6-1-ში თავმოყრილია ტემპერატურის რეგულირების ეს ფორმები.

სხეულის ტემპერატურის რეგულირების ენერგეტიკული საფასური თბილისის ხლიანებში

როგორ რეგულირდება სხეულის ტემპერატურა? ჰომოთერმთა უმრავლესობას აქვს მგრძნობიარე

ცხრილი 6-1

ჰომოთერმთა სხეულის ტემპერატურასთან ასოცირებული ტერმინები

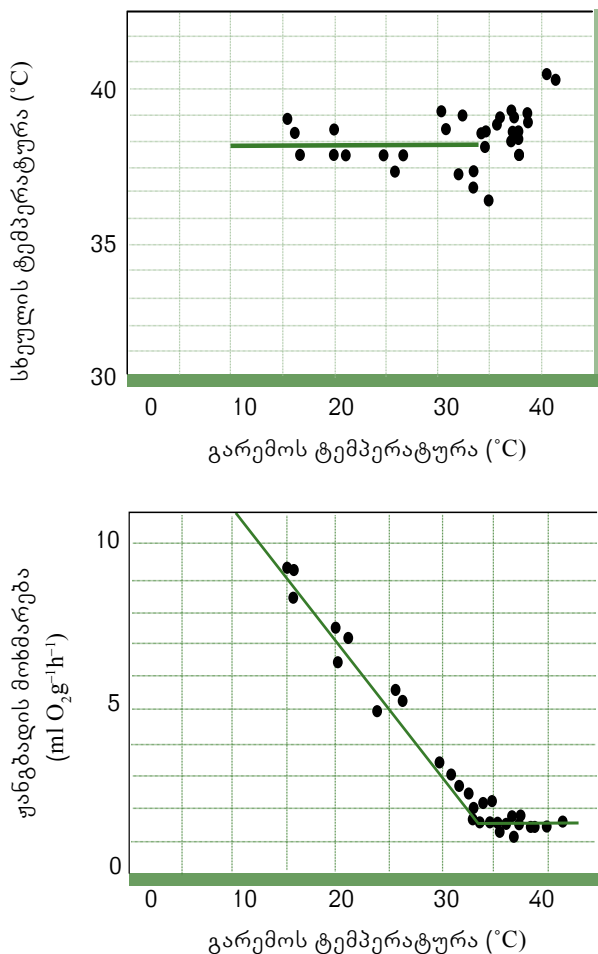
ჰომოთერმია	სხეულის მუდმივი (როგორც წესი, გარემოზე თბილი) ტემპერატურის შენარჩუნება (ამრიგად, „თბილ-სისხლიანები“)*
ენდოთერმია	გაზრდილი მეტაბოლიზმის გამოყენება სხეულის გაგრილებისთვის ჰეტეროთერმიის შესანარჩუნებლად
ექტოთერმია	გარეგანი სითბოს წყაროებზე დაყრდნობა (მზის გამოსხივება, სითბოს გამტარობა თბილი ზედაპირებიდან) სხეულის გაზრდილი ტემპერატურის შესანარჩუნებლად
პოიკილოთერმია	სხეულის ტემპერატურის რეგულირების წარუმატებლობა, რის გამოც ხდება შეთანხმება გარემოს ტემპერატურასთან (ცივ-სისხლიანები)†
ჰეტეროთერმია	სხეულის ტემპერატურის ფაკულტატური კლება ენდოთერმული ცხოველის მიერ
ფაკულტატური ენდოთერმია	ექტოთერმული ცხოველის სხეულის ტემპერატურის ზრდა გარკვეული ფიზიოლოგიური პროცესების საშუალებით

*გახსოვდეთ, რომ ჰომოთერმულმა ორგანიზმებმა, შეიძლება, გაფანტონ სითბო როგორც წესი, აორთქლებითი გაგრილების საშუალებით, როდესაც გარემოს ტემპერატურა აჭარბებს სხეულის სასურველ ტემპერატურას. † მართალია, მათ ცივის სისხლიანებს უწოდებენ, პოიკილოთერმები შეიძლება ძალიან გათბნენ მაღალი ტემპერატურის გარემოში.

ორგანო — თერმოსტატიკინში (Hammel 1968, Calder and King 1974, Heller et al. 1978). ეს თერმოსტატი რეაგირებს სისხლის ტემპერატურის ცვლილებაზე და გამოყოფს ჰორმონებს, რათა შეანელოს ან დააჩქაროს სხეულის ქსოვილებში სითბოს დაგროვება. ამასთან, ჰომოთერმთა უმრავლესობა სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის გაღებული ძალისხმევის ნახევარს გარემოსგან სითბოს მიღების ან კარგვის რეგულაციით ახერხებს. მაგალითად, ადამიანები თბილ ტანისამოსს იცვამენ ცივ ამინდში და ერიდებიან მზეში დგომას, როდესაც ცხელა. ფრინველები იფუებენ ფრთებს, რათა დაიცვან თავი სიცხისგან.

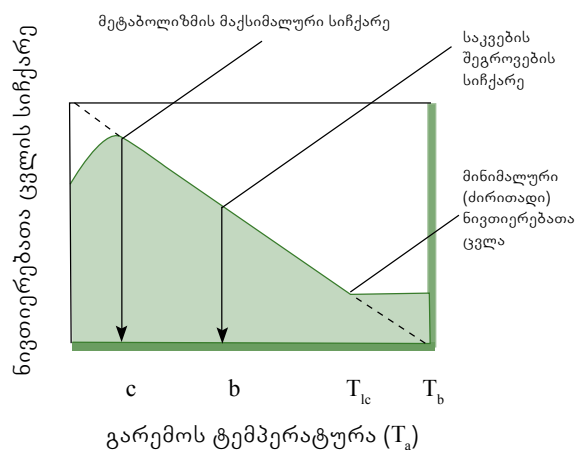
იმისთვის, რომ შენარჩუნებულ იქნას გარემოსგან მნიშვნელოვნად განსხვავებული შინაგანი პირობები, საჭიროა ენერგია და მუშაობა. ცივ გარემოში სხეულის მუდმივი ტემპერატურის შენარჩუნება ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების მიერ ჰომეოსტაზის მეტაბოლური საფასურის მაგალითია. როდესაც ჰაერის ტემპერატურა მცირდება, გრადიენტი შინაგან და გარეგან გარემოს შორის იზრდება და სხეულის ზედაპირი სითბოს პროპორციულად უფრო სწრაფად კარგავს. ცხოველი, რომელიც ინარჩუნებს სხეულის ტემპერატურას 40°C -ზე, კარგავს სითბოს ორჯერ უფრო სწრაფად 20°C გარემოში (20°C -იანი გრადიენტი), ვიდრე 30°C გარემოში (10°C -იანი გრადიენტი). პრინციპს, რომლის მიხედვითაც სითბოს კარგვა იცვლება სხეულისა და გარემოს ტემპერატურათა გრადიენტის პირდაპირპროპორციულად, ეწოდება **ნიუტონის გაგრილების კანონი**. სხეულის მუდმივი ტემპერატურის შესანარჩუნებლად, ორგანიზმმა უნდა შეიცოს დაკარგული სითბო მეტაბოლური დაგროვებით. ამრიგად, სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად საჭირო მეტაბოლიზმის დონე იზრდება სხეულსა და გარემოს შორის ტემპერატურათა განსხვავების პირდაპირ პროპორციულად. მაგალითად, ცენტრალურ და სამხრეთ ამერიკაში მობინადრე გამოქვაბულის სახეობის ულვაშიან ღამურა *Pteronotus davyi*-ის ჟანგბადის მოხმარება ($\text{ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) იზრდება 0,40-ით გარემოს ტემპერატურის თითოეული გრადუსის კლებაზე. 15°C -ზე დაბალი ტემპერატურა ლეტალურია ამ ღამურებისთვის (სურ. 6-2).

მეტაბოლიზმის ერთადერთი ფუნქცია ტემპერატურის რეგულაცია რომ ყოფილიყო, ორგანიზმს არავითარი მეტაბოლური სითბოს წარმოება არ დასჭირდებოდა ისეთ შემთხვევებში, როდესაც სხეულის ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურის ტოლია, როდესაც არავითარი სითბო არ მიმოიცვლება სხეულსა და გარემოს შორის. ორგანიზმები გამოიმუშავებენ ენერგიას, რომელიც არანაირ კავშირში არ არის ტემპერატურის რეგულაციასთან და გულისცემის, სუნთქვის, კუნთოვანი ტონუსის თირკმელების



სურ. 6-2 ურთიერთობა გარემოს ტემპერატურასა და სხეულის ტემპერატურასა და ჟანგბადის მოხმარების დონეებს შორის ვენესუელას ულვაშიან ღამურებში. დაახლოებით 33°C-ს ქვემოთ ღამურამ უნდა გაზარდოს ჟანგბადის მოხმარება გარემოს ტემპერატურის კლების პროპორციულად, რათა შეინარჩუნოს სხეულის ტემპერატურა მუდმივ 38°C-ზე. ტემპერატურები 15°C-ს ქვემოთ ამ ღამურისთვის ლეტალურია. (After Bonaccorso et al. 1992.)

და სხვა ფუნქციების მხარდასაჭერად იხარჯება გარემოს ტემპერატურის მიუხედავად. ცხოველის მეტაბოლური პროცესების დონეს, რომელიც კუჭ-ნაწლავში საკვები არ მოეპოვება, ეწოდება **ძირითადი ნივთიერებათა ცვლა (MR/RMR)**. BMR წარმოადგენს ენერგიის გამოყენების ყველაზე დაბალ დონეს ნორმალურ პირობებში. ამ დონეზე ინდივიდი აწარმოებს საკმარის სითბოს საიმისოდ, რათა შეინარჩუნოს სხეულის ტემპერატურა მანამ, სანამ გარემოს ტემპერატურა რჩება გარკვეულ ზღვარს ზემოთ, რომელსაც **ქვედა კრიტიკული ტემპერატურა (T_c)** ეწოდება (სურ. 6-3). ქვედა კრიტიკული ტემპერატურის ქვემოთ ინდივიდმა უნდა გაზარდოს ნივთიერებათა ცვლა, რათა დააბალანსოს სითბოს გაზრდილი კარგვა. ქვედა კრიტიკული ტემპერატურა დამოკიდებულია BMR-



სურ. 6-3 ურთიერთობა ნივთიერებათა ცვლასა და გარემოს ტემპერატურას შორის ჰომოთერმულ ფრინველებსა ან ქუძუმწოვრებში, რომელთა სხეულის ტემპერატურაც ნორმალურად ნარჩუნდება T_b დონეზე. T_c არის ქვედა კრიტიკული ტემპერატურა, რომლის ქვემოთაც ნივთიერებათა ცვლა უნდა გაიზარდოს სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად. **c** ნერტილი დაბალი კრიტიკული ფიზიოლოგიური ტემპერატურა — უდაბლესი ტემპერატურაა, რომელზეც ორგანიზმებს შეუძლიათ, შეინარჩუნონ მეტაბოლურ ნივთიერებათა წარმოება ტემპერატურის რეგულირებისთვის. ნერტილი **b** არის ქვედა კრიტიკული ეკოლოგიური ტემპერატურა — მინიმალური ტემპერატურა, რომელზეც ორგანიზმებს, შეუძლიათ, შეინარჩუნონ საკუთარი თავი მუდმივად თავის ბუნებრივ გარემოში, შეზღუდული საკვების წარმოების შესაძლებლობით.

სა და თერმულ გამტარობაზე (დონე, რომელზეც სითბო გადის კანში). როდესაც სხეულის ზომა იზრდება, ძირითადი ნივთიერებათა ცვლა უფრო სწრაფად იზრდება (ალომეტრული დახრილობა 0,75, იხ. თავი 3), ხოლო სქელი ბენჯი ან ბუმბული ამცირებს თერმულ გამტარობას. შედეგად, T_k მცირდება მზარდ ზომასთან ერთად, დაახლოებით 30°C-იდან ბელურას ზომის ფრინველებში, 0°C-მდე პინგვინებსა და უფრო მსხვილ სახეობებში (Calder and King 1974).

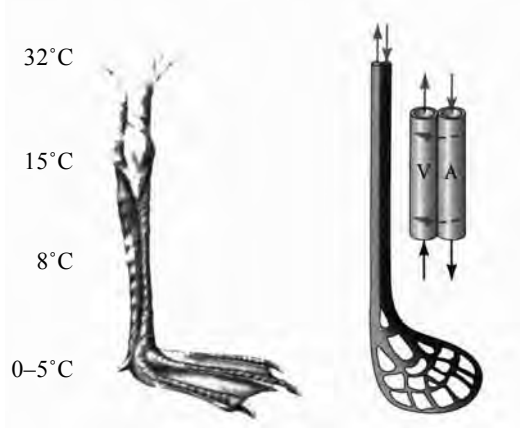
ორგანიზმის შესაძლებლობა, შეინარჩუნოს სხეულის მაღალი ტემპერატურა დაბალი გარემო ტემპერატურის პირობებში, შეზღუდულია მოკლე ვადით სითბოს გენერირების ფიზიოლოგიური შესაძლებლობის მიერ. ხოლო გრძელი ვადით — მისი შესაძლებლობით, დააგროვოს საკვები სითბოს მოპოვების მეტაბოლური მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. მაქსიმალური სიჩქარე, რომლის განმავლობაშიც ორგანიზმს, შეუძლია, სამუშაოს შესრულება, 10-15ჯერ აღემატება მის BMR-ს (Kleiber 1961, King 1974). დღის განმავლობაში ძალიან ცოტა ორგანიზმი ხარჯავს ენერგიას სიჩქარით, რომელიც ოთხჯერ აღემატება BMR-ს (Drent and Daan 1980). როდესაც გარემო ისე ცივდება, რომ სითბოს კარგვა აღემატება ორგანიზმის შესაძლებლობას, წარმოქმნას სითბო

(ნერტილი ც სურ. 6-3-ში), სხეულის ტემპერატურა კლებას იწყებს, ეს ფატალური მდგომარეობაა ჰომეოთერმებისთვის.

ყველაზე დაბალი ტემპერატურა, რომელშიც ჰომეოთერმებს შეუძლიათ გადარჩენა დიდი პერიოდის განმავლობაში, ხშირად დამოკიდებულია მათ შესაძლებლობაზე, მოაგროვონ საკვები და არა მათ შესაძლებლობაზე, დააგროვონ და გადაამუშავონ ენერგია. ცხოველები შეიძლება დაბალი ტემპერატურის პირობებში შიმშილით დაიხოცონ, რადგან ისინი საკვების ენერგიას უფრო სწრაფად ხარჯავენ, ვიდრე მისი შეგროვება შეუძლიათ. ზომიერ და არქტიკულ კლიმატში ყველაზე ცივი ტემპერატურა ხშირად ასოცირდება შტორმებთან და თოვლის საფარის დაგროვებასთან, რაც ართულებს საკვების შეგროვებას და ფიტავს როგორც ფიზიოლოგიური, ისე ეკოლოგიური სიტუაციის ენერგიის რესურსებს. თუ ტემპერატურა დაეცემა სურ. 6-3-ზე აღნიშნული ბ ნერტილის ქვემოთ, ორგანიზმი ველარ შეძლებს, აწარმოოს საჭირო ენერგია როგორც საკვების მოსაპოვებლად, ისე სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად. ამ ტემპერატურას ეწოდება **ქვედა კრიტიკული ეკოლოგიური ტემპერატურა**. თუ გარემოს ტემპერატურა დაეცემა სურ. 6-3-ზე აღნიშნული ც ნერტილს ქვემოთ, ორგანიზმს აღარ შეეძლება სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის საჭირო მეტაბოლური ენერგიის წარმოება და იგი დაიღუპება. ც ნერტილს უწოდებენ **ქვედა კრიტიკულ ფიზიოლოგიურ ტემპერატურას**. ც და ბ ნერტილებს შორის ორგანიზმებს შეუძლიათ გადარჩენენ, მაგრამ მხოლოდ შედარებით მოკლე პერიოდში და ენერგიის უარყოფითი ბალანსით. ბ ნერტილს ზემოთ ბალანსი დადებითია და ორგანიზმს არა მარტო გადარჩენა, არამედ საკვების მოპოვების გარდა სხვა ენერგიის მომხმარებელ საქმიანობაში ჩართვაც კი შეუძლია.

ენერგეტიკული საფასურის შემცირება

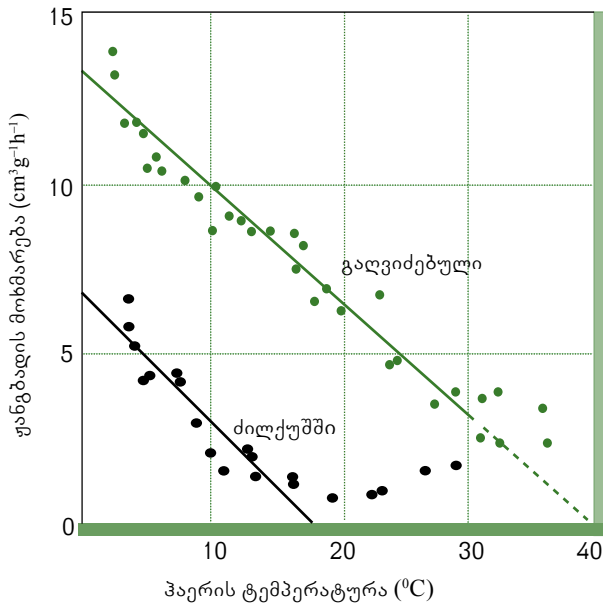
როდესაც ჰომეოსტაზური საფასური იმაზე მეტია, ვიდრე ინდივიდს შეუძლია თავს უფლება მისცეს, მაშინ გარკვეული ეკონომიკური ზომებია მისაღები. მაგალითად, ინდივიდს, შეუძლია, შეამციროს სხეულის ზოგიერთი ნაწილის რეგულირებული ტემპერატურა, რითაც შეამცირებს ტემპერატურულ განსხვავებას სხეულსა და გარემოს შორის. რადგანაც ფრინველების ფეხები და ტერფები არ არის ბუმბულით დაფარული, ისინი ცივ რეგიონებში სიტბოს დაკარგვის მნიშვნელოვანი მიზეზი იქნებოდა, სხეულის ტემპერატურაზე ნაკლები ტემპერატურის რომ არ ყოფილიყვნენ (სურ. 6-4). თოლიები ამას სიტბოს გაცვლის



სურ. 6-4 ყინულზე მდგომი თოლის ფეხისა და ტერფის კანის ტემპერატურა. სისხლძარღვების ანატომიური სტრუქტურა, რომელიც საშუალებას აძლევს სანინალმდეგო მიმართულებიან სიტბოს ცვლას არტერიულ სისხლსა (A) და ვენურ სისხლს (V) შორის, აღბეჭდილია მარჯვენა მხარეს. ვერტ. ისრები მიუთითებენ სისხლის მოძრაობის მიმართულებას, ჰორიზონტალური ისრები მიუთითებენ სიტბოს ტრანსფერს. შუნიტი შ ნერტილში საშუალებას აძლევს თოლიას, შეზღუდოს სისხლის ტრანსფერი ტერფებში, რითაც ამცირებს სისხლის დინებასა და სიტბოს კარგვას კიდე უფრო მეტად, სისხლის წნევის აწევის გარეშე. (After Irving 1966, Schmidt-Nielsen 1983.)

ურთიერთსა-წინააღმდეგო მიმართულებიანი სისტემის მეშვეობით აღწევენ (იხ. მე-5 თავი), სადაც ფეხებისკენ არტერიებში მიმავალი თბილი სისხლი სიტბოს სხეულში დაბრუნებულ ვენურ სისხლს გადასცემს, როდესაც იგი ვენების ახლოს ჩაივლის. (Scholander 1955, Scholander and Schevill 1955). ამრიგად, სიტბო გადაეცემა არტერიულიდან ვენურ სისხლს და უკან უბრუნდება სხეულს იმის მაგივრად, რომ დაიკარგოს გარემოში.

ზოგი ორგანიზმი სხეულის ტემპერატურას ამცირებს დღე-ღამის გარკვეულ დროს იმისთვის, რომ შეამციროს განსხვავება საკუთარ და გარემოს ტემპერატურებს შორის. მცირე ზომის გამო, კოლიბრებს თავიანთ წონასთან შედარებით, ზედაპირის დიდი ფართი აქვთ და შესაბამისად, სიტბოს იმაზე მეტს კარგავენ, ვიდრე მისი წარმოება შეუძლიათ. ამის გამო, კოლიბრებს ესაჭიროებათ მეტაბოლიზმის ძალიან მაღალი ტემპი, რათა დასვენების დროს სხეულის ტემპერატურა დაახლოებით 40°C-მდე შეინარჩუნონ. ზოგიერთი სახეობა, რომლებიც გრილ გარემოში ბინადრობს, შეიძლება ღამის განმავლობაში შიმშილით დაიღუპოს, თუ ძილქუშში არ ჩავარდება, რომლის დროსაც აღწევს ჰიბერნაციის მსგავს სხეულის ტემპერატურის დაცემასა და პასიურობას. დასავლეთ ინდური კოლიბრი ულაპის ჯუგუ-ლარის აგდებს ტემპერატურას 18-20°C-ამდე ღამით დასვენებისას.

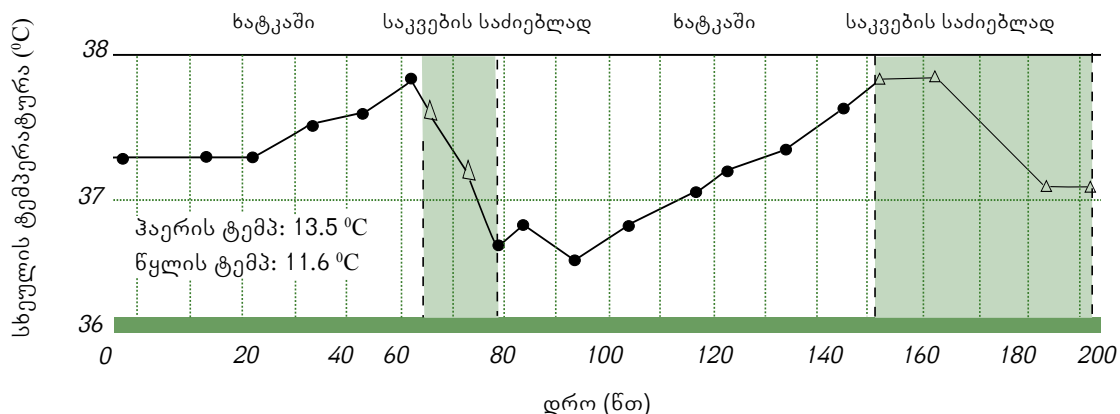


სურ. 6-5 ურთიერთობა ენერგიის მეტაბოლიზმსა და ჰაერის ტემპერატურას შორის დასავლეთ ინდურ კოლონებში ძილქუშისა და ნორმალური მდგომარეობის მაგალითზე. ორივე შემთხვევაში, ეს ფრინველი ენდოთერმულია, მაგრამ ის არეგულირებს სხეულის ტემპერატურას სხვადასხვა საკონტროლო წერტილში. (After Hainsworth and Wolf 1970.)

ის არ აჩერებს სხეულის ტემპერატურის რეგულირებას, მხოლოდ ამცირებს ზეწოლას თერმოსტატზე, რათა შეამციროს განსხვავება გარემოსა და სხეულის ტემპერატურას შორის (სურ. 6-5) (Hainsworth and Wolf 1970, Hainsworth et al. 1977).

ძუძუმწოვრებისა და ფრინველების ზოგიერთი სახეობა დროის მნიშვნელოვან ნაწილს წყლის ზედაპირზე ან მის ქვეშ ატარებს. ზღვის ფრინველები, როგორებიც არიან პინგვინები, ქარიშხალები და ტუპიკები, მოიპოვებენ თევზებს და ზღვის სხვა არსებებს საკმაოდ დიდი სიღრმეებიდან.

ზომიერი კლიმატის ზოგიერთი ძუძუმწოვარი, როგორებიც არიან თახვები, წავეები და ონდატრები, უპირატესად წყალში მცხოვრები ცხოველები არიან. სითბოს დინებისადმი წყლის საოცრად დაბალი წინააღმდეგობისა და მათ სხეულებსა და გარშემო წყლის ტემპერატურას შორის არსებითი განსხვავების გამო, ეს ცხოველები საშიში თერმული გამოწვევების წინაშე დგანან. წყალში სხეულის სითბო მალე იკარგება ხელმისაწვდომი ადგილებიდან. ასეთ ცხოველებში ხშირია სითბოს კარგვის შესამცირებელი მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ადაპტაციები, როგორიცაა სქელბეწვიანი საფარი და დიდი რაოდენობით სხეულის ცხიმი. საზღვაო ძუძუმწოვრების, ვეშაპებისა და დელფინების დახვეწილი ადაპტაციები სხეულიდან სითბოს კარგვის საკმარის დაცვას წარმოადგენენ იმისათვის, რომ შესაძლო გახადონ წყალში არსებობა. მაგრამ წყლის მრავალ ფრინველსა და ძუძუმწოვარს არ შეუძლია წყალში უსასრულოდამდე აქტიური დარჩენა სხეულის სითბოს კარგვის გამო. ამ ორგანიზმების აქტიურობას ნაწილობრივი თერმული შეზღუდვები განსაზღვრავს. მაგალითად, ჩრდილოამერიკული თახვის (*Castor canadensis*) საკვების მოძოვებლური ჩევეა ცივ წყალში მოკლე ჩაყვინთვისგან შედგება, რომლის დროსაც სხეულის ტემპერატურა სწრაფად ეცემა წყალში სითბოს გაფანტვის გამო. შემდეგ ამ ყვინთვას ბუნაგში გათბობის გრძელი პერიოდები ჩაენაცვლება (სურ. 6-6) (MacArthur and Dick 1990). უდაბნოს ანტილოპური თრია (*Ammospermophilus leucurus*) საპირისპირო პრობლემის წინაშე დგას: ის გადახურდება საკვების მოპოვებისას უდაბნოს ცხელ ზედაპირზე მოძრაობის დროს და ამიტომ პერიოდულად უნდა დაუბრუნდეს თავის სოროს გასაგრილებლად (Hainsworth 1995). ამგვარად, ადგილების შეცვლას სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად ავტომატური ცვლა



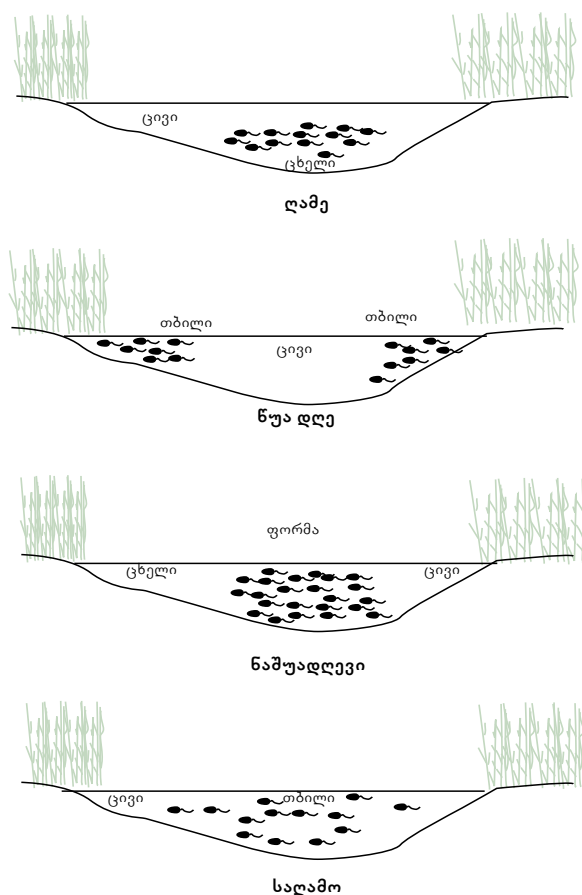
სურ. 6-6 სხეულის ტემპერატურის ცვლილებები ასოცირდება თახვ ჩასტორ ცანადენსის-ის საკვების მოძოვებლურ ქცევასთან. სხეულის ტემპერატურა იკლებს ცივ წყალში საკვების მოძოვებლური რეიდების დროს, რაც აიძულებს თახვს პერიოდულად ხატკაში დაბრუნდეს და გათბეს. (After MacArthur and Dyck 1990.)

(სპუტტლინგ) ეწოდება და ამგვარი ქცევა ხშირია ცხოველებში. როგორც მომდევნო ნაწილში ვნახავთ, ავტომატური ცვლის ქცევა შეიძლება გამოიყენებოდეს მარილისა და წყლის ბალანსის დასარეგულირებლად.

ექტოთერმების თერმული ეკოლოგია

ექტოთერმული ხერხემლიანების (თევზების, ამფიბიებისა და რეპტილების) ეკოლოგიისა და ქცევის ყველა ასპექტზე გარკვეულწილად გავლენას ახდენს სხეულის ტემპერატურის რეგულირების მოთხოვნები. ვინაიდან ამ ორგანიზმებს არ შეუძლიათ სითბოს დაგროვება, თუ ძალიან აქტიურები არ არიან, ძალიან ბევრი არეგულირებს სითბოს ბალანსს უზრალოდ ჩრდილში შესვლით ან გამოსვლით, ან სხეულის მზის სხივებისკენ მიმართვით. როგორც ადრე ვახსენეთ, ზოგიერთი ექტოთერმული ხერხემლიანი ასევე ფლობს სხეულის ტემპერატურის გარკვეულ დონეზე რეგულირების ფიზიოლოგიურ მექანიზმებს (e.g., Holland and Sibert 1994, Sinervo and Dunlap 1995).

თევზების უმრავლესობა ავითარებს მეტაბოლური სითბოს წარმოების ძალიან დაბალ სიჩქარეს ჰომოთერმებთან სახმელეთო პოიკილოთერმებთან შედარებით. თუ ამას დავუმატებთ წყლის სითბოს ძალიან მაღალ გამტარუნარიან, ვნახავთ, რომ თევზები ძალიან მალე კარგავენ სხეულის სითბოს წყლის გარემოში. თევზებს თერმორეგულაციის მნიშვნელოვნად შეზღუდული შესაძლებლობები აქვთ (Moyle and Cech 1988). ზოგიერთ სახეობას, კერძოდ, თბილი წყლის თევზებს, სხეულის ტემპერატურაში შეუძლიათ მოახდინონ მცირე რეგულაციები ბიჰევიორისტულად თერმულად სასარგებლო წყლის დინებების პორციების არჩევით (Snucins and Gunn 1994, Schurmann and Christiansen 1994). თევზის საკვების მოძიებაზე დიდ გავლენას ახდენს წყლის ტემპერატურა და ამრიგად, თევზები, რომლებმაც ახლახანს დაასრულეს საკვების ძიება, შეიძლება ეძებდნენ თბილ წყალს. ფიზიოლოგიური თერმორეგულაცია თევზებში შეზღუდულია მხოლოდ რამდენიმე სახეობისთვის. ალბაკორის თინუსი (*Thunnus alalunga*) იყენებს სანინალმდეგო მიმართულების გაცვლის სისტემას, რათა შეინარჩუნოს სხეულის შინაგანი ტემპერატურა მნიშვნელოვნად მაღალ დონეზე, ვიდრე მისი გარემომცველი წყალი. სისხლძარღვები, რომლებიც ახდენენ თბილი სისხლის ტრანსპორტირებას თევზის ორგანიზმში, ახლოს არიან განლაგებულნი იმ სისხლძარღვებთან, რომლებსაც ცივი სისხლი შემოაქვთ ლაყუჩებიდან. სითბო გადაეცემა გარეთ მიმავალი ძარღვებიდან შიგნით მიმავლებს, რითაც ინარჩუნებენ სითბოს სხეულის შიგნით (Carey et al. 1971). დიდთვალა თინუსის ახლანდელმა კვლევებმა



სურ. 6-7 ბაყაყ ღანა ბოყლიი-ის თავკომბალათა სივრცობრივი გავრცელება ასოცირებულია კალიფორნიის ნელ ნორტე ტბორში დლიურ ტემპერატურათა ცვლილებაზე ივნისში. სალამოს თავკომბალეები გადაინაცვლებენ ტბორის ყველაზე თბილ ადგილას და რჩებიან იქ დილაამდე. როდესაც დილის მზე ათბობს წყალს, თავკომბალეები თავს იყრიან ზედაპირულ წყალში შუადღემდე. შუადღისას ეს ადგილები ზედმეტად თბება. ისინი გადაინაცვლებენ წყლის სიღრმეში, სივრცეში. თავკომბალეები შეიძლება თანაბრად გადაინაწილდნენ მთელ ტბორში ნაშუადღევს, როდესაც წყალი ტბორში თანაბარი ტემპერატურისაა. (From Brattstrom 1962.)

გამოავლინა, რომ დინების სანინალმდეგო სისტემა აძლევს თევზებს საშუალებას, სწრაფად ცვალონ სხეულის ტემპერატურა გარემოში მომხდარი ცვლილებების საპასუხოდ (Holland and Sibert 1994).

ამფიბიები უპირატესად ბიჰევიორულ, ქცევით თერმორეგულაციას ეყრდნობიან (Hutchison and Dupré 1992). ბაყაყებსა და სალამანდრებს, წყალში მობინადრე თავკომბალეებს, შეუძლიათ, განავითარონ ვერტიკალური მიგრაციის მოდელები თერმული გარემოს დლიური ცვლილებების შესაბამისად (სურ. 6-7). ამფიბიები ხშირად უპირატესობას ანიჭებენ თერმულად ხელსაყრელ მიკროსაბოლოებელ ადგილებს. ზრდასრულ ამფიბიებში თერმორეგულაციას შეიძლება თან ახლდეს კანის ზედაპირზე აირების მიმოცვლის საჭიროება. კანის რესპირაცია, რომელიც ამფიბიათა

მრავალ სახეობაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს რესპირატორულ აირთა ცვლაში და ზოგიერთ სახეობაში რესპირაციის ერთადერთი საშუალებაა (მაგ. უფილტვო სალამანდრებში *Plethodontidae*-თა ოჯახიდან), მოითხოვს კანის მუდმივად ტენიან მდგომარეობაში ყოფნას. ამ მოთხოვნებმა შეიძლება შეზღუდოს სითბოს მიღების ის საშუალება, როცა ინდივიდს გარემოს ტემპერატურაზე ზევით სხეულის ტემპერატურის გაზრდა შეუძლია მზეზე გათბობის შედეგად, რადგან ნოტიო კანიდან აორთქლება მოითხოვს დაბალ ტემპერატურას. აგრეთვე, კანის გაშრობის თავიდან აცილების საჭიროება აწესებს მზეზე ყოფნის დროის ზღვარს. ამ მიზეზებით მზეზე გათბობა იშვიათია ამფიბიებში და როდესაც ის მაინც შეინიშნება, ინდივიდებს არ შეუძლიათ, გაზარდონ სხეულის ტემპერატურა გარემოს ტემპერატურაზე მაღლა (Hutchison and Dupré 1992). თერმორეგულირების ფიზიოლოგიური მექანიზმები ამფიბიებში, როგორც ჩანს, ძალიან შეზღუდულია.

მრავალი ადამიანისთვის ქვაზე დახვეული, მზეს მიფიცხებული დიდი გველის ან მზის გულზე ღობის ბოძზე წამოჭიმული ხვლიკის სურათი რეპტილიების ცხოვრების მაგალითს წარმოადგენს. ამგვარი ქცევები, რომლებიც უპირატესად დაკავშირებულია თერმორეგულაციასთან, ფართოდ არის შესწავლილი (e.g., Bogert 1949, McGinnis and Dickson 1967, Heatwole 1976, Stevenson 1985, Huey et al. 1999, Hertz 1992, Adolph and Porter 1993). ცხადია, რეპტილიებს, შეუძლიათ, შეინარჩუნონ ჰაერის ტემპერატურაზე მაღალი სხეულის ტემპერატურა თავიანთი ადგილმდებარეობისა და პოზიციის რეგულირების საშუალებით (Cowles and Bogart 1944, Hammal et al. 1967, Huey 1974). სიცხის დროს რქიანი ხვლიკი (*Phrynosoma*) ზრდის მზისადმი თავისი სხეულის მიფიცხებულობის პროფილს, წევა რა ბრტყლად მიწაზე. სიცხეში კი პირიქით, ფეხზე დგომით ამცირებს (Heath 1965). მიწაზე ბრტყლად ნოლით ხვლიკი სითბოს მზით გაცხელებული მიწის ზედაპირიდან იღებს. ლენტისებრი გველი (*Thamnophis elegans*) ირჩევს ბუნაგს ქვების ქვეშ, რომლის სისქეც 20-30 სმ იქნება, რადგან ამგვარი ადგილები მათთვის უფრო ხელსაყრელია, ვიდრე სქელი ან თხელკედლიანი ადგილები ქვების ქვეშ (Huey et al. 1989). ხვლიკი *Anolis cristatellus* ცვლის დროის იმ რაოდენობას, რომელსაც ის უთმობს მზეზე გათბობას, ირჩევს რა უფრო ამაღლებულ ადგილებს (Hertz 1992). გარემოს ექსტრემალურმა ტემპერატურამ, შეიძლება, შეზღუდოს რეპროდუქციისა და განვითარებისთვის საჭირო დრო ან დააბრკოლოს ზამთრის გადატანა და ამით ხელი შეუშალოს რეპტილიების გავრცელებას (Peterson et al. 1993). ქცევები, რომლებიც მოითხოვს გადაადგილებას, როგორიცაა მსხვერპლის მონადირება, მტაცებლისგან თავის არიდება და

საბინადრო გარემოს შერჩევა, დამოკიდებულია სხეულის ტემპერატურაზე ისევე, როგორც საკვების მოძიების, მეტაბოლიზმისა და კანის პერიოდული გამოცვლის ფიზიოლოგიური პროცესები, რომლებსაც **განგური** ეწოდება.

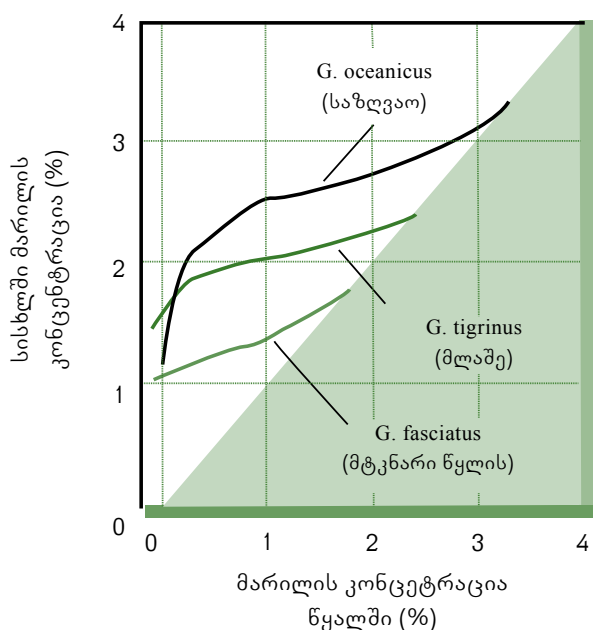
სხეულის ტემპერატურის ფიზიოლოგიური კონტროლი შეიძლება იმაზე უკეთესად იყოს განვითარებული რეპტილიებში, ვიდრე ერთ დროს ეგონათ. რომელი პითონის (*Morelia spilota*), ჩრდილოეთის წყლის გველის (*Nerodia sipedon*) და ლენტისებრი გველების (*Thamnophis*) რამდენიმე სახეობის კვლევებმა გვიჩვენეს, რომ ამ სახეობებში სხეულის ტემპერატურა მნიშვნელოვნად მატულობს ჭამის შემდეგ, რაც ფაკულტატური ენდოთერმიის მაგალითია (Clip and Shine 1988, Gibson et al. 1989, Lutterschmidt and Reinert 1990). ზოგიერთ შემთხვევაში სხეულის მაღალმა ტემპერატურამ შეიძლება გაძლოს 30 ან მეტი საათის განმავლობაში. ამ დროს, გველს, შეუძლია, იყოს ისეთ მცირე საბინადრო ადგილებში, როგორშიც ყოფნა შეუძლებელი იქნებოდა, რომ ის ნაჭამი არ ყოფილიყო (Peterson et al. 1993).

6.3 რეპტილიების დონე აბალანსებს მოგებასა და საფასურს

ორგანიზმები შინაგან გარემოს გარეგანი ტემპერატურის შედარებით ზომიერ დიაპაზონში არეგულირებენ, მაგრამ ეგუებიან უკიდურესობებსაც. ამ სტრატეგიას ეწოდება **ნაწილობრივი რეგულირება**. ჰეტეროთერმიისა და ფაკულტატური ენდოთერმიის ფენომენები გვიჩვენებენ ნაწილობრივი რეგულირების ფენომენს. მხოლოდ ფრინველები და ძუძუმწოვრები არიან ნამდვილი ენდოთერმები იმ გაგებით, რომ ისინი აგროვებენ მეტაბოლურ სითბოს სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის. თუმცა პითონები ინარჩუნებენ სხეულის მაღალ ტემპერატურას კვერცხების ინკუბაციის დროს (Hutchison et al. 1966, Vinegar et al. 1970, and see review by Gans and Pough 1982). როგორც უკვე ვთქვით, ზოგიერთი მსხვილი თევზი, როგორიცაა მაგალითად, თინუსი, იყენებს საწინააღმდეგო მიმართულების ძარღვებს, რათა კუნთოვანი მასების ცენტრში ტემპერატურა 40°C-მდე შეინარჩუნოს (Carey et al. 1971). ხმალთევზები ტვინის თბილად შესანარჩუნებლად იყენებენ სპეციალიზებულ მეტაბოლურ გამათბობლებს (Carey 1982, Block 1987). დიდ ჩრჩილებს და ფუტკრებს ხშირად სჭირდებათ გაფრენისწინა გახურების პერიოდი, რომლის დროსაც საფრენი კუნთები კანკალებენ და აგროვებენ სითბოს (Heinrich 1979, Heinrich and Bartholomew 1971, Stone 1994). მცენარეებს

შორისაც კი მეტაბოლური სითბოს წარმოებაზე დაფუძნებული ტემპერატურის რეგულაცია აღმოჩენილ იქნა ფილოდენდრონისა და სკუნკ ცაბბაგე ფლორულ სტრუქტურებში (Nagy et al. 1972, Knutson 1974).

ნაწილობრივი რეგულირება აგრეთვე დემონსტრირებულია ორგანიზმებში მარილისა და წყლის რეგულირების სახით. მაგალითად, წყლის მცირე ამფიპოდები ამმარუს-ის გვარიდან მარილის კონცენტრაციებს თავიანთი სხეულის სითხეებში არეგულირებენ, როდესაც იმყოფებიან ისეთ წყლებში, სადაც მარილის კონცენტრაცია სხეულისაზე ნაკლებია, მაგრამ არ არიან წყლებში სადაც მარილის მაღალი კონცენტრაციაა (სურ. 6-8). მტკნარ წყალში მობინადრე ამმარუს ფასციატუს ინარჩუნებს მარილის კონცენტრაციას სისხლში უფრო დაბალ დონეზე, ვიდრე მარილიანი წყლის ბინადარი .ოცენიციუს-ები და ამრიგად, იწყებს მარილის დაბალი კონცენტრაციით ხსნარებთან შეგუებას. თავიანთ ბუნებრივ საბინადრო გარემოზე არც მტკნარი და არც მარილიანი წყლის სახეობა არ ხვდება იმაზე მეტი მარილის კონცენტრაციას, ვიდრე მის სისხლშია. თუმცა ცხოველები, რომლებიც ბინადრობენ მარილიან ტბებსა და აუზებში, აქტიურად ინარჩუნებენ სხეულში მარილის გარემოს წყალზე დაბალ კონცენტრაციას. არტემია ინარჩუნებს მარილის შინაგან კონცენტრაციას 3%-ზე დაბლა მაშინაც კი, როცა მოთავსებულია წყალში 30%-იანი მარილის კონცენტრაციით (Croghan 1958).



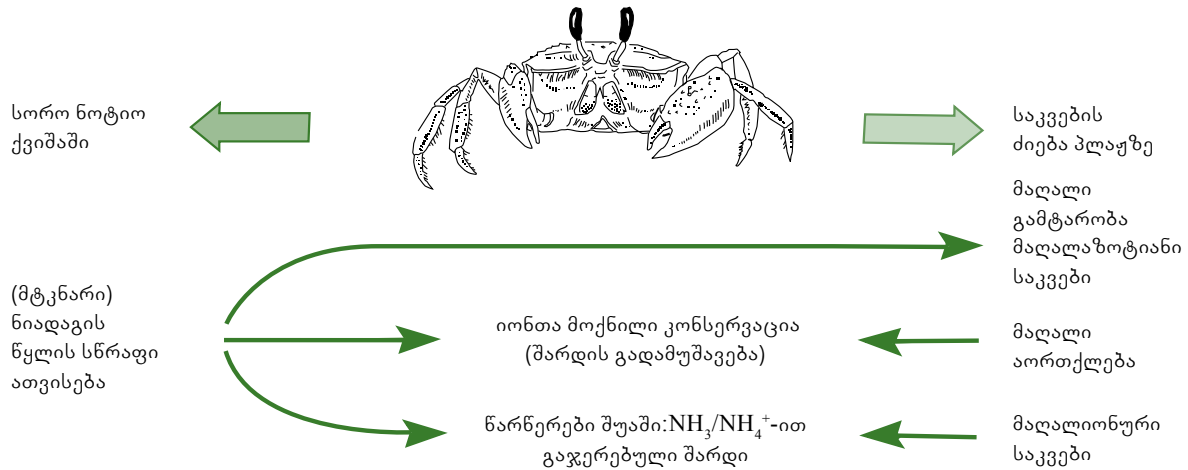
სურ. 6-8 მარილის კონცენტრაცია სხვადასხვა საბინადრო გარემოდან სამი კიბოსებრის სისხლში, როგორც მათი გარემო გარემოს ფუნქცია მარილის კონცენტრაციისა. მარილის ნორმალური კონცენტრაცია ზღვის წყლებში არის (3,5%).
(After Prosser and Brown 1961.)

წყლის ხერხემლიანთა უმრავლესობას არ შეუძლია, შეინარჩუნოს სისხლში მარილის კონცენტრაცია გარემოს წყალზე დაბლა, ხმელეთის კიბორჩხალა და ზღვის მრავალი სხვა მოქცევადობის უხერხემლო კი, რომლებიც პერიოდულად ჰაერზე ამოდიან, ფლობენ ამ შესაძლებლობას (Prosser 1973). კიბორჩხალა — მოჩვენება (*Ocypode quadrata*) აქტიურად ეძებს საკვებს დღის განმავლობაში, როდესაც ტემპერატურა პლაჟზე შეიძლება აჭარბებდეს 40°C-ს. ეს მდგომარეობა იწვევს აორთქლებით წყლის საოცრად მაღალ კარგვას. სოროში პერიოდული ვიზიტის განმავლობაში, კიბორჩხალა — მოჩვენება ახდენს რეპიდრატაციას ქვიშიანი ნიადაგის ნაპრალთშორისი სივრციდან წყლის შეწოვით. ამას ლაყურების მახლობლად განლაგებული ბუსუსების მეშვეობით ახერხებს. წყლის გარკვეული ნაწილი პირდაპირ ლაყურების ღრუში ჩაედინება, ნაწილსაც პირით ყლაპავს. „მოჩვენება“ კიბორჩხალები ძირითადად უხერხემლოებით იკვებებიან, რაც აზოტითა და იონებით მდიდარ საკვებს წარმოადგენს. იონთა შენახვის საოცარი მოქნილობა შარდში და NH_3^- -ითა და NH_4^+ -ით გაჯერებული შარდის წარმოქმნის შესაძლებლობა წარმოიშვა როგორც მექანიზმი სხეულის სითხეებში იონების კონცენტრაციის დაბალანსებისთვის (სურ. 6-9) (Wolcott 1984, 1992, Hadley 1994).

შეზღუდვები ჰომეოთერმიის ევოლუციაში

ცხადია, ორგანიზმებს, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებთან ერთად, შეუძლიათ ფიზიოლოგიურად სითბოსდაგროვებასხეულის მაღალი ტემპერატურის შენარჩუნებისთვის და ბევრი ამას გარკვეულ პირობებში ახორციელებს. მაშ, რატომ არის ენდოთერმიის გავრცელება ესოდენ შეზღუდული მცენარეებისა და ცხოველების სამყაროში? პასუხის ნაწილი ცხადია, დაკავშირებულია სხეულის ზომასთან. სხეულის ზომის ზრდასთან ერთად, მოცულობა შედარებით უფრო სწრაფად იზრდება, ვიდრე თავად ზომა. ეს ნიშნავს, რომ ზედაპირის ფართობი, რომლიდანაც იკარგება სხეულის სითბო, მსხვილ ცხოველებში უფრო მცირეა მოცულობის თითო ერთეულზე, ვიდრე პატარა ცხოველებში. პრაქტიკული თვალსაზრისით, მსხვილ ორგანიზმებს თბოკონტროლს დაქვემდებარებული ზედაპირის ფართი შედარებით ნაკლები აქვთ და შესაბამისად, სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისას, შეუძლიათ, მიაღწიონ სიზუსტის მაღალ დონეს.

იმის მიუხედავად, რომ სხეულის ზომას შეუძლია ახსნას, თუ რატომ არიან ძუძუმწოვრები ენდოთერმულები, ხოლო მწერები, როგორც წესი, ექტოთერმულები (დიდი ჩრჩილები, რომლებიც



სურ. 6-9 წყლისა და მარილის ბალანსის შენარჩუნების სტრატეგია მოჩვენება კიბორჩხალებში (*Ocypode quadrata*). კიბორჩხალას უვითარდება აორთქლებითი წყლის მაღალი კარგვა დღის განმავლობაში პლაჟზე საკვების მოპოვების დროს, სადაც ტემპერატურა აჭარბებს 40°C . რეჰიდრაცია თავს იჩენს ნოტიო სოროში პერიოდული ვიზიტების დროს. იქ კიბორჩხალა ნიადაგიდან სპეციალური თმების საშუალებით მოიპოვებს წყალს. მოჩვენება კიბორჩხალას უხერხემლო საკვები მაღალიონური და აზოტის შემცველობითაა, რომლებიც შემდეგ გამოიდევენ შარდის სახით მაშინ, როდესაც კიბორჩხალა სოროშია. (After Wolcott 1992.)

გაფრენის წინ ხურდებიან, აღწევენ პატარა ძუძუმწოვრების ზომას), მსხვილ თევზებსა და რეპტილიებში ზოგადად არ მომხდარა ძვრა ჰომეოთერმიის მიმართულებით. თევზების უმეტესობისთვის წყლიან გარემოში ჟანგბადის ნაკლები ხელმისაწვდომობა და მაღალი თერმული გამტარობის შედეგად სითბოს კარგვის მაღალი დონე ხელს უშლის ტემპერატურის რეგულირებისთვის საჭირო მაღალი მეტაბოლური სიჩქარის განვითარებას. ეს სჭირდება ყველა ორგანიზმს, გარდა ყველაზე აქტიურებისა. დასვენების დროს ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების მეტაბოლური დონეები შეიძლება 10-ჯერ მაღალი იყოს იმავე ზომის თევზების, ამფიბიებისა და რეპტილიების მეტაბოლურ დონეებზე.

რატომ არ განუვითარდათ რეპტილიებს ტემპერატურის რეგულაცია? ბოლოს და ბოლოს თანამედროვე რეპტილიების ზომა, სულ მცირე, შეედრება მცირე ძუძუმწოვრებისას და ისინი პაერით სუნთქავენ. ენდოთერმიის გამომწვევი უმთავრესი ინოვაცია არის ბუმბულისა და ბენვის მიერ განვითარებული იზოლაცია. ფრინველები და ძუძუმწოვრები ნარმოიშვნენ რეპტილიებისგან, მაგრამ სრულიად არ ჩამოშორებიან თავიანთ წინაპრებს, ალბათ გარკვეულ პირობებში ექტოთერმიის უპირატესობების გამო. რეპტილიებს არ აქვთ ენდოთერმული ცხოველების აქტიურობის მაღალი დონეები, მაგრამ მათი დაბალი ენერგიის მოთხოვნილებები კარგად ერგება სეზონურ და სუბტრაქტან მიუმაგრებელ საკვების რესურსებს.

სხეულის მაღალი ტემპერატურის უპირატესობა

ჰომოთერმთა უმრავლესობა ინარჩუნებს გარემოს პაერზე მნიშვნელოვნად მაღალ სხეულის ტემპერატურას. ლოგიკა გვეკარნახობს, შევამციროთ თერმორეგულაციის ენერგეტიკული საფასური, ტემპერატურა უნდა იყოს დარეგულირებული გარემოს ტემპერატურასთან ახლოს. რატომ ინარჩუნებენ ფრინველები და ძუძუმწოვრები სხეულის მაღალ ტემპერატურას მიუხედავად იმისა, ტროპიკებში ცხოვრობენ ისინი თუ პოლუსთან ახლოს (McNab 1966)? სხეულის მაღალ ტემპერატურას რამდენიმე დადებითი მხარე, უპირატესობა აქვს. პირველი, ტემპერატურის მატება ზრდის, აქტივობის უწყვეტ დონეს და შეიძლება გაზარდოს სიფრთხილე, ორივე ხელს უწყობს საკვების მოპოვებას და მტაცებლისგან თავის არიდებას. მეორე, სხეულის მაღალი ტემპერატურა ამცირებს აორთქლებითი გაგრილების ხშირ გამოყენებას სხეულის სითბოს გასაფანტად. ანუ, როდესაც სხეულის ტემპერატურა საკმაოდ აღემატება გარემოს ტემპერატურას, მეტაბოლური სითბო შეიძლება დაიკარგოს მხოლოდ გამოსხივების ან გამტარობის მეშვეობით. ხმელეთის ორგანიზმებისთვის წყლის პოტენციური მარაგი ნაწილობრივ ამართლებს მომატებული ტემპერატურის ენერგეტიკულ საფასურს. მესამე, სხეულისა და გარემოს ტემპერატურებს შორის დიდმა სხვაობამ, შეიძლება, საშუალება მისცეს სითბოს კარგვის უფრო ზუსტ და სწრაფ

რეგულირებას აქტივობის შეცვლის საფუძველზე, ვიდრე მცირე სხვაობის შემთხვევაში.

ეს მოსაზრებები ცხადყოფს ფიზიოლოგიური ფუნქციების ოპტიმიზაციის ერთ ასპექტს. ცხადია, ორგანიზმები ავითარებენ ფიზიოლოგიურ მექანიზმებს, მორფოლოგიურ მოწყობილობებს და ქცევებს, რათა შეამცირონ დაძაბულობა გარემოსთან ურთიერთობის დროს. უდაბნოს ფრინველებისა და ძუძუმწოვრების ადაპტაციები თავიანთ რთულ გარემოსთან ამ უნივერსალურობას საკმაოდ კარგად ასახავენ.

6.4 ტემპერატურის რეგულაცია და წყლის ბალანსი უდაბნოებში მოითხოვს მრავალფეროვან ჰომეოსტაზურ ადაპტაციას

უდაბნოს გარემოში მობინადრე ორგანიზმები უპირისპირდებიან მკაცრ გამოწვევებს, რაც წყლის კარგვას და მასთან დაკავშირებულ თერმული სტრესის პრობლემას წარმოადგენს. უდაბნოთა უმრავლესობისთვის დამახასიათებელი მაღალი ტემპერატურა ხელს უწყობს წყლის კარგვას ფაქტობრივად უწყლო გარემოში. ამრიგად, იმისათვის, რომ უდაბნოს ორგანიზმები გადარჩნენ, სხეულის წყალი უნდა იქნეს შენარჩუნებული, ზედმეტი გადახურება თავიდან უნდა იქნას აცილებული და ზედმეტი სითბო გაიფანტოს. ყველაფერი ეს უნდა განხორციელდეს იმ დროს, როდესაც ორგანიზმი საკვების მიღების, მტაცებლების თავიდან აცილების, პარტნიორის მოძიების და რეპროდუქციული საქმიანობითაა დაკავებული — ანუ აკეთებს იმას, რაც აწარმოებს სითბოს და ამწვავებს წყლის კარგვის პრობლემას.

უდაბნოს ფრინველები

ხერხემლიანთა შორის, ფრინველები, ალბათ, უდაბნოს ყველაზე წარმატებული მობინადრეები არიან. ისინი აქტიურებად იმაზე დიდხანს რჩებიან სიცხეში, ვიდრე სხვა ცხოველები. იმ დროს, როდესაც სხვა ცხოველები იძალეებიან თავშესაფრებში, ისინი კიდევ დიდხანს აქტიურობენ. ამ აქტიურობას განაპირობებს მცირე ექსკრემენტული წყლის კარგვა (გაიხსენეთ მე-4 თავი, ფრინველები გამოყოფენ აზოტს კრისტალიზებული შარდმჟავას სახით) და იმ მწერებით კვება, რომლებისგანაც ისინი წყალს ღებულობენ. მარცვლეულით მკვება ზოგიერთ ფრინველსაც კი შეუძლია გაჩერდეს უწყლოდ უდაბნოში იმ შემთხვევაში, თუ ისინი თავს არიდებენ ტემპერატურას 35°C-ს ზემოთ.

ცივ ამინდში კაქტუსის ღობემძვრალა (სურ. 6-10) კარგავს 2-დან 3 სმ-მდე წყალს დღეში. წყლის კარგვა სწრაფად იზრდება ტემპერატურის მატებასთან

ერთად. 45°C-ზე წყლის დანაკარგი დაახლოებით აღწევს 20 სმ³ დღეში, როცა ღობემძვრალას სხეული შეიცავს სულ 25 სმ³ წყალს.

ალიონის სიგრილეში კაქტუსის ღობემძვრალეები საკვებს ეძებენ, აქტიურად მოძრაობენ ფოთლებსა და მინაზე (Ricklefs and Hainsworth 1968). შუადღისკენ, ტემპერატურის მომატებისას, ისინი გრილ ადგილებს, კერძოდ, მცირე ხეებისა და მსხვილი ბუჩქების ჩრდილებს ირჩევენ. სიცხეში ღობემძვრალეები პასიურნი ხდებიან. ყოველთვის არიდებენ თავს კვებას, ნაშიერებსაც ნაკლებად კვებენ, როდესაც გარემოს ტემპერატურა აჭარბებს 35°C-ს (სურ. 6-11).

უდაბნოს მრავალი ფრინველი აგებს დახურულ ბუდეებს ან განათავსებს მას კაქტუსის მსხვილი ღეროს ხვრელებში, სადაც ახალგაზრდა ბარტყები დაცულნი არიან უკიდურესი სიცხისა და სიცხისაგან. კაქტუსის ღობემძვრალეები აშენებენ უსწორმასწორო ბუდეებს, ფართო და აბურდული ბალახის ბურთებს, გვერდითა შესასვლელით კაქტუსის ღეროს ღრუმში (იხ. სურ. 6-10). ღობემძვრალეების წყვილს ბუდის აშენების შემდეგ, აღარ შეუძლია მისი განლაგებისა და ორიენტაციის შეცვლა. თვე-ნახევრის განმავლობაში, პირველი კვერცხის დადებიდან ბარტყების მიერ ბუდის დატოვებამდე, ბუდე უნდა უზრუნველყოს შესაფერისი გარემო დღისით თუ ღამით ნებისმიერ ამინდში. სამხრეთ არიზონაში კაქტუსის ღობემძვრალეები, როგორც წესი, ზრდიან რამდენიმე ნაშიერს, ბუდეებს აგებენ ისე, რომ შესასვლელს არ ხვდებოდეს ადრეული გაზაფხულის ქარი. ცხელი ზაფხულის განმავლობაში კი ბუდეები მიმართულია მოჭარბებული სალამოს ბრიზებისკენ, რომლებიც უზრუნველყოფენ ბუდეში ჰაერის ცირკულირებას და ხელს უწყობენ სითბოს კარგვას (Ricklefs and Hainsworth 1969, სურ. 6-12). ამ სტრატეგიას მოაქვს შედეგი! სეზონის შესაბამისად ორიენტირებული ბუდეები შემთხვევათა 82%-ში წარმატებულნი არიან იმ დროს, როდესაც ცუდი მიმართულებით აშენებული ბუდეების მხოლოდ 45% არის წარმატებული (Austin 1974).



სურ. 6-10 კაქტუსის ღობემძვრალა (*Campylorhynchus brunneicapillus*) ბუდეში. (Courtesy of R.B. Suter)



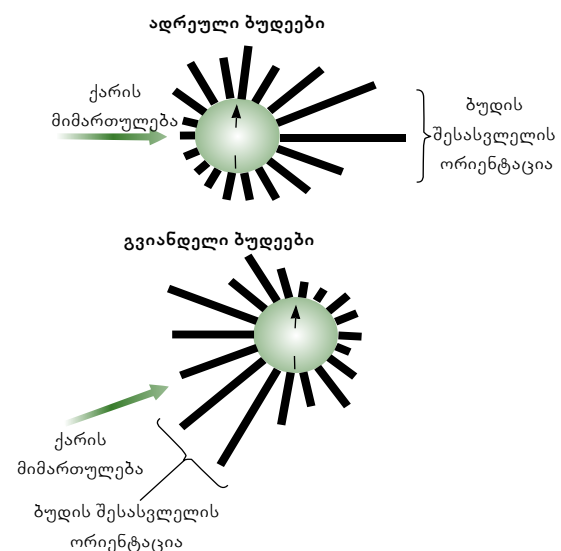
სურ. 6-11 კაქტუსის ღობემძვრალეების მიერ მცირე საბინადროს გამოყენება სამხრეთ-აღმოსავლეთ არიზონაში დღის განმავლობაში გვიან გაზაფხულზე. მიკროსაცხოვრებლები იცვლება ტემპერატურის ცვლილების შესაბამისად გაშლილი მინიდან (ა) და ხეების ღრმა ჩრდილში (ე). ღობემძვრალეები აქტიურად საქმიანობენ დილის (7:00) სიგრილეში (ა-ე), მაგრამ პასიურები ხდებიან დღის ცხელ საათებში (2:30), როდესაც ჩრდილსგარე ტემპერატურა 40°C -ს აღწევს (From Ricklefs and Hainsworth 1968).

უდაბნოს ორგანიზმებში ფეკალური და ექსკრემენტული წყლების მეორეული მოხმარება. კაქტუსის ღობემძვრალეები სისუფთავის შესანარჩუნებლად წმენდენ ბუდეს თავიანთი ნაშიერების ფეკალურ მასებისაგან, თუმცა კვების სეზონის ყველაზე ცხელ პერიოდში ეს მასები შეიძლება დატოვონ, რადგან მათგან აორთქლებული წყლის კარგვა მნიშვნელოვნად აგრილებს ამავე ბუდეს და ზრდის სინოტივეს, რითაც ამცირებს რესპირატორულ წყლის კარგვას. უდაბნოს იგუანებში სეკრეციები მარილის გამომყოფი ჯირკვლიდან, რომელიც მოთავსებულია თვალბუდეში, ჩამოედინებიან ცხვირის ხვრელთან განლაგებულ მცირე ჩაღრმავებებამდე, სადაც წყალი აორთქლდება შესუნთქულ ჰაერში და მცირდება რესპირატორული წყლის კარგვა (Dunson 1976). ზოგიერთი წერო ცხელ ამინდში, გასაგრილებლად საკუთარ ფეკალურ მასებს გამოყოფს. ზრდასრული მორბენალი კაჭკაჭი ჭამს თავისი ნაშიერების ფეკალურ ნარჩენებს. როგორც ჩანს, პატარებთან შედარებით, ზრდასრულთა თირკმელებს მეტი შარდის კონცენტრაციის შესაძლებლობა აქვთ. ამრიგად, ზრდასრულებს შეუძლიათ გამოიღონ წყალი შთანთქმული ფეკალური მასებიდან (Calder 1968).

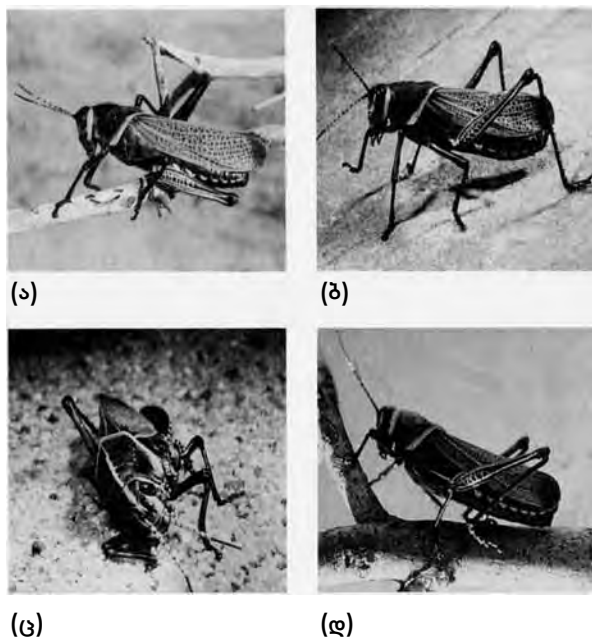
უდაბნოს ფეხსახსრიანები

უდაბნოს ზოგიერთი ფეხსახსრიანი თავისი სხეულის ტემპერატურას დაახლოებით ისევე არე-გულირებს,

როგორც კაქტუსის ღობემძვრალა — სხვადასხვა ტემპერატურიანი მიკროადგილებში გადაადგილებით. უდაბნოს კალიები (*Schistocerca gregaria*) თავს იყრიან ბუჩქების ჩრდილში, სადაც გარემოს



სურ. 6-12 ამერიკული რემეზის (*Auriparus flaviceps*) ბუდეების შესასვლელთა ორიენტაციები საკვები სეზონის ადრეული (გრილი) და გვიანდელი (ცხელი) პერიოდების განმავლობაში ნევადასა და არიზონაში. თითოეული სვეტი გვიჩვენებს შედარებით კონცენტრაციას ბუდის შესასვლელისას, ამავე მიმართულებით. კაქტუსის ღობემძვრალეების ბუდეთა ორიენტაცია მსგავსია. (მოგვანოდა გ.ტ. ოსტინმა.)



სურ. 6-13 უდაბნოს კალია თაენიოპოდა ექუეს-ს თერმორეგულატორული პოზები: (ა) გვერდული დგომა, (ბ) მიწიდან წამოწევა, (გ) მიწაზე გართხმა, (დ) ღეროში მოჩრდილვა. მიწაზე გართხმა და გვერდული დგომა ათბობენ კალიას, მიწიდან წამოწევა და მოჩრდილვა კი – აგრილებენ. (From Whitman 1987, d. vaitmanna moguzovoda.)

ტემპერატურა საოცრად მაღალია. თენებრიონიდ ხოჭო, რომელთა სახეობანი მსოფლიოს მრავალ უდაბნოში ბინადრობს, მოძრაობს მზიდან ჩრდილში და ჩრდილიდან მზეში, რათა თავი აარიდოს გადახურებას (Cloudsley-Thompson 1991). მაგრამ თერმულად შესაფერისი მიკროგარემოს მოპოვება არ არის ერთადერთი ბიჰევიორისტული მექანიზმი, რომელსაც უდაბნოს ფეხსახსრიანები თავიანთი სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის იყენებენ. ასევე გამოიყენება სხეულის პოზირება და სწრაფი მოძრაობებიც. უფროთ კალია *Teoniopoda eques* ჩიჭუაჭუას უდაბნოში ყოველი ოცდაოთხი საათის ყველაზე ცივ (შუალამე) და ყველაზე ცხელ (შუადღე) ნაწილებს ბუჩქების ფესვებში ატარებს და ზედაპირზე მხოლოდ ალიონზე და სალამოს ამოდის, როდესაც გარემოს ტემპერატურა ზომიერია. დღის მოძრაობის ამ ციკლის განმავლობაში კალიამ შეიძლება დაიკავოს ოთხი პოზიციიდან ერთ-ერთი, იმის მიხედვით მას გაგრილება სჭირდება თუ გათბობა (სურ. 6-13). თავისი სხეულის გრძელი ხერხემლის მზის სხივებთან სიახლოვით ან ქვიშის თბილ ზედაპირზე მიკვრით, კალიას შეუძლია გათბეს. ღეროს ჩრდილში განთავსებით, რასაც ღეროში მოჩრდილვას უწოდებენ ან სხეულის ცხელი ზედაპირიდან მაღლა აწევით, კალიას შეუძლია გაგრილდეს. ამ ოთხი პოზიციის სიხშირეები თანხედება ჰაერის ტემპერატურის ცვლილებებს

დღის განმავლობაში. გვერდული დგომა ყველაზე ხშირი პოზია, რომელსაც კალია ადრეულ დილას იყენებს, როდესაც ტემპერატურა 12 - 14°C აღწევს. მოჩრდილვა და მიწიდან წამოწევა ყველაზე ხშირად შეინიშნება ნაშუადღევს, როდესაც ტემპერატურა 32°C-ს აღწევს (Whitman 1987, 1988).

ზოგიერთ მწერს შეუძლია თავისი სხეულის ტემპერატურა უდაბნოს ზედაპირზე სწრაფი სირბილით ან ფრენით შეამციროს. უდაბნოს ხოჭო ნემატოცის პლანა დარბის მცენარეულობის პეტჩებს შორის დღის ყველაზე ცხელ ნაწილში და იგრილებს თავს კონცეპციის საშუალებით. გაგრილება ასევე შესაძლებელია უდაბნოს თავზე მცირე მანძილებზე ფრენითაც. მთხრელი კრაზანა (*Sphecidae*) დღის უმეტეს ნაწილს მიწიდან რამდენიმე მეტრის სიმაღლეზე ფრენაში ატარებს,

დროდადრო იგი უდაბნოს მიწაში ეფლობა მწერის დასაჭერად და შემდეგ სწრაფად მიეშურება სოროში დაჭერილი ნადავლით (Amos 1959, Cloudsley-Thompson 1991).

6.5 ცვლილებები გარემოში თავს იჩენენ სხვადასხვა დროით და სივრცით მასშტაბებში

ბუნებრივი სამყარო იცვლება დროსა და სივრცეში. ჩვენ აღვიქვამთ დროებით ცვლილებებს ჩვენს გარემოში — დღისა და ღამის ცვლას, ტემპერატურისა და ნალექების სეზონურ ციკლს და ა.შ. ამ ციკლებს ხანდახან არარეგულარული და წინასწარ არაპროგნოზირებადი ცვლილებები ემთხვევა. ზამთრის ამინდი, როგორც წესი, ცივი და სველია, მაგრამ ერთ რომელიმე დროს ამინდის წინასწარგანჭვრეტა პრაქტიკულად შეუძლებელია. იგი საგრძნობლად იცვლება რამდენიმე საათის ან დღის ინტერვალებში, როდესაც ცივი ფრონტი და სხვა ატმოსფერული ფენომენი ჩაივლის. ზოგიერთი არაკანონზომიერება ისეთ პირობებში, როგორიცაა განსაკუთრებით ნალექიანი ან მშრალი წლების მონაცვლეობა, თავს იჩენს გრძელი პერიოდების განმავლობაში. მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური შედეგების მქონე მოვლენები, როგორებიცაა ხანძრები და ტორნადოები, თავს ატყდებიან ერთსა და იმავე კონკრეტულ ადგილს ძალიან გრძელი ინტერვალებით.

ყოველი ტიპის ცვლილებას გარემოში აქვს მახასიათებელი განზომილება ან მასშტაბი. ცვლილებას დღესა და ღამეს შორის აქვს ოცდაოთხსაათიანი განზომილება, სეზონურ ცვლილებას — 365-დღიანი განზომილება. ტალღები აწყდებიან კლდიან ნაპირებს წამიან ინტერვალებში; წვიმისა და თოვლის მომტანი ზამთრის შტორმები შეიძლება მიჰყვებოდნენ ერთმანეთს დღეების ან კვირების ინტერვალებში; ქარიშხლები

შეიძლება მიაწყდნენ ერთ გარკვეულ სანაპიროს ათწლეულების ინტერვალებით. ზოგადად, რაც უფრო ექსტრემალურია პირობა, მით დაბალია მისი სიხშირე და მით უფრო დიდია ინტერვალი ამ მოვლენებს შორის.

მოვლენათა როგორც სისასტიკე, ისე სიხშირე შედარებითი საზომებია, დამოკიდებული ორგანიზმზე, რომელიც გამოსცდის მას. ცეცხლი შეიძლება მრავალ ხეს შეეხოს თავისი არსებობის მანძილზე, მაგრამ მან შეიძლება ხელუხლებელი დატოვოს მწერების პოპულაციათა ათასობით თაობა. როგორც ვნახავთ, ორგანიზმებისა და პოპულაციების გარემოს ცვლილებაზე რეაგირება დამოკიდებულია დროითი ცვლილების მასშტაბზე. ეკოლოგიური პროცესების განზომილებები შესაძლოა თავად სისტემათა თანდაყოლილ თვისებებს წარმოადგენდეს. მაგალითად, ფიჭვნარში გამანადგურებელი ხანძრის ალბათობა იზრდება უკანასკნელი ასეთი მოვლენის დროიდან მოყოლებული. ტყის ჩამოცვენილი წინვოვანი მასა და სხვა საწვავი გროვდება, დროთა განმავლობაში ისინი ზრდიან ხელახალი ხანძრის შესაძლებლობას, რითაც გარკვეული გარემოსთვის აწარმოებენ მახასიათებელი ხანძრის ციკლს. ამის მსგავსად, გადამდები დაავადების სწრაფი გავრცელება პოპულაციაში ხშირად დამოკიდებულია ნაშიერების, არაიმუნიზირებული ინდივიდების აკუმულაციაზე უკანასკნელი ეპიდემიის შემდეგ.

გარემო ასევე განსხვავდება ადგილის მიხედვით. ცვლილებები კლიმატში, ტოპოგრაფიასა და ნიადაგის ტიპში ინვესს ფართომასშტაბიან მრავალსახეობას (მეტრებიდან ასობით კილომეტრებამდე). უფრო მცირე სივრცობრივ მასშტაბებში უმეტესი სახის მრავალსახეობა გენერირებულია მცენარეთა სტრუქტურაში, მცენარეთა საქმიანობასა და ნიადაგის ნაწილაკების სტრუქტურაშიც კი. სივრცობრივი ცვლილების გარკვეული განზომილება შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს ერთი ორგანიზმისთვის, მაგრამ მეორისთვის — არა. განსხვავება ფოთლის ზედა და ქვედა მხარეს შორის მნიშვნელოვანია მღილისთვის, მაგრამ არა ცხენირემისთვის, რომელიც სიამოვნებით მიირთმევს მთლიან ფოთოლს, თავისი მღილიანად.

სივრცობრივი მრავალსახეობა მოძრაობის სიჩქარესთან ერთად განსაზღვრავს რამდენად ხშირად აწყდება მოძრავი ინდივიდი ახალ გარემოს. ანუ, სივრცობრივი ცვლილება აღიქმება როგორც დროითი ცვლილება გარემოში მოგზაური ცხოველის მიერ. მცენარისთვის სივრცობრივი ცვლილების განზომილება განსაზღვრავს პირობათა მრავალფეროვნებას, რომელსაც მისი ფესვები აწყდებიან ნიადაგში და გარემოთა მრავალფეროვნებას, რომელშიც მისი ნაშიერები ახდენენ გენერირებას, რაც იმაზეა დამოკიდებული, თუ რამდენად შორს წაიღებენ მის მტვერსა და თესლებს.

ცხოველები და მცენარეები ბინადრობენ სივრცობრივად ცვალებად გარემოში, სადაც საბინადრო პეტჩების (ნაკვეთების) გარკვეულ ზომასა და მოწყობას მნიშვნელოვანი შედეგი მოჰყვება ინდივიდთა საქმიანობისთვის. ნებისმიერ მოცემულ მომენტში კაქტუსის ლობემძრვალა შეიძლება იკვებოს ბუნებრივი გარემოს ნებისმიერ ადგილას, სადაც თითოეულს განსხვავებული თერმული პირობები და საკვების მარაგი აქვს. ეს განსხვავებული მიკროსფეროები მუდმივად იცვლებიან მზის გამოსხივებისა და ტემპერატურის დღიური ციკლის განმავლობაში. ისინი ასევე იცვლებიან სეზონურად, როდესაც როგორც ფიზიკური გარემო, ისე შესაბამისი მსხვერპლის პოპულაცია იცვლება. ლობემძრვალა ფიზიოლოგიურად და ბიჰევიორისტულად უნდა მიესადაგოს ამ მუდმივ ცვალებად პირობებს. სივრცობრივი ცვლილებები ასევე გავლენას ახდენენ პოპულაციების ზრდასა და რეგულაციაზე და ასევე სახეობებს შორის ინტერაქციებზე, როგორც ვნახავთ წიგნის მე-4, მე-5 და მე-7 ნაწილებში.

6.6 ორგანიზმის მიერ პეტჩების არჩევა განსაზღვრავს მისი აქტიურობის სფეროს

თითოეული ორგანიზმი უკეთ ფუნქციონირებს პირობათა ვიწრო დიაპაზონში, რომელსაც **აქტიურობის სფერო** ეწოდება. ცხოველები აქტიურად გადაადგილდებიან გარემოს სხვადასხვა ადგილას, რომლებიც განსხვავებულ პირობებს წარმოადგენენ, როცა გარემო დროებით იცვლება. ამ განსხვავებულ პირობების მქონე გარემოს შეიძლება არაფორმალურად პეტჩი ვუწოდოთ. (სიტყვა პეტჩს უფრო ზუსტი მნიშვნელობაც აქვს პოპულაციათა ეკოლოგიაში, როგორც ამას მეოთხე ნაწილში ვნახავთ.) პირობები სივრცობრივად განსაზღვრულ თითოეულ პეტჩში იცვლება დღიური და სეზონური ციკლების მიხედვით. პეტჩებს შორის გადაადგილებით ცხოველებს, შეუძლიათ, დარჩნენ თავიანთი ოპტიმუმის დიაპაზონში. მართალია, მცენარეებს არ შეუძლიათ, ამოითხარონ მიწიდან და გადაადგილდნენ, მაგრამ მათი უმრავლესობა თავის საქმიანობას გარკვეულ დროს პირობების ხელსაყრელობის და მოსახერხებლობის მიხედვით არეგულირებს. მაგალითად, უბრალოდ სანამეების დახურვით მცენარეს შეუძლია არასასურველი პირობებისგან საკუთარი თავის იზოლირება

მცენარეთა რეაქციები გარემოს დროებით ცვლილებებზე

მცენარეებს არ შეუძლიათ, აირჩიონ ის გარემო, სადაც უნდა გაიზარდონ: ისინი გადარჩებიან შესაფერის

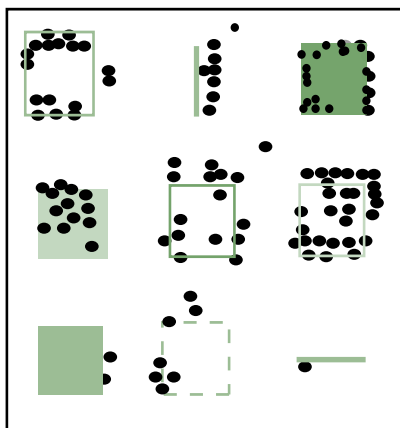
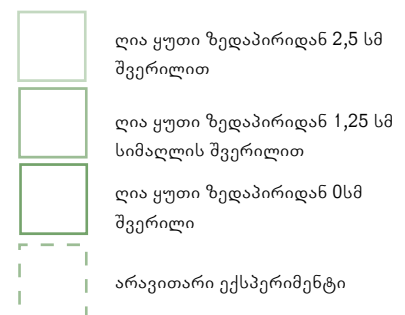
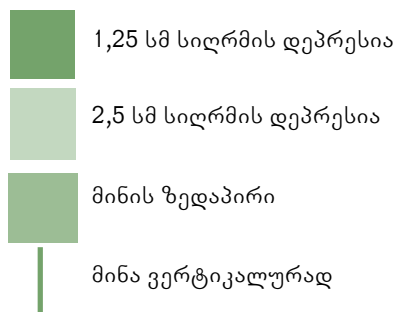
ადგილებში, სხვაგან დაილუპებიან. მაშასადამე, როდესაც თესლი ფესვებს იდგამს და ზრდას იწყებს, მისი პირველი რეაქცია გამოწვეულია დროებითი და არა სივრცობრივი გარემოთი. გადარჩენისთვის მან უნდა დაარეგულიროს თავისი საქმიანობა ზრდის პირობების მიხედვით — პირობებისა, რომლებიც იცვლებიან ყოველდღიურად და სეზონურად.

თუმცა სივრცობრივი ცვლილებები გარემოში იმის განსასაზღვრავადაა მნიშვნელოვანი, თუ რომელი თესლი გაიდგამენ ფესვებს და გაიზრდებიან, და რომლები — არა. გაღვივებისათვის თესლებს სჭირდებათ სინათლის, ტემპერატურისა და სინესტის სპეციფიკური კომბინაცია — პირობები, რომლებიც იცვლება მჭიდროდ დაკავშირებულ სახეობებს შორის (Harper et al. 1965). ბუნებრივი ნიადაგის ზედაპირის უსწორმასწორობა ავითარებს მთელ რიგ პირობებს. ეს პირობები საჭიროა მრავალი თესლის გაღვივებისათვის. მცენარეთა ეკოლოგმა, ბრიტანელმა ჯონ ჰარპერმა და მისმა კოლეგებმა მოაწყვეს სახეობათა შორის ამ განსხვავებების ინსცენირება ჰეტეროგენული ნიადაგის გარემოს მოწყობით, სადაც მათ დათესეს სამი სახეობის მრავალძარღვას გაზონური და გზისპირა თესლები *Plantago*-ს გვარიდან. სამი ნიმუში სხვადასხვანაირად რეაგირებდა მოდიფიკაციებზე გარემოში. გარემოზე ზემოქმედებდნენ ნიადაგის მცირედი

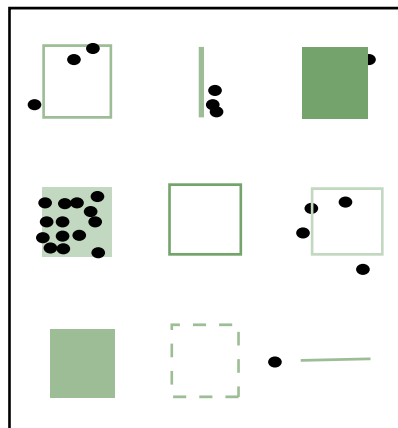
დათრგუნვით, ნიადაგის ზედაპირზე მოთავსებული შუშის კვადრატებით და ხის ან შუშის ვერტიკალური კედლებით (სურ. 6-14). შედარებით მცირე რაოდენობის თესლი გაღვივდა ექსპერიმენტულად ხელუხლებელი ნიადაგის გლუვ ზედაპირზე.

ცხოველების აქტიურობის სფერო

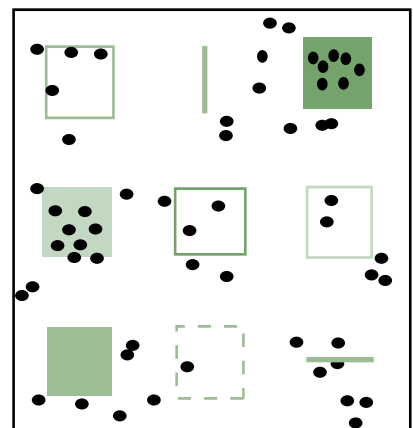
მცენარეებისგან განსხვავებით, ცხოველებს მრავალი არჩევანი აქვთ საბინადრო გარემოსთან დაკავშირებით. მათი არჩევანი შეიძლება მოიცავდეს ბუნებრივი გარემოს უმსხვილეს კატეგორიებს, ასეთებია: ტყეები, მდელოები ან ჭაობები, რომელთა ფარგლებშიც ინდივიდმა შეიძლება მთელი ცხოვრება გაატაროს. ამავე დროს ცხოველი შეიძლება მიჰყვებოდეს გარემოს ყველაზე ხელსაყრელ პირობებს, როგორც ამას კაქტუსის ღობემძვრალეები აკეთებენ. როდესაც პირობები სხვადასხვა პეტჩებს შორის იცვლება, ცხოველთა აქტიურობის სფეროც იცვლის სახეს. ზოგი ცხოველი სეზონის მიხედვით იცვლის გარემოს, როგორც ეს მაგალითად, მიგრაციის დროს ხდება. ერთ კონკრეტულ საბინადრო გარემოში ყოფნის დროს ინდივიდებმა შეიძლება მიუსადაგონ თავიანთი პოზიცია და ქცევა ტემპერატურის დღიურ ციკლებსა



Plantago lanceolata



Plantago media

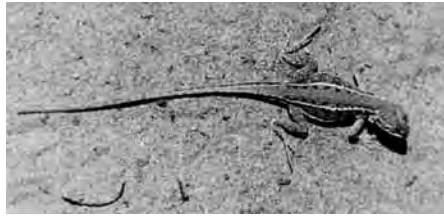


Plantago major

სურ. 6-14 სამი სახეობის მრავალძარღვას (ლანტაგო-ს გვარი) თესლების გაღვივება ნიადაგის ზედაპირზე ხელოვნურად შექმნილი ცვლილებების გათვალისწინებით. თესლის გაღვივების აქტიურობის სფეროები მოიცავენ სხვადასხვა ზედაპირულ პირობებს თითოეული სახეობისთვის (After Harper et al. 1965).



(ა)



(ბ)



(ც)

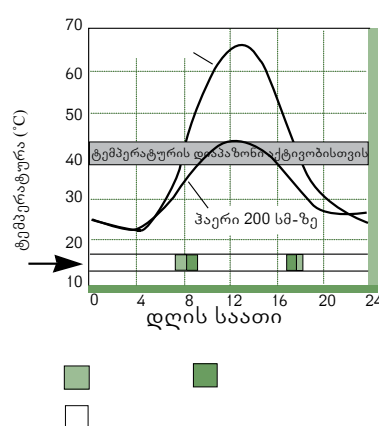
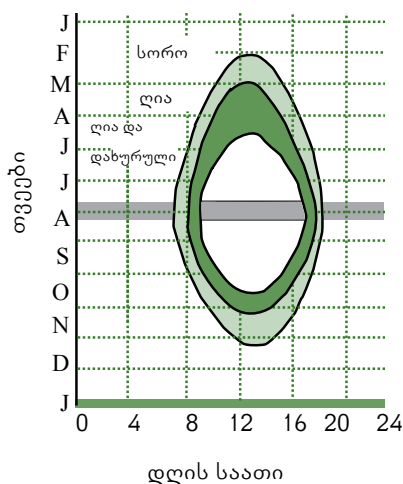
სურ. 6-15 ევკალიპტის დრაკონი (*Amphibolurus fordi*) დღიური აქტიურობის ციკლის სხვადასხვა ფაზაში: (ა) ადრე დილა, ტრიპოიდა-ს ნაზარდებში მოძრაობა; (ბ) შუა დილა, მოძრაობა მიწაზე (დააკვირდით, სხეული მიკრულია მიწის ზედაპირს, რათა გაზარდოს მზისაღმი მიშვერილი სხეულის ზედაპირის ზომა და შევიდეს კონტაქტში თბილ ნიადაგთან); (ც) ნორმალური მდგომარეობა, საკვების საძებარზე. (პ. ჯოგერმა მოგვანოდა, 1974.)

და სხვა გარემო პირობებს იმგვარად, რომ მათი საქმიანობის ადგილი და სიმძლავრე კვალდაკვალ მიჰყვება გარემო ცვლილებას. ამგვარი ქცევის მრავალი მაგალითი არსებობს, მაგრამ მათ შორის ერთ-ერთი საუკეთესო მოიპოვება აქტოთერმულ ცხოველებს შორის, რომლებმაც უნდა გაუძლონ მშრალი გარემოს სასტიკ პირობებს.

ცხოველების დღიური ქცევის ციკლები ხშირად მიმართულია საბინადრო პეტჩების ცვალებადი ტემპერატურების პირობებისკენ. იმდროს, როდესაც უდაბნოს ზედაპირის ტემპერატურა შეიძლება მერყეობდეს 40°C -ით 24-საათიან პერიოდში, იმავე უდაბნოში მორიყელებისა და ობობების სოროებში ტემპერატურა შეიძლება იცვლებოდეს მხოლოდ რამდენიმე გრადუსით დროის იმავე პერიოდში. ამგვარი ცხოველების ზედაპირული აქტივობის დრო შეესაბამება ისეთ პერიოდებს, როდესაც შესაძლებელია მათი სხეულის ოპტიმალური ტემპერატურის შენარჩუნება (Cloudsley-Thompson 1991).

ხვლიკების დღიური ქცევის ციკლიც ასევე მიმართულია საცხოვრებელი პეტჩების ცვალებადი ტემპერატურებისკენ (Heatwole 1970, Gans and Pough 1982). იმის მიუხედავად, რომ ძალიან ცოტა ხვლიკი აგროვებს სითბოს მეტაბოლურად ტემპერატურის რეგულირებისთვის, ისინი მაინც

იყენებენ მზის გამოსხივებას და თბილ ზედაპირს სხეულის ტემპერატურის ოპტიმალური დიაპაზონის ფარგლებში შესანარჩუნებლად. ღამით სითბოს ეს წყაროები არ არის ხელმისაწვდომი და ხვლიკის სხეულის ტემპერატურაც თანდათანობით ეცემა და დადის გარემოს ტემპერატურამდე. ევკალიპტის დრაკონი (*Amphibolurus fordi*), ავსტრალიის აგამიდური ხვლიკი, სრულად აქტიურია მხოლოდ მაშინ, როდესაც მისი სხეულის ტემპერატურა მერყეობს 33°C - 39°C შორის (Cogger 1974). ადრე დილით, როდესაც მისი ტემპერატურა 25°C -ს ქვემოთაა და ის ჯერ კიდევ წელა მოძრაობს, ევკალიპტის დრაკონი დაცოცავს *Triopida*-ს გვარის ხშირ ბალახებში, სადაც ის მტაცებლებს ემალება (სურ. 6-15 ა). მეტიც, დრაკონი იმდენადაა დამოკიდებული ამ ბალახებზე, რომ ის თავს იჩენს მხოლოდ ისეთ ადგილებში, სადაც *Triopida* იზრდება. როდესაც დრაკონის ტემპერატურა 25°C -ზე მაღლა ადის, ის ტოვებს *Triopida*-ს ბალახის ნაზარდებს და მახლობლად მზის სინათლეზე მოძრაობს, ამ დროს მისი სხეული და თავი მუდმივად ეხება მიწის ზედაპირს, რომლისგანაც ის სითბოს შთანთქავს. როდესაც მისი სხეული შეაღწევს ნორმალური აქტივობის დიაპაზონში (33°C - 39°C), ევკალიპტის დრაკონი *triopida*-ს შორს მიდის ნაზარდებიდან საკვების საძიებლად. ასეთ დროს მისი სხეული



სურ. 6-16 უდაბნოს იგუანას (ისპოსაურუს დარსალის) სეზონური აქტივობის სფერო სამხრეთ კალიფორნიაში. (ა) 15 ივლისის აქტივობის ბიუჯეტი ნაჩვენებია გარემოს ტემპერატურის მოქმედების დროში. (ბ) დღიური აქტიურობის ბიუჯეტი მთლიანი სეზონური ციკლისთვის. (After Beckman et al. 1973.)

და თავი უკვე აღარ ეხება მიწას. როდესაც მისი სხეულის ტემპერატურა აჭარბებს 39°C -ს, ის სწრაფად მოძრაობს და ეძებს პატარა triopida-ს ნაზარდების ჩრდილს; 41°C -ზე მაღლა ის კვლავ მსხვილ triopida-ს ნაზარდებს მიაშურებს, რომლის ცენტრშიც პოულობს დაბალ ტემპერატურასა და ჩრდილს. თუ სითბოს სტრესი თავიდან არ აიცილა, ხვლიკი კარგავს გადაადგილების უნარს 44°C -ზე მაღლა და მოკვდება, თუ მისი სხეულის ტემპერატურა გადააჭარბებს 46°C -ს.

ზაფხულის ჩვეულებრივ დღეს, რომლის დროსაც ჰაერის ტემპერატურა მერყეობს 23°C -დან დილით 34°C -მდე შუადღისას, ეკალიპტის დრაკონი არ იწყებს საკვების ძებნას, სანამ არ გახდება 8:30. დაახლოებით დილის 11:30-სთვის მისი საბინადრო გარემო ხდება ზედმეტად ცხელი ნორმალური აქტივობისთვის და ინდივიდთა უმრავლესობა ეძებს ჩრდილს და ხდება პასიური. ორის ნახევრისთვის საბინადრო გარემო საკმარისად გრილდება და დრაკონები განაახლებენ საკვების ძიებას. მაგრამ ექვსი საათისთვის ის ისე გრილია, რომ ისინი იძულებულნი არიან, დაბრუნდნენ Triopida-ს ნაზარდებში, სადაც მათი სხეულები სწრაფად გრილდება. ინდივიდებს, რომლებიც დღის ამ მონაკვეთში გარეთ რჩებიან, რეაქცია უნელდებათ და ადვილად უვარდებიან ხელში მტაცებლებს.

სამხრეთ-დასავლეთ აშშ-ს უდაბნოს იგუანა (*Disposaurus dorsalis*) უფრო მკაცრ პირობებსა და გარემოში ბინადრობს, სადაც გაცილებით მეტია წლიური ფლუქტუაცია, ვიდრე ეკალიპტის დრაკონთან ავსტრალიაში (Beckman et al. 1973, DeWitt 1967, Porter et al. 1973). ტემპერატურამ ზაფხულობით ჩრდილში შეიძლება მიაღწიოს 45°C -ს და გაყინვის ნერტილზე დაბლა დაეცეს ზამთარში. შუა ივლისის დროს თერმული გარემო ისე სწრაფად ლავირებს ექსტრემებს შორის, რომ უდაბნოს იგუანას შეუძლია, აქტიური იყოს სხეულის ნორმალური ტემპერატურის დიაპაზონში 39° - 43°C მხოლოდ 45 წუთის განმავლობაში გვიან დილით და ადრე საღამოთი (სურ. 6-16 ა). დღის მიწურულს ის ეძებს მცენარეთა ჩრდილს და თავისი სოროს სიგრილეს, სადაც ტემპერატურა იშვიათად აჭარბებს სასურველ დიაპაზონს. უდაბნოს იგუანა ღამეს თავის სოროში ატარებს, სადაც ის დაცულია მტაცებლების თავდასხმისგან. ადრე დილით სორო უდაბნოს ზედაპირზე უდრო თბილია და ამიტომ დილის მზურვალე პერიოდი შედარებით მოკლეა.

უდაბნოს იგუანა ზაფხულში ნაკლებად აქტიურია, სულ ორჯერ გამოდის, ისიც მცირე ხნით, საღამოს, ის უფხო ხელსაყრელ პირობებს აქტივობისთვის გაზაფხულზე ნახულობს (სურ. 6-14 ბ). თერმული გარემო მაისში არ აჭარბებს იგუანას ნორმას და ინდივიდები ეძებენ საკვებს აქტიურად 9-დან 5 საათამდე, მხოლოდ დროდადრო ესწრაფვიან სიგრილეს მცენარეთა ჩრდილში.

ზამთრის სიცივე ზღუდავს იგუანას აქტივობის მოკლე პერიოდებით შუადღისას, როდესაც სხეულის ტემპერატურა იწევს იმ დონემდე, რომელზეც ინდივიდს, შეუძლია, ამოვიდეს სოროდან და ეძებოს საკვები. ადრეულ დეკემბერსა და ადრეულ თებერვალს შორის მეტწილად ისე ცივა, რომ უდაბნოს იგუანას სოროდან გამოსვლა არ შეუძლია.

ხვლიკისთვის სხვადასხვა გარემოს ტემპერატურის პეტჩები იცვლება როგორც დროში, ისე სივრცეში. მისი რეაქცია გარემოზე, კერძოდ, მისი მოძრაობა პეტჩებში, საშუალებას აძლევს მას, გამოიყენოს თავის სასარგებლოდ პირობათა მოზაიკა. ხვლიკებში აქტიურობის სფეროში ცვლილების ეფექტს აქვს შედეგები, რომელიც სცდება ყოველდღიური აქტივობის საზღვრებს, მაგალითად, ასეთებია საკვების მოძიება. სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლები, როგორიცაა ყოველწლიური გადარჩენა და კვლავნარმოება, მჭიდროდაა დაკავშირებული ხვლიკების აქტივობის სფეროსთან (Adolph and Porter 1993).

უდაბნოს ბინადარ ყველა ორგანიზმს არ აქვს აქტიურობის სფეროები, რომლებიც ესოდენ მჭიდროდ არიან სინქრონიზებული გარემო პირობებთან, როგორც ეს ხვლიკების შემთხვევაშია. უდაბნოს კალიის (მცჰისტოცერცა გრეგარია-ს) დღიური აქტივობის მოდელის შესწავლისას აღმოჩნდა, რომ ის საოცრად ცვალებადია. კალიების საბინადრო გარემოში საკვებისა და კვერცხის დასადები შესაფერისი ადგილების ხელმისაწვდომობა წინასწარ განუჭვრეტელია და კვებისა და რეპროდუქტიული აქტიურობის სწრაფად მისაღებების უნარი არახელსაყრელ ტემპერატურულ პირობებში კრიტიკულია. კალიის აქტივობის სფეროს უფრო ბიოტური გარემო განსაზღვრავს (მაგ. საკვებისა და სარეპროდუქციო ადგილების სიჭარბე), ვიდრე ფიზიკური პირობები (Cloudsley-Thompson 1991).

6.7 მომეოსტაზური რეაქციები იცვლება თავისი დროის კურსების მიხედვით

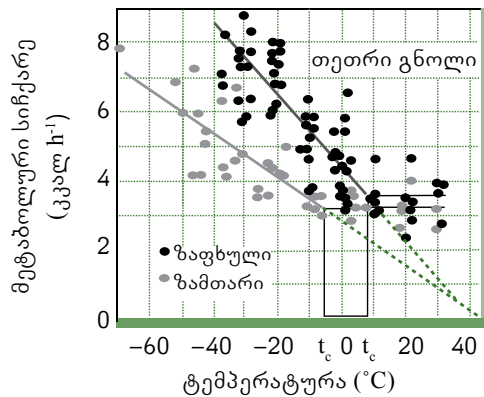
ცვალებად პირობებზე რეაქციების დრო უნდა იყოს ბევრად მოკლე, ვიდრე გარემოს ცვლილების პერიოდი. სხვაგვარად დღევანდელმა ფორმამ და ფუნქციამ, შეიძლება, გუშინდელი პირობები ასახოს. გარემო ცვლილებაზე რეაქციები ბუნებრივად ნაწილდება სამ კატეგორიად: **მარეგულირებელი, მააკლიმატიზირებელი და განვითარებითი** რეაქციები. მარეგულირებელი რეაქციები მიიღწევა ყველაზე სწრაფად, განვითარებისა კი — ყველაზე ნელა.

მარეგულირებელი რეაქციები მოიცავს ცვლილებებს როგორც ფიზიოლოგიური პროცესების

დონეში, ასევე ცვლილებებს ქცევაში. ევკალიპტის დრაკონის ჩრდილის მაძიებლური ქცევა სიცხის დროს არის მარეგულირებელი რეაქციის მაგალითი. ეს რეაქციები არ ითხოვენ არსებული მორფოლოგიის ან ბიოქიმიური გზების მოდიფიკაციას. მააკლიმატიზირებელი რეაქციები მოიცავს უფრო არსებით ცვლილებებს, ისეთებს, როგორიცაა ზამთარში ბენვის გასქელება, სისხლში წითელი უჯრედების დიდი მატება ან სხვადასხვა ფერმენტის წარმოება. ეს ცვლილებები შეიძლება აღვიქვათ როგორც ძვრები ინდივიდის მარეგულირებელ რეაქციებში. როგორც რეგულატორული, ისე მააკლიმატიზირებელი რეაქციები შექცევადია, რადგან ისინი უნდა მისდევდნენ გარემოს აღმასვლას და დაღმასვლას. როდესაც გარემო უფრო ნელა იცვლება, პირობების მოცემული წყება შეიძლება შენარჩუნებულ იქნას ინდივიდის ზრდასრული არსებობის მანძილზე და ინდივიდმა შეიძლება შეცვალოს თავისი განვითარება, რათა ანარმოს ამ უპირატესი პირობებისადმი უკეთესად მისადაგებული ფენოტიპი. ამგვარი განვითარებითი რეაქციები ნელი და როგორც წესი, უხილავია.

აკლიმატიზაცია

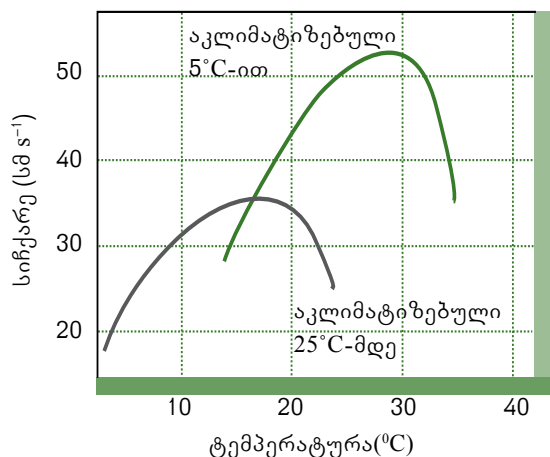
უჩვეულო ტემპერატურულ გარემოში მოხვედრილმა ორგანიზმებმა, შეიძლება, განიცადონ მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ცვლილებები. ამას აკლიმატიზაცია ეწოდება. ამგვარი ცვლილებების განვითარება დღეებს და ზოგჯერ კვირებსაც მოიცავს, ამრიგად, აკლიმატიზაცია არის ორგანიზმის სტრატეგია შეზღუდული სეზონური ან სხვა ხანგრძლივი ტემპერატურული ცვლილების პირობებში. ზამთრის ცივ თვეებში ბევრ ფრინველს შეიძლება ამოუვიდეს უფრო ხშირი ბუმბული, რითაც უზრუნველყოფილი იქნება უფრო მაღალი თერმოიზოლაცია, ვიდრე — ზაფხულის ცხელ დღეებში. ეს სახეობები ბუმბულს გაზაფხულსა და შემოდგომაზე იცვლიან. თითოეული ბუმბულოვანი საფარი შეესაბამება გარემოს ტიპურ პირობებს განგურებს შორის პერიოდში. თეთრი გნოლი, არქტიკული ფრინველი შემოდგომაზე იცვლის მსუბუქ, ყავისფერ ბუმბულს ზამთრის სქელი თეთრი ბუმბულით, რომელიც ხელს უწყობს თერმოიზოლაციას და წარმოადგენს დამცავ შეფერილობას თოვლის ფონზე. ამ გაზრდილი იზოლაციით გნოლები ნაკლებ ენერგიას ხარჯავენ ზამთარში სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად (სურ. 6-17). ეს ფრინველი ბუმბულის სისქის სეზონურ ცვლილებას ეფექტურად ამთხვევს მარეგულირებელი რეაქციების სიჩქარეს და სეზონის ტემპერატურულ დიაპაზონს ისე, რომ ბუმბულს სჭირდება იგივე მეტაბოლური სიჩქარე სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად, როცა გარემოს ტემპერატურა არის -40°C ზამთარში



სურ. 6-17 ზამთრისა და ზაფხულის ტემპერატურებთან აკლიმატიზებული თეთრი გნოლების მეტაბოლური რეაქციები. ზამთართან აკლიმატიზებული ფრინველებს უფრო სქელი ბუმბული აქვთ და მეტი იზოლაციის უზრუნველყოფენ, ვიდრე ზაფხულთან აკლიმატიზებული. ამიტომ მათი მეტაბოლური სიჩქარე უფრო დაბალია ნებისმიერ ტემპერატურაზე და მისი ქვედა კრიტიკული ტემპერატურებიც (იხ. სურ. 6-3), ასევე, უფრო დაბალია (After West 1972.)

და -10°C ზაფხულში (შესაძლო ტემპერატურა თავის არქტიკულ სახლში). მართალია, ზამთართან აკლიმატიზებული ინდივიდები შეიძლება კარგად ადაპტირებულნი მოგვეჩვენონ როგორც ზამთრის, ისე ზაფხულის კლიმატურ პირობებში. ზამთრის ბუმბულთან კომბინირებული ზაფხულის აქტივობა სწრაფად ავითარებს სითბურ დარტყმას. იზოლირების რეგულირება სითბოს კონცენტრაციის გასაზრდელად ზამთარში დასითბოს გაფანტვისთვის ხელს შესაწყობად ზაფხულში ინარჩუნებს სხეულის მუდმივ ტემპერატურას ყველაზე დაბალი შესაძლო საფასურის სანაცვლოდ.

ტემპერატურასთან შეთანხმებადი მრავალი ცხოველი დამცენარე ასევე ახდენს აკლიმატიზაციას სეზონურ ცვლილებებთან (Schmidt-Nielsen 1983, ოცვაცკა ანდ შომერო 1984) იგივეს ახერხებს სხვადასხვა ფერმენტისა და ბიოქიმიური სისტემების გამოყენებით — სხვადასხვა ტემპერატურულ ოპტიმუმთან. ექტოთერმულ ცხოველებს შეუძლიათ თავიანთი ამტანობის დიაპაზონი უპირატეს გარემო პირობებს მიუსადაგონ. ურთიერთობა მცურავი თევზის სიჩქარესა და წყლის ტემპერატურას შორის გვიჩვენებს აკლიმატიზაციის შესაძლებლობებსა და შეზღუდვებს (Fry and Hart 1948). ოქროს თევზები ყველაზე სწრაფად მაშინ ცურავენ, როცა აკლიმატიზებული არიან 25°C -სთან და მოთავსებულნი არიან წყალში, რომლის ტემპერატურაცაა 25°C - 30°C . ეს ის ვითარებაა, რომელიც ყველაზე უკეთ ასახავს მათ ბუნებრივ საბინადრო გარემოს (სურ. 6-18). აკლიმატიზაციის ტემპერატურის 5°C -ით შემცირება ზრდის ცურვის სიჩქარეს 15°C -ით, მაგრამ ამცირებს მას 25°C -ით. ერთი ექსტრემალური სიტუაციის გაზრდილი ამტანობა ხშირად ამცირებს ამტანობას მეორისადმი.

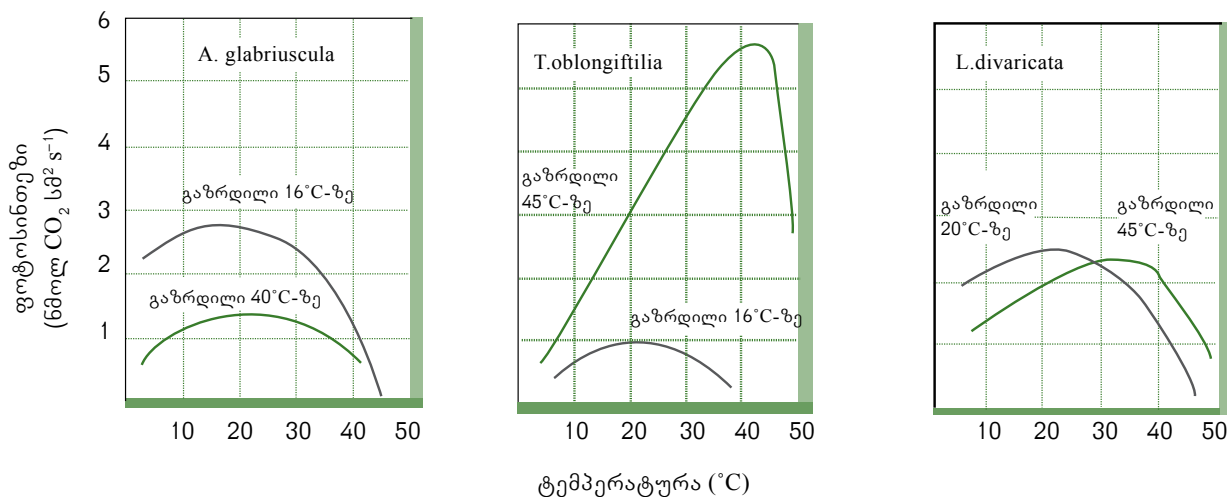


სურ. 6-18 ოქროს თევზების ცურვის სიჩქარე, როგორც ტემპერატურის ფუნქცია. 25°C-მდე აკლიმატიზებული თევზები ამჟღავნებენ ცურვის უფრო მაღალ სიჩქარეს (უმაღლესი მაჩვენებელი 50 სმ წმ⁻¹), ვიდრე ისინი, რომლებიც აკლიმატიზებული არიან 5°C-ით (უმაღლესი მაჩვენებელი 35 სმ წმ⁻¹). (After Fry and Hart 1948.)

აკლიმატიზაციის მექანიზმები და ის, თუ რა დონემდე შეუძლია აკლიმატიზაციას გარემო ცვლილებების კომპენსაცია, არ არის თანაბარი ორგანიზმებს შორის. მაგალითად, თევზებთან და სხვა ექტოთერმულ ორგანიზმებთან შედარებით, ამფიბიებს ნაკლები შესაძლებლობა აქვთ აკლიმატორული ცვლილებისა კუნთის ბოჭკოს

მოქმედებისას, ასევე ნაკლები შესაძლებლობა აქვთ სიცივეში მეტი ეფექტურობის მქონე ფერმენტების წარმოქმნის მხრივ და ნაკლები შესაძლებლობა ფერმენტების ფუნქციების შეცვლისა (Rome et al. 1992).

მცენარეებში ფოტოსინთეზის ინტენსიურობის სხვადასხვა ტემპერატურასთან აკლიმატიზაცია გვიჩვენებს, რომ აკლიმატიზაციის შესაძლებლობა ხშირად დაკავშირებულია ბუნებრივ გარემოში განვითარებულ ტემპერატურულ დიაპაზონებთან (სურ. 6-19). ტრიპლექს გლაბრიუსცულა, კალიფორნიის სანაპირო რეგიონებში გავრცელებული ნაცარქათამას სახეობები არ ზრდის თავის ფოტოსინთეზურ ინტენსივობას მაღალ ტემპერატურაზე მიუხედავად იმისა, რომ აკლიმატიზებულია უჩვეულოდ მაღალი ტემპერატურის პირობებში – 40°C. 16°C-ზე აკლიმატიზებული მცენარეები ბუნებრივ გარემოში უფრო პროდუქტიულები არიან ყველა ტემპერატურაზე. ამის მსგავსად, თერმოფილურ (სითბოს მოყვარულ) *Tidestromia oblongifolia*-ს სახეობებს არ შეუძლიათ დაბალ ტემპერატურაზე აკლიმატიზაცია. მესამე სახის მცენარეთა სახეობა, რომელიც ხარობს უდაბნოში, მაგრამ ფოტოსინთეზურად აქტიურია როგორც ცივ ზამთარში, ისე ცხელ ზაფხულს (*Larrea divaricata*), მაგალითია თერმული აკლიმატიზაციისთვის დამახასიათებელი ტემპერატურის ოპტიმუმის



სურ.6-19 სინათლით გაჯერებული ფოტოსინთეზის სიჩქარე როგორც სამი სახეობის მცენარეებში ფოტოსინთეზის ტემპერატურის ფუნქცია (გვარები: ტრიპლექს, თიდეისტრომია და არრეა), რომლებიც იზრდება ზომიერ და ცხელ ტემპერატურაზე. თითოეული მრუდის უდიდესი ნაწილი აღნიშნავს ტემპერატურას, რომელზეც ფოტოსინთეზი ყველაზე სწრაფად ხდება. მცენარის სამი სახეობა სხვადასხვანაირად რეაგირებს ორ ტემპერატურულ ვითარებაში ზრდაზე. ზომიერ ტემპერატურაზე გაზრდილ გლაბრიუსცულას ინდივიდებს აქვთ ფოტოსინთეზის ძალიან მაღალი სიჩქარე თითქმის ყველა ტემპერატურაზე, განსხვავებით იმათგან, რომლებიც უფრო მაღალი ტემპერატურის პირობებში იზრდებოდნენ. სითბოს მოყვარული სახეობების ინდივიდები თ.ობლონგიფოლია ამჟღავნებენ საინინაღმდეგო რეაქციებს, სადაც მაღალ ტემპერატურაზე გაზრდილ მცენარეებს ფოტოსინთეზის უფრო მაღალი სიჩქარეები აქვთ. დივარიცატა-ს, რომლებიც საკმაოდ მაღალ ტემპერატურებზე არიან გაზრდილნი, აქვთ დაახლოებით ფოტოსინთეზის იგივე სიჩქარე, როგორც ზომიერ ტემპერატურებზე გაზრდილ მცენარეებს. თუმცა ტემპერატურა, რომელზეც მაქსიმალური სიჩქარე იჩენს თავს, იზრდება დაახლოებით 20°C-დან ზომიერ ტემპერატურაზე გაზრდილ მცენარეებში 35°C-ამდე მაღალ ტემპერატურაზე გაზრდილ მცენარეებში. (from Hochachka and Somero 1984; after Bjorkman et al. 1980).

ძერისა. ამ აკლიმატიზაციის საფუძველი, როგორც ჩანს, მემბრანათა წებოვნებაში ცვლილებებთან ასოცირდება, რაც პირდაპირ კავშირშია ფოტოსინთეზურ გზებთან (Raison et al. 1980). ის, რომ ზოგიერთი მცენარის სახეობებს არ აქვთ ამის შესაძლებლობა, გულისხმობს, რომ ტემპერატურის ფოტოსინთეზთან აკლიმატიზაციის მექანიზმების განვითარება დიდ საფასურს მოითხოვს და რომ ამ მექანიზმებს გვერდს უვლიდნენ, როცა მცენარეები ვითარდებოდნენ ტემპერატურათა ძალიან ვიწრო დიაპაზონში.

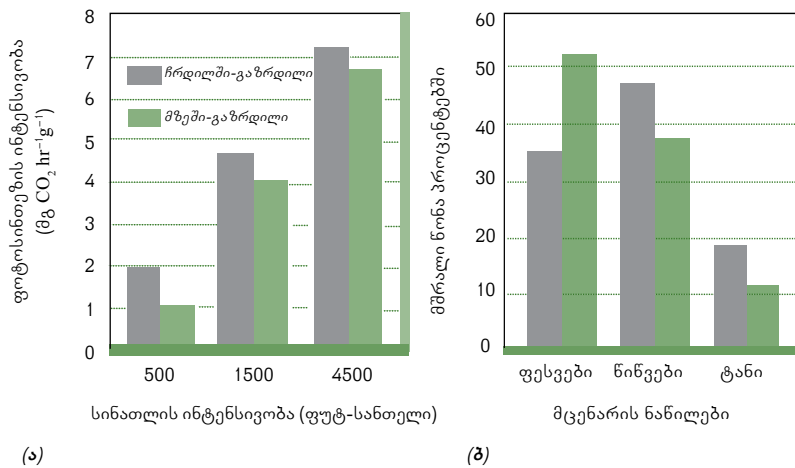
ფოტოსინთეზი საკლიმატიზაციამ, ტემპერატურის გარდა, შეიძლება თავი იჩინოს სხვა გარემო ფაქტორების საპასუხოდაც. ეს ფაქტორები შეიძლება იყოს სინათლის ხარისხი და რაოდენობა, CO_2 -ს და წყლის ხელმისაწვდომობა, საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობა (Anderson et al. 1995, Walters and Horton 1995, Terashima and Hikosaka 1995). ფოტოსინთეზის სინათლესთან აკლიმატიზების მექანიზმები კომპლექსურია, ისინი მოიცავენ ქლოროფილის მოლეკულებს, რეგულატორ პიგმენტებს და ელექტრონების აქცეპტორებს, რომლებიც ორგანიზებულია ქლოროპლასტის თილაკოიდის მემბრანაში (Anderson et al. 1995). ფოტოსინთეზის სინათლესთან აკლიმატიზაცია ხაზს უსვამს მცენარეების მოდულარული კონსტრუქციის მნიშვნელობას. მცენარეში ფოტოსინთეზი ხორციელდება ყოველ ფოთოლში და თითოეულ ფოთოლს აქვს განსხვავებული რაოდენობის გამოსხივება, მთლიანად მცენარეში ან მახლობელ მცენარეებთან მიმართებაში თავისი განლაგების მიხედვით. სავარაუდოდ, ადგილობრივი სინათლის დონეებთან აკლიმატიზაციას თითოეული ფოთოლი განიცდის. ამრიგად, მთლიანი მცენარის პერსპექტივიდან ფოტოსინთეზის სინათლის დონეებთან ან ხარისხთან აკლიმატიზაციის მიღწევა მოითხოვს მექანიზმს, რომელიც ახდენს ინდივიდუალური ფოთლების აკლიმატიზაციური რეაქციების ინტეგრირებას სინათლის ადგილობრივ პირობებთან. ეს ინტეგრაცია, როგორც ჩანს, ორი გზით მიიღწევა. პირველი, სინათლის გრადიენტი ფოთოლთა საფარველზე შეიძლება შემცირდეს ფოთოლთა გავრცელებისა და საფარველის ზემოდან ქვემოთ, ფოთლების დახრილობის თანდათანობითი ცვლის გამო. ფოთოლთა სინათლის გამფანტველი თვისებები შეიძლება ასევე განსხვავდებოდეს იმის მიხედვით, თუ რა პოზიცია უკავია ფოთოლს საფარველში. მეორე, ცნობილია, რომ ფოტოსინთეზის მაქსიმალური ფოტოსინთეზური ინტენსივობა დაკავშირებულია ფოთოლში აზოტის შემცველობასთან. ფოტოსინთეზური ინტენსივობა შეიძლება მოწესრიგდეს ქლოროპლასტში აზოტის გავრცელების მეშვეობით. აქედან გამომდინარე, ადგილობრივი რეაქციები აკლიმატიზაციაზე შეიძლება განსხვავებული იყოს აზოტის მსგავსი

შემცველობის ფოთლებისთვისაც კი (Percy and Sims 1994, Terashima and Hikosaka 1995). მიჩნეულია, რომ ეს ორი მექანიზმი მოქმედებს მთლიანად მცენარეში ფოტოსინთეტიკური შედეგების დასა-რეგულირებლად (Terashima and Hikosaka 1995).

განვითარებითი რეაქციები

განვითარებითი რეაქციების დროს ზრდა და დიფერენციაცია მგრძნობიარეა გარემო ცვლილებებისადმი, და ეს შესაძრევია ისეთ მცენარეებსა და ცხოველებში, რომლებსაც რამდენიმე თაობა ეზრდებათ წელიწადში. განვითარებითი რეაქციები, როგორც წესი, უჩინარია. ისინი უცვლელნი რჩებიან ორგანიზმის სიცოცხლის ბოლომდე. განვითარებითი რეაქციები არ შეუძლიათ უზრუნველყონ მოკლევადიანმა გარემო ცვლილებებმა ამ რეაქციათა ხანგრძლივობისა და შეუქცევადობის გამო. როგორც წესი, ამის გამო მცენარეები და ცხოველები ავითარებენ მოქნილობას მხოლოდ ისეთ გარემოში, სადაც ინდივიდები განიცდიან მუდმივ და მყარ ვარიაციებს. როდესაც გარემოს ცვლილება ორგანიზმის სასიცოცხლო ციკლზე ნელა მიმდინარეობს, როგორც ეს ხდება სეზონური ცვლილებების შემთხვევაში ხანმოკლე მცხოვრები ცხოველებისათვის, განვითარებითი რეაქციები ხშირად ხელსაყრელია. ასევე მცენარეთა სახეობებისთვის, რომელთა თესლები შეიძლება განთავსდნენ მრავალ სხვადასხვა სახის გარემოში, განვითარებითი მოქნილობის სტრატეგია საკმაოდ აზრიანი და მნიშვნელოვანია.

სინათლის ინტენსივობა ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მცენარეთა განვითარების კურსზე. ფოტორეცეპტორები (ვთქვათ ფიტოქრომა ორი იდენტური პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან შემდგარი მოლეკულა) მთანთქავენ სინათლეს, მთელი რიგი კომპლექსური მექანიზმების საშუალებით, რომ-ლებსაც ერთობლივად **ფოტომორფოგენეზი** ეწოდება. ეს რეცეპტორები გავლენას ახდენენ თესლების გაღვივებაზე, მცენარის განვითარებასა და ყვავილობაზე. სიჩქარე, რომლითაც თესლი ღივდება, სიჩქარე, რომლითაც ჩითილი იზრდება, მცენარის ზომა, ფორმა და წარმატებულობა, რომლითაც ის მრავლდება — ყოველივე ეს ერთად წარმოადგენს მცენარის რეაქციას გარემოს პირობებზე — გარკვეულწილად სინათლის რეჟიმზე. სინათლე ხელს უწყობს თესლის გაღვივებას მრავალ ბალახეულ მცენარეში (Baskin and Baskin 1988). საკმევლის ფიჭვის (*Pinus taeda*) ჩრდილში გაზრდილ ჩითილებს უფრო მცირე საფესვე სისტემა და მეტი ფოთლეული აქვს, ვიდრე მზეზე გაზრდილ ჩითილებს (Bormann 1958). ვინაიდან დაჩრდილული გარემო მცენარეში ნაკლები წყლის კარგვას იწვევს,



სურ. 6-20 (ა) ფოტოსინთეზის ინტენსივობა და (ბ) მშრალი მასის დისტრიბუცია საკმევლის ფიჭვის (*Pinus taeda*) სრულ მზესა და ჩრდილში გაზრდილი ჩითილების ფესვებს, წიწვებსა და ტანს შორის. ჩრდილში გაზრდილ მცენარეებს (ნაცრისფერი სვეტები) აქვთ მაღალი ფოტოსინთეზის დონეები თითოეულ სამ სინათლის ინტენსივობაზე და ის უფრო ნაკლებ ენერგიას ახმარს ფესვებს, ვიდრე მზეში გაზრდილი მცენარეები (მწვანე სვეტები). (Data from Borman 1958.)

ჩრდილში გაზრდილ ჩითილებს შეუძლიათ მეტი პროდუქცია გადაანაწილონ ფიჭვის ტანსა და წიწვებში (65% მზეში გაზრდილი ჩითილების 48%-ის წინააღმდეგ). მზეში გაზრდილმა ჩითილებმა უნდა განავითარონ უფრო ფართო საფესვე სისტემა საკმარისი წყლის მისაღებად. ფოთლეულობის დიდი წილი ჩრდილში გაზრდილ ჩითილებში არის ფოტოსინთეზის მაღალი ინტენსივობის შედეგი თითო მცენარეზე მოცემული სინათლის პირობებში, კერძოდ კი, დაბალი სინათლის ინტენსივობის პირობებში (სურ. 6-20).

განვითარებითი რეაქციის უფრო რთული მაგალითია ფრთების განვითარება წყლის მზომელებში, რომლებიც მტკნარი წყლის მწერები არიან Gerris-ის გვარიდან (Brinkhurst 1959, Vepsäläinen 1973, 1974a, 1974b, 1974c). ევროპული წყლისმზომელები ოთხ კატეგორიად იყოფიან ფრთების სიგრძის მიხედვით, იმის გათვალისწინებით, თუ სად ბინადრობენ. ასეთ სიტუაციას **ფრთიანი პოლიმორფიზმი** ეწოდება (ცხრილი 6-2).

სახეობებს, რომლებიც სახლობენ დიდ, მუდმივ ტბებში, მოკლე ფრთები აქვთ ან საერთოდ არ აქვთ ფრთები და არ იფანტებიან ტბებს შორის. მეორე მხრივ კი, სახეობებს, რომლებიც ბინადრობენ დროებით ტბორებში, როგორც წესი, გრძელი, ფუნქციონალური ფრთები აქვთ და შეუძლიათ გამრავლებისთვის სხვადასხვა ადგილების ძიება. ამ ორ უკიდურესობას შორის არსებობენ მცირე ტბორებში მოსახლე სახეობები, რომლებიც მეტ-ნაკლებად სიმყარეს ინარჩუნებენ წლიდან წლამდე. ამგვარ ადგილებში მობინადრე ორგანიზმებს აქვთ როგორც მოკლე და უფუნქციო, ისე გრძელი და კარგად განვითარებული ფრთები.

ცენტრალურ ევროპაში, ინგლისსა და სამხრეთ სკანდინავიაში Gerris-ის სახეობათა უმრავლესობის სასიცოცხლო ციკლი მოიცავს ოთხ საფეხს: პირველი (ზაფხულის) თაობა იჩეკება გაზაფხულზე, ახდენს გამრავლებას ზაფხულში და შემდეგ კვდება. მეორე (ზამთრის) თაობა, რომელიც ზაფხულის

ცხრილი 6-2

ფრთიანი პოლიმორფიზმი წყლისმზომელა

Gerris odontogaster-ებში: (ა) გრძელფრთიანი ფორმა (ბ)

მოკლეფრთიანი ფორმა. (ფოტო მოგვანოდა ვეფსალინენმა)

საცხოვრებელი	ფრთის მახასიათებელი სიგრძე	მახასიათებელი განმსაზღვრელი მექანიზმი
მუდმივი	მოკლე	გენეტიკური
საკმაოდ მყარი, მაგრამ არაპროგნოზირებადი	მოკლეც და გრძელიც	გენეტიკურ-დიმორფული
სეზონური	სეზონურად დიმორფული (ზაფხულის თაობა)	განვითარებითი ცვლა
მოულოდნელობებით სავსე, არაპროგნოზირებადი	გრძელი	გენეტიკური

თაობის მდედრების მიერ დადებული კვერცხებიდან გამოიჩეკა, ვითარდება ზრდასრულ ასაკამდე გვიან ზაფხულამდე, შემდეგ გამოიზამთრებს მომდევნო გამრავლების პერიოდამდე — მომავალი წლის გაზაფხულამდე. სახეობებში, რომლებიც სეზონურ ტბორებში სახლობენ, ზაფხულის თაობა დიმორფულია, გააჩნია როგორც გრძელფრთიანი, ისე მოკლეფრთიანი ფორმები (სურ. 6-21). ყველა ინდივიდი ზამთრის თაობაში გრძელფრთიანია და შეუძლია ფრენა. ისინი ტოვებენ ტბორს გვიან ზაფხულში და გადაინაცვლებენ მახლობელ ტყიან ადგილას ზამთრის გასატარებლად. გაზაფხულზე ისინი უბრუნდებიან თავიანთ ტბორებს და დებენ კვერცხებს.

დიმორფიზმი ზაფხულის თაობაში ასახავს ორ უკიდურეს კატეგორიას. გრძელფრთიან ფორმებს შეუძლიათ, იფრინონ სხვა ადგილებამდე იმ შემთხვევაში, თუ მათი ტბორი დაშრება, განსაკუთრებით მაშინ, თუ ეს ხდება ადრეულ სეზონზე. მოკლეფრთიანი ფორმები დამოკიდებულნი არიან ტბორის მუდმივობაზე. რა მოგებას პოულობენ წყლის მზომელები ამ მოკლეფრთიანი სახეობების წარმოქმნით? მოკლე ფრთების ქონას შეიძლება ჰქონდეს უპირატესობა მაღალი ნაყოფიერების სახით, რადგან საკვები ნივთიერებები, რომლებიც მიმართული იქნებოდა ფრთების და საფრენი კუნთების განვითარებისკენ, შეიძლება მიმართულ იქნეს კვერცხებისკენ (Roff 1994).

რადგანაც ზამთრის თაობის ყველა წარმომადგენელს გრძელი ფრთები აქვს, სეზონური დიმორფიზმი განვითარებითი რეაქცია უნდა იყოს. კ. ვეფსალაინენმა (1971) აღმოაჩინა, რომ ფრთის სიგრძეს უპირველესად დღის ხანგრძლივობა განსაზღვრავს. სამხრეთ ფინეთში, როდესაც დღის ხანგრძლივობა მუდმივად იზრდება ლარვობის პერიოდში და აჭარბებს 19 საათს უკანასკნელ ნიმფურ (მოუწნიფებელი) პერიოდში, რომელიც წინ უსწრებს ზრდასრულობას, ამ პერიოდში ინდივიდს ეზრდება ფრთები. როდესაც დღის ხანგრძლივობა შემცირებას იწყებს, უკანასკნელი ნიმფური ფაზის დასრულებამდე (როგორც ეს ხდება ხოლმე, როდესაც ლარვების განვითარება სცდება 21 ივნისს, ზაფხულის ბუნიობას), წარმოიშებიან გრძელფრთიანი ზრდასრულები. ამრიგად, ზაფხულის თაობის ინდივიდები ხდებიან მოკლეფრთიანები ან გრძელფრთიანები მათი გამოჩეკვის დღისა და ნიმფური განვითარების დონის მიხედვით. ცვლას გრძელ და მოკლე ფრთებს შორის ასევე განსაზღვრავს ტემპერატურა (Vepsäläinen, 1974c). მაღალი ტემპერატურა ტბორებს სწრაფად აშრობს და ხელს უწყობს გრძელფრთიანი ფორმების განვითარებას. ვეფსალაინენის მიერ აღწერილი განვითარებითი რეაქცია წყლის მზომელების ფრთების სიგრძის შესახებ მხოლოდ ერთია ამგვარ



(ა)



(ბ)

სურ. 6-21 ფრთიანი პოლიმორფიზმი წყლისმზომელა *Gerris odontogaster*-ებში: (ა) გრძელფრთიანი ფორმა (ბ) მოკლეფრთიანი ფორმა. (ფოტო მოგვანოდა ვეფსალაინენმა)

რეაქციებს შორის, ეს რეაქციები შეინიშნება სხვადასხვა მწერებში მოკლე სიცოცხლის ხანგრძლივობით (მაგ. იხ. Fraser Rowell 1970, Lamb and Pointing 1972, Lees 1966, Steffan 1973, Young 1965, Patridge et al. 1994, Legaspi and O'Neil 1994).

6.8 მიგრაცია, დაბროვება და კილი საშუალებას აძლევს ორგანიზმებს, გააუმჯობესონ შეუფერავი პირობები

ყინვა, გვალვა, დაბალი სინათლე და სხვა არახელსაყრელი პირობები ხელს უშლის მცენარეებსა და ცხოველებს, მუდმივად მისდიონ თავიანთ სასიცოცხლო ჩვეულ რიტმს. ორგანიზმები გადარჩენისთვის მიმართავენ სხვადასხვა ექსტრემალურ საპასუხო რეაქციებს: სხვა რეგიონში გადასვლას, სადაც პირობები უფრო ხელსაყრელია, ნაყოფიერ პერიოდში დაბროვებული რესურსების გამოყენებას ან პასიურობას.

მიგრაცია

მრავალი ცხოველი, განსაკუთრებით ის, რომლებსაც ცურვა ან ფრენა შეუძლია, სხვა ადგილისკენ მიემართება (Baker 1978, Gathreaux 1981, Gwinner 1990, Alerstam 1990, 1991, Berthold 1993). არქტიკული კრაჩკა ყოველწლიურად 30 000 კილომეტრს ფარავს არქტიკული მიწებიდან, სადაც იგი მრავლდება, სამხრეთ ანტარქტიდულ გამოსაზამთრებელ მიწებამდე. ყოველ შემოდგომას ხმელეთის ფრინველთა ასობით სახეობა ტოვებს ზომიერ და არქტიკულ ჩრდილოეთ ამერიკას, ევროპასა და აზიას უფრო ეკვატორული რაიონების საძიებლად ცივი ზამთრისა და არახერხემლიანი საკვების მარაგის შემცირების გამო (Keast and Morton 1980). აღმოსავლეთ აფრიკაში მსხვილფეხათაგან ბევრი (ვთქვათ ანტილოპა გნუ) მიგრირებს დიდ მანძილზე, მისდევს რა სეზონურ წვიმებსა და ახალი ვეგეტაციის გეოგრაფიულ ნიმუშს (Maddock 1979). ზოგი მწერი, მაგალითად (დანაიდა) მონარქი (პეპლის სახეობა), ყოველწლიურად მიგრირებს. არსებობენ ისეთებიც, რომლებიც მხოლოდ ადგილობრივად გადაადგილდებიან (Dingle 1978). ზღვის ზოგიერთი ორგანიზმი ახორციელებს ფართომასშტაბიან მიგრაციას, რათა მიაღწიოს საჭირო ადგილებს, მიჰყვეს საკვების მარაგებს ან შეინარჩუნოს სხეულის განვითარებისთვის შესაფერისი ტემპერატურა. ორაგულის მიგრაცია ოკეანიდან მდინარეების სათავეებისკენ, ქვირილობის ადგილებამდე და სანაპირომდე მიგრაცია ზრდასრული მტკნარი წყლის გველთევზების (გვ. 194) გამრავლების ადგილებისკენ სარგასის ზღვაში ამის თვალსაჩინო მაგალითებია (Jones 1968, Gross et al. 1988, Kimura et al.

1994). მრავალი ვეშაპი სეზონურად გადაადგილდება საკვებ და გასამრავლებელ ადგილებს შორის (მაგ. იხ. Jones et al. 1984, Melnikov and Bobkov 1994).

ზოგიერთი პოპულაცია არანორმალურად და სპორადულად გადაადგილდება, რაც უფრო მეტად დაკავშირებულია საკვების გაიშვიათებასთან გარკვეული წლების განმავლობაში და არა სეზონურ პირობებთან (Svardson 1957). კანადის წინვოვან ტყეებში და აშშ-ს დასავლეთ მთებში გირჩების მოსავლის შემცირება თესვებით მკვებავ ყველა ფრინველს, აიძულებს გადავიდეს უფრო დაბალ განედებზე. მტაცებელი ფრინველები, რომლებიც, როგორც წესი, მღრღნელებით იკვებებიან, ფართოდ იფანტებიან, როდესაც მათი მსხვერპლის პოპულაცია მკვეთრად იკლებს (Gross 1947, Snyder 1947). მწერებიც კი არანორმალური გადაადგილების ობიექტები არიან. გადამფრენმა კალიებმა, რომლებიც მიგრირებენ, როცა საკვები გამოილევა, შეიძლება მიაღწიონ უზარმაზარ პროპორციებს და გამოიწვიონ მოსავლის განადგურება ფართო არეალებში (Gunn 1960, Waloff 1966, sur. 6-22). ამგვარი ქცევა განვითარებითი რეაქციაა პოპულაციის სიმჭიდროვეზე (Uvarov 1961). გაფანტულ პოპულაციებში გაზრდილი კალიები მარტოხელა და ერთ ადგილას მიმაგრებული ზრდასრულები ხდებიან. მჭიდრო პოპულაციებში სხვებთან ხშირი კონტაქტი სტიმულს აძლევს ახალგაზრდა ინდივიდებს განავითარონ ჯოგური, მაღალმოხილური ქცევები, რაც ხშირად იწვევს მასობრივ მიგრაციებს ადგილობრივი საკვების რესურსების გამოლევის საპასუხოდ.



სურ. 6-22 დიდი გუნდი მიგრირებადი კალიებისა სომალიში, აფრიკა, 1962 წელი. ამგვარი შეჯგუფება ადგილობრივი მაღალი პოპულაციების სიმჭიდროვეზე განვითარებით რეაქციად ითვლება (სურათი აშშ სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტმა მოგვანოდა.)

შენახვა

მართალია, ჰომეოსტაზი და მიგრაცია მხარს უჭერს ფუნქციის შენარჩუნებას ფიზიკური გარემოს ცვლილების წინაშე, მაგრამ გარემო ცვლილებები ხშირად აიძულებს ორგანიზმებს იმიმშილონ. როდესაც გარემო მარგინალურად უჭერს სიცოცხლეს მხარს, საკვებისა და წყლის მარაგში მცირედი ფლუქტუაციებიც კი შეიძლება კრიტიკული იყოს. ამგვარ სიტუაციებში კატასტროფის თავიდან ასაცილებლად მრავალი მცენარე და ცხოველი ინახავს რესურსებს სიჭარბის პერიოდების განმავლობაში, რათა შემდგომ გამოიყენოს ისინი გაჭირვების ჟამს. იშვიათი წვიმების პერიოდში უდაბნოს კაქტუსები ინახავენ წყალს სუკულენტურ ღეროში. მცენარეები, რომლებიც უნაყოფო ნიადაგზე იზრდებიან, იმაზე მეტსაკვებ ნივთიერებას შთანთქავენ, ვიდრე მათ სჭირდებათ სიჭარბის დროს და შემდეგ იყენებენ ამ ნივთიერებებს ნიადაგში მათი ამონურვისას. მრავალი ზომიერი და არქტიკული ცხოველი აგროვებს სხეულის ცხიმს ზამთარში რბილი ამინდის დროს ენერგიის მარაგად ისეთი პერიოდებისთვის, როდესაც თოვლისა და ყინულის გამო საკვები რესურსები ხელმიუწვდომელია. ზოგჯერ, ზამთარში აქტიური ძუძუმწოვარი (თახვები და ციყვები) და ფრინველი (კოდალა და ჩხიკვი) საკვების მარაგს მიწისქვეშ ან ხეების ღრუში აგროვებენ მოგვიანებითი გამოყენებისთვის (Ritter 1938, Swanberg 1951, Andersson and Krebs 1978, Tomback 1980, Sherry 1984). საბინადრო გარემოში, რომლებიც ხშირად იწვიან, მაგალითად, როგორიცაა სამხრეთ კალიფორნიის ჩაპარელი, მრავალწლიანი მცენარეები ინახავენ საკვებს იმ ცეცხლგამძლე ფესვებში. ეს ფესვები იზრდება და ახალ ამონაყარებს იკეთებს მალევე ცეცხლის ჩაქრობის შემდეგ (სურ. 6-23).

ძილი

გარემო ხანდახან იმდენად ცივი, მშრალი ან საკვები ნივთიერებებით გაღარიბებულია, რომ ცხოველებსა და მცენარეებს აღარ შეუძლიათ ნორმალური ფუნქციონირება. ამგვარ პირობებში ისინი, რომლებსაც მიგრაცია არ შეუძლია, იძინებენ. მრავალი ძუძუმწოვარი იძინებს, რადგან არ შეუძლია საკვების შოვნა და არა იმიტომ, რომ ფიზიკურად არ შეუძლია გარემო პირობებთან გამკლავება. ძილი მცენარეებში ისეთ სიტუაციას ენოდება, როდესაც ფესვები, კვირტები, თესლები ან ფოთლები აჩერებენ ზრდას და ამცირებენ მეტაბოლიზმს ექსტრემალური აუტანელი სიცივის ან გვალვის პირობების მოლოდინში. მრავალ ტროპიკულ და სუბტროპიკულ ხეს სცივია ფოთლები გვალვის სეზონური პერიოდების განმავლობაში. ზომიერი



(ა)



(ბ)

სურ. 6-23 ფესვების ამონაყარები, რომლებიც იზრდებიან ხანძრის შემდეგ სამხრეთ კალიფორნიის ჩაპარელში. (ა) 1939 წლის მაისი ხანძრიდან 6 თვის თავზე. (ბ) 1940 წლის 16 ივლისი, ფართომასშტაბიანი რეგენერაცია. (მოგვანოდა აშშ ტყის სერვისმა.)

და არქტიკული ფართოფოთლოვანი ხეები ყრიან ფოთლებს შემოდგომაზე, რადგან არ შეუძლიათ გაყინული ნიადაგიდან მათ შესანარჩუნებლად საჭირო სინესტის მიღება (Vegis 1964). მცენარის ძილის დარღვევა ხშირად დამოკიდებულია ისეთ ექსტრემალურ ვითარებაზე, როგორიცაა, მაგალითად ხანგრძლივი ყინვა (Hopkins 1995). ასე რომ არ იყოს, მცენარე შეიძლება გამოვიდეს მძინარე მდგომარეობიდან მანამ, სანამ ექსტრემალური პირობები გადაივლიან.

მრავალი, ძალიან მცირე უხერხემლოსა და ცივისსხლიანი ხერხემლიანისთვის ყინვის ტემპერატურა პირდაპირ ზღუდავს ქმედებას და იწვევს ძილიანობას. იშვიათ შემთხვევაში ორგანიზმი თითქმის მთლიანად შრება და მეტაბოლური საქმიანობაც ერთბაშად წყდება, ასეთ მდგომარეობას **ანჰიდრობიოზისი** ენოდება. Polypedium vanderplanki-ს ბუზების მატლები, კვიანი აუზების მობინადრეები, სრულიად დეჰიდრირებულნი ხდებიან, როდესაც მათი აუზი შრობას იწყებს. წვიმაში მატლები რეჰიდრირდებიან რამდენიმე საათში, რათა განაგრძონ განვითარება (Hochachka and Somero 1984). სახეობათა უმრავლესობაში ძილის მომთხოვნ პირობებს ელიან მთელი რიგი ფიზიოლოგიური ცვლილებებით (მაგალითად ანტიფრიზების პროდუქცია, დეჰიდრაცია, საკვების დაგროვება). ეს ცვლილებები ორგანიზმს სრული

გათიშვისთვის ამზადებენ (Prosser 1973, Mrosovsky 1976, Clutter 1978, Gregory 1982, Lyman 1982).

ზამთრის დაწყებამდე მწერებს დასვენების მდგომარეობა ეუფლებათ, რომელიც **დიაპაუზის** სახელით არის ცნობილი. ამ მდგომარეობაში წყალი ქიმიურად შეიკვრება ან იმ რაოდენობით აღდგება, რომ შეაჩეროს ყინვა, ხოლო მეტაბოლიზმი თითქმის ნულამდე ეცემა (Hochachka and Somero 1984, Lee et al. 1987). ზაფხულის დიაპაუზაში გვალვამდელ მწერების სხეულები მთლიანად შრება, რათა აიტანოს გაუწყლოვება ან იფარება გაუმტარი გარეთა საფარველით, რათა ხელი შეუშალოს გამშრობას. მცენარეთა თესლებს, ბაქტერიათა და სოკოების სპორებს მსგავსი საძილე მექანიზმები აქვთ (მაგ. იხ. Koller 1969).

6.9 უახლოესი სიგნალები ორგანიზმებს საშუალებას აძლევს, წინასწარ შეი-გრძნონ მოსალოდნელი გარემოს ცვლილება

რა მიანიშნებს ტროპიკულ მცენარეებს, რომ ჩრდილოეთ ტყეებში გაზაფხული ახლოვდება, ან რა აიძულებს ორაგულებს, დატოვონ ზღვები და დინების საწინააღმდეგოდ გადაადგილდნენ თავიანთი ქვირითობის ადგილებისაკენ? როგორ გრძნობენ წყლის უხერხემლოები არქტიკაში, რომ თუ დიაპაუზაში შესვლას დააგვიანებენ, მოულოდნელი ყინვისას შეიძლება ზამთრისთვის მოუშვადებელნი აღმოჩნდნენ? ჯ.კ. ბეიკერმა (1983) აღმოაჩინა მნიშვნელოვანი განსხვავება **უახლოეს ფაქტორებსა** (ვთქვათ, გარემოს ასპექტი, როგორცაა დღის ხანგრძლივობა, რომელსაც ორგანიზმი ქცევის სიგნალად მიიჩნევს) და **უკიდურეს ფაქტორებს** შორის. ეს უკანასკნელი გარემოს შტრიხებია, როგორიცაა ხელმისაწვდომი საკვების რაოდენობა, რაც თავის მხრივ პირდაპირ უშუალოდ უკავშირდება ორგანიზმის კეთილდღეობას. თითქმის ყველა მცენარე და ცხოველი გრძნობს დღის ხანგრძლივობას (ფოტოპერიოდს) როგორც უახლოეს ფაქტორს, რომელიც აღნიშნავს სეზონს და ბევრს შეუძლია, განასხვავოს დღეების ზრდის და შემცირების პერიოდები (Bunning 1967, Lofth 1970, Vince-Prue 1975, Murton and Westwood 1977, Beck 1980). მცენარეებში გაღვივების, ყვავილობისა და ფოთოლცვენის პერიოდები კონტროლდება დღის ხანგრძლივობის მიხედვით.

მსგავსი ორგანიზმები სხვადასხვა ადგილას ყოფნისას შეიძლება საოცრად განსხვავდებოდნენ ფოტოპერიოდებზე თავიანთი რეაქციებით. სინათლისა და სიბნელის კონტროლირებადი ციკლების არსებობისას შვრიის ნათესების სამხრეთ პოპულაციები (30) ყვავილობენ მხო-

ლოდ მაშინ, როდესაც დღის ხანგრძლივობა 6 საათს აღწევს. მაშინ, როდესაც უფრო ჩრდილოეთი პოპულაციები (47) ყვავილობენ მხოლოდ მაშინ, როდესაც დღის ხანგრძლივობა აჭარბებს 16 საათს ყოველდღიურად (Olmsted 1944). სინათლის უფრო გრძელი პერიოდები თრგუნავენ ყვავილობას სამხრეთ პოპულაციებში. 47 -ზე მიჩიგანში მცირე მტკნარი წყლის კიბოსნაირთა პოპულაციები, რომლებიც წყლის რწყილის (*Daphnia*) სახელით არიან ცნობილი, ქმნიან დიაპაუზურ გუნდს 12 საათიან (შუა სექტემბერი) ან ნაკლებ ფოტოპერიოდებში (Stross and Hill 1965). ალიასკაზე, 71 -ზე მონათესავე სახეობები დიაპაუზას ქმნიან, როდესაც სინათლის პერიოდი დღეში 20 საათზე ნაკლებ დრომდე მცირდება, რაც შეესატყვისება შუა აგვისტოს (Stross 1969). თბილი ტემპერატურა და პოპულაციათა დაბალი სიმჭიდროვე ამცირებს დიაპაუზისათვის საჭირო დღის ხანგრძლივობას (და ამრიგად გადაიდება დიაპაუზის დაწყება შემოდგომაზე), რადგან ეს ფაქტორები *Daphnia*-სათვის უფრო ხელსაყრელ პირობებს წინასწარმეტყველებენ.

როდესაც დღის სინათლე ზუსტად და აკურატულად ვერ წინასწარმეტყველებს ცვა-ლებად პირობებს სპორადულად, ცხოველებმა და მცენარეებმა სიგნალი უნდა მიიღონ უკიდურესი ფაქტორების მეშვეობით. წლიური ციკლები ეკვატორულ რეგიონებში, სადაც დღის ხანგრძლივობა თითქმის მუდმივია, მისდევს წვიმების სეზონურ ციკლებს და მათ გავლენას ტენიანობასა და მცენარეულობაზე. ისეთ საოცრად წინასწარ არაპროგნოზირებად გარემოში, როგორიცაა უდაბნო, მრავალი ორგანიზმი ითვისებს მზადყოფნის კონსერვატულ სტრატეგიას მთლიანი პერიოდის განმავლობაში. აქვე მოსალოდნელია, სპორადულმა წვიმებმა იჩინონ თავი. უდაბნოს ზოგიერთ ფრინველში ფოტოპერიოდი ასტიმულირებს რეპროდუქტიული ორგანოების განვითარებას იმ დონეზე, რომელსაც ძალიან ცოტა აკლია გამრავლების პერიოდამდე. გონადები ინარჩუნებენ მზადყოფნის ამ მდგომარეობას მთელი იმ პერიოდის განმავლობაში, რომელშიც წვიმის წამოსვლა არის მოსალოდნელი, მაგრამ თავად წვიმების წამოსვლა იწყებს მათი ფიზიოლოგიური განვითარების დამთავრებასა და გამრავლების პერიოდის დაწყებას (Marshall and Disney 1957, Immedlmann 1971).

6.10 ეპოტიკური დიფერენციაცია ასახავს ადგილობრივი პირობებისადმი ადაპტაციას

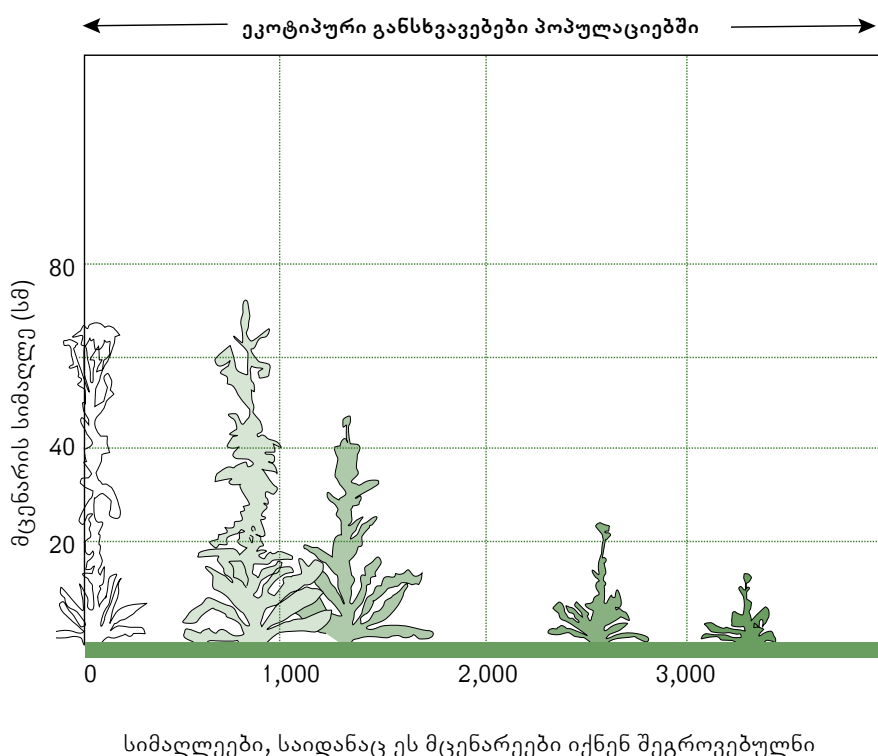
დაახლოებით 75 წლის წინ შეედმა ბოტანიკოსმა გოტე ტურესონმა შეაგროვა მცენარეთა რამდენიმე სახეობის თესლები, რომლებიც მოიპოვებოდნენ ძალიან ბევრ ადგილას და დარგო ისინი თავის ბაღში.

მან აღმოაჩინა, რომ მრავალი მცენარე, იდენტურ პირობებში გაზრდილიც კი, ივითარებს სხვადასხვა ფორმას მათი მშობლიური გარემოს მიხედვით. ტურესონმა (1922) ამ ფორმებს **ეკოტიპები** უწოდა (ეს სახელი დღემდე გამოიყენება) და მიიჩნია, რომ ეკოტიპები წარმოადგენენ გენეტიკურად დიფერენცირებულ პოპულაციათა ხაზს, აქედან თითოეული შეზღუდულია სპეციფიკური საბინადრო გარემოსთვის. რადგანაც ტურესონმა გაზარდა ეს მცენარეები იდენტურ პირობებში, იგი მიხვდა, რომ განსხვავებებს ეკოტიპებს შორის შესაძლოა, ჰქონდეს გენეტიკური საფუძველი და რომ შეიძლება ისინი მომდინარეობდნენ საბინადრო გარემოს მიხედვით ევოლუციური დიფერენცირებისგან.

ბოტანიკოსები უკვე დიდი ხანია აღიარებენ, რომ სხვადასხვა ადგილას გაზრდილ სახეობათა ინდივიდებმა შეიძლება განავითარონ განსხვავებული ფორმები, რომლებიც შეესაბამებიან იმ პირობებს, სადაც ეს სახეობები იზრდებიან. ეს განსხვავებები მეტწილად განვითარების რეაქციებზეა დამოკიდებული. მაგრამ ექსპერიმენტებმა, რომლებიც ტურესონმა ჩაატარა, გამოამჟღავნა გენეტიკური ადაპტაციები ადგილობრივ პირობებთან. ინდივიდის ფენოტიპი მყარია, მაგრამ ფენოტიპები ინდივიდებში იცვლება ადგილის მიხედვით. ტყის მცენარე ხარნუყას *Hieracium umbellatum*-ს, როგორც წესი, აქვს სწორადმდგომი ჰაბიტუსი. მდელოში გაზრდილი მცენარე გართხმულია მიწაზე, ხოლო ქვიშის დიუნების მობინადრეებს შუალედური ფორმა

ახასიათებთ. ტყის ეკოტიპთა ფოთლები ყველაზე ფართოა, დიუნების ეკოტიპებისა — ყველაზე ვიწრო, ქვიშის მდელოს მობინადრეებისა კი — შუალედური. ქვიშიანი მდელოს მცენარეები თმით არიან დაფარულნი. ეს შტრიხი სხვა მცენარეებში არ შეინიშნება.

იენს კლაუსენმა და მისმა კოლეგებმა (1948) განახორციელეს მსგავსი ექსპერიმენტები ასფურცელას სახეობაზე *Achillea millefolium*, კალიფორნიაში. ცჰილლება, მზესუმზირათა ოჯახის წევრი, იზრდება საკმაოდ ბევრ ადგილას, მისი საცხოვრებელი დიაპაზონი იწყება ზღვის დონიდან და სცდება 3000 მეტრის სიმაღლეს. კლაუსენმა შეაგროვა თესლები სხვადასხვა წერტილებიდან სიმაღლის გრადიენტის გასწვრივ და დარგო ისინი სტენფორდში, კალიფორნიაში, ზღვის დონესთან ახლოს. მართალია, მცენარეები იდენტურ პირობებში იზრდებოდნენ რამდენიმე თაობის განმავლობაში, ინდივიდები მთიული პოპულაციებიდან ინარჩუნებდნენ განმასხვავებელ მცირე ზომას და თესლის დაბალ პროდუქტიულობას (სურ. 6-24), რითაც გამოამჟღავნეს ეკოტიპური დიფერენციაცია პოპულაციაში. რეგიონული და საცხოვრებელი ადგილების მიხედვით ამგვარი განსხვავებები ადაპტაციებში უეჭველად აფართოებს მრავალი სახეობის ეკოლოგიური გამძლეობის ამპლიტუდებს მათი მცირე სუბპოპულაციებად დაყოფის საშუალებით, რომელთაგან თითოეული განსხვავებულადაა ადაპტირებული მუდმივ ადგილობრივ გარემო



სურ. 6-24 ეკოტიპური

დიფერენციაციები ასფურცელათა ცჰილლება მილლეფოლიუმ-ის პოპულაციებში. სხვადასხვა სიმაღლეზე მობინადრე მცენარეები იდენტურ პირობებში ერთსა და იმავე ბაღში იყვნენ თავმოყრილნი. მაღალი ადგილებიდან მოპოვებული თესლები წარმოქმნიდნენ უფრო მცირე ზომის მცენარეებს, ვიდრე დაბალი სიმაღლეებიდან აღებული მცენარეები.

(After Clausen et al. 1948.)

პირობებთან (Kruckenber 1951, McMillan 1959, Mooney and Billings 1961, Hiesey and Milner 1965, Bjorkman 1968, Antonovics 1971, McNaughton 1973, Eickmeier et al. 1975, Coyne et al. 1983, Schemske 1984, Silander 1985, Loik and Nobel 1993). ამგვარმა ეკოტიპურმა დიფერენციაციამ შეიძლება გავლენა მოახდინოს მცენარის რეაქციაზე სხვადასხვა

რეგიონებში კლიმატური ცვლილებების დროს. ნორტონმა და სხვებმა (1995) აღმოაჩინეს, რომ *Arabidopsis thaliana*-ს მცენარეთა ხუთმა ეკოტიპმა მოიმატა ბიომასაში მაშინ, როდესაც მათთვის ხელმისაწვდომი გახდა ატმოსფეროში მომატებული CO₂-ის დონე, თუმცა ეს დონეები განსხვავდებოდნენ ეკოტიპებს შორის.

დასკვნა

1. მუდმივი შინაგანი მდგომარეობის — ჰომეოსტაზის — შენარჩუნება, დამოკიდებულია უარყოფითი უკუკავშირის რეაქციებზე. ორგანიზმები გრძნობენ ცვლილებებს შინაგან გარემოში და რეაგირებენ, რათა დაიბრუნონ ეს კონდიციები თავიანთ ოპტიმუმში.

2. ორგანიზმებს, რომლებიც ინარჩუნებენ მუდმივ შინაგან მდგომარეობას გარემო ცვლილებების პირობებში, ეწოდებათ რეგულატორები. მათ, ვინც აძლევს თავის შინაგან მდგომარეობას საშუალებას, მისდიოს გარეგან ცვლილებებს, ეწოდება კონფორმერი.

3. სხეულის ტემპერატურის შენარჩუნებას ვიწრო დიაპაზონის ფარგლებში (ფრინველებისა და ძუძუმწოვრებს შორის). ჰეტერონომია ეწოდება. პოიკილოთერმიის შემთხვევაში სხეულის შინაგანი ტემპერატურა ეთანხმება გარემოს ტემპერატურას. ორგანიზმები, რომლებიც იყენებენ მეტაბოლიზმის მეშვეობით წარმოქმნილ სითბოს სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის, ეწოდებიან ინოდებიან. ზოგიერთმა ენდოთერმმა, მაგალითად ღამურამ, შეიძლება ფაკულტატურად შეამციროს სხეულის ტემპერატურა. ამ ფენომენს ჰეტეროთერმია ეწოდება. ორგანიზმები, რომლებიც ეყრდნობიან სითბოს გარეგან წყაროებს სხეულის გასათბობად, ინოდებიან ექტოთერმებად. ზოგიერთ ექტოთერმს, მათ შორის გველებს და თევზებს, აქვთ ფიზიოლოგიური მექანიზმები გარკვეულ სიტუაციებში სხეულის ტემპერატურის გასაზრდელად. ამ პროცესს ფაკულტატური ენდოთერმია ეწოდება.

4. სხეული — გარემოს გრადიენტის სიდიდე და შინაგანი პირობების მუდმივობა, რომლებსაც ინარჩუნებენ ორგანიზმები, აბალანსებს ჰომეოსტაზის საფასურს (ფიზიოლოგიური აპარატის შენარჩუნება და გრადიენტის მხარდაჭერა) მჭიდროდ რეგულირებადი შინაგანი პირობების უპირატესობათა წინააღმდეგ.

5. ჰომეოსტაზის უმსხვილესი კომპონენტი არის მიკროგარემოს არჩევა, რომელსაც მინიმუმამდე

დაჰყავს სხეული — გარემოს გრადიენტი. ეს სტრატეგია ასახულია უდაბნოს ფრინველების ქცევაში საკვების ძიებისას და მათი ბუდეების კონსტრუქციაში. ეს ბუდეები უზრუნველყოფენ მათივე ნაშიერების გარემოს სტაბილურობას.

6. ფიზიკური გარემოს პირობებს სხვადასხვა დროითი და სივრცითი მასშტაბები განსაზღვრავს. არსებობს ცვლილებები ტემპერატურაში, სინოტივესა და სინათლეში, ყოველივე ეს თავს იჩენს დღისა და ღამის და სეზონთა ცვლილებისას. ხანძრები, ტორნადოები, ქარიშხლები და გვალვები ნაკლებად პრ დი ცვლილებებია. სივრცობრივი ცვლილებები გარემოში განისაზღვრება შესაფერისი საბინადრო პეტრების ზომითა და მოწყობით და ასევე იმ სიჩქარით, რომლითაც ორგანიზმი მოძრაობს გარემოში.

7. ინდივიდის ცხოველქმედების სფერო არის იმ პირობათა დიაპაზონი, რომლებშიც ფუნქციონირებენ ორგანიზმები. ცხოველქმედების სფერო დამოკიდებულია თითოეულ პეტრში პირობათა შესაფერისობასა და რესურსების ხელმისაწვდომობაზე. ეს ფენო-მენი ილუსტრირებულია ცვალებადი თერმული პირობების გავლენით უდაბნოს ხვლიკების მიერ საბინადროს გამოყენების მაგალითზე. რადგანაც მცენარეებს არ შეუძლიათ მოძრაობა, ისინი ცხოველქმედებას უპირველესად არეგულირებენ გარემოში დროითი და არა სივრცობრივი ცვლილებების საპასუხოდ.

8. ბუნებრივი გარემოს არჩევას, არ შეუძლია გარემოს ცვლილების სრული კომპენსაცია და ამიტომ, ორგანიზმებმა უნდა აამოქმედონ მთელი რიგი ჰომეოსტაზური რეაქციები. ამათგან ყველაზე სწრაფი მარეგულირებელი ის რეაქციებია, რომლებიც მოიცავს ცვლილებებს პროცესთა დონესა და ორგანიზმის პოზიციაში, მაგრამ არა მის მორფოლოგიურ ან ბიოქიმიურ სტრუქტურაში. ამის მაგალითია სიცხის სტრესის საპასუხოდ კანკალი და გუგის შევიწროება მოულოდნელი მკვეთრი სინათლის გამოსხივებისას. მარეგულირებელი რეაქციები სწრაფი და შექცევადია.

9. აკლიმატიზაციური რეაქციები მოიცავს შექცევად ცვლილებებს სტრუქტურაში (მაგალითად, ბენვის სისქე) ან ბიოქიმიურ გზებში (ცვლილებები ფერმენტთა და მათი პროდუქტების რაოდენობაში) და მოითხოვს უფრო ხანგრძლივ პერიოდებს (როგორც წესი, დღეები და კვირები), ვიდრე მარეგულირებელი რეაქციები. აკლიმატიზაცია თამაშობს მნიშვნელოვან როლს ხანგრძლივად მცხოვრები ორგანიზმების სეზონური ცვლილებებისადმი რეაქციებში.

10. განვითარებითი რეაქციები გამოხატავენ ინტერაქციებს ორგანიზმსა და მის გარემოს შორის ზრდის პერიოდში. განსხვავებული გარემო იწვევს მახასიათებელ სტრუქტურებს და გამოვლინებებს, რომლებიც როგორც წესი, შეუქცევადია. მცენარეების თესლების რეაქციები მზესა და ჩრდილზე და წყლის მზომელების ფრთის სიგრძის ცვლილებები, რომლებიც დამოკიდებული არიან მათი საბინადროს სიმყარესა და მუდმივობაზე, განვითარებითი რეაქციების მაგალითებია.

11. როდესაც გარემო პირობები სცილდება გამძლეობის ზღვარს, ორგანიზმები იწყებენ

მიგრირებას, მოიხმარენ სიჭარბის პერიოდებში დაგროვილ რესურსებს ან გადადიან პასიურ მდგომარეობაში (მაგალითად, ძილი, დიაპაუზა).

12. გარემო ცვლილებაზე სათანადო რეაგირებისთვის, ინდივიდმა წინასწარ უნდა განჭვრიტოს ეს ცვლილებები. საამისოდ ორგანიზმები ეყრდნობიან უახლოეს სიგნალებს, ვთქვათ დღის ხანგრძლივობას. მნიშვნელოვანია საკვების მარაგი და ტემპერატურა, რომლებიც პირდაპირ მოქმედებენ მათ კეთილდღეობაზე.

13. როდესაც პოპულაციები ქვედანაყოფებად იყოფიან სხვადასხვა პირობების მქონე საცხოვრებელ გარემოში, თითოეულ ქვედანაყოფს შეიძლება განუვითარდეს ადაპტაცია ადგილობრივი ადმი. ამგვარ დიფერენცირებულ ფორმებს ეკოტიპები ეწოდებათ. ვიცით, რომ კარგად ცნობილი მაგალითები მოიპოვება იმ მცენარეებს შორის, რომლებიც თავიანთი დაბალი მობილურობის გამო, ავითარებენ სუბპოპულაციების ევოლუციურ იზოლაციას მცირე გეოგრაფიულ მასშტაბებზე.

სავარჯიშოები

1. ყველა ცხოველს აქვს ადაპტაციის უნარი თავიანთი სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისთვის. შეადგინეთ ტაბულა, რომელშიც შედარებული იქნება მწერების, ამფიბიების, რეპტილიების, თევზებისა და ძუძუმწოვრების ადაპტაციები

2. შექმენით ცხოველმოქმედების სფეროს დიაგრამა (იხ. სურ. 6-16) თქვენი აქტივობისთვის გასული კვირის განმავლობაში

3. ჩვენ განვიხილეთ მცენარეთა სახეობების ეკოტიპები. არსებობენ ცხოველთა ეკოტიპები?

თავი 7



ბიოლოგიური ფაქტორები გარემოში

გზამკვლევი კითხვები

- რით განსხვავდება ევოლუციური რეაქციები ბიოტურ და აბიოტურ გარემოებში?
- რა ადაპტაციები აქვთ მტაცებლებს მსხვერპლთა დაჭერისას და შეჭმისას?
- როგორ გაურბის მსხვერპლი მტაცებლებს?
- რა უპირატესობები აქვს პოლიმორფიას?
- როგორ იყენებენ მწერები ქიმიკატებს მტაცებლებისგან თავის დასაცავად?
- რა საშუალებებით იცილებენ მცენარეები ბალახისმჭამელებს?
- როგორ გადალახავენ ბალახისმჭამელები მცენარეთა დამცავ მექანიზმებს?
- რა დამახასიათებელი ადაპტაციები აქვთ პარაზიტების სასიცოცხლო ციკლებს?

მე-4, მე-5 და მე-6 თავებში ვნახეთ, როგორ აღმოცენდება მცენარეთა და ცხოველთა ფორმები და ფუნქციები გარემოს ფიზიკური ფაქტორების (მათ **აბიოტურ** გარემოს უწოდებენ) საპასუხოდ, რათა თავიანთი ორგანიზმი შეაგუონ გარემო პირობებს. ეს ადაპტაციები თავს იჩენს კონკრეტულ დროსა და ადგილას ყველაზე უკეთ მორგებული ინდივიდების ბუნებრივი გადარჩევის გზით. ევოლუციურ კონკურენციაში გამარჯვებული რჩება ის, რომელიც ტოვებს ყველაზე მეტ, გამრავლების შესაძლებლობის მქონე, შთამომავლობას (იხ. 1 თავი). ინდივიდის მორგება ფიზიკურ გარემოსთან გადარჩენის ერთადერთი ფაქტორი რომ ყოფილიყო, ჩვენი ცხოვრება ნაკლებად კომპლექსური და ცვლადი იქნებოდა. სავარაუდოდ, ფიზიკური პირობების თითოეული წყება ირჩევს ორგანიზმს ისეთი ანატომიური, ფიზიოლოგიური და ქცევითი მტრისების კომბინაციით, რომლებიც ყველაზე უკეთ მოარგებს მას ამ გარემოს. როგორც კი ეს იდეალი მიიღწევა, გარემო პირობების უცვლელობის პირობებში, ევოლუციის მამოძრავებელი ძალები ჩერდება გარკვეულ დონეზე. მეტიც, როდესაც ორგანიზმები გამოცდიან ერთნაირ პირობებს, სელექცია ფიზიკური ფაქტორების მიხედვით, ხელს უწყობს მათ შორის გარეგნულ ერთგვაროვნებასაც. მართლაც, მცენარეები და

ცხოველები აღწევენ ერთნაირ ფორმებს, რომლებსაც მათ გარემოს ფიზიკური ფაქტორები კარნახობს. მაგალითად, მსოფლიოს გარშემო მშრალ ადგილებში მრავალი სხვადასხვა სახის მცენარე ერთნაირად მცირე ზომის იზრდება და აქვთ ტყავისებრი, სქელი ფოთლები. ეს არის ადაპტაციები წყლის კარგვის შესამცირებლად. მაშინ რა ინვესტს მრავალფეროვნებას ცოცხალ არსებებში?

ამ კითხვაზე პასუხის გასაცემად, ჩვენ უნდა გავაცნობიეროთ, რომ გარემო, გარდა ფიზიკურისა, შედგება მრავალი სხვა ფაქტორისგანაც. არსებობს კიდევ სხვა განზომილება – ევოლუციური, ურთიერთმოქმედი, კომპლექსური და საოცრად ცვალებადი, რომელზეც ორგანიზმებმა უნდა მოახდინონ რეაგირება. ეს **ბიოტური** გარემო შედგება ყველა ცოცხალი არსებისგან, მათ შორის მცენარეებისგან, ცხოველებისგან, მიკრობებისგან, სოკოებისგან და პროტისტებისგან (ერთუჯრედიანი ორგანიზმი), რომლებთანაც ინდივიდი ინაწილებს დროსა და სივრცეს. ორგანიზმები იკავებენ სივრცეს, მოიხმარენ შეზღუდულ რესურსებს და ზოგ შემთხვევაში, წარმოადგენენ პირდაპირ საფრთხეს სხვა ორგანიზმებისთვის ისეთი პროცესების გზით, როგორიცაა მტაცებლობა, ბალახისმჭამელობა, პარაზიტობა და დაავადებები. მცენარის

მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური მახასიათებლები ნაწილობრივი ადაპტაციებია ადგილობრივი ფიზიკური პირობების დიაპაზონისადმი. მაგრამ მისი გადარჩენის უზრუნველსაყოფად სხეულის აგებულებისა და ფუნქციის ამ თვისებებმა უნდა დაიცვან ის ბალახისმჭამელი მწერებისა და მცენარეთა დაავადებებისგანაც. I თავში ვნახეთ გიგანტური ხავერდოვანი ტკიპი სამხრეთ კალიფორნიის მოჯავეს უდაბნოდან, რომელიც წლის უმეტეს ნაწილს ატარებს თავის სოროში და ზედაპირზე მხოლოდ ზამთრის თვეებში ამოდის, როცა მას შეუძლია აიტანოს უდაბნოს ზედაპირის ტემპერატურა. მაგრამ უბრალო დამთხვევა არ არის, რომ ტკიპის გამოჩენა ემთხვევა მისი საყვარელი მსხვერპლის — ტერმიტების გამოჩენას.

ამ თავში ჩვენ წარმოგიდგენთ იმ გამონკვევების მაგალითებს, რომელთა წინაშეც დგანან ორგანიზმები ბიოტურ გარემოსთან ადაპტაციისას და ასევე ალენერთ მათ მიერ ნაპოვნ ზოგიერთ გამოსავალს. ისევე, როგორც ჩვენს მიერ იმის განხილვისას, თუ როგორ ებრძვიან მცენარეები, ცხოველები და მიკროორგანიზმები აბიოტურ გარემოს, ყურადღებას გავამახვილებთ ფორმისა და ფუნქციის ინიდივიდუალურ ადაპტირებაზე და ამ ადაპტაციათა საფასურსა და სარგებელზე. ჩვენ განვიხილავთ სამ ყველაზე მნიშვნელოვან ეკოლოგიურ ინტერაქციას: მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის, ბალახისმჭამელსა და მცენარეს შორის, პარაზიტსა და მის მტარებელს შორის. წიგნის IV ნაწილში ჩვენ ხელახლა განვიხილავთ ამ ინტერაქციებს მეოთხესთან (შეჯიბრი) ერთად და ვისაუბრებთ გავლენაზე, რომელსაც ისინი ახდენენ პოპულაციათა ინდივიდებზე.

7.1 ბიოტური ფაქტორები ხელს უწყობს მრავალფეროვნებას მაშინ, როცა აბიოტური – კონვერგენციას

შეფერილობის ცვლილება საშუალებას აძლევს ჩრჩილებს, შეეხამონ თავიანთ დასასვენებელ ადგილებს დღის განმავლობაში და შეუმჩნეველნი დარჩნენ მტაცებლებისთვის. თავიანთი ფერებითა და სურნელით მცენარეები იპყრობენ ჩვენს ყურადღებას ისევე, როგორც ფრინველებისა და მწერებისას, რომლებსაც გადააქვთ მტვერი ერთი ყვავილიდან მეორეზე და გავლენას ახდენენ განაყოფიერებაზე. ფაქტორები, რომლებმაც ამგვარი ადაპტაციები გამოიწვიეს, ბიოლოგიურია და მათი ეფექტები განსხვავდებიან ფიზიკური ფაქტორებისგან:

ბიოლოგიური ფაქტორები იწვევს **ურთიერთ-მოქმედ შტრიხებს**: მტაცებელი უყალიბებს თავის მსხვერპლს ადაპტაციებს გაქცევისთვის, მაგრამ თავად მისი ადაპტაციები, დევნისა და დაჭერისთვის ასევე ზუსტად განისაზღვრება მსხვერპლის მიერ.

ბიოლოგიური ფაქტორები ამრავალფეროვნებს

ადაპტაციებს, ნაცვლად იმისა, რომ ხელი შეუწყოს **კონვერგენციას** – მსგავსებას სხვადასხვა ტაქსონომიური ჯგუფის ორგანიზმებს შორის, რომლებსაც აქვთ ადაპტაციები მსგავსი გარემოსადმი. ორგანიზმები სპეციალისტები არიან თავიანთი გარემოს ბიოლოგიურ ფაქტორებთან შეგუების თვალსაზრისით. თითოეული ეტანება მსხვერპლთა განსხვავებულ კომბინაციას, ცდილობს, აარიდოს თავი მტაცებლებისა და დაავადების გადამტანი ორგანიზმების სხვადასხვა კომბინაციებს და „თანამშრომლობს“ დამმტვერავეებთან, თესლების გამავრცელებლებთან თუ ნაწლავის ფლორასთან.

ბიოტური გარემო ხელს უწყობს დივერსიფიცირებას არა მარტო იმიტომ, რომ მრავალი სხვადასხვა სახის ორგანიზმი არსებობს, არამედ იმიტომ, რომ არსებობს თითქმის შეუზღუდავი წყება ადგილობრივი პირობებისა, რომლებიც იქმნება ამ ორგანიზმების ერთმანეთთან და ფიზიკურ გარემოსთან ინტერაქციების შედეგად. ფიზიკური გარემო, ბუნებრივი გარემოს ფარგლებში, პირობითად დაყოფილია **მიკროგარემოებად ან მცირე საბინადრო ადგილებად**, რომელთაგან თითოეული განსხვავებულ პირობას სთავაზობს ინდივიდს (ჰარპერის კვლევები *Plantago*-ს თესლების გაღვივების შესახებ, რომლებიც ჩვენ განვიხილეთ მეექვსე თავში, წარმოადგენს მიკროგარემოების მაგალითებს). მცენარეებისა და ცხოველების არსებობა და საქმიანობა ცვლის ადგილობრივ პირობებს ორგანიზმებისთვის. მაგალითად, მაღალმა და სქელმა ხეებმა, შეიძლება, შეამცირონ ხელმისაწვდომი სინათლის ოდენობა მათ ქვემოთ არსებული მცენარეებისთვის. ამრიგად, მიკროგარემოების რიცხვი იზრდება მცენარეებისა და ცხოველების არსებობასთან ერთად. ეს მრავალფეროვნება იძლევა გარკვეული სპეციალიზაციის საშუალებას ფიზიკური ფაქტორების გათვალისწინებით. თუმცა, ისინი ძალიან მცირეწი არიან თავიანთ გარემოში ბიოლოგიურ ფაქტორებთან ორგანიზმების მრავალფეროვან ადაპტაციებთან შედარებით. რადგანაც მცენარეების, ცხოველების ან მიკრობების თითოეულ პოპულაციას აქვს განსხვავებული ევოლუციური ისტორია და მომავალი და რადგანაც თითოეული ორგანიზმის წყვილის ინტერაქცია ქმნის თავის საკუთარ განსაკუთრებულ „ბიოლოგიურ მიკროგარემოს“, დივერსიფიცირების შესაძლებლობანი შეზღუდულია მხოლოდ ორგანიზმთა სახეობების რაოდენობისთვის.

7.2 მტაცებელთა ადაპტაცია ცხად-ყოფს ბიოტური გარემოს, რომორც ხუნძარივი გადარჩევის აბანტის მნიშვნელოვან

მტაცებლები იჭერენ და მოიხმარენ სხვა ორგანიზმებს საკვების სახით. საკმარისია შევხედოთ შინაურ კატას, რომელიც თავის ეპარება, რომ შევაფასოთ რაოდენ

კარგად დააჯილდოვა ბუნებრივმა გადარჩევამ ის ამ მიზნის შესრულებისთვის საჭირო მექანიზმებით. სავარძელზე მთელი დღის ძილის შემდეგ სახლიდან გადის, შესანიშნავად მოძრაობს, მოქნილია. ჩაბნელებულ მინდორში სიბნელეში ხედვისთვის ადაპტირებული თვალებით ის შენიშნავს თავგს, მხრის სარტყელთან თავისუფლად შეერთებული წინა და ძლიერი უკანა თათების დახმარებით ხტება მის დასაჭერად, ადვილად იმორჩილებს, კლავს მოძრავი კლანჭებით და მიირთმევს ბასრი კბილებით რამდენიმე სწრაფი კბენით. სიმართლე რომ ითქვას, ყველა მტაცებლური მოვლენა არ არის ისეთივე დრამატული, როგორც ამას შინაური და გარეული კატები ამჟღავნებენ. ცისფერი ვეშაპის ადაპტაციები, რომელიც იკვებება მილიონობით მცირე, კრევეტის მსგავსი, კრილითა და თევზით ან ხამანჭკის, მოლუსკისა და მიდიის წყლის ფილტრაციის სისტემა ასევე დახვეწილია და მტაცებლებსა და მსხვერპლს შორის ისეთივე ევოლუციური ურთიერთობის გამომხატველი.

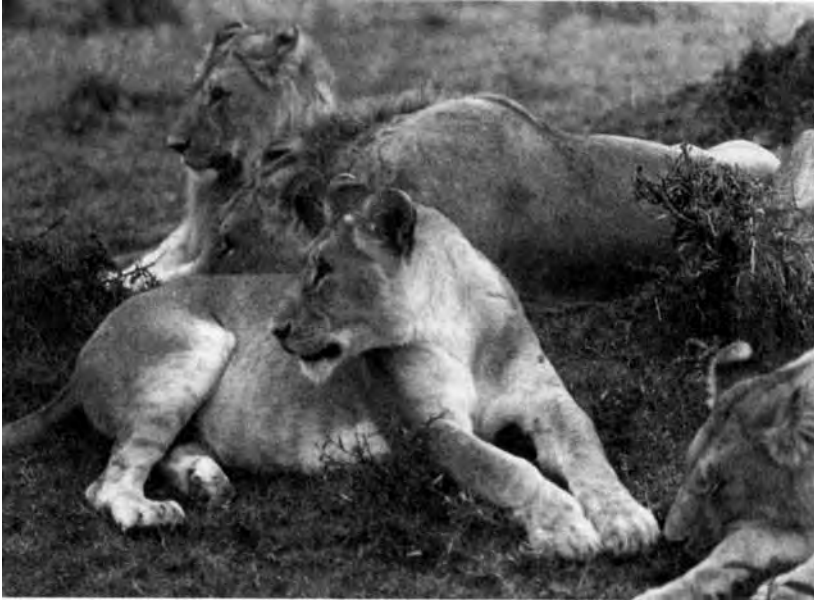
მტაცებლები, რომლებიც ეპარებიან და იჭერენ მსხვერპლს, ერთდროულად მრავალი გამოწვევის წინაშე დგანან (ნდლერ 1991). ყველა ორგანიზმის მსგავსად, მსხვერპლი სახეობები ბინადრობენ ისეთ ადგილებში, სადაც ფიზიკური და ბიოლოგიური პირობები შესაფერისია მათი ზრდისა და გამრავლებისთვის, თუმცა ამავე ადგილებში ისინი ხდებიან ხელმისაწვდომი მტაცებლებისთვის დღიურ და თვით რიტმებში, რომლებიც თანხვდება მათი აქტივობის სფეროს. მტაცებლები უნდა განლაგდნენ ისეთ ადგილებში, სადაც ბინადრობს მათი მსხვერპლი, იქ მოხვედრის შემდეგ, მათ უნდა შეეძლოს, ზუსტად დაადგინონ ინდივიდუალური მსხვერპლის ადგილმდებარეობა და განსაზღვრონ მისი შეჭმის მომგებიანობა. ცხადია, თავდასხმა წარმატებით უნდა დასრულდეს, მსხვერპლი უნდა დაიჭიროს და მოიხმაროს – ხშირად სხვა მშვიერი მტაცებლების მახლობლად ყოფნის პირობებში, რომლებმაც შეიძლება უფრო იოლად მიიჩნიონ სხვა მტაცებლისთვის მსხვერპლის მოპარვა, ვიდრე მისი მონადირება. ამის მისაღწევად, მტაცებელს უნდა ჰქონდეს შესაბამისი სენსორული მექანიზმები მსხვერპლის ადგილსამყოფელის დასადგენად. ის საკმარისად დიდი უნდა იყოს იმისთვის, რომ სძლიოს მსხვერპლს ან ის შეიძლება სხვაგვარად იყოს აღჭურვილი მსხვერპლის დასაჭერად. მას უნდა შეეძლოს მსხვერპლის გადაყლაპვა და მისი საჭმლის მომნელებელი სისტემა ადაპტირებული უნდა იყოს მსხვერპლის სხეულის ქსოვილებიდან საკვები ნივთიერებების შეთვისებისთვის. ევოლუციური კანონებით, ყოველივე ეს უნდა მოხერხდეს მტაცებლობისგან მსხვერპლის თავდაცვით ადაპტაციებში ცვლილებათა ფონის წინააღმდეგ. რა არის მტაცებელთა მიერ მსხვერპლის დაჭერის ადაპტაციათა ყველაზე თვალსაჩინო მაგალითი?

ზომა და მტაცებელი-მსხვერპლის ალომეტრია

ზემოხსენებული კრილისმჭამელი ვეშაპების გარდა, დიდი ზომის მტაცებლები ნადირობენ ასევე დიდი ზომის მსხვერპლზე (ნახ. 7-1). თუმცა, მტაცებლის გამოცდილება შეზღუდულია იმ მსხვერპლთა ზომით, რომლის დაჭერა და მოხმარებაც მას შეუძლია. ზოგადად, როდესაც მსხვერპლის ზომა მტაცებლის ზომასთან მიმართებაში იზრდება, მსხვერპლი უფრო ძნელად დასაჭერი ხდება და მტაცებლებიც უფრო დახელოვნებულნი ხდებიან მსხვერპლის დევნასა და დამორჩილებაში. ზომის თანაფარდობის კრიტიკულ ზღვარს ზემოთ მტაცებლებს არ აქვთ შესაბამისი ძალა და სისწრაფე პოტენციური მსხვერპლის დასაჭერად. ლომები დაესხმიან თავისი ზომის ან ოდნავ დიდ მსხვერპლს, მაგრამ ისინი ვერ უმკლავდებიან ზრდასრულ სპილოებს (Schaller 1972). ცხადია, მტაცებლებს შეუძლიათ, ითანამშრომლონ ისეთ მსხვერპლზე ნადირობაში, რომელიც იმაზე დიდია, ვიდრე რომელიმე ინდივიდ მტაცებელს შეუძლია მოინადიროს.

მტაცებლის სხეულის ზომის თანაფარდობა მსხვერპლის სხეულის ზომასთან გარკვეულწილად განისაზღვრება მტაცებლის სწრაფი გადანეტილებით. მტაცებელთა უმრავლესობას ურჩევნია, ინადიროს გარკვეული ზომის მსხვერპლზე, რაც მისცემს მას უმაღლეს ენერგეტიკულ მოგებას უმცირესი ენერგეტიკული დანახარჯების ფასად (უმაღლესი სარგებლიანობა). მტაცებელთა უმრავლესობას ასევე აქვს შესაძლებლობა, მოინადიროს სხვადასხვა ზომის მსხვერპლი. ზოგიერთ სიტუაციაში, მაგალითად, როცა მსხვერპლი იშვიათია, მტაცებლებმა შეიძლება, აირჩიონ საკმაოდ დიდი ზომის მსხვერპლის მონადირება მიუხედავად იმისა, რომ მისი დაჭერის საფასური და ამ პროცესში დაზიანების მიღების რისკი მაღალია. ამრიგად, მტაცებლის და მისი მსხვერპლის სხეულის ზომებს შორის ურთიერთობაზე დიდ გავლენას ახდენს მსხვერპლთა სიჭარბე და მტაცებლის საკვები მდგომარეობა. ეს უფრო დეტალურად განხილულია 31-ე თავში, სადაც ჩვენ აღვწერთ საკვების მოპოვების თეორიას.

ურთიერთობა ორგანიზმსა და გარემოს შორის შეიძლება შეიცვალოს ორგანიზმის ზომასთან ერთად. ზოგიერთი ფიზიკური და ბიოლოგიური პროცესის მასშტაბი ზომის არაპროპორციულია (იხ. მე-3 თავი) ანუ ფორმა და ფიზიოლოგიური ფუნქცია არ იცვლება იზომეტრულად (გეომეტრულად) სხეულის ზომასთან შედარებით. ამგვარი ალომეტრული ურთიერთობა ასევე მნიშვნელოვან როლს თამაშობს მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის მორფოლო-გიურ ურთიერთობაში. წარმოიდგინეთ, როგორ შეიძლება შეიცვალოს კუნთების მასის განივი კვეთის შესაბამისად გაზომილი ყბის კუნთების ძალა, როცა მსხვერპლის სხეულის მასა იცვლება. კუნთების ძალა სხეულის ზომის იზომეტ-



ნახ. 7-1 თავიანთი ძლიერი ფეხებითა და ყბებით, ლომებს, შეუძლიათ, მოინადირონ თავისზე გარკვეულნილად მსხვილი მსხვერპლი. მაგრამ რადგანაც მათ არ შეუძლიათ დიდ მანძილზე სიჩქარის შენარჩუნება, წარმატებული ნადირობა დამოკიდებულია მოულოდნელობასა და მოხერხებულობაზე.

რული რომ იყოს, იგი განისაზღვრებოდა როგორც (სხეულის მასა)^{2/3}, რაც იმას ნიშნავს, რომ მსხვილი მტაცებლების განკარგულებაში შედარებით ნაკლები კუნთოვანი მასის ძალა იქნებოდა, ვიდრე მცირე მტაცებლებში, რითაც ეფექტურად გაანადგურებდნენ ზომის უპირატესობას მტაცებლობაში. ამრიგად, ექვივალენტობა მტაცებლობის ფუნქციაში სხვადასხვა ზომის მტაცებლებს შორის, როგორც წესი, მოიცავს ალომეტრიას.

მსხვერპლის აღმოჩენის, დაჭერის და დამორჩილების ადაპტაციები

მტაცებლებს შორის მსხვერპლის დასაჭერად მრავალი ადაპტაცია წარმოიშვა. ჩვენ ვიცით დიდი კატების სისწრაფე და სიმარდ, ზვიგენების

მრისხანება და სამართებელივით ბასრი კბილები, ჩხრიალა გველების თავდასხმის ძალა, შეყვანილი შხამი და ოლუშას კონტროლირებული შეჯახება წყალთან, როდესაც იგი იჭრება წყალში ზედაპირთან ახლოს მყოფი თევზის დასაჭერად. ზოგიერთი სახეობა, როგორც არის შიმპანზე და სხვა პრიმატები, მგლები, აფთრები, ლომები და ჭიანჭველათა არმიები ერთობლივად ნადირობენ, რათა მოიხელთონ და დაიმორჩილონ თავისზე ზომით დიდი მსხვერპლი (Rettenmeyer 1963, Mech 1970, Kruuk 1972, Boesch 1994).

საკვების აღმოსაჩენად და დასაჭერად მტაცებლები ფლობენ სენსორულ შესაძლებლობებს, რათა თავიანთი ბუნებრივი გარემოს, საკვები ტაქტიკის და შესაძლებლობის მიხედვით თავი



(ა)



(ბ)



ნახ. 7-2 ყვავილების გამოსახულება ადამიანის თვალისთვის (შარცხნივ) და ულტრაიისფერი სხივებისადმი მგრძნობიარე თვალისთვის (შარჯვნივ): (ა) ჭაობის გულყვითელა (ბ) ყვითელფოთლიანი რთულყვავილიანი ხუთი სახეობა ცენტრალური კალიფორნიიდან. (თ. ეისნერის მოწოდებული ფოტო, from Eisnat et al. 1969.)

აარიდონ მსხვერპლისგან აღმოჩენას (Gordon 1968, Prosser 1973, Lythgoe 1979, Dusenbery 1992). ჩვენ თავად ვიყენებთ მხედველობას საკვების ადგილსამყოფელის დასადგენად, განსაკუთრებით ახლა, როდესაც ის სუპერმარკეტების თაროებზეა განლაგებული. მაგრამ მაინც, ჩვენი მხედველობა გაცილებით სუსტია შევარდნებისა და ქორების მხედველობასთან შედარებით (Fox et al. 1976). მწერების უმრავლესობას შეუძლია, აღიქვას და დაინახოს სინათლის სპექტრის ჩვეთვის უხილავი ულტრაიისფერი ნაწილი (იხ. ნახ. 7-2). მწერებს ასევე შეუძლიათ, დაინახონ სწრაფი მოძრაობა, მაგალითად, ფრთის მოძრაობა ნამში 300-ჯერ, ჩვენ კი მსგავს სიტუაციაში მხოლოდ გადღაბნილ სურათს ვხედავთ. მრავალ ცხოველს აქვს სინათლის ინტენსივობის ცვლილებასთან მისადაგების მექანიზმები (Dusenbery 1992). მაგალითად, ღამის ცხოველებს, როგორც არიან კატები, აქვთ ვერტიკალური გუგები, რომლებიც საშუალებას აძლევს მათ, შეზღუდონ თვალეში სინათლის მოხვედრა იმაზე უკეთ, ვიდრე ეს მრგვალგუგიაანებს (მაგ. ადამიანებს) შეუძლიათ (Lythgoe 1979). კატისნაირი მტაცებლის და ციყვის მსგავსი მსხვერპლი ცხოველის თვალთა ანატომიური განლაგება ასახავს განსხვავებულ სელექციურ ზენოლას, რომელსაც განიცდიან მტაცებლები და მსხვერპლი. კატის წინ მიმართული თვალეები წარმოადგენს ურთიერთგადამფარავ მხედველობის არეებს და ბინოკულარულ მხედველობას. ამრიგად, კატას სივრცითი გამოსახულების სიმკვეთრის მეტი სიღრმე აქვს და აქედან გამომდინარე, უპირატესობაც მსხვერპლის შემჩნევასა და დაჭერაში. მაგრამ კატას ძალიან შეზღუდული აქვს გვერდითი მხედველობა. ეს ნიშნავს, რომ მან უნდა მიატრიას თავი გვერდით, რომ დაინახოს. ციყვის თვალეები თავის მხრივ განლაგებულია თავის გვერდებზე, აღჭურავს რა მას გაზრდილი გვერდითი მხედველობით (Dusenbery 1992).

მტაცებელთა ყველაზე უჩვეულო სენსორულ ორგანოებს შორის არის ზოგიერთი სახეობის გველის (რომელთა ჯგუფში ჩხრილა გველებიც შედიან) თავზე არსებული ფოსოები (ნახ. 7-3). ისინი



ნახ. 7-3 ჩხრილა გველის (ჩროტალუს ვერიდის) თავი, სადაც ნათლად ჩანს ინფრანითელი გამოსხივებისადმი მგრძნობიარე ფოსოების განლაგება თვალსა და ნესტოს შორის და ოდნავ ქვემოთ.

განლაგებულია თავის ორივე მხარეს თვალეების წინ და აღიქვამენ პოტენციური მსხვერპლის თბილი სხეულის ინფრანითელ (თბურ) გამოსხივებას. ეს გარკვეულწილად „სიბნელეში ხედვად“ შეიძლება მივიჩნიოთ (Grinnell 1968). ეს სახეობები იმდენად მგრძნობიარენი არიან ინფრანითელი გამოსხივების მიმართ, რომ მათ შეუძლიათ, შეამჩნიონ მცირე ზომის მღრღნელი რამდენიმე ფუტის მანძილზე ნამზე ნაკლებ დროში. მეტიც, რადგანაც ფოსოები მიმართულად მგრძნობიარეა, გველებს შეუძლიათ, დაადგინონ თბილი ობიექტის ადგილმდებარეობა საკმარისად ზუსტად იმისთვის, რომ თავს დაესხან მათ.

ზოგიერთი სენსორული ადაპტაცია არაფერია, თუ არა ეგზოტიკა. მაგალითად, „ელექტრული თევზების“ ერთი სახეობა გამუდმებით უშვებს დენს სპეციალიზებული კუნთოვანი ორგანოებიდან, რითაც სუსტ ელექტრულ ველს ქმნის თავის გარშემო. ახლომდებარე ობიექტები ამრუდებენ ამ ველს და ამ ცვლილებებს აღიქვამენ ელექტრული თევზის ზედაპირზე არსებული რეცეპტორები (Machin and Lissman 1960). ზოგიერთი სახეობა იყენებს ელექტრულ სიგნალებს ინდივიდებს შორის კომუნიკაციისთვის. სპეციალიზებული ელექტრული სკაროსი Torpedo, თავის დასაცავად და მსხვერპლის მოსაკლავად, იყენებს ძლიერ ელექტროდენს, 50 ვოლტამდე (Keynes and Marthin-Ferreira 1953). როგორც მოსალოდნელია, ელექტრული ველის პროდუქცია და შეგრძნება ყველაზე კარგად განვითარებული არის ბნელი წყლის მობინადრე თევზებში. ცუდი ხილვადობის ადგილებში, ფსკერზე მობინადრე სახეობები, როგორიცაა ლოქო, იყენებს წაგრძელებულ ფარფლებსა და მგრძნობიარე ულვაშებს, როგორც შეხებისა და გემოს რეცეპტორებს.

მრავალი მტაცებლის შესანიშნავი შეგრძნებების უნარისგან განსხვავებით, სხვები გარემოს მხოლოდ მკრთალად აღიქვამენ და ეყრდნობიან, უბრალოდ, მსხვერპლთან მოულოდნელი შეხვედრის შანსს (ცხადია მათი მსხვერპლიც ანალოგიურად უყურადღებო უნდა იყოს იმისთვის, რომ ამ ტაქტიკამ იმუშაოს), მაგრამ ამგვარი „ბრმა“ მტაცებლებიც კი ავითარებენ ძიების მოდელებს, რათა გაზარდონ მსხვერპლთან შეხვედრის შანსი. მაგალითად, ჭიამაიას მტაცებელი ლარვები იკვებებიან ტკიპებითა და მლილებით, რომლებიც ზოგიერთი მცენარის ფოთლებზე ირევიან. ამოსაცნობად ლარვები ფიზიკურ კონტაქტში უნდა შევიდნენ თავიანთ მსხვერპლთან (ნახ. 7-4). მათი მოძრაობა ფოთოლზე არ არის მსხვერპლზე ორიენტირებული, თუმცა, არც შემთხვევითია. ფოთლის ძარღვები და ფერსოები ფოთლის ზედაპირის 15%-ს შეადგენენ და ლარვები თავისი დროის უმეტეს ნაწილს სწორედ მათ ძიებაში ატარებენ, რასაც ისინი შეხებით ახერხებენ იმ დროს, როდესაც მლილების 90% ფოთლის ზედაპირზეა გავრცელებული.

ზოგიერთი მტაცებელი მსხვერპლის დასაჭერად მახეს ან ხაფანგს აგებს. ყველაზე ცხადი და



ნახ. 7-4 ზრდასრული და ლარვა ჭიამაიები (ჩოცცინელლდაე-ს ოჯახიდან) იკვებებიან მღილე-ბით ლაბორატორულ კულტურაში. დააკვირდით ბუსუსებს ფოთლის ძარღვებზე, რომლებიც ხელს უშლიან მღილეებს, მცენარეში შეღწევასა და მისი წველის ამოწოვაში (აშშ სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტის მიერ მოწოდებული ფოტო).

საკამათოდ ყველაზე ლამაზი ამგვარი მექანიზმი ობობას ქსელია, რომელმაც შეიძლება მიიღოს ერთი, უსაზღვროდ მრავალფეროვან ფორმათაგან. ეს დამოკიდებულია საცხოვრებლის მოწყობასა და უპირატესი მსხვერპლის ტიპზე. ობობები Araneidae-ს ოჯახიდან მსგავს ქსელებს აგებენ, რომლებიც შედგებიან ჩარჩოს არანებოვანი ძაფებისა და სპირალური მოდელის მსგავსი, გრძელი ნებოვანი აბრეშუმისმაგვარი ძაფებისგან. ობობას ქსელები გამიზნულია მსხვერპლის დასაჭერად. ბევრი ობობა ქსელებს მიწასთან ახლოს ან მცენარეთა ტოტებს შორის ქსოვს, სადაც მათ შეუძლიათ, დაიჭირონ მოსიარულე მსხვერპლი, ან სადაც დაბალ სიმაღლეზე მფრინავი მწერები შეიძლება გაეზან მასში. სოროებისა და ორმოების მთხრელი ობობები ნადირობენ თავიანთი კონსტრუირებული გვირაბების შესასვლელებთან. ამ დროს სოროების გარშემო განთავსებული ქსელები მსახურობენ ფეხით მომავალი მსხვერპლის მოახლოების ადრეულ გამაფრთხილებელ სისტემად. ზოგიერთი ქსელის გამოკლებით, რომლებიც უბრალო მნახველსაც კი შეიძლება მაღალორგანიზებულიად მოეჩვენოს, ობობას ქსელები არასისტემურად არის მოწყობილი. ეს გარეგანი არაორგანიზებულობა მატყუარაა. ქსელი, ლომის კბილებისა და სკაროსის ელექტრული ველების მსგავსად, წარმოადგენს გამოსავალს ბიოტური გარემოს სელექციური ზეწოლიდან. მართლაც, ობობას ქსელის არქიტექტურა იმდენად მორგებულია გარემოს, რომ არაქნოლოგებს შეუძლიათ, გაარკვიონ ობობის გვარი და სახეობა (და ხანდახან მისი მიახლოებითი ასაკიც კი) უბრალოდ ქსელის შესწავლის მეშვეობით.

კვებისადმი ადაპტაციები მტაცებ-ლებში

იმისთვის, რომ მტაცებელმა დაჭერილი და მოკლული მსხვერპლი გამოიყენოს, მან იგი თავის კუჭში უნდა მოახვედროს, სადაც ის გადაშუშავდება, მონელდება და მის სხეულში არსებული საკვები ნივთიერებები ასიმილირდება. ზოგიერთი მტაცებლისთვის, როგორც გველია, მსხვერპლის დაჭერისა და დამორჩილების პროცესი უწყვეტია გადაყლაპვის პროცესთან. გველი კბენით ან შემოხვევით ნაწილობრივ იმორჩილებს მსხვერპლს და შემდეგ მთლიანად ყლაპავს მას. გველის ზოგიერთი სახეობა შემოხვევის შესაძლებლობის ნაკლებობას ინაზღაურებს გაფართოებადი ყბებით, რომლებიც საშუალებას აძლევს, მთლიანად ჩაყლაპოს მსხვილი მსხვერპლი (ნახ. 7-5). მრავალი მტაცებელი თევზი (კალმახი, ქარიყლაპია) მცირე ენერგიას ხარჯავს მსხვერპლის დასამორჩილებლად, იმდენად, რამდენადაც მას პირში ინოვს და ყლაპავს ერთი ძლიერი ყლაპვითი მოძრაობით. მყვინთავი ფრინველები მსხვილი თევზებით იკვებებიან. ამასთან, უმრავლესობა, მსხვერპლს მთლიანად ყლაპავს, რადგან მათი ფეხები ადაპტირებულია ცურვასა და ყვინთვას და არა დაჭერასა და დანანევრებას. ამ ცხოველებში ყლაპვა იწყება თავდასხმისთანავე.

მრავალი მტაცებლისთვის მსხვერპლის მოკვლის პროცესი კვების ციკლის მხოლოდ დასაწყისია. ამ ცხოველებმა უნდა დაანანევრონ მსხვერპლი და ნაწილ-ნაწილ გადაუშვან კუჭში. ნაწილი მტაცებლებისა, საკვების პატარა ულუფებად დაყოფისთვის იყენებს წინა კიდურებს, ხოლო ქორები, არწივები, ბუები და თუთიყუშები — ძლიერ, ბასრბრჭყალებიან ფეხებსა და მოკაუჭებულ ნისკარტებს. ობობები არ არიან ალჭურვილნი მსხვერპლის დაღჭვისა და გადაყლაპვისთვის არც მთლიანად და არც მცირე ნაწილებად. ამის მაგივრად, ისინი ნაწლავებიდან



ნახ. 7-5 ზოგიერთი გველის ყბის აგებულება, საშუალებას აძლევს მათ, გააღონ პირი საკმარისად ფართოდ იმისთვის, რომ შეჭამონ შედარებით დიდი მსხვერპლი მთლიანად. ასე მაგალითად, სურათზე თქვენ ხედავთ ლენტისებურ გველს, რომელიც ყლაპავს მთლიან თევზს. (რ.ბ.სუტერის მიერ მოწოდებული ფოტო.)

გამოყოფილი ფერმენტებითა თხევადებენ მსხვერპლის ქსოვილებს და მონელება გადაყლაპვამდე იწყება. ობობა შემდეგ ჭამს ნაწილობრივ გახრწნილ თხევად მსხვერპლს.

7.3 მსხვერპლი თავს იცავს თავის არიდებით, მოტყუებითა და დამცავი მორფოლოგიით

ევოლუციური ურთიერთქმედება მტაცებლებსა და მსხვერპლს შორის არ არის ცალმხრივი. მტაცებელი მსხვერპლის ბიოტური გარემოს საკმაოდ მნიშვნელოვანი ნაწილია. ინოვაციები მტაცებლებში წარმოადგენს ახალ ევოლუციურ გამოწვევას მსხვერპლთათვის. მტაცებლები, რომლებიც არიან ცოტა უფრო დაკვირვებულები, ცოტა უფრო სწრაფები ან მსხვერპლის დაჭერაში უფრო ეფექტურნი სელექციურ უპირატესობაში იქნებიან, ისევე როგორც ის მსხვერპლიც, რომელიც თავს არიდებს შემჩნევას მტაცებლის მიერ, შლის მის თავდასხმას და გარბის, ან რომელიც მორფოლოგიური მოწყობის ან რაიმე ქცევის საშუალებით აბნევს მტაცებელს, იქნებიან უფრო მიდრეკილნი გადარჩენისა და გამრავლებისკენ. ინოვაციები მტაცებლებისგან თავის ასარიდებლად ისეთივე დახვეწილი და ლამაზია, როგორც მტაცებლებში განვითარებული ადაპტაციები.

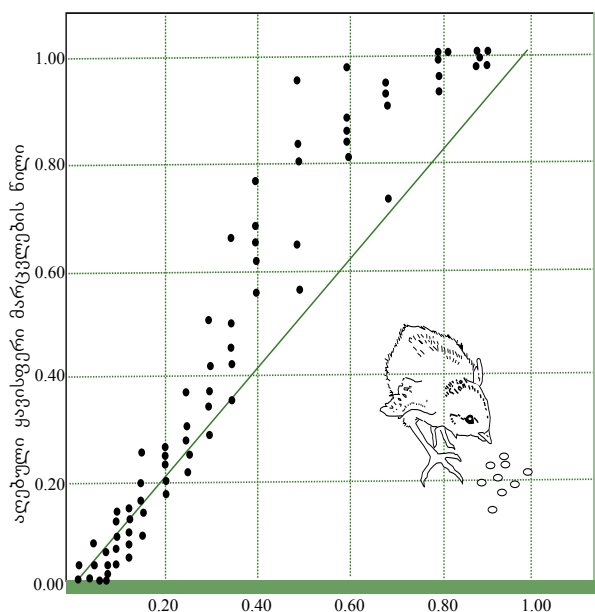
მტაცებლებისგან შემჩნევის არიდება

მტაცებლის თავიდან აცილების ერთი გზა არის ისეთი მიკროგარემოს დაკავება, რომელიც არ არის უხვი მტაცებლებით ან ისეთი აქტივობის პერიოდების შერჩევა, რომლებიც ფართოდ არ გადაიკვეთება მტაცებლების აქტივობის პერიოდებთან. მსხვერპლთა სახეობები შეიძლება დახელოვნებული იყოს შეუმჩნეველი თავშესაფრის ძიებაში იმ პერიოდების განმავლობაში, როდესაც ისინი პასიურნი არიან ან ისეთ პირობებსა და დროში ფუნქციონირებაში, რომელიც წამგებიანია მტაცებლისთვის. მაგალითად, მსხვერპლმა შეიძლება თავი აარიდოს დღის საათებში ნადირობასთან ადაპტირებულ მტაცებელს იმით, რომ იყოს აქტიური ღამით.

მტაცებლები ხშირად არ მოიხმარენ მსხვერპლს გარემოში მათი ხელმისაწვდომობის პროპორციულად. ამის ნაცვლად, ისინი მოიხმარენ ყველაზე ხშირ ან ყველაზე იოლ მსხვერპლს. ამ სტრატეგიას **აპოსტატური მსხვერპლთა სელექცია** ეწოდება (ნახ. 7-6). ამგვარი ქცევით, მტაცებელმა, შეიძლება, შეამციროს მსხვერპლთა ერთი ტიპის, იმ დროისთვის მისთვის რჩეული ტიპის სიჭარბე იმ დონემდე, სანამ ეს მსხვერპლი ნაკლებად ხელმისაწვდომი და იშვიათი არ გახდება, სხვა ტიპის მსხვერპლთან შედარებით. როდესაც ეს მოხდება, მტაცებელი შეიძლება გადაერთოს მეორე ტიპის მსხვერპლზე. მტაცებლობის

ამგვარი სტრატეგია ზრდის მსხვერპლის იშვიათობის დადებით მხარეს, რადგან მტაცებლები ხშირად იმაზე ადრე გადაერთებიან ხოლმე უფრო მრავალრიცხოვან მსხვერპლზე, ვიდრე გაიშვიათებული სახეობის მსხვერპლის მოძიება საერთოდ შეუძლებელი გახდება (Endler 1991). ზოგიერთი მსხვერპლის სახეობა შეიძლება არსებობდეს ერთ ფორმაზე მეტი სახით. ამგვარმა **პოლიმორფიზმმა** შეიძლება უპირატესობა მიანიჭონ მსხვერპლს იმით, რომ მოაჩვენონ მტაცებელს, თითქოს მსხვერპლი იმაზე იშვიათი გახდა ვიდრე სინამდვილეშია. მტაცებელი, რომელიც დგას გარეგნულად განსხვავებულ სახეობებს შორის არჩევანის გაკეთების წინაშე, რომელთაგან თითოეული შედარებით უცხოა, შეიძლება, გადაერთოს უფრო ნაცნობ და ხშირ მსხვერპლის ტიპზე, რითაც ამცირებს მტაცებლობის ზენოლას პოლიმორფულ სახეობებზე.

მსხვერპლი, რომლის პოპულაციათა ზომები, უპირატესი საბინადროს არჩევა ან აქტივობის პერიოდები გამომდინარეობენ რუტინულად



ხელმისაწვდომი ყავისფერი მარცვლების წილი

ნახ. 7-6 აპოსტატურ მსხვერპლთა სელექცია. რიგ კვლევებში სხვადასხვა პორციები ყავისფერი და მწვანე საკვები მარცვლებისა მიანოდეს წინილებს. თითოეული წერტილი აღნიშნავს ერთი კვლევის დროს აღებული ყავისფერი მარცვლების პროპორციას. წერტილები, რომლებიც ზაზე ეცემიან წარმოადგენენ კვლევას, როდესაც აღებული ყავისფერი მარცვლების რიცხვი უტოლდებოდა ხელმისაწვდომი ყავისფერი მარცვლების რიცხვს. როდესაც გარემოში ყავისფერი მარცვლები იშვიათი იყო წინილები იღებდნენ მათ ხელმისაწვდომობის პროპორციულად. მაგრამ როდესაც ყავისფერი მარცვლები მწვანე მარცვლებზე უფრო ხშირი იყო, უპირატესობა ყავისფერებს ენიჭებოდა.

(From Endler 1991; redrawn from Fullick and Greenwood 1979.)

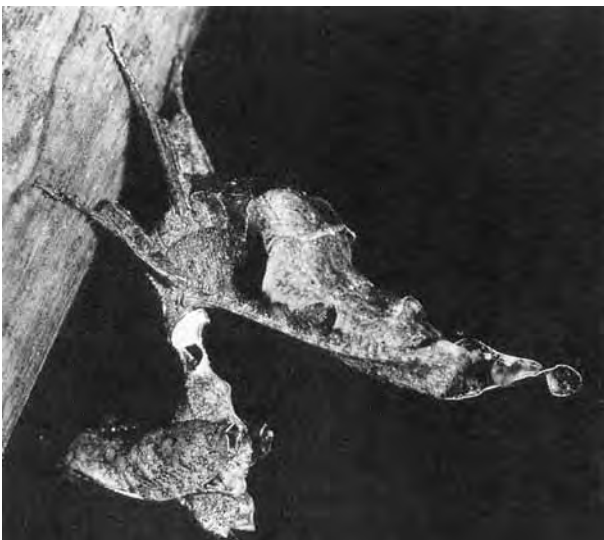
მტაცებლებთან შეხვედრებიდან, დგანან გამონვების წინაშე, რომ დარჩნენ შეუმჩნეველნი ამგვარი შეხვედრების დროს. ამგვარ მსხვერპლს შეიძლება განუვითარდეს მორფოლოგიური მახასიათებლები და ქცევა, რომლებიც მათ შეუმჩნეველს ან თითქმის შეუმჩნეველს ხდის მტაცებლებისთვის. ამგვარი **დამცავი შეფერილობები** (crypsis) შეიძლება მიღწეულ იქნას იმ ფონის ფერისა და სტრუქტურის დამთხვევით, რომლებზეც ისვენებს მსხვერპლი. სხვადასხვა ცხოველები გვანან საკვებად გამოუ-სადეგარ ობიექტებს: ჯოხებს, ფოთლებს, მცენარის ნაწილებს, ფრინველის ფეკალიებსაც კი. გამომუშავებული ადაპტაციები, რომლებიც წარმოიშვნენ თავების, ულვაშების და ფეხების დასამალად, ხაზს უსვამს მტაცებლებისთვის ამ მინიშნებების მნიშვნელობას. ჯოხის მსგავს ფასმინდებში და ფოთლის მსგავს კალიებში, ეპიფიგერიებში ფეხები ხშირად დამალულია (Robinson 1969). მკვდარი ფოთლის მსგავსი ჩოქელა *Acanthops* ნაწილობრივ მალავს თავს თავის წინა ფეხებში (ნახ. 7-7). ასიმეტრიაც კარგი შირმაა ცხოველებისთვის, მაგრამ იგი ძნელად მისაღწევია. ფოთლის მსგავსი ჩრჩილი *Hyperchiria nausica* ივითარებს ასიმეტრულ გარეგნობას ერთი წინა ფრთის მეორის ქვეშ შეკეცვით (ნახ. 7-8). ჩრჩილები ხშირად ისვენებენ ერთი მხრიდან, მაგრამ არა მეორიდან გაშვებული ფეხით ერთ მხარეს გამრუდებული მუცლით სიმეტრიის დასარღვევად. დამალული ორგანიზმების ქცევა უნდა შეესაბამებოდეს მათ გარეგნობას. ხის ქერქზე მჯდარი ფოთლის მსგავსი მწერი, ან ჯოხს დამსგავსებული მწერი, რომელიც სწრაფად მოძრაობს ტოტზე, ვერ მოატყუებს მტაცებელს.

მუხლუხოები, ჩრჩილებისა და პეპლების მცენარეთა მჭამელი ლარვები, გამძაფრებული მტაცებლობის



ნახ. 7-8 ჩრჩილი *yperchiria nausica* ნაწილობრივ გარდაქმნის თავის სიმეტრიას ერთი ფრთის მეორე ფრთის ქვეშ შეკეცვით.

ზეწოლის ობიექტები არიან. მათზე მონადირე მტაცებლები, ძირითადად, მხედველობას ეყრდნობიან, მაგალითად, ფრინველები და ზოგიერთი უხერხემლო, კერძოდ ობობა (Heinrich 1993, Stamp and Wilkens 1993). ამიტომ გასაკვირი არ უნდა იყოს, რომ ალბათ მტაცებელთა თავიდან აცილების ყველაზე გასაოცარი ადაპტაციები სწორედ ამ მწერებში განვითარდა. მათ შორის ყველაზე აღსანიშნავია „ლეროს“ მუხლუხოები, რომლებიც თავს იცავენ მტაცებელი ფრინველებისგან იმ მცენარეების ღეროთა დახვეწილ დეტალებში მსგავსებით, რომლითაც იკვებებიან (ნახ. 7-9). ამ მუხლუხოების ქცევა მცირედ დახელოვნებულია, რათა უზრუნველყოს ის, რომ პოტენციურმა მტაცებელმა დაინახონ მხოლოდ „ლერო“ და არა მუხლუხო. ფოთლის მჭამელი მუხლუხოები განსაკუთრებული პრობლემის წინაშე დგანან მხედველობაზე ორიენტირებული მტაცებლების მიერ მათი შემჩნევის გამო: ისინი იმდენად ცვლიან იმის ზომასა და ფორმას, რასაც ჭამენ (ანუ ფოთლის), რომ



ნახ. 7-7 ეს ცენტრალური ამერიკის *Cogela Acanthops*-ის გვარიდან ნააგავს მკვდარ, დახორკლილ ფოთლოს და ამრიგად, მტაცებელთა უმრავლესობის ყურადღების მიღმა რჩება.



(ა)



(ბ)

ნახ. 7-9 ღეროს მსგავსი მუხლუხოების ორი სახეობა: (ა) *Betula*-ს სახეობა, რომელიც ახერხებს არყის ხის ტოტს მიემსგავსოს; (ბ) ოპულუს ტრემულიოიდეს, რომელიც ბაძავს ვერხვის მაგვარ ალვის ხეს (*B. Hainrizzis* მიერ მოწოდებული ფოტო)

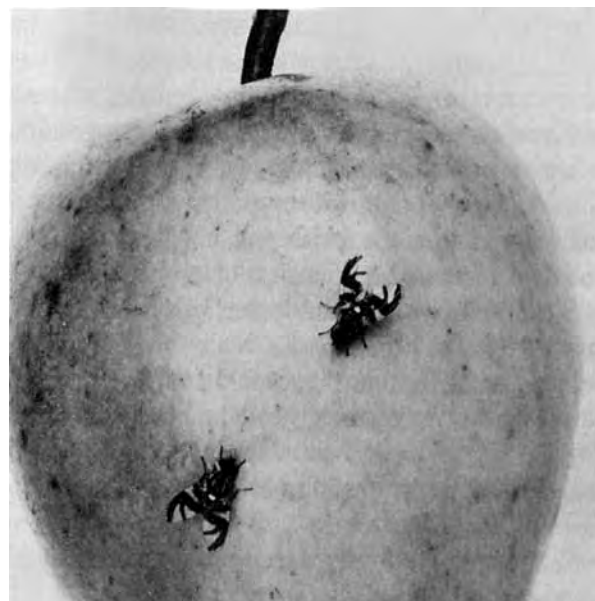
ამკარას ხდიან თავიანთ ადგილსამყოფელს. მწერების მჭამელმა შავქუდიანმა (*Parus atricapillus*), როდესაც მათ აქვთ არჩევანი დაზიანებულ და დაუზიანებელ ფოთლებს შორის ექსპერიმენტულ სიტუაციებში, სწრაფად ისწავლეს დაზიანებულ ფოთლებთან მიფრენა, სადაც მუხლუხოები ისხდნენ (Heinrich and Collins 1983). რისკის შესამცირებლად მუხლუხოები ხშირად მოიხმარენ ფოთლის მხოლოდ ნაწილს, სანამ მეორეზე გადაინაცვლებენ.

მიმიკა და დემონსტრირება

Crispis არის ეგრეთ წოდებული გემრიელი ცხოველების სტრატეგია. სხვებმა უარი თქვეს *crispis*-ზე და უფრო თავდაჯერებული მიდგომა აირჩიეს მტაცებლებისგან თავის დასაცავად: ისინი გამოყოფენ შხამებს ან აგროვებენ მას საკვები მცენარეებისგან და ახდენენ მათ დემონსტრირებას მკვეთრი ფერებით. სახეობებს, რომელთაც აქვთ ასეთი თვალსაჩინო გამაფრთხილებელი ფერები, ეწოდებათ **აპოსემატური**. ამგვარ სიტუაციებში თვალსაჩინოდ ყოფნის რიგი უპირატესობებისა ნაკარნახებია (Guiford 1990) იმით, რომ მტაცებლები უფრო იოლად სწავლობენ უგემური ცხოველების ასოცირებას იმ თვალშისაცემ ფერთა სტრუქტურებთან, როგორიცაა შავი და სტაფილოსფერი ზოლები მონარქ პეპელაზე, ვიდრე ნაკლებ თვალსაჩინო ფერთა სტრუქტურებთან (Brower 1969, Roper and Redstone 1987). ასევე შესაძლებელია, რომ მტაცებლებს განუვითარდეთ ინსტინქტური ავერსია (ზიზღი) გარკვეული თვალსაჩინო სტრუქტურებისადმი (Smith 1975, 1977, Guilford 1990).

მუხლუხოებში გვხვდებიან არა მარტო ყველაზე დახვეწილი შენიღბვის ოსტატები, არამედ ყველაზე თვალშისაცემი სახეობებიც. ბევრ მუხლუხოს აქვს მზღვლეთავე ბუსუსები ან ეკლები, რომლებიც საზიანო ქიმიკატებს ასხურებენ შეხებისას ან მათ შეიძლება გამოიღონ მცენარიდან ტოქსიკური ნივთიერებები, რომელსაც მიირთმევენ, რითაც მტაცებლებისთვის უგემურნი ხდებიან. თავიანთი საზიანო ბუნების დემონსტრირებისთვის ამგვარ სახეობათა უმრავლესობა შეფერილია წითელი, შავი ან ყვითელი გამაფრთხილებელი ფერებით. ზემოთ ხსენებული ამგვარი ფერების თანდაყოლილი ავერსიის გარდა, შესაძლოა, რომ ეს ფერები უზრუნველყოფენ მტაცებლების სწრაფ ინფორმირებას იმის შესახებ, თუ რომელი მუხლუხო არის უგემური (Bowers 1993). მრავალი აპოსემატიკურად შეფერილი მუხლუხო ცხოვრობს ჯგუფებად, რამაც შეიძლება გაზარდოს მათი გამაფრთხილებელი შეფერილობის ეფექტურობა.

უგემური მწერები, რომლებიც ატარებენ გამაფრთხილებელ ფერებს, ხშირად ნიმუშის როლს ასრულებენ გემრიელი სახეობებისთვის, რომლებიც ბაძავენ მათ ფერთა სტრუქტურებს



ნახ. 7-10 ტეფრიტული ბუზების *Rhagoletis pomonella*-ს ფრთების მარკირება ძალიან ჰგავს მოხტუნავე ობობების (*Salticidae*) წინა თათებსა და პედიპალპას, რომლებიც ბუზების მტაცებლები არიან. (აშშ სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტის მიერ მოწოდებული ფოტო.)

(Wickler 1968, Retternmeyer 1970, Edmund 1974, Turner 1984). ზოგიერთი პოტენციური მსხვერპლი შეიძლება საკუთარ მტაცებელსაც დაემსაგვსოს მტაცებლობის თავიდან ასაცილებლად (ნახ. 7-10, Mather and Roitberg 1987, Greene et al. 1987). ამგვარ ურთიერთობებს, ინგლისელი ნატურალისტის ჰენრი ბეიტსის პატივსაცემად, ზოგადად **ბეიტსური მიმიკრია** ეწოდება. სამხრეთ ამერიკის მდინარე ამაზონის რეგიონში მოგზაურობისას, ბეიტსმა აღმოაჩინა მრავალი მწერი, რომლებმაც უარი თქვეს თავიანთი ახლო ნათესავების კრიპტიკულ სტრუქტურაზე და დაემსგავსნენ მკვეთრფერიან, უგემურ სახეობებს. ექსპერიმენტულმა კვლევებმა შემდგომ გვიჩვენა, რომ ბეიტსური მიმიკრია უპირატესობას იმიტატორებს აძლევს. ბროუვერმა და ბროუვერმა (1962) გვიჩვენეს, რომ მას შემდეგ, რაც გომბეშოებს აჭამეს ცოცხალი ფუტკრები, ისინი მოერიდნენ გემრიელი სახეობის (ახდენენ ფუტკრების იმიტაციას) შეჭმას. როდესაც გომბეშოებს მარტო მკვდარ ფუტკრებს აჭმევდნენ, რომლებიდანაც ნესტრები იყო გამოღებული, ისინი პირს იტკბარუნებდნენ იმიტატორებით.

ერთი სახის იმიტაციები, ეგრეთ წოდებული მიულერისეული მიმიკრია, თავს იჩენს უგემურ სახეობებში, რომლებიც ჰგვანან ერთმანეთს. მრავალი სახეობა ქმნის მიულერისეულ მიმიკრიათა თანასაზოგადოებას, სადაც თითოეული მონაწილე არის ნიმუშიც და იმიტატორიც. როდესაც გამაფრთხილებელი შეფერილობის ერთეული სტრუქტურა აღებულია რამდენიმე უგემური სახეობის მიერ, თავის აცილების სწავლა მტაცებელთა მიერ

უფრო ეფექტურია, რადგან მტაცებლის ცუდი გამოცდილება ერთ ორგანიზმთან ანიჭებს უსაფრთხოებას მიმიკრული ერთობის ასევე სხვა წევრებსაც. მაგალითად, ბზიკებისა და კრაზანების ურავლესობა, რომლებიც თანაარსებობენ ამერიკის კლდოვანი მთების მდელოებში, ატარებენ ლურჯი და ყვითელი ზოლების სტრუქტურას. ტროპიკებში უგემური პეპლების ათობით სახეობას, რომელთაგან ბევრი შორეული ნათესავია, აერთიანებს შავი და სტაფილოსფერი „ვეფხვის ზოლების“ სტრუქტურას ან შავი, წითელი და ყვითელი შეფერილობის სტრუქტურებს. მკვეთრად შეფერილი სტაფილოსფერი და შავი პეპლები (*Limnitis archippus*) ერთ დროს მიიჩნეოდნენ პეპელა მონარქის გემრიელ ბეიტისებულ მიმიკრიად (*Danaus plexippus*) (რონერ 1958), რომელიც უგემურია ცისფერი ჩხიკვისთვის, მონარქის ერთ-ერთი მტაცებლისთვის. ახლა აღმოჩნდა, რომ იგი უგემურია ცისფერი ჩხიკვისათვისაც და ამრიგად, ის მონარქის მიულერისებულ მიმიკრია არის (Ritland 1991, 1995).

აგრესიული მიმიკრია

მიმიკრია წარმოიშვა არა მხოლოდ როგორც მსხვერპლის ადაპტაცია მტაცებლის თავიდან არიდებისთვის. ზოგიერთი მტაცებელი იყენებს მიმიკრიას, რათა შეიტყუოს მსხვერპლი თავის მახეში. ზრდასრული მამრი ციციანათლები, *Phoritus* გვარიდან, ღამით დაფრინავენ, გამოსცემენ რა სინათლის ათინათებს თავიანთი ბიოლუმინესცენციური მუცლის ღრუდან ისეთნაირად, როგორც მათ სახეობებს ახასიათებთ. მდედრები, რომლებიც განთავსებულნი არიან მიწაზე ან დაბალ მცენარეებზე, პასუხობენ ისეთი ნათებით, რომელსაც გაარჩევენ მათი სახეობის მამრები. ამრიგად, სიგნალმიღებული მამრი უახლოვდება მდედრს და თუ ყველაფერი კარგად ჩაივლის, ხორციელდება კოპულაცია. მაგრამ *Photuris*-ის ზოგიერთი სახეობის მდედრები (რამდენიმე სხვა გვარის მდედრებიც) გამოსცემენ სხვა სახეობათა სასიგნალო სინათლესაც. სხვა სახეობის მამრები უახლოვდებიან მათ, როგორც თავისი სახეობის მდედრებს მხოლოდ იმიტომ, რომ იქნან დაჭერილი და შეჭმული იმიტატორი მდედრის მიერ (Lloyd 1975, 1981). ამგვარი **აგრესიული მიმიკრები** ასევე შეინიშნება ცენტრალური ამერიკის ობობებშიც (*Mastophora* spp.). ეს ობობები წარმოქმნის ნებოვან აბრეშუმისმაგვარ ძაფის გორგალს თავისი ბუდის ქვემოთ. მწერები, რომლებიც შეფრინდებიან ამ გორგალში ენებებიან მას და შემდეგ მას ობობები ჭამენ. ებერჰარდმა (1977) გვიჩვენა, რომ ეს ობობები გამოყოფენ შხამს, რომელიც ჰგავს გარკვეულ სახეობათა ჩრჩილების მდედრობითი სქესის მიმზიდველ ფერომონებს, რითაც იტყუებენ მათ თავის ნებოვან გორგალში.

დაცვა და გაქცევა

მსხვერპლთა თავდაცვა იშვიათად მოიცავს ფიზიკურ ბრძოლას, რადგან ცოტა მსხვერპლს თუ შეუძლია, შეედაროს მტაცებელს ძალაში. თავის მხრივ, მტაცებლებიც ფრთხილად არიდებენ თავს იმათ, რომლებსაც სერიოზული წინააღმდეგობის გაწევა შეუძლიათ. აქტიური თავდაცვის მაგივრად, ერთი შეხედვით დაუცველ ორგანიზმებს, შეუძლიათ, აწარმოონ უსიამოვნო სუნის მქონე ან მწველი ქიმიური სეკრეციები მტაცებელთა მოსაგერიებლად (ისნერ ანდ ეინალდ 1966). ზოგიერთი მორიელი, ბომბარდირები და სკუნსები მიმართავენ მავნე სითხეების გამოყოფას იმ ცხოველებისკენ, რომლებიც მათ ემუქრებიან. ამის მსგავსად, მრავალი მცენარე და ცხოველი შეიცავს ტოქსიკურ ნივთიერებებს, რომლებიც საჭმელად უვარგისს ხდიან მათ (Whittaker and Feeny 1971).

როდესაც მტაცებლები აღმოაჩენენ კრიპტულ ორგანიზმებს, მათ შეიძლება წინააღმდეგობა გაუწიონ მთელი რიგი მეორეხარისხოვანი დამცავი საშუალებებით, მათ შორის შეშინების იმიტაციის გათამაშებითა და რიგი თავდასხმა-გაქცევის მექანიზმის მეშვეობით (Blest 1964). ზოგიერთი მუხლუხო როგორც წესი, იღებს კრიპტულ პოზიციას. თუმცა, როდესაც მას სიმშვიდეს ურღვევენ, ის სწევს თავს და გულმკერდს, რომელიც ძალიან წაგავს პატარა შხამიანი გველის თავსა და მკერდს, წყვილი კაშკაშა ცრუ თვალით. მუხლუხო ამ პროცესს ასრულებს წინ და უკან მოძრაობით, რომლის დროსაც გველივით სისინებს (ნახ. 7-11). ჩრჩილების და სხვა მწერების ზოგიერთი ეკოტიპები აშინებენ მტაცებლებს, რადგან ისინი წაგვანან მტაცებელი ფრინველის თვალებს (Blest 1957) (ნახ. 7-12).

ქიმიკატები ჩართული არიან მწერების ეკოლოგიის თითქმის ყველა ასპექტში (Robertson et al. 1995). ისინი



ნახ. 7-11 გველის გამოსახულება ეუცორამპჰა ომატუს-ის მუხლუხოზე. (From Robinson 1969.)

გამოიყენება სახეობათა, აგრეთვე, მტარებელი მცენარეებისა და ცხოველების ამოსაცნობად და ადგილსამყოფელის დასადგენად, სოციალური ორგანიზაციის შენარჩუნებისას და მტაცებლებისგან თავის დასაცავად (Bell and Cardé 1984). **საგანგაშო ფერომონები** ქიმიკატებია, რომლებიც გამოიყოფიან დაშავებული მწერიდან და შეინიშნებიან დანარჩენების მიერ მისი ჯგუფიდან, ინვევენ რა დამცავ ან აგრესიულ რეაქციას ამ ინდივიდებში. ეს შეინიშნება ჭიანჭველების, ტერმიტებისა და ბევრი სხვა სახეობის მწერის უმრავლესობაში (Bradshaw and Howse 1984, Howse 1984). დაშავების ან აღმოჩენის საპასუხოდ მღილები უშვებენ საგანგაშო ფერომონებს გარეთა ჩონჩხის წანაზარდების წვეროებიდან, რომლებსაც ულვაშები ეწოდებათ. ფერომონი, რომელიც მაღალაქროლადი ნივთიერებაა, მალე შეინიშნება სხვა მღილების მიერ 1-3 სმ მანძილზე გამოყოფის ადგილიდან (ეს საკმარისი არეალია მრავალი მღილის დასატევად), რაც აიძულებს მათ, ჩამოხტნენ მტარებელი მცენარიდან და თავი აარიდონ მტაცებელს (Nault and Phelan 1984). მტაცებლის შეტევის ქვეშ მყოფი მღილები ასევე გამოყოფენ წებოვან ნივთიერებას (ტრიგლიცერიდს) ულვაშებიდან, რომელსაც შეუძლია, დაანაგვიანოს და ამოავსოს თავდამსხმელი მტაცებლის პირის ღრუ (ნახ. 7-13).

საგანგაშო ფერომონები გამოიყენებიან როგორც ხერხემლიანი, ისე უხერხემლო ცხოველების მიერ. ამ ფენომონის საინტერესო მაგალითი, რომელიც თვასაჩინოს ხდის ბიოტური გარემოს თვისებებთან ადაპტირების დინამიკის ბუნებას, არის სქელთავიანი ჭიჭყინების (*Pimphales promales*) საგანგაშო ფერომონები. ამ საგანგაშო ქიმიკატს არ უშვებს თავად ჭიჭყინა, პირიქით, ის გამოიყოფა ჭიჭყინას მტაცებლის, ქარიელაპიას (*Esx lucius*) ფეკალიებიდან მას შემდეგ, რაც ქარიელაპია შეჭამს ჭიჭყინას. სქელთავიანი ჭიჭყინები სცნობენ ქიმიკატს წყალში, სადაც არ უნდა იყოს დატოვებული მონელებული ჭიჭყინა და სცილდებიან იმ ადგილს. ერთი შეხედვით, ეს ქარიელაპიასთვის ძალიან არახელსაყრელი შეიძლება მოგვეჩვენოს. თუმცა, ახლანდელმა



ნახ. 7-13 წებოვანი წვეთები, რომლებიც გამოიყოფა მღილების () ულვაშებიდან, რომელსაც თავს დაესხა მტაცებელი. ამ უკანასკნელის პირის ღრუ ამოვსებულია წებოვანი სუბსტანციით. (ლ.რ. ნოლტის მიერ მოწოდებული ფოტო.)

ექსპერიმენტებმა გვიჩვენეს, რომ როდესაც ქარიელაპიები ჭამენ ჭიჭყინებს, ისინი დებენ თავიანთ ფეკალიებს იმ ადგილებში, სადაც საკვებს არ ეძებენ, რითაც ამცირებენ შანსს, რომ მათი მსხვერპლი შეამჩნევს მათ იქ ყოფნას (Brown et al. 1996).

იმის გამო, რომ არც ერთი მტაცებელი არ არის იდეალურად შეუმჩნეველი მსხვერპლთან მიახლოებისას, წარმოიშვა ადაპტაციები თავდამსხმელი მტაცებლის შენიშვნისა და მისგან თავის აცილების მიზნით. ამ ადაპტაციათაგან, ყველაზე საინტერესო შენიშნებიან მწერებს შორის, რომლებიც თავს არიდებენ ღამურების ექოლოკაციურ საჭაერო თავდასხმებს. მწერებით მკვებავი ღამურები გამოსცემენ ულტრაბგერით ტალღებს, რომელთა სტაციონარულ ობიექტებზე არეკლილი ექოები საშუალებას აძლევს ღამურას, თავი აარიდოს ხეებს, შენობებს თუ სხვა სტრუქტურებს. ექო ასევე აირეკლება მფრინავი მწერების სხეულებიდან, რომლებსაც ღამურები იჭერენ ფრენისას. ნებისმიერი, ვისაც უნახავს დილით ადრე მფრინავი ღამურები, შეაფასებს და აღიარებს მათ სისწრაფსა და ერთი შეხედვით იმ ეფექტურობას, რომლითაც ისინი იჭერენ მფრინავ მწერებს ჰაერში. მაგრამ მწერები, ჩანს, არ არიან მხოლოდ სამიზნეები. მრავალ მწერს შეუძლია, შენიშნოს ღამურისგან გამოშვებული ულტრაბგერითი სიგნალები და გაეცალოს მათ (May 1991). მართლაც, ღამურა-მწერის ინტერაქციების ექსპერიმენტულმა კვლევებმა გვიჩვენეს, რომ მრავალი მწერი გამოიმუშავებს ასარიდებელ მანევრებს ღამურათა სიგნალების საპასუხოდ (Miller and Olesen 1979, Moiseff et al. 1978, Yager et al. 1990a,b).

ნელა მოძრავი ცხოველები, როგორებიც არიან მაჩვზარბადა ჯავშნოსანი, დაცულები არიან ეკლიანი ან ჯავშნიანი საფარით, რაც საჭიროებს დროს, ენერგიასა და მასალებს, რომელთა მარაგიც შეიძლება შეზღუდული იყოს. ამგვარი არამტაცებლური ადაპტაციების საფასური მიუთითებს მტაცებლობის



(ა)



(ბ)

ნახ. 7-12 თვალისებრი ლაქა გამოსახული პანამის ჩრჩილზე:

(ა) ნორმალური პოზა დასვენებისას, (ბ) რეაქცია, როდესაც მას რაღაც ეხება

უდიდეს გავლენას ფიზიკურ ფორმაზე და მტაცებლების ძალაზე, როგორც ბუნებრივი გადარჩევის აგენტებზე.

როდესაც ორგანიზმები საოცრად მცირენი არიან თავიანთ მტაცებლებთან შედარებით (მაგალითად, ფილტრიანი მტაცებლების მიერ დაჭერილები), ისინი ავლენენ მცირე ადაპტაციებს დაჭერის თავიდან ასაცილებლად, უფრო დიდს, შეუძლია, დაიმალოს, გაიქცეს ან იბრძოლოს. მტაცებელი-მსხვერპლის ურთიერთობა განსაზღვრავს რომელ სტრატეგიას ან მათ კომბინაციას დაჰყავს მინიმუმამდე დაჭერის შანსები. მინდვრები არავითარ სამალავს არ სთავაზობენ მსხვილფეხა ჩლიქოსნებს და ამიტომ ერთადერთი ხსნა — გაქცევა დამოკიდებულია მტაცებლის ადრეულ შემჩნევასა და სისწრაფეზე. სხვა მსხვერპლი ფლობს აუცილებელ საშუალებას იმისთვის, რომ საკუთარი თავი ძნელად გადასაყლაპავი გახადოს, რასაც მაგალითად, ხვლიკი *Gerrhonotus* მულტიცარინატუს თავის ან მტაცებელი გველის კუდზე ჩაბლაუჭებით ახერხებს (Arnold 1993).

დაცვის შესაბამისი ხაზი, მტაცებლების გარდა, ხანდახან დამოკიდებულია გარემოს სხვა თვისებებზეც. იდი ზომის ჩრჩილები დაბალ განედებზე ტროპიკებში იშვიათად ივითარებენ დამცავ გამოვლინებებს, ისეთებს, როგორიცაა თვალისმაგვარი ლაქები და კაშკაშა შეფერილობა. დღის განმავლობაში ჰაერის ტემპერატურა საფრენი კუნთების სამუშაო ტემპერატურის ოპტიმუმს აღწევს (Heinrich and Bartholomew 1971) და ჩრჩილებს შეუძლიათ, გაექცნენ მტაცებლებს ფრენით. დიდ სიმაღლეებზე (1500 მეტრი) ჩრჩილებს სჭირდებათ გაფრენისნაირი ხანგრძლივი გახურების პერიოდი, რადგან ჰაერის ტემპერატურა შეიძლება იყოს 15°C-ით ნაკლები საფრენი კუნთების მუშაობის ოპტიმუმზე. რადგანაც სიცივე აფერხებს გაქცევას, ამ განედებზე მობინადრე ჩრჩილთა სახეობების დიდ უმეტესობას აქვს სპეციალური დამცავი გამოვლინებები (Blest 1963).

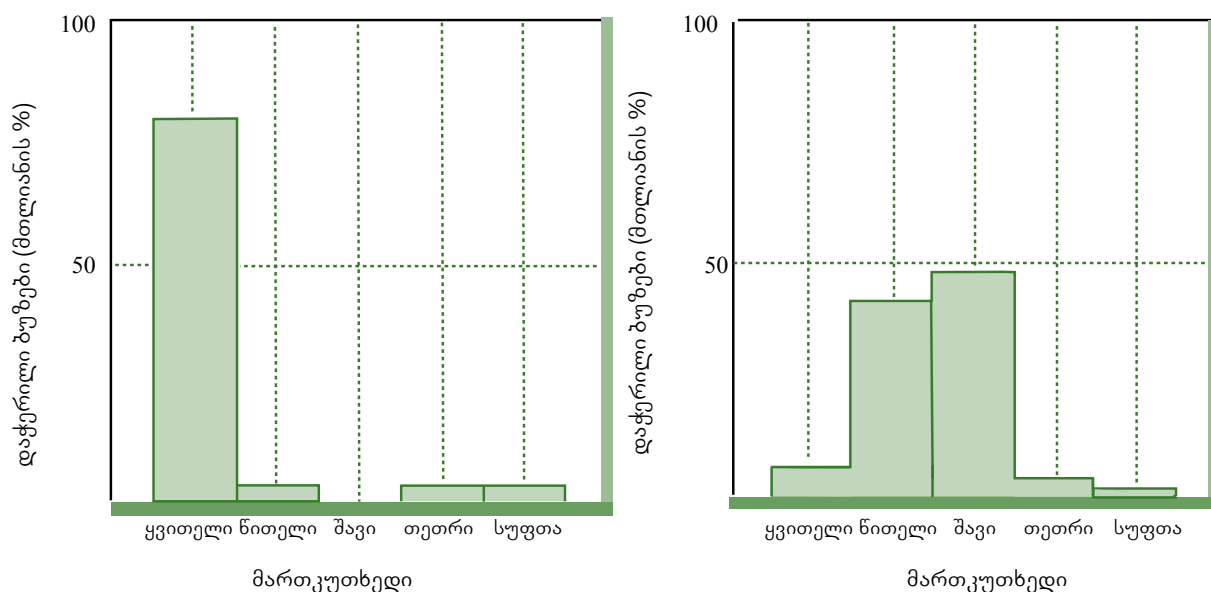
7.4 ბალახისმჭამელთა უნდა გადალახონ მცენარეთა უნიკალური დამცავი საშუალებები

დედამიწაზე არსებული არამიკროსკოპული ცხოველების სრული ერთი მეოთხედი ბალახის მჭამელია. ისინი საკვებს იღებენ მცენარეების ქაშით ან მათგან წვენი ამოწვით (Bernays and Chapman 1994). ბალახისმჭამელების, როგორც უპირველესი რგოლის როლი პირველად პროდუქციას (ფოტოსინთეზს), ხორცის მჭამელებს და ცხოველურ პარაზიტებს შორის ეკოლოგიის მიერ სრულიად არის შეფასებული. მაგრამ ბალახისმჭამელებსა და მცენარეებს შორის ევოლუციური ურთიერთქმედების სიძნელეები და ამ ურთიერთქმედებათა შედეგები მცენარეთა და

ბალახისმჭამელების პოპულაციებისთვის და თანასაზოგადოებებისთვის, ასევე პარაზიტებისა და ხორცისმჭამელების პოპულაციებისთვის მხოლოდ ახლა იწყებს თავის წარმოჩენას. მტაცებლების ადაპტაციები მსხვერპლთათვის შეიძლება გამოგვადგეს მოდელად იმ ევოლუციური პროცესების გასაგებად, რომლებიც ჩართულია მცენარეთა მჭამელი ორგანიზმების სპეციალური ადაპტაციების განვითარებაში. როგორც ხორცის მჭამელი ორგანიზმების შემთხვევაში ხდება, ყველაზე წარმატებული ბალახისმჭამელებიც ისინია, რომლებსაც გააჩნია ამა თუ იმ მცენარის საჭმელად საჭირო, ყველაზე ეფექტური პირის ღრუს აგებულება, კვებითი ქცევა, ნაწლავების ფიზიოლოგია და მთელი რიგი სხვა მორფოლოგიური, ფიზიოლოგიური და ბიჰევიორისტული მახასიათებლებისა. მსხვერპლი ცხოველების მსგავსად, მცენარეები განიცდიან სელექციურ ზეწოლას, რითაც ბალახისმჭამელის ბიოტურ გარემოს ისევე მრავალფეროვანსა და დინამიურს ხდის, როგორიც მტაცებლისაა. მაგრამ გამოწვევები, რომლის წინაშეც აღმოჩნდებიან ხოლმე მცენარეთა მჭამელი ორგანიზმები, თავიანთ ბიოტურ გარემოში მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან იმ გამოწვევებისგან, რომლის წინაშეც მტაცებლები დგანან. ეს გამოწვევები, უპირველეს ყოვლისა, გამომდინარეობს მცენარეთა ერთ ადგილთან მიმდგრებული ბუნებიდან და უზარმაზარი ფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური მოქნილობისგან.

საკვები მცენარეების აღმოჩენა და გადარჩევა

საკმარისია, მხოლოდ დავაკვირდეთ მდელოზე მოძვარე ცხენს ან შევათვალიეროთ თახვის მიერ ტბორის გარშემო ტყეში მოჭრილი ხეები იმის გასაგებად, რომ ბალახისმჭამელები განუზრვლად ჭამენ ნებისმიერ მცენარეს, რომელიც შეხვდებათ. ცხენი თავის გზას იკვალავს მდელში, ფრთხილად ირჩევს ახალგაზრდა, ნაზი ბალახის ამონაზარდებს და თავს არიდებს ნარშავებს და სხვანაკლებად გემრიელ ბალახს. თახვები უპირატესობას ანიჭებენ გარკვეული სახეობის და ასაკის ხეებს. ცხენისა და თახვის შემთხვევაში, შესაფერისი საკვები მცენარის ძებნა ადგილობრივ არეალში აქტიურად წარმოებს. მსხვილი ჩლიქოსნების მიგრაცია ხშირად ასოცირდება საკვებ მცენარეთა ხელმისაწვდომობის რეგიონულ სტრუქტურებთან. სამხრეთ სერენგეტის სავანების მკვიდრი ანტილოპა გნუები თვეებს დეკემბრიდან აპრილის ჩათვლით (სველ სეზონს) მოკლე ბალახით კვებაში ატარებენ. მაისის დასაწყისში, როდესაც ბალახიანი სავანები ხმება, გნუები გადაინაცვლებენ ჩრდილოეთისკენ ვიქტორიის ტბის მახლობელ ადგილებში, სადაც ბალახი ჯერ კიდევ ხელმისაწვდომია (Dingle 1980).



ნახ. 7-14 სხვადასხვა ფერის მარტკუთხედი (30 ხ $\times$ 40სმ) და სფერული (7,5 სმ დიამეტრში) თევზები დაიფარა წებოთი და განთავსებული ვაშლის ხის მახლობლად ვაშლის ბუზის ლარვების (*Rhagoletis pomonella*) დასაჭერად. თითოეული სვეტი წარმოადგენს მახეში დაჭერილი ბუზების მთლიანი რაოდენობის პროცენტულ მაჩვენებელს. აღმოჩნდა, რომ ბუზები უპირატესობას ანიჭებენ ყვითელ მარტკუთხედებს და შავსა და წითელ სფეროებს, რაც აღნიშნავს მიკროგარემოში ფორმისა და ფერის შერჩევის ინტერაქციას. (From Bernays and Chapman 1994; after Prokopy 1968.)

აგროეკოსისტემებში თავისი, როგორც მავნებლების მნიშვნელობის გამო, ბალახისმჭამელი მწერები ბალახისმჭამელ ცხოველებს შორის, ყველაზე მრავალფეროვანი და ინტენსიურად შესწავლილია დედადინაზე. მწერების ზოგიერთ სახეობაში (ჩრჩილები, პეპლები, ბუზები და ზოგიერთი ხოჭო) ლარვები არიან ბალახისმჭამელები, ზრდასრული ეგზემპლარები ნექტრის ან სითხის მჭამელები, მტაცებლები ან ზოგ შემთხვევაში, საერთოდ კვების უუნარონი, ატარებენ რა თავიანთი ზრდასრული ცხოვრების მოკლე დროს რეპროდუქციასა და გავრცელებაში. ტიპურად, კვერცხებს, რომლიდანაც ბალახისმჭამელთა ლარვები ვითარდებიან, მდედრები მტარებელ მცენარეზე დებენ, რაც მომავალში განვითარებული ლარვების საკვების როლს შეასრულებს. ზოგიერთი მწერი დებს თავის კვერცხებს არასასურველ მცენარეზე და ლარვამ უნდა იპოვოს და მიაღწიოს სასურველ მცენარემდე ან დაიღუპოს შიმშილით. ლარვებისა და ზრდასრული ბალახისმჭამელი მწერების საკვების პოვნის ადაპტაციები განსხვავებულია და შეიძლება, მოიცავდნენ მცენარის მიერ წარმოებული ქიმიკატების აღმოჩენას და მათკენ ორიენტაციას ან ეს შეიძლება, მოიცავდეს სასურველი მცენარის სპეციფიკური ფორმებისადმი, ზომებისადმი ან ფერებისადმი მიზიდულობას (ნახ. 7-14, Bernays and Chapman 1994).

ადაპტაციები მცენარით კვებისთვის

მას შემდეგ, რაც ბალახის მჭამელი აღმოაჩენს შესაფერის მცენარეს, მან უნდა მოიხმაროს

მისი რალაც ნაწილი და მოახდინოს მისი საკვები ნივთიერებების ასიმილირება. ცენარის დიდ მჭამელებს, განსაკუთრებით მათ, რომლებიც ბალახს ჭამენ, აქვთ დიდზედაპირიანი საღებო კბილები, რათა კარგად გადაამუშაონ მცენარის მაგარი, ბოჭკოვანი ნაწილები. ამისგან განსხვავებით, ხორცის მჭამელთა კბილებს აქვთ მჭრელი და წვეტიანი ზედაპირები, რომლებიც მსხვერვლს პირში საიმედოდ იჭერენ და აწანვერებენ ყლაპვისთვის შესაფერის ნაწილებად (ნახ. 7-15). კბილების განლაგებაში, ერთი შეხედვით მარტივი განსხვავებებიც კი ასახავენ მნიშვნელოვან ეკოლოგიურ განსხვავებებს. ცხენების ზედა და ქვედა საჭრელი კბილები, მაგალითად, მკაცრად ურთი ერთსანინაღმდეგოდაა განლაგებული, რათა მათ შეეძლოთ, ბალახების ბოჭკოვანი ღეროს გადაჭრა. სხვა ჩლიქოსნებს, როგორებიც არიან ძროხები, ცხვრები და ირმები, არ აქვთ ზედა საჭრელი კბილები. მათი ქვედა კბილები ეჭირებიან ზედა ყბას მოჭიდების კუთხით და წინკნინ მცენარის ქსოვილს (Gwynne and Bell 1968). ბალახისმჭამელი თევზები, რომლებიც იკვებებიან ფსკერზე ან მის სიახლოვეს, სადაც წყალმცენარეები იზრდებიან, შეიძლება, ფართოდ კლასიფიცირდეს **ბრაუზერებად** და **გრეიზერებად**. ეს იმაზე დამოკიდებული ისინი კბენენ წყალმცენარეების ნაწილებს ან სხვა მასალებს (ბრაუზერები) თუ აფხევენ ან იწოვენ მცენარის ნივთიერებებს მათი ზედაპირიდან (გრეიზერები). როგორც ბრაუზერებს, ისე გრეიზერებს შუა წყალში მკვება თევზებზე მოკლე დინგები და კბილები აქვთ, რომლებიც ადაპტირებულნი არიან მოკბეჩასა და აფხევისადმი (Horn 1992). ტერმინები ბრაუზერი და გრეიზერი, ასევე, გამოიყენებიან მსხვილი სახმელეთო



(ა) კოიოტი

(ბ) ირემ-ლალი

(ც) თახვი

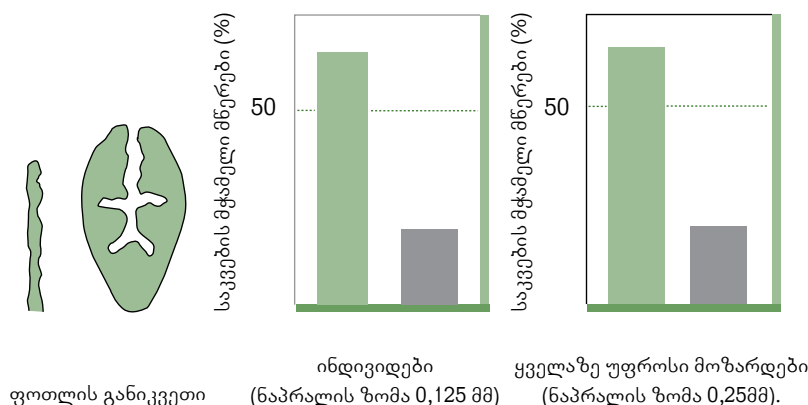
ნახ. 7-15 სამი ძუძუმწოვრის თავის ქალები, რომლებიც ასახავს სხვადასხვა დიეტისადმი ადაპტირებულ ყბებსა და კბილებს. (ა) კოიოტი, ხანჯლისებრი ეშვი კბილებითა და დანისებრი პრემოლარებით მსხვერპლის დასაჭერად და ხორცის გასახევეად. (ბ) ირემ-ლალი კარგად განვითარებული, ბრტყელ ზედაპირიანი ძირითადი კბილებითა და პრემოლარებით მცენარის მასალის დასანაწევრებლად. აღსანიშნავია ეშვებისა და საჭრელი კბილების არარსებობა. ქვედა საჭრელი კბილები გამოიყენება მცენარეულობის ზედა ყბაზე დასამაგრებლად. შემდეგ ირემი ანიჩკნის ფოთლებს მცენარეს. (ც) თახვი დიდად დაგრძელებული წანვეტებული საჭრელი კბილებით, რომლებიც გამოიყენება ხის საღრღნელად (After Vaughn 1986.)

ხერხემლიანების აღსაწერად. ბრაუზერები ჭამენ ფოთლებს ხე მცენარეებისგან, გრეიზერები კი ბალახსა და სხვა ბალახეულს.

მცენარის მჭამელი მწერები შეიძლება დავახარისხოთ მღეჭავების, მთხრელების და მბურღავების, ფოთლის მაგორგოლავებლების ან მწოვარების კატეგორიებად (Weis and Berenbaum 1989). მრავალი სახეობა, მათ შორის ხოჭოები (კოლეოპტიტა ჯგუფი), ფუტკრები, კრაზანები და ჭიანჭველები (სიფრიფანაფრთიანების რიგი) და კალიები (სწორფრთიანთა რიგი) ისევე, როგორც ჯოხისებრი მწერების (ფაზმიდას რიგი) და ჩრჩილებისა და პეპლების (ხეშმფრთიანთა რიგი) ლარვული ფორმები – მუხლუხოები და ბუზები (ორფრთიანთა რიგი) ღეჭავენ მცენარის ქსოვილს მისი მონელებამდე. ამ მწერებს თავის არეში აქვთ რამდენიმე წყება წყვილი გამაგრებული წანაზარდებისა, რომლებსაც ეძახიან

მანდიბულას (ქვედა ყბა), მაქსილას (ზედა ყბა) და ლაბიუმს (ქვედა ტუჩი). ეს სტრუქტურები საშუალებას აძლევს მწერს, გაარღვიოს მცენარის ქსოვილი და დაღეჭოს იგი გადაყლაპვამდე. საკვები მონყოილობა ასევე ზღუდავს საკვების არჩევანს. ახალგაზრდა კალიები (*Chorthippus parallelus*) ირჩევენ მტარებელ მცენარეს, რომელსაც განიკვეთის შედარებით თხელი ზომა ექნება, რადგან სქელი ფოთლები ძალიან დიდია მათი ვიწრო ყბათაშორისი ნაპრაღისთვის (ნახ. 5-16). ზრდასრულ კალიებს უფრო დიდი ყბები აქვთ და შეუძლიათ, სქელი ფოთლების ჭამაც (Bernays and Chapman 1970a,b).

ზოგიერთი მწერის ლარვა და მცირე ზრდასრული ხოჭო საკვებს იღებს მტარებელი მცენარის შინაგანი ქსოვილებიდან, რომლებზეც ზრდასრულები დებენ კვერცხებს. ეს **შიდამცენარემჭამელი** სახეობები ღეჭვით მიიკვლევენ გზას მცენარის



ნახ. 7-16 კალია ჩჰორტიპპუს პარალელუს-ის მიერ არჩეული საკვების ტიპი დამოკიდებულია მისი განვითარების დონეზე. ყველაზე ახალგაზრდა კალიებს პატარა პირის ღრუები აქვთ და არ შეუძლიათ ისეთი სქელფოთლიანი მცენარეების ჭამა როგორცაა ესტუცა. მის ნაცვლად მათ გროსტის ფოთლების ჭამა ურჩევიათ. უფროსი მოზარდებს პირის ღრუ შედარებით დიდი აქვთ და ამრიგად, შეუძლიათ ესტუცა-ს სქელი ფოთლების მოხმარება. (After Bernays and Chapman 1994.)

შიგთავისკენ, სადაც ისინი „თხრიან“ მცენარის ქსოვილს და მოიხმარენ მას, ქმნიან რა გვირაბებს მცენარის ქსოვილში, რომლებიც ადვილად შესამჩნევია ბუნებამცოდნეობის დაკვირვებული სტუდენტებისთვის. ყველაზე ხშირად ფოთლის მთხრელი მწერების მთლიანი ლარვული განვითარება ფოთოლშივე სრულდება.

ფოთლის მაგორგოლავებელი მუხლუხოები იყენებენ აბრეშუმის ძაფებს, რათა ფოთოლი შემოიხვიონ თავის გარშემო. ისინი მოიხმარენ ფოთოლს გორგლის შიგნიდან. ზოგადად, მაგორგოლავებები ლარვული განვითარების დროს იყენებენ რამდენიმე ფოთოლს (Stamp and Wilkens 1993). მილისებრი სტრუქტურის სახით მაღალმოდოფიცირებული პირის ღრუ განუვითარდა მწერთა რამდენიმე სხვა ჯგუფსაც, ყველაზე აღსანიშნავია ჭიჭინო-ბელები (ნახევრადხეშფორთიანთა რიგიდან). ეს სტრუქტურები გამოიყენება მცენარეთა ქსოვილიდან წვენი ამოსაწოვად.

მცენარეთა მჭამელობის კვებითი ეკოლოგია

მცენარეები, ცხოველების მსგავსად, შეიცავენ დიდი რაოდენობით ქიმიურ კომპონენტებს, როგორიცაა ცილები და ამინომჟავები, ნახშირწყლები, ლიპიდები და სხვა ნივთიერებები, რომლებიც ბალახისმჭამელების პოტენციურ საკვებს წარმოადგენს. მაგრამ მცენარეები არსებითად განსხვავდებიან ცხოველებისგან ამ ნივთიერებების ორგანიზმში განაწილების ნიშნით. დაჭერილი მსხვერპლისგან განსხვავებით, რომელიც თითქმის მთლიანად მოიხმარება მტაცებლის მიერ, მომხმარებელი ბალახისმჭამელები მცენარის მხოლოდ გარკვეულ ნაწილებს ჭამენ. ეს ხდება მცენარის ნაწილებს შორის კვებითი ხარისხის ვარიაციების გამო ან ზოგიერთი ბალახისმჭამელის უუნარობის გამო, მიაღწიოს მცენარის გარკვეულ ნაწილებს. რეპროდუქციული სტრუქტურები და ფოთლები, როგორც წესი, უფრო მეტ ცილას შეიცავენ, ვიდრე ღერო და ფესვები და ბალახისმჭამელებისთვის უკეთ საკვებს წარმოადგენენ (Berneys and Chapman 1994). რაც არ უნდა იყოს ფესვების საკვები ღირებულება, ის მიუწვდომელია მიწის ზემოთ მყოფი მუხლუხოებისთვის. მეტიც მცენარეები შეიცავენ მთელ რიგ მეტაბოლურ თანმზღებ პროდუქტებს, რომლებიც შეიძლება საზიანონი იყვნენ ბალახისმჭამელებისთვის. მცენარეები ასევე შეიცავენ ქიმიკატებს, რომლებიც შეიძლება ბალახისმჭამელების ატრაქტანტები (მიმზიდავი საშუალებები) იყვნენ. მცენარეთა ქსოვილები შეიცავენ აგრეთვე სტრუქტურულ მოლეკულებს, როგორიცაა ცელულოზა და ლიგნინი, რომლებიც ძნელი მოსანელებელია.

რადგანაც მცენარეულობა უფრო ძნელი მოსანელებელია, ვიდრე ხორცის მჭამელების ცილებით მდიდარი საკვები, ბალახისმჭამელი ცხოველების საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი ხშირად საკმაოდ დაგრძელებულია. ამასთან, ბევრი შეიცავს უმარტივესი ორგანიზმებითა და ბაქტერიებით დასახლებულ, ქვაბების მსგავსად ფუნქციონირებად ტომრისებრ გაფართოებებს (კურდღლების ბრმანაწლავი, ძროხების ფაშვი), რომლებიც ხელს უწყობენ საკვების მონელებას (Swenson 1977). ნაწლავების დიდი მოცულობით ბალახისმჭამელებს შეუძლიათ, მეტ ხანს შეინარჩუნონ საკვები თავიანთ მომნელებელ ტრაქტში და უფრო სრულად გადაამუშაონ იგი. ამ ერთი შეხედვით, მოქმედი ადაპტაციის დაბალანსებისას, ბალახისმჭამელებმა უნდა ატარონ მოუნელებელი საკვები, რითაც ემატებათ წონა და აკლდებათ მობილურობა.

მცენარის კვებითი ღირებულება და მონელების ხარისხი კრიტიკული მნიშვნელობისაა ბალახისმჭამელებისთვის (Moran and Hamilton 1980, Scriber and Slansky 1981, Scriber 1984). ახალგაზრდა ძუძუმწოვრებს

ცხრილი 7-1

კორელაციის კოეფიციენტი ბალახის მჭამელობასა და ცენტრალურ პანამაში მოზინდრე დაბლობის ხეების 46 სახეობის ფოთლების დამცავ საშუალებებს შორის

ფოთლის ატრიბუტი	მნიშვნელობათა სფერო	კორელაციის კოეფიციენტი (რ)
ქიმიური		
მთლიანი ფენოლი (% მშრალი მასა)	1.7-22.6	-0.10
ცელულოზა (% მშრალი მასა)	10.2-30.4	-4.47
ლიგნინი (% მშრალი მასა)	3.3-20.8	-0.23
ფიზიკური		
სიმკვრივე (ნიუტონები)	2.5-11.6	-0.52
ზედაპირისკვეშა ბუსუსები (რიცხვი მმ²)	0-18	0.64
საკვები		
წყალი (%)	49-82	0.51
აზოტი (%) მშრალი მასა)	1.7-3.1	0.29*

სტატისტიკური მნიშვნელობა: * <0.05 ; ** <0.01 .
(From Coley 1983.)

ზრდისთვის აქვთ დიდი მოთხოვნილება ცილებზე. ბრაუზერი და გრეიზერი ცხოველების რეპროდუქციული წარმატება დამოკიდებულია მათ საკვებში ცილების შემცველობაზე. ბალახის მჭამელები როგორც წესი, მცენარეულ საკვებს ირჩევენ მისი კვებითი შემცველობის მიხედვით (Gwynne and Bell 1968). ხშირად არჩევა იჩერდება ახალგაზრდა ფოთლებსა და ყვავილებზე, მათში ცელულოზის დაბალი შემცველობის გამო. ნაყოფები და თესვები განსაკუთრებით მკვებავია ფოთლებთან, ღეროსთან და კვირტთან შედარებით მათში აზოტის, ცხიმისა და შაქრის მაღალი შემცველობის გამო (Short 1971). კოლორადოს კუნძულზე კანოპის შემქმნელი ხეების 46 სახეობის ნერგების შედარებით, გაანალიზეს ფოთლების გრეიზირება მათი საკვები ღირებულებისა და ფიზიკური სტრუქტურის გათვალისწინებით. კოლიმ (1983) აღმოაჩინა, რომ ცელულოზის დიდი შემცველობა და ფოთლის სიმაგრე მნიშვნელოვნად ამცირებს ბალახის მჭამელობას (აღინიშნება მაღალი ნეგატიური კორელაციის კოეფიციენტი, r), ხოლო ფოთლის ზედაპირზე ბუსუსების არსებობა და აზოტისა და წყლის მაღალი შემცველობა ახალისებს ფოთლების ჭამას (მაღალი დადებითი კორელაცია; ცხრილი 7-1).

მრავალი მცენარე იყენებს ქიმიკატებს, რათა შეამცირონ ბალახის მჭამელებისთვის ცილების ხელმისაწვდომობა. მაგალითად, **ტანიინები**, რომლებიც შეზღუდულები არიან მუხებისა და სხვა მცენარეების ფოთლებში არსებულ ვაკუოლებში, უერთდებიან ცილებს და მოსაწვლელ ფერმენტებს ბალახის მჭამელის ნაწლავებში, რითაც აფერხებენ საკვების მონელებას (Feeny 1969, Hagerman and Butler 1991). შედეგად, ტანიინები ანელებენ მუხლუხოებისა და სხვა ბალახის მჭამელების ზრდას. ეს არის ეფექტი, რომელიც ამცირებს ტანიინით დატვირთული მტარებლების, როგორც საკვები მცენარეების ხარისხს. პანამის ნეოტროპიკული ბუჩქნარის *Psychotria horizontalis*-ს ექსპერიმენტულ კვლევებში საგერსმა და კოლიმ (1995) აღმოაჩინეს, რომ მცენარე ტანიინის მაღალი კონცენტრაციით და მაგარი ფოთლებით ნაკლებად განიცდიდა ბალახის მჭამელობას, ვიდრე მცენარეები ტანიინის დაბალი შემცველობით. თუმცა, აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ტანიინის წარმოება თავისი საფასური აქვს. საგერსმა და კოლიმ დაადგინეს, რომ მცენარეებს, რომლებიც მსხვილ ინვესტიციებს დებდნენ ტანიინის პროდუქციაში, დაბალი ზრდის ტემპი ჰქონდათ იმ მცენარეებთან შედარებით, რომლებიც ნაკლებ ტანიინს აწარმოებდნენ. ამ აღმოჩენის დასკვნა არის შემდეგი: ტანიინის წარმოება მცენარეებისთვის მხოლოდ იმ შემთხვევაშია მომგებიანი და ღირებული, თუ ის ბალახის მჭამელობის მაღალი დონეების ადგილებში იზრდება. ამგვარი ეკოლოგიური ტრეიდოფების დინამიკას უფრო დეტალურად განვიხილავთ წინამდებარე ნიგნის მეშვიდე ნაწილში.

მცენარეთა თავდაცვის გადალახვა

მცენარეები ფლობენ დიდი რაოდენობით მორფოლოგიურ და ქიმიურ ადაპტაციებს ბალახის მჭამელებთან საბრძოლველად. მცენარის ეს დამცავი საშუალებები ბალახის მჭამელების ბიოტური გარემოს უდიდეს ნაწილს შეადგენენ. არ უნდა გაგვიკვირდეს, რომ ბალახის მჭამელებს შორისაც განვითარდა ადაპტაციები ამ დამცავი მექანიზმების თავიდან ასაცილებლად და მოსატყუებლად. კონტროლები შეიძლება, მოიცავდნენ უგემური მცენარეებისგან ან მათი საზიანო ნაწილებისგან თავის შორს დაჭერას, ჭამამდე ტოქსიკური და უგემური სტრუქტურების მოცილებას, მცენარის ქიმიურ დაცვასთან შეგუებას ან სენსიბილიზაციას.

მცენარის ქიმიურმა და მორფოლოგიურმა თვისებებმა, შეიძლება, მიაწოდონ ბალახის მჭამელებს ადრეული გაფრთხილება და შედეგად მიიღონ მისი ჭამისგან თავის არიდება ან მათ შეიძლება ინფორმაცია მიაწოდონ ბალახის მჭამელს იმის შესახებ, თუ მცენარის რომელი ნაწილი არის საჭმელად გამოსადეგი. როგორც უკვე ვნახეთ, მცენარეთა მჭამელი მწერები მიზიდული ან პირიქით განდევნილი იყვნენ პოტენციური მტარებელი მცენარის მიერ იმ ქიმიკატების მეშვეობით, რომელსაც მცენარე გამოყოფს და ასევე მცენარის მორფოლოგიური თვისებების მეშვეობითაც. მას შემდეგ, რაც მტარებელი მცენარე მოიძებნება, მწერი დგას პრობლემური არჩევანის წინაშე — მცენარის რომელი ადგილი არის უსაფრთხო კვებისთვის. ზედაპირის სუნის, მსუსხავი ბუსუსების (მოძრობადი ბუსუსები, რომელიც ეკრობა ბალახის მჭამელებს და უქმნის მას დისკომფორტს), ცვილოვანი ან შეუღწევადი ზედაპირის არსებობა და მცენარის გარკვეული ფორმა და ზომა განსაზღვრავს, მცენარის რომელი ნაწილი მოიხმარება (Dussourd 1993, Berneys and Chapman 1994). მუხლუხოები ივითარებენ მრავალფეროვან ქცევებს მცენარის სტრუქტურული დამცავი საშუალებებისთვის თავის არიდების მიზნით ან მათ გასაუფნებელსაყოფად. ნიმფალიდური ჩრჩილების ზოგიერთი სახეობის ლარვები უბრალოდ წნავენ აბრეშუმის ძაფებს, რათა შემდეგ ისინი ხიდად გამოიყენონ ეკლიანი ბუსუსებისთვის გვერდის ასავლელად. ლამის პეპლების მუხლუხოები ხშირად კბეჩენ და ასე აშორებენ ეკლებსა და ბუსუსებს ფოთლის ძარღვებს, სანამ მის ჭამას დაიწყებენ. ამგვარი ქცევით, ისინი თავს არიდებენ დაზიანებას ან მახეში გაბმას. სხვა მუხლუხოები აცალკევებენ მტარებელი მცენარის ფოთლის ძარღვებს, რითაც წყვეტენ საზიანო ნივთიერებების დინებას თავიანთ საკვებ არეალში (Dussourd 1993).

მცენარეთა დამცავი საშუალებების მოსატყუებელი სტრატეგიები ისევე, როგორც თითქმის ყველაფერი ეკოლოგიაში, მასშტაბზეა დამოკიდებული. მანძილს მსუსხავ ბუსუსებს შორის ფოთლის ზედაპირზე, რომელიც მილიმეტრებით

იზომება, არავითარი გავლენა არ აქვს იმაზე, თუ რამდენად წარმატებით დაღეჭავს მას ბრაუზერი ირემი. თუმცა, იგივე ბუბუსები შეიძლება გაუვალ ტყეს წარმოადგენდნენ საკვების მაძიებელი მუხლუხოსთვის. მცენარეთა მჭამელ მწერებში და სხვა მცირე ზომის ბალახისმჭამელებში მცენარეთა დამცავი საშუალებების თავიდან არიდების ან მოტყუების სტრატეგიები შეიძლება შეიცვალოს ინდივიდის ზრდასთან ერთად. მაგალითად, ძალიან ახალგაზრდა მუხლუხოების პირის ღრუები, შეიძლება, მცირე ზომის აღმოჩნდეს იმისთვის, რომ საშუალება მისცეს მას, შეჭამოს ადგილები ფოთლის ტოქსიკურ რეზერვუარებს შორის. მაშინ, როდესაც შედარებით უფროსი მუხლუხოების პირის ღრუები ზედმეტად დიდია იმისთვის, რომ თავი აარიდოს ფოთლის ტოქსიკურ ნივთიერებებთან ქსოვილებს (Reavey 1993).

7.5 მცენარეები იყენებენ სტრუქტურულ და ქიმიურ დამცავ საშუალებებს ბალახისმჭამელის წინააღმდეგ

იმის მიუხედავად, რომ მცენარეებს არ შეუძლიათ, ამოითხარონ და გაექცნენ მოახლოებულ ბალახისმჭამელს ან ფიზიკური ძალის საშუალებით ჩამოაგდონ მშიერი კალია ან ხელი ჰკრან გაუმაძღარ ამერიკულ ცხენ-ირემს, ისინი ვერავითარ შემთხვევაში ვერ ჩაითვლებიან დაუცველებად. როგორც შემდგომ ვნახავთ, მცენარეებში მნიშვნელოვანი სტრუქტურული და ბიოლოგიური ბარიერები განვითარდა ბალახისმჭამელების შესაფერხებლად. ჩვენ ფრთხილად ვეკიდებით მტაცებელი-მსხვერპლის ადაპტაციების ჩვენეული გაგების გამოყენებას მყარი მოდელის სახით ბალახისმჭამელებსა და მათ საკვებ მცენარეებს შორის ურთიერთობისთვის. მცენარეები ძალიან განსხვავდებიან ცხოველური მსხვერპლისგან და შედეგად, აგრეთვე განსხვავებულია ბალახისმჭამელობის ფენომენი მტაცებლობისგან. ინდივიდუალურ გადარჩენაზე დაფუძნებით, მცენარეები უპირატესობას ფლობენ მსხვერპლ ცხოველებთან შედარებით, რომლებსაც მოინადირებენ, კლავენ და ჭამენ მტაცებლები იმ თვალსაზრისით, რომ ისინი მთლიანად არ მოიხმარება. ბალახისმჭამელის მიერ მიყენებული ზიანმა მთლიანად შეიძლება არ გაანადგუროს მცენარის სიცოცხლის შემანარჩუნებელი ფუნქციები. წარმატებული მტაცებლობა იწვევს მსხვერპლის სიკვდილს, ბალახისმჭამელობა კი — არა. ამასთან, ბალახისმჭამელები, განსაკუთრებით კი, მცენარის მჭამელი მწერები, უფრო მეტად სპეციალიზებული არიან თავიანთი მტარებელი მცენარეების მიმართ, ვიდრე მტაცებლები თავიანთი მსხვერპლის მიმართ. ამრიგად, მცირე ცვლილებებიც კი მცენარის ქიმიურ სტრუქტურაში შედეგად იწვევს სწრაფ და სფეციფიკურ ცვლილებას ბალახისმჭამელთა

ფიზიოლოგიაში. ამ ძლიერ ნაცვალგებით სელექციას ორ (an met) ორგანიზმს შორის, რომლებსაც მჭიდრო ეკოლოგიური ურთიერთობა აქვთ, თანაევოლუცია ეწოდება. ამ თემას ჩვენ დეტალურად 25-ე თავში განვიხილავთ. თანაევოლუციური ურთიერთობები, ბალახისმჭამელებსა და მათ საკვებ მცენარეებს შორის, ხშირად ზუსტად რეგულირებულია. ამ მიზეზით, ქვემოთ ქიმიურ დაცვასთან ერთად განვიხილავთ მცენარეებისა და ბალახისმჭამელების ადაპტაციებს.

დამცავი სტრუქტურა და საკვების ხარისხი

მცენარეები, რომლებიც საჭმელად ძნელად გასამკლავებლები და მოსანელებლები არიან, შეიძლება, ნაკლებ მიმზიდველნი იყვნენ ბალახისმჭამელებისთვის. მორფოლოგიური ადაპტაციები, როგორიცაა ცვილოვანი საფარველი და ეკლებისა და ტოქსიური ბუბუსების არსებობა, შეიძლება მოქმედებდნენ როგორც შემაჩერებელი ფაქტორები ბალახისმჭამელებისთვის (ნახ. 7-17). ტანინების წარმოება, რაც წინა თავში განვიხილეთ, დამცავი მექანიზმია, რომელიც მცენარის ქსოვილს ძნელად მოსანელებელს ხდის. მცენარეებმა, ასევე შეიძლება, შეამცირონ თავიანთი საკვები ღირებულება ბალახისმჭამელებისთვის იმ ქსოვილების გაზრდით, რომლებიც ბალახისმჭამელებისთვის საჭირო საკვებ ნივთიერებებს მცირე რაოდენობით შეიცავენ. ბალახისმჭამელებმა, შეიძლება, დაძლიონ ეს სტრატეგია საკვების რაოდენობის ზრდით ან მცენარის დიდხანს გადამუშავებით (Augner 1995).

მსხვერპლის მსგავსად, მცენარეებს, შეუძლიათ, გამოიყენონ მოტყუება მოხმარებისგან თავის დასაცავად. მაგალითად, ავსტრალიური ამელას (*Dendrophthoe shirleyi*) ერთი სახეობა, რომელიც პარაზიტით ბინადრობს სხვა მცენარეებზე, წარმოშობს იმ სამი ხის ფოთლებისგან განსხვავებულ ფოთლებს, რომლებზეც ის იზრდება. ამ უკანასკნელთაგან კი, ყველა საჭმელად უვარგისია ბალახისმჭამელთათვის. ამის გამო, ამელა შეუმჩნეველია პოტენციური ბალახისმჭამელთათვის როგორც ცალკეული, კვებისთვის გამოსადეგი მცენარე (Weis and Berenbaum 1989).

ბიოქიმიური დაცვა

ბალახისმჭამელებსა და მცენარეებს შორის არსებული კონფლიქტის დიდი ნაწილი მიმდინარეობს ბიოქიმიური ბრძოლის ველებზე, რაც გამოიხატება **მეორადი ნაერთების** ტოქსიკური თვისებებით. მეორადი ნაერთები ნაწარმოები და შეზღუდულია დაცვისთვის მცენარეთა მრავალი სახეობის მიერ (Fraenkel 1959, 1969, Beck 1965, Whittaker and Feeny 1971, Robbins and Moen 1975, Levin 1976, Seigler and Price 1976, Rosenthal

and Janzen 1979, Harborne 1982). ეს ნივთიერებები შეიძლება დაიყოს ქიმიური სტრუქტურების სამ უმსხვილეს კლასად: ამინომჟავებიდან, ტერპენებიდან და ფენოლებიდან მიღებული აზოტის ნაერთები (ცხრილი 7-2). აზოტზე დაფუძნებულ ნივთიერებებს შორის არის ლიგნინი, მაღალკონდენსირებული პოლიმერი, რომელიც უძლებს მონელებას; ალკალიდები, როგორებიცაა მორფინი (ყაყაჩოსგან მიიღება), ატროპინი და ნიკოტინი (მიიღება პამიდორის — ძალღეჭურძენასებრთა ოჯახის სხვადასხვა წევრებისგან). ეს კლასი ასევე მოიცავს არაცილოვან ამინომჟავებს, როგორიცაა -კანავანინი და ციანიდური გლიკოზიდები, რომლებიც აწარმოებენ ციანიდს (HCN). ტერპენები მოიცავენ ეთერზეთებს, ლატექსს და მცენარეულ ფისს. მრავალ მარტივ ფენოლს ანტიმიკრობული თვისებები აქვს.

იმ დროს, როდესაც ტანინები შედიან განზოგადებულ რეაქციებში ყველა სახის ცილებთან, მრავალი მეორეული ნაერთი მონაწილეობს ბალახისმჭამელთა ფიზიოლოგიური პროცესების სხვადასხვა მეტაბოლურ გზებში. თუმცა, რადგანაც ამგვარი ნივთიერებების მოქმედების ადგილი ბიოქიმიურად ლოკალიზებულია, ბალახისმჭამელები შეიძლება დაუპირისპირდნენ მათ ტოქსიკურ ეფექტებს თავიანთი საკუთარი ფიზიოლოგიისა და ბიოქიმიის მოდიფიცირების საშუალებით. ამგვარმა დეტოქსიკაციამ, შეიძლება, წარმოშვას ერთ-ერთი რამდენიმე ბიოქიმიურ ნაბიჯთაგან, მათ შორის ტოქსიკური ნივთიერებების ჟანგვა-აღდგენა, ჰიდროლიზი ან მისი შეერთება სხვა ნაერთთან.

მცენარესა და ბალახისმჭამელს შორის ქიმიური ნივთიერებების გაცვლა-გამოცვლის რამდენიმე ადრეული კვლევა ყურადღებას ამახვილებდა მარცვლეულის ხოჭოების ლარვებზე, რომელთა ტიპებიც სახლობენ პარკოსანთა მარცვლებში (ბარდისებრთა ოჯახი). ზრდასრული ხოჭოები დებენ თავიანთ კვერცხებს განვითარებად თესლებზე, რომლებიც მათ შეუძლიათ საკვებად მოიხმარონ ზრდის პერიოდში. მტარებელმა მცენარემ ბუნებრივი გადარჩევით განვითარა მთელი რიგი დამცავი საშუალებებისა (Janzen 1969, Center and Johnson 1974), მათ შორის პანანინა მარცვლების ევოლუციაც. თითოეული ლარვა იკვებება ერთი მარცვლით. წარმატებით დაჭურებისთვის და ზრდასრულად გადაქცევისთვის, ლარვამ უნდა მიაღწიოს გარკვეულ ზომას, რასაც ზღუდავს თესლში საკვების რაოდენობა. პარკოსან სახეობათა მცირე მარცვლები შეიცავენ მცირე საკვებს ერთი ხოჭოს ლარვის ზრდის ხელშესაწყობადაც კი (Janzen 1969).

პარკოსანთა მარცვლების უმრავლესობა შეიცავს ნივთიერებებს, რომლებსაც ზოგადად პროტეაზას ინჰიბიტორი (შემაჩერებელი) ეწოდება. ისინი აკავებენ ბალახისმჭამელის საჭმლის მომნელებელ ორგანოებში წარმოებული პროტეოლიზური ფერმენტების აქტივობას. პროტეაზას ინჰიბიტორები მოიპოვება მთელ რიგ სხვადასხვა მცენარეებში (Casaretto and Corcuera 1995). იმ დროს, როდესაც ეს ტოქსინები წარმოადგენენ ეფექტურ ბიოქიმიურ დაცვას მწერების უმრავლესობის წინააღმდეგ, მარცვლეულის ბევრ ხოჭოს აქვს მეტაბოლური საშუალებები, რომელთა დახმარებითაც ის გვერდს უვლის ამ ტოქსინებს ან



(ა)

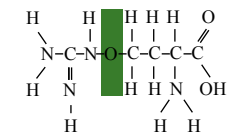


(ბ)

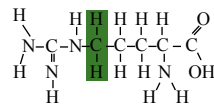
ნახ. 7-17 ეკლები იცავენ მრავალი მცენარის ღეროსა და ფოთლებს: (ა) აგავა (ასწლიანი მცენარე) ბაზა კალიფორნიიდან; (ბ) არკინონია გალაპაგოსის კუნძულებიდან.

ცხრილი 7-2 მცენარის მეორადი ნაერთები, რომლებიც ჩართულნი არიან მცენარე-ბალახის მჭამელის ინტერაქციებში			
კლასი	ქიმიური სტრუქტურების მიახლოებული რიცხვი	დისტრიბუცია	ფიზიოლოგიური აქტივობა
აზოტის ნაერთები			
ალკალოიდები	5 500	ვრცლად ფარულთესლიანებში. განსაკუთრებით ფესვებში, ფოთლებსა და ნაყოფში	ბევრი ტოქსიკური და მწარე
ამინები	100	ვრცლად ფარულთესლიანებში, ხშირად ყვავილებში	ბევრი განმდევნ-სუნიანი, ზოგიერთი ჰალუცინოგენური
ამინომჟავები (არაპროტეინული)	400	განსაკუთრებით პარკოსანთა მარცვლებში, მაგრამ შედარებით ფართოდ გავრცელებული	ბევრი ტოქსიკური
ციანიდური გლიკოციდები	30	სპორადული, განსაკუთრებით ნაყოფი და ფოთლები	შხამიანი (HCN)
გლუკო ცინოლატები	75	ჯვრისებრყვავილიანთა და 10 სხვა ოჯახი	მწარე და ცხარე
ტერპენოიდები			
მონოტერპენები	1 000	ფართოდ ეთერ ზეთებში	სასიამოვნო სუნიანი
მონოტერპენები	1 000	ფართოდ ეთერ ზეთებში	სასიამოვნო სუნიანი
სესკვიტერპენული ლაქტონები	600	ძირითადად რთულყვავილიანებში მაგრამ ხშირად მოიპოვება სხვა ფარულთესლიანებშიც ზოგიერთი მწარე და ტოქსიკური,	ასევე ალერგიული
დიტერპენები	1 000	განსაკუთრებით ლატექსსა და მცენარის ფისში	ზოგიერთი ტოქსიკური
საფონინი	500	დაახლოებით 70 მცენარის სახეობაში	ახდენს სისხლის უჯრე- დების ჰემოლიზირებას (ერიტროციტების დაშლა)
ლიმონოიდები	100	ძირითადად ლუტაცეაე, ელიაცეაე და შიმაროუბაცეაე-ში	მწარე გემოსი
ჩურცურბიტაცინს	150	განსაკუთრებით ხშირია პოცენა- ცეაე-ში,	სცლეპიდაცეაე-სა და შცროპჰულარაცეაე-ში ფენოლინები
მარტივი ფენოლინები	200	უნივერსალურია ფოთლებში, ხშირად მოიპოვება სხვა ქსოვი- ლებშიც	ანტიმიკრობული
სხვა			
პოლიაცეტილები	650	ძირითადად რთულყვავილიანებში და ქოლგისებრებში	ზოგიერთი ტოქსიკური

(From J.B.Harborne 1982)



ცანავანინი



არგინინი

ნახ. 7-18. ტოქსიკური არაცილოვანი ამინომჟავა -ცანავანინი და მისი ცილოვანი ანიონმჟავური ანალოგი არგინინი. გამუქებული არეალი ხაზს უსვამს განსხვავებას ორ მოლეკულას შორის.
(From Harborne 1982.)

უგრძნობია მათ მიმართ (Applebaum 1964, Applebaum et al. 1965). თუმცა, პარკოსანთა სახეობებს შორის, სოიოს მარცვლები გამოირჩევიან. ისინი უძლებენ მარცვლეულის ყველა პარაზიტი სახეობების შემოტევასაც კი. როდესაც პარაზიტი ხოჭოები კვერცხებს დებენ სოიოს მარცვლებზე, ლარვები კვდებიან მოკლე დროში მას შემდეგ, რაც მარცვლის საფარველს ქვეშ ჩაძვრებიან. სოიოს მარცვლების მიერ გამოყოფილი ქიმიური ნივთიერებები აფერხებენ ხოჭოს ლარვების განვითარებას ექსპერიმენტულ სიტუაციებშიც.

ტროპიკული პარკოსანი ხის *Dioclea megacarpa*-ს მარცვლები შეიცავენ -კანავანინის 13% მშრალ მასას. ეს არის არაცილოვანი ამინომჟავა, რომელიც ტოქსიკურია მწერთა უმრავლესობისთვის, რადგან ის ერევა ამინომჟავა არგინინის ცილების ინკორპორაციაში, რომელსაც საკმაოდ ჰგავს (ნახ. 7-18). მარცვლეულის ხოჭოს ერთი სახეობა – *Caryedes brasiliensis*, ფლობს ფერმენტებს, რომლებიც ასხვავებს ერთმანეთისგან -კანავანინსა და არგინინის ცილების ფორმაციის დროს. ეს დამატებითი ფერმენტები შლიან -კანავანინის ისეთ ფორმებამდე, რომლებიც შეიძლება

გამოიყენონ შემდგომში აზოტის წყაროდ (Rosenthal et al. 1976).

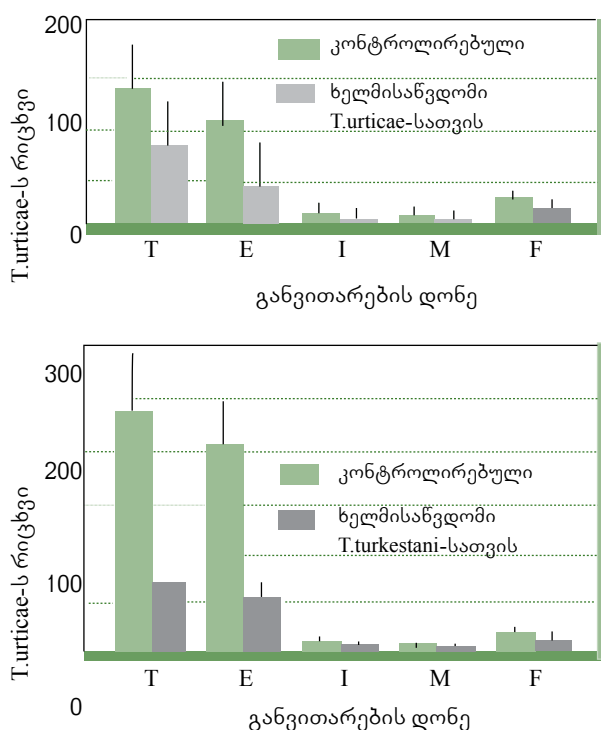
თამბაქო (*Nicotiana tabacum*) შეიცავს ნიკოტინს. ბუნებაში ნიკოტინი ძლიერი ინსექტიციდია (მწერთა გამანადგურებელი), რადგან ის აფერხებს მწერების ნერვული სისტემის ნორმალურ ფუნქციონირებას, ხელს უშლის რა ნერვული იმპულსების გადაცემას ნერვიდან ნერვამდე. თამბაქოს რქიან მატლს (*Manduca sexta*-ს ჩრჩილის ლარვული ფაზა, ნახ 7-19) შეუძლია, აიტანოს საკვებში ნიკოტინის ისეთი კონცენტრაციები, რომელიც მოკლავდა ყველა სხვა მწერს. რქიანმა მატლმა გადალახა მცენარის დამცავი საშუალებები ნერვული უჯრედის მემბრანიდან ნიკოტინის ამოღების საშუალებით. ჩრჩილების სხვა სახეობებში ნიკოტინი სწრაფად ვრცელდება ნერვულ უჯრედებში (Yang and Guthrie 1969). ნიკოტინის მიმართ გამძლეობა, საშუალებას აძლევს *M.sexta*-ს, იკვებოს თამბაქოთი, მაგრამ *Nicotiana*-ს ზოგიერთი სახეობა აწარმოებს სხვა ალკალიიდურ ტოქსინებსაც, რომლებსაც თამბაქოს რქიანი მატლები ვეღარ უძლებენ. როდესაც თამბაქოს რქიან მატლებს ზრდიდნენ *Nicotiana*-ს 44 სხვადასხვა სახეობაზე სათბურის ექსპერიმენტებში, ლარვა ნორმალურად 25 სახეობაზე გაიზარდა. დანარჩენებზე მათი ზრდა დაგვიანდა ან სრულიად შეჩერდა. ამასთან, 15 სახეობა იწვევდა ზომიერიდან უკიდურესამდე სიკვდილიანობას რქიან მატლებში (Parr and Thurston 1968). ეს შედეგები ხაზს უსვამს სპეციალიზაციის ხარისხს, რომელიც შეიძლება განვითარდეს მცენარე-ბალახისმჭამელის ინტერაქციებში.

მცენარის დაცვითი უნარის განვითარება შეიძლება გამონეული იყოს ბალახისმჭამელის მიერ დაზიანებისგან, დაახლოებით იმავენაირად, როგორც უცხო ცილები იწვევენ იმუნურ რეაქციებს ხერხემლიან ცხოველებში. აღმოჩნდა, რომ ალკალიიდები, ფენოლები, N-ოქსიდაზები და პროანთოცია-ნიდები, რომელთაგან ყველა დაკავშირებულია ბალახისმჭამელებისგან თავდაცვასთან, დრამატულად გაზრდილი



ნახ. 7-19 *Manduca sexta*-ს თამბაქოს რქიან მატლის ლარვა იქ, სადაც ბალახისმჭამელობა ინტენსიურია, მცენარეები უფრო მარავალფეროვანი და ტოქსინ-კონცენტრირებულები განვითარდნენ (იხ. მაგ. ოლინგერ ეტ ალ. 1973). თავის მხრივ, სადაც მცენარის დაცვა ძლიერია, გავრცელებულია ბალახისმჭამე-ლთა ადაპტაციები შხამიანი ნივთიერებების დეტოქსიკაციისა და გაუფრთხილებლობისთვის. ეს ომი მცენარეებსა და ბალახისმჭამელებს შორის ხელს უწყობს ბალახისმჭამელების ბიოქიმიურ სპეციალიზაციას გარკვეულ შეზღუდულ მცენარეთა ჯგუფებზე მსგავსი ტოქსინებით. მცენარეებისა და ბალახისმჭამელების ჯგუფებში ასოცირებას მცენარის ქიმიასა და სტრუქტურაზე დაყრდნობით მცენარის დაცვის გილდიები ეწოდება (Atsatt and O'Dowd 1976).

იყო მცენარეებში ბალახისმჭამელების მიერ მათი ფოთლების განადგურების შემდეგ (ან ექსპერიმენტატორების მიერ ფოთლების მოწყვეტის შემდეგ). სხვა კვლევებმა გვიჩვენა, რომ ბალახისმჭამელობით გამოწვეულ მცენარეულ დაცვას მნიშვნელოვნად შეუძლია, შეამციროს შემდგომი ბალახისმჭამელობა (Bryant and Kuropat 1980, Haulioja 1980, Karban and Carey 1984, Fowler and MacGarvin 1986, nax. 7-20). ტოპოგენურმა სოკომ და მცენარეთა დაავადებებმა ასევე შეიძლება, გამოიწვიოს რეაქცია მცენარეებში, მათ შორის დაავადების ადგილას უჯრედის ბუნებრივი სიკვდილი (Mittler and Lam 1996). ეს გამოწვევადობა გულისხმობს, რომ ზოგიერთი ქიმიური დამცავი საშუალებების შენარჩუნება მცენარეებს ზედმეტად ძვირი უჯდებათ გრეიზერი ორგანიზმების ზენოლის პირობებში. რამდენიმე კვლევამ გვიჩვენა უარყოფითი კორელაცია (ტრეიდოფები) დამცავი ქიმიკატების წარმოებასა და ზრდას შორის. ამასთან, სადაც ნიადაგი ღარიბია საკვები ნივთიერებებით, რომლებიც საჭიროა ზოგიერთი ქიმიური დამცავი საშუალების საწარმოებლად, დაცვის საფასური კიდევ უფრო მაღალია. ეჭვგარეშეა, რომ ბალახისმჭამელებსაც თავდასხმითი ქიმიური ტაქტიკაც ასევე ძვირი უჯდებათ.



ნახ. 7-20 ტკიპა თეტრანეცუს ურტუცაე საშუალო რიცხვი მცენარეზე, რომელიც ადრე ხელმისაწვდომი იყო ტკიპებისთვის და კონტროლირებად მცენარეებზე, რომლებსაც ეს გამოცდილება არ ჰქონიათ. ეფექტი მსგავსია (ა) თ.ურტუცაე და მასთან ნათესაურ კავშირში მყოფ ტკიპების სახეობა (ბ) თ.ტურესტანი-ს შემთხვევებში. (T = მთლიანი პოპულაცია, E = კვერცხები, I = მოუზნებლები, M = ზრდასრული მამრები, F = ზრდასრული მდედრები) (რომ არბან ანდ ჩარეი 1984.)

7.6 პარაზიტებს ახასიათებთ მტარებლის სპეციფიკურობა და კომპლექსური სასიცოცხლო ციკლები

კიდევ ერთი სახის უმსხვილეს ბიოტურ ინტერაქციას ადგილი აქვს პარაზიტებსა და მათ მტარებლებს შორის. **პარაზიტები** არიან ორგანიზმები, რომლებიც იკვებებიან მეორე ორგანიზმით (მტარებლით) როგორც წესი, მისი მოკვლის გარეშე. ზემოთ განხილული მტაცებელი-მსხვერპლი და მცენარე-ბალახისმჭამელის სისტემებისგან განსხვავებით, მტარებელი-პარაზიტის ინტერაქციები ტიპურად გახანგრძლივებულია.

პარაზიტები, როგორც წესი, თავიანთ მტარებლებზე გაცილებით მცირე ზომის არიან. **ექტოპარაზიტები** ბინადრობენ მტარებლის ზედაპირზე, **ენდოპარაზიტები** ბინადრობენ მტაცებლის სხეულის შიგნით. ენდოპარაზიტებს, რომლებიც იწვევენ დაავადებებს, როგორიცაა მალარია და დიზენტერია, ეწოდებათ **მიკროპარაზიტები**. უფრო დიდ, დაავადების არგამომწვევ პარაზიტებს უწოდებენ **მაკროპარაზიტებს** (May and Anderson 1979). მაკროპარაზიტებში შედიან როგორც ენდოპარაზიტები, როგორებიც არიან მაგალითად, მახვილები, რომლებიც გავლენას ახდენენ ადამიანთა ნაწლავთა შინაგან ტრაქტზე, ისე ექტოპარაზიტები, როგორებიც არიან რწყილები და ტილები.

ექტოპარაზიტებიც და ენდოპარაზიტებიც ახდენენ თავიანთი სააარსებო წესის მახასიათებლების დემონსტრირებას. პირველი, რადგანაც პარაზიტები ძირითადად დიდი ორგანიზმის შიგნით ან მის სიახლოვეს ბინადრობენ, ისინი მცირე ძალისხმევას ხარჯავენ თავიანთი საკუთარი შინაგანი გარემოს შესანარჩუნებლად. ამრიგად, ენდოპარაზიტებს ხშირად არ აქვთ საკვების მოპოვებისა და კვერცხების წარმოქმნის შესაძლებლობებზე მეტი. სენსორულ ორგანოთა და კომპლექსურ ნერვულ თუ ცირკულირების სისტემათა უმრავლესობა დაიკარგა. მეორე, უნდა გადანაწილდნენ მტრული გარემოს გავლით მტარებლებს შორის. ბევრი ამას რთული სასიცოცხლო ციკლების მეშვეობით აღწევს, რომლის ერთი ან ორი ფაზა, შეიძლება, გაუმკლავდეს გარე გარემოს ან მიზანს მიაღწიოს დიდი რაოდენობით შთამომავლობის წარმოებით. ამ პრინციპებს თანაბრად იყენებენ ისეთი პარაზიტული მცენარეებიც, როგორიცაა თეთრი ამელა (Kuijt 1969, Lamont 1983).

პარაზიტების სასიცოცხლო ციკლები

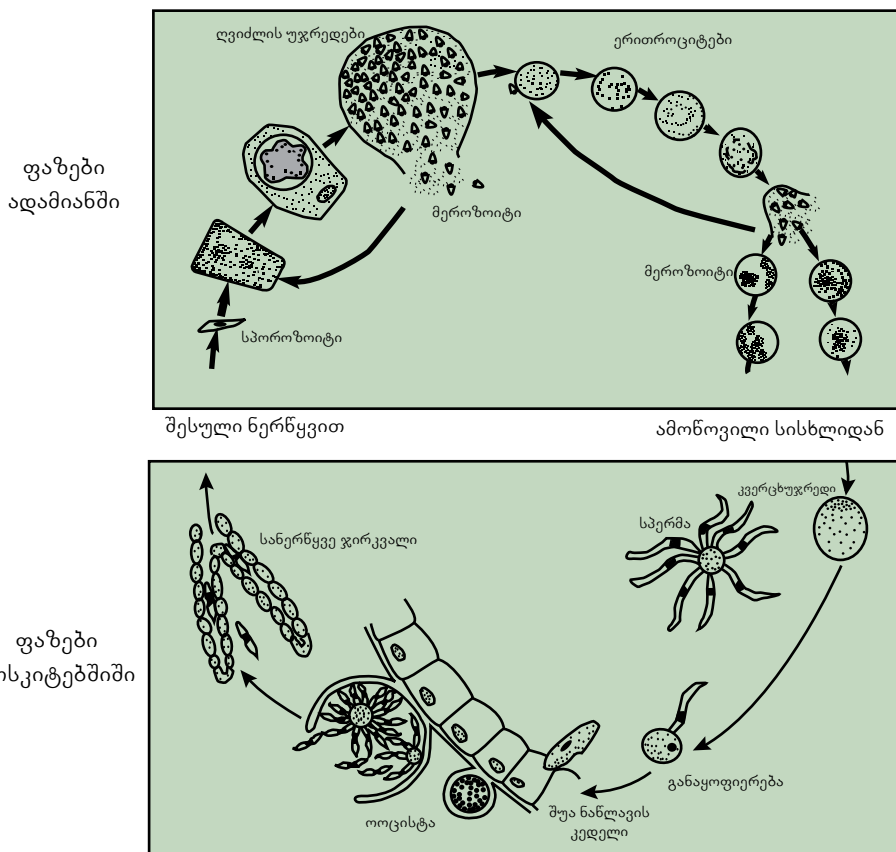
Ascaris-ის, ნაწლავის ნემატოდის (ენდოპარაზიტი), რომელიც ბუდობს ადამიანებში და მრავალ სხვა ხერხემლიანში, აქვს შედარებით მარტივი სასიცოცხლო ციკლი. მდედრ Ascaris-ებს შეუძლიათ, დადონ ათობით ათასი კვერცხი დღეში, რომლებიც გამოიყოფიან მტარებლის სხეულიდან ფეკალიების საშუალებით.

იქ, სადაც ანტისანიტარია ან ადამიანთა ფეკალური მასები გამოიყენება სავარგულებში სასუქის სახით, კვერცხები შეიძლება ახალმა მტარებელმა აითვისოს. კვერცხად ყოფნის დრო ერთადერთი ფაზაა ასკარიდის სასიცოცხლო ციკლში, რომელიც მტარებლის გარეთ მიმდინარეობს და კარგად არის დაცული მყარი, გაუმტარი გარე საფარის მიერ. პარაზიტი ეყრდნობა მტარებლის მიერ ამ კვერცხების შეჭმას, რათა შემდგომ განაგრძოს თავისი სასიცოცხლო ციკლი.

მრავალ პარაზიტს განსხვავებული სასიცოცხლო ციკლი აქვს, რომელთაგან თითოეული სხვადასხვა მტარებელს იკავებს. მაგალითად, პროტოზოური (უმარტივესი) პარაზიტის პლაზმოდუმი, რომელიც მალარიას იწვევს, სასიცოცხლო ციკლი მოიცავს ორ მტარებელს. პლაზმოდუმი სქესობრივ ფაზას ადგილი აქვს კოლოში. კოლო არის **თავდაპირველი მტარებელი**, რომელშიც ადგილი აქვს პარაზიტის რეპროდუქციულ ფაზას. პლაზმოდუმი არარეპროდუქციული ფაზა მიმდინარეობს ადამიანში ან რომელიმე სხვა ძუძუმწოვარში, ფრინველსა ან რეპტილიაში. ამ მტარებლებს **მეორადი მტარებლები** ეწოდებათ (Mattingly 1969, ნახ. 7-21). როდესაც ინფიცირებული კოლო კბენს ადამიანს, სპოროზოიტებად წოდებული უჯრედები შედიან სისხლში კოლოს ნერწყვთან ერთად და იკვებებიან ჰემოგლობინით. როდესაც სპოროზოიტი საკმარისად დიდი ხდება, ის დაიყოფა

(უსქესო გამრავლება) და შვილეული უჯრედები ტოვებენ სისხლის წითელ უჯრედებს. თითოეული შვილეული უჯრედი შედის სისხლის ახალ წითელ უჯრედში, იზრდება და იმეორებს სასიცოცხლო ციკლს, რასაც დაახლოებით 48 საათი სჭირდება. როდესაც ინფექცია მაღალ დონეს აღწევს, შვილეული უჯრედების წარმოშობა შეესაბამება მალარიის მსხვერპლში მაღალი სიცხეების პერიოდს. რამდენიმე ასეთი ციკლის შემდეგ ზოგიერთი შვილეული უჯრედი იცვლება სქესობრივ ფორმად. თუ ამ სქესობრივ ფორმებს კოლო ამოწოვს სისხლთან ერთად, ისინი ტრანზორმირდებიან კვერცხუჯრედებად და სპერმად და ადგილი აქვს განაყოფიერებას (სქესობრივი გამრავლება). განაყოფიერებული კვერცხი შემდეგ იყოფა და წარმოქმნის სპოროზოიტებს, რომლებიც იკვალავს გზას კოლოს სანერწყვე ჯირკვლებისკენ და შეიძლება, შეაღწიონ ახალ შუალედურ მტარებელში, რითაც დაასრულებენ თავიანთ სასიცოცხლო ციკლს.

შისტოსომას, ტრემატოდული მატლის, რომელიც ძირითადად ადამიანებს და სხვა ძუძუმწოვრებს აინფიცირებს ტროპიკულ რეგიონებში, სასიცოცხლო ციკლი ჰგავს პლაზმოდუმი სასიცოცხლო ციკლს. ადამიანები თავდაპირველი მტარებლები არიან. ზრდასრული მატლების მამრი-მდედრი წყვილები ბუდობენ ადამიანის სისხლძარღვებში, ნაწლავებში ან შარდის ბუშტში, შისტოსომას სახეობის შესაბამისად.

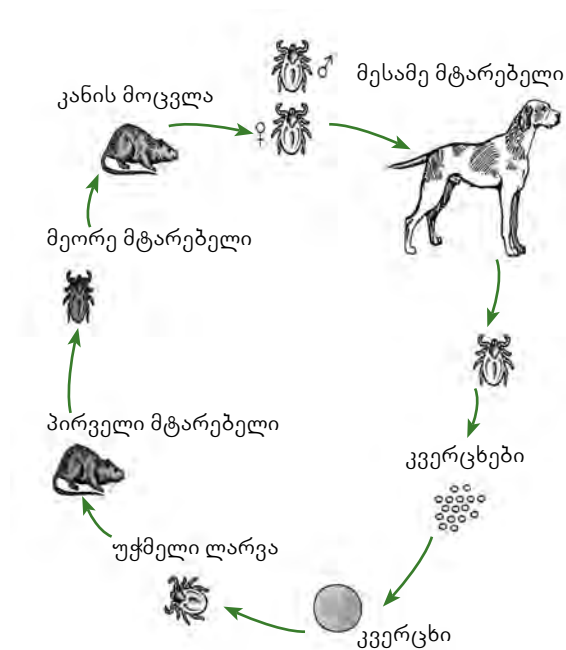


ნახ. 7-21 მალარიის პარაზიტის ლასმოდუმი-ის სასიცოცხლო ციკლი (After Buchsbaum 1948, Sleigh 197)

კვერცხები მტარებლის სხეულს ფეკალიების ან შარდის მეშვეობით ტოვებენ. როდესაც კვერცხები დადებულია წყალში, ისინი ვითარდებიან თავისუფლად მოცურავე ლარვულ ფორმებად — მირაციდებად, რომლებიც იზუდებენ მტკნარი წყლის ლოკოკინაში, შუალედურ მტარებელში, 24 საათის განმავლობაში. მირაციდი ანარმოებს უჯრედებს, რომლებიც ვითარდებიან თავისუფლად მოცურავე ცირკარიებად. ეს უკანასკნელები, თავის მხრივ, ტოვებენ ლოკოკინას და შეუძლიათ, შეაღწიონ მომდევნო მტარებელში თავიანთი ციკლის დროს. მირაციდით ინფიცირებული ლოკოკინა შეიძლება გამოთავისუფლდეს 500-200 ცირკარიად დღეში ერთი თვის განმავლობაში (McClelland 1965). როდესაც ის ადამიანის ან სხვა რომელიმე თავდაპირველი მტარებლის სხეულში მოხვდება, ცირკარია გადის წრიულ გზას სისხლძარღვებში, სანამ არ მივა შესაფერის ადგილამდე, სადაც განიცდის მეტამორფოზას და იქცევა ზრდასრულ მატლად (Jordan and Webbe 1969).

მრავალი ექტოპარაზიტი ასრულებს როგორც დაავადებათა, ისე სხვა პარაზიტების გადამტანების როლს. ამ გადამტანებს შორის ყველაზე მნიშვნელოვანი არიან ტკიპები, რომლებსაც გადააქვთ ადამიანებისთვის მეტი დამახასიათებელი ინფექციური დაავადება (მათ შორის ლიმის დაავადება და ტკიპისმიერი ენცეფალიტი), ვიდრე ნებისმიერ სხვა ფეხსახსრიანს (Sonenshine 1991). ტკიპები ასევე ასრულებენ სხვადასხვა სახის

საქონლისა და ველური ცხოველების დაავადებათა გადამტანის როლს. მართლაც, ცნობილია, რომ ისინი ავრცელებენ უმარტივესებით გამოწვეულ სოკოვან, ბაქტერიულ და ვირუსულ დაავადებებს. არსებობს დამამტკიცებელი საბუთებიც, რომ ტკიპები ნემატოდებსაც კი ავრცელებენ (შონენსჰინე 1991). ტკიპები შესანიშნავად არიან ადაპტირებული თავიანთ სავალდებულო სისხლისმწოველა სიცოცხლის სტილს და მოიპოვებინ თითქმის ყველგან დედამიწაზე, სადაც სისხლიანი ცხოველები არსებობენ. ჯგუფის სახით, მათი სასიცოცხლო ციკლი მოიცავს მტარებელი ცხოველების დიდ მრავალფეროვნებას. უმრავლესობა სისხლისმწოველა ორგანიზმებისგან განსხვავებით, ტკიპები ხანგრძლივად ბინადრობენ რამდენიმე წელსაც კი და ზოგიერთ სახეობას თითო კვებისას შეუძლია, შთანთქას უზარმაზარი რაოდენობის სისხლი, ზოგჯერ 4 მლ-მდე. ტკიპების უმრავლესობა შეიძლება განვითარდეს კვერცხებიდან ერთი ლარვული და ორი ან მეტი ნიმფური ფაზის გავლით ზრდასრულობამდე. სამმტარებლიან სასიცოცხლო ციკლში (ნახ. 7-22) კვერცხები, როგორც წესი, დადებულია გარემოში, მაგალითად, ფოთოლზე, ბალახზე ან მტარებლის საწოლში და შემდეგ ვითარდებიან პირველ ლარვად, რომელმაც შეიძლება, გამოიზამთროს კიდევ პირველ კვებამდე. ლარვა საბოლოოდ ეკვრის მტარებელს და იღებს სისხლის საკვებს, იგი ჭამს მანამ, სანამ არ გაივსება. ეს შეიძლება რამდენიმე დღე გაგრძელდეს. როცა ტკიპა ივსება სისხლით, ის სძვრება თავის პირველ მტარებელს და განიცდის განვითარების ორ ან მეტ ნიმფურ პერიოდს, სანამ მეორე მტარებელს მოძებნიდეს, რომელიც შეიძლება იყოს ან არ იყოს იმავე სახეობის, რისაც წინა მტარებელი. იგი სისხლის კიდევ ერთ საკვებს იღებს და კიდევ ერთხელ სძვრება, ამ შემთხვევაში იმისთვის, რომ განვითარდეს ზრდასრულ მამრად ან მდედრად. დაწყვილებას ადგილი აქვს მესამე მტარებელზე, რომლის შემდეგაც მდედრები ვარდებიან და დებენ კვერცხებს. მამრები კი რჩებიან და ელოდებიან ახალ მდედრებს ხელახალი დაწყვილებისთვის (Sonenshine 1991).



ნახ. 7-22 ტკიპის ტიპური სამმტარებლიანი სასიცოცხლო ციკლი. ტკიპები იღებენ საკვებს თითოეული შუალედური მტარებლიდან, შემდეგ ვარდებიან და დებენ კვერცხებს გარემოში (After Sonenshine 1991)

მტარებლის სპეციფიკურობა

პარაზიტები, როგორც წესი, მტარებელ-სპეციფიკურები არიან, სადაც თითოეული სახეობა შეზღუდულია ერთი მტარებელი სახეობისთვის ან რამდენიმე ახლო ნათესაურ სასიცოცხლო ციკლის თითოეულ ფაზაში. მეტიც, პარაზიტი-მტარებლის ურთიერთობათა უმრავლესობამ განვითარა ბალანსი — პარაზიტები იშვიათად აუარესებენ თავიანთი მტარებლის ჯანმრთელობას, რადგან ვირულენტური პარაზიტული ორგანიზმები, რომლებიც კლავენ თავიანთ მტარებლებს, თავადაც კვდებიან. როგორც წესი, ამის გამო, გადარჩევა უპირატესობას

ანიჭებს ისეთ პარაზიტებს, რომლებიც არ კლავენ თავიანთ მტარებელს — იმ პირობით, რომ პარაზიტთა სხვადასხვა ოჯახური მოდემები არ შეეჯიბრებიან ერთმანეთს ერთ მტარებელზე (იხ. Ewald 1983). ეს დელიკატური ბალანსი დამოკიდებულია ნაწილობრივ პარაზიტის ადაპტაციაზე მისი მტარებლის გარემოსთან. დაავადებას და სხვა სტრესებს შეუძლია შეცვალოს მტარებლის შინაგანი გარემო და დაარღვიოს ნორმალური მტარებელი-პარაზიტის ბალანსი, რაც ხშირად მტარებლის სიკვდილს იწვევს (Latham 1975). ცნობილია, რომ შუასაუკუნოვანი ევროპის ცნობილი ეპიდემიები მოჰყვა ფართოდ გავრცელებული შიმშილობის პერიოდებს, რომელმაც ძირითადად, გაზარდა მგრძნობელობა ყველა დაავადების მიმართ (Cartwright and Biddis 1972).

რეაქციები მტარებლის ფიზიოლოგიაზე

ბალანსი პარაზიტებსა და მტარებლებს შორის ასევე დამოკიდებულია მტარებლის იმუნურ რეაქციებსა და სხვა დამცავ საშუალებებზე. ადამიანური პოპულაციებისთვის ცნობილ პარაზიტებს, რომლებზეც მტარებლებს არ განუვითარებიათ იმუნური რეაქციები, შეუძლიათ, სწრაფად გამრავლდნენ კატასტროფული შედეგებით. დროდადრო უცხო ორგანიზმებს შემოჰქონდათ პარაზიტები, რომლებიც არ იწვევდნენ დაავადებას მათში, მგრძნობიარე ადგილობრივი მოსახლეობისგან განსხვავებით, სადაც პარაზიტები ხდებოდნენ ვირულენტურები და ფართოდ გავრცელებულნი. ამ ფენომენის ერთი მაგალითი არის გამანადგურებელი ეფექტი იმ დაავადებებისა, რომლებიც ევროპელებმა შეიტანეს ადგილობრივ ამერიკელებში.

პარაზიტებისა და მტარებლების ორმხრივი თანაარსებობა ბადებს მრავალ კითხვას (Jackson et al. 1969, 1970). მაგალითად, როგორ იცავს თავს ნაწლავის მატლი მონელებისგან? როგორ იცავენ თავს მტარებლის სისხლის დინებაში მოხვედრილი ორგანიზმები იმუნური მექანიზმების გამანადგურებელი მოქმედებისგან. ისინი ხომ როგორც წესი, ასტიმულირებენ ანტისხეულების ფორმაციას, რომელიც სპეციალურად უცხო ცილებს ესხმის თავს?

წარმატებულმა პარაზიტებმა მოძებნეს რამდენიმე გზა თავიანთი მტარებლების იმუნური სისტემისთვის გვერდის ასავლელად (Bloom 1979). ზოგიერთი, დაავადებათა გამომწვევი მიკროსკოპული ორგანიზმი გამოყოფს ქიმიურ ნივთიერებებს, რომლებიც თრგუნავენ მტარებლის იმუნურ სისტემას (Schwab 1975). სხვებს აქვთ ზედაპირული ცილები, რომლებიც ახდენენ მტარებლის ანტიგენების იმიტაციას და ამრიგად, ხვდებიან იმუნური სისტემის თვალთახედვის მიღმა (Damien 1964). ცნობილია, რომ

ზოგიერთი შისტოსომა იწვევს იმუნურ რეაქციას, როდესაც ისინი შედიან მტარებელში, მაგრამ არ ექვემდებარებიან ანტისხეულების თავდასხმას, რადგან ისინი იმოსებიან მტარებლის ცილებით მანამ, სანამ ანტისხეულები მომრავლდებიან (Smithers et al. 1969). შედეგად, სხვა პარაზიტები ვეღარ ახდენენ მტარებლის ინფიცირებას, დგანან რა ანტისხეულების ბარიერის წინაშე, რომელსაც ასტიმულირებს ახლა უკვე გავრცელებული შემოღწეული პარაზიტი. შადი (1966) მიიჩნევდა, რომ პარაზიტებს შეეძლოთ, გამოეყენებინათ თავიანთი მტარებლების იმუნური რეაქციები ამ გზით კონკურენტი პარაზიტების განსაღწევად. როდესაც ეს რეაქციები გავლენას ახდენს მჭიდრო ნათესაური კავშირის პარაზიტებზე, ეს ცნობილია ორმხრივი **გამძლეობის სახელით** (Cohen 1973, Kazacos and Thorson 1975). მაგალითად, შისტოსომების, უპირატესად ადამიანური ფორმები არ ემორჩილებიან ზოგად წესს და არიან უკიდურესად ვირულენტურები. თუმცა, ადამიანში, რომელიც ადრე ინფიცირებული იყო სხვა სახეობის შისტოსომური სახეობით — ისეთით, რომელსაც ნაკლები გავლენა აქვთ ადამიანებზე — პარაზიტის პათოგენური ეფექტები მნიშვნელოვნად რბილდება (Lewert 1970).

პარაზიტოიდები

მწერებს შორის, განსაკუთრებით სიფრიფანა ფრთიანების (ფუტკრები, კრაზანები და ჭიანჭველები) და ორფრთიანთა (ბუზები) ოჯახის წევრებს შორის, არის ზოგიერთი სახეობა, რომელსაც პარაზიტოიდები ეწოდებათ. მათი სასიცოცხლო ციკლები მოიცავენ როგორც მტაცებლობის, ისე პარაზიტოიზმის თვისებებს. ტიპურ პარაზიტოიდთა სასიცოცხლო ციკლებში, მამრთან დაწყვილების შემდეგ, ზრდასრული მდედრი მიდის მტარებლის საძიებლად, რომელიც გამოიყენება საკვებ წყაროდ მისი ნაშიერებისთვის. ის დებს კვერცხებს მტარებლის გარეთ **ექტოპარაზიტოიზმის** ან მის შიგნით **ენდოპარაზიტოიზმის** შემთხვევაში. ეს უკანასკნელი მიიღწევა გრძელი კვერცხსაადების დახმარებით. მდედრმა უნდა შენიშნოს მტარებელი, დაიმორჩილოს, თუ საჭირო გახდება და ხანდახან წაიღოს ის სასურველ ადგილამდე. ის ფლობს მტაცებლების მსგავს ადაპტაციებს. როდესაც კვერცხი დადებულია ან მოხვედრილი მტარებლის შიგნით, ვითარდება ლარვად, რომელიც იყენებს მტარებელს საკვების მარაგის სახით. ენდოპარაზიტოიდების შემთხვევაში, ლარვა პირდაპირ კვებით იკვალავს გზას მტარებელიდან, ანადგურებს რა მას პროცესში. პარაზიტოიდთა შესწავლა იკავებს ცენტრალურ ადგილს ეკოლოგიური თეორიის განვითარებაში და ბოლო თავებში ჩვენ განვიხილავთ პარაზიტოიდების სასიცოცხლო ციკლის დეტალებს (Godfray 1994).

დასკვნა

1. ორგანიზმების გარემო მოიცავს როგორც ბიოტურ, ისე აბიოტურ კომპონენტებს. გარემოს ბიოტური კომპონენტები შედგებიან ორგანიზმებს შორის ინტერაქციებისგან, როგორიცაა მტაცებლობა, ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი. აბიოტური გარემოსგან განსხვავებით, ბიოტური გარემო ვითარდება და მრავალფეროვნდება.

2. ორგანიზმის ევოლუციური რეაქციები აბიოტურ გარემოზე ხელს უწყობს ფორმისა და ფუნქციის კონვერგენციას. ხოლო რეაქციები ბიოტურ გარემოზე — მრავალფეროვნებას. ამის მიზეზი არის ის, რომ ბიოტური ფაქტორები ურთიერთქმედებენ ერთმანეთთან. მტაცებლობის ან ბალახისმჭამელობის თავიდან აცილების ინოვაციები წარმოადგენს სელექციურ ზეწოლას მტაცებლებსა და ბალახისმჭამელებზე და ამრიგად, იწვევს ევოლუციურ ცვლილებას.

3. მტაცებლები უნდა იყვნენ ადაპტირებული მსხვერპლის პოვნისთვის, უნდა გააკეთონ არჩევანი მსხვერპლს შორის, დაიჭირონ, მოკლან და შემდეგ შეჭამონ იგი. მსხვერპლთან შედარებით დიდი ზომა, ბასრი კბილები, მახვილი მხედველობა და სისწრაფე, ხორცის მჭამელთა ადაპტაციებია.

4. ორგანიზმებმა, შეიძლება, თავი აარიდონ მტაცებლობას დამალვითა და თავის არიდებით, ქიმიური, სტრუქტურული და ბეჰევიორისტული დამცავი მექანიზმებით და მტაცებლებისგან გაქცევით. ჩრყპსის და გამაფრთხილებელი შეფერილობა უგემური და საჭმელად უვარგისი ორგანიზმების კონტრასტული დაცვის მაგალითებია. ზოგიერთი გემრიელი ორგანიზმი ახდენს უგემური ორგანიზმების იმიტირებას, როგორც მტაცებლობისგან თავის დაღწევის საშუალებას.

5. მწერები იყენებენ ქიმიურ ნივთიერებებს მტაცებლებისგან თავის დასაცავად. ზოგიერთი ქიმიკატი საზიანოა მტაცებლებისთვის, აფრთხობს მათ და ხელს უშლის თავდასხმას. სხვა ქიმიკატები, როგორიცაა

საგანგაშო ფერომონები, აფრთხილებენ ჯგუფის სხვა მწერებს მტაცებლის თავდასხმის შესახებ.

6. ბალახისმჭამელები საოცრად სელექციურები არიან, როგორც იმ მცენარის სახეობებთან მიმართებაში, რომელსაც ჭამენ, ასევე მცენარის გარკვეული ნაწილებისადმი. მტაცებლების მსგავსად, ბალახისმჭამელებს უნდა ჰქონდეთ ადაპტაციები სასურველი მცენარის პოვნისთვის, ინდივიდუალური მცენარის არჩევისთვის და მისთვის სასურველი მცენარის ნაწილის მოძებნისთვის, მცენარის მიერ წარმოებული მეორადი ქიმიკატების თავიდან ასაცილებლად ან გაუვნებელყოფისთვის და მცენარის ქსოვილის მონელებისთვის.

7. მცენარეთა მჭამელი მწერები წარმოადგენს ბალახისმჭამელთა უმსხვილეს ჯგუფს. მათ შორის უპირატესი არიან მუხლუხოები, პეპლებისა და ჩრჩილების ლარვული ფაზა.

8. ბალახისმჭამელებს, შეუძლიათ, თავი დაიძვრიონ მცენარის დამცავი საშუალებებისგან თავის არიდებით, მცენარის დამცავი საშუალებების პირდაპირი ნეიტრალიზებით. როგორც ეს ხდება ეკლებისა და ბუსუსების მოშორებისას ან ტოქსიკური რეზერვუარებისგან მოშორებით კვებისას.

9. მცენარეები უმკლავდებიან ბალახისმჭამელთა თავდასხმებს სხვადასხვა გზით, მათ შორის საზიანო ან ტოქსიკური მეორადი ნაერთების წარმოებით და ეკლების, ბუსუსების და ცვილოვანი საფარის განვითარებით.

10. მტარებელი-პარაზიტის ურთიერთობები წარმოადგენს სპეციალიზებული ტიპის ინტერაქციებს, რომელთაც ახასიათებთ პარაზიტების კომპლექსური სასიცოცხლო ციკლები. ეს საჭირო გახდა მტარებლების მოძებნისა და ინფიცირების სიძნელის გამო. ამასთან, პარაზიტები და მტარებლები ხშირად ავითარებენ დელიკატურ ბალანსს იმიტომ, რომ პარაზიტის კეთილდღეობა, შეიძლება, დამოკიდებული იყოს მტარებლის გადარჩენაზე.

საპარაზიოზები

1. მოიფიქრეთ, რა გზებით შეეძლო ბიოტურ გარემოს, გავლენა მოეხდინა ადამიანთა ევოლუციაზე? რომელი ყველაზე მნიშვნელოვანი ორგანიზმები არსებობენ ადამიანთა ბიოტურ გარემოში?

2. პარაზიტოლოგები დიდი ხანია მიიჩნევენ, რომ მტარებლისა და პარაზიტის თანადადაპტაცია იწვევს ისეთ სიტუაციას, რომელშიც პარაზიტს მხოლოდ საშუალო ნეგატიური ეფექტი აქვს მტარებელზე ანუ პარაზიტი, რომელიც ძალიან მავნებელია მტარებლისთვის, მიიჩნევა ამ მტარებლის ევოლუციურად ახალ პარაზიტად. ეკოლოგებმა კითხვის ნიშნის ქვეშ დასვეს ეს მოსაზრება. იმაზე დაყრდნობით, თუ რა იცით ევოლუციის, ბუნებრივი გადარჩევის და პარაზიტთა სასიცოცხლო ციკლის

შესახებ, განავითარეთ არგუმენტი, რომელიც დაუპირისპირდება ამ მოსაზრებას.

3. ორგანიზმთა შეზღუდული რიცხვი ადაპტირებულია გამოქვაბულებში მთლიანად ცხოვრებას. მათ შორის არიან ქვაბულის სალამანდრები. რატომ არ არსებობენ ქვაბულთან ადაპტირებული ბაყაყები?

4. ევოლუცია ბიოტური გარემოს საპასუხოდ იწვევს მრავალფეროვნებას. ნიშნავს თუ არა ეს, რომ ორგანიზმები გაუმჯობესებულნი არიან ევოლუციის მიერ? ანუ თანამედროვე ორგანიზმები თავიანთ წინაპრებზე უკეთესები არიან?

თავი 8



ბუნებრივი სამყაროს კლიმატი, ტოპოგრაფია და მრავალფეროვნება

გზამკვლევი კითხვები

- რატომ არის ნალექები უფრო მეტად ტროპიკებში, ვიდრე არქტიკულ რეგიონებში?
- როგორ ზემოქმედებს მზე გლობალურ კლიმატურ სისტემაზე?
- როგორ იცვლება წყლის ტემპერატურა ზომიერი სარტყლის ტბებში სეზონთან ერთად?
- რა გავლენას ახდენს ელ იყო სამხრეთ წყნარი ოკეანის მიქცევებზე და მსოფლიოს კლიმატურ სისტემაზე?
- როგორ უკავშირდება ერთმანეთს გლობალური კლიმატური სისტემა და ადგილობრივი პირობები?
- რა კავშირია ევაპოტრანსპირაციას, ფოტოსინთეზს, უდაბნოების ტემპერატურასა და ფოთლოვანი ტყეების ტემპერატურებს შორის?
- რა მნიშვნელოვანი მასშტაბი არსებობს მცენარეთა გავრცელების თვალსაზრისით?
- რა ფაქტორებია მნიშვნელოვანი მცენარეთა ადგილობრივი გავრცელების განსაზღვრისას?
- რა მნიშვნელოვანი ბიომები არსებობს მსოფლიოში და სადაა ისინი განლაგებული?

ცხოველების, მცენარეების, სოკოების, ბაქტერიებისა თუ ერთუჯრედიანების არც ერთ სახეობას არ შეუძლია, აიტანოს დედამიწაზე არსებული ყველა პირობა. თითოეული მათგანი ეგუება მხოლოდ გარკვეულ ტემპერატურულ, ნალექიანობის, ნიადაგის პირობების, მარილიანობის და სხვა ფიზიკური ფაქტორების დიაპაზონს (იხ. IV-VI თავები). თითოეული სახეობის უპირატესობები და ამტანობა განსხვავდება სხვა დანარჩენისგან.

ორგანიზმები გარემოსთან ადაპტირდება ფორმისა და ფუნქციის მოდიფიცირებით. განსხვავებები გარემო პირობებში, ხშირად იწვევს განსხვავებებს მცენარეებისა და ცხოველების ფორმასა და ფუნქციაში. ვარიაციები ფიზიკურ პირობებში მომდინარეობს ფაქტორთა ორი ძირითადი კლასიდან: კლიმატი და ტოპოგრაფია. სახმელეთო ორგანიზმების უმრავლესობისთვის, კლიმატი მოიცავს მახასიათებელ ტემპერატურასა და ნალექიანობას რეგიონში. კლი-

მატი ურთიერთქმედებს ტოპოგრაფიასა და მიწის სხვა თვისებებთან, რათა შექმნას ადგილობრივი ცვლილება. წყლის ორგანიზმებისთვის ტემპერატურა და მარილიანობა ასრულებენ კლიმატური ფაქტორების როლს, ხოლო ოკეანეების სიღრმეები, დინებები და ტბები ქმნიან ტოპოგრაფიულ მრავალფეროვნებას, რომელზეც წყლის ორგანიზმებს აქვთ საპასუხო რეაქციები თავისი ადაპტაციებისა და პოპულაციების გავრცელების სახით.

მინიშნებები ბიოლოგიურ სამყაროში მრავალფეროვნების წარმოშობის შესახებ, შეიძლება, მოვიძიოთ ფიზიკური სამყაროს ცვლილებების შესწავლისას. დედამიწის ზედაპირი, მისი წყლები და ატმოსფერო წარმოადგენს უზარმაზარ სითბურ მანქანას, რომელიც თერმოდინამიკის კანონებს ემორჩილება. კლიმატს განსაზღვრავს მზის ენერგიის შთანთქმა და მისი განაწილება დედამიწის გარშემო. დედამიწის ზედაპირი მრავალფეროვნაია (შიშველი

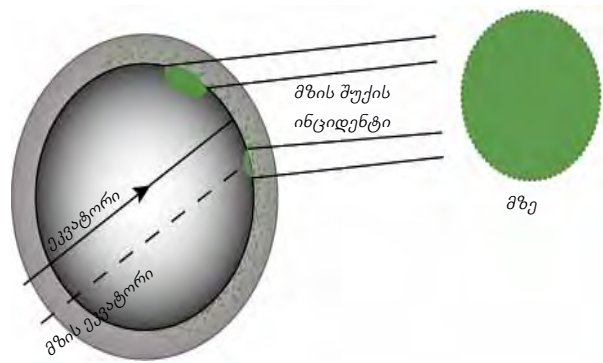
კლდე, ტყიანი ნიადაგი, ოკეანე, გაყინული ტბა და ა.შ.), ცვალებადია. მისი უნარი, შთანთქოს მზის სხივები, ქმნის დიფერენცირებული გათბობისა და გაგრილების შესაძლებლობას. დედამიწის მიერ შთანთქმული სითბური ენერგია საბოლოო ჯამში ისევე უკან სივრცეში სხივდება. მანამდე ის გადის ტრანსფორმაციას, რომელიც ახორციელებს წყლის აორთქლებისა და ატმოსფეროსა და ოკეანეების ცირკულაციაში შენატანების სამუშაოს. ყველა ეს ფაქტორი ქმნის ფიზიკური პირობების დიდ მრავალფეროვნებას, რომელმაც თავის მხრივ, ხელი შეუწყო ეკოსისტემათა დივერსიფიკაციას. ამ თავში ჩვენ აღვწერთ კლიმატისა და ტოპოგრაფიის ამ ნიშნებს.

როგორც მესამე თავში იყო აღნიშნული, ორგანიზმების აქტივობას შეუძლია ფიზიკური გარემოს შეცვლა. ადამიანებს შეუძლიათ, შეცვალონ კლიმატური პირობები ბუნებრივ სამყაროში ენერგიისა და ნივთიერებათა დინების შეცვლით. დედამიწის კლიმატის მაკონტროლებელ მექანიზმზე უარყოფით ზეგავლენას ახდენს ადამიანების ინდუსტრიული და სასოფლო-სამეურნეო საქმიანობა, რაც გარკვეულ შემოფოთებას იწვევს.

ამ ინტერაქციებს ჩვენ განვიხილავთ წიგნის მესამე ნაწილში ბუნებრივ სამყაროში ენერგიისა და ნივთიერებების მოძრაობის შესახებ საუბრისას.

8.1 განადგობათა ერთად მზის რადიაციის ცვლილება აქმნის უდიდეს გლობალურ სტრუქტურებს ტემპერატურასა და ნალექებში

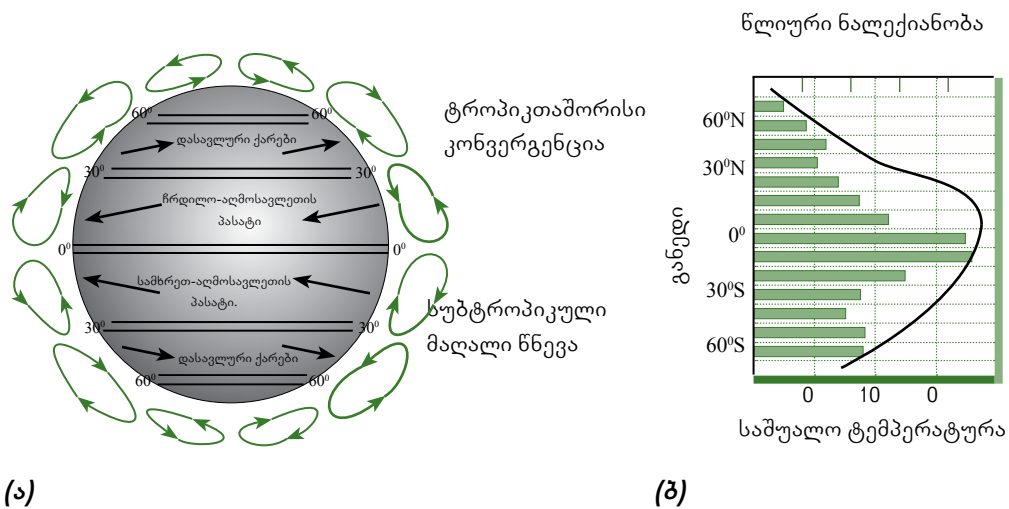
დედამიწის კლიმატი ცივი და მშრალი ხდება პოლუსებისკენ და ცხელი და ნოტიო – ეკვატორისკენ. მიუხედავად იმისა, რომ ამ გამარტივებას მრავალი გამონაკლისი აქვს, კლიმატი მართლაც ამჟღავნებს ფართოდ განსაზღვრულ კლიმატურ ნიშნებს ან სტრუქტურებს. კლიმატის ამ გლობალური ცვლილების უმთავრესი მიზეზი არის მზის სინათლის უფრო დიდი ინტენსივობა ეკვატორზე მაღალ განედებთან შედარებით. ეს არის უბრალოდ შედეგი მზის დახრილობის კუთხისა დედამიწის სხვადასხვა განედთან მიმართებაში (ნახ. 8-1). მზე ათბობს ატმოსფეროს, ოკეანეებსა და მიწას ყველაზე ძლიერ მაშინ, როდესაც ის ზუსტად ვერტიკალურად დაჰყურებს მათ. მზის სინათლის სხივი უფრო დიდ არეალზე ვრცელდება, როდესაც მზე პორიზონტს უახლოვდება და ის ასევე უფრო გრძელ გზას გადის ატმოსფეროში, სადაც მისი ენერგიის დიდი ნაწილი აირეკლება ან შთაინთქმება და სხივდება სივრცეში სითბოს სახით ატმოსფეროს მიერ. მზის უმაღლესი პოზიცია ყოველ დღე ვარირებს ზუსტად ტროპიკების პერპენდიკულარულიდან — პორიზონტალურ პოლუსებისკენ. ამრიგად, მზის გამათბობელი ეფექტი მცირდება ეკვატორიდან პოლუსებისკენ.



ნახ. 8-1 მზის გამათბობელი ეფექტი ყველაზე დიდია ეკვატორზე, რადგან მზის სხივები პერპენდიკულარულად ეცემა იქ და პირდაპირ ზემოდან ანათებენ დედამიწის ზედაპირს შუადღისას. მაღალ განედებზე მზის სინათლე დედამიწას ბლაგვი კუთხით ეცემა და ამიტომ უფრო ვრცელ არეალზე ვრცელდება, მან ასევე დედამიწის ატმოსფეროს დიდი ნაწილი უნდა გაიაროს.

ჰაერის დინებათა მიმართულებები და ნალექიანობა

თბილი ჰაერი ფართოვდება, ხდება ნაკლებად მკვრივი და იწვევს მაღლა. როდესაც ჰაერი თბება, იზრდება მისი უნარი, შეიკავოს წყლის ორთქლი და აორთქლება ჩქარდება. სველი ზედაპირიდან აორთქლების სიჩქარე თითქმის ორმაგდება ტემპერატურის ყოველი 10° -ით ზრდასთან ერთად. ჰაერის მასა, რომელიც მაღლა ადის ტროპიკებში მზის გამათბობელი ზემოქმედების გამო, საბოლოო ჯამში ვრცელდება ატმოსფეროს მაღალი ფენების სამხრეთითა და ჩრდილოეთით. ქვევიდან მას ჩაენაცვლება ზედაპირული ჰაერის მასები სუბტროპიკული განედებიდან. ჰაერში ასული ტროპიკული ჰაერის მასა გრილდება, როდესაც ის ასხივებს სითბოს სივრცეში. იმ დროისთვის, როდესაც ეს მასა გავრცელდება 30° -ით ეკვატორის (განედის ნულოვანი პარალელი, რომელიც მდენარეობს პირდაპირ მზის ქვეშ) ჩრდილოეთით და სამხრეთით, ის უკვე საკმარისად მკვრივი ხდება იმისთვის რომ კვლავ დედამიწაზე დაეშვას, რითაც ასრულებს ატმოსფეროში ჰაერის ციკლს (ნახ. 8-2ა). ამ სახის ცირკულირების მოდელს **ჰედლის სექცია** ეწოდება. ერთი ჰედლის სექცია ფორმირდება დედამიწის გარშემო ეკვატორის ჩრდილოეთით, ხოლო მეორე სამხრეთით. ამ ტროპიკული ჰედლის სექციების უკვე გაციებული, ჩაძირვადი ჰაერი ეკვატორიდან 30° -ით სამხრეთით ან ჩრდილოეთით წარმოშობს მეორად ჰედლის სექციებს ზომიერ რეგიონებში, რომლებიც ცირკულირებენ პოლუსების მიმართულებით. ჰედლის სექციების ცირკულაცია იწვევს ჰაერის მასების გადაადგილებას დაახლოებით 60° -ამდე ჩრდილოეთით და სამხრეთით. ეს კი, თავის მხრივ იწვევს პოლარული ჰედლის სექციების ფორმაციას. ჰაერის ეს ცირკულაცია გამოწვეულია ატმოსფეროს განსხვავებული გახურებით განედების მიხედვით (Graedel and Crutzen 1995).

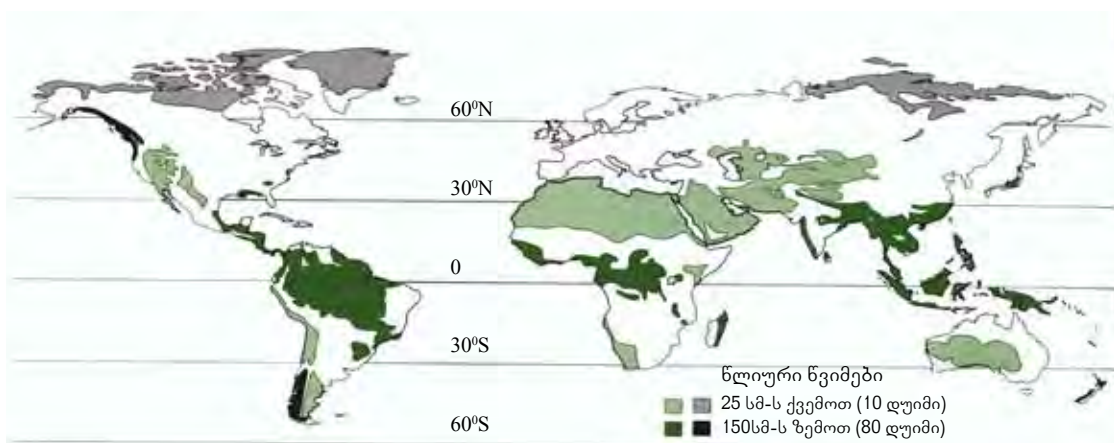


ნახ. 8-2 (ა) დედამიწის ზედაპირის დიფერენცირებული გათბობა ქმნის ჰაერის ცირკულაციის ჰედლის სექციებს. თბილი, ნოტიო ჰაერი ზევით იწევს ტროპიკებში და იწვევს ჭარბ წვიმიანობას. გრილი, მშრალი ჰაერი ეშვება სუბტროპიკული განედების ზედაპირზე. ტროპიკთაშორისი კონვერგენცია განედური სარტყელშია მზის ეკვატორში, რომლის ზედაპირის ფარგლებშიც ჩრდილოეთის და სამხრეთის ქარები ერთდებიან. (ბ) ნაჩვენებია საშუალო ნლიური ნალექიანობა (მწვანე სვეტები) და ტემპერატურა (შავი მრუდი) 10°-იან განედურ სარტყელში მატერიკის ფარგლებში. რადგანაც გრაფიკში ნაჩვენებია საშუალო მაჩვენებლები მრავალი ადგილიდან, ის გაუგებარს ხდის ცვლილებებს თითოეულ განედურ სარტყელში (Data from Clayton 1944).

რეგიონს, რომლის ფარგლებშიც ჰაერის ზედაპირული დინებები ჩრდილოეთ და სამხრეთ სუბტროპიკებიდან ხედებიან ეკვატორულ რეგიონში და იწყებენ ზევით სვლას მზის გამათბობელი გავლენის ქვეშ, ეწოდება **ტროპიკთაშორისი კონვერგენცია**. როდესაც ნოტიო ტროპიკული ჰაერი ზევით ადის და გაგრილებას იწყებს, სინოტივე კონდენსირდება ღრუბლებისა და ნალექების შესაქმნელად. ამრიგად, ტროპიკები სველია არა იმიტომ, რომ ტროპიკულ განედებში ყველაზე მეტი წყალია, არამედ იმიტომ, რომ წყალი ყველაზე სწრაფად ტროპიკულ

ატმოსფეროში ცირკულირებს. მზის გამათბობელი ეფექტი აიძულებს წყალს, აორთქლდეს და გამთბარი ჰაერის მასები მაღლა ავიდეს. როდესაც თბილი, ნოტიო ჰაერი ადის მაღლა, ის გრილდება. საბოლოოდ, სინოტივე კონდენსირდება და ქმნის ღრუბლებს. სინოტივის წვეთები ღრუბლებში ეხეთქება ერთმანეთს და ერთიანდება. საბოლოო ჯამში იქმნება იმაზე დიდი წვეთები, ვიდრე ჰაერს შეუძლია, შეიკავოს და ბრუნდება დედამიწაზე ნალექების სახით (ნახ. 8-2).

ჰაერის მასას, რომელიც მოძრაობს მაღლა ატმოსფეროში სამხრეთისა და ჩრდილოეთისკენ,



ნახ. 8-3 მსოფლიოს უმსხვილესი უდაბნოების (რეგიონები 25 სმ-ზე (10 დუიმი) ნაკლები ნლიური ნალექიანობით) და სველი ადგილების (150 სმ-ზე (80 დუიმი) მეტი ნლიური ნალექიანობით) გავრცელება. მუქად შეფერილი ადგილები ტროპიკული ტყეებია. ნათლად შეფერილი ადგილები სუბტროპიკული უდაბნოებია. შავი ადგილები დასავლეთ ჩრდილო ამერიკაში, ჩილესა და ახალ ზელანდიაში ზომიერი წვიმიანი ტყეებია, ხოლო ნაცრისფერები – არქტიკული უდაბნოები (After Espenshade 1971).

შორს ტროპიკთაშორისი კონვერგენციისგან, უკვე დაკარგული აქვს წყლის უმეტესი ნაწილი ტროპიკებში ნალექიანობის დროს. როდესაც ის დაშვებას და გათბობას იწყებს სუბტროპიკულ განედებში, მისი აორთქლებისა და წყლის შეკავების შესაძლებლობები იზრდება. როდესაც ჰაერის მასა მიწის დონეზე ეშვება სუბტროპიკებში და ვრცელდება ჩრდილოეთსა და სამხრეთისკენ, ის იღებს სინოტივს მიწიდან, ქმნის რა მშრალი კლიმატის ზონებს, რომლებიც განლაგებულია 30°-ზე ეკვატორის ჩრდილოეთით და სამხრეთით (ნახ. 8-3). მსოფლიოს ყველა დიდი უდაბნო – არაბეთის, საჰარის, კალაჰარის და ნამიბიის აფრიკაში, ატაკამასი სამხრეთ ამერიკაში, მოჯავიის, სონორანის და ჩიჰუაჰუასი ჩრდილოეთ ამერიკაში და ავსტრალიის ამ სარტყლის ფარგლებში ხვდება.

მეორე გავლენას ნალექიანობის გლობალურ სისტემაზე კონტინენტების პოზიცია ახდენს. ერთნაირ განედზე წვიმა უფრო უხვად სამხრეთ ნახევარსფეროში მოდის, რადგან აქ ოკეანეები და ტბები ფარავენ ზედაპირის უმეტეს ნაწილს (81%, ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს 61%-თან შედარებით: List 1966). წყალი ორთქლდება უფრო სწრაფად გაშლილი წყლის ზედაპირებიდან, ვიდრე ნიადაგიდან და მცენარეულობიდან.

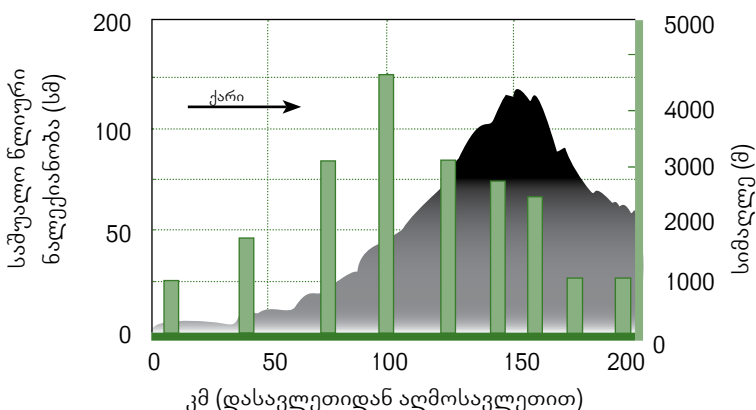
მზის ენერგია ამოძრავებს ქარებს. დედამიწის ბრუნვამიმართულებას უცვლის ზედაპირულ ნაკადებს ჰედლის სექციაში დასავლეთ ტროპიკებისკენ და აღმოსავლეთ შუა განედებისკენ. შედეგად, წარმოშობილ ქარებს **პასატები** და **დასავლეთის ქარები** ეწოდებათ (ნახ. 8-2). ჰაერის ამგვარი დინებები ხელს უწყობს წყლის ორთქლის გავრცელებას ატმოსფეროში. მართლაც, ქარები ურთიერთქმედებენ ტოპოგრაფიასთან ნალექების შესაქმნელად. მთები ჰაერს მაღლა სწევენ, რითაც იწვევენ მის გაგრილებას და სინოტივის დაკარგვას მათაა ქედების ქარისმხრივ ფერდობებზე დანალექების სახით. როდესაც ჰაერი ეშვება მთის ქარსაწინააღმდეგო ფერდობზე და ჩადის მის ქვემოთ არსებულ დაბლობებში, ის იღებს

სინოტივს და ქმნის მშრალ გარემოს, ეგრეთ წოდებულ **წვიმის ჩრდილს** (ნახ. 8-4). აზიის დიდი უდაბნოები განლაგებულია ვრცელი მთიანი სისტემების წვიმის ჩრდილში.

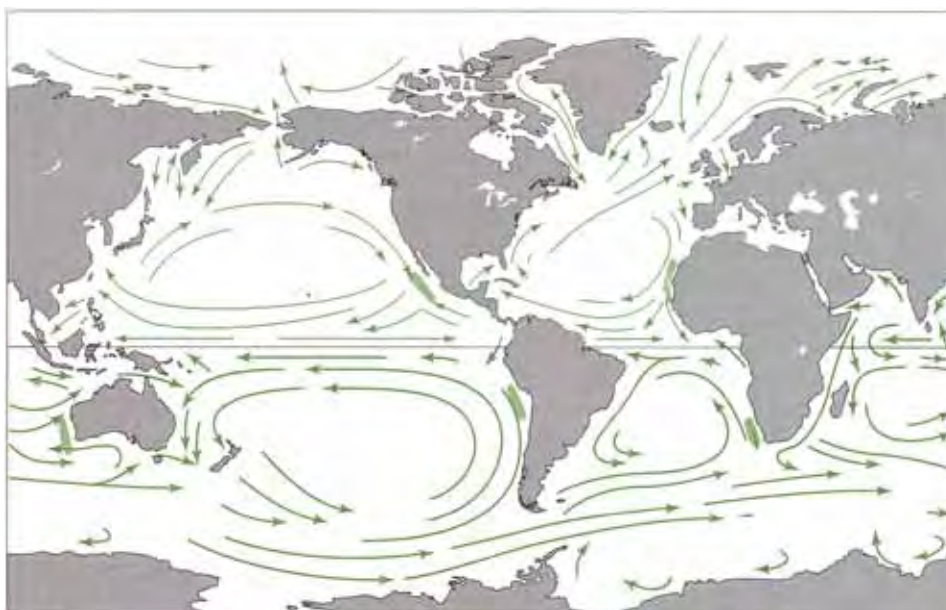
კონტინენტის შუა ნაწილი, როგორც წესი, უფრო მშრალია ვიდრე მისი სანაპირო, უბრალოდ იმიტომ, რომ იგი დაშორებულია ოკეანიდან. მეტიც, სანაპიროების კლიმატი ნაკლებად იცვლება, ვიდრე შინაგანი ტერიტორიისა, რადგან ოკეანეების მიერ სითბოს შთანთქმის უნარი ამცირებს ტემპერატურის ფლუქტუაციას. მაგალითად, ყველაზე თბილი და ცივი საშუალო თვიური ტემპერატურა აშშ-ის წყნარი ოკეანის სანაპიროზე პორტლენდთან, ორეგონის შტატში, განსხვავდება 16°C-ით. უფრო სიღრმეში ეს დიაპაზონი იზრდება და აღწევს 18°C განსხვავებას სპოკენში, ვაშინგტონის შტატში. 26°C-ს ჰელენაში, მონტანას შტატში და 33°C ბისმარკში, ჩრდილოეთ დაკოტას შტატში.

ოკეანური გარემოები

ოკეანეთა დინებები უდიდეს როლს თამაშობს დედამიწის ზედაპირზე სითბოს მოძრაობაში და ამით გავლენას ახდენს კონტინენტების კლიმატზე. დიდი ოკეანეების აუზებში ცივი წყალი მოძრაობს ტროპიკებისკენ კონტინენტების დასავლეთი სანაპიროების გასწვრივ, თბილი წყალი კი მიდის ზომიერი განედებისკენ კონტინენტების აღმოსავლეთი სანაპიროების გასწვრივ (ნახ. 8-5). პერუს ცივი დინება მოძრაობს ანტარქტიკული ოკეანიდან ჩილესა და პერუს სანაპიროების გასწვრივ, რითაც ქმნის გრილ, მშრალ გარემოს სამხრეთ ამერიკის დასავლეთ სანაპიროზე ეკვატორთან ახლოს. ამის საპირისპიროდ, თბილ გოლფსტრიმს, რომელიც მექსიკის ყურიდან მოემართება, თან მიაქვს რბილი კლიმატი დასავლეთ ევროპისა და ბრიტანეთის კუნძულების უკიდურეს ჩრდილოეთამდე.



ნახ. 8-4 სიერა ნევადას მთიანი მასივის გავლენა ადგილობრივ ნალექიანობაზე იწვევს წვიმის ჩრდილს აღმოსავლეთით. ქარები უპირატესად დასავლეთიდან მოდიან კალიფორნიის ცენტრალური დაბლობის გადაკვეთით. როდესაც სინოტივი დატვირთული ჰაერი ზევით აიტანება მთების მიერ, ის გრილდება და სინოტივს კონდენსირდება, რაც გამოიხატება მაღალ ნალექიანობაში მთების დასავლეთ ფერდობზე. როდესაც ჰაერი დაეშვება ქვემოთ აღმოსავლეთ ფერდობზე, ის თბება და იწყებს სინოტივის აკრეფას, რითაც ქმნის მშრალ პირობებს დიდ ტერიტორიაზე. (After Piangka 1988.)

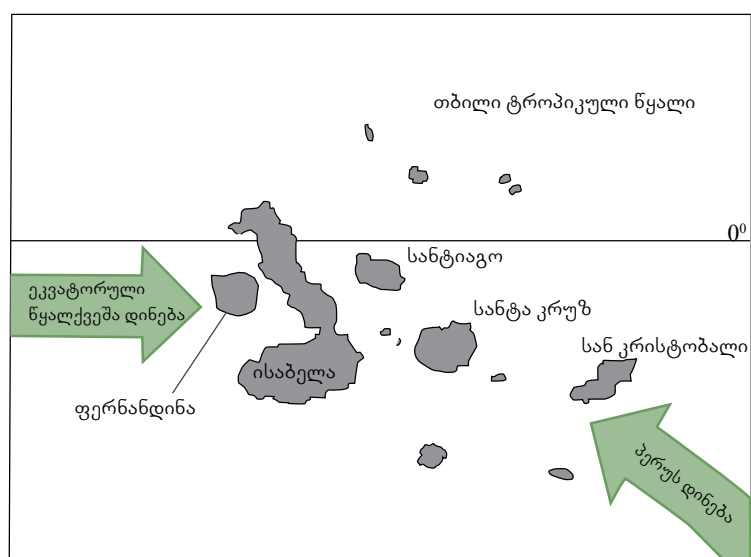


ნახ. 8-5 მსოფლიო ოკეანეთა უმსხვილესი ზედაპირული დინებები. წყლის მოძრაობა, როგორც ნესი, საათის მიმართულებით ხორციელდება ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში და მის საანინალმდეგოდ სამხრეთში. მაღალი აპველინგის (წყლის დონის აწევა) ზონები აღნიშნულია მწვანედ. წყნარი ოკეანის დასავლეთ პერუს დინებას ხშირად ჰუმბოლდტის დინებასაც უწოდებენ. (After Schlesinger 1991; from Knauss 1978.)

თავად ოკეანეების ფიზიკური პირობები, ისევე როგორც ატმოსფეროსი, კომპლექსურია. ცვლილებებს ამ პირობებში ქარები იწვევენ, რომლებიც ამოძრავებენ ოკეანეების უმსხვილეს ზედაპირულ დინებებს. დიდ გავლენას ახდენს ოკეანის აუზთა ტოპოგრაფიაც. ამასთან, წყლის სიმკვრივეში განსხვავება ტემპერატურასა და მარილიანობაში ცვლილების გამო უფრო ღრმა დინებებს იწვევს.

ზევით მიმართულ წყლის მასების ნებისმიერ გადაადგილებას **აპველინგი** ეწოდება. ვერტიკალური აპველინგის დინებები თავს იჩენს ყოველთვის, როდესაც ზედაპირის დინებები ერთმანეთს შორდება, როგორც ეს წყნარი ოკეანის დასავლეთ, ტროპიკულ ნაწილში ხდება. როდესაც ზედაპირის დინებები

განცალკევდებიან, ისინი ღმა ფენებიდან წყალს ზევით ამოდეენიან. ძლიერი აპველინგის ზონები არსებობენ კონტინენტების დასავლეთ სანაპიროებთანაც, სადაც ზედაპირის დინებები მიემართება ეკვატორისკენ. დედამიწის ბრუნვის საინტერესო შედეგია ზედაპირული დინებების გადახრა კონტინენტური საზღვრებიდან, რასაც ხელს უწყობს პასატები. როდესაც ოკეანის წყალი შორდება კონტინენტს, ის იცვლება სიღრმიდან ამოსული წყლებით. რადგანაც ეს წყალი საკვები ნივთიერებებით მდიდარია, აპველინგის ზონები ხშირად ძალიან მაღალი ბიოლოგიური პროდუქტიულობის რეგიონები არიან. ამათგან, ყველაზე ცნობილია თევზეულობით მდიდარი ბენგუელას დინება სამხრეთ აფრიკის დასავლეთ



ნახ. 8-6 გალაპაგოსის არქიპელაგის უმსხვილესი დინებების რუკა. უმნიშვნელოვანესი გავლენაა ჩრდილოეთის ღრმა, ტროპიკული წყლები; პერუს ცივი დინება, რომელიც სამხრეთ-აღმოსავლეთიდან მოედინება და ცივი, საკვები ნივთიერებებით გაჯერებული ეკვატორული წყალქვეშა დინება, რომელიც გამოიდევენა ზედაპირისკენ, როდესაც ის ხვდება დასავლეთის ჯგუფის კუნძულებს. (After Houvenagel 1981)

სანაპიროს გასწვრივ და ასევე, თევზეულობით მდიდარი პერუს დინება სამხრეთ ამერიკის დასავლეთ სანაპიროს გასწვრივ.

დაბალი ტემპერატურა და მაღალი მარილიანობა ოკეანის ზედაპირთან შეიძლება გამოიხატოს ვერტიკალურ დინებებში, რადგან ცივი, მარილიანი წყალი უფრო მძიმეა და ადვილად იძირება. ეს პირობები ყველაზე მკვეთრად გამოხატულია ანტარქტიდის კონტინენტზე. როდესაც წყალი იყინება ყოველ ზამთარს, მარილი გამოიყოფა ყინულის კრისტალიდან. ეს იწვევს ქვეშ არსებული წყლის მარილიანობის მყისიერ ზრდას. ეს მკვეთრი წყალი დაბლა ეშვება და ქმნის ანტარქტიკის ფსკერის წყლებს, რომელიც ვრცელდება ჩრდილოეთით ოკეანის აუზებზე. ანტარქტიდის კონტინენტთან ახლოს, მას ზედაპირზე ცვლის ე.წ. ატლანტიკური ღრმა წყალი, რომელიც ნელა მიიწევდა სამხრეთისკენ დიდ სიღრმეზე ასობით წლის მანძილზე. ეს წყალი ზედაპირს აღწევს ჟანგბადგამოცლილი, მაგრამ საკმაოდ მდიდარი საკვები ნივთიერებებით იმისთვის, რომ ხელი შეუწყოს საოცრად მაღალ პროდუქტიულობას. ანტარქტიკის გარშემო ამ აპველინგის ქაშის ქვემოთ არის დაუნველინგის რეგიონი, რომელიც წყლის მზარდმა სიმჭიდროვემ გამოიწვია, როდესაც ის თბება 40°C -ით. რადგანაც ამ დაუნველინგისა და აპველინგის სისტემებს ამოძრავებს ზედაპირის წყლების განსხვავება ტემპერატურასა და მარილიანობაში, მათ **თერმოჰალინური ცირკულაცია** ეწოდება.

საზღვაო ეკოსისტემებისთვის აპველინგი საოცრად დიდი მნიშვნელობისაა. როდესაც ზღვის ზედაპირულ წყლებში მობინადრე ორგანიზმი კვდება, მათი ნარჩენები იძირება და თან მიაქვს მათი სხეულების შემადგენელი ყველა ორგანული მასალა. ამის გამო, ზედაპირის წყლები იცლება საკვები ნივთიერებებისგან. ზედაპირისკენ მიმავალ სიღრმისეულ წყალს ამოაქვს ეს ორგანული მასალა უკან ზედაპირზე და როგორც წესი, ქმნის მაღალი პროდუქტიულობის რეგიონს. ისევე, როგორც მთებს მაღლა აჰყავთ ჰაერის დინებები, ოკეანის ფსკერის უსწორმასწორობები, განსაკუთრებით კუნძულებისა და არქიპელაგების გარშემო, ზევით დევნიან წყალს. გალაპაგოსის არქიპელაგს, რომელიც მდებარეობს ეკვატორზე სამხრეთ ამერიკის დასავლეთ სანაპიროდან 1000კმ დაშორებით, აქვს კომპლექსური საზღვაო გარემო, რადგან მისი მრავალი კუნძული დაბრკოლებას უქმნის ოკეანის დინებებს (ნახ. 8-6). კუნძულთა ჯგუფის ჩრდილოეთით ღრმა ოკეანეა ზედაპირზე თბილი და არაპროდუქტიული წყლებით. პერუს სანაპიროდან სამხრეთ-აღმოსავლეთისკენ მიედინება პერუს დინება, ცივი და სანაპირო აპველინგის შედეგად საკვები ნივთიერებებით გაჯერებული. ზედაპირის წყლები მიედინებიან გალაპაგოსის კუნძულების გვერდით, დასავლეთისკენ, რითაც საკვები ნივთიერებებით მდიდარ წყლებს აწვდიან კუნძულთა ჯგუფის სამხრეთ ნაწილს.

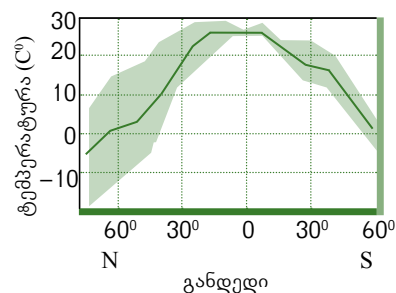
დასავლეთიდან ძლიერი ეკვატორული წყალქვეშა დინება შუა სიღრმეზე ზედაპირზე გამოიღვენება არქიპელაგის უკიდურესი დასავლეთის კუნძულების მიერ, ქმნის რა საოცრად მდიდარ ოკეანურ სამყაროს და საბინადროს პინგვინების ერთადერთი სახეობისთვის, რომლებიც ტროპიკებში ბინადრობენ.

8.2 საზონებს მოაქვს მოსალოდნელი ცვლილებები გარემოში

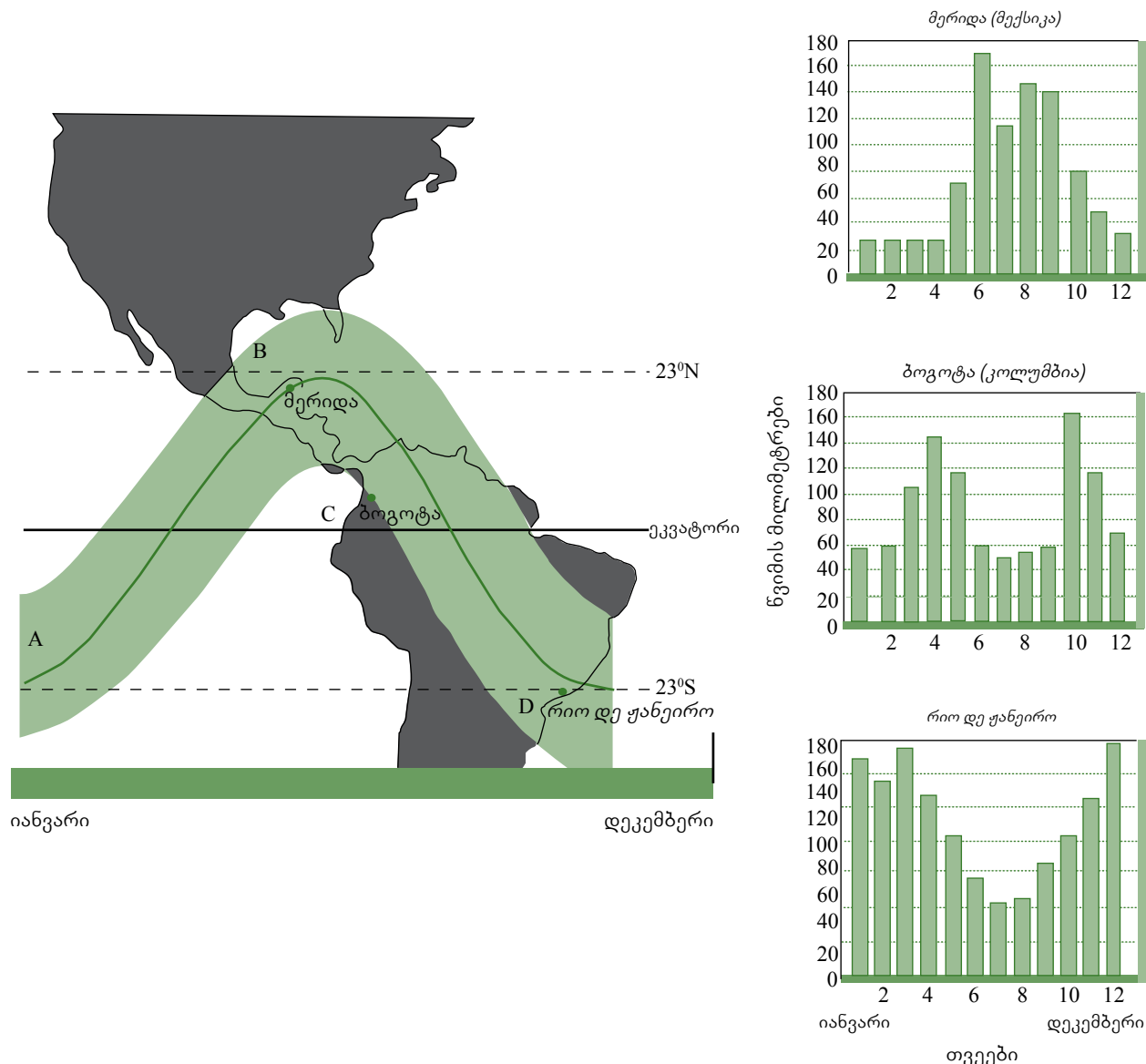
კლიმატური ცვლილებების მაჩვენებლები, როგორცაა საშუალო ტემპერატურა და ნალექიანობა, ძალზე მნიშვნელოვანია ბიოლოგიური სისტემებისთვის (Wolfe 1979). პერიოდული ციკლები კლიმატში მოჰყვება ასტრონომიულ ციკლებს: დედამიწის ბრუნვა თავისი ღერძის გარშემო იწვევს დღე-ღამისეულ პერიოდულობას, მთვარის ბრუნვა დედამიწის გარშემო იწვევს მთვარის ციკლებს მოქცევების ამპლიტუდებში და დედამიწის ბრუნვა მზის გარშემო იწვევს სეზონურ ცვლილებას.

სეზონური ცვლილებები მზის რადიაციაში, ტემპერატურასა და წვიმიანობაში

ეკვატორი ოდნავ დახრილია იმ გზასთან შედარებით, რომელსაც დედამიწა მიჰყვება მზის გარშემო ბრუნვისას (იხ. ნახ. 8-1). შედეგად ჩრდილოეთ ნახევარსფერო უფრო მეტ მზის რადიაციას იღებს ვიდრე სამხრეთ ნახევარსფერო ჩრდილოეთ ზაფხულის განმავლობაში და ნაკლებს ჩრდილოეთ ზამთრის დროს. სეზონური ცვლილებები ტემპერატურაში იზრდება ეკვატორიდან დაშორებასთან ერთად



ნახ. 8-7 საშუალო თვიური ტემპერატურის (დაჩრდილოებული არეალი), როგორც განედის ფუნქციის წლიური დიაპაზონი. საშუალო წლიური ტემპერატურა აღნიშნულია ხაზით. დაჩრდილოებული არეალის სივანე მიესადაგება ტემპერატურაში სეზონური ფლუქტუაციის დონეს. ყველაზე დიდი ცვლილება თავს იჩენს ჩრდილოეთის მაღალ განედებში, ყველაზე ნაკლები ეკვატორთან. (Data from Clayton and Clayton 1947.)



ნახ. 8-8 შავი ხაზი წამოადგენს ტროპიკთაშორის კონვერგენციას (იხ. ნახ. 8-2), რომელიც სეზონურად მოძრაობს დაჩრდილულ არეალში

(A). როდესაც ტროპიკთაშორისი კონვერგენცია მოქცეულია მერიდაში (მექსიკა), ეს ადგილი ექვემდებარება ძლიერ წვიმებს (B). მაშინ, როცა ბოგოტაში (კოლუმბია) სახეზეა მშრალი სეზონი (C) და რიო დე ჟანეიროში (D) შუალედური მდგომარეობა.

(ნახ. 8.7). ჩრდილოეთ ნახევარსფეროს მაღალ განედებში საშუალო თვიური ტემპერატურა მერყეობს საშუალოდ 30°C-ის ფარგლებში, უკიდურეს შემთხვევებში 50°C-მდე. საშუალო ტემპერატურა ყველაზე თბილ და ცივ თვეებს შორის განსხვავდება 2-3°C-ით.

წვიმის სეზონურობის განედობრივი მოდელები ნაწილობრივ იწვევს მზის ეკვატორის სეზონურ ჩრდილოეთისკენ ან სამხრეთისკენ გადანაცვლებებს. ჰაერის ტროპიკთაშორისი კონვერგენციული მოძრაობა იწვევს მაღალი ნალექიანობის ორ სეზონს ეკვატორთან და ერთ სველ სეზონს არეულს მკვეთრად გამოხატულ მშრალ სეზონთან ტროპიკების კიდებთან. წვიმების სეზონურობა ყველაზე მკვეთრად გამოხატულია ფართო განედობრივ სარტყელში,

რომლებიც განლაგებულია 23°-ზე ეკვატორიდან სამხრეთით და ჩრდილოეთით. სეზონების ცვლასთან ერთად, ეს რეგიონები თანმიმდევრულად ხვდებიან მზის ეკვატორის (შედეგად მოაქვთ ძლიერი წვიმები) და სუბტროპიკული მაღალი წნევის ზოლების (შედეგად მოაქვთ სუფთა ცა) გავლენის ქვეშ (ნახ. 8-8).

პანამა, 9°N, მდებარეობს სველ ტროპიკებს შორის, მაგრამ იქაც კი მზის ეკვატორის სეზონური მოძრაობა მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს კლიმატზე. წვიმიანობის უმსხვილესი ტროპიკული ზოლი რჩება პანამის სამხრეთით ჩრდილოეთის ზამთრის უმეტესი პერიოდის განმავლობაში, მაგრამ ის მდებარეობს ზუსტად ზემოთ ჩრდილოეთ ზაფხულის განმავლობაში. ამრიგად, ზამთარი არის მშრალი და ქარიანი, ზაფხული კი ნოტიო და წვიმიანი. პანამას

კლიმატი გაცილებით უფრო ნესტიანია ყელის (არხის) ჩრდილოეთ (კარიბის) მხარეს – ეს არის მიმართულება, რომლიდანაც გაბატონებული ქარები ქრიან – ვიდრე სამხრეთ (წყნარი ოკეანის) მხარეს. მთები შთანთქავენ ყელის, კარიბის ზღვის მხრიდან მომავალ სინოტივს და ავითარებენ წვიმის ჩრდილს. წყნარი ოკეანის მხრის დაბლობები იმდენად მშრალია ზამთრის თვეების განმავლობაში, რომ ხეების უმრავლესობას ფოთლები სცივია. შიშველტოტებიანი, მშრალი აბედის ტყეები მკვეთრად განსხვავდება სველი, წვნიანი, უფრო ტიპური ტროპიკული ტყეებისგან, რომლებიც სველი სეზონის დროს გვხვდება (ნახ. 8-9).

კიდევ უფრო ჩრდილოეთით, 30°-ზე, ცენტრალური მექსიკის ჩიჰუაჰუას უდაბნოში, წვიმები მხოლოდ ზაფხულში მოდის, როდესაც მზის ეკვატორი აღწევს თავის უკიდურეს ჩრდილოეთ ზღვარს (ნახ. 8-10ა). დანარჩენი წლის განმავლობაში ეს რეგიონი ექცევა მშრალი, სუბტროპიკული, მაღალი წნევის ზოლში. ზაფხულის წვიმების ზონა ფართოვდება და მიიწევს ჩრდილოეთისკენ — სამხრეთ არიზონის სონორის უდაბნოსა და ნიუ მექსიკოსაკენ (ნახ. 8-10ბ). ეს არეალი სინოტივს იღებს ასევე, ზამთრის განმავლობაში წყნარი ოკეანიდან, რომელიც მოაქვთ სამხრეთის სუბტროპიკულ, მაღალი წნევის ზოლიდან წამოსულ სამხრეთ-დასავლეთის ქარებს. სახმრეთ კალიფორნია მდებარეობს ზაფხულის წვიმების ზოლის მიღმა და აქვს ზამთრის წვიმიანი, ზაფხულის გვაღვის კლიმატი (ნახ. 8-10ც). მას ხშირად **ხმელთაშუაზღვის კლიმატს** ეძახიან, რადგან ევროპის ხმელთაშუა ზღვის რეგიონს იგივე სეზონური ტემპერატურისა და წვიმების სტრუქტურა აქვს. ხმელთაშუაზღვის კლიმატი გვხვდება ასევე სამხრეთ-დასავლეთ აფრიკაში, ჩილეში და დასავლეთ ავსტრალიაში, რომელთაგან თითოეული მდებარეობს კონტინენტების დასავლეთ მხარეს, დაახლოებით ერთსა და იმაზე განედებზე ეკვატორის სამხრეთით ან ჩრდილოეთით.

სეზონური ცვლილებები ოკეანეში

მზე ათბობს ზღვებს ისევე, როგორც კონტინენტებსა და ატმოსფეროს, მაგრამ ოკეანის წყლის დიდი მასა მოქმედებს როგორც თბოსარი, რათა შეარბილოს ტემპერატურის დღიური და სეზონური ფლუქტუაციები. სადაც ოკეანის ტემპერატურა იცვლება სეზონურად, ის უფრო ხშირად ასახავს სხვადასხვა ტემპერატურის წყლის მასების სეზონურ მოძრაობას, ვიდრე ადგილობრივ დათბობას და აგრილებას. პანამური მშრალი სეზონის განმავლობაში, კერძოდ, იანვრიდან აპრილამდე, მყარი სამხრეთ-დასავლეთით მიმართული პასატები ქმნიან ძლიერ აპველინგის დინებებს ცენტრალური ამერიკის წყნარი ოკეანის სამხრეთ და დასავლეთ სანაპიროების გასწვრივ. ამ აპველინგის პერიოდების განმავლობაში, ქარებს მიაქვთ თბილი ზედაპირის

წყლები სანაპიროდან და ცივი წყლები ამოდიან ღრმა რეგიონებიდან მათი ადგილის დასაკავებლად. შედეგად, წლიური ფლუქტუაციები ზღვის წყლის ტემპერატურაში სამჯერ უფრო მაღალია პანამის წყარი ოკეანის სანაპიროზე, ვიდრე კარიბის ზღვის სანაპიროზე.

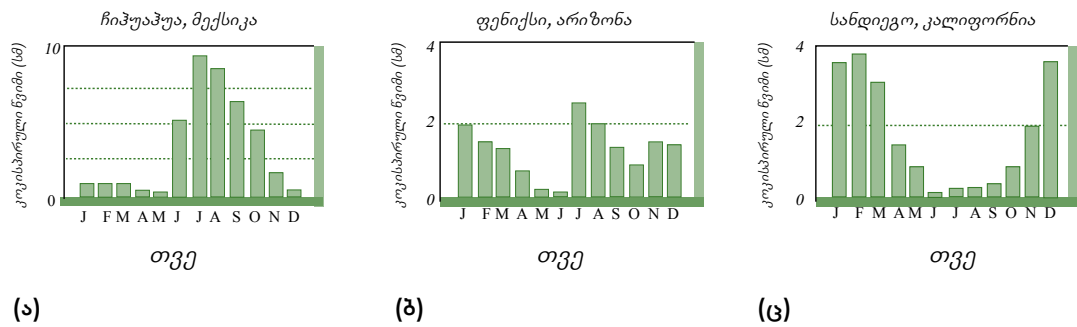
სეზონური ცვლილებები ზომიერ ტბებში

მცირე, ზომიერი სარტყლის ტბები მალე ახდენენ რეაგირებას სეზონის ცვლილებაზე (8-11). ზამთარში ტიპური ტბები ახდენენ **ტემპერატურის პროფილის** ინვერტირებას. ეს ნიშნავს, რომ ყველაზე ცივი წყალი (°C) არის ზედაპირზე, ზუსტად ყინულის ქვეშ. (რადგანაც წყლის სიმკვრივე იზრდება 4°C-4°C შორის, თბილი წყალი ამ დიაპაზონის ფარგლებში იძირება და ტემპერატურა იზრდება დაახლოებით 4°C-მდე ტბის ფსკერზე.) ადრეულ გაზაფხულზე მზე ათბობს ტბის ზედაპირს. მაგრამ სანამ ზედაპირის ტემპერატურა გადააჭარბებს 4°C-ს, მზით გამთბარი წყალი მაშინვე იძირება გრილ ქვედა ფენებში. ეს ვერტიკალური გადაადგილება ახდენს სითბოს განაწილებას წყალში ზედაპირიდან ფსკერამდე, იწვევს რა ერთფეროვან ტემპერატურულ პროფილს. ქარები იწვევს წყლის ღრმა ვერტიკალურ მოძრაობას ადრეულ გაზაფხულზე, ამოაქვს საკვები ნივთიერებები ზედაპირზე ფსკერის დანალექებიდან და ჩააქვს ზედაპირის ჟანგბადი სიღრმეში. ამ ფენომენს **გაზაფხულის გადატრიალება** ეწოდება.

გვიან გაზაფხულსა და ადრეულ ზაფხულში, როდესაც მზე დღითიღე სულ უფრო მაღლა იწევს და ჰაერი ტბის თავზე თბება, ზედაპირული წყლის ფენები უფრო სწრაფად იღებენ სითბოს, ვიდრე სიღრმისეული



ნახ. 8-9 მრავალი ხე პანამის წყნაროკეანულ მხარეს ყრის ფოთლებს მშრალი სეზონის დროს, რომელიც გრძელდება იანვრიდან აპრილამდე. (მ.ა. გერას ფოტო, სმიტსონისეული ტროპიკული კვლევის ინსტიტუტის მიერ მოწოდებული)



ნახ. 8-10 ჩრდილო-დასავლეთ ამერიკის სამ ადგილას წვიმის სეზონური წამოსვლის პერიოდები: (ა) ცენტრალური მექსიკის ჩიკუაპუას უდაბნოში ზაფხულის წვიმის სეზონი. (ბ) სონორის უდაბნოს კომბინირებული კლიმატური ცვლილების სტრუქტურა. (გ) ზამთრის წვიმები და ზაფხულის გვაღვა წყნარი ოკეანის სანაპიროსთან (ხმელთაშუაზღვისეული კლიმატი). (Data from Clayton 1944.)

წყლები. ამ დროს ისეთ ტემპერატურაზე, რომელიც აჭარბებს 4°C -ს, თბილი და ნაკლებად მკვერივი წყალი უშუალოდ დატივტივებს ცივ, მკვერივ წყალზე. ამგვარ მდგომარეობას **სტრათიფიკაცია** ეწოდება. სტრათიფიკაცია ქმნის ტემპერატურის სწრაფი ცვლილების ზონებს საშუალო სიღრმეზე, ეგრეთ წოდებულ **თერმოკლინს**. როდესაც თერმოკლინი მკვეთრად გამოხატულია, მის გასწვრივ წყალი აღარ ირევა. თერმოკლინის სიღრმე იცვლება ადგილობრივ ქარებთან ერთად და ტბის სიღრმესა და ამღვრეულობასთან ერთად. მან, შეიძლება, თავი იჩინოს ყველგან ზედაპირიდან 5-20 მეტრის სიღრმეზე. 5 მეტრზე ნაკლები სიღრმის ტბებში, როგორც წესი, სტრათიფიკაციას ადგილი არ აქვს.

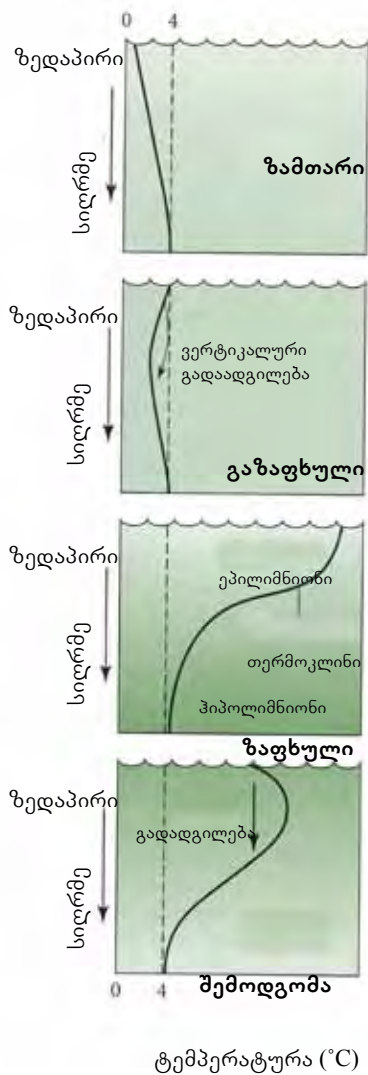
თერმოკლინი ყოფს ერთმანეთისგან თბილი წყლის ზედა ფენას სახელად **ეპილიმნიონს** და ცივი წყლის ღრმა ფენას სახელად **ჰიპოლიმნიონს**. ტბის უპირველესი პროდუქციის უმრავლესობა ხორციელდება ეპილიმნიონში, სადაც მზის შუქი ინტენსიურია. ფოტოსინთეზი ამატებს ჟანგბადს ჰაერიდან ჟანგბადის ცვლას, რასაც ხელს უწყობს ქარები ტბის ზედაპირზე, რათა შეინარჩუნონ აერირებული და ამრიგად სიცოცხლისთვის ხელსაყრელი წონასწორობა. მაგრამ მზარდი მცენარეები **ევფოტურ ზონაში** (წყლის სისქის ნაწილი, რომელიც არსებით სინათლეს იღებს ფოტოსინთეზისთვის) ხშირად ცლიან ამ ზონის წყლებს გახსნილი საკვები მინერალებისგან და ამით ამცირებენ საკუთარ პროდუქტიულობას. ჰიპოლიმნიონი მოკვეთილია ტბის ზედაპირსა და მისი ცხოველები და ბაქტერიები, რომლებიც ძირითადად, ევფოტური ზონის ქვემოთ ბინადრობენ, სრულად გამოლევენ ხოლმე წყალში ჟანგბადს, რითაც ქმნიან ანაერობულ პირობებს.

შემოდგომაზე წყალი ტბის ზედაპირზე უფრო ადვილად ცივდება, ვიდრე სიღრმისეული ფენები, ქვემოთ არსებულ წყალზე უფრო მძიმე ხდება და ჩაძირვას იწყებს. ვერტიკალური გადაადგილების

მეორე პერიოდი, სახელად **შემოდგომის ბუნიობა**, გრძელდება შემოდგომაზე, სანამ ტემპერატურა ტბის ზედაპირზე არ დაეცემა 4°C -ის ქვემოთ და ზამთრის სტრათიფიკაცია იწყება. შემოდგომის ბუნიობა იწვევს წყლის უფრო მეტ ვერტიკალურ გადაადგილებას ვიდრე გაზაფხულის გადაადგილებისას, რადგან განსხვავება ტემპერატურაში ზაფხულის სტრათიფიკაციების განმავლობაში აჭარბებს ზამთრის სტრათიფიკაციას. შემოდგომის ბუნიობა აჩქარებს ჟანგბადის მოძრაობას ღრმა წყლებში და ამოაქვს საკვები ნივთიერებები ზედაპირზე. იქ, სადაც ჰიპოლიმნიონი საკმაოდ თბილი ხდება შუა ზაფხულისას, ღრმა ვერტიკალური გადაადგილება შეიძლება მოხდეს გვიან ზაფხულში, როცა ტემპერატურა ხელსაყრელია მცენარეთა ზრდისთვის. საკვები ნივთიერებების ამოსვლა ზედაპირულ წყლებში ამ დროს ხშირად იწვევს ფიტოპლანქტონების პოპულაციითაა ზრდას რასაც მათი ყვავილობა მოხდეს. ღრმა, ცივ ტბებში ვერტიკალური გადაადგილება არ აღწევს მთელ სიღრმეზე გვიან შემოდგომამდე ან ადრეულ ზამთრამდე, როცა წყლის ტემპერატურა ზედმეტად ცივია იმისთვის, რომ ხელი შეუწყოს მცენარეთა ზრდას.

8.3 არაწესიერი ფლუქტუაცია გარემოში დიდად აისახება პერიოდულ ციკლებზე

ყველა იცის, რომ ამინდი ძნელად პროგნოზირებადია. ჩვენ ხშირად აღვნიშნავთ, რომ წელი, განსაკუთრებით მშრალი ან ცივი იყო სხვა წლებთან შედარებით. უკანასკნელ პერიოდში წყალდიდობები მისისიპის ველში, ევროპის მრავალი მდინარის ადიდება ბუნების ჭირვეულობითაა გამოწვეული. ნალექიანობა ყველაზე მეტად მაშინ იცვლება, როცა ის ყველაზე იშვიათია: უდაბნოებში და სველ ადგილებში, მშრალი სეზონების განმავლობაში. წლიდან წლამდე ტემპერატურის ცვლ-



ტემპერატურა (°C)

ნახ. 8-11 ზომიერ ტბაში წყლის ტემპერატურის სეზონური ცვლილებები. რადგანაც წყლის სიმჭიდროვე/სიმკვრივე ტემპერატურაზე დამოკიდებული (ყველაზე მკვრივია დაახლოებით 4°C-ზე), თერმულმა სტრატეფიკაციამ, შეიძლება, თავი იჩინოს წყლის ყველაზე თბილ და ცივ ნაწილებში. ზამთარში მკვრივ წყალს ზემოდან აკრავს ყინულის საფარი. ზაფხულში თბილი წყალი (>4°C) ზემოდან ფარავს ცივ, მკვრივ წყალს. განსხვავებები სიმკვრივეში ტბის ზედა პორციასა (ეპილიმნიონი) და ქვედა პორციას (ჰიპოლიმნიონი) შორის შეიძლება იმდენად დიდი იყოს, რომ შეაჩეროს წყლის ფენების ცვლა ამ ორ განაზომს შორის. როდესაც ზედაპირის წყალი გრილდება შემოდგომაზე ან თბება გაზაფხულზე, ტბის წყალი ერთგვაროვანი ტემპერატურის ხდება და შეიძლება ადგილი ჰქონდეს ზედა და ქვედა წყლების არევის.

ილება წლის ერთსა და იმავე დროს ყველაზე დიდი იქ, სადაც ტემპერატურის ფლუქტუაცია ყველაზე მაღალია წლის განმავლობაში. ექსტრემალური პირობები იშვიათად იჩენენ თავს, მაგრამ მათ, შეიძლება, ორგანიზმებზე არაპროპორციულად მოახდინონ გავლენა.

პერუს სათევზაო ინდუსტრია, ისევე როგორც მსოფლიოს ზოგიერთი დიდი ზღვის ფრინველების კოლონიები (ნახ. 8-12), ხარობს ქარბი თევზით

პერუს დინების სარდალა თევზებით — ანჩოუსებით მდიდარ წყლებში, ცივი წყლების მასებში, რომლებიც მოედინებიან სამხრეთ ამერიკის დასავლეთ ნაპირთან და საბოლოოდ იცვლიან მიმართულებას ეკვატორთან, გალაპაგოსის არქიპელაგისკენ. სამხრეთ ამერიკის ამ თბილი, ტროპიკული ნაპირის ჩრდილოეთით მდებარეობს გრძელი სანაპირო. ყოველ წელს თბილი უკუდინება სახელად El Niño („პატარა ბიჭი“) ესპანურად, აღნიშნავს ჩვილ იესოს, რადგან ამ ფენომენს ადგილი აქვს დაახლოებით შობისას) მოძრაობს სამხრეთის მიმართულებით პერუს სანაპიროს გასწვრივ. ზოგიერთი El Niño იყო საკმარისად ძლიერი იმისთვის, რომ ნაპირისგან შორს განდევნოს პერუს დინება, რომელსაც თან მიაქვს მილიონობით ფრინველის საკვები და ასევე, ადგილობრივი მეთევზეების არსებობის საშუალებებიც (Glynn 1988).

ძლიერი El Niño-ს წყლებში მუდმივი ქარი უბერავს ცენტრალური წყნარი ოკეანის ეკვატორულ ნაწილში ტაიტის თავზე კონცენტრირებული მაღალი ატმოსფერული წნევის არიდან ავსტრალიაში ქ. დარვინის თავზე კონცენტრირებული დაბალის წნევის არისკენ. განსხვავება ატმოსფერულ წნევაში წყნარი ოკეანის დასავლეთ და აღმოსავლეთ ნაწილებს შორის, როგორც წესი, მერყეობს წლიდან წლამდე წინ და უკან მოძრაობის სახით, როდესაც დასავლეთის მაღალი წნევები მიესადაგება აღმოსავლეთის რეგიონების დაბალ წნევას. წნევის ამ ფლუქტუაციას სამხრეთის ოსცილაცია (SO) ეწოდება. დროდადრო SO-ს საოცრად მაღალი ტემპერატურა მოაქვს დასავლეთ წყნარ ოკეანეში, რაც იწვევს პასატების მიმართულების შეცვლას და ზოგ შემთხვევაში, ჩვეულებრივ, დასავლეთისკენ მიმართულ ოკეანის დინების მიმართულების შეცვლასაც. ამგვარი პირობები El Niño-სთან ერთად, აიძულებენ, თბილ წყალს, დაგუბდეს ზემოთ, სამხრეთ ამერიკის დასავლეთ სანაპიროს გასწვრივ და ძლიერ შეასუსტონ, რიგ შემთხვევაში შეაჩერონ კიდეც აპველინგი. უჩვეულოდ ძლიერ El Niño-ს და დასავლეთ წყნარ ოკეანეში უჩვეულოდ მაღალი ატმოსფერული წნევის ერთდროულ წარმოშობას El Niño-სამხრეთ ოსცილაციის (ENSO) მოვლენა ეწოდება ან ხანდახან – თბილი მოვლენა. ამგვარი მოვლენები გავლენას ახდენს არა მხოლოდ პერუს სათევზაო ინდუსტრიაზე, მათ ასევე ფართოდ გავრცელებული კლიმატური ეფექტები აქვთ. მნიშვნელოვანია გავიგოთ, რომ ტერმინი „El Niño“, რომელიც მოიგონეს პერუელმა მეთევზეებმა წლიური გარემო პირობების ცვლილების შესაფასებლად, ბევრის მიერ გამოიყენება ყველა გლობალური მოვლენის აღსაწერად, რომლებსაც ადგილი აქვთ ENSO წლის განმავლობაში. ამრიგად, ხშირად „El Niño“ გამოიყენება ENSO ან „თბილი მოვლენის“ სინონიმად გლობალური ცვლილებების განხილვისას იმის მიუხედავად, რომ მას უფრო ვიწრო მნიშვნელობა აქვს.

ზღვის დონეზე ატმოსფერული წნევის, ზედაპი-



ნახ. 8-12 პერუელი ოლუშების კოლონიები კუნძულზე პერუს სანაპიროს მოშორებით. ეს მჭიდრო პოპულაციები დამოკიდებული არიან პერუს დინების ანჩოუსებით მდიდარ მარაგზე. (რ.ქ. მერფის ფოტო; მოწოდებული ამერიკის ბუნებათმცოდნეობის მუზეუმის ბიბლიოთეკის სერვისების განყოფილების მიერ)

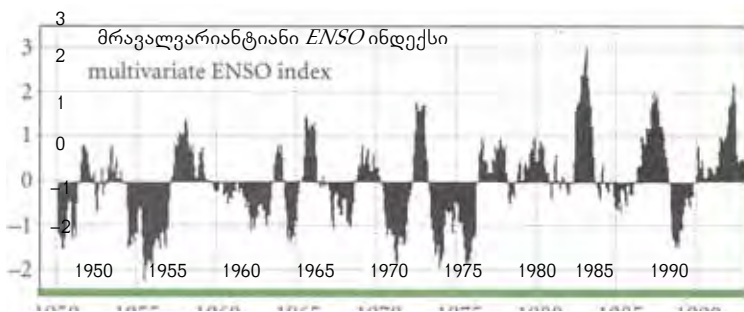
რული ქარების მიმართულების, ზღვის ზედაპირის ტემპერატურისა და ოკეანის ზედაპირის თავზე ჰაერის ტემპერატურის ქრონოლოგიური ჩანაწერები კომბინირებულია სტატისტიკური ტექნოლოგიების გამოყენებისას მრავალვარიანტიანი SO ინდექსის (MEI) გამოსათვლელად (Wolter 1987, Wolter and Timlin 1993). MEI სიდიდეები 1-ს ზემოთ აღნიშნავენ ზღვის თბილ ტემპერატურას და ქარის დასავლეთით მიმართულებას, რაც შ მოვლენას აღნიშნავს. MEI-ს სიდიდეები 0-ს ქვემოთ აღნიშნავენ პერიოდებს, როდესაც ოკეანის ტემპერატურა უჩვეულოდ დაბალია. 1950-იდან დღემდე MEI-ს მონაცემები (ნახ. 8-13) გვიჩვენებს მნიშვნელოვანი შმოვლენების წარმოშობას 1957-1958, 1965-1966, 1972-1973, 1982-1983 და 1986-1987 წლებში. უჩვეულოდ გრძელი შ მოვლენა დაიწყო 1991 წელს და გაგრძელდა 1995 წლამდე.

ENSO მოვლენების კლიმატური და ოკეანოგრაფული ეფექტები ვრცელდება მსოფლიოს უმეტეს ნაწილზე, ახდენს რა გავლენას ისეთი დამოკიდებული ქვეყნების ეკოსისტემებზე, როგორიცაა ინდოეთი, სამხრეთ აფრიკა, ბრაზილია და დასავლეთ კანადა. როდესაც El Niño-ს უკუდინება ათბობს წყნარი ოკეანის აღმოსავლეთ ნაწილს, ჩრდილოეთ ამერიკაში იზრდება წვიმების რაოდენობა და ტემპერატურა ზომიერი ხდება, რაც თბილ ზამთარს იწვევს. წყნარი ოკეანის დასავლეთი წყლების გათბობა ასოცირდება აღმოსავლეთი ნაწილის გაგრილებასთან, რაც იწვევს ამ რეგიონში მუსონური წვიმების ინტენსივობის შემცირებას (Schlesinger 1991). ENSO მოვლენამ 1982-1983 წლებში (შესწავლილთაგან ერთ-ერთი ყველაზე ძლიერი ENSO მოვლენა) გაანადგურა თევზეულობა და კელპის (წყალმცენარე) ზონები კალიფორნიაში, გამოიწვია ცენტრალური წყნარი ოკეანის ზღვის ფრინველების პროდუქტიულობის შემცირება და მარჯნის პოლიპების მასობრივი სიკვდილიანობა პანამაში. ამ მოვლენამ მრავალ სახმელეთო ეკოსისტემათა ნალექიანობაზეც იქონია

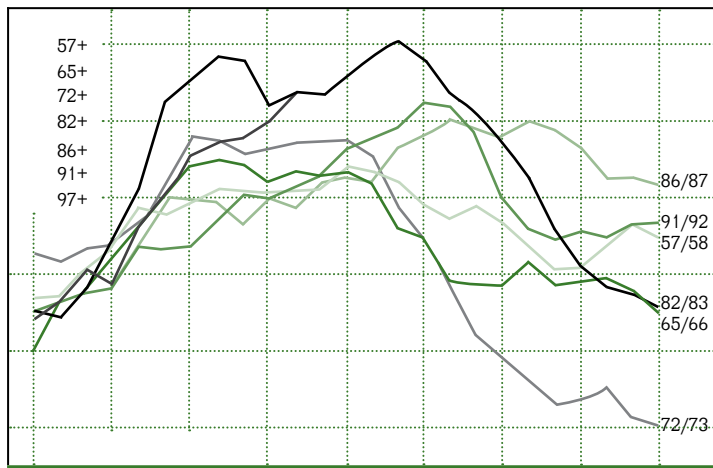
დიდი გავლენა, განსაკუთრებით, ჩრდილოეთ ჩილეს უდაბნოებზე, ჩვეულებრივ, ერთ-ერთ ყველაზე მშრალ ადგილზე მსოფლიოში. აქ, ამ დროს წამოსული წვიმა იყო პირველი დაფიქსირებული წვიმა საუკუნის განმავლობაში. ამჟამად, ამ წიგნის წერის დროს (1997-1998), მსოფლიო განიცდის ყველაზე ძლიერ შ მოვლენას, რაც კი ოდესმე დაფიქსირებულა. შვიდი უმსხვილესი ENSO მოვლენის (მათ შორის ახლა პროგრესირებადის) MEI-ს შედარება გვიჩვენებს, რომ 1997 წლის გვიან ზაფხულში მიმდინარე მოვლენამ მიაღწია 1982-1983 წლების მოვლენის უმაღლეს პიკს (ნახ. 8-13ბ). ცხადია, ჩვენ ვერ მივცემთ მიმდინარე თბილ მოვლენას საშუალებას, მივიდეს ბოლომდე, სანამ წიგნის გამოქვეყნებას გავაგრძელებდეთ, ამიტომ არ შეგვიძლია, მისი 1982-1983 წლების მოვლენასთან შედარება. მაგრამ ჩვენ ვიცით ამინდის პროგნოზებიდან, რომ ამ მოვლენის ეფექტები შეიგრძნობა საოცრად მშრალი პირობების სახით ავსტრალიაში, რაც იწვევს ხშირ და ინტენსიურ ხანძრებს და საოცრად სველი პირობების სახით აშშ-სა და მექსიკის დასავლეთი სანაპიროების გასწვრივ, სადაც დროდადრო კოკისპირული წვიმები მოდის.

თბილი ოკეანის ტემპერატურის ხანგრძლივმა პერიოდმა 1990-1995 წლებში და უფრო ხშირი ENSO მოვლენების გაჩენამ 1975 წლიდან (იხ. ნახ. 8-13ა) ზოგიერთ მეცნიერს გაუჩინა კითხვა, მოხდა თუ არა ფუნდამენტური ცვლილება ENS-ს პერიოდულობაში და რაც უფრო მნიშვნელოვანია, დაკავშირებულია თუ არა ამგვარი ცვლილება გლობალურ კლიმატურ ცვლილებასთან. ტრენბერტმა და პოლარმა (1996) შეისწავლეს ზღვის ტემპერატურული მონაცემები 1991-1995 წლების მოვლენიდან, რათა დაედგინათ, იყო თუ არა ეს მოვლენა უჩვეულოდ ხანგრძლივი. ამისთვის, ისინი იყენებდნენ ინფორმაციას 113 წლიანი ENS-ს დაკვირვებებიდან. მათ დაადგინეს, რომ მართლაც სახეზე იყო შ მოვლენების სტრუქტურის, ხასიათის ცვლილება. მათი აზრით, ეს ცვლილება

სტანდარტიზებული ინდექსი



სტანდარტიზებული ინდექსი

**ნახ. 8-13** (ა) მრავალვარიანტიანი ENSO

ინდექსი (MEI) 1950-1996 წლებისთვის. MEI მოიცავს ინფორმაციას ქარების მიმართულების, ოკეანისა და ჰაერის ტემპერატურების და ატმოსფერული წნევის თაობაზე. სიდიდეები 0-ს ზემოთ აღნიშნავენ თბილი ტემპერატურის ოკეანის პერიოდს. აღნიშნულია ექვსი მნიშვნელოვანი მოვლენა ($MEI > 1$). ყველაზე გვიანდელი ENSO (1997-1998) ნაჩვენებია არ არის. (ბ) შვიდი ENSO მოვლენის MEI ინდექსების შედარება. 1997-1998 წლების მოვლენა (შავი ხაზი) ძალიან ძლიერია, როგორც გვიჩვენებს მისი პიკი 1982-1983 წლების მოვლენის პიკთან ახლოს, რომელიც ყველაზე დიდი მოვლენა იყო აქამდე. (Data from NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center, University of Colorado at Boulder.)

შეიძლება გამოწვეული იყოს დედამიწის სითბური ეფექტის მატებით (იხ. თავი 3).

დაკვირვებებმა გვიჩვენეს, რომ პერუს წყლები უჩვეულოდ თბილი, ხანდახან კი ცივი ხდებოდა. მათ ამ ფენომენს La N იყო („პატარა გოგო“ ესპანურად) დაარქვეს. უჩვეულოდ ძლიერ La Niña-ს ფართო გავლენის მოხდენა შეუძლია გარემოს პირობებზე. ცივი მოვლენა ასოცირდება უჩვეულოდ დაბალ ზედაპირის ტემპერატურასთან აღმოსავლეთ წყნარ ოკეანეში (ძლიერი La N იყო), ასევე, უჩვეულოდ მაღალ ატმოსფერულ წნევებთან აღმოსავლეთ წყნარ ოკეანეში, რომელიც თავის მხრივ ასოცირდება სამხრეთის ოსცილაციასთან. ამგვარი მოვლენების დროს, ზღვის ზედაპირის დაბალი ტემპერატურა დასავლეთით ვრცელდება ეკვატორულ წყნარ ოკეანეში. ცივი მოვლენის გლობალური კლიმატური ეფექტი საპირისპიროა ENSO მოვლენისა („El N იყო“). მაგალითად, იმ დროს, როცა სამხრეთ-დასავლეთ და სამხრეთ-აღმოსავლეთ აშშ-ში ზამთრის ტემპერატურა შედარებით თბილია ENSO მოვლენის განმავლობაში, ცივი მოვლენის დროს ამ ადგილებში ტემპერატურა უფრო ეცემა.

8.4 ადგილობრივი ტოპოგრაფიული და გეოლოგიური თვისებები გლობალურ კლიმატურ სტრუქტურებში დამატებითი ცვლილებას წარმოშობენ

კლიმატური სტრუქტურები ფართომასშტაბიანი ფენომენია. აშშ-ში ჩვენ საუბარი გვაქვს მზიან სამხრეთსა ან უდაბნოიან სამხრეთ-დასავლეთზე. ჩვენეული შეფასება საშუალო თოვლიანობისა მისისიპისა და მენს შორის გვაძლევს ინტუიციურ გაგებას, რომ ამ სხვადასხვა ადგილს მცენარეთა და ცხოველთა სამყაროს განსხვავებული შემადგენლობა ექნება და რომ ორივე განსხვავებული იქნება ამით დასავლეთ იუტას შტატისგან. მაგრამ სადაც არ უნდა ვიმოგზაუროთ მისისიპის, მენის თუ იუტას ფარგლებში, ჩვენ კიდევ აღმოვაჩენთ მთელ რიგ განსხვავებულ სტრუქტურებს. მთის წვერებზე განსხვავებული მცენარეულობა იქნება ვიდრე მდებარეობაზე, მდინარის ნაპირები განსხვავებული იქნება მთიანი მხარეებისგან. ცვლილებებმა კლიმატსა და გეოლოგიაში, შეიძლება, წარმოშვან ცვლილებები ერთფეროვანი კლიმატის მქონე რეგიონის შეგნით.

ტოპოგრაფია

მთიან ადგილებში ნიადაგის დახრილობა და ამის გამო მასზე მზის სხივების ძლიერი ზემოქმედება გავლენას ახდენს ნიადაგის ტემპერატურასა და სინოტივის შემცველობაზე. ნიადაგები მთის დახრილ ფერდზე ადვილად შრებიან, რითაც ხშირად მცენარეებში სინოტივის ნაკლებობას იწვევენ, იმ დროს, როდესაც იგივე ნიადაგი ახლომახლო დაბლობებში წყლით არის სავსე. მშრალ რეგიონებში სეზონურად მშრალი მდინარეების კალაპოტებმა, შეიძლება, ხელი შეუწყონ ტბების, მდინარეების ან დინეების კიდებთან განლაგებულ, კარგად განვითარებულ **სანაპირო** ტყეებს, რომლებიც ხაზს უსვამენ გარშემო უდაბნოს სიშიშვლეს. ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში სამხრეთისკენ მიმართული მთათა ფერდობები პირდაპირ ეფიცხებიან მზეს, რომლის სითბო და გამომშრობი ძალაც იწვევს მცენარეულობის ბუჩქოვან, **ქსერიკულ** (გვალვა გამძლე) ფორმებამდე განვითარებას. მათი მეზობელი ჩრდილოეთისკენ მიმართული ფერდობები შედარებით ნესტიანი და გრილი რჩება და აქ არსებობს **მეზონური** (სინოტივის მომთხოვნი) მცენარეები (ნახ. 8-14).

ამაღლება

ჰაერის ტემპერატურა მცირდება დაახლოებით 6°C -ით ყოველ 1000 მეტრიან სიმაღლეზე ასვლისას რეგიონზე დამოკიდებულებით. ტემპერატურის ამ შემცირებას, რაც გამოწვეულია დიდ სიმაღლეებზე ჰაერის გაფართოებით დაბალ ატმოსფერულ წნევასთან ერთად, ეწოდება **ადიაბატური გაგრილება**. ჩრდილოეთ ზომიერ განედებში ყოველ 1000 მეტრზე



ნახ. 8-14 მზისადმი ხელმისაწვდომობის გავლენა მცენარეულობაზე ასპენის მახლობელი მთების ქედებზე, კოლორადოს შტატი. ჩრდილოეთისკენ მიმართული (მარცხნივ მიმართული) ფერდობები გრილი და ნოტიოა, იძლევიან ნაძვნარის გაზრდის საშუალებას. ბუჩქიანი, გვალვაგამძლე მცენარეულობა იზრდება სამხრეთისკენ მიმართულ ფერდებზე.

ასვლისას ტემპერატურის 6°C -ით ვარდნა შეესაბამება ჩრდილოეთით 800 კილომეტრით გადანაცვლებისას ტემპერატურის ცვლილებას. ტროპიკებშიც კი, საკმაოდ მაღლა თუ ახვალთ, დაახლოებით 5000 მეტრ სიმაღლეზე, აღმოაჩენთ ყინვის ტემპერატურას და მუდმივ თოვლს. მრავალ შემთხვევაში **ალპური** ანუ მაღალმთიანი ზონების კლიმატი და მცენარეულობა ჰგავს ზღვის დონის ადგილების მაღალი განედების მცენარეულობასა და კლიმატს (Billings and Mooney 1968). თუმცა, მათი მსგავსების მიუხედავად, ალპური გარემო, როგორც წესი, უფრო ნაკლებად იცვლება სეზონიდან სეზონამდე, ვიდრე მაღალი განედების მათი შესაბამისი ანალოგები. ტროპიკული ზონის მთაში ტემპერატურა თითქმის მუდმივად დაბალი, თუმცა 0°C -ის ზევით რჩება წლის განმავლობაში, რაც საშუალებას აძლევს მრავალ ტროპიკულ მცენარეს და ცხოველს, იარსებოს იქ არსებულ გრილ პირობებში.

როდესაც მოძრაობთ მთის ძირიდან მწვერვალამდე, თქვენ სიმაღლის ცვლასთან ერთად, შეამჩნევთ ცვლილებებს მცენარეთა საფარში. მცენარეულობის ამ მეტ-ნაკლებად შესამჩნევ ზოლებს, მეცხრამეტე საუკუნის ბუნებათმცოდნე ქ.პ. მერიამმა (1894) **სასიცოცხლო ზონები** უწოდა. მერიამის კლასიფიკაციის სქემა მოიცავდა ხუთ ფართო ზონას აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთ მთებში, რომელთაც მან სიმაღლის ზრდის მიხედვით (ანუ ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ) დაბალი სონორული, მაღალი სონორული, გარდამავალი, კანადური (ან გუძონური) და ალპური (ან არქტიკულ-ალპური) ზონები დაარქვა.

აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთ მთების დაბალ ზონაში შეხვდებით კაკტუსს ან უდაბნოს ბუჩქს, რომლებიც არიან მექსიკის და სამხრეთ არიზონის სონორის უდაბნოს მკვიდრი მცენარეები (ნახ. 8-15). მდინარეთა კალაპოტების გასწვრივ არსებულ ტყიან ადგილებში მცენარეებს და ცხოველებს აქვთ კარგად გამოკვეთილი, ტროპიკული თვისებები. მრავალი კოლიბრი და ბუზიჭერია მცენარე, კაკომიცლები (Bassariscus), იაგუარები და პეკარები ზომიერ სარტყელში მხოლოდ ამ არეალში ჩნდებიან. ალპურ ზონაში, 2500 მეტრის მაღლა ლანდშაფტი ძალიან ჰგავს ჩრდილოეთ კანადისა და ალიასკის ტუნდრას. ამრიგად, ზღვის დონიდან 2500 მეტრის სიმაღლეზე ასვლით, ჩვენ შევხვდებით ისეთ ცვლილებებს კლიმატსა და მცენარეულობაში, როგორსაც — 2000 კილომეტრიან ან კიდევ უფრო შორეული მოგზაურობისას ჩრდილოეთში.

გეოლოგია და ნიადაგი

რეგიონის კლდოვან საფუძველზე არსებული ნიადაგების ადგილობრივი ცვლილებები ხელს უწყობს ნიადაგის ტიპების დიფერენცირებას და აძლიერებს



გუძონის ზონა,
2500მ სიმაღლეზე



ალპური ზონა, 3500მ
სიმაღლე



სონორული ზონა,
1500მ სიმაღლე



გარდამავალი ზონა, 2000მ
სიმაღლე



ქვედა სონორული ზონა,
900მ სიმაღლე



სონორული ზონა,
1200მ სიმაღლე

ნახ. 8-15 სამხრეთ-აღმოსავლეთ არიზონის მთების მცენარეულობა სხვადასხვა სიმაღლეებზე. ქვედა სონორულ ზონაში ხარობს, ძირითადად, საგუაროს კაკტუსები, მცირე ზომის უდაბნოს ხეები, როგორიცაა პალმერდე და მესკიტის ხე, მთელი რიგი ერთწლიანი და მრავალწლიანი ბალახეულობა და ასევე, მცირე ზომის წვნიანი კაკტუსები. აგავა, ოკოტილოები და სხვა ბალახები ზედა სონორული ზონის თვალში საცემი ელემენტებია, სადაც მუხები მის ზედა ზღვარზე იჩენენ თავს. დიდი ხეები დომინირებენ უფრო მაღალ სიმაღლეებზე: ყვითელი ფიჭვი გარდამავალ ზონაში, ნაძვი და სოჭი გუძონის ზონაში. ესენი თანდათანობით ადგილს უთმობენ ბუჩქებს, ტირიფებს, ბალახს და სირსველს ალპურ ზონაში ტყის ზღვარს ზემოთ. (სურათი მოგვანოდა აშშ ნიადაგის შენარჩუნების სერვისმა, *the U.S. Forest Service, W.J. Smith, and R.H. Whittaker; from Whittaker and Niering 1965*).

ბიოტურ ჰეტეროგენურობას. ჩრდილოეთ აპალაჩის მთებში და აშშ-ს წყნარ ოკეანესთან ახლოს არსებულ მთებში **სერპანტინის** (ვულკანური ქანის სახე) ქანთა გაშლელბანი გამოქარვისას ქმნიან ისეთ ნიადაგს, რომელიც დიდი რაოდენობით შეიცავს მაგნიუმს. ამის გამო, გარშემო მდებარე ნიადაგის ტიპებისთვის დამახასიათებელი მცენარეები აქ არ იზდება (Walker 1954, Whittaker 1954, Proctor

and Woodell 1975). სერპანტინის უნაყოფო მინერალები, როგორც მათ უწოდებენ, როგორც წესი, დაფარულია გაიშვიათებული ბალახითა და მცენარეულობით, რომელთაგან ბევრი ენდემური სახეობაა და სხვაგან არსად მოიპოვება. ამ მცენარეებს მაგნიუმისადმი მაღალი გამძლეობა გამოუმუშავდათ (ნახ. 8-16). გრანიტის, ფიქალის და ქვიშაქვის შემცველ კლდოვან საფუძველზეც, გამოქარვის დონეზე დამოკი-

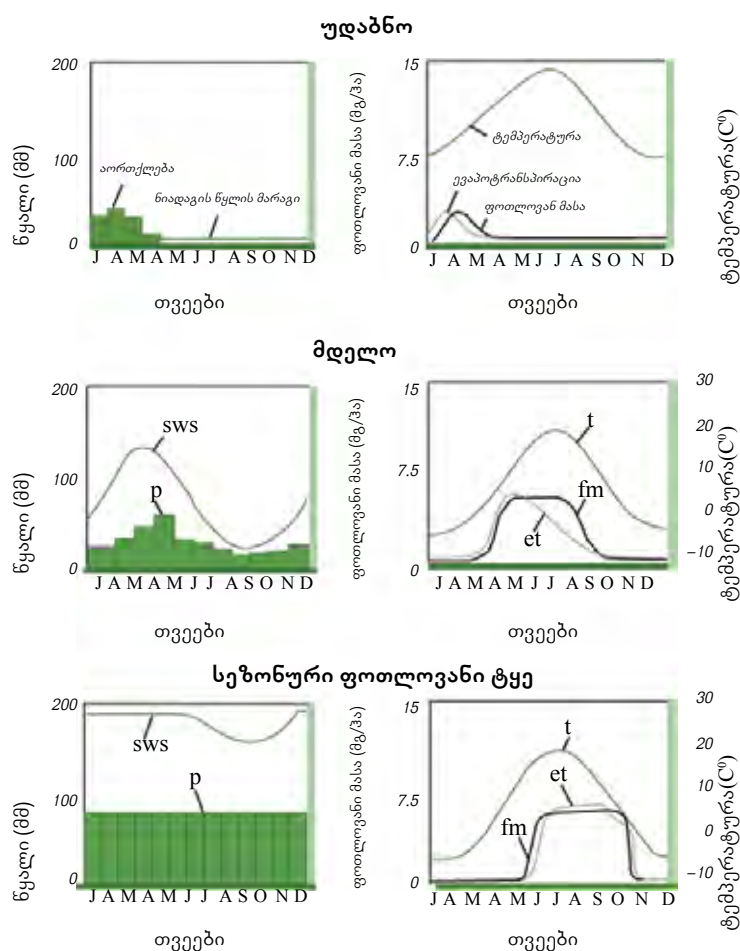


ნახ. 8-16 მცირე სერპენტინული უნაყოფო მიწა აღმოსავლეთ პენსილვანიის მახლობლად. უნაყოფი მიწის გარშემორტყმული ნიადაგი ხელს უწყობს მუხა-ჰიკორი-წიფელის ტყის გაზრდას.

დებულებით, ასევე, ვითარდება უნაყოფო მიწების ტიპები მათთვის დამახასიათებელი მცენარეებით. მაგალითად, სამხრეთ ნიუ ჯერსის ვრცელი წიწვოვანი ტყის უნაყოფო მიწები, სადაც ზოგიერთ ადგილას ზრდასრული ხეები მხოლოდ თეძოს დონემდე იზრდებიან. აქ თავს იჩენენ ქვიშაქვის მსხვილი ქანების გაშიშვლებანი, რომლებიც წარმოშობენ მშრალ, არანაყოფიერ ნიადაგს (McPhee 1968, McCormick 1970, Forman 1979).

8.5 ნალექიანობასა და ევაპოტრანსპირაციას შორის პოლის ბალანსი გავლენას ახდენს გარემო პირობაზე

ნალექები ორი გზით ბრუნდება ატმოსფეროში. პირველი, ზოგიერთი წყალი პირდაპირ ორთქლდება ნიადაგიდან, ღია წყალსატევებიდან (ტბები და ოკეანები) და წვიმით დასველებული საგნების, განსაკუთრებით, მცენარეების ზედაპირებიდან. მეორე გზა არის ტრანსპირაციის პროცესი, რომლის დროსაც მცენარეები აორთქლებენ თავიანთი ფოთლებიდან, ნიადაგიდან ფესვების საშუალებით ამოღებულ წყალს (იხ. თავი 4). ტრანსპირაციისა

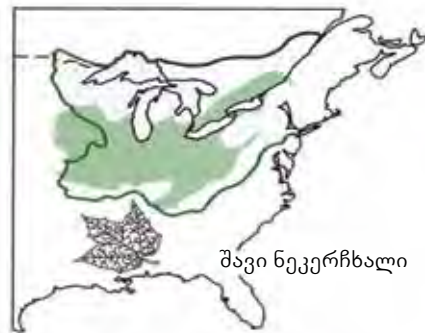


ნახ. 8-17 ურთიერთობა ტემპერატურას (t), ევაპოტრანსპირაციას (et), ფოთლოვანი მასის (fm), აორთქლებას (p) და ნიადაგის წყლის მარაგს (sws) შორის სამ სხვადასხვა გარემოში. (After Aber and Melillo 1991.)

და პირდაპირ აორთქლების კომბინაციას ეწოდება **ევაპოტრანსპირაცია**. ეს პროცესი დიდად არის დამოკიდებული ტემპერატურაზე. აორთქლება და ტრანსპირაცია თითქმის ორმაგდება ტემპერატურის ყოველი 10°C -ით მატებისას, როცა ყველა სხვა დანარჩენი პირობა თანაბარია იმის მიუხედავად, რომ ნიადაგისა და მცენარეული საფარის ხასიათი ასევე გავლენას ახდენს წყლის კარგვაზე.

ბუნებაში ევაპოტრანსპირაცია ზოგჯერ შეზღუდულია ნიადაგის წყლის ხელმისაწვდომობით. პოტენციური ევაპოტრანსპირაცია (PE) არის წყლის რაოდენობა, რომელსაც ამოიღებდნენ ნიადაგიდან, 100%-იანი მცენარეული საფარისა და შეუზღუდავი სინოტივის პირობებში, როგორც ზოგიერთ ტროპიკულ არეალში. პოტენციური ევაპოტრანსპირაციის გამოთვლა შეიძლება ტემპერატურისა და ნალექიანობის მეშვეობით (Ward 1967, Schlesinger 1991). რადგანაც პოტენციური ევაპოტრანსპირაცია იზრდება ტემპერატურასთან ერთად, ტემპერატურა და წყლის სტრესი (მკვეთრი უკმარისობა) ერთდროულად მატულობს. რეგიონები მაღალ განედებზე, სადაც წლიური ნალექიანობა 25-50სმ-მდეა, უფრო ხელსაყრელი მცენარეული წარმოების წყლის ბიუჯეტს იღებენ, ვიდრე ტროპიკული რეგიონები იგივე ნალექიანობის დონეებითა და უფრო მაღალი ტემპერატურებით.

ნამდვილი ევაპოტრანსპირაცია კონკრეტულ არეალში დამოკიდებულია ნიადაგში წყლის ოდენობაზე, ადგილობრივი მცენარეულობის ფოთლოვანი ზედაპირის ფართობზე და ტემპერატურაზე. უდაბნოებში ფოტოსინთეზის სიჩქარე ევაპოტრანსპირაციის პროპორციულია (ნახ. 8-17; Aber and Milillo 1991). აქ ნალექიანობა და ნიადაგის წყალი შეზღუდულია, აორთქლება ძირითადად თავს იჩენს ზამთრის და ადრეული გაზაფხულის მოკლე, ნვიშიანი პერიოდების შემდეგ, როდესაც მცენარეთა ფოთლიანობა ყველაზე მაღალია და წლის ყველაზე ცხელი პერიოდების წინ. მინდვრებში შედარებით გრილი ზამთრის პირობების (რომლებიც ამცირებენ მცენარეთა ზრდას) და ძლიერი ზაფხულის ნვიშების შედეგად მცენარეთა ფოტოსინთეზური აქტივობა და შესაბამისად, ევაპოტრანსპირაცია ემთხვევა შედარებით მაღალ ტემპერატურას. ზომიერ ფოთლოვან ტყეში, სადაც ნალექიანობა და ნიადაგის წყლის შემცველობა მაღალია, ევაპოტრანსპირაცია უფრო მეტად შეზღუდულია ტემპერატურის გამო, ვიდრე წყლის ხელმისაწვდომობით. ფოტოსინთეზური აქტივობა მცირდება ან შეჩერებულია ზამთრის თვეებში ფოთოლცვენის გამო, ხოლო გაზაფხულზე, მცენარეების ფოთლების მასისა და შესაბამისად, ფოთლოვანი ზედაპირის ფართობის ზრდა, იწვევს მაღალ ფოტოსინთეზურ აქტივობას და ევაპოტრანსპირაციას (იხ. ნახ. 8-17; Aber and Melillo 1991).



ნახ. 8-18 შაქრის, შავი, წითელი და ვერცხლის ნეკერჩხლების გავრცელების არეალები ჩრდილო-აღმოსავლეთ ამერიკაში. შაქრის ნეკერჩხლის დიაპაზონი აღნიშნულია რუკაზე, რათა გვიჩვენოს გადაკვეთის არეალი. იქ, სადაც ამ სახეობების დიაპაზონი იკვეთება, თითოეული უპირატესობას ანიჭებს განსხვავებული ტიპის ნიადაგსა და სინოტივს (After Fowells 1965)

8.6 მცენარეთა განაწილება დამოკიდებულია კლიმატურ ნიშნებზე, ტოპოგრაფიასა და ნიადაგზე

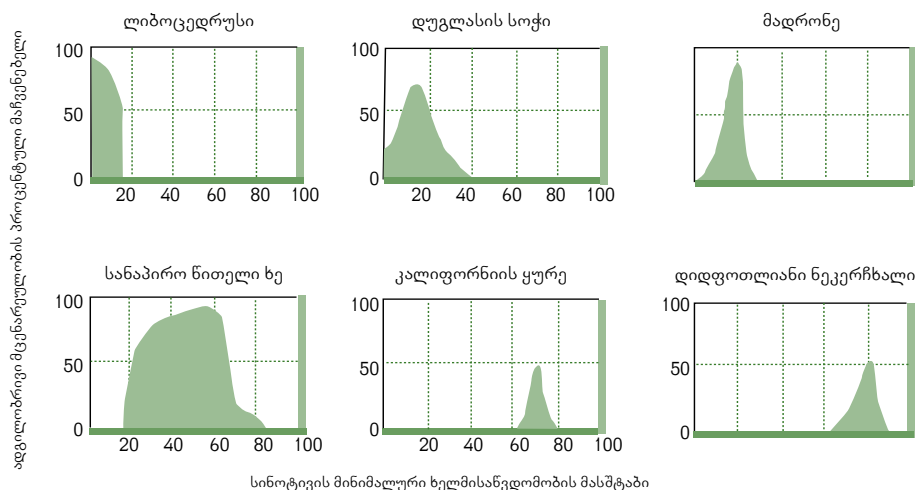
მცენარეთა სახეობების გეოგრაფიული დიაპაზონი არის ის არეალი, რომლის ფარგლებშიც ერთიანი კლიმატური ნიშნები, ნალექიანობა და ტემპერატურული რეჟიმი ხელსაყრელია მათი ზრდისა და გამრავლებისთვის. მაგრამ მინის ყველა მონაკვეთი არ არის ხელსაყრელი მცენარეთა სახეობების ინდივიდუალური გადარჩენისთვის. ცვლილებები ტოპოგრაფიაში გავლენას ახდენს ადგილობრივ ტემპერატურასა და ჰიდროლოგიურ პირობებზე. ნიადაგის პირობებიც ნაწილობრივ იცვლება მნიშვნელოვანი გეოლოგიური პროცესების გამო. ისინი, როგორც უკვე ვნახეთ, ზემოქმედებს ნიადაგის ფორმირებაზე. ფართომასშტაბიანი კლიმატური სისტემები შეიძლება ინტერაქციებში შევიდეს ადგილობრივ ტოპოგრაფიასთან და ნიადაგის მდგომარეობასთან იმ არეალის განსაზღვრად, რომლის ფარგლებშიც ფიზიკური პირობები შესაფერისია გარკვეული სახეობის მცენარეთათვის.

მცენარეთა განაწილება კლიმატური ნიშნების შესაბამისად

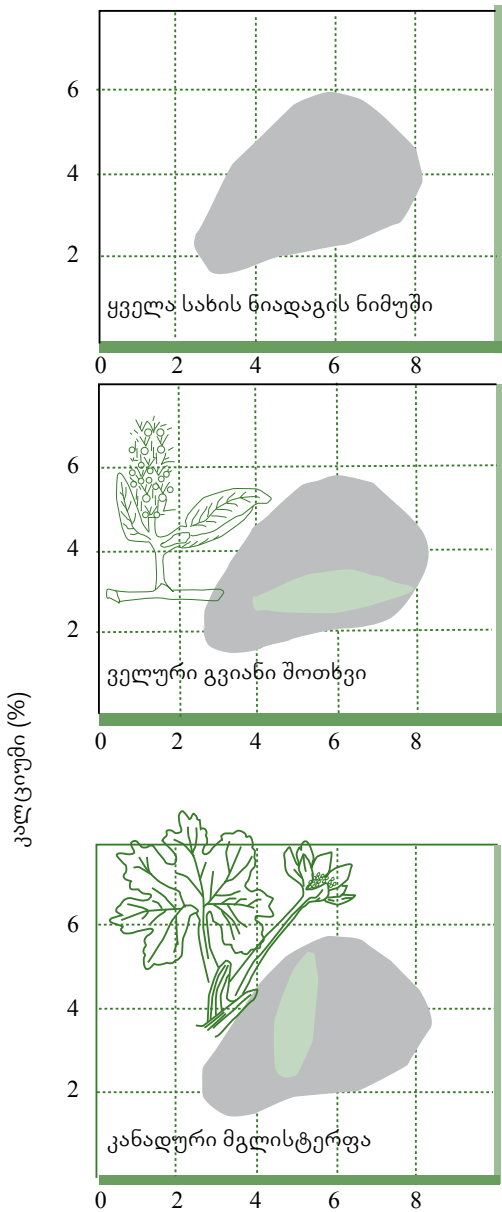
ჩრდილო-აღმოსავლეთ ამერიკისა და სამხრეთ კანადის ტყის ბინადარი ხის — შაქრის ნეკერჩხლის გამრავლების არეალი შეზღუდულია ცივი ზამთრის ტემპერატურით ჩრდილოეთიდან, ცხელი ზაფხულის ტემპერატურებით სამხრეთიდან, ზაფხულის გვალვით დასავლეთიდან და ოკეანის ტენიანობით აღმოსავლეთიდან (ნახ. 8-18ა). შაქრის ნეკერჩხლის თავისი ბუნებრივი არეალის ფარგლებს გარეთ დარგვის მცდელობებმა გვიჩვენეს, რომ მას, არ შეუძლია, აიტანოს საშუალო თვიური ტემპერატურა

24°-27°C-ზე ზემოთ ან 18°C-ზე ქვემოთ (ონელს 1965). შაქრის ნეკერჩხლის გავრცელების დასავლეთი საზღვარი, რომელსაც სიმშრალე განსაზღვრავს, ემთხვევა ზოგადად ტყის მცენარეულობის დასავლეთ ზღვარს. რადგანაც ტემპერატურასა და ნალექიანობას დიდი მნიშვნელობა აქვთ მცენარეებისთვის სინოტივის ხელმისაწვდომობის განსაზღვრაში, შაქრის ნეკერჩხლებს უკეთესად შეუძლიათ არსებობა უფრო დაბალი წლიური ნალექიანობის დიაპაზონის ჩრდილოეთ საზღვართან (დაახლოებით 50სმ), ვიდრე სამხრეთ საზღვართან (დაახლოებით 100სმ). თავისი გეოგრაფიული არეალის ფარგლებში, შაქრის ნეკერჩხალი უფრო ჭარბად მოიპოვება ჩრდილოეთ ტყეებში, სადაც ის ზოგჯერ ქმნის ერთსახეობიან ტყეს, ვიდრე უფრო მრავალფეროვან ტყეებში სამხრეთით. შაქრის ნეკერჩხალი ყველაზე უკეთ ხარობს ნიტო, ცოტათი დაჟანგულ ნიადაგებში.

შაქრის ნეკერჩხალსა და ნეკერჩხლის სხვა სახეობებს (ნითელი, შავი, ვერცხლის) შორის, სხვაობა გულისხმობს განსხვავებას ეკოლოგიურ ამტანობაში (ნახ. 8-18ა-დ). იქ, სადაც მათი გავრცელების არეალები იკვეთება, ნეკერჩხლები ავითარებენ განსხვავებულ მიდრეკილებებს ადგილობრივი გარემო პირობებისადმი, რომლებიც შექმნილია ნიადაგისა და ტოპოგრაფიის განსხვავებებით. შავი ნეკერჩხალი ხშირად ხარობს მასთან ახლო კავშირში მყოფ შაქრის ნეკერჩხლის სიახლოვეს, მაგრამ ურჩევნია უფრო მშრალი, უკეთესად გამომშრალი ნიადაგები, რომლებიც კალციუმის მაღალი შემცველობის გამო, ნაკლებად მჟავაა. ნითელ ნეკერჩხალს, შეუძლია, აიტანოს სველი, ჭაობისებრი ან მშრალი, ცუდად განვითარებული ნიადაგი. ვერცხლის ნეკერჩხალი ფართოდაა გავრცელებული, თუმცა უპირატესობას ანიჭებს მდინარეების ოპიოსა და მისისიპის ბასეინების ნოტიო ნიადაგს.



ნახ. 8-20 აკავშირებს აღმოსავლეთ ინდიანას ტყეებში ზოგიერთი უდაბნოს ბუჩქის, ჩითილების და ბალახეულობის გავრცელებას ნიადაგში ორგანული ნივთიერებების და კალციუმის დონესთან (Beals and Cape 1964)



მრგვალფოთლიანი ია

ცრემ ვიოლეტ

ნაერთები (%)

ნახ. 8-20 ტყის მიწის ოთხი მცენარის სიხშირე აღმოსავლეთ ინდიანას ტყის ნიადაგში კალციუმისა და ორგანული ნაერთების გათვალისწინებით. ნაცრისფრად შეფერილი არეალი წარმოადგენს ურთიერთობას კალციუმსა და ორგანულ ნაერთებს შორის ყველა აღებული ნიადაგის ნიმუშისთვის. მწვანე შეფერილობა გვიჩვენებს ურთიერთობას ამ ორ ფაქტორს შორის მცენარეთა ოთხი სახეობის მაგალითზე (After Baels and Cope 1964)

მცენარეთა ადგილობრივი გავრცელება

ადგილობრივად მცენარეთა გავრცელებაზე გავლენას რამდენიმე ფაქტორი ახდენს, მათ შორის — სიმაღლე ზღვის დონიდან, ზედაპირის დახრილობა, მზის სხივებისადმი მისაწვდომობა და ქვემოთ არსებული კლდოვანი საფუძველი. ეს ფაქტორები განსაკუთრებით იცვლება მთიან რეგიონებში და ამიტომ ეკოლოგები იშვიათად ირჩევენ მთიან გარემოს მცენარეთა გავრცელების შესასწავლად.

მთები ჩრდილოეთ კალიფორნიის სანაპიროს გასწვრივ ქმნიან პირობებს სხვადასხვა მცენარეთა თანასაზოგადოებისთვის, მშრალი სანაპირო ჩაპარალით დაწყებული დუგლასის სოჭითა და წითელი ხის მაღალი ტყეებით დასრულებული (Waring and Major 1964). როდესაც ტერიტორიები დაყოფილია სინოტივის მიხედვით, ამ ადგილებში თითოეული სახეობის გავრცელების ოპტიმუმი სხვადასხვანაირია (ნახ. 8-19). სანაპიროს წითელი ხე დომინირებს სინოტივის გრადიენტის ცენტრალურ პოზიციაზე და ხშირად არის სუფთა, ერთსახეობრივი ნარგავების სახით. კედარი, დუგლასის სოჭი და ორი ფართოფოთლოვანი მარადმწვანე სახეობა — დათვის კენკრა და მადრონე, თავს იჩენენ სინოტივის გრადიენტის მშრალ მხარეს. სამი ფოთოლცვენადი სახეობა — შავი მურყანი, დიდ-ფოთლიანი ნეკერჩხალი და ბუსუსნაყოფიანი ალვის ხე (*Populus trichocarpa*) — იკავებენ ნესტიან კიდეს.

ცვლილება ერთ გარემო პირობაში როგორც წესი, იწვევს ცვლილებებს სხვებშიც. ნიადაგის სინოტივი ეხას ნიადაგში ორგანული ნივთიერებების და კალციუმის დონესთან (Beals and Cope 1964). ეს ნიადაგები შეიცავენ 2%-დან 8%-ამდე ორგანულ ნივთიერებებს და 2%-დან 6%-ამდე გაცვლად კალციუმს. ამ ტყეებში ნიადაგში ნივთიერებების სხვადასხვა შემცველობის პირობებში თითოეული სახეობა სხვადასხვა მიდრეკილებას ამჟღავნებს. გვიანი შოთხვის ჩითილები ხარობენ კალციუმის შემცველობის ვიწრო დიაპაზონში, მაგრამ უძლებენ ცვლილებებს ორგანული ნაერთების პროცენტულ მაჩვენებლებში. შანგუინარია ცანადენსის (კანადური მგლისტერფა) მკვეთრად შეზღუდულია ნიადაგში ორგანული ნივთიერებების პროცენტული მაჩვენებლით, მაგრამ უგრძნობია კალციუმის შემცველობის ცვლილებისადმი. მრგვალფოთლიანი და თეთრი იების გავრცელება შედარებით ნაკლებად არის დამოკიდებული ნიადაგში ორგანული ნივთიერებებისა და კალციუმის დონეებზე, მაგრამ ამ ორი სახეობის გავრცელების არეალი ერთმანეთს არ კვეთს. თეთრი იები უპირატესობას ანიჭებენ კალციუმის შედარებით მაღალ და ორგანული ნივთიერებების დაბალ შემცველობას, ვიდრე მრგვალფოთლიანი იები. იქ, სადაც ერთი ხარობს, როგორც წესი, მეორე არ ჩნდება.

8.7 მცენარეთა და ცხოველთა ადაპტაციები ამთხვევა გარემო პირობებს თავიანთი გარემოს ფარგლებში

როგორც ჩვენ ვნახეთ მე-4, მე-5 და მე-6 თავებში, ორგანიზმთა ადაპტაციები ადვილად ვერ გამოცალკევდება იმ გარემოსგან, სადაც ისინი ბინადრობენ. მწერების ლარვებს გაუმდინარე წყლის გარემოში (თხრილები და ტბორები) შეუძლიათ, გაძლონ უფრო დიდხანს ჟანგბადის გარეშე, ვიდრე მათ მონათესავე სახეობებს ჰაერით სავსე დინებებიდან და მდინარეებიდან. ზღვის ლოკოკინათა სახეობები, რომლებიც არსებობენ მაღალი მიქცევა-მოქცევის



(ა)



(ბ)



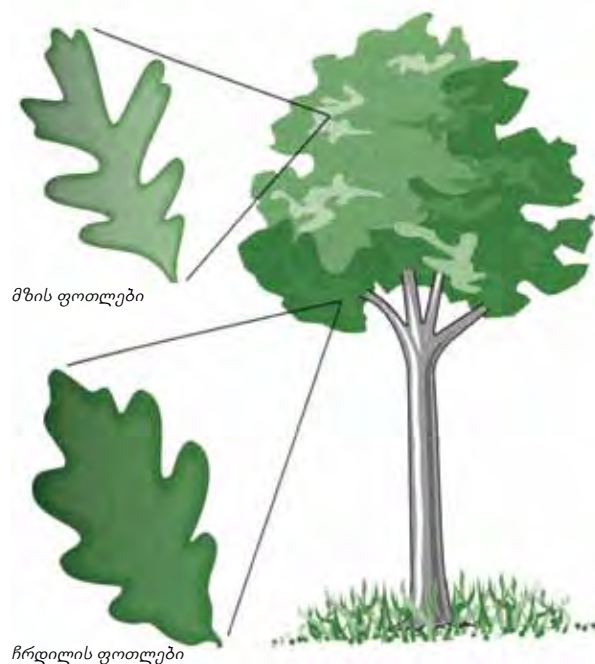
(ც)

ნახ. 8-21 არიზონას უდაბნოს მცენარეების ფოთლები. (ა) მესკიტის (როსოპის) ფოთლები ქვედაყოფილია მთელ რიგ მცირე ფურცლებად, რომლებიც ხელს უწყობს მზისადმი მიფიცხების დროს სითბოს კარგვას. (ბ) პალოვერდეს (*Cercidium*) ეს ადაპტაცია კიდევ უფრო შორს მიაქვს. მისი ფოთლები ერთი ციდაა და სქელი ლეროები, რომელიც ქლოროფილს შეიცავს, პასუხისმგებელია არიზონის მცენარის ძირითად ფოტოსინთეზზე (აქედან მომდინარეობს სახელი პალოვერდე, რაც ესპანურად ნიშნავს „მწვანე ჯოხს“). (ც) უდაბნოს მრავალი მცენარისგან განსხვავებით *Jatropha*-ს აქვს ფართო, სულკულენტური ფოთლები, რომელსაც ის ივითარებს მხოლოდ რამდენიმე კვირისთვის, სონორის უდაბნოს ზაფხულის წვიმის სეზონის დროს.

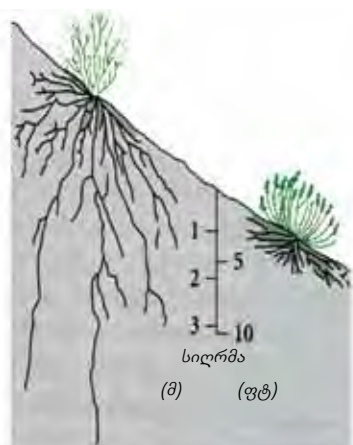
ზონებში, სადაც მათთვის ჟანგბადი ხშირად არის ხელმისაწვდომი, უკეთესად იტანენ გამოშრობას, ვიდრე სახეობები წყლის დაბალი მიმოქცევის ადგილებიდან. ეს იმ სპეციალიზაციის მაგალითებია, რომლებიც მიესადაგება ორგანიზმებს გარემო პირობების გარკვეული შეზღუდული დიაპაზონით.

გარემო, ფორმა და ფუნქცია მცენარეებში

შეადარეთ ფოთოლმცვენი ტყის ხეების ფოთლები უდაბნოს სახეობის მცენარეთა ფოთლებს. ისინი, როგორც წესი, ფართო და თხელია, რითაც ქმნიან დიდ ფართობს სინათლის შთანთქმისთვის და აქედან გამომდინარე, გარდუვალად წყლის კარგვისათვისაც. უდაბნოს ხეებს აქვთ მცირე, კარგად დაყოფილი ფოთლები, ხანდახან კი, საერთოდ არ აქვთ (ნახ. 8-21). ფოთლები ხურდებიან უდაბნოს მზეზე, მისი სტრუქტურები სითბოს კონვექციის გზით უფრო სწრაფად კიდებიდან კარგავენ, სადაც ჰაერის დინებები არღვევს მაიზოლირებელ მდგრად სასაზღვრო ფენებს. რაც მეტია კიდე, მით გრილია ფოთოლი და მით დაბალია წყლის კარგვა (Vogel 1970). მცირე ზომა ნიშნავს, რომ ფოთლის მთლიანი წილი ეთმობა კიდებს. ერთეულ მცენარეზეც კი, მთლიანი მზისთვის ხელმისაწვდომი ფოთლები შეიძლება უფრო განსხვავებული ფორმის იყვნენ სითბოს გასაფანტად და წყლის შესაკავებლად, ვიდრე ჩრდილის ფოთლები (ნახ. 8-22).



ნახ. 8-22 თეთრი მუხის მზისა და ჩრდილის ფოთლების სილუეტები. მზის ფოთლებს უფრო მეტი კიდე აქვთ ზედაპირის არეალის თითო ერთეულზე და ამით მეტი სითბოს კარგავენ უფრო სწრაფად (After Vogel 1970)



ნახ. 8-23 დენოსტომა ფასციკულატუმ-ის, მარცხნივ ჩაპარალის სახეობები და მარჯვნივ შავი სალბი — (შალვია მელლიფერა), სანაპირო სალბის თანასაზოგადოების წევრის ფესვთა სისტემების პროფილები. ორ სახეობას განსხვავებული ადაპტაციები აქვთ თავიანთი შეზღუდული წყლის მარაგებისთვის. ჩაპარალის სახეობების ფართო ფესვების სისტემები, საშუალებას აძლევს მათ, მიიღონ წყალი კლდოვანი მიწების ღრმა ნაპრალებიდან. ჩაპარალის ფოთლები მცირე და სქელია, რათა შეაჩერონ წყლის კარგვა და ისინი, როგორც წესი, შენარჩუნდება ზაფხულის გვალვების დროს. სალბის სუსტი საფესვე სისტემები გვალვის დროს მოითხოვს ფოთლების დაცვენას, წყლის კარგვის მინიმუმისთვის.

(After Hellmers et al. 1955.)

ცხრილი 8-1

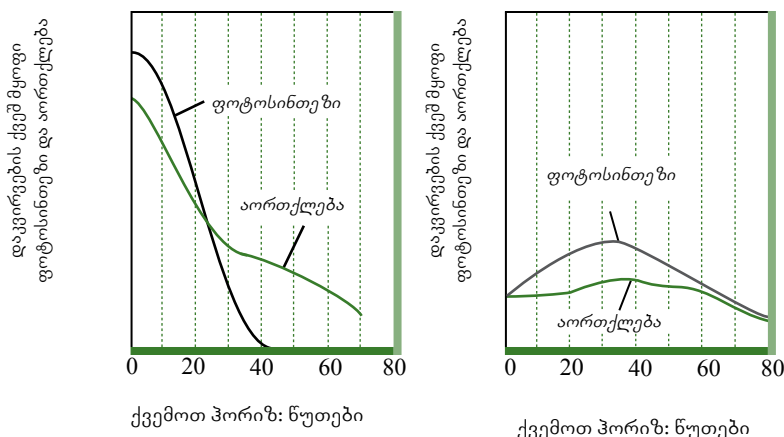
სამხრეთ კალიფორნიის
ჩაპარალისა და სანაპირო სალბის
მცენარეთა მახასიათებლები

მცენარეულობის ტიპი		
მახასიათებელი	ჩაპარალი	სანაპიროს შალვები
ფესვები	ღრმა	მოკლე
ფოთლები	მარადმწვანე	ზაფხულში დაცვენადი
ფოთლის საშუალო ხანგრძლივობა (თიურ)	12	6
საშუალო ფოთლის ზომა (სმ ²)	12,6	4,5
ფოთლის წონა (გ. მშრალი წონა დმ ²)	1,8	1.0
მაქსიმალური აორთქლება (გ. H ₂ დმ ⁻² h ⁻¹)	0,34	0,94
მაქსიმალური ფოტოსინთეზური სიჩქარე (მგ. C დმ ⁻² h ⁻¹)	3,9	8,3
CO ₂ -ის შედარებითი ნლიური ფიქსაცია	49,8	46,8

(Data from Harrison et al. 1971; Mooney and Dunn, 1970.)

სანაპიროს სალბი და ჩაპარალის მცენარის თანასაზოგადოებები სამხრეთ კალიფორნიაში გვიჩვენებს განსხვავებულ ადაპტაციებს შეზღუდული წყლის მარაგების პრობლემასთან გასამკლავებლად (Mooney and Dunn 1970, Harrison ეტ ალ. 1971). ჩაპარალის მცენარეები, როგორც წესი, იზრდებიან უფრო მაღალ სიმაღლეებზე, ვიდრე სანაპიროს სალბის მცენარეები და ამიტომ იმყოფებიან უფრო გრილ და ნოტიო პირობებში. გაგრძელებული გვალვიანი ზაფხულის განმავლობაში წყლის მეტ დეფიციტს განიცდიან სანაპირო სალბის საარსებო ადგილების ნიადაგები. სანაპირო სალბს აქვთ მოკლე ფესვები და მცირე ზომის ნაზი ფოთლები, რომლებიც ძირითადად ზაფხულის დროს სცივია უმეტეს სახეობებს (ნახ. 8-23). ჩაპარალის მცენარეებს ღრმა ფესვები აქვთ, რომლებიც ხშირად აღწევენ მცირე ნაპრალებსა და ბზარებში კლდიან საფუძველში. მათი ფოთლები სქელია და აქვს ცვილოვანი გარე საფარი (კუტიკულა), რომელიც ამცირებს წყლის კარგვას. ჩაპარალი გვალვის პერიოდში, როგორც წესი, ფოთლებს ინარჩუნებს.

ფოთლის აგებულება გავლენას ახდენს როგორც მის ფოტოსინთეზურ სიჩქარეზე, ისე ტრანსპირაციაზე (ცხრილი 8-1). სანაპიროს სალბის სახეობების ფოთლები, თავიანთი უთვალავი სანამეებით, შექმნილია აირთა სწრაფი გაცვლისთვის გარემომცველ ჰაერთან. ეს ნიშნავს, რომ მათ შეუძლიათ ნახშირორჟანგის სწრაფი შეთვისება ატმოსფეროდან, როდესაც წყალი ხელმისაწვდომია ნიადაგისთვის. ნიადაგიდან ფესვებით მიღებულ წყალს შეუძლია დაიკავოს ტრანსპირაციის დროს დაკარგული წყლის ადგილი. ურთიერთობა ტრანსპირაციასა და ნახშირბადის შეთვისებას შორის მარტივი გამოსაკვლევია ლაბორატორიაში. მთელ რიგ ექსპერიმენტებში ჰარისონი და მისი კოლეგები (1971) აწყვეტდნენ ფოთლებს მცენარეებს და ათავსებდნენ მათ ოთახში, რომელშიც მათ შეეძლოთ ტრანსპირაციისა და ფოტოსინთეზის მონიტორინგი. ორივე ფუნქცია მცირდებოდა, როდესაც ფოთლები შრებოდნენ და მათი სანამეები იხურებოდა რათა ხელი შეეშალათ კიდევ მეტი წყლის კარგვისთვის. როგორც ტრანსპირაციის, ისე ფოტოსინთეზის სიჩქარეები ისეთი სანაპირო სახეობებისთვის, როგორიც შავი სალბია (პიტნისებრთა ოჯახის წევრი), თავიდან მაღალი იყო, მაგრამ შემდეგ სწრაფად კლებულობდა (ნახ. 8-24). თუმცა, მაშინაც კი, როცა სანამეები სრულიად დახურული იყო და ნახშირბადის შეთვისებაც შემწყდარი იყო, ფოთლები მაინც განაგრძობდნენ წყლის კარგვას თავიანთი მცირედ დაცული გარეთა ზედაპირებიდან. ჩაპარალის ასეთი მცენარის ფოტოსინთეზური სიჩქარე, როგორცაა *Heteromeles arbutifolia* (ვარდისებრთა ოჯახის წევრი), ყველაზე დიდი, ერთი მეოთხედიდან ერთ მესამედამდე შავ სალბთან შედარებით. მაგრამ ფოთლები უკეთესად უძლებდნენ გამოშრობას და განაგრძობდნენ



(ა) შავი სალბი მარცხენ

(ბ) ტოყონ

ნახ. 8-24 ფოტოსინთეზისა და აორთქლების მოქმედების კურსები სტანდარტულ ლაბორატორიულ შრობის პირობებში (ა) შავი სალბის (შალვია მელლიფერა), სანაპირო სალბის სახეობას და (ბ) ეტერომელეს არბუტიფოლია-ის, ჩაპარალის სახეობის მაგალითზე. აღსანიშნავია, რომ აორთქლება დიდხანს გრძელდება მას შემდეგ, რაც ფოტოსინთეზი წყვეტს მოქმედებას. ამრიგად, ფოთლის ძილიანობა არის ეფექტური ხანგრძლივ მოქმედი გამოსავალი გვალიდან (After Harrison et al. 1971)

აქტიურად ყოფნას უფრო ხანგრძლივი პერიოდების განმავლობაში. *Heteromeles arbutifolia*-ის ფოთლების გარეთა ზედაპირს აქვს სქელი, ცვილისებრი კუტიკულა წყლის კარგვის შესამცირებლად, როდესაც სანამეები სრულიად დახურულია.

სანაპირო სალბი და ჩაპარალის მცენარეები სხვადასხვაგვარადაა სპეციალიზებული. შავი სალბი აქტიურია მხოლოდ ზამთრისა და ადრეული გაზაფხულის წვიმიანი პერიოდების დროს. მათი ფოთლები მოწყობილია ფოტოსინთეზის მაღალი სიჩქარეებისთვის და ზრდის მაღალი ტემპებისთვის, მაგრამ როგორც კი ნიადაგი წყალი იშვიათი ხდება, ისინი ცვივა და მცენარე ძილს მიეცემა. ამრიგად, შავი სალბი სპეციალიზებულია ხმელთაშუა ზღვის კლიმატის ზამთრის გარდამავალი სინოტივის პირობებისთვის. ეტერომელეს არბუტიფოლია და ჩაპარალის სხვა სახეობები უფრო შეზღუდულად იყენებენ წყალს, რომელიც ღრმად არის ნიადაგში, მაგრამ ამის მიუხედავად, ძლებენ წლის შედარებით მეტი პერიოდის განმავლობაში. მათ არ შეუძლიათ სანაპირო სალბით ეფექტურად გამოიყენონ ზამთრის წყლის მარაგი ნიადაგის ზედა ფენაში.

იქ, სადაც ჩაპარალის და სალბის სახეობები ერთად იზრდება (თითოეულის გავრცელების არეალის უკიდურეს საზღვარზე), ისინი ახდენენ გარემოს სხვადასხვა ნაწილების ექსპლოატირებას: ღრმა, მუდმივი წყლის მარაგები თავთხელი, ეფემერული წყლის მარაგების წინააღმდეგ. ამ განსხვავებებისა და მათი შესაბამისი ფოთლის მორფოლოგიისა და გვალვაზე რეაქციების ადაპტაციათა მიუხედავად, სახეობათა ეს ორი ჯგუფი თანაბრად პროდუქტიულია წყლის ხელმისაწვდომობის შუალედურ დონეზე. მშრალ ადგილებში ღრმა წყლის ხანგრძლივი სეზონური არარსებობა მოქმედებს სანაპირო სალბის სასარგებლოდ. შემალღებებზე ღრმა წყლის მზარდი ხელმისაწვდომობა კი უპირატესობას მარადმწვანე ჩაპარალის მცენარეულობას აძლევს.

ეს მაგალითები გვიჩვენებს, რომ მცენარის ზრდის

ფორმამჭიდროდაადაკავშირებული გარემოს ფიზიკურ პირობებთან. ხმელეთის მცენარეების შემთხვევაში ის სახეობები, რომელთაც ზრდის მსხვილი ფორმები აქვთ, ხშირად კონკურენტუნარიანობაში აღემატებიან ზრდის მცირე ფორმიან მცენარეებს, თუმცა ნიადაგს უფრო ნოტიოს მოითხოვენ. ამრიგად, ჩვენ არ უნდა გვიკვირდეს, რომ წყლის ხელმისაწვდომობა ერთ-ერთი მთავარი დომინირებადი ფაქტორია, რომელიც განსაზღვრავს ხმელეთის ბიომების ხასიათსა და გავრცელებას. რადგანაც ტემპერატურა გავლენას ახდენს სინოტივის დეფიციტსა და ხელმისაწვდომობაზე, ისიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

წყლის ხელმისაწვდომობის გარდა, სხვა ფაქტორები ასევე მნიშვნელოვანია მცენარის ზრდის ფორმების განსაზღვრაში. მათ შორის ერთ-ერთი არის ცეცხლი, რომლის გავლენაც ყველაზე დიდია იქ, სადაც სინოტივის ხელმისაწვდომობა საშუალო დონისაა და მაღალსეზონურია. უდაბნოები და ნოტიო ტყეები იშვიათად იწვან: უდაბნოებში იშვიათად გროვდება საკმარისი რაოდენობის მცენარეული ნარჩენები ხანძრის სანვავით აღსაჭურვად, ხოლო ნოტიო ტყეები იშვიათად შრებიან იმ დონემდე, რომ ადვილად აალებადები გახდნენ. ბალახის და ბუჩქების ბიომებს აქვთ კომბინაციები ჭარბი სანვავისა და სეზონური გვალვისა, რაც ხშირ შემთხვევაში, ქმნის ხელსაყრელ პირობებს ცეცხლის გაჩენისთვის. ამ არეებში ცეცხლი დომინირებადი ფაქტორია, რომლისთვისაც ყველა ორგანიზმი უნდა იყოს ადაპტირებული და რომლის მიმართაც ბევრი სპეციალიზებულია: ზოგიერთი სახეობისთვის ცეცხლი აუცილებელიც კი არის თესლის გაღვივებისა და ჩითილების ზრდისთვის. კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორი პირობებია ნიადაგში, რომელსაც **ედაფური** (ნიადაგობრივი) ფაქტორი ეწოდება. ედაფური ფაქტორია საკვები ნივთიერების სტატუსი, წყლის ხელმისაწვდომობა და ტოქსიკური მინერალების შემცველობა.

გარემო, ფორმა და ფუნქცია ცხოველებში

ზოგადად, ცხოველების სასიცოცხლო ფორმები უფრო ნაკლებადაა მგრძნობიარე კლიმატის მიმართ, ვიდრე მცენარეთა სასიცოცხლო ფორმები. ეს არ ნიშნავს, რომ ცხოველები არ არიან ადაპტირებულნი ფიზიკური პირობებისადმი და არ არიან სპეციალიზებული ამ პირობათა ვიწრო დიაპაზონისადმი. ეს უბრალოდ იმის ნიშანია, რომ ამგვარი ადაპტაციები არ არის სასიცოცხლო ფორმებში უმთავრესი განსხვავებების ძირითადი გამომწვევი მიზეზი. უდაბნოებისა და ტყეების ფრინველებს სხეულის ერთი და იგივე ძირითადი ფორმები აქვთ, ასევე ხდება ძუძუმწოვრების, რეპტილიების, ამფიბიებისა და მწერების შემთხვევაშიც.

რატომ განსხვავდება მცენარეებისა და ცხოველების რეაქციები? მარტივი პასუხი, რომელსაც არ შეუძლია სრულყოფილად ახსნას მცენარე-ცხოველის დიქტომია, მდგომარეობს იმაში, რომ ცხოველები მობილურები არიან. მათ შეუძლიათ, მოძებნონ თავიანთთვის შესაფერისი მიკროსაბინადრო გარემო, სადაც არ უნდა იყვნენ. სხვა სიტყვებით, განსხვავება არიზონას და ილინოისის გარემოთა შორის არ არის ისეთივე მნიშვნელოვანი ცხოველებისთვის, როგორც მცენარეებისთვის, რომლებიც ფესვგადგმულნი არიან ერთ ადგილას და ამიტომ იძულებულნი არიან, აიტანონ ყველა ექსტრემალური პირობა. არსებობს სხვა მნიშვნელოვანი ფაქტორიც. პირველი — მცენარეები გაცილებით მეტად არიან დამოკიდებული ზედაპირის მოცულობაზე როგორც მიწის ზემოთ, ისე მის ქვემოთ და შესაბამისად, გაცილებით მგრძნობიარეებია ცხოველებთან შედარებით, როგორც გარემო პირობებში ცვლილებებისადმი, ისე მათი ექსტრემალური გამოვლინებისადმი. მეორე — მცენარეთა მოდულარული კონსტრუქციის გამო, მცენარის „სხეულის“ უჯრედთა უმრავლესობა მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელია და მათ თავად უნდა გაუძლონ გარემო პირობების ექსტრემალურ გამოვლინებებს, სხეულის სხვა ნაწილებისგან მხოლოდ მცირედი დახმარების საშუალებით. ამის თვალშისაცემი გამოჩენილია ფესვებიდან წყლის მიწოდება. ცხოველის სხეულს მრავალი სპეციალიზებული ორგანო აქვს, როგორიცაა თირკმელები, ფილტვები, ლიმფოიდური სისტემა და კუნთები, რომლებიც ხელს უწყობენ სხვა ქსოვილებს უჯრედული გარემოს გაუმჯობესების გზით. მესამე — ყველა მცენარე, ასე თუ ისე, ერთ ეკოლოგიურ როლს ასრულებს: ისინი ფესვთა სისტემით მინერალებსა და წყალს იწოვენ და ითვისებენ ნახშირბადს ფოთლებში მიმდინარე ფოტოსინთეზით. შედეგად, მათ მთლიან არსებობაზე დომინირებს წყლის ბალანსი და მცენარის მიწის ზედა ნაწილში ადექვატური წყლის მარაგის მიწოდების პრობლემა. მცენარეების მოდულარული

კონსტრუქციის გამო, წყლის ბალანსის მანიპულირების ერთადერთი ეფექტური გზა არის წყლის მიწოდების სისტემათა მოდერნიზაცია ფოთლების დიზაინის საშუალებით, მცენარის მთლიანი ზომის მეშვეობით და მისი მიწის ზედა ნაწილების მიწის ქვეშა ნაწილებთან დამოკიდებულების საშუალებითაც. როგორც ქვემოთ ვნახავთ, ეს არის ისეთი სასიცოცხლო ფორმების მახასიათებლები, რომლებიც განსაზღვრავენ მსოფლიოს ხმელეთის უმსხვილეს ბიომებს.

ცვლილებები ცხოველთა ფორმაში, როგორც მაგალითად, გვხვდება მატლებში, მწერებში და ხერხემლიანებში, ასახავს იმ განსხვავებულ როლებს, რომლებსაც ასრულებენ ცხოველები ბუნებრივ სამყაროში. ამრიგად, განსხვავებები ცხოველების ფორმებში ასოცირდება უფრო მეტად მათ განსხვავებულ ეკოლოგიურ როლთან, როგორცაა: მიწის თხრა, თესლების მოგროვება თუ მტაცებლობა, ვიდრე ფიზიკური გარემოს ცვლილებებთან. ასევე, ცხოველებს შეუძლიათ, აინაზღაურონ განსხვავებები სასიცოცხლო ფორმებში ქცევით. მაგალითად, არიზონას უდაბნოებში თესლები გროვდება მიწის ზედაპირიდან მღრღნელების, ფრინველებისა და ჭიანჭველების მიერ. სხვა მღრღნელები, ფრინველები და ჭიანჭველები აგროვებენ თესლებს ჩრდილოეთ კალიფორნიის ტყეებში და აღმოსავლეთ აფრიკის სავანებში. სხეულის განსხვავებული ფორმების მიუხედავად, ცხოველების ეკოლოგიური როლი იგივეა. მნიშვნელოვანია, გვახსოვდეს, რომ მსგავსების მიუხედავად, მცენარეებსაც შეუძლიათ, დაიკავონ სხვადასხვა პოზიციები ერთ ეკოსისტემაში. ტროპიკული ტყეები ავლენენ ყველაზე დიდ მრავალფეროვნებას მცენარეთა ზრდის ფორმების თვალსაზრისით, რომლებიც მოიცავენ ხეებს (როგორც ფოთოლცვენადს, ისე მარადმწვანეს), ხვიარა მცენარეებს (ხის თუ ბალახეულის), ეპიფიტებს, მეორე რიგის მცირე ხეებს და ბუჩქებს და ბალახეულ მცენარეებს ტყის იატაკზე. თითოეული ამ ფორმათაგანი არსებობს ძალიან განსხვავებულ გარემოში სინათლის და სინოტივის დეფიციტთან დაკავშირებით.

8.8 მცენარის ფორმაზე დაფუძნებული კლასიფიკაცია ეთანხმება კლიმატს

ბუნების ისტორია (ბუნებათმცოდნეობა) და შემდგომ ეკოლოგია წარმოიშვა კლასიფიკაციის სქემებიდან, რომელთა თანახმადაც ცხოველებს და მცენარეებს მიანიჭეს სახელები მათი მსგავსებების მიხედვით. ევროპელმა ბოტანიკოსებმა აღწერეს ადგილობრივ მცენარეთა სახეობების უმრავლესობა მეცხრამეტე საუკუნის ბოლოსთვის. მაშინ მათ დაიწყეს მცენარეთა მთელი თანასაზოგადოებების კლასიფიკაციის სისტემების განვითარება. მათ ეს სქემები ძირითადად დააფუძნეს სტრუქტურულ მახასიათებლებზე,



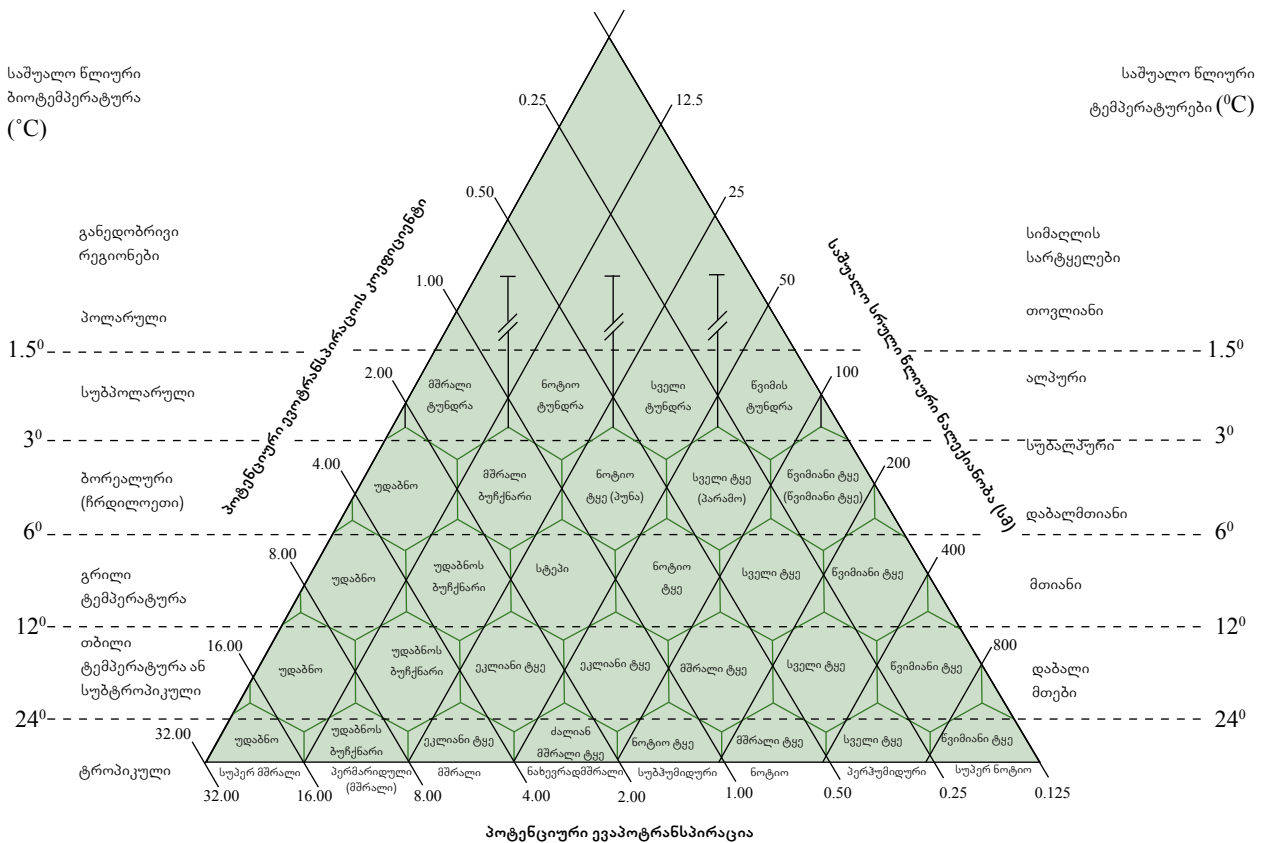
ნახ. 8-25 დიაგრამული გამოსახულება რაუკიერის სასიცოცხლო ფორმებისა. ნათლად შეფერილი მცენარის ნაწილები კვდებიან არახელსაყრელი სეზონების დროს მაშინ, როდესაც შავად შეფერილი ნაწილები რჩებიან და ინვევენ მომავალ წელს ზრდას. მარცხნიდან მარჯვნივ კვირტები პროგრესულად უკეთესად არიან დაცულნი. თეროფიტები, რომელთა მუდმივი ნაწილები თესლებია, აქ გამოსახულნი არ არიან. (After Raunkiaer 1937.)

როგორცაა მცენარის სიმაღლე, ფოთლის ან ეკლების სტრუქტურა და ფოთოლცვენა. რადგანაც ეს თვისებები ახდენენ მცენარეების ადაპტირებას იმ ფიზიკურ გარემოსთან, რომელშიც არსებობენ. მცენარის ტიპი და კლიმატი ერთმანეთს მჭიდროდ ეთანხმებიან.

მცენარეების ყველაზე ადრეული კლასიფიკაცია აღწერდა თითოეული ერთობის ყველაზე მნიშვნელოვან მცენარეს (იხ. Shimwell 1971, Mueller-Dombois and Ellenberg 1974). ეს კლასიფიკაციები მოიცავენ თანასაზოგადოების სრულ ფლორისტიკულ ანალიზს, მათ შორის სახეობის სახელებს ისევე, როგორც მცენარეთა ფორმების აღწერას სახეობების მიუხედავად. ფლორისტიკული ანალიზი სასარგებლო აღმოჩნდა ევროპაში, სადაც ბოტანიკოსებმა იცოდნენ ყველა სახეობა. სად ინვესტირდნენ მცირე განსხვავებები თანასაზოგადოებას შორის სახეობების ჩანაცვლებას მსგავსი სახეობებით, მცირედ განსხვავებული ეკოლოგიური მოთხოვნილებებით. მაგრამ ფლორისტიკული ანალიზი გამოუსადეგარი აღმოჩნდა გლობალური მასშტაბით. ბიოგეოგრაფიული ბარიერები ზღუდავენ ინდივიდუალური სახეობების გავრცელებას, ხდებიან რა ამ ფლორისტიკულ შედარებებს უაზროს. ტყეებს ამერიკასა და ევროპაში, ბუჩქნარებს კალიფორნიასა და ავსტრალიაში, მინდვრებს აფრიკასა და სამხრეთ ამერიკაში, იმ დროს, როცა სტრუქტურულად მსგავსნი არიან, მხოლოდ რამდენიმე სახეობა აქვთ საერთო.

მეოცე საუკუნეში დანიელმა ბოტანიკოსმა ქრისტენ რაუკიერმა მოახდინა მცენარეთა კლასიფიკაცია მათი ყლორტების (რეგენერირებადი ნაწილების) განლაგების მიხედვით და აღმოაჩინა, რომ ყლორტების უმსხვილესი კატეგორიების გამოჩენა მჭიდროდ ეთანხმებოდა კლიმატურ პირობებს (Raunkiaer 1934). ამ ნიშნის მიხედვით მან განასხვავა ხუთი ძირითადი სასიცოცხლო

ფორმა (ნახ. 8-25). **პანეროფიტები** (ბერძნული phanerós-იდან მომდინარეობს, რაც „ხილულს“ ნიშნავს) ატარებენ თავიანთ ყლორტებს ტოტების წვეროებზე, რომლებიც მოწყვლადია კლიმატის ექსტრემალური გამოვლინებებისადმი. ხეებისა და მსხვილი ბუჩქების უმრავლესობა პანეროფიტებია. როგორც მოსალოდნელია, ასეთი მცენარის ფორმა დომინირებს ნოტიო, თბილ გარემოში, სადაც ყლორტებს ნაკლები დაცვა სჭირდებათ. **ქამეფიტები** (ბერძნული chamai-დან მომდინარეობს, რაც ნიშნავს „მიწაზე“, „ჯუჯა“) მოიცავენ მცირე ბუჩქებს და მცენარეებს, რომლებიც მიწასთან ახლოს იზრდებიან (გართხმული სასიცოცხლო ფორმები). ნიადაგთან სიახლოვე, ხოლო ზამთარში თოვლის საფარი ხშირად იცავს ყლორტებს ექსტრემალური სიცივისგან. ქამეფიტები ყველაზე ხშირად გავრცელებულია გრილ, მშრალ კლიმატებში. **ჰემიკრიფტოფიტები** (ბერძნული kryptos-იდან მომდინარეობს, რაც „დამალულს“ ნიშნავს) ნარჩუნდებიან ზამთრის თვეების ექსტრემალურ გარემოში მიწაზე დაწოლით და სიკვდილის შემთხვევაში, რეგენერირებული ყლორტები დაცული არიან ნიადაგითა და გამშრალი ფოთლებით. ზრდის ეს ფორმა დამახასიათებელია ცივი, ნოტიო ზონებისთვის. **კრიპტოფიტები** დაცულია ყინვისა და გამოშრობისგან, რადგან მათი ყლორტები მთლიანად მიწაშია ჩაფლული. ზამბახისა და ყვითელი ნარცისების ბოლქვები, როგორც კრიპტოფიტი მცენარეები, ახდენენ კვირტების რეგენერირებას. ჰემიკრიფტოფიტების მსგავსად, კრიფტოფიტებიც მოიპოვებიან ცივ, ნოტიო კლიმატში. **თეროფიტები** (ბერძნული theros-იდან მომდინარეობს, რაც „ზაფხულს“ ნიშნავს) კვდებიან მათთვის არახელსაყრელი სეზონის დროს და არ აქვთ მუდმივი, მყარი ყლორტები. თეროფიტების რეგენერირება ხდება მხოლოდ თესლების მეშვეობით, რომლებიც უძლებენ ყინვასა და გვალვას. თეროფიტული ფორმები



ნახ. 8-26 ჰოლდრიჯის სქემა მცენარეთა თანასაზოგადოებების კლასიფიკაციისთვის. საშუალო წლიური ბიოტემპერატურა ($^{\circ}\text{C}$) გამოითვლება საშუალო თვიური ტემპერატურებიდან. პოტენციური აორთქლების კოეფიციენტი არის პოტენციური ევაპორანსპირაცია გაყოფილ ნალექიანობაზე; კოეფიციენტი იზრდება ნოტიოდან მშრალი რეგიონებისკენ. (After Holdridge 1967.)

მოიცავენ უმრავლესობა ერთწლიან მცენარეებს და ყველაზე ხშირად ხარობენ უდაბნოებსა და სახნავ-სათეს საფარგულებში. რაუნკიაერის სასიცოცხლო ფორმები ურთიერთდაკავშირებულია კლიმატთან. ტროპიკული და სუბტროპიკული არეალები შეიცავენ უპირველეს ყოვლისა პანეროფიტებს. ზომიერი და არქტიკული რეგიონები მოიცავენ ძირითადად ჰემიკრიპტოფიტებს. თეროფიტები დომინირებენ უდაბნოებში.

8.9 გლობალური სასიცოცხლო ფორმაბი შეიქმნა დიფერენცირებული იყოს ტემპერატურასა და ნალექიანობას შორის ურთიერთობით

ბევრი ჩვენგანი ინტუიციურად ახარისხებს ბუნებრივ სამყაროს ჩვენს გარშემო. ჩვენ ადვილად შეგვიძლია, განვასხვავოთ ტყე უდაბნოსგან მცენარეთა რაოდენობისა და ტიპების მეშვეობით, იმის მიუხედავად, რომ შეიძლება არ ვიცოდეთ მცენარეთა სახელები, არ გვინტერესებდეს ნალექიანობის,

ტემპერატურის, ტოპოგრაფიის და მიწის იმ ფორმების დაკვირვება, რომლებიც ქმნიან საფუძველს სხვადასხვა მცენარეთა თანასაზოგადოებებისთვის. სასიცოცხლო ზონების კლასიფიკაცია საოცრად სასარგებლოა, რადგან ისინი გვანჭიან ცნობებს ბუნებრივ სამყაროზე. როდესაც გლობალური მასშტაბით გამოიყენება, ის ყოფს ბუნებრივ სამყაროს შედარებით მცირე რაოდენობის კატეგორიებად, რომლებიც შეიძლება განსხვავებულნი იყვნენ ტემპერატურისა და ნალექიანობის მიხედვით ან დომინირებადი მცენარეული ფორმების მიხედვით.

ბოტანიკოსმა ლ.რ. ჰოლდრიჯმა (1967) შემოგვთავაზა მხოლოდ კლიმატზე დაფუძნებული მცენარეთა თანასაზოგადოებების კლასიფიკაცია (ნახ. 8-26). ჰოლდრიჯი მიიჩნევდა, რომ ტემპერატურის და ნალექიანობის მნიშვნელობა აჭარბებდა სხვა გარემო ფაქტორებს მცენარის ტიპის განსაზღვრისას. თუმცა მან აღიარა, რომ ნიადაგსა და მზეს, ასევე შეეძლოთ გავლენის მოხდენა მცენარეთა თანასაზოგადოებებს თითოეული კლიმატური ზონის ფარგლებში.

ჰოლდრიჯის სქემა, მართალია, ფართოდ არ გამოიყენება, ახდენს კლიმატის კლასიფიცირებას

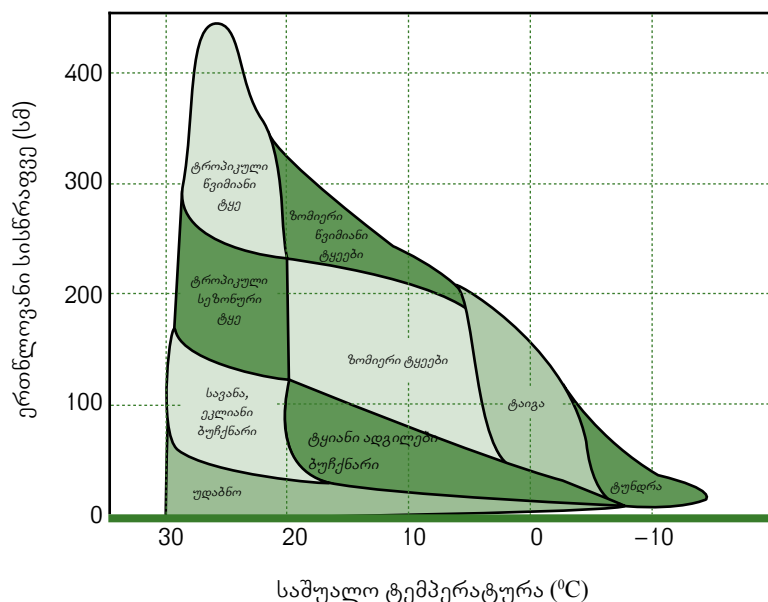
ცხრილი 8-1 მსოფლიოს კლიმატური ზონების ჰ.ვალტერის კლასიფიკაცია

კლიმატური ზონა	შესაბამისი მცენარეულობა
I ეკვატორული : ყოველთვის ნოტიოა და აკლია ტემპერატურის სეზონურობა	მარადმწვანე ტროპიკული წვიმიანი ტყე
II ტროპიკული : ზაფხულის წვიმიანი სეზონი და „ზამთრის“ გრილი მშრალი სეზონი	სეზონური ტყე, ბუჩქნარი და სავანა
III სუბტროპიკული : მაღალი სეზონური, მშრალი კლიმატი	უდაბნოს მცენარეულობა მნიშვნელოვნად გამოფენილი ზედაპირით.
IV ხმელთაშუა ზღვის : ზამთრის წვიმიანი სეზონი და ზაფხულის გვალება	სკლეროფილური (გვალება გამძლე), ყინვისადმი მგრძნობიარე ბუჩქნარი და ტყეები
V თბილი ზომიერი : დრო და დრო ყინვა ხშირად ზაფხულის ნალექიანობით	ზომიერი მარადმწვანე ტყეები, გარკვეულწილად ყინვისადმი მგრძნობიარენი
VI ნემორალური : ზომიერი კლიმატი ზამთარში ყინვით	ყინვაგამძლე, დაცვენადი, ზომიერი ტყეები
VII კონტინენტური : მშრალი, თბილი და ცხელი ზაფხულით და ცივი ზამთრით	სათიბი მიწები და ზომიერი უდაბნოები
VIII ბორეალური : ცივი ზომიერი გრილი ზაფხულითა და გრძელი ზამთრით	მარადმწვანე, ყინვა გამძლე ეკალოფოთლიანი ტყე (ტაიგა)
XI პოლარული : ძალიან მოკლე, გრილი ზაფხულითა და გრძელი, ძალიან ცივი ზამთრით.	დაბალი, მარადმწვანე მცენარეულობა, ხეების გარეშე, რომლებიც იზრდებიან მუდმივად გაყინულ ნიადაგზე.

მცენარეულობაზე ტემპერატურისა და ნალექიანობის ბიოლოგიური ფუნქციების მიხედვით. ტემპერატურა და ნალექიანობა განიხილება ინტერაქციაში ტენიანობის პროვინციათა განსასაზღვრად. ტენიანობის პროვინციები აკავშირებენ ტემპერატურასა და ნალექიანობას მცენარეთა წყლის რეჟიმთან. ჰოლდრიჯის ფორმულა გვიჩვენებს, რომ სინოტივე თანაბრად ხელმისაწვდომია მცენარისთვის სველ

ტუნდრაში, 25სმ-იანი წლიური ნალექიანობით და საშუალო ტემპერატურით ყინვასთან ახლოს და სველ ტროპიკულ ტყეებში, 400 სმ-იანი წლიური ნალექიანობით და 27°C-იანი საშუალო ტემპერატურით.

ერთ-ერთი ყველაზე ფართოდ აღიარებული კლასიფიკაციის სქემა არის გერმანელი ეკოლოგის ჰაინრიხ უოლტერის კლიმატური ზონების სისტემა. ეს



ნახ. 8-27 მცენარეულობათა ტიპების ვიტაკ-ერიხული კლასიფიკაცია დადებული ხმელეთის კლიმატზე. ტყიან და გაუდაბნოებულ რეგიონებს შორის გარდამავალ კლიმატში, ცეცხლი, ნიადაგი და კლიმატები სეზონურად განსაზღვრავს განვითარდება ტყიანი რეგიონი, სათიბი მიწები თუ ბუჩქნარი. (From Whittaker 1975.)

სისტემა, რომელსაც ცხრა ძირითადი დანაყოფი აქვს, დაფუძნებულია ტემპერატურისა და ნალექიანობის წლიურ კურსებზე. კლიმატის მნიშვნელოვანი ატრიბუტები და მახასიათებელი მცენარეულობა თითოეულ ამ ზონაში წარმოდგენილია 8-2 ცხრილში. კლიმატური ზონების საზღვრები ეთანხმება სინოტივისადასიცოცხლისტრესისპირობებს, რომლებიც მცენარის ფორმის მნიშვნელოვანი განმსაზღვრელები არიან. მაგალითად, ტროპიკებში ტროპიკული კლიმატი განსხვავდება ეკვატორული კლიმატისგან მკვეთრად გამოკვეთილი მშრალი სეზონის დროს წყლის სტრესის პერიოდების საშუალებით. ამ კლიმატური ზონების ტიპური მცენარეულობა არის მარადმწვანე წვიმის ტყეები, ფოთოლცვენადი ტყეები, სავანები და უდაბნოს ბუჩქნარები.

კიდევ ერთი მიდგომა ეკუთვნის მცენარეთა ეკოლოგ რ.ჰ. უიტაკერს (1975), რომელმაც მცენარეთა ზოგიერთი სტრუქტურული კლასიფიკაციის და პოლდრიჯის სინოტივის პროვინციების იდეის კომბინირება მოახდინა ერთ სქემაში. მან ეს სქემა გადაიტანა ტემპერატურისა და ნალექიანობის გრაფიკზე (ნახ. 8-27). ტროპიკულ და სუბტროპიკულ მხარეებში საშუალო ტემპერატურით 20°C - 30°C -მდე მცენარეთა მრავალწლოვანი ტიპი გვხვდება — მთელი წლის განმავლობაში, ნამდვილი წვიმიანი ტყიდან უდაბნოს მცენარეებამდე. შუალედური კლიმატი ხელსაყრელია სეზონური ტყეებისთვის, სადაც ზოგიერთი ან ყველა ხე კარგავს ფოთლებს მშრალი სეზონის დროს და ასევე, მცირე, მშრალი ტყეებისთვის მრავალი სახის ეკლიანი ხეებით. მცენარეთა თანასაზოგადოებები ზომიერ არეალებში მისდევენ ტროპიკული ერთობების მაგალითს, იგივე სახის მცენარეთა ტიპებით. უფრო ცივ კლიმატში ნალექიანობა იმდენად მცირედ განსხვავდება ერთი ადგილიდან მეორემდე, რომ მცენარეულობათა ტიპებიც მცირედ განსხვავდებიან. იქ, სადაც საშუალო წლიური ტემპერატურა -5°C -ზე დაბალია, ვიტაკერი აერთიანებს მცენარეთა ყველა ასოციაციას ერთ ტიპში — ტუნდრაში.

მცენარეთა თანასაზოგადოებების ფორმირებაში, ტემპერატურის ნებისმიერ დიაპაზონში ნალექიანობის სპექტრის მშრალ კიდეზე, განსაკუთრებულ როლს ცეცხლი თამაშობს (Borchert 1950, Daubenmire 1968b, იხ. ნაწილი 6). მაგალითად, აფრიკულ სავანებში, ცენტრალურ და დასავლეთ ამერიკულ პრერიებში ხშირი ხანძრები ანადგურებს ხის თესლს და ხელს უშლის მაღალი ტყეების განვითარებას. სამაგიეროდ ვერ ანადგურებს მრავალწლიან ბალახებს ექსტენსიური ფესვთა სისტემებით, რომლებიც უძლებენ ცეცხლს. ხანძრის შემდეგ ფესვებიდან წარმოიქმნება ახალი ნაზარდი, რომელიც სწრაფად ვრცელდება დედამიწის ზედაპირზე. იშვიათი ხანძრების პირობებში, მცენარეთა თესლები შეიძლება ადაპტირებული გახდნენ და საბოლოო ჯამში, დაჩრდილონ პრერიათა მცენარეულობა.

ისევე, როგორც კლასიფიკაციის ყველა სხვა სქემაში, გამონაკლისი აქაც ხშირია. საზღვრები მცენარეულობათა ტიპებს შორის, საუკეთესო შემთხვევაში, არამკვეთრია. მეტიც, ყველა მცენარე კლიმატზე ერთგვარად როდი რეაგირებს. მაგალითად, ავსტრალიური ევკალიპტების ზოგიერთი სახეობა ქმნის ტყეებს ისეთ პირობებში, რომელიც ხელსაყრელია მხოლოდ ბუჩქნარის და ბალახეულობის განვითარებისთვის სხვა კონტინენტებზე. დაბოლოს, მცენარეულობაზე, ტემპერატურისა და ნალექიანობის გარდა, სხვა ფაქტორებიც (ტოპოგრაფია, ნიადაგები, ხანძრები და სეზონური ცვლილებები კლიმატში) მოქმედებს. თითოეული მათგანი თავის ნიშანს ტოვებს მცენარეზე, რითაც კიდევ უფრო უსვამს ხაზს სასიცოცხლო ფორმების გარემო პირობების მრავალფეროვნებისადმი ადაპტაციის მნიშვნელობას.

8.10 ბიომის კონცეფცია ბუნებრივ სა- მყაროში ფართოვასშტაბიანი ცვლი- ლებების ორგანიზებას ახდენს

მიუხედავად იმისა, რომ არ არსებობს ორი ადგილი, სადაც სახეობათა ზუსტად ერთნაირი თანასაზოგადოებები არსებობს, ეს ერთობები შეიძლება დაჯგუფდეს კატეგორიებად იმ დომინანტურ მცენარის ფორმაზე დაყრდნობით, რომელიც მთლიანობაში განსაზღვრავს თანასაზოგადოების ხასიათს. ამ კატეგორიებს **ბიომები** ეწოდებათ. ჩრდილოეთ ამერიკის ხმელეთის მნიშვნელოვანი ბიომებია ტუნდრა, ბორეალური ტყე, ზომიერი ფოთოლცვენადი ტყე, ზომიერი მარადმწვანე ტყე, ბუჩქნარი, სათიბი და უდაბნო (ნახ. 8-28). ბიომები გვიჩვენებენ მჭიდროშესაბამისობას ჩრდილოეთ ამერიკის უმსხვილეს კლიმატურ ზონებთან. მიუხედავად იმისა, რომ თითოეული ბიომი ადვილი საცნობია თავისი გამორჩეული მცენარეულობით, მნიშვნელოვანია გავაცნობიეროთ, რომ კლასიფიკაციის სხვადასხვა სისტემები უფრო უკეთესად გვიჩვენებს განსხვავებებს ბიომებს შორის და რომ ერთი ბიომის მახასიათებლები, როგორც წესი, თანდათანობით იცვლება მომდევნოთი. ქვემოთ მოცემული უმსხვილესი ბიომების მოკლე მიმოხილვა ხაზს უსვამს ფიზიკური გარემოს განმასხვავებელ თვისებებს და იმას, თუ როგორ გამოიხატება ეს სახლის მცენარეების მაგალითზე.

ხმელეთის ბიომები

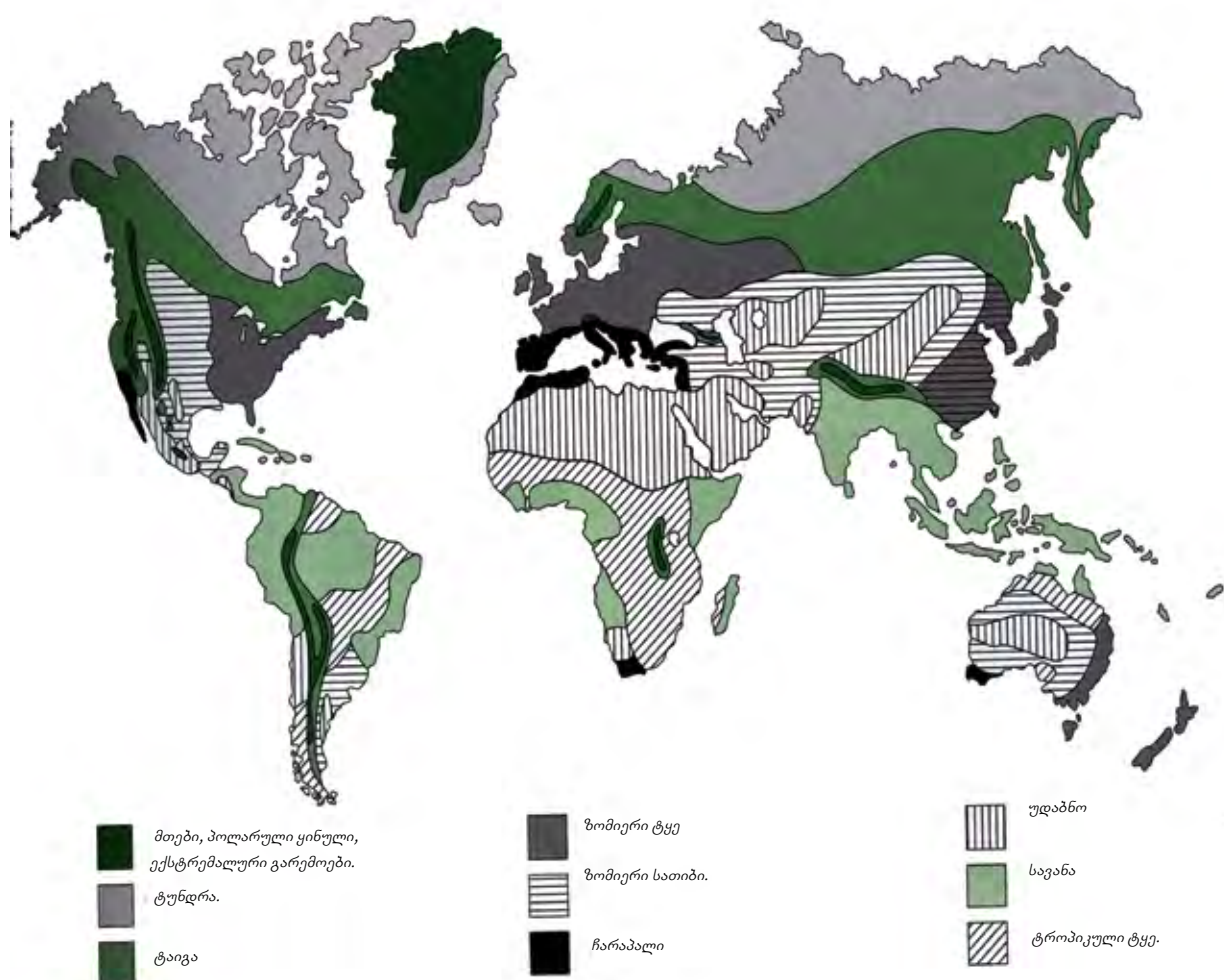
ზომიერ კლიმატს ახასიათებს 5°C - 50°C საშუალო წლიური ტემპერატურა დაბალ სიმაღლეზე. ასეთი კლიმატი, როგორც წესი, განაწილებულია 30°N -სა და 45°N -ს შორის ჩრდილოეთ ამერიკაში და 40°N -იდან 60°N -ს შორის ევროპაში, რადგან მას გოლფსტრიმის დინება

ათბობს. ყინვა მნიშვნელოვანი ფაქტორია ზომიერ ზონაში, ალბათ, გადამწყვეტი მახასიათებელიც კი, რომელიც განასხვავებს მას სუბტროპიკული და ტროპიკული ზონებისგან. ზომიერ ზონაში ბიომები დიფერენცირებულია, უპირველეს ყოვლისა, ნალექების საერთო ოდენობითა და სეზონური ნიშნებით. თუმცა ყინვის გარეშე სეზონის, ე.წ. **ვეგე-ტაციური პერიოდის** ხანგრძლივობა და ყინვის სისასტიკე, ასევე მნიშვნელოვანია. ზომიერ ზონაში ჩვენ განვასხვავებთ ხმელეთის შვიდ ბიომს.

ფოთოლცვენადი ტყის ბიომი (ნახ. 8-29) გვხვდება ჩრდილოეთ ამერიკაში, უპირველეს ყოვლისა, აშშ-სა და სამხრეთ კანადის აღმოსავლეთ ნაწილში, მაგრამ ის ასევე ხშირად იჩენს თავს ევროპასა და აზიაშიც. ეს ბიომი ცუდად არის განვითარებული სამხრეთ ნახევარსფეროში (ახალი ზელანდია და სამხრეთ ჩილე), შუალედურ განედებზე შედარებით რბილი ზამთრების გამდან, დიდ სიმაღლეზე, 180 დღემდე დაბალ სიმაღლეზე. ნალექიანობა, როგორც წესი, აჭარბებს პოტენციურ ევაპოტრანსპირაციას. შედეგად, წყალი მოძრაობს ნიადაგში ქვემოთ და

მიედინება ლანდშაფტიდან გრუნტის წყლების სახით ან მიწის ზემოთ ნაკადულებისა და მდინარეების სახით. მცენარეულობაში დომინირებენ ფოთოლმცვენი ხეები, კერძოდ, მუხა, ნეკერჩხალი, წიფელი, არყის ხე და ჰიკორი, ხშირად მცირე ხეები და ბუჩქები სუბკანოპისეული საფარველით. ბალახეული მცენარეები ამთავრებენ თავიანთ ზრდას და ყვავილობენ ადრე გაზაფხულზე, სანამ ხეები სრულიად შეიფოთლებიან და დაფარავენ მათ მზისგან.

ზომიერ წიწვოვან ბიომში (ნახ. 8-30) დომინირებენ ფიჭვები და საკვებისა და წყლის სტრესის პირობებში, ხშირად ქვიშიან ნიადაგზე არსებობენ. ჩრდილოეთ ამერიკის ამ ფორმაციითაგან ყველაზე მნიშვნელოვანია ატლანტიკისა და ყურის შტატების ფიჭვნარი, შტატების ჩრდილოეთი დიდი ტბების ნაწილის და კანადის ბანქსის ფიჭვნარი და დასავლეთ ამერიკის მთის ფიჭვნარი. საკვები ნივთიერებებისა და წყლის დაბალი შემცველობა ნიადაგში ხელს არ უშლის მარადმწვანე, წიწვოვანი ხეების განვითარებას, რომლებიც უძლებენ გამოშრობას და ნელა კარგავენ საკვებ ნივთიერებებს, რადგან თავიანთ წიწვებს ისინი



ნახ. 8-28 მსოფლიოს უმსხვილესი ბიომები.



ნახ. 8-29 ფოთოლცვენადი ტყის ბიომი. ინდიანას შტატის ამ მაგარმერქნიანებში დომინირებს მუხა და მათ აქვთ კარგად განვითარებული ბუჩქ-ჯაგნარი (აშშ ტყის სამსახურის მონოდეზი)



ნახ. 8-32 ზომიერი სათიბი ბიომი. პრერიები პოტავატომის სოფელში, კანზასის შტატი (აშშ ნიადაგის შენარჩუნების სამსახურის მიერ მონოდეზი ფოტო)



ნახ 8-30. ზომიერი წიწვოვანი ბიომი. ჯეფრის ფიჭვნარი ინიოს ეროვნულ ნაკრძალში, კალიფორნიაში. (აშშ ტყის სამსახურის მონოდეზი.)



ნახ. 8-31 ზომიერი წვიმიანი ტყის ბიომი. წითელი ხეები, რომლებიც ჩრდილოეთ კალიფორნიის ზომიერ წვიმიან ტყეებში იზრდებიან (აშშ ტყის სამსახურის მონოდეზი)

რამდენიმე წლით ინარჩუნებენ. ნიადაგის სიმშრალის გამო, ხშირია ხანძრები და სახეობათა უმრავლესობას შეუძლია, გაუძლოს ხანძრით მიყენებულ ზიანსაც.

ზომიერი წვიმიანი ტყის ბიომი განვითარებულია ჩრდილო-დასავლეთ აშშ-ში, ბრიტანული კოლუმბიის წყნარი ოკეანის სანაპიროსთან, სამხრეთ ჩილეში, ახალ ზელანდიასა და ტანზანიაში. რბილი ზამთრები, ძლიერი ზამთრის წვიმები და ზაფხულის ნისლი ქმნიან ისეთ პირობებს, რომლებიც ხელს უწყობს საოცრად მაღალი მარადმწვანე ტყეების განვითარებას. ჩრდილოეთ ამერიკაში ეს ტყეები დომინირებენ სამხრეთში სანაპიროს წითელი ხეების სახით და ჩრდილოეთით დუგლასის სოჭის სახით (ნახ. 8-31). ეს ხეები, როგორც წესი, 60-70 მეტრის სიმაღლისაა და შეიძლება 100 მეტრის სიმაღლესაც მიაღწიონ. კარგად არ არის გარკვეული, თუ რატომ დომინირებენ ამ ადგილებში წიწვოვანი ხეები. ნიადაგის კვლევები გვიჩვენებენ, რომ მცენარეთა ეს ფორმაციები ძალიან ძველია და რომ ისინი არიან იმ ტყეების შთამომავალი, რომლებიც აქ გაცილებით უფრო ფართოდ იყვნენ გავრცელებული მეოზოტურ ერაში, დაახლოებით 70 მილიონი წლის წინ. ტროპიკული წვიმიანი ტყეებისგან განსხვავებით, ზომიერი წვიმიანი ტყეების სახეობათა მრავალფეროვნება, როგორც წესი, ბევრად ნაკლებია.

ზომიერი სათიბი მიწების ბიომი (ნახ. 8-32) ვითარდება საშუალო ტემპერატურის შესაბამისად იქ, სადაც ნალექიანობა აღწევს 30-85 სმ-ს წელიწადში. აქ ზაფხული ცხელი და ნესტიანია, ზამთარი კი ცივი. ვეგეტაციური პერიოდი მატულობს ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ. ჩრდილო ამერიკის სათიბ მიწებს ხშირად **პრერიებს** უწოდებენ. ვრცელი სათიბი მიწებია ცენტრალურ აზიაშიც, სადაც მათ **სტეპებს** უწოდებენ. რადგანაც წლიური ნალექიანობა დაბალია, ორგანული დეტრიტები სწრაფად არ იშლებიან, ნიადაგიც არ არის ზედმეტად დატუტიანებული და მდიდარია საკვები ნივთიერებებით. მცენარეულობაში ბალახეულობა დომინირებს, რომლებიც სათიბი მიწების ნოტიო ადგილებში 2 მეტრის სიმაღლეს აღწევენ და ნაკლებ სიმაღლეს შედარებით მშრალ ადგილებში. აქ ასევე

ჭარბად მოიპოვება არაბალახეული მცენარეული სახეობები, რომლებსაც „ფორბი“ (ნებისმიერი არაბალახეული მცენარე) ეწოდება. სათიბ მინებში ხანძრებს ერთ-ერთი ყველაზე დომინირებადი გავლენა აქვთ, განსაკუთრებით იქ, სადაც გარემო შრება ზაფხულის დროს. სათიბი მინების მრავალ სახეობას ცეცხლგამძლე მინისქვეშა ღეროები ან ღრმა ფესვები აქვთ, რომლიდანაც ამოდის ახალი ნაზარდები. ზოგ სახეობას შეიძლება ცეცხლგამძლე თესლებიც ჰქონდეს. მართლაც სათიბი მინები საკმარის ნალექს იღებენ იმისთვის, რომ ხელი შეეწყოს ტყეების განვითარებას, მაგრამ ხანძრები ანადგურებენ ტყეებს. ასეთი ბიომების უმრავლესობა სოფლის მეურნეობაში გამოიყენება.

იქ, სადაც ნალექიანობა წელიწადში 25-50სმ-მდე მერყეობს, ზამთარი ცივია, ზაფხული თბილი და სათიბი მინები **ზომიერი ბუჩქნარის ბიომებში** გადაიზრდებიან (ნახ. 8-33). ბუჩქნარის ბიომი მოიცავს



ნახ. 8-33 ზომიერი ბუჩქნარის ბიომი. ზიომის ეროვნული პარკი, იუტას შტატი. (აშშ ნიადაგის შენარჩუნების სამსახურის მონოდებული)



ნახ. 8-34 ხმელთაშუა ზღვის ტყის ბიომი. სამხრეთ კალიფორნიის სანაპიროს ჩარაპელი. (აშშ ტყის სამსახურის მონოდებული)

დიდი აუზის უმეტეს ნაწილს დასავლეთ შეერთებულ შტატებში. რეგიონის ჩრდილოეთ ნაწილში არის დომინანტი მცენარე აბზინდა, მაშინ როდესაც სამხრეთისკენ და შედარებით ნოტიო ნიადაგში დომინირებენ ფართოდ გავრცელებული ღვია და ფიჭვი, ქმნიან რა 10 მეტრზე დაბალი სიმალის ტყიან რაიონებს ბალახის იშვიათი საფარით. ბუჩქნარებში წლის უმეტესი პერიოდის განმავლობაში პოტენციური აორთქლება აჭარბებს ნალექიანობას, ნიადაგი მშრალია და მათში არც ნაკადულები და მდინარეები არ ფორმირდება. ცეცხლი აქ იშვიათად ჩნდება, რადგან ეს ადგილი მცირე რაოდენობის სანაგავს წარმოშობს. ამ ბიომის დაბალი პროდუქტიულობის გამო, საქონლის საძოვარზე სიარულმა შეიძლება დიდი ზენოლა მოახდინოს მცენარეულობაზე და შეიძლება, ხელი შეუწყოს ისეთი ბუჩქების განვითარებას, რომლებიც არ გამოდგებიან საჭმელად. მართლაც, მრავალი მშრალი სათიბი მინა დასავლეთ შეერთებულ შტატებში და დანარჩენ სამყაროშიც ბუჩქნარებად იქცა ბალახის მჭამელების მიერ ბალახის განადგურების შედეგად.

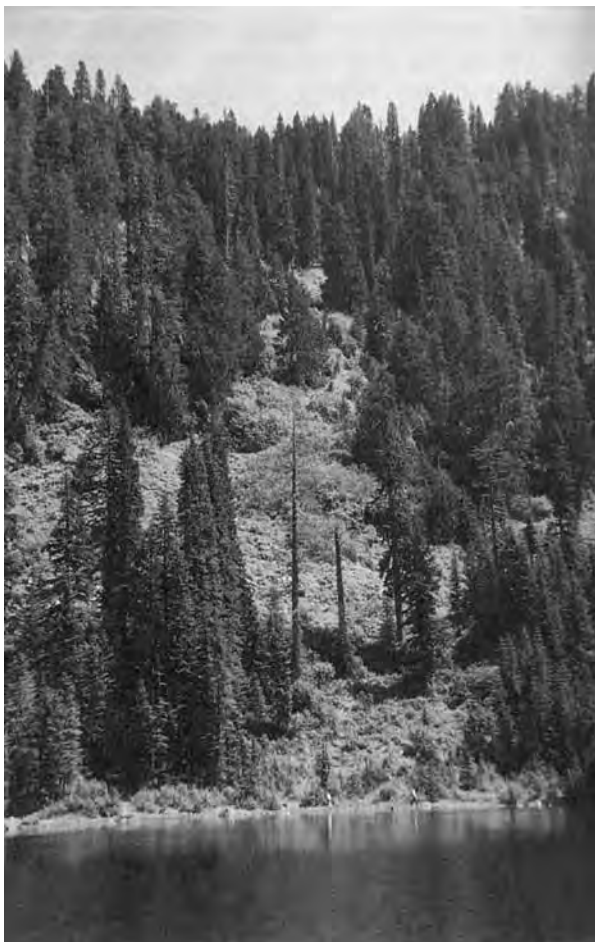
ხმელთაშუა ზღვის ტყის ბიომი (ნახ. 8-34) განთავსებულია 30° - 40° განედზე ეკვატორის ჩრდილოეთით და სამხრეთით (ევროპაში ცოტათი უფრო მაღლა) კონტინენტური მინების დასავლეთ მხარეს. ამ ბიომის წარმომადგენელთა შორის არიან სამხრეთ ევროპა და სამხრეთ კალიფორნია ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში და ცენტრალური ჩილე, სამხრეთ აფრიკის კეიპის რეგიონი და სამხრეთ-დასავლეთი ავსტრალია სამხრეთ ნახევარსფეროში. ხმელთაშუა ზღვისპირა კლიმატს ახასიათებს ზამთრის წვიმები თბილი ტემპერატურით და ზაფხულის გვალვები. ეს კლიმატი ხელს უწყობს 1-3 მეტრის სიმალის სქელი, მარადმწვანე, ბუჩქოვანი მცენარეების ზრდას ღრმა ფესვებითა და გვალვაგამძლე ფოთლებით. ხმელთაშუა ზღვის მცენარეები, რომლებსაც როგორც წესი, აქვთ მცირე, ხანგრძლივად გამძლე ფოთლები, ცნობილია როგორც **სკლეროფილური** (მაგარფოთლიანი) მცენარეები. ხმელთაშუა ზღვის ბიომებში



ხშირია ხანძრები და მცენარეთა უმრავლესობას ცეცხლგამძლე თესლები ან ფესვთა სისტემა აქვთ, რომლებიც ხელახლა ყვავილობენ ხანძრის შემდეგ.

მრავალი ადამიანი ცენტრალური აზიის მშრალ ადგილებს უდაბნოს უწოდებს (მონღოლეთის და გობის უდაბნო მათ შორის ყველაზე ცნობილია) მაგრამ ამ „უდაბნოების“ კლიმატი და მცენარეულობა დიდად განსხვავდება სუბტროპიკულ სარტყელში განლაგებული მშრალი ადგილებისგან, რომლებიც გარს ერტყმიან დედამიწას. გობის უდაბნო ხვდება ვალტერის კონტინენტურ კლიმატურ ზონაში (იხ. ცხრილი 8-2), რომელსაც დაბალი ნალექიანობა და ცივი ზამთრები ახასიათებს. ეს კლიმატი, რომელიც ჰგავს ჩრდილოეთ ამერიკის დიდი აუზის და ზღვის დონიდან მაღლა მდებარე დასავლეთის მინდვრების კლიმატს, იწვევს მშრალი სათიბი მიწების, სტეპების და ბუჩქნარების წარმოშობას. იქ, სადაც ნალექიანობა ნულამდე დადის, მცენარეებიც შესაბამისად მცირდებიან და ლანდშაფტიც უფრო ქვისა და ქვიშისაა, ვიდრე მცენარეული.

სუბტროპიკული უდაბნოს ბიომი ვითარდება 20-30° განედებზე ეკვატორის სამხრეთით და

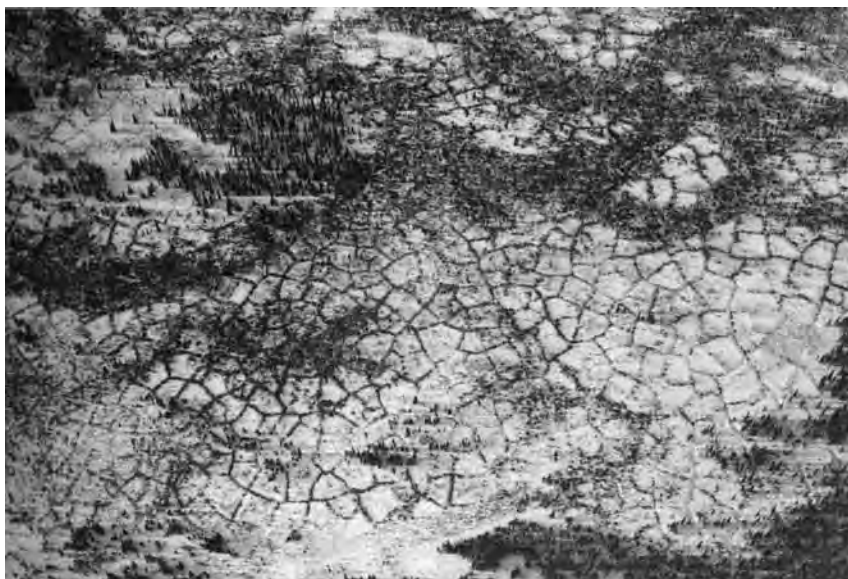


ნახ. 8-36 ბორეალური ტყის ბიომები.
(რ.ბ.სუტერის მონოდებული)

ჩრდილოეთით, ძალიან იშვიათი წვიმებით (წელიწადში 25 სმ-ზე ნაკლები) და გრძელი ვეგეტაციური პერიოდებით (ნახ. 8-35). დაბალი ნალექიანობის გამო, სუბტროპიკული უდაბნოების ნიადაგები გამოფიტულია, ვირტუალურად მოკლებული ორგანულ ნივთიერებებს და ნეიტრალური პ-ის. კალციუმის კარბონატის გაუმტარი ორტმტეინები (მკვრივი ნიადაგქვეშა პლასტები) ხშირად ფორმირდებიან წყლის გაჟონვის, შეღწევის ზღვრებთან – ერთი მეტრის ან ნაკლებ სიღრმეზე. იმ დროს, როდესაც აბზინდა დომინირებს დიდი აუზის „უდაბნოებში“, კრეოზოტის ბუჩქი იკავებს თავის ადგილს ამერიკის სუბტროპიკულ უდაბნოებში. შედარებით ნოტიო ადგილები ხელს უწყობს სუკულენტური კაქტუსების, ბუჩქების და პატარა ხეების (როგორიცაა მაგალითად, მესკიტის პალოვერდე) გავრცელებას. სუბტროპიკულ უდაბნოთა უმრავლესობაში ზაფხულობით ადგილი აქვს ხანმოკლე ნალექებს, რომლის დროსაც მრავალი ბალახეული მცენარე ღვივდება მიძინებული თესლებიდან, სწრაფად იზრდება და მრავლდება იმ დრომდე, სანამ ნიადაგი ხელახლა გამოშრება. სუბტროპიკული უდაბნოების მცენარეთა უმრავლესობა ყინვას ვერ უძლებს. აქ მცენარეული საფარი გაცილებით მრავალფეროვანია, ვიდრე ზომიერი სარტყლის მშრალ ადგილებში.

ბორეალური და პოლარული ბიომები

ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში და ტროპიკული და სუბტროპიკული არელების დიდ სიმაღლეებზე სამ-სამი სახის ბიომები არსებობენ. ბორეალური ტყის ბიომები (ხშირად მას ტაიგასაც უწოდებენ, ნახ. 8-36) გადაშლილია ფართო სარტყელზე დაახლოებით 50°-ის ჩრდილოეთით...ზომიერ და ტროპიკულ კლიმატურ ზონებშიც კი, დიდ სიმაღლეზე მოიპოვება ისეთი მცენარეულობა, რომელიც ჰგავს არქტიკულ ტუნდრას და შეიცავს ზოგიერთ, მისთვის დამახასიათებელ ან მის მონა-თესავე სახეობას. ამ სასიცოცხლო ზონას **ალპური ტუნდრის ბიომი** ეწოდება. ეს ადგილები იწყება ხეების ზრდის ზედა საზღვარზე მაღლა (ნახ. 8-38), ყველაზე ფართოდ, ჩრდილოეთ ამერიკის კლდოვან მთებში და ცენტრალური აზიის ტიბეტის პლატოზე. მსგავსების მიუხედავად, ალპურ და არქტიკულ ტუნდრას მნიშვნელოვანი განსხვავებები აქვთ. ალპურ ტუნდრას აქვს უფრო თბილი და გრძელი ვეგეტაციური პერიოდები, მეტი ნალექიანობა, ნაკლებად მკაცრი ზამთარი, მეტი პროდუქტიულობა და სახეობათა მრავალფეროვნება, ვიდრე არქტიკულ ტუნდრას. ასევე, ალპურ ტუნდრას არ ახასიათებს ნიადაგის მუდმივი გამყინვარება. თუმცა, როგორც მაღალგანედობრივ ტუნდრაში, სწორედ ზამთრის მკაცრი პირობები ზღუდავენ ხეების ზრდას.



ნახ. 8-37 ტუნდრის ბიომი.

ალეასკის ტუნდრა, ნაჩვენებია ნიადაგის
ზედაპირული ფენის გაყინვისა და
გალხობის გამო შექმნილი პოლიგონალური
სტრუქტურები მიწაზე (აშშ ნიადაგის
შენარჩუნების სამსახურის მოწოდებული)

ექვატორული და ტროპიკული ბიომები

მსოფლიოს რეგიონებში ექვატორიდან 20°-ით ჩრდილოეთით ან სამხრეთით ტემპერატურა დღე-ღამის განმავლობაში უფრო მეტად მერყეობს, ვიდრე საშუალო თვიური ტემპერატურა წლის განმავლობაში. საშუალო ტემპერატურა ზღვის დონეზე, როგორც წესი, აჭარბებს 20°C-ს. გარემოები ტროპიკული განედების საზღვრებში განსხვავდება წვიმების სეზონური კურსით, რომელიც ქმნის მცენარეულობის მუდმივ გრადიენტს ნესტიანი, სეზონური წვიმიანი ტყეებიდან დაწყებული, სეზონურ ტყეებამდე, ბუჩქნარებამდე, სავანებამდე და უდაბნოებამდე. ტროპიკულ ბიომებში ყინვა არ არის, მაღალ სიმაღლეზეც კი. ტროპიკული მცენარეები და ცხოველები ვერ იტანენ ყინვას. ამ ექვატორულ და ტროპიკულ კლიმატურ ზონებში ტიპურად განსხვავდება სამი ბიომი.

ტროპიკული წვიმიანი ტყის ბიომი ვითარდება კლიმატში, რომელიც ყოველთვის თბილია და იღებს სულ მცირე 200სმ ნალექს წლის განმავლობაში, ამ დროს, თვის განმავლობაში მისი რაოდენობა არ არის ხოლმე 10სმ-ზე ნაკლები. ეს პირობები არსებობს ტროპიკების ფარგლებში სამ მნიშვნელოვან რეგიონში. ესენია: ამაზონისა და ორინოკოს აუზი სამხრეთ ამერიკაში, დამატებითი ადგილებით ცენტრალურ ამერიკასა და ბრაზილიის ატლანტიკური სანაპიროს გასწვრივ. ისინი შეადგენენ ამერიკის წვიმიან ტყეს; არეალი სამხრეთ-დასავლეთი აფრიკიდან დასავლეთისკენ მდინარე კონგოს აუზამდე შეადგენენ აფრიკის წვიმიან ტყეს და ინდომაღალიზიური წვიმიანი ტყე ფარავს სამხრეთ აღმოსავლეთ აზიის ნაწილებს (მათ შორის ვიეტნამი, ტაილანდი და მალაიზიის ნახევარკუნძული), კუნძულებს აზიასა და ავსტრალიას შორის, მათ შორის ფილიპინებს, ბორნეოს და ახალ გვინეას და ავსტრალიის კინსლენდის სანაპიროს.

ტროპიკულ წვიმიან ტყეს ხშირად ახასიათებს ნალექიანობის ორი პიკი, რომლებიც ემთხვევა ბუნიობას (თანაბარი ხანგრძლივობის დღე და ღამე), შეესაბამება რა პერიოდებს, როდესაც ტროპიკთაშორისი კონვერგენცია ფარავს ექვატორულ რეგიონს. წვიმიანი ტყის ნიადაგები სველი და ღრმად გამოქარვადებია. რადგანაც ისინი შედარებით თავისუფალია ჰუმუსისა და ნებოსგან, ალუმინისა და რკინის ოქსიდების შემცველობის გამო, აქვთ მონითალო ფერი და საკვები ნივთიერებების შეკავების მცირე შესაძლებლობები. ნიადაგის დაბალი კვებითი სტატუსის მიუხედავად, წვიმიანი ტყეების მცენარეულობაში დომინირებს 30-40 მეტრიანი მარადმწვანე ხეები, რომლებშიც შიგადაშიგ გამოერევა ხეები, რომლებიც ექცევიან ტყის კანოპის თავზე და მათი სიმაღლე 55 მეტრს აღწევს. ვინაიდან ამ ხეების წყლის სტრესი მაღალია, მათი სიმაღლისა და აქედან გამომდინარე, მზის ზემოქმედებისთვის ხელმისაწვდომობის გამო, ისინი ხშირად ფოთოლცვენადია, მარადმწვანე ტყეშიც კი. ტროპიკულ წვიმიან ტყეებს აქვთ მცირე ხეების, ბუჩქების და ბალახეულობის საფარიც, მაგრამ ეს საკმაოდ იშვიათია, რადგანაც ძალიან მცირე სინათლე აღწევს ტყეში. მცოცავი **ლიანები** ან ხის ლერწმები და **ეპიფიტები**, მცენარეები, რომლებიც სხვამცენარეების ტოტებზე იზრდებიან და ნიადაგში არ არიან ფესვგადგმულნი (მათ ხშირად ჰაერის მცენარეებსაც ეძახიან), სტიმულირებულია თავად ტყის კანოპეში (ნახ. 8-39). სახეობათა მრავალფეროვნება აქ ყველაზე მაღალია ნებისმიერ სხვა ადგილთან შედარებით დედამიწაზე.

წვიმიანი ტყის ბიომის პროდუქტიულობა მაღალია ნებისმიერ სხვა სახმელეთო ბიომთან შედარებით და მისი მუდმივი ბიომასა აჭარბებს ყველას, გარდა ზომიერი წვიმიანი ტყისა. მუდმივად მაღალი ტემპერატურის და ჭარბი სინოტივის გამო,



ნახ. 8-38 ყინვიანმა ქარმა მოგლიჯა ამ ხეების ტოტები და ქერქი, რომლებიც იზრდებოდნენ ტყის ბიომის და ტუნდრის საზღვართან ახლოს კოლორადოს კლდოვან მთებში (აშშ ტყის სამსახურის მონოდეგული)



ნახ. 8-39 ტროპიკული წვიმიანი ტყის ბიომი. ლიანები და ეპიფიტები ეტანებიან ხეებს პანამის ამ დაბლობ ტროპიკულ წვიმიან ტყეში (ვ.ჯ. სმიტის მონოდეგული)

მცენარის ჩამონაცვენი მალე იშლება და მისგან წარმოშობილი საკვები ნივთიერებები მაშინვე შეიწოვება მცენარეების მიერ. საკვები ნივთიერებების სწრაფი ციკლირება ხელს უწყობს წვიმიანი ტყის მაღალ პროდუქტიულობას, მაგრამ ასევე საოცრად დაუცველს ხდის წვიმიანი ტყის ეკოსისტემას ჩარევისადმი. როდესაც ტროპიკული წვიმიანი ტყეები იჩეხება, მრავალი საკვები ნივთიერება ერთმევა ნიადაგს ან ადის ჰაერში. დაუცველი ნიადაგი ეროზიას მალე განიცდის და მდინარეებს ნალექითა და შლამით ავსებენ. მრავალ შემთხვევაში გარემო მალე დეგრადირდება და ლანდშაფტი არაპროდუქტიული ხდება.

ტროპიკული სეზონური ტყის ბიომი (ნახ. 8-40) ვითარდება ტროპიკებში ეკვატორიდან 10°-ს მიღმა სამხრეთით და ჩრდილოეთით. ამ კლიმატს ხშირად ახასიათებს მკვეთრად გამოხატული მშრალი სეზონები, რომელიც შეესაბამება ზამთარს ზომიერ



ნახ. 8-41 სავანას ბიომი. გვალვასთან ადაპტირებული ხეები შიგადაშიგ გაფანტულია კენიის სამურუს ოლქის სათიბ მინეში (აშშ სოფლის მეურნეობის განყოფილებისა და ნიადაგის შენარჩუნების სამსახურის მონოდეგული)

და მაღალ განედებზე. ტროპიკების სეზონურ ტყეებში უპირატესობა ფოთოლცვენად ხეებს აქვთ, რომლებსაც ფოთლები სცვივით წყლის სტრესის სეზონის დროს. შედარებით გრძელი და უფრო სასტიკი მშრალი სეზონები აისახება დაბალი სიმაღლისა და უფრო ეკლიანი მცენარეულობის განვითარებაში. ეკლები იცავენ მცენარეებს ბალახისმჭამელი ცხოველებისგან, რაც საბოლოოდ იწვევს ეკლიანი ბუჩქნარების განვითარებას ნამდვილი უდაბნოს საოცრად მშრალ პირობებში. ამგვარი ლანდშაფტები მთების ქედების წვიამიან ჩრდილში იჩენენ თავს ან განთავსებულნი არიან ცივდინებიანი ოკეანის სანაპიროს გასწვრივ.

სავანა შეიძლება განესაზღვროთ, როგორც სათიბი მიწა იშვიათი ხეებით. ის ტიპურია მშრალი ტროპიკების დიდი არეალებისთვის, განსაკუთრებით აფრიკაში. **ტროპიკული სავანის ბიომი** (ნახ. 8-41) საშუალოდ წელიწადში 90-150სმ საშუალო ნალექიანობა აქვს, მაგრამ სამი-ოთხი უმშრალესი თვის განმავლობაში ის იღებს 5სმ-ზე ნაკლებ ნალექს თითოეულ თვეში. ხანძრები და ბალახისმჭამელები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ სავანის ბიომის ხასიათის შენარჩუნებაში, რადგან ბალახებს, მცენარეების სხვა ფორმებისგან განსხვავებით, უკეთ შეუძლიათ ამ მოვლენების თანხლებით არსებობა. ხშირად, როდესაც ბალახისმჭამელთა მიერ ბალახის ძოვა ზომიერია, ხოლო ხანძრები კონტროლირდება, სავანის გარემოში სეზონური ტყე იწყებს განვითარებას. შესაძლებელია, რომ აფრიკის სავანის ვრცელი ადგილები თავის ხასიათს ადამიანურ საქმიანობას უმაღლოდნენ მრავალი ათწლეულის განმავლობაში.

8.11 წყლის სისტემების კლასიფიკაცია დამყარებულია ფიზიკურ მახასიათაველებზე

ბიომების კონცეფცია ხმელეთის ეკოსისტემებისთვის განვითარდა და ბიომები უპირველესად განსხვავდება დომინანტური მცენარეულობის ზრდის ფორმების

მიხედვით. განვითარების ეკოლოგიის, როგორც მეცნიერების, ჩამოყალიბების უმეტესი დროის განმავლობაში ხმელეთისა და წყლის ეკოლოგებმა დამოუკიდებლად დააგროვეს კონცეფციები და აღწერითი ტერმინები ეკოლოგიური სისტემებისთვის. შედეგად, წყლის „ბიომები“ არ არსებობს იმ მნიშვნელობით, რომლითაც ეს ტერმინები ხმელეთის ეკოსისტემებთან მიმართებაში გამოიყენება. მართლაც, მცენარეული კონცეფციის გამოყენება შეუძლებელი იქნებოდა წყლის სისტემებში, რადგანაც უპირველესი მწარმოებლები წყლიან ეკოსისტემებში არიან ერთუჯრედიანი წყალმცენარეები, რომლებიც არ ქმნიან „მცენარეულობას“ დამახასიათებელი სტრუქტურით. შედეგად, წყლის სისტემების კლასიფიკაცია, უპირველეს ყოვლისა, ეფუძნება ფიზიკურ მახასიათებლებს: მარილიანობას, წყლის მოძრაობას, სიღრმეს, ტემპერატურას და ა.შ.

დიდი სახის წყლის გარემოი არის დინებები, ტბები, ესტუარიები (დელტა) და ოკეანეები. **დინებები** იქმნება ყოველთვის, როცა ნალექიანობა აჭარბებს აორთქლებას და ზედმეტი წყალი დრენაჟირდება მიწის ზედაპირიდან. მცირე დინებებში ეკოლოგები განასხვავებენ **ჭავლი-ლივლივის** არეალებს, სადაც წყალი ჩქარა მიედინება ქვიან საფუძველზე და **აუზის** არეალებს, რომლებიც არიან ნელა მოძრავი წყლის გაცილებით ღრმა ზონები. წყალი კარგად არის ჟანგბადით დატვირთული ჭავლებში, აუზებში კი, შლამი და ორგანული ნივთიერებები გროვდება. ორგანულ ნივთიერებათა წარმოება მცირე დინებებში ხშირად **ალექტონური** ნივთიერებების ხარჯზე ხდება (ბერძნული chthonos-იდან, ნიშნავს „დედამიწის“ და allos-იდან, ნიშნავს, „სხვას“) – ეს არის ორგანული მასალა, როგორიცაა მაგალითად ფოთოლი, რომელიც წყლიან გარემოში გარედან ხვდება. დინებები იზრდება განვლილ მანძილთან ერთად, როდესაც ისინი ერთდებიან და ქმნიან მდინარეებს. რაც უფრო მსხვილია მდინარე, მით მეტია მისი სახლში შეძენილი ან **ავტოქტონური** პროდუქცია. **მდინარის კონტინუუმის** კონცეფცია სათავესა და მდინარის შესართავს შორის მუდმივი ცვლილებიდან მომნიშვნავდა. თუ მდინარის დინებას ჩავეყვებით, წყალი



ნახ. 8-40 ტროპიკული სეზონური ტყის ბიომი. (პ.ფეინსინგერის და მ.ლ. ქრამფის მოწოდებული)

უფრო თბილი, მდორედ და საკვები ნივთიერებებით მდიდარი, ხოლო ეკოსისტემები უფრო კომპლექსური და პროდუქტიული ხდება. მდინარისეული ეკოსისტემების განმასხვავებელი თვისება ისაა, რომ ორგანული მასალების, მათ შორის მცენარეებისა და ცხოველების მუდმივად დაბლა ჩატანა ხდება დინების მიერ. მდინარისეული სისტემები არსებობს წონასწორობის მდგომარეობაში, ეს ე.წ. **დინების მიმართულებით დრეიფი** დაბალანსებულია ცხოველების აქტიური გადაადგილებით დინების სანინალმდეგო მიმართულებით, სისტემის დინების სანინალმდეგო მიმართულების პროდუქტიულობით და გარეშე მასალების მიერ გაკეთებული შენატანით.

ტბები იქმნება ნებისმიერი სახის ჩალრმავებაში. მნიშვნელოვან წილად წყლის ამგვარი მასების დაგროვება გლაციაციის შედეგია, პროცესის, რომელიც ტოვებს ამოჭრილ აუზებს და ყინულოვან დეპოზიტებში დამარხულ ყინულის ბლოკებს. ეს ყინულები თანდათანობით დნება და ქმნის ტბებს. ტბები ასევე წარმოიქმნება გეოლოგიურად აქტიურ რეგიონებში, როგორიცაა მაგალითად, აფრიკის რიფტული ველი, სადაც დედამიწის ქანების ვერტიკალური ძვრების შედეგად შეიქმნა აუზი, რომელშიც შემდგომ წყალი დაგროვდა. მდინარის ფართო აუზები, როგორიცაა მისისიპისა და ამაზონის ველები, შეიძლება შეიცავდნენ ძველ ტბებს, რომლებიც არიან ძირითად კალაპოტში მომხდარი ცვლილებების შედეგად ყოფილი მდინარის გადაჭრილი ფართო ხვეულები. მთლიანი ტბა შეიძლება ჩაითვალოს ბიომად, მაგრამ ის დაყოფილია რეგიონებად, რომელთაგან თითოეულს საკუთარი ხასიათი აქვს. სანაპირო ზონა არის ზედაპირული ზონა ტბის ნაპირის გასწვრივ, რომლის ფარგლებშიც მოიპოვება ფესვგადგმული მცენარეულობა, როგორიცაა მაგალითად, თეთრი

დუმფარები (ნახ. 8-42). ღია წყალი სანაპირო ზონის მიღმა არის მტკნარი წყლის ზონა, სადაც ხდება უმნიშვნელოვანესი მოტივტივე ერთუჯრედიანი წყალმცენარეების ანუ პლანქტონის პროდუქცია. ტბები ასევე პირობითად შეიძლება დაყოფილი იყვნენ ვერტიკალურად, სინათლის შეღწევისა და წყლის თერმულად სტრატეფიცირებული ფენების მიხედვით (იხ. 8.2 სექცია). დანალექები ტბისა და ტბორების ფსკერზე ქმნიან **ბენტოსის** (ფსკერზე მცხოვრები) განსაკუთრებულ საბინადროს სოროს ცხოველებისა და მიკროორგანიზმებისთვის.

ესტუარიები განსაკუთრებული სახის გარემოება, რომლებიც მდინარეების შესართავებთან ყალიბდებიან, განსაკუთრებით იქ, სადაც გამოდინებას ნაწილობრივ ხურავს ლანდშაფტი ან ბარიერული კუნძულები. ესტუარიების უნიკალური ხასიათი მომდინარეობს მტკნარი და მარილიანი წყლის შეევაში, რომელშიც ზღვის მრავალი სახის ორგანიზმის ლარვები იზრდება დიდი რაოდენობით. ამასთან, მდინარეების მიერ შემოტანილი საკვები ნივთიერებების სწრაფი ცვლა ზედაპირის წყლებსა და დანალექებს შორის იწვევს საოცრად მაღალ პროდუქტიულობას ესტუარიებში. რადგანაც ესტუარიები ზედაპირული ადგილებია, რომლის ფარგლებშიც არის დანალექები, მათ ხშირად ესაზღვრება ექსტენსიური მიქცევა-მოქცევითი ჭაობები, რომლებსაც თავის მხრივ ახასიათებთ **ნახევრადჩაძირული მცენარეები** (წყალში ფესვგადგმული მცენარეები, რომლის ზედა ნაწილი წყლიდან არის ამოწეული). მართლაც, ჭაობები, რომლებიც გარს ერტყმინ ესტუარიებს დედამიწის ყველაზე პროდუქტიულ გარემოთა რიცხვში, არიან საკვები ნივთიერებების მაღალი დონისა და წყლის სტრესის არ არსებობის გამო. ეს ჭაობები



ნახ. 8-43 სანაპირო ზონას, რომელიც ხელმისაწვდომია პაერისტვის დღეში ორჯერ, შეუძლია, ხელი შეუწყოს წყალმცენარეების და ცხოველების პროდუქტიულობის ზრდას, როგორც კანადის ნიუ ბურინსვიკის სანაპიროზეა.



ნახ. 8-44 მარჯნის რიფების მაღალი პროდუქტიულობა თბილ ტროპიკულ წყლებში იძლევა ჭარბ საკვებს სხვადასხვა, მრავალფეროვანი ბიოლოგიური ერთობისთვის. (ფ.ჯ.თ.ზიმილუსის, ამერიკული სანაპირო საზოგადოების მიერ მოწოდებული ფოტო)

შემდეგ იმუშავებენ ჭარბ ორგანულ ნივთიერებებს ესტუარიების ეკოსისტემაში, რაც თავის მხრივ, ხელს უწყობს ესტუარიისა და ზღვის სახეობების ჭარბი პოპულაციების განვითარებას.

დედამიწის ზედაპირის უმეტესი ნაწილი ოკეანეებითაა დაფარული. წყლის საფარის ქვეშ განლაგებულია უზარმაზარი კომპლექსური სფერო, რომელშიც საოცრად მრავალფეროვანი ეკოლოგიური პირობები და ეკოსისტემები არსებობს. საზღვაო სისტემათა მრავალფეროვნება სხვადასხვა ტემპერატურის, სიღრმის, დინების, სუბსტრატების და ზღვის მიქცევების შედეგებია. მრავალი საზღვაო ეკოლოგი ალიარებს სიღრმის მიხედვით დიფერენცირებულ რამდენიმე ზონას. სანაპირო ზონა (შეადარეთ ტბების სანაპირო ზონებს) ვრცელდება მოქცევა-მიქცევის უმაღლეს და უმდაბლეს დონეებს შორის და გარკვეულ წილად, ხელმისაწვდომია ჰაერისთვის მოქცევათაშორის პერიოდში მისი პოზიციის შესაბამისად (ნახ. 8-43). სწრაფი ცვლილება ეკოლოგიურ პირობებში, მოქცევათაშორისი დიაპაზონის ფარგლებში, ხშირად ქმნის ორგანიზმთა მკვეთრ ზონირებას უწყლობის პირობებში არსებობის მათი ატანის უნარის მიხედვით. ყველაზე დაბალი მიქცევითი დონის შემდეგ 200 მეტრ სიღრმემდე **ნერიტიკული** ზონა იშლება, რომელიც შეესაბამება კონტინენტური შელფის საზღვარს.

ეს ხშირად მაღალი პროდუქტიულობის რეგიონია, რადგან განათებული წყლის ზედაპირული ფენები დიდად არ არის დაშორებული ქვემოთ დაღეილ შლამში საკვები ნივთიერებების რეგენერაციისგან, ხოლო ძლიერ ტალღებს შეუძლიათ, ამოდევენონ ნივთიერებები ზედაპირზე 100-200 მეტრის სიღრმიდანაც კი. ნერიტიკული ზონის მიღმა ზღვის ფსკერი მოულოდნელად ეცემა **ოკეანური** ზონის დიდ სიღრმეებამდე, ათასობით მეტრით ქვემოთ. აქ პროდუქცია, როგორც წესი, მკაცრად შეზღუდულია საკვები ნივთიერებების დაბალი ხელმისაწვდომობის გამო. როგორც ნერიტიკული, ისე ოკეანური ზონები დაყოფილია ვერტიკალურად **ფოტურ** ანუ ეფვოტურ ზონებად, სადაც საკმარისი სინათლეა ფოტოსინთეზისთვის და **აფოტურ**, სინათლის გარეშე ზონებად, სადაც ორგანიზმები, ძირითადად ზემოდან ჩამოსულ ორგანულ ნივთიერებებზე დამოკიდებული.

იმ დროს, როდესაც ღია ოკეანეს უდაბნოს ადარებენ, მარჯნის რიფები ტროპიკული წვიაშიანი ტყეების მსგავსია, როგორც ბიოლოგიური პროდუქტიულობის სიმდიდრით, ისე მათი საბინადროს მრავალფეროვნების მიხედვით (ნახ. 9-44). რიფების შემქმნელი მარჯნები ბინადრობენ თბილი ოკეანეების მცირე სიღრმეზე, სადაც წყლის ტემპერატურა ჩვეულებრივ წლის განმავლობაში 20°C-ზე მაღალი რჩება. მრავალი მარჯნის რიფი ვითარდება ვულკანების გარშემო, რომლებიც ფართოდაა გავრცელებული დასავლეთ წყნარ და ინდოეთის ოკეანეებში. ვულკანები თავად შეიძლება თანდათანობით გაქრნენ ეროზიისა და საკუთარი წონის გამო ჩაშლის შედეგად, მაგრამ მანამ, სანამ მარჯნის ზრდის სიჩქარე ასწრებს შლის სიჩქარეს, რიფი განვითარებასა და ზრდას განაგრძობს. საბალოო ჯამში, შეიძლება დარჩეს მხოლოდ მარჯნის რკალი – **ატოლი**, რომელიც გამოკვეთს ყოფილი ვულკანური კუნძულის მდებარეობას. რიფის მრავალრიცხოვანი მოსახლეობა იკვებება მორკალული ვულკანის დაშლით წარმოშობილი საკვები ნივთიერებებით და ღრმა წყლის დინებებით, რომლებიც ზემოთ ამოიდევენებიან კუნძულის პროფილის გამო. მარჯნები ორმაგად პროდუქტიულნი არიან, რადგან ისინი თავიანთ ქსოვილში შეიცავენ სიმბიოტურ ფოტოსინთეზურ წყალმცენარეებს, რომლებიც აგროვენ ნახშირბადის ენერგიას – მათი ფენომენალური ზრდის სისწრაფის საფუძველს.

უნიკალური თვისებები, რომლებიც ახასიათებს ბიომს და წყლის სისტემის თითოეულ ტიპს, მჟღავნდება ეკოსისტემის სტრუქტურისა და ფუნქციის ნებისმიერ ასპექტში. ყველაზე პირდაპირი გზა ამ ატრიბუტების შესაფასებლად არის მასში ენერგიის დინების და ეკოსისტემაში საკვები ნივთიერებების ციკლირების

დასკვნა

1. ტემპერატურისა და ნალექიანობის გლობალურ სისტემებს განსაზღვრავს მზის რადიაცია ადგილობრივ დონეზე და ქარების და ოკეანის დინებების მიერ მოტანილი სითბური ენერგიის ხელახალი განაწილება. თბილი ტროპიკული ჰაერი მაღლა ადის ეკვატორთან და მიემართება ჩრდილოეთისა და სამხრეთისკენ, გრილდება და ხდება უფრო მკვრივი ამ პროცესში. ეკვატორიდან დაახლოებით 30° -ზე ჩრდილოეთით და სამხრეთით გრილი, მკვრივი ჰაერი ეშვება და მიემართება ეკვატორისკენ ზედაპირული ჰაერის დინებების სახით, რომლებიც ხვდებიან ერთმანეთს ტროპიკთაშორისი კონვერგენციის წერტილში. ცირკულაციის ამ სისტემას ჰედლის სექცია ეწოდება.

2. ოკეანეთა დინებები გავლენას ახდენს კლიმატზე დედამიწის ზედაპირზე სითბოს გადატანის საშუალებით. ცივწყლიანი ოკეანის დინებები, როგორც წესი, მიმართულია ტროპიკებისკენ კონტინენტების დასავლეთ სანაპიროს გასწვრივ, ხოლო თბილწყლიანი დინებები — ზომიერი რეგიონებისკენ კონტინენტების აღმოსავლეთ სანაპიროს გაყოლებას.

3. სეზონურობას იწვევს ყოველწლიური მზის მსვლელობა ჩრდილოეთისკენ და მასთან ასოცირებული ქარებისა და ნალექიანობის სარტყლების განედობრივი მოძრაობა სამხრეთისკენ. სეზონური ცვლილება წყლის ტემპერატურაში იწვევს ცვლილებებს ოკეანეში წყლის მოძრაობის სტრუქტურაში.

4. სეზონური დათბობა და აგრილება ძირითადად ცვლის ზომიერი ზონის ტბების მახასიათებლებს. ზაფხულის განმავლობაში ამგვარი ტბები სტრატეფიცირებულია, სადაც თბილი ზედაპირული ფენა (ეპილიმნიონი) გამოცალკევებულია ცივი ქვედა ფენისგან (ჰიპოლიმნიონისგან) ბასრი თერმოკლინის მიერ. გაზაფხულსა და შემოდგომაზე ტემპერატურის პროფილი სიღრმესთან ერთად ხდება უფრო ერთგვარი და იძლევა ვერტიკალური გადაადგილების საშუალებას.

5. პერიოდულმა ცვლილებებმა კლიმატში, როგორცაა მაგალითად, ლ იყო-სამხრეთ ოსცილაციის (ENSO) მოვლენის შედეგები, შეიძლება გამოიწვიოს ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების მასობრივი განადგურება გლობალური მასშტაბით. თანამედროვე ფართომასშტაბიანი შ მოვლენები მოხდა 1982-1983 და 1997-1998 წლებში.

6. ტოპოგრაფია და გეოლოგია იწვევს უფრო ზოგადი კლიმატური სისტემების ცვლილებებს ადგილობრივ გარემო პირობებში. მთები აბრკოლებს წვიმას, ქმნის რა წვიმის ჩრდილებს თავიანთ ქარის სანინალმდეგო ფერდობებზე. პირობები დიდ სიმაღლეზე გვანან პირობებს მაღალ განედებზე. ნიადაგის მახასიათებლები ასახავენ ქვემოთ არსებული ქვიანი საფუძვლის ხარისხს და ხანდახან აწარმოებენ სპეციალიზებულ ფლორას.

7. აორთქლების ინტენსივობა დამოკიდებულია ტემპერატურაზე, ნიადაგში წყლის მარაგსა და

ფოთლების მასაზე. მატება ფოტოსინთეზში ზრდის ევაპოტრანსპირაციასაც. რეგიონული განსხვავებები ევაპოტრანსპირაციაში თვალშისაცემია.

8. მცენარეთა გეოგრაფიული გავრცელება განისაზღვრება უპირველეს ყოვლისა კლიმატის მიხედვით მაშინ, როდესაც გლობალური გავრცელება რეგიონებში იცვლება ტოპოგრაფიისა და ნიადაგების შესაბამისად.

9. კლიმატი მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მცენარეთა და ცხოველთა ადაპტაციებზე. თითოეულ კლიმატურ რეგიონს გააჩნია დამახასიათებელი ვეგეტაციური ფორმები, რომლებიც განსხვავდებიან ზოგადი თვისებებით, ფოთოლთა მორფოლოგიითა და ზრდის მოდელით.

10. მიხედვით რა, რომ მცენარის ფორმა პირდაპირ კავშირშია კლიმატთან, ჰოლდრიჯმა და ვიტაკერმა გამოყვეს მცენარეულობათა უმსხვილესი რეგიონები ადგილობრივი ნალექიანობისა და ტემპერატურის საფუძველზე. კლასიფიკაციის მსგავსი სქემები ხაზს უსვამს დამოკიდებულებას ტემპერატურასა და წყლის ხელმისაწვდომობას შორის და ამით კიდევ ერთხელ აღიარებს სეზონურობის, ნიადაგებისა და ცეცხლის მამოდიფიცირებელ ეფექტებს.

11. გლობალური სასიცოცხლო ზონები სქემატურად შეიძლება დომინანტურ მცენარეულობაზე დაყრდნობით გამოსახოს. ამგვარ არეალებს ბიომები ეწოდებათ. ბიომები არაა ერთიანი ბიოლოგიური ერთეულები, მაგრამ ისინი წარმოადგენს გლობალური მასშტაბით ბუნებრივი სამყაროს ორგანიზების ეფექტურ საშუალებას.

12. დედამიწის არეალი 30°N -სა და 45°N -ს შორის ჩრდილოეთ ამერიკაში და 40°N -სა და 60°N -ს შორის ევროპაში იწოდება ზომიერ ზონად. ზომიერი ზონის ბიომები მოიცავენ ფოთოლცვენად ტყეებს, ზომიერ წიწვოვან ტყეებს, ზომიერ წვიმიან ტყეებს, ზომიერ სათიბ მიწებს, ზომიერ ბუჩქნარებს, ხმელთაშუა ზღვის ტყის ზონებს და სუბტროპიკულ უდაბნოებს.

13. ბორეალური ტყე, ტუნდრა და ალპური ტუნდრა მაღალი განედებისთვის დამახასიათებელი ბიომებია. ტროპიკული წვიმიანი ტყე, ტროპიკული სეზონური ტყე და ტროპიკული სავანა იმ ბიომებისა, რომლებიც მოიპოვებიან 20° -ზე ეკვატორიდან.

14. მცენარეულობის თვისებებზე დაფუძნებული ბიომების კონცეფცია განვითარდა ხმელეთის ეკოსისტემებისთვის. წყლის სისტემების კლასიფიკაცია ხორციელდება ფიზიკური მახასიათებლების მიხედვით: მარილიანობა, წყლის მოძრაობა და წყლის სიღრმე საფუძველზე. წყლის სისტემების უმსხვილესი ტიპებია დინებები, ტბები, ესტუარიები და ოკეანეები.

საპარჯიშოები

1. მოკლედ აღწერეთ თქვენი ქვეყნის სეზონური ამინდის სისტემებისა და კლიმატური პირობების შესახებ. დაურთეთ დეტალები ტემპერატურისა და ნალექიანობის შესახებ და გააკეთეთ კომენტარები იმ მნიშვნელოვან უჩვეულო მოვლენებზე, რომლებიც ხანდახან იჩენს თავს (მაგ. ტორნადოები, ქარიშხლები, წყალდიდობები). აღწერეთ, როგორ ახდენს გავლენას თვალშისაცემი ტოპოგრაფიული მახასიათებლები ამინდზე.
2. აღწერეთ სეზონური კლიმატური პირობები, რომლებიც გამოიწვევდა მტკნარ ტბაში გადატრიალების მხოლოდ ერთ პერიოდს. იპოვეთ ადგილი დედამიწაზე, სადაც ამგვარი არავითარი პირობა თავს არ იჩენს.
3. თქვენ აღმოაჩინეთ, რომ დგახართ გუძონის ყურესთან, მანიტობას პროვინციის ქალაქ ჩერჩილის ჩრდილოეთით. რა ბიომში ხართ? გლობუსის ან მსოფლიო რუკის გამოყენებით დაადგინეთ ქალაქი ამ თავში ნახსენებ ყველა ბიომში.

ნაწილი 3

ენერგია და მატერიალები ეკოსისტემაში



ოცოცხლის ენერგია მოედინება უსიცოცხლო ფიზიკური გარემოდან ფოტოსინთეზის მეშვეობით. ენერგიის დინება ეკოსისტემაში მიიღწევა ორგანიზმების კვებითი ურთიერთობების საშუალებით. ენერგეტიკული ტრანსფორმაციები მოიცავენ ეკოსისტემაში ისეთი ელემენტების მოძრაობას, როგორიცაა ნახშირბადი, აზოტი და ფოსფორი. მესამე ნაწილში ჩვენ ავხსნით პროცესს, რომლის დროსაც ენერგია და ნივთიერებები მოძრაობს ეკოსისტემაში და მოიცავენ ინტერაქციებს ფიზიკურ და ბიოლოგიურ გარემოებს შორის.

ეკოსისტემის კონცენფციის განვითარება წარმოადგენს ეკოლოგიის, როგორც მეცნიერების, განვითარების მნიშვნელოვან საწყის ნაწილს (IX თავი). მეათე თავში ყურადღებას გავამახვილებთ ბუნებრივ სამყაროში ენერგიის ტრანსფორმაციის მექანიზმზე. ვნახავთ, რომ ხმელეთისა და წყლის ეკოსისტემებში სხვადასხვა ფაქტორები ახდენს გავლენას ფოტოსინთეზის სიჩქარეზე. ჩვენ ასევე გაგაცნობთ კვებითი ჯაჭვის კონცენფციას და გიჩვენებთ როგორ ახდენს გავლენას კვებითი ჯაჭვის ეკოლოგიური ეფექტურობა ეკოსისტემაში ენერგიის დინების სიჩქარეზე.

ენერგიის დინებას ეკოსისტემებში თან ახლავს ნივთიერებათა მოძრაობაც, რომელიც თავს იჩენს როგორც გლობალური, ისე ადგილობრივი მასშტაბით. მე-11 თავში ჩვენ აღვწერთ წყლის, აზოტის, ფოსფორისა და სხვა მნიშვნელოვანი ნივთიერებების მიმოქცევის გლობალურ ციკლებს. განვსაზღვრავთ ადამიანების მიერ გამოწვეული ცვლილებების პოტენციურ გავლენას ამ ციკლებზე. მრავალი იშვიათი ელემენტი ადგილობრივად უნდა რეგენერირდეს დაშლისა და მინერალიზაციის საშუალებით. ეს რეგენერაციული პროცესები, რომლებიც დამოკიდებულია სოკოებსა და მიკროორგანიზმებზე, შეიძლება ზღუდავდნენ ეკოსისტემათა პროდუქტიულობას, როგორც მე-12 თავშია ნაჩვენები.

ეკოსისტემათა პროდუქტიულობას განსაზღვრავს მზის სინათლისა და საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობა და აყალიბებს ეკოსისტემაში მიმდინარე ტროფიკულ (კვებითი) ინტერაქციებს. ეკოლოგები იყენებენ ექსპერიმენტებს და თეორიულ მოდელირებას ეკოსისტემათა რეგულაციის დინამიკის დასადგენად. მე-13 თავში ჩვენ განვიხილავთ ამგვარი რეგულაციების დინამიკას გაზომვა. ეკოლოგიური ფუნქციისა და სტრუქტურის ეს ასპექტები და ის, თუ როგორ განსხვავდებიან ისინი ხმელეთის ბიომებსა და წყლის ეკოსისტემებს შორის, ამ წიგნის მომდევნო ნაწილის თემებია.

თავი 9



ეკოსისტემათა კონცეფცია

გზამკვლევი კითხვები

- რით განსხვავდებოდა ფ.ე. კლემენტისა და ჰ.ა. გლიასონის შეხედულებები ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების ბუნების შესახებ?
- როგორ წარმოედგინა ჩარლზ ელტონს ბიოლოგიური თანასაზოგადოებები?
- როგორ ხდება ეკოსისტემებში ენერგიის ტრანსფორმაცია?
- რა იდეები ჰქონდა ა.ჯ. ლოტკას ეკოსისტემათა ფუნქციის რეგულირებასთან დაკავშირებით?
- როგორ აღიქვამს ორგანიზმი თანასაზოგადოებებსა და ეკოსისტემებს?
- რა მნიშვნელოვანი მიზნები აქვს ლანდშაფტის ეკოლოგიას?

მეორე თავში ჩვენ განვსაზღვრეთ ეკოსისტემა, როგორც ყველა ფიზიკური და ბიოლოგიური სამყაროს ინტერაქციული ნაწილი. ეკოლოგიის განხრას, რომელიც ეხება ამგვარი სისტემების შესწავლას, **ეკოსისტემების ეკოლოგია** ეწოდება. იგი წიგნის ამ ნაწილის მთავარი თემაა. ჩვენ ამ თავს ვინწყებთ მოკლე მიმოხილვით იმ იდეათა განვითარების ისტორიის შესახებ, რომლებიც ქმნიან ეკოსისტემათა ეკოლოგიის საფუძველს და სიმართლე ითქვას, ეკოლოგიის დანარჩენი უმეტესი ნაწილისაც. ჩვენ გვჯერა, რომ ეს ისტორიული პერსპექტივა მნიშვნელოვანია, იმიტომ რომ თანამედროვე ეკოლოგიური აზროვნების დიდი ნაწილი წარმოშობილია ადრეული ბუნებათმცოდნეების მოსაზრებებიდან, რომლებიც დაინტერესებულნი იყვნენ ორგანიზმებისა და ფიზიკური გარემოს ინტერაქციებით. ამ თავში მოყვანილი მრავალი იდეა დღეს უარყოფილია. მიუხედავად ამისა, როგორც ნებისმიერი სახის ცოდნის განვითარებისა და ზრდის შემთხვევაში ხდება ხოლმე, სწორედ დებატებმა (ზოგჯერ ღვარძლიანმაც კი) ამ იდეების შესახებ მისცეს ფორმა და მიმართულება თანამედროვე ეკოლოგიას.

9.1 თანამედროვე ეკოლოგიის უმეტესი ნაწილი ემყარება ორ კონცეფციას, რომლებიც წარმოიშვა მეოცე საუკუნის ნატურალისტების დაკვირვებათა შედეგად

დღეს არსებული წარმოდგენა ბუნების გაერთიანებული სურათის საფუძვლების შესახებ ემყარება ბუნებათმცოდნეების დეტალურ დაკვირვებებს მეოცე საუკუნის პირველ ნახევარში. ამ დაკვირვებებიდან წარმოიშვა ორი ახალი კონცეფცია ბუნებრივი სამყაროს შესახებ. პირველი იყო იმის გაცნობიერება, რომ მცენარეთა და ცხოველთა სახეობები ქმნიან ბუნებრივ ასოციაციებს, თითოეული — განსხვავებული წევრებით. მაგალითად, ქვიანი სანაპირო ზოლების გასწვრივ მოველით, რომ დავინახავთ ფიკუსებს, კიბორჩხალებს, ზღვის ვარსკვლავებს და მოლუსკებს. მაშინ, როდესაც ტყეში ველით მუხების, ნეკერჩხლების, გვიმრების, ციყვების, მატლებისა და ბელურასებრი ფრინველების ნახვას. ისევე, როგორც მორფოლოგიურმა მონაცემებმა მისცეს საშუალება სისტემატიკოსებს, მიენერათ სახეობები ტაქსონომიური ჯგუფებისთვის, მცენა-

რეების გავრცელების დეტალურმა კვლევებმა ეკოლოგები მიიყვანეს იმ აზრამდე, რომ მათ შეეძლოთ ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების კლასიფიცირება პარალელურ რეჟიმში (Schimwell 1971). მეორე კი, იმის გაცნობიერება იყო, რომ ორგანიზმები როგორც პირდაპირ, ისე არაპირდაპირ არიან დაკავშირებული თავიანთი კვებითი ურთიერთობების საშუალებით. ადამიანები ოდითგანვე თვლიდნენ, რომ ორგანიზმი შეიძლება იყოს მტაცებელიც და სხვების მტაცებლობის მსხვერპლიც, მაგრამ მოსაზრება, რომ ეს კვებითი ურთიერთობები აკავშირებდნენ სახეობებს ფუნქციონალურ ერთეულებად ორიგინალური იყო მეოცე საუკუნის დასაწყისში.

ბუნებრივი თანასაზოგადოებების და კვებითი ინტერაქციების კონცეფციები, რომლებიც ასე ძლიერ გავლენას ახდენდნენ ეკოლოგიის მეცნიერების განვითარებაზე თავისი ჩამოყალიბების ადრეულ წლებში, ჯერ კიდევ პირველხარისხოვანია ბუნებრივი სამყაროს მოქმედების ჩვენეული გაგებისთვის. თუმცა ნელ-ნელა თავს იჩენს ახალი, უფრო ფართო შეხედულება ეკოლოგიური ურთიერთობების შესახებ მცენარეულობისა და კლიმატური სტრუქტურების გლობალური ცვლილებების პირობებში, რომლებიც ადამიანთა საქმიანობითაა გამოწვეული. გაჩნდა ახალი აღიარება მასშტაბისა, როგორც ეკოსისტემების მახასიათებლის, ისე მისი პროცესების განმსაზღვრელის სახით. სხვა კუთხით განიხილება ეკოსისტემების ურთიერთქმედებათა დინამიკა მაგალითად, ტბასა და მის გარშემო ტყეში. ახალი მნიშვნელობა შეიძინა კავშირმა სახეობათა სიჭარბესა და დისტრიბუციას ეკოსისტემის ფუნქციასთან. სულ მეტი და მეტი ეკოლოგი განიხილავს ეკოლოგიურ პროცესებს ფართო ლანდშაფტის ფარგლებში ურთიერთქმედი ეკოსისტემების კონტექსტში.

როდესაც ეკოლოგები აღიარებენ, რომ ორგანიზმები არსებობს ბუნებრივ თანასაზოგადოებებში, ისინი იწყებენ კითხვების დასმას ამგვარი დაჯგუფებების ბუნების შესახებ. მეოცე საუკუნის ეკოლოგიის აზროვნებაში დომინირებდნენ ერთ კონკრეტულ საკითხზე მიმდინარე დებატები. ეს კითხვა მდგომარეობდა შემდეგში — ფლობდნენ თუ არა ცხოველებისა და მცენარეების ჯგუფები ორგანიზმებით ფუნქციონირების უნარს.

სანამ გავაგრძელებდეთ, მნიშვნელოვანია აღვნიშნოთ, რომ იმ ისტორიული მიდგომის გამო, რომელიც ავირჩიეთ, სიტყვა ერთობა გამოიყენება შემდეგ თავებში (9.2-დან 9.4 ნაწილების ჩათვლით) ეკოსისტემების ნაცვლად, ბუნებრივი დაჯგუფებების აღსაწერად. ეკოსისტემური აზროვნება წარმოიშვა ადრეულ თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიიდან და ამრიგად, ადრეულ ეკოლოგებს არ ჰქონდათ ეკოსისტემათა კონცეფცია თავიანთი განკარგულებაში. ამ წიგნის მეექვსე ნაწილში ძალიან დეტალურადაა განხილული თანამედროვე თანასაზოგადოებათა ეკოლოგია.

9.2 ორგანიზმის ანალოგი გამოიყენებულ იქნა ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებაში ფ.ე. კლემენტისა და ა.გ. ტენსლის მიერ

თავდაპირველად, აზრი ურთიერთმოქმედი პოპულაციების სისტემების შესახებ, გაიყო უმსხვილესი საკითხის თაობაზე: აჭარბებს თუ არა მთელი ნაწილთა ჯამს. ერთის მხრივ, ჩვენ შეიძლება მივიჩნიოთ, რომ სისტემას მთლიანობაში შეიძლება ჰქონდეს ატრიბუტები, რომელთა გაგებაც შეუძლებელია მისი კომპონენტი ნაწილების მუშაობის საფუძველზე ისევე, როგორც ორგანიზმების ფუნქციები ვერ შეფასდება მის ინდივიდუალურ ნაწილებზე დაკვირვებით. მეორე მხრივ, სისტემა შეიძლება აღვიქვათ, როგორც დამოუკიდებლად ფუნქციონირებადი პოპულაციების კოლექცია.

ზოგ ეკოლოგს სჯერა, რომ არსებობს დეტერმინიზმი მრავალსახეობიანი სისტემის დონეზე, როგორც იმ დეტერმინიზმის ანალოგია, რომელსაც ბუნებრივი გადარჩევა იძლევა ერთი ორგანიზმის დონეზე. სხვა სიტყვებით, რაც არ უნდა იცოდეს სპილოთა ანატომიის შესახებ, შეუძლებელია სპილოსა და მის გარემოს შორის განსაკუთრებული ურთიერთობის ახსნა. მაშინ, მართალია თუ არა ისიც, რომ ნებისმიერ შესაძლო ცოდნას ბალახის, ჭრიჭინას, თავგებისა და ხვლიკების შესახებ არ შეუძლია პრერიის საიდუმლოებათა ახსნა?

ეკოლოგები ხშირად ადარებენ ერთად მობინადრე სახეობების დაჯგუფებებს (ბიოლოგიური თანასაზოგადოებები) ორგანიზმებს. ფუნქციური მსგავსებები თანასაზოგადოებებსა და ორგანიზმებს შორის — პირველად პროდუქციასა და კვებას, მტაცებლობასა და მეტაბოლიზმს, სახეობებსა და ორგანიზმებს, მდებარეობას ტყეში მომნიშვნელოვან სტადიების რეგულარულ თანმიმდევრულ ცვლასა და ინდივიდის განვითარებას შორის ცხადი და თვალშისაცემია. გავლენიანმა ამერიკელმა მცენარეთა ეკოლოგმა ფ.ე. კლემენტსმა (1916, 1936) მოახდინა ამ მსგავსებების ექსტრაპოლიტირება მომნიშვნელოვანი ბიოლოგიური თანასაზოგადოების კონცეფციაში. ეს თანასაზოგადოებები მან განიხილა როგორც ცალკეული ვეგეტაციური ტიპები, სახელად **კლიმაქსები**. თითოეული კლიმაქსი არსებობს განსაზღვრული კლიმატისა და ნიადაგის მქონე გარკვეულ რეგიონში და აქვს განვითარებადი სტადიების დამახასიათებელი თანმიმდევრობა, **სერია**, რომელიც შიშველი და სუფთა მიწიდან მომნიშვნელოვან კლიმაქსურ მდგომარეობას აღწევს (იხ. 28 თავი). კლემენტსი მცენარეთა თანასაზოგადოებებს **სუპერორგანიზმებად** აღიქვამდა, ანუ არსებებად, რომლებიც ფუნქციონირებენ ინდივიდი მცენარის ან ცხოველის მსგავსად. მას არ სჭირდებოდა კითხვის ნიშნის ქვეშ დაეყენებინა ანალოგია ორგანიზმსა და სუპერორგანიზმს შორის, რადგან მისი სამუშაო თავდაპირველად აღწერილი იყო და ორგანიზმის კონცეფცია ადექვატურად მოიცავდა იმას, რასაც ის ბუნებაში აკვირდებოდა და ხედავდა.

კვლევამ სამოციან წლებში მხარი დაუჭირა გლიასონის შეხედულებას, რომ სახეობათა დაჯგუფების სისტემები შეიძლება გავზარდოთ ინდივიდუალურ სახეობებზე ყურადღების გამახვილებით. თანამედროვე ეკოლოგები არ ეთანხმებიან ბუნებრივ დაჯგუფებების სუპერორგანიზმისეულ შეხედულებას, თუმცა აღიარებენ, რომ ფუნქციები, რომლებიც არ მიენერება ინდივიდუალურ სახეობებს, შეიძლება მომდინარეობდეს სახეობებს შორის ინტერაქციებიდან.

9.3 ჩარლზ ელტონმა აღწერა თანასაზოგადოებაში კვებითი ურთიერთობების საფუძველზე

კლემენტსი და გლიასონი დაინტერესებულნი იყვნენ თანასაზოგადოებების სახეობათა შემადგენლობით. 1920-იანი წლებისთვის ეკოლოგებმა დაიწყეს თანასაზოგადოებების ფარგლებში ფუნქციური სისტემების განხილვა. პირველი, მათ შორის იყო ინგლისელი ეკოლოგი ჩარლზ ელტონი. ოქსფორდში სტუდენტობის დროს, ელტონი თანახლდა ეკოლოგიურ ექსპედიციას ატლანტიკის ოკეანის დათვის კუნძულზე, სადაც ბოტანიკოს ვ.ს. სამერჰეიზთან თანამშრომლობით, იკვლევდა კვებით ურთიერთობებს მარტივი ტუნდრის თანასაზოგადოების მობინადრეებს შორის (ნახ. 9-1).

იმ დროისთვის ელტონი 26 წლის იყო, თუმცა მას უკვე შემუშავებული ჰქონდა თანასაზოგადოებების კონცეფცია. თავის წიგნში „ნიმალ ცოლოგ“ („ცხოველთა ეკოლოგია“, 1927), რომელიც მომავალში თანამედროვე ეკოლოგიის ორიენტირი გახდა, ის წერდა:

„საკვები გადამწყვეტია ცხოველთა საზოგადოებაში. თანასაზოგადოებების მთლიანი სტრუქტურა და საქმიანობა დამოკიდებულია საკვების მარაგზე... ცხოველები დამოკიდებული არიან მცენარეებზე ენერგიის მარაგის მისაღებად, რადგან მხოლოდ მცენარეებს შეუძლიათ მზის სინათლისა და ქიმიური ნივთიერებების გარდაქმნა ცხოველებისთვის საკვებად გამოსადეგ ფორმებად. ამრიგად, ბალახისმჭამელები ცხოველთა საზოგადოების ძირითადი კლასია ... ბალახ-ხისმჭამელები, როგორც წესი, ხორცის მჭამელთა მსხვერპლნი არიან, რომლებიც მზის ენერგიას მესამე ხელიდან იღებენ. ხოლო მათზე თავის მხრივ, შეიძლება სხვა მტაცებლები ნადირობდნენ და ასე შემდეგ, სანამ არ მივაღწევთ ცხოველს, რომელსაც მტერი არ ჰყავს და რომელიც კვების ციკლის დამასრულებელია. მართლაც, არსებობენ საკვებით დაკავშირებული ცხოველთა ჯაჭვები და ყოველი მათგანი საბოლოო ჯამში, დამოკიდებულია მცენარე-ებზე. ჩვენ ამ მოვლენას კვებით ჯაჭვებს ვუწოდებთ, ხოლო ყველა კვებით ჯაჭვს თანასაზოგადოებაში – „კვებითი ციკლებს“.

წლების განმავლობაში ტერმინი „კვებითი ციკლი“ ჩანაცვლებულია ტერმინით „კვებითი ჯაჭვი“. ტერმინი „კვებითი ჯაჭვი“ აღნიშნავს, რა კვებითი ჯაჭვის ერთ ნაწილს, დღესაც ხშირად იხმარება ეკოლოგიაში. ელტონის ძირითადი კონცეფცია ფაქტობრივად უცვლელი დარჩა. მან თავისი წიგნის მეხუთე თავს („ცხოველთა თანასაზოგადოებები“) დაურთო ჩინური ანდაზები:

„დიდი თევზები ჭამენ მცირე თევზებს, მცირე თევზები ჭამენ წყლის მწერებს, წყლის მწერები ჭამენ მცენარეებს და ლექს“.

„დიდ ფრინველს არ შეუძლია პატარა მარცვლის შეჭმა“.

„ერთ მთას არ შეუძლია შეიფაროს ორი ვეფხვი“.

პირველი ანდაზა არის ელტონის „კვებითი ჯაჭვი“. მეორე და მესამე ანდაზები ქვაკუთხედიან ელტონის მეორე ზოგად პრინციპში, რომელსაც **რიცხვების პირამიდა** ეწოდება. თუ კვებით ჯაჭვს ბოლომდე ავყვებით, დავაკვირდებით სხეულის ზომების მეტ-ნაკლებად რეგულარულ თანმიმდევრულობას, რადგან მტაცებელთა უმრავლესობა მოიხმარს თავისზე გარკვეულწილად მცირე ზომის მსხვერპლს. უფრო დიდ ცხოველებს სჭირდებათ პროგრესულად უფრო ვრცელი ადგილი საკვების საძიებლად, შესაბამისად, მათი რაოდენობაც მცირეა. ელტონმა აღნიშნა, რომ მუხის ხე იფარებს „უამრავი რაოდენობის ბალახისმჭამელ მწერს: მლილებს, ობობებსა და ხორცის მჭამელ მიწის ხოჭოებს, საკმაოდ ბევრ მწერის მჭამელ ფრინველს და ერთ-ორ ქორს. ამის მსგავსად, პატარა ტბორში უმარტივესთა რიცხვმა, შეიძლება, მილიონებს მიაღწიოს, Daphia-თა და Cyclop-თა ასობით ათასს მაშინ, როდესაც იქ გაცილებით ნაკლები რაოდენობის ხოჭოთა ლარვეებია და კიდევ უფრო ცოტა თევზი“.

ელტონი ამ რიცხვთა პირამიდას (დიდები პირამიდის წვეროში და მცირენი მის ფუძესთან) ხსნიდა შემდეგნაირად:

„მცირე ზომის ბალახისმჭამელ ცხოველებს, რომლებიც თანასაზოგადოებებში საკვანძო ინდუს-ტრიას შეადგენენ, შეუძლიათ ძალიან სწრაფად მოიმატონ რაოდენობაში (თავიანთი მცირე ზომის გამო) და აქედან გამომდინარე, შექმნან მსხვილი რიცხვთა კიდევები, რომელთა ზევით ან ქვევითაც საჭირო იქნებოდა მათი პოპულაციების შენარჩუნება მტრების არ არსებობის პირობებში. ეს კიდევები ხელს უწყობენ რიგ ხორცის მჭამელებს, რომლებიც ზომაში მეტი და რაოდენობით ნაკლები არიან. თავის მხრივ, ეს ხორცის მჭამელები ქმნიან უფრო მცირე ზომის რიცხვთა საზღვრებს თავიანთი დიდი ზომის გამო, რომელიც მათ გამრავლებას ანელებს“.

1930-იან წლებში თანასაზოგადოების, როგორც ურთიერთმოქმედი სახეობების დაჯგუფებათა იდეა,

სულ უფრო და უფრო მეტ ყურადღებას ამახვილებდა ეკოლოგიურ აზროვნებაზე, თუმცა ჯერ არ იყო უნივერსალურად აღიარებული.

9.4 ა.ჯ. ლოტკამ მხარი დაუჭირა ეკოსისტემის თერმოდინამიკულ ხედვას

წინააღმდეგობა თანასაზოგადოებათა სუპერორგანიზმთან ანალოგიის შესახებ ა.ჯ. ლოტკასთვის შეუმჩნეველი იყო. ის განათლებით ქიმიკოსი იყო, რომლის განსხვავებული შეხედულებები ბიოლოგიური სისტემების შესახებ დღესაც გავლენას ახდენს ჩვენზე მისი წიგნის „The Elements of Physical Biology” სახით, რომელიც გამოიცა 1925 წელს. ლოტკა იყო პირველი, ვინც პოპულაციები და თანასაზოგადოებები განიხილა, როგორც თერმოდინამიკული სისტემები. იგი თვლიდა, რომ თითოეული სისტემა, შეიძლება, წარმოდგენილი იყოს განტოლებების სახით, რომლებიც განსაზღვრავენ მასის ტრანსფორმაციებს მის კომპონენტებს შორის. ამგვარი ტრანსფორმაციები მოიცავენ ნახშირორჟანგის ასიმილაციას ორგანული ნახშირბადის ნაერთებად მწვანე მცენარეებში და ასევე მცენარეების მოხმარებას ბალახისმჭამელების მიერ და ცხოველების მოხმარებას ხორცის მჭამელების მიერ.

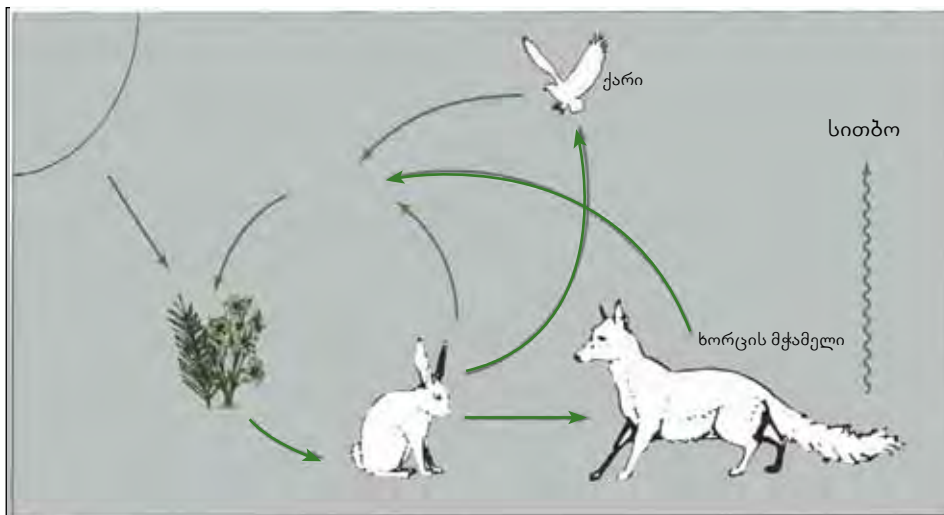
ლოტკას სჯეროდა, რომ სისტემის ზომა და ტრანსფორმაციათა სიჩქარე მის ფარგლებში განისაზღვრებოდა გარკვეული თერმოდინამიკული პრინციპების საშუალებით. როგორც მძიმე და სწრაფ მანქანებს ესაჭიროებათ მეტი საწვავი მუშაობისთვის, ხოლო ეფექტურ მანქანებს უფრო ნაკლები საწვავი ესაჭიროებათ, ვიდრე არაეფექტურებს, ეკოსისტემათა ენერგიის ტრანსფორმაციებიც ზომის (მთლიანი მასები, რომლებიც შეადგენენ ორგანიზმს), პროდუქტიულობის (ტრანსფორმაციათა სიჩქარე) და უუნარობის პირდაპირ პროპორციულად იზრდება.

ლოტკა ეკოსისტემებს მიიჩნევდა მსოფლიო მანქანის ნაწილებად, რომლებიც პასუხისმგებელი იყვნენ დედამიწის ზედაპირზე მოღწეული მზის სინათლის ტრანსფორმირებისთვის. ყველა სახის ენერგია არ აღწევს ბიოლოგიურ გზებს. მათი დიდი ნაწილი ახორციელებს ქარების და ოკეანეთა დინებების ცირკულაციას და ასევე, წყლის აორთქლებას. მაგრამ ის წილი, რომლის ასიმილირებასაც ახერხებენ მცენარეები და წყალმცენარეები, ფოტოსინთეზის გზით, ამოძრავებს მსოფლიო მანქანის (რომელსაც ლოტკა „სიცოცხლის წისქვილის ბორბალს“ უწოდებდა) ნაწილს (ნახ. 9-2).

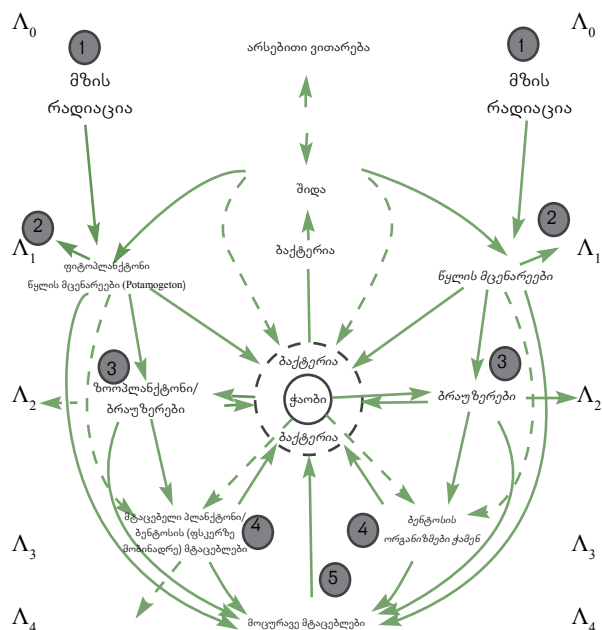
როდესაც ლოტკამ ეს წილი გამოაქვეყნა, მრავალ ეკოლოგს აწუხებდა სახეობათა დაჯგუფებების პრობლემა და გამოტოვებს ბუნებრივ სამყაროში თერმოდინამიკული მახასიათებლების როლი და მნიშვნელობა (Kingsland 1985). ტენსლი არასდროს მიმართავდა „Elements of Physical Biology”-ს, მიუხედავად იმისა, რომ ლოტკამ წარმოადგინა მექანიკური ანალოგია ეკოსისტემათა ამ კონცეფციისთვის.

9.5 რაიმონდ ლინდემანმა განავითარა ეკოსისტემის ტროფულ-დინამიკური კონცეფცია

ლოტკას ეკოსისტემათა კონცეფციამ მრავალი ეკოლოგის ყურადღება მიიპყრო რაიმონდ ლინდემანის მიერ 1942 წელს გამოქვეყნებული ნაშრომის საშუალებით. ეს იყო წყლის ახალგაზრდა ეკოლოგი მინესოტას უნივერსიტეტიდან. სრული ისტორია, რომელიც ამ ნაშრომის უკან დგას, აღწერა რობერტ კუკმა (1977): ჟურნალმა „Ecology” თავდაპირველად უარყო ეს ნაშრომი რეცენზენტების რჩევით, რომლებსაც იგი ზედმეტად რიტორიკულად მიაჩნდათ, მაგრამ ეკოლოგ გ.ე. ჰათჩინსონის ძლიერმა



ნახ. 9-2. ლოტკას შეხედულება სიცოცხლის წისქვილის ბორბლის შესახებ. (After Lotka 1925.)



ნახ. 9-3 ზომიერი ზონის ტბაში განზოგადებული „კვებითი ციკლის“ ურთიერთობების ლინდემანისეული დიაგრამა. ენერგია სისტემაში აღწევს (1) ფოტოსინთეზის გზით ისეთი ორგანიზმების საშუალებით, როგორცაა (2) ფოტოპლანქტონი და წყლის მცენარეები. მათ მოიხმარენ (3) ზოოპლანქტონი და ბრაუზერები, რომლებსაც (4) მტაცებელი პლანქტონი და ბენტოსის ორგანიზმები ჭამენ. მათ კი თავის მხრივ (5) მოცულობით მტაცებლები მოიხმარენ. ორგანიზმები ნებისმიერ საკვებ დონეზე კვებიან და ხდებიან ტბის ჭაობიანი ნაწილის ნაწილები, სადაც ბაქტერიითაა საქმიანობა ტბაში კვლავ უკან უშვებს საკვებ ნივთიერებებს (After Lindeman 1942).

მხარდაჭერამ საბოლოოდ უზრუნველყო მისი გამოქვეყნება. ლინდემანის მოსაზრებამ ეკოლოგიის შესახებ, რომელიც ეფუძნებოდა თერმოდინამიკულ პრინციპს, ჰათინსონზე დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა. ჰათინსონი ეთანხმებოდა ტენსლის ცნებას ეკოსისტემის, როგორც ეკოლოგიის ფუნდამენტური ერთეულის შესახებ და ასევე, ელტონის კონცეფციას კვებითი ჯაჭვის თაობაზე. იგი მათ მიიჩნევდა ეკოსისტემის სტრუქტურის ყველაზე სასარგებლო გამოსახულებად (ნახ. 9-3).

ლინდემანის კვებითი ჯაჭვი შედგებოდა რგოლებისგან – პირველადი მწარმოებლებისგან (მაფოტოსინთეზირებელი ორგანიზმები), ბალახის-მჭამელებისგან, ხორცის მჭამელებისგან – რომლებსაც ტროფიკული დონეები ეწოდებათ. მაგრამ ნაცვლად ტროფიკულ პირამიდაში რიცხვითა რეგულარულობის ძიებისა, როგორც ელტონის ჰქონდა გაკეთებული, მან წარმოიდგინა ენერგიის ტრანსფორმაციის პირამიდა. მისი აზრით, ყველა ზედა ტროფიკულ დონეს ნაკლები ენერგია მიეწოდებოდა შესრულებული სამუშაოს და ქვემოთ არსებული ტროფიკულ დონეებში ბიოლოგიური ენერგიის ტრანსფორმაციათა არაეფექტურობის გამო. ამრიგად, სინათლის ენერგიისგან, რომელიც აღწევს ტბაში (Λ_0), მცენა-

რები იყენებენ მხოლოდ ნაწილს (Λ_1) – სისტემის პირველადი პროდუქცია. ბალახისმჭამელები ახდენენ ნაკლები ენერგიის ასიმილირებას (Λ_2), ვიდრე მცენარეები, რადგან მცენარეები იყენებენ საკუთარ პროდუქციას თავის გადასარჩენად, სანამ ბალახისმჭამელები შეჭამდნენ. ტროფიკული დონის წარმოების პროპორცია მის ქვემოთ არსებული ტროფიკული დონის წარმოებასთან (მაგ. Λ_2/Λ_1) არის კვებითი ჯაჭვში ამ რგოლის ეფექტურობა.

1950-იანი წლებისთვის ეკოსისტემათა კონცენ-ფციამ მთლიანად შეავსო ეკოლოგიური აზროვნება და შექმნა საფუძველი ახალი განშტოებისთვის ეკოლოგიაში. მიჩიგანის უნივერსი-ტეტის ეკოლოგმა ფრანცის ქ. ევანსმა (1956) შეაჯამა ამ კონცეფციის არსებითი ნიშნები მოკლე ნარკვევში:

„თავის ფუნდამენტურ ასპექტში ეკოსისტემა მოიცავს ენერგიისა და ნივთიერებების ცირკულაციას, ტრანსფორმაციასა და აკუმულაციას ცოცხალი არსებებისა და მათი საქმიანობის საშუალებით. ფოტოსინთეზი, ხრწნა, ბალახისმჭამელობა, მტაცებლობა, პარაზიტიზმი და სხვა მეტაბოლური საქმიანობანი უმთავრეს ბიოლოგიურ პროცესებს შორის არიან, რომლებიც პასუხს აგებენ ენერგიისა და ნივთიერებების ტრანსპორტირებისა და შეგროვებისთვის. ამ საქმიანობაში მონაწილე ორგანიზმთა ინტერაქციები კი გავრცელების გზებს წარმოადგენენ.... ეკოლოგი, მაშასადამე, უპირველესად დაინტერესებულია იმ ენერგიისა და მასალების ოდენობით, რომლებიც მოძრაობენ მოცემულ ეკოსისტემაში და იმ სიჩქარით, რომლითაც ისინი ამას ახორციელებენ“.

ამრიგად, მასალებისა და მასთან ასოცირებული ენერგიის დინებათა ციკლირება ეკოსისტემაში მისი სტრუქტურისა და ფუნქციის საფუძველია. ენერგიის დინებები და ელემენტთა მასები, როგორცაა ნახშირბადი, იძლევა ეკოსისტემაში ცხოველების, მცენარეების, მიკრობების და აბიოტური ენერგიის წყაროებისა და ელემენტების შედარების საშუალებას. სახეობათა ტაქსონომიური ჩამონათვალი და პოპულაციებში ინდივიდთა რიცხვი ეკოსისტემათა ამ ახალ თერმოდინამიკულ კონცეფციაში ადგილს უთმობს ენერგიის ასიმილაციისა და ენერგეტიკულ ეფექტურობათა გამომანგარიშებებს.

9.6 ა.ჯ. ლოტკა ალწერა ეკოსისტემის ფუნქციური რეგულაცია კომპონენტურ-ნომინალური ეკოლოგიური ურთიერთობის საფუძველზე

თავის ნაშრომში ევანსმა აღწერა ეკოსისტემის ფუნქციისა და მისი რეგულირების კონცეფცია. თითოეული პოპულაცია ინდივიდუალური მანქანა იყო და მის მიერ შესრულებული სამუშაო ემატებოდა სხვების მიერ შესრულებულ სამუშაოს, რაც მთლიანად

ეკოსისტემის მიერ შესრულებულ სამუშაოს შეადგენდა. ევანსის შეხედულებით (ეს შეხედულება დომინირებადი იყო 1950-იან წლებში) თითოეული პოპულაციის მიერ ენერგიის ტრანსფორმაცია დამოკიდებული იყო გარემო ფაქტორებზე, რომლებიც პირდაპირ გავლენას ახდენდნენ პოპულაციებში ინდივიდთა საქმიანობაზე.

ეკოსისტემებს კიდევ ახასიათებთ მარეგულირებელი მექანიზმების მრავალფეროვნება, რომლებიც დამოკიდებულია არსებული ორგანიზმების რაოდენობასა და ურთიერთქმედებაზე. ორგანიზმთა რაოდენობის შეზღუდვით და ფიზიოლოგიასა და ქცევაზე გავლენის მოხდენით შესაძლებელი ხდება ნივთიერებებისა და ენერგიის ოდენობის და მოძრაობის კონტროლი. ზრდისა და გამრავლების პროცესები, სიკვდილიანობის (როგორც ფიზიკური, ისე ბიოლოგიური) ფაქტორები, ეკოსისტემებში ცხოველთა შესვლისა და გამოსვლის სისტემები და ადაპტირებადი მნიშვნელობის ჩვევები ყველაზე მნიშვნელოვან რეგულირებად მექანიზმებს წარმოადგენს.

ლოტკამ (1925) განავითარა ამგვარი ურთიერთობების მათემატიკური მოდელი. მისი მოდელი შედგებოდა განტოლებათა წყებისგან, რომელთაგან თითოეული თანასაზოგადოებაში შემავალი პოპულაციებს აღნიშნავდა. თითოეული განტოლება აღწერდა პოპულაციაში ინდივიდთა რაოდენობის ცვლილების სიჩქარეს ან ამ ინდივიდის ენერგიისა და ბიომასის ექვივალენტებს გარემოს ფიზიკური და ბიოლოგიური ფაქტორების საფუძველზე. ლოტკას მოდელის გასაგებად, წარმოიდგინეთ სამი პოპულაციის ან „კომპონენტის“ (როგორც ამას ლოტკა უწოდებს) მქონე სისტემა, რომელიც აღნიშნულია X_1 , X_2 და X_3 — ით. ახლა წარმოიდგინეთ, რომ არსებობს ფიზიკური გარემოს სამი ფაქტორი, აღნიშნული P_1 , P_2 და P_3 — ით, რომლებიც გავლენას ახდენენ ამ პოპულაციებზე ანუ ამ ფაქტორებს შეუძლია, გამოიწვიოს პოპულაციებში ინდივიდთა რიცხვის კლება ან მატება. ლოტკა მიიჩნევდა, რომ ნებისმიერ სამ პოპულაციაში ზომაში ცვლილების (კლება ან მატება) სიჩქარე დამოკიდებულია ინტერაქციებზე სამივე პოპულაციასა და სამივე ფაქტორს შორის. ამრიგად, სიჩქარე, რომლითაც ერთ-ერთი პოპულაცია, ვთქვათ X_1 იზრდება ან კლებულობს, დამოკიდებულია X_1 პოპულაციის ინდივიდთა X_2 და X_3 პოპულაციების ინდივიდებთან და P_1 , P_2 და P_3 გარემო ფაქტორებთან ინტერაქციებზე. თუ X_1 პოპულაციის ცვლილების სიჩქარეს აღვნიშნავთ dX_1/dt -ით, X_1 — ის ცვლილების სიჩქარის ზოგადი განტოლება მიიღებს შემდეგ სახეს:

$$\frac{dX_1}{dt} = F_1(X_1, X_2, X_3; P_1, P_2, P_3)$$

განტოლება გვეუბნება, რომ X_1 — ის ცვლილების სიჩქარე დროსთან (t) მიმართებაში უტოლდება F_1 — ით აღნიშნულ რაღაც ექვს პარამეტრიან (X_1 , X_2 , X_3 ,

P_1 , P_2 , P_3) ფუნქციას. ამ სახის განტოლება, რომელიც გვიჩვენებს ერთი კომპონენტის ცვლილების სიჩქარეს როგორც მეორის ფუნქციას, დიფერენციალური განტოლება ეწოდება. ლოტკას არ ჰქონდა ზუსტად გათვალისწინებული, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ პოპულაციები და ფიზიკური ფაქტორები — ანუ მან არ იცოდა F_1 — ის ზუსტი ფორმა. ჩვენ კომპონენტების შესაძლო ფუნქციებს განვიხილავთ მომდევნო თავებში.

ლოტკას მოდელის მიხედვით, X_2 — ისა და X_3 — სთვისაც მსგავსი ფუნქციები იქნებოდა. ესენია:

$$\frac{dX_2}{dt} = F_2(X_1, X_2, X_3; P_1, P_2, P_3)$$

$$\frac{dX_3}{dt} = F_3(X_1, X_2, X_3; P_1, P_2, P_3)$$

ამრიგად, სრული სამპოპულაციანი მოდელი მოიცავდა სამივე განტოლებას (dX_1/dt , dX_2/dt და dX_3/dt). სისტემა შეიძლება შევაჯამოთ და განვაზოგადოთ შემდეგი განტოლების საშუალებით:

$$\frac{dX_i}{dt} = F_i(X_1, X_2, \dots, X_n; P_1, P_2, \dots, P_n)$$

სადაც $i = 1, \dots, n$. როდესაც X — ები ენერგიის ერთეულებითაა გამოსახული X_i — ების ჯამი არის სისტემის მთლიანი ენერგიის რაოდენობა მოცემულ დროს და dX/dt სიდიდეები სისტემის სტრუქტურაში ცვლილების მთლიანი სიჩქარეა. ენერგიის ტრანსფორმაციის მართავენ ფუნქციის ინდივიდუალური წევრები, რომლებიც მოიცავენ X — ის მოგებისა და დანაკარგის ყველა იკრემენტს.

რაიმონდ ლინდემანის სიმბოლიზმში A_n არის ტროფიკულ n დონის მთლიანი ენერგიის შემადგენლობა. ხოლო ცვლილების სიჩქარე A_n — ში (dA_n/dt) არის ტროფიკული დონიდან მოგებათა (A_n) და დანაკარგების (A'_n) ჯამი. ამრიგად:

$$dA_n/dt = A_n + A'_n$$

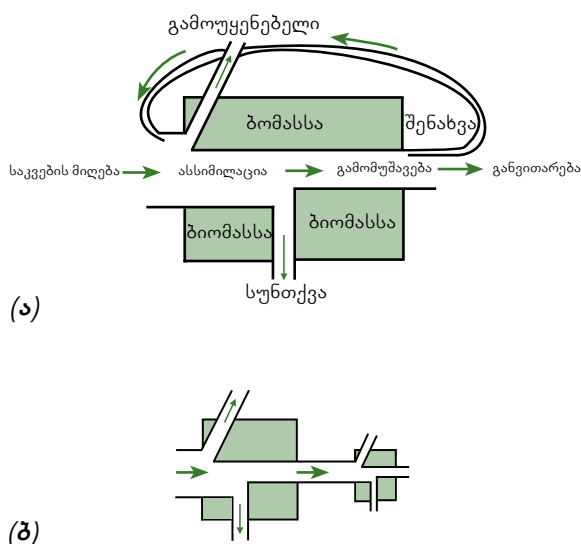
აქ (A_n , A'_n) ფუნქციის ფორმა ცნობილია. ეს ნიშნავს, რომ ორი კომპონენტი მიემატება ერთმანეთს ($A_n + A'_n$). კომპონენტი A_n წამოადგენს სიჩქარეს, რომლითაც ენერგია შედის n ტროფიკულ დონეში წინამორბედი $n - 1$ დონიდან. A_n დადებითია. კომპონენტი A'_n წარმოადგენს სიჩქარეს, რომლითაც ენერგია ტოვებს n ტროფიკულ დონეს და ამრიგად, ის უარყოფითია. სიდიდე A_n ძალიან საინტერესოა ეკოლოგიური თვალსაზრისით, რადგან ის ასახავს n ტროფიკული დონის პროდუქტიულობას.

ლოტკას განტოლების თანახმად, ეკოსისტემის კვებით ჯაჭვში ერთეული რგოლის დინამიკა, მაგალითად i და j კომპონენტებს (სახეობა, ფიზიკური ფაქტორები) შორის, განისაზღვრება F_i და F_j -ს საშუალებით. მთლიანი სისტემის დინამიკის სისტემებს მართავს ინდივიდუალური F_i ფუნქციის ყველა ელემენტი. მთელი უდრის ნაწილთა ჯამს.

9.7 უზენა ოდუმის გაავრცელება ეკოსისტემის დინამიკის კვლევა

ეკოსისტემის ცხადი კონცეპტუალური ჩარჩოს საშუალებით და მისი სტრუქტურის აღსაწერად საჭირო ენერგიის მიმოქცევით, ეკოლოგებმა დაიწყეს ეკოსისტემებში ენერგიის დინებათა და საკვები ნივთიერებების ციკლირების გაზომვა. ამ მიდგომის ერთ-ერთი ყველაზე ძლიერი მომხრე იყო ეუგენ პ. ოდუმი ჯორჯიის უნივერსიტეტიდან, რომლის პირველად 1953 წელს გამოქვეყნებულმა ნაშრომმა „Fundamentals of Ecology”, გავლენა მოახდინა ეკოლოგთა მთლიან თაობაზე.

ოდუმმა გამოსახა ეკოსისტემები ენერგიის უბრალო დინების სახით (ნახ. 9-4). ნებისმიერი ერთი ტროფიკული დონისთვის ამგვარი დიაგრამა შედგება კვადრატისგან, რომელიც წარმოადგენს ბიომასას (ან ენერგიის ექვივალენტს) მოცემულ დროში და გზები ამ კვადრატისკენ წარმოადგენს ენერგიის დინებას. ენერგიის დინება ერთ ტროფიკულ დონეში ნაჩვენებია ნახ. 9-4-ში, სადაც შეფერილი კვადრატის ზომა



ნახ. 9-4 ე.პ. ოდუმის ეკოლოგიური ენერგიის დინების „უნივერსალური“ მოდელი. (ა) ენერგიის დინება ერთ ტროფიკულ დონეში. (ბ) კავშირი ორ ტროფიკულ დონეს შორის საკვებ ჯაჭვში. ტროფიკულ დონეში (რომელიც გამოსახულია დიდი კვადრატის სახით მარცხნივ) შესული ენერგიის ერთი ნაწილი, იკარგება ან გამოიყენება რესპირაციისთვის და ამრიგად, ხელმოუწვდომელია მომდევნო ტროფიკული დონისათვის, რომელიც გამოსახულია შედარებით მცირე კვადრატით მარჯვნივ. თითოეული კვადრატის ზომა წარმოადგენს მთლიან ბიომასას ამ ტროფიკულ დონეზე. დიაგრამებით გამოისახება ინტერაქციები ინდივიდ ორგანიზმებს შორის ისევე, როგორც ინტერაქციები ტროფიკულ დონეებს შორის და ამ შემთხვევაშიც თითოეული ინდივიდი შეიძლება აღინიშნოს ცალკე კვადრატით (After Odum 1968).

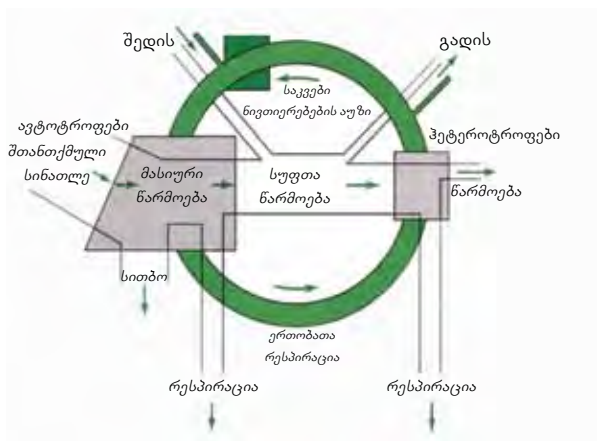
ტროფიკულ დონეზე ბიომასის მთლიანი ოდენობის პროპორციულია. ენერგია შედის ტროფიკულ დონეში, როდესაც ორგანიზმი ამ დონეზე მიიღებს საკვებს. მიღებული ენერგიის ნაწილი უბრალოდ არ გამოიყენება და იკარგება ტროფიკული დონიდან, დანარჩენი ასიმილირდება. ასიმილირებული ენერგიის ნაწილი საჭიროა რესპირაციისთვის ან ინახება ცხიმის სახით. დანარჩენი გამოიყენება ზრდისთვის ან გამოიყოფა. ენერგიის ან ბიომასის ოდენობას, რომელიც ხელმისაწვდომია შემდგომი ტროფიკული დონისთვის, ეწოდება პროდუქცია. ოდუმის დიაგრამამ შეიძლება წარმოგვიდგინოს მთლიანი ტროფიკული დონის ან ამ დონეში არსებული ერთეული ინდივიდის ენერგიის დინამიკა. დიაგრამა აჯამებს ერთი გარკვეული ინდივიდის ან ყველა ინდივიდის შენატანსა და გაცემულს მოცემულ ტროფიკულ დონეზე.

კვებითი ჯაჭვის ფარგლებში არსებობს მთელი რიგი ტროფიკული დონეებისა, რომლებიც ერთმანეთთან საკვები ურთიერთობებით არიან დაკავშირებულნი. ოდუმმა ეს გვიჩვენა თავის დიაგრამულ მოდელში კვადრატების დაკავშირებით (ნახ. 9-4ბ). ვინაიდან ენერგია იკარგება ყოველი ტროფიკული დონიდან, ყოველი მომდევნო კვადრატი გამოსახულია სულ უფრო და უფრო პატარა ზომებში, რადგანაც ისინი მთლიანობაში ნაკლებ ბიომასას შეიცავენ. მაგალითად, მტაცებლების გამომსახველი კვადრატი საკვებ ჯაჭვში უფრო მცირე ზომის იქნება, ვიდრე მსხვერპლის გამომსახველი, რომლებიც ტროფიკულ დონეზე მტაცებლების ქვემოთ დგანან.

ენერგიის დინების დიაგრამები გადამუშავდა და ახლა მოიცავს მინერალური ელემენტების ციკლირებასაც (ნახ. 9-5). ენერგია სისტემაში ერთი მიმართულებით მიედინება. შთანთქმული სინათლე იკარგება სითბოს სახით ან ტრანსფორმირდება ქიმიურ ენერგიად ფოტოსინთეზის პროცესის (მასობრივი პირველადი პროდუქცია) საშუალებით, რომელსაც აუტოტროფული ორგანიზმები ახორციელებენ. აუტოტროფები ენერგიის ნაწილს რესპირაციისთვის იყენებენ, მაგრამ დარჩენილი ნაწილის უმეტესობა მიდის ზრდაში და ამრიგად, ხელმისაწვდომია ჰეტეროტროფებისთვის მომდევნო ტროფიკულ დონეზე (სუფთა პირველადი პროდუქცია). იმ ენერგიისგან განსხვავებით, რომელიც მოდის მზის სინათლისგან და ტოვებს ეკოსისტემას სითბოს სახით, საკვები ნივთიერებების ენერგია, როგორც წესი, რეგენერირდება და ნარჩუნდება სისტემაში, როგორც ეს ნაჩვენებია ნახ. 9-5-ზე შეფერილი რგოლის სახით. საკვები ნივთიერებების შენატანისა და გაცემის წერტილები არსებობენ და ხშირად ერთიანდებათ ეკოსისტემის ერთ გარკვეულ კომპონენტში, თუმცა საკვები ნივთიერებების ფიზიკური ტრანსფერი დომინანტური დინამიკაა სისტემის სხვადასხვა ტროფიკულ დონეებს შორის.

ეკოსისტემათა კვლევის განვითარებაში ელემენტთა ციკლირება თავისი მნიშვნელობით თითქმის

ენერგიის დინების გვერდით დგას და მის თანახმად მიიჩნევა. მისი გამოკვეთილობის მიზეზი არის ის, რომ ელემენტთა ოდენობამ და მათმა მოძრაობამ ეკოსისტემის კომპონენტებში შეიძლება მოგვანოდოს ენერგიის დინების მაჩვენებელი, რომლის პირდაპირ გაზომვაც ძნელია. კერძოდ, ნახშირბადს მჭიდრო ურთიერთობა აქვს ენერგიის შემცველობასთან ფოტოსინთეზის დროს მისი დიდი რაოდენობით ასიმილაციის გამო. კიდევ ერთი მიზეზი საკვები ნივთიერებების ციკლირების მნიშვნელობისა და გამოკვეთილობისა ის არის, რომ გარკვეული საკვები ნივთიერებების შემცველობის დონე არეგულირებს პირველად პროდუქციას. უდაბნოთა უმრავლესობაში მცენარეთა ზრდა ხელმისაწვდომი წყლის ოდენობას უფრო ასახავს, ვიდრე მზის სინათლისა და ნიადაგში მინერალების ოდენობას. ამის საპირისპიროდ, ლია ოკეანეები „უდანოებია“ მათში საკვები ნივთიერებების იშვიათობის თვალსაზრისით. იმის გაგება, თუ როგორ ციკლირებენ ელემენტები ეკოსისტემათა კომპონენტებს შორის, მნიშვნელოვანია ეკოსისტემის სტრუქტურისა და ფუნქციის რეგულირებისთვის.



ნახ. 9-5 ე.პ. ოდუმის ეკოსისტემის დიაგრამა, რომელიც გვიჩვენებს ენერგიის ერთმიმართულებიან დინებასა და ნივთიერებების ბრუნვას. მასობრივი პირველადი წარმოება არის მთლიანი ოდენობა სისტემის მიერ შთანთქმული ენერგიისა. სისტემაში იმპორტი და ექსპორტი მოიცავს ორგანიზმებს, რომლებიც შედიან ან გამოდიან სისტემიდან ან ნარჩენებს, რომლებიც შემოდიან ან გადიან სისტემიდან წყლის ან ქარების საშუალებით. (After Odum 1960.)

9.8 წყალგამყოფის კვლევებმა ხაზი გაუსვა ელემენტებისა და ენერგიის დინებას ეკოსისტემაში და მათ შორის

1960-იანი წლებისთვის, თანამედროვე ეკოსისტემათა ეკოლოგიის ცნებები უკვე კარგად ჩამოყალიბებული და დადგენილი იყო. ცნობილი იყო, რომ ენერგია მიედინება ტროფიკული ინტერაქციების და საკვები ნივთიერებებისა და ელემენტების ბიოქიმიური ტრანსფორმაციის საშუალებით. ცხადი იყო, რომ ეკოსისტემათა სტრუქტურისა და ფუნქციის გაგება, დამოკიდებულია ეკოსისტემის ფარგლებში დეტალების ტრანსფორმაციისა და მასში ენერგიისა და ნივთიერებათა დინების შესახებ ცოდნაზე იმის მიუხედავად, მიიჩნევა თუ არა ეკოსისტემა როგორც უბრალო ნაწილების ჯამით შემდგარ ორგანიზმად. მეტიც, ეკოსისტემათა ეკოლოგიის კვლევის ექსპერიმენტული მიდგომები მხოლოდ მათი ახალშობილობის დროს ხორციელდებოდა (Likens and Bormann 1985, Likens 1992).

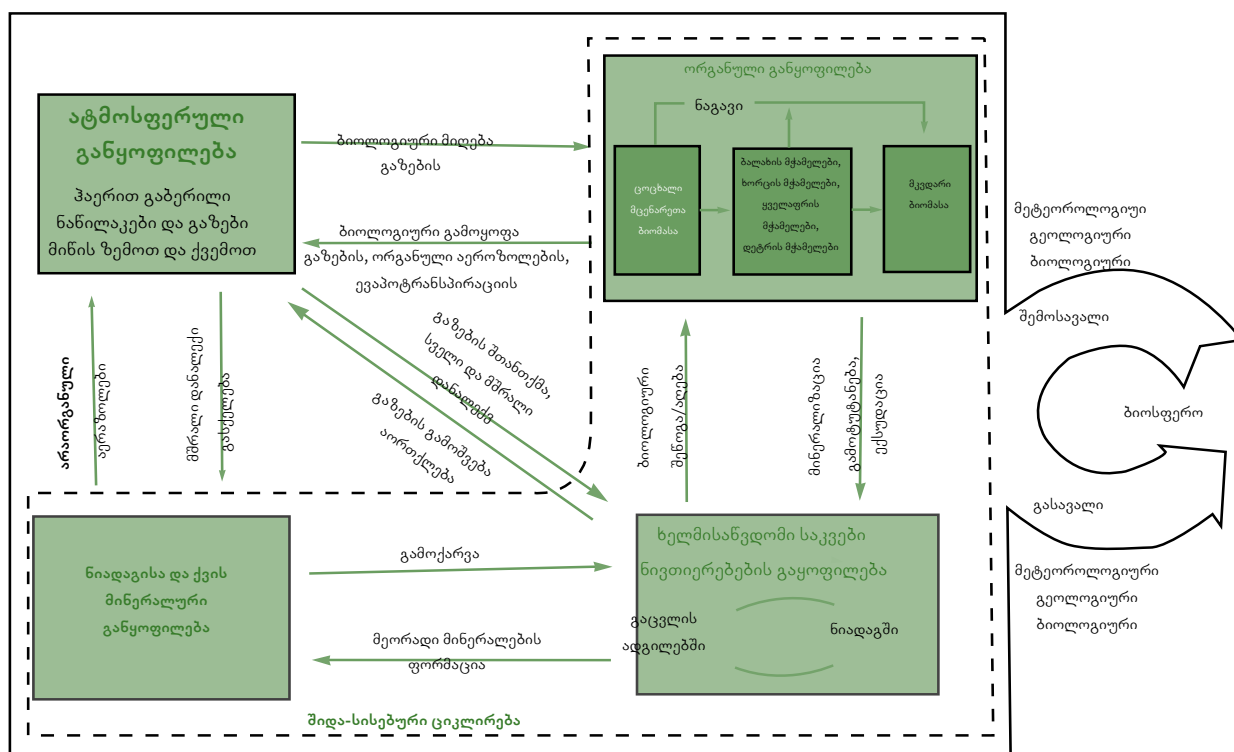
1960-იანი წლების ბოლოსთვის განხორციელდა მდინარეების აუზებში ჰიდროლოგიის, საკვები ნივთიერებების ციკლირების და ნივთიერებებისა და ენერგიის დინების დეტალური შესწავლა. ტბის, მდინარის აუზი არის ის ტერიტორია, რომელიც გარს ერტყმის დინებას ან ტბას და რომლიდანაც წყალი პირდაპირ ან დრენაჟის სახით ჩაედინება დინებაში ან ტბაში. მდინარეების აუზების ყველაზე ინტენსიური კვლევები დაიწყო ჰაბარდის ნაკადულის აუზიდან ნიუ ჰემფშირში (Likens 1985), უოლკერის განშტოების აუზიდან ალმოსავლეთ ტენესიში (Johnson and VanHook 1989) და კოვეეტას აუზიდან ალმოსავლეთ კაროლინაში (Swank and Crossley 1988). (კოვეეტას კვლევის არეალი რეალურად 1931 წელს დადგინდა, მაგრამ ეკოსისტემათა ინტენსიური კვლევები 1968 წლიდან დაიწყო.) ამ კვლევებს, რომლებიც დღემდე გრძელდება, აქვთ საკუთარი ძირითადი **მასის ბალანსის** კონცეფცია, რაც ნივთიერებების ფართომასშტაბიანი მოძრაობით გამოიხატება. მდინარის ინდივიდუალური აუზი აღიქმება ცალკე ეკოსისტემად, რომელსაც განსაზღვრული საზღვრები და ასევე, როგორც ბიოტური, ისე აბიოტური კომპონენტები აქვს, რომელთა შორისაც საკვები ნივთიერებები ციკლირებენ (ნახ. 9-6). შენატანები და გამონატანები წარმოადგენს მდინარის აუზის ეკოსისტემის კავშირს დანარჩენ ბიოსფეროსთან. ნივთიერებები ტრანსპორტირდებიან ეკოსისტემაში და მის გარეთ მეტეოროლოგიური, გეოლოგიური პროცესების ან ორგანიზმთა მოძრაობის საშუალებით. მდინარის აუზის ჰიდროლოგიური თვისებები, როგორიცაა ნალექიანობა, ზედაპირული და მიწისქვეშა დინება, ახდენენ ეკოსისტემაში ნივთიერებების ციკლირების და მათში და მათგან ნივთიერებათა დინების ინტეგრაციას. ამგვარი კვლევების უმთავრესი მიზანია ეკოსისტემის სხვადასხვა კომპონენტებში გარკვეული საკვები

ნივთიერებების მასის განსაზღვრა ამ მასალების შენატანებისა და გამონატანების გათვალისწინებით და მდინარის აუზში ექსპერიმენტულ ცვლილებებზე საბასუხოდ. ცვლილებები ბიოსფეროს სხვა ნაწილებში გავლენას ახდენენ იმაზე, თუ რა შედის მდინარის აუზებში. მაგალითად, სხვაგან არსებულმა დაბინძურებამ, შეიძლება, შეაღწიოს მდინარის აუზში ნალექების საშუალებით. გამონატანები მდინარის აუზიდან წარმოადგენს შენატანებს სხვა ეკოსისტემებში და ამრიგად, გავლენას ახდენენ მათ ფუნქციაზე. მდინარის აუზების შენატანების და გამონატანების გრძელვადიანმა მონიტორინგმა მოგვანოდა არსებითი ინფორმაცია იმის შესახებ, თუ როგორ გამოისახება გლობალური გარემო ცვლილება კონკრეტულ ეკოსისტემაში.

1960-70-იან წლებში გამოქვეყნდა ნაშრომები მდინარეების აუზების კვლევის შესახებ, სადაც დეტალურადაა აღწერილი ენერგიისა და ნივთიერების დინებები მრავალ სხვადასხვა ეკოსისტემაში. 1980-იანი წლებისთვის ხელმისაწვდომი ხდება დიდი რაოდენობის ლიტერატურა, სადაც აღწერილია მსოფლიოს ყველაზე გამოჩენილი ეკოსისტემების ფუნქციონალური დეტალები (Strayer 1991). დაიწყო სერიოზული მცდელობები 1970-80-იან

წლებში აურაცხელი ოდენობის ინფორმაციის სინქრონიზაციისა და განზოგადებისთვის. მათ შორის იმ შრომებში, რომლებიც იკვლევდა ბაქტერიულ წარმოებას და მტკნარი წყლისა და საზღვაო ეკოსისტემების სხვა ფუნქციურ ატრიბუტებს (Nixon 1980, Cole et al. 1988), პირველად წარმოებას/ პროდუქტიულობას (Lieth 1975), ბალახისმჭამელობის როლს პროდუქტიულობაში (McNaughton, et al. 1989), ტყის პროდუქტიულობას (O'Neill and DeAngelis 1981; DeAngelis et al. 1981) და საკვები ნივთიერებების ციკლირების გლობალურ სისტემას (Post et al. 1982, 1985).

1990 წელს გამოჩენილი ეკოლოგები შეიკრიბნენ ეკოსისტემათა კვლევის ინსტიტუტში მილბრუკში, ნიუ-იორკში, რათა განეხილათ ის წინსვლა, რომელიც შეინიშნებოდა ეკოსისტემათა შედარებით ანალიზში, წარმოდგინათ კეის-სთადები (სასწავლო მაგალითი, ერთი კონკრეტული საკითხის შესწავლა) თანამედროვე მიდგომის გამოყენებით და განევიტარებინათ ახალი შედარებითი თეორია (Cole et al. 1991). იმ ინდივიდუალური ეკოსისტემების (კერძოდ ისეთების, როგორიცაა არქტიკული ტუნდრა) დეტალური ანალიზი, რომლებიც უნიკალურია ან მიიჩნევა ზედმეტად



ნახ. 9-6 მდინარის აუზის საკვები ნივთიერებების ციკლირების მოდელი ჰაბარდის ნაკადულის კვლევებზე დაყრდნობით. მოდელი გამოსახავს ეკოსისტემათა შენატანებისა და გამონატანების სხვადასხვა საზღვრებს. ამგვარი ეკოსისტემები დაკავშირებულია სხვა ეკოსისტემებთან მათი საზღვრების გასწვრივ დინებების საშუალებით. (Redrawn from Likens 1985; after Bormann and Likens 1967, Likens and Bormann 1972, Likens et al. 1977.)

მგრძნობიარედ გლობალური ცვლილების მიმართ და კვლავ განაგრძობს ინფორმაციული საფუძვლის მოწოდებას ეკოსისტემათა ეკოლოგიისთვის. ამასთან, ეკოსისტემათა სტრუქტურისა და ფუნქციის ვრცელი შედარებები გვაძლევს იმის იმედის საფუძველს, რომ აღმოვაჩენთ ახალ ინფორმაციას ბუნებრივი სამყაროს მოქმედებისა და მუშაობის შესახებ.

9.9 ლანდშაფტის ეკოლოგია განიხილავს სივრცითი მასშტაბის გავლენას ეკოსისტემის ფუნქციაზე

გარემოს გლობალური ცვლილებების ინტენსივობამ, რომელსაც საფუძვლად უდევს ადამიანთა ინდუსტრიული და სასოფლო-სამეურნეო საქმიანობა, ეკოლოგები აიძულა, გლობალურად შეეხედათ ეკოსისტემების სტრუქტურისა და ფუნქციისთვის. ჰაბარდის ნაკადულზე და სხვა მდინარეების ექსპერიმენტულ აუზებზე ჩატარებული შედარებითი კვლევების საჭიროება გამოიწვია ეკოსისტემათა სტრუქტურისა და ფუნქციის საკმარისი მასშტაბის დადგენის მოთხოვნამ გლობალური ცვლილებების სრული ასახვის მიზნით. ამ ფართო შეხედულების მიღებისას, ეკოლოგებმა გააცნობიერეს ეკოსისტემათა შედარებითი ზომები და ფორმები, მათ პოზიციასთან ერთად სხვა ბუნებრივ სისტემებთან მიმართებაში. ეს პარამეტრები ეკოსისტემათა მახასიათებლებია, რომლებიც ეკოსისტემათა ფუნქციაზეც ახდენენ გავლენას. ამის გაცნობიერებამ ბიძგი მისცა ინტენსიურ დაინტერესებას იმით, თუ როგორ ურთიერთმოქმედებენ ეკოსისტემები ვრცელი ფართობის მიწების (ათობით ათასი ჰექტარი) ფარგლებში, რომლებსაც **ლანდშაფტები** ეწოდებათ და რომლებიც მთელ რიგ სხვადასხვა ეკოსისტემებს შეიცავენ. ეკოსისტემის სტრუქტურასა და ფუნქციაზე ამგვარი მოსაზრებები **ლანდშაფტის ეკოლოგიის** სფეროს ეკუთვნის, რომლის მთავარი მიმართულებები ნათლად დაახასიათა ოუკ რიჯის ეროვნული ბიბლიოთეკის თანამშრომელმა მ.ჯ. თერნერმა (1989):

„ლანდშაფტის ეკოლოგია შეისწავლის ფართო სივრცით მასშტაბებსა და ეკოსისტემათა სივრცობრივი გამოსახულების ეკოლოგიურ ეფექტებს. კონკრეტულად კი ის გულისხმობს: ა) სივრცობრივი ჰეტეროგენურობის განვითარებასა და დინამიკას. ბ) ინტერაქციებსა და გაცვლა-გამოცვლებს ჰეტეროგენურ ლანდშაფტებს შორის. გ) სივრცობრივი ჰეტეროგენურობის გავლენას ბიოტურ და აბიოტურ პროცესებზე. დ) სივრცობრივი ჰეტეროგენურობის მენეჯმენტს“.

განსაკუთრებულ ყურადღებას ლანდშაფტის ეკოლოგიის მიდგომათა ორი ასპექტი მოითხოვს. 1. ეკოსისტემების ლანდშაფტებში განხილვისას ეკოსისტემის ზომის (მასშტაბი), ფორმისა და პოზიციის

მნიშვნელობა ლანდშაფტში უფრო მეტია, ვიდრე უბრალოდ, ოპერატიული მოსაზრება. ამ შემთხვევაში გასაგები ხდება, რომ ეკოსისტემის სტრუქტურა, ფუნქციადარეაქციები გამლიზიანებელზე მნიშვნელოვანწილად დამოკიდებულია ეკოსისტემათა ფიზიკურ მახასიათებლებსა და პოზიციაზე. ის, თუ რომელ მხარესაა მიმართული მდინარის დინება, დასავლეთისკენ თუ აღმოსავლეთისკენ, გავლენას ახდენს საკვებ ნივთიერებათა ციკლირებაზე და სხვა პროცესებზე. მანძილი ორ სატყეო ნაკვეთს შორის, მათი შედარებითი ზომები, იმ საზღვრის მოცულობა, რომელიც მათ საერთო აქვთ და ლანდშაფტი, განსაზღვრავენ, შენარჩუნდება თუ არა ფრინველთა პოპულაციები ორივე ტყის ნაკვეთში. ჰიდროლოგიური პროცესები, რომლებიც აკავშირებენ ტყეებს ტბებთან განსაზღვრავენ ორივე მათგანში ენერგიისა და ნივთიერებათა ცვლის ბუნებას. ტერნერი ხაზს უსვამს ამ მოსაზრებას, როდესაც წერს: „ლანდშაფტის სტრუქტურასა და ეკოლოგიურ პროცესებს შორის ურთიერთობის ახსნა-განმარტება ლანდშაფტებზე ეკოლოგიური კვლევების უპირველესი მიზანია“ (Turner 1989).

2. როგორ ურთიერთმოქმედებენ ხარისხობრივად განსხვავებული ეკოსისტემები (მაგალითად, როგორებიც არიან ტყისა და ტბის ეკოსისტემები): რა ხდება ეკოსისტემათა საზღვრებთან, სახელად **ეკოტონებთან** ლანდშაფტის საზღვრებში?

ლანდშაფტური პერსპექტივის მიღებით, ეკოლოგებს შეუძლიათ, უპასუხონ შეკითხვებს: რამდენად დიდი უნდა იყოს ტყის პეტჩი (ნაკვეთი) გარკვეული სახეობის პოპულაციათა შენარჩუნებისთვის; რა ზომის მიწის დერეფანი არის საჭირო ორი ტყის პეტჩს შორის იმისთვის, რომ შენარჩუნდეს მათში საფრთხეში არსებულ სახეობათა პოპულაციების გენთა დინება. როგორც ვნახავთ, ლანდშაფტის ეკოლოგიის იდეები გამოიყენება როგორც პოპულაციათა ეკოლოგიის, ისე თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიის კონცეფციებში.

9.10 ეკოსისტემათა შესასწავლად გამოიყენება როგორც ტაქტიკური, ისე სტრატეგიული მიდგომები

მრავალ ეკოლოგს მიაჩნია, რომ ეკოსისტემის გაგებისთვის საჭიროა მისი ყველა ან უმეტესი კომპონენტის ინტერაქციათა ანალიზის ანუ ტაქტიკური ანალიზის გამოყენება. სხვები კი ფიქრობენ, რომ ეკოსისტემათა თვისებები სცდება მათი კომპონენტების ფარგლებს და მაშასადამე, განიხილება მთლიანი სისტემის თვისებებზე დაკვირვების საშუალებით – ანუ სტრატეგიული ანალიზის გამოყენებით. ტაქტიკური მიდგომა ცდილობს, ბუნებრივი სისტემის დეტალების იმიტაციას, რამდენადაც შესაძლებელია, იმ დროს, როდესაც სტრატეგიული მიდგომა ცდილობს, წარმოადგინოს სისტემის არსი არჩეული,

მნიშვნელოვანი კომპონენტების ქცევის შესწავლით.

ეკოსისტემათა შესწავლის ტაქტიკურ მიდგომას **სისტემის ეკოლოგია** ეწოდება. სისტემის ეკოლოგია ეყრდნობა მათემატიკულ ანალიზს ბუნებრივი სისტემების კომპლექსურობასთან გასამკლავებლად. სისტემური მიდგომის მიზანი არის ეკოსისტემათა მოდელის წარმოდგენა, რომელსაც შეეძლება მისი ნიშან-თვისებების დინამიკის იმიტირება. ზემოაღნიშნული ლოტკას მოდელები ტაქტიკური მოდელებია. გამლიზიანებლები (დაბინძურება, ზედმეტი მოვებლობა, ხანძარი, მავნებლები, ნადირობა და მკაცრი კლიმატური პირობები) ცვლიან ლოტკას განტოლების dX/dt სისტემებს გარკვეული სახეობებისთვის გარემო პირობების (P) შეცვლით ამ ურთიერთმოქმედი სახეობების (X) სიჭარბით. მათი ეფექტით X_i — ზე, ამგვარი გამლიზიანებლები არაპირდაპირ გავლენას ახდენენ სხვა სახეობებსა და კომპონენტებზე (X_j), რომლებთანაც ი დაკავშირებულია სისტემაში. დეტალურ მათემატიკურ მოდელს, რომელიც სარწმუნოდ ასახავს ინტერაქციებს ყველა კომპონენტს შორის, შეეძლებოდა, შეეფასებინა ეკოსისტემის, როგორც ერთი მთელის ფუნქციასა და სტრუქტურაზე სტრესისა და სხვა გამლიზიანებლების ეფექტი.

ანალიზისას, ეკოლოგები იყენებენ ეკოსისტემების, როგორც ცალკეულ ნაწილებზე, ასევე მთლიანობაში მათ ფუნქციონირებაზე დაკვირვების მონაცემებს. მათი ფილოსოფიის თანხმად, როგორც შეუძლებელია შენობის შეცნობა ნახაზების დეტალური შესწავლისა და მის კონსტრუქციებზე საფუძვლიანი დაკვირვების გარეშე, ასევე შეუძლებელია ორგანიზმის გაგება მისი გენეტიკური სქემის, განვითარებისა და ფუნქციონირების დანვრელებითი შესწავლის გარეშე.

სხვა ეკოლოგებს სჯერათ, რომ ეკოლოგიური სისტემების ანალიზი შესაძლებელია მათი ნაწილების დეტალური შესწავლის გარეშე. ერთი-ორი ანალოგია დაგვეხმარება ამ თვალსაზრისის ახსნაში. ორგანიზმის ფუნქციონირების გაგება კონკრეტულ გარემოში განსხვავდება მისი უჯრედული პროცესების ბიოქიმიის ან განვითარების დროს გენების ექსპრესიის კონტროლის გაგებისგან. დარვინს არ ჰქონდა სწორი ცოდნა გენების შესახებ, მაგრამ მან მაინც შეძლო ევოლუციის მექანიზმის და ადაპტაციათა მიზნების გაცნობიერება. არქიტექტორი ქმნის სახლის დიზაინს გონებაში. აგურებისა და მილების განლაგება მხოლოდ ამ დიზაინის რეალიზების საშუალებებია. ისინი არ გვთავაზობენ სახლის, როგორც დასრულებული, ინტეგრირებული სტრუქტურის გაგებას, რომელიც ადამიანის ცხოვრებისთვის არის გამიზნული.

ე.პ. ოდუმი შეიძლება ჩაითვალოს ეკოსისტემების კვლევისადმი სტრატეგიული მიდგომის მამამთავრად. ოდუმი დაინტერესებული იყო იმით, თუ როგორ იცვლებოდნენ თანასახოგადობები დროსთან ერთად (ამ პროცესს ჩანაცვლება ეწოდება), რასაც ჩვენ უფრო

დეტალურად 28-ე თავში განვიხილავთ. ის მიიჩნევდა, რომ ეკოსისტემის შემდგენელი სახეობების ევოლუცია ერთმანეთთან მიმართებაში საბოლოოდ შედეგად იღებს სისტემის გაზრდილ სტაბილურობას ანუ ძველი და განვითარებული ერთობები უფრო სტაბილურები (დუმ 1969). ის წერდა:

[ეკოლოგიური ჩანაცვლება] კულმინაციას აღწევს სტაბილიზებულ ეკოსისტემაში, სადაც მაქსიმალური ბიომასა (ან მაღალი ინფორმაციული შემცველობა) და სიმბიოტური ფუნქცია ორგანიზმებს შორის წარჩუნდება ხელმისაწვდომი ენერგიის დინების ყოველი ერთეულის საშუალებით. ერთი სიტყვით, ჩანაცვლების „სტრატეგია“, როგორც მოკლევადიანი პროცესი, ძირითადად იგივეა, რაც ბიოსფეროს გრძელვადიანი ევოლუციური განვითარების „სტრატეგია“ – კერძოდ, ფიზიკური ფაქტორების კონტროლი (მასთან ჰომეოსტაზი) მისი გამლიზიანებლებისგან მაქსიმალური დაცვის მიღწევის თვალსაზრისით“.

ოდუმისთვის „ინფორმაციის მოცულობა“ დამოკიდებული იყო თანასახოგადობების სხვადასხვა სახეობის რაოდენობაზე ანუ ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებაზე (Margalef 1963, Odum 1988). ინფორმაციის სწორედ ეს ზრდა, რომელიც მომდინარეობს ეკოსისტემათა მზარდი კომპლექსურობისგან ზრდის საშუალებით. მსხვილ სისტემებში ეს შეიძლება ნიშნავდეს, რომ სისტემის ზოგიერთი ნაწილი ნაკლებად ან ზედმეტად არის წარმოდგენილი სტრატეგიულ მოდელში. გ.მ. ვაინბერგი (1975) მიიჩნევდა, რომ ეკოსისტემები დგანან კონცეპტუალური სიძნელების წინაშე, რადგან ისინი ხვდებიან „საშუალო რიცხვთა ათვლის სისტემის“ დიაპაზონში, რომლებთან გამკლავებაც არ შეუძლიათ არც ლოტკას დიფერენციალურ განტოლებებს, არც სტატისტიკურ მიდგომებს (იხ. თავი 2). რამდენიმე კომპონენტთან (როგორიცაა გრავიტაციული მიზიდულობა მზის სისტემის პლანეტებს შორის ან ლაბორატორიაში ხელოვნურად შექმნილ მიკროკოსმებს რამდენიმე სახეობით) მარტივ ფიზიკურ სისტემებს „მცირე რიცხვთა მარტივი სისტემები“ ეწოდება. „დიდ რიცხვთა მარტივი სისტემები“ შედგება უზარმაზარი რაოდენობის მსგავსი ერთეულებისგან – მაგალითად, აირის გარკვეული მოცულობა შედგება მილიარდობით ატომისგან. მისი ტემპერატურა და წნევა დამოკიდებულია ატომების მოძრაობასა და შეჯახებაზე, მაგრამ ამ თვისებათა საშუალო მაჩვენებლები ადეკვატურად აღწერს მთლიან სისტემას.

ვაინბერგის თანახმად, ეკოსისტემები ძალიან კომპლექსურია იმისთვის, რომ შეიქმნას მისი მოდელი სხვადასხვა განტოლების მცირე რიცხვთა სისტემების სახით. მეტიც, ფუნქციაში ნაწილები იმდენად განსხვავდება ერთმანეთისაგან, რომ უბრალო საშუალო მაჩვენებლები ტროფიკულ

დონეშიც კი, გაუგებარს გახდიდა ეკოსისტემების სტრუქტურის ძირითად არსებით თვისებებს. ამრიგად, ეკოსისტემა შეიძლება იყოს ის, რასაც ვაინბერგი „საშუალო რიცხვთა სისტემას უწოდებს“ – მისი ნაწილები ზედმეტად მრავალრიცხოვანია იმისთვის, რომ ბოლომდე აღწეროს და ზედმეტად მცირე, რომ საშუალო მაჩვენებელი გამოიყვანოს. აქვე უნდა დავამატოთ, რომ მთლიანი ეკოსისტემის სპეციფიკური და მნიშვნელოვანი კომპონენტები, როგორცაა პირველადი პროდუქცია და ზოგიერთი საკვები ნივთიერების ციკლირება, შეიძლება არ იყოს ძალიან კომპლექსური იმისთვის, რომ შედგეს მცირე რიცხვთა სისტემები.

ერთი გზა საშუალო რიცხვთა „პრობლემის“ გადასაჭრელად არის ინდივიდუალური ორგანიზმების და არა ტროფიკული დონეების და კომპლექსური პროცესების (მაგ. პირველადი წარმოება და საკვები

ნივთიერებების ციკლირება) აღქმა ეკოსისტემის ძირითად ერთეულებად. ე.წ. ინდივიდზე დაფუძნებულ მოდელებში ეკოსისტემა შეიძლება განხილული იყოს დიდ რიცხვთა სისტემებთან მიახლოებულად, სადაც ორგანიზმის დონის პროცესებისგან, როგორცაა ზრდა, გამრავლება ან საკვები ნივთიერებების მიღება, შესაძლებელია გონივრული საშუალო მაჩვენებლების გამოყვანა (როგორც ეს ხდება რუტინულად პოპულაციათა კვლევებში) და სტატისტიკურად აღწერა (Huston et al. 1988). კომპიუტერები შესაძლებელს ხდიან ამ მოდელების ეკოსისტემათა დონემდე სკალირებას. ამგვარი **ინდივიდზე დაფუძნებული მოდელები** შეისწავლიდა ინტერაქციებს ბიოლოგიურ თანასაზოგადოებაში (Botkin et al. 1972, Shugart and West 1977, Huston and Smith 1987) ისევე, როგორც ეკოსისტემებში (Abert et al. 1982, Postor and Post 1986).

დასკვნა

1. ეკოსისტემა შედგება ორგანიზმებისგან და იმ ფიზიკური გარემოსგან, რომელშიც ისინი სახლობენ. მართალია, ეს კონცეფცია ცენტრალური მნიშვნელობისაა დღევანდელ ეკოლოგიაში, თუმცა მისი განვითარება ნელი და გართულებული იყო.

2. ადრეული თემა ეკოლოგიაში იყო დიქტომია სისტემათა ერთ კონცეფციასა (რომელსაც ჰქონდა მის კომპონენტთა შორის ინტერაქციების შედეგად მიღებული თვისებები) და მეორე კონცეფციას (რომელიც იყო ორგანიზმთა ანალოგი, გამოხატავდა რა ორგანიზმების თვისებებს) შორის, რაც ვერ დედუცირდებოდა მათი ნაწილებისგან. ადრეულ მეოცე საუკუნეში ფ. ე. კლემენტსმა თავის ნაწერებში უპირატესობა მიანიჭა მეორე, ორგანიზმულ შეხედულებას მცენარეთა და ჯგუფებების შესახებ. მაშინ, როდესაც ჰ. ა. გლიასონმა მიიჩნია, რომ ამ დაჯგუფებათა თვისებები იყო უბრალოდ მათი ნაწილების თვისებათა ჯამი. 1935 წელს ა.გ. ტენსლიმ შექმნა ტერმინი ეკოსისტემა, რომელიც მოიცავდა ორგანიზმებს და ყველა აბიოტურ ფაქტორს მათ საბინადრო გარემოში.

3. ჩარლზ ელტონი აღწერდა თანასაზოგადოებებს კვებითი ურთიერთობების საფუძველზე და ხაზს უსვამდა რიცხვთა პირამიდას, როგორც დომინანტურ მაორგანიზებელ პრინციპს თანასაზოგადოებათა სტრუქტურაში.

4. ა.ჯ.ლოტკამ 1952 წელს მოგვანოდა ეკო-სისტემათა ფუნქციის თერმოდინამიკული პერსპექტივა, რომლის თანახმადაც ენერგიისა და მასის ტრანსფორმაციები და მოძრაობა ემორჩილებოდა თერმოდინამიკის კანონებს. ის ასევე გვიჩვენებდა,

როგორ შეიძლებოდა აღწერილიყო მთლიანი სისტემების ქცევა მათემატიკურად მათი კომპონენტების ინტერაქციების საფუძველზე.

5. რაიმონდ ლინდემანმა 1942 წელს გაავრცელა ეკოსისტემის, როგორც ენერგიის მატრანსფორმირებელი სისტემის იდეა, მოგვანოდა რა ფორმალური ნოტაცია ტროფიკულ დონეებს შორის ენერგიის დინებისა და ეკოლოგიური ეფექტურობისთვის.

6. ეკოსისტემათა ენერგეტიკის კვლევები და შესწავლები დომინირებდნენ ეკოლოგიაში 1950-იანი და 1960-იანი წლების განმავლობაში. ეს მეტწილად ეუგენ პ. ოდუმის გავლენით იყო გამოწვეული, რომელმაც პირველად გამოიყენა ენერგია, როგორც საერთო დინება ეკოსისტემათა სტრუქტურისა და ფუნქციის აღსაწერად.

7. ჰაბარდის ნაკადულის, უოლკერის განშტოების და კოვეეტას მდინარის აუზის კვლევებმა საფუძველი შეუქმნეს ეკოსისტემის ფუნქციისა და ეკოსისტემათა ინტერაქციების ექპერიმენტულ კვლევას და დასაბამი დაუდეს 1960-იანი, 1970-იანი, 1980-იანი წლების ეკოსისტემათა დეტალურ შესწავლას. მდინარის აუზების შესწავლა ხაზს უსვამს ელემენტებისა და ენერგიის დინების მნიშვნელობას ეკოსისტემაში, ეკოსისტემებს შორის და ბიოსფეროს სხვა ნაწილებში.

8. ეკოსისტემათა ინტერაქციები ფართო ლანდშაფტებზე დიდწილად და დამოკიდებული ეკოსისტემების ზომასა და შედარებით პოზიციაზე. ამ სახის აზროვნება თანამედროვე ლანდშაფტის ეკოლოგიის საფუძველს შეადგენს.

9. ეკოსისტემების შესწავლა შესაძლებელია ტაქტიკური ან სტრატეგიული მიდგომის გამოყენებით. ტაქტიკური მიდგომის მაგალითია ლოტკას იდეაზე (ეკოსისტემები შეიძლება გამოისახოს განტოლებებით, სადაც აისახება მათი კომპონენტების ურთიერთობათა დინამიკა) დაფუძნებული სისტემათა ეკოლოგია. სისტემის ეკოლოგები ქმნიან ეკოსისტემათა მოდელებს სულ უფრო მზარდი კომპლექსურობით იმ მიზნით, რომ გაიგონ მათემატიკული ანალოგიების ქცევიდან

მთლიანი სისტემების ქცევათა დინამიკა. ოდესმე თანასაზოგადოებებს სტრატეგიულად განიხილავდა, უკავშირებდა რა მათ თვისებებს რიგ სახეობებს თანასაზოგადოებაში. ზოგი ეკოლოგი შეეცადა, გამკლავებოდა ეკოსისტემათა კომპლექსურობას ეკოსისტემათა ძირითად ერთეულებად დაყოფის, ინდივიდუალური ორგანიზმის გამოყენების საშუალებით. ამგვარი, ინდივიდზე დაფუძნებული მოდელები, შეიძლება, განვიხილოთ, როგორც დიდრიცხვიანი სისტემები.

სავარჯიშოები

1. შეადგინეთ ეკოსისტემის კონცეფციასთან დაკავშირებული იდეების განვითარების დროის ხაზი. სხვა წყაროების გამოყენებით ჩაურთეთ მას მნიშვნელოვანი ისტორიული მოვლენები, რომლებიც არ არიან დაკავშირებულნი მეცნიერებასთან. დააგრძელეთ დროის ხაზი, რათა მან მოიცვას დარვინი და მისი თანამედროვეები.

2. ეკოლოგიური ინტერაქციები ეკოსისტემებს შორის საზღვარზე — ეკოტონებზე, ძალიან დიდ ინტერესს იწვევენ ეკოლოგებში. რით არიან ამგვარი არეალები მნიშვნელოვანი? ტაქტიკური მიდგომის მოთხოვნათა გათვალისწინებით, თქვენს საცხოვრებელ ადგილას ეკოტონის მახასიათებლებისა და ფუნქციის განსასაზღვრად, დაგეგმეთ სათანადო ექსპერიმენტი ან აწარმოეთ დაკვირვებათა სერიები.

3. როგორ შეიძლება ეკოსისტემათა კონცეფცია გამოვიყენოთ სოფლის მეურნეობაში, შენარჩუნების, კონსერვაციის ბიოლოგიაში?

4. წარმოიდგინეთ ლინდემანის განტოლება: $dA_n/dt = \lambda_n + \lambda'_n$, სადაც A_n ტროფიკული დონის მთლიანი ენერგიის შემცველობაა, λ_n არის ენერგიის მოგება, ხოლო λ'_n ენერგიის დანაკარგი ტროფიკულ დონეზე. ვთქვათ, რომ ტროფიკულ დონეს უბრალო ეკოსისტემაში აქვს ენერგიის შემადგენლობა $A_1 = 100000$ ენერგიის ერთეულის ოდენობით და რომ ენერგიის მოპოვება ყოველ ნაბიჯზე ეკოსისტემაში არის $\lambda_n = 0,10A_{n-1}$. შემდეგად, ტროფიკული დონე რომ შეიცავდეს ენერგიის 1000 ერთეულს, რა იქნებოდა λ'_n -ის მნიშვნელობა?

თავი 10



ენერგიის დინება ეკოსისტემაში

გზამკვლევი კითხვები

- რა ურთიერთობაა მასობრივ პროდუქციას, სუფთა პროდუქციასა და სუფთა ეკოსისტემათა პროდუქციას შორის?
- როგორ იზომება პირველადი პროდუქცია სხვადასხვა გარემოში?
- ექსპერიმენტულად, როგორ შეიძლება ვაჩვენოთ სინათლის ინტენსივობის გავლენა ხმელეთის მცენარეების ფოტოსინთეზის სისწრაფეზე?
- როგორ შეიძლება პროდუქტიულობის შედარება წყლის და ხმელეთის ეკოსისტემებში?
- როგორია ეკოლოგიური ეფექტურობის მნიშვნელობა პროდუქტიულობის, ექსპლუატაციის და ასიმილაციის საფუძველზე?
- რა ურთიერთობაა ბიომასის გადატრიალების (ზედაპირზე ამოტანის) დროსა და სუფთა პროდუქტიულობას შორის?
- როგორ მოედინება ენერგია პირველადი მწარმოებლიდან მტაცებლისკენ და რედუცენტებისკენ?

როგორც წინა თავში აღვნიშნეთ, ერთ-ერთ ფუნდამენტურ კონცეფციასთან, რომელსაც ემყარება თანამედროვე ეკოლოგია, არის ის, რომ ორგანიზმები ურთიერთქმედებენ ერთმანეთთან პირდაპირი თუ არაპირდაპირი გზებით კვებითი ურთიერთობებით, რასაც ჩვენ ტროფიკულ ინტერაქციებს ვუწოდებთ. ტროფიკული ინტერაქციები მოიცავს ენერგიის ბიოლოგიურ ტრანსფორმაციებსა და ენერგიის ტრანსფერს ერთი ინდივიდიდან მეორეზე მოხმარების პროცესის გზით. ნივთიერებები მოძრაობენ ეკოსისტემაში და ამგვარ მოძრაობათა გზები მჭიდროდ ასოცირდება ენერგიის დინებასთან (იხ. მე-11 თავი).

მესამე თავში ჩვენ განვასხვავეთ ცოცხალი და არაცოცხალი ორგანიზმები თითოეულში ენერგიის დინების დინამიკაზე დაფუძნებით. მაშინ, როდესაც როგორც უსულო საგნები, ისე ცოცხალი არსებები კარგავენ ენერგიას თერმოდინამიკის კანონების თანახმად, ცოცხალი ორგანიზმების მრავალი ბიოქიმიური და მორფოლოგიური ადაპტაციები ცდილობენ ენერგიის კარგვის შეჩერებას, რაც მათ ენერგიის არაჩვეულებრივად მაღალი შემცველობის

საშუალებას აძლევს იგივე ზომის უსულო საგნებთან შედარებით. ორგანიზმები ენერგიას ორი გზით კარგავენ. პირველი, ისინი ხარჯავენ მას მუშაობისას იმ სისტემაზე გადაცემით, რომელშიც ბინადრობენ (მაგალითად, როდესაც ცხოველი დარბის, ის გადასცემს თავის კინეტიკურ ენერგიას ატმოსფეროს და მიწას). მეორე, ორგანიზმები კარგავენ ენერგიას სითბოს სახით თითოეულ ბიოქიმიურ საფეხურზე ტრანსფორმაციის დროს, რომლებიც საჭიროა მოძრაობის, ბიოსინთეზის, სეკრეციის და უჯრედთა შენარჩუნებისთვის (რადგან ეს ტრანსფორმაციები არაეფექტურია). ინდივიდუალური ორგანიზმების მიერ ენერგიის ამ დანაკარგების მიუხედავად, ისინი მთლიანობაში არ იცლებიან ენერგიისგან, რადგან მცენარეები და წყალმცენარეები ახდენენ

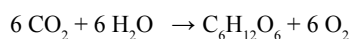
ენერგიის ასიმილირებას მზისგან. ამრიგად ეკოსისტემაში ენერგიის შემოტანა მუდმივი პროცესია. მცენარეები ნახშირწყლების ქიმიურ ბმებში შენახული ამ ენერგიის გარკვეულ ნაწილს იყენებენ თავიანთი მეტაბოლური საჭიროებისთვის. მაგრამ ბალახისმჭამელებიც იღებენ ამ ენერგიის ნაწილს და ამრიგად, იწყება მცენარის მიერ

ასიმილირებული ენერგიის მოძრაობა კვებითი ჯაჭვის ზედა რგოლებისკენ.

ამთავშიჩვენებაზე, როგორ არის დამოკიდებული ეკოსისტემაში ენერგიის დინება მცენარეების მიერ ენერგიის ასიმილირების სისწრაფეზე, მოხმარების ტემპებზე თითოეულ ტროფიკულ დონეზე და საკვები ნივთიერებების ბიომასად ტრანსფორმირების ენერგეტიკულ ეფექტურობაზე. ამრიგად, ჩვენი განხილვის ლოგიკური დასაწყისი, კვებითი ჯაჭვის სათავე იქნება მცენარეთა პროდუქცია.

10.1 მცენარეები ახდენენ სინათლის ასიმილაციას ფოტოსინთეზის საშუალებით

ფოტოსინთეზი არის პროცესი, რომლის საშუალებითაც მცენარეები და წყალმცენარეები ითვისებენ სინათლის ენერგიას და გარდაქმნიან მას ნახშირწყლებში ქიმიური ბმების ენერგიადა (იხ. მე-3 თავი). გლუკოზა და სხვა ორგანული ნაერთები (მაგალითად, სახამებლები და ზეთები) შეიძლება შეინახოს და მათი ენერგია მოგვიანებით გამოყოფილ იქნას რესპირაციული მეტაბოლური გზებით. ფოტოსინთეზი ქიმიურად აერთებს ორ არაორგანულ ნაერთს ნახშირორჟანგსა (CO_2) და წყალს (H_2O), რათა შეიქმნას გლუკოზა ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) ჟანგბადის (O_2) გამოყოფით. ფოტოსინთეზის მთლიანი სტექიომეტრია (ქიმიური ბალანსი) ამგვარია:

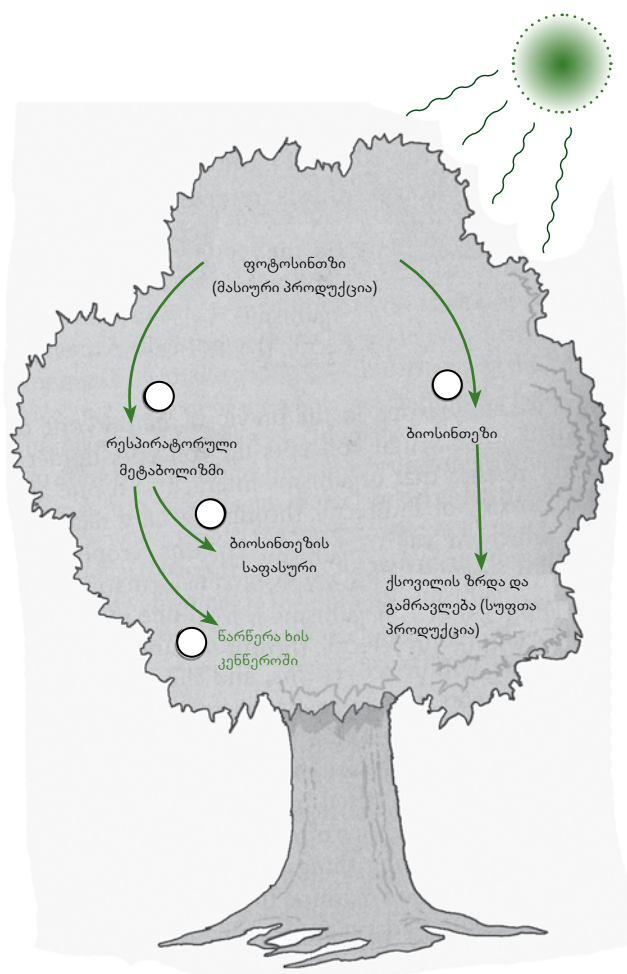


ფოტოსინთეზი გარდაქმნის ნახშირბადის ატომს CO_2 -ში დაჟანგული მდგომარეობიდან ნახშირწყალში აღდგენილ მდგომარეობამდე (იხ. 5-ე თავი). რეაქცია, რომელშიც რეაგენტებს პროდუქტზე ნაკლები ენერგია აქვთ, ეწოდება ენდოერგული რეაქცია. CO_2 -ის აღდგენა ენდოერგულია, რადგან რეაგენტებს — CO_2 -სა და H_2 -ს პროდუქტზე — $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ -ზე ნაკლები ენერგია აქვთ. ამრიგად, ფოტოსინთეზი მოითხოვს ენერგიას, რომელიც მოწოდებულია ხილული სინათლის საშუალებით. ასიმილირებული ნახშირბადის თითოეულ გრამზე მცენარე იღებს 39 კილოჯოულ (კჯ) ენერგიას, თუმცა ფოტოსინთეზის საფეხურთა არაეფექტურობის გამო, ფოტოსინთეზური პიგმენტების მიერ შთანთქმული სინათლის ენერგიის არაუმეტეს 34%-ისა და ხშირად მასზე გაცილებით ნაკლებიც, ხვდება ნახშირწყლის მოლეკულაში (Rabinowitch and Govindjee 1969).

ფოტოსინთეზი აღჭურავს მცენარეს ნახშირწყლის საშენი ბლოკებითა და ენერგიით, რომელიც სჭირდება მას ქსოვილების სინთეზისა და ზრდისათვის. გლუკოზის გადაჯგუფებული და შეერთებული მოლეკულები შეიძლება გამოიყენებოდნენ ცხიმების, ზეთების და ცელულოზის ასაგებად. აზოტთან, ფოსფორთან, გოგირდთან და მაგნიუმთან

კომბინირებული გლუკოზიდან მიღებული მარტივი ნახშირწყლები აწარმოებენ ცილების, ნუკლეინის მჟავების, პიგმენტების და მეორადი მეტაბოლიტების (როგორიცაა ალკალოიდები) მასებს. ცენარეებს, არ შეუძლიათ ზრდა-განვითარება ყველა ამ საშენი მასალის გარეშე (Clarkson and Hanson 1980). მაგალითად, ქლოროფილი შეიცავს მაგნიუმის ატომს. იმის მიუხედავად, რომ ყველა საჭირო ელემენტი შეიძლება ჭარბად არსებობდეს, მცენარეს, რომელსაც მაგნიუმი აკლია, არ შეუძლია ქლოროფილის წარმოება და შესაბამისად, არ შეუძლია ზრდა და ფუნქციონირება.

მცენარეები აგებენ და ინარჩუნებენ თავიანთ ქსოვილებს კომპლექსური, ენერგიის მომთხოვნი ბიოქიმიური ტრანსფორმაციის გზით. რადგანაც მცენარეები იყენებენ ფოტოსინთეზის დროს ასიმილირებული ენერგიის დიდ ნაწილს ამ საჭიროების დასაკმაყოფილებლად, მათი ქსოვილები ყოველთვის არსებითად ნაკლებ ენერგიას შეიცავენ



ნახ. 10-1 მცენარის მიერ ენერგიის გადანაწილება. ბიოსინთეზის მეტაბოლური საფასური (A) და ქსოვილის შენარჩუნება (B) წარმოადგენენ რესპირაციის (C) დროს დაკარგულ ენერგიას და ამრიგად, ზელმიუნვდომელია ზედა ტროფიკული დონეებისთვის (D).

მთლიანად ასიმილირებულთან შედარებით. ამრიგად, ეკოლოგებმა უნდა განსხვავონ ასიმილირებული ენერგიის ორი სიდიდე: მასიური პროდუქცია — ფოტოსინთეზის საშუალებით ასიმილირებული მთლიანი ენერგია და სუფთა პროდუქცია — მცენარის ბიომასაში დაგროვილი ენერგია, ანუ მცენარის ზრდა დაგამრავლება. რადგანაც მცენარე პირველი რგოლია კვებით ჯაჭვში, ეკოლოგები ამ სიდიდეებს შესაბამისად **მასობრივ პირველად პროდუქციასა და სუფთა პირველად პროდუქციას** უწოდებენ. განსხვავება მათ შორის არის რესპირაციის ენერგია, რომელსაც მცენარე იყენებს შენარჩუნებისა და ბიოსინთეზისთვის (ნახ. 10-1). პროდუქციაში ეკოლოგები გულისხმობენ ენერგიისა და ბიომასის დაგროვებას და არა ენერგიის შექმნას. ჩვენ ხშირად გვანტერესებს ის ტემპი, სიჩქარე, რომლითაც ენერგია გროვდება, ამ პროცესს **პროდუქტიულობა** ეწოდება. ამრიგად, პირველადი პროდუქტიულობა არის ის სიჩქარე, რომლითაც ენერგია, ხშირად ბიომასის საფუძველზე გაზომილი, გროვდება მცენარეებში ფოტოსინთეზის პროცესის გზით.

ხმელეთის მცენარეები ფესვგადგმულნი არიან ნიადაგში. ნიადაგი შეიცავს მიკრო და სხვა ორგანიზმებს, რომლებიც შლიან მკვდარი მცენარეებისა და ცხოველების ქსოვილებს. ხსენებული ორგანიზმების მიერ გამოყენებული ენერგია ხელმიწვდომელია მომხმარებელი მცენარეებისთვის. აღნიშნული ურთიერთობის გამო, სუფთა პროდუქციის გამოთვლისას, ეკოლოგები ხმელეთის მცენარეებსა და ნიადაგს ხშირად ერთ ერთეულად განიხილავენ.

ეკოსისტემათა სუფთა პროდუქცია () არის განსხვავება მასობრივ პირველად პროდუქციასა და მცენარეებისა და ნიადაგის ორგანიზმების ენერგეტიკულ საფასურს შორის: $NEP = \text{მასობრივი პირველადი პროდუქცია} - \text{მცენარეთა რესპირაცია} - \text{ნიადაგის ორგანიზმების რესპირაცია}$.

ეს სიდიდე გამოიყენება, როცა საჭიროა განისაზღვროს, ეკოსისტემის მცენარეები და ნიადაგი შეადგენენ ენერგიის (დადებითი) თუ ენერგიის მომხმარებელ (უარყოფითი) წყაროს.

10.2 მცენარის პროდუქტიულობის გაზომვის მეთოდები იცვლება გუნებრივი გარემოსა და ზრდის ფორმებთან ერთად

სუფთა პირველადი პროდუქცია ეკოსისტემათა მნიშვნელოვანი მახასიათებელია, რადგან ის არის (გარდა პირველადი მწარმოებლებისა) სხვა ცოცხალი არსებებისთვის ხელმისაწვდომი ენერგიის ოდენობის საზომი. ამრიგად, ეკოლოგებმა დიდი ძალისხმევა გამოიყენეს მისი გაზომვისთვის შესაფერისი გზებისა და საშუალებების გასავითარებლად (ცხრილი 10-1). პირველადი პროდუქცია მოიცავს: 1. ნახშირორჟანგის, ჟანგბადის, მინერალებისა და წყლის დინებებს. 2. მცენარის ბიომასის დაგროვებას. ნებისმიერი მათგანის ტემპმა, შეიძლება, მოგვანოდოს მცენარის მთლიანი პროდუქტიულობის სისწრაფის განსაზღვრის ინდექსი. თუმცა, პრაქტიკაში შესაბამისი

ცხრილი 10-1

პირველადი პროდუქციის გასაზომად გამოყენებული მეთოდები

მეთოდი	აღწერა	საცხოვრებელი გარემო
კალორიმეტრია	მცენარის ქსოვილის ნიმუში ინვება კალორიმეტრულ კაფსულაში. წვის დროს გამოყოფილი სითბოს ენერგიიდან გამოითვლება ორგანული ნაერთების ენერგიის შემცველობა	ხმელეთი
მოკრეფა-აღება (მოსავლის აღება)	მცენარის ქსოვილის ნიმუშები მოიპოვება, შრება და იწონება. მცენარის ბიომასის მშრალი წონა გამოიყენება პროდუქციის საზომის სახით	ხმელეთის, წყლის დიდი მცენარეები
CO ₂ -ის დინება	მცენარის ან მისი ნაწილის მიერ ჩ ₂ -ის შთანთქმა იზომება დახურულ კონტეინერში	ხმელეთი და წყალი
O ₂ -ის დინება	მცენარეების ან წყალმცენარეების მიერ O ₂ -ის წარმოება იზომება დახურულ კონტეინერში	ძირითადად წყალი
ქლოროფილის კონცენტრაცია	ქლოროფილი გამოიდევენება და მისი კონცენტრაცია იზომება. კონცენტრაციის შემდეგ ადარებენ გარკვეული მცენარის ან წყალმცენარის მაგალითზე ქლოროფილის ყოველ გრამზე ნახშირბადის ასიმილირების ტემპს.	ძირითადად წყალი

საზომი დამოკიდებულია მწარმოებელთა საბინადრო გარემოსა და ფორმაზე. მაშინ, როდესაც პროდუქცია, შეიძლება საკმაოდ იოლად იყოს გამოთვლილი ხმელეთისა და წყლის დიდი მცენარეებისთვის, მათი დაკრეფითა და ბიომასის გაზომვით, ამგვარი მიდგომა შეიძლება არაპრაქტიკული იყოს მცირე ზომის პლანქტონის შემთხვევაში. ჟაგნბადის კონცენტრაციაში ნუთობრივი ცვლილებების გაზომვა საგრძნობლად ადვილია წყლიან გარემოებში, სადაც ჟაგნბადის კონცენტრაცია დაბალია, ვიდრე ხმელეთზე. ქვემოთ მოცემულია რამდენიმე გავრცელებული ხერხი პირველადი პროდუქციის გასაზომად.

ენერგია, ბიომასა და ნახშირბადის შემცველობა

სუფთა წარმოება შეიძლება გამოხატული იყოს ასიმილირებული ნახშირბადის გრამების, მცენარის ქსოვილის მშრალი წონისა და მათი ენერგიის ექვივალენტების სახით. მშრალ წონას, რომელიც მარტივად მიიღება მცენარის ქსოვილის გამოშრობით, უპირატესობა ენიჭება, რადგან მცენარეში წყლის ოდენობა საკმაოდ მერყეობს. ეკოლოგები ამგვარ ინდექსებს ურთიერთშემცვლელად იყენებენ, რადგან მათ აღმოაჩინეს დიდი დონით კორელაცია მათ შორის. ორგანული ნაერთის ენერგეტიკული შემცველობა უპირველესად დამოკიდებულია მასში ნახშირბადის შემცველობაზე (რომელიც ასიმილირდება თითო გრამზე 39 კჯ ენერგიის საფასურად) და სხვადასხვა ტრანსფორმაციების დროს მიმატებულ ან გამოკლებულ ენერგიაზე. მაგალითად, გლუკოზა შეიცავს 40% ნახშირბადს მასით და შესაბამისად, უნდა შეიცავდეს ენერგიას ექვივალენტურს $0,40 \times 39 = 15,6$ კჯ გ⁻¹-ისა. ექსპერიმენტით დადგენილი ეს სიდიდე არის დაახლოებით 17,6 კჯ გ⁻¹, რომელიც განისაზღვრა ნიმუშების დაწვით სპეციალურ მონოკომბურში, ეგრეთ წოდებულ **კალორიმეტრულ კამატომოფეროში** ნახშირორჟანგის შემცველობა 0,03%-ს შეადგენს. შესაბამისად, მცენარეების მიერ ათვისებისას, დროის ძალიან მცირე მონაკვეთში მისი კონცენტრაცია დახურულ სივრცეში საგრძნობლად მცირდება. ეკოლოგები იყენებენ ამ პრინციპს ხმელეთის გარემოში პროდუქციის გასაზომად (დაწყებული მინდვრის სიმინდის პ.ნ. ტრანსეაუს (1926) კლასიკური კვლევიდან) ამ მეთოდის ყველაზე მოსახერხებელი გამოყენება, არის მცენარის ნიმუშის (როგორც წესი, მთლიანი ბალახეული მცენარის ან ხის ტოტების) მოთავსება სუფთა, ჰერმეტიკულ, გამჭვირვალე (ფოტოსინთეზისთვის) კონტეინერში და იქ არსებულ ჰაერში CO₂-ის ან O₂-ის კონცენტრაციის გაზომვა. თანამედროვე ეკოლოგები ზომავენ ჰაერის ნაკადის მიერ ინფრანითელი სინათლის შთანთქმას იმდენად, რამდენადაც CO₂ ძლიერ შთანთქმავს

სინათლეს სპექტრის ამ ნაწილში (ოონეყ ანდ ილლინგს 1961). მშრალი წონის თითო გრამზე ან კონტეინერში არსებული ფოთლის ზედაპირის კვადრატულ სანტიმეტრზე CO₂-ის ათვისება შეიძლება შემდეგ ექსტრაპოლიტიზდეს მთელ ტყეზე.

ნახშირორჟანგის დინება დღის სინათლის პერიოდში მოიცავს როგორც ასიმილაციას (მიღება), ისე რესპირაციას (გაცემას) და ამით იზომება სუფთა პროდუქცია. ლესპირაცია, შეიძლება განისაზღვროს ცალკე ლამის განმავლობაში ნახშირორჟანგის წარმოებისას, როდესაც ფოტოსინთეზი წყდება. ბოტკინმა და მისმა თანამშრომლებმა (1970) გაზომეს CO₂-ის ათვისება (გრამები მინის თითო კვადრატულ მეტრზე დღეში) ბრუკჰევენის ეროვნულ ლაბორატორულ ტყეში ერთი ზრდის სეზონის განმავლობაში. დღის სინათლის საათებში მცენარეები ახდენდნენ 4,336 გ მ⁻² დღ⁻¹ ასიმილირებას. 24 საათში სიდიდე შემცირდა ლამის დროის რესპირაციის გამო 3,702 გ მ⁻² დღ⁻¹-მდე, 0,635 გ მ⁻² დღ⁻¹-ით. რადგანაც მცენარის ნახშირწყლების საშუალო შემადგენლობა არის C₆H₁₂O₆, ასიმილირებული CO₂-ის ერთი გრამი უტოლდება წარმოებული ნახშირწყლის 0,614 გრამს. ამ კოეფიციენტის გამოყენებით, ბოტკინმა და მისმა თანამშრომლებმა დაადგინეს ტყის სუფთა მშრალი ნივთიერებების პროდუქცია, რომელიც შეადგენდა $3,702 \times 0,614 = 2,273$ გ მ⁻² დღ⁻¹ და რომელიც ემთხვეოდა ზოგიერთ ტყეში კრეფა-აღებითი ხერხის გამოყენებით მიღებულ შედეგებს (Whittaker and Woodwell 1969).

რადიაქტიური იზოტოპური ნახშირბადი-14-ს (¹⁴C) გამოყენება წარმოადგენს პროდუქტიულობის აირთა ცვლის მეთოდით გაზომვის სასარგებლო ცვლილებას. როდესაც ცნობილი ¹⁴C-ნახშირბადის რაოდენობას უმატებენ ჰერმეტიკულ კონტეინერში მოთავსებულ მცენარეს, მცენარე ახდენს რადიაქტიური ნახშირბადის ატომების ასიმილირებას იგივე პროპორციით, როგორითაც ის იყო ჰაერში კონტეინერის შიგნით. ამრიგად, შესაძლებელია ნახშირბადის ფიქსაციის გამოთვლა მცენარეში ნაპოვნი ¹⁴C-ის გაყოფით კონტეინერში არსებულ ¹⁴C-ის რაოდენობაზე ექსპერიმენტის დასაწყისში. მაგალითად, თუ მცენარე მოახდინა 10 მილიგრამი ¹⁴C-ის ასიმილირება საათში და კონცენტრაცია კონტეინერში იყო 0,05, ჩვენ შეგვიძლია გამოვთვალოთ, რომ მცენარე მოახდინა ნახშირბადის დაგროვება 200მგ სთ⁻¹ სიჩქარით (10 გაყოფილი 0,05-ზე).

ჟაგნბადის ცვლა წყლიან გარემოში

მართალია, წყლის დიდი მცენარეების, როგორიცაა ლამინარია, პროდუქცია შეიძლება გაიზომოს მოკრეფა-აღების საშუალებით (ენფოუნდ 1956, ან 1973), პლანქტონების მცირე ზომა და სწრაფი ბრუნვა

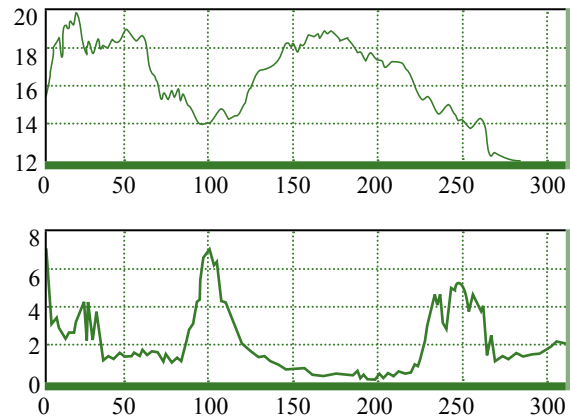
აფერხებს ამ მეთოდის გამოყენებას, როგორც წყლის გარემოში პროდუქციის გაზომვის ზოგად მიდგომას. იმ დროს, როდესაც ატმოსფერული ჟანგბადის მაღალი კონცენტრაცია ხმელეთის გარემოში აფერხებს ფოტოსინთეზის მიერ ჟანგბადის წარმოების გამოყენებას საზომის სახით, წყალში გახსნილი ჟანგბადის დაბალი ბუნებრივი კონცენტრაციები შესაძლებელს ხდის ჟანგბადის კონცენტრაციაში მცირედი ცვლილებების გაზომვას წყლის სისტემებში (Strickland 1960, Strickland and Parsons 1968).

წარმოების გასაზომად პლანქტონების შემცველი წყლის ნიმუშები იკიდება წყვილ დაბეჭდილ ბოთლში სასურველ სიღრმეზე ტბის ან ოკეანის ზედაპირიდან. წყვილიდან ერთი („ნათელი ბოთლი“) გამჭვირვალეა და ატარებს მზის სინათლეს, მეორე („ბნელი ბოთლი“) – დაბურულია. ნათელ ბოთლებში ფოტოსინთეზი და რესპირაცია ერთად იჩენენ თავს, პირველი პროცესის დროს წარმოშობილი ჟანგბადის ნაწილი მოიხმარება მეორის მიერ. ბნელ ბოთლებში რესპირაცია მოიხმარს ჟანგბადს მისი ფოტოსინთეზის საშუალებით შევსების გარეშე. ამრიგად, მასობრივი წარმოების გასაზომად საჭიროა მიუზღავთ ჟანგბადის კონცენტრაციის ცვლილება ნათელ ბოთლში (ფოტოსინთეზს მინუს რესპირაცია) ბნელ ბოთლში მოხმარებულის რაოდენობას.

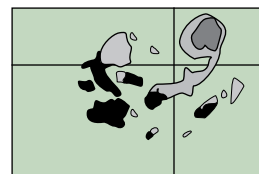
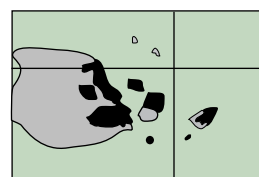
არაპროდუქტიულ წყლებში, როგორებიცაა ღრმა ტბები და ღია ოკეანეები, ცვლილებები ჟანგბადის კონცენტრაციაში ფოტოსინთეზისა და რესპირაციის საშუალებით მცირეა წყალში გახსნილი ჟანგბადის რაოდენობასთან შედარებით და ნათელი და ბნელი ბოთლებით გაზომვები პრაქტიკული და გამოსადეგი არ არის. ამგვარ პირობებში წარმოების განსასაზღვრად ^{14}C შთანთქმის საზომები გამოიყენება. ^{14}C მეთოდის პრინციპი იგივეა საწყლო სისტემებში, როგორც ხმელეთზე იმის გარდა, რომ ^{14}C იზოტოპი, როგორც წესი, მოცემულია ბიკარბონატის იონის (HCO_3^-) სახით.

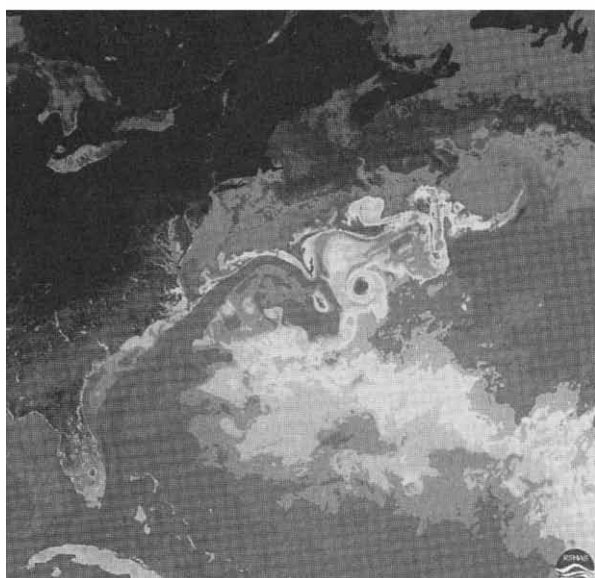
ქლოროფილის კონცენტრაციები

წყლის გარემოში მცენარეთა პროდუქციის გაზომვის კიდევ ერთი მეთოდი ეფუძნება იდეას, რომ ქლოროფილის კონცენტრაცია აწესებს ზედა ზღვარს სინათლის მაღალი ინტენსივობის შემთხვევაში ფოტოსინთეზის სიჩქარეზე. ჯ.პ. რიტერმა და ქ.ს. იენტრმა (1957), რომლებმაც პირველად გამოიყენეს ეს მეთოდი, დაადგინეს, რომ ზღვის წყალმცენარეები ახდენენ მაქსიმუმ 3,7 გრამი ნახშირბადის ასიმილირებას ერთ გრამ ქლოროფილზე საათში (ცვლილებით 2,1-დან 5,7 გრამამდე ზოგიერთ კლევადში). პლანქტონის ცნობილი კონცენტრაციების ფოტოსინთეზის სიჩქარესა და სინათლის ინტენსივობას შორის ექსპერიმენტულად განსაზღვრული დამოკიდებულებებით (Ryther 1956, Steele 1962), ისევე, როგორც ქლოროფილის



კონცენტრაციათა და წყლის ნაკადში სინათლის გამტარობის გაზომვებით, შესაძლებელია, განი-საზღვროს მთლიანი პროდუქცია ზედაპირის არეალის თითო ერთეულზე. რაც ქლოროფილის მეთოდს სიზუსტეში აკლია, ანაზღაურდება ამ მეთოდის სიჩქარითა და სიმარტივით. ის გამოიყენება პროდუქციის კვლევებში დიდი ფართობის მქონე ზედაპირზე. ერთ-ერთ ამგვარ კვლევაში ნიმუშები აიღეს ერთკილომეტრიანი ინტერვალებიდან





პორტლენდს, მაინსა და იარმუტს შორის (ახალი შოტლანდია) 300 კილომეტრიანი არეალიდან. ამ კვლევამ გამოამჟღავნა საგრძნობი ჰეტეროგენურობა პროდუქციაში (Huntley and Boyd 1984) (ნახ. 10-2).

სპეციფიკურ ადგილებში პროდუქციის დასადგენლოვნური თანამგზავრების აპარატურაც დედამიწის არეკვლის შესაძლებლობების გაზომვის მიხედვით. მზის სპექტრის ხილულ და ინფრანითელ მონაკვეთში შიშველ მიწას ნაკლები არეკვლის შესაძლებლობა აქვს, ვიდრე მცენარეების ფოთლებს. პეტერსონმა და თანამშრომლებმა (Peterson et al. 1987) გვიჩვენეს, რომ წყნარი ოკეანის ჩრდილო-დასავლეთი წინვოვანი ტყის ინფრანითელი სხივების არეკვლა დიდად შეესაბამება ფოთლის არეალის ინდექსს ($m^{-2} m^{-3}$), რაც ცნობილია, რომ პირდაპირ არის დაკავშირებული პირველად პროდუქციასთან. წყლის გარემოში ქლოროფილის კონცენტრაცია შეიძლება განისაზღვროს ზედაპირული წყლის სატელიტური სურათებიდან მოპოვებული ფიტოპლანქტონის პიგმენტების კონცენტრაციათა გაზომვით (ნახ. 10-3).

სატელიტური ფოტოების გადაღება დიდი ფართობის არეალებში ცვლილებების ჩანიშვნისა და თვალყურის დევნების გზაა. სატელიტური ფოტოგრაფირების პოტენციური უზარმაზარია ეკოსისტემათა ფუნქციისა და სტრუქტურის დაკვირვებისა და ანალიზისთვის. პირველადი პროდუქციის ნიშნების გაზომვასთან ერთად, ეს ტექნიკა შეიძლება გამოიყენონ მიწის მოხმარების, ეროზიის, მცენარეულობის გავრცელების, ოკეანეთა ჰიდროლოგიის, მცურავი ყინულის დინების, ტყის დინამიკისა და ლანდშაფტის მრავალი სხვა თვისებების გასაზომად (Quattrochi and Pelletier 1991, Schlesinger 1991). ფიტოპლანქტონის კონცენტრაციათა, წყლის ტემპერატურათა და დინებათა ამსახველი სატელიტური სურათები ნაჩვენებია ნახ. 10-4-ზე.

10.3 ფოტოსინთეზის ღონე იცვლება სინათლის, ტემპერატურის, წყლისა და საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობის მიხედვით

ხმელეთის მცენარეებში ფოტოსინთეზის სიჩქარეზე გავლენას ახდენს მზის გამოსხივების ინტენსივობა, ტემპერატურა, საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობა, მცენარის შესაძლებლობა აიტანოს წყლის კარგვა.

სინათლის ინტენსივობა და ტემპერატურა

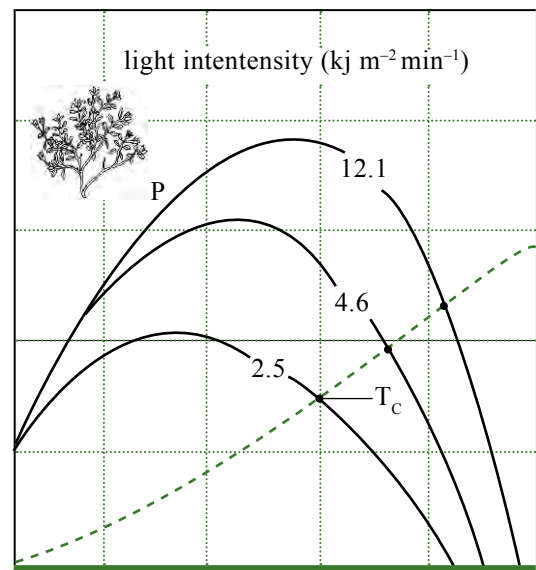
ფოტოსინთეზის სიჩქარე იცვლება სინათლის ინტენსივობის (რომელიც როგორც წესი, ერთი მეოთხედით ნაკლებია მზის სრულ სინათლეზე) ცვლილების პირდაპირპროპორციულად (Ryther 1956,

Kramer 1958, Mooney and Billings 1961, Loach 1967). უფრო კაშკაშა სინათლე ავსებს ფოტოსინთეზურ პიგმენტებს და სინათლის ინტენსივობის ზრდასთან ერთად, ფოტოსინთეზის ტემპი შედარებით ნელა იზრდება ან ჩერდება (Berry 1975). მრავალ მცენარეში საოცრად კაშკაშა სინათლე ასუსტებს ფოტოსინთეზს, რადგან ფოტოსინთეზური რეაქციები დეზაქტივირებული ხდება. მეტიც, კაშკაშა სინათლის არსებობის პირობებში ჩ₂-ის ასიმილაციისთვის პასუხისმგებელი ფერმენტები, ასევე, ზრდის ნახშირწყლების ჟანგვას ჩ₂-ამდე და წყლამდე. ამ პროცესს **ფოტორესპირაცია**ს უწოდებენ (Ogren 1984, Downes and Hesketh 1968).

ფოტოსინთეზის რეაქციას სინათლის ინტენსივობასთან მიმართებაში ორი საყრდენი წერტილი აქვს. პირველი, სახელად **კომპენსაციური წერტილი**, არის სინათლის ინტენსივობის დონე, რომელზეც ფოტოსინთეზი და რესპირაცია ერთმანეთს აბალანსებენ. კომპენსაციური წერტილს ზემოთ მცენარის ენერგიის ბალანსი დადებითია, მის ქვემოთ – უარყოფითი. მეორე საყრდენი წერტილი არის **გაჯერების წერტილი**, რომლის ზემოთაც ფოტოსინთეზის სიჩქარე უკვე აღარ რეაგირებს სინათლის მზარდ ინტენსივობაზე. ხმელეთის მცენარეებს შორის, ისეთ სახეობათა კომპენსაციური წერტილები, რომლებიც როგორც წესი, მზის სრულ სინათლეში (დაახლოებით 500 ვატი ყოველ კვადრატულ მეტრზე წელიწადში) თავს იჩენენ 1-იდან 2-მდე $W\ m^{-2}$ -ზე. ამგვარი სახეობების გაჯერების წერტილები, როგორც წესი, მიიღწევა 30-სა და 40 $W\ m^{-2}$ -ს შორის. ეს კაშკაშა, პირდაპირი მზის სინათლის ენერგიის ერთი მეათედია.

მრავალი ფიზიოლოგიური პროცესის მსგავსად, ფოტოსინთეზი ყველაზე სწრაფად ვიწრო ტემპერატურულ დიაპაზონში მიმდინარეობს. ოპტიმალური ტემპერატურა იცვლება გარემოსთან ერთად, დაახლოებით 16°C-დან (მრავალ ზომიერ სახეობაში) 38°C-მდე (ტროპიკულ სახეობებში). ოპტიმალური ტემპერატურა იცვლება ასევე სინათლის ინტენსივობასთან ერთად ზოგიერთ სახეობაში, როგორიცაა მაგალითად, ალპური უდაბნოების ოსელეურია-ები ავსტრიაში (ნახ. 10-5). სუფთა პროდუქცია დამოკიდებულია რესპირაციის სიჩქარეზე ისევე, როგორც ფოტოსინთეზის სიჩქარეზე. რესპირაცია, როგორც წესი, იზრდება ფოთლის ტემპერატურის ზრდასთან ერთად (Kramer 1958).

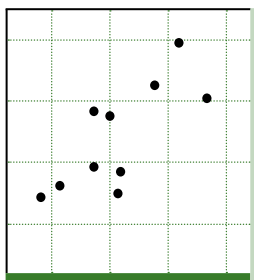
ფოტოსინთეზური ეფექტურობა არის დაცემული სინათლის გამოსხივების ენერგიის პროცენტი, რომელიც სუფთა პირველად პროდუქციად იქცევა ზრდის სეზონის დროს. ის წარმოადგენს გამოსადეგ ინდექსს პირველადი პროდუქციის სიჩქარის გასაზომად ბუნებრივ პირობებში. იქ, სადაც წყალი და საკვები ნივთიერებები სასტიკად არ ზღუდავენ მცენარის პროდუქციას, ფოტოსინთეზური ეფექტურობა მერყეობს 1-დან 2%-ამდე.



რა ემართება ენერგიის დარჩენილ 98-99%-ს? ფოთლები და სხვა ზედაპირი ნებისმიერ ადგილას ირეკლავენ მზიდან დაშვებული სინათლის ენერგიის ერთი მეოთხედთან სამ მეოთხედამდე ნაწილს. ფოტოსინთეზურად აქტიური პიგმენტების გარდა, სხვა მოლეკულები შთანთქმევენ დარჩენილის უმეტეს ნაწილს, რომელიც გარდაიქმნება სითბოდ. სითბო ხელახლა სხივდება, ფოთლის ზედაპირზე ვრცელდება ან იფანტება ფოთლის ზედაპირიდან წყლის აორთქლების პროცესში. მაგალითად, მუხის ტყის კვლევის დროს წლიური დაშვებული ფოტოსინთეზურად აქტიური რადიაცია იყო $1,9 \times 10^6$ კჯ m^{-2} (საშუალო 60 $W\ m^{-2}$). აქედან 56% ფოთლების მიერ შთაინთქმებოდა. წლიური აორთქლება იყო დაახლოებით $0,5 \times 10^6$ კჯ m^{-2} . წყლის აორთქლების 2,24 კჯ g^{-1} დონეზე ტრანსპირაცია უდრიდა $1,1 \times 10^6$ კჯ m^{-2} , რომელიც დაახლოებით მთლიან შთანთქმულ ენერგიას უდრიდა (Loucks 1977).

ტრანსპირაციის ეფექტურობა

პატარა ხვრელები, სახელად სანამეები, რომელთა საშუალებითაც ფოთლები ნახშირორჟანგს და ჟანგბადს ცვლიან ატმოსფეროსთან, ასევე წყლის ორთქლის გამტარები არიან. როგორც მეოთხე თავში განვიხილეთ, ნიადაგის სინოტივის შემცირებისას,



ცხრილი 10-2

საშუალო სუფთა წარმოება და მასთან დაკავშირებული განზომილებები დედამიწის უმსხვილესი ეკოსისტემათა ტიპებისთვის.

ეკოსისტემები	სუფთა პირველადი წარმოება (გ მ ⁻² წლ ⁻¹)	ბიომასა (კგ მ ⁻²)	ქლოროფილი (გ მ ⁻²)	ფოთლის ზედაპირის არეალი (მ ² მ ⁻²)	ბიომასის დაგროვების კოეფიციენტი (წლ)
სახმელეთო					
ტროპიკული ტყე	1,800	42	2.8	7	23
ზომიერი ტყე	1,250	32	2.6	8	26
ბორეალური ტყე	800	20	3.0	12	25
ბუჩქნარი	600	6	1.6	4	10
სავანა	700	4	1.5	4	6
ზომიერი სათიბი მიწა	500	1.5	1.3	4	3
ტუნდრა და ალპური ზონა	140	0.6	0.5	2	4
უდაბნოს ბუჩქი	70	0.7	0.5	1	10
დამუშავებული მიწა	650	1	1.5	4	1.5
ჭაობები	2,500	15	3.0	7	6
საწყლო					
ღია ოკეანე	125	0.003	0.03	—	0.02
კონტინენტური შელფი	360	0.01	0.2	—	0.03
წყალმცენარეთა ზონები და რიფები	2,000	2	2.0	—	1.00
ესტუარიები	1,800	1	1.0	—	0.56
ტბები და დინებები	500	0.02	0.2	—	0.04

(From Whittaker and Likens 1973.)

ნლიური ნალექიანობის შესაბამისად. მაგალითად, პანდიმ და სინგმა (1992) აღმოაჩინეს, რომ სუფთა პირველადი პროდუქცია მშრალ ტროპიკულ სავანაში მერყეობდნენ 329-დან 741 გ/მ² წლ-მდე, სადაც პროდუქციის მაღალი მნიშვნელობები შეესაბამებოდნენ მაღალ ნალექიანობას. უებმა და თანამშრომლებმა (1978) გვიჩვენეს, რომ წყლის ხელმისაწვდომობის გარკვეულ საზღვარს ზემოთ პროდუქცია იზრდება 0,4 გრამით წყლის თითოეულ კილოგრამზე მშრალ უდაბნოებში და 1,1 გ-ით კგ⁻¹-ზე დაბალ ბალახიან პრერიებში და ცივ უდაბნოებში. ამრიგად, წყლის მოცემული რაოდენობა ხელს უწყობს დაახლოებით სამჯერ მეტ მცენარის წარმოებას ცივ კლიმატში, ვიდრე ცხელ კლიმატში. ტყის ეკოსისტემები, რომელთა ტრანსპირაციის ეფექტურობა (შეადგენს დაახლოებით 0,9–1,8 გ კგ⁻¹), შედარებით უგრძნობი არიან წყლის ხელმისაწვდომობის ცვლილებებისადმი, მაგრამ არ ვითარდებიან თუ ნალექიანობა არ აჭარბებს მინიმუმ 50 სმ-ს წელიწადში აშშ-ს ცივ რეგიონებში და

დაახლოებით 100 სმ-ს შედარებით თბილ აღმოსავლეთ და სამხრეთ-აღმოსავლეთ ნაწილებში.

ეკოლოგებმა რ. უიტაკერმა და გ. ლიკენსმა (1973) განსაზღვრეს წყლის და ხმელეთის ეკოსისტემათა წარმომადგენლების სუფთა პირველადი პროდუქცია (ცხრილი 10-2). მათ გამოკვლევათა საიმედოობა ემყარებოდა მრავალი კვლევის შედეგს დიდი რაოდენობის ტექნოლოგიების გამოყენებით, თუმცა ის, რაც მათ ზოგად შედარებითობაში აკლიათ არ თრგუნავს მათი კვლევის ძირითად საგანს — ეკოსისტემათა ზოგად სტრუქტურებს. უიტაკერისა და ლიკენსის დასკვნა გვიჩვენებს, რომ ხმელეთის მცენარეულობის პროდუქცია ყველაზე დიდია სველ ტროპიკებში და ყველაზე ნაკლებია ტუნდრასა და უდაბნოებში. ჭაობიანი ეკოსისტემები, რომლებიც განლაგებული არიან საზღვარზე ხმელეთისა და წყლიან გარემოებს შორის, შეიძლება ტროპიკულ ტყეებზე პროდუქტიულები იყვნენ წყლის მუდმივი სიჭარბის და მცენარის ფესვების გარშემორტყმელ



ნახ. 10-8 ეკოლოგიური პირამიდა. თითოეული პირამიდის ფენის სიგანე წარმოადგენს თითოეული ტროფიკული დონის სუფთა პროდუქტიულობას. ამ კონკრეტული სისტემისათვის ეკოლოგიური ეფექტურობანი არის 20%, 15% და 10% ტროფიკულ დონეებს შორის, მაგრამ ეს სიდიდეები ძალიან იცვლება ერთობებსა და ეკოსისტემებს შორის.

ჭუჭყიან დანალექებში საკვები ნივთიერებების გამუდმებული რეგენერაციის გამო.

ღია ოკეანე ვირტუალური უდაბნოა, სადაც მინერალური საკვები ნივთიერებების იშვიათობა ზღუდავს პროდუქტიულობას ზომიერი ტყეების მეთადამდე ან უფრო მეტადაც (იხ. ცხრილი 10-2). აპველინგის ზონები, სადაც საკვები ნივთიერებები ღრმა წყლებიდან ზედაპირისკენ ამოდიან და კონტინენტური შელფები, სადაც ადგილი აქვს გაცვლას საკვებით მდიდარ ფსკერის დანალექებსა და ზედაპირულ წყლებს შორის, ხელს უწყობენ უფრო მაღალ პროდუქტიულობას. ზედაპირულ ესტუარიებში, მარჯნის რიფებში და სანაპირო წყალმცენარეთა ზონებში პროდუქცია უახლოვდება მახლობლად განლაგებულ ხმელეთის გარემოების წარმოებას (Bunt 1973, Mann 1973, Barnes and Mann 1980, McLusky 1981). პირველადი პროდუქცია მტკნარი წყლის გარემოში მნიშვნელოვნად განსხვავდება საზღვაო საბინადროებისგან, აღწევს რა უმაღლეს მაჩვენებელს მდინარეებში, ზედაპირულ ტბებსა და ტბორებში და ყველაზე ნაკლებს – დინებებსა და ღრმა ტბებში. ზოგადად, ფოსფორი ზღუდავს პროდუქციას მტკნარი წყლის სისტემებში, აზოტი კი – მარილიანში.

10.5 ეკოლოგიური ეფექტურობა ახასიათებს ენერგიის მოძრაობას კვებით ჯაჭვში

მცენარეები თავიანთ „საკვებს“ არაორგანული ნივთიერებიდან აწარმოებენ. აქედან გამომდინარე, მათ **ავტოტროფებს** (სიტყვა-სიტყვით „თვით-გამომკვები“) უწოდებენ. ცხოველები და მიკრო-ორგანიზმების უმრავლესობა, რომლებიც საკვებ ნივთიერებათა დიდ ნაწილს მცენარეთა ქაშით იღებენ, **ჰეტეროტროფები** არიან (სიტყვა-სიტყვით

„სხვებისგან გამოკვებილი“). ცოცხალი ორგანიზმების ორმაგი როლი (საკვების მწარმოებლები და საკვების მომხმარებლები) ეკოსისტემას ტროფიკულ სტრუქტურას სძენს. ამ სტრუქტურას კვებითი ურთიერთობები განსაზღვრავს, სადაც ენერგია მიედინება და საკვები ნივთიერებები ციკლირებენ. ეკოსისტემათა უმრავლესობა შეიცავს უთვალავ ურთიერთდაკავშირებულ ტროფიკულ ინტერაქციას, რომელთაც ერთად ალბულის, **კვებითი ჯაჭვი** ეწოდება. კვებითი ჯაჭვი ბალახიდან მუხლუხომდე, ბელურამდე, გველამდე და ქორამდე აღნიშნავს ენერგიის ერთ კონკრეტულ გზას კვებით ჯაჭვში. კვებითი ჯაჭვის თითოეულ რგოლში ენერგიის დიდი ნაწილი მანამდე იფანტება, სანამ მოიხმარება შემდეგ ტროფიკულ დონეზე არსებული ორგანიზმების მიერ. აფრიკის მთელი ბალახი რომ შეეკრიბოთ ერთად იგი გამოიწვევდა კალიების, ქურციკების, ზებრების, გნუების და ბალახისმჭამელი სხვა ცხოველების მეტ განვითარებასადა ზრდას, მაგრამ ბალახისმჭამელების ეს ჯგუფი გადააჭარბებდა მცირე რაოდენობის ლომებს, აფთრებს და სხვა ხორცის მჭამელებს.

ლინდემანმა 1942 წელს დაადგინა, რომ ენერგიის რაოდენობა, რომელიც აღწევს თითოეულ ტროფიკულ დონემდე, დამოკიდებულია სუფთა პირველად წარმოებაზე კვებითი ჯაჭვის დასაწყისში და იმ ეფექტურობაზე, რომლითაც ცხოველები გარდაქმნიან საკვების ენერგიას საკუთარი ბიომასის ენერგიად, ზრდისა და რეპროდუქციის საშუალებით, თითოეულ ტროფიკულ დონეზე. ფოტოსინთეზის მიერ ასიმილირებული სინათლის ენერგიის 15-დან 70%-ამდე მცენარეები იყენებენ თავიანთი საკუთარი საჭიროებისთვის, რითაც ენერგიის ამ ნაწილს ხელმიუწვდომელს ხდიან მომხმარებლებისთვის. ხორცის და ბალახისმჭამელები მცენარეებზე უფრო აქტიურები არიან და შესაბამისად, ხარჯავენ უფრო მეტ თავიანთ ასიმილირებულ ენერგიას. შედეგად, თითოეული ტროფიკული დონის პროდუქტიულობა,

როგორც წესი, წინამორბედი დონის პროდუქტიულობის მხოლოდ 5-20%-ს წარმოადგენს (ნახ. 10-8). ეკოლოგები ერთი ტროფიკული დონიდან შემდეგზე გადაცემული ენერგიის პროცენტულ მაჩვენებელს **ეკოლოგიურ ეფექტურობას** ან **კვებითი ჯაჭვის ეფექტურობას** უწოდებენ.

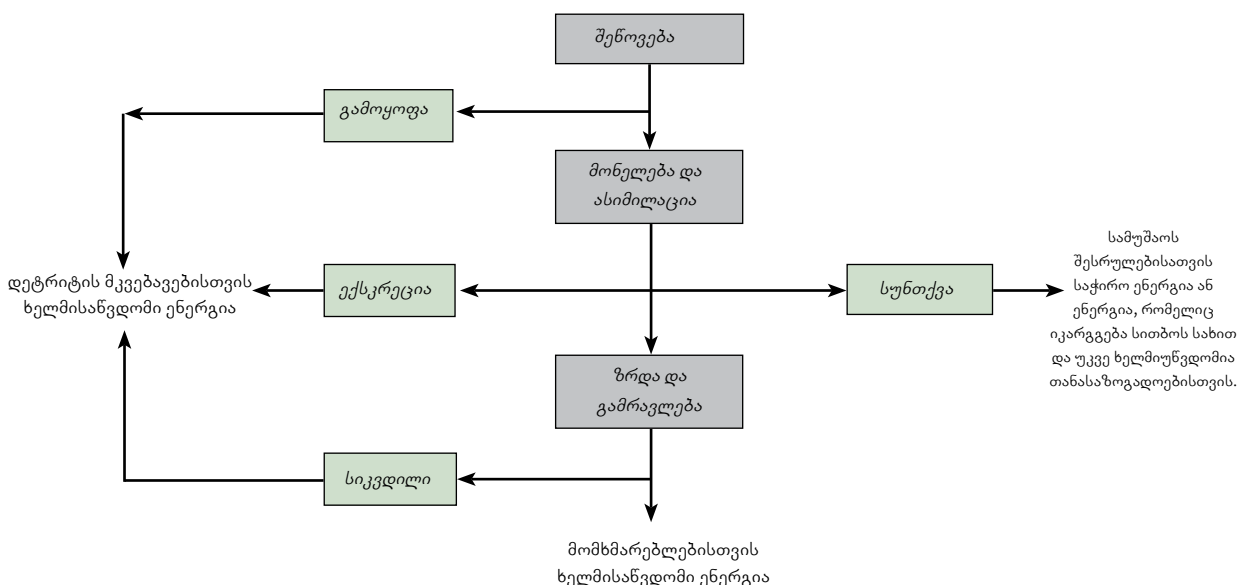
10.6 ინდივიდუალური რგოლი კვებითი ჯაჭვში არის ძირითადი ერთეული კვებით სტრუქტურაში

მოხმარების შემდეგ საკვების ენერგია ორგანიზმში სხვადასხვა გზით მიედინება (ნახ. 10-9). საკვების წყაროს მიუხედავად, ის, რასაც ორგანიზმი შთანთქავს და ინელებს, შეადგენს **ასიმილირებულ ენერგიას**, რომელიც იხარჯება ფუნქციონირება-შენარჩუნებაზე, ქსოვილების შენებაზე ან შეიძლება გამოიყოს გამოუყენებელი გვერდითი პროდუქტების სახით. ცხოველები გამოყოფენ ასევე თავიანთი ასიმილირებული ენერგიის სხვა, როგორც წესი, მცირე ნაწილს აზოტის შემცველი ორგანული ნარჩენების სახით. უპირველეს ყოვლისა, ეს არის ამიაკი, შარდოვანა ან შარდმჟავა. ეს უკანასკნელი იწარმოებიან, როდესაც კვების რაციონი ჭარბ აზოტს შეიცავს, ხოლო ამ ნაერთებს **ექსკრეტირებული ენერგია** ეწოდებათ. ასიმილირებული ენერგიის ნაწილი გამოიყენება მეტაბოლური საჭიროების დასაკმაყოფილებლად, მისი ძირითადი ნაწილი ტოვებს ორგანიზმს სითბოს სახით და შეადგენს **რესპირირებულ ენერგიას**. ორგანიზმში დარჩენილი ასიმილირებული ენერგია ხელმისაწვდომი ხდება ახალი ბიომასის (პროდუქციის) სინთეზისთვის

ზრდისა და გამრავლების გზით, რომლის მოხმარებაც შეუძლიათ ცხოველებს მომდენო, უფრო მაღალ ტროფიკულ დონზე. საკვების მრავალი კომპონენტი უძლებს მონელებას და ასიმილაციას: ქიტინი მწერების გარეთა ჩონჩხში, ბუსუსები, ბუმბულები, ხრტილი, ძვალი და კანის ზოგიერთი შემადგენელი ნაწილი (კერატინი — რქოვანი ნივთიერება) ზოგიერთ ცხოველურ საკვებში და ცელულოზა და ლიგნინი მცენარეულ საკვებში. ეს ნივთიერებები შეიძლება გაიწმინდოს ან დარეგულირდნენ და ენერგიას, რომელსაც ისინი შეიცავენ, ეწოდებათ **გამოყოფილი ენერგია**. თუმცა, გამოყოფილი ენერგია არ იკარგება. ზოგი ორგანიზმი სპეციალიზებულია ამ დაუმორჩილებელი ნივთიერებების მონელებაში. გამოყოფილი ნივთიერებების დიდი ნაწილი ხდება ნიადაგის ორგანული ნივთიერებების ნაწილი მკვდარი მცენარეებისა და ცხოველების ნარჩენებთან ერთად. ამ ნივთიერებებს კოლექტიურად **დეტრიტები** ეწოდებათ. ნიადაგში ისინი შედიან მეორე, **დეტრიტზე დამყარებულ კვებით ჯაჭვში**.

10.7 ასიმილაციისა და პროდუქციის ეფექტურობა განსაზღვრავს ეკოლოგიურ ეფექტურობას

ეკოლოგიური ეფექტურობა არის იმ ეფექტურობების ჯამი, რომლითაც ორგანიზმები ახდენენ თავიანთი საკვები რესურსების ექსპლუატაციას და გადაეცევენ მათ ბიომასად. ეს არის ექსპლუატაციის, ასიმილაციისა და სუფთა პროდუქციების ეფექტურობების ერთობლიობა (ცხრილი 10-3). **ექსპლუატაციის ეფექტურობა** არის ეფექტურობა,



ნახ. 10-9 ენერგიის გადანაწილება საკვები ჯაჭვის ერთ რგოლში, ენერგია შეიწოვება, არის მონელებული და გამოყენებული ზრდისა და გამრავლებისთვის. ენერგია იკარგება გამოყოფის, ექსკრეციის და საბოლოო ჯამში სიკვდილის გზით.

ცხრილი 10-3

ზოგიერთი ენერგეტიკული ეფექტურობის განსაზღვრა

$$\text{ექსპლუატაციის ეფექტურობა} = \frac{\text{საკვების მიღება}}{\text{მსხვერპლთა პროდუქცია}}$$

$$\text{ასიმილაციის ეფექტურობა} = \text{ათვისებული ენერგია}$$

$$\text{სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა} = \frac{\text{პროდუქცია (ზრდა და კვლავნარმოება)}}{\text{ასიმილაცია}}$$

$$\begin{aligned} \text{მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა} &= \text{ასიმილაციის ეფექტურობა} \\ &\quad \times \text{სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა} \\ &= \frac{\text{პროდუქცია}}{\text{მიღება}} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ეკოლოგიური ეფექტურობა} &= \frac{\text{ექსპლუატაციის ეფექტურობა}}{\text{ასიმილაციის ეფექტურობა}} \\ &\quad \times \frac{\text{სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა}}{\text{მომხმარებლის პროდუქცია}} \\ &= \frac{\text{მსხვერპლთა პროდუქცია}}{\text{მომხმარებლის პროდუქცია}} \end{aligned}$$

რომლითაც მოიხმარება მთლიანი ტროფიკული დონის ბიოლოგიური პროდუქცია. კონკრეტული ეკოსისტემისთვის მსხვერპლის ექსპლუატაციის ეფექტურობა იქნებოდა მტაცებლის მიერ შეჭმული ანუ ექსპლუატირებული მსხვერპლის მთლიანი ბიომასის პროპორცია. რადგანაც ბიოლოგიურ პროდუქციათა დიდი ნაწილი მოიხმარება ერთი ან რამდენიმე ორგანიზმის მიერ, ექსპლუატაციის ეფექტურობა აღწევს 100%-ს. მაგრამ მოხმარებულის მხოლოდ ერთი ნაწილი ასიმილირდება მომხმარებლის მიერ. **ასიმილაციის ეფექტურობა** არის მოხმარებული ენერგიის ის სასარგებლო ნაწილი, რომელიც ასიმილირდება. ეფექტურობას, რომლითაც ასიმილირებული ენერგია ერთვება ზრდაში, შენახვასა და გამრავლებაში, ეწოდება **სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა**.

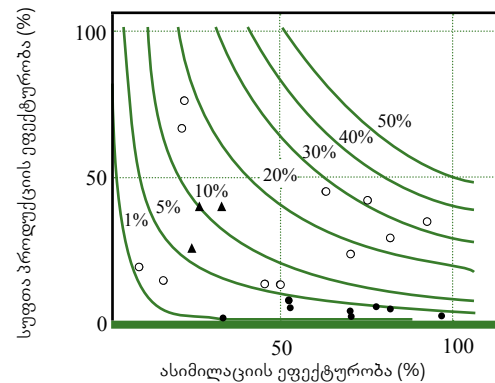
მცენარეებისთვის სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა განისაზღვრება როგორც სუფთა პროდუქციის შეფარდება მასობრივ პროდუქციასთან. ეს ინდექსი ვარირებს 30-იდან 85%-ამდე საბინადრო გარემოსა და ზრდის ფორმაზე დამოკიდებულებით. სწრაფად მზარდი მცენარეებს ზომიერ ზონებში, იქნება ისინი ხეები, მინდვრის ბალახები თუ მოსავლის სახეობები, აქვთ მაღალი სუფთა წარმოების ეფექტურობა (75-85%). მსგავსი ვეგეტაციური

ტიპები ტროპიკებში ავითარებენ უფრო დაბალ სუფთა პროდუქციის ეფექტურობას, დაახლოებით 40-60%. როგორც მოსალოდნელია დაბალ განედებზე რესპირაცია იზრდება ფოტოსინთეზთან შედარებით.

მცენარეული საკვების კვებითი ღირებულება დამოკიდებულია ცელულოზის, ლიგნინის და სხვა მოუხერხებელი ნივთიერებების რაოდენობაზე (Grodzinski and Wunder 1975). ბალახისმჭამელები ახდენენ დაახლოებით ენერგიის 80%-ის ასიმილაციას თესლიდან და 60-70%-ისა ახალგაზრდა მცენარეების თესლიდან (ჩჰენ ანდ ჩჰენ 1970). გრეიზერებისა და ბრაუზერების უმრავლესობა (სპილოები, მსხვილი რქოსანი საქონელი, კალიები) ახდენენ თავიანთი საკვების ენერგიის 30-40%-ის ასიმილირებას. მრავალფეხები, რომლებიც ჭამენ, ძირითადად, ცელულოზისგან და ლიგნინისგან შემდგარ გახრწნილ ხეს და იმ მიკროორგანიზმებისგან, რომლებიც არსებობს გახრწნილ ხეში, ახდენენ მხოლოდ 15%-ის ასიმილირებას საკვების ხარისხის ეფექტი ასიმილაციაზე შეიძლება დავინახოთ იმ ეფექტურობების სახით, რომლითაც ერთი რომელიმე ცხოველი იღებს ენერგიას თავისი საკვების სხვადასხვა ულუფიდან. თეთრი კურდღლის (ეპუს ტიმიდუს) კვლევისას პერსონმა (1983) დაადგინა, რომ მცირე ტირიფის ტოტების ენერგიის ასიმილაციის

ეფექტურობა იყო 39%, რომლიდანაც 5% იკარგებოდა აზოტისშარდის სახით ექსკრეციის დროს. ასიმილაციის ეფექტურობა ნაკლები იყო უფრო დიდი ტოტებისთვის (31%), სავარაუდოდ, მათი სქელი, ნაკლებმონელებადი ღეროს გამო და არცის ხის ტოტებისთვის (23-35%), რომლის ჭამისას კურდღლებს არ შეეძლოთ მუდმივი ნონის შენარჩუნება. კურდღლების საკვებისა და ფეკალიების ბოჭკოვანი შემცველობის (ცელულოზა და ლიგნინი) გაზომვით პერსონმა აღმოაჩინა, რომ ბოჭკოს მომწელებითობა იყო 15-იდან 25%-ამდე. კვების რაციონის საკვები კომპონენტების ასიმილაცია, რომელიც განისაზღვრება მსგავსი შენატანისა და გამონატანების გაზომვით, იცვლებოდა 9%-იდან ფორსფორისთვის 81%-ამდე მაგნიუმისთვის (ნახ. 10-10).

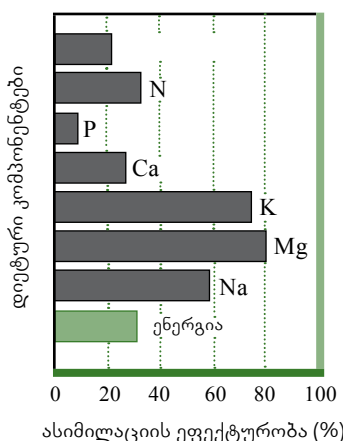
ცხოველური წარმოშობის საკვების მონელება უფრო ადვილად ხდება, ვიდრე მცენარეული წარმოშობის საკვებისა. მტაცებელ სახეობებში ასიმილაციის ეფექტურობა ვარირებს 60-სა და 90%-ს შორის. ხერხემლიანი ცხოველები უფრო ეფექტურად მონელებიან, ვიდრე მწერები, რადგან მოუწელებელი გარეთა ჩონჩხები მწერებში სხეულის უფრო დიდ ნაწილს შეადგენს, ვიდრე ბუნვეი და ბუმბულები ბალახის მჭამელებში. მწერების მჭამელთა ასიმილაციის ეფექტურობა ვარირებს 70%-იდან 80%-ამდე იმ დროს, როდესაც ხორცის მჭამელების ეფექტურობა დაახლოებით 90%-ია. ქსოვილების შენარჩუნება, მოძრაობა და სითბოს წარმოება მოითხოვს ენერგიას, რომელიც ცხოველს შეიძლება, სხვა შემთხვევაში, ზრდისა და გამრავლებისთვის გამოეყენებინა. აქტიური თბილისხლიანი ცხოველები გამოიმუშავენ სუფთა წარმოების დაბალ ეფექტურობას: ფრინველები 1%-ზე ნაკლებს და მცირე ზომის ცხოველები მაღალი რეპროდუქციული ტემპებით – 6%-ამდე. უფრო უმოძრაო ცივისხლიანი ცხოველები, კერძოდ, წყლის სახეობები, გამოყოფენ



○ პოიკილოთერმული წყლის ცხოველები, ● პოიკილოთერმული
▲ პოიკილოთერმული ხმელეთის ცხოველები, ■ ხმელეთის ცხოველები.

ნახ. 10-11 ურთიერთობა ასიმილაციის ეფექტურობასა და სუფთა პროდუქციის ეფექტურობას შორის სხვადასხვა ცხოველში. მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა აღნიშნულია მრუდებით გრაფიკზე. პოიკილოთერმული თბილისხლიანი ცხოველები არიან; პოიკილოთერმული აქეთ სხეულის ცვალებადი ტემპერატურა (From Ricklefs 1979).

თავიანთი ასიმილირებული ენერგიის 75%-ს ზრდისა და გამრავლებისთვის. **მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა**, რომელიც არის ასიმილაციის ეფექტურობის და სუფთა პროდუქციის ეფექტურობის შედეგი, წარმოადგენს მთლიანი ბიომასის პროდუქციის ეფექტურობას ტროფიკულ დონეზე. მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა ხმელეთის თბილისხლიან ცხოველებში იშვიათად აჭარბებს 5%-ს, ხოლო ფრინველებისა და მსხვილი ძუძუმწოვრების ეფექტურობა 1%-ზე ნაკლებია. მცენარეებისთვის მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა ხდება 5%-დან 15%-ამდე დიაპაზონში, ხოლო ზოგიერთი წყლის ცხოველის შემთხვევაში აჭარბებს 30%-ს (ნახ. 10-11).

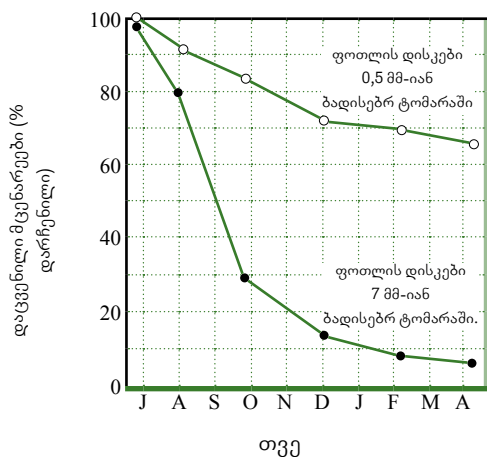


ნახ. 10-10 დიეტური კომპონენტების პროპორცია

ასიმილირებული და მწვედელი თეთრი კურდღლების (*Lepus timidus*) მიერ ზამთრის განმავლობაში. (After Pehrson 1983.)

10.8 სეალეთის ეკოსისტემაში ღოგინი-რებს დეტრიტული კვებითი ჯაჭვი

ხმელეთის მცენარეები, განსაკუთრებით ხე მცენარეები, გადაანაწილებენ თავიანთი პროდუქციის დიდ ნაწილს ისეთი სტრუქტურებისთვის, რომლებიც ძნელიშესაჭმელია, რომ არაფერი ეთქვამონელებაზე. შედეგად, ხმელეთის მცენარეული პროდუქცია სრულდება ორგანული ნაერთებისა და დეტრიტების სახით. ტყეებში, მაგალითად, განსაზღვრულია, რომ წარმოებული მცენარეების ბიომასის 90% ან მეტი ხდება დეტრიტი. დეტრიტი მოიხმარება მტარებელი ორგანიზმების მიერ, მათ შორის, მრავალი სახის მატლის, ლოკოკინის, მწერის, ტიპის, ბაქტერიისა და სოკოს მიერ. უფრო დიდები ამ ორგანიზმთაგან (მატლები, ლოკოკინები და ა.შ.) ახდენენ მხოლოდ დაცვინილ ფოთლებში ხელმისაწვდომი ენერგიის



ნახ. 10-12 დაცვენილი ფოთლების მექანიკური შლა მსხვილი დეტრიტის მჭამელების მიერ მისი სრული მოხმარებისას. ფოთლის დისკები (მცირე ამონაჭრები ფოთლებიდან) მოათავსეს ბადისებრ ტომრებში 7 და 0,5 მმ-ანი ხვრელებით. მცირე შესასვლელები ატარებდნენ ბაქტერიებს, სოკოს და მცირე ზომის ფეხსახსრიანებს, მაგრამ არ უშვებდნენ მსხვილ დეტრიტის მჭამელებს, როგორებიც არიან მატლები და მრავალფეხები. (After Edwards and Heath 1963; in Phillison 1966.)

დაახლოებით 30-45%-ის ასიმილაციას და კიდევ უფრო მცირეს ხეებისგან, მაგრამ ისინი აჩქარებენ ნაგვის გახრწნას, რადგან ასველებენ მცენარეულ დეტრიტს თავიანთ მომწელებელ ტრაქტში და მცირე ნაწილაკები მათ გამოყოფილ ნარჩენებში ქმნიან ახალ ზედაპირს მიკრობების კვებისთვის. მსხვილი დეტრიტის მჭამელების მიერ დეტრიტის მექანიკური შლა ზრდის ამ ნივთიერების მთლიან მოხმარებას. ექსპერიმენტში, რომელშიც მსხვილი დეტრიტის მჭამელები არ დაიშვებოდნენ დეტრიტულ ნივთიერებებთან, ბაქტერიებისა და სოკოების ქმედებებმა გამოიწვიეს ნივთიერებათა მხოლოდ 25%-ის მოხმარება (10-12).

ხმელეთის თანასაზოგადოებებში დეტრიტის და ბალახისმჭამელების დაყოფა წარმოქმნის ორ კვებით ჯაჭვს. პირველის შემადგენლობაშია შედარებით დიდი ცხოველები, რომლებიც იკვებებიან ფოთლიანი მცენარეულობით, ნაყოფითა და თესლებით. მეორე ჯაჭვში შედარებით მცირე ზომის ცხოველები და მიკროორგანიზმებია, რომლებიც მოიხმარენ ნაგავს და ნიადაგის ფენებს. ცალკეული კვებითი ჯაჭვი ხანდახან მნიშვნელოვნად ირევა ერთმანეთში მაღალ ტროფიკულ დონეებზე, მაგრამ დეტრიტის ენერგია, როგორც წესი, კვებით ჯაჭვში უფრო ნელა შედის, ვიდრე ბალახისმჭამელების მიერ მოხმარებული ენერგია.

მტაცებლობაზე და დეტრიტზე დაფუძნებული კვებითი ჯაჭვების შედარებითი მნიშვნელობა ასევე მნიშვნელოვნად ვარირებს ერთობებს შორის. მტაცებლები დომინირებენ ჭარბ პლანქტონიან თანასაზოგადოებებში, დეტრიტის მჭამელები

– ხმელეთის თანასაზოგადოებებში. სუფთა პროდუქციის პროპორცია, რომელიც შედის კვებითი ჯაჭვის ბალახისმჭამელი — მტაცებლის ხაზებში, დამოკიდებულია მცენარის ქსოვილის შედარებით გადანაწილებაზე სტრუქტურულ და მხარდამჭერ ფუნქციებზე ერთის მხრივ და ზრდასა და ფოტოსინთეზურ ფუნქციებზე მეორეს მხრივ. ბალახისმჭამელები მოიხმარენ ზომიერი ფოთოლცვენადი ხეების სუფთა პროდუქციის 1,5-2,5%-ს და მინდვრების პროდუქციის — 12%-ს. ბალახისმჭამელების საკვებად მოხმარება წყლის თანასაზოგადოებებში, როგორც წესი, გაცილებით მაღალია, ის დაახლოებით 60-90%-ს აღწევს ზოგიერთი პლანქტონის თანასაზოგადოებაში (Wiegert and Owen 1971). მაგრამ თანამედროვე სამუშაო გვიჩვენებს, რომ დეტრიტზე დაფუძნებული კვებითი ჯაჭვი შეიძლება, ასევე მნიშვნელოვანი იყოს წყლის სისტემებისთვის (Wetzel 1995).

10.9 რა დრო არის საჭირო იმისთვის, რომ ენერგია გადაკვეთოს მთელი ეკოსისტემა?

კვებითი ჯაჭვის ეფექტურობას განსაზღვრავს იმ ენერგიის ოდენობა, რომელიც საბოლოოდ აღწევს ეკოსისტემის თითოეულ ტროფიკულ დონემდე. ენერგიის მიმოცვლის სიჩქარე ან ინვერსიულად თითოეულ ტროფიკულ დონეზე მისი დაყოვნების დრო წარმოადგენს მეორე ინდექსს ეკოსისტემის ენერგიის დინამიკისთვის. თანასაზოგადოებაში პროდუქციის მოცემული სიჩქარის შესაბამისი ენერგიის დაყოვნების დრო, რომელსაც ასევე **სატრანზიტო დროსაც** უწოდებენ და ენერგიის შენახვა ცოცხალ ბიომასა და დეტრიტში პირდაპირპროპორციულად არიან დაკავშირებული ერთმანეთთან: რაც უფრო დიდია დაყოვნების დრო, მით მეტია ენერგიის დაგროვება.

საშუალო დაყოვნების დრო კვებითი ჯაჭვის გარკვეულ რგოლში, უდრის ბიომასაში შენახულ ენერგიას გაყოფილს სიჩქარეზე, რომლითაც ენერგია გადაიქცევა ბიომასად, ანუ გაყოფილს სუფთა წარმოებაზე:

$$\text{დაყოვნების დრო (წლ)} = \frac{\text{ბიომასაში შენახული ენერგია (კჯ/მ}^{-2}\text{)}}{\text{სუფთა წარმოება (კჯ/მ}^{-2}\text{ წლ}^{-1}\text{)}}$$

ამ განტოლებით ჩვენ ასევე შეგვიძლია გამოვთვალოთ განსაზღვრული დაყოვნების დრო უფრო მასის (გ/მ²), ვიდრე ენერგიის საფუძველზე და ამ შემთხვევაში ის გამოხატავს **ბიომასის დაგროვების კოეფიციენტს**. წვიმიანი ტროპიკული ტყეები აწარმოებენ საშუალოდ 1800გ/მ²წლ⁻¹ და აქვთ საშუალოდ 42000გ/მ² ცოცხალი ბიომასა (Whittaker and Likens 1973a). ამრიგად, ბიომასის

ცხრილი 10-4 ენერგიის საშუალო სატრანზიტო დრო ცოცხალ მცენარეთა ბიომასებში (ბიომასა/სუფთა პროდუქცია) ტიპიურ ეკოსისტემაში

ეკოსისტემა	სუფთა პირველადი		სატრანზიტო დრო (წლ)
	ნარმოება ($\text{გ მ}^{-2} \text{წლ}^{-1}$)	ბიომასა (გ მ^{-2})	
ტროპიკული წვიმიანი ტყე	2000	45000	22,5
ზომიერი ფოთოლცვენადი ტყე	1200	30000	25,0
ბორეალური ტყე	800	20000	25,0
ზომიერი სათიბი მიწა	500	1500	3,0
უდაბნოს ბუჩქი	70	700	10,0
ჭაობი	2500	15000	6,0
ტბა და დინება	500	20	0,04*
წყალმცენარეთა ზონები და რიფები	2000	2000	1,0
ღია ოკეანე	125	3	0,024†

* 15 დღე

† 9 დღე

(Data from Whittaker and Likens 1973.)

დაგროვების კოეფიციენტები ნარმომადგენელი ეკოსისტემებისთვის შეიძლება 20 წელზე მეტი იყოს ტყიან ხმელეთის გარემოში და 20 დღეზე ნაკლები წყლის პლანქტონზე დაფუძნებულ ეკოსისტემებში (ცხრილი 10-4). ეს მონაცემები მხოლოდ საშუალო მაჩვენებლებია მთლიანი სისტემისა. გარკვეული სახის ენერგია სისტემაში უფრო დიდხანს რჩება, დიდი ნაწილი სწრაფად იფანტება. მაგალითად, ფოთლის მჭამელები და ფესვის მჭამელები მოიხმარენ ტყის ხეების მიერ ასიმილირებული ენერგიის დიდ ნაწილს მისი პროდუქციის მთელი წლის განმავლობაში – მის გარკვეულ ნაწილს მცენარის მიერ ასიმილაციის დღეებში (Lawton 1994).

მონაცემები 10-4 ცხრილში ასევე სათანადოდ ვერ აფასებს ენერგიის საშუალო დაყოვნების დროს მცენარის ბიომასაში, რადგან ისინი არ მოიცავს ნაყარში მკვდარი მცენარეებისა და სხვა ოგანიზმების ორგანული ნივთიერებების აკუმულაციას. ენერგიის დაყოვნების დრო დაგროვილ ნაყარში შეიძლება განისაზღვროს შემდეგი განტოლებით:

$$\text{დაყოვნების დრო (წლ)} = \frac{\text{ნაყრის დაგროვება (გ/მ}^{-2}\text{)}}{\text{ნაყრის დაგროვების სიჩქარე (გ/მ}^{-2}\text{წლ)}}.$$

ტყეებში ნაყრის საშუალო ბიომასის ბრუნვის დრო ვარირებს სამი თვიდან, სველ ტროპიკებში, ერთიდან ორ წლამდე, მშრალ და მთიან ტროპიკულ გარემოებში, ოთხიდან თექვსმეტ წლამდე ამერიკის შეერთებულ

შტატების სამხრეთ-აღმოსავლეთში და 100 წელზე მეტი ზომიერ მთებსა და ბორეალურ რეგიონებში (Olson 1963). თბილი ტემპერატურა და სინოტივის სიჭარბე დაბლობ ტროპიკულ რეგიონებში ქმნის ოპტიმალურ პირობებს სწრაფი ბრუნვისთვის.

10.10 ენერგიის ტრანსფერი და აკუმულაცია ალენის ეკოსისტემის სტრუქტურასა და ფუნქციას

ენერგიის დინება და მისი ტრანსფერის ეფექტურობა აჯამებს ეკოსისტემის სტრუქტურის გარკვეულ ასპექტებს: ტროფიკული დონეების რიცხვი, დეტრიტის შედარებითი მნიშვნელობა, ბალახის მჭამელები და მტაცებლური კვება, ბიომასისა და აკუმულირებული დეტრიტის ჩამოყალიბებული მნიშვნელობა და ერთობაში ორგანული ნივთიერებების ბრუნვის სიჩქარე. ამ საზომების მნიშვნელობაზე დავობდა ლინდემანი (1942), რომელმაც შეადგინა პირველი ენერგიის ბიუჯეტი მთლიანი ბიოლოგიური ერთობისათვის – მინესოტას ჩედარ ოგ აკე-ასთვის (კედრის ჭაობიანი ტბა). ენერგიის დინების კვლევების გავრცელება 1950-იანი და 60-იანი წლების განმავლობაში უფრო ცხადად ასახავს ენერგიის, როგორც უწვერსალური მატერიის, ბრუნვის ფასეულობას – ენერგია საერთო დომინატორი, რომლისკენაც მიმართულია ყველა პოპულაცია და მათი მოხმარების აქტები.

ცხრილი 10-5 ლინდებამის მინესოტას ტბის
კვლევების საწყისი შედეგები

ტროფიკული დონე	მიღებული პროდუქცია	
	(კგ/მ ⁻² წლ ⁻¹)	(ჭ მ ⁻²)
პირველადი წარმოება (მწვანე მცენარეები)	2944	0,0934
პირველადი მომხმარებლები (ბალახის მჭამელები)	293	0,0093
მეორადი მომხმარებლები (ხორცის მჭამელები)	54	0,0017

ეკოსისტემის მთლიანი ენერგიის ბიუჯეტი ასახავს ბალანსს შემოსავალსა და ხარჯს შორის ისევე, როგორც საბანკო ანგარიშის შემთხვევაშია. ეკოსისტემა ენერგიას იღებს მწვანე მცენარეებისგან და გარედან სისტემაში ორგანული ნივთიერების ტრანსპორტირებით, როდესაც ფოთოლს ქარი დინებაში აგდებს. როგორც მეცხრე თავში ვნახეთ, ამ უკანასკნელი ტიპის შენატანს ალოქტონური (შეძენილი) შენატანი, ხოლო ადგილობრივ პროდუქციას ავტოქტონური შენატანი ეწოდება.

გ.ვ. მინსელმა (1978) გამოიკვლია ავტოქტონული და ალოქტონური შენატანების შედარებითი რაოდენობები წყლის ეკოსისტემაში. მან მიიჩნია, რომ დიდ მდინარეებში, ტბებსა და საზღვაო ეკოსისტემათა უმრავლესობაში დომინირებს ფიტოპლანქტონის ავტოქტონური წარმოება, მათი რეზიდენტური პოპულაციების და მსხვილი წყლის მცენარეების გამო მაშინ, როდესაც ალოქტონური შენატანები დიდი მნიშვნელობისაა მცირე დინებებში და წყაროებში, ტყეების დახურული კანოპების ქვეშ წყლის მცირე მასებზე დაცემული მცენარეული ნაწილების იმპორტის გამო. მაშინ, როდესაც ეს განზოგადება ფართოდ არის მიღებული, ახლანდელი კვლევები გვიჩვენებენ, რომ ზოგიერთ ტბასა და მდინარეში ალოქტონური შენატანები შეიძლება უფრო მნიშვნელოვანი იყოს, ვიდრე წარმოგვედგინა. ცხოველური ბიომასა მსხვილი მდინარეებისა, რომლებიც პერიოდულად ტბორავენ თავიანთ ნაპირებს, შეიძლება, უპირველეს ყოვლისა, შენარჩუნდეს დატბორილი ტყეების (პოიმას) წარმოებით (ალოქტონური წყარო) (Junk et al. 1989). ასეთი სიტუაცია შეიძლება მოქმედებდეს მცირე დინებებშიც (Meyer 1990). სამხრეთ კვებეკში ოცი ტბის კვლევამ (del Giorgio and Peters 1994) გვიჩვენა, რომ ყველა შემთხვევაში, პლანქტონის თანასაზოგადოებათა მიერ რესპირირებული ნახშირბადის რაოდენობა აჭარბებდა ფიტოპლანქტონის ფოტოსინთეზის საშუალებით შეკავშირებული ნახშირბადის რაოდენობას. კვლევები გვიჩვენებენ, რომ ნახშირბადის ნაკლებობა ივსებოდა ალოქტონურად გახსნილი ორგანული ნახშირბადის საშუალებით.

ლინდემანმა შეადგინა კედრის ჭაობიანი ტბის ენერგიის ბიუჯეტი თითოეულისთვის სამი ტროფიკული დონიდან (ყველა ხორცის მჭამელი ერთად იყო თავმოყრილი) მოკრეფადი სუფთა პროდუქციის გაზომვების და რესპირაციისა და ასიმილაციის ეფექტურობათა ლაბორატორიული კვლევების საფუძველზე. ზრდის სეზონის ბოლოს შეგროვებული ცხოველები და მცენარეები შეადგენდნენ ტროფიკულ დონეებს, რომელსაც მიეწერება თითოეული სახეობა (ცხრილი 10-5).

ლინდემანმა განსაზღვრა რესპირაციის საშუალებით გაფანტული ენერგია რესპირატორული მეტაბოლიზმის კოეფიციენტებიდან ლაბორატორიაში დაკვირვებულ პროდუქციამდე: 0,33 წყლის მცენარეებისთვის, 0,63 ბალახის მჭამელებისთვის და 1,4 უფრო აქტიური ხორცის მჭამელებისთვის ტბებში. მან იანგარიშა ხორცის მჭამელების მასიური პროდუქცია, როგორც ჯამი მათი ალბადი პროდუქციისა ($54 \text{ კგ/მ}^{-2} \text{ წლ}^{-1}$) და რესპირაციისა ($54 \times 1,4 = 76 \text{ კგ/მ}^{-2} \text{ წლ}^{-1}$)

ლინდემანის ენერგიის ბიუჯეტი გარკვეულწილად განსაცვიფრებელია იმით, რომ ორგანიზმებმა მომდევნო ტროფიკულ დონეზე ვერ შეძლეს პირველადი სუფთა წარმოების 83%-ის მოხმარება და 70% მეორადი სუფთა წარმოებისა. ეს ჭარბი წარმოება ტრანსპორტირდება სისტემიდან დანალექების სახით, ტბა ივსება ორგანული დეტრიტების საფარით.

მთლიანი ეკოლოგიური ეფექტურობა (დანალექებითაც კი) ტროფიკულ დონეებს შორის, ენერგიის ტრანსფერი კედრის ჭაობიან ტბაში იყო დაახლოებით 12%. ხუთი სხვადასხვა წყლის თანასაზოგადოების მსგავსი ანალიზების შედეგების შემდეგ კოზლოვსკიმ (1968) დაასკვნა, რომ (1) ასიმილაციის ეფექტურობა იზრდება მაღალ ტროფიკულ დონეებზე, (2) სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა მცირდება მაღალ ტროფიკულ დონეებზე, (3) მასიური პროდუქციის ეფექტურობა ასევე მცირდება და (4) ეკოლოგიური ეფექტურობა (ასიმილაცია ან მასიური პროდუქცია n დონეზე / მასიური პროდუქცია $n-1$ დონეზე) რჩება მუდმივი ტროფიკულ დონეებს შორის და შეადგენს დაახლოებით 10%-ს.

10.11 კვაბითი ჯაჭვების სიგრძე მეზოდუღულია ეკოლოგიური ეფექტურობით

კოზლოვსკის 10%-იანი განზოგადება არ არის ეკოლოგიური თერმოდინამიკის მყარი კანონი. სივერ სპრინგსში, ფლორიდას შტატი, ოდუმმა (1957) გაზომა 17%-იანი ეკოლოგიური ეფექტურობა მწარმოებელისა და ბალახისმჭამელის დონეებს შორის, თუმცა, მხოლოდ 5% ბალახისმჭამელისა და მეორად მომხმარებლებს შორის. ეკოლოგიური ეფექტურობა, როგორც წესი, უფრო დაბალია ხმელეთის სააარსებო გარემოში, ხოლო უკიდურეს ხორცის მჭამელებს ხმელეთის თანასაზოგადოებებში არ შეუძლიათ, იკვებონ საშუალოდ მესამე ტროფიკულ დონეზე მაღლა მდგარი ორგანიზმით მაშინ, როდესაც წყლის მტაცებლებს, შეუძლიათ, მიირთვან მეოთხე-მეხუთე დონეები (Frenchel 1988). ეს არ ნიშნავს, რომ არ არსებობს სამ რგოლზე მეტი ხმელეთის კვებით ჯაჭვებში, მთლიანი ენერგიის პატარა ნაწილმა უნდა იმოძრაოს ათობით რგოლში, ვიდრე ის რესპირაციის გზით დაიფანტებოდეს. თუმცა, ასეთი მაღალი ტროფიკული დონეები, ძირითადად არ შეიცავს საკმარის ენერგიას, რომ სრულყოფილად შეუწყოს ხელი ერთი მტაცებლის პოპულაციას.

ჩვენ შეგვიძლია, განვსაზღვროთ თანასაზოგადოებაში კვებითი ჯაჭვების საშუალო სიგრძე სუფთა პირველადი წარმოებიდან, საშუალო ეკოლოგიური ეფექტურობიდან და უკიდურესი მტაცებლის პოპულაციის საშუალო ენერგიის დინებიდან. მოცემულ ტროფიკულ n დონეზე (მცენარეები არიან 1) მტაცებლისთვის ხელმისაწვდომი ენერგია $[E(n)]$ უდრის სუფთა პირველადი წარმოების პროდუქციას (NPP) და შუალედურ ეკოლოგიურ ეფექტურობას

(ფფ). ამრიგად:

$$E(n) = (EPP) (Eff)^{n-1},$$

როდესაც არის თითოეულ დონეს შორის ტრანს-სფერის ეფექტურობების საშუალო გეომეტ-რიული. საშუალო გეომეტრიული არის მე- $(n - 1)$ -ედი ეფექტურობათა პროდუქტისა:

$$\sqrt[n]{(f_1 f_2 \dots f_{n-1})}.$$

იმ ფაქტის გამოყენებით, რომ $\log(a)(b)^n = \log(a) + n \log(b)$, ჩვენ შეგვიძლია, მივიღოთ შემდეგი შუალედური გამოსახულება ზემოთ მოცემული $E(n)$ -ის განტოლებიდან:

$$\log E(n) = \log(NPP) + (n - 1)\log(Eff).$$

ეს გამოსახულება ადვილად ამოიხსნება n -ისათვის, ტროფიკული დონეების რიცხვისთვის, საშუალო ეკოლოგიური ეფექტურობისა და სუფთა პირველადი წარმოების საფუძველზე:

$$n = 1 + \frac{\log[E(n)] - \log(NPP)}{\log(Eff)}.$$

ამ განტოლების გამოყენებით, ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიანგარიშოთ 7-ამდე ტროფიკული დონეების რიცხვი საზღვაო პლანქტონზე დაფუძნებული ეკოსისტემებისთვის, 5 – სანაპირო წყლის თანასაზოგადოებისთვის, 4 სათიბი მიწისთვის და 3 სველი ტროპიკული ტყისთვის (ცხრილი 10-7). ამ გამოთვლებს შეიძლება ეჭვის თვალთ შევხედოთ, მაგრამ ისინი აღნიშნავენ ენერგიის პირამიდის ზოგად ზომას, რომელიც დაშენებულია პირველადი წარმოების საძირკველზე ეკოსისტემაში.

დასკვნა

1. ეკოსისტემა არის უზარმაზარი თერმოდინამიკური მექანიზმი, რომელიც მუდმივად ფანტავს და კარგავს ენერგიას სითბოს სახით. ეს ენერგია თავდაპირველად აღწევს ეკოსისტემათა ბიოლოგიურ სფეროში ფოტოსინთეზისა და მცენარის პროდუქციის სახით, რომელიც საბოლოო ენერგიის წყაროა ყველა ცხოველისთვის და სხვა არაფოტოსინთეზური ორგანიზმებისთვის.

2. მასობრივი პირველადი პროდუქცია არის ფოტოსინთეზის დროს ფიქსირებული მთლიანი ენერგია. სუფთა პირველადი პროდუქცია ენერგიის აკუმულაციაა მცენარის ბიომასაში. ამრიგად, ეს არის განსხვავება მასიურ პროდუქციასა და მცენარის რესპირაციას შორის. ეკოსისტემათა სუფთა პროდუქცია არის განსხვავება მასობრივ პირველად პროდუქციას, მცენარეთა ენერგეტიკულ საფასურებსა და ნიადაგის ორგანიზმების მიერ მოხმარებულ ენერგიებს შორის.

3. პირველადი პროდუქცია შეიძლება გაიზომოს ერთი ან რამდენიმე მეთოდით ან მათი კომბინაციით: კალორიმეტრია, მოკრეფა/აღება, აირთა ცვლის გაზომვა (ნახშირორჟანგი ხმელეთის გარემოში, ჟანგბადი წყლიან გარემოში), რადიაქტიური ნახშირბადის (^{14}C) ასიმილაცია და ქლოროფილის შემადგენლობაზე დაფუძნებული პროდუქციის ინდექსები.

4. ფოტოსინთეზის სისწრაფე სინათლის ინტენსივობის პირდაპირპროპორციულად იცვლება გაჯერების წერტილამდე (როგორც წესი, 30-40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$), რომლის ზემოთაც ის ნელდება და მცირდება (კაშკაშა სინათლეს აქვს დაახლოებით 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ -ის ტოლი ინტენსივობა). კომპენსაციის წერტილი, რომლის იქითაც ფოტოსინთეზი აჭარბებს რესპირაციას, თავს იჩენს 1-2 W/m^2 -ის ტოლ სინათლის ინტენსივობაზე ხმელეთის მცენარეულობაში. ფოტოსინთეზის ეფექტურობა (მასიური პროდუქცია/დაცემული სინათლის მთლიანი ენერგია) 1-2%-ია გარემოთა უმრავლესობაში.

5. რადგანაც მცენარეები კარგავენ წყალს მათ მიერ ასიმილირებული ნახშირორჟანგის რაოდენობის პირდაპირპროპორციულად, მცენარეთა პროდუქცია მშრალ გარემოში შეზღუდულია წყლის ხელმისაწვდომობით და მერყეობს მის პირდაპირპროპორციულად.

ტრანსპირაციის ეფექტურობა, სუფთა პროდუქციის შეფარდება (მშრალი ნივთიერებათა გრამები) ტრანსპირირებულ წყალთან (კილოგრამები), როგორც წესი, ერთი ორთანაა (გრამებში) და იშვიათად არის 4 გრამი გვალვამდელ სახეობებში.

6. ენერგიისა და ნივთიერებების მოძრაობა კვებით ჯაჭვში ხასიათდება ასიმილაციის ეფექტურობით (ასიმილაცია/მონელება) და სუფთა პროდუქციის ეფექტურობით (პროდუქცია/ასიმილაცია). მიღებული ნივთიერებები, რომლებიც არ ექვემდებარება მონელებას და ასიმილაციას, შეიცავს ენერგიას, რომელიც გამოიყოფა და ხდება დეტრიტზე დამოკიდებული კვებითი ჯაჭვების ნაწილი.

7. ასიმილაციის ეფექტურობა დამოკიდებულია კვების რაციონის ხარისხზე, კერძოდ, მონელებამდელ სტრუქტურის ნივთიერებებზე, რომელსაც ეს საკვები შეიცავს (ცელულოზა, ლიგნინი, ქიტინი, კერატინი) და ვარირებს 15%-დან 90%-ამდე. სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა ყველაზე დაბალია – 1%-დან 5%-ამდე – ცხოველებში, რომლის შენარჩუნების საფასურიც და აქტიურობაც ძალიან მაღალია, განსაკუთრებით ენდოთერმულ ხერხემლიანებში. ეს განსხვავდება იმ 15-45%-ისგან, რომელიც ტიპურია უხერხემლოებისთვის.

8. მასობრივი პროდუქციის ეფექტურობა (პროდუქცია/ჩაყლაპვა) ვარირებს 5-სა და 20%-ს შორის უმეტესობა კვლებში.

9. კვებითი ჯაჭვის ერთეულ რგოლში ენერგიის ან ბიომასის საშუალო დაყოვნების დრო არის ბიომასის შეფარდება სუფთა პროდუქციის სისწრაფესთან. დაყოვნების დრო პირველადი პროდუქციისთვის იცვლება 20 წლიდან ზოგიერთ ტყეებში 20 დღემდე ან ნაკლებამდე წყლის პლანქტონზე დაფუძნებულ თანასაზოგადოებებში.

10. მოსაზრებები ენერგიის დინებასა და ეკოლოგიური ეფექტურობის შესახებ გულისხმობს, რომ უმაღლესი ტროფიკული დონე, რომელზეც მომხმარებლის პოპულაცია შეიძლება შენარჩუნდეს, იწყება მეოთხე დონიდან, ხმელეთის კვებითი ჯაჭვებში, მეშვიდე დონემდე, პლანქტონზე დაფუძნებულ თანასაზოგადოებებში ღია ოკეანეებში.

სავარჯიშოები

- რესპირაცია მცენარეებს შორის მცირე ეკოსისტემებში მოითხოვს $C_6H_{12}O_6$ -ის 9201 გ-ს ყოველ დღე. რამდენი CO_2 არის საჭირო ფოტოსინთეზისთვის ეკოსისტემაში ამ მოთხოვნის შესასრულებლად?
- ცელულოზისა და ლიგნინის გარდა მცენარე შეიცავს 5% ნახშირწყალს, 8% ცილას და 2% ცხიმს. რა რაოდენობის ენერგიას შეიცავს მცენარის ქსივილის 1გ?
- მცენარეები დაჩრდილულ არეალში იღებენ 100 g/m^2 -ს დაშვებული მზის სინათლისა წლიურად. თუ ვივარაუდებთ, რომ ფოტოსინთეზური ეფექტურობა 1,5%-ია, ხოლო არეკვლა 26%, შეადგინეთ სვეტობრივი დიაგრამა, რომელიც აჩვენებს დაშვებული სინათლის (g/m^2) ოდენობას, რომელიც (1) გამოიყენება ფოტოსინთეზში, (2) აირეკლება, (3) იკარგება ტრანსპირაციისას (წარმოიდგინეთ, რომ ტრანსპირაცია წყლის კარგვის ერთადერთი საშუალებაა). რა რაოდენობის ენერგია (kJ/g) იქნება თითოეული ამ კატეგორიისთვის?
- არმოიდგინეთ ენერგიის შემდეგი განაწილება კვებითი ჯაჭვის ტროფიკულ დონეზე: ზრდა და გამრავლება = 600, ასიმილაცია = 720, შთანთქმა = 1000, მსხვერპლთა წარმოება = 10000. გამოთვალეთ (1) ექსპლუატაციის ეფექტურობა, (2) ასიმილაციის ეფექტურობა, (3) სუფთა პროდუქციის ეფექტურობა, (4) მასიური პროდუქციის ეფექტურობა, (5) ეკოლოგიური ეფექტურობა სისტემისა (იხ. ცხრილი 10-3). 10-7 ცხილში მოცემული ეკოლოგიური ეფექტურობის სიდიდეებზე დაყრდნობით, ეკოსისტემათა რომელ ტიპს წარმოადგენს ეს მაგალითი ყველაზე უკეთ?
- ტროფიკული დონის პროდუქტიულობა უდრის $1000 kJ/m^2 წლ^{-1}$ და რეზიდენციის დრო არის 2 წელი. რამდენი წელი დასჭირდება $10000 kJ/m^2$ -ის დაგროვებას ბიომასაში შენახულ ენერგიაში?
- გარკვეული ეკოსისტემისთვის ეკოლოგიური ეფექტურობების საშუალო გეომეტრიული არის 0,264 და = $2000 kJ/m^2 წლ^{-1}$. რამდენი ტროფიკული დონე ექნება ეკოსისტემას? თუ ეკოლოგიური ეფექტურობების საშუალო გეომეტრიული არის 0,40, რამდენი ტროფიკული დონე იქნება სისტემაში?

თავი 16



პოპულაციის რეგულაცია

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ არის პოპულაციის რეგულაცია აღწერილი ლოგისტიკური განტოლებით?
- როგორ ერთიანდებიან ადგილობრივ პოპულაციათა სიმჭიდროვეები ადგილობრივ წონასწორობაში?
- რა განსხვავებაა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ და სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ პოპულაციების რეგულაციებში?
- როგორ არეგულირებენ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები ცხოველებისა და მცენარეების პოპულაციებს?
- როგორ შეენიანააღმდეგენ ჰ.გ.ანდრევართა და ლ.ქ.ბირჩი სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციის რეგულაციის თეორიას?
- როგორ გამოიყენა ფრედერიკ ე. სმიტმა ჰ.გ.ანდრევართას და ლ.ქ.ბირჩის მონაცემები თავის მხრივ მათი მოსაზრების უარსაყოფად?
- რა არის სიმჭიდროვის გაურკვევლობა?

პოპულაციების გამრავლების უსაზღვრო შესაძლებლობის გათვალისწინებით, რა ფაქტორები მოქმედებენ ამ ზრდის შესაჩერებლად? სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, როგორ შეგვიძლია შევეურიგდეთ ფაქტს, რაც ესოდენ დრამატულად არის დემონსტრირებული ადამიანის პოპულაციების მიერ, რომ პოპულაციებს აქვთ უზარმაზარი თანდაყოლილი უნარყ, გაიზარდონ, თუმცა არ ხდება პოპულაციების აფეთქება? რა არეგულირებს პოპულაციას? ამ კითხვებს დიდი ისტორია აქვთ ეკოლოგიაში და წარმოშობილია ჯერ კიდევ დარეინამდებისინი ქმნიან საფუძველს ეკოლოგიური თეორიისა და ექსპერიმენტირების დიდი ნაწილისთვის. ჩვენ ამ საკითხის გარშემო ჩვენი მოსაზრებების ჩამოყალიბებას ამ თავში ვინწყებთ, მაგრამ ეს საკითხი წამოიჭრება ისევ მთელ რიგ მომდევნო თავებშიც.

იმის მიუხედავად, რომ საკითხი პოპულაციის მარეგულირებელი ფაქტორების შესახებ კომპლექსურია, ჩვენთვის უფრო კომფორტულია მთელი რიგი

სხვადასხვა განმარტებების განხილვა პოპულაციის ზრდის შესახებ არსებული ჩვენი ცოდნის საფუძველზე. ზოგადად, იმისთვის რომ პოპულაცია გაიზარდოს, შობადობის დონე ისევე, როგორც სიჩქარე, რომლითაც ერთი პოპულაციის ინდივიდები ინტეგრირდებიან მეორეში, უნდა აღემატებოდეს სიკვდილიანობის დონეს და იმ სიჩქარეს, რომლითაც ინდივიდები ტოვებენ პოპულაციას. მარტივი ტერმინებით, პოპულაციაში იდივიდების მატების (შობადობა, იმიგრაცია) სიჩქარე უნდა იყოს პოპულაციიდან ინდივიდების გამოსვლაზე (სიკვდილიანობა ემიგრაცია) მეტი. ნებისმიერმა ფაქტორმა, რომელიც ამცირებს შენატანს გამონატანთან შედარებით, შეიძლება იმოქმედოს პოპულაციის მარეგულირებლის სახით. ამგვარი ფაქტორები შეიძლება მომდინარეობდნენ ორგანიზმების ყოველდღიური ინტერაქციებიდან (როგორიცაა მტაცებლობა, ბალახის მჭამებლობა და პარაზიტუმი) ან მცენარეების შემთხვევაში, ინდივიდების მიერ რესურსების გამოყენების დინამიკი-

დან. ამგვარი ფაქტორების ინტენსივობა ყველაზე ხშირად დაკავშირებულია ურთიერთქმედი პოპულაციების სიმჭიდროვეზე. სხვა ფაქტორებს, რომლებიც არ არიან დაკავშირებული იმასთან, თუ როგორ ურთიერთმოქმედებენ ორგანიზმები, ასევე შეუძლიათ, დაარეგულირონ პოპულაციები. აი, მაგალითად, როდესაც სასტიკი შტორმი ან საოცრად ცივი ზამთარი ინვესს მალალ სიკვდილიანობას პოპულაციის თითოეულ ასაკობრივ კლასში. ამგვარ ფაქტორებს აქვთ პოპულაციაზე ისეთი გავლენა, რაც არ არის დაკავშირებული სიმჭიდროვესთან. პოპულაციის რეგულირების კომპლექსურობა წარმოშობილია იმ ფაქტიდან, რომ ხშირად ძნელი განსასაზღვრია, რომელი კონკრეტული ფაქტორია ყველაზე მეტად პასუხისმგებელი რეგულაციაზე, როგორ ურთიერთმოქმედებენ სხვადასხვა ფაქტორები და მოაქვს თუ არა რეგულაციას რაიმენაირი წონასწორობა პოპულაციაში.

ამ თავში ჩვენ ჯერ წარმოგიდგენთ პოპულაციის ზრდის რეგულირების კლასიკური მათემატიკური მოდელების ფორმულირებას. იმ დროს, როდესაც ეს მოდელები ზედმეტად მარტივია იმისთვის, რომ ზედმიწევნით ასახონ პოპულაციის რეალური დინამიკა (მართლაც, წიგნის დასაწყისში ჩვენ აღვნიშნეთ, რომ მარტივი ანალიტიკური მოდელები ასახავენ ბუნების არსს, მაგრამ არა მის თითოეულ დეტალს), მათი ფორმები განმარტავენ რეგულაციის ბიოლოგიური მექანიზმების უმეტესობას. ამის შემდეგ, ჩვენ განვიხილავთ მექანიზმებს, რომლებიც რეალურად ზღუდავენ პოპულაციის გავრცელებას და გიჩვენებთ იმ ვნებათაღელვას, რომელიც წარმოიშვა იმის გარშემო, თუ რამდენად ახდენს გავლენას პოპულაციის სიმჭიდროვე პოპულაციის რეგულაციაზე. და ბოლოს, ჩვენ მოკლედ გადავხედავთ რიგ იდეებს, რომლებიც დაკავშირებულია პოპულაციის რეგულირების „არანაწარმოებრივ“ მოდელებთან. პოპულაციის რეგულირების შესახებ ჩვენს მიერ გამოთქმულ მოსაზრებებს ჩვენ მივუბრუნდებით წიგნის მეხუთე ნაწილში, სადაც ჩვენ განვიხილავთ, თუ როგორ შეიძლება პოპულაციები რეგულირდებოდნენ სხვა სახეობის პოპულაციებთან ინტერაქციების მეშვეობით.

16.1 ლოგისტიკური ჰიპოთეზა ალნარს პოპულაციის რეგულირებულ ზრდას

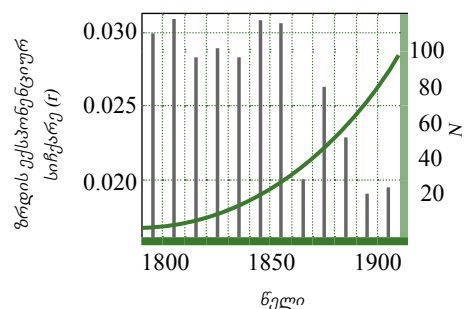
1920 წელს რაიმონდ პერლმა და ლ.ჯ.რიდმა ჯონს ჰოპკინსის უნივერსიტეტის ბიოლოგიური კვლევის ინსტიტუდიდან გამოაქვეყნეს სტატია როცედიდგას ოფ ტჰე ატიონალ ცადემუ ოფ შტაინცეს-ში სახელად “On the Rate of Growth of the Population of the United States since 1790 and Its Mathematical Representation” (აშშ-ს მოსახლეობის ზრდის სისწრაფე 1790 წლიდან და

მისი მთემატიკური გამოსახულება). ეს არის ზუსტი და დანერგული მონაცემები მოსახლეობის შესახებ, რომელიც შეიცავს კოლონიური დროს მონაცემებსაც კი. მართლაც, ამერიკული კოლონიების მოსახლეობის ფენომენალურმა ზრდამ დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა თომას მალთუსზე იმის გამო, თუ რაოდენ სწრაფად შეუძლია ადამიანის პოპულაციის გაიზარდოს. ეს არ იყო ესოდენ თვალსაჩინო შედარებით უფრო მრავალრიცხოვან ევროპულ ქალაქებში მის დროს.

პერლსა და რიდს სურვილი ჰქონდათ, მოეხდინათ აშშ-ს მოსახლეობის მომავალი ზრდის პროექტირება, რომელსაც მათი აზრით უნდა მიეღნია ზღვრისთვის. 1910 წლის პოპულაციის მონაცემები მოსახლეობის ყველაზე უკანასკნელი აღწერა, რომელიც კი ხელმისაწვდომი იყო იმ დროისთვის, აჩვენებდა კლებას ექსპონენციური ზრდის სიჩქარეში (ნახ. 16-1). პერლმა და რიდმა დაასკვნეს, რომ თუ ამ კლებას რეგულარული ხასიათი ექნებოდა, რომლის აღწერაც მათემატიკურად იქნებოდა შესაძლებელი, შესაძლებელი გახდებოდა პოპულაციის მომავალი ზრდის მიმდინარეობის გაგება მანამ, სანამ კლება ექსპონენციური ზრდის სიჩქარეში გაგრძელდებოდა. მათ ასევე დაასკვნეს, რომ ცვლილებები ექსპონენციური ზრდის სიჩქარეში უფრო მეტად დაკავშირებული უნდა ყოფილიყო პოპულაციის ზომასთან, ვიდრე დროსთან, რადგან დროის მასშტაბი თვითნებურია ნებისმიერ კერძო პოპულაციასთან მიმართებაში. ამრიგად, პოპულაციის დაუოკებელი ზრდისთვის დიფერენციალურ განტოლებაში მუდმივი სიდიდე r -ის გამოყენების ნაცვლად ($dN/dt = rN$), პერლმა და რიდმა იგულისხმეს, რომ r მცირდება როცა იზრდება შემდეგი ურთიერთობის მიხედვით:

$$r = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

სადაც r_0 წარმოადგენს თანდაყოლილ ექსპონენციური ზრდის სიჩქარეს, როდესაც პოპულაციის ზომა ძალიან პატარაა (ანუ 0-თან ახლოს) და $-$ გარემოს გადატანითი მოცულობა $-$ წარმოადგენს იმ ინდი-



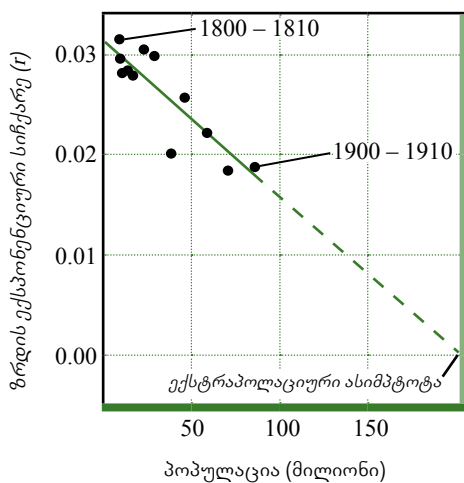
ნახ. 16-1 ზრდა აშშ-ს მოსახლეობაში 1790 და 1910 წლებს შორის (ფუნქციის მრუდი) და ზრდის ექსპონენციური სიჩქარე, თითოეული 10 წლიანი პერიოდის განმავლობაში (ვერტიკალური სვეტები). (Data from Pearl and Reed 1920.)

ვიდთა რიცხვს, რომელთა უზრუნველყოფაც შეუძლია გარემოს. ეს განტოლება შემოსაზღვრავს ფუნქციის სწორი ხაზის მონაკვეთს $-r_0/K$ ფუნქციის მრუდით. (იმის დასაანახად, თუ როგორ მივიღეთ ფუნქციის მრუდი, გაამრავლეთ განტოლების მარჯვენა მხარე r_0 -ზე, რათა მივიღოთ $r_0 - r_0 N/K$. N არის დამოუკიდებელი ცვლადი, ასე რომ, $-r_0/K$ არის ფუნქციის მრუდი.) ამრიგად, თუ $K = 50$ და $r_0 = 2$ ერთ სულ მოსახლეზე პოპულაციის ზრდა შემცირდება $-0,04$ სიჩქარით, როდესაც იზრდება. ურთიერთობა r -სა და პოპულაციის ზომას (N) შორის აშშ-ს მოსახლეობისთვის 1790 და 1910 წლებში ნაჩვენებია ნახ. 16-2-ში.

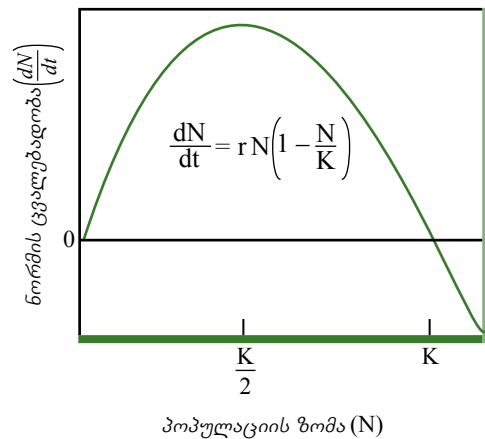
თუ ჩვენ ჩვანაცვლებთ $r = r_0(1 - N/K)$ -ს განტოლებაში შეუფერხებელი ზრდით ($dN/dt = rN$), ჩვენ მივიღებთ შემდეგს:

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

რასაც **ლოგისტიკური განტოლება** ეწოდება. ლოგისტიკური მრუდი მრუდის ფორმისაა $dN/dt = 0$ -ით ორი პოპულაციის სიმჭიდროვისას, როდესაც $N = 0$ და როდესაც $N = K$ (ნახ. 16-3). მრუდის პიკი თავს იჩენს, როდესაც dN/dt აღწევს თავის მაქსიმალურ სიდიდეს, რაც ხდება როდესაც $N = K/2$. ამის სანახავად, მოდით, r_0 იყოს 2-ის ტოლი, ხოლო $K = 50$. თუ $N = K/2$, მაშინ ზემოთ მოცემული განტოლების გამოყენებით $dN/dt = 2(25)[1 - 25/50] = 25$, რაც არის ზრდის მაქსიმალური სიჩქარე (მრუდის კუბი). $N < K/2$ ან $N > K/2$ სიდიდეები შედეგად გვაძლევს სიდიდეებს, რომლებიც 25-ზე ნაკლებნი არიან. ამის



ნახ. 16-2 პოპულაციის ზრდის ექსპონენციური სიჩქარე აშშ-ში თითოეული ათწლეულის განმავლობაში 1790 და 1910 წლებს შორის, გადატანილი გრაფიკზე როგორც პოპულაციის ზომის ფუნქცია ათწლეულის განმავლობაში (საწყისი და საბოლოო რიცხვების საშუალო გეომეტრიული) ნახ. 16-1-ში ნაჩვენებია მონაცემების გამოყენებით. წყვეტილი ხაზი არის სწორი ხაზის $r = r_0(1 - N/K)$ ექსტრაპოლაცია და იგი მორგებულია მონაცემებს.



ნახ. 16-3 ლოგისტიკური მრუდი $dN/dt = rN(1 - N/K)$, სადაც r არის პოპულაციის ზრდის სიჩქარე, არის პოპულაციის ზომა და არის გადატანითი მოცულობა. პოპულაციის ზრდის სიჩქარე dN/dt არის 0-ის ტოლი, როდესაც $N = 0$ ან როდესაც $N = K$. სიჩქარე აღწევს თავის მაქსიმუმს, როდესაც $N = K/2$.

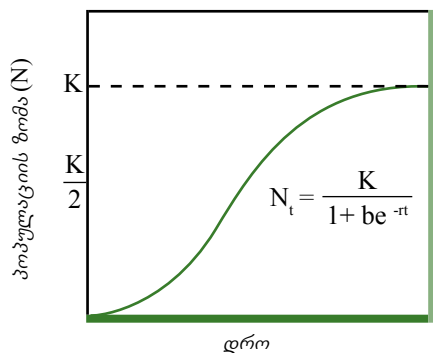
შესამოწმებლად, მოდით, იყოს 20. ჩვენ ვხედავთ, რომ $dN/dt = 2(20)[1 - 20/50] = 24$. როდესაც $N = 30$, $dN/dt = 2(30)[1 - 0,6] = 24$.

მანამდე, სანამ პოპულაციის ზომა არ აჭარბებს გადატანით მოცულობას K -ს – ანუ მანამ, სანამ $N/K < 1$ -ზე ნაკლებია – პოპულაცია ზრდას განაგრძობს, თუმცა დაბალი სიჩქარით. როდესაც N -ის სიდიდე აჭარბებს K -ს სიდიდეს და შეფარდება N/K აჭარბებს 1-ს, მონაცემები ფრჩხილებში $(1 - N/K)$ ხდება უარყოფითი და პოპულაცია მცირდება. რადგანაც პოპულაციები K -ს ქვემოთ იზრდებიან, ხოლო მის ზემოთ მცირდებიან, არის საბოლოო ჯამში არის პოპულაციის თეორიული წონასწორობის ზომა, რომელიც იზრდება ლოგისტიკური განტოლების მიხედვით. (ჩვენ ამგვარი წონასწორობის მნიშვნელობას მოკლედ განვიხილავთ.)

ლოგისტიკური განტოლების მიხედვით პოპულაციის ზრდის დროის კურსი შეიძლება ვიპოვოთ დიფერენციალის შემოტანით, რაც შედეგად გვაძლევს:

$$N_t = \frac{K}{1 + be^{-rt}}$$

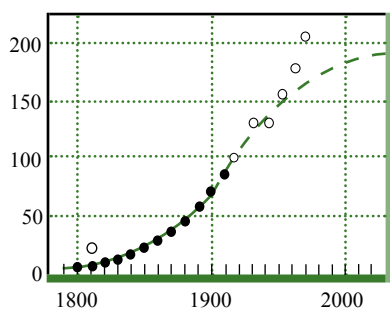
სადაც b არის მუდმივა და ტოლია $[K - N(0)]/N(0)$. b -ს სიდიდე დამოკიდებულია პოპულაციის ზომაზე აღნიშნულ ნულოვან დროს, ესაა 1790 წელი პერლისა და რიდის მონაცემების შემთხვევაში. ეს განტოლება აღწერს სიგმოიდურ, ანუ S-ის ფორმის მრუდს დროით x ღერძზე, ინდივიდების რიცხვით (სიმჭიდროვით) y ღერძზე (ნახ. 16-4). ამგვარ მრუდს დრო-სიმჭიდროვის მრუდი ეწოდება. სიგმოიდური დრო-სიმჭიდროვის მრუდი გვიჩვენებს, რომ პოპულაცია თავიდან ნელა იზრდება და შემდეგ უფრო სწრაფად, როდესაც ინდივიდების რიცხვი იზრდება და საბოლოოდ



ნახ. 16-4 ლოგისტიკური განტოლების თანახმად, რაოდენობრივი ზრდა დროთა განმავლობაში მიჰყვება S -ის ფორმის მრუდს, რომელიც სიმეტრიულია მრუდის გადახრის წერტილისა ($K/2$). ანუ პოპულაციის ზრდის მატებისა და კლების წერტილებს ერთნაირი ფორმა აქვთ.

ისევ ნელა, აღწევს რა თანდათან წონასწორობის რიცხვ K -ს. ნახ. 16-5 გვიჩვენებს დრო-სიმჭიდროვის მრუდს აშშ-ს პოპულაციის ზრდისთვის 1790 წლიდან 1910 წლამდე.

პერლმა და რიდმა მიიღეს საუკეთესო მორგება თავიანთი განტოლებისა პოპულაციის მონაცემებისადმი, როდესაც მოსახლეობის სიდიდე განისაზღვრებოდა 197273000 სულით და r_0 უდრიდა 0,03134, რაც ეკვივალენტურია პოპულაციის გაორმაგებისა 22 წელიწადში. თუმცა მოდით, აქვე გავისხენოთ მეორე თავში ჩვენს მიერ განხილული სტატისტიკური ურთიერთობებიდან, რომ მონაცემები ბუნებრივი სამყაროდან იშვიათად ემყარება იდეალურად ფუნქციურ ურთიერთობებს, მაგრამ ფუნქციურმა ურთიერთობებმა შეიძლება გამოხატონ მონაცემების ტენდენცია. ამრიგად, თუ ბუნების ერთი თვისება X ხაზობრივად იზრდება მეორე y ნიშანთან ერთად, მათი ურთიერთდამოკიდებულება არ იქნება



ნახ. 16-5 ლოგისტიკური განტოლება, რომელიც მორგებულია აშშ-ს მოსახლეობის დინამიკას 1790-1910 წლებში (დიდი შავი წერტილები). მოსახლეობის მომდევნო აღწერები (ლია თეთრი წერტილები) გვიჩვენებენ რიცხვებს დაპროექტებული პოპულაციის მრუდს ზემოთ.

ერთი ერთზე თითოეულ X -სა და მის შესაბამის Y -ს შორის, იმის მიუხედავად, რომ ერთ-ერთზე ფუნქციას შეუძლია ადეკვატურად აღწეროს ურთიერთობა (იხ. ნახ. 2-1). პერლისა და რიდის მიერ მიღებული „მაქსიმალური შესაბამისობა“ ამგვარ სასაფუძვლო ურთიერთობას წარმოადგენს. ამრიგად, იმის მიუხედავად, რომ პოპულაცია 1910 წელს იყო მხოლოდ 91972000 პერლმა და რიდმა შეძლეს, გამოეანგარიშებინათ მისი მომავალი ზრდა. პროექციები ხშირად არასწორია ხოლმე მაშინ, როდესაც მოვლენები და სიტუაცია იცვლება. აშშ-ს პოპულაციამ მიიღწია 197 მილიონს 1960-70 წლებს შორის, როდესაც ის საოცრად სწრაფად იზრდებოდა. ახლა კი ნავარაუდევია კლება, უკანასკნელ წლებში შობადობის საგრძნობლად შემცირების საფუძველზე. თუმცა ეს ყოველივე შეიძლება სწრაფად და საკმაოდ მარტივად შეიცვალოს.

16.2 პოპულაციის მუდმივი ზრდის ხარისხიანი მოდელი ამჟღავნებს ურთიერთობას პოპულაციის სიმჭიდროვსა და ზრდის დონეებს შორის

1790-1910 წლებს შორის აშშ-ს პოპულაციის მონაცემების კონკორდანსი ლოგისტიკური მოდელის დრო-სიმჭიდროვის ფუნქციასთან $N(t)$ საკმაოდ მნიშვნელოვანია. რამდენიმე სხვა ბუნებრივი პოპულაციის დრო-სიმჭიდროვის მონაცემები ძალიან კარგად ერგება ლოგისტიკურ განტოლებას. მართლაც, ლოგისტიკური განტოლება ზოგადად მიიჩნევა საოცრად მარტივ მოდელად იმისთვის, რომ შეასრულოს სპეციფიკური ბუნებრივი პოპულაციების დინამიკის ხარისხობრივი გამომსახველის როლი (Yodzis 1989). ამ მოდელის რეალური სარგებლიანობა მის ხარისხობრივ ქცევაში მდგომარეობს, ანუ პოპულაციები, რომელთა სიმჭიდროვე დაბალია K -ზე იზრდება K -ს მიმართ, ხოლო პოპულაციები, რომელთა სიმჭიდროვე K -ზე მაღალია, მცირდება K -ს მიმართ. მრავალი ბუნებრივი პოპულაცია ამ ხარისხობრივ მაგალითს მისდევს.

ჩვენ არ გვჭირდება ზრდის სიჩქარე dN/dt წარმოვარჩინოთ როგორც N -ის სპეციფიკური ფუნქცია, ჩვენ უბრალოდ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ ის, როგორც N -ის რომელიღაც $f(N)$ ფუნქცია. ამ აზრის და მუდმივი შობადობისა და სიკვდილიანობის პროცესების გათვალისწინებით, შეიძლება განვითარდეს პოპულაციის რეგულაციის ხარისხობრივი მოდელი, რომელიც ამჟღავნებს პოპულაციის რიგ მნიშვნელოვან მახასიათებლებს. პ. იოდზისმა (1989) წარმოგვიდგინა მარტივი მუდმივი დროის პოპულაციის მოდელის ხარისხობრივი ქცევის ცხადი გამოყენება და ჩვენ მის პრეზენტაციას ქვემოთ გთავაზობთ.

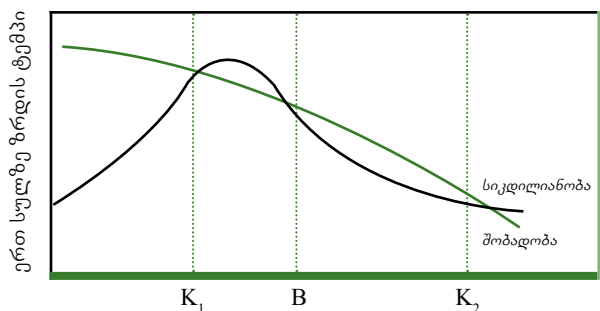
წარმოვიდგინოთ რა მოხდება, თუ ერთ სულ მოსახლეზე შობადობის b და სიკვდილიანობის d დო-

ნების N -ის მუდმივი ფუნქციები რომ იყვნენ და ნახ. 16-6-ზე ასახული ფორმები ჰქონდეთ. ამ გამოსახულებაში შობადობის დონე იკლავს პოპულაციის ზრდასთან ერთად. გაითვალისწინეთ, ნახ. 16-6-ში ნაჩვენები მრუდები არ არის დრო-სიმჭიდროვის მრუდები. მეტიც, ისინი გვიჩვენებენ ურთიერთობას პოპულაციის ზრდასა (ვერტიკალური ღერძი) და პოპულაციის ზომას ან სიმჭიდროვეს (ჰორიზონტალური ღერძი) შორის. სიკვდილიანობის დონე, რომელიც დაბალია, როდესაც პოპულაცია მცირეა, იზრდება -ის გარკვეულ დიაპაზონზე და შემდეგ კლებას იწყებს. ახლა მოდით ვთქვათ, რომ $dN/dt = f(N) = b(N) - d(N)$. სიკვდილიანობის დონის გამოკლება შობადობის დონიდან გვაძლევს ნახ. 16-6-ს, რომელსაც სამი წონასწორობა აქვს [სადაც $b(N) = d(N)$], ერთი 1-ზე, ერთი 2-ზე და ერთიც წერტილზე, რომელსაც ჩვენ -თი აღვნიშნავთ. N -ის ნებისმიერი სიდიდისთვის, სადაც $dN/dt > 0$, პოპულაცია გაიზრდება. ამის მსგავსად -ის ნებისმიერი სიდიდისთვის, სადაც $dN/dt < 0$, პოპულაცია შემცირდება.

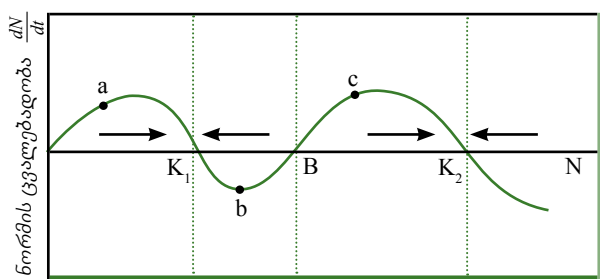
ამის დასაანახად, მოდით, ჯერ განვიხილოთ, რა ხდება K_1 -ის გარშემო. როდესაც $N < K_1$ (ვთქვათ ნახ. 16-6-ის a წერტილში) ზრდის ტემპი $dN/dt > 0$ (მრუდი არის ჰორიზონტალური ღერძის ზემოთ რეგიონში). ამრიგად, პოპულაცია გაიზრდება a -ზე მაღალ რომელიმე დონეზე მომდევნო დროის პერიოდის განმავლობაში, რითაც პოპულაცია დაიწყებს მოძრაობას K_1 -კენ, როგორც ამას აღნიშნავს მარჯვნივ მიმართული ისარი ჰორიზონტალური ღერძის გასწვრივ. თუ მეორე მხრივ, პოპულაციის ზომა არის b წერტილთან 1-ის ზემოთ, მაშინ $dN/dt < 0$ (მრუდი მდებარეობს ჰორიზონტალური ღერძის ქვემოთ რე-

გიონში) და პოპულაცია მცირდება. ასე რომ, პოპულაცია დაიკლავს $N = b$ დონიდან K_1 -სა და b -ს შორის არსებულ დონემდე, რითაც წასწევს პოპულაციას K_1 -კენ, როგორც გვიჩვენებს მარცხნივ მიმართული ისარი ჰორიზონტალური ღერძის გასწვრივ. ეს მოდელი გვიჩვენებს ხარისხობრივად, რომ პოპულაციის ქცევა K_1 წერტილის გარშემო მიმართულია K_1 -სკენ, იზრდება რა მის მიმართულებით K_1 წერტილის ქვემოთ და მცირდება რა მისი მიმართულებით ამ წერტილის ზემოთ. არეალს ღერძის გარშემო და K_1 წერტილის ზემოთ და ქვემოთ, რომელშიც თანხვედრა K_1 , ეწოდება K_1 -ის **მიზიდულობის სფერო** და ჩვენ შეგვიძლია, განვიხილოთ K_1 როგორც ადგილობრივი პოპულაციის წონასწორობა. ნახ. 16-6-ში K_1 -ის სპეციფიკური მიზიდულობის სფერო არის რეგიონი ღერძისა $0-B$ -მდე მაგრამ არა მისი ჩათვლით. თუ ჩვენ K_1 -ს განვიხილავთ როგორც პოპულაციის გადატანით მოცულობას, მოდელი გულისხმობს, რომ პოპულაციის სიმჭიდროვე სტაბილიზდება გადატანითი მოცულობის მიხედვით.

მოდით, ახლა განვიხილოთ ამ მოდელის ქცევა ნახ. 16-6-ის წერტილის მიმართ. ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ თუ პოპულაციის სიმჭიდროვე არის $N = b$, ის განავითარებს პოპულაციის უარყოფით ზრდას და პოპულაცია შემცირდება K_1 წონასწორობის წერტილის მიმართ. თუ პოპულაციის სიმჭიდროვე არის c , მას დადებითი ზრდის სიჩქარე ექნება და გაიზრდება წერტილისგან მოშორებით K_2 წონასწორობის წერტილის მიმართულებით. ანუ წერტილები $N = B$ -სა და $N = K_2$ -ს შორის არიან K_2 -ის მიზიდულობის სფეროში. წერტილი განაცალკევებს ერთმანეთისგან K_1 -სა და K_2 -ის მიზიდულობის სფეროებს და



(ა)



(ბ)

ნახ. 16-6 პოპულაციის ხარისხობრივი ქცევა, რომლის ზრდის ტემპიც $dN/dt = f(N)$. (ა) შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეები პოპულაციის სიმჭიდროვე N -ის ფუნქციები. ამ ჰიპოთეტურ პოპულაციაში შობადობის დონე მცირდება პოპულაციის ზომასთან ერთად მაშინ, როდესაც სიკვდილიანობის დონე ყველაზე მაღალია პოპულაციის საშუალო ზომის დროს. (ბ) მრუდი $f(N)$ არის განხილულია შობადობის დონე $b(N)$ -სა და სიკვდილიანობის დონე $d(N)$ -ს შორის. როდესაც მრუდი ჰორიზონტალური ღერძის ქვემოთაა, სიკვდილიანობის დონე შობადობისა აღემატება და პოპულაციის ზრდის ტემპი dN/dt უარყოფითია, რაც იმას აღნიშნავს, რომ პოპულაცია დაიკლავს. N -ის დიაპაზონებისთვის, სადაც მრუდი განლაგებულია ღერძის ზემოთ, dN/dt დადებითია და პოპულაცია გაიზრდება. წერტილები K_1 და K_2 წონასწორობებია, რადგანაც პოპულაციები მიისწრაფიან მისკენ როგორც ზემოდან, ისე ქვემოდაც. წერტილ B -ს საკონტროლო წერტილი ეწოდება, რადგან მისგან მოშორებით პოპულაცია ან იზრდება ან მცირდება.

მას **საკონტროლო წერტილი** ეწოდება. მაშასადამე, მოდელს, რომელიც ჩვენ ავსახეთ ნახ. 16-6ბ-ზე აქვს ორი მიზიდულობის სფერო, რომელსაც საკონტროლო წერტილი აცალკევებთ. თევზჭერის გავლენას (საუბარია თევზების პოპულაციაზე) რომ შეემცი-რებინა სიდიდემდე B -სა და K_2 -ს შორის, მოდელის მიხედვით, პოპულაცია გაიზრდებოდა K_2 -ის მიმართ და საბოლოო ჯამში გამოკეთდებოდა თევზაობის ზემოქმედებისგან, მაგრამ პოპულაციიდან საკმაო რაოდენობის თევზები რომ ყოფილიყვნენ დაჭერილი პოპულაციის საკონტროლო წერტილის B -ს ქვემოთ შესამცირებლად, მაშინ პოპულაცია აღმოჩნდებო-და უფრო მცირე წონასწორობის წერტილის, K_1 -ის მიზიდულობის სფეროში. ამ შემთხვევაში თევზაო-ბის ზემოქმედების შემცირება პოპულაციას ვეღარ მისცემს შეღავათს, რადგან იგი უკვე იმოქმედებს განსხვავებული მიზიდულობის სფეროში წინ-ამორბედი პოპულაციის რეგულაციის დეს-კრიფცი-ულ მოდელს და განხილვებს 16.1 ნაწილში აღწერი-ლი ლოგისტიკური მოდელის დინამიკის შესახებ, შეიძლება დაეტოვებინათ თქვენზე შთაბეჭდილება, რომ პოპულაციის გადატანითი მოცულობა უცვლე-ლი რიცხვია, რომლის გარშემოც პოპულაცია მუდმი-ვად მერყეობს. მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერე-ბა, რომ პოპულაციის წონასწორობის წერტილი განისაზღვრება გარემო პირობებით და ამის გამო, იგი შეიცვლება დროსა და სივრცეში. როგორც ჩვენ მე-18 თავში ვნახავთ, პოპულაციაში ცვლილების ოდენობა დამოკიდებულია პოპულაციის გარემოში ფლუქტუაციის ძალაზე. უკეთესი იქნება, წარმოვ-იდგინოთ პოპულაციის წონასწორობა, როგორც იმ მომენტისთვის გარემო პირობების ამსახველი. მო-სალოდნელი იქნება, რომ პოპულაცია სტაბილიზდე-ბა წონასწორობის წერტილამდე, თუ ეს წერტილი შენარჩუნებულ იქნება ვრცელი დროის პერიოდის განმავლობაში. ზემოთ მოცემული ხარისხობრივი მოდელი გვანდის მარტივ ჩარჩოს წონასწორობაში ამგვარი ცვლილებების დასანახად. საჭიროა მხ-ოლოდ K_1 -სა და K_2 -ის წონასწორობის წერტილებად წარმოჩენა, რომლებიც სხვადასხვა გარემო პირო-ბების შედეგს წარმოადგენენ.

16.3 პოპულაციები შეიძლება რეგული-რებულ იქნას სიმჭიდროვეზე დამოკიდე-ბული ფაქტორების ეფექტურობით

ლოგისტიკური განტოლება წარმატებით გამოიყ-ენება პოპულაციის ზრდის აღსაწერად ლაბორა-ტორიულ და ბუნებრივ საბინადრო გარემოში. იგი ითვალისწინებს, რომ პოპულაციის ზრდასთან ერ-თად, ზრდის შემაფერხებელი ფაქტორები უფრო მეტ გავლენას ახდენენ სიკვდილიანობასა და ნაყ-ოფიერებაზე. მაგრამ რა ფაქტორებია ეს და რო-გორ მოქმედებენ ისინი? მრავალი რამ ახდენს

გავლენას პოპულაციის ზრდის ტემპებზე, მაგრამ მხოლოდ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ ფაქ-ტორებს, რომელთა ეფექტები იზრდება დაჯგუფე-ბასთან ერთად, შეუძლიათ, მოაქციონ პოპულაცია კონტროლქვეშ. ამ ფაქტორებს შორის, უმთავრესი მნიშვნელობისაა საკვები მარაგისა და საბინადრო გარემოს შეზღუდვა ისევე, როგორც მტაცებლები, პარაზიტები და დაავადებები, რომელთა გავლენაც უფრო მეტად იგრძნობა მჭიდრო, დაჯგუფებულ, ვიდრე იშვიათ პოპულაციებში. სხვა ფაქტორები, როგორცაა ტემპერატურა, ნალექიანობა და ბუნე-ბრივი კატაკლიზმები — ისინი მკვეთრად ცვლიან შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებს პოპულა-ციაში ინდივიდების რიცხვის მიუხედავად. ამგვარ-მა, სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულმა ფაქტორებმა, შეიძლება, გავლენა მოახდინონ პოპულაციის ექსპო-ნენციური ზრდის სიჩქარეზე, მაგრამ ისინი ვერ არე-გულირებენ იმ ზომას, რომელსაც პოპულაცია იღებს გარემოში.

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება ცხოველებში

ექსპერიმენტული კვლევების მთელმა რიგმა გა-მოავლინეს სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე დამოკიდე-ბულების მექანიზმები ცხოველებში. მაგალითად, როდესაც დროფოზილების წყვილი დამწყვედეუ-ლია ბოთლში საკვების მყარი მარაგით, ამ ბუზების შთამომავლები თავიდან სწრაფად იმატებენ რიცხ-ვში, მაგრამ მალე ზღვარს აღწევენ. როდესაც ბუ-ზების წყვილების სხვადასხვა რაოდენობა შეჰყავთ სხვა მხრივ ინდენტური პირობების ბოთლებში, წყვილობით გაზრდილი შთამომავლობის რიცხვი ვარირებს ბოთლში ბუზების სიმჭიდროვის საპირ-ისპირო მიმართულებით (ნახ. 16-7). ეს ეფექტი არის გამოწვეული საჭმლისთვის ლარვების კონკურენცი-ით, რაც იწვევს მაღალ სიკვდილიანობას მჭიდროდ დასახლებულ კულტურებში. ზრდასრულების სი-ცოცხლის ხანგრძლივობაც ასევე მცირდება, მაგრამ მხოლოდ მაღალი სიმჭიდროვის დროს, რომელიც საკმაოდ სცდება დონეებს, რომლებიც გავლენას ახდენენ ლარვების გადარჩენაზე. ახალგაზრდა ინ-დივიდები უფრო ხშირად განიცდიან სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორების საზიანო ეფექტებს ვი-დრე ზრდასრულები.

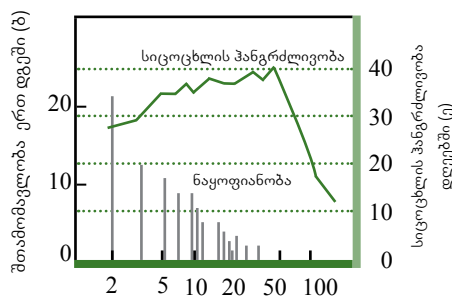
სიმჭიდროვის ეფექტები მარცვლის ხოჭოების სასიცოცხლო ცხრილებზე გამოწვეულია ლარვებს შორის კონკურენციით შეჯგუფებულ პირობებში. ლჰიზოპერტჰა დომინიკა ერთი ციდა ხოჭოა, რო-მელიც ლარვულ განვითარებას ერთი მარცვლის (მაგალითად ხორბლის მარცვლის) ფარგლებში ას-რულებს და ამ თესლით ცოცხლობენ. მდებრებმა შეიძლება, დადონ კვერცხი თესლის ზედაპირზე, სა-დაც ის განვითარებას იწყებს. როგორც კი მარცვალ-

ში მოექცევა, ლარვა ტკეპა უსაფრთხოებით მანამ, სანამ მარტოა. ხორბლის გულს ერთზე მეტი ხოჭოს უზრუნველყოფა არ შეუძლია. როდესაც ორი ლარვა ხვდება ერთმანეთს ერთ მარცვალში, ისინი თავს ესხმიან ერთმანეთს თავიანთი ყბებით და ხშირად სიკვდილამდე ებრძვიან ერთმანეთს.

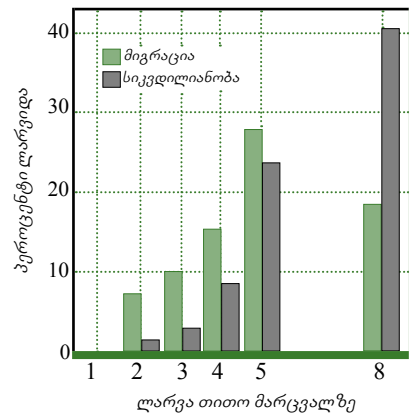
ბრიტანელმა მეცნიერმა ა.ქ.კრომბიმ (1944, 1945) ჩაატარა რიგი ექსპერიმენტებისა მარცვლის ხოჭოებზე შემდეგი პროტოკოლის გამოყენებით. მან დააინფიცირა ხორბლის მარცვლები ერთიდან რვა ლარვამდე, მისცა რა მათ 6 საათი, რომ გამაგრებულიყვნენ მარცვალში. იგი შემდეგ დებდა ინფიცირებულ მარცვალს თევშზე, სადაც კიდევ ხუთი სხვა ხელუხლებელი მარცვალი იყო და ტოვებდა მათ 48 საათი. ექსპერიმენტის დასასრულს მან გადახსნა ყველა მარცვალი, რათა განესაზღვრა, რამდენი ლარვა მოკვდა და რამდენი ემიგრირდა სხვა მარცვალში. შედეგებმა გვიჩვენებს სიმჭიდროვის ძლიერი ეფექტი ლარვების გადარჩენასა და გადაადგილებაზე პირველი 2 დღის განმავლობაშიც კი (ნახ. 16-8).

კრომბის ხოჭოებმა იბრძოლეს ყოველი მარცვლისთვის. ბოლოსდაბოლოს, ერთი მარცვლის სრული მფლობელი ერთი ლარვას იყო. ამ პოპულაციაში სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება მოულოდნელად შემოვიდა თამაშში, როდესაც ლარვების რიცხვი მიუახლოვდა ხორბლის მარცვლების რიცხვს. ამ დონის მიღმა, მიუხედავად ლარვების რიცხვისა, ხორბლის მარცვლებთან შედარებით, საბოლოო შედეგი ყოველთვის ერთი და იგივე იყო: ერთი მარცვალი, ერთი ლარვა. ტერიტორიისთვის ბრძოლა მრავალი სახის ცხოველში არეგულირებს პოპულაციის ზომას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული გზით, აიძულებს რა ახალგაზრდებს ან სოციალურად დამოკიდებულ ინდივიდებს, დატოვონ ადგილობრივი პოპულაციები და სხვაგან ეძიონ საბინადრო.

წყლის რწყილები (*Daphnia pulex*) გავლენას ახდენენ ერთმანეთზე ნაკლებად პირდაპირ, ერთი და იგივე რესურსის მოხმარებით. წყლის თითოეული

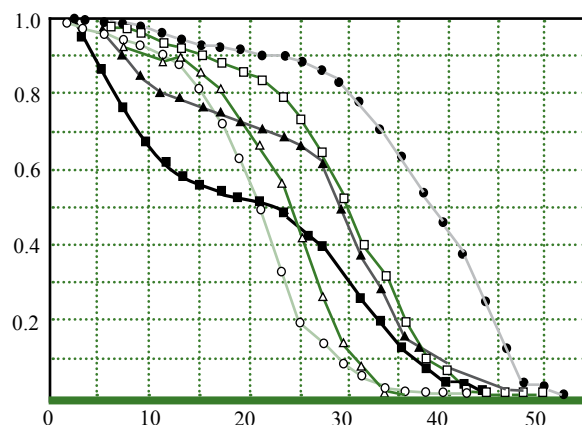
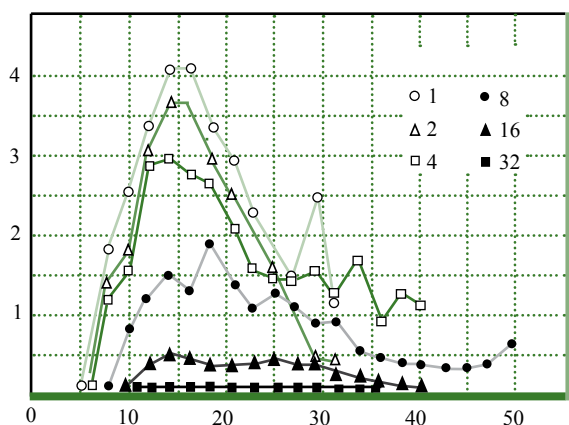


ნახ. 16-7 სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციების რეგულაცია ლაბორატორიული ბუზი როსოპჰილა მელანოგასტერ-ის პოპულაციებში. განგრძობადი ხაზი გვიჩვენებს სიმჭიდროვის გავლენას სიცოცხლის ხანგრძლივობაზე. ვერტიკალური სვეტები – მის გავლენას ნაყოფიერებაზე. (After Pearl 1927.)



ნახ. 16-8 სიმჭიდროვის ეფექტები (თითო მარცვალზე ლარვების რაოდენობა) მიგრაციასა და სიკვდილიანობაზე მარცვლის ხოჭოს *Rhizopertha dominica*-ს პოპულაციაში. როგორც მიგრაცია, ისე სიკვდილიანობა იმატებს სიმჭიდროვის მატებასთან ერთად. (Data from Crombie 1944.)

რწყილი მილიონობით მსხვერპლს მოიხმარს, ესაა ერთუჯრედიანი მწვანე წყალმცენარე და პლანქტონის დიატომები. ლაბორატორულ პირობებში მსხვერპლის თანდათან შეჭმასთან ერთად, საკვების ხელმისაწვდომობა თანდათან კლებულობს, რაც იწვევს შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეების თანდათანობით რეაქციებს მსხვერპლთა სიმჭიდროვეზე. როდესაც წყლის რწყილები დამწყვდეულ იქნენ მცირე ზომის კასრებში, სადაც მათი სიმჭიდროვე აღწევდა 1-32 ინდივიდამდე თითო კუბურ სანტიმეტრზე და სადაც მათ აჭმევდნენ მწვანე წყალმცენარის იდენტურ კულტურებს, ნაყოფიერება მნიშვნელოვნად შემცირდა პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად (ნახ. 16-9ა). თუმცა მოულოდნელად იმ სიმჭიდროვეზე, როდესაც 1სმ3-ზე 8 ინდივიდი იმყოფებოდა, გადარჩენამ იმატა, ვიდრე კლებას დაიწყებდა უფრო მაღალ სიმჭიდროვეზე (ნახ. 16-9ბ). მცირე ზომის სხეულების ზრდა, 8 ინდივიდი 1სმ3 სიმჭიდროვეზე და მაღლა გულისხმობს, რომ საკვები რესურსების გამოლევა პერიოდულ კვებებს შორის ზღუდავდა შობადობის დონეებს და გადარჩენას. ეფექტი აშკარად სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული იყო. პოპულაციის ზრდის გეომეტრიული ტემპი (λ, იხ. თავი 15), რომელიც გამოითვალეს წყლის რწყილის გადარჩენის ცხრილიდან, ხაზობრივად მცირდებოდა მზარდ სიმჭიდროვესთან ერთად და დაეცა 1,0-ზე დაბლა სიმჭიდროვეზე, რომლის დროსაც ერთ კუბურ სანტიმეტრზე 20 ინდივიდი იმყოფებოდა (ნახ. 16-10). ამრიგად ტემპერატურის, სინათლის, წყლის ხარისხის და საკვების ხელმისაწვდომობის პირობებში, რომლებიც მოწყობილი იყო ლაბორატორიაში, აპკინია-ს პოპულაციები მიაღწევდნენ სტაბილურ ზომას დაახლოებით 20 ინდივიდი 1სმ3 სიმჭიდროვეზე,



ნახ. 16-9 ნაყოფიერება (შთამომავლობა თითო მდედრზე დღეში) (ა) და გადარჩენის ალბათობა (ბ) აპჰნია პულეხ-ის ლაბორატორულ პოპულაციებში, როგორც ასაკის ფუნქცია სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე. ნაყოფიერება შემცირდა როდესაც სიმჭიდროვე გაიზარდა. ნაყოფიერება ასევე შემცირდა მდედრების ასაკის ზრდასთან ერთად სიმჭიდროვის ნებისმიერ დონეზე. გადარჩენა ყველაზე მაღალი იყო 1-8-მდე სიმჭიდროვეებს შორის. (From Frank et al. 1957.)

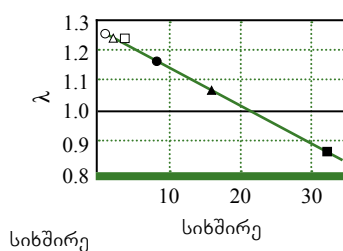
კულტურის სიმჭიდროვის თავდაპირველი ზომის მიუხედავად.

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების კვლევათა უმეტესი ნაწილი ჩატარებულ იქნა ლაბორატორიაში, სადაც პოპულაციაზე გავლენის მომხდენი ფაქტორების გაკონტროლება ექსპერიმენტულად არის შესაძლებელი. ამგვარი სისტემების სიმარტივე არ ტოვებს ლაბორატორული აღმოჩენების რელევანტურობის ეჭვს პოპულაციებთან უფრო კომპლექსურ ბუნებრივ გარემოში, სადაც ფიზიკური პირობები იცვლება მუდმივად, საკვები და მტაცებლობა არ კონტროლდება ექსპერიმენტატორების მიერ. მაგალითად, ზამთრის ამინდმა და სხვა ფაქტორებმა უკანასკნელი წლების განმავლობაში გამოიწვიეს მანდარტეს კუნძულის (6 ჰექტარიანი მიწა ბრიტანული კოლუმბიის სანაპიროსთან) მკვეთრი მერყეობა მაგალობელი ბელურების პოპულაციაში, 4-დან და 72-მდე გამრავლებად მდედრებში და 9-დან და 100-მდე გამრავლებად მამრებში (რცესე ანდ შმიტჰ 1988, შმიტჰ ეტ ალ. 1991). პოპულაციის ზომაში ამ გარემო პირობების მიერ გამოწვეული ცვლილებების საპასუხოდ, სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები აშკარად ზღუდავენ პოპულაციის პროდუქტიულობას მაღალი სიმჭიდროვის წლებში გამრავლებადი მამრების რიცხვის შეზღუდვით (ტერიტორიულობის საშუალებით), თითოეული მდედრის მიერ გამოჩენილი ნაშიერების რიცხვის შემცირებით (გამრავლების პერიოდში საკვები მარაგის შემცირებით) და შემოდგომასა და ზამთარში ახალგაზრდების გადარჩენის შემცირებით (ნახ. 16-11).

იმის მიუხედავად, რომ ბუნებრივი ცვლილებები პოპულაციის ზომებში გვანჯდის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ვიზუალურად წარმოდგენის

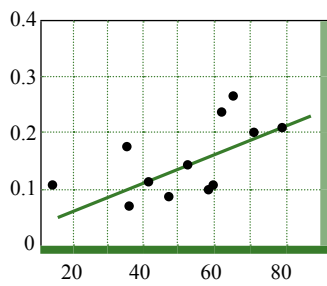
მეთოდს, იდეალურ შემთხვევაში კარგი იქნებოდა, იგივე ექსპერიმენტის ჩატარება ბუნებაში, რაც ლაბორატორიაში ტარდება ხოლმე – ანუ, პოპულაციაში ინდივიდების სიმჭიდროვის შეცვლა ყველაფერი სხვა დანარჩენის იგივე სახით შენარჩუნებით. რეალურად ეს რთული ექსპერიმენტი შეიძლება მიიღწეს მხოლოდ მაშინ, თუ პოპულაციები ინტენსიურად იმართებიან სხვა რომელიმე მიზნით. სანადირო ცხოველები ხშირად ნარჩუნდებიან შეცვლილ დონეებზე სამენეჯმენტო ქმედებების შედეგად და ეკოლოგები სარგებლობენ ამგვარი სიტუაციებით პოპულაციის პროცესების შესასწავლად. თეთრ კუდიანი ირმების (დოცოილეუს ვირგინიუს) შესწავლა ნიუ-იორკის შტატში 1940-იან წლებში ამ მეთოდის მაგალითია (Chaetum and Severinghaus 1950).

ირმების რეპროდუქცია და გადარჩენა პირდაპირ არის დამოკიდებული მათი საკვების ხარისხზე.



ნახ. 16-10 λ-ს სიდიდეები, გეომეტრიული ზრდის ტემპი, რომელიც გამოთვლილია *Daphnia pulex*-ის გადარჩენის ცხრილიდან. პოპულაციის ზრდის ტემპი მცირდება სიმჭიდროვის ფუნქციის ზრდასთან ერთად. (სიმბოლოები მოცემულია ნახ. 16-9-ის მიხედვით.) (After Laughlin 1965.)

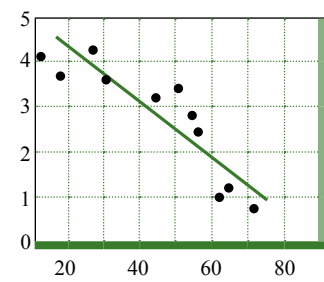
მამრებს შორის მამომსვლელების პროპორცია



ტერიტორიული მამრების რიცხვი.

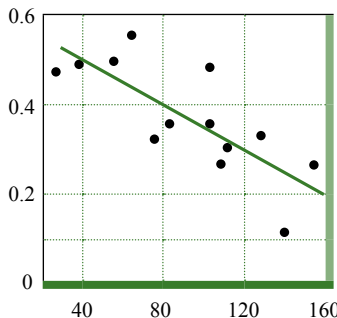


თითო მდედრის მიერ გამოჩეკილი ახალშობილები



გამრავლებადი მდედრების რიცხვი

გადარჩენილი ახალგაზრდების პროპორცია



ზრდასრულების რიცხვი შემოდგომაზე

ნახ. 16-11 მანდარტის კუნძულის მგალობელი ბელურების (ელსპიზა მელოდია) პოპულაციათა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება. მზარდ შეჯგუფებასთან ერთად მცირე კუნძულზე გაიზარდა მამრების რაოდენობა, რომლებსაც ხელი ეშლებოდათ ახალი ტერიტორიების ათვისებაში („მიმოსვლელები“) და თითო მდედრის მიერ წარმოებული გამოჩეკვების რიცხვი, ისევე როგორც ამ ნაშთების გადარჩენა ზამთარსა და შემოდგომაზე, შემცირდა. (After Arcese and Smith 1988, Smith et al. 1991.)

ირმები ფოთლებით იკვებებიან და მათ სჭირდებათ დიდი რაოდენობით ახალ ამოსული ფოთლები საკვები ნივთიერებების მაღალი შემცველობით, ზრის მაღალი ტემპების შესანარჩუნებლად და ნორმალური გამრავლებისთვის. აღმოჩნდა, რომ ნიუ-იორკის თეთრკუდიან ირმებში მაკედმყოფი მდედრების პროპორცია და ემბრიონების საშუალო რიცხვი თითო მაკე მდედრზე პირდაპირ იყვნენ დაკავშირებული პირობათა დიაპაზონზე (ცხრილი 16-1). განსხვავებებმა თითოეულ საკვერცხეში ყვითელი სხეულის

რიცხვსა და ემბრიონების რიცხვს შორის გვიჩვენებს ემბრიონთა სიკვდილი და რეზორცია. ცენტრალურ ადირონდაკულ არეალში, სადაც ირმების საბინადრო ადგილები იშვიათი იყო, ოვულაცია კი დიდად იყო შემცირებული. ზედმეტი ბალახისმძოველობით გამოწვეული ბალახის გავრცელების დიაპაზონის მოშლა ხშირად შეიძლება შემობრუნებულ იქნას სელექციური ნადირობით მჭიდრო პოპულაციების შესამცირებლად. როდესაც დეზარის მთა გაიხსნა ნადირობისთვის თეთრკუდიანი ირმების პოპულაცია შემცირდა, ბალახის საფარის დონეც და გამრავლებაც საოცრად გაუმჯობესდა (ცხრილი 16-2).

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება მცენარეებში

ცხოველების მსგავსად, მცენარეები განიცდიან მაღალ სიკვდილიანობას და დაბალ ნაყოფიერებას მაღალ სიმჭიდროვეებზე. მცენარეების საერთო რეაქცია რესურსებისთვის ინტენსიურ კონკურენციაზე არის შენელებული ზრდა, რომლის შედეგადაც მცირდება ნაყოფიერება, რაც ამცირებს გადარჩენის შანსს. სელის (Linum) მცენარის ზომები, რომლებიც აღწევდნენ სიმწიფეს სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე, ავლენენ ამ მოქნილობას (ნახ. 16-12). როდესაც თესლი დათესილ იქნენ იშვიათად, 60 ცალი 182-ზე, ინდივიდების მოდალური მშრალი წონა მერყეობდა 0,5 და 1 გრამს შორის, ხოლო მრავალი მცენარე წონით 1,5 გრამს აჭარბებდა (არპერ 1967). როდესაც თესლი დათესილ იქნა 1440 და 3600 თესლი 182 ფართობზე, ინდივიდების უმრავლესობა 0,5 გრამზე ნაკლებს იწონიდა და ძალიან ცოტა აღწევდა დიდ ზომას. ცვლილებები მცენარის ზომაში გამოწვეულია შემთხვევითი ფაქტორების მიერ ადრეულ ჩითილობის ფაზაში, კერძოდ, ფესვგადგმის თარიღი და იმ ადგილმდებარეობის ხარისხი, სადაც მცენარე იზრდება. ადრეული ფესვგადგმა ხელსაყრელ ადგილას, აძლევს მცენარეს ზრდის თავდაპირველ უპირატესობას სხვებზე, რაც კიდევ უფრო იზრდება როდესაც დიდი მცენარეები იზრდებიან და ავიწროვებენ თავიანთ მცირე ზომის მეზობლებს.

მცენარეთა მოქნილობა ზრდის უნარში თავიდან ვერ იცილებს სიკვდილიანობას შეჯგუფებულ შემთხვევებში. როდესაც რიგგარეშად ცანადენსის-ის თესლი დათესილ იქნა 100000-ის ოდენობით 182 ფართობზე (რაც ექვივალენტურია დაახლოებით 10 თესლისა ნეკა თითის წვერის ოდენა ტერიტორიაზე), ახალგაზრდა მცენარეები სასტიკ კონკურენციაში იყვნენ ერთმანეთთან (Harper 1967). როდესაც ჩითილები გაიზარდნენ, მრავალი მოკვდა და გადარჩენილი ჩითილების სიმჭიდროვე შემცირდა (ნახ. 16-13). თუმცა ამავედროულად გადარჩენილი მცენარეების ზრდის ტემპები აჭარბებენ პოპულაციის კლების ტემპებს და ნათესების მთლიანი წონა

ცხრილი 16-1 თეთრკუდიანი ირმების (დოცოილუს ვირგინიანუს) რეპროდუქციული პარამეტრები ნიუ-იორკის შტატის ხუთ რეგიონში, 1939-1949

რეგიონი*	მაკე მდედრების პროცენტული მაჩვენებელი	ემბრიონები თითო მდედრზე	წითელი სხეული თითო კვერცხუჯრედში
ყდასავლური (საუკეთესო დიაპაზონი)	94	1.71	1.97
ქასტილის პერიფერია	92	1.48	1.72
ცენტრალური ქასტილი	87	1.37	1.72
ადირონდაქის პერიფერია	86	1.29	1.71
ცენტრალური ადირონდაქი (ყველაზე ცუდი დიაპაზონი)	79	1.06	1.11

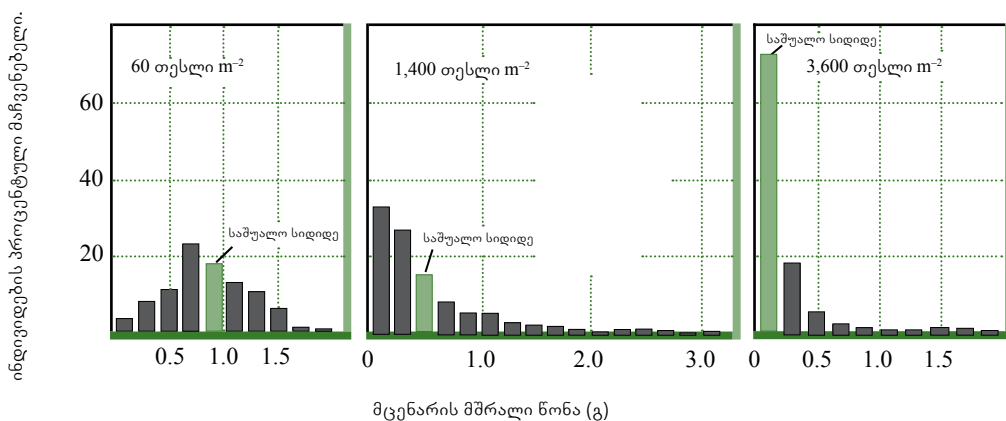
*მონაცემები დიაპაზონთა გამძლეობის მიხედვით, კლებადობით.

(From Chaetum and Severinghaus 1950.)

ცხრილი 16-2 თეთრკუდიანი ირმების (დოცოილუს ვირგინიანუს) რეპროდუქციული პარამეტრები ნიუ-იორკის შტატის ადირონდაქის მთების დებარის მთის არეალში ნადირობამდე და მის შემდეგ

	მაკე მდედრების პროცენტული მაჩვენებელი	ემბრიონები მდედრზე	ყვითელი სხეული თითო კვერცხუჯრედზე
1939-1943 (ნადირობამდე)	57	0.7	0.60
1949 (ინტენსიური ნადირობის შემდეგ)	100	1.78	1.86

(From Chaetum and Severinghaus 1950.)



(ა)

(ბ)

(ც)

ნახ. 16-12 სელიც (ინუმ) მცენარეების პოპულაციაში ინდივიდების მშრალი წონის განაწილება დაბალ სიმჭიდროვეზე (ა) და ორ მაღალ სიმჭიდროვეზე (ბ და ც). (After Harper 1967.)

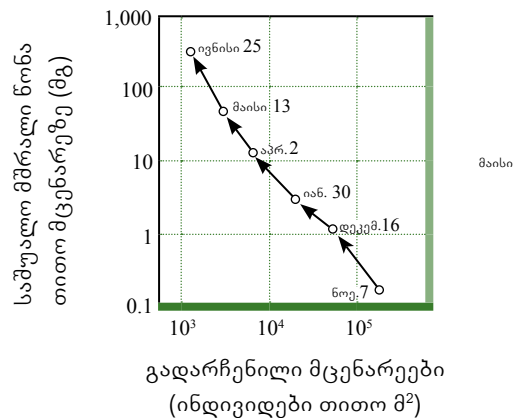
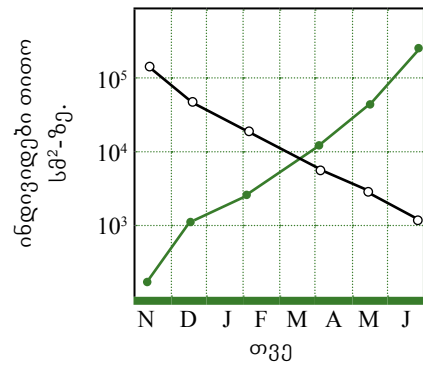
იზრდება. მთლიანი ზრდის სეზონის განმავლობაში თითოეული მცენარის საშუალო წონაში ათასმაგმა ზრდამ დააბალანსა ათასმაგი კლება პოპულაციის სიმჭიდროვეში.

მრავალი ამგვარი ექსპერიმენტების შედეგები გვაძლევს განსაკუთრებულ მახასიათებელს: როდესაც ჩვეულებრივი მცენარის წონის ლოგარითმი გადატანილია გრაფიკზე სიმჭიდროვის ლოგარითმის ფუნქციის სახით, ზრდის სეზონის განმავლობაში შეგროვილი მონაცემები ეცემიან ხაზზე დაახლოებით $-3/2$ კუთხით (ნახ. 16-14). მცენარეთა ეკოლოგები ამ ურთიერთობას მცენარის საშუალო წონასა და სიმჭიდროვეს შორის უწოდებენ თვით-გაიშვითებად მრუდს. ამ ურთიერთობის რეგულაცია იმგვარია, რომ მრავალი მას $-3/2$ ხარისხობრივ კანონს უწოდებს.

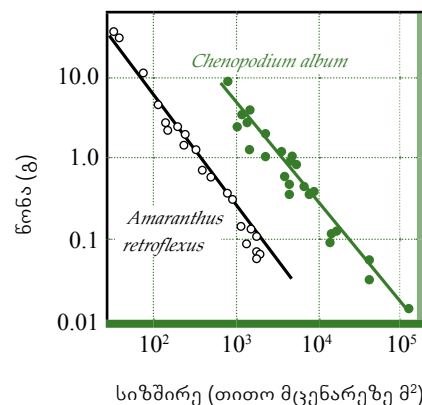
სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები როგორ წესი, კონტროლს ქვეშ აქცევენ პოპულაციას და ინარჩუნებენ მის ზომას რესურსების ხელმისაწვდომობისა და გარემო პირობების მიერ დაწესებულ გადატანით მოცულობასთან ახლოს. ცვლილებები ამ პირობებში და რესურსებში მუდმივად იწვევენ ახალ წონასწორობას, რომელთა შესაბამისად პოპულაციები იზრდებიან ან მცირდებიან. მეტიც, მოულოდნელი გამყინვარებით, სასტიკი შტორმით ან ოკეანეთა დინებაში გამოწვეული კატასტროფული ცვლილებები გარემოში ხშირად ამცირებენ პოპულაციებს, ზოგჯერ გადატანითი მოცულობის დონის ქვემოთაც კი და დასაბამს უდებენ პოპულაციათა აღდგენის პერიოდებს. ამრიგად, იმის მიუხედავად, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები არეგულირებენ პოპულაციებს, ცვლილებები გარემოში ასევე იწვევენ ფლუქტუაციებს პოპულაციაში.

16.4 ანდრეჰარტამ და ბირჰამ ეჭვქვეშ დააყენეს პოპულაციის რაოდენობის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაცია

1954 წელს გამოქვეყნდა ორი მნიშვნელოვანი წიგნი პოპულაციის ბიოლოგიის შესახებ. თითოეული თავის მხრივ საინტერესო იყო, მაგრამ კიდევ უფრო აღსანიშნავი იყო შეხედულებათა უდიდესი ოპოზიცია. ინგლისელი ორნიტოლოგი დევიდ ლეკი თავის წიგნში „თქვე აუტრალ ლეგულაციონ ოფ ნიმალ უმბერს“-ში (ცხოველთა რაოდენობის ბუნებრივი რეგულაცია) მტკიცედ ამტკიცებდა პოპულაციის ზომის რეგულირებას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორებით, კერძოდ საკვებით, მტაცებლობით და დაავადებებით. მისმა არგუმენტებმა და საბუთებმა მხარდაჭერა შემატეს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების თეორიას და ლოტკას, გაუსის, ნიკოლსონისა და სხვების მიერ წამოყენებულ იდეას



ნახ. 16-13 (ა) პროგრესული ცვლილება მცენარის წონაში და პოპულაციის სიმჭიდროვეზე ექსპერიმენტულ თესვაში რიგგერონ ცანადენსის-ისა, რომელიც დათესილია 100000 თესლი 182 სიმჭიდროვით. (ბ) ურთიერთობა მცენარის სიმჭიდროვესა და მცენარის წონას შორის სეზონის მსვლელობისას. (After Harper 1967.)



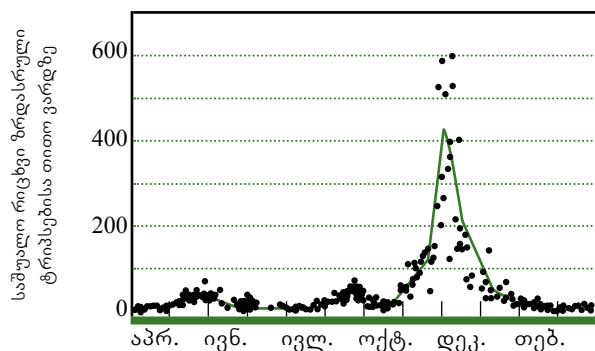
ნახ. 16-14 ცვლილებები მცენარეთა სიმჭიდროვეში და მცენარეთა საშუალო წონაში დროსთან ერთად *Amaranthus retroflexus*-ისა და *Chenopodium album*-ის მცენარეებისთვის. ორი ცვლადი დაკავშირებულია $-3/2$ ($-1,5$) დახრილობით, რომელიც ამ სახის ექსპერიმენტებში საოცრად გამოყენებადია. (After Harper 1977.)

პოპულაციის რეგულირების შესახებ წონასწორობის ზღვარის გარშემო.

იგივე ნელს ავსტრალიელმა ენტომოლოგებმა პ.გ.ანდრევართამ და ლ.ქ.ბირქმა გამოაქვეყნეს „ისტრიბუტიონ ანდ ბუნდანცე ოფ ნიმალს“ (გავრცელება და ცხოველების სიჭარბე), სადაც ისინი ამტკიცებდნენ, რომ პოპულაციათა უმრავლესობაზე, კერძოდ კი მწერებისა და სხვა მცირე უხერხემლოების პოპულაციებზე, უპირველეს ყოვლისა, გავლენას ახდენენ სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორები და რომ პოპულაციის ზრდისთვის ხელსაყრელი გარემოე პირობების პერიოდები, საბოლოო ჯამში, აკონტროლებენ პოპულაციის ზომას:

ცხოველების რიცხვი ბუნებრივ პოპულაციაში შეიძლება სამი გზით იქნას შეზღუდული: (ა) მატერიალური რესურსების ნაკლებობით, როგორცაა საკვები, საბუდე-ბელი ადგილები და ა.შ.; (ბ) ამ მატერიალური რესურსების ხელუმიუწვდომლობით, ცხოველების გაფანტვა და ცუდი ძებნის უნარის შედეგად და (გ) დროის ნაკლებობით, როდესაც ზრდის სიჩქარე რ დადებითია. ამ სამი გზიდან პირველი შესაძლოა ყველაზე ნაკლებ, ხოლო ბოლო ყველაზე მეტად მნიშვნელოვანია ბუნებაში. რაც შეეხება C-ს ფლუქტუაცია r-ის სიდიდეში, შეიძლება გამოწვეული იყოს ამინდის, მტაცებლობის ან გარემოს სხვა ნებისმიერი კომპონენტის მიერ, რომლებიც გავლენას ახდენენ ზრდის ტემპზე”.

მართალია, ანდრევართამ და ბირქმა ჩამოთვალეს საკმარისზე მეტი სამხილები თავიანთი შეხედულების დასაცავად, რომ ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარეები ასახავენ სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ ფაქტორებს, მათ კვლევაში იგრძნობოდა ჯ. დავიდსონის და ანდრევართას მიერ ადელაიდას მახლობლად პატარა პარაზიტ მწერებზე თჰრიპს იმაგინის ჩატარებული კვლევის გავლენა. ტრიპსები, რომლებიც აინფიცირებენ ვარდებსა და სხვა კულტივირებულ მცენარეებს, გადიან რეგულარული ზრდის პერიოდებს, როდესაც ხელსაყრელი სეზონური პირობები ჭარბობენ, რასაც მოსდევს სწრაფი კლება პოპულაციისა, როდესაც პირობები ნაკლებ ხელსაყრელია (ნახ. 16-15). ადელაიდაში ხმელთაშუა ზღვისეული კლიმატია: ზამთარი ცივი და წვიმიანია, ზაფხული ცხელი და მშრალი. ტრიპსები ძირითადად არსებობენ მცენარის მტვერზე, რომლის სიჭარბეც სეზონურად ვარიებს მცენარეების პროდუქციასთან ერთად. გაზაფხულს (ოქტომბრიდან დეკემბრამდე სამხრეთ ნახევარსფეროში) მოაქვს სინოტივის, სითბოსა და მცენარის დამტვერვის იდეალური კომბინაცია. თუმცა ადელაიდას კლიმატი საკმარისად რბილია და ზოგიერთი ყვავილი ყოველთვის ხელმისაწვდომია. ასე რომ, ტრიპსები აქტიურნი რჩებიან მთელი წლის განმავლობაში. თუმცა, ზამთრის განმავლობაში ცივი ტემპერატურის დამორგუნველი ეფექტები განვითარების ტემპებსა და ნაყოფიერებაზე იწვევენ კლებას ტრიპსების პოპულაციაში. პოპულაციის ზრდას ასევე აკონტრო-



ნახ. 16-15 თრიპს იმაგინის რიცხვი თითო ვარდზე 1932 წლის აპრილიდან 1933 წლის მარტის ჩათვლით ადელაიდას მახლობლად, ავსტრალიაში. ნერტილები აღნიშნავენ ყოველ დღე აღებულ მონაცემებს. მრუდი არის მცოცავი საშუალო 15 დღისათვის. (After Davidson and Andrewartha 1948.)

ლებს მაღალი სიკვდილიანობა მოუწინაველ ფაზებში: ტრიპსებს ზამთრის განმავლობაში იმდენი დრო სჭირდებათ მომწიფებისთვის, რომ სანამ ბევრი მათგანი თავისი განვითარების დასრულებას შეძლებს, ყვავილები, სადაც ისინი ბინადრობენ, დაცვივდებიან და წაიღებენ ახალგაზრდა ტრიპსებს. გაზაფხულის თბილი ამინდი აჩქარებს განვითარებას და ზრდის მდებარეების ყოველდღიურ ნაყოფიერებას. ამ პირობებში ტრიპსები სწრაფად იზრდებიან დაინფიცირების დონეებამდე. მათი პოპულაციები არ კონტროლდება, სანამ სამხრეთული ზაფხულის სიცხე და სიმშრალე არ გამოიწვევს სწრაფ მატებას ზრდასრულთა სიკვდილიანობაში.

ტრიპსების რიცხვი არა მარტო ზედმიწევნით ასახავდა სეზონურ ცვლილებას ამინდში, არამედ პოპულაციის მაქსიმალური სიმჭიდროვეც ასევე ვარიებდა კლიმატთან ერთად წლიდან წლამდე დავიდსონისა და ანდრევართას კვლევის განმავლობაში. ზოგიერთი წლები უფრო თბილი ან ნოტიო იყო, სხვები გრილი ან მშრალი. საკვების მარაგს, როგორც ჩანს, ნაკლები გავლენა ჰქონდა პოპულაციის გამობდომებზე, რადგან როგორც ანდრევართამ და ბირქმა (1954) ახსნეს:

„მაშინაც კი, როდესაც ტრიპსები ყველაზე მრავალრიცხოვანნი არიან, ყვავილები, რომლებშიც ისინი მრავლდებიან, არ ჩანან გადატვირთულნი, გარდა ადგილობრივისა და დროებითისა: სანამ ტრიპსები მრავლდებიან, ყვავილები იზრდებიან კიდევ უფრო სწრაფად. შემდეგ, როდესაც პოპულაცია იწყებს დაცემას, ყვავილები კიდევ უფრო ნაკლებ დატვირთულები ხდებიან. . . . ამ სახის მოსაზრებებმა მიგვიყენეს ჰიპოთეზამდე, რომ თითოეული წლის განმავლობაში ტრიპსების მიერ მიღწეული რაოდენობა დიდწილად განისაზღვრებოდა იმ პერიოდის ხანგრძლივობით, რომელიც ხელსაყრელი იყო გამრავლებისთვის. როდესაც ეს პერიოდი გაგრძელე-

ბული იყო, ტრიპსები საბოლოო ჯამში აღწევდნენ დიდ რიცხვებს, როდესაც ის მოკლე იყო, დაცემა იყო სახეზე.”

ტრიპსების პოპულაციასა და ამინდს შორის ურთიერთობის განსაზღვრად დავიდსონმა და ანდრევართამ (1948) შეადარეს ყოველი წლის პოპულაციის მაქსიმალური სიჭარბე 1932-1945 წლების განმავლობაში ამინდის ოთხ ცვლადს, დაუქვემდებარეს რა მონაცემების დიდი ნაწილი მრავალჯერად რეგრესიულ სტატისტიკურ ანალიზს. რეგრესიული ანალიზი არის პროცედურა, რომლითაც ვითარდება ხაზოვანი განტოლება, სადაც დამოუკიდებელი ან რეგრესიული ცვლადების ჯგუფი (ამინდის ოთხი ცვლადი ამ შემთხვევაში, აღნიშნული X -ებით) წინასწარ განსაზღვრავს დამოკიდებულ, ანუ საპასუხო ცვლადს (ტრიპსების სიმჭიდროვე, აღნიშნული -ით). დავიდსონისა და ანდრევართას კვლევის დამოკიდებული ცვლადი იყო

Y თითო ყვავილზე ტრიპსების რაოდენობის ლოგარითმის საშუალო სიდიდე პოპულაციის პიკამდე 30 დღის განმავლობაში.

დამოუკიდებელი, ანუ რეგრესიული ცვლადები არიან

X_1 ეფექტური ტემპერატურის დღეები ზამთრის სეზონის პირველი წვიმიანი დღეებიდან 31 აგვისტომდე, რომლებსაც შეუძლიათ, განსაზღვრონ იმ მცენარეების წლიური ზრდა, რომელთა მტვრიანებზეც იკვებებიან ტრიპსები სეზონის განმავლობაში.

X_2 წვიმები სექტემბრისა და ოქტომბრის განმავლობაში, გაზაფხულის წვიმები, რომლებიც იწარჩუნებენ ტრიპსების საკვებ მცენარეებს და ხელს უწყობენ მათი ჭუპრების გადარჩენას მიწაში.

X_3 ეფექტური ტემპერატურის დღეები სექტემბრისა და ოქტომბრის განმავლობაში, ეს არის დრო, როდესაც ტემპერატურა მარგინალურად ადეკვატური ხდება ტრიპსების გამრავლებისთვის და ბოლოს

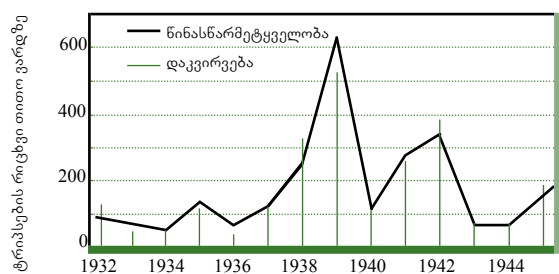
X_4 იგივეა, რაც X_1 , მაგრამ წინა წლისთვის, ტრიპსების ან თესლის ნებისმიერი ტრანსპორტის გასათვალისწინებლად ერთი წლიდან მეორეში. ოთხი ცვლადი იქნა არჩეული იმ პირობების წარმოსადგენად, რომლებსაც შეეძლოთ, გავლენა მოეხდინათ ან ტრიპსების კეთილდღეობაზე ან მათი საკვების პროდუქციაზე.

ანალიზებმა გამოავლინეს, რომ წლიდან წლამდელი ცვლილებები ოთხ კლიმატურ ცვლადში წინასწარ განსაზღვრავდნენ წლიდან წლამდელი ცვლილებების 78%-ს პოპულაციაში (ნახ. 16-16). ინდივიდუალურად, შემოდგომისა და ზამთრის სითბომ (X_1) ყველაზე დიდი შენატანი გააკეთა პოპულაციის

ზომაში. მას მოჰყვება გაზაფხულის წვიმები (X_2) და წინა წლის ზამთრის (X_4) სითბო. ცვლილებები გაზაფხულის ტემპერატურაზე როგორც ჩანს მნიშვნელოვანი არ ყოფილა.

ანდრევართამ და ბირქმა ორი დასკვნა გააკეთეს ტრიპსების კვლევასთან დაკავშირებით. პირველი, ტრიპსები არ ყოფილან საკმარისად მრავალრიცხოვანი იმისთვის, რომ მოეხმარათ ხელმისაწვდომი საკვების მცირე ნაწილიც კი. მეორე, ცვლილებები პოპულაციაში მიჩნეულ იქნა დამაკმაყოფილებლად გარემოს ფიზიკური პირობებთან შესაბამისად, რაც მათი აზრით, გავლენას ახდენდა ტრიპსებზე მათი პოპულაციის სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებლად. მათ მოდელში ცვლილების 78% ახსნილი იქნა დამოუკიდებელი ცვლადების საშუალებით, მხოლოდ 22% იხსნებოდა სხვა ფაქტორების მეშვეობით. მათი რწმუნებით, ეს დარჩენილი პროცენტული მაჩვენებელი იმდენად მცირე იყო, რომ საეჭვო გახდა გარემოში ფლუქტუაციების პასუხისმგებლობა ტრიპსების პოპულაციის ზომაზე.

როგორ გააბათილეს ანდრევართამ და ბირქმა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების უთვალავი მონაცემები? პირველ რიგში, ისინი ამტკიცებდნენ, რომ ამ მონაცემების უმეტესი ნაწილი მიღებული იქნა გამარტივებული და ლაბორატორულად კონტროლირებადი პოპულაციებისგან და მათ ჰქონდათ საეჭვო გამოყენება ბუნებრივ პოპულაციებში. მეორე, სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების დემონსტრაცია აუცილებელი არაა, რომ მოიცავდეს პოპულაციის რეგულირებას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორების მიერ. საჭიროა ნაჩვენები იქნას, რომ ბუნებრივ გარემოში ამგვარი ფაქტორები ამცირებენ მჭიდრო პოპულაციებს და საშუალებას აძლევენ იშვიათ პოპულაციებს, გაიზარდონ. რისი თქმა შეიძლება იმ არგუმენტის შესახებ, რომლის მიხედვითაც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორების არარსებობის პირობებში პოპულაციები ან გადაშენებამდე დაიკლებენ ან უსაზღვროდ გაიზრდებიან? ანდრევართა და ბირქი თვლიდნენ,



ნახ. 16-16 ტრიპსების მაქსიმალური რიცხვები თითო ვარდზე 1932 და 1945 წლებს შორის (მწვანე ვერტიკალური ხაზები) ოთხ კლიმატურ ცვლადზე დაფუძნებული რეგრესიული განტოლების წინასწარ გათვლებთან შედარებით (შავი ხაზი). (After Davidson and Andrewartha 1948.)

რომ ტრიპსების პოპულაციები მართლაც კვდებიან ყოველი წლის განმავლობაში მრავალ ადგილას, სადაც კლიმატური პირობები განსაკუთრებული სიმკაცრით გამოირჩევიან, თუმცა ამგვარი ადგილები სავარაუდოდ ხელახალ კოლონიზირებას განიცდიან იმ პოპულაციების მხრიდან, რომლებიც უფრო ხელსაყრელ პირობებში ბინადრობენ. რაც შეეხება უსაზღვრო ზრდას, ტრიპსების პოპულაციას უბრალოდ არ აქვს ყოველ წელს საკმარისი დრო იმისთვის, რომ საკვების ან სხვა რესურსების მიერ დაწესებულ ზღვარს მიაღწიოს. წლის ყოველ ხელსაყრელ სეზონს – გაზაფხულს – უცვლელად სდევს თან არახელსაყრელი სეზონი – ზაფხული.

16.5 სიმჭიდროვის დამოუკიდებლობის თეორიამ უდიდესი უთანხმოებები გამოიწვია ეკოლოგებს შორის

როგორც მოსალოდნელი იყო, ანდრევართასა და ბირქის გამოწვევამ გამოიწვია მტკიცე დაცვა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულებისა, აქედან აღსანიშნავნი არიან მ.ე. სოლომონი (1957), ა.ჯ. ნიკოლსონი (1958), გ.ქ. ვერლი (1963) (ყველა ენტომოლოგია) და დევიდ ლეკი (1966). მაგრამ იმ დროს, როდესაც ეს ავტორები აკრიტიკებდნენ ანდრევართასა და ბირქის არგუმენტების ლოგიკას, ფრედერიკ ე. სმიტმა მიჩიგანის უნივერსიტეტიდან პირდაპირ მიმართა ტრიპსების მონაცემებს. სმიტი (1961) ამტკიცებდა, რომ დავიდსონმა და ანდრევართამ (1948) თავიანთი მონაცემები გააანალიზეს ისე, რომ არ აღმოეჩინათ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება. მან დასძინა, რომ არგუმენტები სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების შესახებ არ ეხებოდა პოპულაციის აბსოლუტურ ზომას წლის კონკრეტულ მომენტში, ამის ნაცვლად, ისინი უკავშირებენ ცვლილებებს პოპულაციის ზომაში პოპულაციის სანყის ზომას.

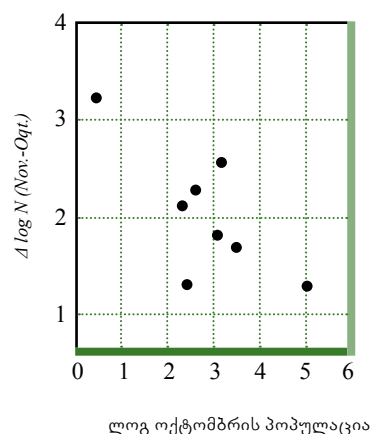
სმიტმა დაასკვნა, რომ ტრიპსებს ახასიათებთ ექსპონენციური ზრდა (იხ. მე-15 თავი). ექსპონენციური ზრდის მახასიათებელი არის ის, რომ ცვლილებები N -ის ზომაში შეიძლება წარმოდგენილი იქნას N -ის ლოგარითმის ინკრემენტების სახით: $\Delta \log N(t) = \log N(t+1) - \log N$ ანუ (მოცემულია აქ წარმოებული ალების გარეშე). ამ ურთიერთობის გამოყენებით სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების არსებობა შეიძლება განსაზღვრულ იქნას ერთი დროიდან მეორემდე $\log N$ -ის ზრდის შედარებით $\log N$ -თან პერიოდის დასაწყისში. სმიტმა გააკეთა რამდენიმე ამგვარი შედარება დავიდსონისა და ანდრევართას მონაცემების გამოყენებით (მაგ, ნახ. 16-17). როგორც ხედავთ, N უარყოფითად არის დაკავშირებული ΔN -თან, როგორც ამას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება მოითხოვს.

სმიტმა წამოაყენა მეორე არგუმენტი, რომელიც ეფუძნებოდა წლიდან წლამდე ცვლილებებს

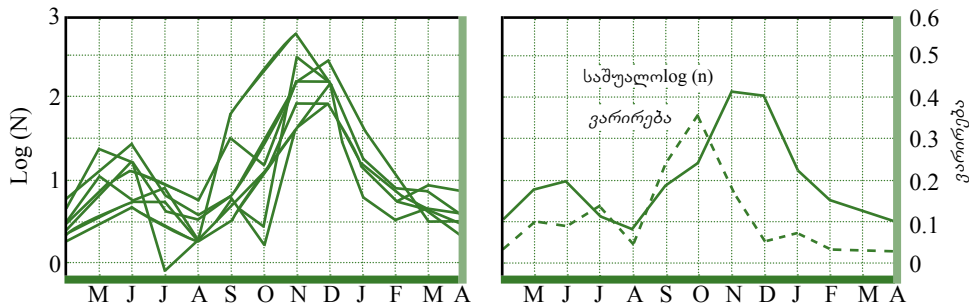
ტრიპსების რიცხვში თითოეული თვის განმავლობაში. დავიდსონი და ანდრევართა (1948) ცხრილებს ადგენდნენ თითო ვარდზე ტრიპსების საშუალო რიცხვისგან 81 მიმდევრული თვის დროს 1932 წლის აპრილსა და 1938 წლის დეკემბერს შორის (ნახ. 16-18). ამ მონაცემებიდან სმიტმა გამოთვალა საშუალო რაოდენობა და ცვლილება წლის თითოეული თვისთვის. ცვლილება არის ჯამი კვადრატული დევიაციისა თითოეული თვის საშუალო სიდიდიდან (იხ. მეორე თავი), ამრიგად, ეს არის ცვლადობის საზომი. სმიტმა შენიშნა, რომ ცვლილება შედარებით დაბალი იყო ზამთრისა და შემოდგომის განმავლობაში, მაგრამ მაღალ დონეებს აღწევდა ოქტომბრის თვეში, პოპულაციის ყველაზე სწრაფად ზრდის პერიოდში, რის შემდეგაც ის სწრაფად იკლებდა.

სტატისტიკაში მისი ტრენინგიდან სმიტმა იცოდა, როდესაც ვარირებს ორი რიცხვი ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად, მათი ჯამის ვარირება ტოლია მათი ვარირების ჯამისა ანუ $\text{ვარ}(X+Y) = \text{ვარ}(X) + \text{ვარ}(Y)$. პოპულაციები იზრდებიან შემდეგი გამოსახულების მიხედვით. ამიტომ, თუ N -ისგან დამოუკიდებელია – ზრდა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულია – ვარიაცია $\log N$ -ში უნდა გაიზარდოს, საშუალოდ, პოპულაციის ცვლილების თითოეულ ინკრემენტთან ერთად, იქნება ეს დადებითი თუ უარყოფითი (ვარიაცია ყოველთვის დადებითია). მაგრამ ვარიაცია $\log N$ -ში მცირდება ოქტომბერსა და ნოემბერს შორის (იხ. ნახ. 16-18), რაც აღნიშნავს დამოუკიდებლობის არარსებობას –სა და $\log N$ -ს შორის.

ანდრევართა ვერ დაარწმუნეს სმიტის არგუმენტებმა და მან კიდევ გამოაქვეყნა თავისი პასუხი „ცოლოგ“–ში მომდევნო წელს (1963). სმიტის პასუხი, რომელიც მიმაგრებული იყო ანდრევართას ნაწერის ბოლოს, იწყებოდა მათ მოსაზრებებს შორის უდიდესი ნაპრაღის გამომხატველი გამონათქვამით:



ნახ. 16-17 ზრდა ტრიპსების პოპულაციაში ოქტომბერსა და ნოემბერს შორის, როგორც ოქტომბერში პოპულაციის ზომის ფუნქცია. (From data in Davidson and Andrewartha 1948; after Smith 1961.)



ნახ. 16-18 (ა) თვითური სა-
შუალო რიცხვები ტრიპსებისა
თითო ვარდზე, რომლებიც
ჩანიშნულია დავიდსონისა და
ანდრეუარტას მიერ თითქმის
7 წლის მანძილზე. (ბ) საშუა-
ლო რაოდენობა და ვარიაცია
წლის ნებისმიერი თვისთვის.
(From data from Davidson and
Andrewartha 1948; after Smith
1961.)

„მცდელობით, რომ არ გავარგძელო დავა, მაგრამ რაც შეიძლება მეტად გავათავისუფლო ის მცდარი ინფორმაციისგან...”

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების შესახებ თანამედროვე შეხედულება

გაურკვევლობა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციის რეგულირების შესახებ დღესაც გრძელდება. ამ გაურკვევლობის საფუძველში დევს კითხვები ზოგადად წონასწორობის მოდელის ეფექტურობის შესახებ (Berryman 1987, Wolda 1989, Botkin 1990) და კითხვები ბუნებრივ პოპულაციებში სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების აღმომჩენი სიძნელეების შესახებ. აქამდე ჩვენ მოგანოდეთ პოპულაციის ზრდისა და რეგულაციის მოდელები, რომლებიც დამოკიდებულნი იყვნენ წონასწორობის იდეაზე. ანუ ჩვენ მივიჩნევდით, რომ პოპულაციები იცვლებიან მახასიათებელი სიმჭიდროვის K -ს გარშემო, რომელიც განისაზღვრება გარემო პირობებისა და პოპულაციების შიგნით და მათ შორის ორგანიზმების ინტერაქციათა მიერ. პოპულაციის ზრდის ტემპების ხარისხობრივი მაჩვენებლების ჩვენეული პრეზენტაცია, როგორც შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეების ფუნქცია, წარმოადგენს წონასწორობის იდეას თავის ყველაზე შემცირებულ ფორმაში: ერთეული სიმჭიდროვე . თუმცა კონცეპტუალიზება ხშირად არ ემთხვევა ბუნების ჩვენეულ დაკვირვებებს. მაშინ, როდესაც ჩვენ ვაველებთ გლუვ მრუდებს პოპულაციის სიმჭიდროვის შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებთან და ზრდის ტემპებთან ურთიერთობის გამოსახატავად, ჩვენი დაკვირვებები გვამცნობენ, რომ რეალური სამყარო არ არის ესოდენ განსაზღვრული. ცვლილებები პოპულაციის შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებში, რომლებსაც ეწოდებათ **დემოგრაფიული სტოქსტიკურობა** (ხოლო ცვლილებას გარემოში – გარემოებითი სტოქსტიკურობა), ქმნიან შემთხვევით ფლუქტუაციებს ან ხმაურს სისტემაში. ეს შეიძლება მნიშვნელოვანი იყოს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ რეაქციებთან შედარებისას. ამ სიტუაციას სიმჭიდროვის გაურკვევლობა ეწოდება (Strong 1986).

პოპულაცია, რომელიც განიცდის დიდ **დემოგრაფიულ** ან **გარემოებით სტოქსტიკურობას**, შეიძლება მართლაც იქნას დარეგულირებული სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პროცესებით, მაგრამ პოპულაციის ფლუქტუაციაში შემთხვევითობის კომპონენტის დიდი წილის გამო, წონასწორობის სიმჭიდროვე ძნელი განსასაზღვრია.

ეკოლოგებს წონასწორობის მოდელების გამოყენების შესახებ დაფიქრების კიდევ ერთი მიზეზი მისცა ერთმა საოცრად საგანგაშო ფაქტმა. იმ ცხადი სამხილების მიუხედავად, რომ ბუნებრივი პოპულაციები რეგულირდებიან, დღემდე ძალიან ცოტა შემთხვევაში იყო რეგულაციის მექანიზმი არაორაზროვანი (Murdoch 1994). კერძოდ, პრობლემურია ის, რომ პოპულაციის რეგულაციის ხელმისაწვდომი სტატისტიკური ტესტები, რომელთაგან ყველა მოიცავს პოპულაციათა სიმჭიდროვის დროის სერიათა ანალიზს, ეძებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების არსებობას. ამრიგად, იმის მიუხედავად, რომ ფართოდაა აღიარებული — ფრინველთა პოპულაციები სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულად რეგულირდებიან, ვერც გრინგუდმა და ბაილიმ (1991) (რომლებიც აანალიზებდნენ პოპულაციის ტენდენციებს ბრიტანეთის ბელურათა ოჯახის ფრინველების 39 სახეობზე დაკვირვებით) ვერც მურდოქმა (1994) (რომელიც განიხილავდა დროის სერიათა სიმჭიდროვის მონაცემებს ფრინველთა 59 სახეობისთვის) ვერ აღმოაჩინეს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება რამდენიმეზე მეტ სახეობაში. ახალი სტატისტიკური მიდგომები გვანვდიან მეთოდებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების აღმოჩენისთვის, რაც შეიძლება შენიღბული იქნას ტენდენციებით პოპულაციის დინამიკაში (ე.გ., Vickery and Nudds 1991). მართლაც, სმიტი, ლაკი და სხვა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების დამცავები დატკებოდნენ ვოივოდისა და ჰანსკის (1992) შედეგებით, რომლებიც ეძებდნენ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულებას 5715 დროის სერიაში ჩრჩილებისა და მღილების 447 სახეობაზე დაკვირვებისას და აღმოაჩინეს მისი არსებობის მონაცემები.

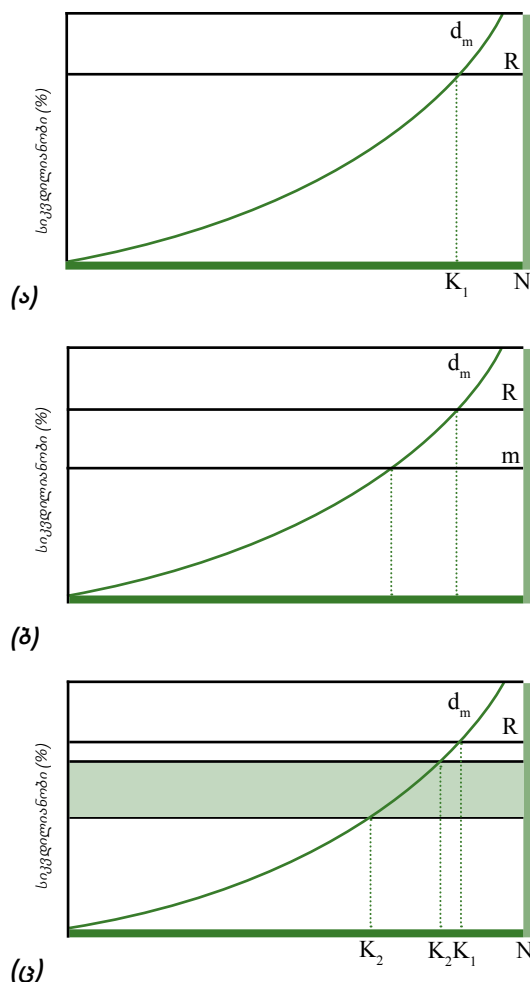
ერთ-ერთი მანიფესტაციათაგანი ახალი „არა-წონასწორობრივი“ აზროვნებისა არის ის, რომ მან კითხვის ნიშნის ქვეშ დააყენა კონცეფცია თითქოს პოპულაციები თავად რეგულირდებიან. ვ.ვ. მარ-

დუქისთვის რობერტ ჰ. მაკარტურის სახელობის ჯილდოს გადაცემისას მან სიტყვით მიმართა ამერიკის ეკოლოგიურ საზოგადოებას, მარდუქმა თქვა: „როგორც ჩანს ფოკუსი რეგულაციაზე ვერ ეთანხმება მიმდინარე კონცეფციას არანონასწორობრივი დინამიკისა. . .“. მურდოქს სწამდა, რომ „პოპულაციის რეგულაცია საფუძველში უდევს მრავალ სხვა ეკოლოგიურ პრობლემას, როგორცაა დაავადებათა დინამიკა, კონკურენცია და თანასაზოგადოებების სტრუქტურა და დინამიკა.“ მან განავითარა კონცეპტუალური ჩარჩო, რომელიც აერთიანებს ნონასწორობით და არანონასწორობით აზროვნებას მეტაპოპულაციათა დინამიკის კონცეფციაში: „ნონასწორობის ცნება ცენტრალური მნიშვნელობისაა რეგულაციისთვის და ჩვენ ამიტომ გვჭირდება იდეაში იმის ჩართვა, რომ პოპულაციას შეუძლია არსებობა ე.წ. „არანონასწორობრივი“ დინამიკის საშუალებით, რა შემთხვევაშიც გასაღებს მეტაპოპულაციები წარმოადგენენ.“ მეტაპოპულაციების თეორიაში წარმოიშვა თანამედროვე მიმდინარეობები (იხ. მე-17 თავი), სადაც როგორც დემოგრაფიული, ისე გარემოებითი სტოქასტიკურობა ჩართულია პოპულაციის დინამიკის ანალიტიკურ მოდელებში (იხ. Foley 1997), მართალია, კვლავაც ნონასწორობის კონცეფციას ეყრდნობიან, კიდევ ერთხელ მხარს უჭერენ და ამაგრებენ რა მარდუქის მოსაზრებას.

მრავალი ბუნებრივი პოპულაცია მერყეობს სიმჭიდროვეში და ხშირად ამ მერყეობის მასშტაბები დრამატულია. მართლაც, არსებობს ცხოველთა პოპულაციები, რომლებიც მიჩნეულნი არიან საოცრად ცვალებადებად ზომად. ერთ-ერთი ყველაზე უკეთ შესწავლილი არის ცხვრის ვის არიეს-ის პოპულაცია წმ.კილდას არქიპელაგის პირტას კუნძულზე, რომლებიც სისტემატიურად აღინერებოდნენ 1965 წლიდან (Clutton-Brock et al. 1991). ამ დროის მანძილზე პოპულაცია მერყეობდა ზომაში 600-იდან 1600 ინდივიდამდე. განიცდიან თუ არა ამგვარი პოპულაციები სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ რეგულაციას? ჩვენ ვნახავთ, რომ მაშინაც კი, როცა ჩვენ ვქმნით პოპულაციების მოდელებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ ლოგისტიკური მოდელების გამოყენებით, დიდმა ფლუქტუაციებმა ზომაში შეიძლება თავი იჩინონ პოპულაციის თანდაყოლილი დემოგრაფიული მახასიათებლების გამო. მაგრამ ასევე შესაძლებელია, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები ურთიერთქმედებაში მოდიან სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ ფაქტორებთან, როგორცაა ამინდი, რათა გავლენა მოახდინონ პოპულაციის ზომაზე (Sinclair and Pech 1996).

განვიხილოთ ნახ. 16-19ა, რომელიც გვიჩვენებს პოპულაციას, რომელსაც აქვს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სიკვდილიანობის დონე (მუქი მრუდი, აღნიშნული dm -ით) და მუდმივი (სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი) რეპროდუქციული დონე (ჰორიზონტალური ხაზი აღნიშნული R -ით). ამ ორი

ხაზის გადაკვეთის ადგილი, როგორც უკვე ვნახეთ ადრე, ნონასწორობის K_1 წერტილია. ახლა მოდით, განვიხილოთ მსგავსი პოპულაცია, რომელიც განიცდის დამატებით სიკვდილიანობის ფაქტორს, რომელიც სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელია (ნახ. 16-19ბ) და წარმოდგენილია მ-ით აღნიშნული ჰორიზონტალური ხაზით. სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორები ეფექტურად ამცირებენ პოპულაციის ნონასწორობის სიმჭიდროვეს K_1 -იდან K_2 -ამდე. თუ სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ეფექტების ინტენსივობა მერყეობს გარემოებითი სტოქასტიკუ-



ნახ. 16-19 შესაძლო ინტერაქციები სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ და სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ სიკვდილიანობის ფაქტორებს შორის. (ა) პოპულაცია R გამრავლების მუდმივი დონით და სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სიკვდილიანობის dm დონით, გვიჩვენებს K_1 ნონასწორობის წერტილს. (ბ) მსგავსი პოპულაცია, რომელსაც აქვს როგორც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სიკვდილიანობის დონე, ისე სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი სიკვდილიანობის ფაქტორი m . სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორის არსებობა ამცირებს პოპულაციის ნონასწორობის სიმჭიდროვეს K_2 -მდე. (გ) პოპულაცია, რომელშიც სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი სიკვდილიანობის ფაქტორი მერყეობს (მწვანედ შეფერილი არეალის ფარგლებში) გარემოებითი სტოქასტიკურობის მიხედვით, ქმნის რა სიტუაციას, სადაც ნონასწორობის სიმჭიდროვე მერყეობს K_2 -სა და K_1 -ს შორის. (After Sinclair and Pech 1996.)

რობის საპასუხოდ, მაშინ პოპულაციის წონასწორობაც ასევე დაიწყებს მერყეობას. ეს ნაჩვენებია ნახ. 16-19ც, სადაც სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორი m ეცემა სადღაც გრაფიკის დაჩრდილულ არეალში, რომელ შემთხვევაშიც წონასწორობა მერყეობს K_2 -სა და K_3 -ს შორის. ამ მაგალითიდან გამოსატანი მნიშვნელოვანი დასკვა არის ის, რომ როგორც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული, ისე სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ ფაქტორებს, შეუძლიათ გავლენა მოახდინონ პოპულაციის დინამიკაზე.

დასკვნა

1. პოპულაციის რეგულაციის ანალიტიკური მოდელი მოგვანოდეს პერლმა და რიდმა 1920 წელს ადამიანის პოპულაციის ზრდის გაგებისა და პროგნოზირების მიზნით. პოპულაციის ზრდის ლოგისტიკური განტოლება არის $dN/dt = r_0 N(1 - N/K)$, სადაც r_0 არის თანდაყოლილი ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარე პოპულაციისა, როდესაც მისი ზომა მცირეა. არის პოპულაციის სიმჭიდროვე, ხოლო არის გადატანითი მოცულობა – ანუ ინდივიდების რიცხვი, რომელთა მხარდაჭერაც გარემოს შეუძლია. განტოლების ელემენტი $(1 - N/K)$ წარმოადგენს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაციის ფაქტორს. როდესაც $N > K$, ელემენტი უარყოფითია. როდესაც $N = K$, პოპულაციის ზრდის ტემპი 0-ის ტოლია. ლოგისტიკური განტოლების წარმოებული გვაძლევს დრო-სიმჭიდროვის ურთიერთობას პოპულაციისათვის, რომელიც გრაფიკულად არის სიგმოიდულ ფორმაში.

2. პოპულაციის ზრდის ტემპი შეიძლება წარმოდგენილი იყოს რაოდენობრივად როგორც $dN/dt = f(N)$, სადაც $f(N)$ არის განსხვავება პოპულაციის შობადობისა $[b(N)]$ და სიკვდილიანობის $[d(N)]$ ფუნქციებს შორის. ამგვარი რაოდენობრივი მოდელი ავლენს, რომ პოპულაციები შეიძლება მოექცნენ მრავალჯერადი წონასწორობის წერტილების გავლენის ქვეშ. თითოეული თავისი გარკვეული მიზიდულობის სფეროთია – ეს არის პოპულაციათა ზომების დიაპაზონი, რომლის ფარგლებშიც პოპულაცია მიისწრაფის წონასწორობისკენ. გარკვეული წერტილები, სახელად საკონტროლო წერტილები, წარმოადგენენ გამყოფებს ერთი წონასწორობის წერტილსა და მეორეს შორის. მოდელი გულისხმობს ახსნას იმისა, თუ რატომ შეიძლება ირეაგირონ მუდმივი აშლილობის ქვეშ მყოფმა პოპულაციებმა არამუდმივი გზით.

3. პოპულაციებს შეიძლება არეგულირებდნენ ფაქტორები, ე.წ. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები, რომელთა გავლენებიც იზრდება პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად. სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორები ისეთი ფაქტორები არიან, რომელთა გავლენაც არ არის

პოპულაციის ზრდისა და რეგულაციის მოდელი, როლებიც წარმოდგენილი იყვნენ ამ და წინა თავებში ემყარებოდნენ მხოლოდ პოპულაციის სიმჭიდროვეს. ჩვენ ვნახეთ მეთოთხმეტე თავში, რომ პოპულაციას აქვს სივრცობრივი სტრუქტურა, რომელიც განისაზღვრება პოპულაციაში ინდივიდების მიერ დაკავებული არეალის მოწყობით. მომდევნო თავში ჩვენ აღმოვაჩინეთ პოპულაციის სივრცობრივი სტრუქტურის ეფექტებს პოპულაციის ზრდასა და გამძლეობაზე.

დაკავშირებული პოპულაციის ზომასთან. ცხოველებში შეჯგუფებამ შეიძლება გავლენა მოახდინოს გადარჩენაზე, ნაყოფიერებასა და რესურსებისთვის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ეფექტების მაგალითები მცენარეებში არის შენელებული ზრდა და ნერგების შემცირებული გადარჩენა.

4. 1954 წელს ავსტრალიელი ენტომოლოგები ჰ.გ. ანდრევართა და ლ.ქ.ბირჩი დაუპირისპირდნენ მოსაზრებას, რომ პოპულაციებს არეგულირებენ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები, რითაც დასაბამი დაუდეს აზრთა სხვადასხვაობას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული და სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი რეგულაციის შედარებითი მნიშვნელობის შესახებ, რაც დღემდე გრძელდება. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება ძნელად დემონსტრირებადია ბუნებაში და შეიძლება გაურკვევლობაში მოექცეს გარემო ცვლილებების გამო.

5. ცვლილებებმა შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებში, რასაც დემოგრაფიული სტოქასტიკურობა ეწოდება და ცვლილებებმა გარემო პირობებში, იგივე გარემოებითმა სტოქასტიკურობამ შეიძლება ბუნდოვანი გახადონ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ეფექტები. ამგვარ შემთხვევას სიმჭიდროვის გაურკვევლობა ეწოდება, რადგან ამ დროს შეუძლებელია წონასწორობის დონის დადგენა. ამის გამო, ზოგიერთებმა კითხვის ნიშნის ქვეშ დააყენეს პოპულაციის წონასწორობის მთლიანი კონცეფცია.

6. სავარაუდოდ, გამორიცხული არ არის, რომ პოპულაციას არეგულირებდნენ როგორც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული, ისე მისგან დამოუკიდებელი ფაქტორები. ფლუქტუაციებმა სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელი ფაქტორების ინტენსივობაში შეიძლება გამოიწვიონ დაბალი წონასწორობა. წლიდან წლამდე ცვლილებებს სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებელ ფაქტორებში შეუძლიათ ბუნდოვანი გახადონ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ეფექტები.

საპარჯიშოები

1. გრაფიკზე გადაიტანეთ განტოლება $r = r_0(1 - N/K)$, $N = 1 \dots 100$ დიაპაზონზე, სადაც $r_0 = 1,5$ გადატანითი შესაძლებლობის ორი განსხვავებული დონისთვის: $K = 50$ და $K = 75$. წარმოადგინეთ ეკოლოგიური ახსნა ამ ორი გრაფიკისა.

2. შეადგინეთ სამი ლოგისტიკური მრუდის ოჯახი, სადაც $r_0 = 1,5$; $r_0 = 2,0$ და $r_0 = 3,0$ შესაბამისად, სამი მრუდისათვის და $K = 25$. პოპულაციის რა ზომაზე იჩენდა თავს ზრდის მაქსიმალური სიჩქარე თითოეულ სამ განტოლებაში? რომელ პოპულაციას ექნებოდა ყველაზე მაღალი ზრდის სიჩქარე პიკზე და რისი ტოლი იქნებოდა ეს სიჩქარე?

3. შეადგინეთ პოპულაციის რაოდენობრივი მოდელის მცირე ესკიზი, რომელიც მსგავსი იქნება ნახ. 16-6-ისა, რომელიც მოიცავს გადაშენებას. აღწერეთ შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეების მრუდების ფორმა, რომელიც გამოიწვევდა პოპულაციის ამგვარ სტრუქტურას.

4. ვთქვათ, თქვენ ხართ ველური ბუნების ბიოლოგი და თქვენს პასუხისმგებლობაში შედის თქვენს ქვეყანაში თეთრკუდიანი ირმის ჯოგების მენეჯმენტი. ახსენით, რატომ იქნებოდა დაინტერესებული სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების და სიმჭიდროვისგან დამოუკიდებლობის შესახებ გამართულ დებატებში.

თავი 17



მეტაპოპულაცია

გზამკვლევი კითხვები

- რა არის მეტაპოპულაცია?
- რა როლს თამაშობენ გადაშენება და კოლონიზაცია მეტაპოპულაციებში?
- როგორია ლევისის მეტაპოპულაციის მოდელი და რით განსხვავდება იგი ერთი პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელისგან?
- რა იგულისხმება ტერმინში მეტაპოპულაციის სტრუქტურა?
- რა გავლენას ახდენენ ადგილობრივი პოპულაციის ზომა და იზოლაცია მეტაპოპულაციების მდგრადობაზე?
- რა არის შველის ეფექტი?
- რა გავლენას ახდენენ გადაშენება და კოლონიზაცია მეტაპოპულაციებში გენეტიკურ ცვლილებებზე?
- რით უკავშირდება მეტაპოპულაციების კონცეფცია ლანდშაფტური ეკოლოგიის კონცეფციას?

საბინადრო გარემოს არეალებს, რომლებიც შეიცავენ საკმარის რესურსს და პირობებს პოპულაციების გადარჩენისთვის, ეწოდებათ საბინადრო პეტჩები ან **უბრალოდ პეტჩები**. სახეობის ინდივიდები, რომლებიც ბინადრობენ საბინადრო პეტჩებში, შეადგენენ **ადგილობრივ პოპულაციას** (იხ. მე-14 თავი). (მეტი სიმარტივისთვის ამ თავში ჩვენ გამოვიყენებთ ტერმინებს „ადგილობრივი პოპულაცია“ და „პოპულაცია“ სინონიმურად.) ვინაიდან ნებისმიერი სახეობის საბინადრო გარემო როგორც წესი, ბუნებაში ჰომოგენურად არის განაწილებული, სახეობებმა შეიძლება თავი იჩინონ ადგილობრივი პოპულაციების წყებათა სახით, რომელთაგან თითოეული იკავებს სხვებისგან არახელსაყრელი საბინადრო გარემოთი გამოცალკევებულ პეტჩს. ხშირად ეს პოპულაციები ურთიერთქმედებენ იმიგრაციისა და ემიგრაციის საშუალებით. ადგილობრივი პოპულაციების წყებას, რომელიც იკავებს საბინადრო პეტჩების ერთობლიობას და დაკავშირებულია ერთიმეორესთან, მათ შორის, ინდივიდების მოძრაობით, ეწოდება **მეტაპოპულაცია** ან „პოპულაციათა პოპულაცია“.

ძალიან ცოტა ეკოლოგიურ კონცეფციას აქვს მიღებული იმდენი ყურადღება და ძალიან ცოტა

ეკოლოგიური კონცეფციის გარშემო არის დაგროვილი იმდენი თეორიული და ემპირიული კვლევა ბოლო წლების განმავლობაში, რამდენიც მეტაპოპულაციების კონცეფციის გარშემო (Hanski and Gilpin 1997). დადგინდა, რომ იგი ფასეულ ჩარჩოს წარმოადგენს ქვეგანყოფილებებად დაყოფილი პოპულაციების, პოპულაციის დინამიკის შესანავლისთვის (McCullough 1996), საფრთხეში და გადაშენების პირას არსებული სახეობების შენარჩუნებისთვის (Schoener 1991, Lahaye et al. 1994, Hanski et al. 1995, Litvaitis and Villafuerte 1996, Thomas et al. 1996; magram ix. Simberloff 1994 and Hanski and Simberloff 1997), მტაცებელ-მსხვერპლი სისტემის დინამიკისთვის (Kareiva 1987, Taylor 1991), პარაზიტული ორგანიზმების ბიოლოგიური კონტროლისთვის (Murdoch et al. 1984, 1985), მცენარეებსა და ცხოველებს შორის კონკურენციის შესანავლისთვის (Bengtsson 1991, Tilman 1994) და მტარებელი-პარაზიტის ინტერაქციათა ვირულენტულობის ევოლუციისთვის (May and Nowak 1994), მათ შორის ადამიანთა ინფექციური დაავადებებისთვისაც (Anderson and May 1991). ამ თავში ჩვენ წარმოგიდგენთ მეტაპოპულაციების თეორიის ძირითად კონცეფციებს.

17.1 მეტაპოპულაციების კონცეფცია მოიცავს ადგილობრივ პოპულაციებს შორის ინტერაქციას წყლის დინამიკას

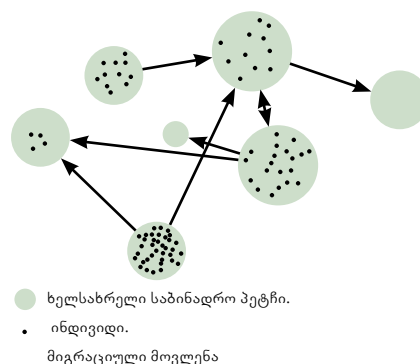
მეტაპოპულაციათა თეორიის კონცეპტუალური საფუძველი და ტერმინი *metapopulaciis* ჩამოყალიბება შეიძლება მივაწეროთ რიჩარდ ლევის (1969, 1970). ლევისის მარტივ მოდელში სახეობათა მეტაპოპულაცია წარმოდგენილია როგორც მცირე პოპულაციათა წყება, რომლებიც იკავებენ მსგავსი მცირე საბინადრო პეტჩების ერთობლიობას, რომლებიც განთავსებული არიან ერთგვაროვანი არახელსაყრელი საბინადრო გარემოს მატრიცაზე (ნახ. 17-1). ნებისმიერ დროს ზოგიერთი ხელსაყრელი საბინადრო პეტჩი შეიძლება სახეობათა საერთოდ არც ერთ ინდივიდს არ შეიცავდეს და ამრიგად, იყოს სხვა დასახლებული პეტჩებიდან კოლონიზაციის ობიექტი. რადგანაც ადგილობრივი პოპულაციები მცირე ზომისებად ითვლებიან, ადგილობრივ კატასტროფებს და შემთხვევით ფლუქტუაციებს ინდივიდთა რიცხვებში მნიშვნელოვანი გავლენა აქვთ პოპულაციათა დინამიკაზე. ასე რომ, არსებობს ადგილობრივი პოპულაციის გადაშენების მაღალი ალბათობა გარკვეული დროის ინტერვალის განმავლობაში. ამრიგად, მეტაპოპულაციათა დინამიკა წარმოდგენილია როგორც ბალანსი გადაშენებასა და კოლონიზაციას შორის. ჩვენ შეგვიძლია, წარმოვიდგინოთ მეტაპოპულაციები მოციმციმე სინათლეების წყებად. ანთებული სინათლე დაკავებული პეტჩებია, რომლებიც ქრება, როდესაც ადგილი აქვს გადაშენებას და ხელახლა ინთება პეტჩის კოლონიზაციის შემთხვევაში. როდესაც საბინადრო პეტჩი ხდება ვაკანტური გადაშენების შემდეგ და შემდგომ ხელახლა ხდება მისი კოლონიზაცია ინდივიდების მიერ არეალის სხვა ადგილობრივი პოპულაციებიდან, ადგილი აქვს გადაშენება-კოლონიზაციის **განახლების მოვლენას**. როდესაც კოლონიზაციის ტემპები გადაშენების ტემპებზე ნაკლებია, შეიძლება ადგილი ჰქონდეს ყველა ადგილობრივი პოპულაციის და შესაბამისად, მთლიანად მეტაპოპულაციის გადაშენებას. დროის ხანგრძლივობას, სანამ ყველა პოპულაცია არ ამოწყდება, ეწოდება **მეტაპოპულაციების მდგრადობის დრო** (Hanski and Simberloff 1997).

მეტაპოპულაციათა კონცეფცია აკურათულად აღწერს მრავალი ბუნებრივი პოპულაციის დინამიკას პეტჩურ განაწილებასთან (Harrison and Taylor 1997). მაგალითად, ფიტორები მცენარეთა ჯგუფებია, რომელთა სახეობების უმრავლესობაც ეკუთვნის Viscaceae-სა და Loranthaceae-ს ოჯახებს და რომლებიც ბინადრობენ სხვა მცენარეების, ძირითადად ხეების, პარაზიტების სახით. თითოეული ფიტორის მცენარე იღებს წყალს და საკვებ ნივთიერებებს მასპინძელი მცენარის ქსილემის სისტემის საშუალებით. უმეტეს შემთხვევაში, გაფანტვას, გავრცელებას ერთი მასპინძლიდან მეორემდე ადგილი აქვს ფრ-

ინველების საშუალებით, რომლებიც ჭამენ ფიტორის ნაყოფს და ექსკრემენტების სახით გამოყოფენ თესლს (რომლებიც თავის მხრივ დაფარულნი არიან ნებოვანი ნივთიერებით) სხვა რომელიმე ხის ტოტზე. ფიტორი შეიძლება თავს მეტაპოპულაციებში იჩენს, სადაც მასპინძელი ხეები საბინადრო პეტჩებია, რომლებიც ფიტორებისთვის არასტუმართმოყვარენი არიან (Overton 1994).

მცენარეთა მეტაპოპულაციებმა შეიძლება თავი იჩინონ სხვა მცენარეების ან ცხოველების საქმიანობის გამო, რომლებიც ქმნიან პეტჩურ გარემოს. მაგალითად, მცენარეთა სახეობები, რომლებიც ყველაზე უკეთ იმ ნაპრალებში იზრდებიან, რომლებიც ჩნდება ხშირ ტყეებში ხეების ნაქცევისას (ე.წ. კანოპის ნაპრალები), წარმოადგენენ მეტაპოპულაციებს, როლებშიც გადაშენებას ადგილი აქვს, როდესაც კანოპე თანდათან იხურება ხელახალი ზრდის შედეგად. ამგვარ მცენარეებს უნდა ჰქონდეთ საშუალება, თავიანთი თესლის გაფანტვისა, რაც კანოპის ნაპრალების სწრაფი კოლონიზების საშუალებას მისცემს მათ. სხვა შემთხვევებში გარკვეული მცენარის სახეობისთვის ხელსაყრელი საარსებოს მოზაიკა შეიძლება შექმნილ იქნას ცხოველთა საქმიანობის მიერ (Platt 1975, Platt and Weiss 1977).

პეპლების ბუნებრივი ისტორია წარმოადგენს არსს ძირითადი მეტაპოპულაციის დინამიკისთვის, რადგან მრავალი სახეობა სპეციალიზებულია, დადოს კვერცხი სპეციფიკური მასპინძელი მცენარის სახეობებზე, რომლებსაც ხშირად პეტჩობრივი განაწილება აქვთ. ამრიგად, ადგილობრივი პოპულაციები დაკავშირებულია ზრდასრული პეპლების გაფანტვის, გავრცელების დინამიკით, რომლებიც დაფრინავენ მასპინძელი მცენარეების პეტჩების ძიებაში, სადაც კვერცხს დადებენ. პეპლები თვალ-



ნახ. 17-1 მეტაპოპულაცია შეიძლება წარმოვიდგინოთ დისკრეტული ადგილობრივი პოპულაციების წყების სახით ნაწილობრივ და-მოუკიდებელი ადგილობრივი პოპულაციათა დინამიკით. ნებისმიერ დროს ხელსაყრელი საბინადრო გარემოს ზოგიერთი პეტჩი შეიძლება დაკავებულ იქნას მათინ, როდესაც სხვები – არა. ინდივიდები შეიძლება მიგრირდნენ დაკავებული პეტჩებიდან დაუკავებელი პეტჩების კოლონიზებისთვის.

საჩინო მოდელები გახდნენ მეტაპოპულაციების შესწავლისთვის (Thomas and Hanski 1997). ისინი ასევე ასრულებენ საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაციის, ზემოქმედების მგრძნობიარე ინდიკატორების როლს. პეპელათა მრავალი სახეობა, კერძოდ კი, ევროპული სახეობები, საფრთხის წინაშე დადგნენ ამგვარი ფრაგმენტაციის შედეგად (Warren 1992, 1993). მწერების მრავალი სხვა სახეობის პოპულაცია ასევე მეტაპოპულაციის კარგ მაგალითს წარმოადგენენ.

მრავალი ფრინველი და ძუძუმწოვარი ასევე იჩენს თავს ადგილობრივი პოპულაციების წყებათა სახით და ბინადრობს არახელსაყრელი არეალებით გამოყოფილ პეტჩებში (McCullough 1996). მაგალითად, ჭაობის კურდღელი შყლილაგუს პალუსტრის ჰეფენერი ბინადრობს ზედა ჭაობის (მოქცევების გავლენის ზემოთ) იზოლირებულ პეტჩებში ფლორიდას შტატის ჭაობებში (Forys and Humphrey 1996). სამხრეთი კალიფორნიის წინწკლებიანი ბუ (შტრიხ ოცციდენტალის ოცციდენტალის) არის საფრთხეში მყოფი ქვესახეობა გადაშენების პირას მყოფი ჩრდილო ამერიკული წინწკლებიანი ბუს სახეობისა (შტრიხ ოცციდენტალის ცაურია) და იგი თავს იჩენს რიგ იზოლირებულ პოპულაციებში სამხრეთ კალიფორნიის სან ბერნარდინოს მთებში (ნახ. 17-2). როგორც ჭაობის კურდღელი, ისე კალიფორნიური წინწკლებიანი ბუ საფრთხეში არიან ადამიანთა განვითარებადი საქმიანობის გამო, რომლებიც კიდევ უფრო აღრმავებენ ლანდშაფტის ფრაგმენტირებას. კურდღლების შემთხვევაში, იმის მიუხედავად, რომ ქვედა ჭაობების არეალები ზოგადად დაცულნი არიან განვითარებისგან, ზედა ჭაობები – არა. ამრიგად, საბინადრო გარემო კურდღლისთვის თანდათან ქრება. ბუების შემთხვევაში, ინდივიდუალური ქვეპოპულაციები ავლენენ ბოლოდროინდელ კლებას, რაც სავარაუდოდ შედეგია როგორც საბინადრო პეტჩების მზარდი იზოლაციის, ისე ბუნებრივი გარემო ფლუქტუაციებისა (Lahaye et al. 1994, Gutiérrez and Harrison 1996) – ფაქტორები, რომელთა ეფექტებსაც ქვემოთ განვიხილავთ.

17.2 მარტივი მეტაპოპულაციის მოდელი ნარმოადგენი ჰალანსის ადგილობრივ გადაშენებასა და ხელახალ დასახლებას შორის

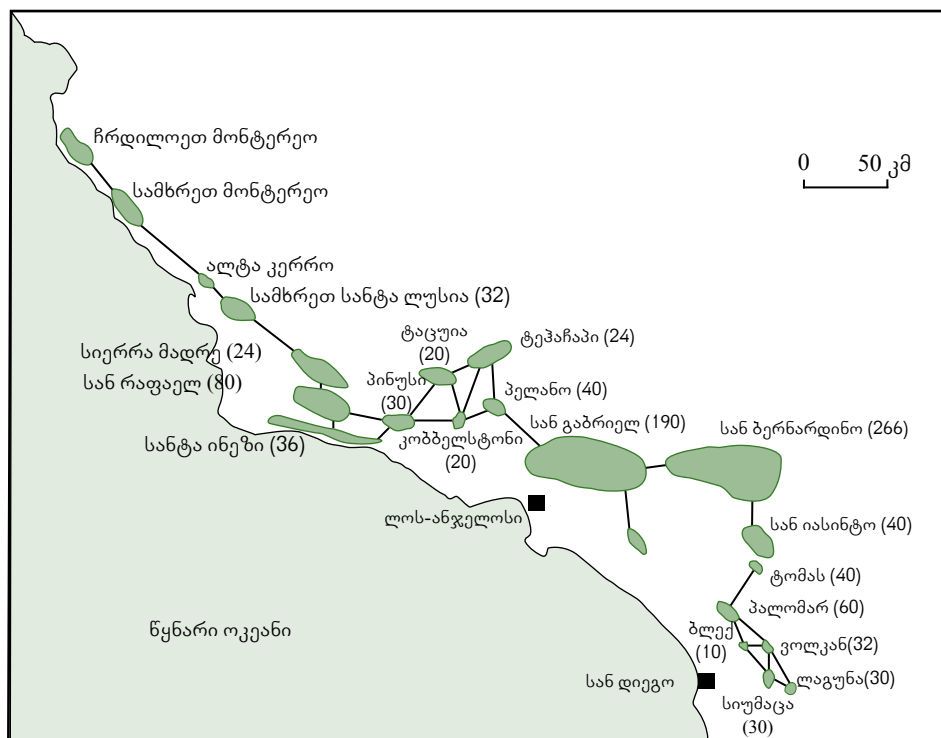
მეტაპოპულაციების დინამიკის პირველი მარტივი მოდელი წარმოდგენილი იქნა ლევინსის (1969, 1970) მიერ და ის არის საფუძველი მეტაპოპულაციების თეორიის დიდი ნაწილისა (Hanski 1991, 1997). ამ მოდელში მეტაპოპულაცია კონცეპტუალიზებულია როგორც ადგილობრივი პოპულაციების ჯგუფი, სადაც თითოეულს აქვს 0 (გადაშენების დონე) ან (წონასწორობის დონე) სიმჭიდროვე, სადაც არის პეტჩის

გადატანითი შესაძლებლობა. პეტჩის გადატანითი შესაძლებლობა არის იმ ინდივიდთა რიცხვი, რომელთა რესურსებით უზრუნველყოფაც შესაძლებელია პეტჩში დროის განუსაზღვრელი პერიოდის განმავლობაში (გატანითი შესაძლებლობის იგივე კოცენფცია, რაც განვითარებულ იქნა მეთექვსმეტე თავში). მოსაზრება, რომ პეტჩს ან საერთოდ არ ჰყავს ინდივიდები ან ჰყავს გადატანითი შესაძლებლობის ფარგლებში, ცხადია, გამარტივებაა. ნებისმიერ დროს p მეტაპოპულაციაში პეტჩების მთლიანი რიცხვის გარკვეული პროპორცია დაკავებული იქნება და დარჩენილი ნაწილი $1 - p$ დაუკავებელი ან გადაშენებული დარჩება. p -ს ცვლილების ტემპი მოცემულია შემდეგნაირად

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p) - ep$$

სადაც m არის პეტჩის კოლონიზაციის ტემპი და e არის პეტჩის გადაშენების ტემპი. როდესაც დაკავების ვადების ცვლილება 0-ის ტოლია, $dp/dt = 0$ და დაკავებული პოპულაციების წონასწორობითი პროპორცია (Levins 1969, 1970; Hanski 1991). ამ მოდელის მთავარი პროგნოზული მნიშვნელობაა ის, რომ სახეობები არ დარჩებიან – ანუ $p < 0$ – როდესაც გადაშენების ტემპი e აღემატება კოლონიზაციის ტემპს m -ს მეტაპოპულაციაში. ან სხვაგვარად რომ ვთქვათ, პოპულაციის შენარჩუნებისთვის საჭიროა $e/m < 1$.

ლევინსის მოდელში მთელი რიგი გასამარტივებელი მოსაზრებებია. პირველი, პოპულაციის ზრდის პროცესი, რომელიც შობადობისა და სიკვდილიანობის დინამიკის შედეგია და პოპულაციის რეგულაციის პროცესი, რომელიც შობადობისა და სიკვდილიანობის პროცესების გარემოსთან ინტერაქციის შედეგია, ადგილობრივ პოპულაციებში გათვალისწინებული არ არის. დაბალი სინათლის ჩართვისა და გამორთვის მეტაფორა ამ მოსაზრებას ცხადად ასახავს. მიიჩნევა, რომ თითქმის არავითარი დრო არ გადის ცარიელი პეტჩის კოლონიზაციისას სინათლის ჩართვის მსგავსად ან პოპულაციის კლების დაწყებიდან გადაშენებამდე სინათლის გამორთვის მსგავსად. მეორე, ყველა პეტჩი თანაბრად და ერთმანეთისგან თანაბარი მანძილით იზოლირებულად მიიჩნევა – ანუ, ინდივიდების მოძრაობას ადგილი აქვს თანაბარი ალბათობით პეტჩების ნებისმიერ წყვილს შორის. პოპულაციები პეტჩებში ასევე სხვა პოპულაციებისგან დამოუკიდებლად მიიჩნევიან – ანუ ერთი პოპულაციის ინდივიდთა დინამიკაზე გავლენას არ ახდენენ იმიგრანტები სხვა პოპულაციიდან. თუ პოპულაციები არ არიან დამოუკიდებლები, მაშინ გადაშენებისა და კოლონიზაციის მოვლენები შეიძლება მოხვედრილ იქნას თანაფარდობაში ან იქნას სინქრონიზირებული. ამგვარი სიტუაცია უფრო მოსალოდნელი ხდება, როდესაც მიგრაციის დონე პეტჩებს შორის იმატებს, როგორც ამას ქვემოთ ვნახავთ. ლევინსის მოდელში მხოლოდ



ნახ. 17-2 სამხრეთ კალიფორნიის ლაქებიანი ბუს მეტაპოპულაცია სან ბერნარდინოს მთებში. ფრჩხილებში მოცემული რიცხვები წარმოადგენენ თითოეული პეტჩის განსაზღვრულ გადატანით შესაძლებლობას. (From Lahaye et al. 1994)

დაუკავებელ პეტჩში იმიგრანტების შესვლის შემდეგ (კოლონიზაცია) აქვს მოძრაობას გავლენა მეტაპოპულაციათა დინამიკაზე. მესამე, მანძილი რომელსაც ინდივიდები გადიან ერთი პეტჩიდან მეორემდე, არც ძალიან დიდად მიიჩნევა, არც ძალიან მცირედ. თუ მოძრაობა პოპულაციებს შორის საოცრად მაღალია, მოსალოდნელია, რომ გადაშენება იშვიათი იქნება, რა შემთხვევაშიც მეტაპოპულაციათა კონცეფცია საჭირო არ არის პოპულაციის დინამიკის ასახსნელად. ამის მსგავსად, თუ მოძრაობა პოპულაციებს შორის საოცრად დაბალია, პოპულაციები არსებითად დაუკავშირებელია და ამრიგად წარმოადგენენ ინდივიდუალურ, თუმცა შესაძლოა მცირე, პოპულაციებს. და ბოლოს, ლევისის მოდელი არ ითვალისწინებს ცვლილებებს იმ სიადვილეში, რომლითაც ინდივიდები შეიძლება გადაადგილდებოდნენ ერთი პეტჩიდან მეორეში. ამგვარი ცვლილება შეიძლება წარმოიშვას ლანდშაფტის თვისებების შედეგად (იხ. ნახ. 17-16). მაგალითად, დაკავებული პეტჩის მობინადრეებმა, რომელიც თანაბარი მანძილითაა დაშორებული და C დაუსახლებელი პეტჩებისგან, შეიძლება უფრო სწრაფად დაიკავონ პეტჩი, ვიდრე C თუ A-სა და C პეტჩებს შორის მთა მდებარეობს. ლევისის მოდელს **პეტჩური მეტაპოპულაციის მოდელი** ეწოდება იმიტომ, რომ ადგილობრივი პოპულაციის დინამიკა იგნორირებულია. გათვალისწინებულია მხოლოდ დაკავებული და დაუკავებელი პეტჩების პროპორცია.

მეტაპოპულაციისა და პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელების შედარება

მოდით, ცოტაოდენი დრო დავუთმოთ მეტაპოპულაციის მოდელის პოპულაციის იმ მოდელებთან შედარებას, რომლებიც ჩვენ წიგნის ამ ნაწილის წინა თავებში განვიხილეთ. პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელები დამოკიდებულია ურთიერთობაზე პოპულაციის სიმჭიდროვესა და პოპულაციის სიმჭიდროვის გადატანით შესაძლებლობა K-ს შორის (იხ. სექცია 16-1). მეტაპოპულაციათა მოდელები მეტ ყურადღებას ამახვილებენ გადაშენება-კოლონიზაციის დინამიკაზე, ვიდრე პოპულაციის სიმჭიდროვის დინამიკაზე. ლოგისტიკური მოდელები საკუთარ თავს უსვამენ შეკითხვას: „რამდენად დიდი შეიძლება იყოს პოპულაცია?“ და „რა ფაქტორები აკავებს პოპულაციას ზომის შედარებით ვიწრო ლიმიტების ფარგლებში?“ მეტაპოპულაციის კონცეფცია მუშაობს კითხვებზე, როგორიცაა: „რამდენი ხანი შენარჩუნდება პოპულაცია?“ და „როგორ ურთიერთმოქმედებენ ლანდშაფტი და ინდივიდების გადაადგილების ხასიათი პოპულაციის შენარჩუნებაზე გავლენის მოსახდენად?“ ამგვარი კითხვები თავს განსაკუთრებით ხშირად იჩენენ შენარჩუნების ბიოლოგიაში, სადაც მეტაპოპულაციათა კონცეფცია ყველაზე სასარგებლო გამოდგა. ეკოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ მრავალი მეტაპოპულაცია ადამიანის საქმიანობასთან დაკავშირებული საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაციის შედეგს წარმოადგენენ და

ამრიგად ხშირად შეიცავენ საფრთხის წინაშე არსებულ სახეობებს მცირე რიცხვით.

მეტაპოპულაციების თეორია ახალ სიძნელეებს ჰმატებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაციის გარშემო გამართულ დებატებს და აზრთა სხვადასხვაობას იმის თაობაზე, არსებობს თუ არა პოპულაციაში ნონასწორობა. მე-16 თავში ერთი პოპულაციის რეგულაციის თაობაზე ჩვენს განხილვაში ჩვენ საფუძვლიანად მივიჩნიეთ, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაცია ყველაზე მნიშვნელოვანია. მეტაპოპულაციების კვლევა კი, თავის მხრივ შეიძლება განხორციელდეს ნონასწორობის კონცეფციებისგან (როგორცაა გადატანითი შესაძლებლობა და სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება) შედარებით დაუმიძიმებლად, რადგან მეტაპოპულაციის მთლიანი სიმჭიდროვე ხშირად საკმაოდ დაბალია გარკვეული საბინადრო გარემოს გადატანით შესაძლებლობაზე (Hanski 1991). მაშინ, როდესაც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ეფექტები გარკვეულწილად უგულებელყოფილია მეტაპოპულაციების კვლევაში, დემოგრაფიული და გარემო სტოქასტიკურობის ეფექტები (იხ. სექცია 16.5) საგრძნობ მნიშვნელობას იძენენ. ჩვენ ცოტა ხანში გიჩვენებთ, როგორ შეუძლია ერთი ან ძალიან მცირე რაოდენობის კოლონიზატორის შემცველ განგრძობით ხელახალ კოლონიზაციას სულ ცოტა ხანში შეამციროს გენეტიკური ცვლილება მეტაპოპულაციებში. ცუდ ზამთარს ან ხანძართა გამანადგურებელ სერიას შეუძლია, გამოიწვიოს დაცარიელება მეტაპოპულაციაში მრავალი მცირე ადგილობრივი პოპულაციის განადგურებით ან მიგრაციული გზების განადგურებით, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებენ პეტჩებს და ამრიგად, ინარჩუნებენ პოპულაციას ხელახალი კოლონიზაციის გზით.

17.3 მეტაპოპულაციის სტრუქტურა მოიცავს მონაკვეთის ზომისა და სიმჭიდროვის მახასიათებლებს

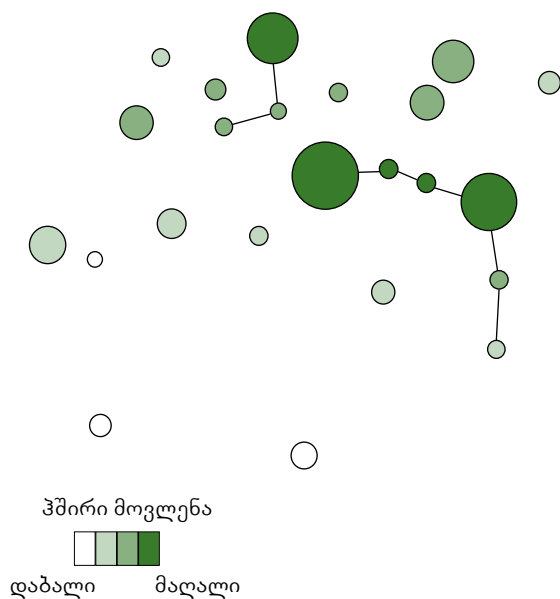
ლევინსის მიდგომის არგუმენტები ყურადღებას ამახვილებენ თავდაპირველი მოდელის შემზღუდველი მოსაზრებების დაძლევაზე იმისთვის, რომ წარმოადგინოს ბუნებრივ პოპულაციათა დინამიკა და სივრცობრივი ორგანიზაცია უფრო აკურატულად (Hanski and Gilpin 1997). ეკოლოგები ხშირად მიმართავენ მეტაპოპულაციათა სტრუქტურას, რომელიც მოიცავს ბუნებრივი მეტაპოპულაციების გარკვეულ მახასიათებლებს, რაც ჩართულია მეტაპოპულაციის მოდელში იმისთვის, რომ მოდელი უფრო რეალური გახადონ (Gyllenberg et al. 1997). მაგალითად იმის მიჩნევის მაგივრად, რომ ყველა პეტჩი მსგავსად მცირე ზომისაა, მეტაპოპულაციის სტრუქტურირებული მოდელი შეიძლება მოიცავდეს პეტჩების ზომის

სპეციფიკურ განაწილებას. ან მოსაზრება, რომ პეტჩები თანაბრად არიან იზოლირებულნი ერთმანეთისგან, შეიძლება შერბილებულ იქნას ადგილობრივ პოპულაციებს შორის მიგრაციის სხვადასხვა სიჩქარეების დაზუსტებით. ამის მსგავსად, ადგილობრივ პოპულაციათა სიმჭიდროვეები ან პოპულაციათა ასაკობრივი სტრუქტურა შეიძლება იქნას დათქმული. პრაქტიკაში, ზოგიერთი მეტაპოპულაციის სტრუქტურის დათქმა, როგორც წესი, საჭირო ხდება მეტაპოპულაციის კონცეფციისთვის გამოყენებითობის მინიჭებისთვის.

ლევინსის მეტაპოპულაციის მარტივი მოდელი არ აზუსტებს პოპულაციებს შორის სივრცობრივ ურთიერთობას ან ერთმანეთთან მიმართებაში ან მათ პოზიციებთან მიმართებაში არახელსაყრელი საბინადრო გარემოს მატრიცაში. ამ მოსაზრების შედეგი არის ის, რომ ყველა პოპულაცია თანაბრად არის დაკავშირებული. ამ ტიპის მოდელს მეტაპოპულაციის სივრცობრივად იმპლიციტური (ნაგულისხმები) მოდელი ეწოდება. მაგრამ ზოგიერთი მოდელი უკავშირებს პოპულაციებში დაკავშირებულობის დონეს (მიგრაციის დონეს) პოპულაციებს შორის მანძილებს. ამგვარი მოდელები, რომლებსაც მეტაპოპულაციის სივრცობრივად ექსპლიციტური (ცხადი) მოდელები ეწოდებათ, გულისხმობენ საპირისპირო ურთიერთობას მიგრაციის საშუალებით ორ პოპულაციას შორის გაცვლის დონესა და ამ პოპულაციებს შორის მანძილს შორის. ზოგიერთი სივრცობრივად ექსპლიციტური მოდელი ზღუდავს კიდევ პოპულაციების მოთავსებას სპეციფიკურ ადგილებში საცხოვრებელი გარემოს მატრიცის წარმოსახვითი ბადის ფარგლებში (Caswell and Etter 1993).

პეტჩის ზომა და სიმჭიდროვე

მეტაპოპულაციის დინამიკაზე გავლენას ახდენს არა მარტო გადაშენებისა და კოლონიზაციის დონეები, არამედ ასევე ამ დონეთა ურთიერთობა საცხოვრებელი პეტჩების სივრცობრივ განლაგებასა და სიმჭიდროვესთან (სიმჭიდროვე ჩვენ აქ მოყვანილი გვაქვს როგორც პეტჩების სიმჭიდროვე და არა როგორც პეტჩებში პოპულაციის სიმჭიდროვე). იმისათვის, რომ მეტაპოპულაცია შენარჩუნდეს, კოლონიზაციის მთლიანი დონე უნდა აღემატებოდეს გადაშენების დონეს ($1 < \rho/\mu$). მაგრამ წარმატებული კოლონიაცია მოითხოვს, რომ ინიციატორები გადაადგილდებოდნენ დასახლებული ადგილიდან დაუსახლებელში. მანძილის ბარიერი შეიძლება დროულად იქნას დაძლეული, თუ პოტენციური კოლონიზატორები მუდმივად მოედინებიან დასახლებული ადგილიდან, რითაც ზრდიან შანსს, რომ ინდივიდი მიაღწევს შორეულ დაუკავებელ ადგილს. მაგრამ იმისათვის რომ ეს მოხდეს კოლონიზატორი პოპულაცია უნდა არსებობდეს და ზოგადად პოპუ-



ნახ. 17-3 სხვადასხვა ზომისა და იზოლაციის ხარისხის საბინადრო პეტრების დაკავების ალბათობის ხასიათი. რაც უფრო მუქია შეფერილობა, მით მაღალია პეტრის დაკავების ალბათობა. ზოგადად დიდ პეტრებს და იმ პეტრებს, რომლებიც ახლოს არიან სხვა პოპულაციასთან, აქვთ მეტი შანსი იქნან დაკავებული, ვიდრე მცირე და იზოლირებულ პეტრებს. (From Opdam 1991.)

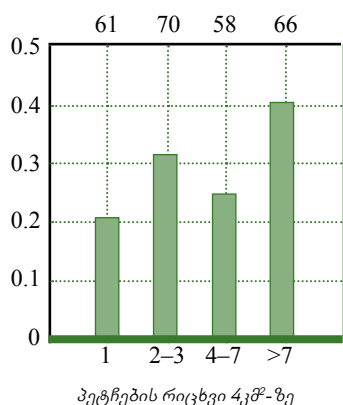
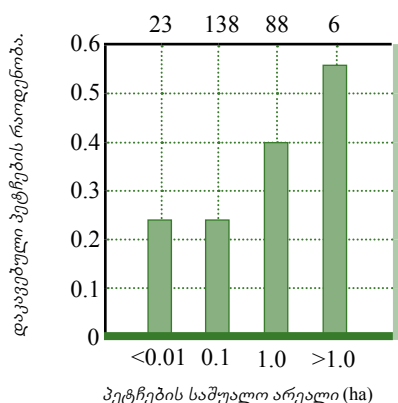
ლაციის მდგრადობა დაკავშირებულია პოპულაციის ზომასთან. მცირე პოპულაციები გადაშენების უფრო მაღალი რისკის წინაშე დგანან, ვიდრე მსხვილი პოპულაციები.

ნახ. 17-3 აღწერს ურთიერთობას მეტაპოპულაციაში პეტრის დაკავების ხასიათსა და პეტრებს შორის სივრცობრივ და ზომით ურთიერთობებს შორის. რაც უფრო დიდია პეტრი, მით მეტია ალბათობა მისი დაკავებისა. მცირე, იზოლირებული პეტრები დაუკავებელი რჩება, რადგან ისინი ზედმეტად იზოლირებულნი არიან დაკავებული პეტრებისგან იმისათვის, რომ იქნან კოლონიზირებულნი. მსგავსი ზომის

პეტრებს, რომლებიც ახლოს არიან განლაგებულნი დაკავებულ პეტრებთან, მეტი შანსი აქვთ იმისა, რომ მიიზიდონ კოლონიზატორები. ზოგადად იქ სადაც პეტრების სიმჭიდროვე მაღალია, მაღალია იმის ალბათობაც, რომ პეტრს დაიკავენ და ეს ალბათობა იზრდება პეტრის ზომასთან ერთად.

საარსებო გარემოს მზარდი ფრაგმენტაციის გამო, გადაშენების საფრთხის წინაშე მდგარი სახეობების კვლევები გვანდინ მასალას ნახ. 17-3-ში ნაჩვენები ურთიერთობისთვის. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენენ გლენვილის ნიმფალიდა პეპლების (ელიტაეა ცინხია) კვლევები, სახეობისა, რომელიც გადაშენდა ფინეთში 1970-იან წლებში, მაგრამ შენარჩუნდა სხვა ადგილებში. ნახ. 17-4ა გვიჩვენებს ურთიერთობას პეტრის ზომასა და დაკავებული პეტრების ნაწილს შორის. პეტრების დაკავება გაცილებით მაღალია არეალებში, სადაც პეტრების საშუალო ზომა მაღალია (მაგალითად 10ჰა), ვიდრე იმ არეალებში, რომლებიც შეიცავენ მცირე ზომის პეტრებს ($< 0,01\text{ha}$). პეტრების ნაკლები იზოლაცია, რაც შეფასებულია, როგორც პეტრების მაღალი სიმჭიდროვის შედეგი, იწვევს დაკავებული პეტრების დიდ ალბათობას (ნახ. 17-4ბ) (Hanski et al. 1995).

ჩამოყალიბებულ იქნა მეტაპოპულაციების განსხვავებული სტრუქტურების მთელი რიგი (Hanski and Simberloff 1997). **კონტინენტი-კუნძულის მეტაპოპულაციები** არის ისეთი, სადაც პეტრების ანუ კუნძულების სისტემა განლაგებულია სხვა უფრო დიდი პეტრის – მატერიკის მახლობლად, საიდანაც გავრცელებად პოპულაციებს შეუძლიათ მიაღწიონ ყველა კუნძულს. ამ მოდელის დედაბარი არის ის, რომ კონტინენტის პოპულაცია არასდროს გადაშენდება. მეტაპოპულაციის კიდევ ერთი ტიპის სტრუქტურა არის წყარო-ჩამდინარე **ავზის მეტაპოპულაცია**, სადაც როგორც აღწერეთ მე-14 თავში, ზოგ პოპულაციას (წყარო) აქვს დადებითი ზრდის სიჩქარე დაბალ სიმჭიდროვეზე და სხვა პოპულაციებს (ჩამდინარე ავზი) აქვთ უარყოფითი ზრდის სიჩქარე იმიგრაციის არარსებობის პირობებში.



ნახ. 17-4 (ა) პეტრის არეალის გავლენა გლენვილის ნიმფალიდა პეპლების (ელიტაეა ცინხია) მეტაპოპულაციაში დაკავებული პეტრების რაოდენობაზე. დაკავებული პეტრების პროპორცია უფრო მაღალი იყო დიდი პეტრებისთვის. (ბ) პეტრების სიმჭიდროვის ეფექტი. დაკავებული პეტრების პროპორცია ყველაზე მაღალი იყო არეალებისთვის, სადაც პეტრების სიმჭიდროვე იყო მაღალი. (From Hanski et al. 1995.)

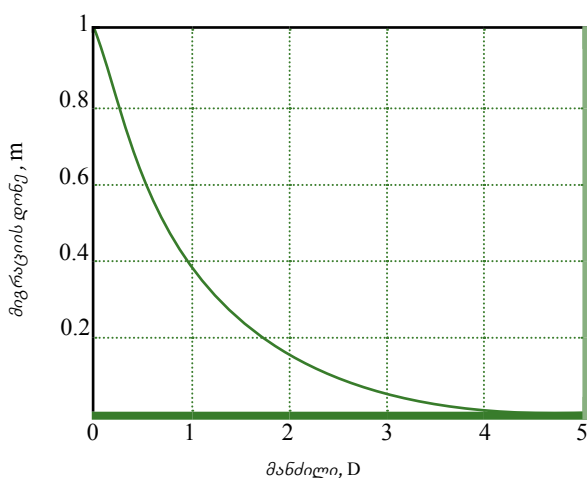
პეტრის ზომისა და სიმჭიდროვის შედარება

პეტრის ზომა და სიმჭიდროვე (კიდევ ერთხელ, ჩვენ ვგულისხმობთ პეტრების სიმჭიდროვეს და არა პეტრებში პოპულაციის სიმჭიდროვეს) შეიძლება ურთიერთქმედებაში მოვიდნენ ერთმანეთთან კომპენსაციურად, რათა გავლენა მოახდინონ მეტაპოპულაციების მდგრადობაზე. ეს ინტერაქცია შეიძლება ნაჩვენები იქნას მეტაპოპულაციების ძირითადი მოდელის $dp/dt = mp(1-p) - ep$ მოდიფიცირებით (Hanski 1991). ვთქვათ, მიგრაციის დონე m დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა დონითაა პეტრი იზოლირებული, რაც იზომება როგორც რაღაც მანძილი. ანუ მიგრაცია დაუკავებელ პეტრში, რომელიც იზოლირებულია კოლონიზაციისუნარიანი პეტრისგან (მაღალი) ნაკლებ სავარაუდოა, ვიდრე თუ ეს პეტრი კოლონიზირებადი პეტრის სიხლოვეს იქნება (დაბალი). ეს ხასიათი ნაჩვენებია ნახ. 17-3-ში, სადაც უფრო იზოლირებულ პეტრებს აქვთ დაკავების დაბალი ალბათობა. ზუსტი ურთიერთობა D -სა და m -ს შორის არ არის ესოდენ მნიშვნელოვანი მანამ, სანამ m მცირდება D -ს გაზრდისას. ერთი შესაძლო ურთიერთობა ამ ორს შორის არის ნეგატიური ექსპონენციალური ფუნქცია:

$$m = m_0 e^{-aD}$$

სადაც m_0 და a არიან პარამეტრები. ამ ფუნქციის ფორმა ნაჩვენებია ნახ. 17-5-ში.

მოდით, წარმოვიდგინოთ, რომ გადაშენების დონე e დამოკიდებულია პეტრის ზომაზე ისე, რომ პოპულაციებს დიდ პეტრებში ნაკლები შანსი აქვთ



ნახ. 17-5 უარყოფითი ექსპონენციალური ურთიერთობა მიგრაციის დონე m -სა და პეტრის იზოლაციის მანძილს D -ს შორის ($m = m_0 e^{-aD}$, სადაც m_0 და a პარამეტრებია.) ურთიერთობას გადაშენების დონე e -სა და პეტრის არეალ A -ს შორის ($e = e_0 e^{-bA}$, სადაც e_0 და b პარამეტრებია) იგივე ფორმა ექნება.

გადაშენების, ვიდრე მცირე პეტრების პოპულაციებს. კიდევ ერთხელ, ეს არის ნახ. 17-3-ში წარმოდგენილი სიტუაცია, სადაც ნაჩვენებია, რომ დიდ პეტრებს დაკავებულობის ძალიან მაღალი სიხშირე აქვთ. მოდით, დავუშვათ, რომ გადაშენება დაკავშირებული იყოს პეტრის არეალთან უარყოფით ექსპონენციალურ ფუნქციაში

$$e = e_0 e^{-bA}$$

სადაც e_0 და b პარამეტრებია (იხ. ნახ. 17-5).

თუ ჩვენ ჩავანაცვლებთ ამ ორ განტოლებას წონასწორობის სიდიდის p -ს განტოლებაში $p = 1 - e/m$ (იხ. ზემოთა სექცია), ჩვენ მივიღებთ:

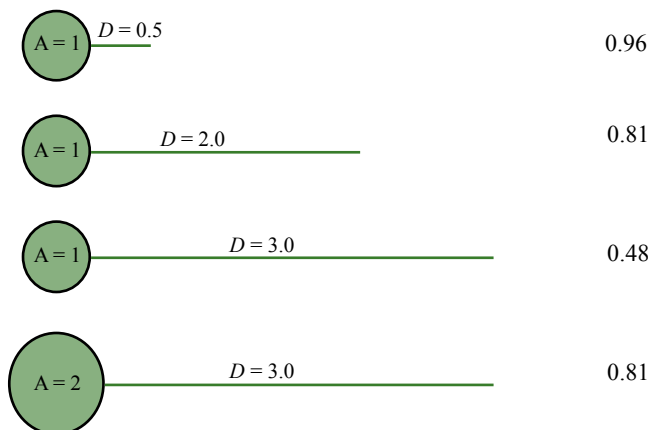
$$p = 1 - \frac{e_0 e^{-bA}}{m_0 e^{-aD}}$$

რაც შეიძლება გამარტივებულ იქნას e_0/m_0 -ის თანამართავად გამოტანით განტოლების მარჯვენა ელემენტიდან რათა მივიღოთ:

$$p = 1 - \left(\frac{e_0}{m_0} \right) e^{-bA + aD}.$$

ეს განტოლება გვიჩვენებს პეტრის საშუალო არეალი და იზოლაცია მეტაპოპულაციაში როგორ ახდენენ გავლენას პეტრის დაკავებულობის წონასწორობით სიდიდეზე. თუ ელემენტი e_0/m_0 მუდმივია, მაშინ ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ, როგორ იქნეს თავს კომპენსაცია ელემენტი $e^{-bA + aD}$ -ის გადასინჯვით. a -სა და b -ს გარკვეული სიდიდეებისთვის ნებისმიერი ცვლილება პეტრის არეალში, რომელიც იწვევს შემცირებას e -ის ექსპონენტში მაშინ, როდესაც ნიშანი b უარყოფითია, უნდა იქნას კომპენსირებული ზრდით იზოლაციაში, იმისთვის, რომ განტოლების ეს ელემენტი დარჩეს მუდმივი და e^{-A+D} უცვლელი. ამის დანახვა მარტივია თუ $a = b = 1$. მაშინ ელემენტი ხდება $e^{-1+1} = e^0 = 1$. თუ გაიზრდება 3-მდე, მაშინ იმისთვის რომ ელემენტი დარჩეს 1-ის ტოლი, უნდა იყოს 2.

ნახ. 17-6 წარმოადგენს სქემატურ გამოსახულებას იმისა, თუ რას ნიშნავს ეს მეტაპოპულაციის მდგრადობისთვის. ამ ნახატში $a = b = 1$, $m_0 = 0,7$ და $e_0 = 0,05$, ამრიგად $e_0/m_0 = 0,071$. თუ პეტრის არეალი არის 1 ($A = 1$) და პეტრი იზოლირებულია $D = 1$ მანძილის ერთეულებით, როგორც პირველ მაგალითში, მაშინ $p = 1 - 0,07e^{-1+1} = 1 - 0,07 = 0,993$. ამგვარ შემთხვევაში გაწონასწორებული პეტრის დაკავების ხარისხი ძალიან მაღალია პეტრების ერთმანეთთან სიახლოვის გამო. თუ იგივე ზომის პეტრის ($A = 1$) იზოლაცია ორჯერ აღემატება პირველი მაგალითისას ($D = 2$), მაშინ $p = 1 - 0,07e^{-1+2} = 1 - (0,07)(2,78) = 0,81$, და გაწონასწორებული დაკავების ხარისხი იკლებს. კლება კიდევ უფრო დიდია ($p = 0,48$), თუ D იზრდება 3-მდე. თუმცა როდესაც $D = 3$, პეტრის ზომა გაიზრდება $D = 2$ -მდე, მაშინ p არის იგივე, რაც იმ შემთხვევაში, სადაც $A = 1$ და $D = 2$ (ანუ $p = 0,81$). უფრო



დიდი პეტრის არეალი ახდენს უფრო დიდი იზოლაციის კომპენსირებას.

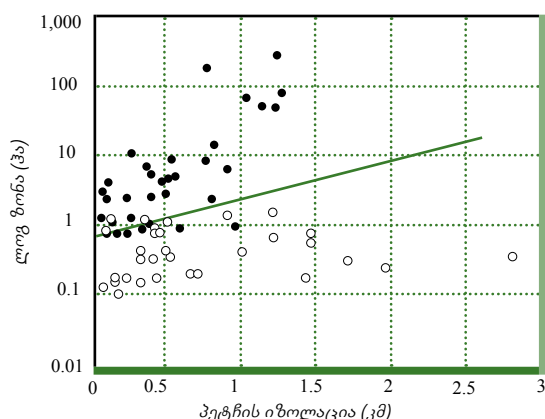
ურთიერთობა პეტრის ზომასა და იზოლაციას შორის ნაჩვენებია ბიგების (*Sorex araneus*) პოპულაციათა დინამიკის მეშვეობით, რომლებიც იკავებენ კუნძულებს ფინეთის ორ ტბაში (ნახ. 17-7). უფრო დიდ კუნძულებს გაცილებით მეტი შანსი აქვთ დაკავებულნი იქნან, ვიდრე მცირეს, ხოლო ის კუნძულები, რომლებიც 1,5კმ-ზე მეტი მანძილით არიან დაშორებულნი, დაკავებული კუნძულებიდან არ შეიცავენ ბიგების პოპულაციებს (Peltonen and Hanski 1991, Hanski 1991). მსგავსი ურთიერთობა არსებობს ახალი ზელანდიის ყავისფერი კივის (*Apteryx australis mantelli*) მეტაპოპულაციათა დინამიკაში. კივები არიან უფრო ფრინველები, რომლებიც ბინადრობენ ცვალებადი ზომის ტყის ნაკვეთებში, რომლებ-

ბიც გამოცალკევებულნი არიან ერთმანეთისგან საძოვრების ღია არეალებით (Potter 1990). ფრინველები ტყის ერთი ნაწილიდან მეორეში იფანტებიან სიარულის საშუალებით და ზოგადად ძალიან მცირედ გაფანტვის შესაძლებლობა აქვთ. პოტერმა აღმოაჩინა, რომ სხვა ნაკვეთებისგან 80 მეტრზე მეტი მანძილით დაშორებული ფრამენტები, როგორც წესი, არ იყვნენ დაკავებულნი, თუ ისინი უახლოეს ფრამენტზე გაცილებით დიდი არ იყო მოცულობით.

17.4 მეტაპოპულაციები შიიქლაზა მერყეოდნენ ნაკვეთის ათვისების დონეში

მეტაპოპულაციებს ახასიათებთ პოპულაციების ხშირი გადაშენება პეტრებში, რომლებსაც ამ პეტრების ხელახალი კოლონიზაცია (გადატრიალება) მოსდევს. ამრიგად, დროის ნებისმიერ მომენტში ზოგიერთი პეტრი ათვისებულია. მაშასადამე, მეტაპოპულაციებში სწორედ პეტრის ათვისების დონე და გადატრიალების სიჩქარე (გადაშენება-ხელახალი კოლონიზაციის მოვლენები) არის მნიშვნელოვანი და არა გარკვეულ პეტრში პოპულაციის სიმჭიდროვე. მეტაპოპულაციების კვლევა ავლენს, რომ პეტრის ათვისების ხარისხი იცვლება დროში და რომ ეს ცვლილება შეიძლება იყო შედეგი მთელი რიგი ფაქტორებისა. მათ შორისაა პეტრებში საბინადრო ხარისხის ცვლილება, ხელისშემშლელი მოვლენები, პოპულაციაში დემოგრაფიული სტოქასტიკურობა და ინტერაქციები ორგანიზმებთან სხვადასხვა ტროფიკულ დონეებზე (მაგ. ბალახის მჭამელები ან პარაზიტები).

კალიფორნიაში ამერიკული ცჰოტონა პრინციპის პოპულაციათა ხანგრძლივ კვლევებში სმიტმა და მისმა კოლეგებმა (Smith 1974a,b, 1978, 1980, Smith and Gilpin 1997) ჩაატარეს პეტრის ათვისების ხარისხის, პეტრის ზომის, პეტრებს შორის მანძილის და სხვა მო-



ნახ. 17-7 ურთიერთობა პეტრის იზოლაციას და არეალს (მოცემული როგორც ლოგ[პა]) შორის ბიგების, შორეს არანეუს-ების მეტაპოპულაციაში ფინეთის ორი ტბის კუნძულებზე. მუქი შავი წერტილები წარმოადგენენ ათვისებული პეტრების არეალს. ღია თეთრი წერტილები არის ათვისებელი პეტრები. დიდი პეტრები უფრო მოსალოდნელია, რომ იქნან დაკავებულნი და პეტრები, რომლებიც 1,5 მეტრზე მეტი მანძილით არიან იზოლირებული, არ არიან ათვისებული. (From Hanski 1991.)

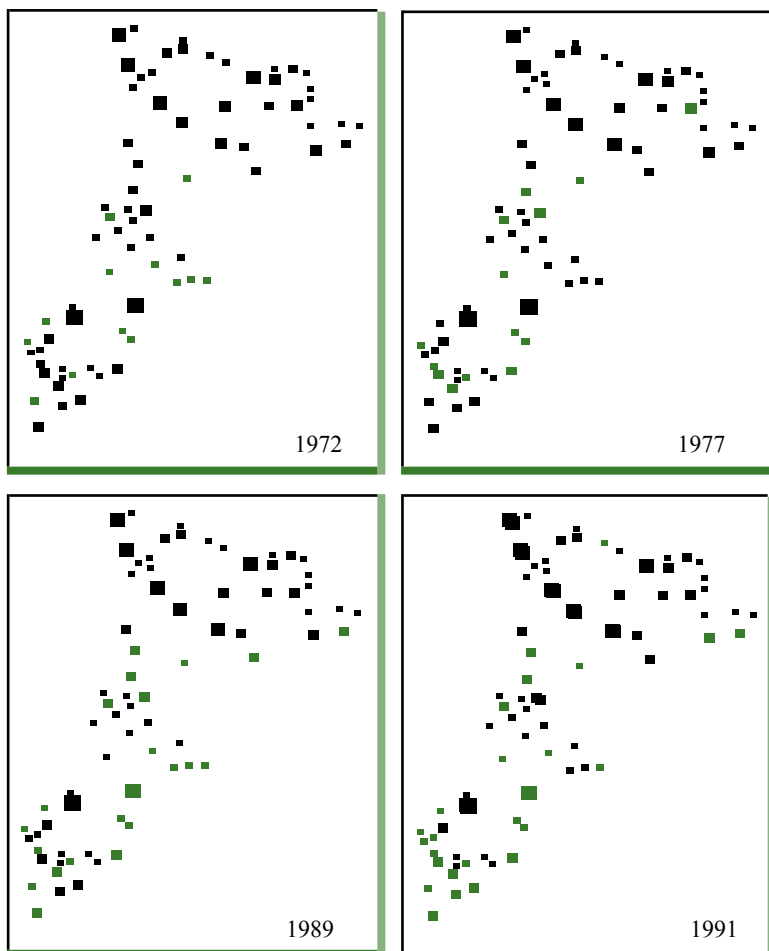
ცხრილი 17-1 ალწერათა მონაცემები ამერიკული სენოსტავკას (ცჰოტონა პრინცეპს) მეტაპოპულაციისთვის ბოდის მახლობლად, კალიფორნიის შტატი

	ალწერი წლები			
	1972	1977	1989	1991
ათვისებული პეტჩის საშუალო ზომა (პერიმეტრი, მ)	96.0	90.5	96.9	85.9
საშუალო პეტჩთაშორისი მანძილი (მ)	101.5	110.1	102.6	193.4
ალწერილი პეტჩების რიცხვი	78	78	77	78
დაკავებული პეტჩების პროცენტული მაჩვენებელი	60.3	57.7	44.2	43.6

(Data from Smith and Gilpin 1997)

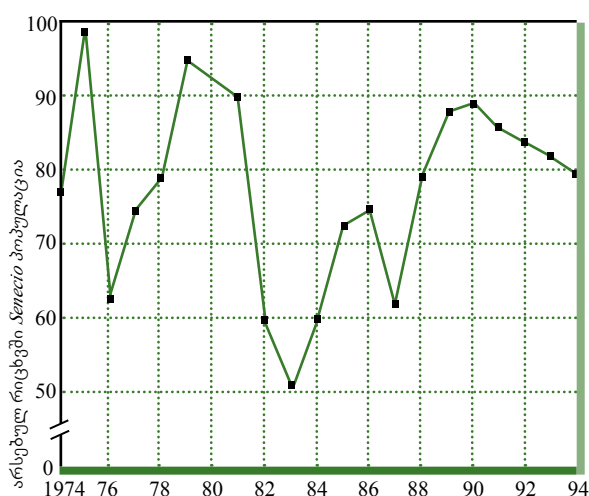
ნაცემების ალწერა ყოველი ოთხი წლის განმავლობაში 1972, 1977, 1989 და 1991 წლებში. მათ აღმოაჩინეს, რომ პოპულაციების მიერ დაკავებული პეტჩების პროცენტული მაჩვენებელი კვლევაში იცვლებოდა ალწერის ოთხ პერიოდს შორის და პეტჩის ათვისების დონე საგრძნობლად დაეცა ალწერის ორი პერიოდის განმავლობაში (ცხრილი 17-1). ალწერამ გვიჩვენა,

რომ პეტჩის საშუალო ზომა შედარებით სტაბილური რჩებოდა, მაგრამ საშუალო მანძილი ათვისებულ პეტჩებს შორის იზრდებოდა. ალწერის მონაცემების ვიზუალურმა წარმოდგენამ გვიჩვენა, რომ ეს ცვლილება პეტჩის ათვისების ხარისხში გამოწვეული იყო გადაშენებისგან, რომლებსაც ადგილი ჰქონდათ მეტაპოპულაციის დიაპაზონის სამხრეთ ნაწილში



ნახ. 17-8 ათვისებული (შავი) და აუთვისებული (მწვანე) პეტჩები ამერიკული სენოსტავკას (*Ochotona princeps*) მეტაპოპულაციაში ბოდის მახლობლად, კალიფორნიის შტატი. თითოეული კვადრატის ზომა პროპორციულია მისი გადატანითი შესაძლებლობის. ნახატი გვიჩვენებს კვლევას დაკავებულ პეტჩების პროპორციაში 1989 და 1991 წლებში, უფრო მეტი გადაშენებით მეტაპოპულაციათა დიაპაზონის სამხრეთ პორციაში. (From Smith and Gilpin 1997.)

(ნახ. 17-8). სამხრეთ რეგიონში უფრო მაღალი გადაშენების დონის მიზეზები არ არის ნათელი. განსხვავებებმა საბინადრო გარემოს ხარისხსა ან სამხრეთ და ჩრდილოეთ რეგიონებს შორის მტაცებლებისა და კონკურენტების რიცხვში შეიძლება ახსნას ეს განსხვავება. ალტერნატიულად, უფრო მრავალრიცხოვანი შედარებით დიდი პოპულაციები დიაპაზონის ჩრდილოეთ ნაწილში (ნაჩვენებია დიდი შავი კვადრატებით ნახ. 17-8-ზე) შეიძლება ასრულებდნენ ამ არეალში წყარო პოპულაციების როლს, რითაც ხელახალ კოლონიზაციას უფრო მოსალოდნელს ხდიან (Gilpin 1997). ცვლილებები პეტჩების ათვისებულობაში ასევე შეინიშნება ჯვრიანას (შენეციო ჯაცობაეა) მეტაპოპულაციაში. ეს არის ორწლიანი სარეველა მცენარე (2 წელი პირველ რეპროდუქციამდე), რომელიც ხარობს ისეთ არეებში, როგორიცაა ქვიშის დიუნები და გზის პირები და მსოფლიოს მრავალ ადგილას ხარობს. ჯვრიანა ფლობს საოცრად მაღალ რეპროდუქციულ შესაძლებლობას: ერთ მცენარეს შეუძლია, წარმოქმნას 20000 ან მეტი გაღვივებული თესლი ქარის საშუალებით. ამრიგად, მას ძალუძს, აუთვისებელი არეალების სწრაფი კოლონიზირება. ჯვრიანას 102 პოპულაციის 20 წლიანი აღწერა ნიდერლანდების 6კმ2-იან სანაპირო ქვიშის დიუნებში გვიჩვენებს მნიშვნელოვან ცვლილებას დღევანდელ დღემდე მოღწეული ადგილობრივი პოპულაციის რიცხვში (van der Meijden and van der Veen-van Wijk 1997). ნახ. 17-9 გვიჩვენებს პოპულაციათა რიცხვს ყოველ წელს 1974-1994 წლამდე. იმის მიუხედავად, რომ ამ მცენარის მეტაპოპულაცია შენარჩუნებულ იქნა ამ დროის განმავლობაში, ათვისებული ადგილების რიცხვი ფართოდ მერყეობდა.



ნახ. 17-9 ფლუქტუაციები ჯვრიანას (*Senecio jacobaea*) მეტაპოპულაციაში დღევანდელ დღემდე მოღწეული ქვეპოპულაციის რიცხვში ნიდერლანდებში 20 წლიანი პერიოდის განმავლობაში. (From van der Meijden and van der Veen-van Wijk 1997.)

ჯვრიანას მეტაპოპულაციის დინამიკა მთლიანად არ არის დაკავშირებული მცენარის რეპროდუქციულ უნარსა და გაფანტვის შესაძლებლობასთან. ამის ნაცვლად, ის დამოკიდებულია მცენარისა და ორი სხვა ორგანიზმის კომპლექსურ ინტერაქციებზე, რომლებიც ბინადრობენ მჭიდროდ მასთან. ერთ-ერთი ორგანიზმი არის სინგურის ჩრჩილი (თყრია ჯაცობაეა), ბალახის მჭამელი, რომლის ლარვაც ჯვრიანაზე სპეციალიზდება. სინგურის ჩრჩილს აქვს საინტერესო ჩვევა, ის პერიოდულად მცენარეს სრულიად ფოთლების გარეშე ტოვებს, რაც იწვევს ჩრჩილის ლარვების ფართოდ გავრცელებულ შიმშილობას. კიდევ ერთი მოთამაშე ამ სისტემაში არის მხედარი ბზიკი ჩოტესია პოპულარის, პარაზიტოიდი სინგურის ჩრჩილისა.

17.5 მეტაპოპულაციაზე გავლენას ახდენს მიგრაცია და ადგილობრივი პოპულაციის დემოგრაფია

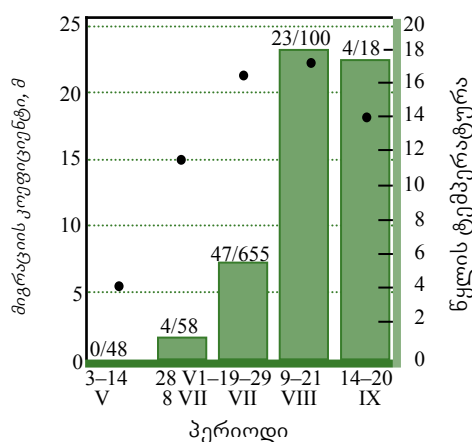
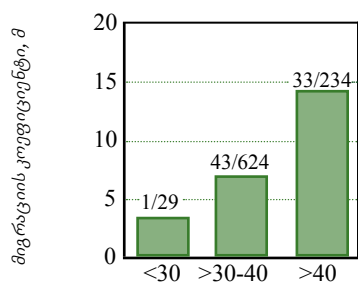
ჩვენ ზემოთ ვთქვით, რომ უფრო იზოლირებული პეტჩები მეტაპოპულაციებში ნაკლებად იქნება კოლონიზებული. ამის მიზეზი არის ის, რომ უფრო დიდი მანძილი წარმოადგენს უფრო დიდ დაბრკოლებას ინდივიდების გადაადგილებისთვის. იმის მიუხედავად, რომ ეს ძირითადი გონივრული ურთიერთობაა, სხვა ფაქტორები, როგორიცაა პეტჩის ხარისხი და გარემოს და დემოგრაფიული სტოქასტიკურობა, გავლენას ახდენენ პეტჩში ინდივიდების იმიგრაცია-სა და ემიგრაციაზე. მეტიც, მოსალოდნელია, რომ ამ ფაქტორებს განსხვავებული გავლენა ექნებათ სხვადასხვა პეტჩებში და მართლაც, პეპლების მეტაპოპულაციათა თანამედროვე კვლევებიდან ცხადი გახდა, რომ იმიგრაციისა და ემიგრაციის კოეფიციენტები პეტჩ-სპეციფიკურია (Hanski et al. 1994, Sutcliffe et al. 1997a,b). ამრიგად, სიჩქარე, რომლითაც ხდება პეტჩების კოლონიზირება, დაკავშირებულია არა მარტო თითოეული პეტჩის ზომასთან და მის სიახლოვესთან სხვა პეტჩებთან, როგორც ნაჩვენებია ნახ. 17-3-ში, არამედ ასევე პეტჩის ხარისხთან, მის ურთიერთობასთან ლანდშაფტის ხასიათთან და პეტჩის ამთვისებელი პოპულაციის დემოგრაფიულ მახასიათებლებთან. მოდით, განვიხილოთ ამ იდეასთან დაკავშირებული რამდენიმე საკითხი.

პეტჩის პოპულაცია-მეტაპოპულაციის კონტინუმი

სივრცობრივად სტრუქტურირებულ პოპულაციებში ცხოველების გადაადგილების განსხვავებული ხასიათი კონტინუუმში მდებარეობს. სიტუაციები, რომლებშიც ინდივიდები თავისუფლად მოძრაობენ საბინადრო პეტჩებს შორის, წარმოადგენს კონტინუუმის ერთ ბოლოს და სიტუაცია, სადაც ძალიან

მცირე მოძრაობა ადგილობრივ პოპულაციებს შორის, წარმოადგენს მეორე უკიდურესობას. პირველი ტიპის გადაადგილების ხასიათის მქონე პოპულაციებს ხანდახან პეტჩის პოპულაციები ეწოდებათ. ამგვარი პოპულაციები ამჟღავნებენ სივრცობრივ პეტჩურობას, მაგრამ ინდივიდები პოპულაციაში არ არიან დაყოფილნი დიდი ოდენობით საბინადრო გარემოს სივრცობრივი სტრუქტურის მიხედვით. ამ უკიდურესობათაგან არც ერთი არ წარმოადგენს მეტაპოპულაციას. პოპულაციებს შორის გადაადგილების მხოლოდ შუალედურ დონეზე მიიჩნევა იგი მეტაპოპულაციად (Harrison 1991, 1994). მანძილმა, რომელზეც მიგრაციას აქვს ადგილი – ანუ მანძილმა, რომელზეც პოპულაცია ავლენს პეტჩის პოპულაციის ან მეტაპოპულაციის ნიშნებს – შეიძლება გავლენა მოახდინოს პოპულაციის მდგრადობაზე.

რა ფაქტორები ახდენენ გავლენას ორგანიზმების გადაადგილების ხასიათზე სივრცობრივად სტრუქტურირებულ პოპულაციებში? დემოგრაფი-



ნახ. 17-10 ფინეთში ჩრჩილების მეტაპოპულაციათა მიგრაციის კოეფიციენტზე გავლენის მომქმედი ფაქტორები. (ა) მიგრაციის კოეფიციენტები უფრო დიდია ჩრჩილებისთვის, რომლებსაც უფრო მეტი გაშლილი ფრთის ზომა აქვთ. (ბ) მიგრაციის კოეფიციენტები გაიზარდა იმ პერიოდის განმავლობაში (აღნიშნულია სვეტებით), როდესაც ზღვის წყლის ტემპერატურა (შავი წერტილები) იყო ყველაზე მაღალი. (From Nieminen 1996.)

ული მახასიათებლები, როგორცაა სიმჭიდროვე და ასაკობრივი სტრუქტურა, მორფოლოგიური მახასიათებლები, როგორცაა სხეულის ზომა და გარემო ფაქტორები, როგორცაა ტემპერატურა, ყველას შეუძლია, ითამაშოს მნიშვნელოვანი როლი გადაადგილების ხასიათის ფორმირებაში. ნიემინენმა (1996) გამოიკვლია ჩრჩილებისა და პეპლების შვიდი სახეობის გადაადგილების, მიგრაციის ხასიათი, რომლებიც იკავებდნენ კუნძულთა ჯგუფს ფინეთში. შვიდმა სახეობამ მიგრაციის განსხვავებული კოეფიციენტი აჩვენა, რომლებიც რაღაც დონემდე სახეობათა მორფოლოგიას ასახავდნენ. მაგალითად, მიგრაციის კოეფიციენტი უფრო მაღალი იყო ჩრჩილების სახეობებში გრძელი გაშლილი ფრთის ზომით, ვიდრე ფრთის მოკლე ზომით (ნახ. 17-10ა). გარემო ფაქტორები ასევე თამაშობენ როლს კუნძულთა ჯგუფში ჩრჩილების მიგრაციის კოეფიციენტების განსაზღვრაში. მიგრაციის კოეფიციენტები ყველაზე მაღალი იყო წლის იმ დროს, როდესაც ზღვის წყლის ტემპერატურა მაღალი იყო (ნახ. 17-10ბ). ამის მიზეზი, როგორც ჩანს არის ის, რომ როდესაც ზღვის წყალი თბილია, ჰაერის ტემპერატურა წყლის ზემოთ ახლოსაა კუნძულების თავზე არსებულ ტემპერატურასთან და ჩრჩილებიც ძირითადად მოძრაობენ ხმელეთიდან წყლის თავზე. ნიემინენის კვლევა ასევე ითვალისწინებს, რომ მიგრაცია ყველაზე მაღალი იყო პოპულაციებიდან ყველაზე მაღალი სიმჭიდროვით, იმის მიუხედავად, რომ ეს შედეგები არაადამაჯერებელი იყო, რადგან ჩრჩილებისა და პეპლების სიმჭიდროვეები ძნელი განსაზღვრია.

სხნის ეფექტი

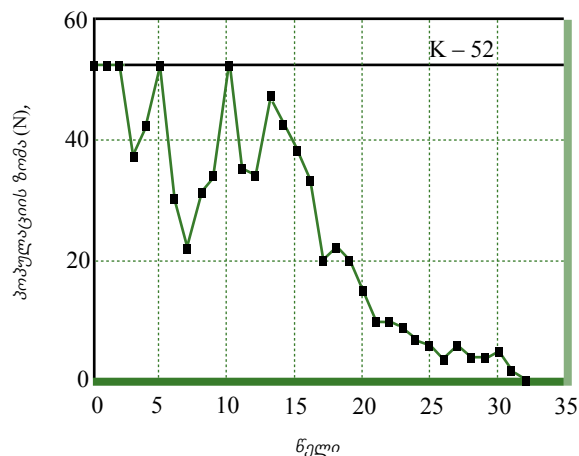
როგორც უკვე ვნახეთ, მეტაპოპულაციის მართივი მოდელების ერთ-ერთი მოსაზრება არის ის, რომ პეტჩები ან შეიცავენ პოპულაციას (ათვისებული) ან – არა (გადაშენება). მეტაპოპულაციათა ზოგიერთი მოდელი არბილებს ამ მოსაზრებას და ითვალისწინებს პოპულაციების ინდივიდუალურ დემოგრაფიას. ეს უფრო პროგრესული მოდელები გვანვდიან გზას ადგილობრივი პოპულაციების ფლუქტუაციისა და სტაბილურობის გაგებისთვის რეგიონალური პროცესებთან კონტექსტში. კერძოდ, ისინი გვთავაზობენ კონცეპტუალურ ჩარჩოს, რომლის ფარგლებშიც შესაძლებელი ხდება იმის განხილვა, თუ როგორ შეუძლია პოპულაციის კავშირს სხვა პოპულაციებთან მიგრაციის საშუალებით გავლენა მოახდინოს მის დინამიკაზე.

სტიესიმ და ტაპერმა (1992) გამოიკვლიეს ეს საკითხი მთელი რიგი დემოგრაფიული ცვლადების (როგორცაა წლიური რეპროდუქციული წარმატება და ახალგაზრდებისა და ზრდასრულების გადარჩენა) განხილვისას კოდალა ელანერპეს ფორმიცივორუს-

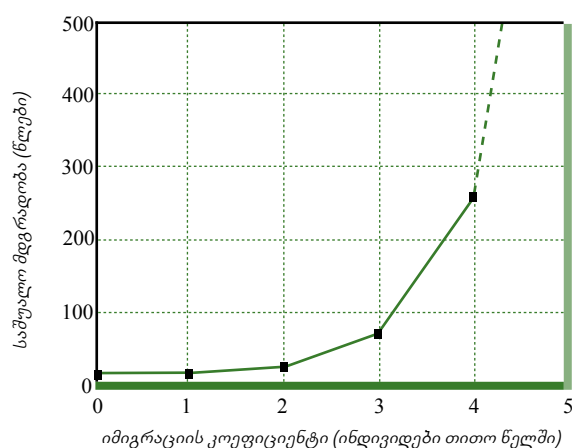
ის იზოლირებულ პოპულაციაში ცენტრალური ნიუ მექსიკოს მთებში. წინა კვლევებიდან ცნობილი იყო, რომ ეს და სხვა ცვლადები განიცდიდნენ მნიშვნელოვან წლიურ ცვლილებას (დემოგრაფიული სტოქასტიკურობა) ადგილობრივი გარემოებითი სტოქასტიკურობის შედეგად, კერძოდ, ნალექიანობასთან მიმართებაში. სიმულაციის ტექნოლოგიების გამოყენებით, სტეისიმ და ტაპერმა აღმოჩინეს, რომ თუ კოდალას პოპულაცია მიიჩნეოდა სრულიად დახურულად იმიგრაციისთვის, მოსალოდნელი იყო მისი გადაშენება 20 წელზე ნაკლებ პერიოდში (ნახ. 17-11ა). გადაშენებას ადგილი ექნებოდა სულ მცირე, ყველაზე ნაკლებპროდუქტიული წლის გამოც კი. თუმცა სიმულაციის მოდელთან კიდევ უფრო მეტმა მუშაობამ გვიჩვენა, რომ პოპულაციაში მიგრაციის დაბალი დონეც კი საოცრად გაზრდიდა პოპულაციის მდგრადობის დროს (ნახ. 17-11ბ). ამგვარი შემთხვევები, სადაც მიგრაცია ხელს უშლის პოპულაციას საბოლოო გადაშენებამდე კლებისგან, ახდენენ ისეთი ფენომენის დემონსტრირებას, რომელსაც ხსნის ეფექტი ეწოდება. კოდალას პოპულაცია დაცულია ფლუქტუაციისგან იმდენად, რომ არ გადაშენდეს, ის „დახსნილია“ გადაშენებისგან სხვა პოპულაციიდან იმიგრაციის საშუალებით.

ხსნის ეფექტმა შეიძლება ძნელი გახადოს იმის განსაზღვრა, არის თუ არა ადგილობრივი პოპულაცია მეტაპოპულაციის ნაწილი, რადგანაც მიგრაციამ შეიძლება შეაჩეროს ადგილობრივი გადაშენების დაწყება. გადაშენება-ხელახალი კოლონიზაციის მოვლენები, მთავარი მოვლენები მარტივ მეტაპოპულაციებში, შეიძლება ჩანაცვლებულ იქნან პროცესებით, რომლებშიც ინდივიდუალური ადგილობრივი პოპულაციები აჩვენებენ ყოველწლიურ ცვლილებას ზომაში, მაგრამ ნარჩუნდებიან დროის ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში (Stacey et al. 1997). ხსნის ეფექტი არ არის აუცილებელი, რომ ერთმიმართულებიანი იყოს, როგორც მკაცრ „წყარო-ჩასადენი ავზი“ მოდელებში ან კონტინენტი-კუნძული მოდელებში. მეტაპოპულაციებში, რომლებშიც ადგილობრივი პოპულაციების ზრდის ტემპები ძლიერ ცვლადია, გარკვეულმა პოპულაციამ შეიძლება შეასრულოს მიგრანტების წყაროს როლი და ამით იხსნას სხვა პოპულაციები წლებში, როდესაც მისი ზრდის ტემპები მაღალია და შემდეგ თავად გახდეს ხსნის ობიექტი სხვა პოპულაციის მხრიდან, რომელსაც უფრო მაღალი ზრდის ტემპი აქვს იმ წლებში, როდესაც მისი ზრდის ტემპები დაბალია.

სტეისიმ და სხვებმა (1997) განსაზღვრეს რიგი ბუნებრივი პოპულაციებისა, რომლებიც ავლენენ ხსნის ეფექტს. პეტჩებში პეპლების მრავალი სახეობა არსებობს. მაგალითად, ჩრდილოეთ ამერიკის პეპელა უპჰედრყას-ას გავრცელება ასახავს იმ მცენარის პეტჩობრივ გავრცელებას, რომლებზეც სპეციალიზდებიან ეს პეპლები. ამ პეპლებზე მთელი რიგი მეცნიერების დაკვირვებამ აჩვენა,



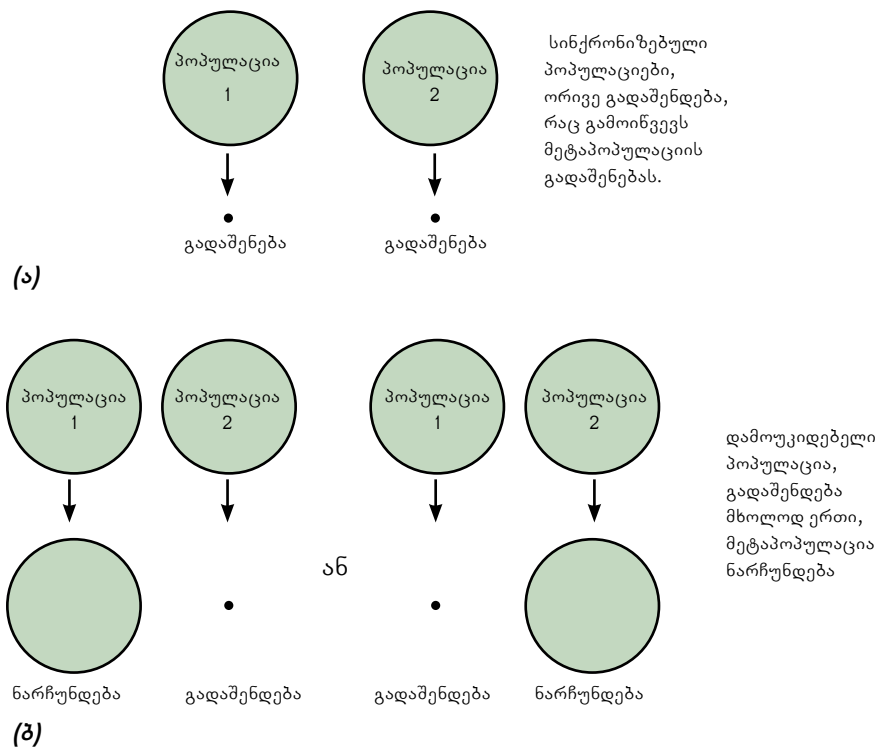
(ა)



(ბ)

ნახ. 17-11 ცენტრალური ნიუ მექსიკოს კოდალა ელანერპეს ფორმიციოროუს-ის პოპულაციაში პოპულაციის ზომის სიმულაცია. დემოგრაფიული პარამეტრები წინა კვლევებიდან გამოყენებულ იქნა სიმულაციის კონსტრუირებისთვის. (ა) პროექტირებული პოპულაციის ტენდენცია, თუ მიჩნეულია, რომ პოპულაცია არავითარ მიგრანტებს არ იღებს. (ბ) წლების რაოდენობა, რომელთა განმავლობაშიც ნაგარაუდევია, რომ პოპულაცია იარსებებს სხვადასხვა მიგრაციულ დონეებზე. ეს ნახატები გვიჩვენებენ, რომ მცირე რაოდენობის მიგრანტებიც კი იხსნიან პოპულაციას გადაშენებისგან. (From Stacey et al. 1997.)

რომ იმ დროს, როდესაც ადგილობრივი პოპულაციების სიმჭიდროვე შეიძლება მკვეთრად მერყეოდეს, პოპულაციები როგორც წესი ნარჩუნდებიან. ამ პეპლების პოპულაციებს შორის გენეტიკური მრავალფეროვნების კვლევები გვიჩვენებენ, რომ ჰეტეროზიგოტულობის შედარებით მაღალი დონე ადგილობრივ პოპულაციებში შენარჩუნებულია (Brussard and Vawter 1975, Debinski 1994). ერთად აღებული ეს მონაცემები გულისხმობენ, რომ ადგილობრივი პოპულაციების გადაშენებისგან გადასარჩენად ამ პეპლების ქვეპოპულაციებს შორის საკმარისი მიგრაცია იჩენს თავს.

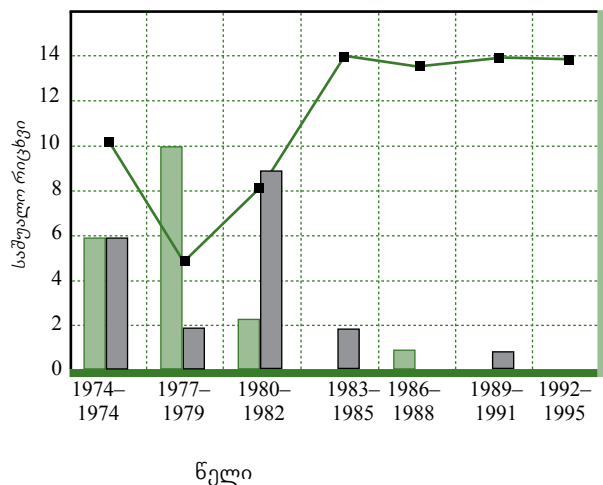


ნახ. 17-12 ურთიერთდაკავშირებული გადაშენების სქემატური გამოსახულება მარტივ, ორპოპულაციურ მეტაპოპულაციაში. (ა) ორი მეტაპოპულაცია, რომელიც სინქრონიზებულია თავიანთ რეაქციებში გარემო ფლუქტუაციებზე, შეიძლება ერთდროულად განიცდიდეს შემცირებას სიმჭიდროვეში, რითაც ზრდის ალბათობას, რომ მეტაპოპულაცია, როგორც ასეთი, გადაშენდება. (ბ) თუ პოპულაციის დემოგრაფიული პროცესები მოქმედებენ მეტნაკლებად დამოუკიდებლად ერთმანეთისგან, მაშინ დგება ისეთი შემთხვევა, სადაც ერთი პოპულაცია განიცდის შემცირებას სიმჭიდროვეში და მეორე კი არა. ამ შემთხვევაში მეტაპოპულაცია შეიძლება შენარჩუნდეს ხსნის ეფექტის საშუალებით. დამოუკიდებელი პოპულაციის დინამიკა ზრდის მეტაპოპულაციის შენარჩუნების დროს.

ურთიერთდაკავშირებული გადაშენება

მოდით, დავუბრუნდეთ გადაადგილების ხასიათის კონტინუუმის იდეას სივრცობრივად სტრუქტურირებულ პოპულაციებში. მეტაპოპულაციები განისაზღვრებიან ისეთებად, რომლებიც ავითარებენ საბინადრო პეტრებს შორის გადაადგილების შუალედურ დონეს. ადგილობრივი პოპულაციის დემოგრაფიულმა დინამიკამ, შეიძლება, გავლენა მოახდინოს გადაადგილებაზე. მაგალითად, სოციალური ინტერაქციებისა და რესურსების შეზღუდვის გამო, ემიგრაცია შეიძლება უფრო დიდი იყოს ძალიან მჭიდრო პოპულაციებიდან, ვიდრე მცირე სიმჭიდროვის პოპულაციებიდან. მეტიც, ბუნებაში დემოგრაფიული დინამიკა შეიძლება განსხვავდებოდეს ადგილობრივ პოპულაციებს შორისაც. ამრიგად, იმიგრაციისა და ემიგრაციის კოეფიციენტები შეიძლება იყვნენ პეტრ-სპეციფიკური (Sutcliffe et al. 1997a,b). ეს სიტუაცია გავლენას მოახდენს მთლიანად მეტაპოპულაციის შენარჩუნებაზე.

ნახ. 17-12 აღწერს მარტივ მეტაპოპულაციას მხოლოდ ორი პეტრით, რომელთაგან ორივე ათვისებულია და რომლებშიც თითოეული ადგილობრივი პოპულაციის სიმჭიდროვე წარმოადგენილია პეტრის



ნახ. 17-13 გადაშენებისა (მწვანე სვეტები) და კოლონიზაციის (შავი სვეტები) პეპელა *Aphantopus hyperantus*-ის მეტაპოპულაციაში მონქს ვუდის ეროვნულ ნაკრძალში კემბრიჯში, ინგლისი 1974-1991 წლებში. ასევე ნაჩვენებია ნაწილის საშუალო რიცხვი, სადაც .ჰყპერანტუს იქნა შენიშნული (ფერადი მრუდი). დრამატულ კლებას ჰქონდა ადგილი 1977 წელს, გვალვის შემდეგ. პოპულაციამ გამოავლინა მაღალი დონის კორელაცია თავის რეაქციებში გარემოსთან. (From Sutcliffe et al. 1997.)

აღმნიშვნელი წრის ზომით. ვთქვათ, სიმჭიდროვე კორელაციაში მოდის გარემოებით პირობებთან, ანუ სიმჭიდროვე ადეკვატურად რეაგირებს გარემოებით სტოქასტიკურობაზე. თუ თითოეული ადგილობრივი პოპულაციის სიმჭიდროვე რეაგირებას მოახდენს გარემო ცვლილებაზე ერთნაირად, მაშინ ისინი ორივენი გაიზრდებიან, როდესაც პირობები კარგია და შემცირდებიან, როდესაც პირობები ცუდია. ახლა მოდით, ვიგულისხმობთ, რომ ემიგრაცია კორელაციაში მოდის სიმჭიდროვესთან და უფრო დიდი ემიგრაცია ნებისმიერი პოპულაციიდან ზრდის ერთი პეტჩიდან მეორეში გადაადგილების ალბათობას. ამგვარ სიტუაციაში მეტაპოპულაცია შეიძლება დადგეს საფრთხის წინაშე დაბალი სიმჭიდროვის დროს, რადგან ორივე პოპულაცია გახდება ზედმეტად მცირე იმისთვის, რომ განახორციელოს გადაადგილება ურთიერთშორის (ნახ. 17-12ა). თუ შედეგად პოპულაციები გადაშენდებიან ამ სიტუაციას ეწოდება ურთიერთდაკავშირებული გადაშენება (Harrison and Quinn 1989, Gilpin 1990).

ახლა მოდით, ვივარაუდოთ, რომ ორი პოპულაცია ერთიმეორისგან მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელია, ანუ სიმჭიდროვე არ მოდის კორელაციაში გარემოებით ფლუქტუაციასთან და ერთი პოპულაცია შეიძლება გაიზარდოს იმ დროს, როცა მეორე მცირდება (ნახ. 17-12ბ). თუ ეს მოხდებოდა, ემიგრაცია უფრო მაღალი სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციიდან შეიძლება საკმარისი იყოს მცირე პოპულაციის შენარჩუნებისთვის ხსნის ეფექტის საშუალებით და მეტაპოპულაცია მთლიანად შენარჩუნდებოდა. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ორი დამოუკიდებელი პოპულაცია შეიძლება შემთხვევით ერთდროულად შემცირდეს სიმჭიდროვეში, შექმნას რა სიტუაცია როგორიც ნაჩვენებია ნახ. 17-12ა-ში, სადაც მეტაპოპულაცია საფრთხის წინაშე დგება. თუმცა ზოგადად, როდესაც პოპულაციის დემოგრაფიული დინამიკა დიდად დამოუკიდებელია ერთიმეორისგან, მეტაპოპულაციის შენარჩუნების უკეთესი შანსი აქვს (Harrison and Quinn 1989, Gilpin 1990).

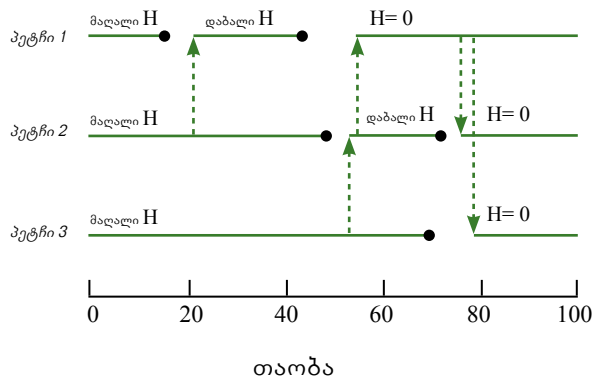
ამგვარი კორელირებული დინამიკა შესწავლილი იქნა პეპელა პჰანტოპუს ჰყპერანტუს მეტაპოპულაციებში, რომლებიც ბინადრობენ მუხის ტყეებში კემბრიჯშირის მონქსვუდის ეროვნულ ნაკრძალში, ინგლისში (Sutcliffe et al. 1997b). მონქსვუდის პეპლების დაწვრილებითი აღწერა მიმდინარეობდა 1973 წლიდან. 0,5 კმ²-იანი არეალი დაყოფილი იქნა თოთხმეტ განსხვავებულ ნაწილად. ყოველ კვირას პეპლების ყველა სახეობის ინდივიდების დათვლა ხორციელდებოდა თითოეულ ნაწილში. თუ გარკვეულ ნაწილში გარკვეული სახეობის პეპლის არც ერთი ინდივიდი არ შეინიშნებოდა მაშინ, როცა წინა წელს ეს სახეობა იქ იყო, ცხადი ხდებოდა, რომ ამ ნაწილში გადაშენებას ჰქონდა ადგილი. როდესაც წინა წელს აუთვისებელი ნაწილი ათვისებული ხდებოდა, ითვლებოდა, რომ ადგილი ჰქონდა კოლონიზაციას. ჰყპერანტუს-

ის გადაშენება-კოლონიზაციის დინამიკა გვიჩვენებს გარემოსთან სინქრონიზაციის მაღალ დონეს. ნახ. 17-13-ზე ჩანს ნაწილთა რიცხვი, რომლებიც ავითარებენ გადაშენებებსა და კოლონიზაციებს 3 წლის პერიოდის განმავლობაში. ნახატი გვიჩვენებს დრამატულ მოვლენას 1977-1979 წლებში, რა დროსაც გადაშენებებმა დიდად გადაწონეს კოლონიზაციები. ეს პერიოდი მოჰყვა სასტიკ გვალვას, რომელსაც ადგილი ჰქონდა 1976 წელს. გადაშენების მაღალი დონე გვალვის მომდევნო წლებში აღნიშნავს ურთიერთდაკავშირებულ გადაშენებას. კოლონიზაციამ გადააჭარბა გადაშენებას 1980-1982 წლებში, რაც იმას ნიშნავდა, რომ მეტაპოპულაცია გაუმჯობესდა გვალვის შემდეგ. ამგვარი გაუმჯობესება შეიძლება არ ყოფილიყო პეპლებისთვის ხელსაყრელი, ჩრდილიანი საბინადრო გარემო საკამო სიახლოვეს რომ არ ყოფილიყო ერთმანეთთან, რათა მიეცათ პეპლებისთვის მიგრაციის საშუალება პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვის პირობებშიც კი.

17.6 მეტაპოპულაციაში გენეტიკური ცვლილების დონეს განსაზღვრავს ურთიერთობა პოპულაციის მოცულობას, გადაშენებასა და კოლონიზაციას შორის

პოპულაციის კოლექტიური გენეტიკური ნაკრები ცნობილია მისი გენეტიკური სტრუქტურის სახელით. მეთოთხმეტე თავში გენეტიკური სტრუქტურის განხილვისას ჩვენ ხაზი გავუსვით პოპულაციის ზომის მნიშვნელობას. გენეტიკური ცვლილებები ბუფერის როლს ასრულებენ გარდაუვალი, მომავალი გარემო ცვლილების წინააღმდეგ და მცირე პოპულაციები განსაკუთრებით მოწყვლადია ამ უნარის დაკარგვისადმი. შემთხვევითი მოვლენებით გამოწვეულმა მერყეობამ შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებში შეიძლება დრამატულად შეცვალოს ალელების სიხშირე მცირე პოპულაციებში, რის გამოც ისინი განიცდიან უფრო სწრაფ შემცირებას გენეტიკურ ცვლილებაში დროთა განმავლობაში, ვიდრე დიდი პოპულაციები.

როგორია გენეტიკური ცვლილებების დინამიკა მეტაპოპულაციებში? ცვლიან თუ არა გადაშენებისა და კოლონიზაციის მოვლენები, რაც ახასიათებს მეტაპოპულაციათა დინამიკას, პოპულაციის ზომის გავლენას გენეტიკურ ცვლილებასთან მიმართებაში? მაგალითად, შეინარჩუნებს თუ არა მეტაპოპულაცია მთლიანად გენეტიკური ცვლილობების უნარს იმის მიუხედავად, რომ გენეტიკური დრეიფი შეიძლება მაღალი იყოს ადგილობრივ პოპულაციებში? ეს კითხვები განსაკუთრებული მნიშვნელობისაა საფრთხის წინაშე არსებული სახეობებისთვის შენარჩუნებისას, რომლებიც ხშირად ბინადრობენ დანაწევრებულ საბინადრო გარემოში ან დაცულ არეალებში, იზოლირებულ ბუნებრივ ნაკრძალებში.



ნახ. 17-14 სამ პეტრიანმა მეტაპოპულაციამ, რომელთაგან სამივეს თავდაპირველად მალალი ჰეტეროზიგოტულობა ახასიათებს (H), შეიძლება დაკარგოს გენეტიკური მრავალფეროვნება გადაშენებული კოლონიზაციის განმეორებითი კოლონიზაციის გამო. გადაშენების მოვლენები აღნიშნულია ნატეხებით მწვანე ხაზზე, ხელახალი კოლონიზაცია – ვერტიკალური ისრებით. პოპულაცია პირველ პეტრში გადაშენდება მე-18 თაობისას და ხელახლა კოლონიზდება მე-20 თაობაში მე-2 პეტრის ინდივიდების მიერ. რადგანაც ხელახალი კოლონიზაცია მოიცავს მხოლოდ მცირე რაოდენობის ინდივიდს, 1 პეტრში ჰეტეროზიგოტულობის დონე მცირდება. მსგავს მოვლენას აქვს ადგილი 2 პეტრში 47-ე თაობისას. მეორე გადაშენება და ხელახალი კოლონიზაცია თავს იჩენს 1 პეტრში 40-ე და 60-ე თაობებს შორის. 2 პეტრიდან მოსული კოლონიზატორების შემცირებული გენეტიკური ცვლილების გამო, 1 პეტრში ჰეტეროზიგოტულობის დონე ხდება 0-ის ტოლი. მომდევნო ხელახალი კოლონიზაციის მოვლენები, სადაც ი პეტრი ($H = 0$) ასრულებს წყარო პოპულაციის როლს, იწვევს მეტაპოპულაციის გენეტიკური ცვლილების გარეშე. (From Hedrick and Gilpin 1997.)

ისინი ასევე მნიშვნელოვანნი არიან პოპულაციათა გენეტიკისთვის, რომელიც დიდი ხანია, დაინტერესებულია პოპულაციებს შორის გენთა დინების საკითხით და პროცესებით, რომლებითაც თავს იჩენს გენეტიკური დიფერენციაცია პოპულაციებს შორის, რაც ცენტრალური კოცეფციაა სახეობათა ჩამოყალიბებაში.

მეტაპოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურა მოიცავს ადგილობრივი პოპულაციების მთლიან თანასაზოგადოებას, რომლებიც არსებობენ საბინადრო პეტრებში და არა ერთეულ ადგილობრივ პოპულაციას. ჩვენ ხაზი გავუსვით, რომ მეტაპოპულაციის განმსაზღვრელი მახასიათებელი არის პეტრებს შორის მიგრაციის შუალედური დონის არსებობა. საბინადრო პეტრების ერთობლიობა, რომლებშიც პეტრებს შორის გადაადგილება ექსტენსიურია, შეიძლება მიჩნეულ იქნას ერთ პოპულაციად და ჩვენ არ მოველით დიდი გენეტიკური ცვლილებების შემჩნევას ამგვარი პოპულაციის სივრცობრივ კომპონენტებს შორის. იქ, სადაც ლანდშაფტის მახასიათებლები ხელს უშლიან გადაადგილებას საბინადრო პეტრებს შორის (იხ. ნახ. 17-16), ან იქ, სადაც სახეობათა გაფანტვის შეზღუდული შესაძლებლობა ხელს უშლის პეტრებს შორის ინდივიდების გაცვლას, ჩვენ

მოველით ადგილობრივ პოპულაციებს შორის უფრო დიდ გენეტიკურ დიფერენციაციას. მეტაპოპულაციებში ჩვენ მოველით ადგილობრივ პოპულაციებს შორის გენეტიკური დიფერენციაციის შუალედურ დონეს, რადგან იქ გენთა დინების შუალედური დონეა.

დონე, სადამდეც გენეტიკური ცვლილება ნარჩუნდება მეტაპოპულაციაში, დამოკიდებულია პეტრის ზომას, გადაშენებისა და კოლონიზაციის ტემპებს შორის ურთიერთობაზე. ზოგადად რომ ვთქვათ, მთლიანი გენეტიკური ცვლილება იზრდება პოპულაციის ზომის ზრდასთან ერთად. ამრიგად, ჩვენ შეიძლება მოველოდეთ, რომ მეტაპოპულაციებს, რომლებშიც ინდივიდები გადანაწილებულნი არიან მცირე პოპულაციებს შორის ან სადაც ადგილი აქვს პოპულაციის ზომის დიდ ცვალებადობას, ექნებათ ნაკლები გენეტიკური ცვლილება ისეთებთან შედარებით, სადაც ერთი და იგივე რაოდენობის ინდივიდები განლაგებულნი არიან უფრო ნაკლები რაოდენობის, მაგრამ დიდ პოპულაციებში. ზოგადად, ადგილობრივ პოპულაციებს შორის ინდივიდების მოძრაობა ამცირებს გენეტიკურ ცვლილებას. მიგრაციის ზოგიერთი სისტემა იწვევს უფრო მეტ გენეტიკურ ცვლილებას, ვიდრე სხვები (Whitlock 1992). მეტაპოპულაციები, რომლებშიც ადგილობრივ პოპულაციებს აქვთ მიგრაციის მსგავსი კოეფიციენტი, ავლენენ ნაკლებ გენეტიკურ ცვლილებას, ვიდრე ისინი, სადაც ზოგიერთ ადგილობრივ პოპულაციას მიგრაციის ძალიან მაღალი კოეფიციენტი აქვს, ზოგს კი, ძალიან დაბალი.

იმის დემონსტრირებისთვის, თუ როგორ შეუძლია მეტაპოპულაციათა დინამიკას გავლენა მოახდინოს გენეტიკურ ცვლილებაზე, მივმართეთ მარტივ სიმულაციას, რომელიც პირველად შეასრულა გილპინმა (1991) და შემდეგ კი იგი აღწერილ იქნა ჰედრიკისა და გილპინის მიერ (1997). წარმოიდგინეთ მეტაპოპულაცია, რომელიც შედგება სამი პოპულაციისგან. ისინი თავის მხრივ განლაგებულნი არიან 1, 2, და 3 პეტრებში. თითოეული პოპულაცია იწყებს სიმულაციას 500-ის ტოლი პოპულაციის ეფექტური ზომით, რომელიც უდრის პოპულაციაში ინდივიდების რეალურ რიცხვს (ანუ, სიმულაციის მიზნებისთვის $N_e = N$, ეს სიტუაცია აღწერილია ნახ. 14-16ა-ში). მოდით, ახლა მივიჩნიოთ, რომ თითოეულ პოპულაციას დასაწყისში ჰეტეროზიგოტულობის მაღალი დონე აქვს, რაც აღნიშნავს არსებით გენეტიკურ ცვლილებას (ნახ. 17-14). ლევისის მეტაპოპულაციათა მარტივი მოდელის მიხედვით, პოპულაცია შეიძლება გადაშენდეს და მისი პეტრი ხელახლა იქნას კოლონიზირებული ინდივიდების მიერ სხვა პოპულაციიდან. რადგანაც კოლონიზაციას, როგორც წესი, ძალიან ცოტა ინდივიდი შეჰყავს აუთვისებელ პეტრში, ახლად კოლონიზირებული პეტრის გენეტიკური მრავალფეროვნება მცირე იქნება დამაარსებლის ეფექტის გამო. ამგვარი გადატრიალების

მოვლენა, შედეგად პეტეროზიგოტულობის კლებით, ნაჩვენებია ნახ. 17-14-ში, როდესაც პოპულაცია პირველ პეტრში გადაშენდება მე-18 თაობის პერიოდში და პეტრი ხელახლა ხდება კოლონიზირებული ინდივიდების მიერ მეორე პეტრიდან მე-20 თაობის პერიოდში, რაც გამოიწვევს პირველ პეტრში დაბალ H-ს.

ამ ძირითადი დინამიკიდან გილპინმა (1991) გვიჩვენა, რომ თუ კოლონიზაცია შეზღუდულია ძალიან მცირე რაოდენობის ინდივიდით (სიტყვაზე, ერთი განაყოფიერებული მდედრი) დარღვევის გარკვეულმა ნიშნებმა შეიძლება გამოიწვიოს მეტაპოპულაციაში მრავალი ინდივიდის არსებობა, მაგრამ არსებითად არავითარი გენეტიკური ცვლილება. იმის სანახადად, თუ როგორ შეიძლება ეს მოხდეს, ყურადღება გავამახვილოთ მოვლენებზე, რომლებიც იწყება 48-ე თაობის დასაწყისში ნახ. 17-14-ში. პოპულაცია მე-2 პეტრში გადაშენდება და პეტრი ხელახლა ხდება კოლონიზირებული 51-ე თაობის მხოლოდ ორი ინდივიდის მიერ მე-3 პეტრიდან, რაც შედეგად იწვევს ძალიან დაბალ -ს. პოპულაცია პირველ პეტრში, რომელიც მეორეჯერ გადაშენდა მე-40 თაობაში, ხელახლა კოლონიზდება 55-ე თაობის ერთი ინდივიდის მიერ ახლად კოლონიზირებული მე-2 პეტრიდან და იღებს ნულის ტოლ გენეტიკურ მრავალფეროვნებას. საბოლოოდ, გადაშენების მოვლენები მე-2 და მე-3 პეტრებში იწვევენ შემთხვევას, სადაც მთლიანი მეტაპოპულაცია რჩება გენეტიკური ცვლილების გარეშე.

უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ზემოთ მოყვანილი მაგალითი უკიდურესი შემთხვევაა. მთელი რიგი ფაქტორებისა განსაზღვრავენ მეტაპოპულაციაში გენეტიკური ცვლილების დონეს, მათ შორის (1) ინდივიდთა მაქსიმალური რიცხვი, რომლებიც შეიძლება დამოუკიდებლად იქნან უზრუნველყოფილნი პეტრში (გადატანითი შესაძლებლობა), (2) მეტაპოპულაციებში დარღვევის სიჩქარე, (3) პოპულაციათა წყებაში კოლონიზაციის წყაროთა რიცხვი, (4) მეტაპოპულაციაში პეტრების სრული რაოდენობა და (5) პეტრებს შორის გენთა დინების ტემპები. გილპინმა და ნედრიკმა (1997) გამოიყენეს კომპიუტერული სიმულაციები მეტაპოპულაციებში გენეტიკური ცვლილებების განსაზღვრაში ყველა ამ ფაქტორის შედარებითი მნიშვნელობის დასადგენად.

17.7 სამყარო არსებობს როგორც საარსებო გუნებრივ გაემოთა მოზაიკა – სახელად ლანდშაფტი

ერთგვაროვანი, ჰომოგენური საბინადრო გარემო, რომელიც გადაჭიმულია დიდ არეალზე, უბრალოდ არ არსებობს. აღმოსავლეთ პერუს ვრცელ ამაზონის წვიმიან ტყეშიც კი სატელიტურმა ფოტოებმა გამოავლინეს ორმოცდაათზე მეტი ფაქიზად და არც

ისე ფაქიზად განსხვავებული ტიპის ტყეები, რომლებიც მერყეობენ 10 მეტრიდან კილომეტრებამდე მანძილებზე. ნიადაგის მრავალფეროვანმა კვლევებმა, რომლებიც კოორდინირებულ იქნენ სატელიტურ გამოსახულებებთან, გვიჩვენეს, რომ ტყეებში ხეების გავრცელება რეაგირებდა მცირე ცვლილებებზე დრენაჟში, ნიადაგსა და მრავალ სხვა მოვლენაზე. ის, რომ ამგვარ დაკვირვებებს დიდი გავლენა ჰქონდათ ეკოლოგიის ხედვასა და წარმოდგენებზე ბუნებრივი სამყაროს შესახებ, გამოხატულია ეკოლოგიის ქვესფეროში, ლანდშაფტის ეკოლოგიაში (Forman and Gordon 1986, Turner 1989, იხ. მე-9 თავი). ლანდშაფტის ეკოლოგია შეისწავლის მეტაპოპულაციების დინამიკის იმ იდეების მსგავს პრობლემებს, რომელიც ჩვენ ამ თავში განვიხილეთ და მნიშვნელოვანია, რომ გავაცნობიეროთ ეკოლოგიაში კვლევის ამ ორი არეალის განსხვავებული წარმომავლობა და ფოკუსები.

ლანდშაფტის ეკოლოგიის სფერო ჯერ კიდევ არ არის კარგად განსაზღვრული, ნაწილობრივ იმ ფაქტის გამო, რომ მისი ცნებები წარმოშობილია ისეთი გაბნეული სფეროებისგან, როგორიცაა ლანდშაფტის არქიტექტურა, მინათსარგებლობის პოლიტიკა, სოციოლოგია, ადამიანის გეოგრაფია, რესურსების მენეჯმენტი, სივრცობრივი სტრუქტურის ანალიზი და ცხადია, ეკოლოგია. თუმცა ოთხი პრინციპი, როგორც ჩანს, ფუნდამენტურია ლანდშაფტის ეკოლოგიისთვის (Wiens 1997). პირველი, საბინადრო გარემოს ან ცალკეული ეკოსისტემის პეტრები შეადგენენ ლანდშაფტს – ლანდშაფტის მოზაიკის ელემენტები (შეიძლება ასეც ვუწოდოთ) იცვლებიან თავისი ხარისხით როგორც სივრცობრივად, ისე დროში. მახასიათებლები იმ პეტრისა, რომელშიც ორგანიზმი ბინადრობს, შეიძლება შეიცვალოს დროსთან ერთად ან ახალი პეტრი, სადაც ეს ორგანიზმი ან მისი ნაშიერი გადავა, შეიძლება ხელსაყრელი, თუმცა განსხვავებული იყოს იმისგან, რომელიც მათ ახლახანს დატოვეს. მეორე, არსებობს საზღვრები პეტრებს შორის. საზღვრების გავლენა ორგანიზმების და ნივთიერებათა მოძრაობაზე შეიძლება საკმაოდ გადამწყვეტი იყოს და იმოქმედოს პროცესებზე, რომლებსაც ადგილი აქვს როგორც თავად პეტრებში, ისე მათ შორის. მესამე, საზღვრების გალენასთან კავშირში, ორგანიზმებისა და ნივთიერებების გადაადგილება ლანდშაფტის ელემენტებს შორის განსაზღვრავს ამ ელემენტების კავშირს. დაკავშირების ხარისხი როგორც ჩანს, ძალიან მნიშვნელოვანია ლანდშაფტზე გამლიზიანებლების ეფექტის განსაზღვრისას. მაგალითად, გამლიზიანებელს შეიძლება ჰქონდეს უფრო ძლიერი ეფექტი მაღალდაკავშირებული პეტრების ლანდშაფტში. და ბოლოს, გარკვეული პეტრის მახასიათებლები და დინამიკა დამოკიდებულია მის ადგილმდებარეობაზე მთლიანად მოზაიკის სტრუქტურაში. იმაზე, თუ რა შედის ერთ პეტრში გავლენას ახდენს მეზობელ პეტრებში მომხდარი აქტივობა.

სწორედ ის ექსპლიციტური გზა, სადაც საბინადრო პეტჩურობის მასშტაბი და საბინადრო გარემოს სივრცობრივის მონყოილობა არის განხილული, განასხვავებს ლანდშაფტის ეკოლოგიას ეკოლოგიური თეორიის სხვა ტიპებისგან. ლანდშაფტში პეტჩურობის მასშტაბს შეუძლია ძლიერი გავლენა მოახდინოს პოპულაციაზე, ის ზემოქმედებს ხელსაყრელი საბინადროს განაწილებასა და ხარისხზე. ერთი სახის საბინადრო გარემოს ხარისხი შეიძლება შეიცვალოს ახლომანძილ სხვა ტიპის საბინადროს არსებობით. ერთი საბინადრო გარემოს ხარისხი შეიძლება გაუმჯობესდეს, თუ სხვა პეტჩების ლანდშაფტი იძლევა ისეთ რესურსებს, როგორიცაა ფესვის სისტემა, საბუდელები მასალები, დამმტვერავეები და წყალი. სხვა სახის მეზობელი საბინადრო პეტჩები შეიძლება გახდეს სერიოზული დაბრკოლება, თუ ისინი იფარავენ მტაცებლებსა და დაავადებათა გამომწვევ ორგანიზმებს. მაგალითად, აღმოსავლეთ და შუადასავლეთ აშშ-ს ტერიტორიის უმეტეს ნაწილზე ტყის ფრაგმენტაციამ ტყის ფრინველთა პოპულაციები კონტაქტში მოიყვანა პარაზიტულ ყავისფერთაყვან ხარჩიტასთან (*Molothrus*), რომელიც თავის კვერცხებს სხვა სახეობათა ბუდეში და დიდად ამცირებს მტარებლების რეპროდუქციულ წარმატებას. ხარჩიტებს ურჩევნიათ, ფერებისა და მინდვრების საბინადრო გარემო, მაგრამ არც ტყეებში შესვლაზე ორჭოფობენ, რათა მოძებნონ ბუდეები, რომ პარაზიტებით დააინფიცირონ. შედეგად, მრავალი ტყის ფრინველის პოპულაცია შემცირდა ლანდშაფტის მაღალი პეტეროგენულობის არეალებში.

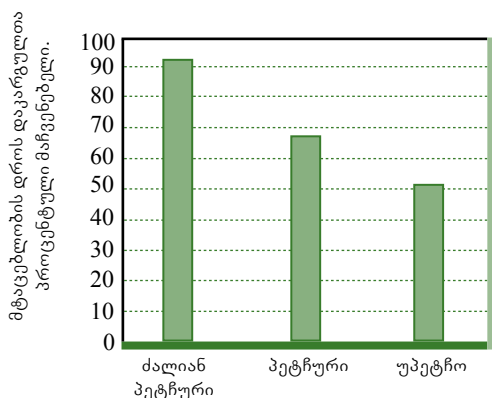
ჩრდილოეთ კალიფორნიის უსტუარიებში მობინადრე ორსაგდულიანი მოლუსკის საყარცხელას (*Pecten*) პოპულაციათა ექსპერიმენტალური კვლევა გვიჩვენებს პეტჩურობის მნიშვნელობას საზღვაო გარემოში მიმდინარე პოპულაციის პროცესებისთვის (Irlandi et al. 1995). თევზების, ცისფერი კიბორჩხალების, ზღვის ვარსკვლავების მიერ ახალგაზარდა მოლუსკებზე ნადირობა გაცილებით მაღალი იყო

ზღვის ბალახის პეტჩურ არეალებში, ვიდრე ზღვის ბალახის ვრცელ არეალებში, იმის მიუხედავად, რომ ინდივიდუალურად მოლუსკის უშუალო გარემო ერთნაირი იყო ყველა შემთხვევაში (ნახ. 17-15). საბინადრო არეალის სასაზღვრო რაიონი პეტჩობრივ არეში როგორც ჩანს ხელმისაწვდომს ხდის მტაცებლებისთვის ზღვის ბალახის საბინადრო გარემოს შემადგენლობას, ისევე როგორც ტყის კიდე ხელმისაწვდომს ხდის ხარჩიტასთვის ბუდობას.

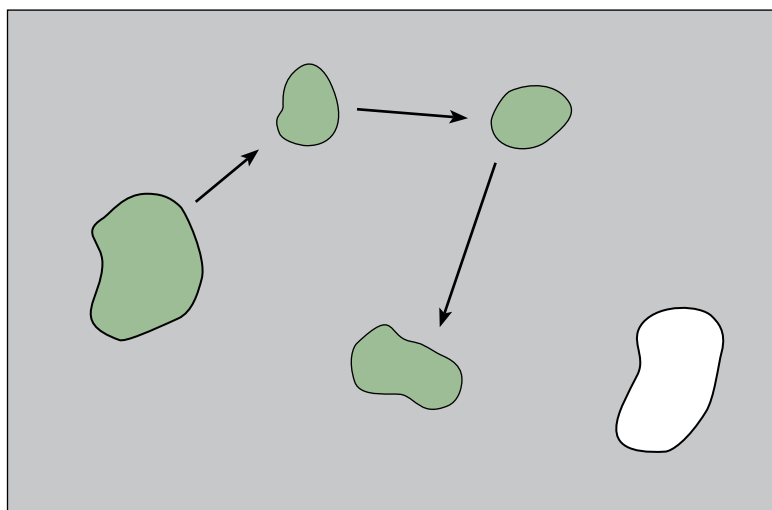
მოლუსკების მაგალითი მიგვანიშნებს ინტერაქციათა კომპლექსურობაზე გარემოს ფიზიკურ მახასიათებლებს შორის და ბიოლოგიური ინტერაქციების კომპლექსურობაზე გარემოს ორგანიზმებს შორის. როდესაც საბინადრო პეტჩების ხარისხი იცვლება, ინდივიდები განლაგდებიან ლანდშაფტზე გარემოებათა ხელსაყრელობის მიხედვით. როდესაც ორგანიზმებს აქვთ სრული ცოდნა პეტჩის ხარისხის შესახებ და არჩევის სრული თავისუფლება, ჩვენ მოველით, რომ ისინი დაიკავებენ ან ექსპლუატაციას გაუწევენ პეტჩებს მათი ხარისხის პირდაპირპოროციულად. ანუ პეტჩები რესურსების ყველაზე მაღალი დონით ყველაზე მეტ მომხმარებელს მიიზიდავენ. მაგრამ საბინადრო პეტჩის ხელსაყრელობა დამოკიდებულია არა მარტო მის თანდაყოლილ მახასიათებლებზე, არამედ ასევე პეტჩში მობინადრე სხვა ინდივიდების სიმჭიდროვეზე. პეტჩი ნაკლებად მიმზიდველი ხდება ახლადდასახლებულთათვის, როდესაც მისი ექსპლუატატორების რიცხვი მატულობს, ისევე როგორც მამრი ფრინველის ტერიტორია ნაკლებად მიმზიდველი ხდება მდედრებისთვის, თუ მას უკვე ჰყავს პარტნიორი. დაკავებულ პეტჩებში, როგორც წესი, ნაკლები რესურსია დარჩენილი, ვიდრე დაუკავებელ პეტჩებში. მეტიც, კონკურირებადი ინდივიდების არსებობამ შეიძლება გამოიწვიოს ძვირად ღირებული ბიჰევიორისტული კონფლიქტები.

ურთიერთობა ლანდშაფტისა და მეტაპოპულაციების კონცენფციებს შორის

თქვენ ალბათ უკვე აღმოაჩინეთ რამდენიმე მსგავსება მეტაპოპულაციების კონცეფციასა და ლანდშაფტის კონცეფციას შორის. ორივე მოიცავს ინტერაქციებს საბინადრო პეტჩების წყებებს შორის. იმის მიუხედავად, რომ ამ ორი კონცეფციის შერწყმა მოგვანვდიდა ახალ და აღმაფრთოვანებელ აღმოჩენებს ბუნებრივ სამყაროში, კერძოდ შენარჩუნების ბიოლოგიასთან მიმართებაში (Hanski and Simberloff 1997, Wiens 1997), ეს ორი კონცეფცია სამწუხაროდ დღეს აღიარებულია უფრო თავიანთი განსხვავებებით, ვიდრე იმ გზებით, რომლითაც ისინი ავსებენ ერთმანეთს. მნიშვნელოვანი განსხვავება ორ იდეას შორის არის იმაში, თუ როგორ აღიქვამენ ისინი ფონური საბინადრო გარემოს მატრიცას.



ნახ. 17-15 მტაცებლობის დონე ოთხ კვირიანი პერიოდის განმავლობაში ახალგაზრდა მოლუსკებზე. (From Irlandi et al. 1995)



(ა)



(ბ)

ნახ. 17-16 სქემატური გამო-
სახულება მეტაპოპულაციისა
და ლანდშაფტის კონცეფციების
მთავარი განსხვავებებისა. (ა)
მეტაპოპულაცია ხუთი საბინადრო
პეტჩით, რომელთაგან ოთხი ათ-
ვისებულია (მწვანე არეალები) და
ერთი კი აუთვისებული (თეთრი ლია
არეალი). ისრები წარმოადგენენ
პეტჩთა შორის გადაადგილებებს.
მეტაპოპულაციათა კონცეფციის
თანახმად, საბინადრო პეტჩები
თავს იჩენენ არახელსაყრელი სა-
ბინადრო გარემოს მახასიათებელ
შტრიხებს მოკლებულ ფონზე
(ვრცელი ნაცრისფერი არეალი). (ბ)
იგივე მეტაპოპულაცია ზედდებული
ლანდშაფტზე, რომელიც შედგება
მრავალი სხვადასხვა საბინადრო
გარემოს ტიპთა მოზაიკისგან, რომ-
ლებიც, როგორც ისრებით არის
აღნიშნული, გავლენას ახდენენ
პეტჩთა შორის ინტერაქციებზე
მეტაპოპულაციაში.

თქვენ გაიხსენებთ ლევენისის მეტაპოპულაციათა მოდელს ჩვენი აღწერიდან, სადაც საბინადრო პეტჩები განლაგებულია არახელსაყრელი საბინადრო გარემოს მახასიათებელ შტრიხებს მოკლებულ მატრიცაზე. მეტაპოპულაციის დინამიკა წარმოადგენს ბალანსს გადაშენებასა და კოლონიზაციას შორის პეტჩების წყებაში. ლევენისის მოდელის გაძლიერებული ვარიანტები ყურადღებას ამახვილებენ იმაზე, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ საბინადრო პეტჩები და რა ხდება პეტჩების შიგნით და არა პეტჩებს შორის არეალის მახასიათებლებსა და დინამიკაში, რაც ჰომოგენურად არის მიჩნეული. ამისგან განსხვავებით, ლანდშაფტის კონცეფცია ხედავს საბინადრო გარემოს მოზაიკას, რომლის ფარგლებშიც პირობები მუდმივად იცვლება სივრცესა და დროში და რომელთა შორისაც არსებობს ორგანიზმებისა და მასალები გადინების შემზღუდავი საზღვრები. არ არსებობს მახასიათებელ შტრიხებს მოკლებული

ფონი, რომლის ფარგლებშიც თავს იჩენს ხელსაყრელი საბინადრო. საბინადროს განლაგების ეს უფრო რეალური სურათი არის ერთ-ერთი მიზეზთაგანი იმისა, რომ ანალიტიკური თეორიის განვითარება ნელა მიმდინარეობს ლანდშაფტის ეკოლოგიაში. გამამარტივებელი მოსაზრებების გარეშე, რომლებიც ახასიათებენ მეტაპოპულაციათა კონცეფციას, ლანდშაფტის პროცესების ანალიტიკური მოდელის განვითარება ძნელია.

უინსი (1997) გვანვდის ამ ორ კონცეფციას შორის განსხვავებებისა და შესაძლო კომპლემენტარობის ცხად წარმოდგენას (ნახ. 17-16). ნახ. 17-16ა წარმოადგენს მეტაპოპულაციის კლასიკურ მოდელს, გვიჩვენებს რა ოთხ დაკავებულ, მიგრაციით დაკავშირებულ და ერთ დაუკავებელ პეტჩს. ფონობრივი საბინადრო გარემო გავლენას არ ახდენს პეტჩებს შორის ინდივიდთა გადაადგილებაზე, ესაა მეტაპოპულაციის მოდელის ერთ-ერთი იმპლიციტური

მოსაზრებათაგანი. ნახ. 17-16ბ-ში მეტაპოპულაციის სქემატური გამოსახულება ზედდებულია ლანდშაფტის ჰიპოთეტურ მოზაიკაზე, სადაც სხვადასხვა წერტილით აღნიშნული ნაწილები წარმოადგენენ პეტჩებს მოზაიკაში სხვადასხვა მახასიათებლებით. ნახატი გვიჩვენებს, როგორ შეიძლება მეტაპოპულაციაში პეტჩებს შორის ორგანიზმების მოძრაობაზე გავლენა იქონიოს ლანდშაფტმა. მაგალითად, ინდივიდების მოძრაობას პეტჩიდან პეტჩამდე ხელს უწყობს დერეფნის არსებობა, რომელიც გაშლილია ლანდშაფტის ცენტრში. ინდივიდების მოძრაობა პეტჩიდან -ში ხორციელდება სხვა გზების საშუალებით.

ბით. შექმნიდა თუ არა იმ დერეფნის მოშლა, რომლითაც პეტჩიდან ინდივიდები -ში გადაადგილდებოდნენ, შემთხვევას, სადაც გახდებოდა მკაცრად წყარო პოპულაცია, ხოლო ჩასადენი ავზი? მეტაპოპულაციის დინამიკის შესახებ კიდევ სხვა მრავალი კითხვა შეიძლება დაისვას. მაგალითად, არის თუ არა პეტჩი ცარიელი იმიტომ, რომ შემცველი ნაწილები მას და ცენტრალურ საბინადროს შორის ახდენენ ინდივიდების გადაადგილების ბლოკირებას? დღეს-დღეისობით, თეორია, რომელიც მეტყველებს ამ ორი კონცეფციის ინტერაქციის შესახებ, არ არის კარგად განვითარებული.

დასკვნა

1. ეკოლოგები აღიარებენ, რომ სახეობებისთვის ხელსაყრელი საბინადრო გარემო თავს იჩენს პეტჩებში, რომლებსაც გარს არტყია არახელსაყრელი საბინადრო არეები. როდესაც პოპულაცია საბინადრო პეტჩებში (ხშირად მათ ადგილობრივ პოპულაციებს უწოდებენ) დაკავშირებულია ერთმანეთთან, მათ შორის, ინდივიდების გადაადგილების შუალედური დონით, ამ ადგილობრივ პოპულაციათა წყებას მეტაპოპულაცია ან „პოპულაციათა პოპულაცია“ ეწოდება.

2. ადგილობრივი პოპულაცია შეიძლება გადაშენდეს, რითაც თავიანთ საბინადრო პეტჩს დაუკავებელს ტოვებს. დაუკავებელი პეტჩი შეიძლება კოლონიზებულ იქნას ინდივიდების მიერ სხვა დაკავებული პეტჩებიდან. გადაშენების მოვლენას, რომელსაც ხელახალი კოლონიზაცია მოჰყვება, გადატრიალება ეწოდება. დროის მონაკვეთს, სანამ მეტაპოპულაციის ყველა ადგილობრივი პოპულაცია არ გადაშენდება მეტაპოპულაციის მდგრადობის დრო ეწოდება.

3. ლევისის მოდელი წარმოადგენს გადაშენებისა და კოლონიზაციის დინამიკას იდეალიზებულ მეტაპოპულაციაში, სადაც ყველა პეტჩი მცირე ან დაკავებულია პეტჩის გადატანითი შესაძლებლობის ($N = K$) დონემდე, ან საერთოდ არ არის დაკავებული. ცვლილების ტემპი დაკავებული პეტჩების პროპორციაში მოცემულია როგორც $dp/dt = mp(1 - p) - ep$, სადაც m არის მიგრაციის კოეფიციენტი და e არის გადაშენების კოეფიციენტი. მეტაპოპულაციების მოდელში წარმოადგენენ პეტჩის ათვისებულობას მაშინ, როდესაც ერთი პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელი წარმოადგენენ პოპულაციის სიმჭიდროვის დინამიკას.

4. მეტაპოპულაციის მოდელი გაძლიერებულია მეტაპოპულაციათა სტრუქტურის ჩართვით. პოპუ-

ლაციის ზომა, პეტჩის არეალი, პეტჩების სივრცობრივი განლაგება (პეტჩების სიმჭიდროვე) და პოპულაციის დემოგრაფიული თვისებები მეტაპოპულაციის სტრუქტურის შემადგენელი ნაწილებია. ზოგადად, მცირე, იზოლირებული პეტჩები უფრო მეტად განიცდიან გადაშენებას ან რჩებიან აუთვისებელი, ვიდრე დიდი პეტჩები, რომლებიც თავს იჩენენ სხვა პეტჩებთან სიახლოვეს. პეტჩის ზომამ შეიძლება მოახდინოს პეტჩის იზოლაციის კომპენსაცია ისეთნაირად, რომ გაზარდოს მეტაპოპულაციის შენარჩუნების ალბათობა.

5. პეტჩების ათვისებულობის დონე ბუნებრივ მეტაპოპულაციებში შეიძლება მერყეობდნენ ფართოდ პეტჩის ხარისხის, დემოგრაფიული სტოქასტიკურობის ან გამლიზიანებლების არსებობის გამო.

6. ინდივიდთა გადაადგილების ხასიათი გავლენას ახდენს მეტაპოპულაციის შენარჩუნებაზე. ზოგიერთ შემთხვევაში, მცირე პოპულაციები მეტაპოპულაციაში განიცდიან ხსნას გადაშენებისგან იმიგრანტების ხშირი მიღებით უფრო მსხვილი პოპულაციებიდან. პოპულაციები, რომლებიც თავიანთი რეაგირებით კორელაციაში მოდიან გარემოს ფლუქტუაციებთან, შეიძლება განიცდიდნენ ერთდროულ კლებას ზომაში, რითაც საფრთხის წინაშე აყენებენ მთლიან მეტაპოპულაციას. მეტაპოპულაციები, რომლებიც მოიცავენ ერთმანეთისგან მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელ პოპულაციებს, შეიძლება უფრო დიდი ხნით შენარჩუნდნენ, ვიდრე პოპულაციები, რომლებსაც ურთიერთდაკავშირებული დინამიკა აქვთ.

7. მეტაპოპულაციაში გენეტიკური ცვალებადობა დამოკიდებულია პოპულაციის ზომაზე, მოგრაფიაზე, გადაშენებასა და კოლონიზაციაზე. პოპულაციის მცირე ზომა ზრდის გენეტიკურ ცვლილებას მეტაპოპულაციაში მაშინ, როდესაც ცვლილება მც-

ირდება უფრო მაღალი მიგრაციის დროს. გადაშენებაში შეიძლება გაზარდოს გენეტიკური დიფერენცია-ცია პოპულაციებს შორის.

8. ლანდშაფტის ეკოლოგია მოიცავს ექსპლიციტურ კვლევას იმისა, თუ რა გავლენას ახდენენ ლანდ-

შაფტის მახასიათებლები ეკოლოგიურ პროცესებზე მაშინ, როდესაც მეტაპოპულაციათა კვლევები ყურადღებას ამახვილებენ გადაშენებისა და კოლონიზაციის დინამიკაზე. კვლევის ეს ორი სფერო მნიშვნელოვანი გზით ერთიანდებიან.

სავარჯიშოები

1. შეადგინეთ ლევენისის მეტაპოპულაციათა მოდელის გრაფიკი p -ის მთლიანი დიაპაზონისთვის ($p = 0, \dots, 1$), სადაც $m = 1,0$ და $e = 0,3$. განსაზღვრეთ პეტრის ათვისებულობის დაახლოებით რა დონეზე იჩენს თავს ცვლილების მაქსიმალური ტემპი dp/dt . შეადარეთ მრუდის ფორმა რეგულაციის ქვეშ მყოფი პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელის მრუდს.

2. წარმოიდგინეთ ნახ. 17-1-ში ნაჩვენები პეტრების ჯგუფი. თითოეული პეტრის ზომა პროპორციულია

პოპულაციაში ინდივიდების რაოდენობისა და ტემპის, რომლითაც ემიგრანტები ტოვებენ პოპულაციას. დაუშვით ვარაუდი იმის თაობაზე, თუ რომელი პოპულაციები გადაშენდებიან და რატომ.

3. განიხილეთ, როგორ შეიძლება მეტაპოპულაციის კონცეფცია იქნას გამოყენებული იშვიათი სახეობების დინამიკის შესასწავლად.

თავი 18



პოპულაციის ფლუქტუაცია და ციკლები

გზამკვლევი კითხვები

- რა ურთიერთობაა გარემოს ფლუქტუაციებზე პოპულაციის რეაქციასა და პოპულაციის ზრდის ტემპებს შორის?
- როგორ ვლინდება პოპულაციათა ციკლები დისკრეტული დროის პოპულაციათა მოდელებში?
- რა არის ალდგენის ფუნქციები?
- როგორ ჩნდებიან პოპულაციათა ოსცილაციები და უკიდურესი ციკლები?
- როგორც ინვეს დროებითი შეფერხება ოსცილაციას მუდმივ პოპულაციათა მოდელებში?
- როგორ ახდენენ ლაბორატორული ექსპერიმენტები ცხოველთა პოპულაციებში დროებით შეფერხებათა დემონსტრაციას?

ჩვენ ხშირად ვაკეთებთ ერთი წლის ამინდის პირობების შედარებებს მეორესთან. ჩვენ შეიძლება გავიგოთ ფრაზა: „ეს იყო ყველაზე ცივი ზამთარი, რაც კი მახსოვს“ ან „ეს ზაფხული, სულ მცირე, ისეთივე ცხელია, როგორც ზაფხული კოლექში წასვლისას.“ თქვენ ალბათ ასევე შეგიძლიათ გარკვეული მცენარეების და ცხოველების სიჭარბე. მაგალითად, თუ თქვენ მეზობლებით ხართ გატაცებული, თქვენ შეიძლება უთხრათ მეზობელს: „მე არასდროს მინახავს ამდენი პომიდვრის მატლი“ ან გაუზიაროთ თქვენი შთაბეჭდილება, რომ „წელს უფრო მეტი იაპონური ღრაჭაა ვიდრე შარშან.“ ხანდახან თქვენი კომენტარები ასახავენ ბუნებრივი სამყაროს პირობებს, რომლებიც გავლენას ახდენენ თქვენს ჯანმრთელობაზე, მაგალითად, როდესაც ეუბნებით მეგობარს: „ჩემი ალერგია მკარნახობს, რომ ამ შემოდგომაზე მტვრიანას რაოდენობა ძალიან დიდია.“

ეს დაკვირვებები ბუნებრივ სამყაროზე ასახავენ რეალურ ცვლილებებს ორგანიზმთა სიჭარბეში. ბუნებრივი პოპულაციები იცვებიან ზომაში, ასაკობრივ სტრუქტურაში, გავრცელებაში და გენეტიკურ შემადგენლობაში დროთა განმავლობაში. ზოგიერთ შემთხვევაში არსებობს ცვლილებათა ციკლი,

რომელიც მეტ-ნაკლებად წინასწარ განჭვრეტადია. სხვა შემთხვევებში, ფლუქტუაციები თავს იჩენენ შაბლონური კომბინაციის გარეშე. ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ პოპულაციათა დროში ცვლილების პრინციპებს.

ფლუქტუაციათა მიზეზები პოპულაციის ზომასა და სტრუქტურაში, ისევე როგორც ბუნებრივი სამყაროს ასპექტთა უმეტესი ნაწილი, კომპლექსურია. გარემოს პირობები გავლენას ახდენენ შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებზე და ამრიგად, ამ წარმოდგენაში დიდ როლს თამაშობენ. ინდივიდთა ინტერაქციები პოპულაციაში ასევე ახდენენ გავლენას ამ პროცესებზე და ამრიგად, პოპულაციის ზომასა და გავრცელებაზე. ცხადია, პოპულაციები ურთიერთმოქმედებენ სხვა პოპულაციებთან ისეთი პროცესების მეშვეობით, როგორიცაა მტაცებლობა, ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი. ამ ინტერაქციებმა შეიძლება ასევე მნიშვნელოვანი როლი ითამაშონ იმაში, თუ როგორ იცვლებიან პოპულაციები დროსთან ერთად. ჩვენ გთავაზობთ რამდენიმე მოდელს, რომლებიც შეიძლება გამოყენებული იქნას პოპულაციის ცვლილების დინამიკის გადასასინჯად. ეს იდეები უპირველეს ყოვლისა ყურადღებას ამახვილებენ იმაზე, თუ რა ხდება ერთ

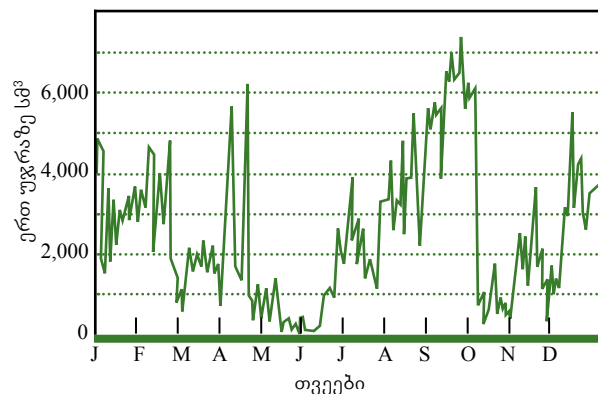
პოპულაციაში. ჩვენ ამ მოდელებს განვაგრძობთ ნიგნის მეორე ნაწილში, სადაც ჩვენ განვიხილავთ პოპულაციების ინტერაქციას პროცესებს.

აქამდე ჩვენ წარმოგიდგინეთ ბუნებრივი პოპულაციების კონცეპტუალიზების ორი გზა. ერთი მიდგომა დამყარებულია ლოგისტიკურ მოდელზე და ემხრობა იდეას, რომ პოპულაციათა სიმჭიდროვე და პოპულაციის დემოგრაფიული მახასიათებლები წარმოადგენენ გასაღებს პოპულაციის დინამიკის გაგებისთვის. მეორე მიდგომაში, მეტაპოპულაციური მიდგომა – ჩვენი ყურადღება მიჰყრობილ იქნა გადაშენებისა და კოლონიზაციის ხასიათზე ურთიერთმოქმედი პოპულაციების წყებაში. მეტაპოპულაციათა უმარტივეს მოდელებში ადგილობრივი პოპულაციის დემოგრაფიული პროცესები იგნორირებულია. ამ თავში ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ უპირველესად პირველ მიდგომაზე, რადგან ის წარმოადგენს პოპულაციასა თეორიის ისტორიულ ფესვებს.

18.1 პოპულაციაში მერყეობის სიმჭიდროვე

მოდით, პოპულაციის ფლუქტუაციის თაობაზე ჩვენი განხილვა დავეინყოთ პოპულაციის სიმჭიდროვეში მიმდინარე ცვლილებებზე ყურადღების გამახვილებით. ცვლილებები პოპულაციის სიმჭიდროვეში დამოკიდებულია ფლუქტუაციების ძალაზე მის გარემოში და პოპულაციის თანდაყოლილი სტაბილურობაზე. მას შემდეგ, რაც შინაური ცხვრები გამოჩნდნენ ტასმანიის კუნძულზე, მათი პოპულაცია არამდგრადად მერყეობდა 123000-2225000-მდე, 2-ის ფაქტორიალზე ნაკლები – დაახლოებით ერთი საუკუნის განმავლობაში (ნახ. 18-1). ამ ცვლილებათა დიდი ნაწილი დაკავშირებული იყო ცვლილებებთან მძოველობის პრაქტიკაში.

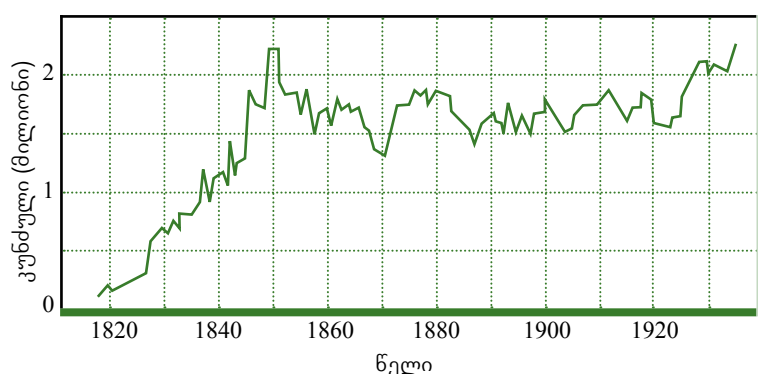
ამისგან განსხვავებით, ხანმოკლე სიცოცხლისუნარიანი ორგანიზმების პოპულაციები შეიძლება ფართოდ მერყეობდნენ მოკლე პერიოდების განმავლობაში. მწვანე წყალმცენარის და დიატომების პოპულაციები, რომლებიც შეადგენენ ფიტოპლანქტონს, შეიძლება ტივტივებდნენ და ეჯახებოდნენ კლდეებს



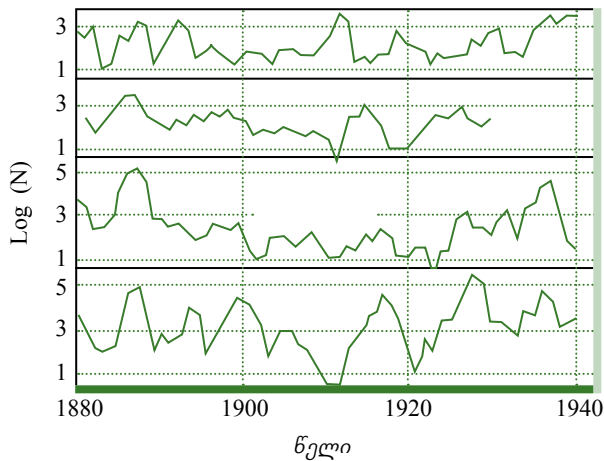
ნახ. 18-2 ცვლილება ფიტოპლანქტონის სიმჭიდროვეში ერის ტბის წყლის ნიმუშებში 1962 წლის განმავლობაში. ამგვარი ხანმოკლე სიცოცხლიანი ორგანიზმებმა, შეიძლება, განავითარონ სხვადასხვა სიდიდის ხარისხის ფლუქტუაციები მოკლე პერიოდების განმავლობაში. (After Davis 1964.)

რამოდენიმე დღის ან კვირის პერიოდების განმავლობაში (ნახ. 18-2). ეს სწრაფი ფლუქტუაციები გადაფარავენ ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში მომხდარ ცვლილებებს, რომლებიც სიტყვაზე სეზონურობის საფუძველზე იჩენენ თავს.

ცხვრები და წყალმცენარეები განსხვავდებიან გარემოს ცვლილებებზე თავიანთი მგრძნობელობის ხარისხით და პოპულაციის რეაგირების დროით. რადგანაც ცხვრები უფრო დიდი ზომის არიან, მათ ჰომეოსტაზის უკეთესი შესაძლებლობა აქვთ და უკეთესად უძლებენ გარემოს ცვლილებით გამოწვეულ ფიზიოლოგიურ ეფექტს. მეტიც, რადგანაც ცხვრები რამდენიმე წელი ცოცხლობენ, პოპულაცია ყოველთვის შეიცავს ინდივიდებს, რომლებიც დაიბადნენ დიდი ხნის წინ. ეს ათანაბრებს მოკლევადიანი ფლუქტუაციების გავლენას შობადობის დონეზე. ერთუჯრედიანი წყალმცენარეების სიცოცხლე გრძელდება მხოლოდ რამდენიმე დღის განმავლობაში, ასე რომ, პოპულაციები სწრაფად გადატრიალდება და განიცდიან ჭირვეული გარემოს მთელ გავლენას.



ნახ. 18-1 ცხვრების რიცხვი კუნძულ ტასმანიაზე მათი პირველი შემოყვანიდან ამ ტერიტორიაზე 1800-იან წლებში. ცხვრების პოპულაცია იზრდებოდა 1950-იანი წლების შუა ხანებამდე და შემდეგ კლება დაიწყო. გრაფიკი გვიჩვენებს არამდგრად, წლიდან წლამდე მერყეობას პოპულაციის ზომასში, მაგრამ ფლუქტუაციის მასშტაბი შედარებით მცირეა მთლიან პოპულაციის ზომასთან შედარებით. (After Davidson 1938.)



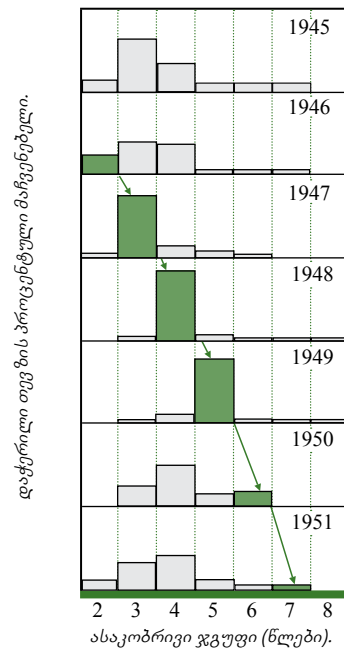
ნახ. 18-3 ფლუქტუაციები ოთხი სახეობის ჩრჩილის (ზამთრის ძილში მყოფი ლარვები ენდროლიმუს-ში) გერმანიის ფიჭვის ტყეში სამოცი თანამიმდევრული შუა ზამთრისეულ ათეულის განმავლობაში. (After Varley 1949.)

ერთნაირი სახეობის პოპულაციები, რომლებიც ბინადრობენ ერთ ადგილას, ხშირად რეაგირებენ სხვადასხვა გარემო ფაქტორზე. მაგალითად, აღმოჩნდა რომ, გერმანიის ფიჭვნარში ბინადარი ჩრჩილების ოთხი სახეობის სიმჭიდროვე, რომელთა ლარვები იკვებებიან ფიჭვის წიწვებით, მერყეობენ მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებლად (Varley 1949, nax. 18-3). პოპულაციები ვარიერდნენ სიდიდის სამ-ოთხ ხარისხზე (1000მაგიდან 1000000-მაგ სიდიდემდე). მეტიც, ოთხი პოპულაციის ღირსება და ნაკლოვანება მჭიდროდ არ ემთხვეოდა ერთმანეთს, რაც გულისხმობს, რომ იმის მიუხედავად, რომ თითოეული სახეობა ერთნაირ ხეებზე იკვებებოდა, მათი პოპულაციები დამოუკიდებლად რეგულირდებოდნენ სხვადასხვა ფაქტორების მიერ.

ბუნებაში არსებულ პოპულაციათა ყველაზე განმაცვიფრებელ ფენომენებს შორის არის მაღალ განედებზე მობინადრე ზოგიერთი ძუძუმწოვრისა და ფრინველის რეგულარული ციკლები. მაგალითად, მცირე ძუძუმწოვრების რეგულარულმა დაჭერამ მახეში 26 წლიანი პერიოდის განმავლობაში ჩრდილოეთ ფინეთში, გამოავლინა სიჭარბის ექვსი პიკი, რომლებიც დაშორებულნი იყვნენ 4-5 წლიანი ინტერვლებით (Lahti et al. 1976; nax. 18-4). ეს რეგულარულობა არ არის შემთხვევითი და ყველაზე ჭარბი სახეობის, მემინდერიას ჩლეტპრიონომუს რუფო-ცანუს-ის მიერ გამოვლენილი პიკები პარალელურია ნაკლებად ხშირი სახეობების პიკებისა.

18.2 დროებითი ცვლილება გავლენას ახდენს ასაკის სტრუქტურაზე პოპულაციაში

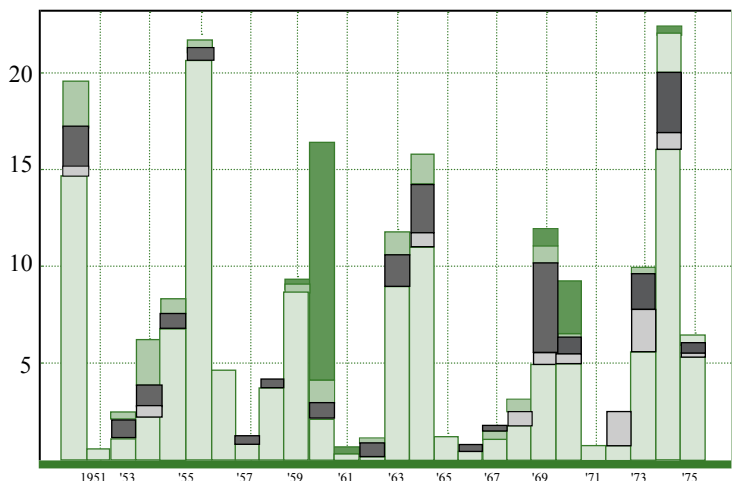
პოპულაციები შეიძლება შეიცვალონ ასაკობრივ სტრუქტურაში დროში, ანუ ინდივიდების შედარ-



ნახ. 18-5 ასაკობრივი კომპოზიცია ნიმუშებისა ერის ტბის „თეთრი“ თევზის ნადავლისა 1945-1951 წლებში. 1944 წელს გამოჩეკილი თევზები აღნიშნულნი არიან მწვანე სვეტებით. (From Lawler 1965.)

ებითი სიხშირეები თითოეულ ასაკში შეიძლება შეიცვალოს. როგორც ჩვენ მე-15 თავში ვნახეთ, ცვალებადმა ასაკობრივმა სტრუქტურამ შეიძლება იმოქმედოს პოპულაციის ზრდის ტემპზე. ასაკობრივი კლასების ზომა ასევე წარმოადგენს წარსულში პოპულაციათა ცვლის ისტორიას. მაგალითად, ასაკობრივი შემადგენლობა ერის ტბის სარენი „თეთრი“ თევზის ნიმუშებისა, რომლებიც დაჭერილ იქნა 1945-1951 წლების განმავლობაში, გვიჩვენებს, რომ 1947, 1948 და 1949 წლებში დაჭერილ ინდივიდთა უმეტესობა ეკუთვნოდა 1944 წლის კლასს (ნახ. 18-5). ბიოლოგებმა განსაზღვრეს თევზის ასაკი ფარფლზე წლიური რკალების მიხედვით. მათმა მონაცემებმა გვიჩვენეს, რომ 1944 წელი იყო შესანიშნავი წელი ქვირითობისა და მატებისთვის, მომდევნო რამდენიმე წელთან შედარებით.

ცვლილება წლიურ მატებაში ასევე ცხადია ხეების ასაკობრივი სტრუქტურის მაგალითზეც. ხეების ასაკი შეიძლება განისაზღვროს ხის ქსოვლში რკალების დათვლით – ყოველწლიურად ხეს ერთი რკალი ემატება ნორმალურ პირობებში (ნახ. 18-6). პენსილვანიაში ტყეების კვლევამ 1928 წელს გვიჩვენა, რომ უმეტეს სახეობათა ინდივიდები სპორადულად, არათანაბრად იზრდებოდნენ დაახლოებით 400 წლის მანძილზე (ნახ. 18-7). მრავალი თეთრი ფიჭვი 1650-1710 წლებში აღმოცენებული აღმოჩნდა, ეჭვგარეშეა, ამ პერიოდს დიდი დარღვევები მოჰყვა, რაც სავარაუდოდ დაკავშირებული იყო სერიოზულ გვალვასა და ხანძართან 1644 წელს. ხანძარს შეუძლია საკმარისად გაამეჩხეროს ტყე თეთრი ფიჭვის ახალი ნერგების გაჩენისთვის, რომლებიც ვერ



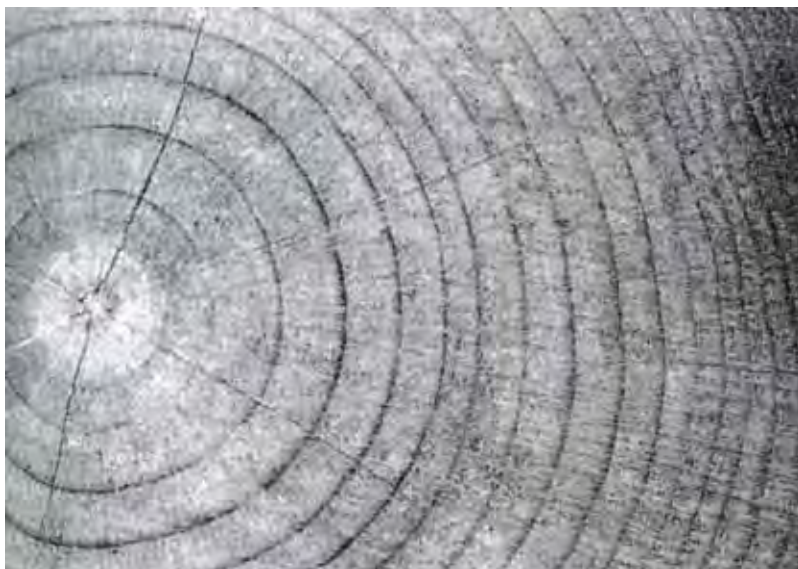
ნახ. 18-4 მცირე ძუძუმწოვრების რიცხვი, რომლებიც გაბმულნი იქნენ მახეში ჩრდილოეთ ფინეთში 1950 წლიდან 1975 წლამდე. პოპულაციითა ამ ციკლებზე დომინირებს ცვლილებები ყველაზე ჭარბი სახეობის – *Clethrionomys rufocanus*-ის რიცხვში, მაგრამ სხვა სახეობებიც ახერხებდნენ, მიეღწიათ მაქსიმალური (პიკი) სიჭარბისთვის მეტ-ნაკლები სინქრონულობით მასთან (From Brewer 1994; after Lathi et al. 1976).

იტანენ ჩრდილს. მისგან განსხვავებით, წიფელი (სახეობა, რომლის ნერგებსაც შეუძლიათ, გაიზარდონ დახურული ტყის კანოპს ქვეშ) ავლენდა შედარებით თანაბარ ასაკობრივ განაწილებას.

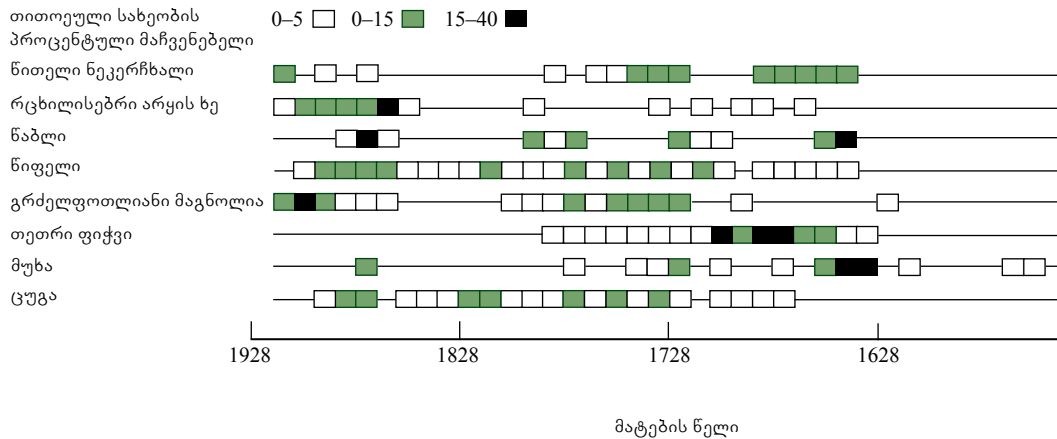
მცენარეების ასაკობრივ სტრუქტურაში დროებითი ცვლილების ერთ-ერთი ასპექტი დაკავშირებულია თესლის გაღვივებასთან აუზში. თესლი, რომელიც მიწაზე ცვივა, შეიძლება მომწიფდეს და გაიდგას ფესვი, აძლევნ რა საბოლოო ჯამში დასაბამს ახალ, ინდივიდუალურ მცენარეს. ასევე შეიძლება, მათ განვითარება შეწყვიტონ და მოგვიანებით მომწიფდნენ. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, მრავალი თესლი ხდება ხმობის ან მტაცებლობის მსხვერპლი და ისინი დაკარგულია პოპულაციისთვის. ამრიგად, რაღაც მხრივ, თესლოვანი პოპულაცია ავითარებს ცვლილებას ასაკობრივ სტრუქტურაში დროსთან მიმართებაში.

18.3 პოპულაციის ზრდის მაღალი მაჩვენებლები უფრო მეტად ღია და ბაროს ფლუქტუაციას, ვიდრე დაბალი ზრდის მაჩვენებლიან პოპულაციას

ფლუქტუაციები პირობებსა და რესურსებში მუდმივად ზრდის ან ამცირებს თითოეული პოპულაციის უნარს და შესაძლებლობას, აიტანოს გარემოს ზემოქმედება. ის, თუ როგორ რეაგირებს პოპულაცია ამგვარ ცვლილებებზე სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ეფექტების გზით, დამოკიდებულია პოპულაციის თანდაყოლილ შესაძლებლობაზე, გაიზარდოს ზომაში ანუ რ-ზე. რაც უფრო სწრაფია პოპულაციის ზრდის ან კლების პოტენციური ტემპი, ანუ რაც უფრო მაღალია ნაყოფიერება და მოკლეა ინდივიდების სიცოცხლის ხანგრძლივობა, მით უფრო დიდია მისი



ნახ. 18-6 განივკვეთი სხივოსანი ფიჭვის მერქნისა, სადაც კარგად ჩანს წლიური რგოლები, შექმნილი ზამთრის (მუქი) და ზაფხულის (ნათელი) ზრდის ზონით.

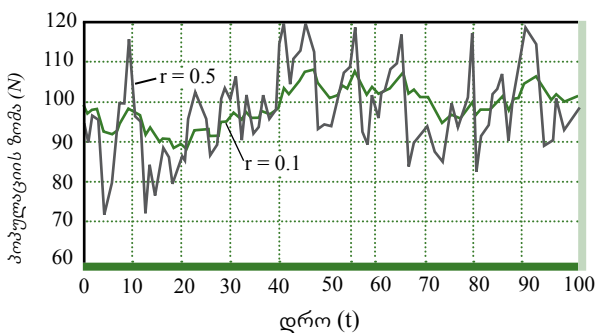


ნახ. 18-7 პარტის კონტინენტი, პენსილვანია, ადგილობრივი ტყის ხეების ასაკობრივი განაწილება 1928 წელს. (After Hough and Forbes 1943.)

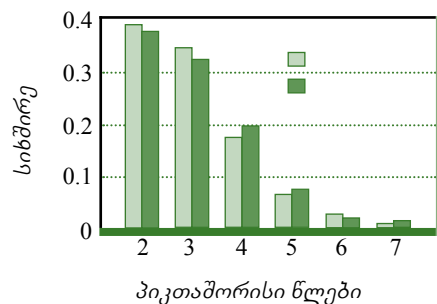
შესაძლებლობა, რეაგირება მოახდინოს ცვლილებებზე მის გარემოში. თეორიული კვლევები აღნიშნავენ, რომ ზოგადი წესის თანახმად, პოპულაციები, რომელთა r -ც 1-ზე გაცილებით მეტია, ადეკვატურად რეაგირებენ თავიანთ გარემოზე და სწრაფად უპასუხებენ გადატანით შესაძლებლობაში მომხდარ ცვლილებებს. პოპულაციები, რომელთა r 1-ზე ნაკლებია, როგორცაა ტასმანიური ცხვრები, როგორც წესი, არიან ნელი და არარეაგირებადი, ასწორებენ რა მოკლე ვადიან ცვლილებებს მათ გარემოში. განსხვავებები რეაქციებში მაღალ r -იან და დაბალ r -იან პოპულაციებს შორის შეიძლება დემონსტრირებულ იქნას პოპულაციის ზრდის ლოგისტიკური განტოლების გამოყენებით შემთხვევითად ცვალებადი გადატანითი შესაძლებლობებით (ნახ. 18-8).

პოპულაციის ბიოლოგები ერთმანეთს ადარებენ პოპულაციათა რეაქციებს ცვლილებებზე მათი

მახასიათებელი სწრაფი უკანდახვევის დროის (T) საშუალებით. T არის უბრალოდ პოპულაციის ექსპონენციალური ზრდის ტემპის შებრუნებული ვარიანტი, დაჯგუფების ეფექტებისგან თავისუფალი, ამრიგად $T = 1/r$. თეორიულმა ანალიზმა გვიჩვენა, რომ პოპულაცია ადეკვატურად რეაგირებს გარემოს ცვლილებებზე, როდესაც მისი მახასიათებელი სწრაფი უკანდახვევის დრო ნაკლებია გარემოს ფლუქტუაციების პერიოდის (დრო ერთი პიკიდან მომდევნომდე) განაყოფზე 2π -ზე (Nisbet and Gurney 1982). როდესაც თ გაცილებით ხანგრძლივია შესაფერისი გარემოს ფლუქტუაციის პერიოდზე, პოპულაცია მცირედ მერყეობს. მცირე მწერებში T -ს სიდიდე ერთ წელზე გაცილებით ნაკლებია და მათი პოპულაციები ადეკვატურად რეაგირებენ პირობების სეზონურ ცვლილებაზე. იგივე ცვლილება მცირე რეაქციას აღვიძებს ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიან ძუძუმწოვრებში.



ნახ. 18-8 პოპულაციის ზრდა ლოგისტიკური განტოლების მიხედვით შემთხვევითი ცვლილებების გადატანით შესაძლებლობაში. პოპულაცია ზრდის მაღალი ტემპით ($r = 0.5$) უფრო მჭიდროდ ადევენებს თვალყურს ფლუქტუაციებს გადატანით შესაძლებლობაში, ვიდრე პოპულაციები ზრდის დაბალი ტემპებით ($r = 0.1$). (From Gotelli 1995.)



ნახ. 18-9 დუგლასის სოჭის რგოლთა სივანის პიკტაშორის ინტერვალების სიხშირეთა განაწილება, შედარებული შემთხვევითი რიცხვების სერიებთან. (After Cole 1951.)

18.4 პოპულაციათა ციკლირება შეიძლება შინაგანი დემოგრაფიული პროცესებიდან გამომდინარეობდეს

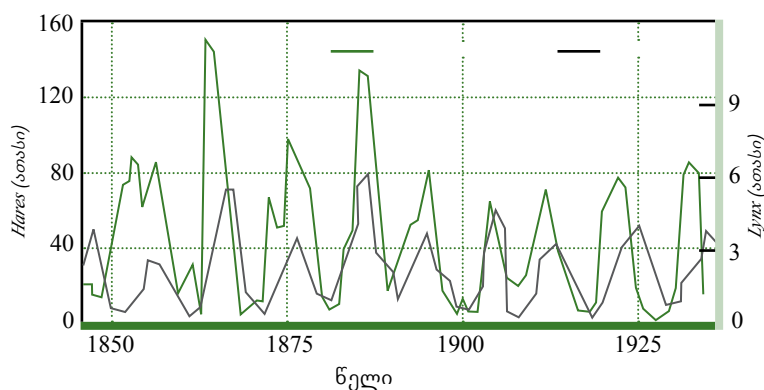
დღიურ, მთვარის და სეზონურ ციკლებთან დაკავშირებული ფლუქტუაციების გარდა, გარემო ცვლილება არანესიერი უფროა, ვიდრე პერიოდული. ისტორიული ჩანაწერები გვამცნობენ ჭარბი წვიმიანობის ან გვალვების, სასტიკი სიციხის ან სიცივის, ან ისეთი ბუნებრივი კატასტროფების წლების შესახებ, როგორიცაა ხანძრები და ქარიშხლები. ისინი თავს იჩენენ მოულოდნელად, შემთხვევითაც კი. ბიოლოგიური რეაქციები ამ ფაქტორებზე მსგავსად აპერიოდულია. მაგალითად, ცვლილებები ხეების ზრდის რგოლების სიგანეში პირდაპირ არიან დაკავშირებულნი ტემპერატურასა და ნალექიანობასთან. რკალების თანმიმდევრული სიგანის სტრუქტურის განსხვავება შეუძლებელია შემთხვევითი რიცხვების სერიებისგან (ნახ. 18-9).

მრავალი პოპულაციის ზომა იცვლება პერიოდული სიხშირით. ამგვარი სისტემის დაკვირვება შესაძლებელია ჩლერტპრინომეს-ებში ნახ. 18-4-ში. რამდენიმე მცირე ზომის ძუძუმწოვართა ციკლები პოპულაციათა ეკოლოგიის შესახებ არსებული ცოდნის ნაწილი გახდნენ. მათ შორის ყველაზე ცნობილი არიან მცირე ზომის ბენვიანი ძუძუმწოვრები კანადური ბორეალური ტყიდან, რომლებიც აღწერა ჩარლზ ელტონმა თავის ნაშრომში “ერიოდიც ფლუქტუაციონს ინ ნუმბერს ოფ ანიმალს: თჰეირ ცაუსეს ანდ ეფფექტს” (პერიოდული ფლუქტუაციები ცხოველთა რიცხვში: მიზეზები და შედეგები). ეს ნაშრომი გამოქვეყნდა რიტის ჟოურნალ ოფ ხპერიმენტალ იოლოგ-ში 1924 წელს. ჰუდონის ყურის კომპანიის მიერ მოწოდებული მონაცემებიდან, სადაც ნაჩვენებია იყო ყოველ წლიურად მახეებში მოყოლილი ბე-

წვიანი ცხოველების რიცხვი, ელტონმა გვიჩვენა, რომ ფოცხვერი და მისი უპირველესი მსხვერპლი – ამერიკული კურდღელი, ავლენს საგრძნობ, რეგულარულ ფლუქტუაციებს პოპულაციის ზომაში (ნახ. 18-10). თითოეული ციკლი გრძელდება დაახლოებით 10 წლის მანძილზე და ორი სახეობის ციკლები საოცრად სინქრონიზირებულია. როგორც ჩანს, ფოცხვერის სიჭარბის პიკები თანსდევდა კვალდაკვალ კურდღლისას ერთი-ორი წლით. ნაკლები ხანგრძლივობის ციკლები შესწავლილი იყო მთელ რიგ სხვა არქტიკულ ხერხემლიანში.

1920-იან და 1930-იან წლებში განვითარებულმა პოპულაციათა მოდელებმა ცხადი გახადა, რომ მათი თანდაყოლილი დინამიკური თვისებების გამო, სულ მცირე, შემთხვევით გარემო ცვლილების ობიექტი პოპულაციებიც კი შეიძლება ციკლირებდნენ და მერყეობდნენ სიჭარბის დონეში. ამგვარი ციკლირება შეიძლება იყოს **დროში შეფერხების შედეგი**, შობადობისა და სიკვდილიანობის რეაქციებში გარემოში მომხდარი ცვლილებების გამო. ისევე, როგორც ძალის იმპულსს, რომელიც მოქმედებს ქანქარაზე მიზიდულობის ძალასთან ერთად, მიჰყავს ის წონასწორობის წერტილს მიღმა და იწვევს მის წინ და უკან პერიოდულ რხევას. პოპულაციაზე მოქმედ „ძალის იმპულსს“ შობადობის მაღალი დონით დაბალ სიმჭიდროვეებზე ან სიკვდილიანობის მაღალი დონით მაღალ სიმჭიდროვეებზე მიჰყავს ის წონასწორობის წერტილს მიღმა, როდესაც დემოგრაფიული რეაქციები დროში შეყოვნებულია.

პოპულაციის წონასწორობიდან ამოვარდის შემთხვევაში შეყოვნება დროში, რომელიც პოპულაციების სიჭარბეში ოსცილაციას იწვევს, დისკრეტულ თაობებზე დაფუძნებული მოდელების განუყოფელ ნაწილს შეადგენს. ამ მოდელების მიხედვით, ამგვარი პოპულაციები რეაგირებენ დის-



ნახ. 18-10 ამერიკული კურდღლების (*Lepus americanus*) და ფოცხვერების (*Lynx canadensis*) პოპულაციათა ციკლები გუდონის ყურის რეგიონში კანადაში, როგორც აღნიშნულია ბენველით მოვაჭრე გუდონის ყურის კომპანიაში. (After MacLulich 1937; photograph courtesy of U.S. Fish and Wildlife Service.)

კრეტული ზრდით ერთი დროიდან მომდევნომდე და ამიტომ, არ შეუძლიათ მუდმივად გამოასწორონ თავიანთი ზრდის დონე, როდესაც პოპულაციის ზომა წონასწორობას უახლოვდება. როგორც ქვემოთ ვიხილავთ, ამან შეიძლება გამოიწვიოს ის, რომ პოპულაცია გასცდება წონასწორობას, ჯერ ერთი მიმართულებით და შემდეგ მეორე, როდესაც პოპულაციის ზომა (N) უახლოვდება წონასწორობას (K). მუდმივად მზარდი პოპულაციების მოდელებში ოსცილაციები შეიძლება გამოწვეულ იქნას დროის შეფერხების შემოღებით სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ერთეულებში.

18.5 პოპულაციის ციკლები მჟღავნდება პოპულაციის დისკრეტული დროის ლოგისტიკურ მოდელებში

მეთხუთმეტე თავში ჩვენ ყურადღება გავამახვილეთ დისკრეტული დროისა და მუდმივი დროის პოპულაციებში მიმდინარე პროცესებს შორის განსხვავებაზე. პოპულაციათა დინამიკის დისკრეტული დროის მოდელები, რომლებშიც ახალშობილები ემატებიან პოპულაციას სპეციფიკური რეპროდუქციული პერიოდების განმავლობაში, აღწერენ ორგანიზმთა უმეტესობისთვის დამახასიათებელ პროცესებს (გაიხსენეთ, რომ ადამიანები აღსანიშნავ გამოჩენის წარმოდგენენ). აქ ჩვენ განვავრცობთ ჩვენს კონცეფციას დისკრეტული დროის მოდელების შესახებ, იმისთვის რომ გაჩვენოთ, თუ როგორ შეუძლიათ ამ მოდელებს, გამოავლინონ პოპულაციის სიმჭიდროვის ციკლირების სტრუქტურა. ეს მოდელები რამდენიმე მნიშვნელოვანი განხილვის საფუძველს შეადგენენ მომავალ თავებში პოპულაციათა ინტერაქციებთან დაკავშირებით.

მატების ფუნქციები

ახალშობილები ჩნდებიან პოპულაციათა უმრავლესობაში წლის ერთ ან რამდენიმე სპეციფიკურ დროს. პოპულაციები დისკრეტული თაობებით შეიძლება აღწერილ იქნან როგორც შემდეგი განტოლების მიხედვით მზარდი:

$$N(t+1) = f[N(t)],$$

სადაც დრო წარმოდგენილია, როგორც დისკრეტული ცვლადი $t = 0, 1, 2, 3, \dots$ ამ განტოლებას ეწოდება **განსხვავების განტოლება**, რადგან ის ასახავს პოპულაციის ზომების განსხვავებას ორ დისკრეტულ პერიოდს შორის. სხვა სიტყვებით, მომდევნო რეპროდუქციული მოვლენის $N(t+1)$ შემდეგ პოპულაციაში არსებული ინდივიდების რაოდენობა არის რაღაც f ფუნქცია პოპულაციაში უკვე არსებული ინდივიდების რიცხვისა $N(t)$. ფუნქცია $f[N(t)]$ -ს **ხან-**

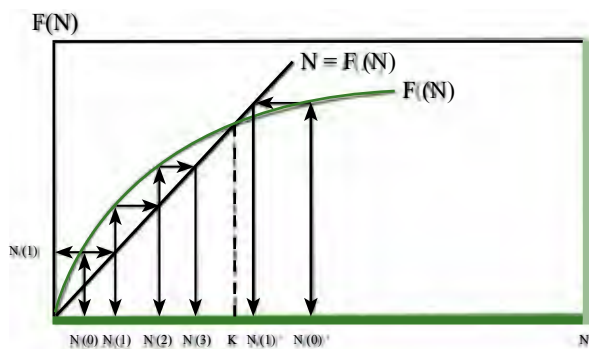
დახან მატების ფუნქცია ეწოდება. თავის ყველაზე ხშირ გამოყენებაში სიტყვა **მატება** ნიშნავს პოპულაციაში ინდივიდების შემატებას ან შობადობის ან იმიგრაციის საშუალებით. თუმცა პოპულაციის ეკოლოგიის კონტექსტში ეს ტერმინი ხშირად შეზღუდულია იმ ინდივიდებამდე, რომლებიც პოპულაციას ემატებიან გამრავლების საშუალებით და რომლებიც აღწევნენ რეპროდუქციულ ასაკს. სწორედ ეს უკანასკნელი მნიშვნელობა გამოიყენება აქაც. აღსანიშნავია, რომ სიტყვა „მატება“ არ გულისხმობს იმ ახალგაზრდა ინდივიდებს, რომლებსაც დარწმუნება სჭირდებათ, რომ შეუერთდნენ მომნიშვნეულთა რიგებს!

მატების ფუნქციები გვიჩვენებენ ინდივიდთა რიცხვს მოცემულ (t) დროში ჰორიზონტალურ ღერძზე და ინდივიდთა რიცხვს მომდევნო დროის ერთეულში $N(t+1) = f[N(t)]$ ვერტიკალურ ღერძზე (ნახ. 18-11). თქვენ უნდა იცოდეთ, რომ (t)-ის ნებისმიერი სიდიდისთვის თქვენ მიიღებთ $N(t+1)/N(t)$, რასაც შეიძლება უწოდოთ, რომ არის ზრდის გეომეტრიულ ტემპი λ (იხ. თავი 15). ამრიგად, მატების ფუნქცია გვიჩვენებს, როგორ იცვლება ზრდის გეომეტრიული ტემპები პოპულაციის სიმჭიდროვის ცვლილებასთან ერთად.

განსხვავების განტოლებების ხარისხობრივი ქცევა

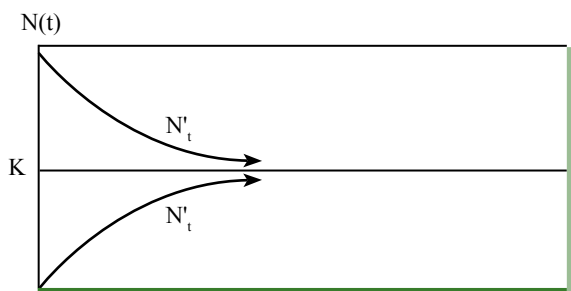
წარმოდგინეთ ნახ. 18-11ა-ში დახატული სიტუაცია, სადაც მატების ფუნქცია $f[N(t)]$ მონოტონურად მზარდი ფუნქციაა. განსხვავების განტოლებები გვიჩვენებენ ურთიერთობას სხვადასხვა დროის პოპულაციის სიმჭიდროვეებს შორის და არა ურთიერთობას სიმჭიდროვესა და სიმჭიდროვის ზრდის სიჩქარეს (dN/dt) შორის, რომლის დანახვასაც შეჩვეულები ვართ მუდმივი დროის პოპულაციათა მოდელებში (იხ. თავი 15). ამრიგად $f[N(t)]$ ყოველთვის დადებითია და $f[N(t)] = 0$, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე ნულის ტოლია. ძალიან მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერება, რომ დრო არ არის ექსპლიციტურად ჩართული განსხვავების ფუნქცია $f[N(t)]$ -ში. $f[N(t)]$ გლუვი მრუდია, რომელიც მუდმივი ცვლადის N -ის შესაბამისია (სიმჭიდროვე). ცნება $N(t)$ აღნიშნავს მუდმივი ცვლადის სპეციფიკურ სიდიდეს, რომელიც შესაბამისია რაღაც t დროის.

ნახ. 18-11 ნაჩვენებ პოპულაციას აქვს ერთი წონასწორობა, რომელიც შეესაბამება ადგილს, სადაც სწორი ხაზი გადის სათავეში და 45° -იან კუთხეზე განთავსებული კვეთს განსხვავების ფუნქციას. ამ წერტილში $(t) = f[N(t)]$ და როგორც წესი, ჩვენ მას აღვნიშნავთ -თი. 45° -იანი ხაზი წარმოადგენს მატების ფუნქციას, რომლისთვისაც მატება არ განხორციელებულა. ანუ ის გვიჩვენებს, რომ $t+1$ დროისთვის პოპულაციის ზომა იგივე იქნება, რაც პოპულაციის ზომა t დროისთვის.



პოპულაციის ზრდა

(ა)



დრო (ტ)

(ბ)

ნახ. 18-11 განსხვავების განტოლებების ხარისხობრივი ქცევა. (ა) მრუდი აღწერს ურთიერთობას პოპულაციის სიმჭიდროვეს N -სა და N -ის რაღაც $f(N)$ ფუნქციის შორის. ისრები გვიჩვენებენ პოპულაციის განსაზღვრის გრაფიკულ მეთოდს მომდევნო დროს დისკრეტული დროის სერიებში $t = 0, 1, 2, 3, \dots$ სიმჭიდროვე $N(t+1)$ -ზე მიიღება ღერძზე $N(t)$ -დან ხაზების გავლებით მრუდამდე, იქიდან 45° -იან ხაზზე და იქიდან უკან ღერძზე. ამ პროცედურის გამეორება გვაძლევს თანმიმდევრულ სიმჭიდროვეს დროის განმავლობაში. მოცემულია ორი სერია, ერთი იწყება $N(0) < K$ -თი, მეორე იწყება $N'(0) > K$ -თი. (ბ) პოპულაცია დავა წონასწორობის დონემდე მისი პოპულაციის საწყისი ზომის მიუხედავად. სერიები, რომლებიც იწყებიან $N(0) < K$, იზრდებიან K -ს მიმართ, ხოლო სერიები, რომლებიც იწყებიან $N'(0) > K$, მცირდებიან K -ს მიმართ. (After Yadzis 1989.)

ჩვენ შეგვიძლია გამოვიყენოთ ეს ხაზი იმისთვის, რომ გრაფიკულად გიჩვენოთ, თუ როგორ მუშაობენ განსხვავების განტოლებები. ვთქვათ, პოპულაციის სიმჭიდროვე არის $N(0)$ დროისთვის $t = 0$. ჩვენ შეგვიძლია გრაფიკულად განვსაზღვროთ პოპულაციის ზომა $N(1)$ დროისთვის ჯერ ღერძზე $N(0)$ -დან ხაზის გავლებით $f[N(t)]$ მრუდამდე. შემდეგ ჩვენ ამ წერტილიდან ვავლებთ ხაზს მრუდზე ვერტიკალურ ღერძამდე, რათა მივალნოთ მომდევნო $N(1)$ პოპულაციის დრომდე. $N(1)$ სიდიდე არის მომდევნო სიდიდე მშობელი პოპულაციისა. იმისთვის, რომ ვიპოვოთ $N(2)$ პოპულაცია, ჩვენ უნდა ვიპოვოთ ადგილი ჰორიზონტალური ღერძისა, რომელიც $N(1)$ -ის შესაბამისია, გავავლოთ ხაზი მრუდამდე და შემდეგ ვერტიკალური ღერძზე, როგორც წინათ. მაგრამ ზუსტად რა ადგილას არის $N(1)$ განლაგებული ჰორიზონ-

ტალურ ღერძზე? ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ 45° -იანი ხაზი, რათა მოვძებნოთ $N(1)$ შესაბამისი პოზიცია ჰორიზონტალურ ღერძზე. დაინყეთ $N(1)$ -დან, ვერტიკალურ ღერძზე გაავლეთ ხაზი 45° -იან ხაზზე, შემდეგ დაუშვით პერპენდიკულარული ხაზი ამ წერტილიდან ჰორიზონტალურ ხაზამდე, რათა ამ ღერძზე $N(1)$ -ის პოზიცია დაადგინოთ. ამ პროცესის გაგრძელებით დროის თანმიმდევრული პერიოდების განმავლობაში პოპულაციის სიმჭიდროვის პროგრესია ვლინდება ჰორიზონტალურ ღერძზე. პოპულაცია, რომელმაც დაიწყო გადატანითი შესაძლებლობა K -ს ქვემოთ ჩასვლა, იზრდება K -ს მიმართ. ეს ნაჩვენებია ნახ. 18-11ბ-ში, რაც აღწერს პოპულაციის ზომას t $[N(t)]$ დროისთვის ვერტიკალურ ღერძზე და t დროისთვის ჰორიზონტალურ ღერძზე ქვემოთ K -ზე მიმავალი ხაზის სახით. სისტემა, რომლის მიხედვითაც ჩვენი წარმოსახვითი პოპულაცია იცვლება, დამოკიდებულია ფუნქციის $f[N(t)]$ ფორმაზე (მატების ფუნქცია), როგორც შემდეგ ვნახავთ.

ახლა წარმოიდგინეთ რა მოხდება, როდესაც პოპულაცია იწყება $N'(0)$ -ზე, სადაც წონასწორობის წერტილ K -ს ზემოთ (იხ. ნახ. 18-11ა). ზემოთ აღწერილი პროცედურის გამოყენებით ჩვენ ვხედავთ, რომ პოპულაცია მცირდება K -ს მიმართულებით დროთა განმავლობაში (იხ. ნახ. 18-11ბ).

ჩვენ ვიყენებთ განსხვავების განტოლების გრაფიკულ ანალიზს აქ ინსტრუქციული მიზნებისთვის. თუ ვიღაცას ექნება $f[N(t)]$ მრუდის ალგებრული გამოსახულება, მაშინ ეს იქნება უბრალოდ დროში პოპულაციის სიმჭიდროვეების გამოთვლის ამბავი კომპიუტერული პროგრამების გამოყენებით, რომელთაც ძალუძთ იტერაციული გამოთვლები.

ნახ. 18-11-ში ნაჩვენებია მატების მოდელს ეწოდება **ბევერტონ-ჰოლტის მოდელი**. ის გვიჩვენებს შემთხვევას, სადაც მატება მონოტონურად იზრდება ნულიდან, ხოლო ზრდის ტემპები ეცემა, როდესაც მშობელი პოპულაცია უფრო დიდი ხდება. მატების ზრდისას, ზრდის ტემპების შენელება გამოწვეულია იმ მოსაზრებით, რომელიც ჩადებულია ახალგაზრდათა სიკვდილიანობის დონის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული კომპონენტის მოდელში. ანუ, ბევერტონ-ჰოლტის მოდელი მიიჩნევს, რომ უფრო მეტი ზრდასრული წარმოშობს უფრო მეტ პოტენციურ ნამატს (თანდათანობითი ზრდა მრუდში მშობელი პოპულაციის $N(t)$ ზრდასთან ერთად), თუმცა ახალგაზრდების სიკვდილიანობა გაიზრდება ახალგაზრდების რიცხვის მატებასთან ერთად. ამრიგად, იმ დროს, როცა ახალგაზრდები განაგრძობენ მატებას პოპულაციაში ზრდასრული პოპულაციის ზრდასთან ერთად, ისინი ემატებიან ნაკლები სიჩქარით.

ბევერტონ-ჰოლტის მოდელი ითვალისწინებს ახალგაზრდების სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ სიკვდილიანობას, მაგრამ ასევე სავარაუდოა, რომ არსებობს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ეფექტი, რომელიც დაკავშირებულია მშობელი პოპულაციის

რაოდენობასთან. მაგალითად, მშობელი პოპულაციის ზრდასთან ერთად, კონკურენცია რესურსების მომწიფებად ინდივიდებს და ზრდასრულებს შორის შეიძლება გაიზარდოს. სხვა ფაქტორებმა, როგორიცაა კანიბალიზმი ახალგაზრდებს შორის, რაც ხშირია თევზებსა და მრავალ სხვა ორგანიზმს შორის, შეიძლება გამოიწვიოს ზემოქმედება მატების წინააღმდეგ მშობელი პოპულაციების მრავალრიცხოვნებისას. მატების მოდელი, ეგრეთ წოდებული რიკერის მოდელი შეიცავს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ შემცირებას მატებაში მრავალრიცხოვანი მშობელი პოპულაციებისას (ნახ. 18-12). რიკერის მოდელი ლოგისტიკური ფორმისაა და შეიძლება დაიწეროს შემდეგი სახით:

$$f[N(t+1)] = N(t)e^{r[1 - N(t)/K]}$$

განსხვავების განტოლების ზოგადი ფორმიდან ჩვენ ვიღებთ

$$N(t+1) = f[N(t+1)] = N(t)e^{r[1 - N(t)/K]}$$

$$N(t+1) = N(t)e^{r[1 - N(t)/K]} \quad (18-1)$$

განტოლება (18-1)-ის მიხედვით $N(t+1)$ -ის გადატანა გრაფიკზე $N(t)$ -ის საპირისპიროდ აღწერილია, როგორც მრუდი, რომელიც იზრდება $N(t)$ -ს დიაპაზონზე 0-სა და რაღაც N_p სიდიდეს შორის, რომელზეც მაქსიმუმი მიიღწევა. შემდეგ მცირდება სიდიდეების $N(t) >$ (ნახ. 18-12; იხ. ასევე ნახ. 18-13 და ნახ. 18-14). (დაუპირისპირეთ ეს მოდელი პოპულაციის ლოგისტიკური ზრდის მრუდს, რომელიც ნაჩვენებია ნახ. 16-3-ში, რომელსაც ასევე მსგავსი ფორმა აქვს. ლოგისტიკური მოდელი წარმოადგენს ცვლილებას

ზრდის ტემპში – dN/dt . რიკერის მოდელი არის განსხვავების განტოლება, რომელიც წინასწარ განჭერტს მომდევნო პოპულაციის ზომას მიმდინარე პოპულაციის ზომიდან.) პიკის ადგილსამყოფელი შეიძლება განსაზღვრული იქნას განტოლება (18-1)-ის დიფერენციალით, რაც გვაძლევს

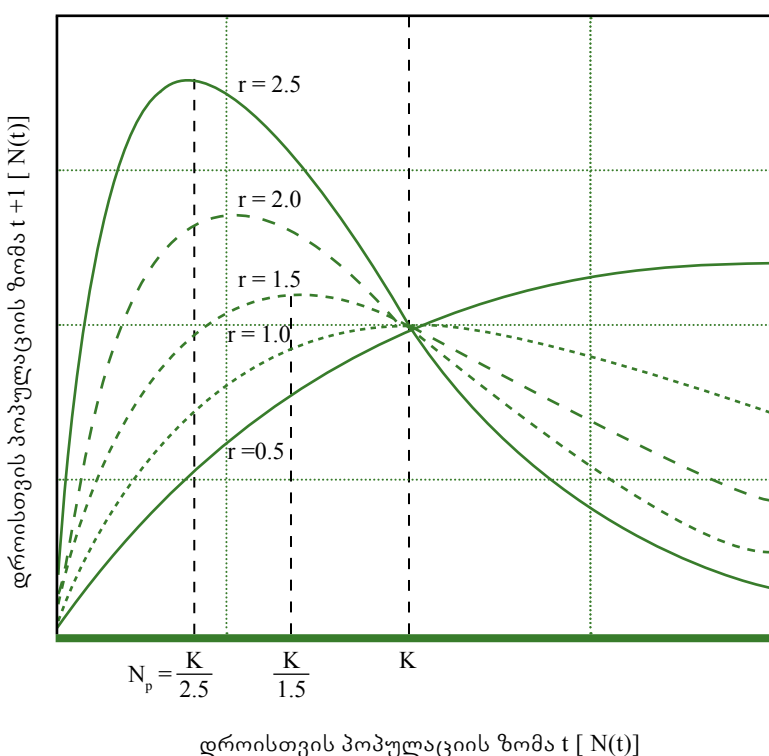
$$\left(1 - \frac{rN(t)}{K}e^{r[1 - N(t)/K]}\right)$$

ეს გამოსახულება 0-ის ტოლია, როდესაც $N(t) = N_p = K/r$ და სწორედ ამ ადგილას არის განტოლება (18-1)-ის მაქსიმუმი.

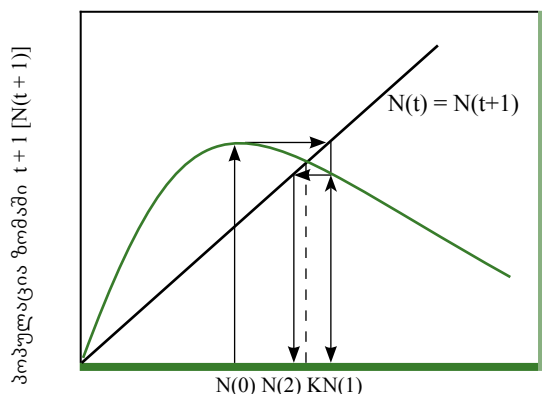
ნახ. 18-12 გვიჩვენებს ხუთი მრუდის „ოჯახს“, რომელთაგან ყველას ერთი წონასწორობის წერტილი აქვს, მაგრამ r -ის სხვადასხვა მნიშვნელობა. ამ ნახატიდან ჩვენ ვხედავთ, რომ მრუდის ხასიათი დამოკიდებულია r -ზე. როდესაც $r < 1,0$ მრუდი კვეთს K -ს დადებითი დახრილობით და პიკს აღწევს $N_p > K$ -ზე. მაგალითად, თუ $K = 10$ და $r = 0,5$, $K/r = N_p = 20$. როდესაც $r = 1,0$, მრუდის პიკი ემთხვევა წონასწორობის დონეს, ანუ $N_p = K$. როდესაც $r > 1,0$, მრუდის პიკი განლაგებულია K -ს მარცხნივ, $N_p = K/r$ და K -ს მკვეთი ხაზის დახრილობა არის უარყოფითი. ნუმერალური შედეგი $K = 10$ -სა და $r = 2,0$ -ისათვის არის $K/r = 5$.

უკიდურესი ციკლები, ოსცილაცია და ქაოსი

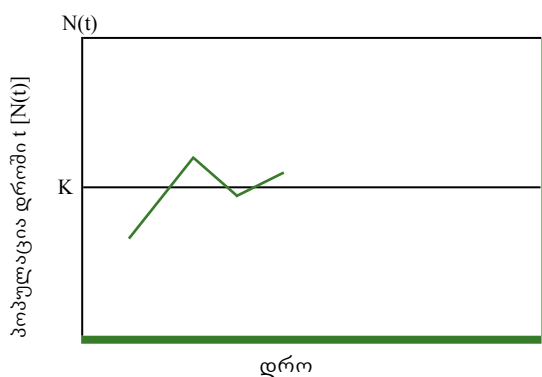
რა არის რიკერის მოდელის არსი? მოდით, გამოვიყენოთ ნახ. 18-11-ში მოცემული გრაფიკული მიდგომა, რომელიც ჩვენ გაგაცანით განსხვავების განტოლების



ნახ. 18-12 ფორმის რიკერის მრუდების „ოჯახი“, რომელთაგან თითოეულს ერთნაირი წონასწორობა აქვს და r -ის სხვადასხვა სიდიდე. ვერტიკალური ხაზები $N_p = K/2,5$ და $N_p = K/1,5$ -ზე ეთანხმებიან მრუდის პიკებს რომელთა r -ები უდრის შესაბამისად $r = 2,5$ და $r = 1,5$. მრუდის ფორმა დამოკიდებულია r -ის სიდიდეზე. $r < 1,0$ -ისთვის მრუდი კვეთს K -ს დადებითი ფუნქციის მრუდით და პიკს აღწევს $N_p >$ პოპულაციის სიმჭიდროვეზე. $r = 1,0$ -ისთვის $N_p = K$. $r > 1,0$ -ისთვის $N_p < K$ და მრუდი კვეთს K -ს უარყოფითი ფუნქციის მრუდით.



დროისთვის პოპულაციის ზომა $t[N(t)]$



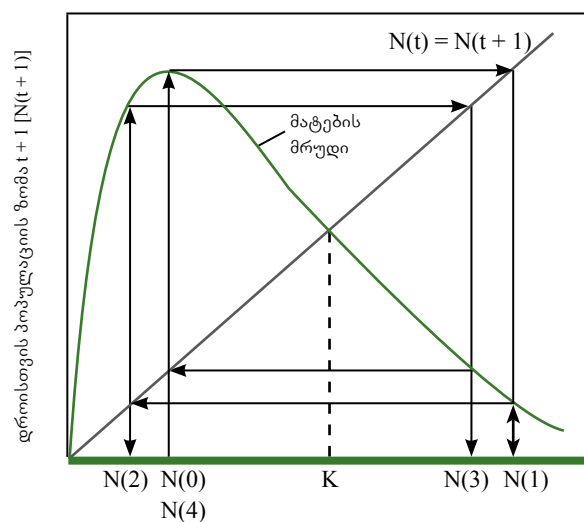
ნახ. 18-13 დისკრეტული დროის ლოგისტიკური მოდელი

$N(t+1) = N(t) e^{r[1-N(t)/K]}$, სადაც $r = 1,5$. (ა) ნახ. 18-11-ში ნაჩვენებია საშუალებების გამოყენებით გავლებულია ისრები, რათა გვიჩვენოს, თუ როგორ მიიღება გრაფიკულად სიმჭიდროვეთა დროის სერიები დისკრეტულ დროში. (ბ) სიმჭიდროვეთა დროის სერიები, რომლებიც გვიჩვენებენ მიღებად ოსცილაციას.

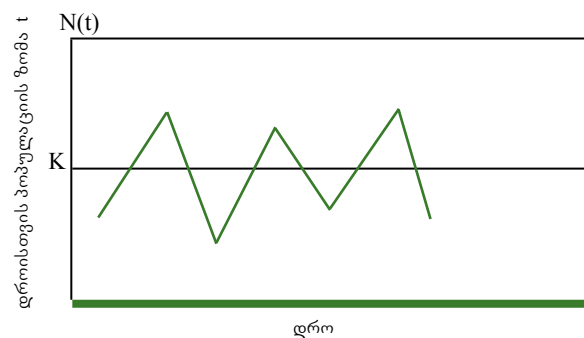
კონცეფციის გაცნობისას, რათა განგეხილა, თუ რა ემართება პოპულაციას, რომლის სიმჭიდროვე ახლოსაა წონასწორობის დონესთან. ნახ. 18-13-ში ლოგისტიკური მატების მრუდი გავლებულია $r = 1,5$ -თან. ვთქვათ $t = 0$ დროისთვის, პოპულაციის სიმჭიდროვე (0) არის მაქსიმალური (კვლავაც ჩვენ ფრჩხილებს ვხმარობთ, რათა აღვნიშნოთ დისკრეტული დროის ცვლადი $t = 0, 1, 2, 3, \dots$). პოპულაციის დონის განსასაზღვრად $t = 1$ დროზე, $N(1)$, ჩვენ ვავლებთ ხაზებს ჯერ $N(0)$ პოზიციიდან $N(t)$ ღერძზე მრუდისაკენ, შემდეგ $N(t+1) = N(t)$ ხაზისკენ (45°-იანი ხაზი). შემდეგ კი საბოლოოდ, ქვემოთ უკან $N(t)$ ღერძისკენ. [კვლავაც ეს სიდიდეები ადვილი გამოსათვლელია განტოლება (18-1)-ის მანიპულაციებით კომპიუტერის საშუალებით.] მაშინ, როდესაც პოპულაციის თავდაპირველი ზომა $N(0)$ ძვეს წონასწორობის წერტილის ქვემოთ, $N(1)$ მდებარეობს K -ს ზემოთ. დროის პირველი პერიოდის განმავლობაში პოპულაცია აჭარბებს წონასწორობას. პროცესის გამეორება $N(2)$ -ის მისაღებად ავლენს, რომ დროის მეორე პერიოდში პოპულაცია წონასწორობის წერტილს ქვემოთ ჩადის, მაგრამ ის უფრო ახლოსაა

K -სთან განლაგებული, ვიდრე წინა ორი პერიოდის განმავლობაში. ამ პროცესის გაგრძელებით, რალაც პერიოდის განმავლობაში, ჩვენ შეგვიძლია დავარწმუნოთ საკუთარი თავი, რომ საბოლოო ჯამში პოპულაცია დავა წონასწორობა K -მდე ალტერნატიულად K -ს ქვემოთ და ზემოთ მოძრაობის მცირე ამპლიტუდებით სანამ გაუთანაბრდება K -ს (ნახ. 18-13ბ). სტაბილიზაციის ხასიათს ეწოდება მიღებადი ოსცილაცია.

მოდიოთ, ახლა წარმოვიდგინოთ სიტუაცია, სადაც $r = 2,5$, როგორც ნაჩვენებია ნახ. 18-14-ში, და სადაც $N(t)$ მიიღება რალაც პერიოდისთვის ზემოთ მოცემული პროცედურის მეშვეობით. როგორც წინა სიტუაციაში, როდესაც $N(0) < K$, პოპულაცია ასცდება $-s$ დროის პირველი შუალედში და ჩამოსცდება მას მეორეში. მაგრამ პოპულაციის ცვლილება $t = 3$ -სა და $t = 4$ დროებს შორის აბრუნებს პოპულაციას ახლოს საწყის დონე $N(0)$ -თან, რითაც იწვევს კიდევ ერთ აცდენას K -ზე.



დროისთვის პოპულაციის ზომა $t[N(t)]$

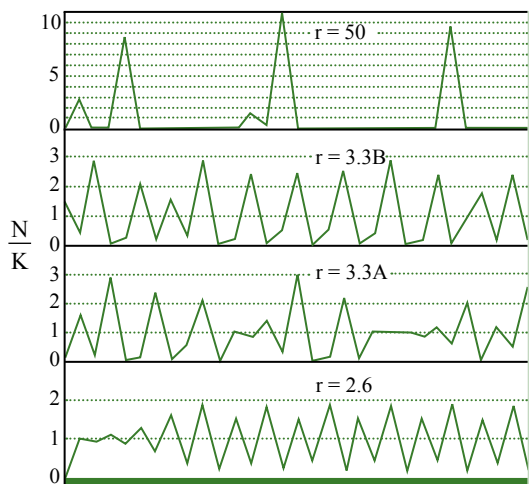


ნახ. 18-14 დისკრეტული დროის ლოგისტიკური მოდელი

$N(t+1) = N(t) e^{r[1-N(t)/K]}$, სადაც $r = 2,5$. (ა) ნახ. 18-11-სა და ნახ. 18-12-ში ნაჩვენებია ხერხების გამოყენებით ისრები ივლება იმის საჩვენებლად, როგორ მიიღება გრაფიკულად სიმჭიდროვეთა დროის სერიები დისკრეტულ დროში. (ბ) სიმჭიდროვეთა დროის სერიები, რომლებიც გვიჩვენებენ სტაბილურ ოსცილაციას ან უკიდურეს ციკლს.

მართლაც, ეს პოპულაცია ვერასდროს დავა წონასწორობამდე. ნაცვლად ამისა, ის დაიწყებს სტაბილურ ოსცილაციას, რომელსაც ასევე უკიდურესი ციკლი ეწოდება (ნახ. 18-14ბ). ნიმუში დრო-სიმჭიდროვის სისტემისა, რომელიც შედეგად იწვევს მაღალ r -ს მოცემულია ნახ. 18-15-ში.

ოსცილაციები მზარდი r -ით იღებენ ძალიან კომპლექსურ და საბოლოო ჯამში წინასწარ განუჭვრეტად ფორმებს, რომელსაც ქაოსი ეწოდება. ქაოსის მახასიათებლები და მისი არსებობა ბუნებაში ფართოდ განიხილება ეკოლოგიაში (May 1987, Godfray and Grenfell 1993, Hastings et al. 1993, Perry et al. 1993). თუ აქ გამოყენებულია ტერმინი „ქაოსი“, მისი საერთო, საყოველთაო მნიშვნელობით, მაშინ ეს ცნების დამახინჯებაა. სისტემები, რომლებიც ავლენენ ქაოტურ დინამიკას, არ მერყეობენ შემთხვევითად, თუმცა ისინი ერთი შეხედვით შეიძლება ასე მოგეჩვენოს. ქაოსური დინამიკის დასადგენად, დრო-სიმჭიდროვის მონაცემების გამოყენებით, განვითარებული იქნა მათემატიკური მოდელების მთელი რიგი (Hastings et al. 1993). მართალია, ამ მოდელების გამოყენება ბუნებრივი პოპულაციებისთვის სავსეა სიძნელეებითა და გაურკვევლობებით, ისინი ავლენენ ქაოტურ დინამიკას პოპულაციათა რიცხვებში. მათ შორისაა, მაგალითად, კანადური ფოცხვერი, მღრღნელებისა და მწერების რამდენიმე სახეობა და რამდენიმე დაავადება, როგორიცაა წითელა (Schaffer and Kot 1986, Turchin and Taylor 1992).



ნახ. 18-15 ცვლილებათა ხასიათი პოპულაციის სიმჭიდროვეში დროის განმავლობაში ლოგისტიკური მოდელისთვის, სადაც $r = 5, 0$ (ზედა), $r = 3, 3$ (ცენტრი) და $r = 2, 6$ (ქვედა). (After Yodzis 1989; from May 1981.)

18.6 დროში შეფერხებადი ინჰიბიციონი ოსცილაციის/რხევების განგრძობითი დროის მოდელაში

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება სახეზეა, როდესაც პოპულაციის ან ზრდის ტემპი ან სიკვდილიანობის დონე დამოკიდებულია მის საკუთარ სიმჭიდროვეზე. გამრავლება ზრდის პოპულაციის სიმჭიდროვეს, მაგრამ გაზრდილი სიმჭიდროვის გავლენა შეიძლება არ იგრძნობოდეს, სანამ ახალ-გაზრდები მომწიფდებიან. მაგალითად, დღევანდელ ახალშობილებს არ შეუძლიათ, გაზარდონ პოპულაციის ზრდის სიჩქარე, სანამ არ შეძლებენ გამრავლებას რაღაც გარკვეული დროში. ამგვარი დროის შეფერხებებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ ფაქტორებში შეუძლიათ, გამოიწვიონ ოსცილაციები პოპულაციაში. ეს ეფექტი შეიძლება მოდელირებულ იქნას პოპულაციის ზრდის ლოგისტიკურ მოდელში დროში შეფერხებათა ტერმინის შემოღებით.

განგრძობითი ზრდის დროში შეფერხების მოდელაში

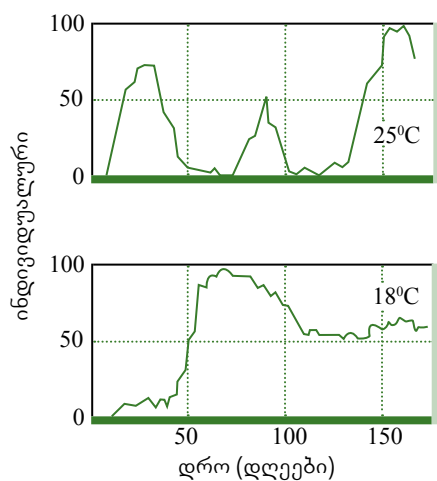
ოსცილაციები პოპულაციის სიმჭიდროვეში იწარმოებიან მუდმივი დროის მოდელაში, როდესაც პოპულაციის ზრდის რეაქციები სიმჭიდროვეზე დროშია შეფერხებული. ანუ, როდესაც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების ეფექტი ასახავს პოპულაციის სიმჭიდროვეს დროის ერთეულით წარსულში. ლოგისტიკური განტოლება შეიძლება მოდიფიცირებულ იქნას შემდეგნაირად:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right]$$

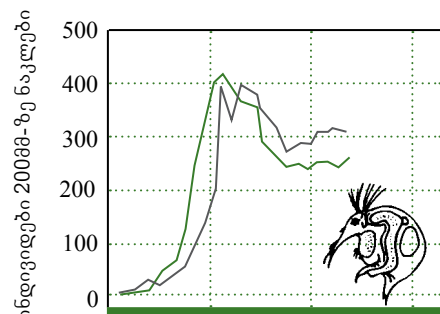
პატჩისონმა (1948) აღნიშნა, რომ ეს მოდელი აწარმოებს N -ის მიღებად ოსცილაციას, მანამ სანამ პროდუქტი არის ნაკლები ზე (დაახლოებით 1,6). ზე ქვემოთ პოპულაცია იზრდება ან მცირდება მონოტონურად, ოსცილაციის გარეშე – წონასწორობის წერტილამდე. ზე მეტი -ისთვის ოსცილაცია იზრდება, სანამ პოპულაციის მაქსიმალური ზომა არ მიაღწევს ამრიგად, -ისთვის ოსცილაცია იზრდება ამპლიტუდაში, სანამ N -ის მაქსიმალური სიდიდე არ იქნება გამრავლებული -ზე. როგორც ჩვენ აღვნიშნეთ, ჩვენს განხილვაში ზემოთ მოცემული დისკრეტული დროის მოდელების შესახებ, პოპულაციის ბიოლოგები სტაბილურად შენარჩუნებულ ოსცილაციებს უკიდურეს ციკლებს უწოდებენ. მათი პერიოდები – დრო პიკიდან პიკამდე, იზრდება დაახლოებით 4-ჯერ -დან 5-ჯერ მდე, მზარდი -ით (May 1976).

დროის შეფერხების ციკლები წყლის რწყილებში

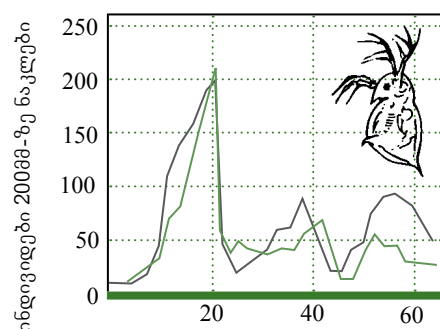
პოპულაციითა ციკლები შეინიშნება ერთეული სახეობების მრავალ ლაბორატორულ კულტურებში. პრა-ტის (1943) დაკვირვებები წყლის რწყილებზე აპყნია მაგნა ფართოდ არის გამოყენებული, ნაწილობრივ იმიტომ, რომ პოპულაციები ავლენენ მონიშნულ ოს-ცილაციას, როდესაც კულტივირებულ იქნენ 25°C-ზე, მაგრამ ძლიერ მიღევას 18°C-ზე (ნახ. 18-16). 25°C-იანი პერიოდი, როგორც ჩანს, დასრულდა 40 დღეში ორი ციკლისთვის, რაც გულისხმობდა დაახლოე-ბით 10 დღიან დროის შეფერხებას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ რეაქციაში. ეს არის დაახლოებით საშუალო ასაკი, რომელზეც წყლის რწყილები მრავ-ლდებიან 25°C-ზე. დროის შეფერხებამ თავი იჩინა შემდეგნაირად. როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე გაიზარდა, გამრავლება შემცირდა და დაეცა თითქ-მის ნულამდე, როცა პოპულაციამ გადააჭარბა 50 ინ-დივიდს. გადარჩენა ნაკლებ მგრძნობიარე იყო სიმ-ჭიდროვისადმი მაღალი სიმჭიდროვის პირობებშიც კი და ზრდასრულები ცოცხლობდნენ სულ მცირე, 10 დღის განმავლობაში. დაჯგუფებამ ციკლის პიკში შეაფერხა შობადობა. მაშინ, როდესაც პოპულაცია ჩამოვიდა სიმჭიდროვეზე, რომელიც საკმარისად დაბალი იყო იმისთვის, რომ საშუალება მიეცა გამ-რავლებისთვის, ზრდასრული მოსახლეობა შეიცავ-და მხოლოდ ასაკიან, არაგამრავლებად ინდივიდებს და ამრიგად, პოპულაციამ განაგრძო კლება. ახალი ციკლის დაწყება ელოდა ახალგაზრდა, ნაყოფიერი ინდივიდების დაგროვებას. მაღალ სიმჭიდროვეზე დროებითი შეფერხებების ხანგრძლივობა დაახლოე-ბით ზრდასრული ინდივიდის საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლივობის ტოლი იყო.



ნახ. 18-16 *Daphnia* მაგნა-ს პოპულაციის ზრდა 25°C-ზე და 18°C-ზე, სადაც ნაჩვენებია პოპულაციითა ციკლები თბილ ტემპერ-ატურაზე. (After Pratt 1943.)



(ა) დრო (დღეები)



(ბ) დრო (დღეები)

ნახ. 18-17 ორი პოპულაციის (ა) ოსმინა ლონგიროსტრს და (ბ) აპყნია გალუატა-ს სიმჭიდროვე ლაბორატორულ პირობებში. ლიპი-დის წვეთების შენახვა *Daphnia*-ში, რომელიც შეიძლება გამოყენებუ-ლი იქნას საკვების სახით საკვების ხელმოწოდების პერიოდებში, ზრდის გადარჩენას და შემოჰყავს დროის შეფერხებანი რომლებიც გამოხატულნი არიან უკიდურესი ლიმიტების სახით.

(From Goulden et al. 1982.)

დაბალ ტემპერატურაზე რეპროდუქციული ტემ-პი სწრაფად დაეცა მზარდი სიმჭიდროვის გათვალ-ისწინებით და სიცოცხლის ხანგრძლივობაც ყველა სიმჭიდროვეზე საგრძნობლად გაიზარდა 25°C-თან შედარებით. პოპულაციები შედარებით დაბალ ტემ-პერატურაზე როგორც ჩანს, განიცდიდნენ დროში შეფერხებათა ნაკლებობას, რადგან სიკვდილიანობა უფრო თანაბრად იყო გადანაწილებული ასაკში და ზოგიერთი ინდივიდი პოპულაციის მაღალ სიმჭ-დროვეზეც ახორციელებდა გამრავლებას. საბოლოო ჯამში, თაობები ერთმანეთს გადაფარავდნენ უფრო ფართოდ. მაღალ ტემპერატურაზე აპყნია-ები იქ-ცეოდნენ დისკრეტული თაობის მოდელის მიხედვით ჩამონტაჟებული დროის შეფერხებით ერთ თაობაში. დაბალ ტემპერატურაზე ისინი იქცეოდნენ მუდმივი თაობის მოდელის მიხედვით, მცირე ან ნულგანა დროის შეფერხებით.

ლიპიდების რეზერვის შენახვა წყლის რწყილების ზოგიერთი სახეობის მიერ ამცირებს სიკვდილიანო-ბის მგრძნობელობას სიმჭიდროვის მიმართ და ამ-რიგად, პოპულაციის პროცესებში შემოჰყავს დროის შეფერხება (Goulden and Hornig 1980). აპყნია გალუატა,

დიდი სახეობა, ინახავს ენერგიას თავისი ლიპიდის წვეთებით იმ პერიოდების განმავლობაში, როდესაც საკვები ჭარბია (ანუ პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში), რომლის გამოყენებაც მას შემდეგ შეუძლია, როდესაც საკვები ნივთიერებების მარაგი შემცირდება ზედმეტი მოხმარების გამო პოპულაციის მაღალ სიმჭიდროვეებზე. მდედრები ასევე გადასცემენ ლიპიდებს თითოეულ ნაშიერს კვერცხში ზეთოვანი წვეთების სახით, რითაც ზრდიან წყლის ახალგაზრდა რწყილების რეპროდუქციამდელ გადარჩენას ცუდი საკვები პირობების არსებობისას (Tessier et al. 1983). შედარებით მცირე ზომის წყლის რწყილი ოსმინა ლონგიროსტრის მცირე რაოდენობის ლიპიდებს ინახავს და ამიტომ, შიმშილობა იზრდება პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდის პირდაპირპროპორციულად. პოპულაციის ზრდის შედეგები ადვილად განსაჯრეგია: ლაბორატორულ პირობებში აპჰნია განავითარებს მკვეთრად გამოხატულ უკიდურეს ციკლებს 15-20 დღემდე პერიოდში. ოსმინა-ს პოპულაციები იზრდებიან სწრაფად და სწრაფადვე დადიან ნონასწორობამდე, ალბათ მხოლოდ ერთი ძლიერ მიღევადი გადაჭარბებით (ნახ. 18-17). აფჰნია-სთვის გოულდენმა და სხვებმა (1982) განსაზღვრეს, რომ რ იყო დაახლოებით 0,3 დღე—1. 15-20 დღემდე ციკლის პერიოდით უნდა ყოფილიყო დაახლოებით 4-5 დღემდე და ამირიგად, იყო დაახლოებით 1,2-1,5. რადგანაც სიდიდე იყო სადღაც -ზე ნაკლები, ციკლები აპჰნია-ს პოპულაციაში საბოლოო ჯამში უნდა ყოფილიყო მიღევადი.

ა.ჯ.ნიკოლსონის ექსპერიმენტები ხორცის ბუზის პოპულაციებზე

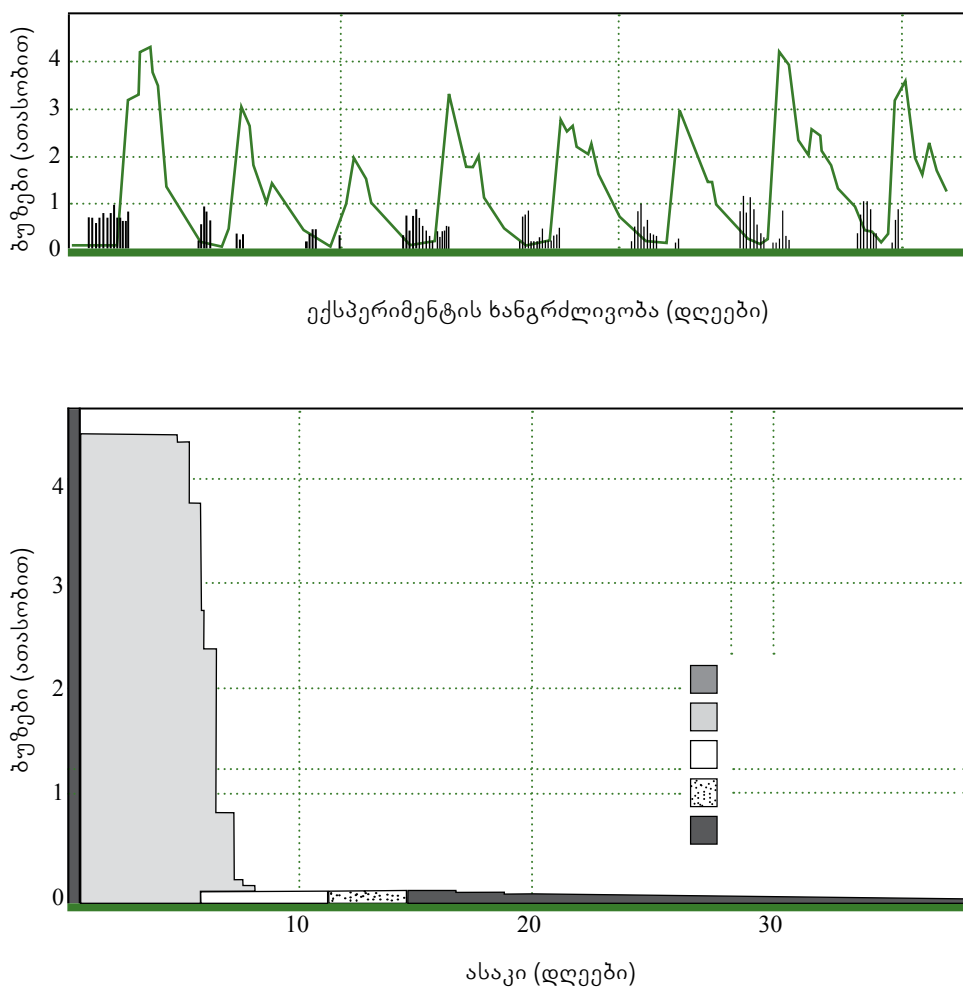
პოპულაციის ქცევა მის ნონასწორობასთან მიმართებაში მგრძნობიარეა მრავალი სასიცოცხლო ციკლის მრავალი ასპექტისთვის, რომლებიც მართავენ დროის შეფერხებას სიმჭიდროვეზე რეაქციებში. მცირე განსხვავებებს ლაბორატორულ კულტურულ პირობებში ან სახეობათა თანდაყოლილ თვისებებში შეუძლიათ, გადამწყვეტი მნიშვნელობისა გახდნენ ნონასწორობასთან მონოტონურ მიდგომასა და უკიდურეს ციკლს შორის. ა.ჯ. ნიკოლსონის (1958) დროის შეფერხების ექსპერიმენტული მანიპულაციები ცხვრის ბუზის უცილია ცუპრინა-ს ლაბორატორულ კულტურებზე დროის შეფერხების პოპულაციის ციკლებთან ურთიერთობის დრამატულ დემონსტრაციას წარმოადგენს. ამ ლაბორატორული კულტურის პირობების ერთ წყებაში ნიკოლსონმა ხორცის ბუზების ლარვები დაიყვანა დღეში 50 გ ლვიდამდე, მაშინ როდესაც ზრდასრულებს საკვებს შეუზღუდავად აძლევდა. ზრდასრულების რიცხვი პოპულაციაში ციკლირებდა მაქსიმუმიდან, დაახლოებით 4000 ინდივიდი, მინიმუმამდე – 0 (რა დონეზეც ყველა ინდივიდი ან კვერცხი იყო, ან ლარვა) 30-

იდან 40 დღემდე პერიოდში (ნახ. 18-18).

ამ ექსპერიმენტში ხორცის ბუზის პოპულაციის რეგულარული ფლუქტუაცია გამოწვეული იყო ლაბორატორულ ბოქსებში ზრდასრულების სიმჭიდროვეზე ნაყოფიერებისა და სიკვდილიანობის რეაქციაში დროის შეფერხებით. როდესაც ზრდასრულები მრავალრიცხოვანი იყვნენ, მრავალი კვერცხი იდებოდა, რაც იწვევდა ძლიერ ლარვულ კონკურენციას შეზღუდული საკვების მარაგისთვის. არც ერთი ლარვა, რომელიც გამოიჩინა ზრდასრული პოპულაციის პიკების პერიოდში, არ გადარჩენილა, უპირველეს ყოვლისა იმიტომ, რომ ისინი ვერ გაიზარდნენ საკმარისად დიდები იმისთვის, რომ დაჭეუბრებულიყვნენ. ამრიგად, ზრდასრულთა დიდი პოპულაციები სათავეს უდებდნენ ზრდასრულთა მცირე შთამომავლობას და რადგანაც ზრდასრულები 4 კვირაზე ნაკლებ დროს ცოცხლობდნენ, პოპულაციამ მალე კლება დაიწყო. საბოლოოდ იმდენად მცირე კვერცხი დაიღო ნებისმიერ კონკრეტულ დღეს, რომ ლარვათა უმეტესობა გადარჩა და ზრდასრული პოპულაციის ზომამ კვლავ მატება დაიწყო.

ნიკოლსონის გამოკვლევის შედეგი შეიძლება ინტერპრეტირებულ იქნას როგორც დროში შეფერხებული ლოგისტიკური პროცესი, რომელიც გვანვდის კარგ მორგებას დაკვირვებული ოსცილაციისთვის, სადაც ეს მოდელი ნინასწარ განსაზღვრავს, რომ მაქსიმალური პოპულაციის შედარება მინიმალურთან იქნება 84 და ციკლის პერიოდი იქნება (May 1975b). ექსპერიმენტი ცხადად გვიჩვენებს, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულმა ფაქტორებმა დაუყოვნებლივ არ იქონიეს ზეგავლენა ზრდასრულთა სიკვდილიანობის დონეზე, როდესაც პოპულაცია გაიზარდა, ისინი შეიგრძნობოდა დაახლოებით ერთი კვირის შემდეგ, როდესაც გაჩნდა ლარვული შთამომავლობა. ლარვების სიკვდილიანობა არ აისახა ზრდასრული პოპულაციის ზომაზე მანამდე, სანამ ეს ლარვები ზრდასრულები არ გახდნენ კვერცხის დადებიდან დაახლოებით 2 კვირაში. ხორცის ბუზების პოპულაცია წააგავს პრეტის აპჰნია-ს პოპულაციას მაღალ ტემპერატურაზე, სადაც შეჯგუფებამ შექმნა ინდივიდების დისკრეტული, არაგადაფარვადი თაობები შთამომავლობით მიღებული დროის შეფერხებით, რომელიც უტოლდება ლარვული განვითარების პერიოდს – დაახლოებით 10 დღე [ჰასელმა და სხვებმა (1976) აღმოაჩინეს ხორცის ბუზების პოპულაციების დისკრეტული თაობების მოდელები. მათი ნაშრომი გამოყენებული უნდა იქნას მომავალი განხილვებისთვის].

პიპოთეზა, რომ ხორცის ბუზების პოპულაციათა ციკლები გამოწვეული იყო დროში შეფერხებით, შეიძლება გამოიცადოს პირდაპირ, დროში შეფერხების ჩამოშორებით სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეაქციებიდან. ანუ თუ მაღალ სიმჭიდროვეზე რესურსთა გამოლევის მავნებელ ეფექტს საგრძნობს გავხდით დაუყოვნებლად. ნიკოლსონმა ეს გაა-



ნახ. 18-18 (ა) ფლუქტუაციები ხორცის ბუზის უცილია ცუპრინას ლაბორატორულ პოპულაციაში. ლარვებს აძლევდნენ დღეში 50გ ღვიძლს. ზრდასრულებს ეძლეოდათ შეუზღუდავი მარაგი ღვიძლის და წყლის. მწვანე ხაზი წარმოადგენს ზრდასრული ხორცის ბუზების რიცხვს პოპულაციაში. შავი ვერტიკალური ხაზები წარმოადგენს ზრდასრულთა რიცხვს, რომლებიც საბოლოო ჯამში წარმოიშვნენ ხაზებით აღნიშნულ დღეებში დადებული კვერცხებიდან. (ბ) საშუალო ასაკობრივი სტრუქტურა ხორცის ბუზების პოპულაციისა. (After Nicholson 1958.)

კეთა არსებული საკვების მორგებით როგორც ზრდასრულებისთვის, ისე ლარვებისთვის. რადგანაც ზრდასრულებს ესაჩიროებათ ცილა კვერცხების წარმოქმნისთვის, ღვიძლის ხელმისაწვდომობის შეზღუდვით, ზრდასრულებისთვის 1 გრამამდე დღეში, ნიკოლსონმა შეამცირა კვერცხების პროდუქცია იმ დონემდე, რომელსაც განსაზღვრავდა ღვიძლის ხელმისაწვდომობა და არა პოპულაციაში ზრდასრულთა ოდენობა. ამგვარ პირობებში პოპულაციაში ახალი ინდივიდების მატება განისაზღვრებოდა კვერცხის დების ფაზაზე საკვების მარაგის გავლენით ერთ სულ მოსახლის ნაყოფიერებაზე. ლარვათა უმრავლესობა გადარჩებოდა. შედეგად, ფლუქტუაციები პოპულაციაში პრაქტიკულად გაქრა (ნახ. 18-19).

ჩვენ ვნახეთ, რომ პოპულაციათა რეაქციები სიმჭიდროვეზე შეიძლება გადადებულ იქნას განვითარების დროის და საკვები ნივთიერებების შენახვის საშუალებით, რომელთაგან ორივეს შეუძლია, გადაავადონ სიკვდილი სიცოცხლის ციკლის მომდევნო მომენტისთვის ან მოგვინებით. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ეფექტები ნაყოფიერებაზე შეიძლება მოქმედებდნენ მცირე შეფერხებით, როდესაც კვერცხი სწრაფად წარმოიქმნება მოკლე

დროის განმავლობაში დაგროვილი რესურსებიდან. პოპულაციებმა, რომლებიც უპირველეს ყოვლისა კონტროლდებიან ამგვარი ფაქტორებით, არ უნდა იყოს მოსალოდნელი, რომ განავითარონ მონიშნული ოსცილაცია.

დროებითი შეფერხება დედობრივი ეფექტის საშუალებით

ერთ თაობაში გრძელი დროებითი შეფერხებები შეიძლება შემოტანილ იქნას შთამომავლობაზე დედობრივი ეფექტის გადაცემით კვერცხის საშუალებით ან სხვადასხვა გენოტიპების გადარჩევით პოპულაციის სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე. დასავლეთის კარვის მუხლუხოს კვლევებმა ვანკუვერის კუნძულზე, კანადაში (Wellington 1960) გვიჩვენა ცხადად გამოხატული დროებითი შეფერხება დედობრივი ეფექტის საშუალებით. ოთხნობიანი კვლევა მოიცავდა პოპულაციისთვის პიკის წელს 1956 წელს, რომელსაც მოჰყვა სწრაფი კლება 1959 წლის ჩათვლით. კარვის მუხლუხოს ლარვები კლასიფიცირდებოდნენ როგორც „აქტიურები“ და „პასიურები“ მათი ქცევის მიხედვით. კარვის მუხლუხოთა ნაშიერები

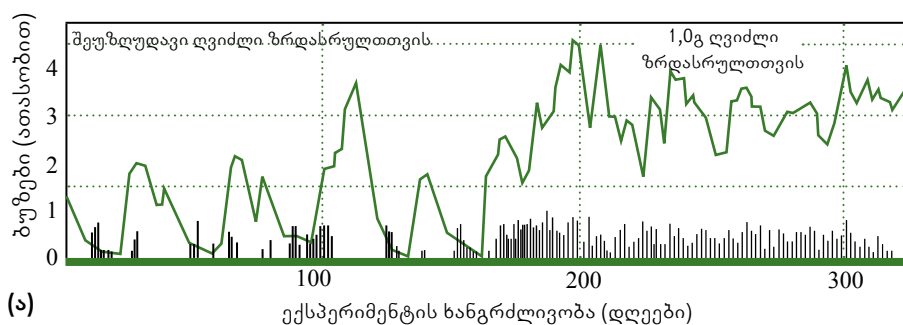
უპირველესად შედგებიან აქტიური ლარვებისგან, რომლებიც პასიური ლარვებისგან იმით განსხვავდებიან, რომ ისინი მეტ კარავს ქმნიან უფრო მეტად წაგრძელებული სტრუქტურით. ისინი იკვებებიან უფრო გრძელ მანძილებზე ხეების ტოტების გასწვრივ, ჭამდნენ მეტ ფოთოლს და შედეგად უფრო სწრაფად ვითარდებიან. აქტიური მუხლუხოები უკეთესად გადარჩებიან, ვიდრე პასიურები.

აქტიური ლარვების პროპორციაზე გარკვეულ შთამომავლობაში გავლენას ახდენდა ინვაზიის წარსული ისტორია. შთამომავლობა იმ არეალში, სადაც პოპულაცია მცირე იყო წინა წლებში, შეიცავდნენ უფრო აქტიურ მუხლუხოებს ვიდრე შთამომავლობა ინვაზიის მაღალი დონიდან. ლარვების აქტიურობის დონე დამოკიდებულია საკვების რაოდენობაზე იმ კვერცხში, რომლებიდანაც ისინი განვითარდნენ. ზრდასრული მდედრი ჩრჩილების უმრავლესობა თანაბარი რაოდენობის კვერცხს დებდა, მათი შესაძლებლობის მიუხედავად, უზრუნველყო თითოეული ინდივიდუალური კვერცხი საკვებით. ის, თუ რამდენად კარგად უზრუნველყოფდა მდედრი საკვებით თავის კვერცხს დამოკიდებული იყო იმაზე, თუ რამდენ საკვებს მოიხმარდა იგი თავად მუხლუხოდ ყოფნის პერიოდში. როდესაც საკვები იყო შედარებით ნაკლები, მცირე რაოდენობის კვერცხი იქნა შესაფერისად უზრუნველყოფილი და შთამომავლობაც ნაკლებ აქტიურ მუხლუხოს შეიცავდა. ამრიგად, გარკვეულ წელს გაჩენილი მუხლუხოების ხარისხი შთამომავლობაში დამოკიდებული იყო საკვების ხელმისაწვდომობაზე მათი დედისთვის, როდესაც ის თავად იყო მუხლუხო წინა წლის განმავლობაში. მეტიც, რადგანაც თითოეული მუხლუხოს აქტიურობის დონეს ნაწილობრივ განსაზღვრავდა ის, თუ რამ-

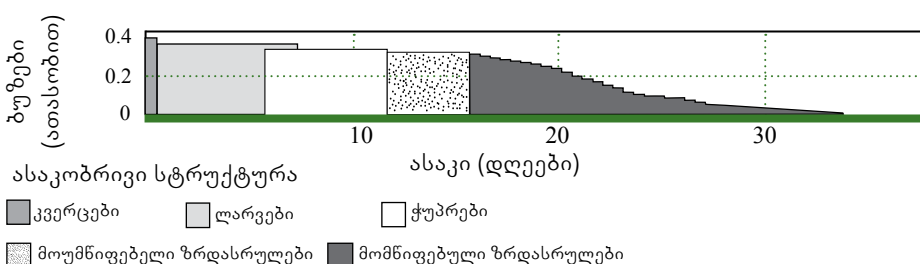
დენ საკვებს მოიხმარდა, წინა წლის განმავლობაში მისი დედის საკვების მარაგი გავლენას ახდენდა მისი საკუთარი შთამომავლობის წარმატებაზე მომდევნო წლის განმავლობაში. ამრიგად, პოპულაციამ შეიძლება განავითაროს 1 წელზე მეტი ხნის დროებითი შეფერხება თავის რეაქციაში სიმჭიდროვეზე ან ცვლილებაზე საკვების ხელმისაწვდომობაში.

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულ რეაქციებში დროებითი შეფერხების მიუხედავად, პოპულაცია თავის წონასწორობის დონეზე დარჩება, სანამ არ იქნება დარღვეული რაიმე გარე გავლენის შედეგად, იქნება ეს ცვლილება წონასწორობის დონეში (K) თუ კატასტროფული ცვლილება პოპულაციის ზომაში (N). როცა კი პოპულაცია გასცდება წონასწორობას, ზოგი პოპულაცია დაიწყებს მოძრაობას სტაბილური უკიდურესი ციკლების მიმართულებით, შეფერხების ბუნებასა და რეაქციის დროზე დამოკიდებულებით. სხვები დაუბრუნდებიან წონასწორობის დროს პირდაპირ ან მიღევადი ოსცილაციების საშუალებით. ციკლები შეიძლება გაძლიერებულ იქნას სხვა სახეობებთან ინტერაქციების საშუალებით (მსხვერპლი, მტაცებელი, პარაზიტი, შესაძლოა კონკურენტებიც კი) მსგავსი დროის მუდმივებით.

ამ თავში მოცემული იყო თეორიული მოდელები ექსპერიმენტების საფუძველზე, რომლებიც მიმართულნი იყვნენ პოპულაციის დინამიკის მექანიზმებისა და შედეგების გაგებისთვის. ფლუქტუაციებს პოპულაციების დინამიკაში შეიძლება ღრმა გავლენა ჰქონდეთ ბუნებრივი პოპულაციების შენარჩუნებაზე. მომდევნო თავში ჩვენ განვიხილავთ სიტუაციებს, სადაც ბუნებრივი პოპულაციები რისკის ქვეშაა და ზოგიერთი სტრატეგიებს, რომლებიც შეიძლება გამოყენებულ იქნას მომნიშვნელოვანი პოპულაციების გადასარჩენად განადგურებისგან.



(ა) ექსპერიმენტის ხანგრძლივობა (დღეები)



(ბ) ასაკობრივი სტრუქტურა

■ კვერცხები ■ ლარვები ■ ჭუპრები
■ მოუმწიფებელი ზრდასრულები ■ მომწიფებელი ზრდასრულები

ნახ. 18-19 (ა) ზრდასრულ-თათვის ხელმისაწვდომი საკვების მარაგის შეზღუდვის ეფექტები სიცოცხლის ხორცის ბუზების პოპულაციის ფლუქტუაციაზე. ეს ექსპერიმენტი წაგავდა ნახ. 18-18-ში აღწერილ ექსპერიმენტს ყველა მხრივ. (ბ) საშუალო ასაკობრივი სტრუქტურა ხორცის ბუზების პოპულაციის შეზღუდული საკვების პირობებში. (After Nicholson 1958.)

დასკვნა

1. პოპულაციაში ცვლილებები სიმჭიდროვეში დამოკიდებულია გარემოს ფლუქტუაციების ძალაზე. ზოგიერთი პოპულაცია ავლენს სიმჭიდროვის რეგულარულ ციკლებს.

2. პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა შეიძლება შეიცვალოს დროში სხვადასხვა ასაკობრივ ჯგუფებში სიკვდილიანობის ცვლილების გამო. ამგვარმა ცვლილებებმა შეიძლება გავლენა მოახდინოს პოპულაციის ზრდის სიჩქარეზე.

3. პოპულაციის გადატანითი შესაძლებლობა მერყეობს გარემო ცვლილებებზე რეაქციების მიხედვით. პოპულაცია რეაგირების ხარისხი ამგვარ ცვლილებებზე დამოკიდებულია პოპულაციის ზრდის სიჩქარე რ-ზე. ზოგადად, ზრდის მაღალი სიჩქარეების მქონე პოპულაციები უფრო ადეკვატურად პასუხობენ გარემო ცვლილებებს, ვიდრე პოპულაციები ზრდის დაბალი ტემპით. პოპულაციის მახასიათებელი უკანდახევის დრო განისაზღვრება როგორც ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარის საპირისპირო სიდიდე შეჯგუფების არ არსებობის პირობებში. ანუ $T = 1/r$. პოპულაციებს შეუძლიათ, ადეკვატურად აღიქვან გარემო ცვლილება, როდესაც მახასიათებელი უკანდახევის დრო ნაკლებია, ვიდრე გარემო ცვლილება გაყოფილი 2π -ზე.

4. პოპულაციის ციკლები კარგად ავლენენ განსხვავებითი განტოლების გამოყენებით, რომელსაც შემდეგი ფორმა აქვს $N(t+1) = f[N(t)]$, სადაც $f[N(t)]$ არის ლოგისტიკური მატების ფუნქცია, რომელიც გვაძლევს იმ სისტემას, რომლითაც ახალი ინდივიდები შედიან პოპულაციაში. პოპულაციის ეს დისკრეტული დროის მოდელები სიმჭიდროვეზე

დამოკიდებულებით მერყეობენ რღვევისას. როდესაც r 0-სა და 1-ს შორისაა, პოპულაციის ზომა (N) აღწევს წონასწორობას (K) მონოტონურად. როდესაც r 1-სა და 2-ს შორისაა, განიცდის მიღევად ოსცილაციას და საბოლოოდ დადის K -მდე. როდესაც r 2-ზე მეტია, ოსცილაციები N -ში იზრდება იან ამპლიტუდაში, სანამ ან სტაბილურ უკიდურეს ციკლს არ მიაღწევნენ ამ პოპულაცია არანესიერად მერყეობას განაგრძობს (ქაოსი).

5. მუდმივი დროის მოდელებს, შეუძლიათ, წარმოქმნან პოპულაციის ციკლური ცვლილება, როდესაც სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეაქციები დროშია შეფერხებული. აღვნიშნავთ რა დროში შეფერხებას τ -თი, ამგვარი მოდელები ავითარებენ მონოტონურ მიღევად ოსცილაციას, როდესაც პროდუქტი $r\tau$ მდებარებს 0-სა და e^{-1} -ს შორის (0,37). ისინი ავითარებენ მიღევად ოსცილაციას, როდესაც $r\tau$ მდებარებს e^{-1} -სა და $\pi/2$ -ს შორის და ავითარებენ უკიდურეს ციკლებს 4π -ს ან კიდევ მეტი ხნის პერიოდებს, როდესაც $r\tau$ აჭარბებს $\pi/2$ -ს.

6. ცხოველთა მრავალი ლაბორატორული პოპულაცია ავითარებს ოსცილაციას, რომლებიც წარმოშობილი არიან დროებითი შეფერხებებით ინდივიდების რეაქციებში პოპულაციის სიმჭიდროვეზე. დროში შეფერხებები დაკავშირებული არიან განვითარების პერიოდთან კვერცხობიდან ზრდასრულობამდე და შეიძლება გაძლიერებულ იქნას საკვების შენახვით. ცხვრის ხორცის ბუზების ლაბორატორულ პოპულაციებში ა.ჯ. ნიკოლსონმა ექსპერიმენტალურად ჩამოაშორა დროში შეფერხება და შეძლო ციკლების მოშორება რიცხვებში.

საპარჯიშოები

1. ჩამოთვალეთ ათი განსხვავებული მცენარის ან ცხოველის სახეობა, რომლისთვისაც თქვენ შეგიძლიათ ცვლილება სიჭარბეში ერთი წლიდან მეორემდე.

2. კითხვა 15-2-ში მოცემული პოპულაციის გამოყენებით მოახდინეთ გარემო ეფექტების სიმულირება, ასაკობრივი ჯგუფ $x = 2, x_2$ -ს ნაყოფიერებაში შემთხვევითი რეგულაციების გაკეთებით, შემთხვევითი რიცხვების ცხრილის გამოყენებით, შემდეგნაირად: აირჩიეთ ცხრილიდან სამნიშნის თანმიმდევრობა (მაგალითად 348). პირველი ნიშნით აღნიშნეთ ის, გაზრდით თქვენ x_2 -ს თუ შეამცირებთ. თუ რიცხვი ნულია ან ლუწი მთელი რიცხვი, მაშინ გაზარდეთ x_2 . თუ რიცხვი კენტია – შეამცირეთ x_2 . ასე რომ, თუ

თქვენ აირჩევთ 348-ს, მაშინ თქვენ შეამცირებთ x_2 -ს რადგან პირველი რიცხვი 3 კენტია. მეორე და მესამე ნიშნებით აღნიშნეთ x_2 -ის ზრდის ან შემცირების პროპორცია. 348 რიცხვისთვის ეს იგულისხმებდა, რომ x_2 შემცირდებოდა 48%-ით. მაგალითად, თუ $x_2 = 2$, როგორც კითხვა 15-2-შია მოცემული, მაშინ მომდევნო სეზონისთვის გამოიყენეთ $2 - 2(0,48) = 1,04 x_2$ -სთვის ამ მიზეზით. (მინიშნება: იხ. ნახ. 15-5 კალკულაციების რეზიუმესთვის.)

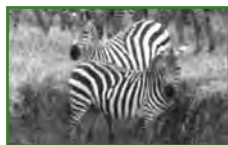
3. შეადგინეთ დრო-სიმჭიდროვის გრაფიკი პოპულაციისთვის, სადაც მატება მიჰყვება რიკერის მოდელს, $K = 75$, $r = 1,2$ და $N(t)$ მოძრაობს 0-100-მდე 10-იანი ნაბიჯებით. (მინიშნება: იპოვეთ სხვადასხვა სიმჭიდროვე განტოლება 18-1-ის გამოყენებით).

4. ჰაჩისონი გულისხმობდა, რომ პოპულაციის ლოგისტიკური მოდელი დროში შეფერხებით $dN / dt = rN(t) [1 - N(t - \tau) / K]$ – აწარმოებს მიღევად ოსცილაციას, როდესაც $r\tau$ ნაკლებია 1,6-ზე. გამოსახეთ ეს გრაფიკულად.

5. მეჩვიდმეტე თავში მიღებულ ცოდნაზე დაყრდნობით, იმსჯელეთ იმაზე, თუ როგორ შეიძლება იყოს დანახული პოპულაციათა მერყეობა მეტაპოპულაციების კონტექსტში.

6. ვთქვათ, თქვენ ხართ კონსერვაციული ბიოლოგი, დაინტერესებული გარეული ინდაურების პოპულაციის შენარჩუნებით. იმაზე დაყრდნობით, რაც ისწავლეთ პოპულაციათა დინამიკის შესახებ, რა ფაქტორების ცოდნით იქნებით ყველაზე მეტად დაინტერესებული თქვენი პოპულაციის შესახებ იმისთვის, რომ განავითაროთ შენარჩუნების ეფექტური სტრატეგია? (მინიშნება: ინდაური სარეწი ცხოველია და განიცდის ნადირობით ისპობა.)

თავი 19



გადაშენება, შენარჩუნება და აღდგენა

გზამკვლევი კითხვები

- რა სამი ტიპის გადაშენება არსებობს?
- რა ფაქტორებმა შეიძლება გამოიწვიონ გადაშენება?
- როგორც ინვეს ადამიანის საქმიანობა გადაშენებას?
- რატომ აქვთ მცირე პოპულაციებს გადაშენების უფრო დიდი რისკი, ვიდრე დიდ პოპულაციებს?
- როგორ ახდენს გავლენას სახეობათა გეოგრაფიული არეალი მათი გადაშენების რისკზე?
- როგორ შეუძლია პოპულაციის ზომამ და სივრცობრივმა განლაგებამ შეასრულოს გადაშენების დამაბრკოლებლის როლი?
- როგორ შეუძლია პოპულაციის ზომამ და სივრცობრივმა განლაგებამ შეასრულოს გადაშენების დამაბრკოლებლის როლი?
- რა არის პოპულაციის მოქნილობა?
- როგორ ზრდიან კოლონისტი სახეობები გადაშენების რისკს კუნძულოვან სისტემებში?
- რა განსხვავებაა შენარჩუნებასა და აღდგენას შორის?
- რატომ არის მეტაპოპულაციათა კონცეფცია მნიშვნელოვანი კონსერვაციული ბიოლოგიისთვის?
- რას მოიცავს პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი?
- რა პრობლემები შეიძლება შეიქმნას იშვიათი, საფრთხის წინაშე არსებული პოპულაციების გენეტიკური ცვლილებების მენეჯმენტისას?
- რა სიძნელეებია დაკავშირებული ტყვეობაში გამრავლების პროგრამებთან?
- რა სიძნელეებთანაა დაკავშირებული სახეობების ხელახალი მოშენება?

რვენ სხვადასხვა მომენტში ამ წიგნში ხაზი გაუსვით, რომ ადამიანის საქმიანობა ხშირად ცვლის და საფრთხეში აგდებს ბუნებრივ სამყაროს. ადამიანების მიერ გამოწვეულმა ამგვარმა ცვლილებებმა შეიძლება მიიღონ ფორმა რიგი ურთიერთდაკავშირებული ეფექტებისა, მათ შორის, სახეობების ჩამოშორების მათი გავრცელების არეალის ნაწილიდან ან მთლიანი არეალიდან, მთლიანი ეკოსისტემების დეგრადაციის, კლიმატში ცვლილებების და ბიომრავალფეროვნების კარგვის. ჩვენ იმედი გვაქვს, რომ იმის უკეთესად გაგება, თუ როგორ ფუნქციონირებს ბუნებრივი სამყარო, გაზრდის საზოგადოებრივ ცნობიერებას იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებენ ადამიანის ქმედებანი ბუნება-

ზე. ეს ამ წიგნის დაწერისას ერთ-ერთი ჩვენი მიზანი იყო. ეკოლოგებს ბევრი აქვთ სათქმელი იმის შესახებ, თუ როგორ შევაჩეროთ შემდგომი ზიანი და როგორ შევინარჩუნოთ ან აღვადგინოთ ბუნებრივი სისტემები. თუმცა, შენარჩუნება და გარემოსთვის არასაზიანო განვითარება ეკოლოგების ექსკლუზიური კომპეტენციაა. მართლაც, საზოგადო ცოდნა და შეფასება ბუნებისა გვერდიგვერდ უნდა მიდოდეს სოციალურ და პოლიტიკურ ცვლილებასთან, რაც მოითხოვს საზოგადოების ყველა სეგმენტის მონაწილეობას. ცხადია, ბუნების აღდგენისა და შენარჩუნებისთვის გადამდგომი ყველა ეფექტური ნაბიჯი უნდა ეფუძნებოდეს ეკოლოგიის პრინციპების გულდასმით გაგებას. ის, რაც ეკოლოგებს შემოაქვთ ბუნებრივ სამყაროში ადამიანების შესახებ

განხილვაში, არის ცოდნა იმის შესახებ, თუ როგორ მოქმედებს ბუნება. ეს ცოდნა, რომელიც ინტეგრირებულია ჩვენი პოლიტიკური და სოციალური სისტემების, ეკონომიკის და ისტორიის გაცნობიერებასთან, წარმოადგენს საფუძველს ადამიანის პირობების გაგებისთვის.

წინა თავებიდან თქვენ უკვე განავითარეთ გაგება ზოგიერთი ეკოლოგიური კონცეფციისა, რომლებიც არსებითი მნიშვნელობის იყვნენ ბუნებრივ სამყაროზე ადამიანთა გავლენის გაცნობიერებისთვის. ფიზიკური გარემოს თვისებები და დინამიკა, მათ შორის ენერგიისა და ნივთიერებათა დინება, ის, თუ როგორ ქმნის ცოცხალ სისტემებს ევოლუცია ბუნებრივი გადარჩევის გზით, ინდივიდუალური ორგანიზმების სპეციფიკური რეაქციები გარემოზე და პოპულაციათა დინამიკა, წარმოადგენენ თქვენი კვლევის ძირითად თემებს აქამდე. სრული გაცნობიერება იმისა, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ პოპულაციები, გაცნობიერება თანასაზოგადოების დინამიკის, განსაკუთრებით ბიომრავალფეროვნებასთან მიმართებაში და პროცესებისა, რომელთა საფუძველზეც თავს იჩენენ და წარჩუნდებიან სოციალური ინტერაქციები ბუნებრივ პოპულაციებში, რომელთაგან ყოველივე განხილული იქნება მომავალ თავებში, სრულყოფილს გახდის ეკოლოგიის ძირითადი პრინციპების თქვენეულ გაგებას. მაშინ, როდესაც შენარჩუნებისა და აღდგენის პრაქტიკის დანერგვა შეიცავს კონცეფციებს ყველა ამ სფეროდან (Meffe and Carroll 1997). ჩვენ გადავწყვიტეთ, მოგვეყვანა რამდენიმე მოსაზრება შენარჩუნებასა და აღდგენაზე აქ, პოპულაციის ეკოლოგიის ამ ნაწილში, იმ ცენტრალური როლის გამო, რომელსაც პოპულაციის თეორია თამაშობს შენარჩუნებაში. ჩვენ შენარჩუნებისა და აღდგენის სხვა ასპექტებზე ყურადღებას გავამახვილებთ მეექვსე ნაწილში, სადაც ჩვენ განვიხილავთ ბიომრავალფეროვნების საკითხს ეკოლოგიური თანასაზოგადოებების შესახებ ჩვენი განხილვის კონტექსტში. ამ თავში, ჩვენ განვიხილავთ ეკოლოგიის თემებისა და საკითხების რიცხვს, რომლებიც ადამიანის საქმიანობისა და ბუნებრივი სამყაროს გამყოფ ზედაპირზეა. ჩვენი განხილვისთვის ცენტრალური მნიშვნელობისაა გადაშენების კონცეფცია. ეს არის პროცესი, რომელიც ბოლოს უღებს სახეობათა სიცოცხლეს მათი გავრცელების არეალის მთელ დიაპაზონზე ან მისი გავრცელების გარკვეულ ნაწილში.

19.1 გადაშენება ბუნებრივი პროცესია, რომელიც სახეობათა ადაპტაციის უუნარობას გამოხატავს

1810 წელს ამერიკელი ორნიტოლოგი ალექსანდრ უილსონი აკვირდებოდა გადამფრენი მტრედების უზარმაზარ გუნდს მდინარე ოჰაიოს ველზე. დღეების

განმავლობაში ფრინველების კოლონა, დაახლოებით ერთი მილის სიგანის, გადაიფრენდა ისეთი მრავალრიცხოვნებით, რომ ცა შავად იფერებოდა. უილსონმა გამოითვალა, რომ 2 მილიონზე მეტი ფრინველი იყო. უკანასკნელი გადამფრენი მტრედი მოკვდა ცინცინატის ზოოლოგიურ პარკში დაახლოებით ერთი საუკუნის შემდეგ. თავისი გადაშენებით 1914 წლის 1 სექტემბერს, მოგზაური მტრედი შეუერთდა იმ სახეობათა მზარდ სიას, რომლებიც გაუჩინარდნენ. ამ სახეობათა დიდი ნაწილი, მათ შორის, გადამფრენი მტრედები, შენარჩუნდებოდა, რომ არა ადამიანთა საქმიანობა. მაგრამ ნამარხი მასალა გვამცნობს, რომ ფაქტიურად ყველა წარმომავლობითი განშტოება გადაშენდა შთამომავლების დატოვების გარეშე. მართლაც, განისაზღვრა, რომ ყველა სახეობის 99,9%, რომელსაც კი ოდესმე უარსებია, ახლა გადაშენებულია (Raup 1991). ამრიგად, რამდენიმე მილიონი სახეობა მცენარეებისა და ცხოველებისა, რომლებიც დღეს ინადრობენ, წარმოშობილნი არიან მათი მცირე ნაწილიდან, რომლებიც ცოცხალი იყვნენ ნებისმიერ დროს წარსულში.

სულ მცირე, სამჯერ მაინც, უკანასკნელი 570 მილიონი წლის განმავლობაში დედამიწაზე განიცადა გადაშენებათა სერიები, იმდენად გამანადგურებელი, რომ დედამიწაზე არსებულ სახეობათა 50% და მეტიც გაქრა (Ward 1994). ამ მასობრივ გადაშენებათაგან ორი გამონეული იყო დედამიწაზე მომხდარი უდიდესი ძვრების შედეგად. პირველს ადგილი ჰქონდა 245 მილიონი წლის წინ პალეოზოური ერის (პერმული პერიოდი) ბოლოს, დროს, რომელიც ემთხვეოდა დიდ გეოლოგიურ ძვრებს, რაც დაკავშირებული იყო კონტინენტური მიწის მასის გადაადგილებასთან. განისაზღვრა, რომ დედამიწაზე არსებული სახეობების დაახლოებით 90% გადაშენდა ამ დროს. მეორე მოვლენას ადგილი ჰქონდა 65 მილიონი წლის წინ დინოზავრების ერის ბოლოს მეზოზოურ ერაში (ცარცული პერიოდი). არსებობს შეთანხმება, რომ ამ გადაშენების უპირველესი მიზეზი იყო დედამიწაზე დიდი ასტეროიდის შეჯახება. დედამიწაზე არსებული სახეობების ნახევარზე მეტი, მათ შორის დინოზავრები, გადაშენდნენ ამ დროს. ეკოლოგების სულ უფრო მზარდ რაოდენობას სჯერა, რომ მესამე მასობრივი გადაშენება ახლა ხდება, რომლის უპირველესი მიზეზი ადამიანის საქმიანობაა, როგორც ჩვენ ამას ქვემოთ ვნახავთ (Raven 1990, Soulé 1991, Wilson 1992, Myers 1997).

გადაშენება ბუნებრივი სამყაროს ნაწილია. ჩვენ რომ გადაშენების მიზეზები გავიგოთ, ჩვენ უნდა გავიაზროთ ეკოლოგიისა და ევოლუციის მრავალი ასპექტი. კითხვები, რომლებსაც ეკოლოგები სვამენ გადაშენების შესახებ, უტევენ პოპულაციისა და თანასაზოგადოების ეკოლოგიის, ევოლუციის და ცხოვრებისეული ციკლის თეორიის ცენტრს. რატომ გადაშენდებიან სახეობები? რატომ წარჩუნდება ზოგიერთი მცირერიცხოვანი სახეობა მაშინ, როდესაც

სხვა მრავალრიცხოვანი სახეობა ქრება? რატომ არ ძალუძთ ზოგიერთ სახეობებს საკმარისად მალე მოახდინონ ადაპტირება გარემო ცვლილებებზე? როგორ მოქმედებს პოპულაციისა და თანასახოგაოდების ინტერაქციები გადაშენების ალბათობაზე? როგორ მოქმედებს საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაცია გადაშენების დონეზე? პასუხები ამ კითხვებზე უპასუხოდ რჩება თავად გადაშენების მახასიათებლების გამო. გადაშენება უზრალოდ საბოლოო მოვლენაა ფაქიზი ევოლუციური და ეკოლოგიური პროცესების გრძელ ციკლში, რომელიც პოპულაციის შლას იწვევს. ამის მიუხედავად, ჩვენთვის მნიშვნელოვანია ვეცადოთ, გავიგოთ გადაშენება, არა მარტო იმისთვის, რომ ის წარმოადგენს კულმინაციას პოპულაციის და მისი გარემოს ურთიერთობისა, არამედ იმიტომ, რომ ჩვენ ადამიანები ამდენად ვერევიტ ბუნებრივი პოპულაციებში.

გადაშენების ტიპები

ჩვენ სიტყვა „გადაშენება“ ამ წიგნის სხვადასხვა ადგილას გამოვიყენეთ, აქედან ყველაზე აღსანიშნავია ამ სიტყვის გამოყენება მე-17 თავში. იქ ჩვენ წარმოდგენილი გექონდა გადაშენება, როგორც ადგილობრივი მოვლენა, რომელიც ერთ პოპულაციას მოიცავდა. მართლაც, როდესაც პოპულაცია მოშორებულია არეალიდან, სიტყვაზე, ისეთი ბუნებრივი კატასტროფით, როგორიცაა წყალდიდობა, ჩვენ ვამბობთ, რომ პოპულაცია გადაშენდა ამ არეალში. სიტყვა **ექსტირპაცია** (ძირფესვიანი აღმოფხვრა) ხშირად გამოიყენება ამგვარი ადგილობრივი გადაშენებების აღსანიშნავად, თუმცა ამიერიდან ჩვენ გამოვიყენებთ სიტყვას „გადაშენება“, რადგანაც განხილვის კონტექსტი ცხადს გახდის გადაშენების მასშტაბს. ისეთი გადაშენებები, როგორიც განხილული იყო პირველ ნაწილში, მოიცავენ გარკვეული სახეობის ყველა ინდივიდს.

როგორც წესი, განასხვავებენ სამი ტიპის ამგვარ, გლობალურ გადაშენებას. **ფონობრივი გადაშენება** ასახავს პროცესს, როცა ეკოსისტემათა ცვლილებასთან ერთად, ზოგიერთი სახეობა ქრება და სხვები იკავებენ მათ ადგილს. სახეობათა ეს შენაცვლება, რომელიც ხორციელდება შედარებით დაბალი ტემპებით, როგორც ჩანს, ბუნებრივი სამყაროს ჩვეულებრივი მახასიათებელია. **მასობრივი გადაშენება** ნიშნავს ისეთი ბუნებრივი კატაკლიზმების შედეგად სახეობათა დიდი რაოდენობის დაღუპვას, როგორიცაა ვულკანური ამოფრქვევები, ქარიშხლები, გვალვები ან მეტეოროთა შეჯახებანი. ზოგიერთი კატასტროფა თავს იჩენს ლოკალურად, სხვები მთლიან დედამიწაზე ახდენენ გავლენას და სახეობები, რომლებიც მათ გზად არსებობენ – ქრებიან. **ანთროპოგენული გადაშენება** არის ადამიანების ქმედებათა შედეგად გამოწვეული გადაშენება.

ის ჰგავს მასობრივ გადაშენებას იმით, რომ უამრავ ინდივიდზე ვრცელდება და ჰგავს ასევე თავისი გლობალური მასშტაბებითა და კატასტროფული ბუნებით. ანთროპოგენული გადაშენება განსხვავდება მასობრივი გადაშენებისგან იმით, რომ ის თეორიულად ჩვენი კონტროლის ქვეშაა.

ფონობრივი და მასობრივი გადაშენების შესახებ ინფორმაციის უმეტესი ნაწილი მოდის წიაღისეული, არქეოლოგიური მონაცემებიდან, რომელიც ავლენს სახეობათა გაჩენასა და გაუჩინარებას გეოლოგიურ დროში. გაქრობას შეიძლება ადგილი ჰქონდეს ორი სახით. პირველი, სახეობები შეიძლება იმდენად განვითარდნენ, რომ ინდივიდები უკვე აღარ მიიჩნევიან იგივე მოდგმის წევრებად, რომლის წევრებიც იყვნენ მათი წინაპრები და მათ ეძლევათ განსხვავებული სამეცნიერო სახელი. ამ დროს რეალურ გადაშენებას არ აქვს ადგილი და მას **ფსევდოგადაშენება** ეწოდება. მეორე, სახეობამ შეიძლება შეწყვიტოს არსებობა, რა შემთხვევაშიც მათი გაუჩინარება ნამარხი მონაცემებიდან არის ნამდვილი გადაშენების შემთხვევა. რაც უფრო მეტადაა დაშლილი ნამარხი მონაცემები, მით მეტია შესაძლებლობა, ამ ორის ერთმანეთისგან განსხვავებისა.

იქ, სადაც ნამდვილი გადაშენების დემონსტრირებაა შესაძლებელი, სახეობათა სიცოცხლის ხანგრძლივობა ნამარხ მონაცემებში ვარირებს ტაქსონის მიხედვით, მაგრამ ისინი როგორც წესი, ხვდებიან 1-10 მილიონ წლამდე დიაპაზონში. ამრიგად, ალბათობა გარკვეული სახეობის გადაშენებისა კონკრეტულ დროს არის შემდეგ დიაპაზონში – ერთი მილიონ წელიწადში, ან ერთიდან ათ მილიონამდე. ეს არის სახეობათა გადაშენების ფონობრივი სიჩქარე: 10^{-6} - 10^{-7} -მდე წელიწადი. სახეობათა რიცხვი, რომლებიც დღეს არსებობენ დედამიწაზე, არის ტრადიციულად დაახლოებით 1-10 მილიონამდე და ამრიგად, დედამიწის ბიოტი ფონობრივი სიჩქარით განიცდის დაახლოებით ერთი სახეობის გადაშენებას წელიწადში.

გადაშენების მიზეზები

სავარაუდოდ, გარკვეული ვითარებები, რომლებიც იწვევენ გადაშენებას, უნიკალურია თითოეული სახეობისთვის. ადგილობრივმა ბუნებრივმა გამდიზიანებლებმა, როგორიცაა ხანძრები, ვულკანური ამოფრქვევები, მეწყრები ან წყალდიდობები შეიძლება ჩამოშორონ პოპულაცია ერთ გარკვეულ საბინადროს ან ისე შეცვალონ ეს საბინადრო, რომ პოპულაციას უკვე აღარ შეეძლოს იქ გადარჩენა და გამრავლება. შეუძლებელია ამ სახის ადგილობრივი გადაშენების წინასწარ განჭვრეტა. თუ სახეობა უკვე დგას საფრთხის წინაშე და მოქცეულია მცირე არეალში რთული დროების წარსული გამოცდილების გამო, ერთ მოულოდნელ კატასტროფულ მოვლენას,

შეუძლია, საბოლოოდ მოუღოს მას ბოლო. წარმოიდგინეთ როჭოს (*Tympanuchus cupido*) მდგომარეობა, როჭოსებრთა ერთ-ერთი სახეობა, რომელიც დაკავშირებულია მინდვრის ქათმებთან. ევროპელების ჩრდილოეთ ამერიკაში გამოჩენის დროისთვის, როჭოს ეს სახეობა გავრცელებული იყო იმ არეალის დიდ ნაწილში, რასაც დღეს ნიუ ინგლანდი და სამხრეთ ვირჯინია ჰქვია. ამ დიაპაზონში ის საკმაოდ ჭარბად მოიპოვებოდა. ნადირობის ზეგავლენა და საბინადროს ცვლილება საოცრად გაიზარდა ევროპელების მოსვლასთან ერთად და ადრეული 1900-იანი წლებისთვის როჭო თემპანუცუსს ცუპიდო შემოიფარგლა მხოლოდ ერთი გავრცელების ადგილით – მართას ვენახი, ეს არის კუნძული კეიპ კოდის სანაპიროსთან, მასაჩუსეტისის შტატი (Ehrlich and Ehrlich 1981). დაინტერესებამ სახეობის გადარჩენაში შედეგად გამოიწვია დაცული თავშესაფრის გამოცხადება 1907 წელს და პოპულაციამაც ზრდა დაიწყო. შემდეგ ადგილი ჰქონდა მოულოდნელ და საუბედურო მოვლენათა სერიას. კატასტროფულმა ხანძარმა დაბუდების სეზონის პერიოდში გაანადგურა მრავალი ბუდე, ამის შემდეგ, ბუმი ქორების პოპულაციაში, რომლებიც როჭოებზე ნადირობდნენ, რასაც დაავადების გავრცელება მოჰყვა, შეამცირეს როჭოების პოპულაცია სულ რამდენიმე ინდივიდამდე 1920 წლისთვის. უკანასკნელი ინდივიდი მოკვდა 1932 წელს.

გარემოს ფიზიკური პირობების შესწავლიდან ჩვენ ვიცით, რომ ყველა სახეობა ბინადრობს გარემო პირობების გარკვეული დიაპაზონის ფარგლებში. ეს გარემო პირობები შეიძლება იყოს ტემპერატურა, მზის სინათლე, ჟანგბადის კონცენტრაცია და ა.შ. (იხ. თავი 3). თუ ეს პირობები გასცდება გარკვეული სახეობისთვის საჭირო დიაპაზონის ფარგლებს გარკვეულ ადგილას, მაშინ ამ სახეობის არსებობა ამ ადგილას შეუძლებელი გახდება. ამგვარი ცვლილებები შეიძლება განხორციელდეს სხვა ორგანიზმების, მათ შორის, ადამიანების საქმიანობის შედეგად კლი-

მატური ცვლილების, თუ სხვა რომელიმე მსხვილი გამლიზიანების გამო. დღესდღეისობით, ხისა და წილისეული საწვავის წვა ზრდის ატმოსფეროში ნახშირორჟანგის კონცენტრაციას და ამით ზრდის დედამიწაზე საშუალო ტემპერატურას სათბური აირების ეფექტის გაძლიერებით (იხ. თავი 11). ამგვარ ანთროპოგენულ კლიმატურ ცვლილებას, შეუძლია, გაზარდოს საშუალო ტემპერატურა 2°C-6 °C-მდე სადღაც ოცდამეერთე საუკუნისთვის. ეს დედამიწის კლიმატის დათბობის იდენტური იქნება უკანასკნელი გამყინვარების შემდეგ, მხოლოდ, ეს დათბობა ორმოცდაათჯერ უფრო სწრაფად მიმდინარეობს. მოსალოდნელია, რომ ეს გამოიწვევს დედამიწის მასშტაბით მრავალი სახეობის გადაშენებას, კერძოდ კი, მცენარეებისა, რომლებსაც ტემპერატურის ამტანობის ძალიან ვიწრო დიაპაზონი აქვთ.

კოლონისტი, შემოჭრილი ორგანიზმები ხშირად აოხრებენ ადგილობრივ სახეობებს. ამის შესანიშნავი მაგალითი არის ციხილების უკიდურესი შემცირება ვიქტორიას ტბაში, აფრიკა, ნილოსის ქორჭილას მიერ (იხ. თავი 1), რამაც გამოიწვია ციხილების მრავალი სახეობის გადაშენება. მთელი რიგი თვალშისაცემი მაგალითებისა ასევე უნდა იქნას ნახსენები. აზიიდან შემოყვანილმა ყავისფერმა ხის გველმა (*Boiga irregularis*) გადაშენებამდე შეჭამა გუამის ადგილობრივი აბორიგენი, მინაზე მობინადრე ფრინველების უმრავლესობა. ამ ფრინველთა უმრავლესობა ენდემური იყო – ისინი სხვაგან არსად მოიპოვებოდნენ. ჰავაის კუნძულებიც დიდად დაზარალდნენ უცხო სახეობების შემოყვანისგან, რამაც გამოიწვია ადგილობრივი ფრინველების და ასევე სხვა ტაქსონების, მათ შორის, მინის ლოკოკინების დიდი ოდენობით გადაშენება. ფრინველთა გადაშენება სავარაუდოდ შედეგია მთელი რიგი სხვადასხვა კოლონიზაციებისა. ფრინველთა სიკვდილიანობის მნიშვნელოვანი ფაქტორებია შემოტანილი, მათ შორის, მალარია და ყვავილის ვირუსი, რაც არ იქნებოდა პრობლემური, მათი გამა-

ცხრილი 19-1 უდიდესი საფრთხის წინაშე არსებული საბინადროს ტიპები

საბინადროს ტიპი	ადგილმდებარეობა	თავდაპირველი ფართობი (კმ2)	დარჩენილი პროცენტული მაჩვენებელი
მაღალბალახიანი პრერია	ჩრ. ამერიკა	1430000	1
ეკლოვანი ბუჩქნარი	შრი ლანკა	19800	25
ცარიალი, ვერანი ადგილი	გაერთიანებული სამეფო	1432	27
მანგრის ხეები	ნიგერია	24440	50
ჩაკო	პარაგვაი	320000	57
ყნბოს (ბუჩქნარის უნიკალური ტიპი)	სამხრეთ აფრიკა	75000	67

(After Meffe and Carroll 1997; from Groom and Schumaker 1993; data from Nature Conservancy (UK) 1984, MacKinnon and MacKinnon 1986a. Mooney 1988, Redford et al. 1990, World Resources Institute 1991.)



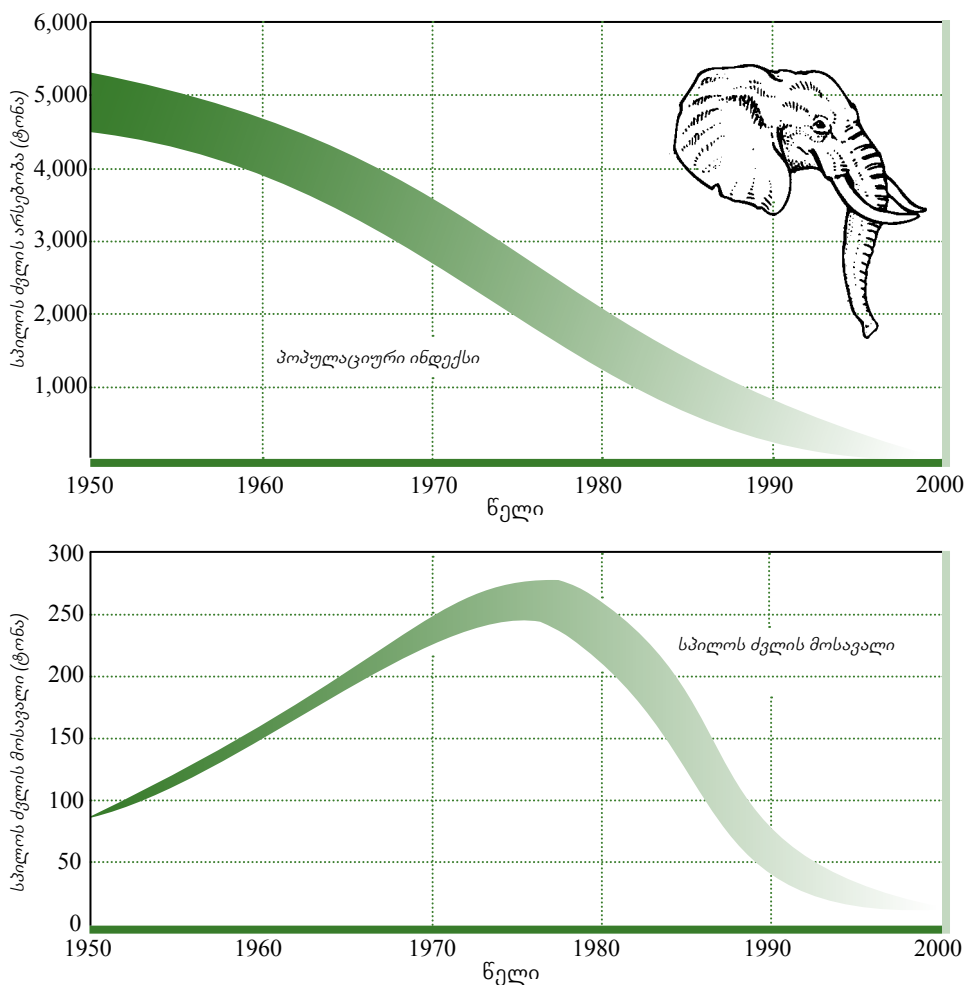
ნახ. 19-1 აფრიკული სპილო დიდი ეშვებით. სპილოს ძვალზე დიდი მოთხოვნა აქვთ ოქრომჭედლებს და ხელოსნებს მთელ მსოფლიოში.

ვრცელდებული კოლოც ასევე რომ არ ყოფილიყო შემოყვანილი კუნძულებზე. ჰავაის ხუთი სახეობის ადგილობრივი ფრინველი ნექტრით იკვებება და ისინი დამოკიდებულნი არიან სხვადასხვა ნექტრის მწარმოებელი ადგილობრივი მცენარეების ხელმისაწვდომობაზე. ცხვრებისა და ღორების შემოყვანამ კუნძულებზე გაანადგურა მრავალი ადგილობრივი ნექტრის მწარმოებელი მცენარის სახეობა, რამაც გამოიწვია სამი ნექტრისმჭამელი ფრინველის სახე-

ობის გადაშენებაც. ამერიკული ნაბლი (*Castanea dentata*), რომელიც ერთ დროს ერთ-ერთი ყველაზე ფართოდ გავრცელებული ხე იყო აშშ-ს აღმოსავლეთის ფოთოლმცვენ ტყეებში, ფაქტიურად გაქრა 1900-იან წლებში აზიიდან სოკოვანი დაავადების (სახელად ნაბლის დაავადება) შემოტანის გამო.

საბინადროს კარგვამ შეიძლება გამოიწვიოს გადაშენება არსებობისთვის შესაფერისი ადგილების განადგურებით. ტყის ცხოველები გაქრებიან, როდესაც ტყეები გაიჩეხება. მაშინაც კი, როდესაც რალაც ხელსაყრელი საბინადრო ხელუხლებელი რჩება, პირობები ამ საბინადროს ფარგლებში შეიძლება შეიცვალოს და გამოიწვიოს პოპულაციითა კლება გადაშენებისკენ. როგორც უწინ აღვნიშნეთ, საცხოვრებლის ყველაზე თვალშისაცემ და პრობლემურ ანთროპოგენულ ცვლილებათაგანი არის ტყეთა არელების განადგურება, კერძოდ ტროპიკულ რეგიონებში, სადაც ბიომრავალფეროვნება საოცრად მაღალია. თუმცა სხვა ტიპის მრავალი საბინადროც სწრაფად მცირდება ადამიანის საქმიანობის გამო. ცხრილი 19-1 გვანვდის ზოგიერთი ამ საბინადრო გარემოს და იმის სიას, თუ სად იჩენენ ისინი თავს.

ეკონომიკურმა ზენოლამ შეიძლება დააჩქაროს გადაშენების ბუნებრივი პროცესი, რომელიც ნანახია აფრიკული სპილოს მაგალითზე (ნახ. 19-1). სპილოს ძვალი (ეშვი) მოხმარების პოპულარულ სა-



ნახ. 19-2 აფრიკული სპილოებისგან მოპოვებული სპილოს ძვლის ოდენობა დრამატულად გაიზარდა 1970-1980-იან წლებში, ხელი შეუწყო რა სპილოთა პოპულაციების კლებას ამავე დროის პერიოდის განმავლობაში (გაზომილ იქნა ცოცხალი სპილოს ძვლის ოდენობიდან). From Krebs 1994, after Caughley et al. 1990.)

განს წარმოადგენს მთელ მსოფლიოში მას შემდეგ, რაც ევროპელებმა დაიწყეს თავიანთი ინტერვენცია აფრიკის კონტინენტზე. ადგილობრივი პოპულაციების ზენოლამ და მზარდმა მსოფლიო მოთხოვნამ სპილოს ძვალზე სათავე დაუდო უსიამოვნო მარკეტინგულ სტრატეგიებს, რამაც დრამატულად გაზარდა მოპოვებული სპილოს ძვლის ოდენობა (და მოკლული სპილოების ოდენობაც) 1970-1980-იან წლებში (Caughley et al. 1990). ამან გამოიწვია რეგიონში სპილოთა რაოდენობის დრამატული კლება (ნახ. 19-2). ადამიანთა სხვა საქმიანობებმაც ასევე თავიანთი წვლილი შეიტანეს აფრიკული სპილოების კლებაში. ეს საოცარი ცხოველები ბალახის მჭამელები არიან და მათი დიდი ზომის გამო, ისინი მოითხოვენ საძოვარი მიწების ვრცელ არეალებს გადარჩენისთვის. ადამიანთა სასოფლო სამეურნეო პრაქტიკამ შეამცირა ბალახიანი მიწების ფართობი აფრიკაში და შეზღუდა სპილოების მოძრაობა საძოვარ არეალებს შორის.

ჩვენი დასკვნით, ანთროპოგენული გადაშენება არ არის რაღაც უნიკალური თანამედროვე კაცობრიობისთვის. არსებობს ძლიერი დამამტკიცებელი საბუთები იმისა, რომ ანტიკური ადამიანების საქმიანობა პოლინეზიასა და ჩრდილოეთ და ცენტრალურ ამერიკაში იწვევდა სახეობების შემცირებას ზოგიერთ არეალში. თუმცა ახალმა ტექნოლოგიებმა მიაწოდა თანამედროვე ადამიანებს მნიშვნელოვნად მეტი გამანადგურებელი ძალა, ვიდრე მათ წინაპრებს ჰქონდათ და ძალიან ცოტა მეცნიერს ეპარება ეჭვი, რომ ადამიანების მიერ გამოწვეული გადაშენებების მიმდინარე ტალღა გადაშენებებს შორის ყველაზე დრამატულია.

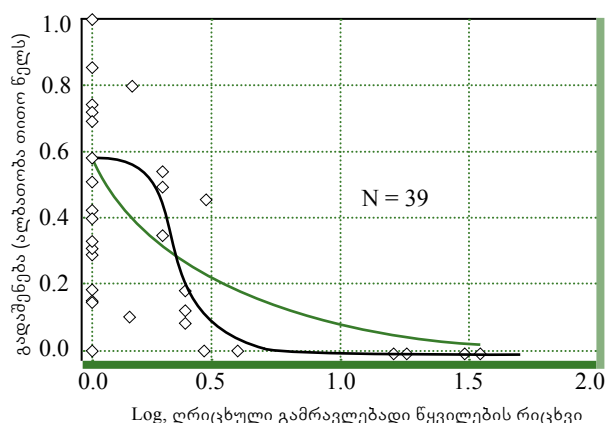
19.2 გადაშენების რისკზე გავლენას ახდენს პოპულაციის მოცულობა, გეოგრაფიული არეალი, ასაკობრივი სტრუქტურა და სივრცითი განლაგება

რადგანაც სახეობათა კარგვა გადაშენების გზით შეუქცევადია, ეკოლოგებმა თავიანთ კვლევებში ყურადღება გაამახვილეს ფაქტორებზე, რომლებიც ზრდიან გადაშენების რისკს. ამ ფაქტორებს შორის არის პოპულაციის ზომა, ასაკობრივი სტრუქტურა, ცვალებადობა სიჭარბეში, გეოგრაფიული არეალი, მათ შორის შედარებითი იშვიათობა, სიჭარბე და რიგი სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლებისა, როგორიცაა სხეულის ზომა და სიცოცხლის ხანგრძლივობა. ეკოლოგები ასევე დაინტერესებულნი არიან იმ ტემპით, რომლითაც გადაშენებები თავს იჩენენ გარკვეულ ტაქსონებში ან საბინადრო გარემოს სპეციფიკურ არეალებსა თუ ტიპებში (Lawton and May 1995). გადაშენების როგორც რისკზე, ისე ტემპზე გავლენას ახდენენ ამ ფაქტორთა კომბინაციები (Mace 1994).

პოპულაციის ზომა, არეალი და გეოგრაფიული განაწილება

საკმაოდ ფართოდაა აღიარებული, რომ ყველა დანარჩენი თანაბარი პირობის შემთხვევაში, მცირე პოპულაციები გადაშენების უფრო დიდი რისკის წინაშე დგანან, ვიდრე დიდი. როზენცვეიგმა და კლარკმა (1994) განიხილეს მონაცემები ბრიტანული კუნძულების ფრინველთა პოპულაციების სამი კვლევიდან (Diamond and May 1977, Diamond 1984, Williamson 1983). მათი პოპულაციის ზომის გრაფიკული გამოსახულება თითო წელზე გადაშენების ალბათობის წინააღმდეგ გვიჩვენებს, რომ გადაშენების ალბათობა მცირდება პოპულაციის ზომის მატებასთან ერთად (ნახ. 19-3). მსგავსი ურთიერთობაა ნაჩვენები კუნძულებზე ობობათა პოპულაციებში (Schoener and Spiller 1987, 1992), ჯიხვებში (Berger 1990) და მთელ რიგ სხვა სახეობებში, რომელთა ხანგრძლივი აღწერის მონაცემები ხელმისაწვდომია.

მცირე ცვლილებები შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებში ან გარემო პირობებში შეიძლება ზემოქმედებდნენ მცირე პოპულაციებზე უფრო ძლიერ, ვიდრე დიდზე. უფრო მოსალოდნელია, რომ დიდი პოპულაციები მოახდენენ ამ ცვლილებათა არიდებას იმიტომ, რომ მათ უფრო მეტი გენეტიკური ცვლილება ახასიათებთ და იმიტომ, რომ ისინი უფრო ფართო არეალს იკავებენ, შესაბამისად, ვრცელდებიან იმ არეალის მიღმა, რომელმაც გარემოს ცვლილება განიცადა. ამრიგად, გადაშენების რისკზე გავლენას ახდენს ასევე ის არეალი, რომელიც უკავია პოპულაციას. ზოგადად, რაც უფრო დიდია სახეობების მიერ ათვისებული არეალი, მით ნაკლებია გადაშენების ალბათობა.



ნახ. 19-3 ყოველ წელს გადაშენების ალბათობა როგორც პოპულაციის ზომის ფუნქცია (მოცემული როგორც გამრავლებადი წყვილების აღრიცხვა) ბრიტანეთის კუნძულებზე მოხინადრე ფრინველების 39 პოპულაციისთვის. პოპულაციის ზომის ზრდასთან ერთად, გადაშენების ალბათობა მცირდება. მრუდები გვიჩვენებენ ორ სხვადასხვა მათემატიკურ მოდელს, რომლებიც ამ მონაცემებს შეესაბამება. (From Rosenzweig and Clark 1994; data from Diamond and May 1977; Diamond 1984, Williamson 1983.)

ზოგიერთი სახეობა ფართოდ არის გავრცელებული, სხვები კი შეზღუდულნი არიან ერთ ან მცირე რაოდენობის ადგილებში. ამასთან, უფრო ფართოდ გავრცელებული სახეობები ხშირად ადგილობრივად უფრო ჭარბად არიან, ვიდრე ერთ კონკრეტულ არეალში შეზღუდულ სახეობები (Bock and Ricklefs 1983). ახდენს თუ არა ეს ურთიერთობა გავლენას გადაშენების რისკზე? შესაძლებელია, გარკვეული დამამტკიცებელი საბუთები მოპოვებულ იქნას ნამარხი მონაცემებიდან. საზღვაო მუცელფეხიანი მოლუსკები და ორსაგდულიანი მოლუსკები კარგად არიან ნამოდგენილნი ნამარხ მონაცემებში, რადგან ზრდის რულების მყარი ნიჟარები და ლარვული ინდივიდების გარკვეული ნაწილები მზა სახით ინახება უძველეს დანალექებში. შედეგად, შესაძლებელი ხდება მრავალი სახეობის გეოგრაფიული გავრცელებისა და ხანგრძლივობის განსაზღვრა (Hansen 1978, 1980, Jablonski and Lutz 1980, Jablonski and Valentine 1981). როდესაც გვიანი ცარცული პერიოდის (დაახლოებით 66 მილიონი წლის წინ) ნამარხი ორსაგდულიანი და მუცელფეხიანი მოლუსკები ანტლანტიკისა და მექსიკის ყურის სანაპიროებიდან დაყოფილი იქნან მცირე (< 1000 კმ), საშუალო (1000 – 2500 კმ) და დიდ (> 2500 კმ) გეოგრაფიულ არეალებად, აღმოჩნდა, რომ მცირე გეოგრაფიული არის მქონე მოლუსკები განიცდიდნენ გადაშენების უფრო მაღალ ტემპებს, ვიდრე დიდი არეალების მქონენი (ნახ. 19-4; Jablonski 1986).

გადაშენებისა და გამძლეობის დროის ალბათობა

პოპულაციის შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეები დამოკიდებულია სხვადასხვა ეკოლოგიურ ფაქტორზე, მაგრამ მოკვდება ერთი გარკვეული ინიდვიდი, თუ წარმატებით აღზრდის ერთ ან მეტ შთამომავალს გარკვეული პერიოდის განმავლობაში, მეტწილად შემთხვევითობის საკითხია. როდესაც სიკვდილის ალბათობა, სიტყვაზე, ნახევარი-ნახევარზეა, ზოგი ინდივიდი გადარჩება და საშუალოდ იგივე რაოდენობის ინდივიდი კი – არა. თუმცა არსებობს ალბათობა, რომ ყველა ინდივიდი ამგვარ პოპულაციაში დაილუპება ისევე, როგორც მონეტის ათი აგდებისას, ათივე შეიძლება რევერსზე დაეცეს. (მცირე, მაგრამ საბოლოო ალბათობით, ჩვენი ვარაუდით ეს საშუალოდ 1024-დან ერთ შემთხვევაში მოხდება).

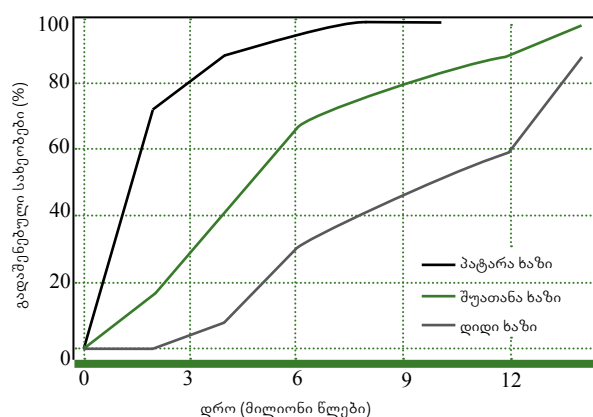
შემთხვევითი მოვლენების გამო პოპულაციაში გამოწვეულ ცვლილებებს სტოქასტიკური მერყეობა (ფლუქტუაციები) ეწოდება და მათი ძალა უფრო ძლიერ შეიგრძნობა მცირე პოპულაციებში (Shaffer 1981, Pimm et al. 1988). ეს ცხადი ხდება, როდესაც მივიჩნევთ, რომ თანმიმდევრული ასროლიდან ერთდროულად ხუთჯერ რევერსის მიღების ალბათობა

არის ერთი 32-დან, კიდევ უფრო მცირე შანსთან შედარებით (დაახლოებით 1 1000-დან), რომ ორჯერ მეტი რევერსზე დაეცემა თანმიმდევრობით. როდესაც ჩვენ პოპულაციაში ყველა ინიდვიდი მონეტად გვყავს წარმოდგენილი, ხოლო რევერსზე დაეცემას – სიკვდილის ეკვივალენტს, ჩვენ ცხადად ვხედავთ, რომ ხუთი ინდივიდისგან შემდგარ პოპულაციას გადაშენების უფრო დიდი ალბათობა აქვს, ვიდრე ათინდივიდიან პოპულაციას თანაბარი დროის განმავლობაში.

როდესაც პოპულაციას წონასწორობისთვის აქვს მიღწეული, გარკვეულ პო(ტ) დროს გადაშენების ალბათობა შეიძლება მოცემული იყოს შემდეგი სახით:

$$p_0(t) = \left[\frac{bt}{1+bt} \right]^N, \quad (19-1)$$

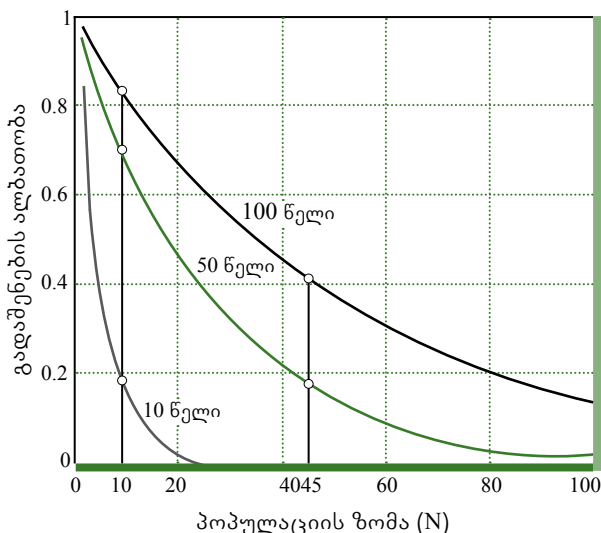
სადაც b არის შობადობის დონე და N არის პოპულაციის ზომა. წონასწორობაში მყოფი პოპულაციისთვის შობადობისა (b) და სიკვდილიანობის დონეები (d) თანაბარია, $b = d$ და პოპულაციაში ცვლილების ტემპი $dN/dt = 0$ (იხ. ნახ. 16-3). თუ ჩვენ დავუშვებთ, რომ $b = 0,5$ (მაშასადამე $d = 0,5$) (შესაფერისი სიდიდეა ხმელეთის ხერხემლიანებისთვის) და გავზომოთ გადაშენების ალბათობას გარკვეული დროის განმავლობაში პოპულაციათა სიმჭიდროვის დიაპაზონზე, ჩვენ ვნახავთ, რომ გადაშენების ალბათობა მცირდება, როდესაც პოპულაცია იზრდება (ნახ. 19-5). ნახატი გვიჩვენებს, თუ როგორ ურთიერთქმედებენ პოპულაციის ზომა და დრო პოპულაციის გამძლეობაზე გავლენის მოსახდენად. დროის მსვლელობასთან ერთად, მოცემული ზომის პოპულაციას გადაშენების მეტი ალბათობა ექნებოდა. წარმოიდგინეთ პოპულაცია, რომლის ზომაა $N = 10$. ალბათობა, რომ პოპ-



ნახ. 19-4 იმ სახეობათა პროცენტული მაჩვენებლები, რომლებიც გადაშენდნენ დროსთან ერთად (მილიონობით წელი) გვიანი ცარცული ორსაგდულიანი და მუცელფეხიანი მოლუსკების შორის, რომელთა გეოგრაფიული გავრცელებას სამი ზომის იყო: მცირე (< 1000 კმ), საშუალო (1000 – 2500 კმ) და დიდი (> 2500 კმ), გაზომილი როგორც არეალის ხაზოვანი მანძილი. გადაშენების ტემპი ყველაზე მაღალი იყო მცირე არეალის მქონე სახეობებში. (After Jablonski 1986.)

ულაცია გადაშენდება ათ წელიწადში, არის 0,162, ორმოცდაათ წელიწადში გადაშენების ალბათობა არის - 0,67, ხოლო ას წელიწადში - 0,82. ალბათობა, რომ $= 45$ ზომიანი პოპულაცია გადაშენების ალბათობა 10 წელიწადში არის $1,01 \times 10^{-4}$, რაც საოცრად მცირეა. ამავე ზომის პოპულაციის გადაშენების ალბათობა 50 წელიწადში არის 0,14 და 100 წელიწადში - 0,37. ამ კალკულაციებიდან გამომდინარეობს, რომ b და d არ არიან სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული, არამედ რჩებიან მუდმივი მაშინ, როდესაც პოპულაციის ზომა მერყეობს სტოქასტიკურად თავისი საწყისი მაჩვენებლიდან. მართალია, ეს მოსაზრება არ არის გონივრული მრავალი პოპულაციისთვის, ის ალბათ მართლაც მოქმედებს შედარებით იშვიათი სახეობების შემთხვევაში.

ჩვენ ასევე შეგვიძლია განვიხილოთ გადაშენება გადაშენების დროის ანუ **გამძლეობის დროის თვალსაზრისით**, რაც ზოგადად მიჩნეულია, რომ არის დრო, რომელიც თავს იჩენს ადგილის დაკავებასა და გადაშენებას შორის. ამგვარი კონცეფცია უზარმაზარი მნიშვნელობისაა სახეობათა შენარჩუნებისთვის სტრატეგიების განვითარებაში. გამძლეობის დროის ერთი მოდელი განავითარა ლანდემ (1993). ამ მოდელში გადაშენების საშუალო დრო t მოცემულია პოპულაციის გადატანითი შესაძლებლობა -ს საფუძველზე. ამასთან, მოდელი მოიცავს ურთიერთობას ზრდის თანდაყოლი ტემპს r -სა და ტემპში ვარიაციას შორის, რაც გამოწვეულია გარემოს ცვლილებით. ამ ურთიერთობის საკმაოდ რთული ფორმულა შემდეგნაირად გამოიყურება:

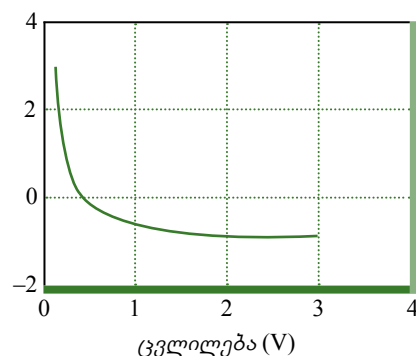


ნახ. 19-5 ცვლილება გადაშენების ალბათობაში პოპულაციის მზარდი ზომა სამი სხვადასხვა დროის პერიოდისთვის: $t = 10$ წელი (ნაცრისფერი ხაზი), $t = 50$ წელი (მწვანე ხაზი), $t = 100$ წელი (მავი ხაზი). მრუდები გავლენილია შემდეგი ფორმულის მიხედვით $p_e(t) = [bt/(t+bt)]^N$. როდესაც პოპულაციის ზომა არის 10, 10 წელიწადში გადაშენების ალბათობა არის 0,162, 50 წელიწადში - 0,67 და 100 წელიწადში - 0,82. როდესაც პოპულაციის ზომა არის 45, 10 წელიწადში მისი გადაშენების ალბათობა თითქმის ნულის ტოლია, 50 წელიწადში - 0,14 და 100 წელიწადში - 0,37.

$$T = \frac{2}{Vc} \left[\frac{K^c - 1}{c} - \ln K \right] \quad (19-2)$$

სადაც $c = 2r/V - 1$ და V არის მერყეობა ზრდის თანდაყოლილ სიჩქარე r -ში. მოდით, ჯერ c პარამეტრი განვიხილოთ. მოცემულ დროს პოპულაციის ექნება ზრდის სპეციფიკური თანდაყოლილი სიჩქარე. მაგრამ ეს სიჩქარე შეიძლება შეიცვალოს დროსთან ერთად პოპულაციების რეაგირების გამო გარემო პირობების ცვლილებაზე. თუ ჩვენ r -ს წარმოვიდგენთ როგორც განსხვავებას პოპულაციის შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეებს შორის ($b - d$), ადვილი დასანახია, თუ როგორც იჩინა თავი ამგვარმა ცვლილებამ. სიკვდილიანობის დონე უცვლელი რომ დარჩენილიყო რაღაც წლების განმავლობაში, ხოლო შობადობის დონე რაღაც მიზეზების გამო ყოველწლიურად რომ იცვლებოდა, მაშინ r -იც დაიცვებდა მერყეობას. ამრიგად, შესაძლებელია ითქვას, რომ პოპულაციის აქვს ზრდის საშუალო ტემპი, $\bar{r}$ რომელსაც სხვა ცვლადების მსგავსად აქვს მასთან დაკავშირებული მერყეობა V . გაიხსენეთ, რომ ცვლადის არჩევითი დისპერსია არის იმის საზომი, თუ რამდენად ფართოდ გადაიხრება ამ ცვლადის დაკვირვებათა ნიმუშები ამ ცვლადის საშუალო მნიშვნელობიდან. რაც უფრო დიდია V , მით დიდია მერყეობა საშუალო მნიშვნელობიდან (იხ. თავი 2). აქ თეორიული მიზეზების გამო, არგანხილული ურთიერთობა $c = 2r/V - 1$ კარგი საშუალებაა r -სა და V -ს შორის ურთიერთობის აღსაწერად ზემოთ მოცემული გადაშენების დროის მოდელის განვითარებისთვის. ნახ. 19-6 გვიჩვენებს ურთიერთობის ფორმას $r = 0,2$ -სთვის V -ს მნიშვნელობათა დიაპაზონზე. მერყეობის ზრდასთან ერთად c -ს მნიშვნელობა მცირდება და ხდება 0-ის ტოლი, როდესაც $V = r$ (ამ მაგალითში, როდესაც $V = 0,2$).

გამძლეობის დროის ლანდეს მოდელი გრაფიკზე დატანილია პოპულაციის მაქსიმალური ზომების დიაპაზონის (K_s) და $\bar{r}$ -სა და V -ს ორი განსხვავებული პირობის საპირისპიროდ ნახ. 19-7-ში. ზედა ხაზი

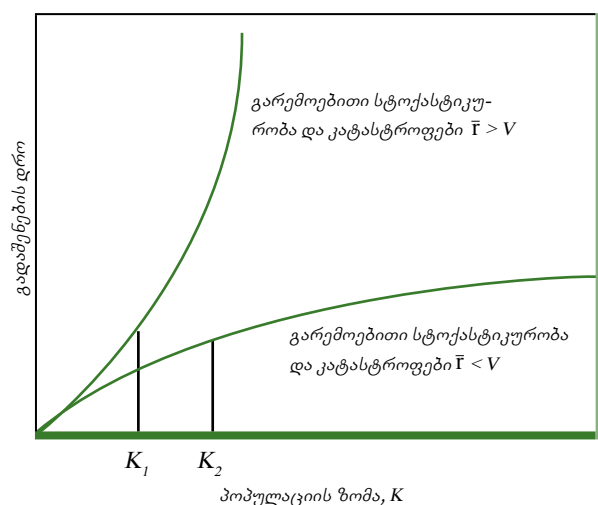


ნახ. 19-6 ურთიერთობა პოპულაციის ზრდის ტემპ r -სა და ამ სიჩქარეში ცვლილება V -ს შორის, როგორც აღწერილი ფორმულა $c = 2r/V - 1$ -ში, რაც გამოყენებულია ლანდეს გადაშენების დროის მოდელში. პარამეტრი c მცირდება, როდესაც მერყეობა იზრდება r -თან მიმართებაში. ამ ნახატში $r = 0,2$.

აღნიშნავს შემთხვევას, რომელშიც პოპულაციის ზრდის საშუალო ტემპი მეტია ზრდის ტემპის მერყეობაზე ($\bar{r} > V$) და ქვედა ხაზი გვიჩვენებს შემდეგ ურთიერთობას ($\bar{r} < V$). ორივე შემთხვევაში გადაშენების დრო მეტია უფრო დიდი განზოგადებული პოპულაციის ზომებისთვის. მოდელის საინტერესო ნიშანსწარმეტყველება არის ის, რომ გარემოებით სტოქსტიკურობას, რაც ასახულია V -ში, აქვს არსებითი გავლენა, რომელიც განაწონის პოპულაციის ზომას ზოგიერთ ვითარებაში. მაგალითად, წარმოიდგინეთ ორი პოპულაცია 1 და 2 გადატანითი შესაძლებლობებით, როგორც ნაჩვენებია ნახატში. თუ პირველი K_1 -ს მქონე პოპულაციისთვის $\bar{r} > V$, ხოლო მეორე K_2 მქონე პოპულაციისთვის $\bar{r} < V$, მაშინ პირველ პოპულაციას გადაშენებისთვის უფრო მეტი დრო ექნება იმის მიუხედავად, რომ ის უფრო მცირეა, რადგან ის გარემოს ნაკლებ მერყეობას განიცდის (r -თან შედარებით V უფრო დაბალია), ვიდრე მეორე.

ასაკობრივი და სივრცობრივი სტრუქტურა

მსგავსი ზომის პოპულაციები ერთმანეთისგან განსხვავდებიან ისეთი დემოგრაფიული მახასიათებლებით, როგორიცაა ასაკობრივი სტრუქტურა და სქესობრივი თანაფარდობა. მეტიც, ეს მახასიათებლები შეიძლება იცვლებოდნენ სეზონიდან სეზონამდე. ამრიგად, მსგავსი ზომის ორი პოპულაცია შეიძლება სხვადასხვაგვარად რეაგირებდეს გარემოს გამლიზიანებლებზე. ამგვარი განსხვავებები განსაკუთრებით მწვავეა საოცრად მცირე პოპულაციებში, რომლებშიც ერთ შემთხვევას შეუძლია, დატო-



ნახ. 19-7 გადაშენების დროის ლანდესეული მოდელი, სადაც ზედა ხაზისთვის $\bar{r} > V$ და ქვედა ხაზისთვის $\bar{r} < V$. მცირე პოპულაციას K_1 გადატანითი შესაძლებლობით და დაბალი V -ით, რაც დაბალ გარემოებით სტოქსტიკურობას აღნიშნავს, შეიძლება ჰქონდეს უფრო დიდი დრო გადაშენებისთვის, ვიდრე დიდ პოპულაციას საოცრად ცვალებად გარემოში ($\bar{r} < V$). (After Lande 1993.)

ვოს პოპულაცია მცირე მამრი ახალშობილებით, ან მცირე მდედრი ახალშობილებით, ხოლო უკიდურეს შემთხვევაში, საერთოდ არავითარი ახალშობილი. ამგვარ მოვლენაში, რომელიც შეიძლება გამოწვეული იყოს გარემოს ინტენსიური დარღვევით, პოპულაცია შეიძლება უბრალოდ გაქრეს.

პოპულაციის სივრცობრივ სტრუქტურასაც ასევე შეუძლია, გავლენა მოახდინოს გადაშენების ალბათობაზე. როგორც უკვე ვნახეთ, მრავალი პოპულაცია დაყოფილია პეტჩებად ან ადგილობრივ პოპულაციებად, აქედან თითოეულს, განსხვავებული ზომა, ასაკობრივი სტრუქტურა და მოქნილობა აქვს გარემოს დარღვევების მიმართ. ამგვარად, დაყოფილი პოპულაციები შეიძლება შენარჩუნდნენ რეგიონალური მასშტაბით მაშინაც კი, როდესაც ადგილობრივი გადაშენების ტემპები შედარებით მაღალია. დაყოფილი პოპულაციების გადაშენებამ შეიძლება თავი იჩინოს, როდესაც გაფანტვის შესაძლებლობები ძალიან დაბალია ან როდესაც პოპულაცია იმდენად არის დაყოფილი, რომ თითოეული ადგილობრივი პოპულაცია ძალიან მცირეა.

აღსანიშნავია, რომ პოპულაციის როგორც ასაკობრივი, ისე სივრცობრივი სტრუქტურა შეიძლება წარმოადგენდეს ბუფერს პოპულაციის გადაშენებისთვის. გარემოს დარღვევები, როგორც ჩანს, გავლენას ერთნაირად ვერ ახდენენ ყველა ადგილობრივ პოპულაციაზე. იგივენაირად, გამლიზიანებელმა შეიძლება გავლენა იქონიოს ერთ ასაკობრივ კლასზე უფრო დრამატულად, ვიდრე მეორეზე. ასაკისა და სივრცობრივი სტრუქტურის ურთიერთმოქმედება ასევე ზემოქმედებს გადაშენების ალბათობაზე, როგორც მომდევნო მაგალითი გვიჩვენებს.

ჩვამები კოლონიურად დაბუდებული ფრინველები არიან, რომლებიც სახლობენ მსოფლიოს მრავალი ნაწილის სანაპირო წყლებში. ჩვამები საკვებს ოკეანიდან მოიპოვებენ, სადაც ისინი იჭერენ თევზს და სხვა მცირე ზღვის არსებებს. ისინი მომთხოვნები არიან საბინადრო ადგილების არჩევისას, რომლებიც განლაგებულნი არიან თითქმის მიუვალ სალ კლდეებზე, ტალღების ამოშხეფების ხაზიდან საკმაოდ მაღლა. ბუდის ადგილი საკმარისად დიდი და ბრტყელი უნდა იყოს იმისთვის, რომ დაიტოვოს კვერცხი და ახალგაზრდები იმისთვის, რომ ეფექტურად იყოს დაცული ელემენტებისგან. ამგვარი საბუდეები ადგილების იშვიათობის გამო, მამრები არ იბუდებენ, სანამ სულ მცირე 2 წლის არ გახდებიან, ხოლო მდედრები – სულ მცირე 3 წლის.

კულსონმა და კოლეგებმა გვამცნეს საოცარი სიკვდილიანობის მოვლენის შესახებ ჩვამების პოპულაციაში, რომლებიც ინგლისის სანაპიროსთან მდებარეობს, ფარნეს კუნძულებზე. 1968 წელს ფარნეს კუნძულების გარშემო ოკეანის ინვაზიამ დინოფლაგელატების (ერთუჯრედიანი, ორშოლტიანი წყალმცენარე) მიერ გამოიწვია საგრძნობი კლება ჩვამების თევზიან საკვებში დაბუდების სეზონის პი-

კის განმავლობაში. ზრდასრული მამრებისა და მდედრების უმეტესობა მოკვდა, დატოვა რა ბუდეები და გამოიწვია მასობრივი კლება პოპულაციის რეპროდუქციულ ნამატში. ზოგი პოპულაციისთვის ეს კატასტროფა იქნებოდა, რომლისგან გამოკეთებაც შეუძლებელი იქნებოდა. მაგრამ ჩვამების ასაკობრივმა და სივრცობრივმა სტრუქტურამ აღჭურვა ისინი ბუფერით გადაშენების წინააღმდეგ. ინგლისის სანაპიროს გასწვრივ არსებულ ყველა პოპულაციაზე როდი იმოქმედა ამ ინვაზიამ ისე, როგორც ფარნეს კუნძულებზე და ამიტომ ხელახალი კოლონიზაციის საშუალებით იმიგრაციის პოტენციალი საკმაოდ დიდია. მეტიც, პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა ისეთი იყო, რომ არაგამრავლებადი ფრინველების (2 წლის ან ნაკლები ასაკის მამრები და 3-ის ან ნაკლები წლის მდედრები) მნიშვნელოვან რეზერვს შესაძლებლობა მიეცა გამრავლებისთვის მომავალ წელს. ამ ფრინველებზე არ იმოქმედა თევზების მარაგის შემცირებამ, რადგან ისინი ფართოდ არიან გავრცელებულნი მათი არარეპროდუქციული წლების განმავლობაში (Coulson et al. 1968).

19.3 სხეულის ზომა, სიცოცხლის ხანგრძლივობა და პოპულაციის მოცულობა ურთიერთმედაზან, რათა გავლენა მოახდინონ გადაშენების რისკზე

ჩვენ გადაშენების პროცესის უკეთ გასაგებად შეგვიძლია პოპულაციათა მარტივი მოდელები გამოვიყენოთ. წარმოიდგინეთ გარკვეული გარემოს გამლიზიანების საშუალებით წონასწორობიდან გადახრილი განვასწორებული პოპულაცია. (ჩვენ აღვნიშნავთ აქ, ისევე როგორც ამ წიგნის მრავალ ადგილას, რომ განვასწორებული პოპულაცია არის მოდელით წარმოდგენილი იდეალი, რომელსაც ჩვენ ვადარებთ ბუნებრივ პოპულაციებს და რომლებიც როგორც წესი, არ ჩერდებიან წონასწორობის ერთ რომელიმე წერტილზე (იხ. თავი 16). სიჩქარეს, რომლითაც ერთეული პოპულაცია უბრუნდება თავის წონასწორობის მდგომარეობას, ეწოდება **პოპულაციის მოქნილობა**. ზოგადად, თუ ხანგრძლივი დროა საჭირო წონასწორობამდე დაბრუნებისთვის (ხანგრძლივი დაბრუნების დრო), მაშინ პოპულაციებს დაბალი მოქნილობა აქვთ. პოპულაციის მოქნილობა დაკავშირებულია მის ასაკობრივ სტრუქტურასა და სივრცობრივ გავრცელებასთან, როგორც ჩვენ წინა ნაწილში ვნახეთ. ის ასევე შეიძლება დაკავშირებული იყოს პოპულაციის სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლებთან. პიმი (1991) განიხილავს ზოგიერთ იდეას ორი ამგვარი მახასიათებლის შესახებ, რომლებიც ურთიერთდაკავშირებულია. ესენია სიცოცხლის ხანგრძლივობა და სხეულის ზომა.

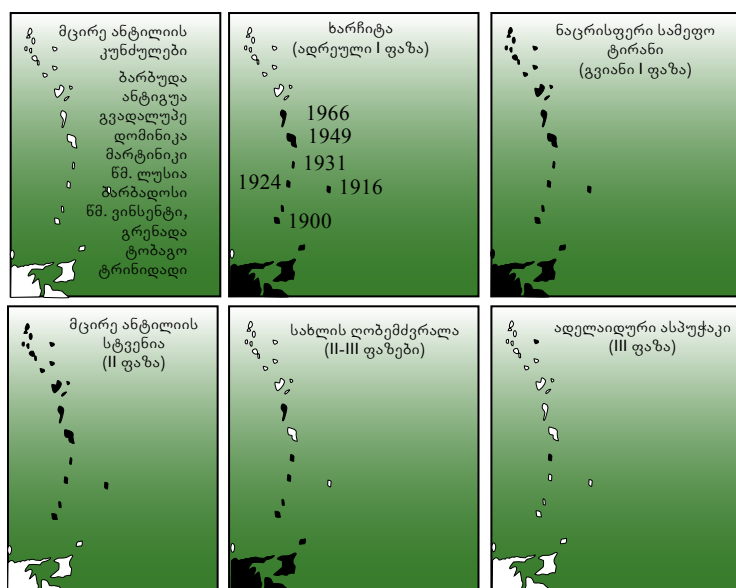
წარმოიდგინეთ ორი ცხოველის პოპულაცია, ერთი შეიცავს სხეულის მცირე ზომის და ხან-

მოკლე სიცოცხლისუნარიან ცხოველებს, მეორე დიდ და ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიან ცხოველებს. (პიმი გულისხმობს, ბუგრებს და სპილოებს.) რა მოხდებოდა მათი პოპულაციები რომ მცირე ყოფილიყო? რადგანაც დიდი პოპულაციები უფრო ხანგრძლივად ცოცხლობენ, ალბათობა, რომ ნებისმიერი მათგანი მოკვდება, სიტყვაზე, ერთ წელიწადში, მცირეა და ამავდროულად მცირეა იმის ალბათობაც, რომ მთლიანი პოპულაცია დაილუპება. გარემოს კატასტროფისა და დაავადებათა არარსებობის პირობებში ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიანი ცხოველების მცირე პოპულაცია შეიძლება ჩავთვალოთ შედარებით სტაბილურად. ეს ასე არ არის ხანმოკლე სიცოცხლისუნარიანი ცხოველებისთვის. რადგანაც ისინი ხანმოკლე სიცოცხლისანი არიან, ალბათობა, რომ გარკვეული ინიდვიდი მოკვდება ერთ წელიწადში დიდია და ასევე მაღალია მთლიანი პოპულაციის გაქრობის ალბათობა. ჩვენ შეიძლება დავასკვნათ, რომ ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიანი ცხოველებს აქვთ უფრო მეტი მოქნილობა დაბალი წლიური სიკვდილიანობის გამო.

მაგრამ შემთხვევა არ არის მარტივი. ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიან ცხოველებს, როგორც წესი, აქვთ დიდი სხეული და ასეთი ცხოველების პოპულაციებს აქვთ უფრო მეტი დაბრუნების დრო, ანუ დაბალი მოქნილობა. ამრიგად, თუ დიდი ცხოველების პოპულაცია შემცირებულია დაბალ დონემდე, ის შეიძლება დარჩეს ამ დონეზე დიდი ხნის განმავლობაში. ამისგან განსხვავებით, მცირე ზომის ცხოველებს უფრო მოკლე დაბრუნების დრო და შესაბამისად, პოპულაციათა მაღალი მოქნილობა აქვთ. პატარა ცხოველების პოპულაცია მალე გამოკეთდება პოპულაციის კლებიდან. ყოველივე ეს გულისხმობს კომპლექსურ ინტერაქციას სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლებსა და პოპულაციის ზომას შორის. იმ შემთხვევებში, როდესაც პოპულაციები მცირე რიცხოვანია, ყველა დანარჩენ თანაბარ შემთხვევაში, დიდი, ხანგრძლივ სიცოცხლისანი ცხოველები გადაშენების ნაკლები რისკის წინაშე დგანან, ვიდრე მცირე, ხანმოკლე სიცოცხლისანი ცხოველები. კრიტიკულ შემთხვევებში, სადაც პოპულაციები არიან, მცირე, ხანმოკლე სიცოცხლისუნარიან სახეობებს უნდა ჰქონდეთ უპირატესობა მათი უფრო მაღალი მოქნილობის გამო (Pimm 1991).

19.4 გავრცელების სტრუქტურები კუნძულებზე და კუნძულებს შორის მიგვანიშნებან, რომ გადაშენება შეიქმნება გამომდინარეაუბრად კონსერვაციის ტუნარიანობის დაქვეითებიდან

გადაშენების ალბათობა საოცრად განსხვავებულია სახეობებს შორის. ზოგი ახლოს მერყეობს თავის გარდაუვალ ბედთან და ფეხს წამოკრავენ მცირე



ნახ. 19-8 მცირე ანტილიის კუნძულებზე რამდენიმე ფრინველის გადანაწილების ხასიათი და ტაქსონომიური დიფერენცია. სურათზე ასახულია ტაქსონთა ციკლების თანმიმდევრული, პროგრესიული ფაზები. ხარჩიტამ ახლახანს გააფართოვა თავისი გავრცელების არეალი კუნძულებზე (I ფაზა, გამოჩენის თარიღები აღნიშნულია); სახლის ლობემძვრა (II ფაზა, გამოჩენის თარიღები აღნიშნულია); სახლის ლობემძვრა (III ფაზა, გამოჩენის თარიღები აღნიშნულია); სახლის ლობემძვრა (IV ფაზა, გამოჩენის თარიღები აღნიშნულია). (After Ricklefs and Cox 1972.)

ეკოლოგიურ წინააღმდეგობას მაშინ, როდესაც სხვები მოქნილები და პროდუქტიულები არიან, შეუძლიათ, გაუძლონ თავიანთი გარემოს დარღვევებს. ამგვარი განსხვავებები გადამდების ალბათობაში შეიძლება გამოწვეული იყოს გეოგრაფიული გავრცელებით და ტაქსონომიური განსხვავებებით ისეთ პოპულაციებს შორის, რომლებიც ბინადრობენ დასავლეთ ინდოეთის კუნძულების მაგვარ კუნძულთა ჯგუფებზე.

კუნძულზე იმიგრანტები თავდაპირველად შესანიშნავი კონკურენტები არიან. სახეობები, რომლებიც ახდენენ კუნძულების კოლონიზებას, როგორც წესი, ჭარბად მოიპოვებიან და ფართოდ არიან

გავრცელებული კონტინენტზე. სწორედ ეს მახასიათებლები ხდებიან მათ კარგ კოლონიზატორებად. კუნძულის მრავალი კოლონიზატორი ავითარებს პოპულაციის სწრაფ ზრდას და ვრცელდება მშობელი პოპულაციის მიერ აუთვისებელ საბინადრო გარემოში კონტინენტზე (Crowell 1962, Grant 1966, MacArthur et al. 1972, Cox and Ricklefs 1977). მას შემდეგ, რაც იმიგრანტი პოპულაცია დამყარდება კუნძულზე, მისი კონკურენციული უნარი იწყებს დაცემას. მისი გადანაწილება საბინადრო გარემოებს შორის იზღუდება და ადგილობრივი პოპულაციების სიმჭიდროვეებიც იკლებს (Ricklefs 1970, Ricklefs and Cox 1978). ამ ტენდენციებს საბოლოო ჯამში შეუძლიათ,

ცხრილი 19-2 სახეობათა გავრცელებისა და ტაქსონომიური დიფერენცირების მახასიათებლები ტაქსონთა ციკლის ფაზებში

ფაზა	გავრცელება კუნძულებს შორის	დიფერენცირება კუნძულის პოპულაციებს შორის
I	გაფართოებადი და ფართოდ გავრცელებული	კუნძულის პოპულაციები ერთმანეთის მსგავსია
II	გავრცელებული მრავალ მეზობელ კუნძულზე	პოპულაციების ფართოდ გავრცელებული დიფერენცირება სხვადასხვა კუნძულზე
III	ფრაგმენტაცია გადამდებისგამო ფართოდ	გავრცელებული დიფერენცირება
IV	ენდემური ერთი კუნძულისთვის	

(From Ricklefs and Cox 1972.)

გამოიწვიონ გადაშენება. გავრცელებაში მომხდარი პროგრესული ცვლილებების და დროთა განმავლობაში სახეობათა დიფერენცირების ეს ტენდენციები ცნობილია ტაქსონთა ციკლების სახელით (Wilson 1961).

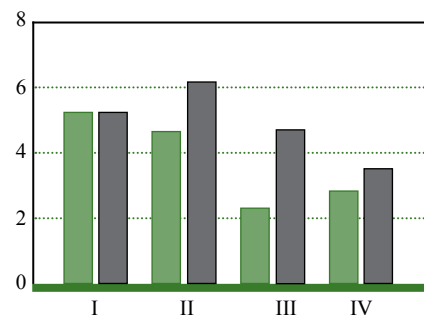
ჩვენ შეგვიძლია, განვსაჯოთ კუნძულებზე არსებული პოპულაციების შედარებითი ასაკი გეოგრაფიული გადანაწილების ხასიათის მიხედვით და კუნძულზე მათი გამოჩენის განსხვავების მიხედვით იმ ფორმების გამოჩენისგან, რომლებიდანაც ისინი არიან წარმოშობილი. მცირე ანტილიის კუნძულებზე მობინადრე ფრინველთა სახეობების გავრცელების არეალის რუკები (ნახ. 19-8) გვიჩვენებს ტაქსონთა ციკლების პროგრესს. გადანაწილების ამგვარი ხასიათის საფუძველზე რიკლესმა და კოქსმა (1972) პოპულაციები მოაქციეს ოთხ თვითნებურ ფაზაში (ცხრილი 19-2): გაფართოებადი (I), დიფერენცირებადი (II), ფრაგმენტირებადი (III) და ენდემური (IV). მსგავსი შემთხვევა დაფიქსირდა ჩრდილო დასავლეთ წყნარი ოკეანის კუნძულებზე მობინადრე ჭიანჭველებში (Wilson 1961) და სოლომონის კუნძულზე მობინადრე ფრინველებსა და ზოგიერთ მწერში (Greenslade 1968, 1969). დასავლეთ ინდოეთის (ვესტინდოეთის) ფრინველების სახეობებს ტაქსონთა ციკლების გვიან ფაზებში უვითარდებათ პოპულაციის შემცირებულ სიმჭიდროვეები და ისინი შეზღუდულნი არიან საბინადრო გარემოების შედარებით ვიწრო არეალში, რაც ხშირად მოიცავს ტყიან მთებს (ნახ. 19-9).

პოპულაციები უფრო მგრძნობიარე ხდებიან გადაშენებისადმი ტაქსონთა ციკლების პროგრესირებასთან ერთად (ცხრილი 19-3). დასავლეთ ინდის ფრინველთაგან უფრო ენდემური ფრინველები (IV ფაზა) გადაშენდნენ 1950 წლიდან ან ახლა იმყოფებიან გადაშენების საფრთხის წინაშე, ვიდრე ფართოდ გავრცელებული სახეობების პოპულაციები (I და III ფაზები). იგივე შეიძლება ითქვას მესამე და მეოთხე ფაზის მაგალობელ ფრინველებზე ჰავაის კუნძულებზე.

გავრცელების ხასიათისა და ტაქსონომიური დიფერენცირების დაკვირვებებიდან ჩვენ შეიძლება დავასკვნათ, რომ ეკოლოგიური და ევოლუციური პროცესების დროის მასშტაბები იზრდება შემდეგი თანმიმდევრობით: იმიგრაცია, ევოლუციური დიფერენცია, გადაშენება. მიმდინარე ან ახლანდელი იმიგრანტები დასავლეთ ინდოში ავლენენ მცირე ან არავითარ ტაქსონომიურ დიფერენციაციას და ზოგიერთი სახეობა აფართოვებს თავისი გავრცელების არეალს არქიპელაგში ყოველ 10-50 წელიწადში ერთი კუნძულის სიჩქარით. არ არსებობენ სახეობები „ნაპრალებით“ თავიანთ გავრცელებაში, რაც აღნიშნავდა იმ კუნძულის პოპულაციათა გადაშენებას, რომლებიც არ იქნებოდნენ დიდად დიფერენცირებულნი კუნძულებს შორის. ფაქტი, რომ გადაშენება მოჰყვება კუნძულებზე ხილული ევოლუციური ცვლილებების დაწყებას, ნიშნავს, რომ გადაშენები-

სადმი მგრძნობიარობას შეიძლება ჰქონდეს ევოლუციური კომპონენტი.

რიკლესმა და კოქსმა (1972) შემოგვთავაზეს, რომ ასაკთან ერთად კუნძულოვანი პოპულაციის კონკურენციის უნარის შემცირება შეიძლება გამოწვეული იყოს კუნძულზე არსებული ბიოტის ევოლუციური რეაქციებით ახალ სახეობებზე. ამ სცენარის თანახმად, იმიგრანტები შედარებით თავისუფალი არიან პარაზიტებისგან, მტაცებლებისგან და ასევე ეფექტურად დახელოვებული კონკურენტები არიან, როდესაც ისინი ახდენენ კუნძულის კოლონიზაციას, ასე რომ, მათი პოპულაცია სწრაფად იზრდება და ფართოდ გავრცელებული ხდება. როდესაც ამ ფაზას მიაღწევენ ახალი იმიგრანტები უკვე კუნძულოვანი სახეობების გარემოს დიდ ნაწილს შეადგენენ, შემდეგ ექსპლუატაციას უწევენ მათ, თავიდან იცილებენ ექსპლუატაციას მათი მხრიდან ან კონკურენციაში ჯაბნიან მათ. პოტენციურად არსებული სახეობების დიდი რაოდენობა, როდესაც ადაპტირდებიან ერთეულ, ჭარბ, ახალ პოპულაციასთან, შეიძლება უფრო სწრაფად განვითარდნენ, ვიდრე ახალი სახეობები, გაივლიან რა ადაპტაციას თავიანთი ევოლუციური გამოწვევების დასაძლევად. იმიგრანტების კონკურენუნარიანობა პროგრესიულად მცირდება კუნძულის მობინადრეების კონტრადაპტაციის გამო, სანამ ერთ დროს ჭარბი ახალი სახეობა არ გახდება იშვიათი. ზოგი სახეობა საბოლოო ჯამში გადაშენებამდეც მიდის კონტინენტიდან თანდათანობითი იმიგრაციების გამო, რომლებიც უფრო ეფექტური კონკურენტები არიან. თუმცა როდესაც სახეობა იშვიათი ხდება, სხვა სახეობები უკვე ვეღარ აღწევენ ევოლუციურ უპირატესობას მასთან ადაპტირებისას და ევოლუციური ზენოლა შემცირებულ სახეობებში შედარებით იკლებს. თუ ეს ხდება მანამდე, სანამ სახეობის კლება ძალიან შორს წავა, სახეობა შეიძლება კვლავ გაიზარდოს და დაიწყოს კუნძულზე გავრცელების ახალი ციკლი. ამ მოვლენას როგორც ჩანს მრავალჯერ ჰქონია ადგილი. სახეობათა გადანაწილება



ნახ. 19-9 მაგალობელ ფრინველთა პოპულაციების სიმჭიდროვისა და ეკოლოგიური გავრცელების შედარებითი ინდექსები დასავლეთ ინდოში, როგორც ტაქსონთა ციკლის ფაზის ფუნქცია. ნახატები ეფუძნებიან იამაიკაზე, წმ.ლუსიაზე და წმ. კიტსზე ცხრა სახის საცხოვრებელი გარემოს აღწერას. (After Ricklefs and Cox 1978.)

ცხრილი 19-3

დასავლეთ ინდის და ჰავაის კუნძულებზე ფრინველთა
პოპულაციების გადაშენების ტემპი როგორც ტაქსონთა
ციკლის ფაზის ფუნქცია

	ციკლის პერიოდი			
	I	II	III	IV
დასავლეთ ინდი				
ახლახანს გადაშენებული ან საფრთხეში მყოფი პოპულაციების რიცხვი	0	8	12	13
კუნძულოვანი პოპულაციების მთლიანი რიცხვი	428	289	229	57
გადაშენებული ან გადაშენების საფრთხეში მყოფთა პროცენტული მაჩვენებელი	0	2.8	5.2	22.8
ჰავაის კუნძულების რეპანოიდაე-ს ოჯახის ჩრჩილი				
ახლახანს გადაშენებულთა ციხვი	2	2	9	7
კუნძულოვანი პოპულაციის მთლიანი რიცხვი	23	12	12	10
გადაშენებულთა პროცენტული მაჩვენებელი	8	16	75	70

(From Ricklefs and Cox 1972; Hawaiian data from Amadon 1950.)

წარმოადგენს მეორადი გავრცელების ცხად მაგალითს დასავლეთ ინდის კუნძულებზე.

მართალია, ტაქსონთა ციკლების სცენარი განსახილველია და მან აღიარება ვერ ჰპოვა გონივრული ჰიპოთეზის სახითაც კი ზოგიერთ ბიოლოგს შორის (Pregill and Olson 1981), ცხადია, რომ კუნძულები გვაძლევენ გადაშენების შესწავლის კარგ საშუალებას. ის ფაქტი, რომ ურთიერთობანი ეკოლოგიური განაწილებისა და გეოგრაფიულ გავრცელებას შორის შეიძლება დადგენილ იქნას, ნიშნავს, რომ გადაშენებული კუნძულოვანი პოპულაციების „დური“ პოპულაციები (სახეობანი III და IV ფაზებში) თავად არიან ეკოლოგიურად უფრო ახლოს თავიანთ საბოლოო შლასთან, ვიდრე I და II ფაზაში მყოფი სახეობები. ამრიგად, კურსი, რომელიც იწვევს გადაშენებას, სულ მცირე, გარკვეულწილად დეტერმინისტული და განჭვრეტადია.

19.5 როდესაც შენარჩუნება შეუძლებელი ხდება, გამოსავალი ხანდახან აღდგენაა

შენარჩუნების მიზანი არის შენახვა, მაგრამ ხშირად დეგრადაცია და კლება იმდენად ძლიერ პროგრესირებს, რომ შენარჩუნება ვეღარ ფუნქციონირებს. ამგვარ შემთხვევებში გაუმჯობესებისა და რეაბილიტაციისკენ მიმართული პირდაპირი ინტერვენცია ხდება საჭირო. ახლანდელ წლებში ეკოლოგები ემხრობიან შეხედულებას, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში, საჭიროა გაკეთდეს დეგრადირებული ეკოლოგიური სისტემების აღდგენის მცდელობა, რაც შეიძლება ახლოს მათ ბუნებრივ კონდიციასთან

(Jordon et al. 1987, Bowles and Whelan 1994, MacMahon 1997). სწორედ ამ შეხედულებიდან განვითარდა **აღდგენის ეკოლოგია**.

აღდგენა მოითხოვს არა მარტო ცხოვრებისეული ციკლის და ეკოლოგიური პრინციპების ღრმა ცოდნას, არამედ ასევე უნარს, გამოიყენო ეს ცოდნა განზრახ და კარგად დაგეგმილი ნაბიჯებისთვის, რომლებიც გამიზნულნი არიან საფრთხეში მყოფი სახეობების ან თანასაზოგადოებების ტრაექტორიის შესაცვლელად (Bowles and Whelan 1994). უფრო ხშირად ძნელი არჩევნები უნდა იქნას გაკეთებული იმის თაობაზე, თუ რომელი სახეობები და თანასაზოგადოებები უნდა იქნან შენარჩუნებულნი და რომლებიც – არა. ამ არჩევნებს პირდაპირ კონფლიქტში მოჰყავთ ეკოლოგიური პრინციპები და იდეალები მკაცრი გამოთვლებით მიღებულ ეკონომიკურ იმპერატივებთან, რომლებიც წონიან სავაჭრო ქმედებათა ფისკალურ მოგებას ან სახლების განვითარებას ერთი სახეობის ან ზტანასაზოგადოების შენარჩუნების სარგებლიანობის წინააღმდეგ, სარგებლიანობის, რომელიც ხშირად ძნელი გასაცნობიერებელია იმ დროს, როდესაც ეკონომიკური გადანყვეტილებები მიიღება (Brown 1994). მაშასადამე, აღდგენა მოიცავს არა მარტო სამეცნიერო სამუშაოებს, არამედ ასევე ორგანიზაციას, კომუნიკაციას და შესაბამისი პოლიტიკური და სოციალური მოთხოვნების ფარგლებში მუშაობას.

აღდგენის ეკოლოგია, უმეტესწილად, ყურადღებას ამახვილებს მთლიანი საცხოვრებელი ადგილის და მისი შემადგენელი ბიოლოგიური ერთობების და არა ერთი პოპულაციის აღდგენას. ამის მიუხედავად, სახეობათა ხელახალი შემოყვანა არეალში ხშირად

აღდგენითი პროექტების მნიშვნელოვანი ნაწილია. ჩვენ განვიხილავთ აღდგენის ეკოლოგიის ამ ასპექტს ქვემოთ მოცემულ კიდევ რამდენიმე ნაწილში.

19.6 მეტაპოპულაციის კონცეფცია მნიშვნელოვანია კონსერვაციულ ბიოლოგიაში

ადამიანის განვითარებასა და გავრცელებასთან დაკავშირებული საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაცია უმთავრესი მიზეზია მრავალი, საფრთხის წინაშე არსებული სახეობის კლებისა. ამრიგად, შენარჩუნების ძალისხმევათა ერთ-ერთი ყველაზე საგანგაშო გამოწვევათაგანი არის სივრცობრივად სტრუქტურირებული პოპულაციის დინამიკის გაგება. ეს სულ უფრო და უფრო მნიშვნელოვანი ხდება იმ დროს, როდესაც ეკოლოგებს უხმოვენ თავშესაფრების შესაქმნელად, სადაც საფრთხის წინაშე არსებული სახეობებმა უნდა იარსებონ. მეტაპოპულაციისა და ლანდშაფტის კონცეფციები გვეხმარებიან ამ გამოწვევებთან მიდგომის ფორმირებაში უკანასკნელ წლებში (Meffe and Carroll 1997a, McCullough 1996).

შენარჩუნების ეკოლოგიის დიდი ნაწილი ყურადღებას ამახვილებდა რეზერვებთან ატრიალებზე, რომლებშიც საფრთხის წინაშე არსებული სახეობები უნდა შენარჩუნდნენ. როგორც წესი, ამგვარი რეზერვები წარმოდგენილია საბინადრო გარემოს კუნძულებად და კითხვები ისმის ძირითადად იმის თაობაზე, თუ რამდენად დიდი უნდა იყოს ეს რეზერვები, რა ოპტიმალური ფორმა უნდა ჰქონდეთ მათ და თუ რეზერვები პეტჩების სახით არსებობენ, რა სივრცობრივი ურთიერთობა უნდა იყოს მათ შორის. **კუნძულის ბიოგეოგრაფიის თეორია** (MacArthur and Wilson 1963, 1967), რომელსაც ჩვენ უფრო დეტალურად 29-ე თავში განვიხილავთ, ისტორიულად გვანდის თეორიულ საფუძველს ამგვარი აზროვნებისთვის. თეორიის ძირითადი მახვილი გაკეთებულია იმაზე, თუ როგორ ნარჩუნდება სახეობათა სიმდიდრე (სახეობათა რიცხვი) კუნძულთა სისტემაში, რომლებზეც ხდება იმიგრაცია და რომლებზეც სახეობები შეიძლება გადაშენდნენ კიდეც. რადგანაც კუნძულის ბიოგეოგრაფიის მოდელის უმთავრესი ფოკუსი არის სახეობათა სიმდიდრე და არა გაკრეფული პოპულაციის დინამიკა, ისინი ნაკლებ დამაკმაყოფილებელია შენარჩუნების თეორიის საფუძვლად ყოფნისთვის. ამის გამო, მათ ადგილი დაუთმეს მეტაპოპულაციათა კონცეფციას, როგორც შენარჩუნების ეკოლოგიის გამორჩეულ თეორიულ ჩარჩოს (Hanski and Simberloff 1997, Wiens 1997). მეტაპოპულაციის კონცეფცია ყურადღებას ამახვილებს იზოლირებულ პეტჩებში სახეობათა სიმდიდრისგან მოშორებით იმის დინამიკაზე, თუ როგორ არიან პეტჩები დაკავშირებული და აგრეთვე ქვეპოპულაციების მთლიანი წყების შენარჩუნებაზე.

როდესაც ამ პროცესში ლანდშაფტის კონცეფცია ჩართულია, ფოკუსი ფართოვდება და მოიცავს მოსაზრებას იმის შესახებ, თუ როგორ ზემოქმედებს საბინადრო გარემო ინდივიდების გადაადგილებაზე და პოპულაციის სხვა პროცესებზე (იხ. ნახ. 17-16).

უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, იდეალიზებული მეტაპოპულაციები, როგორც ლევისის მოდელში იყო წარმოდგენილი (იხ. თავი 17), იშვიათად არსებობენ ბუნებაში და ამიტომ მეტაპოპულაციათა კონცეფციის არაკრიტიკული გამოყენება ველური ბუნების რეზერვების განვითარებაში არასწორია. მთლიანად, ლანდშაფტის მახასიათებლების გათვალისწინების გარეშე – კერძოდ, იმის გაგების გარეშე, თუ როგორ ზემოქმედებს გარემო პეტჩებს შორის ურთიერთმოქმედ არეალში ქვეპოპულაციებს შორის ინდივიდების გადაადგილებაზე, მოსალოდნელი არ არის, რომ განვითარდება ქმედითუნარიანი რეზერვის დიზაინი. შენარჩუნდება თუ არა სახეობა ფრაგმენტირებულ საბინადრო გარემოში, დამოკიდებულია საბინადრო პეტჩებს შორის სივრცობრივ ურთიერთობაზე, პეტჩების შედარებით ზომაზე, სახეობათა რეპროდუქციულ პოტენციალსა და სახეობათა გაფანტვის უნარზე (Fahring and Marrian 1994).

ველური ბუნების რეზერვების დინამიკის ერთი ასპექტი, რომელმაც დაიმსახურა მნიშვნელოვანი ყურადღება, არის საბინადრო **დერეფნების** კონცეფცია. ესენი წარმოადგენენ სქემატურად ვიწრო ისრებად ან ხაზებად წარმოდგენილ არეალებს, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებენ პეტჩებს. კორიდორებმა შეიძლება ხელი შეუწყონ იმ პეტჩების ხელახალ კოლონიზაციას, რომელთა ქვეპოპულაციებიც გადაშენდნენ და ამავე დროს, მათ შეუძლიათ, შეამცირონ კიდეც ნათესაური შეჯვარება მეტაპოპულაციაში. თუმცა, დერეფნები ქმნიან რამდენიმე პოტენციურ სიძნელესაც (Simberloff and Cox 1987, Hanski and Simberloff 1997, Wiens 1997). კავშირებმა პეტჩებს შორის მართლაც შეიძლება ხელი შეუწყონ პეტჩებს შორის ინდივიდების გადაადგილებას, მაგრამ მათ ასევე შეიძლება დაუშვან მტაცებლებისა და დაავადებების გადაადგილებაც. მეტიც, დერეფნის არსებობა არ იძლევა იმის გარანტიას, რომ ინივიდთა გადაადგილებას საერთოდ ექნება ადგილი. მაგალითად, კორიდორის საბინადრო შეიძლება არ იყოს შესაფერისი გარკვეული სახეობისთვის.

19.7 აღდგენითი გეგმები დამყარებულია არსებული სახეობების სასიცოცხლო ციკლის მახასიათებლებზე საფრთხის წინაშე

აშშ-ს მთავრობის განკარგულება საფრთხის წინაშე არსებული სახეობების გადარჩენის შესახებ მოითხოვს, რომ განვითარდეს აღდგენითი გეგმა ყოველი სახეობისთვის, რომელიც იმყოფება

საფრთხის წინაშე არსებულ სახეობათა სიაში. როგორც წესი, ეს გეგმები მზადდება ეკოლოგთა გუნდის და სხვათა მიერ, როგორცაა ინდუსტრიის ან სამთავრობო სააგენტოების წარმომადგენლები, რომლებიც შეიძლება დაინტერესებულნი იყვნენ სახეობათა ან მათი საბინადრო გარემოს ადგილმდებარეობით. აღდგენითი გეგმა მოიცავს სახეობათა გართულებული მდგომარეობის ანალიზს და გვთავაზობს მისი გამოსწორების სტრატეგიას. გეგმა ისევე, როგორც წესი, მოიცავს სახეობათა შენარჩუნების ხარჯებისა და მოგებათა ანალიზს. გეგმის სამეცნიერო საფუძველი ემყარება სახეობათა ბუნებრივ ისტორიას.

პოპულაციათა სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი

ნებისმიერი აღდგენითი გეგმის მნიშვნელოვანი ნაწილი არის იმის ალბათობის შეფასება, შესაძლებელია თუ არა საფრთხის წინაშე არსებული სახეობის შენარჩუნება, თუ სპეციფიკური აღდგენითი გეგმა შესრულდება. ამგვარ შეფასებას ეწოდება **პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი** (PVA) (Gilpin and Soulé 1986, Shaffer 1990). მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომის იდეა (იხ. სექცია 14.5) მჭიდროდაა დაკავშირებული პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზის კონცეფციასთან. რადგანაც PVA შედარებით ახალი მიდგომაა, ის შეიძლება დახასიათებულ იქნას როგორც შეფასების სტრატეგია და არა სამეცნიერო ნაბიჯთა წყება. პროცესი მოიცავს სამ მიზანს. პირველი, სტანდარტულად ითვლება მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომა, რომელსაც დიდი ხნით არსებობის 90%-იანი ან უფრო მეტი შანსი აქვს, რაც წესით ასობით წლებით იზომება. მეორე, PVA იღწვის, განსაზღვროს, რა მინიმალური სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომა არის საჭირო იმისთვის, რომ სახეობამ იარსებოს მნიშვნელოვანი ჩარევის არარსებობის პირობებში. და ბოლოს, PVA მიზნად ისახავს, დაადგინოს აღდგენითი პროცედურები, რომლებიც შეინარჩუნებენ გენეტიკურ ცვალებადობას პოპულაციაში.

პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი მოიცავს ყველა სახის ინფორმაციის განხილვას, რომელიც რელევანტურია კითხვის ნიშნის ქვეშ მდგარი სახეობის ისტორიასა და მომავალთან. ამისთვის მნიშვნელოვანი ეკოლოგიური ინფორმაციაა საჭირო. ინფორმაციას ფილოგენეზური ისტორიისა და სახეობების სისტემატური ურთიერთობის შესახებ შეუძლია დაგვეხმაროს, ვიპოვოთ ევოლუციური ცვლილების ტემპი სახეობებში და მისი საბინადრო უპირატესობებისა და სასიცოცხლო ციკლის ურთიერთობა დაკავშირებულ სახეობებთან. სახე-

ობების საბინადრო გარემოს გულდასმითი კვლევის მოთხოვნები საჭიროა იმის განსაზღვრად, თუ როგორ დავიცვათ საბინადრო გარემო და პოპულაციები კოლონიზაციის ალტერნატიული ადგილების პოვნისას. საფრთხის წინაშე მდგარი სახეობის პოპულაციის მახასიათებლების გაგება არსებითი მნიშვნელობისაა. ისეთი მახასიათებლები, როგორცაა სიმჭიდროვე, ასაკობრივი განაწილება, იმიგრაციის და ემიგრაციის ტემპები და შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეები, წარმოადგენენ ფუნდამენტურ ინფორმაციას, რომელსაც ეფუძნება აღდგენითი გეგმა. ამასთან, პოპულაციაში გენეტიკური ცვლილების გარკვეული შეფასება, როგორც წესი, გამოითვლება იმისთვის, რომ განსაზღვროს გენების ფიქსაციის ალბათობა და ნათესაური შეჯვარების პრობლემები. და ბოლოს, შემთხვევათა უმეტესობაში არსებითი მნიშვნელობისაა სახეობათა ძირითადი ბიჰევიორისტული ეკოლოგიის გაგება. ტერიტორიულობის ხარისხი, არშიყოობისა და დაწყვილების მოთხოვნები და ძირითადი ფურაჟული ქცევა ამ ტიპის ინფორმაციის მაგალითებია.

თუმცა ეკოლოგიური ურთიერთობა არ არის საკმარისი. გეგმა მოიცავს ინფორმაციას იმ ეკონომიკური ძალების შესახებ, რომლებიც გავლენას ახდენენ სახეობათა რესურსებსა და საბინადრო გარემოზე, სახეობების სოციალურ და კულტურულ დამოკიდებულებაზე, იმ საბინადროს შესახებ, სადაც ისინი ბინადრობენ და ინფორმაციაზე პოლიტიკური კლიმატის შესახებ, რომლის ფარგლებშიც უნდა იმოქმედოს აღდგენითმა გეგმამ. მთელი ამ ინფორმაციის შეჯამება აღდგენით გეგმაში არის ვარჯიში რისკის ხარისხის შეფასებაში, რაც მოითხოვს მნიშვნელოვან ორგანიზაციულ უნარს (Clark and Cragun 1994). მოდით, განვიხილოთ ინფორმაცია მიღებული ერთი საფრთხის წინაშე არსებული სახეობის პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზიდან.

ტყის კარიბუს PVA

ტყის კარიბუ (*ლანგიფერ ტარანდუს ცარიბოუ*) (ნახ. 19-10) ერთ დროს იკავებდა მთლიანი ბორეალური ტყის არეალს ჩრდილოეთ ამერიკაში, ვრცელდებოდა რა დიდი ტბების არეალშიც, სახეობა არჩევდა მომნიშვნელოვან ბორეალურ ტყეს, სადაც ის ძირითადად იკვებება სრსვილით, თუმცა სახეობის ფურაჟული ეკოლოგია კარგად არ არის შესწავლილი. კარიბუ ეწევა ინდივიდუალურ ცხოვრებას, ატარებს რა თავისი სიცოცხლის უმეტეს დროს სახეობის სხვა წევრებისგან მოშორებით, როგორც ჩანს, მტაცებლების ყურადღების მიქცევის თავიდან ასარიდებლად (ერგერუდ 1980). ადრეული 1800-იანი წლებიდან სახეობა გაქრა მისი გავრცელების არეალის თითქმის მთლიანი სამხრეთ ნაწილიდან, რაც ერთ დროს მოიცავდა მიჩიგანს და სამხრეთ ონტარიოს. კანა-



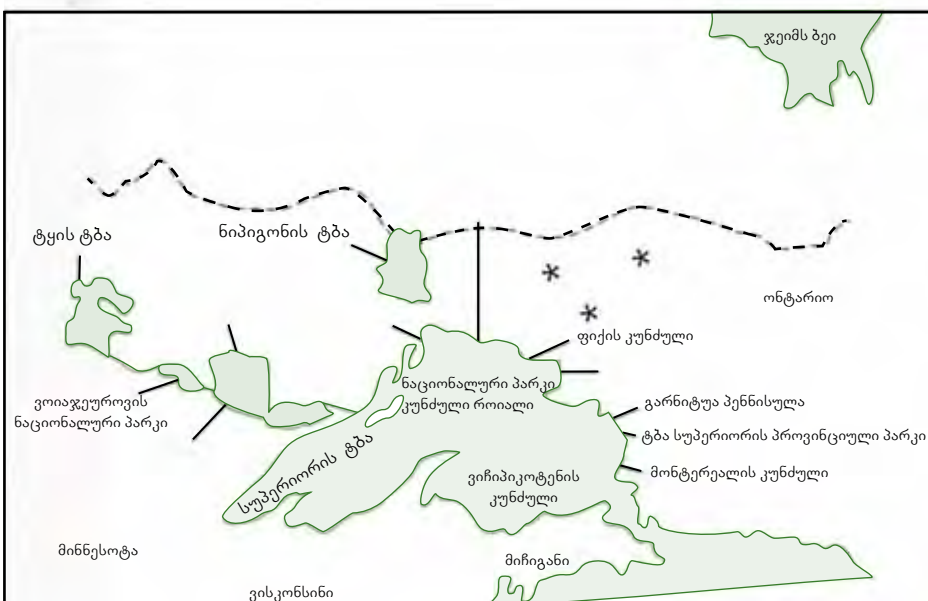
ნახ. 19-10 ტყის კარიბუ (დანგიფერ ტარანდუს ცარიბუ).
(პ.ჯ.პ. გოგანის ნაბოძები ფოტო)

დაში სახეობა თანდათან იხევდა ჩრდილოეთისკენ, ქრებოდა რა თავისი გავრცელების არეალის დიდი ნაწილიდან (Bergerud 1974, Gogan and Cochrane 1994). ტყის კარიბუს კლება ალბათ მიეწერება ფაქტორთა კომბინაციას, მათ შორისაა ტყის გაჩეხვებისა და ხანძრებისგან საბინადროს შემცირება, მომატებული ნადირობა, მგლების (ჩანის ლუპუს) მომატებული მტაცებლობა, რომლის პოპულაციაც ბოლო წლებში გაიზარდა და მენინგეალური ტვინის მატლის (არელაპპოსტრონგუს ტენუის) ინვაზია, დაავადება, რომელიც გადააქვს თეთრკუდიან ირემს (დოცოილეუს ვირგინიანუს), რომელმაც გააფართოვა თავისი გავრცელების არეალი ჩრდილოეთისკენ კარიბუს მიერ დაკავებულ არეებში.

მრავალი ძალისხმევა ხორციელდება იმისთვის, რომ დააბრუნონ ტყის კარიბუ თავისი გავრცელების არეალის გარკვეულ ნაწილებში. ერთი ძალისხმევა ყურადღებას ამახვილებს კარიბუს პოპულა-

ციათა აღდგენაზე ზემო ტბის არეალში. დარჩენილ კარიბუთა ჯოგები თავს იჩენენ ზემო ტბის ჩრდილო სანაპიროსთან სამხრეთ ონტარიოში (ნახ. 19-11). სახეობა წარმატებით იქნა ხელახლა შეყვანილი სამ ადგილას, ყოველი მათგანი განლაგებული იყო ზემო ტბასთან, სადაც არ არიან თეთრკუდიანი ირმები და მტაცებლები. ხელახალი შეყვანის კიდევ ერთი მცდელობა წარუმატებლობით დასრულდა.

ასევე ხორციელდება მცდელობები ტყის კარიბუს შესაყვანად აშშ-ში ან ზემო ეროვნულ ტყეში ან ვოიაჯერის ეროვნულ პარკში (იხ. ნახ. 19-11; Gogan et al. 1990, Gogan and Cochrane 1994). ამგვარი ხელახალი კოლონიზების დაგეგმვა და დანერგვა დაკავშირებულია პოლიტიკურ სიძნელეებთან. ჩართული უნდა იქნან ფედერალური, საშტატო და პროვინციული სააგენტოები კანადიდან და აშშ-დან. მთელმა რიგ-მა კერძო დაჯგუფებამ გამოხატა დაინტერესება დაგეგმილი ხელახალი კოლონიზების საქმეში, თუმცა იურისდიქცია ცხოველებზე, რომლებიც შემოვლენ კანადიდან და დარჩებიან აშშ-ში, ეკოლოგიური გამოწვევაც არანაკლებ შემაშინებელია. როგორც ვიცავთ ახალშემოყვანილი ინდივიდები დაავადებისა და მტაცებლებისგან, სად მივიღოთ ინდივიდები ხელახალი კოლონიზებისთვის, საბინადრო გარემოს ხარისხი და მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომა, ყველაფერი ეს გათვალისწინებული უნდა იქნას. შემაფასებელი სამუშაო სქემა ხელახალი კოლონიზაციისთვის ზემო ტბის არეალში მოცემულია ნახ. 19-12-ში. დაგეგმვის პროცესები მოიცავენ ერთდროულად პოლიტიკური და ეკოლოგიური გამოწვევების გათვალისწინებას. ნახატი კარგად წარმოადგენს იმას, თუ როგორ ხორციელდება აღდგენითი დაგეგმვა.



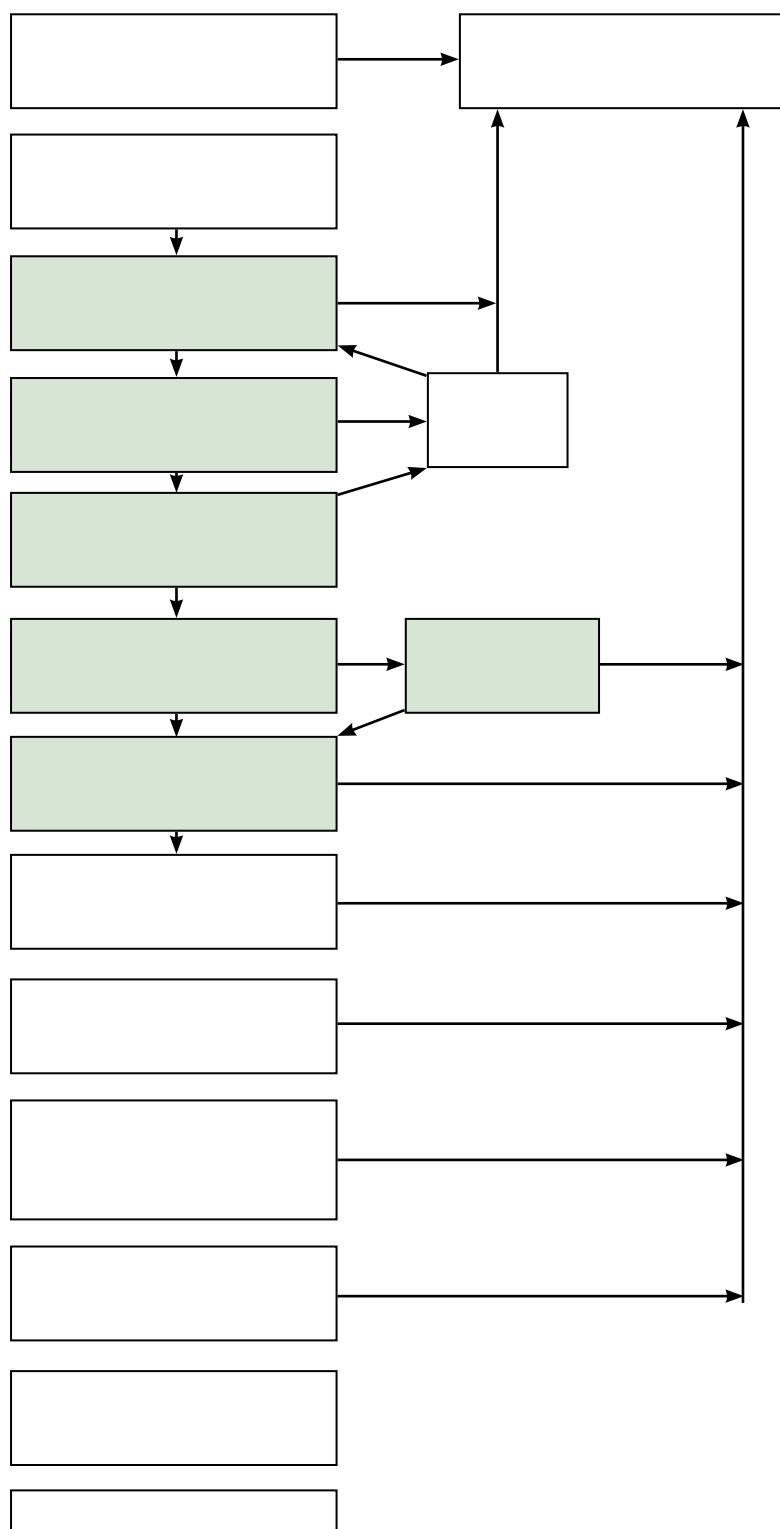
ნახ. 19-11 ტყის კარიბუს (დანგიფერ ტარანდუს ცარიბუ) პოპულაცია სამხრეთ ონტარიოში, კანადა. წყვეტილი ხაზი აღნიშნავს სახეობათა გავრცელების არეალის სამხრეთ ნაწილს. დარჩენილი ჯოგების ადგილმდებარეობა აღნიშნულია ვარსკვლავით. ჯოგები წარმატებით იქნა შეყვანილი სამკუთხედებით აღნიშნულ ადგილებში. ხელახალი შემოყვანის ადგილი აღნიშნულია დიდი შავი წრით. (After Gogan and Cochrane 1994.)

19.8 გენეტიკური მრავალფეროვნების მართვა შენარჩუნებისა და აღდგენის არსებითი ნაწილია

მრავალი იშვიათი და საფრთხეში მყოფი სახეობა თავს იჩენს მცირე პოპულაციებად. რა გამოწვევები არსებობს გენეტიკური მრავალფეროვნების მენეჯ-მენტისას სახეობათა გაუმჯობესებისა და აღდგენის პროცესებში?

გენეტიკა და მცენარეთა შენარჩუნება

მცენარეებში შეჯვარების სისტემათა მრავალფეროვნების გამო, მცირე პოპულაციებში გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება ან შემოყვანილ პოპულაციებში გენეტიკური ცვლილების შეგროვება რთულია (Fenster and Dudash 1994, Weller 1994). ყვავილოვან მცენარეთა უმრავლესობა ჰერმაფროდიტია, ანარმოებენ რა მამრ და მდედრ



გამეტებს ერთსა და იგივე ყვავილში ან იმავე მცენარის სხვადასხვა ყვავილებზე. მართალია, ყვავილებში მთელი რიგი ადაპტაციებია განვითარებული, თვით განაყოფიერების თავიდან ასარიდებლად (სახელად **თვითდამტკერვა**), მრავალი სახეობა მაინც განიცდის თვითდამტკერვას, რომელმაც შეიძლება გამოიწვიოს მეტად გამანადგურებელი გენეტიკური ცვლილება მცირე პოპულაციებში.

თვით განაყოფიერების შესამცირებელი ერთი ადაპტაციაა თესლის წარმოქმნელ მცენარეებში არის **თვითსტერილურობა**, რომლის საშუალებითაც თვითდამტკერვა თავიდან არის აცილებული ბუტკოსა და მტკრიანას შორის ბიოლოგიური შეუთავსებლობის საშუალებით (de Nettancourt 1977, Mulcahy and Mulcahy 1985). თვითსტერილური მცენარეები შედგებიან დაწყვილებადი ტიპების საბოლოო რიცხვებისგან, რომელთაგან თითოეულს, განსხვავებული წყება აქვს თვითსტერილური ალელებისა, რომელთაც S-ალელები ეწოდებათ. ორი მცენარე ერთი და იგივე S-ალელით შეუთავსებელია და არ წარმოქმნის თესლს. ამგვარ სისტემებში გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება დამოკიდებულია სხვადასხვა S-ალელების რიცხვზე. დიდ პოპულაციებში მოსალოდნელია, რომ იარსებებს მრავალი კონკურენტობადი დაწყვილების ტიპი, მაგრამ გენეტიკურმა დრეიფმა შეიძლება გამოიწვიოს შედარებით ცოტა დაწყვილების ტიპის არსებობა მცირე პოპულაციებში. იშვიათი და საფრთხეში მყოფი მცენარეებისთვის თვითსტერილური სისტემები ქმნიან შენარჩუნების სიძნელეებს, როგორც გვიჩვენებს ტბისპირა გვირილას მაგალითი.

ტბისპირა გვირილა (*Hymenoxys acaulis*; *Glabra*) საკმაოდ ფართოდ გავრცელებული ხმელეთის სახეობის ყმენოხეს აცაულის-ს ნაირსახეობაა და სტრატეგია-თა ოჯახის წევრია, რომელიც შეიცავს ისეთ ნაცნობ მცენარეებს, როგორიცაა მზესუმზირა, ნარშავი, ბაბუნაწვერა და ქრიზანთემა. (მცენარეთა ტაქსონომიური ნომენკლატურის კონვენციების თანახმად ნაირსახეობის სახელი უნდა იყოს მიცემული აღნიშვნა გლაბრა-თი, რაც მიჰყვება გვარსა და სახეობას.) ყმენოხეს აცაულის გავრცელებულია დასავლეთ კანადის დიდ ნაწილში აშშ-ს დიდ ვაკე-მდე და აღწევს ტეხასამდე. ტბისპირა გვირილა (ნაირსახეობა გლაბრა) მოიპოვება მხოლოდ სამი მცირე პოპულაციის სახით, აქედან ორი, ონტარიოში და ერთი ჩრდილოეთ ოჰაიოში ერის ტბასთან (ნახ. 19-13), სადაც ის იზრდება მხოლოდ მშრალ ადგილებში, დოლომიტიან და კირქვიან ნიადაგებზე ან მშრალ ხრეშიან პრერიებში (DeMauro 1994).

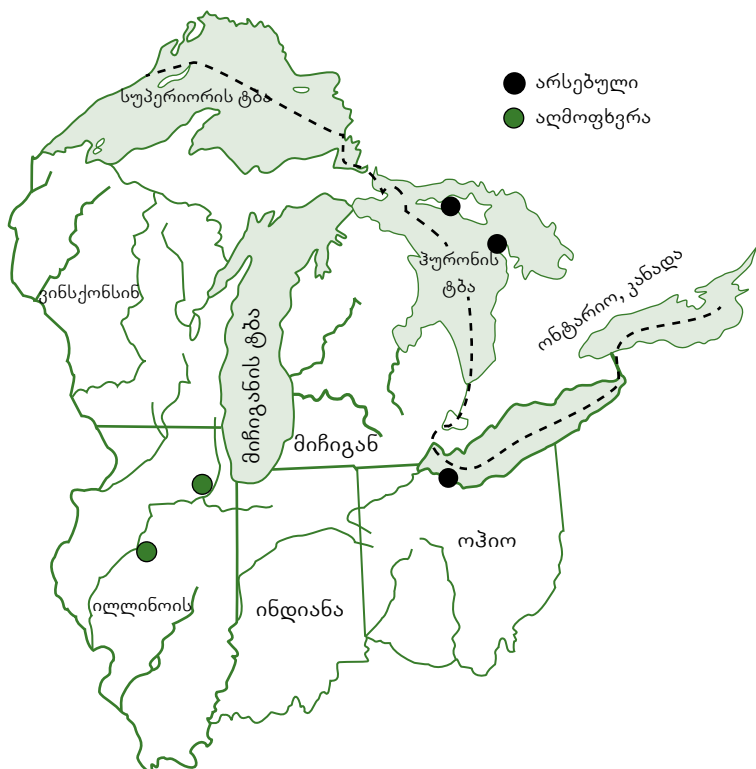
დემაურო (1994) აღწერს ტბისპირა გვირილას პოპულაციების ახლანდელ ისტორიას ილინოისსა და ოჰაიოში. ილინოისის პოპულაცია თითქმის საერთოდ გადაშენდა ადრეული 1970-იანი წლებისთვის, შემცირდა რა დაახლოებით 30 მცენარემდე, რომლებიც სამ მცირე პეტჩში არსებობდნენ. ამ მცენარე-

ბის მიერ არ ინარმოებოდა არც ერთი სიცოცხლისუნარიანი თესლი 1970-იანი წლების განმავლობაში და ზოგი მცენარე გადაყვანილ იქნა ბალებში შენახვისა და კვლევისთვის. 1985 წელს დაიწყო კვლევები ილინოისის მცენარეების ოჰაიოში დარჩენილ სამ მცირე პოპულაციასთან შესადარებლად. გენეტიკურმა კვლევებმა გამოავლინეს თხუთმეტი დაწყვილებადი ტიპის არსებობა ილინოისისა და ოჰაიოს პოპულაციებში. მაგრამ ილინოისის ყველა მცენარე ერთი და იმავე დაწყვილებადი ტიპის აღმოჩნდნენ და შესაბამისად, თვითსტერილურნი. ამასთან, ოჰაიოში გამოკვლეული სამი პოპულაციიდან, გავრცელების ერთ ადგილას აღმოაჩნდა ერთი დაწყვილებადი ტიპი (DeMauro 1993). დემაურომ მიიჩნია, რომ ილინოისის პოპულაცია ერთ დროს ეკუთვნოდა ექსტენსიურ მეტაპოპულაციას, სადაც გაფანტვა საკმარისი იყო ერთი დაწყვილებადი ტიპის ადგილობრივი პოპულაციისთვის სხვა დაწყვილებადი ტიპის ინდივიდთან შესაჯვარებლად. როდესაც მეტაპოპულაცია გაუჩინარდა, დარჩენილმა ადგილობრივმა პოპულაციამ ვეღარ შეძლო თესლის გამოღება რადგან აღარ არსებობდა შეთავსებადი დაწყვილებადი ტიპი. რადგანაც მცენარეს შეუძლია ვეგეტაციური ზრდა, ადგილობრივმა პოპულაციამ შეძლო, შეენარჩუნებინა თავი დროის გარკვეული პერიოდის განმავლობაში. როგორც დემაურო აღნიშნავს, ის უკვე გადაშენებული იყო, სანამ უკანასკნელი ინდივიდი მოკვდებოდა.

ტბისპირა გვირილის აღდგენითი გეგმა მოითხოვდა ორი პოპულაციის დადგენას, რომლიდან თითოეულს, ექნებოდა მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომა, დაახლოებით 1000 მცენარის ოდენობით. ესაა რიცხვი, რომელიც დაადგინა პოპულაციის სიცოცხლის უნარიანობის ანალიზის და სასიცოცხლო ციკლის კვლევებმა. განისაზღვრა, რომ პოპულაციის ეს ზომა შეასრულებდა ბუფერის როლს მცენარეებში გენეტიკური ცვლილების კარგვის წინააღმდეგ. გეგმის კიდევ ერთი მიზანი იყო თანაბრად წარმოეჩინა როგორც ილინოისის, ისე ოჰაიოს პოპულაციები. პოპულაციის გენეტიკური სტრუქტურის გამო, ტრანსპლანტაციისთვის განკუთვნილი ინდივიდები წარმოშობილი უნდა ყოფილიყვნენ 1 ჰიბრიდის თესლიდან ილინოისისა და ოჰაიოს პოპულაციათა საზღვარზე და ველური თესლიდან ოჰაიოსა და ონტარიოდან. ამ ტრანსპლანტაციების ეფექტურობაზე საინტერესო ოპტიმიზმი არსებობს. იმის მიუხედავად, რომ სიკვდილიანობა ძალიან მაღალი იყო, გადარჩენილმა მცენარეებმა იყვავილეს და აგრძელებენ ზრდას.

ცხოველების გამრავლება ტყეობაში

ტყის კარიბუს და ტბისპირა გვირილას შემთხვევაში, სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციები მართალია, მცირერიცხოვანია და საფრთხის წინაშე არიან, არ-



ნახ. 19-13 იშვიათი და საფრთხეში მყოფი ტბისპირა გვირგვინების (ყმენოხის აცაულის ნაირ-სახეობა გლახრა) პოპულაციათა გავრცელება. დღესაც რჩება რამდენიმე დარჩენილი ინდივიდი ილინოისის პოპულაციაში, მაგრამ რადგანაც ისინი ერთი დანაყოფის ტიპის არიან და არ შეუძლიათ თესლის წარმოქმნა, მათი პოპულაცია არსებითად გადაშენებულია. (From DeMauro 1994.)

სებობენ თავიანთი ისტორიული გავრცელების არეალის ნაწილში. ამრიგად, შენარჩუნების ძალისხმევა ყურადღებას ამახვილებს ველური პოპულაციების შენარჩუნებაზე და ინდივიდების ტრანსფერზე ამ პოპულაციებიდან უფრო ხელსაყრელ ადგილებში. ამ შემთხვევებში, გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება დამოკიდებულია ბუნებრივ პოპულაციებში გენეტიკურ ცვლილებაზე და ახალი პოპულაციების შეგროვების უნარზე, რომლებიც ირეკლავენ ამ მრავალფეროვნებას. საუბედუროდ, ზოგიერთი ორგანიზმის ბუნებრივი პოპულაციები იმდენად მცირე და საფრთხის წინაშეა, რომ ფაქტიურად უცნობია, თუ რით უნდა დაიწყოს აღდგენითი პროცესი. ფლორიდული პანტერა (ელის ცონცოლორ ცორაი) მაგალითად, ახლა წარმოდგენილია 50-ზე ნაკლები ინდივიდით სამხრეთ ფლორიდაში. შავფეხიანი ქრცვინი, კალიფორნიული კონდორი და წითური მგელი ამგვარ მაგალითებს წარმოადგენენ. ხშირად ამგვარი სახეობების შენარჩუნების ერთადერთ საშუალებას წარმოადგენს ტყვეობაში გამრავლების პროგრამები, სადაც გარეულ ცხოველებს იჭერენ და აჯვარებენ იმისთვის, რომ წარმოქმნან ნაშიერები, რომლებიც კვლავ შეიძლება გაშვებულნი იყვნენ ბუნებაში (Lacy 1994). ამგვარი პროგრამები ძნელი, ძვირადღირებული და ზოგ შემთხვევაში, არაპრაქტიკულია. მაგალითად, ფლორიდის პანტერის პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი გულისხმობს, რომ დარჩენილი პოპულაცია ზედმეტად მცირეა და ზედმეტად ინბრედული, რომ გაუძლოს აღდგენით ძალისხმევას (Seal and Lacy 1989).

ტყვეობაში გამრავლების პროგრამის წარმატება დამოკიდებულია ქცევისა და ფიზიოლოგიის ყველა ასპექტის შენარჩუნებაზე, რომლებიც მოცემული სახეობის უნიკალურ მახასიათებლებს წარმოადგენენ. ყველაზე გამომწვევ მიზანთაგანი არის პოპულაციაში გენეტიკური ცვლილების შენარჩუნება და შესაძლებლობის შემთხვევაში მისი გაძლიერებაც კი. ეს გამოწვევა კიდევ უფრო ძნელი ხდება იმ ფაქტის გამო, რომ კანდიდატ პოპულაციათა უმრავლესობა მეტწილად უკვე განადგურებული და ინბრედულია. ტყვეობაში მოზინდრე პოპულაციის გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნების პრობლემა შეიცავს როგორც მცირე პოპულაციიდან ამოღებული დაჭერილი ნაწილისგან პოპულაციის კონსტრუირების საჭიროებას, ისე თავად ტყვეობის ვითარებას, რომელსაც შემოჰყავს ახალი სელექციური ფაქტორები, რასაც შეუძლია, შეცვალოს დატყვევებული პოპულაციის ევოლუციური ტრაექტორია. ლეისი (1994) გვთავაზობს ამ უკანასკნელი პრობლემის კარგ მაგალითს. როდესაც ანტილოპები თავისუფლებაში რალაციისგან ფრთხილად, ისინი სწრაფად სცილდებიან გამლიზიანებელს და გარბიან საპირისპირო მიმართულებით გარკვეულ მანძილზე, შემდეგ ჩერდებიან და ხელახლა აკვირდებიან შემთხვევას. ეს ქცევა აშკარად არის ადაპტაცია ისეთ ღია ადგილებში მტაცებლების თავიდან ასაცილებლად, როგორიცაა ვაკეები, სადაც ანტილოპები ბინადრობენ. ქცევა არ არის ადაპტაციური ზოოპარკის ტყვეობაში, სადაც ანტილოპა შეიძლება პირდაპირ გალიას ან კედელს შეასკდეს და სერიო-

ზულად დაზიანდეს. ინდივიდები რომლებიც თავისუფლებაში არ ავლენენ გაქცევით რეაქციებს, უარყოფითად იქნებიან გადარჩეული, რადგან ისინი უფრო ადვილად გახდებიან მტაცებელთა მსხვერპლი, ვიდრე მათი თანამეგობრები, რომლებიც გარბიან. ზოოპარკებში პირიქით, ამგვარი ინდივიდები სელექციურ უპირატესობაში იქნებიან და შედეგად ადგილი ექნება ანტილოპების ჯოგის ევოლუციას განსხვავებული ბუნებრივი ქცევით. თუ ამ ცხოველებს ველურ ბუნებაში გაუშვებთ, მოსალოდნელია, რომ ისინი ძალიან ცუდად გადარჩებიან. ძალიან მნიშვნელოვანი ძალისხმევა ჩატარდა იმ ტექნოლოგიათა განვითარებისთვის, რომ შემცირებულიყო ამგვარი არადადაპირებადი გენეტიკური ცვლილება (e.g., Foose and Ballou 1988, Lacy 1994).

19.9 ალდგენა ხშირად სახეობათა ხელახალ გაცნობას გულისხმობს

როგორც ზემოთ ვნახეთ, საფრთხის წინაშე არსებული სახეობების აღდგენა ხშირად მოიცავს სახეობათა ხელახალ შემოყვანას მისი ადრეული გავრცელების არეალის ფარგლებში. შეიძლება ასევე იქნას გამოყენებული არსებული პოპულაციის გაზრდა დატყვევებული გამრავლებადი ჯოგიდან ან გავრცელების სხვა ადგილებში შემონახული სხვა პოპულაციებიდან.

ხელახალი შემოყვანის პროგრამები რამდენიმე პრობლემის წინაშე დგანან. პირველი, უნდა განისაზღვროს გაშვების ადგილების გარემო პირობები შეინახავენ თუ არა გაშვებულ ინდივიდებს. ტყის კარიბუს შემთხვევაში (იხ. სექცია 19.7), ეს პირობები მოიცავენ მტაცებლებისა და დაავადებათა არსებობას. მრავალ შემთხვევაში, ფაქტორები, რომლებიც იწვევენ გავრცელების არეალის გარკვეული ნაწილიდან სახეობათა აღმოფხვრას, როგორიცაა საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაცია ან ეგზოტიკური სახეობების არსებობა, შეიძლება კვლავ იქნას შენარჩუნებული, რა შემთხვევაშიც საჭირო ხდება გარკვეული შეთავსება ამ ფაქტორებთან. სხვა შემთხვევებში, სახეობები შეიძლება დაკარგულ იქნან არეალიდან უნიკალურ მოვლენათა სერიების შედეგად, როგორიცაა სასტიკი გვალვა, რომელსაც მოჰყვება სწრაფი ზრდა რომელიმე მტაცებლის პოპულაციაში (გაიხსენეთ დედალი როჭოს შემთხვევა 19.1 ნაწილში) და მათი ხელახალი შემოყვანა შეიძლება უფრო მეტად ისეთი პოპულაციის დამკვიდრების საკითხი იყოს, რომელიც აჭარბებს მინიმალურად სიცოცხლისუნარიანი პოპულაციის ზომას. ხელახალი შემოყვანის სიძნელეები გადალახულ იქნა მთელ რიგ შემთხვევებში, როგორც ჩვენ ვნახეთ. მოდით, ერთი პროგრამა შედარებით დეტალურად განვიხილოთ.

ამერიკული ყარსაყის შემოყვანა კანადის პრერიებში

ამერიკული ყარსაყი (*Vulpes velox*) არის მცირე ზომის მელა, რომელიც ისტორიულად ბინადრობდა დასავლეთ აშშ-ს ცენტრალურ ნაწილში და სამხრეთ ალბერტასა და სასკაჩევანის პრერიებში კანადაში. მელა გაუჩინარდა კანადიდან ადრეულ 1930-იან წლებში და მისი გავრცელების არეალი გადაადგილდა სამხრეთისკენ ამ დროის განმავლობაში, უპირველესად პრერიათა ეკოსისტემის განადგურების გამო, რაც გამოწვეული იყო საფლის მეურნეობის განვითარების გამო. ახლა ამერიკული ყარსაყის გავრცელება შემოფარგლულია ვაიომინგის, ნებრასკას, კოლორადოს, კანზასის, ნიუ მეხიკოს და ტეხასის ვაკეებში (ნახ. 19-14). ეს არეალი მდებარეობს მონათესავე სახეობის ამერიკული მელის (*Vulpes macrotis*) გავრცელების არეალის ჩრდილოეთით. ამერიკული ყარსაყი ნადირობს მცირე ძუძუმწოვრებზე და ფრინველებზე, რომლებსაც ისინი ძირითადად ღამე იჭერენ. ისინი თავად არიან კოიოტების (*Canis latrans*), ბერკუტის (*Aquila chrysaetos*) და მაჩვების (*Taxidea taxus*) მსხვერპლი.

კარბინმა და სხვებმა (1994) მოგვანოდეს იმ პროგრამის შესანიშნავი აღწერა, რომელიც განხორციელდა ამერიკული ყარსაყის ხელახლა შესაყვანად ალბერტასა და სასკაჩევანში და რასაც ჩვენ აქ მოგვანოდებთ. პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ფართო კვლევა შეიცავდა ხელახალი გაცნობის სამ შესაძლო ადგილს და შეყვანა დაიწყო 1987 წელს. ზოგი გაშვებული ცხოველი მიღებული იყო ტყვეობაში გამრავლების პროგრამებიდან, რომელიც დაწყებული იყო სახეობათა ახალანდელი გავრცელების არეალის ჩრდილოეთ ნაწილში (უაიომინგი, კოლორადო და სამხრეთ დაკოტა) დაჭერილი ინდივიდებისგან. სხვა ცხოველები აყვანილნი იყვნენ პირდაპირ ამ არეალიდან და გადაყვანილნი იყვნენ ახალი შეყვანის ადგილებში. გაშვებული ცხოველების დიდ ნაწილს მიმაგრებული ჰქონდათ რადიო აპარატები ისე, რომ შესაძლებელი ყოფილიყო მათი გადაადგილების მონიტორინგი. გამოყენებულ იქნა ორი სახის გაშვების სტრატეგია. ზოგ შემთხვევაში ცხოველები გადაყვანილნი იქნენ გაშვების ადგილზე და მოთავსებულნი პრერიაში კონსტრუირებულ შემოღობილ არეალში. მელიებმა ამ არეალებში რამდენიმე თვე დაყვეს, სანამ გამრავლდებოდნენ, რის შემდეგაც ზრდასრულები და ახალგაზრდები გაუშვეს ბუნებაში. ამ სახის გაშვების სტრატეგიას ეწოდება რბილი გაშვება. შემთხვევათა უმეტესობაში მელიები უბრალოდ გადაიყვანეს გამრავლების ადგილიდან ან წყარო პოპულაციიდან ხელახალი შეყვანის ადგილას, სადაც ისინი გაუშვეს. ეს სტრატეგია ცნობილია ინტენსიური შეყვანის სახელით. აღმოჩნდა, რომ არ იყო არანაირი განსხვავება გადარჩენაში გაშვების ორ მოდელს შორის.



ნახ. 19-14 ამერიკული ყარსაყის (*Vulpes velox*) გავრცელების არეალი. ხელახალი შემოყვანის კანდიდატი ადგილები სამხრეთ ალბერტასა და სასკატჩევანში არიან აღნიშნული ციფრებით 1-4-მდე. მონათესავე სახეობის ამერიკული მელა (*Vulpes macrotis*) ბინადრობს ამერიკული ყარსაყის სამხრეთით. (From Carbyn et al. 1994.)

ხელახალი შეყვანის პროგრამის შედეგები დამაიმედებელია. ცხრილი 19-4 გვანვძის რეზიუმეს 155 ინტენსიურად შეყვანილი მელიის გადარჩენისა, რომლებზეც მორგებული იყო რადიო გადამცემები. ბუნებაში დაჭერილი ინივიდები გაცილებით უკეთ ბინადრობდნენ, ვიდრე ისინი, რომლებიც მოვიდნენ ტყვეობაში გამრავლების ჯგუფებიდან. გაშვების დროც ასევე ახდენდა გავლენას ტყვეობაში გაზრდილი მელიები გადარჩენაზე. კოიოტების, გაშვებულ მელიებზე ცნობილი მონადირეების მტაცებლობის გავლენა შეადგენდა დაახლოებით ერთ მესამედს. ახლანდელი პოპულაციის განსაზღვრული ზომა არეალში არის 150-225 (Carbyn et al. 1994). უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ჯერ კიდევ უცნობია დაიმკვიდრებს თუ არა სახეობა პერმანენტულ საბინადროს ამ არეალში.

აქ ჩვენ განვიხილეთ რიგი მნიშვნელოვანი საკითხებისა შენარჩუნებისა და აღდგენის თაობაზე, რომლებიც დაკავშირებული არიან პოპულაციის დინამიკასთან. სხვა მიდგომები შენარჩუნებასთან დაკავშირებით ასევე მნიშვნელოვანია. ხშირად სასურველია მთლიანი თანასაზოგადოებების ან ეკოსისტემების შენარჩუნება ან აღდგენა. მართლაც, როგორც უკვე ვახსენეთ ზემოთ, სახეობათა ხელახალი შემოყვანის შესახებ ჩვენი მსჯელობისას, საჭიროა იმაზე ზრუნვა, რომ ხელახალი შეყვანის ადგილის ეკოლოგიურმა პირობებმა შეინახონ ხელახლა შემოყვანილი პოპულაცია. ეს მოითხოვს ცოდნას არა მარტო სახეობის ეკოლოგიური თვისებებისა, არამედ ასევე მცენარეებისა და ცხოველების მახასიათებლებისა ხელახალი შეყვანის ადგილებში. აღდგენაში დაინტერესებულთა ერთ-ერთი ყველაზე

ცხრილი 19-4 ამერიკული ყარსაყის (*Vulpes velox*) გადარჩენა არაინტენსიური და ინტენსიური შეყვანის შემდეგ

გაშვების სტრატეგია	რადიო გადამცემიანთა რიცხვი	გადარჩენა		
		6 თვემდე	12 თვემდე	24 თვემდე
რბილი	45	25/45 = 55%	14/45 = 31%	6/45 = 13%
მაგარი	155	52/155 = 34%	20/117 = 17%	5/43 = 12%

(From Carbyn et al. 1994.)

მნიშვნელოვანი დაინტერესება არის ბიომრავალფეროვნების შენარჩუნება, რაც ყველაზე მარტივად სახეობათა რიცხვით იზომება (სახეობათა სიმდიდრე). ეკოლოგიური მრავალფეროვნების პრინციპი

უფრო დეტალურად განხილული იქნება წიგნის მეექვსე ნაწილში თანასაზოგადოებათა ეკოლოგიაზე საუბრისას. ჩვენ ხელახლა განვიხილავთ შენარჩუნებისა და აღდგენის იდეებს ამ კონტექსტში.

დასკვნა

1. გადაშენება ბუნებრივი პროცესია. ნამარხი მონაცემები გვიჩვენებენ, რომ გლობალური გადაშენების მოვლენებს, ეგრეთ წოდებულ მასობრივ გადაშენებას, ადგილი ჰქონდა სულ მცირე, ორჯერ უკანასკნელი 570 წლის განმავლობაში. ზოგს სჯერა, რომ ჩვენ ახლა ვიმყოფებით კიდევ ერთი მასობრივი გადაშენების პროცესის შუა პერიოდში, რომელიც ადამიანის საქმიანობითაა გამოწვეული. ადამიანების მიერ გამოწვეულ გადაშენებას ანთროპოგენული გადაშენება ეწოდება. ფონობრივი გადაშენება არის დარღვევების დაბალი დონე, რაც უმეტესობა პოპულაციებს ახასიათებთ.

2. გადაშენება შეიძლება გამოწვეული იყოს ისეთი ძლიერი გამღიზიანებლების მიერ, როგორიცაა ვულკანური ამოფრქვევა, ხანძრები ან წყალდიდობები. შეიძლება გამოწვეული იყოს ერთი სახეობის მიერ მეორის ზედმეტი ექსპლუატაციით და პოპულაციათა ისეთი ინტერაქციებით, როგორიცაა მტაცებლობა და კონკურენცია. ადგილობრივი სახეობების გადაშენებას შეიძლება ადგილი ჰქონდეს, როდესაც არა ადგილობრივი მცენარე ან ცხოველი შემოყვანილია მათ გარემოში. ადამიანები ინვევენ გადაშენებას ზედმეტი ექსპლუატაციით და საბინადრო გარემოს განადგურებით.

3. მცირე პოპულაციები, როგორც წესი, გადაშენების უფრო დიდი რისკის წინაშე დგანან ვიდრე დიდი პოპულაციები. სახეობები, რომლებსაც დიდი გეოგრაფიული გავრცელების არეალი აქვთ, ხშირად გადაშენების ნაკლები რისკის წინაშე დგანან, ვიდრე სახეობები, რომლებიც შეზღუდულნი არიან ერთ ან ორ პოპულაციამდე.

4. გადაშენების ალბათობა შეიძლება წინასწარ იყოს განსაზღვრული შემდეგი ფორმულის გამოყენებით $p_i(t) = [bt/(1+bt)]^N$, სადაც b არის შობადობის დონე, არის პოპულაციის ზომა და t არის დრო. გადაშენების დრო შეიძლება გამოთვლილი იყოს შემდეგი ფორმულის საშუალებით $T = 2/Vc [(K - 1/c) - \ln K]$, სადაც $c = 2r/V - 1$ და V არის მერყეობა ზრდის თანდაყოლილ ტემპ რ-ში. ეს განტოლება გვიჩვენებს ურთიერთობას გარემოებით ცვლილებასა და პოპულაციის ზომას შორის. დიდ პოპულაციას, რომელიც განიცდის დიდ გარემოებით სტოქსტიკურობას, შეიძლება ჰქონდეს გადაშენების ნაკლები დრო, ვიდრე მცირე პოპულაციას უფრო სტაბილურ გარემოში.

5. პოპულაციითა მოქნილობა არის დრო, რაც სჭირდება პოპულაციას წონასწორობასთან დაბრუნებისთვის მას შემდეგ, რაც იგი გადახრილია წონასწორობიდან გარემოს დარღვევების გამო. ხანგრძლივ სიცოცხლისუნარიან ცხოველებს სხეულის დიდი ზომით, როგორც წესი, დაბალი მოქნილობა აქვთ, ვიდრე ხანმოკლე სიცოცხლისუნარიან, პატარა სხეულის ცხოველებს.

6. კუნძულებზე არსებული პოპულაციების კვლევა გულისხმობს, რომ პოპულაციები გახდნენ უფრო მგრძნობიარე გადაშენებისადმი, როდესაც ისინი პროგრესირებენ ტაქსონთა ციკლში. მიჩნეულია, რომ სახეობათა კონკურენტული უნარი მცირდება პოპულაციის ასაკთან ერთად.

7. კონსერვაციული ბიოლოგიის მიზანი არის ბუნებრივი სამყაროს საბინადრო გარემოსა და გენეტიკური მრავალფეროვნების შენარჩუნება. აღდგენის ეკოლოგია არის დამატებითი ქვესფერო ეკოლოგიისა, რომელიც იყენებს ეკოლოგიურ პრინციპებს საფრთხეში არსებული სახეობების სტრატეგიების დასაწესად და ეკოსისტემების გაუმჯობესების დახმარებისთვის.

8. რადგანაც შენახვის პრობლემები წარმოშობილია საბინადრო გარემოს ფრაგმენტაციისგან, მეტაპოპულაციის კონცეფცია ცენტრალური საკითხი გახდა კონსერვაციულ ბიოლოგიაში, ჩანაცვლებს რა კუნძულოვანი ბიოგეოგრაფიის თეორიას შენარჩუნების თეორიისა და პრაქტიკის საფუძვლით.

9. პოპულაციის სიცოცხლისუნარიანობის ანალიზი (PVA) არის იმის განსაზღვრის პროცესი, გამოიწვევს თუ არა გარკვეული აღდგენა და გაუმჯობესების სტრატეგია წარმატებას. PVA მოიცავს ინფორმაციის განხილვას პოპულაციის სასიცოცხლო ციკლის ყველა ასპექტიდან.

10. მცირე და საფრთხის წინაშე არსებული სახეობების გენეტიკურ მრავალფეროვნების მენეჯმენტი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ამ სახეობათა გადარჩენისთვის. თვითსტერილურობა მცენარეებში ხშირად ინვესს იზოლირებულ პოპულაციებს, რომლებსაც აქვთ მხოლოდ ერთი დანყვილებადი ტიპი. ამგვარი პოპულაციების აღდგენა მოითხოვს სხვა, განსხვავებული დანყვილებადი ტიპების მქონე სახეობებთან შეჯვარებას. არათავისუფალი გამრავლების პროგრამები გამოიყენებიან ისეთ შემთხვევებში, რომლებშიც ბუნებრივი პოპულაციები ძალიან იშვიათი და დიდ საფრთხეში მყოფნი არიან.

საპარჯიშოები

1. ვთქვათ, თქვენ დგახართ საფრთხეში ჩავარდნილი სახეობის დასაცავი გეგმის შედგენის პრობლემის წინაშე. სახეობა ბინადრობს საფრთხეში არსებულ არეალში თქვენს სახლთან ახლოს.

გააკეთეთ ჩამონათვალი ყველა სხვადასხვა ინდივიდისა, რომელთა ჩართვაც მოგიწევდათ ამ პროექტში, იმისთვის, რომ წარმატებული გაგეხადათ ის. რა გავლენას მოახდენდა თქვენ გეგმებზე მომავალი კონგრესის არჩევნები იმ ოლქში, რომელიც შეიცავს ამ საფრთხეში არსებულ არეალს? ახსენით, როგორ გამოიყენებდით სახეობის შესახებ მიღებულ ეკოლოგიურ ინფორმაციას (ინფორმაცია, რომელიც თქვენ მიიღებული გექნებათ სავარაუდოდ ამ წიგნის დასრულებისას!) იმ დამგეგმავებთან შეხვედრებზე, რომლებიც შეიცავენ ადგილობრივ ბიზნესისა და რელიგიური ლიდერებს.

2. დაწერეთ გადაშენების პროცესის ახსნა, როგორ ზემოქმედებენ ადამიანები ამ პროცესზე. დაწერეთ ასევე ანთროპოგენული გადაშენების შესაძლო ეფექტები, რომელსაც თქვენ წარუდგენთ ძალაუფლებიანი სენატორის კონგრესულ შტაბს.

3. განტოლება (19-1) გვიჩვენებს, რომ შობადობის ბ დონე და შესაბამისად, სიკვდილიანობის დ დონე არ არის დამოკიდებული პოპულაციის ზომაზე. გამოიყვანეთ ფორმულა გადაშენების ალბათობისა, რომელშიც დ მცირდება მაშინ, როდესაც პოპულაციის ზომა იზრდება. გრაფიკზე გადაიტანეთ გადაშენების ალბათობა -ის გარკვეულ დიაპაზონზე. (მინიშნება: დაიწყეთ მარტივი ხაზოვანი შემცირებით ბ-ში.)

4. (19-2) განტოლების გამოყენებით გამოთვალეთ იმ პოპულაციის გადაშენების დრო, რომელსაც შემდეგი მახასიათებლები აქვს $r = 1,2$ $K = 120$ $V = 10$.

5. ბიბლიოთეკის ან ისეთი სხვა წყაროების გამოყენებით, როგორიცაა ჟორლდ ჭიდე ჭებ (მსოფლიო ქსელი – ინტერნეტში ტელეკომუნიკაციების საშუალება) იპოვეთ ინფორმაცია სახეობათა შესახებ რომლებისთვისაც აღდგენის პროექტი დაგეგმილია ან ხორციელდება. დაწერეთ მოკლე რეზიუმე იმ გამოწვევებისა, რომლებიც არსებობს გარკვეული სახეობის შენარჩუნებისა და მიმოხილვა მიდგომებისა, რომლებიც დაგეგმილი ან განხორციელებულია.

ნახილი 5

პოპულაციების ინტერაქციები



აეოთხე ნაწილში ჩვენ ვნახეთ, თუ როგორ არიან სტრუქტურირებულნი ერთეული პოპულაციები დემოგრაფიულად, სივრცობრივად და გენეტიკურად. პოპულაციები არ არსებობენ სხვა პოპულაციებისგან იზოლირებულად. სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმები ურთიერთქმედებენ ერთმანეთთან რესურსებისთვის ბრძოლის, მტაცებლობის და სხვა პროცესების საშუალებით და ეს ინტერაქციები გავლენას ახდენენ არა მარტო ურთიერთქმედების ინდივიდუალურ მონაწილეებზე, არამედ ასევე მათ პოპულაციებზეც. აქ მეხუთე ნაწილში ჩვენ განვიხილავთ ამ ინტერაქციათა ბუნებას.

რესურსების მოხმარება ყველა ცოცხალი ორგანიზმის არსებითი ფუნქციაა. რესურსი-მომხმარებლის ურთიერთობა ენერგიის პირდაპირ ტრანსფერს წარმოადგენს ერთი ორგანიზმიდან მეორეში. რესურსი-მომხმარებლის ინტერაქციათა ზოგადი ბუნება აყალიბებს ურთიერთქმედებას პოპულაციებს შორის. რესურსი-მომხმარებლის ინტერაქციათა ზოგადი ბუნება განხილული იქნება მეოცე თავში, ხოლო შეზღუდული რესურსებისთვის ორი ან მეტი სახეობის კონკურენცია 21-ე და 22-ე თავების განხილვის საგანი იქნება. 21-ე თავში ჩვენ ვნახავთ, თუ როგორ გავლენას ახდენს კონკურენცია ზოგიერთი კონკურირებადი სახეობის პოპულაციათა ზრდაზე და როგორ გავლენას ახდენენ გამლიზიანებლები და სხვა ფაქტორები კონკურენციის შედეგებზე. 22-ე თავში ჩვენ წარმოგიდგენთ კონკურენციის რამდენიმე მაგალითს, რაც დაკვირვებულ იქნა ბუნებაში.

სახეობათა ერთ-ერთი ყველაზე არსებითი ურთიერთქმედება არის მტაცებლობა, რომელიც განხილული იქნება 23-ე თავში. მტაცებლობის ეფექტები ძლიერ უარყოფითია ერთ მონაწილეზე – მსხვერპლზე და ძლიერ დადებითია მეორეზე – მტაცებელზე. ჩვენ ვნახავთ, რომ მტაცებელი-მსხვერპლის დინამიკას მნიშვნელოვანი გამოყენება აქვს პარაზიტთა კონტროლისას. 24-ე თავში ჩვენ განვიხილავთ მცენარე-ბალახისმჭამელის და მტარებელი-პარაზიტის პოპულაციათა დინამიკას, რომლებიც მტაცებლობისგან განსხვავებით, აუცილებლად არ იწვევენ მტარებლის სიკვდილს. ბალახის მჭამელობისა და პარაზიტიზმის პოპულაციათა შედეგები წარმოადგენენ ამ თავის მთავარ საკითხებს. ჩვენ ასევე განვიხილავთ ადამიანის მთელი რიგი დაავადებების პოპულაციათა დინამიკას. 25-ე თავში ჩვენ ვისაუბრებთ ურთიერთქმედებაზე, რომელშიც ორივე მონაწილე მოგებას ნახულობს. ამგვარ ინტერაქციებში წარმოშობილი ადაპტაციები ყველაზე გამორჩეულია ბუნებაში.

თავი 20



რესურსები და მომხმარებლები

გზამკვლევი კითხვები

- რომელია სახეობათა ურთიერთქმედების ოთხი ძირითადი ტიპი?
- რა განსხვავებაა აღდგენად და აღუდგენელ რესურსებს შორის?
- რა სამი სახის აღდგენადი რესურსი არსებობს?
- რა არის შეზღუდული რესურსები?
- რა ხუთი ტიპის მომხმარებელი არსებობს?
- როგორ შეიძლება პოპულაციის ზრდის ტემპი და რესურსების მოწოდების ტემპი დინამიკურად დაწვევად იქნას მათემატიკური მოდელების გამოყენებით?
- რა ხდის მონოდის განტოლებას მომხმარებელი-რესურსის მარტივ სისტემათა მოდელირების ბიოლოგიურად ვარგის გზად?
- როგორ შეუძლია ეკოლოგს, ექსპერიმენტალურად განსაზღვროს ორ რესურსიან სისტემაში კრიტიკული რესურსის დონე?
- როგორ შეიძლება ორი რესურსი მოვიდეს ერთმანეთთან ურთიერთქმედებაში მომხმარებელი პოპულაციის ზრდის ტემპის განსაზღვრად?

მრავალი სახის ინტერაქციები პოპულაციებს შორის მოიცავენ რესურსთა მოხმარებას. კონკურენციული ინტერაქციები მოიცავენ მომხმარებელთა რამდენიმე პოპულაციას, რომლებიც კონკურირებენ ერთმანეთთან ერთი ან მეტი რესურსისთვის. ზოგიერთ შემთხვევაში, როგორცაა მტაცებლობა, ერთი მონაწილე ურთიერთქმედებისა არის რესურსი (მსხვერპლი) და მეორე მომხმარებელი (მტაცებელი). ბალახის მჭამელები და პარაზიტები მოიხმარენ თავიანთი საკვები მცენარეებისა და მტარებლების ნაწილებს. მუტუალისტური ურთიერთობები, როგორცაა ურთიერთობა მცენარეებსა და მათ დამტვერავებს შორის, მოიცავს რესურსთა პროდუქციასა და მოხმარებას, როგორც ურთიერთქმედების ნაწილს. ხშირად რესურსების მახასიათებლები და ხელმისაწვდომობა აყალიბებენ ურთიერთქმედებას. ამ თავში ჩვენ აღვწერთ სხვადასხვა სახის რესურსს, მოგაწვდით რესურსი-მომხმარებლის ინტერაქციათა ზოგად მიმოხილვას

პოპულაციათა ზრდის კონტექსტში და ავხსნით, თუ როგორ შეუძლიათ რესურსებს, შეზღუდონ პოპულაციის ზრდა.

მომხმარებელი-რესურსების დინამიკის განხილვის დაწყებამდე, ჩვენ მოვახდენთ პოპულაციათა ინტერაქციების სხვადასხვა ტიპების რეზიუმირებას (სექცია 20.1). ასევე მნიშვნელოვანია გავაცნობიეროთ, რომ ამ ინტერაქციებს აქვთ შედეგები რამდენიმე დონეზე. ცხადია, არსებობს ურთიერთქმედების ეფექტი მასში მონაწილე ინდივიდზე. ეს ყველაზე დრამატულად შეინიშნება მტაცებელი-მსხვერპლის ურთიერთქმედებისას, სადაც ერთი მონაწილე კვდება. მაგრამ არსებობს ინდივიდუალური ეფექტი ყველა სახის ინტერაქციებში. ზოგმა კონკურირებელმა ურთიერთქმედებამ შეიძლება მოიცვას პირდაპირი აგრესიული ქცევა კონკურენტადი პოპულაციების ინდივიდებს შორის. ინდივიდუალურ მცენარეებზე, ცხადია, გავლენას ახდენს ფოთლებისა და ღეროს კარგვა ბალახისმჭამელო-

ბის შედეგად და მასპინძლებიც გრძნობენ თავიანთი პარაზიტების ზეგავლენას. მაგრამ ინტერაქციებს ორგანიზმებს შორის გავლენა აქვთ ასევე პოპულაციათა დონეზე. კონკურენციამ ერთი სახეობის ინივიდებს შორის შეიძლება შედეგად გამოიღოს კლება პოპულაციის ზრდის ტემპში. როდესაც ერთი სახეობა მეორეზე აღმატებული კონკურენცია, მან შეიძლება გამოდევნოს თავისი კონკურენტი არეალიდან. მტაცებლები ამცირებენ მათი მსხვერპლის პოპულაციის ზომას. ბალახისმჭამელობის, პარაზიტიზმის და მუტუალიზმის ზეგავლენა პოპულაციის დონეზე, როგორც ჩვენ ვნახავთ, ხშირად ძნელად დასაკვირვებელია. თუმცა მიუხედავად ამისა, ამგვარი ეფექტები ეჭვგარეშე მნიშვნელოვანია. კონკურენციისა და მტაცებლობის განხილვისას (21-23 თავები) ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ უპირველესად პოპულაციათა ინტერაქციის შედეგებზე. ბალახისმჭამელობის, პარაზიტიზმისა და მუტუალიზმის განხილვისას, ჩვენ მეტ ყურადღებას მივაქცევთ ინდივიდის რეაქციას ურთიერთქმედებაზე, გავაკეთებთ რა მახვილს იმაზე, თუ როგორ შეუძლიათ ამ ინდივიდულურ რეაქციებს გავლენა მოხდინონ პოპულაციის მახასიათებლებზე.

ასევე, სანამ გავაგრძელებდეთ, ჩვენ უნდა გავაკეთოთ კომენტარი ტერმინების „პოპულაცია“ და „სახეობა“ გამოყენების თაობაზე წიგნის ამ ნაწილში. ადრე ჩვენ განვსაზღვრეთ პოპულაცია როგორც ერთი სახეობის ორგანიზმთა ჯგუფი, რომელიც იკავებს გარკვეულ, ბუნებრივი ბარიერებით შემოსაზღვრულ ან ეკოლოგიის მიერ ხელოვნურად შემოსაზღვრულ არეალს. სახეობა არის ჯგუფი, აქტიურად ან პოტენციურად შეჯვარებადი პოპულაციებისა, რომელიც იზოლირებულია რეპროდუქტიულად სხვა ამგვარი ჯგუფებისგან. ჩვენ შეგვიძლია დროდადრო მოვახდინოთ ამ ტერმინების გაიგივება მეტი სიმარტივისთვის, მაგრამ მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერება, რომ კონკურენციისა და მტაცებლობის მათემატიკურ მოდელებთან მიმართებაში ჩვენ ვგულისხმობთ ადგილობრივ პოპულაციას და არა ინტერაქციაში მონაწილე სახეობის ყველა პოპულაციას. ევოლუციური პროცესების განხილვისას, ჩვენ გამოვიყენებთ სიტყვას „სახეობა“.

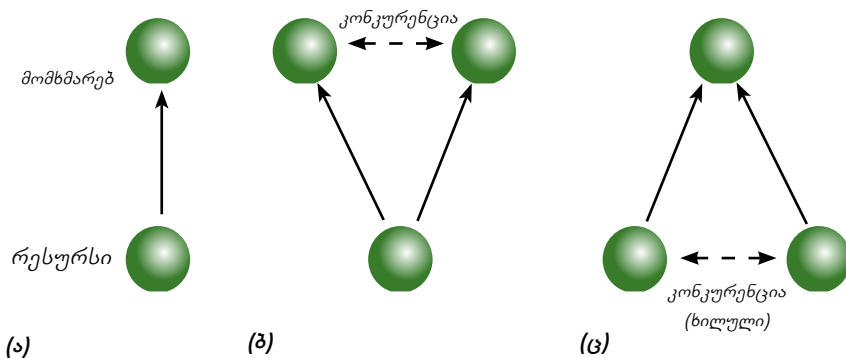
20.1 ინტერაქციაში მათში მონაწილე სახეობაზე გავლენის მიხედვით, შეიძლება დაიყოს კატეგორიებად

ჩვენ შეგვიძლია, მარტივად მოვათავსოთ სახეობათა ურთიერთქმედება ოთხიდან ერთ-ერთ, ზოგად კატეგორიაში, რომელიც ეფუძნება მონაწილე სახეობებზე ინტერაქციის ეფექტებს (ცხრილი 20-1). ერთ-ერთი ყველაზე ცხადი ინტერაქციათაგანი არის ის, რომელშიც ერთი სახეობის ინივიდები მოიხმარენ მეორე სახეობის ინივიდებს. ამ მომხმარებელი-

ცხრილი 20-1 სახეობათა შორის ურთიერთობათა კატეგორიები		
ინტერაქციის ტიპი	ინტერაქციათა ეფექტები	
	I სახეობაზე	II სახეობაზე
კონკურენცია	უარყოფითი (—)	უარყოფითი (—)
მომხმარებელი-რესურსი	დადებითი (+) მომხმარებლისთვის	უარყოფითი (—) რესურსისთვის
დეტრიტისმჭამელი-დეტრიტი	დადებითი (+)	ინდიფერენტული (0)
მუტუალიზმი	დადებითი (+)	დადებითი (+)

რესურსის ინტერაქციებს აქვთ უარყოფითი ეფექტი ერთ-ერთ მონაწილეზე და დადებითი მეორეზე. ამ ინტერაქციის ერთ-ერთი ყველაზე თვალსაჩინო მაგალითი არის მტაცებლის (მომხმარებელი) და მსხვერპლის (რესურსი; იხ. თავი 7) ინტერაქციები, მაგრამ ცხენის მიერ ბალახის ძოვა, კოლოს მიერ სისხლის წოვა ან მუხლუხოს მიერ ფოთლის ჭამა არანაკლები ურთიერთქმედებაა მომხმარებლისა და რესურსისა. მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციები პირდაპირ აკავშირებენ სახეობებს ბუნებაში (ნახ. 20-1ა). მტაცებლობა, ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი, მათ შორის, დაავადებები, მნიშვნელოვანი მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციებია, რომლებიც განხილულია წიგნის ამ ნაწილის სხვადასხვა თავში. (აქვე უნდა იქნას აღნიშნული, რომ ერთი ტიპის, განსხვავებული მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციები თავს იჩენენ ზოგიერთ პოპულაციაში. ამ ინტერაქციებს **კანიბალიზმი** ეწოდება.)

როდესაც ურთიერთობები ორი ან მეტი სახეობის ინივიდებს შორის უარყოფითი შედეგების მომტანია ყველა მონაწილე სახეობისთვის, ამ ინტერაქციას **კონკურენცია** ეწოდება. კონკურენციას ადგილი აქვს, როდესაც მრავალი სახეობა იღწვის ერთი და იგივე რესურსებისთვის და ის დებრესიული გავლენა, რომელსაც თითოეული ახდენს საზიარო რესურსების ხელმისაწვდომობაზე, საპირისპირო გავლენას ახდენს სხვებზე. კონკურენცია შეიძლება წარმოდგენილი იყოს სქემატურად ნახ. 20-1ა-ში ნაჩვენები მარტივი მომხმარებელი-რესურსის რგოლის გაფართოვებით ისე, რომ იგი მოიცავდეს ერთზე მეტ მომხმარებელს, როგორც ნაჩვენებია ნახ. 20-1ბ-ში. როგორც წესი, ინდივიდები კონკურირებენ არაპირდაპირ, თავიანთი საერთო ეფექტებით საზიარო რესურსებზე. შედარებით ნაკლებად ხშირია, როდესაც მომხმარებლებს შეუძლიათ, მომგებიანად დაიცვან რესურსები, კონკურენტები შეიძლება პირდაპირ ინტერაქციაში შევიდნენ ერთმანეთთან სხვადასხვა ანტაგონისტური ქცევების საშუალებით. ზოგიერთ შემთხვევაში, ორი სახეობა, რომლებიც



ნახ. 20-1 სახეობებს შორის ურთიერთობების სქემატური დიაგრამა, რომელიც ჩართულია (ა) რესურსი-მომხმარებლის ინტერაქციებში, (ბ) კონკურენციაში და (გ) არაპირდაპირ კონკურენციაში. მუქი ისრები აღნიშნავენ მომხმარებლის მიმართულებას, წყვეტილი ხაზები აღნიშნავენ კონკურენტებს.

მომხმარებელი ერთი მომხმარებლის მიერ, შეიძლება კონკურირებდნენ ერთმანეთთან, თუ მომხმარებელი ერთი მეორეზე მეტ უპირატესობას ანიჭებს (ნახ. 20-1ც; იხ. ნახ. 21-16). ჩვენ განვიხილავთ ამ სიტუაციას და კონკურენციის სხვა ასპექტებს 21-ე და 22-ე თავებში.

ორგანიზმებს, რომლებიც მოიხმარენ დეტრიტს – მკვდარი ორგანიზმების გახრწნად ორგანულ ნივთიერებას, აქვთ სპეციალური ურთიერთქმედება თავიანთ რესურსთან. დეტრიტი არ არის ცოცხალი და ამრიგად მომხმარებელს არ შეუძლია, ჰქოდეს გავლენა მის ზრდასა და ქცევაზე. ეს **დეტრიტ-ისმჭამელი-დეტრიტის** ურთიერთობა ინვეს დადებით ეფექტს დეტრიტის მჭამელისთვის და ეფექტი არ აქვს დეტრიტისთვის.

ზოგჯერ ინტერაქცია შედეგად დადებით ეფექტს გამოიწვევს ყველა მონაწილისთვის. ყვავილები ამარაგებენ ფუტკრებს ნექტრით, ხოლო ფუტკრებს გადააქვთ მტვერი მცენარეებს შორის და გავლენას ახდენენ განაყოფიერებაზე. მიკორიზულ სოკოს გამოაქვს არაორგანული საკვები ნივთიერებები ნიადაგიდან, რომლის გამოყენებაც მცენარეებს შეუძლიათ, ხოლო მცენარეები აწვდიან თავიანთ სოკოვან პარტნიორებს კარბოჰიდრატებს. ამ ინტერაქციებს **მუტუალიზმი** ეწოდება. შემთხვევათა უმეტესობაში, მუტუალიზმის მონაწილე თითოეული მხარე სპეციალიზებულია მეორისთვის დამატებითი ფუნქციის შესრულებაში. სირსვლების (იხ. ნახ. 1-11) ფოტოსინთეზური წყალმცენარეები ჯგუფდებიან სოკოებთან, რომლებსაც შეუძლიათ, მოიპოვონ საკვები ნივთიერებები რთული სუბსტრატებიდან, როგორიცაა ხის ქერქი და ქვიანი ზედაპირი. ამგვარ დაჯგუფებებს, რომლებშიც წევრები ერთად ქმნიან გარკვეულ თანასაზოგადოებას, **სიმბიოზი** ეწოდება – სიტყვასიტყვით „ერთად ცხოვრება“.

ყველაზე ფუნდამენტურ დონეზე სახეობათა ინტერაქციები მოიცავენ ინდივიდუალური ორგანიზმების ურთიერთქმედებებს. როდესაც ინტერაქციას დადებითი ან უარყოფითი ეფექტი აქვს, როგორც მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციებისას, ეს შეიგრძნობა მონაწილე ინდივიდების მიერ. ეფექტის ძალა მერყეობს ინტერაქციის ტიპთან ერთად. მტაცებლობის შემთხვევაში ეფექტი ცხადია:

ინტერაქციით ერთი მონაწილე მოგებას ნახულობს, ხოლო მეორე — კვდება. ბალახის მჭამელობაში მაშინ, როდესაც მცენარე, რომლითაც ბალახისმჭამელი იკვებება, შეიძლება განიცდიდეს უარყოფით ეფექტს ინტერაქციიდან, თუმცა ეს ეფექტი, როგორც წესი, არ არის სიკვდილი. ინდივიდების კონკურენციის ეფექტი უარყოფითია, მაგრამ ეფექტის ძალა შეიძლება ფართოდ იცვლებოდეს ინდივიდებს შორის. მუტუალიზმის დადებითი ეფექტით სარგებლობს ინტერაქციის მონაწილე ყველა მხარე.

მოგება ან ზიანი, რომელსაც ინდივიდუალური მონაწილე იღებს სხვა ორგანიზმთან თავისი ურთიერთქმედებიდან, გავლენას ახდენს მათ ევოლუციურ ადეკვატურობაზე. მომხმარებლებმა უნდა მიიღონ საკვები იმისთვის, რომ წარმოქმნან კვერცხი და გამოზარდონ ნაშიერები. მსხვერპლმა თავი უნდა აარიდოს იმას, რომ არ შეიჭამოს და მცენარემ და მტარებელმა მინიმუმამდე უნდა დაიყვანონ მტაცებლებისა და პარაზიტების ზიანი, იმისთვის რომ იცოცხლონ და გამრავლდნენ. კონკურენციამ შეიძლება შეამციროს კონკურენტებს შორის რეპროდუქციული ნამატი და ზრდა. ამ ინდივიდუალური ეფექტების შესახებ ჩვენს განხილვას შემოვიწახავთ ამ წიგნის დასასრულს ევოლუციური ეკოლოგიის ნაწილისთვის (ნაწილი 6).

ბალახისმჭამელობის და პარაზიტის პოპულაციური შედეგები ხშირად გაცილებით ძნელი დასაკვირვებელია, ვიდრე მტაცებლობისა. ბალახისმჭამელობის შემთხვევაში, ბალახისმჭამელი დაზარალებული მცენარე არ კვდება და აგრძელებს თესლის წარმოქმნას. ამრიგად, შეიძლება არ არსებობდეს ინტერაქციის არანაირი თვალშისაცემი პოპულაციური შედეგები. ამის მიუხედავად, მცენარეები მაინც განიცდიან ცვლილებას ფიზიოლოგიასა და მორფოლოგიაში, რაც გამოწვეულია ბალახისმჭამელობით, ხანდახან ამ ცვლილებებს შეუძლიათ, შეცვალონ გამრავლების და სიკვდილიანობის ტემპი და შესაბამისად, პოპულაციის ზომა. ბალახისმჭამელობის შედეგები ბალახისმჭამელებისთვის ბალახისმჭამელი-მცენარის ინტერაქციებში ასევე არ არის საბოლოოდ ცხადი. ჩვენ ვნახავთ, რომ ამ ინტერაქციების პოპულაციური ეფექტები შეიძლება დადგენილი და გასინჯული იქნას.

მუტუალისტური ინტერაქციების პოპულაციური შედეგები კიდევ უფრო ძნელი დასადგენია, ვიდრე ბალახისმჭამელობა-მცენარის და პარატიზი-მტარებლის ინტერაქციებისა. მუტუალიზმის ზოგიერთ შემთხვევაში, როგორცაა ურთიერთობა წყალმცენარესა და სოკოს შორის, თითოეულ მონაწილეს სჭირდება მეორის არსებობა. ამიტომ, თუ რაღაც მიზეზის გამო ერთ-ერთი მონაწილე სახეობათაგანი არ არის სახეზე, ამას მეორე სახეობის პოპულაციაზე დრამატული ეფექტი ექნება. თუმცა სხვა შემთხვევებში, რომლებშიც მუტუალიზმი ფაკულტატიურია, ურთიერთობის ეფექტი ორ პოპულაციაზე უფრო ძნელი განსასაზღვრია, როგორც ამას ქვემოთ ვნახავთ (იხ. თავი 25).

20.2 რა არის რესურსები და მომხმარებლები?

რესურსი არის ნოვითიერება ან საგანი, რომელსაც მოითხოვს ორგანიზმი ნორმალური არსებობის, ზრდისა და გამრავლებისთვის. როდესაც რესურსი გამოიყენება, მისი ოდენობა მცირდება. ამრიგად, საკვები ყოველთვის რესურსია, იმის მიუხედავად, რომ რაციონის ზოგიერთი კომპონენტი შეიძლება არც იყოს ასეთი. მაგალითად, ჩვენ მოვიხმართ ცელულოზას და მცენარის ბოჭკოს სხვა ფორმებს ჩვენს რაციონში, მაგრამ ისინი ჩვენს საჭმლის მომნელებელ სისტემაში პრაქტიკულად მოუხმარებლად გადიან. ამრიგად, მცენარეული ბოჭკოები თვითონ არ წარმოადგენენ რესურსს ადამიანებისთვის, მაგრამ საკვები, რომელიც მათ შეიცავს, ცხადია, არის. წყალი რესურსია ხმელეთის მცენარეებისა და ცხოველებისთვის. წყალი მოიხმარება და კრიტიკული მნიშვნელობისაა სიცოცხლისა და ზრდისთვის. მეტიც, როდესაც მისი ხელმისაწვდომობა მცირდება, ბიოლოგიურ პროცესებზე ეს ისე სასტიკად ზემოქმედებს, რომ პოპულაცია მცირდება.

ეკონომიკაში ტერმინი რესურსი უფრო ფართო მნიშვნელობას იძენს, ვიდრე აქ არის ნახსენები. რესურსი შეიძლება მოიცავდეს ისეთ ნივთიერებებს, როგორცაა წყალი, რაც შეესაბამება რესურსების ჩვენებულ ცნებას და სხვა ნივთიერებებს, როგორცაა ნახშირი და ნავთობი, რომლებიც ჩვენებულ განმარტებას არ ერგებიან. ნახშირისა და ნავთობის შემთვევაში, იგულისხმება ის მასალები რომლებიც გამოიყენება ადამიანთა კომერციულ ცხოვრებაში და არა ნივთიერებები, რომლებიც საჭიროა ინდივიდუალური ორგანიზმის ზრდისა და სიცოცხლისთვის. ნახშირის, ნავთობის და ბუნებრივი მინერალებისთვის, როგორცაა ოქრო და სპილენძი, რესურსების ან „ბუნებრივი რესურსების“ დარქმევა გარკვეულწილად მართებულია, რადგან ისინი დაგროვდნენ დედამიწაში ხანგრძლივი (მილიონობით წელი) გეოლოგიური პროცესების საშუალებით. მაგრამ ისინი

არ წარმოადგენენ ეკოლოგიურ რესურსებს იმ გაგებით, რომლითაც ჩვენ აქ ვხმარობთ ამ ტერმინს (კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი შესწორება ნახშირსა და ნავთობთან დაკავშირებით. ტერმინი „ნავთობის წარმოების“ შეცდომაში შემყვანი კონოტაცია. ტერმინი ნიშნავს, რომ დედამიწის სიღრმიდან ამოტუმბული ნავთობი რალაცნაირად ჩანაცვლებულია ახალი ნავთობის ფორმაციით. ამგვარად, საქმე ნამდვილად არ არის და ჩვენი აზრით ტერმინი „ნავთობის ექსტრაქცია“ უფრო ზუსტად ასახავს ამ პროცესს).

რესურსთა ტიპები

ჩვენ შეიძლება მოვახდინოთ რესურსთა კლასიფიკაცია ორი ტიპის სახით, იმის მიხედვით, თუ რა გავლენას ახდენენ მათზე მომხმარებლები. ზოგიერთი რესურსი, როგორცაა სივრცე, თავს იჩენს მდგრად ოდენობებად და შეიძლება სრულიად იქნას გამოყენებული და ამონურული მომხმარებლის მიერ. მათ **განუახლებელი რესურსები** ეწოდებათ. ხშირად განუახლებელი რესურსები არ იცვლებიან მათი ხმარებით და ამრიგად, შეიძლება ხელმისაწვდომი გახდნენ ხელმეორე გამოყენებისთვის. როდესაც მას დაიკავენ, სივრცე ხელმიუწვდომი ხდება, მაგრამ ის „ხელახლა ივსება“, როდესაც მომხმარებელი (ის, რომელიც იკავენს სივრცეს) ტოვებს მას. ამისგან განსხვავებით, აღდგენადი **რესურსები მუდმივად** განიცდიან რეგენერაციას ან განახლებას. შობადობა მსხვერპლის პოპულაციაში მუდმივად აწვდის საკვების მარაგს მტაცებლის პოპულაციას. ორგანული დეტრიტის მუდმივი შლით ნიადაგში მიკროორგანიზმები აწვდიან ახალ საკვების მარაგს ნიტრატის სახით მცენარეთა ფესვებს.

ჩვენ გამოვიყოფთ სამი სახის აღდგენად რესურსს. პირველს აქვს წყარო იმ ადგილის გარეთ, სადაც რესურსი გამოიყენება, მომხმარებელთა გავლენის მიღმა (ნახ. 20-2ა). მზის სინათლე ეცემა დედამიწაზე იმის მიუხედავად, „მოიხმარენ“ მას მცენარეები თუ არა. ადგილობრივი ნალექიანობა მეტწილად დამოუკიდებელია მცენარეების მიერ წყლის მოხმარებისგან, იმის მიუხედავად, რომ აორთქლება დიდ როლს ასრულებს ატმოსფეროში წყლის დაბრუნებაზე. ყველა პრაქტიკული მიზნისთვის დეტრიტი ჩადის მზით განათებული ზღვის ზედაპირიდან აბისალურ სიღრმეებში ისე, რომ მასზე საერთოდ აღარავითარ გავლენას არ ახდენენ მუდმივ სიბნელებაში მოცურავე მომხმარებლები.

მეორე ტიპის განახლებადი რესურსები გროვდებიან იმ ადგილას ან მასთან ახლოს, სადაც ისინი მოიხმარებიან და მათზე პირდაპირ ახდენს გავლენას მომხმარებელთა ქმედებები (ნახ. 20-2ბ). მტაცებელი-მსხვერპლის, მცენარე-ბალახისმჭამელისა და პარაზიტი-მტარებლის ინტერაქციათა უმეტე-

სობა დამოკიდებულია ამ ტიპის რესურსებზე. მტაცებლობა ძლიერ გავლენას ახდენს მსხვერპლი პოპულაციების ზრდის ტემპებზე, კერძოდ, როდესაც მტაცებლები ამცირებენ მსხვერპლის პოპულაციებს გარემოს გადატანითი შესაძლებლობის ქვემოთ, ააქტივებენ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეაგირების მექანიზმებს.

მესამე ტიპის განახლებადი რესურსები ასევე გროვდებიან მათი მოხმარების ადგილის მახლობლად, მაგრამ რესურსი და მომხმარებელი არაპირდაპირი გზით არიან დაკავშირებულნი, სხვა რესურსი-მომხმარებლის ან აბიოტური პროცესების საშუალებით (ნახ. 20-2ც). მაგალითად, ტყეში აზოტის ციკლში მცენარეები ახდენენ ნიტრატის ასიმილირებას ნიადაგიდან. ბალახისმჭამელები და დეტრიტის მჭამელები მოიხმარენ მცენარის ბიომასას, აბრუნებენ რა დიდი ოდენობით ორგანული აზოტის ნაერთებს ნიადაგში დეტრიტის სახით. ნაერთებს უტყვენ მიკროორგანიზმები, რომლებიც გამოათავისუფლებენ აზოტს იმ ფორმით, რომლის გამოყენებაც შეუძლიათ მცენარეებს. ამრიგად, აზოტის მოხმარება მიჰყვება შემდეგ ციკლს: ნიადაგი მცენარე დეტრიტის მჭამელი მიკროორგანიზმი მინერალი ნიადაგი (ნახ. 20-2დ). მცენარის მიერ ნიტრატის ათვისებას ძალიან მცირე პირდაპირი გავლენა აქვს მის დაბრუნებაზე დეტრიტის მჭამელების მიერ. ამის მსგავსად, დეტრიტის მოხმარებას არ შეუძლია, დაუყვანებლივ მოახდინოს გავლენა მცენარის პროდუქციაზე. თუმცა, ცხადია დეტრიტის მჭამელები და მიკროორგანიზმები მაინც ახდენენ გავლენას მცენარის პროდუქციაზე არაპირდაპირ იმ სიჩქარით, რომლითაც ისინი უშვებენ საკვებ ნივთიერებებს ნიადაგში.

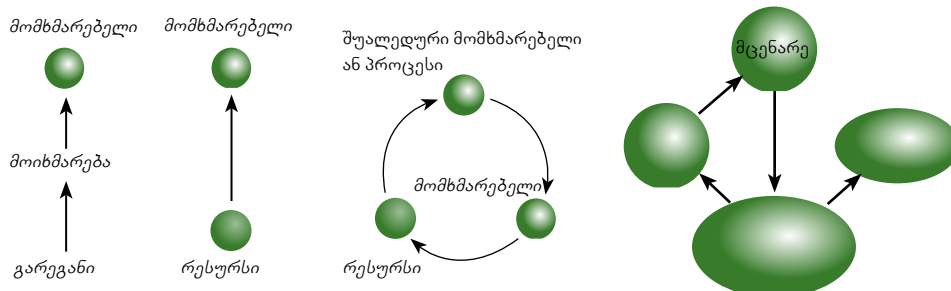
შეზღუდული რესურსები

მოხმარება ამცირებს რესურსების ხელმისაწვდომობას. ის, რაც მოიხმარება ერთი ორგანიზმის მიერ, ვერ

მოიხმარება მეორის მიერ. თავიანთი რესურსების განადგურებით, მომხმარებლები ზღუდავენ საკუთარი პოპულაციის ზრდას. პოპულაციის ზრდასთან ერთად, მისი რესურსთა მთლიანი მოთხოვნილებაც იზრდება და საბოლოოდ ბალანსდება საჭიროების დასაკმაყოფილებლად ხელმისაწვდომი რესურსების შემცირებადი მარაგის საშუალებით. მაგრამ მაშინ, როდესაც რესურსები მცირდება მათი მომხმარებლების მიერ, ყველა რესურსი როდი ზღუდავს მომხმარებელთა პოპულაციებს. მაგალითად, ყველა ორგანიზმს ესაჭიროება ჟანგბადი, მაგრამ ისინი არ ამცირებენ მის დონეს ატმოსფეროში შესაძენვადაც კი მაშინ, როცა ზოგიერთი სხვა რესურსი, როგორცაა საკვების მარაგი, შეზღუდავს პოპულაციის ზრდას.

რესურსის პოტენციალი, შეზღუდოს პოპულაციის ზრდა, დამოკიდებულია მოთხოვნის შესაბამისად მის ხელმისაწვდომობაზე. ერთ დროს ეკოლოგებს სჯეროდათ, რომ პოპულაციები იზღუდებოდნენ ერთი რომელიმე რესურსის მიერ, რომელსაც ყველაზე გამოხატული შედარებითი ნაკლებობა ახასიათებდა. ამ პრინციპს **ლიბიგის მინიმუმის კანონი** ეწოდება, იუსტუს ლიბიგის პატივსაცემად, რომელმაც ჩამოაყალიბა ეს კანონი 1840 წელს. ამ პრინციპის მიხედვით, თითოეული პოპულაცია იზრდება მანამ, სანამ რესურსთა მარაგი, ე.წ. შეზღუდული რესურსი, აკმაყოფილებს პოპულაციის მოთხოვნილებას. მართალია, ჩვენ ვიცით, რომ ორი ან მეტი რესურსი ურთიერთქმედებაში შეიძლება შევიდნენ ერთმანეთთან პოპულაციის **ზრდის შესაზღუდად**, ლიბიგის პერსპექტივა პირველ ადგილზე ათავსებდა პოპულაციის რეგულირებას რესურსთა მარაგის საშუალებით.

სანამ რესურსების შესახებ ამ ზოგად განხილვას მოვრჩებოდეთ, ჩვენ უნდა აღვნიშნოთ, რომ ორგანიზმებს ესაჭიროებათ სხვა ფაქტორებიც, რომლებიც რესურსებს არ წარმოადგენენ. სახეობათა რეპროდუქციული ტემპი შეიძლება გაიზარდოს



ნახ. 20-2 სამი სახის ურთიერთობა მომხმარებლებსა და განახლებად რესურსებს შორის. (ა) რესურსი იმ ადგილს გარეთ, სადაც ის მოიხმარება (მაგ. მზის სინათლე). ამგვარი რესურსის მოწოდება არ ექვემდებარება მომხმარებლის კონტროლს. (ბ) რესურსი დაგროვილი იმ ადგილის მახლობლად, სადაც ის მოიხმარება (მაგ. მსხვერპლი, რომელიც ბინადრობს იგივე ადგილას, სადაც მტაცებელი). ამგვარი რესურსის მიწოდების ტემპზე შეიძლება გავლენა მოახდინოს მომხმარებლის ქმედებებმა. (გ) რესურსი, რომელიც წარმოიშობა იმასთან ახლოს, სადაც მომხმარებელი მას მოიხმარს. (დ) აზოტის ციკლირება როგორც მაგალითი, არაპირდაპირი კავშირისა მომხმარებელსა და რესურსს შორის. აზოტი ხელმისაწვდომია მცენარეებისთვის მხოლოდ მიკროორგანიზმების მიერ მისი ნახევრად გადაშუშების შემდეგ.

ტემპერატურის ზრდასთან ერთად ზოგ არეალში, მაგრამ სახეობები არ მოიხმარენ ტემპერატურას. ეს არ ნიშნავს, რომ ტემპერატურა და სხვა ბიოლოგიური ფაქტორები მნიშვნელოვანი არ არის, ეს მხოლოდ იმას ნიშნავს, რომ ისინი რესურსებისგან განსხვავებით უნდა იქნან განხილულნი. ტემპერატურა, სინოტოვე, მარილიანობა, წყალბადის იონთა კონცენტრაცია (pH), ცურვის უნარიანობა და წებოვნება არის ის პირობები, რომლებიც გავლენას ახდენენ პროცესების ტემპზე და შესაბამისად, ინიდივიდის შესაძლებლობაზე, მოიხმაროს რესურსები, მაგრამ ისინი თავად არ გამოიყენებიან და მხოლოდ ტრანსფორმირდებიან ორგანიზმების აქტივობით.

მომხმარებლები

მომხმარებლები მრავალი სახელით არიან ცნობილი, რომელთაგან ყველაზე ცნობილია, არის **მტაცებლები, პარაზიტები, პარაზიტოიდები, ბალახისმჭამელები და დეტრიტისმჭამელები**. როგორც უკვე აღრე აღვნიშნეთ, პოპულაციათა ინტერაქციების თვალსაზრისით, ზოგიერთი მათგანი შეიძლება მართებული განსაზღვრებაა მაშინ, როდესაც ზოგიერთი დამაბნეველია.

მომხმარებლის თითოეული ტიპი ურთიერთქმედებს კომპლექსურად თავის უპირველეს რესურსთან: მცენარესთან, მტარებელთან ან მსხვერპლთან, რომელსაც ის მოიხმარს. მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციები ფორმირდებიან სიმჭიდროვის, სიჭარბის სივრცობრივი და დროებითი ხასიათის, ასაკობრივი სტრუქტურის და როგორც მომხმარებლის, ისე მხვერპლი პოპულაციების დემოგრაფიულ რეაქციებში დროებითი შეფერხებების შესაბამისად. ეს ინტერაქციები ჩართულია მთელი თანასაზოგადოების მასშტაბით სხვა ინტერაქციათა მატრიცაში. ამის გამო, იმის მიუხედავად, რომ ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ უპირველესად ერთ მომხმარებელსა და ერთ მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედებაზე ნიგნის ამ ნაწილში, ჩვენ ვაგრძელებთ მსჯელობას იმის გათვალისწინებით, რომ ამგვარი ორსახეობიანი პერსპექტივა ბუნებრივი თანასაზოგადოებების ზედმეტად მარტივი წარმოდგენაა. მომხმარებელი-რესურსის დინამიკა ფორმირდება მომხმარებელთა და რესურსთა პოპულაციების ერთობლივი ევოლუციით. ევოლუცია არის ადაპტაციური, გენეტიკური რეაქცია გარემოს ცვლილებაზე. მომხმარებლებისა და ბიოლოგიური რესურსების შემთხვევაში, თითოეული არის სხვათა გარემოს ნაწილი. როდესაც ერთი იცვლება მეორესთან მიმართებაში, ის ასევე ასტიმულირებს მომავალ ცვლილებას მეორეში (იხ. თავი 7).

„მოხმარება“ ვრცელდება კვების აქტის გარეთაც. ორგანიზმებისთვის, რომლებსაც სჭირდებათ სივრცე ფესვის გასადგმელად ქარის ან ზღვის მო-

ქცევის წინააღმდეგ პოზიციის დასაკავებლად, სივრცის გამოყენება შეიძლება მიჩნეული იყოს მოხმარების გარკვეულ ფორმად. მოქცევათაშორის ზონაში ქვებში მზარდ კიბოებსა და სხვა ინდივიდებს სჭირდებათ სივრცე ზრდისთვის, ლარვებს სჭირდებათ სივრცე დასაბუდებლად და ზრდასრულობის მისაღწევად და ა.შ. (ნახ. 20-3). პოპულაციის ზრდასთან ერთად, სივრცე იღევა. დაჯგუფება ზრდის ზრდასრულთა სიკვდილიანობას და ამცირებს ნაყოფიერებას ზრდასრულთა ზრდის და ლარვების მატების შეზღუდვით. სამალავი და სხვა უსაფრთხო ადგილები აგრეთვე წარმოადგენენ კიდევ სხვა სახის რესურსს. საბინადრო გარემოს თითოეულ არეალს აქვს ხვრელების, ნაპრალების ან მჭიდრო ზედაპირის პეტჩების შეზღუდული ოდენობა, სადაც ორგანიზმს შეუძლია, გაექცეს მტაცებლებს ან ეძიოს თავშესაფარი ცუდ ამინდში (არტინ 1988). როდესაც ინიდივიდები იკავებენ, ან „მოიხმარენ“ საუკეთესო ადგილებს, სხვები იკავებენ ნაკლებად ხელსაყრელ ადგილებს, რის შედეგადაც, ეს უკანასკნელი შეიძლება უფრო მაღალ სიკვდილიანობას განიცდიდნენ.

20.3 დაფნია/წყლის რწყილი/მომხმარებელი და წყალმცენარეებიანი რესურსი ამაღლანაზე მომხმარებელი-რესურსის სისტემის მახასიათაებლებს

წყლის რწყილები მცირე მტკნარი წყლის კიბოსებრი ორგანიზმებია (დაკავშირებული ომარებთან და მდინარის კიბორჩხალებთან), რომლებიც ხშირად მოიპოვებიან ტბებსა და გუბურებში მთელ მსოფლიოში და ხშირად იჩენენ თავს დიდი რაოდენობით. არსებობს წყლის რწყილის დაახლოებით 150 სახეობა ჩრდილოეთ ამერიკაში. წყლის რწყილები შეიძლება გავრცელდნენ ღია წყალში, ფსკერზე ან წყლის მცენარეულობის ზედაპირზე, სადაც ისინი იკვებებიან წყალმცენარეებითა და წყალში არსებული დეტრიტით. ამ არსებებმა სახელი მიიღეს იმის გამო, თუ როგორ დაქრიან წყალზე და ტოვებენ რწყილების შთაბეჭდილებას, რომლებიც დახტიან ერთი სახეობიდან მეორეზე. სხვა კიბოსებრთა მსგავსად, წყლის რწყილებს აქვთ ნიჟარა ან ჯავშანი, რომელიც ფარავს მათ სხეულს და უნდა იქნას გამოცვლილი პერიოდულად იმისთვის, რომ რწყილი გაიზარდოს. ჯავშანი შედგება ორი გამჭვირვალე სტრუქტურისგან, საგდულისგან, რომელთაგან თითოეული, სხეულის ერთ ნაწილს ფარავს (იხ. ნახ. 1-16). შესაძლებელია კიდურებისა და შინაგანი სხეულის ნაწილების დანახვა გამჭვირვალე საგდულის შიგნით. ცურვა წყლის დინების საშუალებით წარმოიშობა კიდურების მოძრაობის შედეგად, რომლებიც შინაგან წყალს ჯავშნის გარეთა ბოლოში არსებული ხვრელის საშუალებით და მოაქვთ ის უკან არსებული ხვრელისკენ.



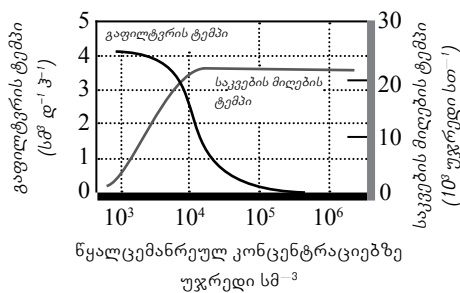
ნახ. 20-3 კონკურენცია სივრცისთვის კიბოებს შორის მენის სანაპიროზე. (ა) მათ ოპტიმალურ დიაპაზონს მიღმა მოქცევათაშორის ზონაში კიბოები იშვიათია და ახალგაზრდებს შეუძლიათ, დასახლდნენ ცარიელ პეტჩებში. (ბ) მოქცევათა ზონაში კიბოების მჭიდრო დაჯგუფება აფერხებს პოპულაციის ზრდას. ახალგაზრდა კიბოებს შეუძლიათ, დასახლდნენ მხოლოდ ზრდასრულ ინდივიდებზე. (ბუნებრივი ისტორიის ამერიკული მუზეუმის [Courtesy of the American Museum of Natural History] ნაბოძები.)

საკვები ნაწილაკები, როგორიცაა წყალმცენარეთა უჯრედები, იფილტრება ამ დინების საშუალებით და გადაინაცვლებს პირის ღარამდე ყბის კიდურების საშუალებით, სადაც ისინი მოიხმარებიან.

პლანქტონური წყლის რწყილები, როგორიცაა *Daphnia magna*, წარმოადგენენ საუკეთესო სამოდ-ელო სისტემებს მომხმარებელი-რესურსი დინამიკის შესწავლისთვის მთელი რიგი მიზეზების გამო. როგორც წყლის რწყილების, ისე მათი წყალმცენარეული საკვების კულტივირება ძალზე ადვილია მცირე აკვარიუმში, ლაბორატორიაში. მრავალ ლაბორატორულ პირობებში შესაძლებელია გონივრულად დავასკვნათ, რომ როგორც წყლის რწყილები, ისე მათი წყალმცენარეული საკვები ჰომოგენურად არიან გადანაწილებულნი აკვარიუმში. ეს საშუალებას აძლევს ექსპერიმენტს, განხორციელდეს გარკვეული კონტროლით სივრცობრივ ეფექტებზე, რომლებიც როგორც შემდგომ ვნახავთ, მნიშვნელოვანი მოსაზრებაა ფილტრაციის ტემპის გაგებისთვის. წყლის რწყილებს შედარებით ხანმოკლე სიცოცხლის ხანგრძლივობა აქვთ და ისინი სწრაფად მცირდებიან ლაბორატორულ პირობებში, ასე რომ, შესაძლებელია გამრავლებაზე და პოპულაციის დინამიკაზე კვების ეფექტის შესწავლა. წყლის რწყილთა უმრავლესობას, შეუძლია, გამრავლდეს პარტენოგენურად. ანუ მდედრებს შეუძლიათ, წარმოქმნან კვერცხი მამრების მიერ განაყოფიერების გარეშე. კვერცხი წარმოიქმნება ერთიანად და იცვლის გარსს განგურის დროს. ერთმა მდედრმა შეიძლება წარმოქმნას სეზონში რამდენიმე ასეთი ჯგუფი. ამრიგად, მკვლევარს ეძლევა პირდაპირი კავშირი მოხმარებასა და გამრავლებას შორის ინდივიდუალურ ცხოველებში (მდედრები). რადგანაც წყლის რწყილის გარსი გამჭვირვალეა, ექსპერიმენტატორებს ხშირად

შეუძლიათ, დააკვირდნენ კვერცხის განვითარების სხვადასხვა ფაზას.

პორტერისა და თანამშრომლების (1981, 1983) მიერ ჩატარებული რიგი ექსპერიმენტები *Daphnia magna*-სა და ერთ წყალმცენარეულ კვებით რესურს *Chlamydomonas reinhardtii*-ზე გვიჩვენებს, თუ როგორ მოქმედებს გარემოში საკვების ოდენობა წყლის რწყილების გამრავლებაზე. პორტერმა და მისმა კოლეგებმა გაზარდეს კულტურები ლაბორატორიაში წყლის ხარისხის, ტემპერატურის და რესურსთა სიმჭიდროვის ისეთ პირობებში, რომლებიც ემთხვეოდა აპჰნია-ს ტბის ბუნებრივ პირობებს. წყალმცენარეული კონცენტრაციები წარჩუნდებოდა დაახლოებით 0-1 მილიონ (ანუ 10^6) *Chlamydomonas*-ამდე წყლის თითო კუბურ სანტიმეტრზე (სმ³). მკვლევარებმა გაზომეს აპჰნია-ს მიერ წყლის ფილტრაციის სიჩქარე, საკვების მონელება და პოპულაციის რამდენიმე ცვლადი, როგორც რესურსთა კონცენტრაციის ფუნქცია. მათ შემდეგნაირად დააკავშირეს ერთმანეთთან წყალმცენარეთა უჯრედების გაფილტვრის ტემპი და კულტურაში უჯრედების სიმჭიდროვე. იმის გათვალისწინებით, რომ *Chlamydomonas* უჯრედები ჰომოგენურადაა გადანაწილებული წყალში, თუ ვთქვათ 10^5 წყალმცენარეული უჯრედი თითო სმ³-ზე, მაშინ 10^{-5} სმ³ წყალი იქნება თითო უჯრედისთვის. ან სხვაგვარად რომ ვთქვათ, თითოეული წყალმცენარეული უჯრედი წარმოადგენს წყლის 10^{-5} სმ³-ს. ამ ინფორმაციის გამოყენებით, მკვლევარებმა შეიძლეს, გამოენგარიშებინათ სიჩქარე, რომლითაც წყალი იფილტრებოდა უბრალოდ, შთანთქმული უჯრედების დათვლით. თითოეული წყალმცენარეული უჯრედი წარმოადგენს 10^{-5} სმ³ წყალს და საშუალოდ წყლის რწყილები ყლაპავდნენ 10^4 უჯრედს 60 წუთში სიჩქარით, მაშინ 10^4 უჯრედი



ნახ. 20-4 გაფილტვრის ტემპი ($\text{სმ}^3 \text{სთ}^{-1}$) და საკვების მიღების ტემპი (10^3 უჯრედი სმ^{-3}) ინდივიდუალური *Daphnia magna*-სი, რომლებიც იკვებებიან წყალმცენარე *Chlamydomonas reinhardtii*-თი საკვების სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე. (From Porter et al. 1982.)

$\text{სთ}^{-1} \times 10^{-5} \text{ სმ}^3$ უჯრედი—1 (შთანთქმული უჯრედების რიცხვი გამრავლებული წყლის ოდენობაზე, რომელსაც თითოეული უჯრედი წარმოადგენს) ანუ წყლის 0,1 კუბური სანტიმეტრი იფილტრებოდა საათში. ამ მიდგომით მკვლევარებს შეეძლოთ, გაეზომათ როგორც გაფილტვრის ტემპი, საკვები საქმიანობის საზომი, ისე შთანთქმული უჯრედების რიცხვი, მოხმარების საზომი. მათ ასევე შეეძლოთ, დაეთვალიათ მდედრების მიერ წარმოქმნილი კვეცხის ჯგუფები და თითოეულ ჯგუფში კვერცხის რაოდენობა.

პორტერმა ჩაატარა ექსპერიმენტები იმის განსაზღვრად, თუ როგორ ახდენდა გავლენას წყალმცენარეული საკვების სიჭარბე *Daphnia*-ს კვების ტემპსა და გამრავლებაზე. მათმა შედეგმა გვიჩვენა, რომ 10^3 უჯრედი სმ^{-3} -ზე დაბალ წყალმცენარეულ კონცენტრაციებზე *Daphnia* შთანთქმავდნენ ძალიან

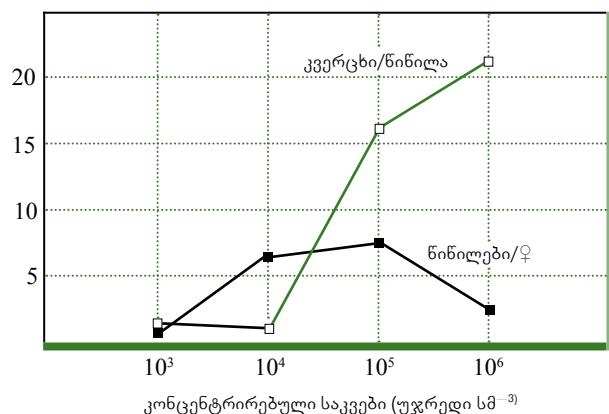
ცოტა წყალმცენარეულ უჯრედს მაშინაც კი, როდესაც მათი კვებითი ძალისხმევა (გაფილტვრის ტემპი) ძალიან მაღალი იყო (ნახ. 20-4). საკვების ხელმისაწვდომობის ამ დონეზე მათ შეეძლოთ საკუთარი თავის შენახვა. 10^3 უჯრედი სმ^{-3} -ზე ისინი შთანთქმავდნენ 5000-ზე ნაკლებ უჯრედს სთ^{-1} -ში. შთანთქმის ტემპი გაიზარდა უფრო მაღალ კონცენტრაციებზე, მაგრამ შემდეგ კლება დაიწყო, როცა შთანთქმის სიჩქარე მიუახლოვდა 25000 უჯრედი სთ^{-1} -ს (დაახლოებით 7 უჯრედი წამში) 10^4 -დან 10^5 უჯრედამდე სმ^{-3} -ზე კონცენტრაციებისას. კონცენტრაციათა იგივე დიაპაზონზე ფილტრაციის სიჩქარე შემცირდება 4 უჯრედი სმ^{-3} სთ^{-1} -დან 1 უჯრედი სმ^{-3} სთ^{-1} -ზე ნაკლებამდე. იმის მიუხედავად, რომ გამფილტრავი გარსის მოძრაობა შემცირდა წამში 6-3,5 მოძრაობამდე, ეს არ შეიძლება ჩაითვალოს ფილტრაციის ტემპის შემცირების მიზეზად. ყბის გარსების მოძრაობის სიჩქარე ასევე არ შეიცვალა საგრძნობლად 10^3 - 10^6 უჯრედამდე სმ^{-3} წყალმცენარეთა სიმჭიდროვეებზე. ამიტომ, კონცენტრაციები, რომლებიც აჭარბებდნენ $10^3,5$ უჯრედს სმ^{-3} -ზე წარმოადგენენ იმდენ საკვებს, რომ ჩველამცენარეთა-ს უჯრედები *Daphnia*-ს გამოტენილ პირში შეუჭმელები გაედიდებინ და ამრიგად, საკვების გადამუშავების და არა დაჭერის უნარი ზღუდავს საკვების მიღებას.

მართალია, სიჩქარე, რომლითაც *Daphnia* შთანთქმავდა რესურსებს, გაიზარდა 10^3 -სა და 10^4 უჯრედი სმ^{-3} -ს შორის წყალმცენარეულ კონცენტრაციებამდე და შემდეგ დაიკლო, რესურსთა კონცენტრაციები უფრო კომპლექსურ გავლენას ახდენდა პოპულაციურ პროცესებზე. როდესაც კვების სისწრაფე 10^3 -სა და 10^4 უჯრედი სმ^{-3} -ს შორის საკვების კონცენტრაციებზე გაიზარდა, ექსპონენ-

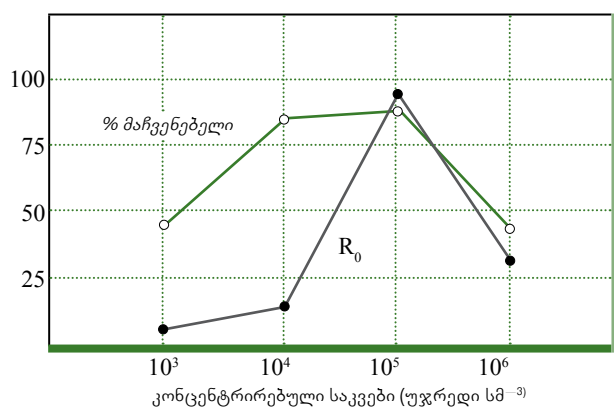
ცხრილი 20-1 რეპროდუქციული პარამეტრები *Daphnia magna*-ს კოპორტებისთვის, რომლებიც იკვებდნენ *Chlamydomonas reinhardtii*-ის კონცენტრაციებით 20°C -ზე

	საკვების კონცენტრაცია (უჯრედი სმ^{-3})			
	10^3	10^4	10^5	10^6
გამრავლებადი ინდივიდების ოდენობა	50	87	97	50
კვერცხების ოდენობა თითო გამონაყვანში	2.8	2.6	15.5	21.1
გამონაყვანის ოდენობა თითო მდედრისთვის	1.7	7.5	8.2	3.4
დღეები ვივოდკებს შორის	5.4	3.6	3.1	3.3
ასაკი პირველი კრუხობისას (დღეები)	23.4	16.9	9.8	9.1
გამრავლების ტემპი (R_0)	2.25	16.23	99.33	34.80
ექსპონენციური ზრდის სიჩქარე (r)	0.03	0.10	0.28	0.20

(From Porter et al. 1983.)



(ა)



(ბ)

ნახ. 20-5 ცხრილი 20-1-დან აღებული მონაცემების გრაფიკული გამოსახულება გაზომვითა შკალის მიხედვით. (ა) გაზრდილმა საკვებმა გამოიწვია კვერცხის მეტი რაოდენობა თითო უჯრედში (თეთრი ოთხკუთხედები). კვერცხის ჯგუფთა ოდენობა თითო მდედრზე (შავი ოთხკუთხედები) ასევე გაიზარდა საკვების ყველაზე მაღალ დონეზე, რომელზეც რიცხვმა კლება დაიწყო, რადგან უფრო ცოტა მდედრი აღწევდა ამ დონემდე ექსპერიმენტში. (ბ) გამრავლებადი პოპულაციის პროცენტული მარცხენა (თეთრი წრეები) იგივე ხასიათს ავლენდა, რასაც მდედრების ნაშიერები სიცოცხლის ხანგრძლივობის შემცირების გამო. სუფთა რეპროდუქციული სიჩქარე (R_0 ; შავი წრეები) ყველაზე მაღალი იყო 10^5 უჯრედი სმ^{-3} -ზე. (Data from Porter et al. 1983.)

ციალური ზრდის თანდაყოლილი სიჩქარე რ ასევე გაიზარდა, როგორც მოსალოდნელი იყო. მაგრამ როდესაც კვების სისწრაფე თანაბარი გახდა 10^4 უჯრედი სმ^{-3} კონცენტრაციებზე მაღალ დონეზე, r -მა ჯერ პიკს მიაღწია 10^5 უჯრედი სმ^{-3} -ზე და შემდეგ შემცირება დაიწყო 10^6 უჯრედი სმ^{-3} -ზე (ცხრილი 20-2). 10^4 და 10^5 უჯრედი სმ^{-3} -ს შორის საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლივობა გარკვეულწილად შემცირდა, მაგრამ ნაყოფიერება ძლიერ გაიზარდა, უფრო მეტი ინდივიდი აღწევდა გამრავლების ფაზამდე და გამრავლება უფრო ადრე იწყებოდა იმის მიუხედავად, რომ შთანთქმის სიჩქარეები მუდმივი და უცვლელი რჩებოდა. საკვების მაღალ კონცენტრაციებზე, საკვების ათვისების ეფექტურობა სა-

ვარაუდოდ შემცირდა, რაც გვიჩვენა გამფილტრავი გარსების მოძრაობის სიჩქარის შემცირებამ.

რესურსთა ყველაზე მაღალ კონცენტრაციაზე ახლადგამორჩევილი ინდივიდების რაოდენობა ზრდას განაგრძობდა, მაგრამ სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა, განსაკუთრებით ახალგაზრდა წყლის რწყილებისა, მნიშვნელოვნად შემცირდა და უფრო ნაკლები ინდივიდი ახორციელებდა გამრავლებას. ამრიგად, ნაშიერების რიცხვი თითო მდედრზე საგრძნობლად შემცირდა (ნახ. 20-5). ალბათ *Chlamydomonas*-ები მაღალი კონცენტრაციებისას, წარმოქმნიან რაიმე ტოქსიკურ პროდუქტს ან მსხვერპლის დიდი ოდენობა აზიანებს ახალშობილი *Daphnia*-ების საკვებ აპარატს. მიზეზის მიუხედავად, *Daphnia*-ჩლამიდომონას-ის მაგალითი ხაზს უსვამს კომპლექსურ ურთიერთობას მომხმარებლებსა და რესურსებს შორის.

20.4 ჩაუსრთა ცვლილების მაჩვენებლები და მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდა შეიძლება დინამიკურად დან-ყვილდნან ლოგისტიკურ მოდელებთან

პორტერისა და მისი კოლეგების კვლევებმა გვიჩვენა, რომ რესურსთა მარაგს შეუძლია, გავლენა მოახდინოს გამრავლებადი ინდივიდების რიცხვზე, ინდივიდების ნაყოფიერებაზე და ახალგაზრდების სიცოცხლის ხანგრძლივობაზე, ეს ეფექტი აისახება ასევე პოპულაციის დონეზე. ჩვენ შეგვიძლია ამგვარი ექსპერიმენტული შედეგების ინტეგრირება პოპულაციის დინამიკის ზოგად მოდელებში, რომელსაც ჩვენ შედარებით დეტალურად განვიხილავთ ნიგნის ბოლო ნაწილში.

მოდით, გავიხსენოთ მარტივი პოპულაციის ზრდის მოდელი $dN/dt = rN(1 - N/K)$, რომელიც ჩვენ გაგაცანით მე-15 თავში. როგორც ადრე ვთქვით, ეს განტოლება დიდს ვერაფერს ამბობს იმის თაობაზე, თუ როგორ ზემოქმედებს რესურსი პოპულაციის ზრდაზე. მართლაც, განტოლების მიხედვით გარემო მუდმივია, ანუ რესურსები და პირობები, რომლებსაც პოპულაციები განიცდიან არ იცვლებიან პოპულაციის ზომის მიხედვით. იგივე ხდება პოპულაციის ზრდის მარტივი დისკრეტული დროის მოდელებშიც. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, კლება ზრდის სიჩქარეში მზარდი სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციის ერთ სულ მოსახლეზე გამომდინარეობს პოპულაციის ურთიერთქმედებიდან თავის რესურსებთან, მაგრამ ეს ურთიერთქმედება არ ხდება ექსპლიციტურ ლოგისტიკურ მოდელებში, არც რესურსები ფორმალურად განახლებული რომელიმე კონკრეტული დინამიკით. როდესაც ვიღაც აღიარებს, რომ რესურსს ასევე აქვს დინამიკა, საჭირო ხდება ამ დინამიკის ფორმალიზება და შედეგად მიღებული

განტოლებების დაკავშირება მომხმარებლებისა და რესურსებისთვის საჭირო ტერმინებით, რომლებიც მათ ორმაგ ეფექტებს ასახავენ. ეს შეიძლება იქნას გაკეთებული ზოგიერთი ბიოლოგიურად რელევანტური ტერმინის ჩართვით მარტივ ლოგისტიკურ განტოლებაში, როგორც ქვემოთ ვნახავთ.

პოპულაციის ზრდა რესურსთა მუდმივი მატების შედეგად

მოდიო, განვიხილოთ განახლებადი რესურსის შემთხვევა (R), რომლის მარაგზეც გავლენას არ ახდენს მომხმარებელი, მაგალითი აღწერილი ნახ. 20-2ა-ში. რესურსის მიწოდების სიჩქარე dR/dt ასახავს მომხმარებელი-რესურსის სისტემის გარე ფაქტორებს და ამრიგად, შეიძლება განხილული იყოს როგორც მუდმივი სიდიდე k_R . ამრიგად, ჩვენ შეგვიძლია, აღვწეროთ რესურსთა მარაგის დინამიკა შემდეგნაირად:

$$\frac{dR}{dt} = k_R$$

სადაც R არის რესურსის ოდენობა და k_R არის სიჩქარე, რომლითაც ის განახლდება.

მომხმარებელი პოპულაციის ზრდის ტემპი დამოკიდებულია როგორც სიჩქარეზე, რომლითაც რესურსი მიწოდდება მას, ისე მისი საკუთარი პოპულაციის სიმჭიდროვეზე (C). ჩვენ შეგვიძლია ეს ალგებრულად გამოვხატოთ შემდეგნაირად $dC/dt = f(k_R, C)$. სიტყვებით რომ გამოვხატოთ, მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდის სიჩქარე არის რესურსთა მიწოდების სიჩქარის კლ ფუნქცია (რაც ამ მაგალითში კონსტანტაა) და მომხმარებელი პოპულაციის ზომის C ფუნქცია.

ახლა მოდიო, ვთქვათ, რომ თითოეულმა ინდივიდმა უნდა მოიხმაროს რესურსები რაღაც a სიჩქარით უზრალოდ იმისთვის, რომ თავი შეინახოს. (როგორც a , ისე k_R გამოხატულია ბიომასის ერთეულებში დროის თითოეულ ინტერვალზე, როგორცაა g/h .) C ინდივიდების პოპულაცია მაშინ გამოიყენებდა რესურსებს aC სიჩქარით არსებობისთვის, ხოლო გამრავლებისთვის რესურსთა მიწოდების სიჩქარე იქნება $k_R - aC$. ამრიგად, რესურსთა შენატანის სიჩქარე $dR/dt = k_R = 100g/h$ და შენარჩუნების სიჩქარე $a = 0,05 g/h$ -სთვის, პოპულაციას $C = 1000$ მომხმარებელი ექნებოდა $100 g/h - (0,05 g/h)1,000 = 50 g/h$ ხელმისაწვდომი გამრავლებისთვის. მოდიო, ახლა კიდევ ვთქვათ ინდივიდი გარდაქმნის გამრავლებისთვის ხელმისაწვდომ რესურსებს პოპულაციის ზრდად (შობადობა) b ($0 < b < 1$) ეფექტურობით. ამგვარი მოსაზრებებით ჩვენ შეგვიძლია, დავწეროთ მომხმარებლის პოპულაციის ზრდის სიჩქარის განტოლება:

$$\frac{dC}{dt} = bC(k_R - aC)$$

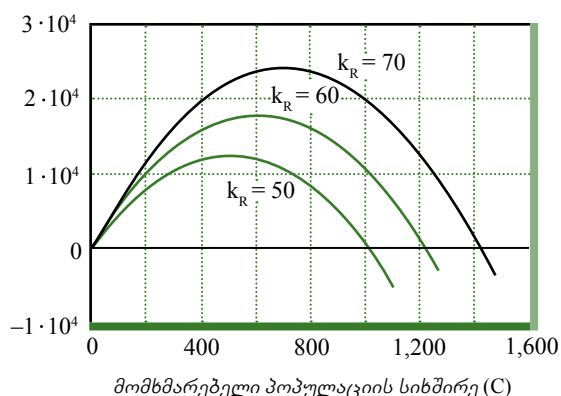
k_R -ის ფრჩხილებში შეტანით ჩვენ მივიღებთ:

$$\frac{dC}{dt} = bk_R C \left(1 - \frac{aC}{k_R}\right) \quad (20-1)$$

რაც, როგორც ჩვენ ვხედავთ, არის ლოგისტიკური განტოლების ფორმა, სადაც $r = bk_R$ და $K = k_R/a$. ამ განტოლების მიხედვით პოპულაციის ზრდის თანდაყოლილი სიჩქარე (r) იზრდება, როდესაც რესურსთა მიწოდების სიჩქარე (k_R) იზრდება (ვთქვათ b კონსტანტაა) და გარემოს გადატანითი შესაძლებლობა (K) არის უზრალოდ რესურსთა მარაგი, გაყოფილი თითო ინდივიდისთვის საჭირო შენარჩუნების რესურსზე (k_R/a). ამრიგად, ჩვენ ახლა ექსპლიციტურად დავუერთეთ მომხმარებელი-რესურსის დინამიკა პოპულაციის ზრდის ლოგისტიკურ განტოლებას. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ჩვენ გააკეთეთ რიგი მნიშვნელოვანი განზოგადებებისა. რესურსის მიწოდების სიჩქარე თითქმის უქვეყლად არ არის მუდმივი და ჩვენ უნდა მოველოდეთ, რომ როგორც a , ისე b ცვლადები იქნებიან გარკვეულ პირობებში.

განტოლება (20-1) გვძლევს ურთიერთობის უფრო ცხად სურათს გადატანით შესაძლებლობასა (ინდივიდთა რიცხვი, რომელთა უსასრულოდ უზრუნველყოფაც შესაძლებელია არეალში) და რესურსთა დონეს შორის. თუ ინდივიდუალური თავის შენახვის ტემპი აჩვენებს მუდმივი, სიჩქარის ზრდა კლ, რომლითაც რესურსები მიწოდებიან გარემოს, ნიშნავს, რომ გარემოს მიერ კიდევ უფრო მეტი ინდივიდი შეიძლება იქნას უზრუნველყოფილი. ეს დემონსტრირებულია ნახ. 20-6-ში, სადაც ნაჩვენებია სამი ლოგისტიკური ზრდის მრუდი, აქედან თითოეულს, აქვს რესურსთა მიწოდების სხვადასხვა ტემპი და მუდმივი თავის შენახვის ტემპი. სამივე მრუდი გვიჩვენებს ტიპიურ ლოგისტიკური ზრდის ხასიათს, სადაც გადატანითი შესაძლებლობის ძალა განისაზღვრება რესურსთა მიწოდების სიჩქარით.

როდესაც ჩვენ განვიხილეთ ლოგისტიკური განტოლება მეთხუთმეტე თავში, ჩვენ დაინტერესებულნი ვიყავით იმ პირობებით, რომლებშიც პოპულაციის ზრდის ტემპი უარყოფითია. ლოგისტიკური მოდელის მოდიფიკაციის გამოყენებით, რომელიც ჩვენ აქ განვავითარეთ, მოდიო, ვიკითხოთ, თუ რესურსთა კლ დონის და ინდივიდუალური თავის შენახვის a სიჩქარის რა კომბინაციისას იქნება ზრდის ტემპი ($dC/dt < 0$) უარყოფითი მომხმარებლისთვის. მომხმარებლის პოპულაციის ზრდის სიჩქარე უარყოფითი გახდება, როდესაც $bk_R C(1 - aC/k_R) < 0$ ან როდესაც $1 - aC/k_R < 0$ (ჩვენ ვიღებთ ამ შედეგს უტოლობის ორივე მხარის გაყოფით $bk_R C$ -ზე). ამრიგად, dC/dt იქნება უარყოფითი, ყოველთვის როდესაც $aC/k_R > 1$ (აღსანიშნავია, რომ ჩვენ ვცვლით უტოლობის მიმართულებას იმისთვის რომ ორივე მხარე იყოს დადებითი). ყოველთვის, როდესაც პოპულაციის შენარჩუნებისთვის საჭირო რესურსების მთლიანი ოდენობა (aC) აღემატება რესურსთა მიწოდებას (k_R), ზრდა უარყოფითი გახდება. ახლანდელი პარამეტრი სიდიდეების გამოყენებით, ჩვენ ვხედავთ, რომ



ნახ. 20-6 მომხმარებელი პოპულაციის ლოგისტიკური ზრდა $dC/dt = k_R C (1 - aC/k_R)$ განტოლების მიხედვით, სადაც $b = 1$ და $a = 0,05$ რესურსთა შენატანის სიჩქარე k_R -ს სამი განსხვავებული დონისთვის (მუქი მწვანე მრუდი $k_R = 50$; ღია მწვანე მრუდი $k_R = 60$, ნაცრისფერი მრუდი $k_R = 70$). რესურსთა შენატანის ტემპის გაზრდა მალა სწევს მრუდს და ზრდის გადატანით შესაძლებლობას (წერტილი, სადაც მრუდები კვეთენ ჰორიზონტალურ $dC/dt = 0$ ხაზს), მაგრამ არ ცვლის მრუდის ზოგად ლოგისტიკურ ფორმას. გადატანითი შესაძლებლობა არის $= k_R/a$, რომელიც k_R -ის სამი სიდიდისთვის არის 1000, 1200 და 1400 შესაბამისად.

თუ მომხმარებლის პოპულაცია წონასწორობაშია, ანუ $C = 2,000$, მაშინ $aC/k_R = (0,05) (2,000)/100 = 1$. ანუ პოპულაციის შენარჩუნებისთვის საჭირო რესურსთა მიწოდების სიჩქარე უტოლდება მიწოდებული რესურსების ოდენობას. თუ მომხმარებლის პოპულაცია გაიზრდება 2500-მდე, მაშინ $aC/k_R = (0,05) (2500)/100 = 1,25$. მომხმარებელთა ამ სიმჭიდროვისას რესურსთა შენატანების სიჩქარე, რომელიც საჭიროა თავის შენახვისთვის, აღემატება პოპულაციაში რესურსთა მიწოდებას და ზრდის ტემპი დაიკლებს. თქვენ შეგიძლიათ ამის დენონსტირება ნახ. 20-6-ში წერტილის არჩევით ზუსტად გადატანითი შესაძლებლობა K -ს გვერდით ერთ-ერთი მრუდისთვის და იმის მონიშვნით, რომ მრუდი მდებარეობს $C = 0$ ხაზს ქვემოთ.

სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პოპულაციის ზრდა რესურსთა მიწოდების სიჩქარის საშუალებით

ახლა მოდით, განვავრცოთ ჩვენი მოდელი იმის გათვალისწინებით, რომ მომხმარებლები იღებენ რესურსებს რესურსთა სიჭარბესთან და არა რესურსთა მიწოდების სიჩქარესთან პირდაპირ დამოკიდებულებაში. ამრიგად, $dC/dt = f(R, C)$. ანუ ზრდის სიჩქარე ერთობლივად არის რესურსის ოდენობა R -ის და მომხმარებელთა პოპულაცია C -ს ზომის ფუნქცია. აქ ჩვენ რესურსს აღვიქვამთ როგორც R ზომის პოპულაციას, მაგალითად, ჩვენ შეიძლება წარმოვიდგინოთ მტაცებელი (C ზომის მომხმარე-

ბელთა პოპულაცია) და მისი მსხვერპლი (R ზომის რესურსთა პოპულაცია). კიდევ ერთხელ გახსენებთ, რომ ჩვენი ჩანაფიქრით რესურსთა მიწოდების სიჩქარე დამოუკიდებელია მომხმარებლისგან (თუმცა ბუნებაში მომხმარებლები გამოლევენ რესურსებს სიჩქარით, რომელსაც მართავს როგორც მომხმარებელთა რიცხვი, ისე რესურსთა სიჭარბე. ანუ მომხმარებელთა მოცემული რიცხვისთვის, რესურსები უფრო სწრაფად მოიხმარებიან სიჭარბისას, ვიდრე იშვიათობისას). ამრიგად, $dR/dt = f(k_R, C, R)$. მომდევნო განტოლებათა წყება არის ამ მოსაზრებების ერთ-ერთი ყველაზე გონივრულ ინტერპრეტაციათაგანი.

ჩვენ შეიძლება დავუშვათ, რომ რესურსთა პოპულაციის ზრდის სიჩქარე განისაზღვრება განსხვავებით იმ k_R სიჩქარესა, რომლითაც ის მიეწოდება გარემოს, რეპროდუქციისა და იმიგრაციის გზით და ეფექტურობას შორის, რომლითაც ის მოიხმარება მომხმარებლების მიერ. მაშასადამე:

$$\frac{dC}{dt} = k_R - gCR \quad (20-2)$$

სადაც g არის რესურსთა შეგროვების ეფექტურობა ($0 < g < 1$).

საჭიროა განტოლების მეორე ნაწილის (gCR) შედარებით დეტალურად განხილვა, რადგან ამგვარი ელემენტები თავს იჩენენ პოპულაციათა ინტერაქციების მოდელებში. ელემენტის საკვანძო თვისება არის C -სა და R -ის წარმოებული, რაც ალგებრული გზა იმის საჩვენებლად, თუ როგორ არის დაკავშირებული ორი ურთიერთმოქმედი პოპულაციის ზომა მათივე ინტერაქციების დონესთან. თუ ერთერთი, მომხმარებელთა პოპულაცია C ან რესურსთა პოპულაცია R გაიზრდება, მეორე კი უცვლელი დარჩება, CR წარმოებული გაიზრდება, აღნიშნავს რა ინტერაქციის უფრო მაღალ დონეს. თუ არეალში 10 მომხმარებელი და 100 მსხვერპლია, $CR = 1000$. თუ მსხვერპლის პოპულაცია მოულოდნელად გაორმაგდება 200-მდე, მაშინ $CR = 2000$. ინტერაქციის დონე 10 მტაცებელსა და 200 მსხვერპლს შორის, როგორც ჩანს, უფრო მაღალია, ვიდრე 10 მტაცებელსა და 100 მსხვერპლს შორის. ისეთ სიდიდეებს, როგორიცაა CR , ხანდახან უწოდებენ შეჯახების ინტეგრალებს, რადგან ისინი წარმოადგენენ ურთიერთმოქმედი პოპულაციის ინიდვიდების შეხვედრათა, „შეჯახებათა“ დონის ინდექსს. ისინი ასევე შეიძლება წარმოადგენილ იქნან, როგორც ქიმიის მოქმედი მასების კანონის შედეგი, რომლის თანახმადაც რეაქციის ტემპი პირდაპირპროპორციულია რეაქტიულ ნივთიერებათა კონცენტრაციებისა. ამრიგად, ამ შემთხვევაში, რესურსთა ზრდის ტემპი პროპორციულია მომხმარებლისა და რესურსის „კონცენტრაციებისა“. როგორც ბუნებრივი სამყაროს ალგებრული გამოსახულებისას, CR ტერმინს სჭირდება განსაზღვრება. მტაცებლისა და მსხვერპლის შემთხვევაში ჩვენ ვასკენით, რომ არ არსებობს საბინადრო გარემოს სტრუქტურა და ცხოველები გადაადგილდებიან თავისუფლად,

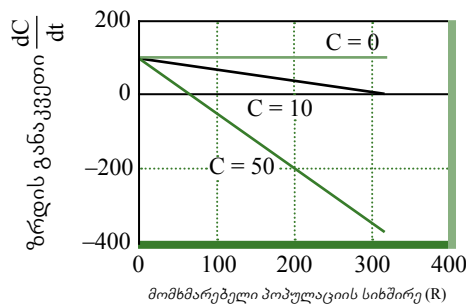
ხედებიან რა ერთმანეთს თავიანთი სპეციფიკური სიჭარბის დონის პროპორციულად. ამგვარი მოსაზრება, ცხადია, გამარტივებაა მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემისა და შესაძლოა, შეუფერებელი იყოს ბალახისმჭამელი-მცენარის სისტემებისთვის, რომლებშიც ერთ-ერთი მონაწილე, მცენარე, უძრავია.

მომხმარებლისთვის, ჩვენ ჰიპოთეტურად შევადგინეთ შემდეგი ურთიერთობა:

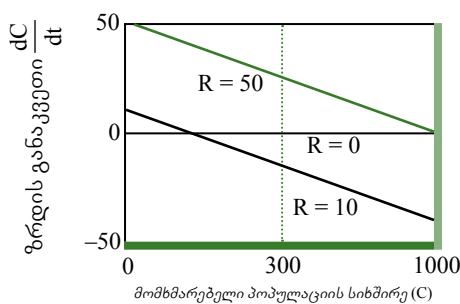
$$\frac{dC}{dt} = bR \left(1 - \frac{aC}{R} \right) \quad (20-3)$$

რადგან როგორც C , ისე d იცვლება, სისტემის დინამიკა უფრო კომპლექსურია, ვიდრე წინააღმდეგობა მოდელი.

განვიხილოთ ამ ორი განტოლების თვისებები. განტოლება (20-2) აღწერს ხაზოვან ურთიერთობას რესურსთა ზრდის სიჩქარე dR/dt -სა და რესურსის ოდენობა R -ს შორის. ამ ხაზს აქვს დახრილობა $-gC$. ნახ. 20-7ა გვიჩვენებს, თუ როგორ იცვლება dR/dt სამი განსხვავებული მომხმარებელი პოპულაციის ზომისთვის ($C = 0$, $C = 10$, $C = 50$), როდესაც $g = 0,03$



(ა)



(ბ)

ნახ. 20-7 (ა) ურთიერთობა $dR/dt = k_R - gCR$ -ს გამოსახულება სამი განსხვავებული მომხმარებელთა პოპულაციის ზომისთვის (ლია მწავენე მრუდი $C = 0$, ნაცრისფერი მრუდი $C = 10$, მუქი მწავენე მრუდი $C = 50$), სადაც $k_R = 100$ და $g = 0,03$. რესურსების ცვლილების ტემპი dR/dt სწორი ხაზია $-gC$ დახრილობით. C -ს ზრდა ამცირებს დახრილობას. R -ის ზრდა მოცემული C -სთვის ამცირებს რესურსთა ზრდას. (ბ) $dR/dt = bR(1 - aC/R)$ ურთიერთობის გამოსახულება სამი სხვადასხვა რესურსის დონეზე (შავი მრუდი $R = 0$, ნაცრისფერი მრუდი $R = 10$, მუქი მწავენე მრუდი $R = 50$), სადაც $b = 1$ და $a = 0,05$. ცვლილების სიჩქარე მომხმარებელში dC/dt არის სწორი ხაზი $-ab$ დახრილობით. R -ის ზრდა არ ცვლის დახრილობას, მაგრამ ზემოთ სწევს ხაზს, რითაც ზრდის C -ს წონასწორობის სიდიდეს.

და $kR = 100$. როდესაც არ არიან მომხმარებლები გარშემო ($C = 0$), ცვლილების ტემპი მუდმივია $dR/dt = kR$, რა სიტუაციაც ადრე განვიხილეთ. როდესაც $C > 0$, სიდიდე aCR მოქმედებს როგორც kR შენატანის სიჩქარის იგნორირება. მომხმარებელთა (C) რიცხვის ან რესურსების (R) რიცხვის ზრდა შეამცირებს შენატანის სიჩქარეს. მომხმარებლის პოპულაციისთვის, რომლის ზომაა $C = 10$, dR/dt შემცირდება $-0,03(10) = -0,3$ დახრილობით და $dR/dt = 0$, როდესაც $R = 333,3$. $C = 50$ ოდენობის მომხმარებლის პოპულაციისთვის dR/dt -ს შემცირების სიჩქარე იქნება $-0,03(50) = -1,5$, და წონასწორობითი ზომა იქნება $R = 66,6$. საკვანძო მომენტი აქ ის არის, რომ ამ მოდელში, რესურსის ზრდის სიჩქარე dR/dt მომხმარებელთა ნებისმიერი ოდენობის არსებობისას უარყოფითია, მაგრამ სიჩქარე იკლებს, როდესაც R -ის დონე იზრდება ($-0,3$ სიდიდე უფრო დიდია ვიდრე სიდიდე $-0,5$ და ამრიგად ცვლილება $-0,3 - 1,5$ -მდე არის კლება).

ერთი შეხედვით, განტოლება (20-3) გამოიყურება როგორც ჩვენთვის ნაცნობი ლოგისტიკური განტოლება. თუმცა განტოლება (20-2)-ის მსგავსად სინამდვილეში სწორ ხაზს წარმოადგენს. ამის დასაბუთება შესაძლებელია, თუ დავუშვებთ, რომ $dC/dt = bR(1 - aC/R)$ შეიძლება იქნას გადაკეთებული (ფრჩხილებში არსებული ნაწილის გამრავლებით bR -ზე) ისეთნაირად, რომ მივიღოთ $bR - abC$, რაც არის განტოლება სწორი ხაზისთვის $-ab$ დახრილობით. განტოლება (20-3)-ის დახრილობა მუდმივია R რესურსთა სხვადასხვა დონისთვის. მისი გამოყენება ნაჩვენებია ნახ. 20-7ბ-ში, სადაც განტოლება (20-3) დატანილია გრაფიკზე R -ის სამი სიდიდისთვის ($R = 0$, $R = 10$, $R = 50$), სადაც $b = 1$ და $a = 0,05$. შემთხვევა $R = 0$ ტრივიალურია, რადგანაც ერთი მომხმარებლისა და ერთი რესურსის სისტემაში თუ არ არის რესურსი არ იქნება არც მომხმარებელი. $R = 10$, ისე $R = 50$ -სთვის მომხმარებელთა პოპულაცია მცირდება $-ab = -0,05$ -ჯერ. აღსანიშნავია, რომ ორი ხაზი ნახ. 20-7ბ-ში პარალელურია (იგივე დახრილობა), მაგრამ რესურსთა უფრო მაღალი დონე ($R = 50$) ზემოთ სწევს ხაზს. ამრიგად, მაშინ, როდესაც ორივე შემთხვევაში მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდის ტემპი დაიკლებს, როდესაც რესურსები მაღალია, პოპულაციის ზომა, რომლის დროსაც $dC/dt = 0$ გაცილებით მაღალი იქნება, ვიდრე მაშინ, როდესაც რესურსები იშვიათია. როდესაც $b = 1$ და $R = 10$, $dC/dt = 0 = (10)[1 - 0,05C/10]$. C -ს პოვნა გვაძლევს $C = R/a = 10/0,05 = 200$. როდესაც $R = 50$, წონასწორობითი სიდიდე არის $C = 50/0,05 = 1000$. მომხმარებლის ზრდის სიჩქარე უარყოფითი გახდება ყოველთვის როცა $aC/R = 1$.

იმის გასაგებად, თუ რას გვეუბნებიან ეს განტოლებები მომხმარებლისა და რესურსების შესახებ, ჩვენ უნდა განვიხილოთ ისინი მათ საერთო წონასწორობასთან ახლოს, რომელიც თავს იჩენს როდესაც $dR/dt = 0$ და $dC/dt = 0$. პირველ რიგში ჩვენ განვსაზღვრავთ წონასწორობით სიდიდეებს R -ისა

და C-სთვის შესაბამისი განტოლებების ნულთან გატოლებით და ცვლადის პოვნით. განტოლებისთვის $dR/dt = 0 = k_R - gCR$ ჩვენ ვიღებთ $R = k_R/gC$. თქვენ შეგიძლიათ დაამტკიცოთ, რომ ეს არის ღ-ის წონასწორობითი სიდიდე (20-2) განტოლებაში k_R/gC -ის ჩასმით და მისი ამოხსნით, რათა მიიღოთ $k_R - gCk_R/gC = k_R - k_R = 0$. $dC/dt = 0 = bR(1 - aC/R)$ განტოლებისთვის ჩვენ ვპოულობთ C-ს, რათა ვიპოვოთ $R = R/a$.

სიდიდეები $\bar{L}$ და $\bar{R}$ გვიჩვენებენ მხოლოდ მომხმარებელთა და რესურსთა პოპულაციების ზომებს, რომელთა დროსაც მათი შესაბამისი ზრდის ტემპები ნულის ტოლია. რა ემართება რესურსთა ზრდის ტემპის განტოლებას, როდესაც მომხმარებელი განწონასწორებულია და ამისგან საპირისპიროდ, რა ემართება მომხმარებლის ზრდის ტემპს, როდესაც რესურსთა პოპულაცია არის განწონასწორებული? ჩვენ შეგვიძლია ამის განსაზღვრა უბრალოდ განტოლებაში C-ს ჩანაცვლებით dR/dt -ით და R-ის ჩანაცვლებით dC/dt -ით. რესურსთა განტოლებისთვის ჩანაცვლება გვაძლევს $dR/dt = 0 = k_R - gCR = k_R - g(R/a)R$, რომელსაც ჩვენ ვამარტივებთ და ვიღებთ $kR - gaR^2 = 0$. R-ის ძიებისას, ჩვენ ვიღებთ $R = \sqrt{(ak_R/g)}$. იგივე ოპერაციები შეიძლება ჩატარდეს dC/dt -სთვის, რაც შედეგად გვაძლევს $C = \sqrt{(k_R/ag)}$.

ამ წიგნის დასაწყისში ხაზი გაუვსვით იმას, რომ ეკოლოგიური მოდელების ალგებრული მანიპულაციები წარმოადგენენ აღმოჩენათა ფორმებს (იხ. თავი 2). ზემოთ მოცემული ნამუშევარი ამის დემონსტრირებას ახდენს. ძნელი იქნებოდა მათემატიკის გარეშე იმის გამოცნობა, რომ როგორც რესურსების, ისე მომხმარებლების დონე ვარირებს რესურსთა მოწოდების სიჩქარის კვადრატული ფუნქციის პროპორციულად. მეტიც, მაშინ როდესაც გონივრულია, რომ რესურსთა წონასწორობის დონე მცირდება, როდესაც რესურსები უფრო ეფექტურად მოიხმარებიან (ანუ, უფრო მაღალი გ), შეიძლება გასაოცარი იყოს, რომ უფრო ეფექტური მომხმარებლებიც ასევე იწვევენ დაბალ წონასწორობის რიცხვებს. მართლაც, ეფექტურ მომხმარებლებს შეუძლიათ, დაბალ დონეზე დაიყვანონ თავიანთი რესურსები და ამით შეზღუდონ თავიანთი საკუთარი პოპულაცია.

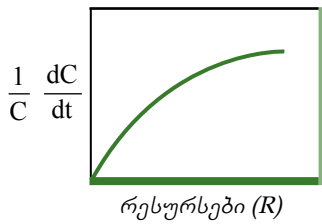
$\bar{L}$ -ისა და $\bar{R}$ -ს წონასწორობითი სიდიდეები მხოლოდ მცირე დოზით ჰყენენ ნათელს ისტორიას თავიანთი დინამიკის შესახებ. რა ხდება, როდესაც R და C გადახრილია თავიანთი საერთო წონასწორობიდან? იზრდება თუ მცირდება ერთი ან ორივე ცვლადი და რა პირობებში ხდება ეს? უბრუნდებიან თუ არა R და C თავიანთ საერთო წონასწორობას და თუ კი, რა გზით ახერხებენ ამას? ამგვარი კითხვები რესურსი-მომხმარებელი სისტემების შესახებ საკმაოდ დეტალურად იქნა განხილული მტაცებლებსა და მათ მსხვერპლს შორის ინტერაქციებთან შესწავლისას, რასაც ჩვენ მოგიტოვებთ 23-ე თავში.

ამ ნაწილის დასრულებამდე, ჩვენ გვსურს, ხაზი გავესვათ, რომ აქ მოცემული მოდელები საუკეთეს-

სოდ მუშაობენ ისეთი სისტემებისთვის, რომლებშიც რესურსები ინდივიდუალურ ორგანიზმებს წარმოადგენენ და შეიძლება გამოთვლილი იქნას დისკრეტული ერთეულების მიმატებით ან გამოკლებით. მცენარეების შემთხვევაში, რესურსები არ წარმოადგენს ინდივიდ ორგანიზმს, არამედ ორგანული და არაორგანული მასალაა, რომელიც ნიადაგიდან მიიღება. ბალახისმჭამელები, როგორც წესი, მოიხმარენ თავიანთი მცენარეების მხოლოდ ნაწილს და ამრიგად, ხშირად შეუფერებელია ვიფიქროთ, რესურსთა ხელმისაწვდომობაზე არსებული მცენარეების ოდენობის მიხედვით. ამის მსგავსად, ინდივიდუალური პარაზიტები როგორც წესი, არ მოიხმარენ მასპინძელს მთლიანად, თუმცა ჩვენ ვნახავთ, რომ პოპულაციათა მოდელები, როგორც ზემოთ განხილული, სასარგებლო არიან იმ პარაზიტთა დინამიკის აღსაწერად, რომლებიც დაავადებებს იწვევენ. მოდით, ახლა განვიხილოთ მომხმარებელი-რესურსის რამდენიმე მოდელი, რომლებიც უფრო შესაფერისია ამ ტიპის სისტემებისთვის.

20.5 მოწოდის განტოლება აპაჰვირებს პოპულაციის ზრდის დონეს ერთი რესურსის რაოდენობასთან

მოდით, უფრო ახლოს შევხედოთ იმას, თუ როგორ ზღუდავენ რესურსები პოპულაციათა ზრდას ჯერ ერთრესურსიანი და ერთმომხმარებელიანი სისტემების დეტალურად განხილვით და შემდეგ ამ იდეების ორ რესურსამდე გავრცობით. არის ბიოლოგიურად რეალური თვისებები, რომელთა ჩართვაც გვსურს ჩვენს განხილვაში. პირველი, ჩვენ გვინდა პოპულაციაში ზრდის გაზომვა ერთი სული მოსახლის საფუძველზე და არა მთლიანად პოპულაციის საფუძველზე. ანუ ჩვენ გვინდა, გავზომოთ ინდივიდუალური რეპროდუქციული ნამატი და არა იმ ინდივიდების მთლიანი რიცხვი, რომლებიც ემატებიან მთლიანად პოპულაციას. ეს მიდგომა ეთანხმება ჩვენს წინა გამოყენებას ერთ სულ მოსახლეზე შობადობისა და სიკვდილიანობის დონეთა გაზომვისა, როდესაც ჩვენ ვსაუბრობდით პოპულაციის ზრდისა და გადარჩენის ცხრილებზე (იხ. თავი 15). ერთი პრაქტიკული მიზეზი ამ მიდგომის არჩევისა არის ის, რომ ხშირად უფრო ადვილია ინდივიდის გაზომვა, ვიდრე მთლიანად პოპულაციისა. მეორე, ჩვენ გვინდა, რომ მომხმარებლის ზრდის ტემპი აღწევდეს ნულს მაშინ, როდესაც რესურსთა დონე აღწევს ნულს. ეს გულისხმობს, რომ მომხმარებელს არ აქვს ალტერნატიული რესურსი, რომელსაც ის შეიძლება დაეყრდნოს იმისათვის, რომ შეინარჩუნოს მაღალი ზრდის დონე. ეს ცხადია გამარტივებაა, რომელსაც ჩვენ მალე რამდენადმე შევამსუბუქებთ. მესამე, ჩვენ გვსურს, ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის სიჩქარემ იმატოს რესურსების მატებასთან ერთად, მაგრამ



ნახ. 20-8 მომხმარებელთა პოპულაციის (C) ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის სიჩქარე როგორც რესურსების ხელმისაწვდომობის (R) ფუნქცია. გარკვეული R რესურსის მაღალ დონეებზე ზრდის სიჩქარე იკლებს, როდესაც სხვა რესურსები ან ფაქტორები ზღუდავენ პოპულაციის ზრდას.

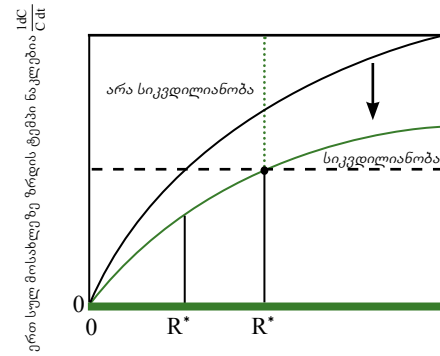
ჩვენ არ მოველით, რომ ის გაიზრდება უსაზღვროდ, რადგან იარსებებს რაღაც ლიმიტი მომხმარებლის შესაძლებლობაში, მოიხმაროს რესურსები. ამრიგად, რესურსთა მაღალი დონეებზე ჩვენ მოველით, რომ თითო მოსახლეზე ზრდის სიჩქარე შენეულდება და საბოლოოდ მიაღწევს რაღაც მუდმივ სიდიდეს, რომლის ზემოთაც რესურსთა ზრდას აღარ ექნება გავლენა მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდაზე. ეს მოსაზრებები გრაფიკულად არის გამოსახული ნახ. 20-8-ში, რომელიც გვიჩვენებს ურთიერთობას მომხმარებლის ერთ სულ მოსახლეზე ზრდასა (აღნიშნულია $1/CdC/dt$) და რესურსთა R დონეს შორის.

ფრანგმა მიკრობიოლოგმა ჟაკ მონოდმა (1950) შეადგინა განტოლება რათა გაეანგარიშებინათ ბაქტერიული პოპულაციების ზრდა, როგორც ფუნქცია შეზღუდული რესურსის დონისა. მის გამოსახულებას:

$$\frac{1dC}{Cdt} = \frac{qR}{k+R}$$

მონოდის განტოლება ეწოდება. განტოლება იღებს ნახ. 20-8-ზე ასახულ ფორმას. ამ განტოლებაში q არის მომხმარებელი პოპულაციის ზრდის ტემპი დაჯგუფების არ არსებობის პირობებში, ამრიგად, ის წარმოადგენს ზრდის მაქსიმალურ სიჩქარეს. q პარამეტრი ეკვივალენტურია მომხმარებელი პოპულაციის თანდაყოლილი შესაძლებლობისა გაიზარდოს (r). პარამეტრი k არის რესურსთა ოდენობა, რომლის დროსაც პოპულაციის ზრდის სიჩქარე ზუსტად ზრდის მაქსიმალური სიჩქარის q -ის ნახევარს შეადგენს. (შეადარეთ ამ მოდელში მოცემული k , რაც რესურსების ოდენობას წარმოადგენს, k_R -ს წინა მოდელში, რომელიც აღვწერეთ, რაც წარმოადგენს სიჩქარეს.) როდესაც $q = 3$ და $k = 50$, ერთ სულ მოსახლეზე მომხმარებლის ზრდის სიჩქარე რესურსის $R = 50$ დონეზე, არის 1,5. ანუ, ჩვენ მოველით, რომ 1,5 ახალი ინიდივიდი თითო მომხმარებელზე მიემატება პოპოპულაციას ამ პარამეტრული სიდიდეებისას.

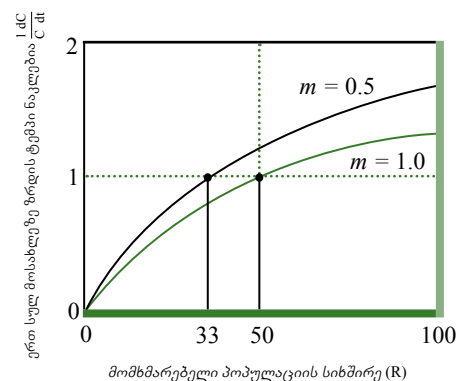
მონოდის განტოლებას გარკვეული დამატებითი ბიოლოგიური რეალიზმი დაემატებოდა, თუ მას დაეურთავდით სიკვდილიანობის ელემენტს:



ნახ. 20-9 გრაფიკი, რომელიც გვიჩვენებს, თუ როგორ ამცირებს (ისარი) სიკვდილიანობის ფაქტორის დამატება რესურსთა დინამიკის მონოდისეულ განტოლებას. ნაცრისფერი მრუდი გვიჩვენებს განტოლებას სიკვდილიანობის ფაქტორის გარეშე: $dC/Cdt = qR/(k + R)$. მწვანე მრუდი გვიჩვენებს განტოლებას სიკვდილიანობის ფაქტორი m -ით: $dC/Cdt = (q - m)R/(k + R)$. რესურსთა კრიტიკული დონე R^* არის რესურსების ოდენობა, რომლის დროსაც სიკვდილიანობა აბალანსებს პოპულაციის ზრდას.

$$\frac{1dC}{Cdt} = \frac{(q - m)R}{k + R}$$

ამას აქვს მთლიანად მრუდის დადაბლების ეფექტი (ნახ. 20-9). სიკვდილიანობა m არის კონსტანტა, რომელიც არ იცვლება რესურსის დონესთან ერთად და ამრიგად, ნახ. 20-9-ში წარმოდგენილია ჰორიზონტალური ხაზის სახით. რესურსთა დონეს, რომელზეც სიკვდილიანობის ხაზი და ზრდის მრუდი კვეთენ ერთმანეთს, რესურსთა კრიტიკული დონე ეწოდება და აღნიშნულია R^* -ით. რესურსთა კრიტიკული დონე არის რესურსთა ის ოდენობა, რომელზეც სიკვდილიანობა აბალანსებს ზრდას. ამრიგად, $R > R^*$ -ის დონე აღნიშნავს, რომ არსებობს საკმარისი რესურსი ერთ სულ მოსახლეზე 1-ზე მეტი ზრდის სიჩქარისთვის. იქ, სადაც $R < R^*$, ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი ნაკლებია 1-ზე და ინიდივიდები პოპულაციაში არ ჩაანაცვლებენ

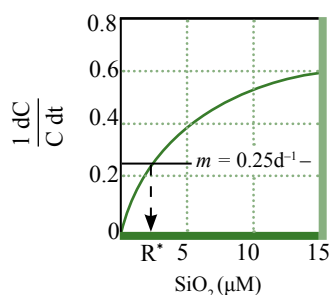


ნახ. 20-10 სიკვდილიანობის ეფექტი რესურსთა დინამიკაზე, რაც მოდელირებულია მონოდის განტოლებით, $dC/Cdt = (q - m)R/(k + R)$, სადაც $q = 3$, $k = 50$ და არსებობს m -ის ორი დონე (ნაცრისფერი მრუდი $m = 0,5$; მწვანე მრუდი $m = 1,0$). მრუდს m -ის ყველაზე დაბალი სიდიდით აქვს ერთ სულ მოსახლეზე უფრო მაღალი ზრდის სიჩქარე R -ის ყველა სიდიდისთვის.

თავს. R^* სიკვდილიანობის ორი დონისთვის ($m = 1$ და $m = 0,5$) და $q = 3$ -ის ზრდის ტემპი ნაჩვენებია ნახ. 20-10-ში. აღსანიშნავია, რომ რაც უფრო მაღალია სიკვდილიანობა m , მით უფრო იზრდება რესურსთა კრიტიკული დონე. ნახატში მოცემულ მაგალითში, სადაც სიკვდილიანობის დონე არის 1, $R^* = 50$. ანუ R უნდა იყოს 50-ზე მეტი, იმისთვის, რომ პოპულაციამ დაძლიოს სიკვდილიანობის ეფექტი. როდესაც $m = 0,5$, $R^* = 25$, რაც იმას აღნიშნავს, რომ უფრო ნაკლები რესურსია საჭირო იმისთვის, რომ ერთ სულ მოსახლეზე სიჩქარემ გადააჭარბოს 1-ს.

R^* -ის პოვნა ექსპონენციალურად

დევიდ ტილმანმა და მისმა კოლეგებმა (1981) განსაზღვრეს ურთიერთობა პოპულაციის ზრდის სიჩქარესა და შეზღუდული საკვების კონცენტრაციას შორის სტერიონელლა ფორმოსა-ს დიატომისთვის. ამის გასაზომად მათ გაზარდეს ეს დიატომა გარემოში სილიციუმის (SiO_2) ცვალებადი დონეებით, რაც დიატომებს ესაჭიროება თავიანთი სილიციუმის შემცველი ნიჟარების „გასამაგრებლად“. დიატომთა პოპულაციები გადანაწილებული იყო სილიციუმის შემცველ გარემოებში, რომელთა კონცენტრაცია იცვლებოდა 0-40 მიკრომოლამდე (μM). პოპულაციათა ზრდის სიჩქარე იზომებოდა მოკლე პერიოდის განმავლობაში, რათა სილიციუმის დონეები საგრძნობლად არ შემცირებულიყო ექსპერიმენტის მსვლელობისას. ამგვარი ხანმოკლე გაზომვები მომხმარებელი-რესურსის დინამიკის მოკლე დახასიათებას წარმოადგენდა: ერთეული წერტილები მრუდზე, რომლებიც აკავშირებენ dC/Cdt -ს R -სთან. რადგანაც ექსპერიმენტები ხანმოკლე იყო, სიკვდილიანობა ფაქტორს აღარ წარმოადგენდა და რესურსების ერთადერთი დადებითი შენატანი პოპულაციის ზრდაში გამოვლინდა. ამ კონკრეტულ ექსპერიმენტში სტერიონელლა-ს ჰქონდა დაახლოებით $0,6d^{-1}$ ოდენობის ზრდის მაქსიმალური სიჩქარე (q) და სილიციუმის კონცენტრაციები, რომელზეც მაქსიმალური ზრდის სიჩქარის ნახევარი

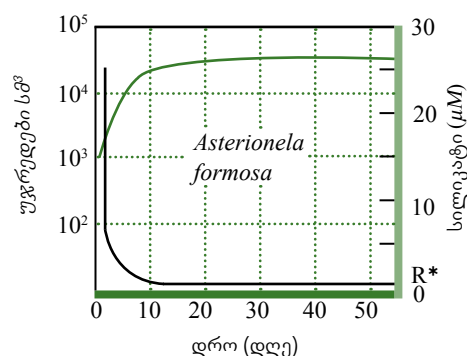


ნახ. 20-11 ურთიერთობა ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის სიჩქარესა და სტერიონელლა-ს დიატომის პოპულაციისთვის ხელმისაწვდომ სილიციუმის კონცენტრაციებს შორის.

იჩენდა თავს (k) იყო დაახლოებით $9\mu\text{M}$ (ნახ. 20-11). ამრიგად, მას შეეძლო განესაზღვრა ურთიერთობა პოპულაციის ზრდასა და რესურსთა დონეს (R , μM , SiO_2) შორის მონოდის განტოლების საშუალებით $dC/Cdt = 0,6R/(9 + R)$.

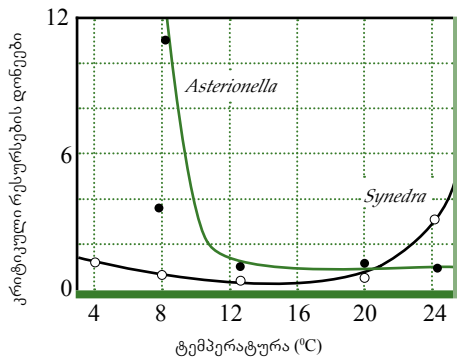
ტილმანმა ასევე შექმნა სტერიონელლა-ს გრძელვადიანი კულტურები ქემოსტატში, რათა შეესწავლა დიატომისა და სილიციუმის ურთიერთობა დროში. ქემოსტატი არის ნაკადური კულტურის (თხევად გარემოში, გარემო პირობების კონტროლით, ხანგრძლივი დროის განმავლობაში გამოზრდილი უჯრედული კულტურა) კულტივაციის ხელსაწყო, რომელსაც ემატება საკვები გარემო და რომლიდანაც კულტურა მუდმივი სიჩქარით გამოიყოფა. კულტურის მოცულობა მუდმივია, მაგრამ მისი შემადგენლობა იცვლება დროსთან ერთად, რომელსაც მუდმივად განსაზღვრავს დინების შეფარდება მოცულობასთან. მაგალითისთვის განვიხილოთ შემთხვევა, როდესაც 100სმ^3 ($0,1$ ლიტრი) მოცულობის კულტურის გარემო ემატება ყოველ დღე 1 ლიტრის შემცველ რეზერვუარში და ქემოსტატის დროის კონსტანტა არის $0,1d^{-1}$. ამ პირობებში დიატომების კულტურის ზრდა ეკვივალენტურია პოპულაციაზე $0,1d^{-1}$ ოდენობის სიკვდილიანობის სიჩქარის თავს მოხვევის, რათა ყოველდღიურად კულტურის ერთი მეათედი ჩამოშორდეს, დიატომათა იმ ერთი მეათედის სანაცვლოდ, რომლებიც იზრდება კულტურაში.

ერთ ექსპერიმენტში ტილმანმა და სხვებმა (1981) გამოიყენეს ქემოსტატი $0,11d^{-1}$ ოდენობის დროის კონსტანტით. იმ ურთიერთობის მიხედვით, რაც არსებობს დიატომის ზრდასა და რესურსთა იმ დონეს შორის, რომელიც მიიღება მიმდინარე ექსპერიმენტიდან ($q = 0,6d^{-1}$, $k = 9\mu\text{M}$), როდესაც სიკვდილიანობის ტემპი არის $0,11d^{-1}$ ტოლი, მონოდის განტოლების მიხედვით რესურსთა წონასწორობრივი დონე R^* უნდა იყოს $0,11 \times 9/(0,6 - 0,11)$, ანუ დაახლოებით $2\mu\text{M}$, რაც ახლოსაა დონესთან, რომელიც მიიღება ქემო-



ნახ. 20-12 დიატომთა პოპულაციების ზრდა (უჯრედები სმ^{-3} ; მწვანე ხაზები) და მისი სილიციუმის რესურსის გამოლევა (μM ; ნაც-რისფერი ხაზი) ქემოსტატურ ექსპერიმენტებში.

(From Tilman et al. 1981.)



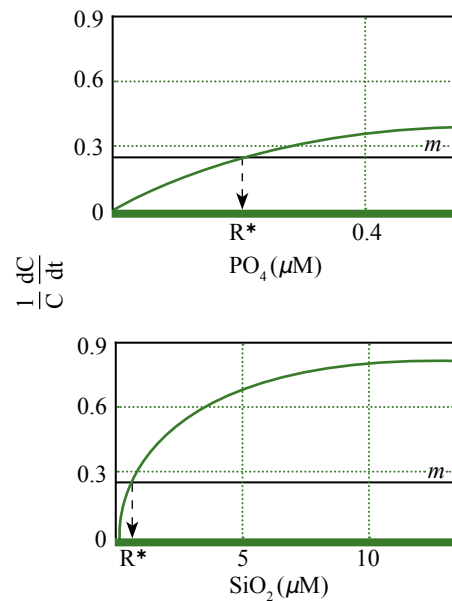
ნახ. 20-13 *Asterionella*-ს და *Synedra*-ს დიატომების პოპულაციებისთვის სილიციუმის კრიტიკული დონეების ურთიერთობა ტემპერატურასთან. შენეძრა არის აღმატებული კონკურენტი მხოლოდ იმ ტემპერატურაზე, რომელიც 20°C ტემპერატურას აღემატება. (After Tilman et al. 1981.)

სტატში მას შემდეგ, რაც დიატომათა პოპულაციამ მიაღწია წონასწორობას (ნახ. 20-12). ზოგადად R^* -ის სიდიდე დამოკიდებულია ქემოსტატის დროის კონსტანტაზე, ექსპერიმენტის პირობებსა და დიატომათა სახეობაზე. მაგალითად, როდესაც ტილმანმა და სხვებმა (1981) ჩაატარეს მსგავსი ქემოსტატური ექსპერიმენტები *Asterionella*-ს და მეორე სახეობის დიატომის შენეძრა ულნა-ს გამოყენებით 4°C-დან 24°C-მდე ტემპერატურაზე, მათ აღმოაჩინეს, რომ *Asterionella*-ს შეეძლო შეენარჩუნებინა პოპულაციის დადებითი ზრდა 21°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე რესურსთა უფრო დაბალ დონეზე, ვიდრე შენეძრა-ს, მაგრამ არა უფრო მაღალ ტემპერატურებზე (ნახ. 20-13).

20.6 ორ რესურსს ერთდროულად ვაჟაქლია, ვაჟაუდოს მომხმარებელია პოპულაცია

ზოგადად, ორგანიზმები იყენებენ ერთზე მეტ რესურსს. გარემო პირობების მოცემულ წყებაში პოპულაციათა ზრდა არათანაბრად რეაგირებს თითოეული მისი რესურსის დონეზე. მაგალითად, ჩეცლოტელა მენეგჰინიანა-ს დიატომისთვის, რომელიც გაზრდილია სილიციუმისა და ფოსფატის ლიმიტაციის პირობებში ქემოსტატში 0,25d⁻¹ დროის კონსტანტით, R^* არის 0,2 μM-ის ტოლი ფოსფატისთვის და 0,6 μM-ის ტოლი სილიციუმისთვის (ნახ. 20-14). ლიებეგის მინიმუმის კანონის მიხედვით, ამ ორი რესურსიდან, რომელიც არ უნდა იქნას შემცირებული R^* -ის თავისუფალ დონემდე პირველად, შეზღუდავს ჩეცლოტელა-ს პოპულაციის ზრდას.

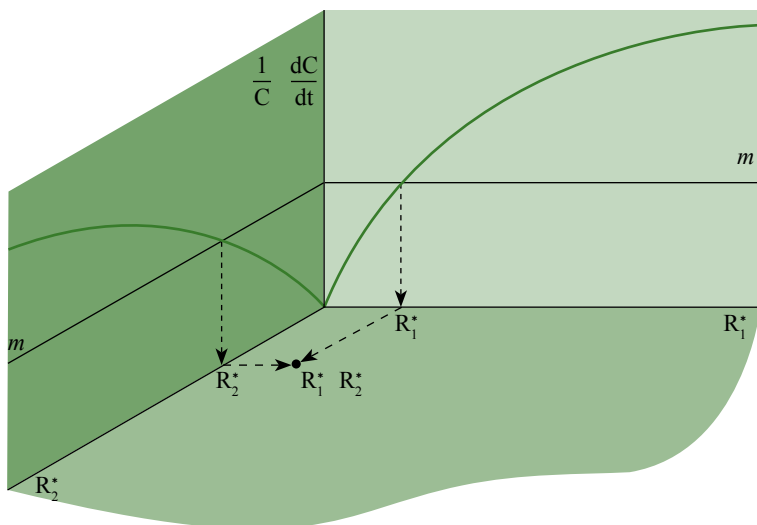
რადგანაც სილიციუმისა და ფოსფატის რესურსებს განსხვავებული დინამიკა აქვთ, შეუძლებელია მათი შედარება რესურსთა ერთი ლერძის საფუძველზე. ამის ნაცვლად, ჩვენ შეგვიძლია,



ნახ. 20-14 დიატომ *Cyclotella meneghiniana*-ს ექსპერიმენტულად განსაზღვრული მოთხოვნები ფოსფორსა და სილიციუმზე ქემოსტატში 0,25d⁻¹ დროის კონსტანტით. რესურსთა კრიტიკული დონე იყო 0,2 μM PO₄ და 0,6 μM SiO₂. (After Tilman 1982.)

დავხატოთ პოპულაციის ზრდის სიჩქარის რეაქცია ამ ორ რესურსზე სამგანზომილებიან გრაფიკზე, სადაც საფუძველი განსაზღვრული იქნება როგორც სილიციუმის დონე ჰორიზონტალურ ლერძზე და როგორც ფოსფატის დონე მეორეზე (ნახ. 20-15). შესაბამისად, რესურსის კრიტიკული დონეები ფოსფატისთვის R_1^* და სილიციუმისთვის R_2^* განსაზღვრავენ წერტილს ორგანომილებიან რესურსთა სივრცეში, რომელზეც ორივე რესურსი თანაბრად შემზღუდავია.

ტილმანმა (1982) აღიარა, რომ არსებითი ინფორმაცია ნახ. 20-15-ისა არის ორი რესურსით აღნიშნული სივრცე, ანუ გრაფიკის „იატაკი“ (ნახ. 20-16). ორგანომილებიანი რეგიონი მოიცავს ორი რესურსის (R_1 , R_2) ყველა შესაძლო კომბინაციას. ჩეცლოტელა მენეგჰინიანა-ს შემთხვევაში, ის წარმოადგენდა სილიციუმისა და ფოსფატის ყველა შესაძლო დონეს, სადაც თითოეული რესურსი წარმოდგენილი იქნება ლერძის საშუალებით. თუ ორგანიზმს ორივე რესურსი სჭირდება, მაშინ ზრდის ტემპი შემცირდება მაშინ, როდესაც ერთ-ერთი რესურსი დაეცემა კრიტიკული დონის R^* -ის ქვემოთ. ნახ. 20-16-ში თეთრი რეგიონი აღნიშნავს რესურსთა დონეების იმ კომბინაციებს, რომლებზეც ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი დაძლევეს სიკვდილიანობის ძალას. ხაზებს, რომლებიც აღნიშნავენ ამ რეგიონების საზღვრებს, ეწოდებათ ნულოვანი ზრდის იზოკლინები, რადგან თუ რესურსის დონე ზუსტად R^* -ს უდრის, ზრდის ტემპი ნულის ტოლი იქნება. პოპულაცია შენარჩუნდებოდა ერთი რესურსის დონე რომ ყოფილიყო იზოკლინზე მანამ, სანამ მეორე იქნებოდა თეთრ რეგიონში. ცხადია, თუ

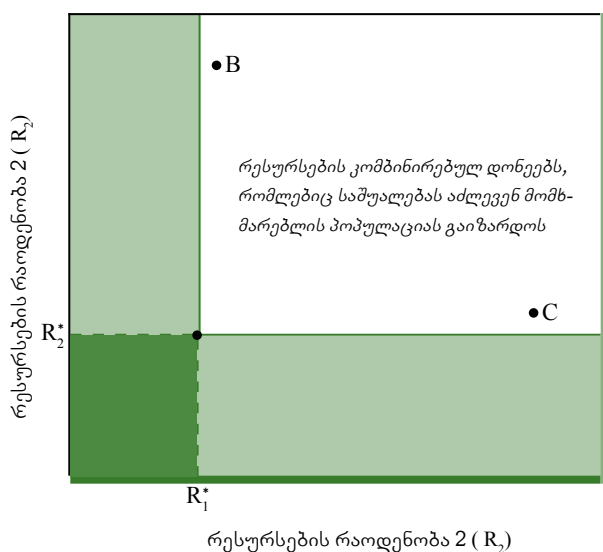


ნახ. 20-15 ორი რესურსის R^1 -სა და R^2 -ს საერთო კრიტიკული დონის განსაზღვრა, რომელზეც ორივენი თანაბრად ზღუდავენ პოპულაციას. მაგალითად, $R1$ და $R2$ შეიძლება იყონ ფოსფატისა და სილიციუმის დონეები, ამ ორი მნიშვნელოვანი რესურსისა დიატომებისთვის. გრაფიკის რეგიონი აღნიშნული $R1$ -თა და $R2$ -ით – გრაფიკის „ფუძე“ – მოიცავს ორი რესურსის ყველა შესაძლო დონეებს.

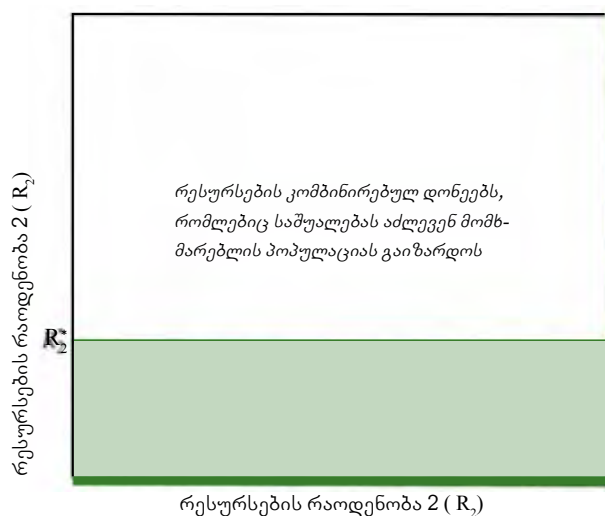
როგორც R_1 , ისე R_2 იზოკლინზე არიან განლაგებული, პოპულაცია წონასწორობაში იქნება.

აღსანიშნავია, რომ ნებისმიერი რესურსის შემცირება კრიტიკულ დონეზე ქვემოთ ნიშნავს, რომ პოპულაცია არ გაიზრდება, რაც არ უნდა მაღალი

იყოს მეორე რესურსის დონე (ნახ. 20-16, წერტილი). თუმცა შესაძლებელია, პოპულაცია გაიზარდოს სხვადასხვა რესურსების პირობებში. მაგალითად, შეადარეთ და ჩ წერტილები ნახ. 20-16-ში. წერტილში ორგანიზმი განიცდის მეორე რესურსის ძალიან მაღალ დონეებს და პირველი რესურსის დონეებს ზუსტად კრიტიკული დონის ზემოთ, განსხვავებული რესურსთა მდგომარეობაა C წერტილში, რომელზეც ორივე რესურსის შედარებითი სიჭარბე არის სახეზე. ამგვარი შედარებები პრობლემურია რესურსებისთვის, რომლებსაც ძალიან განსხვავებული თვისებები აქვთ, როგორიცაა მაგალითად, სინათლის დონე და აზოტის ოდენობა ნიადაგში. ამგვარ შემთხვევებში,



ნახ. 20-16 ორგანიზმილებიანი გამოსახულება ორი რესურსის მიერ განსაზღვრული სივრცისა, რომელთაგან ორივე საჭიროა მომხმარებლისთვის. ნახატი წარმოადგენს ნახ. 20-15-ის „ფუძეს“. თეთრი არეალი აღნიშნავს 1 და 2 რესურსების კომბინირებულ დონეებს (მათ შორის B და C წერტილებიც), რომლებიც საშუალებას აძლევენ მომხმარებლის პოპულაციას გაიზარდოს. პოპულაცია არ გაიზრდება რესურსთა კომბინაციებისას ვერტიკალურ ღია მწვანე არეალში (მაგ. A წერტილი), რადგან იქნება 1 რესურსის არასაკმარისი ოდენობა. პოპულაცია არ გაიზრდება რესურსთა კომბინაციებისას ჰორიზონტალურ ღია მწვანე არეალში, რადგან არ იქნება 2 რესურსის საკმარისი ოდენობა. არასაკმარისი ოდენობა ორივე რესურსისა თავს იჩენს მუქ მწვანე არეალში. პოპულაციის ზრდა შესაძლებელია მთელი რიგი საკმაოდ განსხვავებული რესურსთა პირობებისა, როგორც ენახავდით B და C წერტილებზე რესურსთა დონეების შედარებით.



ნახ. 20-17 ორი რესურსით განსაზღვრული სივრცის ორგანიზმილებიანი გამოსახულება, როდესაც მომხმარებელს მხოლოდ მეორე რესურსი ესაჭიროება. ღია მწვანე არეალში წარმოდგენილ რესურსის დონეებზე მეორე რესურსის საკმარისი დონე იქნება და პოპულაცია არ გაიზრდება. მეორე რესურსის საკმარისი დონეა სახეზე თეთრ არეალში. პირველი რესურსი საკმარისია ნებისმიერ დონეზე.

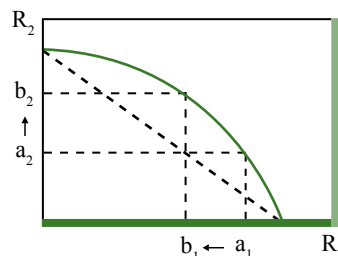
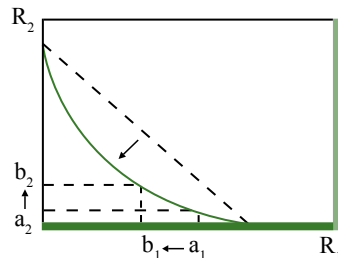
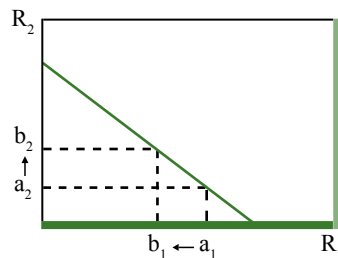
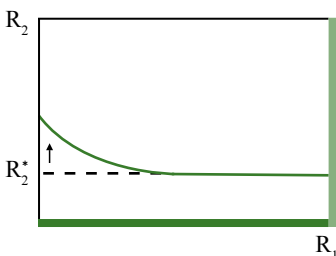
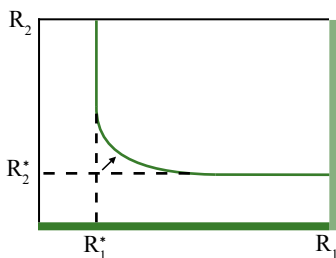
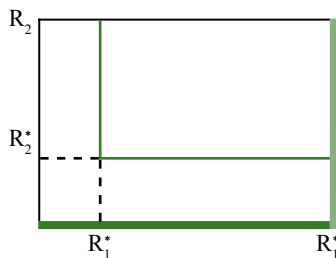
ორი რესურსის დონეების ზოგი კომბინაცია არარეალურია. მაგალითად, სინათლის ისეთი დონე, რომელიც სახეზეა კონაპეს ზემოთ (მართალია, ისინი თავს იჩენდნენ ზრდის არეალში ჩვენს მიერ წარმოადგენილ მარტივ მოდელში) არ ექნებოდათ ორგანიზმებს, რომლებიც ჩვეულებრივ ვითარებაში ტყის ფსკერზე ცხოვრობენ.

ნახ. 20-16 გვიჩვენებს ორ შემზღუდავ რესურსს. ჩვენ შეგვიძლია, გრაფიკულად გამოვსახოთ სიტუაცია, რომელშიც ერთი რესურსი შემზღუდავია და მეორე — არა (ნახ. 20-17). წარმოვიდგინოთ მაგალითად, რომ პირველი რესურსი ნახ. 20-17-ზე არ არის შემზღუდავი. ამ შემთხვევაში, არ იქნება ნულოვანი ზრდის იზოკლინი ამ რესურსისთვის, რადგან ამ რესურსის ნებისმიერი დონე საკმარისი იქნება. ამ შემთხვევებში, ზრდის ტემპი მოიმატებს მანამ, სანამ მეორე რესურსი თავის კრიტიკულ ზღვარს ზემოთ იქნება პირველი რესურსის დონის მიუხედავად.

ნახ. 20-16-ში და ნახ. 20-17-ში ნაჩვენებია მარტივი მოდელები გულისხმობენ, რომ ინდივიდები მოიხმარენ თითოეულ რესურსს დამოუკიდებლად მეორისგან. როდესაც ორი რესურსი დამოუკიდებლად ზემოქმედებს მომხმარებელი პოპულაცი-

ის ზრდაზე, მომხმარებელი შეამცირებს ორივე რესურსს, სანამ ერთ-ერთი მათგანი არ დავა კრიტიკულ დონემდე, რა შემთხვევაშიც პოპულაცია შეწყვეტს ზრდას. ამრიგად, ქემოსტატური ექსპერიმენტის საბოლოო შედეგი შეიძლება მოთავსდეს წერტილზე იმ ხაზის გასწვრივ, რომელიც განსაზღვრავს მომხმარებელთა ზრდის რეგიონის საზღვრებს. გარკვეული საბოლოო წერტილი ნებისმიერ შემთხვევაში დამოკიდებული იქნება რესურსთა საწყის კონცენტრაციაზე და რესურსების მიწოდების შედარებით სიჩქარეზე, სანამ ერთი ან მეორე რესურსი შემზღუდავს პოპულაციას ლიბეგის მინიმუმის კანონის თანახმად. რესურსებს, რომლებიც ზღუდავენ პოპულაციას ერთი მეორისგან დამოუკიდებლად, არსებითი რესურსები ეწოდებათ. დიატომებისთვის, სილიციუმი და ფოსფორი არსებითი რესურსებია, მომხმარებელს ორივე ესაჭიროება.

მრავალ შემთხვევაში, ორი ან მეტი რესურსი ურთიერთმოქმედებს, რათა განსაზღვროს მომხმარებელი პოპულაციის ზრდის სიჩქარე. სულ მცირე, რესურსთა ხუთი ტიპის ინტერაქციები არის აღიარებული (ნახ. 20-18). ზოგ შემთხვევაში, შემცირება არსებითი რესურსების რაოდენობაში მოითხოვს ორგანიზმისგან არსებითი რესურსის მეტ მოხმარებას.



ნახ. 20-18 იმ გზების გრაფიკული გამოსახულება, რომელთა საშუალებითაც რესურსებს შეუძლიათ, იურთიერთქმედონ პოპულაციის ზრდაზე გავლენის მოსახდენად. (ა) ორი დამოუკიდებელი რესურსი (არავითარი ინტერაქციები; იგივე, რაც ნახ. 20-16). (ბ) ურთიერთმოქმედი არსებითი რესურსები. როდესაც ერთ-ერთი არსებითი რესურსთაგანი უახლოვდება ნულოვანი ზრდის იზოკლინს, მეორე რესურსზე უფრო მეტი მოთხოვნილებაა. (გ) ნახევრად არსებითი რესურსები. როდესაც 1 არსებითი რესურსის დონე აღწევს ნულს, საჭირო ხდება მეორე არაარსებითი რესურსის დამატებითი ოდენობა. (დ) ჩანაცვლებადი რესურსები. ორი არსებითი რესურსს შეუძლია, ჩანაცვლოს ერთი მეორე ერთი-ერთზე ხასიათით. ამრიგად, a_1 -დან b_1 -მდე შემცირება 1 რესურსის ოდენობაში ჩანაცვლებულია ეკვივალენტური ზრდით 2 რესურსში (ზრდა a_2 -დან b_2 -მდე). (ე) დამატებითი რესურსები. ერთი არსებითი რესურსის მცირე ოდენობას შეუძლია, ჩანაცვლოს შედარებით დიდი ოდენობის მეორე არსებითი რესურსი. (ფ) ანტაგონისტური რესურსები. მცირე შემცირება ერთ არსებითი რესურსში (a_1 b_1 -მდე) მოითხოვს მნიშვნელოვან ზრდას მეორე არსებითი რესურსის შედარებით ოდენობაში (a_2 b_2 -მდე).

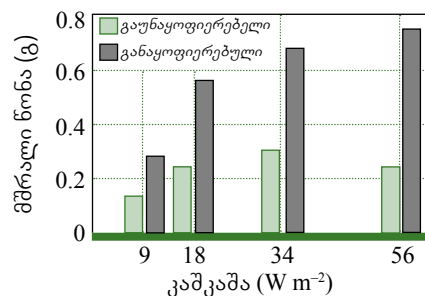
ასე მაგალითად, როდესაც R_1 უახლოვდება R^{-1} -ს მარჯვნიდან, R_2 -ის მოხმარების დონე უნდა გაიზარდოს. ამას აქვს იზოკლინების გადაკვეთის მორგვალეობის ფორმა (ნახ. 20-18ბ). რესურსებს, რომლებიც ამგვარად ურთიერთქმედებენ, ეწოდებათ ურთიერთმოქმედი არსებითი რესურსები. ამგვარი ინტერაქცია ასევე შესაძლებელია, როდესაც ერთ-ერთი რესურსი არსებითია და მეორე კი არა (იხ. ნახ. 20-17). ამ შემთხვევაში, როდესაც არაარსებითი რესურსი (R_1) მცირდება ნულის მიმართულებით, არსებითი რესურსი (R_2) უფრო მეტად საჭირო ხდება, მიმართავს რა R_2 იზოკლინურ მრუდს ზემოთ (ნახ. 20-18ც). ორი რესურსს ამგვარი მახასიათებლებით ეწოდებათ ნახევრადარსებითი რესურსები.

ზოგიერთ შემთხვევაში, ერთი რესურსი შეიძლება ჩანაცვლებულ იქნას მეორით. ამგვარ რესურსებს ჩანაცვლებითი რესურსები ეწოდებათ. ჩანაცვლებადი რესურსები ალტერნატიული ფორმებია იგივე რესურსებისა, როგორიცაა შაქარი — გლუკოზა და ფრუქტოზა, რომელთაგან ორივე, წარმოადგენს ნახშირწყლის წყაროს ბაქტერიებისთვის. ორგანიზმმა შეიძლება ხელი შეუშალოს ორიდან ერთი ჩანაცვლებადი რესურსის შემცირებას პროპორციულად მეორე რესურსის უფრო მეტი მოხმარებით. ამ შემთხვევის დინამიკა აღნიშნულია ნახ. 20-18დ-ში. ყველა ამგვარ შემთხვევაში, ერთი რესურსის დონე შეიძლება შემცირებული იქნას L^* -ის ქვემოთ, იმ პირობით, თუ მეორე ჩანაცვლებადი რესურსი სახეზეა.

ჩანაცვლებადი რესურსები ჩანაცვლებენ ერთი მეორეს ერთი ერთზე. როდესაც მცირე ოდენობა ერთი რესურსისა ჩანაცვლებულია მეორე რესურსის შედარებით დიდი ოდენობით, რესურსებს ეწოდებათ დამატებითი რესურსები. ნახ. 20-18ე გვიჩვენებს შემთხვევას, რომელშიც მნიშვნელოვანი შემცირება პირველი რესურსის დონეში შეიძლება კომპენსირებული იქნას შედარებით მცირე ზრდით მეორე დამატებით რესურსში. როდესაც ჩანაცვლება მოითხოვს ერთი რესურსის შედარებით დიდ ოდენობას, რათა მოახდინოს კომპენსაცია მეორე რესურსის შედარებით მცირე შემცირებისა, რესურსებს ეწოდებათ ანტაგონისტური რესურსები (ნახ. 20-18ფ).

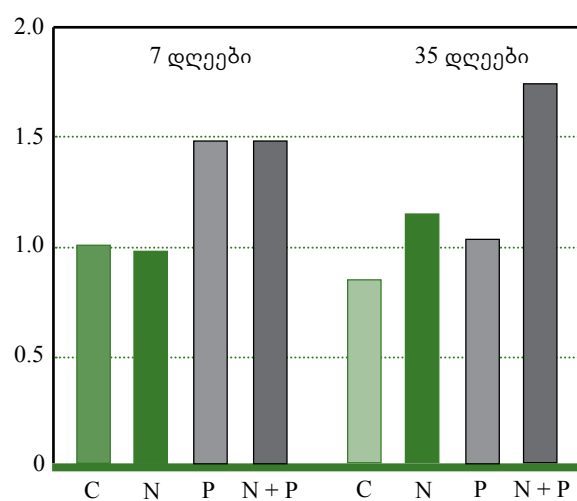
რესურსთა სინერგიზმი

როდესაც ერთდროული ზრდა ორ რესურსში აძლიერებს მოხმარებელი პოპულაციის ზრდას მეტად, ვიდრე ცალკეული რესურსის მატების შედეგად პოპულაციის ზრდის ჯამია, ამბობენ, რომ რესურსები სინერგისტულია (ამ სიტყვის ფუძე მომდინარეობს ბერძნული სიტყვებიდან სენ - „ერთად“ და ერგონ „მუშაობა“). ამრიგად, დამატებითი რესურსები სინერგისტულია მოხმარებელთა ზრდის ხელშეწყობაში. ფისმა და გრაბმა (1982) მოგვანოდეს სინერგისტული რესურსების ურთიერთქმედების



ნახ. 20-19 ერთიანი გავლენა სინათლის დონისა და სასუქების იმპატიენს-ის ზრდაზე. სინათლის დონეების გაზრდა უფრო აძლიერებს ზრდას განაყოფიერებულ მცენარეებში, ვიდრე გაუნაყოფიერებლებში. (After Peace and Grubb 1982.)

მაგალითი იმპატიენს პარვიფლორა-ს თავიანთ კვლევაში. ეს არის მცირე ზომის ბალახეული მცენარე, რომელიც უხვად მოიპოვება ინგლისის ტყეებში. ჩრდილის ამტანი ტყის ბალახების კვლევამ გვიჩვენა, რომ ინდივიდუალურ მცენარეებს შეუძლიათ, უკეთ გაიზარდონ სინათლის ნაკლებობის პირობებში ტუტე ნიადაგებზე, ვიდრე ძლიერ მჟავა ნიადაგებზე. მაგალითად, ამგვარ მცენარეებს, რომლებიც იზრდება 7,5 pH-ზე, შეუძლიათ, აიტანონ მზის სინათლის 1-2%-იანი განათების დონე მაშინ, როდესაც 4,5 პ-იანი ნიადაგებზე იგივე მცენარეებს არ შეუძლიათ გაიზარდონ 5-6%-ზე დაბალი განათების პირობებში.



ნახ. 20-20 საერთო გავლენა აზოტის (N) და ფოსფორის (P) სასუქებისა Impatiens-ის ზრდაზე. (C, საკონტროლო ნიმუში სასუქის გარეშე.) აზოტი არაა შემზღუდავი რესურსი ახალგაზრდა მცენარისთვის. აზოტი და ფოსფატი მოქმედებენ სინერგისტულად, რათა ხელი შეუწყონ უკვე ასაკოვანი მცენარეების ზრდას. (After Peace and Grubb 1982.)

რეაქციებში ამ განსხვავების ერთ-ერთი ახსნა ის არის, რომ სუსტი ტუტე პირობები უფრო სწრაფად ხსნადს ხდის საკვებ ნივთიერებებს. მჭავე ნიადაგებში კი ზოგიერთი მინერალი ძლიერ რეაქტიული ხდება და ფოსფორთან უხსნად ნაერთებს ქმნის.

ფისმა და გრამბმა გამოიკვლიეს ურთიერთობები სინათლეს, ფოსფორსა და აზოტს შორის კონტროლირებად ლაბორატორულ პირობებში მჰატიენს-ის ზრდაზე დაკვირვებით. მათ გამოიყენეს ზომიერი სასუქის და თითქმის ნეიტრალური p-იანი (6,6) ტყის ნიადაგი. მათ ნიტრატისა და ფოსფატის სასუქი დაუმატეს ზოგიერთ მცენარეს და მოათავსეს ეს მცენარეები სინათლის განსხვავებული ინტენსივობის ქვეშ. ერთ ექსპერიმენტში სასუქით გამდიდრებული და გაუმდიდრებელი მცენარეები მოათავსეს სინათლის სხვადასხვა დონეებზე თესლიდან ფესვის გამოსვლის დროიდან ექსპერიმენტის დასასრულამდე 37 დღის განმავლობაში. დამატებითმა სინათლემ გააძლიერა გამდიდრებული მცენარეების ზრდა საკონტროლო ნიმუშებზე მეტად (ნახ. 20-19). რითაც ახდენდნენ იმის დემონსტრირებას, რომ მჰატიენს-ის უნარი გამოეყენებინა სინათლე დამოკიდებულია სხვა რესურსების არსებობაზე. მცენარის ზრდა მოითხოვს როგორც ფოტოსინთეზის მიერ აღდგენილ ნახშირბადს, როგორც ენერგიის წყაროს და სტრუქტურულ მასალას ნახშირწყლებისთვის, ისე აზოტსა და ფოსფორს ცილებისა და ამინომჟავების სინთეზისთვის.

ფისმა და გრამბმა ასევე განიხილეს აზოტისა და ფოსფორის ინტერაქციები წინა ექსპერიმენტში გამოყენებულ სინათლის ყველაზე მაღალ ინტენსივობაზე. მცენარეები იზრდებოდა ქოთნებში, რომლებიც სათითაოდ ათ-ათ მცენარეს შეიცავდნენ. მცენარეები გროვდებოდა, შრებოდა და იწონებოდა 7 დღის შემდეგ და 35 დღის შემდეგ. ფოსფორის არარსებობისას, აზოტის დამატებას მცირე ეფექტი ჰქონდა ზრდაზე პირველი კვირის განმავლობაში (ნახ. 20-20). მხოლოდ ფოსფორის დამატება აძლიერებდა ზრდას ისევე, როგორც ფოსფორისა და აზოტის კომბინაციისას ხდებოდა. ამრიგად, მისი კონცენტრაციისას ბუნებრივ ნიადაგში, აზოტი არ იყო შემზღუდავი რესურსი ახალგაზრდა მცენარეებისთვის. თუმცა, ზრდის მომდევნო თვეებისას აზოტი და ფოსფორი სინერგულად გახდნენ მცენარის ზრდის ხელშეწყობაში. ორიდან ნებისმიერი ნივთიერების დამატებას მეორის გარეშე არ ჰქონდა აღსაქმელი ეფექტი მაშინ, როდესაც ორივე ერთად ზრდიდა მშრალ წონას დაახლოებით 50%-ით.

ფისი და გრამბი ფქრობდნენ, რომ ფოსფორს შეეძლო, შეეზღუდა ზრდა ადრეულ პერიოდში, რადგან ის შედარებით უძრავია ნიადაგში და ამიტომაც მცენარეებმა უნდა მოიპოვონ თავიანთი მარაგი უშუალოდ ფესვების გარშემო არსებული სივრციდან. არის რა უფრო მოძრავი, აზოტს შეუძლია, შეაღწიოს ფესვებში უფრო შორი მანძილიდანაც. შედეგად,

ნერგები ფოსფორის ადგილობრივ მარაგებს უფრო სწრაფად გამოლევენ ხოლმე და ამიტომ, ფოსფორი მანამ იწყებს მცენარის ზრდის შეზღუდვას, სანამ აზოტი დააპირებდეს. საბოლოოდ, ნიადაგში უფრო ადვილად ხელმისაწვდომი აზოტის უმეტესობა შეინოვება მცენარის მიერ და ისიც ხდება ზედმეტად შემზღუდავი.

ეს რომ სწორი ახსნა ყოფილიყო, დაასკვნეს ფისმა და გრამბმა, მაშინ მჭიდრო ნარგავები გამოცლიდნენ ნიადაგს აზოტისგან უფრო სწრაფად, ვიდრე მაშინ, ერთ ქოთანში ერთი მცენარე რომ ყოფილიყო და აზოტის შეზრუდვა შეიგრძნობოდა ადრეული ზრდის პერიოდში. მართლაც, როდესაც მჰატიენს იქნა დათესილი ათმცენარიან ქოთანში, ერთიანის ნაცვლად, წინა ექსპერიმენტისგან განსხვავებით, აზოტი და არა ფოსფორი აღმოჩნდა შემზღუდავი რესურსი პირველი კვირის განმავლობაში.

20.7 მომხმარებელი-რესურსის სისტემაში შიდა შიდა მოიცავდის ორზე მეტ რესურსს ან ორზე მეტ მომხმარებელს

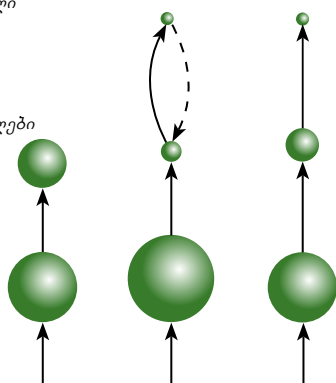
მართალია, ვილაცას შეიძლება წარმოდგენილი ჰქონდეს სისტემები, რომლებშიც ერთი მომხმარებელი და ერთი რესურსი დომინირებს, სახეობათა უმრავლესობა ორივე როლს თამაშობს. მეტიც, სახეობებს, როგორც წესი, ერთზე მეტი რესურსი ესაჭიროებათ და მათ შეიძლება გაიყონ თავიანთი რესურსები სხვა მომხმარებლებთან. ამ ინტერაქციათა შედეგები პოპულაციათა დინამიკისთვის განხილული იქნება მომდევნო თავებში, მაგრამ ჩვენ გაგაცნობთ მათ აქ მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციათა ზოგადი კლასის ფორმით, რომლებიც ორზე მეტ სახეობას მოიცავენ.

წარმოიდგინეთ საკვები ჯაჭვი, რომელშიც მეორე სახეობა (ბალახისმჭამელი) იკვებება პირველით (მცენარე) და მესამე (ხორცის მჭამელი) იკვებება მეორით. ამ უმარტივეს საკვებ ჯაჭვში პირველ სახეობას არ აქვს არავითარი ბიოლოგიური რესურსი, ხოლო მესამე მხოლოდ მომხმარებელია. რესურსებისა და მომხმარებლის პოპულაციების რეგულირების ამ მონაცემების შედეგები ათწლეულების განმავლობაში აინტრიგებდნენ ეკოლოგებს. 1960 წელს პროვოკაციული და საკამათო ნამუშევარში, რომელიც გამოქვეყნდა მერიცან „ატურალის“ ტ-ში სათაურით “ჩომუნის სტრუქტურა, პოპულაციონ ცონტროლ, ანდ ცომპეტიციონ” ეკოლოგმა ნ.ჯ.ჰეირსტონმა, ფ.ე.სმიტმა და ლ.ბ.სლობოდკინმა (მაშინ ისინი მიჩიგანის უნივერსიტეტში მოღვაწეობდნენ) დაასკვნეს, რომ მცენარეები, ბალახისმჭამელები და მტაცებლები რეგულირდებიან სხვადასხვა ფაქტორებით. მათ შენიშნეს, რომ ბალახის მჭამელების მიერ მწვანე მცენარეების გამოლევის შემთხვევები გამონაკლისს წარმოადგენენ ჩვეულებრივი სცენარი-

ხორცის მჭამელი

ბალახისმჭამელები

მცენარეები

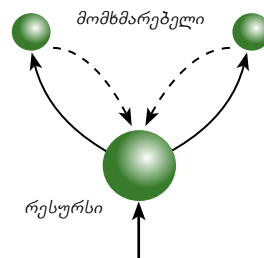


ნახ. 20-21 კვებითი ჯაჭვი მესამე (ხორცის მჭამელი) დონით და მის გარეშე. ცენტრში ხორცის მჭამელები ამცირებენ ბალახისმჭამელთა პოპულაციას (რაც გამოხატულია ბალახისმჭამელების აღმნიშვნელი წრის ზომის შემცირებით), რაც საშუალებას აძლევს მცენარეულ რესურსთა პოპულაციას, გაიზარდოს, მარჯვნივ ეს ასე არ არის.

დან, სადაც მცენარეები ჭარბად რჩებიან და დიდად ურთიერთმოქმედებენ. მეტიც, მცენარეთა მასობრივი განადგურების შემთხვევები მეტეოროლოგიური კატასტროფების შედეგად გამონაკლისს წარმოადგენენ უმეტეს არეალებში. ერთად აღებული, ეს ორი დაკვირვება ნიშნავს, რომ მომხმარებლები არც ბალახისმჭამელებით არიან შეზღუდულები და არც კატასტროფებით და ამიტომ, შეიძლება შეზღუდულ იქნან საკუთარი რესურსების გამოლევის შედეგად. მრავალ შემთხვევაში შემზღუდავი რესურსი არის ხოლმე სინათლე, მშრალ რეგიონებში წყალი შეიძლება იყოს კრიტიკული ფაქტორი და არსებობენ შეზღუდვის აღსანიშნავი მიზეზები კრიტიკული მინერალების გამოლევის სახით. ამრიგად, მცენარეთა პოპულაციებს ზღუდავენ რესურსები და მათზე მცირე გავლენას ახდენენ მომხმარებლები.

ავტორებმა შემდეგ აღნიშნეს, რომ არსებობს დროებითი გამონაკლისი ამ ზოგადი წესიდან, რომლის თანახმადაც, მწვანე მცენარეები შეიძლება გამოილიონ ბალახისმჭამელების მიერ. ამგვარი გამონაკლისები თავს იჩენენ, როდესაც ბალახისმჭამელებს იცავენ ან ადამიანები ან სხვა ბუნებრივი მოვლენები და ბალახის მჭამელებს შეუძლიათ, გამოილიონ მცენარეულობა, როდესაც ისინი ხდებიან საკმარისად მრავალრიცხოვანი. აქედან გამომდინარეობს, რომ ჩვეულებრივ პირობებში ბალახისმჭამელთა პოპულაციებს არ ზღუდავს მათი საკვები მარაგი.

ჰეირსტონი, სმიტი და სლობოდკინი აქვე დასძენდნენ, რომ ბალახის მჭამელთა პოპულაციები იზღუდებიან თავიანთი მომხმარებლების, მტაცებლების მიერ. მეტიც, რადგანაც მტაცებლებს თავად არ ჰყავთ მომხმარებლები, ისინი უნდა იქნან შეზღუდული თავისი რესურსების, ბალახისმჭამელების მიერ.



ნახ. 20-22 კვებითი ჯაჭვის დიაგრამა, სადაც ნაჩვენებია ორი მომხმარებელი, რომელიც იკვებება ერთი რესურსით და ამცირებს მის დონეს. რომელიც მომხმარებელიც არ უნდა გაიზარდოს, რესურსის დაბალი დონე შენარჩუნდება.

სამსაფეხურიანი კვებითი ჯაჭვი, დანახული ჰეირსონისა და მისი კოლეგების მიერ დაპირისპირებულია მარტივ ორ სახეობიან მომხმარებელი-რესურსის სისტემასთან ნახ. 20-21-ში. მტაცებლის მატება ამცირებს ბალახისმჭამელთა პოპულაციას, რაც თავის მხრივ, შეიძლება გამოიხატოს მცენარეთა სიჭარბის ზრდაში. ამ არგუმენტების მართებულება შეიძლება ცხარე დებატების საგანი გახდეს (იხ. მაგალითად Ehrlich and Birch 1967, Murdoch 1966, Pimentel 1988) და განხილული იქნება მომდევნო თავებში თეორიისა და სამხილების ფონზე. ახლა კი უნდა გავითვალისწინოთ, რომ ბალახისმჭამელები კომპლექსური ბუნებრივი სისტემებია და მათ კიდევ შეუძლიათ ჩვენი გაკვირვება.

ჰეირსტონს, სმიტსა და სლობოდკინს კიდევ ჰქონდათ რაღაც სათქმელი ერთი რესურსის გამოყენებელი სახეობების ინტერაქციათა შესახებ (ნახ. 20-22). როდესაც ორი სახეობა ერთ შემზღუდავ რესურსს იყენებს, ის სახეობა, რომელსაც შეუძლია, შენარჩუნდეს რესურსთა დაბალი ხელმისაწვდომობის პირობებში, გამოდევნის მეორეს. როდესაც მტაცებლები ჩასმულია ამგვარ სისტემებში, ჰეირსტონი და სხვები გულისხმობდნენ, რომ ბალახისმჭამელები არიან ხორცისმჭამელ-შეზღუდულები. ისინი ნაკლები ინტენსივობით კონკურირებენ ერთმანეთთან საერთო რესურსებისთვის და ამიტომ, უფრო მიდრეკილი არიან თანაარსებობისადმი. არსებობს ამ მოსაზრებების კონტრარგუმენტებიც. მაგრამ სახეობათა მრავალფეროვნებასა და მომხმარებელი-რესურსის დინამიკას შორის ურთიერთობის საკითხი აგრძელებს ეკოლოგიაში ერთ-ერთი მთავარი როლის შესრულებას. როგორც ვნახავთ, ეს თემა მუდმივად გვახსენებს კითხვებს, რომელიც დასვა გ.ე.ჰათჩინსონმა 1957 წელს: „რატომ არსებობენ ამდენი სახის ცხოველები?“

1. პოპულაციათა ინტერაქციები ზოგადად შეიძლება კლასიფიცირებულ იქნას იმის მიხედვით, დადებით თუ უარყოფით გავლენას ახდენს მონაწილე მხარეებზე ურთიერთქმედება. ისეთ მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციებში, როგორიცაა მტაცებლობა, ერთი მონაწილე მოგებას ნახულობს (მომხმარებელი), მეორე კი — ზიანს განიცდის (რესურსი). კონკურენტულ ინტერაქციებში, ორივე მონაწილე განიცდის უარყოფით ეფექტს. დეტრიტის მჭამელი-დეტრიტის ინტერაქციებში დეტრიტის მჭამელი განიცდის დადებით ეფექტს მაშინ, როდესაც დეტრიტს საერთოდ არანაირი ეფექტი არ აქვს. ყველა მონაწილე მუტუალიზმში განიცდის დადებით ეფექტს.

2. პოპულაციათა ინტერაქციები ყველაზე ხშირად მოიცავენ ერთი სახეობის ინდივიდების გამოყენებას მეორე სახეობების ინდივიდების მიერ. ამგვარი ინტერაქციები გავლენას ახდენენ ორივე სახეობის დინამიკაზე.

3. რესურსად შეიძლება განსაზღვრული იქნას ნებისმიერი ფაქტორი, რომლის ზრდაც ხელს უწყობს პოპულაციის ზრდას და რომელიც მოიხმარება. ამრიგად, სინათლე, საკვები, წყალი, მინერალური საკვები ნივთიერებები და სივრცე რესურსებია. ტემპერატურა, მარილიანობა და სხვა პირობები კი არა.

4. ზოგიერთი რესურსი აღუდგენელია (სივრცე), სხვები კი აღდგენადები (სინათლე, საკვები). განასხვავებენ სამი სახის აღდგენად რესურსს, იმის მიხედვით, თუ როგორი გავლენა აქვს მომხმარებელს მათ მომარაგებაზე, არავითარი გავლენა არ აქვს, პირდაპირი გავლენა აქვს, თუ არაპირდაპირი გავლენა, სხვა მომხმარებლების საშუალებით. ყველა მოხმარებული რესურსიდან, მხოლოდ ერთი ან ძალიან მცირე შეზღუდვები მომხმარებელთა პოპულაციის ზრდას. მათ შემზღუდავი რესურსები ეწოდებათ და როგორც წესი, ისეთები არიან, რომელთა შედარებითი მიწოდება მოთხოვნილებასთან შედარებით ყველაზე მცირეა. ეს პრინციპი ცნობილია ლიბიგის მინიმუმის კანონის სახელით.

5. მომხმარებელთა უდიდესი ტიპები მოიცავენ მტაცებლებს, პარაზიტებს, პარაზიტოიდებს, ბალახის მჭამელებს და დეტრიტის მჭამელებს. როდესაც მტაცებლობას აქვს ადგილი, რესურსთა პოპულაციის ინდივიდებს (მსხვერპლი) კლავენ და აშორებენ რესურსთა პოპულაციას. ბალახისმჭამელებმა და პარაზიტებმა შეიძლება მოიხმარონ ცოცხალი მტარებლის წილი, მაგრამ როგორც წესი, არ აშორებენ მას რესურსთა პოპულაციას.

6. ექსპერიმენტული კვლევები წყლის რწყილები-სა, რომლებიც იკვებებიან წყალმცენარეთა უჯრედებით, გვიჩვენებენ, რომ მომხმარებელი-რესურსის სისტემები კომპლექსურია. წყალმცენარეთა (რესურსი) სიმჭიდროვეების ზრდამ გამოიწვია წყლის რწყილების უფრო ხანგრძლივი საშუალო სიცოცხლის ხანგრძლივობა, მაგრამ თითო მდედრზე ბუდობის, გამოჩეკილი კვერცხის მცირე რაოდენობა.

7. ლოგისტიკური განტოლება $dN/dt = rN(1 - N/K)$ შეიძლება მოდიფიცირებულ იქნას, იმისთვის, რომ შექმნას მომხმარებელი-რესურსის მარტივი სისტემა, რომელშიც რესურსთა ზრდის ტემპი dR/dt მუდმივია და მომხმარებელთა ზრდის ტემპი dR/dt დამოკიდებულია რესურსთა მიწოდების ტემპსა და მომხმარებელი პოპულაციის ზომაზე. ამგვარი მოდელი გვიჩვენებს, რომ რესურსთა მიწოდების გაზრდილი სიჩქარე ზრდის მომხმარებელი პოპულაციის გადატანით შესაძლებლობას.

8. ასევე მოდიფიცირებული შეიძლება იქნას ლოგისტიკური განტოლება, რათა მოახდინოს ისეთი მომხმარებელი-რესურსის სისტემის მოდელირება, რომელშიც როგორც მომხმარებლის, ისე რესურსის პოპულაციების ზრდის ტემპები დაკავშირებულია ორივე პოპულაციის სიმჭიდროვესთან. ამგვარი მოდელები გვიჩვენებენ, რომ ორივე პოპულაცია კომპლექსურად არის დამოკიდებული რესურსთა მიწოდების ტემპებსა და იმ ეფექტურობაზე, რომლითაც მომხმარებელთა პოპულაციები მოიხმარენ რესურსებს.

9. ურთიერთობა მომხმარებელი პოპულაციის (C) ზრდის ტემპსა და მისი რესურსის (R) დონეს შორის შეიძლება აღწერილ იქნას მონოდის განტოლებით $1dC/Cdt = qR/(k + R)$, სადაც q არის მომხმარებლის თანდაყოლილი, ექსპონენციალური ზრდის სიჩქარე და k არის რესურსთა დონე, რომელზეც მომხმარებლის ზრდის ტემპი არის q -ს ნახევარი. მისთვის ბიოლოგიური რეალობის მისამატებლად მონოდის განტოლებაში შეიძლება ჩართული იქნას სიკვდილიანობის მუდმივი ფაქტორი m . მონოდის მრუდის ურთიერთქმედება სიკვდილიანობის დონესთან თავს იჩენს რესურსთა დონეზე, რომელსაც რესურსთა კრიტიკული დონე R^* ეწოდება. რესურსთა კრიტიკული დონე არის რესურსთა ოდენობა, რომელზეც სიკვდილიანობა აბალანსებს მომხმარებელი პოპულაციის ზრდას.

10. ერთი მომხმარებლის მიერ რამდენიმე რესურსის გამოყენების გრაფიკული ანალიზი შეიძლება

გამოყენებულ იქნას რესურსების კატეგორიზებისთვის მომხმარებელთა ზრდის ხელშესაწყობად. სულ მცირე ხუთი ტიპის რესურსი ინტერაქციები არის აღიარებული: ურთიერთქმედი არსებითი რესურსები, ნახევრად არსებითი რესურსები, ჩანაცვლებადი

რესურსები, დამატებითი რესურსები და ანტაგონისტური რესურსები. ლაბორატორულმა და საველეექსპერიმენტებმა თავიანთი ეფექტებით მომხმარებლებზე გამოავლინეს ფართოდ გავრცელებული სინერგიზმი რესურსებს შორის.

სავარჯიშოები

1. სახეობათა უმეტესობა თამაშობს როგორც მომხმარებლის, ისე რესურსის როლს. პოპულაციის რეგულაცია დამოკიდებულია კომპლექსურად ამ სხვადასხვა როლების შედარებით მნიშვნელობაზე.

2. მცენარეების, ცხოველებისა და მიკროორგანიზმების ზოგადი სახელების გამოყენებით მოიყვანეთ ცხრილ 20-1-ში აღწერილი ოთხი ტიპის სახეობათა ინტერაქციების მაგალითები თქვენს არეალში მოხინაძრე ორგანიზმებისთვის. თავის ექსპერიმენტში წყლის რწყილებზე (*Daphnia*) პორტერმა და მისმა კოლეგებმა გამოთვალეს მათი კვებითი საქმიანობა ჯერ იმის განსაზღვრით, თუ წყლის რა მოცულობას წარმოადგენდა თითო წყალმცენარეული უჯრედი (მსხვერპლი) და შემდეგ *Daphnia*-ში რადიოაქტიური იზოტოპებით მონიშნული ამ უჯრედების დათვლით. ეს შესაძლებელი იყო *Daphnia*-ების კვების თავისებურების, წყლის გამფილტრავი თვისების გამო, როდესაც მთლიანი წყალმცენარეული უჯრედების გამორჩევა ხდება წყლისგან. რა სახის ექსპერიმენტების და დაკვირვებების ჩატარება მოგიწევთ

თქვენ ისეთი მტაცებლის კვებითი აქტივობის განსასაზღვრად, როგორიცაა ობობა, რომელიც კლავს ხშირად თავისზე ბევრად დიდ მსხვერპლს, ასხურებს მომწელებს ფერმენტებს მსხვერპლში და შეინოვს ნახევრად მონელებული მსხვერპლის შიგთავსს?

3. მომხმარებელთა პოპულაციაში რესურსები გარდაიქმნება რეპროდუქციად $b = 0,7$ ეფექტურობით და თითოეულმა ინდივიდმა უნდა მოიხმაროს რესურსი $a = 0,5$ გ/სთ იმისთვის, რომ შეინახოს საკუთარი თავი. რესურსები მიეწოდებიან პოპულაციებს მუდმივი $k_r = 5$ კგ/სთ სიჩქარით. რა ზომის უნდა იყოს მომხმარებელთა C პოპულაცია, რომ მისი ზრდის ტემპი უარყოფითი გახდეს ამ პირობებში?

4. ჩვენ ვამბობთ, რომ განტოლება (20-2) და (20-3) წარმოადგენს ორს იმ მრავალრიცხოვანი გზებიდან, რომლებიც აწყვილებენ რესურსი და მომხმარებელი პოპულაციების ზრდის ტემპებს სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულად. შეგიძლიათ მოიფიქროთ სხვა გზები, რომლებიც ასევე ბიოლოგიურად მისაღები იქნება?

თავი 21



კონკურენციის თეორია

გზამკვლევი კითხვები

- რა ტიპის კონკურენცია არსებობს?
- რა შენატანი გააკეთა ტენსლის, გაუსის და პარკის ექსპერიმენტალურმა სამუშაომ კონკურენციის თეორიის განვითარებაში?
- რა არის კონკურენტული გამოკვლების პრინციპი?
- როგორ შეიძლება იქნას მოდიფიცირებული პოპულაციის რეგულირების ლოგისტიკური მოდელი ისე, რომ მან სახეობათაშორისი კონკურენცია ასახოს?
- როგორ შეიძლება გამოვიყენოთ გრაფიკები იმ პირობების წინასწარ განსაჭვრეტად, რომლებშიც თანაარსებობენ კონკურირებადი სახეობები და რომლებშიც არა?
- რა პირობებში შეუძლია ორ სახეობას იარსებოს ერთი შემზღუდავი რესურსის გამო კონკურენციაში ერთმანეთთან?
- როგორ შეიძლება მტაცებელმა გავლენა მოახდინოს მსხვერპლ სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე?

კონკურენცია არის ერთი ინდივიდის მიერ რესურსის ნებისმიერი გამოყენება ან მისი დაცვა, რაც ამცირებს ამ რესურსის ხელმისაწვდომობას სხვა ინდივიდებისთვის. კონკურენცია ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი გზაა, რომლის საშუალებითაც ინდივიდების საქმიანობა გავლენას ახდენს სხვების კეთილდღეობაზე. რესურსებისთვის კონკურენციას, რომელიც თავს იჩენს ერთი სახეობის წევრებს შორის, ეწოდება შიდასახეობრივი ბრძოლა. შიდასახეობრივი ბრძოლა ძალიან მჭიდროდ არის დაკავშირებული ორ ფენომენთან, რომელიც ჩვენ ადრე განვიხილეთ: ესაა პოპულაციის რეგულაცია და ევოლუციური ცვლილება. პოპულაციის შიგნით კონკურენცია ამცირებს რესურსთა ხელმისაწვდომობას სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული წესით, რითაც გავლენას ახდენს ნაყოფიერებასა და გადარჩენაზე. რაც უფრო მრავალრიცხოვანია პოპულაცია, მით მაღალია კონკურენცია ამ პოპულაციაში არსებულ ინდივიდებს შორის. ამრიგად, შიდასახეობრივი ბრძოლა საფუძვლად უდევს პოპულაციის ზომის რეგულირებას. როგორც ვნახეთ, ევოლუცია მოიცავს ცვლილებებს პოპულაციაში გენოტიპების წარდგენაში. ამგვარი ცვლილებები შეიძლება გამოწვეული იყოს პოპულაციაში ინდივიდებს შორის კონკურენციის შედეგად, რაც იქნის სხვადასხვა ფორმებს ან შესაძლებლობებს.

როდესაც სხვადასხვა სახეობის ინდივიდები კონკურირებენ ერთმანეთთან რესურსებისთვის, ამ ინტერაქციას სახეობათაშორისი ბრძოლა ეწოდება. ორი განსხვავებული მტაცებელი სახეობა მაგალითად შეიძლება კონკურირებდეს ერთმანეთთან ერთი სახეობის მოპოვებისთვის. კონკურენცია სხვადასხვა სახეობის ინდივიდებს შორის ინვესტს ერთობლივად დეპრესიულ ეფექტს ორივე პოპულაციაზე. ყოველ სახეობას შეაქვს საკუთარი წვლილი მეორე პოპულაციის რეგულაციაში, ისევე როგორც თავისაში. ინტენსიური სახეობათაშორისი ბრძოლის პირობებში პოპულაცია შეიძლება იქნას ჩამოცილებული კონკურენტის მიერ. ამ პოტენციალის გამო, კონკურენცია არის ერთ-ერთი ფაქტორი, რომელიც განსაზღვრავს, რომელი სახეობები თანაარსებობენ ერთ საბინადრო გარემოში და ამრიგად, განსაზღვრავს ეკოლოგიური თანასაზოგადოებების სტრუქტურას.

ორ პოპულაციას შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგი დამოკიდებულია იმ შედარებით ეფექტურობაზე, რომლითაც ინდივიდები პოპულაციაში ახდენენ თავიანთი საზიარო რესურსების ექსპლუატაციას. როდესაც მოთხოვნასთან შედარებით რესურსები იშვიათია, ინდივიდის მიერ ყოველი მოხმარება რესურსებს სხვებისთვის უფრო ნაკლებად ხელმისაწვდომს ხდის, ისევე როგორც თავისთვის. მოხმარების გაგრძელება

ბასთან ერთად, რესურსები მცირდება იმ დონემდე, რომლებიც უკვე ველარ უწყობენ ხელს მომხმარებელი პოპულაციის ზრდას და პოპულაციამ შეიძლება მი-
აღწიოს თეორიული წონასწორობის ზომას. როდესაც პოპულაციას შეუძლია, განაგრძოს ზრდა რესურსთა ისეთ დონეზე, რომელიც ამცირებს მეორე პოპულაციის ზრდას, საბოლოო ჯამში ჩანაცვლებს მეორეს. ამრიგად, კონკურენცია და მისი სხვადასხვა შედეგები დამოკიდებულია მომხმარებლების ურთიერთობაზე თავის რესურსებთან.

აღიარებენ კონკურენციის რამდენიმე ზოგად მექანიზმს. ჩარევის კონკურენცია თავს იჩენს, როდესაც ერთი ინდივიდი აქტიურად ერევა მეორე ინდივიდის რესურსებთან ურთიერთობაში. ამგვარმა ჩარევამ შეიძლება მიიღოს აგრესიული ქცევის სახე, მაგალითად, როდესაც ორი მამალი ფრინველი ეჯიბრება ერთმანეთს დაბუდების ტერიტორიისთვის. 32-ე თავში ჩვენ გიჩვენებთ, თუ როგორ ზემოქმედებს ჩარევის კონკურენცია ინდივიდების შესაბამისობაზე პარტნიორისთვის ბრძოლაში.

ჩარევის კონკურენცია შეიძლება იყოს შიდასახეობრივი ან სახეობათაშორისი. მრავალ შემთხვევაში ამგვარი კონკურენციული ინტერაქციები უფრო რბილია. სხვადასხვა სახეობა შეიძლება იყენებდეს იგივე რესურსებს, მაგრამ მათ მიერ მისი გამოყენება შეიძლება განხორციელდეს დღის სხვადასხვა დროს ან სხვადასხვა სეზონზე. ამრიგად, იმ დროს, როდესაც ერთი სახეობის ინდივიდების მიერ რესურსების მოხმარება ამცირებს მეორისთვის ამ რესურსის ხელმისაწვდომობას, შეიძლება ერთი სახეობის ინდივიდებს შორის არ არსებობდეს პირდაპირი ინტერაქცია. ამ სახის კონკურენციას ეწოდება ექსპლუატაციური კონკურენცია. ერთი სახეობის ინდივიდებს მოსალოდნელია, რომ ექნებათ რესურსთა მოხმარების ერთნაირი ზოგადი წესი და ამრიგად, ექსპლუატაციური შეჯიბრი, როგორც წესი, სახეობათაშორისი ინტერაქციაა.

პოპულაციათა ინტერაქციების მათემატიკური მოდელების განვითარებაზე საუბრისას, ჩვენ ხაზს გავესვამთ ისეთ პოპულაციათა წყვილების ინტერაქციებს, როგორიცაა მტაცებლისა და მსხვერპლის, ბალახისმჭამელისა და საკვები მცენარეების, პარაზიტებისა და მათი მასპინძლის ორი კონკურირებადი სახეობა. ეს მიდგომა სასარგებლო გზაა თეორიის შემოსაღებად, რადგან ის გვაძლევს სპეციფიკური ჰიპოთეზის განვითარების საშუალებას იმის შესახებ, თუ რა გავლენას ახდენს ერთი პოპულაციის საქმიანობა მეორეზე. ცხადია, ეს მიდგომა რეალობის გამარტივებაა. ბუნებაში პოპულაციები უეჭველად ურთიერთქმედებენ ერთზე მეტ სხვა პოპულაციასთან. ამგვარი გამარტივება განსაკუთრებით პრობლემატურია კონკურენციის თეორიაში, რადგან შემთხვევათა უმეტესობაში, სახეობები კონკურირებენ სახეობის შიგნით და სახეობებს შორის მთელ რიგ სხვა სახეობებს არა მხოლოდ ერთი რესურსის გამო,

არამედ მრავალი რესურსისთვის. მცენარე შეიძლება კონკურირებდეს კონსპეციფიკურს (ერთი სახეობის ინდივიდები) და ჰეტეროსპეციფიკურებს (განსხვავებული სახეობის ინდივიდები) წყლისთვის, საკვები ნივთიერებებისა და მზის სინათლისთვის. კონკურირებადი ინტერაქციების ძალა მცენარის სახეობაში და სახეობებს შორის შეიძლება განსხვავდებოდეს თითოეულ ამ რესურსთან მიმართებაში. ამრიგად, მრავალი სახეობა განიცდის დიფუზურ კონკურენციას, სადაც კონკურენციული ინტერაქციები თავს იჩენენ ერთდროულად მთელი რიგი რესურსებისთვის.

კონკურენცია, პოპულაციათა სხვა ინტერაქციების მსგავსად, თავს არ იჩენს გარემო პირობებში ფლუქტუაციების გარეშე და სხვა ისეთი ბიოლოგიური ინტერაქციების ზენოლის გარეშე, როგორიცაა მტაცებლობა. ჩვენ განვიხილავთ, თუ როგორ ზემოქმედებენ ეს ფაქტორები კონკურენციული ინტერაქციების საბოლოო შედეგზე.

21.1 ეკოლოგიაში კონკურენციის, როგორც ცენტრალური თეორიის წარმოშობა კალიან ნელი და ფრთხილი პროცესი იყო

მტაცებლობას აშკარა გავლენა აქვს მსხვერპლ ინდივიდსა და მსხვერპლ პოპულაციაზე. როდესაც მტაცებლები სისტემას ან ემატებიან ან ჩამოშორდებიან ექსპერიმენტულად, მსხვერპლის პოპულაციები, როგორც წესი, ისე დრამატულად რეაგირებენ, რომ მცირე ეჭვი რჩება მათ შორის დინამიკური კავშირის არსებობის თაობაზე (იხ. თავი 23). მაგრამ კონკურენცია უფრო ფაქიზია. როდესაც ორი კონკურირებადი პოპულაციიდან ერთ-ერთის წარმომადგენელი ინდივიდი ჭამს მსხვერპლის ტიპს ან აქრობს მას საფურაუო არეალიდან, ეს ქცევა არ ინვესტირებს პირდაპირ იმ სახეობის ინდივიდის სიკვდილს, რომელთანაც ის კონკურირებს მსხვერპლისთვის. რადგანაც ამგვარ კონკურენციას აქვს ნაკლებად აშკარა ეფექტი, ვიდრე მტაცებლობას, კონკურენციის შესახებ აზროვნების ჩამოყალიბება და მისი ინტეგრაცია ეკოლოგიური სისტემების ჩვენეულ აღქმაში ნელი და ფრთხილი პროცესია.

თუმცა ყველაფრის მიუხედავად, კონკურენციის კონცეფცია ეკოლოგიის ნაწილია თითქმის დასაწყისიდანვე. ჩარლზ დარვინს, რომელმაც ბევრი რამ აიღო ეკონომიკიდან ანალოგიისა და ანალიზისთვის, სრულად ესმოდა ეს ფარული აზრი. ევოლუცია, როგორც უკვე ვახსენეთ, კონკურენციის გამოსახულებაა პოპულაციაში, რომელშიც ინდივიდებს სხვადასხვა გენოტიპი აქვთ (შიდასახეობრივი კონკურენცია). მაგრამ დარვინი ასევე აცნობიერებდა სახეობათაშორისი კონკურენციის მნიშვნელობასაც პოპულაციებისთვის. მაგალითად, პოპულაციის ბუნებრივი კონტროლის განხილვისას On the Origin of Species-ში, ის ახსენებს „მცენარეთა მრავალ სახეობას, რომლებსაც

ჩვენს ბაღში მშვენივრად შეუძლიათ კლიმატის ატანა, მაგრამ რომლებიც ვერასდროს გახდებიან ნატურალ-იზებული, რადგან მათ არ შეუძლიათ, კონკურენცია გაუწიონ ჩვენ ადგილობრივ მცენარეებს. . .” ასეც რომ იყოს, იმ დროს, როდესაც შიდასახეობრივი ბრძოლა იმპლიციტური იყო ბუნებრივ გადარჩევაში, სახეობათაშორისი კონკურენცია ნაკლებ შთაბეჭდილებას ტოვებდა დარვინზე, რადგან ის უფრო დაინტერესებული იყო კლიმატის, მტაცებლებისა და საკვები მარაგების პირდაპირი ეფექტებით პოპულაციებზე. ჩარლზ ელტონის წიგნი „ნიმალ ცოლოგე“, პირველი, თანამედროვე, ზოგადი მოხსენება ეკოლოგიის შესახებ, გამოქვეყნებული 1972 წელს, ასევე წინ, მონიწივე პოზიციებზე სწევს ამ ფაქტორებს, განსაკუთრებით კვებით (ტროფიკულ) ურთიერთობებს ცხოველებს შორის, სახეობათაშორის ბრძოლასთან შედარებით. ელტონმა განიხილა სახეობათაშორისი ბრძოლა მხოლოდ ეკოლოგიურ წარმატებასთან მიმართებაში (იხ. თავი 28), რომელშიც ერთი სახეობის მეორეთი ჩანაცვლება, რომელსაც მსგავსი ეკოლოგიური მოთხოვნილებები აქვს, გულისხმობს ამ ორს შორის ინტერაქციასთან შესაძლებლობას.

პოპულაციის პროცესების პირველი მათემატიკური კვლევა, რომელიც მოიცავს კონკურენციას, ა.ჯ.ლოტკას, ვ.ვილტერას და სხვების მიერ 1925-სა და 1935 წლებში დაიწყო, შეიქმნა ლაბორატორული ექსპერიმენტული სამუშაოთა მთელი წყება (Crombie 1947). ადრეულ ძალისხმევებში მტაცებელი-მსხვერპლის და პარაზიტიდი-მტარებლის ინტერაქციები დომინირებენ. თუმცა რუსმა ბიოლოგმა გ.ფ.გაუსმა (1932, 1934), რომელიც რაიმონდ პერლისა და ლოტკას დიდი გავლენის ქვეშ იყო, მოსინჯა სახეობებს შორის კონკურენციის კვლევა საფუარის სოკოებსა და უმარტივესების ლაბორატორულ პოპულაციებში. შემდგომ მან თავისი ძალისხმევა გააერთიანა ფქვილის მატლებზე, ბუზ დროფოზილებსა და სხვა ორგანიზმებზე, რომლებიც შესაფერისი გამოდგნენ ამგვარი ექსპერიმენტებისთვის, მაგრამ სახეობათაშორისი ინტერაქციების დამაჯერებელი ლაბორატორული მაგალითების მიუხედავად, ამ პროცესმა მაინც შედარებით მცირე როლი ითამაშა ეკოლოგიურ აზროვნებაში ათწლეულების შემდეგ. ვ.ქ.ალექს და მისი კოლეგების მიერ შექმნილი, 1949 წლის საკონტროლო მნიშვნელობის ნაშრომი „რინციპლეს ოფ ნიმალ ცოლოგე“ კონკურენციის შესახებ ლაბორატორული სამუშაოს დეტალური აღწერას წარმოადგენს, მაგრამ კონკურენციას მცირე როლს ანიჭებს ბუნებრივი თანასაზოგადოებების განხილვასა და დამუშავებაში.

საერთო რესურსების მომხმარებელ სახეობათა პოპულაციის ზომის განსაზღვრაში და სახეობებს შორის რესურსების განაწილების მართვაში კონკურენციის როლი მთლიანად გაცნობიერებულ იქნა მხოლოდ შუა 1940-იან წლებში, როდესაც მისი მნიშვნელობა დამაჯერებლად იქნა აღწერილი ინგლისელი ორნიტოლოგის დევიდ ლეკის მიერ (1944,

1947). ლეკი იღწვოდა, შეეთანხმებინა გაუსის ექსპერიმენტების შედეგი, რომ ორ მსგავს სახეობას არ შეეძლო თანაარსებობა მარტივ ლაბორატორულ გარემოში, იმ დაკვირვებასთან, რომ ბუნებრივი საბინადრო გარემო ხშირად იფარებს ერთნაირი ეკოლოგიური მოთხოვნილებების მქონე რამდენიმე სახეობას. მან დაასკვნა, რომ სახეობათა ფორმაციის პროცესს შეიძლება თან ახლდეს ეკოლოგიურ მოთხოვნილებებში მნიშვნელოვანი დივერგენცია (დამორიშორება და ამრიგად, შემცირებული კონკურენცია) ორ სახეობას შორის, რათა დაუშვას მათი თანაარსებობა: „როდესაც ორი დაკავშირებული ფრინველის სახეობა ხვდება ერთმანეთს ერთ რეგიონში, ისინი კონკურირებენ და ორივეს შეუძლია, შეინახოს თავი ამ ადგილას მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ისინი ეკოლოგიურად იზოლირებული არიან საბინადროთი ან საკვებით“ (1947, 162). მართალია, გვიან ელტონმა და სხვებმა აღიარეს ლეკის პოზიცია და 1940-იანი წლების შუა ხანებისთვის მოსაზრების ტალღა კონკურენციის საკეთილდღეოდ მოტრიალდა. ლეკის მოსაზრება ბუნებრივ თანასაზოგადოებებში კონკურენციის შესახებ მყარად იქნა დასაბუთებული თანამედროვე ეკოლოგიის დოქტრინაში 1957 წლის ჰათჩინსონის ცნობილი „დასკვნითი შენიშვნების“ საშუალებით, სადაც მან განიხილა ეკოლოგიურად მსგავსი სახეობების თანაარსებობის შესახებ შექმნილი ლიტერატურის დიდი ნაწილი. ჰათჩინსონმა დაასკვნა, ყოველ შემთხვევაში, პირობითად, რომ „ცხოველთა თანასაზოგადოებები ხარისხობრივად ისე არიან კონსტრუირებული, თითქოს კონკურენცია არეგულირებდეს მათ სტრუქტურას. . .” თუმცა ჩვენ ვნახავთ, რომ ჰათჩინსონმა (1961) მოგვიანებით დაასკვნა, რომ კონკურენცია შეიძლება არც იყოს ისეთივე მნიშვნელოვანი, როგორც სხვა ფაქტორები ზოგიერთ თანასაზოგადოებაში, ამ იდეამ ძლიერი მხარდაჭერა ჰპოვა უკანასკნელი წლების განმავლობაში (Hutson 1994).

21.2 ტენსლის, გაუსისა და პარკის ექსპერიმენტებმა წარმოგვიდგინა კონსპირენციის ადრეული ექსპერიმენტული დემონსტრაცია

ბრიტანელი ბოტანიკოსი ა.გ. ტენსლი (1917) პირველი იყო, ვინც ჩაატარა ექსპერიმენტი ერთმანეთთან მჭიდრო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობებში კონკურენციის არსებობის განსასაზღვრად. ტენსლიმ თავის მოხსენებას წაუძღვარა დაკვირვება, რომ მჭიდრო ნათესაური კავშირის მქონე მცენარეთა სახეობები, რომლებიც თავს იჩენენ ერთ რეგიონში, ხშირად იზრდებიან სხვადასხვა საბინადრო გარემოებში ან სხვადასხვა ნიადაგზე. არც ეს დაკვირვება, არც ის მოსაზრება არ იყო ახალი, რომ ამგვარ სახეობათა ეკოლოგიური სეგრეგაცია შეიძლებოდა ყოფილიყო კონკურენციის შედეგი, რაც გამოიწვევდა გარკვეუ-

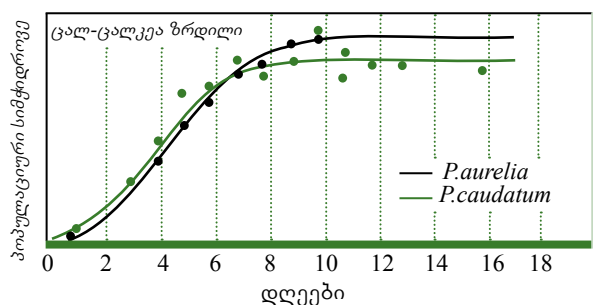
ლი საბინადრო გარემოდან ერთი ან მეორე სახეობის გამოდევნას. მაგრამ არავის გამოეცადა ესპერიმენტულად ის ჰიპოთეზა ან მისი ალტერნატივა, რომ ორ, მჭიდროდ მონათესავე სახეობას შეიძლება ჰქონდეს იმდენად განსხვავებული ეკოლოგიური მოთხოვნილებები, რომ ერთს არ შეუძლია, გაიზარდოს იქ, სადაც მეორე ყვავის.

ტენსლიმ აიღო ორი სახეობის ენდრონიკა (ალიუმ-თა გვარი, ენდროს ოჯახიდან), რომლებიც მცირე, მრავალწლიანი, ბალახეული მცენარეებია. ერთი სახეობა .სახატილე ჩვეულებრივ არსებობს მჟავე, ტორფიან ნიადაგზე მაშინ, როდესაც მეორე .სელვესტრე სახლობს კირქვის მთებსა და საძოვრებზე. მან დარგო ორი სახეობა თესლის სახით როგორც ერთად, ისე ცალ-ცალკე ნიადაგში, რომელიც აღებული იყო იმ არეალებიდან, სადაც თითოეული სახეობა იზრდებოდა. რადგანაც მცენარეები ერთად იქნენ დარგული „საერთო ბაღში“, მხოლოდ ნიადაგის ტიპი და სხვა სახეობის არსებობა-არარსებობა წარმოადგენდა ესპერიმენტულ ჩარევას.

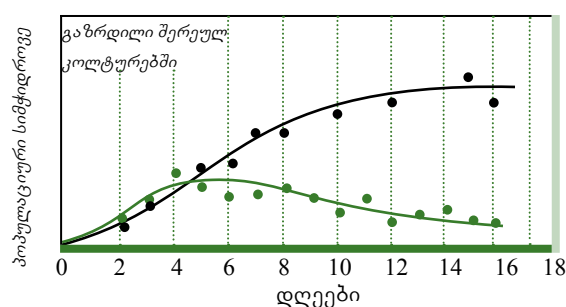
ტენსლის ესპერიმენტი წააწყდა ისეთ ტექნიკურ პრობლემებს, როგორიცაა ცუდი ფესვგადგმა და ლაფსუსები მორწყვაში. მისი შედეგები ამის მუხედვად მაინც საკმარისად ცხადი იყო. როდესაც ცალ-ცალკე იყვნენ დარგული, თითოეული სახეობა იზრდებოდა და ინარჩუნებდა თავს ორივე სახის ნიადაგში, თუმცა ფესვგადგმა და ზრდა იმ ნიადაგში უფრო ძლიერი იყო, რომელშიც სახეობები ჩვეულებრივ იზრდებოდა ბუნებაში. როდესაც ერთად იზრდებოდა კირქვიან ნიადაგზე, .სელვესტრე-ის მცენარეები მეტად გაიზარდა და დაჩრდილეს .სახატილე. საპირისპირო პროცესს ჰქონდა ადგილი უფრო მჟავე, ტორფულ ნიადაგზე, რაც ტიპური იყო .სახატილე-ის საარსებო გარემოსთვის. ტენსლიმ დაასკვნა, რომ .სახატილე ყველაზე ეფექტური იყო კირქვიან ნიადაგებზე და ასევე, მჟავიან ნიადაგში, *G.sylvestre*-ს არ შეეძლო კონკურენციის განეგა .სახატილე-სთვის.

მოკლე ნაშრომში, სადაც ნახსენები იყო ამ ესპერიმენტების შესახებ, ტენსლიმ დაწერა, (1) რომ სახეობის არსებობა-არარსებობა შეიძლება განსაზღვრული ყოფილიყო სახეობათაშორისი კონკურენციით; (2) რომ გარემო პირობები გავლენას ახდენდნენ კონკურენციის საბოლოო შედეგზე; (3) რომ კონკურენცია შეიძლება იგრძნობოდეს ძალიან ფართოდ (ანუ, „სხვა მცენარეულობის“ მიერ) თანასაზოგადოების ფარგლებში და (4) რომ სახეობების არსებული ეკოლოგიური სეგრეგაცია შეიძლება გამოწვეული ყოფილიყო წარსული კონკურენციიდან. მართალია, ლაკისა და ჰათჩინსონის კონცეფციები შეიცავენ ძალიან მცირე ისეთ რამეს, რაც არ იყო ნათქვამი ტენსლის მიერ, მომდევნო ესპერიმენტები კონკურენციის თაობაზე არ განხორციელდა, სანამ არ გამოქვეყნდა ლოტკას, ვოლტერისა და სხვების პოპულაციათა ინტერაქციების მათემატიკური კვლევები.

1930 და მომდევნო წლები გამყოფ წერტილად შეიძლება ჩაითვალოს ადრეულ ბუნებრივ ისტორიასა და მოგვიანებით ეკოლოგიაში პოპულაციის ტრადიციის შორის, გათვალისწინებული უნდა იქნას გაუსის ესპერიმენტები (1932, 1934) საფუარსა და უმარტივესებზე, როგორც პირველი კვლევა კონკურენციის შესახებ. გაუსის კვლევის შედეგები, რომელიც არსებითად ჰგავდა ტენსლისას, იყო ორი სახეობის გაზრდა, როგორც ერთად ისე ცალ-ცალკე, კონტროლირებად პირობებში. განსხვავება ერთი სახეობის პოპულაციების ზრდაში მეორის არსებობისას და არარსებობისას იყო მათ შორის კონკურენციის საზომი. როდესაც უმარტივესთა პოპულაციები არამეციუმ აურელია და .ცაუდატუმ მოთავსებულ იქნენ ცალ-ცალკე ერთნაირი ტიპის მკვებავ გარემოში, ორივე პოპულაცია სწრაფად გაიზარდა რესურსების მიერ დაწესებულ ზღვრამდე. როდესაც ერთად იზრდებოდნენ მხოლოდ .აურელია შენარჩუნდა (ნახ. 21-1). მსგავსი ესპერიმენტები დროზოფილებზე, ფქვილის მატლებსა და ერთწლიან მცენარეებზე ყოველთვის იღებდნენ იგივე



(ა)



(ბ)

ნახ. 21-1 არამეციუმ-ის ორი სახეობის პოპულაციის ზრდა, როდესაც ისინი გაზრდილი იყვნენ განცალკევებულ კულტურებში (ა) და როდესაც გაზრდილი იყვნენ ერთად (ბ). მართალია, ორივე სახეობა ხარობს, როდესაც ცალ-ცალკეა ზრდილი, *P. caudatum*-ს არ შეუძლია გადარჩენა *P. aurelia*-თან ერთად. (After Gause 1934.)

ცხრილი 21-1 კონკურენცია ფქვილის ღრაჭიკის ორ სახეობას შორის თრიბოლიუმ-ის გვარიდან სხვადასხვა ტემპერატურასა და შედარებით ტენიანობაზე

ტემპერატურა	ტენიანობა	პოპულაციის განონასწორებული ზომა*		მოგებული კონკურენციის პროცენტული მაჩვენებელი†	
		თ.ცონფუსუმ	თ.ცასტანეუმ	თ.ცონფუსუმ	თ.ცასტანეუმ
გრძელი	მშრალი	26.0	2.6	100	0
	ნოტიო	28.2	45.2	71	29
ზომიერი	მშრალი	29.7	18.8	87	13
	ნოტიო	32.9	50.1	14	86
თბილი	მშრალი	23.7	9.6	90	10
	ნოტიო	41.2	38.2	0	100

* მზრდასრულების, ლარვების და მათ შორის, გარდამავალ ფაზაში მყოფი ინიდივიდების რიცხვი ფქვილის თითო გრამზე.

† ემყარება 20-30 კონკურენციის ტემპერატურისა და ტენიანობის თითოეულ კომბინაციაში.

(Data from Park 1954, 1962)

შედეგს: ერთი სახეობა ნარჩუნდება და მეორე გადაშენდება, როგორც წესი 30-70-მდე თაობის შემდეგ.

თომას პარკის ნამუშევარმა (1954, 1962) ფქვილის ღრაჭიკის ორ სახეობას შორის კონკურენციის შესახებ მოახდინა ტენსლის კიდევ ერთი მოსაზრების დემონსტრირება, რომლის თანახმადაც კონკურენციის საბოლოო შედეგი დამოკიდებულია გარემო პირობებზე. როდესაც პარკმა თრიბოლიუმ ცასტანეუმ-ისა და თ.ცონფუსუმ-ის პოპულაციები ერთად მოათავსა ხორბლის ფქვილში გრილ და მშრალ პირობებში, თ.ცასტანეუმ-მა, როგორც წესი, გამოდევნა თ.ცონფუსუმ. თუმცა, თბილ და ნოტიო პირობებში თ.ცონფუსუმ ნარჩუნდებოდა (ცხრილი 21-1). ექსპერიმენტებმა გვიჩვენა არა მარტო ის, რომ ფიზიკური პირობები კონკურენციის შედეგისთვის კრიტიკული მნიშვნელობის იყო, არამედ ასევე მხოლოდ სახეობათა შედარებით ეფექტურობას ჰქონდა აზრი. თ.ცასტანეუმ-მა მიაღწია უფრო მაღალ პოპულაციათა სიმჭიდროვეს ტენიან და არა მშრალ პირობებში, როდესაც მარტო იზრდებოდა, მაგრამ ასევე ერპიროვნულად იდევნებოდა ტენიან პირობებშიც თ.ცონფუსუმ-ის მიერ, რომლის პოპულაციები ზრდის შემთხვევაში მაინც აღემატებოდა თ.ცასტანეუმ-ისას.

21.3 კონკურენციული გამონაკლისის პრინციპი – ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა ერთი შემზღუდული რესურსის ხარჯზე

სახეობათა კონკურენციაზე ლაბორატორული ექსპერიმენტების შედეგების დაგროვება საბოლოო ჯამში იმდენად ზოგადი აღმოჩნდა, რომ უზრუნველყო მისი დანიშნულება პრინციპის სტატუსამდე. მას სხვადასხვანაირი სახელი უწოდეს მისი ავტორების

პატივსაცემად გაუსის პრინციპი (აცკ 1944) და ვოლტ-ერრა-გაუსის პრინციპი (Hutchinson 1957), მაგრამ ჰარდინის (1960) კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპი ყველაზე ეფექტური აღმოჩნდა.

ჰარდინმა გამოთვალა, რომ პრინციპის დაბადება ემთხვეოდა ბრიტანეთის ეკოლოგიური საზოგადოების კრებას 1944 წლის 21 მარტს, რომლის განსახილველი თემა იყო მჭიდრო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ეკოლოგია. კრების მოხსენება, რომელიც გამოქვეყნდა „ჟოურნალ ოფ ნიშნულ ცოლოგ“ში (13, 176, 1944), ხაზს უსვამდა, რომ „გაცხოველებული დისკუსია . . . კონცენტრირებული იყო გაუსის მოსაზრების (1934) გარშემო, რომლის თანახმადაც, მსგავსი ეკოლოგიის მქონე ორ სახეობას არ შეუძლია ერთად არსებობა ერთსა და იმავე ადგილას . . . მისტერ ლეკი, მისტერ ელტონი და დოქტორ ვარლეი ეთანხმებოდნენ და მხარს უჭერდნენ ამ პოსტულატს . . . კაპიტანმა დაივერმა მრისხანე შეტევა განახორციელა გაუსის კონცეფციის წინააღმდეგ იმის საფუძველზე, რომ მათემატიკური და ექსპერიმენტული მიდგომები სახიფათოდ იქნა გამარტივებული.“

ექსპერიმენტული შედეგები, რომლებმაც გამოიწვიეს კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპის ჩამოყალიბება შეიძლება შეჯამებული იქნას მარტივად შემდეგნაირად: ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა ერთსა და იმავე შემზღუდავ რესურსზე. „შეზღუდვა“ საჭიროა პრინციპის განსაზღვრებაში, რადგან კონკურენცია გამოხატავს საკუთარ თავს მხოლოდ მაშინ, როდესაც მოხმარება ამცირებს რესურსებს და ამით ზღუდავს პოპულაციის ზრდას. ჰარდინმა განავრცო კონცეფცია, მაგრამ შეამოკლა სლოგანი: სრულ კონკურენტებს არ შეუძლიათ თანაცხოვრება.

თუმცა მსგავსი სახეობები მაინც თანაარსებობენ ბუნებაში. დეტალური დაკვირვებები თითქმის ყოველთვის ავლენენ ეკოლოგიურ განსხვავებებს ამ სახეობებს შორის, რაც ხშირად ემყარება საბინადრო

გარემოსა და კვების მიდრეკილებებში მნიშვნელოვან განსხვავებებს. თუმცა არსებობს შემთხვევები, სადაც მობინადრე სახეობები თითქმის იდენტურნი არიან ეკოლოგიური ფუნქციის მიხედვით, რითაც კითხვის ნიშნის ქვეშ დგება კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპი. ჩვენ ამ მნიშვნელოვან საკითხებს ქვემოთ განვიხილავთ.

კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპი, რომელიც აცხადებს, რომ იდენტურ სახეობებს არ შეუძლიათ თანაარსებობა და დაკვირვება, რომ მობინადრე სახეობები იშვიათად არიან იდენტურნი, გვიბიძგებენ შემდეგი კითხვის დასმისკენ: როგორი დონის ეკოლოგიური სეგრეგაციაა საჭირო იმისთვის, რომ თანაარსებობა შესაძლებელი გახდეს? კონკურენციის მათემატიკურ მოდელებს შეუძლიათ, დაგვჩვენონ ამ კითხვებზე პასუხის გაცემაში, გვანვდიან რა კონკურირებადი პოპულაციების რეაქციების შეზღუდვების თეორიული გაგებას. ჩვენ განვავითარებთ პოპულაციათა რამდენიმე მარტივ მოდელს მომდევნო ნაწილებში. ეს მოდელები, პოპულაციის რეგულაციისა და მომხმარებელი-რესურსის მოდელების მსგავსად, ეფუძნებიან პოპულაციის წონასწორობის იდეას. ანუ, ამ მოდელებში პოპულაციებს შორის კონკურენციული ინტერაქციები იწვევენ პოპულაციის ზრდის სტაბილიზაციას ორივე პოპულაციისთვის ან ერთ-ერთი პოპულაციის განადგურებას სისტემიდან. ჩვენ ადრე ხაზი გავუსვით აზრს, რომ ბუნებრივი პროცესებს პოპულაციები მიჰყავთ რაღაც მყარ წონასწორობის წერტილამდე, რაც რეალობის გამარტივებაა.

21.4 პოპულაციები რეგულირება შესაძლებელია შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი კონკურენციით

კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპის და პოპულაციის ზრდისა და მომხმარებელი-რესურსის დინამიკის ზემოთ მოყვანილ განხილვებს შესაძლოა მოეხდინა თქვენი აზროვნების სტიმულირება პოპულაციის რეგულაციის ცნების მნიშვნელობაზე. როგორც ჩანს, არსებობს ამ მნიშვნელოვანი პროცესის ორი ასპექტი. პირველი, როგორც ჩვენ აღვნიშნეთ, პოპულაციის ლოგისტიკური ზრდის განხილვისას (იხ. თავი 16) პოპულაციები შეიძლება რეგულირებულ იქნან სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული საშუალებებით. პოპულაციის ლოგისტიკურ ზრდის ტემპის განტოლება $dN/dt = rN(1 - N/K)$ გვიჩვენებს იმას, თუ როგორ შეიძლება ეს მოხდეს (იხ. ნახ. 16-3). რაც უფრო ახლოსაა პოპულაციის ზომა გადატანით შესაძლებლობა -სთან, მით უფრო მცირდება ელემენტი $(1 - N/K)$ და შესაბამისად, მით უფრო მცირდება განტოლების მარჯვენა მხარე. ამრიგად, ზრდის ტემპი დ/დტ დამოკიდებულია პოპულაციის სიმჭიდროვე -ზე, იმ ვარაუდით, რომ რ და არ იცვლება (აღსანიშნავია, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებ-

ულება ასევე შეიძლება დანახულ იქნას პოპულაციაში, რომელიც დისკრეტული ხასიათით იზრდება და მოდელირებულია განსხვავებული განტოლებით, როგორც ვნახეთ მე-18 თავში). თუ ჩვენ დავფიქრდებით იმაზე, თუ რა ხდება პოპულაციაში, როდესაც პოპულაციის ზომა აჭარბებს გადატანით შესაძლებლობას K -ს, ჩვენ ვნახავთ, თუ როგორ იწყებს მოქმედებას შიდასახეობრივი ბრძოლა პოპულაციის რეგულირებისას. გადატანითი შესაძლებლობა არის იმ ინდივიდთა რაოდენობა პოპულაციაში, რომელთა შენახვაც შეუძლიათ რესურსებს საბინადრო გარემოში. ამრიგად, როდესაც $N > K$ რესურსები მოთხოვნასთან შედარებით ნაკლებია და ადგილი ექნება კონკურენციას ამ რესურსებისთვის. ამ შიდასახეობრივი კონკურენციული ინტერაქციების საბოლოო შედეგი ბოლოს მოუღებს ინდივიდებს შთამომავლობით მიღებული ისეთი თვისებებით, რომლებიც მათ ნაკლებ ეფექტურს ხდის რესურსების მოპოვებაში. გადარჩებიან მხოლოდ ისინი, რომლებსაც შეუძლია საკმარისი რესურსების მოპოვება თავიანთი ორგანიზმის შესაძარჩუნებლად და ნაშიერების წარმოსაქმნელად. ამრიგად, როგორც ჩვენ ამ თავის შესავალში აღვნიშნეთ, შიდასახეობრივი ბრძოლა და პოპულაციათა რეგულაცია მჭიდროდაა დაკავშირებული ერთმანეთთან.

როგორც კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპი და მტაცებლობის, ბალახის მჭამელობისა და პარაზიტიზმის თეორიები გვიჩვენებენ, პოპულაციები ასევე შეიძლება რეგულირდებოდნენ გარედან. პოპულაციამ შეიძლება ვერასდროს მიაღწიოს პოპულაციის ზომას, რომელიც ახლოს იქნება გადატანით შესაძლებლობასთან, თუ ის განიცდის ძლიერ კონკურენციას სხვა სახეობისგან ან თუ ის მაღალი დონის მტაცებლობის, ბალახისმჭამელობის ან პარაზიტიზმის დიდი რისკის წინაშე დგას. ამრიგად, პოპულაციის რეგულაციის შესახებ ფიქრისას, ჩვენ უნდა გავითვალისწინოთ როგორც ინდივიდების ინტერაქციები პოპულაციის შიგნით, ისე პოპულაციის ინტერაქციები სხვა პოპულაციებთან.

21.5 ლოგისტიკური განტოლება შეიძლება მოდიფიცირდეს, რათა თავის თავში მოიცავს სახეობათაშორისი კონკურენცია

კონკურენციის თეორიის უმეტესი ნაწილი ეფუძნება ლოტკას (1925, 1932), ვოლტერას (1926) და გაუსის ფორმულირებებს, რომლებიც იყენებდნენ ლოგისტიკურ განტოლებას, როგორც საწყის წერტილს პოპულაციის ზრდისთვის. ჩვენ შეგვიძლია ერთეული პოპულაცია i -სთვის დავწეროთ შემდეგი ლოგისტიკური განტოლება:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K} \right) \quad (21-1)$$

რაც იგივე განტოლებაა, რომელსაც ჩვენ წინათ ვიყენებდით იმის გამოკლებით, რომ ყველა პარამეტრს ქვემოთ i აქვს მიწერილი, რათა ხაზგასმული იყოს, რომ საუბარია რომელიღაც i პოპულაციაზე. შიდასახეობრივი ბრძოლა გამოხატულია ელემენტი i -ის სახით, როდესაც N_i უახლოვდება K_i -ს, N_i/K_i უახლოვდება 1-ს და ოდენობა $(1 - N_i/K_i)$ უახლოვდება 0-ს. სტაბილური ნონასწორობა მიიღწევა, როდესაც $N_i = K_i$.

ახლა, მოდით ვთქვათ, რომ არსებობს j -თი აღნიშნული პოპულაცია, რომელიც კონკურირებს i პოპულაციასთან რესურსებისთვის. j პოპულაციის სიმჭიდროვე N_j -ს ტოლია, ხოლო გადატანითი შესაძლებლობა უდრის K_j -ს. j პოპულაციის კონკურენტულ მოქმედებას უარყოფითი ეფექტი ექნება i პოპულაციაზე და ამრიგად, შეამცირებს i პოპულაციის ზრდის ტემპს. ჩვენ შეგვიძლია, ჩავუერთოთ ეს იდეა ლოგისტიკურ განტოლებას იმ სიდიდის გამოკლებით, რაც აღნიშნავს სახეობათაშორის ბრძოლის ეფექტს j -ს სახეობისა i -ს სახეობაზე:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} - [(კონკურენტული ეფექტი j პოპულაციისა i პოპულაციაზე)] \right) \quad (21-2)$$

აღსანიშნავია, რომ განტოლება ახლა მოიცავს როგორც შიდასახეობრივი ბრძოლის (N_i/K_i), ისე სახეობათაშორის ბრძოლის ელემენტებს. ორივე მოქმედებს როგორც შემამცირებელი ელემენტი (გამოკლება). ჩვენ შეგვიძლია დავწეროთ განტოლება შემდეგნაირად:

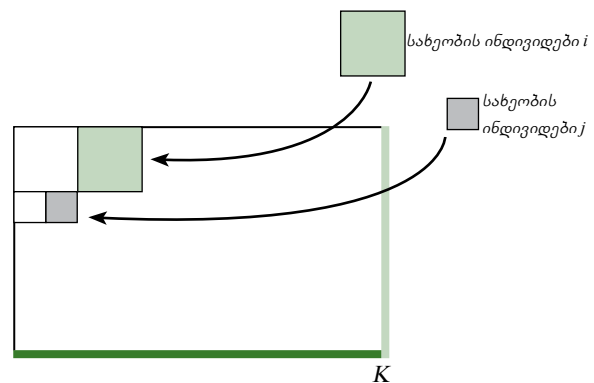
$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - [სიდასახეობრივი კონკურენცია] - [j პოპულაციის კონკურენტული ეფექტი i პოპულაციაზე] \right)$$

განტოლების მარჯვენა ნაწილში ფრჩხილებში მოცემული ელემენტში 1 მცირდება როგორც შიდასახეობრივი ბრძოლის, ისე j პოპულაციის სახეობათაშორის ბრძოლის ეფექტის გამო. მნიშვნელოვანია იმის გაცნობიერება, რომ ამ მოდელში შიდასახეობრივი და სახეობათაშორის ბრძოლის ეფექტი დამოუკიდებელია ერთი მეორისგან. ამ ორ ეფექტს შორის არსებული ურთიერთქმედების საჩვენებლად, ჩვენ მოგვინევს იმ ელემენტის ჩართვა, სადაც ამ ორის პროდუქტი აკლდება 1-ს.

ცხადია, თეორეტიკოსისთვის ზემოთ მოცემული სიტყვიერი განტოლებები არ არის სრულიად დამაკმაყოფილებელი. საჭიროა განვითარდეს კონკურენტული ეფექტის ანალიტიკური გამოსახულება j სახეობისა i სახეობაზე. გამონევენს წარმოდგენს ალგებრული გამოსახულების შედგენა N_i -სა და K_i -ს გამოყენებით „ j პოპულაციის კონკურენტული ეფექტი i პოპულაციაზე“-ს ჩასანაცვლებლად. ანუ, სიმარტივისთვის ჩვენ გვსურს განტოლებამ ახსნას, თუ რა ემართება i პოპულაციას, როდესაც ის იმყოფება j პოპულაციის N_j ინდივიდების თანდასწრებაში.

ამგვარი ფორმულის მიღების ერთი საშუალება არის იმის მოფიქრება, თუ ზუსტად რას აკეთებენ j სახეობის ინდივიდები, როგორც კონკურენტები. თუ i -სა და j სახეობის ინდივიდები კონკურირებენ საკვებისთვის მაშინ, როდესაც j სახეობის ინდივიდი იკვებება, ის საკვების გარკვეულ ნაწილს ხელმიუწვდომელს ხდის i სახეობის ინდივიდებისთვის. ჩვენ რომ ვიცოდეთ, რა რაოდენობის საკვები ქრება j ინდივიდების მიერ, ჩვენ გვექნებოდა რალაც საზომი კონკურენტული ეფექტისა. მაგრამ ჩვენ არ შეგვიძლია მივიჩნიოთ, რომ i სახეობის და j სახეობის ინდივიდები ზუსტად ერთნაირად მოიხმარენ საკვებს. ამრიგად, ჩვენ არ ვიცით, რომ როდესაც j სახეობის ინდივიდი ჭამს საკვებს, იგი ითვისებს i პოპულაციის ერთი ინდივიდის კუთვნილ საკვებს, ორი ინდივიდის კუთვნილს, თუ ერთ ნახევრისას. საჭირო არის გადაყვანის ან პროპორციულობის კოეფიციენტი, რაც საშუალებას მოგვცემს, განვსაზღვროთ j სახეობის საქმიანობა i სახეობის საფუძველზე. ვოლტერამ მოგვანოდა ამგვარი ფაქტორი.

ვოლტერამ ჩართო სახეობათაშორისი ბრძოლა ლოგისტიკურ განტოლებაში ფრჩხილებში $a_{ji} N_j / K_i$ -ის ჩამატებით. ამრიგად, განტოლება (21-2) ხდება



ნახ. 21-2 სქემატური დიაგრამა, რომელიც გვიჩვენებს კონკურენციის კოეფიციენტების მნიშვნელობას სივრცისთვის კონკურენციაში. თითოეული მცირე მართკუთხედი წარმოადგენს i სახეობის ინდივიდს, რომელიც ბინადრობს დიდ მართკუთხედში. გადატანითი შესაძლებლობა დიდი მართკუთხედისა არის იმ ოთხკუთხედების რაოდენობა, რომელიც ჩაეჭევა დიდ მართკუთხედში. კონკურირებად j სახეობის ინდივიდები წარმოდგენილია ოთხკუთხედებით, რომლებიც მცირე i სახეობის წარმომადგენელი ოთხკუთხედებს ერთნახევარჯერ აღემატება. როდესაც j სახეობის ინდივიდები შედიან მართკუთხედში, იგი იკავებს სივრცეს რაც ეკვივალენტურია ერთნახევარჯერ მეტი სივრცის, რომელსაც i სახეობის ინდივიდი იკავებს. j სახეობის ინდივიდის მიერ დაკავებული სივრცე არის α_{ji} სახეობის კონკურენტული ეფექტი i სახეობაზე, $\alpha_{ji} = 0,5$. (From Krebs 1994.)

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} - \frac{a_{ij} N_j}{K_i}\right) \quad (21-3)$$

სადაც N_j არის კონკურირებადი j სახეობის ინდივიდთა რიცხვი და a_{ij} არის კონკურენციის კოეფიციენტი, ანუ სახეობა j -ს ინდივიდების გავლენა სახეობა i -ს პოპულაციის ექსპონენციალურ ზრდაზე. a_{ij} -ს N_j -ზე გამრავლება აქცევს კონკურირებად j სახეობის პოპულაციას სახეობა i -ს ერთეულებად, რომელზეც მას აქვს გავლენა. პროდუქტი $a_{ij} N_j$ -ს გაყოფა K_i -ზე გვაძლევს i -ს გადატანითი შესაძლებლობის პროპორციას, რაც აღებულია i -ს ინდივიდების ეკვივალენტური ერთეულების მიხედვით.

ტერმინი a_{ij} არის უგანზომილებო კონსტანტა, რომლის მნიშვნელობა არის i სახეობის ინდივიდის გავლენის ნაწილი თავისი საკუთარი პოპულაციის ზრდის ტემპზე. ჩვენ შეგვიძლია a_{ij} -ს მნიშვნელობის გაცნობიერება მისი მარტივ, გეომეტრიულ ჩარჩოში მოქცევით (ნახ. 21-2). ვთქვათ, არეალის აღმნიშვნელი დიდი მართკუთხედი წარმოადგენს i პოპულაციის გადატანით შესაძლებლობას. i პოპულაციის ყოველი ინდივიდი წარმოდგენილია მცირე მართკუთხედით. სიმარტივისთვის, ჩვენ ყველა მცირე ოთხკუთხედს ერთნაირ ზომას მივანიჭებთ, ანუ ჩვენი დასკვნით i პოპულაციის ყველა წევრი იდენტურია ყველა მხრივ, მათ შორის იმითაც, თუ როგორ მოიხმარენ რესურსებს. თუ გადატანითი შესაძლებლობა ფიქსირებულია (კიდევ ერთი გამარტივება), ჩვენ შეგვიძლია მხოლოდ გარკვეული რაოდენობის i ოთხკუთხედების „ჩატევა“ დიდ მართკუთხედში. მართკუთხედთა რიცხვი, რომელთა ჩატევაც შეუძლია დიდ მართკუთხედს, არის i და როდესაც ოთხკუთხედი სრულიად გაივსება $K_i = N_i$.

ახლა მოდით, დავუშვათ, რომ კონკურირებადი j სახეობის ინდივიდები არიან სხვა ზომის, ერთ-ნახევარ ოთხკუთხედზე მეტი, ვიდრე i სახეობის ინდივიდების ამსახველი ოთხკუთხედი. ყოველთვის, როდესაც j სახეობის ინდივიდი მოთავსებულია მართკუთხედში, ის იკავებს i სახეობის ინდივიდის ერთნახევარ სივრცეს. ამ შემთხვევაში, j სახეობის ინდივიდების i სახეობის ინდივიდებთან კონკურენციის კოეფიციენტი a_{ij} არის 0,5. ამის საპირისპიროდ, ვინმე შეიძლება იფიქროს, რომ კონკურენციის კოეფიციენტი a_{ij} არის ხარისხი, სადამდეც i სახეობის ინდივიდები იყენებენ j სახეობის ინდივიდების რესურსებს (ამ შემთხვევაში რესურსი არის სივრცე). სწორედ ამიტომ, $a_{ij} N_j$ გაყოფილია K_i -ზე, j სახეობის გადატანით შესაძლებლობაზე. ეს არის დონე, სადამდეც i სახეობის ინდივიდები ახდენენ j სახეობის ინდივიდების რესურსების (გამოხატულია K_i სიდიდით) უზურპირებას, რაც განსაზღვრავს i -ს ეფექტს j -ს პოპულაციის ზრდის სიჩქარეზე.

ზუსტად რომ ვთქვათ, ელემენტი N_i/K_i -ს უნდა ჰქოდეს კოეფიციენტი a_{ij} , მაგრამ ის მიჩნეულია, რომ არის 1 და გამოტოვებულია. მართალია, აუცილებელი არ არის, მაგრამ სიდიდე a_{ij} როგორც წესი, 1-ზე

ნაკლებია. ერთი სახეობის ინდივიდები სავარაუდოდ კონკურირებენ უფრო ინტენსიურად, ვიდრე სხვადასხვა სახეობის ინდივიდები.

შეჯამებისთვის, ჩვენ განვახილეთ განტოლებას, რომელიც აჩვენებს ერთი j პოპულაციის კონკურენტულ ეფექტს მეორე i პოპულაციაზე. მაგრამ სავარაუდოა ასევე, რომ i პოპულაციასაც ექნება კონკურენტული ეფექტი j პოპულაციაზე. ბოლოსდაბოლოს, ისინი ხომ ერთნაირი რესურსებისთვის, ან რესურსთა წყებისთვის კონკურირებენ. პასუხი ამ კითხვაზე ცხადია, დადებითია. ამგვარი ინტერაქციის გამოსახატავად, ჩვენ კიდევ ერთი განტოლება გვიჭრდება:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} - \frac{a_{ij} N_j}{K_i}\right) \quad (21-4)$$

ეს განტოლება აჩვენებს, თუ როგორ ზემოქმედებს j სახეობის შიდასახეობრივი ბრძოლა და i პოპულაციის კონკურენტული ეფექტი j პოპულაციაზე და j პოპულაციის ზრდის ტემპზე. ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ ორი სახეობა i და j ახდენენ გავლენას ერთი მეორეზე და ამგვარი ორმაგი ურთიერთობები მათ შორის მოითხოვენ ორ განტოლებას: ერთს j სახეობის გავლენის შესახებ i სახეობაზე [განტოლება (21-3)] და მეორე i სახეობის გავლენის შესახებ j სახეობაზე [განტოლება (21-4)].

მოდით, ახლა განვიხილოთ რიცხობრივი მაგალითი იმისთვის, რომ მოვახდინოთ ამ განტოლებების მექანიკის ილუსტრირება. წარმოიდგინეთ პარამეტრების შემდეგი წყება: $N_i = 100$, $K_i = 150$, $r_i = 0,2$, $a_{ij} = 0,5$, $N_j = 50$. i პოპულაციის ზრდის ტემპი $dN_i/dt = (0,2)(100)[1 - 100/150 - (0,5)(50)/150] = 3,48$. თუ $a_{ij} = 0,5-0,7$ -მდე გაიზრდება, შეესაბამება, რა j სახეობის უფრო მაღალ კონკურენტულ ეფექტს i სახეობაზე, და ყველა სხვა ელემენტი განტოლებაში იგივე დარჩება, მაშინ $dN_i/dt = 2,14$, რაც წინაზე დაბალია. ყოველთვის, როდესაც შიდასახეობრივი ბრძოლის ელემენტისა და სახეობათა შორისი ბრძოლის ელემენტის ჯამი 1-ზე მეტია, პოპულაციის ზრდის სიჩქარე უარყოფითი იქნება. ამრიგად, გადატანით შესაძლებლობასთან ახლოს მყოფი პოპულაციისთვის, სადაც სახეობათა შორისი ბრძოლის ინტერაქციები ყველაზე ძლიერია, მოდელი გულისხმობს სახეობათა შორისი ბრძოლის ძალიან მცირე დონეებსაც კი შეიძლება ჰქოდეთ დრამატული ეფექტი. მაგალითად, თუ ჩვენ დავუშვებთ რომ $N_i = 145$, ძალიან ახლოს გადატანით შესაძლებლობასთან, ჩვენ ვნახავთ, რომ გამოსახლება ფრჩხილებში გახდება $(1 - 0,9667 - a_{ij} N_j / K_i)$, ანუ $(0,033 - a_{ij} N_j / K_i)$. ცხადია, ელემენტი $a_{ij} N_j / K_i$ არ არის აუცილებელი იყოს ძალიან დიდი იმისთვის, რომ შეცვალოს გამოსახლების ნიშანი დადებითიდან უარყოფითით. რა თქმა უნდა, ძალიან ძლიერი სახეობათა შორისი კონკურენციის შეუძლია ასევე გამოიწვიოს უარყოფითი ზრდა. ბალანსი შიდასახეობრივ და სახეობათა შორის ბრძოლას შორის განხილულია 24-ე თავში.

21.6 წონასწორობის კონკურენციის მოდელი ამჟღავნებენ ორი კონკურენტული პოპულაციის თანაარსებობის პირობებს

ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ განტოლებები (21-3) და (21-4), რომლებიც წინა ნაწილში იქნა გამოყენებული, რათა აღმოვაჩინოთ, თუ როგორ შეუძლია ორ კონკურენტულ პოპულაციას თანაარსებობა. იმისთვის, რომ ორმა პოპულაციამ შეძლოს თანაარსებობა, მათ ორივემ უნდა მიაღწიონ სტაბილურ ზომას, რაც 0-ზე მეტია. ანუ, როგორც dN/dt , ისე dN_j/dt უნდა იყოს ნულის ტოლი N_i -სა და N_j -ს დადებითი სიდიდეების რაღაც კომბინაციებისას. რა არის N_i პოპულაციის ზომა, რომლისთვისაც $dN_i/dt = 0$? სხვაგვარად რომ ვთქვათ, როგორი არის i სახეობის სტაბილური ზომა, როდესაც ის კონკურირებს j სახეობასთან, თუ ორივე სახეობა იქცევა ზემოთ განვითარებული ლოგისტიკური მოდელების მიხედვით?

ჩვენ ამ კითხვაზე პასუხის გაცემა ალგებრულად შეგვიძლია განტოლება (21-3)-ის $[dN_i/dt = 0 = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i)]$ ამოხსნის საშუალებით N_i -სთვის, შემდეგი ეტაპების გამოყენებით. პირველი, გამოდევნეთ ელემენტი რიი განტოლების ორივე მხარის გაყოფით ამ ელემენტზე, რათა მიიღოთ $0 = 1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i$, გადააწყეთ ეს განტოლება, რათა მიიღოთ $1 = N_i/K_i + a_{ij} N_j/K_i$. (აღსანიშნავია, რომ ელემენტების $a_{ij} N_j/K_i$ და N_i/K_i პოზიციისა და ნიშნის ცვლილება დაემთხვა ამ გადალაგებას.) გამოიტანეთ $1/K_i$ ფრჩხილებს გარეთ განტოლების მარჯვენა ნაწილიდან და გაამრავლეთ ორივე მხარე K_i , რათა მიიღოთ $K_i = a_{ij} N_j + N_i$. საბოლოოდ მოახდინეთ N_i -ის იზოლაცია რათა მივიღოთ:

$$\hat{N}_i = K_i - a_{ij} N_j. \quad (21-5)$$

რადგანაც ეს კონკრეტული i წარმოადგენს პოპულაციის ზომას, რომელზეც პოპულაცია განწონასწორებულია, ჩვენ მას i -თი აღვნიშნავთ, სახელად „-ქუდი“.

განტოლება (21-5) გვიჩვენებს, რომ i სახეობის პოპულაციის წონასწორობის ზომა უდრის i სახეობის გადატანით შესაძლებლობას მინუს კონკურენტული j სახეობის ინდივიდთა რიცხვი i სახეობის ეკვივალენტებში. ანუ, i სახეობის ეფექტურ გადატანით შესაძლებლობას ამცირებს კონკურენტული j სახეობის არსებობა. რიცხობრივი პარამეტრული სიდიდეების გამოყენებით წინა ნაწილიდან ($N_i = 100$, $K_i = 150$, $r_i = 0,2$, $a_{ij} = 0,5$, $N_j = 50$), ჩვენ შეგვიძლია, გამოვითვალოთ i სახეობის წონასწორობითი ზომა, რაც უდრის $\hat{N}_i = 150 - 0,5(50) = 125$. არსებობს კონკურენტული j სახეობის 50 ინდივიდი, რომელთაგან თითოეული იყენებს i სახეობის ერთეული ინდივიდის კუთვნილ, 0,5-ის ეკვივალენტურ სადაო რესურსის ოდენობას. ამრიგად, j სახეობის კონკურენტული გავლენა i სახეობიდან გამომდინარე არის $0,5(50) = 25$. იმის მიუხედავად, რომ სახეზეა j სახეობის 50 ინდივიდი, მათი ეფექტები i სახეობაზე ეკვივალენტურია i სახეობის მხოლოდ 25 ინდივიდის ეფექტისა.

მსგავსი განტოლება შეიძლება იქნას განვითა-

რებული i სახეობისთვისაც, როდესაც $dN_j/dt = 0$. განტოლება შემდეგნაირია:

$$\hat{N}_j = K_j - a_{ji} N_i \quad (21-6)$$

ჩვენ დაინტერესებულნი ვართ პირობებით, რომლებშიც როგორც i სახეობის, ისე j სახეობის პოპულაციის ზომები ნულს აღემატებიან. (21-5) და (21-6) განტოლებების გამოყენებით მოდით, დავადგინოთ ამ ორი პოპულაციის თანაარსებობისთვის საჭირო პირობები მათი წონასწორობის დროს. მოდით, დავსვათ კითხვა, რა არის i პოპულაციის წონასწორობითი ზომა (N_i , როდესაც კონკურენტიც ასევე თავისი პოპულაციის წონასწორობით (N_j ზომაშია? ჩვენ შეიძლება ამ კითხვას ალგებრულად ვუპასუხოთ $\hat{N}_j$ -ის (21-5) განტოლებაში $K_j - a_{ji} N_i$ -ით ჩანაცვლებით, რათა მივიღოთ:

$$\hat{N}_i = K_i - a_{ij} [K_j - a_{ji} N_i]$$

ჩვენი მიზანია, ამოვხსნათ ეს განტოლება N_i -სთვის, ასე რომ, ჩვენ ვაჯგუფებთ ელემენტებს, რომლებიც შეიცავენ N_i -ს. (აღსანიშნავია, რომ N_i და $\hat{N}_i$ არ არიან განსხვავებული ცვლადები ამ განტოლებაში. N_i უბრალოდ აღნიშნავს ცვლადის სპეციფიკურ სიდიდეს.) ამრიგად, ჩვენ მივიღებთ:

$$\hat{N}_i - a_{ij} a_{ji} N_i = K_i - a_{ij} K_j$$

i -ის ფაქტორიზება (ან ფრჩხილებს გარეთ გამოტანა) გვაძლევს $N_i(1 - a_{ij} a_{ji})$ განტოლების მარცხენა მხარეს. განტოლების ორივე მხარის გაყოფა $(1 - a_{ij} a_{ji})$ -ზე გვძლევს განტოლებას i პოპულაციის წონასწორობითი ზომისთვის, როდესაც მისი კონკურენტიც ასევე წონასწორობაშია:

$$\hat{N}_i = \frac{K_i - a_{ij} K_j}{1 - a_{ij} a_{ji}} \quad (21-7)$$

მსგავსი აზროვნება იწვევს განტოლებას j პოპულაციისთვის კონკურირებად i პოპულაციის არსებობის პირობებში:

$$\hat{N}_j = \frac{K_j - a_{ji} K_i}{1 - a_{ji} a_{ij}} \quad (21-8)$$

გვსურს, ხაზი გავუსვათ ამ განტოლებების სამასპექტს. პირველი, იმისთვის, რომ როგორც $\hat{N}_i$, ისე $\hat{N}_j$ იყვნენ დადებითი, ამ ორი განტოლების მნიშვნელი უნდა იყოს დადებითი. ამრიგად, ურთიერთობა $a_{ij} a_{ji} < 1$ უნდა იყოს სიმართლე. ეს ნიშნავს, რომ კონკურენციის კოეფიციენტები უნდა იყოს 1-ზე ნაკლები და ზოგადად ეს ასეც არის. მეორე, $\hat{N}_i$ -ს და $\hat{N}_j$ -ს სიდიდეები დამოკიდებული არის ორი პოპულაციის გადატანით შესაძლებლობებზე და კონკურენციის კოეფიციენტებზე და არა თითოეულის პოპულაციის ზომაზე. ამრიგად, სწორედ პოპულაციათა შედარებითი ზომა და არა პოპულაციის რეალური ზომა, როგორც ასეთი, განსაზღვრავს, ექნება თუ არა ადგილი თანაარსებობას. მესამე, თუ ერთ-ერთი პოპულაციის გადატანითი შესაძლებლობა დიდად აჭარბებს მეორეს, თანაარსებობა არ შეიძლება იყოს შესაძლებელი. მაგალითად, წარმოიდგინეთ შემდეგი პარამეტრობრივი სიდიდეები: $K_i = 100$, $a_{ij} = 0,5$,

$K_j = 500$ და $a_{ji} = 0,5$. ამ სიდიდეების (21-7) განტოლებაში ჩასმა $\dot{N}_j$ -სთვის შედეგად გვაძლევს უარყოფით მრიცხველს და დადებით მნიშვნელს. მართლაც, $\dot{N}_j$ -ის განტოლების მრიცხველი იქნება უარყოფითი $K_j < a_{ji}K_i$ ან როდესაც $K_j/a_{ji} < K_i$. $\dot{N}_j$ -ს განტოლების მრიცხველი უარყოფითი იქნება, როდესაც $K_j < a_{ji}K_i$ ან როდესაც $K_j/a_{ji} < K_i$. ორივე ეს პირობა უნდა იქნას მიღწეული იმისთვის, რომ ადგილი ჰქონდეს თანაარსებობას.

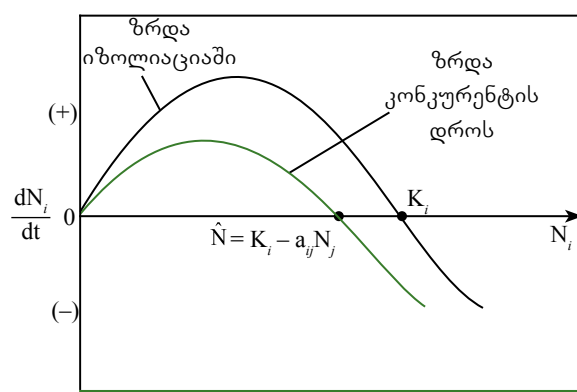
21.7 გრაფიკული გამოსახულება აღწერს ლოგისტიკური კონკურენციის ძირითად თვისებებს

ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ ალგებრული გამოსახულებები, რომლებიც ჩვენ ზემოთ გამოვსახეთ ისეთი გრაფიკების შესადგენად, რომლებიც აჩვენებენ კონკურენტული ინტერაქციების დინამიკას ორ სახეობას შორის. მოდით, დავიწყოთ კონკურენტული j სახეობის $\dot{N}_j$ ინდივიდების არსებობის პირობებში i სახეობის ზრდის ტემპის ვოლტერასული განტოლების განხილვით (განტოლება [21-3]): $dN_i/dt = 0 = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ji} N_j/K_i)$. ზრდის ტემპი dN_i/dt დამოკიდებულია როგორც i (ი) პოპულაციის ზომაზე, ისე კონკურენტი j (N_j) პოპულაციის ზომაზე (ისევე როგორც r_i და K_i , რომლებსაც ჩვენ ამ განხილვისას კონსტანტებად მივიჩნიეთ). რადგანაც არსებობს ორი ცვლადი N_i და N_j , ჩვენ არ შეგვიძლია გრაფიკზე დავიტანოთ ცვლილება ზრდის ტემპში ორი განზომილებისთვის. თუმცა, ჩვენ შეიძლება შეგვექმნას წარმოდგენა ამ სისტემის ქცევის შესახებ მისი ორ განზომილებაში განხილვით N_j -ს სპეციფიკური სიდიდეებისთვის. მოდით, ჯერ ვნახოთ, რა მოხდება, როდესაც $N_j = 0$, ანუ, როდესაც არ არსებობს კონკურენტი. განტოლება გრაფიკზე გადაიტანება მარტივი ლოგისტიკური მრუდის სახით, რომელიც ჩვენ წინა თავში წარმოგვიდგინეთ (იხ. თავი 16), სადაც წონასწორობა არის K_i -ზე (ნახ. 21-3, ნაცრისფერი ხაზი). $N_i < K_i$ -ის სიდიდეებისთვის, ზრდის ტემპი იქნება დადებითი, ხოლო $N_i > K_i$ -ის სიდიდეებისთვის ზრდის ტემპი უარყოფითი იქნება. ზრდის ტემპი იქნება ნულის ტოლი, როდესაც $N_i = K_i$.

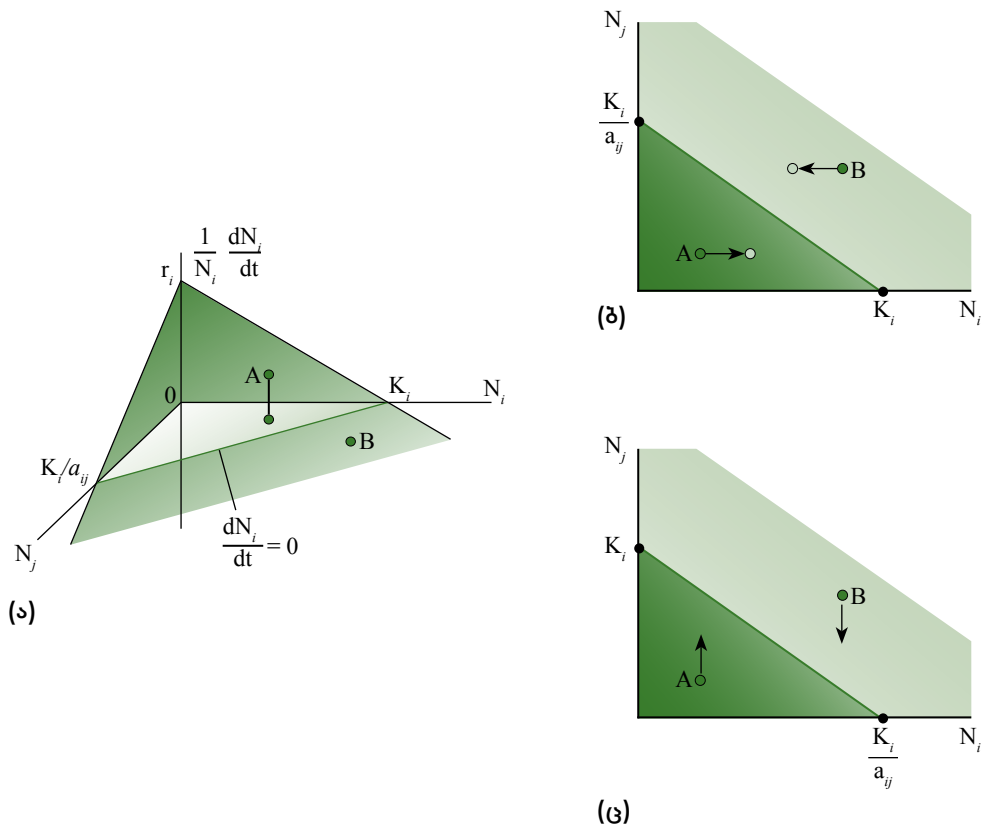
ახლა რა მოხდება, თუ იარსებებს მცირე რაოდენობის კონკურენტი? ჩვენ შევადგინეთ განტოლება (21-5) ზუსტად ამ სიტუაციისთვის. გაიხსენეთ, რომ i პოპულაციის წონასწორობითი ზომა j კონკურენტების არსებობისას, ჰქონდა რა აიჯ კონკურენციის კოეფიციენტი, ნაჩვენები იყო, რომ უდრიდა $\dot{N}_i = K_i - a_{ji}N_j$. ეს რიცხვი არის j სახეობის მიერ შემცირებული გადატანითი შესაძლებლობა. dN_i/dt -ის განტოლებაში ამ ელემენტის ჩართვა არ ცვლის განტოლების ფორმას. ის კვლავაც ლოგისტიკური მრუდია, ის უბრალოდ გადაადგილებს წონასწორობის წერტილს K_i -ის მარცხენა მხარეს $a_{ji}N_j$ ოდენობით. ნახ. 21-3-ში მწაწე ხაზი გვიჩვენებს ახალ მრუდს. წარმოიდგინეთ შემდეგი სიდიდეების წყება განტოლების სხვადასხვა ელემენტ-

ებისთვის: $r_i = 2,0$, $K_i = 150$, $a_{ji} = 0,2$. თუ არსებობს კონკურენტული სახეობის $N_j = 100$ ინდივიდი ახალი წონასწორობა i სახეობისათვის იცვლება $K_i = 150$ -დან (N_j) $\dot{N}_i = 150 - (0,2)(100) = 130$. უფრო მცირე გრაფიკი შეიძლება იქნას კონსტრუირებული j სახეობის პოპულაციის ზრდის ტემპისთვის dN_j/dt , კონკურენტული i სახეობის არსებობისას. აღსანიშნავია, რომ i პოპულაციის ზრდის ტემპის განტოლებას არ აქვს მნიშვნელობა, როდესაც $N_j = 0$.

ალგებრული გამოსახულების გადასინჯვისას, ხშირად უფრო ადვილია, თუ გამრუდებულ ხაზებს გავასწორობთ. ამგვარი ცვლილება შეიძლება გაკეთდეს ზემოთ მოცემულ ლოგისტიკურ მრუდში ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპის $1/N_i dN_i/dt$, შეცვლით მთლიანი პოპულაციის ზრდის ტემპით dN_i/dt , როდესაც ამგვარ ცვლილებას განიცდის i სახეობის ზრდის განტოლება, მრუდები ნახ. 21-3-ში იქცევიან სწორ ხაზებად, რაც ნაჩვენებია ნახ. 21-4-ში. ახლა ვერტიკალური ღერძი გვიჩვენებს ზრდის ტემპს პოპულაციის თითოეული ინდივიდისთვის. ჰორიზონტალური ღერძი უცვლელი რჩება, კვლავაც აჩვენებს i სახეობის პოპულაციის ზომას. ვთქვათ, არსებობს i სახეობის ერთი ინდივიდი და განტოლების ელემენტებსაც იგივე მნიშვნელობა აქვთ, რაც ზემოთ პარაგრაფში ჩამოვთვალეთ. როდესაც არსებობს $N_j = 0$ კონკურენტი, i სახეობის ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი არის $1/N_i dN_i/dt = (2,0)(1)[1 - 1/150 - 0] = 1,98$. როდესაც $N_j = 100$ კონკურენტი არსებობს, ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი არის $1/N_i dN_i/dt = (2,0)(1)[1 - 1/150 - (0,2)(100)/150] = 1,72$. კონკურენტების არსებობა ამცირებს ინდივიდუალური ზრდის ტემპს. განტოლების ერთ სულ მოსახლის საფუძველზე განხილვა არ ცვლის ჰორიზონტალური განტოლების დინამიკას, სადაც $N_i = K_i - a_{ji}N_j$ გვაძლევს გადატანით შესაძლებლობას კონკურენტის არსებობის პირობებში. მსგავსი ხაზოვანი ურთიერთობა შეიძლება იქნას კონსტრუირებული j სახეობისთვის i კონკურენტის არსებობისას.



ნახ. 21-3 იზოლაციაში (ნაცრისფერი ხაზი) და კონკურენტული j სახეობის არსებობის პირობებში (მწაწე ხაზი) მცხოვრები i სახეობის ლოგისტიკური მრუდი. როდესაც არ არსებობს კონკურენტი, წონასწორობა მიიღწევა K_i გადატანით შესაძლებლობაზე. j სახეობისთან კონკურენცია ამცირებს წონასწორობით წერტილს $a_{ji}N_j$ -ით.



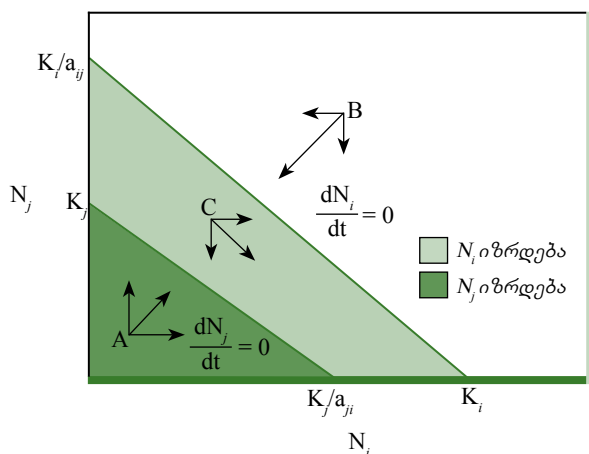
ნახ. 21-4 (ა) i სახეობის ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი ($1/N_i dN_i/dt$) როგორც მისი პოპულაციის ფუნქცია N_i და კონკურირებადი პოპულაციის (N_j) ზომის ფუნქცია. სიბრტყის დაჩრდილული არეალი, რომელიც შეიცავს პოპულაციისა და მისი კონკურენტის (N_i, N_j) ყველა შესაძლო კომბინაციას. ხაზს, სადაც დაჩრდილული არეალის სიბრტყეს, ეწოდება ნონასწორობის იზოკლინი, რომელიც შეიცავს ყველა კომბინაციას (N_i, N_j) რომლისთვისაც ზრდის ტემპი ნულის ტოლია. წერტილები სიბრტყეზე იზოკლინის ზემოთ (მაგ. წერტილი) წარმოადგენენ დადებით ზრდას, ხოლო წერტილები იზოკლინის ქვემოთ (მაგ. წერტილი) წარმოადგენენ უარყოფით ზრდას. (ბ) არის (ა)-ში ნაჩვენები გრაფიკის გამარტივება, სადაც ნაჩვენებია მხოლოდ სიბრტყე განსაზღვრული $N_i - N_j$ ღერძის მიერ [(ა) გრაფიკის „ფუძე“]. ასეთი ხედი მიიღწევა N_j ღერძის შებრუნებით ვერტიკალურ პოზიციაზე მაშინ, როდესაც N_i ღერძი კვლავ ჰორიზონტალურ პოზიციაზე რჩება (ზრდის ტემპის ზრდა მიმართულია პირდაპირ მკითხველისკენ). წერტილი სიბრტყის დადებით ზრდის რეგიონი, რაც ნიშნავს, რომ პოპულაცია იზრდება, როგორც აღნიშნულია მარჯვნივ მიმართული ისრით. წერტილი სიბრტყის უარყოფითი რეგიონია, რაც ნიშნავს პოპულაციის შემცირებას, როგორც აღნიშნულია მარცხნივ მიმართული ისრით. აღსანიშნავია, რომ (ბ) გრაფიკი აჩვენებს მხოლოდ i სახეობის ზრდას j კონკურენტული სახეობის არსებობის პირობებში. (ც) ცალკე გრაფიკია საჭირო j სახეობის ზრდის საჩვენებლად, რაც აღნიშნულია ვერტიკალური ღერძის გასწვრივ, i სახეობის არსებობის პირობებში. წერტილი არის j სახეობის დადებით ზრდის რეგიონში, რაც აღნიშნულია ზემოთ მიმართული ისრით. წერტილი არის უარყოფითი ზრდის რეგიონში.

i პოპულაციის ზრდის ტემპის განტოლებისთვის, j სახეობის არსებობის პირობებში, იქნება მრავალი წერტილი (N_i, N_j), რომლისთვისაც ზრდა დადებითი იქნება. ჩვენ შეიძლება მოველოდეთ, რომ i სახეობა გადარჩება j სახეობის კონკურენტული ზეწოლის რაღაც ზომიერი, მაგრამ არა უფრო მაღალი დოზით არსებობის პირობებში. ჩვენ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ გრაფიკები იმ ზოგადი პირობების აღსაწერად, რომლებშიც i სახეობა გაიზრდება j სახეობის არსებობისა და ამგვარადვე ის პირობებიც, რომლებშიც j სახეობა გაიზრდება კონკურირებადი i სახეობის არსებობის პირობებში.

წარმოიდგინეთ სამგანზომილებიანი სივრცე, როგორც ნახ.21-4ა-შია მოცემული. N_i და N_j პოპულაციის ზომები განსაზღვრავენ ორგანზომილებიან გრაფიკის „ფუძეს“, სადაც i პოპულაციის ერთ სულ მოსახლეზე ზრდა ნაჩვენებია როგორც ვერტიკალური ღერძი. $1/N_i dN_i/dt$

$N_i dN_i/dt$ სიდიდე ძვეს სიბრტყეზე, აღწერს რა $1/N_i dN_i/dt$ -ის ერთეულ სიდიდეს N_i და N_j სიდიდეების ყოველი კომბინაციებისთვის. j სახეობის არარსებობის პირობებში ($N_j = 0$), ლოგისტიკური ზრდის მიხედვით i სახეობის პოპულაცია გაიზრდებოდა N_i ღერძის გასწვრივ K_i -სკენ (იხ. ნახ. 21-3). როდესაც i სახეობის პოპულაცია ძალიან მცირეა (i ახლოსაა 0-თან და ამრიგად ადგილი აქვს ძალიან მცირე შიდასახეობრივ ბრძოლას), $1/N_i dN_i/dt$ დადებითია მანამდე, სანამ კონკურენტი j -ს პოპულაცია ნაკლებია K_i/a_{ij} -ზე. ეს კვეთა წარმოადგენს j პოპულაციის ზონას, რომელზეც i პოპულაციის რესურსების მისეული გამოყენება უტოლდება K_i ინდივიდების გამოყენებას.

იმის გასაგებად, თუ როგორ თანაარსებობს ორი სახეობა, ჩვენ უნდა გავიგოთ პირობები, სადაც პოპულაციები ან იზრდებიან ან მცირდებიან. როგორც თქვენ ხედავთ, ნახ. 21-4ა-ში i პოპულაციის ერთ სულ



ნახ. 21-5 გრაფიკული გამოსახულება ორი სახეობის განვითარების პირობებისა, რომელთაგანაც i სახეობა უკეთესი კონკურენტია. არეალები, სადაც პოპულაციები შეიძლება გაიზარდონ, აღნიშნულია ნათელი მწვანე ფერით i სახეობისთვის და მუქი მწვანეთი j სახეობისთვის. ორივე სახეობა იზრდება A რეგიონში, ორივე მცირდება B რეგიონში და i იზრდება და j მცირდება C რეგიონში.

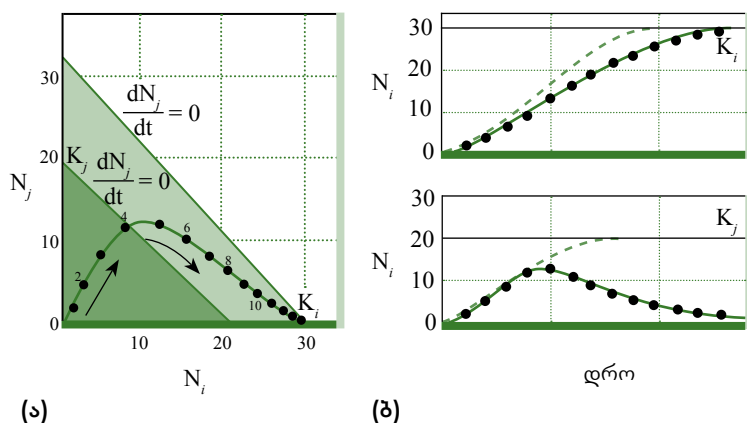
მოსახლეზე ზრდის ტემპი $1/N_i dN_i/dt$, დადებითია N_j -სა და N_j -ს გარკვეული კომბინაციებისთვის (მაგ. წერტილი) და უარყოფითია სხვებისთვის (მაგ. წერტილი). ორ რეგიონს შორის გამყოფი ხაზი, რომელსაც წონასწორობის იზოკლინი ეწოდება ($dN_i/dt = 0$), არის ორი სიბრტყის გადაკვეთა იმ ხაზის გასწვრივ, რომელიც განისაზღვრება $N_i = K_i - a_{ij}N_j$ ურთიერთობით. ეს ურთიერთობა ჩვენ ზემოთ განვიხილეთ (განტოლება [21-5]).

როდესაც ერთ სულ მოსახლეზე ზრდის ტემპი დადებითია, პოპულაცია განაგრძობს ზრდას, რაც გამოსახულია გრაფიკზე როგორც მოძრაობა ი ღერძზე საწყისი წერტილიდან ბოლოსკენ. ჩვენ გვჭირდება, უბრალოდ ვიცოდეთ ზრდის ტემპის ნიშანი, რათა განვსაზღვროთ პოპულაციის კლება-მატების ტენდენცია: როდესაც ზრდის ტემპი დადებითია, პოპულაცია

მიდრეკილია ზრდისკენ (N_i ღერძზე მოძრაობა საწყისი წერტილიდან). როდესაც ზრდის ტემპი უარყოფითია, პოპულაცია შემცირებისკენ არის მიდრეკილი (საწყისი წერტილისკენ მოძრაობა N_i ღერძზე). ამრიგად, ჩვენ შეიძლება გავსინჯოთ წონასწორობითი იზოკლინი N_i -სთვის უბრალოდ ნახ.21-4ა-ს „ფუძეზე“ დახედვით, რაც ორ განზომილებიანი გრაფიკია, რომლის ღერძებზეც i -სა და j სახეობების პოპულაციის ზომებია (ნახ. 21-4ბ). იმ რეგიონის ფარგლებში, რომელიც მოიცავს გრაფიკის საწყის წერტილს (წერტილი), i პოპულაცია იზრდება. ამ რეგიონის გარეთ ის მცირდება (წერტილი), როგორც აღნიშნულია ისრებით. სახეობა j -ს აქვს ანალოგიური წონასწორობის იზოკლინი, ნაჩვენები ნახ. 21-4ც-ში.

i და j სახეობების ქცევა დამოკიდებულია მათი წონასწორობის იზოკლინების შედარებით პოზიციებზე. როდესაც ერთი სახეობის იზოკლინი მდებარეობს მეორე სახეობის იზოკლინის გარეთ მთელი მისი სიგრძის გასწვრივ, ის აღმატებული კონკურენტია და ანადგურებს მეორეს. ნახ. 21-5ში i სახეობის იზოკლინი მდებარეობს j სახეობის იზოკლინის გარეთ. როდესაც ორივე პოპულაცია მცირდება (წერტილი), ორივე იზრდება და პოპულაციების ტრაექტორია ერთობლივად მიემართება ზემოთ და მარჯვნივ. როდესაც ორივე პოპულაცია მსხვილია (წერტილი), ორივე მცირდება. მაგრამ ორი სახეობის იზოკლინებს შორის რეგიონში j სახეობა მცირდება, (ის თავისი წონასწორობის იზოკლინის გარეთ მდებარეობს) ხოლო i სახეობა იზრდება (ის თავისი იზოკლინის ფარგლებშია). შედეგად, პოპულაციების საერთო ტრაექტორია მიემართება ქვემოთ და მარჯვნივ, საბოლოო ჯამში აღწევს რა K_i -ს ი ღერძზე ($N_i = K_i, N_j = 0$). ამრიგად, i სახეობა განდევნის j სახეობას სისტემიდან. ამგვარი ინტერაქციების მოქმედების დროის სიმუშაია არის ნაჩვენები ნახ. 21-6-ში, რომელიც არამეცნიერულ-ზე გაუსის მიერ ჩატარებულ ექსპერიმენტის საბოლოო შედეგს ჰგავს (იხ. ნახ. 21-1).

კონკურენციის ეს გრაფიკული ანალიზი ცხადად გვიჩვენებს, რომ თანაარსებობა შეიძლება მიღწეულ



ნახ. 21-6 კონკურენციის კურსი ორ პოპულაციას შორის ასახული (ა) კონკურენტულ გრაფიკზე და (ბ) როგორც ცვლილება პოპულაციის ზომაში დროის განმავლობაში. დროის ინტერვალები აღნიშნულია კონკურენტულ გრაფიკზე ციფრებით სანიშნო წერტილების გვერდით. წყვეტილი ხაზები აღნიშნავენ, რომ პოპულაცია იზრდება, როდესაც სახეობები ცალ-ცალკე იზრდება.

იქნას მხოლოდ მაშინ, როდესაც i და j სახეობების წონასწორობის იზოკლინები კვეთენ ერთმანეთს (ნახ. 21-7ა). მათი გადაკვეთის წერტილში, რაც შეესაბამება $\hat{N}_i$ -სა და $\hat{N}_j$ -ს, ორივე პოპულაციის ზრდის ტემპი იქნება 0. პოპულაციების იზოკლინებით განსაზღვრული საერთო ტრაექტორიები გრაფიკის თითოეულ ოთხ ნაწილში, ნახ. 21-4-ში, გვიჩვენებენ, რომ საერთო წონასწორობის წერტილი სტაბილურია. შესაბამისად, პირობები თანაარსებობისთვის არის უთანხმორო $K_i < K_j/a_{ji}$ და $K_j < K_i/a_{ij}$. ამ უტოლობათა გადაადგილებით ჩვენ მივიღებთ $a_{ij} < K_i/K_j$ და $a_{ji} < K_j/K_i$, როგორც ადრე ვნახეთ. ბიოლოგიურად, ეს უტოლობანი ეთანხმებიან შემთხვევას, რომელშიც თითოეული სახეობა საკუთარ თავს (K_i) უფრო ზღუდავს, ვიდრე ის ზღუდავს სხვას (K_j/a_{ji}). თანაარსებობისთვის შიდასახეობრივმა ბრძოლამ უნდა გადააჭარბოს სახეობათაშორის ბრძოლას. აღსანიშნავია ასევე, რომ რი და რჯ კონკურენციის საბოლოო შედეგისთვის არამატერიალურია, ისინი გავლენას ახდენდნენ მხოლოდ მისი დროის მსვლელობაზე.

რა ხდება, როდესაც ორივე პოპულაცია უფრო ძლიერ არის შეზღუდული სახეობათაშორისი ბრძოლით, ვიდრე შიდასახეობრივი ბრძოლით? ამ შემთხვევას, რომელიც ნაჩვენებია ნახ. 21-7ბ-ში, აქვს არასტაბილური წონასწორობის წერტილი, სადაც იზოკლინები იკვეთება, რომლისგან მოშორებითაც მოძრაობს პოპულაციათა საერთო ტრაექტორა. ერთი ან მეორე სახეობა იგდებს ხელში უპირატესობას იმის მიხედვით, თუ რომელია თავდაპირველ რაოდენობრივ უპირატესობაში. ეს მოითხოვს ნაკლებსაგარაუდო ვითარებას, სადაც თითოეული სახეობა აღემატება მეორეს დომინანტურად შიდასახეობრივ გარემოში (ანუ სიჭარბისას) და ნაკლებია დომინანტურად სახეობათაშორის გარემოში (ანუ იშვიათობისას). საგარაუდოდ, თუ თითოეული სახეობა შეაფერხებს მეორე პოპულაციის ზრდას სახეობისთვის სპეციფიკური ტოქსიკური ქიმიკატების გამოყოფით, იმ სახეობას, რომელიც თავდაპირველად თავს იჩენს დიდი რაოდენობით, ექნება კონკურენტული უპირატესობა. ამგვარი პირობები ნაკლებ საგარაუდოა ბუნებრივ სისტემებში და ეკოლოგებიც ნაკლებ ყურადღებას აქცევენ არასტაბილურ წონასწორობას.

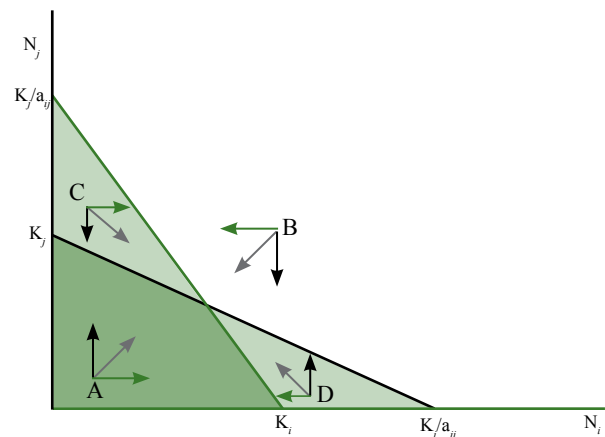
21.8 ჩვენ შეგვიძლია განვსაზღვროთ კონკურენციის კოეფიციენტი კონკურენციის ექსპერიმენტების შედეგების მიხედვით

მარცვლეულ პროდუქტებში ბინადარი პარაზიტების კონკურენციის თავის ლაბორატორულ კვლევებში ა.ქ.კრობიმ (1945) პოპულაციის ზომაში მომხდარი ცვლილებებით განსაზღვრა a_{ij} -სა და a_{ji} -ს სიდიდეები, როდესაც i და j სახეობები ერთად იქნა გაზრდილი. ლოგისტიკური სახეობათაშორისი ბრძო-

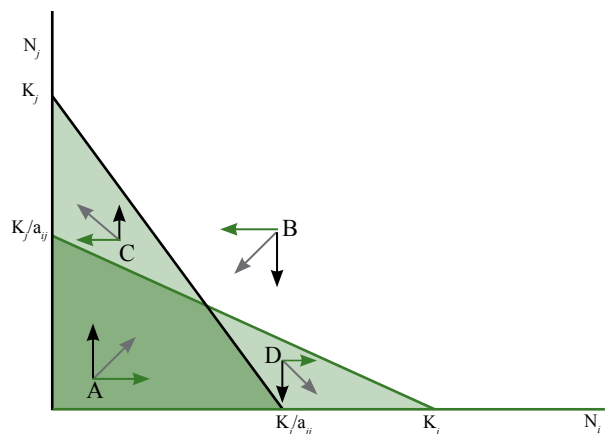
ლის (21-3) განტოლების მიხედვით, $dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i)$, ელემენტი a_{ij} შეიძლება განისაზღვროს, როდესაც r_i და K_i ცნობილი არიან i პოპულაციაში მომხდარი ცვლილების სიჩქარიდან. a_{ij} -ს საძიებლად ზემოთ მოცემული განტოლების ამოხსნა გვაძლევს:

$$a_{ij} = \frac{(K_i - N_i)}{N_i} - \frac{dN_i}{dt} \frac{K_i}{r_i N_i N_j}$$

ეს განტოლება გვიჩვენებს, რომ კონკურენციის კოეფიციენტის გამოთვლის ექსპერიმენტული

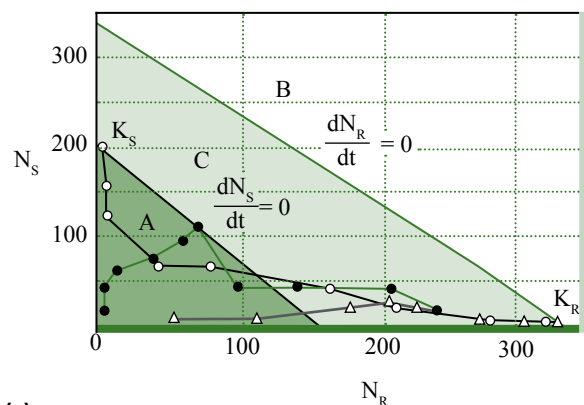


(ა)



(ბ)

ნახ. 21-7 (ა) პირობები ორი კონკურირებადი სახეობის სტაბილური თანაარსებობისთვის. გრაფიკი შეიძლება მიღებულ იქნას ნახ. 21-5-დან i სახეობის (უკეთესი კონკურენტი) კონკურენციის კოეფიციენტის შემცირებით j სახეობის მიმართ. როდესაც a_{ij} მცირდება, K_j/a_{ji} ზრდება. მწვანე და შავი ვექტორები ყოველ ოთხ რეგიონში, რაც შექმნილი იყო გადაკვეთილი იზოკლინების მიერ, წარმოადგენენ პოპულაციის ზრდის მიმართულებას ამ რეგიონში (მწვანე შეესაბამება i სახეობის ზრდას და შავი შეეფერება j სახეობის ზრდას). შედეგად მიღებული ვექტორები მოცემულია ნაცრისფრად. ცხადია, რომ იზოკლინების ამ კონფიგურაციით კონკურირებადი პოპულაციები მიდრეკილი იქნება სტაბილური წონასწორობისკენ, რაც აღნიშნულია ხაზების გადაკვეთის წერტილით. (ბ) ორ სახეობას შორის კონკურენციის შედეგი, რომელთაგან ორივე უფრო იზღუდება სახეობათაშორისი კონკურენციით, ვიდრე შიდასახეობრივი ბრძოლით (a_{ij} და a_{ji} ორივე დიდია). პოპულაციები მიდრეკილია წონასწორობის წერტილიდან გადახრისკენ.



(ა)



(ბ)

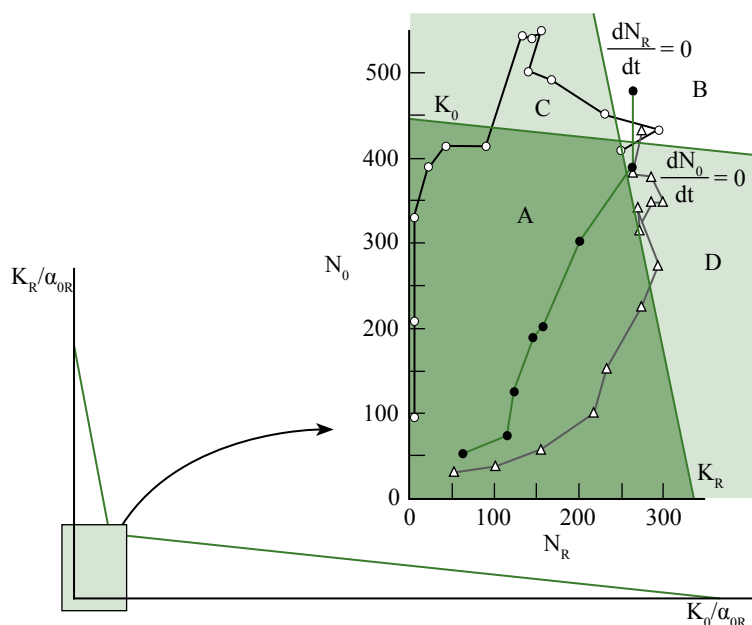
სიძნელე მდგომარეობს კონკურირებადი სახეობების პოპულაციის ზომისა და გადატანითი შესაძლებლობის აკურატულ გაზომვებში და პოპულაციის ზრდის ტემპების განსაზღვრაში.

კრომბიმ მიიღო r_i -სა და K_i -ს სიდიდეები i სახეობის გარეშე გაზრდილი i სახეობის პოპულაციიდან. ხოჭო *Rhizopertha dominica*-სა (რომელსაც მან R სახეობა უწოდა) და *CrCil Sitotraga cerealella*-ს (S სახეობა) შორის კონკურენციაზე მუშაობისას, კრომბიმ განსაზღვრა, რომ $r_R = 0,05$ და $r_S = 0,10 \text{ d}^{-1}$, $K_R = 338$ და $K_S = 200$, $a_{RS} = 1.0$ და $a_{SR} = 1.3$. რადგანაც პროდუქტმა ალმაშელ გადააჭარბა 1-ს, ჩვენ არ უნდა მოველოდეთ ამ ორი სახეობის თანაარსებობას. მეტიც, რადგანაც K_R აჭარბებს K_S/a_{SR} , *Sitotraga*-ზე, რაც მართლაც ასე მოხდა (ნახ. 21-8ა). *Rhizopertha* და *Sitotraga* ჰგვანან

ერთმანეთს ეკოლოგიურად იმით, რომ ორივე სახეობის დიდი ლარვები იზუდებენ ხორბლის მარცვლებში და იკვებებიან მისი შიგთავსით (ნახ. 21-8ბ). რადგანაც ლარვები აგრესიულები არიან ერთი ერთმანეთის, ჩვენ არ უნდა გაგვიკვირდეს, რომ მათი სახეობათაშორის ბრძოლის კოეფიციენტი მაღალია.

კრომბიმ ასევე გამოიკვლია კონკურენცია *Rhizopertha*-ს და მეორე სახის ხოჭოს *Oryzaephilus* სურინამენსის-ს შორის. *Sitotraga*-სგან განსხვავებით *ryzaephilus*-ის ლარვები იკვებებიან ხორბლის მარცვლის გარეთ. შესაბამისად *Rhizopertha*-სა და *Oryzaephilus*-ს შორის კონკურენციის კოეფიციენტი დაბალია (დაახლოებით 0.2 და 0.1) და ორი სახეობა ახერხებს თანაარსებობას მცირე ურთიერთდაბრკოლებით (ნახ. 21-9).

კონკურენციის კოეფიციენტების ექსპერიმენტალურმა გამოთვლებმა მიგვანიშნეს გარკვეული



ნახ. 21-9 პოპულაციათა ტრაექტორიები კონკურირებადი ხოჭოების *Rhizopertha*-ს (N_R) და *Oryzaephilus*-ისა (N_0), რომლებიც იზრდებოდნენ განახლებულ ხორბლის კულტურებში სამი განსხვავებული საწყისი სიმჭიდროვისას (იხ. ნახ. 21-8). რეგიონები A, B, C და ეთანხმებიან მსგავს რეგიონებს, რაც ნაჩვენებია ნახ. 21-7ა-ში. პოპულაცია მიმართულია წონასწორობის წერტილისკენ იქ, სადაც იზოკლინები იკვეთება. (From Crombie 1945.)

ცხრილი 21-2 კონკურენტულ ექსპერიმენტებში, სადაც *Drosophila pseudoobscura* თანაარსებობს *D.serrata*-თან

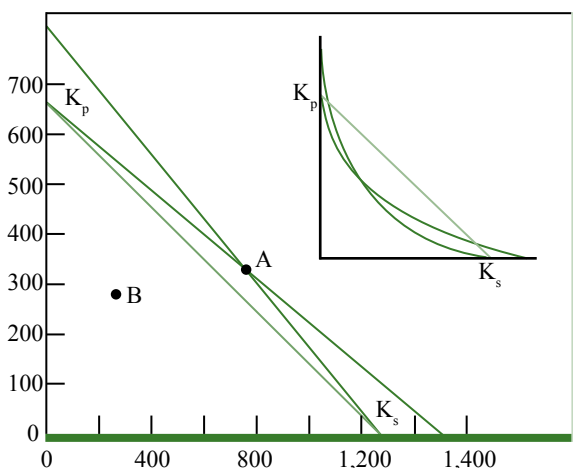
	მათემატიკური გამოსახულება ლოგისტიკური განტოლების მიხედვით	ზრდასრული პოპულაციის ზომა
ცალ-ცალკე გაზრდილი სახეობა		
<i>D.pseudoobscura</i>	$N_p = K_p$	664
<i>D.serrata</i>	$N_s = K_s$	1,251
ერთად გაზრდილი სახეობა		
<i>D.pseudoobscura</i>	$\hat{N}_p = K_p - a_{ps} \hat{N}_s$	252
<i>D.serrata</i>	$\hat{N}_s = K_s - a_{sp} \hat{N}_p$	278
		ჯამი = 530

(Data from Ayala 1970.)

გამარტივებებისკენ, რაც აღელვებდა კაპიტან დაივერს. მაგალითად, როდესაც ფრანცისკო აიალამ (1970) კონკურენციაში მოიყვანა დროზოფილას ორი სახეობა ერთად, კონკურენციის კოეფიციენტის მისეული გამოთვლები კონფლიქტში მოდიოდა ვოლტერას მარტივ მოდელთან. პსეუდობოცურა, დასავლეთ აშშ-დან და სერრატა, ახალი გვინეადან თანაარსებობენ ლაბორატორულ კულტურებში 23°C-ზე. მაღალ ტემპერატურებზე *D.serrata* ჩაანაცვლებს *D.pseudoobscura*-ს. დაბალ ტემპერატურებზე *D.pseudoobscura* ნარ-

ჩუნდება *D.serrata*-ს ხარჯზე. ცალ-ცალკე და ერთად შენარჩუნებული თითოეული სახეობის პოპულაციათა ზომები თავმოყრილი და შეჯამებულია ცხრილ 21-2-ში. ამ ინტერაქციების კონკურენციის კოეფიციენტი განისაზღვრა, რომ იყო $a_{ps} = 1.49$ და მსგავსად $a_{sp} = 3.86$. პროდუქტი $a_{ps} a_{sp} = 5.75$ არღვევს ზოგად პირობას თანაარსებობისთვის, თუმცა არც ერთი სახეობა არ განდევნის მეორეს!

ცხრილი 21-2 წონასწორობითი პოპულაციის ზომებიდან შედეგები არ უარყოფენ აქ განვითარებული კონკურენციის თეორიის ზოგად პრინციპს, მაგრამ ისინი გულისხმობენ, რომ მარტივ ხაზობრივ მოდელს, როგორცაა ლოგისტიკური განტოლება, არ შეუძლიათ, ადეკვატურად აღწერონ პოპულაციათა დინამიკა ზოგიერთ შემთხვევაში (Law and Watkinson 1987). აიალას შედეგები შეიძლება მორგებულ იქნას თანაარსებობის პირობებთან ($K_i < K_j/a_{ji}$) წონასწორობის იზოკლინის გადახრით ნახ. 12-10-ში ნაჩვენებ მრუდებში (Gilpin and Justice 1972, 1973). ამგვარი გადახრა შეიძლება განხორციელდეს, როდესაც თითოეული სახეობა ინტენსიურად კონკურირებს მეორესთან სიმცირის პირობებში, მაგრამ ნაკლებად, როდესაც თითოეული სახეობა ახლოსაა გადატანით შესაძლებლობასთან. წარმოიდგინეთ შემთხვევა, სადაც ორი რესურსია და . თითოეული სახეობა ორივეთი იკვებება, მაგრამ i სახეობა რესურსებს გაცილებით უფრო ეფექტურად იყენებს, ვიდრე j სახეობა და სპეციალიზდება მასზე რესურსების სიმცირისას. საპირისპირო ხდება j სახეობასა და B რესურსთან მიმართებაში. როდესაც i არის იშვიათი და j ჭარბი, მათ შორის ძირითადი კონკურენცია გამოწვეულია მათ მიერ რესურსის გამოყენებიდან და i უკეთესი კონკურენცია. როდესაც j არის იშვიათი და i ჭარბი, კონკურენცია კონცენტრირებული რესურსზე და j არის უკეთესი კონკურენტი (Ayala 1970, 1971; Gilpin and Ayala 1973).



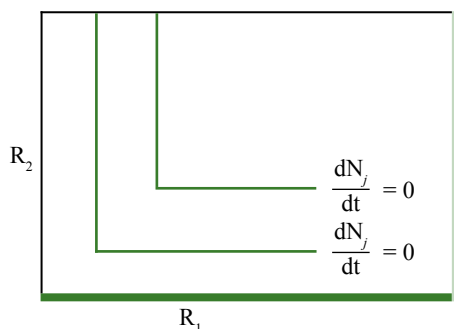
ნახ. 21-10 შედარებით თანაარსებული სახეობების ლოგისტიკური კონკურენციის მოდელისა და თანაარსებულ სახეობაზე ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგების შესახებ *Drosophila*-ს მაგალითზე. როდესაც ადგილი აქვს თანაარსებობას, მოდელი წინასწარმეტყველებს, რომ გაწონასწორებული პოპულაცია (A წერტილი) მდებარეობს ორი გადატანით შესაძლებლობის შემართებელ ხაზს (K_s და K_p) გარეთ. აიალას შედეგი აღნიშნულია B წერტილით. გრაფიკული მოდელის მოდიფიკაცია B წერტილის მორგებისთვის ნაჩვენებია მცირე გრაფიკზე.

21.9 ორი სახეობის კონკურენცია შეიძლება გამოისახოს გრაფიკულად პოპულაციის ცვლილების რესურსების ხელმისაწვდომობასთან მიმართებაში.

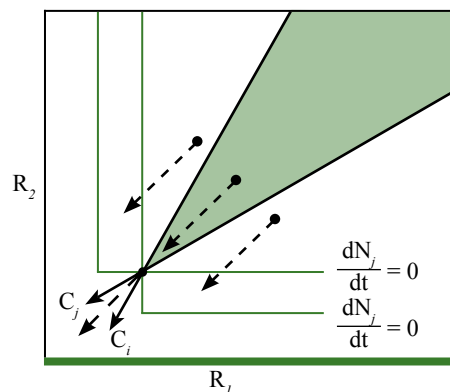
ლოგისტიკური კონკურენციის თეორია ემყარება მას-ში ჩართული მომხმარებელი პოპულაციების დინამიკას. ის არ ითვალისწინებს ექსპლიციტურად კონკურენტების მიერ მოხმარებულ რესურსებში მომხმარებელ ცვლილებებს. ჩვენ ვნახეთ მე-20 თავში, თუ რა გავლენას ახდენს არსებითი რესურსები პოპულაციის ზომაზე. ორი არსებითი რესურსისთვის კონკურენციადი მომხმარებელთა ორი პოპულაცია გამოსახულია ნახ. 21-11-ში. აქ i სახეობას შეუძლია, გაიზარდოს ორივე რესურსის დაბალი დონის არსებობის პირობებში j სახეობაზე უკეთესად. ანუ i სახეობა ნაკლებად მოითხოვს ორივე რესურსს. ამ შემთხვევაში i ჯაბნის j -ს.

თანაარსებობას შეიძლება ადგილი ჰქონდეს მაშინ, როდესაც წონასწორობის იზოკლინები, იგივე ნულოვანი სუფთა ზრდის იზოკლინები ან მოკლედ, ZNGI კვეთენ ერთმანეთს, როგორც ნაჩვენებია ნახ. 21-12-ში (Tilman 1982). საერთო წონასწორობის ბუნებაზე ორი დამატებითი ფაქტორი ახდენს გავლენას. პირველი არის თითოეული სახეობის მიერ თითოეული რესურსის მოხმარების სიჩქარე. ისინი აღნიშნულია ჩი და ჩჯ ვექტორებით, რაც მიმართულია ქვემოთ და მარცხნივ საერთო წონასწორობის წერტილის გავლით. მეორე არის რესურსების მინოდების წერტილის პოზიცია, ეს წერტილი გრაფიკზე წარმოადგენს თითოეული არსებითი რესურსის დონეს მომხმარებლის არ არსებობის პირობებში.

სტაბილური თანაარსებობისთვის ორი პირობა არის საჭირო. პირველი არის ის, რომ თითოეულმა სახეობამ უნდა მოიხმაროს შედარებით მეტი რესურსი, რაც ზღუდავს მის ზრდას წონასწორობამდე. ნახ. 21-12-ში სახეობა i იზღუდება მეორე რესურსის მიერ საერთო წონასწორობის წერტილში. რადგანაც ჩი აღნიშ-



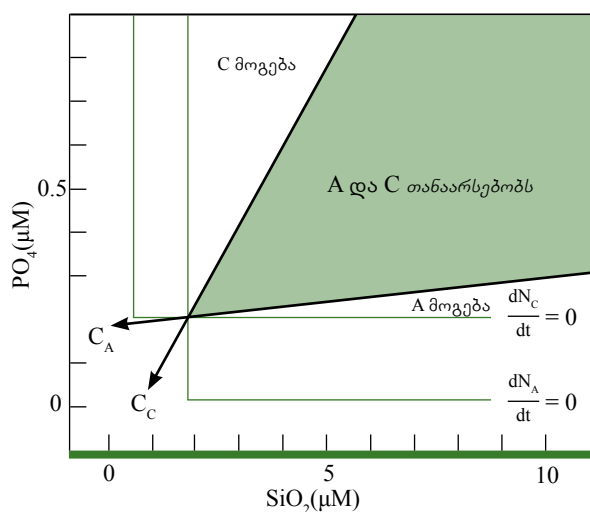
ნახ. 21-11 ორი სახეობის კონკურენციის გამოსახულება, რომელშიც ერთი (i) შეუძლია, შეინარჩუნოს პოპულაციის ზრდა ორივე შემზღუდავი რესურსის დაბალ დონისას მეორეზე (j) უკეთესად. ამ შემთხვევაში, i სახეობა მოგებული რჩება კონკურენციაში და j გამოიძევება სისტემიდან. (From Tilman 1982.)



ნახ. 21-12 კონკურენციის ასახვა, რომელშიც ნულოვანი სუფთა ზრდის იზოკლინები კვეთენ სტაბილური წონასწორობის წერტილს, რაც ნაჩვენებია წერტილით. წერტილი სტაბილურია, რადგან თითოეული სახეობა მოიხმარს შედარებით უფრო მეტ რესურსს, რომელიც ზღუდავს მის ზრდას წონასწორობამდე. (From Tilman 1982.)

ნავს, რომ i სახეობა უფრო სწრაფად იყენებს მეორე რესურსს ვიდრე პირველ რესურსს ამ წერტილში, ეს პირობა სრულდება. მეორე არის ის, რომ რესურსთა მინოდების წერტილი უნდა იყოს განლაგებული რეგიონში მოხმარების ვექტორებს შორის (დაჩრდილულია ნახ. 21-12-ში). ამ რეგიონს გარეთ ერთ სახეობას აშკარა უპირატესობა აქვს მეორეზე, რადგან მისი შემზღუდავი რესურსი უფრო დიდი სისწრაფით მოეწოდება, ვიდრე მეორე სახეობის შემზღუდავი რესურსი.

ტილმანმა გამოსცადა თავისი მოდელი ორი სახეობის დიატომის სტერიონელა ფორმოსა და ჩეცლოტელა მენეგჰინიანა გაზრდით ქემოსტატში საკვების მინოდების კონტროლებადი სიჩქარეებით. სტერიონელა მოითხოვს ფოსფორის შედარებით მაღალ



ნახ. 21-13 დაკვირვებული ნულოვანი სუფთა ზრდის იზოკლინები და მოხმარების ვექტორები *Asterionella formosa*-ს და *Cyclotella meneghiniana*-ს დიატომებისთვის წინასწარმეტყველებენ სტაბილურ თანაარსებობას ამ ორ სახეობას შორის. (After Tilman 1982.)

დონეებს, როგორც ნაჩვენებია თითოეული სახეობისთვის ZNGI-ის პოზიციით (ნახ. 21-13). მოხმარების ექსტორებთან კომბინირებული ეს ფაქტორები გულისხმობს, რომ ორი სახეობა უნდა თანაარსებობდეს, როდესაც სილიციუმის შეფარდება ფოსფორთან არის 5.6-სა და 9.7-ს შორის. ეს ვარაუდია, რომელიც დიდწილად არის დამტკიცებული ქემოსტატის ექსპერიმენტების მიერ.

21.10 დადგენის შედეგად, გავლენა მოახდინოს სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე.

როგორც ტილმანის მოდელი, ისე კონკურენციის ლოგისტიკური გამოსახულებები იწვევენ მსგავს დასკვნებს: თანაარსებობა შესაძლებელი ხდება ეკოლოგიური სეგრეგაციის საშუალებით. იმისთვის, რომ ორმა სახეობამ ერთად იარსებოს, თითოეულმა უნდა იმარჯვოს იმ რესურსის მოხმარებაში, რომელიც მეორეს ზღუდავს. როდესაც სახეობები კონკურირებენ რესურსისთვის ლაბორატორულ კულტურებში, ერთი განდევნის მეორეს. თუმცა, როდესაც სახეობები იზღუდებიან სხვადასხვა რესურსებით და მოთავსებულია ჰეტეროგენულ პირობებში ან რესურსთა ისეთი შეფარდების პირობებში, რაც ორივესთვის შემზღუდავია, მათ შეუძლიათ, იარსებონ რომელიმე მათგანის მიერ კონკურენტული უპირატესობის მოპოვების გარეშე.

ტილმანის და სხვების ლოგისტიკური კონკურენციის მოდელებმა და ყურადღებით კონტროლირებადმა ექსპერიმენტებმა შეიძლება არ მოგვანოდონ იმ დაკვირვებების ადეკვატური ახსნა, სადაც ორგანიზმთა ზოგიერთი თანასაზოგადოება შეიცავს დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ორგანიზმს. მათი ეკოლოგიური ფუნქციები, ანუ ის გზები, რომლითაც ისინი მოიხმარენ რესურსებს, იმდენამ მსგავსია, რომ მათ ერთმანეთისგან ფაქტიურად განუსხვავებლებს ხდის. ვიქტორიას ტბის ციხლიდები ნილოსის ქორჭილას შეყვანამდე (იხ. თავი 1), მცენარეთა ხმელეთის თანასაზოგადოების სახეობათა დიდი მრავალფეროვნება და მრავალ ტბაში არსებული პლანქტონური ორგანიზმების სხვადასხვა ტიპის უამრავი რაოდენობა ამგვარი შემთხვევის მაგალითია. ამგვარ შემთხვევებში ხშირად ძნელი დასადგენია სულ მცირე განსხვავებაც კი იმაში, თუ როგორ მოიხმარენ თანაარსებული სახეობები თავიანთ რესურსებს. ისინი, როგორც ჩანს, არღვევენ კონკურენტული გამორიცხვის პრინციპს. მცენარეების შემთხვევაში, ჰასტონმა (1994) და სხვებმა გამოთქვეს აზრი, რომ ხმელეთის მრავალი სხვადასხვა სახის მცენარე, რომლებიც თავს იჩენს ერთ ადგილას, ფესვგადგმულია ისეთ ნიადაგში, რომლის მახასიათებლებიც მართლაც რომ ჰომოგენურია. ამრიგად, ეკოლოგიური განსხვავება იმაში, თუ როგორ მოიპოვებენ სხვადასხვა სახეობები წყალს და საკვებ

ნივთიერებებს ნიადაგიდან, არ არის მოსალოდნელი. ამის მიუხედავად, ისინი თანაარსებობენ. ჰათჩინსონმა ფერადოვნად ჩამოაყალიბა ეს შეუთავსებლობა დაკვირვებასა და თეორიას შორის თავის 1961 წლის ნაშრომში „პლანქტონთა პარადოქსი“.

ამ დაკვირვებების თეორიასთან შერიგების მცდელობაში, ეკოლოგებმა გააცნობიერეს, რომ გამლიზიანებელმა და ცვალებადმა გარემო პირობებმა, შეიძლება ხელი შეუშალოს კონკურირებადი სახეობების პოპულაციებს იმ ზომის მიღწევაში, რომელზეც მიიღწევა კონკურენციული ეფექტი. ამრიგად, მაშინ, როდესაც ორი სახეობის რესურსების მოპოვების ხერხები და საშუალებები შეიძლება თითქმის მთლიანად ემთხვეოდეს ერთმანეთს და ამრიგად, კონკურენციის თეორიის თანახმად, მათი თანაარსებობა შეუძლებლად იქნას მიჩნეული, მათ შეიძლება რეალობაში შეძლონ თანაარსებობა ბუნებაში, რადგან გამლიზიანებლები ხელს უშლიან ნებისმიერ პოპულაციას იმ ზომის მიღწევაში, რომელზეც ის უარყოფით ეფექტს განახორციელებს მეორეზე. ჩვენ შეიძლება ამგვარი სისტემა წარმოდგენილი გვქონდეს როგორც არანონასწორობრივი სისტემა, რადგან ლოგისტიკური კონკურენციის მოდელების მიერ ნავარაუდები სტაბილური ნონასწორობა არასდროს მიიღწევა.

21.11 მოხმარებას შეუძლიათ, გავლენა მოახდინოს სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე

გამლიზიანებელი არ არის ერთადერთი ბუნებრივი ძალა, რომელიც გავლენას ახდენს კონკურენტული ინტერაქციების საბოლოო შედეგზე. ეკოლოგები დარწმუნის შემდეგ აკვირდებიან, რომ როდესაც ცხოველი ძოვს ველზე ბალახს, რომელიც შეიცავს მცენარეთა სხვადასხვა სახეობებს, მძოველობაზე ამ მცენარეთა სახეობების სიჭარბე გავლენას სხვადასხვაგვარად მოახდენს (იხ. თავი 22). ადრეულმა ექსპერიმენტებმა გვიჩვენა, რომ მძოველობა გავლენას ახდენს მცენარეებს შორის კონკურენტულ ინტერაქციებზე. ტენსლიმ და ადამსონმა (1925) ჩაატარეს სისტემატური და ექსტენსიური ექსპერიმენტები ბრიტანულ, კირქვის შემცველ საძოვარ მიწებზე კურდღლების ძოვის ეფექტებზე. 6 წლიანი დაკვირვების განმავლობაში კურდღლისგან ხელუხლებელ გარემოში მცენარეულობაში დომინირებადი ბალახი ძერწა ერეცტა გახდა (ახლა ეწოდება რომუს ერეცტურს), ეს არის დომინანტი კონკურენტი, რომლის გამრავლებაც, როგორც წესი, იზღუდება მძოველობის შედეგად. მსგავსი კვლევები კონკურირებად ბალახეულზე მძოველი ცხოველების გავლენის შესახებ განხილულია 24-ე თავში. მტაცებლობასაც ასევე შეუძლია გავლენა მოახდინოს კონკურენტების ინტერაქციაზე. მაგალითად, ცნობილია, რომ მტაცებლები ძლიერ გავლენას ახდენენ მაღალ განედებზე მღრღნელების სახეობათა

კონკურენციაზე და ეს მტაცებლების ეფექტები გავლენას ახდენენ მდრღნელი სახეობების პოპულაციათა ციკლებზე (Andersson and Erlinge 1977, Korpimäki and Norrdahl 1989, Hanski et al. 1991, Hanski and Henttonen 1996). მოდით, განვიხილოთ, თუ როგორ შეიძლება იქნას მტაცებლობა ჩართული თეორიულ მოდელებში, რომლებიც ჩვენ ამ თავში განვავითარეთ.

ჩვენ შეგვიძლია, განვავრცოთ ლოტკა-ვოლტერას კონკურენციის მოდელი, რათა მოიცავდეს მტაცებლობის ეფექტებს ერთ-ერთზე კონკურირებადი სახეობების წყვილიდან. ვთქვათ, მტაცებლობის არარსებობის პირობებში, i სახეობა ჯაბნის j სახეობას (ანუ $K_i > K_j/a_{ji}$ და $K_j < K_i/a_{ji}$; იხ. ზემოთ). ახლა წარმოვიდგინოთ, რომ მტაცებელი ჩამოაშორებს i სახეობის ინდივიდებს m სიჩქარით ერთ სულ მოსახლეზე. ჩვენ შეგვიძლია, დავწეროთ i სახეობის დინამიკა შემდეგი სახით:

ეს განტოლება იდენტურია (21-3) განტოლებისა ორ სახეობას შორის კონკურენციის შესახებ, იმის გამოკლებით, რომ დი/დტ ახლა შემცირებულია არა მარტო j სახეობის კონკურენტული ეფექტით, არამედ ასევე მტაცებლობით (მიი). მოდელი გულისხმობს, რომ მტაცებლები იჭერენ მსხვერპლს ყველა სიმჭიდროვეზე მათი ხელმისაწვდომობის პირდაპირპროპორციულად. როგორც ჩვენ 23-ე თავში გიჩვენებთ, ეს მოდელი არის გამარტივება იმისა, თუ როგორ მოქმედებენ მტაცებლები ბუნებაში.

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} - \frac{a_{ij} N_j}{K_i} - m_i N_i \right).$$

მსგავსად იმისა, თუ როგორ ვაანალიზებთ ამგვარ განტოლებებს, ჩვენ გვინდა ვიცოდეთ, რა ხდება, როდესაც $dN_i/dt = 0$. ჩვენ აქ გამოვტოვებთ ალგებრულ დეტალებს, რადგან ეს პროცედურები იგივეა, რაც წინათ გამოვიყენეთ, თუმცა ცოტა უფრო უნესრიგო დამატებული ელემენტის გამო. წონასწორობა მიიღწევა, როდესაც:

$$\hat{N}_i = \frac{K_i \left(1 - \frac{m_i}{r_i} - a_{ij} K_j \right)}{1 - a_{ij} a_{ji}} \quad (21-9)$$

და

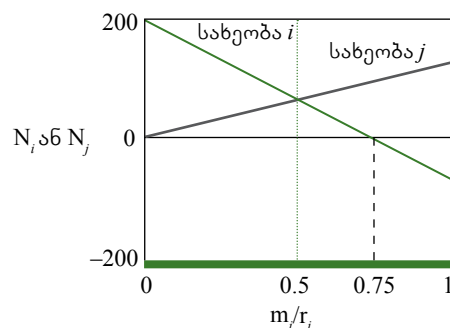
$$\hat{N}_j = \frac{K_j - a_{ji} K_i \left(1 - \frac{m_i}{r_i} \right)}{1 - a_{ij} a_{ji}} \quad (21-10)$$

ეს განტოლებები გვიჩვენებს თანმიმდევრობით ორი კონკურირებადი პოპულაციის წონასწორობის სიმჭიდროვეებს, როდესაც ერთ-ერთი პოპულაცია, ამ შემთხვევაში i პოპულაცია, ხელმისაწვდომია მტაცებლობისთვის მუდმივი მი სიჩქარით. ორი სახეობის თანაარსებობა ნიშნავს, რომ როგორც $\hat{N}_i$ ისე $\hat{N}_j$ ნულზე მეტია.

ზემოთ მოცემულ განტოლებებში წარმოდგენილი პირობები ჰგვანან წონასწორობას ნამდვილი კონკურენციისას იმის გამოკლებით, რომ i სიდიდე მცირდება ელემენტი $(1 - m_i/r_i)$ -ის მიერ, რომელიც თავს იჩენს ორივე განტოლებაში (შეადარეთ ეს გან-

ტოლებები [21-3] განტოლებას). მტაცებლობის ($m = 0$), წონასწორობა შეიძლება განისაზღვროს მხოლოდ a -ს და K -ის მიერ, როგორც ნამდვილი კონკურენციის მოდელებში (განტოლება [21-7] და [21-8]). ამრიგად, ამ სისტემის დინამიკა უპირველესად დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა ემართება i სახეობის და მისი მტაცებლის ინტერაქციას, ანუ m_i/r_i შეფარდებას. გაამახვილეთ თქვენი ყურადღება იმაზე, თუ რა ემართება j სახეობას ამ სისტემაში, იმ მოსაზრების გათვალისწინებით, რომ რი კონსტანტაა. ინტუიციურად, ჩვენ მოველით, რომ თუ i სახეობაზე მტაცებლობის ზეწოლა დიდია, შემცირდება i სახეობის არსებებს ის რაოდენობა, რომელიც j სახეობის ინდივიდებთან კონკურირებენ და j სახეობის ინდივიდების რიცხვი გაიზრდება. წარმოიდგინეთ, რა მოუვა N_j -ს განტოლებას, როდესაც m_i/r_i შეფარდება იცვლება $K_i = 200$, $K_j = 100$, $a_{ij} = 0,5$ და $a_{ji} = 0,5$ სიდიდეებისას (ნახ. 21-14). როდესაც შეფარდება იცვლება, N_j -ს სიდიდე ხაზოვნად იზრდება. მართლაც, მაშინ, როდესაც ნამდვილ კონკურენციის მოდელებში N_j ვერ გაიზრდებოდა $a_{ji} K_i$ -ზე მეტად, ამ შემთხვევაში, j შეიძლება დადებითი იყოს, როდესაც ის ამ წერტილის ზემოთ არის. ნახატი ცხადად გვიჩვენებს, რომ N_j შეიძლება გაიზარდოს $a_{ji} K_i = 0,5(200) = 100$ -ზე ზემოთ. ნახ. 21-14 ასევე გვიჩვენებს, თუ რა ემართება i პოპულაციას, როდესაც ის განიცდის როგორც მტაცებლობას, ისე კონკურენციას. როდესაც მტაცებლობის ზეწოლა იზრდება (იზრდება m_i/r_i -ც), N_i ხაზოვნად მცირდება მანამდე, სანამ i სახეობა საერთოდ არ გაქრება (იხ. სავარჯიშო 8).

გაუსმა (1935; ხელახლა მოთხრობილი სლობოდკინის მიერ 1961) თეორიულად აღმოჩინა შემთხვევა, სადაც კონკურენტების ორივე სახეობა განიცდიდა მტაცებლობას ერთნაირ დონეზე (ამრიგად ადგილი აქვს არასელექციურ მტაცებლობას). ზოგ შემთხვევაში, ამგვარ მტაცებლობას, შეუძლია, ხელი შეუწყოს თა-



ნახ. 21-14 წონასწორობის პოპულაციის სიმჭიდროვეები

(ვერტიკალური ღერძი) ორი კონკურირებადი i და j სახეობისათვის, როდესაც i სახეობა განიცდის მტაცებლობის ზეწოლას. პორიზონტალური ღერძი გვიჩვენებს m_i/r_i სიდიდის დიაპაზონს, სადაც m_i არის მტაცებლობის მუდმივი ტემპი და r_i i სახეობის ზრდის ტემპი. შეფარდების ზრდასთან ერთად, i სახეობის პოპულაციის წონასწორობითი სიმჭიდროვე მცირდება, ხოლო j სახეობისა იზრდება, რადგან უფრო ნაკლები კონკურენცია სახეზე.

ნაარსებობას, პერიოდული დარღვევის მსგავსად, თუ ის ხელს შეუშლის ერთ პოპულაციას თავის კონკურენტზე კონკურენტული უპირატესობის მოპოვებაში.

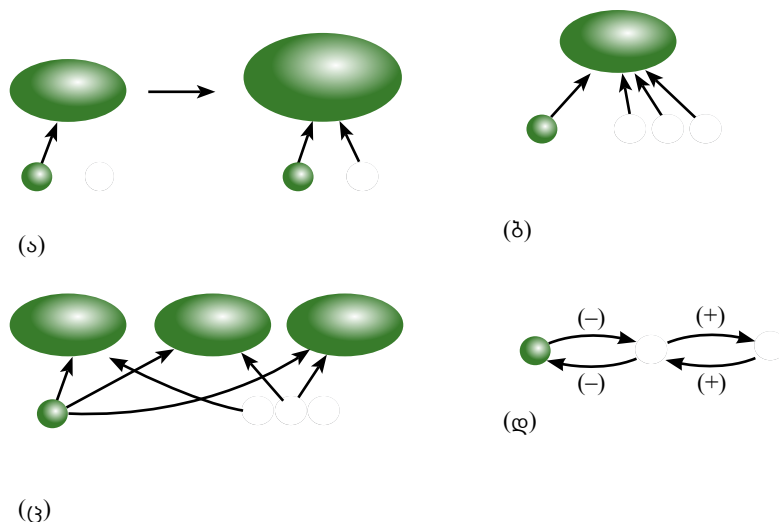
21.12 არაპირდაპირი ინტერაქციებში შეიძლება გამოიწვიოს თვალსაჩინო კონკურენცია

პოპულაციები შეზღუდული რესურსებისათვის შეიძლება პირდაპირ კონკურირებდნენ, როგორც ნაჩვენებია ამ თავში მოცემულ მოდელებში. მაგრამ სახეობებს შეიძლება ასევე ჰქონდეთ არაპირდაპირი გავლენა ერთმანეთზე და ზოგიერთ შემთხვევებში ეს არაპირდაპირი ინტერაქციები იწვევენ პოპულაციათა ისეთ დინამიკას, რომელიც ძალიან ნააგავს პირდაპირ კონკურენციას. ტერმინი მოჩვენებითი კონკურენცია გამოიყენება იმ შემთხვევებისთვის, სადაც ორ სახეობას უარყოფითი ეფექტი აქვთ ერთმანეთზე, რაც გამოწვეული მათი ინტერაქციებისგან საერთო მტაცებელ სახეობასთან ან სხვა პოტენციურ მტაცებელთან (Holt 1977, 1984, Holt and Lawton 1994, Abrams and Matsuda 1996).

მოჩვენებითი კონკურენცია შეიძლება მიიღოს მთელი რიგი საოცრად კომპლექსური ფორმები, იმის მიხედვით, თუ რამდენი მტაცებელი და მსხვერპლი სახეობა არის ჩართული მასში (ნახ. 21-15ა). უმარტივეს

მაგალითში, მსხვერპლმა სახეობამ შეიძლება არაპირდაპირი უარყოფითი ეფექტი მოახდინოს მეორე მსხვერპლ სახეობაზე, რომელსაც იგივე მტაცებელი ჭამს უბრალოდ თავისი სარგებლისთვის. ანუ, თუ მტაცებლის რეპროდუქციული ტემპი იზრდება მსხვერპლის სახეობის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად (ესაა რიცხოვნობის რეაქცია იხ. თავი 23) – უფრო მეტი მტაცებელი იქნება სახეობის მსხვერპლის შესაჭმელად. ამას იგივე ეფექტი აქვს, თითქოს და სახეობები პირდაპირ კონკურენციაში ყოფილიყვნენ ერთმანეთთან. როდესაც მათი პოპულაციის ზომიდან ნებისმიერი იზრდება, მას უარყოფითი ეფექტი აქვს მეორე სახეობაზე, მაგრამ ამ ეფექტს არაპირდაპირ განაპირობებს მტაცებელი. ამ ფენომენს ხშირად უწოდებენ ხოლმე კონკურენციას მტრებისგან განთავისუფლებული სივრცისათვის, რადგან მსხვერპლთა სახეობები, რომლებიც თავს არიდებენ მტაცებლობას მოგებაში რჩებიან ან მეორენაირად მას საზიარო მტაცებლობას ეძახიან, რადგან ორი ან მეტი მსხვერპლი ხდება საერთო მტრის მსხვერპლი (Holt and Lawton 1994).

უფრო ჩახლართული შემთხვევა წარმოიქმნება, როდესაც მტაცებელი იღებს სასურველ მსხვერპლს, რომელსაც ფოკალურ სახეობას უწოდებენ, მრავალ ალტერნატიულ მსხვერპლთან ერთად (ნახ. 21-15ბ). ამ შემთხვევაში, ფოკალურმა სახეობებმა შეიძლება არაპირდაპირ გავლენა მოახდინონ მეორე სახეობაზე,



ნახ. 21-15 შესაძლო გზები, რომლითაც არაპირდაპირ ეფექტებს შეუძლიათ, გამოიწვიონ მოჩვენებითი

კონკურენცია. (ა) მტაცებელი ჭამს როგორც A, ისე სახეობის მსხვერპლს, მაგრამ მას მაინც A ურჩევნია. თუ A-ს მოხმარებით მტაცებელი განიცდის რიცხოვნობის რეაქციას (მტაცებლის სიმჭიდროვის ზრდა, ნაჩვენები მსხვილი ხაზით), მაშინ მტაცებლობის ზეწოლა B-ზე შეიძლება გაიზარდოს. ამრიგად A სახეობას უარყოფითი ირიბი ეფექტი აქვს B სახეობაზე. (ბ) თუ მტაცებელს ურჩევნია ფოკალური სახეობა A, მაგრამ შეუძლია, მოიხმაროს მთელი რიგი ალტერნატიული სახეობებისა, A სახეობას ექნება მოჩვენებითი კონკურენტული ეფექტი მთელ რიგ ალტერნატიულ სახეობებზე. (გ) კომპლექსური არაპირდაპირი ინტერაქციები შეიძლება წარმოიშვას, როდესაც პროცესში ჩართულია ერთზე მეტი მტაცებელი. (დ) მოჩვენებითი კონკურენცია შეიძლება თავი იჩინოს სამ სახეობას შორის ერთსა და იმავე ტროფიკულ დონეზე. თუ A და B სახეობა კონკურირებს, მათ აქვთ უარყოფითი ეფექტი (-) ერთი მეორეზე. B და C სახეობებს ორმხრივად მომგებიანი (+) გავლენა აქვთ ერთი მეორეზე. რადგანაც A-ს უარყოფითი გავლენა აქვს B-ზე, B-ს დადებითი ეფექტი C-ზე ქრება და ამრიგად C-ზე არაპირდაპირ გავლენას ახდენს A-სა და B-ს ინტერაქცია. (adaptirebulia Holt and Lawton 1994.)

მაგრამ რადგანაც ეს ეფექტი ვრცელდება მთელ რიგ ალტერნატიურ მსხვერპლზე, ის უფრო მეტად იფანტება. ფოკალური სახეობა შეიძლება ასევე გახდეს ერთზე მეტი მტაცებლის მსხვერპლი (ნახ. 21-15ც) და თითოეულს ამ მტაცებლებისგან შეიძლება ჰყავდეს მთელი რიგი ალტერნატიული მსხვერპლებისა. ასევე შესაძლებელია მტაცებელთა ნაკრებისთვის, რომ იკვებოს როგორც ფოკალური მსხვერპლის კომპლექტით, ისე ალტერნატიულ მსხვერპლთა ჯგუფით. ჩვენ შეგვიძლია, ვნახოთ ამ შესაძლებლობიდან, რომ უმარტივესი შემთხვევების გარდა, მოჩვენებითი კონკურენცია შეიძლება ძნელი დასაკვირვებელი იყოს ბუნებაში, რადგან მისი ეფექტი ესოდენ გაფანტულია (Holt and Lawton 1994).

არსებობს ორი მსხვერპლი სახეობის ერთ მტაცებელთან არაპირდაპირი ინტერაქციის მეორე მხარეც. თუ მტაცებლის მოხმარების ტემპი გაიზრდება მსხვერპლის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, რასაც მსხვერპლი სახეობების ფუნქციონალური რეაქცია ეწოდება (იხ. თავი 23) – ინტერაქციამ შეიძლება გამოიწვიოს დადებითი არაპირდაპირი ეფექტი. თავი დავანებოთ ცოტა ხნით მტაცებლის რიცხოვრივ რეაქციას და წარმოვიდგინოთ შემთხვევა, სადაც მტაცებელი ავლენს ძლიერ ფუნქციონალურ რეაქციას ორივე მსხვერპლი სახეობის მიმართ. თუ მტაცებელი სახეობის სიმჭიდროვე იზრდება და მსხვერპლი სახეობის სიმჭიდროვე რჩება იგივე დაბალ დონეზე, სახეობა გათავისუფლებულია მტაცებლობის მოქმედებისგან, რადგან მტაცებელი გადაერთევა ამ სახეობიდან უფრო ჭარბ სახეობაზე. სახეობამ ასევე შეიძლება ნახოს მოგება იმაში, რომ მტაცებლები კმაყოფილდებიან მრავალრიცხოვანი სახეობების ჭამით. მტაცებლობის მოქმედებისგან გათავისუფლება, საშუალებას აძლევს მსხვერპლ სახეობას, გაიზარდოს მაშინ, როდესაც გაზრდილი მტაცებლობა ამცირებს ამ სახეობის სიმჭიდროვეს. გარკვეულ მომენტში სახეობის პოპულაცია სახეობაზე მცირე გახდება და მტაცებლობა კონცენტრირდება სახეობაზე, რითაც შეამსუბუქებს სახეობაზე მტაცებლობის ზენოლას.

კიდევ ერთი გზა, რომლითაც მოჩვენებითმა კონკურენციამ შეიძლება იჩინოს თავი არის ერთსა და იმავე ტროფიკულ დონეზე მყოფი პოპულაციების არაპირდაპირი ინტერაქციები (ნახ. 21-15დ). წარმოიდგინეთ სამი სახეობა, და C. და სახეობა კონკურირებს, ასე რომ, მათ უარყოფითი ეფექტი აქვთ ერთმანეთზე. სახეობები და C დადებითად ურთიერთმოქმედებენ ერთმანეთზე. ანუ მათი ასოციაცია მოგებაში აყენებს ორივე მათგანს, წარმოადგენს რა მუტუალისტურ ურთიერთობას (იხ. თავი 25). სახეობის უარყოფითი გავლენა სახეობაზე არაპირდაპირად უარყოფითად იმოქმედებს ჩ სახეობაზე, რადგან ის ანადგურებს სახეობას, რომლისგანაც C სახეობა მოგებას და სარგებელს ნახულობს.

საზიარო მტაცებლობის ფენომენი შეიძლება დიდი მნიშვნელობის იყოს დაავადებათა ეკოლოგიისთვის,

პარაზიტების ბიოლოგიური კონტროლისა და შენარჩუნებისთვის. პოლტმა და ლაუტონმა (1994) წარმოადგინეს რიგი მაგალითებისა, რომლებიც ახდენენ ამ მნიშვნელობის დემონსტრირებას. სხვადასხვა ველური სახეობები ხშირად ხდება საზიარო დაავადების ან პარაზიტების მსხვერპლი. თუ ერთი სახეობა შეძლებს, გაუძლოს დაავადების ან პარაზიტის ინფექციის მაღალ ტემპს, მან შეიძლება იმსახუროს როგორც ინფექციის რეზერვუარმა სხვა სახეობისთვის, რომელსაც დაბალი გამძლეობა აქვს დაავადების მიმართ. მაგალითად, თეთრკუდიანი ირემი შეიძლება გადაურჩეს მენინგეალური მატლით ინვაზიას, რომელიც კლავს კარიბუს, რითაც ხელს უშლის ველური ბუნების მენეჯერებს კარიბუს ისეთ რეგიონებში შეყვანაში, სადაც სახლობენ დაინფიცირებული თეთრკუდიანი ირემები (Bergerud and Mercer 1989, ix. Tavi 19). მტაცებლებმა და პარაზიტოიდებმა, რომლებიც შემოყვანილი არიან როგორც პარაზიტთა მკონტროლებელი ბუნებრივი აქტორები (იხ. თავი 23), შეიძლება შექმნან სერიოზული პრობლემები, თუ მათ შეუძლიათ, შეჭამონ ერთი ან მეტი ალტერნატიული მსხვერპლი. პარაზიტების დონის შესამცირებლად შემოყვანილი მტაცებელი ან პარაზიტოიდი შეიძლება უბრალოდ გადაერთოს ადგილობრივ ორგანიზმებზე, როდესაც პარაზიტთა პოპულაციები შემცირდებიან. ირონიულად, ხშირად მომგებიანია ბიოლოგიური საკონტროლო სახეობების შემოყვანა, რომლებსაც შეუძლიათ, ალტერნატიული მსხვერპლის გამოყენება. ამ შემთხვევაში, მისი მსხვილი პოპულაციები შეიძლება შენარჩუნდეს არეალში. პრობლემა თავს იჩენს, როდესაც ერთ-ერთ ალტერნატიულ მსხვერპლს საფრთხეშია ან არ შეუძლია, მოიძიოს თავშესაფარი შემოყვანილი მტაცებლისგან.

21.13 მატაპოპულაციებში სუსტ კონკურენტებს შუამკლავთ, თანაირსებონ შუადახვითი კლიმატის კონკურენტებთან

კონკურირებადი სახეობების სივრცობრივ დინამიკას შეუძლია, გავლენა მოახდინოს კონკურენციის საბოლოო შედეგზე. ჩვენ შეგვიძლია, გავანალიზოთ ეს შედეგი სახეობებს შორის ისეთი კონკურენციის წარმოდგენით, რომელიც თავს იჩენს მეტაპოპულაციაში, ანუ სახეობები, რომლებიც ბინადრობენ ხელსაყრელი საბინადრო პეტჩების არეალში, რომლებსაც გარს არაბელსაყრელი არეალი აკრავს. თქვენ გაიხსენეთ მე-17 თავში ჩვენი საუბრიდან, რომ მეტაპოპულაციის კონცეფციის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი თვისება არის ის, რომ ის წარმოადგენს სხვადასხვა სივრცობრივ მასშტაბებზე ეკოლოგიური ფენომენების განხილვის ჩარჩოს. პროცესს შეიძლება სხვადასხვა დინამიკა ჰქონდეს თითოეული პეტჩის ფარგლებში და პეტჩებს შორის. მეტაპოპულაციის თეორიის ეს თვისება გვანდის კიდევ ერთ საშუალებას, ვიფიქროთ

კონკურირებადი სახეობების თაარსებობის შესახებ. კონკურენტები შეიძლება თანარსებობდნენ ან არ თანარსებობდნენ ინდივიდუალურ პეტჩში, რაც ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ როგორც ადგილობრივი თანარსებობა. მათ შეუძლიათ, გამოდევნონ ერთმანეთი პეტჩებიდან კონკურენტული ინტერაქციების საშუალებით იმგვარად, რომ ისინი იშვიათად არსებობდნენ ერთსა და იმავე პეტჩში, მაგრამ თანარსებობდნენ ლანდშაფტურ დონეზე, რადგან ისინი იკავებენ სხვადასხვა პეტჩებს მეტაპოპულაციაში. ამგვარ, ლანდშაფტის დონეზე თანარსებობას შეუძლია საშუალება მისცეს დაქვემდებარებულ კონკურენტს შეძლოს თაარსებობა აღმატებულ კონკურენტთან გარკვეულ ვითარებებში, როგორც გვიჩვენებს მომდევნო მაგალითი.

ვთქვათ, ორი სახეობა A და B ბინადრობს მეტაპოპულაციაში (აღსანიშნავია, რომ ამ კონტექსტში ჩვენ შეიძლება გამოვიყენოთ სიტყვა „მეტაპოპულაცია“: იმის მიუხედავად, რომ ჩვენ ვსაუბრობთ ერთზე მეტ პოპულაციაზე). ახლა წარმოვიდგინოთ, რომ A სახეობა ზემდგომი კონკურენტია B სახეობასთან მიმართებაში ისე, რომ ყოველთვის, როდესაც ეს ორი ახდენს ერთი და იგივე პეტჩის კოლონიზებას, A სახეობა განდევნის B-ს პეტჩიდან კონკურენტული გამორიცხვის საშუალებით. ამგვარ შეზღუდვებში, და სახეობა ვერასდროს შეძლებს თანარსებობას ინდივიდუალური პეტჩის ფარგლებში. არსებობს კი პირობები, სადაც ისინი შეძლებენ თანარსებობას მთლიანად მეტაპოპულაციაში? ანუ, შეუძლიათ კი მათ არსებობა ლანდშაფტის დონეზე? განვითარებულ იქნა მთელი რიგი მოდელებისა, რომლებიც მიმართავენ ამ შეკითხვას. მოდით, შევხედოთ ერთ-ერთს, რაც წარმოადგენს ლევისის მეტაპოპულაციის მოდელის გავრცობას (იხ. თავი 17).

გაიხსენეთ მეტაპოპულაციათა დინამიკის ლევისის მარტივი მოდელი

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p) - ep,$$

რაც გვიჩვენებს ურთიერთობას ცვლილების ტემპ dp/dt -სა (დაკავებული p პეტჩების კოლონიზაციის m ტემპთან პროპორციაში) და გადაშენების ტემპს e -ს შორის. ამის გათვალისწინებით, წარმოვიდგინოთ მეტაპოპულაცია ორი კონკურენტით A-თი და B-თი, როგორც ზემოთ აღვწერეთ. ამ შემთხვევაში, პეტჩები შეიძლება იყოს დაუკავებელი, არ იქნას კოლონიზებული არც ერთი ამ სახეობისგან, ან შეიძლება იქნას კოლონიზირებული რომელიმე ერთი სახეობის მიერ. რადგანაც A სახეობა აღმატებული კონკურენტია B-სთან შედარებით და გამოდევნის მას ყველა პეტჩიდან, რომლის კოლონიზებასაც ახდენს, სისტემაში არ იარსებებს პეტჩი, რომელშიც ორივე სახეობა იქნება. მოდით x -ით აღვნიშნოთ მეტაპოპულაციაში დაუკავებელი პეტჩების რაოდენობა, y -ით ის რაოდენობა, რომელიც სახეობის მიერ არის დაკავებული და z -ით სახეობის მიერ დაკავებული პეტჩების რაოდენობა. რადგანაც

ეს არის პოპულაციათა განლაგების ერთადერთი შესაძლებლობა ამ მოდელში მოთავსებული მოსაზრებების გათვალისწინებით, $x + y + z = 1$. ორ სახეობას განსხვავებული კოლონიზაციისა და გადაშენების ტემპები აქვს, რომელთაც ჩვენ აღვნიშნავთ m_A -თი და m_B -თი (კოლონიზაციისათვის) და e_A -თი და e_B -თი (გადაშენებისთვის).

ნიმ და მეიმ (1992) შემოგვთავაზეს შემდეგი ფორმულაცია სამი პეტჩის პირობების პორციათა (დაუკავებელი, A-ს მიერ დაკავებული, B-ს მიერ დაკავებული) ცვლილების ტემპის თაობაზე:

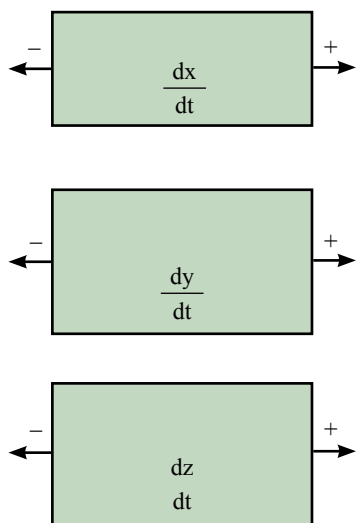
$$\frac{dx}{dt} = -m_A xy = e_A y - m_B xz = +e_B z$$

$$\frac{dx}{dt} = m_A y (x + z) - e_A y$$

$$\frac{dx}{dt} = m_B xz - e_B z - m_A zy$$

პირველი განტოლება წარმოადგენს დაუკავებელი პეტჩების პორციის ცვლილების ტემპს. ამგვარი პეტჩები თავს იჩენენ, რადგან ისინი არასდროსაა დასახლებული, ან რადგან აქ ადგილი ჰქონდა გადაშენებას. ორი დადებითი ელემენტი განტოლებაში ($e_A y$ და $e_B z$) წარმოადგენენ ორი სახეობის გადაშენებას პეტჩებიდან. რადგანაც ყოველი გადაშენება პეტჩს ცარიელს ტოვებს, რითაც ზრდის დაუკავებელი პეტჩების (z) პროპორციას, ელემენტები დადებითია. ისინი ემატება დაუკავებელი პეტჩების პროპორციას. განტოლების ორი უარყოფითი ელემენტი ($-m_A xy$ და $-m_B xz$) წარმოადგენენ ცარიელი პეტჩების კოლონიზაციას ორი სახეობის მიერ. რადგანაც კოლონიზაცია აქრობს დაუკავებელ პეტჩებს, რითაც ამცირებს z -ს, ელემენტები უარყოფითია. მეორე განტოლება გვაძლევს ცვლილების ტემპს dy/dt A სახეობის მიერ დაკავებულ პეტჩებში. ეს განტოლება მოიცავს მოსაზრებას, რომ A სახეობა აღმატებული კონკურენტია B-ზე განტოლების პირველ ნაწილში $m_A y(x + z)$, რომელიც აღნიშნავს, რომ A-ს შეუძლია ცარიელი ან B-ს მიერ დაკავებული პეტჩების კოლონიზება. მესამე განტოლება გვაძლევს დაქვემდებარებული კოლონიზატორის B სახეობის დინამიკას. B სახეობას შეუძლია, მხოლოდ ცარიელი პეტჩების კოლონიზაცია, რაც აღნიშნულია $m_B zy$ -ის მეშვეობით. B სახეობის მიერ დაკავებული პეტჩები შეიძლება გადაშენდნენ ($-e_B z$), ან B სახეობა შეიძლება გამოდევნილ იქნას პეტჩიდან A სახეობის მიერ ($-m_A zy$). ამ ურთიერთობის სქემატური გამოსახულება ნაჩვენებია ნახ. 21-16-ში.

მოდით, დავუბრუნდეთ ჩვენს თავდაპირველ კითხვას იმის შესახებ, შეუძლია თუ არა ორ კონკურირებად სახეობას, ერთს აღმატებულს და მეორეს დაქვემდებარებულს, თანარსებობა ზემოთ აღწერილ სისტემაში. თანარსებობა ამ შემთხვევაში ნიშნავს, რომ მეტაპოპულაციაში არსებული რამდენიმე პეტჩი უკავიათ A სახეობის ინდივიდებს და სხვები კი B სახეობის



ნახ. 21-16 იმ მოვლელის

რეზიუმე, რომლებსაც შეუძლიათ, შეცვალონ ორი კონკურენტული სახეობის მიერ დაკავებული პეტჩების პროპორცია და ცარიელი პეტჩების პროპორცია მეტაპოპულაციაში. *A* სახეობა აღმატებული კონკურენტია *B* სახეობაზე, ანუ როდესაც *A* სახეობა ახდენს *B* სახეობის მიერ ათვისებული პეტჩის კოლონიზირებას, *B* სახეობა კონკურენტულად გამოიძევება პეტჩიდან.

ინდივიდებს. ანუ ჩვენ გვსურს ვიცოდეთ, შეუძლია თუ არა ორ სახეობას თანაარსებობა ლანდშაფტის დონეზე. თქვენ შეამჩნევდით, რომ ამ საკითხს ნაკლები საერთო აქვს დაუკავებელი პეტჩების რიცხვთან. ჩვენ გვაინტერესებს მხოლოდ ის, არსებობს თუ არა *A* სახეობის მიერ დაკავებული პეტჩები და სხვა პეტჩები, რომლებსაც *B* სახეობა იკავებს. მართლაც, რადგან $x + y + z = 1$, ჩვენ გვჭირდება მხოლოდ ზემოთ მოცემული სისტემის ნებისმიერი ორი განტოლების გათვალისწინება. თქვენ უკვე იცით, რომ ამგვარ კითხვასთან მიდგომის ერთი გზა არის იმის გათვალისწინება, თუ რა ხდება წონასწორობის დროს. ანუ როდესაც $dx/dt = 0$, $dy/dt = 0$ და $dz/dt = 0$. ამგვარმა ანალიზმა, რომელიც ჩვენ გამოვიყენებთ აქ გვიჩვენა, რომ დაქვემდებარებულ კონკურენტს შეუძლია, თანაარსებობა მეტაპოპულაციაში აღმატებულ კონკურენტთან თუ $m_B/e_B > m_A/e_A$ (Nee and May 1992, Nee et al. 1997). ანუ თუ დაქვემდებარებული კონკურენტის მიერ პეტჩის კოლონიზაციის გადაშენებასთან შედარება აღმატებულ კონკურენტის ანალოგიურ შეფარდე-

ბას, ამ ორ კონკურენტს შეუძლიათ თანაარსებობა. კიდევ ერთხელ, თანაარსებობა აქ განიხილება ლანდშაფტის დონეზე. ორი სახეობა არ მოიპოვება ერთად ერთ პეტჩში, რადგან *A* სახეობა ყოველთვის გამოიძევებს *B* სახეობას ადგილობრივად. აღსანიშნავია, რომ დაქვემდებარებულ კონკურენტს არ აქვს აღმატებულ კონკურენტზე მაღალი კოლონიზაციის ტემპი, რაც შესაძლებელს გახდიდა მათ თანაარსებობას.

ამ თავში მოცემული მოდელები გვანვდიან თეორიულ ჩარჩოს, რომლის ფარგლებშიც შესაძლებელია ბუნებრივი სისტემების შესწავლა. თუმცა, არც ერთი ბუნებრივი სისტემა არ არის ისეთი მარტივი, როგორიც ეს მოდელები ან ლაბორატორიაში შედგენილი ორსახეობიანი მიკროკოსმებია. ბუნებრივი გარემო პეტეროგენულია სივრცეში და ცვლადები დროთა განმავლობაში. კონკურენცია სცილდება სახეობათა წყვილებს და მომხმარებლებიც ასევე მოიხმარებიან. მომდევნო თავში ჩვენ მოგაწვდით ბუნებაში კონკურენციის მაგალითებს.

დასკვნა

1. კონკურენცია არის რესურსის გამოყენება ან მოხმარება ერთზე მეტი ინდივიდუალური მომხმარებლის მიერ. როდესაც ინდივიდები ერთ სახეობას ეკუთვნიან მათ ინტერაქციას ეწოდება შიდასახეობრივი ბრძოლა. როდესაც ისინი სხვადასხვა სახეობას ეკუთვნიან, ამას სახეობათაშორისი ბრძოლა ეწოდება. ჩარევითი კონკურენცია თავს იჩენს, როდესაც ინდივიდი აქტიურად ერევა სხვა ინდივიდის რესურსების მოხმარებაში. როდესაც ინდივიდები იყენებენ საერთო რესურსებს, მაგრამ დღისა და სეზონის სხვადასხვა დროს, ადგილი აქვს ექსპლუატაციურ კონკურენციას.

2. კონკურენცია აღიარებულ იქნა ფუნდამენტურ ეკოლოგიურ პროცესად დარვინის მიერ, რომელმაც დააფუძნა თავისი ევოლუციის თეორია ბუნებრივის გადარჩევის გზით შიდასახეობრივ ბრძოლაზე სხვადასხვა გენტიპების მქონე ინდივიდებს შორის. კონკურენციის თანამედროვე კვლევები მომდინარეობს გვოლტერასა და ჯ.ლოტკას თეორიული კვლევიდან 1920-იანი და ადრეული 30-იანი წლების განმავლობაში. მომდევნო დეკადების განმავლობაში, სახეობათაშორისი ბრძოლა ლაბორატორიული გამოკვლევების ფეშენებელურ საგნად იქცა, თუმცა

1940-1950-იან წლებამდე დევიდ ლეკმა, გ.ე. ჰათჩინ-სონმა და სხვებმა არ აღიარეს სახეობათაშორისი ბრძოლის პოტენციური როლი ბიოლოგიური თანა-საზოგადოებების სტრუქტურის რეგულირებაში.

3. ა.გ.ტენსლი პირველი იყო, ვინც ექსპერიმენტი ჩაატარა სახეობებს შორის კონკურენციის არსებობის განსაზღვრად. გ.ფ.გაუსმა მოახდინა კონკურენცი-ის დემონსტრირება ლაბორატორულ ექსპერიმენტებ-ში უმარტივესებზე. თომას პარკის ექსპერიმენტებმა ფქვილის ხოჭოებზე (თრიბოლიუმ) გვიჩვენეს, რომ კონკურენციის საბოლოო შედეგი დამოკიდებული იყო გარემო პირობებზე მოცემული სახეობის ნებისმიერი წყვილისთვის.

4. კონკურენციული გამორიცხვის პრინციპი გულისხ-მობს, რომ ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა უსასრულოდ ერთ შემზღუდველ რესურსზე.

5. შიდასახეობრივი ბრძოლა მჭიდროდაა დაკავ-შირებული პოპულაციის რეგულაციასთან. როდესაც პოპულაცია უახლოვდება გადატანით შესაძლებლო-ბას, კონკურენტული ინტერაქციები პოპულაციის წევრებს შორის უფრო ინტენსიური ხდება, რაც იწვევს უფრო მეტ სიკვდილიანობას და პოპულაციის ზრდის ტემპების შენელებას.

6. ვოლტერასა და ლოტკას მათემატიკური მოდელები კონკურენციის შესახებ დაფუძნებულია პოპულაციის ზრდის ლოგისტიკურ განტოლებაზე, რომელშიც ელემენტი / წარმოადგენს შედასახეობრივი ბრძოლის ინტენსივობას. კონკურენცია i და j სახეობებს შორის ჩართულია განტოლებაში i სახეობის პოპულაციის ზრდის ტემპისათვის (dN_i/dt) ანალოგიური ელემენტით $a_{ij}N_j/K_i$. ელემენტი a_{ij} -ს ეწოდება კონკურენციის კოე-ფიციენტი და ის გამოხატავს j სახეობის ინდივიდის ეფექტებს i პოპულაციის ზრდის ტემპებზე. i პოპულა-ციის დინამიკა ამრიგად აღიწერება შემდეგი სახით: $dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i)$.

7. i და j სახეობების საერთო წონასწორობა ($dN_i/dt = 0$, $dN_j/dt = 0$) აღწერილია განტოლებით $N_i = (K_i - a_{ij} K_j) / (1 - a_{ji} a_{ij})$ და ანალოგიური განტოლებით j სახეობისთვის. ყველაზე ზოგადი ტერმინებით, თანაარსებობა ($N_i > 0$, $N_j > 0$) მოითხოვს, რომ $a_{ij} a_{ji} < 1$.

8. ლოგისტიკური განტოლების მათემატიკური აღ-წერა შეიძლება გადატანილ იქნას გრაფიკზე, რომლის ღერძები i და j პოპულაციის ზომები (ანუ N_i და N_j). ამ სიდიდეთა ყოველი კომბინაცია აღწერს წერტილებს, რომლებზეც dN_i/dt და dN_j/dt დადებითია, ნულის ტო-

ლია ან უარყოფითია. წონასწორობის იზოკლინების შედარებითი პოზიცია (ხაზები, რომლებიც აღწერენ N_i -სა და N_j -ს კომბინაციებს რომელთათვისაც dN_i/dt ან $dN_j/dt = 0$) განსაზღვრავს შეძლებს ორი კონკურენტი თანაარსებობას თუ არა.

9. კონკურენციის კოეფიციენტი აიჯ შეიძლება გან-ისაზღვროს კონკურირებადი პოპულაციების დინ-ამიკიდან ან თუ ორი სახეობა თანაარსებობს, მათი პოპულაციების წონასწოებრივი ზომებიდან ერთი მეორის არსებობის ან არ არსებობის პირობებში. ეს გამოთვლები დამოკიდებულია ლოგისტიკური კონკურენციის სწორხაზოვნების მოსაზრებაზე.

10. კონკურენცია სახეობებს შორის შეიძლება გაგე-ბულ იქნას რესურსთა დინამიკის ანალიზის საფუძ-ველზე. კონკურენციის საბოლოო შედეგი დამოკიდებ-ულია თითოეული სახეობის ნულოვანი, სუფთა ზრდის იზოკლინების შედარებით პოზიციაზე, რესურსთა მოხმარების ვექტორებსა და თითოეული რესურსის შედარებით მიწოდებაზე მოხმარების არარსებობის პირობებში (რესურსთა მიწოდების წერტილი).

11. კონკურენციის ლოგისტიკური მოდელები არ გვანდის ადეკვატურ ახსნას ზოგიერთი თანასაზოგა-დობისა, სადაც მრავალი სახეობა თანაარსებობს. კონკურენციული გამორიცხვა შეიძლება არ მოხდეს ამგვარ თანასაზოგადოებაში, რადგან ბუნებრივი გამლიზიანებლები ინარჩუნებენ ყველა პოპულა-ციას გადატანითი შესაძლებლობის ქვემოთ, სადაც კონკურენციული ეფექტები არ მოქმედებს.

12. მტაცებლობამ შეიძლება გავლენა მოახდინოს მსხ-ვერპლი სახეობების კონკურენტული ინტერაქციების საბოლოო შედეგზე. ლოტკა-ვოლტერას მოდელები შეიძლება მოდიფიცირებულ იქნას ამის საჩვენელ-ბლად: $dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i) - m_i N_i$.

13. ორ სახეობას შეიძლება უარყოფითი გავლენა ჰქონდეს ერთმანეთზე მაშინაც კი, თუ ისინი არ კონკურირებენ მტაცებელთან მათი ინტერაქციის გამო, ამ ფენომენს მოჩვენებითი კონკურენცია ეწო-დება. მოჩვენებითი კონკურენცია შეიძლება ასევე გამოწვეულ იქნას ერთ ტროფიკულ დონეზე მყოფი პოპულაციების ინტერაქციითაც.

14. დაქვემდებარებული კონკურენტი შეიძლება თანაარსებობდეს აღმატებულ კონკურენტთან მეტა-პოპულაციაში მანამდე, სანამ მისი კოლონიზაციის ტემპის შეფარდება გადაშენების ტემპთან აღმატება იგივე შეფარდებას აღმატებული კონკურენტისთვის.

სავარჯიშოები

1. დანერეთ მოკლე ისტორიული შედარება ეკო-სისტემათა ეკოლოგიის უმსხვილესი იდეების შესახებ, როგორიც მოცემული იყო მეცხრე თავში და განავითარეთ იდეები ისეთი კონკურენციის თაობაზე, როგორიც მოცემულია ამ თავის 21.1 ნაწილში.

2. შემოგვთავაზეთ შესაფერისი ნულოვანი ან ალტერ-ნატიული ჰიპოთეზები ტენსლის ექსპერიმენტისთვის ენდრონიკაზე და გაუსის ექსპერიმენტისთვის არამეციუმ-ზე (მინიშნება: იხ. თავი 2 ამ ჰიპოთეზების განხილვისთვის).

3. როდესაც სახეობები თანაარსებობენ ბუნებაში, ხშირად აღმოჩნდება, რომ ისინი გარკვეულწილად განსხვავდებიან ერთმანეთისგან რესურსების მოხმარებით, რითიც თავიდან იცილებენ კონკურენტულ გამორიცხვას. ვთქვათ არსებობს მონადირე ობობების ორი სახეობა, რომლებიც ბინადრობენ ტყის ნაყარში თქვენი სახლის მახლობლად. სახეობები არ განსხვავდებიან ზომით და აქტიურდებიან დღის ერთსა და იმავე დროს და იგივე ტიპის მსხვერპლს იჭერენ. ახსენით, რა სახის დაკვირვებებსა და ექსპერიმენტებს ჩაატარებდით იმის განსასაზღვრად, თუ როგორ შეიძლება განსხვავდებოდნენ ეს ორი, მსგავსი ეკოლოგიის მქონე სახეობები.

4. მესამე სავარჯიშოში ნახსენები ობობების თქვენი ფრთხილი კვლევისას თქვენი კურატორი გეკითხებათ, როგორ ახსნით ორი სახეობის თანაარსებობას, თუ თქვენ არ შეგიძლიათ, განსაზღვროთ მნიშვნელოვანი განსხვავება მათ მიერ რესურსების მოხმარებაში. რას უპასუხებდით?

5. კონკურენციის ლოგისტიკური მოდელების განვითარებისას 21.5 ნაწილში შეიქმნა სახეობრივი და სახე-

ობათაშორისი ბრძოლა მიჩნეულ იქნა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად. არის თუ არა ეს ბიოლოგიურად საფუძვლიანი მოსაზრება?

6. კონკრეტული სახეობის პოპულაცია შეიცავს $N_i = 1000$ ინდივიდს. პოპულაციას შემდეგი მახასიათებლები აქვს: $K_i = 1800$, $r_i = 1.2$. არეალში კონკურირებადი j სახეობის 3000 ინდივიდია და მეორე სახეობის კონკურენციის კოეფიციენტი პირველის წინააღმდეგ არის $a_{ji} = 0.2$. რა არის i პოპულაციის ზრდის ტემპი კონკურენციის ლოგისტიკური მოდელის მოსაზრებების გათვალისწინებით?

7. წარმოიდგინეთ ორი პოპულაცია i და j , რომელთაგან ორივეს გადატანითი შესაძლებლობა უტოლდება 150-ს, რომლებიც ერთმანეთთან კონკურენციაში არიან. i პოპულაციას ზრდის უფრო მაღალი ტემპი აქვს $r_i = 2.0$ და j პოპულაციას უფრო დაბალი $r_j = 0.5$. i პოპულაციის კონკურენციული ეფექტი j სახეობაზე არის $a_{ji} = 0.8$, მაშინ როდესაც j სახეობისა i სახეობაზე არის $a_{ij} = 0.2$. გამოსახეთ ალგებრულად თუ როგორ შეუძლია აშლილობის ხასიათს, რომელიც ინარჩუნებს i პოპულაციას დაბალ დონეზე, შეუშალოს მას ხელი j სახეობის კონკურენციული გამორიცხვისგან. (მინიშნება: გვიჩვენეთ თუ როგორ იცვლება dN_i/dt i პოპულაციის ძალიან მაღალი დონეებიდან ძალიან დაბალ დონეებამდე.)

8. ნახ. 21-14-ისა და (21-9) განტოლების გამოყენებით შეადგინეთ ალგებრული გამოსახულება, რომელიც გვიჩვენებს მი სიდიდეს (მტაცებლობის ზენოლა), რომელზეც i პოპულაცია ქრება. (მინიშნება: დაიწყეთ m_i/r_i სიდიდის განსაზღვრით, როდესაც $N_i = 0$.)

თავი 22



კონკურენცია ბუნებაში

გზამკვლევი კითხვები

- რატომ არის კონკურენცია ძნელი დასაკვირვებელი ბუნებაში?
- რა არის კონკურენციის გარკვეული მექანიზმები?
- რა არის ალელობათია და რატომ არის ის მნიშვნელოვანი სოფლის მეურნეობისთვის?
- რისი თქმა შეუძლიათ სახეობათა შორის კონკურენციული ინტერაქციების შესახებ ეგზოტიკური სახეობების შემოყვანას პარაზიტების კონტროლის მიზნით?
- რა არის ასიმეტრიული კონკურენცია?
- როგორ განასხვავებენ მკვლევარები ერთმანეთისგან სახეობათაშორის და შიდასახეობრივი ბრძოლის შედეგს?
- რა მექანიზმებით კონკურირებენ მცენარეები და ცხოველები არეალისთვის?
- როგორ მოქმედებს მტაცებლობის წმედება მსხვერპლს შორის კონკურენციაზე?

მოდელბმა, რომლებიც ჩვენ წარმოგვიდგინებენ ნინა თავში, გვიჩვენებს პოპულაციის სიმჭიდროვის (N) და კონკურენციის ინტენსივობის (a_{ij}) ის პირობები, სადაც კონკურირებად პოპულაციებს შეუძლიათ თანაარსებობა და სადაც ერთი პოპულაცია გამოდევნის მეორეს კონკურენციით. ჩვენ ვნახეთ ასევე, თუ როგორ მოქმედებს მტაცებლობა კონკურენციის საბოლოო შედეგზე და როგორ თანაარსებობენ კონკურირებადი სახეობები მეტაპოპულაციაში. რადგანაც კონკურენციის მოდელები წინასწარმეტყველებენ, თუ კონკურირებადი პოპულაციების რომელი ჯგუფი გადარჩება და რომელი გაქრება. ამით დიდად არიან დაინტერესებული ეკოლოგები, რომლებსაც სურთ გაიგონ ის მექანიზმები, რომლებითაც ყალიბდება და წარჩუნდება ეკოლოგიური თანააზოგადობა და ის პროცესები, რომელიც დასაბამს აძლევს ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებას ზოგადად. ჩვენი დაინტერესება ამგვარი მოდელებით ძლიერდება იმ შედეგებით, რომლებიც ჩვენ გაუსის (იხ. ნაწილი 21.2) მარტივი ლაბორატორიული ექსპერიმენტებით მივიღეთ. მათში კონკურენტული ინტერაქციების საბოლოო შედეგი ცხადად არის ნაჩვენები და არაორაზროვანია. საუბედუროდ, მათემატიკური მოდელების შედარებითი სი-

მარტივე ამახინჯებს ბუნებაში კონკურენციის კომპლექსურობას, უტოვებს რა ეკოლოგებს ამოცანას, შეამოწმონ მოდელების საშუალებით გაკეთებული დასკვნები კომპლექსური ექსპერიმენტებით. ბუნებაში კონკურენციის მნიშვნელობისა და მექანიზმების შესახებ არსებული კითხვები ინტენსიურად განიხილებიან ეკოლოგების მიერ. კერძოდ, კონკურენციის, როგორც თანასაზოგადოების სტრუქტურაზე მოქმედი ფაქტორის როლი შუა 1980-იანი წლებიდან ინტენსიური დებატების მთავარ საკითხს წარმოადგენს (იხ. ნაწილი 6).

კონკურენციის მახასიათებლები და შედეგი ბუნდოვანია გარკვეული მიზეზების გამო. პირველი, ჩვენ უკვე ვნახეთ, როგორ ხდებიან მტაცებლისა და მისი მსხვერპლის ინტერაქციები მოჩვენებითი იმ ფაქტს, რომ მსხვერპლიც კონკურირებს, როდესაც პირდაპირი გაგებით ეს ასე არ არის (მოჩვენებითი კონკურენცია, იხ. ნაწილი 21.12). მეორე, ხშირად ძნელი გასაზომია შიდასახეობრივი ბრძოლისა და სახეობათაშორისი ბრძოლის შედარებითი ძალები ბუნებაში. ამ ორი პროცესის ძალათა ცოდნა მნიშვნელოვანია სწორედ იმიტომ, რომ ისინი წარმოადგენენ ორ სხვადასხვა პროცესს. შიდასახეობრივი ბრძოლა ფენომენია პოპულაციის დონეზე, რომელიც ასახავს პოპულაციის ზრდის სიმ-

ჭიდროვებზე დამოკიდებულ თვისებებს. სახეობათა-შორისი ბრძოლა არის პროცესი, რომელიც მოიცავს სხვადასხვა სახეობის ინტერაქციებს და ბოლოს ხანდახან კონკურენციის სპეციფიკური მექანიზმები ძალიან ძნელი დასადგენია. ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, რომ კონკურენტული ინტერაქციები შეიძლება მოიცავდნენ ინდივიდებს შორის რესურსებისთვის პირდაპირ კონკურენციას (ჩარევითი კონკურენცია) ან არაპირდაპირ ინტერაქციებს, რომლებშიც კონკურირებადი სახეობის ინდივიდები კრიტიკულ რესურსებს სხვადასხვა დროს იყენებენ, რითაც ამცირებენ რესურსების ხელმისაწვდომობას კონკურირებადი სახეობების წევრებისთვის ერთმანეთთან პირისპირ შეხვედრის გარეშე (ექსპლუატაციური კონკურენცია). კონკურენციის მექანიზმები შეიძლება ჩამოყალიბებულ იქნან კონკურირებადი სახეობების სპეციალური ქცევის ან მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური თვისებების საშუალებით იმგვარად, რომ ჩარევის ან ექსპლუატაციის ბუნება ძნელი განსასაზღვრია.

ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ კონკურენციის მაგალითებს ბუნებაში. ჩვენი საუბარი გიჩვენებთ, თუ როგორ იყენებენ ეკოლოგები ექსპერიმენტებს ბუნებისა და ბუნებაში კონკურენციის მნიშვნელობის შესასწავლად. ჩვენ ვნახავთ, რომ კონკურენტული ინტერაქციების შედეგები კომპლექსურია.

22.1 როგორ იჩენს თავს კონკურენცია?

ჩვენ განვასხვავებთ ექსპლუატაციური კონკურენცია, სადაც ინდივიდები რესურსების გამოყენებით ერთმევენ სხვებს ამ რესურსების გამოყენების საშუალებას, ჩარევის კონკურენციისგან, სადაც ინდივიდები არაპირდაპირ ზღუდავენ რესურსებთან მისასვლელს

ან მათ გამოყენებას სხვა ინდივიდების მიერ, ხშირად ფიზიკური (ბრძოლა მაგალითად) ან ქიმიური საშუალებებით (ტოქსინები). Soenerma (1983) მოახდინა კონკურენციის კიდევ უფრო მეტი დაყოფა ექვს კატეგორიად, მისი მექანიზმების მიხედვით:

1. მოხმარებითი კონკურენცია, დამყარებული რომელიც განახლებადი რესურსის მოხმარებაზე.

2. დასწრებითი კონკურენცია ემყარება თავისუფალი სივრცის დაკავებას.

3. ჰიპერტროფული კონკურენცია, რომელიც თავს იჩენს როდესაც ერთი ინდივიდი სწრაფად იზრდება და გადაფარავს მეორეს, რითაც ართმევს მას სინათლეს, საკვები ნივთიერებებით სავსე წყალს ან სხვა რომელიმე რესურსს.

4. ქიმიური კონკურენცია, ისეთი ტოქსინის წარმოებით, რომელიც მოქმედებს გარკვეულ მანძილზე გარემოში გაფანტვის შემდეგ.

5. ტერიტორიული კონკურენცია, სივრცის დაცვა.

6. შეხვედრის კონკურენცია, რომელიც მოიცავს ხანმოკლე ინტერაქციებს რესურსისთვის, რამაც შეიძლება გამოიწვიოს ფიზიკური ზიანი, დროისა და ენერგიის კარგვა ან საკვების მოპარვა.

კონკურენციის ეს მექანიზმები განისაზღვრება ორგანიზმების შესაძლებლობებისა და იმ საბინადროს მეშვეობით, სადაც ისინი თავს იჩენენ. ამრიგად, მათი განაწილება ორგანიზმებსა და საბინადროს შორის ჰეტეროგენულია (ცხრილი 22-1). დასწრებითი და ჰიპერტროფული კონკურენცია თავს იჩენს ერთ ადგილზე მიმაგრებული არეალის მოხმარებლებს შორის.

ცხრილი 21-2 სახეობათაშორისი კონკურენციის შემოთავაზებული მექანიზმების შესწავლა ექსპერიმენტულ სავსელ კვლევებში

ჯგუფი	მექანიზმი						
	მოხმარების	დასწრების	ჰიპერტროფ.	ქიმიური	ტერიტორიული	შეხვედრის	უცნობი
მტკნარი წყლის							
მცენარე	0	0	1	1	0	0	0
ცხოველი	13	1	0	1	1	5	2
საზღვაო							
მცენარე	0	6	4	1	0	0	0
ცხოველი	9	10	6	0	7	6	0
ხმელეთის							
მცენარე	28	3	11	7	0	1	9
ცხოველი	21	1	0	1	11	15	6
ჯამში	71	21	22	11	19	27	17

(Data from Schoener 1983.)

რის, უპირველესად, ეს ხმელეთის მცენარეებია, საზღვაო მაკროფიტები და ცხოველები, რომლებიც მყარ სუბსტრატზე სახლობენ. ტერიტორიული და შეხვედრის კონკურენცია თავს იჩენს აქტიურად გადაადგილებად ცხოველებს შორის; ქიმიური კონკურენცია – ხმელეთის მცენარეებს შორის (ტოქსინთა უმრავლესობა წყალში ზედმეტად ადვილად იხსნება, მაგალითად იხ. Jackson and Buss 1975). შოენერის გამოთვლით, მოხმარებითი კონკურენცია ყველაზე ხშირი და ფართოდ გავრცელებულია, განსაკუთრებით ხმელეთზე. დასწრებითი და ჰიპერტროფული კონკურენცია დომინირებს ზღვის საბინადრო გარემოში, მაგრამ ეს ნაწილობრივ შეიძლება იყოს იმის გამო, რომ კვლევათა უმეტესობა მოიცავს მიმაგრებულ, ე.წ. „მჯდომარე“ ორგანიზმებს, რომლებიც მყარ სუბსტრატზე სახლობენ.

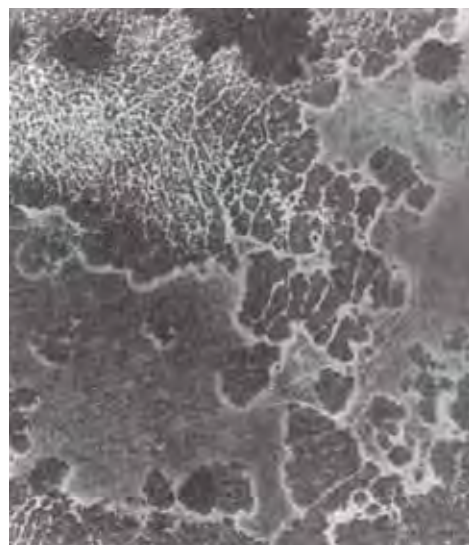
შოენერის კატეგორიებიდან ერთ-ერთმა ქიმიურმა კონკურენციამ, სხვაგვარად ალელოპათიამ, მნიშვნელოვანი ყურადღება მიიპყრო (Whittaker and Feeny 1971, Harborne 1982, Rice 1984, Putnam and Tang 1986, Gopal and Goel 1993, Seigler 1996). ზიანის მიყენება (-პათია) სხვა ინდივიდისთვის (ალელო-) ქიმიკატების საშუალებით ყველაზე ხშირად შეინიშნება ხმელეთის მცენარეებში. ამგვარ ინტერაქციებს შეიძლება ასევე ადგილი ჰქოდეს წყლის სისტემებში (Gopal and Goel 1993). როგორც წესი, ჩვენ წარმოდგენილი გვაქვს, რომ

მცენარეები გამოყოფენ შხამს სხვა მცენარეების ზრდის შესაფერხებლად. თუმცა ალელოპათია შეიძლება გაცილებით უფრო კომპლექსური იყოს. მაგალითად, ზოგიერთი პარაზიტი გამოდევნის სხვა, პოტენციურად კონკურირებად პარაზიტებს მტარებლიდან მათ წინააღმდეგ მტარებლის იმუნური სისტემის სტიმულირების საშუალებით (Schad 1966, Cohen 1973). მიჩნეულ იქნა, რომ ავსტრალიური ევკალიპტის ხის ფოთლებში არსებული ჭარბი ეთერზეთები ხელს უწყობენ ხშირ ხანძრებს ფოთლოვან ნაყარში, კლავენ რა კონკურენტების თესლს (Mutch 1970), თუმცა უფრო ხშირად, ტოქსიკური ნივთიერების პირდაპირი ეფექტი იწვევს ზიანს. ადრეულ კვლევაში ა.ბ. მესიმ (1925) გვიჩვენა, რომ ნიადაგში კაკლის ხის მიერ გამოყოფილი ტოქსიკური ნივთიერებები ზღუდავენ სხვა სახეობების მცენარეების ნერგების ზრდას.

სამხრეთ კალიფორნიის ბუჩქოვან საბინადრო გარემოში *Salvia*-ს გვარის სალბის რამდენიმე სახეობა, როგორც ჩანს, იყენებს ქიმიკატებს სხვა მცენარეულობის ზრდის შესაფერხებლად (Muller 1966, 1970, Muller et al. 1968). *Salvia*-ს დაჯგუფებებს, როგორც წესი, გარს აკრავს შიშველი ნიადაგის არეალი, რაც აცალკევებს სალბს გარშემო ბალახიანი ადგილებისგან (ნახ. 21-1). ხანგრძლივი პერიოდების განმავლობაში დაკვირვებისას, შალვია შეიძლება გავრცელდეს ბალახიანი არეალებში. მაგრამ რადგან სალბის ფესვები ვრცელდება მხოლოდ შიშველი უბნის კიდეზე,



(ა)



(ბ)

ნახ. 21-1 (ა) შიშველი პეტჩი სალბის ბუჩქების კიდეებთან მოიცავს 2 მეტრის სიგანის ზოლს მცენარეების გარეშე (A-B) და კიდევე უფრო ფართო არეალს მეჩხერი ბალახეულობით (B-C), რომელსაც აკლია ველური შვრია და (რომუს). ეს მცენარეები მოიპოვებია სხვა სახეობებთან ერთად (C)-ს მარჯვნივ ხეულუხლებელ ბალახეულში. (ბ) საპაერო ხედი გვიჩვენებს სალბს და კალიფორნიურ აბზინდას, რომლებიც შეიჭრა ერთნაირი მცენარეებიან მიწებში სანტა ინესის ველში, კალიფორნია. (ქ.პ.მიულერის ნაბოძები, from Muller 1966.)

რომელიც მცენარის გარშემოა და არ სცილდება მას, ნაკლებ სავარაუდოა, რომ ტოქსინი გამოყოფილ იქნას ნიადაგში პირდაპირ ფესვებიდან. *Salvia*-ს ფოთლები წარმოქმნიან აქროლად ტერპენებს (ორგანული ნაერთების კლასი, რომელიც შეიცავს ქაფურს და აძლევს საღებო შეკმაზულ საკვებს თავისი გამორჩეული გემოს ნაწილს), რაც როგორც ჩანს, გავლენას ახდენს ახლომდებარე მცენარეებზე პირდაპირ ატმოსფეროს საშუალებით (Muller 1966, Muller et al. 1964).

ბართოლომეომ (1970) შემოგვთავაზა, რომ შიშველი ზონა *Salvia*-ს გარშემო შეიძლება გამონეწული ყოფილიყო ბალახისმძოველობით, თესლისმჭამელი ფრინველების ან ძუძუმწოვრების გავლენით და რომ მცენარეთა ტოქსინები, მათი ეფექტურობის მიუხედავად, არ იყო საკმარისი ამ ფენომენის ახსნისთვის. ამ ჰიპოთეზის გამოსაცდელად, მან მოათავსა გალიები შიშველ ზონაში, რათა შეეკავებინა მცირე ზომის ფრინველები და ძუძუმწოვრები, მსგავსი სახით კონსტრუირებული იქნა საკონტროლო პუნქტებიც, მაგრამ აქ გალიების ერთი მხარე ღიად იყო დატოვებული. ერთი წლის შემდეგ, დახურული გალიები შეიცავდნენ 20-ჯერ მეტ მცენარეულ ბიომასას, ვიდრე საკონტროლო და რაც დაახლოებით იგივე რაოდენობას შეადგენს, რაც მოიპოვება შიშველი არეალის მიღმა ბალახიან არეალში. ამ შედეგების ჯონ ჰარპერისეული (1977, 378) ინტერპრეტაცია შემდეგნაირი იყო „ტოქსიკური ჰიპოთეზა უსარგებლოა ვეგეტაციის ამგვარი ბუნების ახსნისთვის.“ ჯ.ბ. ჰარპორნმა (1982, 215) განსხვავებული დასკვნა გამოიტანა იგივე მონაცემების მიხედვით: „ცხოველების შესაძლო როლი, განსაკუთრებით ფრინველებისა და მღრღნელების, შიშველი ზონების წარმოებაში ექსპერიმენტულად იქნა გამოკვლეული მიულერისა (1970) და ბართოლემოს (1970) მიერ, მაგრამ არ იქნა მიღებული არანაირი სარწმუნო შედეგი, რომელიც კაუზალურ როლს შეასრულებდნენ, მთელ რიგ ექსპერიმენტებში.“ ორივე მოსაზრება სწორია იმაში, რომ იმის მიუხედავად, რომ როგორც ტოქსინები, ისე ბალახისმჭამელები შესაძლებელია გავლენას ახდენენ ბალახზე, შიშველი ზონების ფორმაციაში ერთის ან მეორის (ან ორივეს!) როლის საჩვენებელი გამდამწყვეტი ექსპერიმენტები ჯერ არ ჩატარებულა.

ალელოპათია განსაკუთრებით აინტერესებთ სოფლის მეურნეობის შემსწავლელ ეკოლოგებს. მარცვლელური მცენარეების ალელოპათური ეფექტი სარეველების წინააღმდეგ (ე.წ. ჰეტეროტოქსიკურობა) შეიძლება დიდი სარგებლის მომტანი იყოს. თუმცა ალელოპათია შეიძლება მოქმედებდეს მარცვლელის წინააღმდეგაც სულ მცირე ორი სახით. პირველი, როდესაც მარცვლელური ერთსა და იმავე ველზე ითესება წლიდან წლამდე, ნიადაგში მეორადი ნაერთების დაგროვებამ შეიძლება გამოიწვიოს უარყოფითი ალელოპათური ეფექტი (აუტოტოქსიკურობა). როდესაც ჩვეულებრივი იონჯა (ედიცაგო სატივა) მომდევნო წელს ჩანაცვლებულია იონჯას მეორე ნათესით,

მეორე მოსავალი, როგორც წესი, უფრო ღარიბია, ვიდრე პირველი აუტოტოქსიკურობის გამო (Miller 1996). მრავალი სხვა ფურაჟული კულტურა ავლენს იგივე ბუნებას. კიდევ ერთი ხშირი პრობლემა ალელოპათიისა სოფლის მეურნეობაში თავს იჩენს, როდესაც სხვადასხვა მარცვლელური არეულია ერთსა და იმავე ველზე, ეს ტექნოლოგია ხანდახან გამოიყენება ბალახისმჭამელი მწერების შესამცირებლად. ალელოპათურმა გავლენამ ამგვარი არევისას შეიძლება გამოიწვიოს მოსავლის შემცირება ზოგიერთ კულტურაში. ამ პრობლემების გამო, სოფლის მეურნეობის გენეტიკოსები აქტიურად მუშაობენ მარცვლოვანი მცენარეების კულტურების შესაქმნელად, რომლებიც უძლებენ თავიანთი საკუთარი მეორადი ნაერთების ტოქსინებს ან სხვა მცენარის ტოქსინებს, რომლებთან ერთადაც ისინი იზრდება.

კონკურენციის კვლევების ანალიზმა გამოავლინა კონკურენციის მთელი რიგი მექანიზმი. მაგრამ ასევე სრულიად შესაძლებელია, რომ ზოგიერთ კონკურენტულ კვლევებში აღმოჩენილი მახასიათებლები არაპირდაპირი ინტერაქციების შედეგი იყოს სახეობებს შორის გარკვეულ ტროფიკულ დონეზე ან იმ სახეობებს შორის, რომლებსაც საერთო მტაცებელი ჰყავთ (იხ. სექცია 21-12). კოლონელმა (1990) ამგვარი მოჩვენებითი კონკურენციის ძიებაში გადახედა ლიტერატურას და აღმოაჩინა, რომ სახეობათაშორისი ბრძოლის დამამტკიცებელი ორმოცდაათი კვლევიდან, უმეტესობა არ იძლეოდა საკმარის სამხილს იმისა, რომ არაპირდაპირი შედეგი მართლაც მოქმედებდა. სიძნელეები თავს იჩენენ ე.წ. დამატების ან ჩამოშორების ექსპერიმენტების შედეგების ინტერპრეტირებისას. წარმოიდგინეთ კონკურენციის ექსპერიმენტი, რომელიც მოიცავს მცენარის ორ სახეობას, რომელშიც ერთი სახეობა ჩამოშორებულია ექსპერიმენტული ზონიდან. იზომება დარჩენილი სახეობის ზრდა და თუ დარჩენილი სახეობა რეაგირებს მომძლავრებული ზრდით, ჩვენ შეგვიძლია, საფუძვლიანად ვივარაუდოთ, რომ ორი სახეობა კონკურირებს. თუმცა დასაშვებია, რომ ჩამოშორებული სახეობა წარმოადგენდა თავშესაფარს ბალახისმჭამელი მწერებისთვის, რომლებიც ორივე სახეობის მცენარით იკვებებოდნენ. ასეთ შემთხვევაში, ამ მცენარის ჩამოშორება ასევე შეამცირებს მტაცებლობის დონეს დარჩენილ მცენარეზე და ეს შეიძლება იყოს მიზეზი მისი გაძლიერებული ზრდისა. ცხადია, საჭიროა კონკურენციული ექსპერიმენტების ფრთხილი შედგენა და დიზაინი.

22.2 რომელი სახეობები არის უფრო მიდრეკილი კონკურენციისკენ?

დარწმუნა ხაზი გაუსვა, რომ კონკურენცია ყველაზე ინტენსიური იყო ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირის მქონე სახეობებსა და ორგანიზმებს შორის. თავის „ნტჰე რიგინ ოფ შპეციეს“-ში მან შენიშნა: „რადგანაც

ერთი გვარის სახეობებს, როგორც წესი, თუმცა არა გარდუვალად, აქვთ მსგავსებები ჩვევებსა და აგებულებაში და ყოველთვის – სტრუქტურაში, კონკურენცია ზოგადად უფრო სასტიკი იქნება ერთი გვარის სახეობებს შორის, როდესაც ისინი ერთმანეთთან შედიან კონკურენციაში, ვიდრე სხვა გვარის სახეობებთან.” დარწმუნება დაასკვნა, რომ მსგავსი სტრუქტურა აღნიშნავდა მსგავს ეკოლოგიას, განსაკუთრებით რესურსთა მსგავსი მოთხოვნილებებით. კონკურენციის ექსპერიმენტულ კვლევათა უმეტესობამ დაადასტურა ეს მოსაზრება იმ გაგებით, რომ გამოკვლეულ სახეობათა წყვილები ხშირად ახლო ნათესავები არიან და მცირედ განსხვავდებიან. მაგრამ მრავალ რესურსს შორეული ნათესაური კავშირის მქონე ორგანიზმებიც იყენებენ საზიაროდ. კიბოები და მიდიები, ისევე როგორც წყალცენარეები, იკავებენ სივრცეს მოქცევათაშორის ზონაში. როგორც თევზები, ისე წყლის ფრინველები ნადირობენ წყლის უხერხემლოებზე. კრილით (უპჰაუსია სუპერბა), კრევეტისებრი კიბოსებრებით, რომლებიც ჭარბობენ სუბანტარქტიკულ წყლებში, იკვებებიან თითქმის ყველა ტიპის მათზე დიდი ცხოველები, მათ შორის თევზები, კალმარები, მყვინთავი ფრინველები და ვეშაპები.

ხმელეთის საბინადრო გარემოში, ტყის ნაყარში მობინადრე უხერხემლოებით იკვებებიან ობობები, ბზუილები, სალამანდრები და ფრინველები. ფრინველები ასევე კონკურირებენ ხვლიკებთან მსგავსი სახის მსხვეპლისთვის სხვა საბინადრო გარემოში. ჭიანჭველებსა და მღრღნელებს შორის თესლებისთვის კონკურენციის ერთმა ექსპერიმენტულმა კვლევამ მიიპყრო მნიშვნელოვანი ყურადღება (Brown and Davidson 1977, Brown et al. 1979). თესლი უდიდეს რესურსს წარმოადგენენ ჭიანჭველების, მღრღნელებისა და ფრინველებისთვის უდაბნოთა ეკოსისტემებში (Brown et al. 1979). მეტიც, ეს ცხოველები მოიხმარენ მრავალ ერთნაირ თესლს, თუმცა მღრღნელები, როგორც წესი, დიდ თესლს ანიჭებენ უპირატესობას, ხოლო ჭიანჭველები უფრო მეტად მილიმეტრზე ნაკლები სიგრძის თესლს მოიხმარენ. რადგანაც უდაბნოებში მღრღნელებისა და ჭიანჭველების უმრავლესობა ძირითადად სხვას არაფერს ჭამენ, სახეობათაშორისი ბრძოლის შესაძლებლობა თესლზე ცხადია, სახეზეა.

ჩვენ წინა თავში შემოგთავაზეთ, რომ ზოგიერთი ძალიან მრავალფეროვანი ბუნებრივი თანასაზოგადოება მოიცავს მრავალ სახეობას, რომლებიც პრაქტიკულად არ განსხვავდება ერთი მეორისგან რესურსების მოპოვებით. ზოგიერთი პლანქტონისა და ხმელეთის მცენარეების თანასაზოგადოებები წარმოდგენილია მაგალითების სახით. ამგვარი სისტემები, როგორც ჩანს, არღვევენ კონკურენტული გამორიცხვის პრინციპს და არ არიან კარგად წარმოდგენილი კონკურენციის წონასწორობრივი მოდელების მიერაც (იხ. სექცია 21.6). ნიშნავს თუ არა ეს, რომ კონკურენცია უბრალოდ არ არის მნიშვნელოვანი ამგვარ თანასაზოგადოებებში? ეკოლოგთა სულ უფრო მზარდი

რაოდენობა მიიჩნევს, რომ კონკურენცია ბუნებაში მართლაც შეიძლება შედარებით იშვიათი იყოს (e.g., Hutson 1994), ამტკიცებენ რა, რომ გარემოს ფლუქტუაციები და გამლიზიანებლები უფრო მნიშვნელოვანი ფაქტორებია, ვიდრე კონკურენცია იმის განსაზღვრაში, თუ გარკვეულ დროს რა სახეობები იჩენენ თავს.

22.3 სახეობათა ჩამოშორება, რომელიც თან სდევს კონკურენტთა გაცნობას, გვიჩვენებს პოპულაციაში კონკურენციის ეფექტებს

ბუნებაში კონკურენციაზე დაკვირვება ადვილად შეიძლება იქნას დემონსტრირებული კონკურენტული გამორიცხვის პრინციპის გამოყენებით, რომელიც აცხადებს, რომ ორ სახეობას არ შეუძლია თანაარსებობა ერთ რესურსზე, რომელიც მცირე რაოდენობით მოიპოვება მათზე მოთხოვნასთან შედარებით. თუ სახეობა გამოდევნის მეორე სახეობას არეალიდან, მხოლოდ ერთი, გამარჯვებული სახეობა რჩება არეალში ეკოლოგთა დაკვირვებებისთვის. შეიძლება ითქვას, რომ კონკურენტული გამორიცხვა ხანმოკლე პროცესია. სამხილები, გამორიცხვას ადგილი რომ ჰქონდა, იკარგება სუსტი სახეობის გაქრობასთან ერთად. ჩვენ შეგვიძლია, დავაკვირდეთ კონკურენტულ გამორიცხვას ლაბორატორიაში, რადგან ჩვენ შეგვიძლია, ჩვენი სურვილისამებრ ავრიოთ პოპულაციები, როგორც ეს გაუხმა გააკეთა და თვალყური მივადევნოთ მათი ინტერაქციის მსვლელობას. ამგვარი ლაბორატორიული ექსპერიმენტების ბუნებრივთან ყველაზე მიახლოებული ანალოგია არის ადამიანების მიერ სახეობის შემთხვევითი ან განზრახ შემოყვანა. მაგალითად, სოფლის მეურნეობაში პარაზიტები ან მტაცებლები ხშირად შემოყვანილია სისტემაში სარეველებისა და მწერი პარაზიტების კონტროლისთვის. თუ მთელი რიგი ამგვარი მაკონტროლებელი სახეობებისა ერთდროულად არიან შემოყვანილი, მათ შეიძლება დაიწყონ კონკურენცია პარაზიტისთვის, რომლის საკონტროლოდაც შემოიყვანეს ისინი. კონკურენტულ გამორიცხვას ამ პირობებში შეიძლება ადგილი ჰქონდეს და შეიძლება დაკვირვებულ იქნას.

პარაზიტების მაკონტროლებელი სახეობების ამგვარი ერთდროული შემოყვანის მაგალითს ადგილი ჰქონდა 1947 და 1952 წლებს შორის, როდესაც ჰავაის სოფლის მეურნეობის დეპარტამენტმა გაუშვა პოტენციური პარაზიტოიდის ოცდათორმეტი სახეობა ხილის პარაზიტების რამდენიმე სახეობასთან საბრძოლველად, მათ შორის, დასავლურ დროზოფილებთან (Bess et al. 1961). პარაზიტოიდთა სახეობათაგან ცამეტი დადგენილია, მაგრამ მხოლოდ სამი სახის, ყველანი ბზიკები Braconidae-ს ოჯახიდან (ნახ. 22-2), აღმოჩნდა დროზოფილების მნიშვნელოვანი მაკონტროლებელი სახეობა. სამი პარაზიტოიდი სახეობის პოპულაცია, ყველანი Opius-ის გვარის წარმომადგენლები, თან-

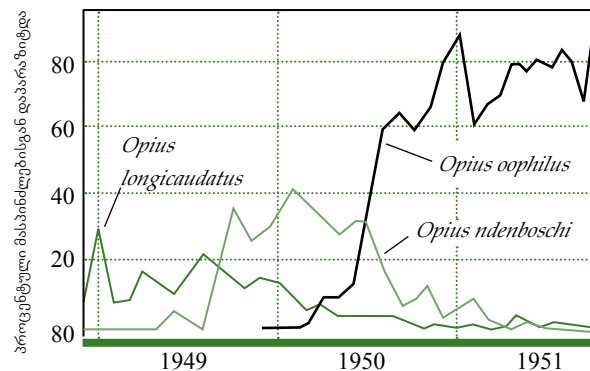
მიმდევრულად ანაცვლებდნენ ერთმანეთს ადრეული 1949 წლიდან 1951 წლამდე, რომლის შემდეგაც მხოლოდ პიუს ოოპჰილუს ახდენდა ყველაზე ხშირად დროზოფილების პარაზიტირებას (ნახ. 22-3). როდესაც თითოეულ პარაზიტოიდის პოპულაციას ჩაენაცვლებოდა უფრო წარმატებული სახეობა, ბზიკების მიერ დროზოფილების პარაზიტობის დონე ასევე იზრდებოდა, რაც აღმატებულ კონკურენციულ შესაძლებლობაზე მიგვანიშნებდა.

ჩანაცვლების მსგავსი მაგალითი, რომელიც მოიცავდა ბზიკებს და რომლებიც ახდენდნენ Coccidae-ს ოჯახის წევრი მწერების პარაზიტირებას, ზედმიწევნით იქნა დოკუმენტირებული სამხრეთ კალიფორნიაში (DeBach and Sundby 1963, DeBach 1966). Coccidae-ს გვარის მწერები არიან ციტრუსის ხეების პარაზიტები, რომლებსაც შეუძლიათ, გამოიწვიონ ხეების ძლიერი დაზიანება. რადგანაც პარაზიტებში გამძლეობის ევოლუციამ შეამცირა ქიმიური პესტიციდების ეფექტურობა, სოფლის მეურნეობის ბიოლოგებმა დაიწყეს მწერი პარაზიტებისა და მტაცებლების გამოყენება (DeBach 1974). ყვითელი ფარიანები ახდენდნენ კალიფორნიის ციტრუსთა ხეივნების ინვაზიას იმ, დროიდან რაც ფორთოხალი და ლიმონი პირველად იქნა დარგული აქ. გვიან 1800-იან წლებში, წითელი ფარიანა იქნა შემთხვევით შემოყვანილი და შემდეგაც მან ჩაანაცვლა ყვითელი ფარიანა თითქმის მთლიანად, ალბათ თავად კონკურენტული გამორიცხვის საშუალებით (DeBach et al. 1978).

ციტრუსის ფარიანების კონტროლისთვის შემოყვანილი მრავალი სახეობიდან პატარა პარაზიტული ბზიკები პჰეტიის-ის გვარიდან (ბერძნული სიტყვა *aphy*-დან - „წოვა“) ყველაზე წარმატებულია. ერთი სახეობა .ცჰრესომპჰალი შემთხვევით იქნა შემოყვანილი ხმელთაშუა ზღვის რეგიონიდან, რაც დადგენილ იქნა 1900 წელს. *Aphytis*-ის სასიცოცხლო ციკლი იწყება,



ნახ. 22-2 პარაზიტოიდი ბრაკონიდული ბზიკის ჭურჭები, რომლებიც ამოდიან ამ შემთხვევაში დაპარაზიტებული პამიდვრის რქიანი მატლის ლარვიდან.



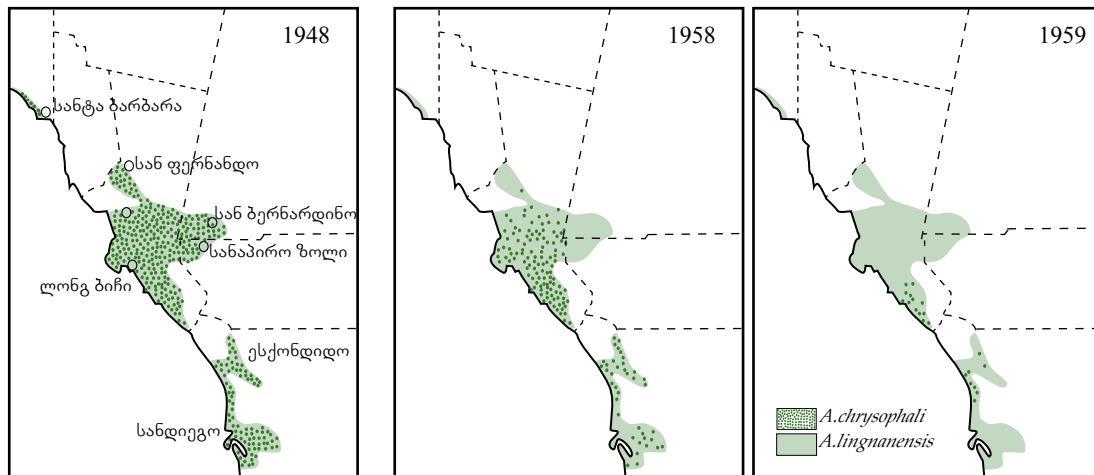
ნახ. 22-3 თანმიმდევრული ცვლილება დომინანტობაში *Opius*-ის გვარის სამი ბრაკონიდული ბზიკის სახეობისა, რომელთაგან ყველა ახდენს დასავლური დროზოფილას დაპარაზიტებას.

(After Bess et al. 1961.)

როდესაც ზრდასრულები დებენ თავიანთ კვერცხს მასპინძლის ქიტინოვანი საფარის ქვეშ. ახლადგამოჩეკილი ბზიკის ლარვა იყენებს თავის ქვედა ყბას ფარიანას სხეულის კედელში შესაღწევად და აგრძელებს მისი სხეულის შიგნეულობის მოხმარებას. მას შემდეგ, რაც ლარვა ხდება ზრდასრული, ის აგრძელებს ფარიანათი კვერცხს კვერცხის წარმოქმნის განმავლობაში. თითოეულ მდედრს შეუძლია, გაზარდოს ოცდახუთიდან ოცდაათ შთამომავლამდე ლაბორატორულ პირობებში და განვითარების პერიოდი იმდენად მოკლეა (კვერცხობიდან ზრდასრულობამდე 14-დან 18 დღეა საჭირო 27°C-ზე [80°F]), რომ პოპულაციამ შეიძლება აწარმოოს რეიდან ცხრა თაობამდე ყოველ წელს სამხრეთ კალიფორნიის მოსავლის ალების გრძელ სეზონში.

პოპულაციის ზრდის უზარმაზარი პოტენციალის მიუხედავად, *A. chrysomphali* ეფექტურად ვერ აკონტროლებდა ფარიანას მწერებს, კერძოდ, ვერ ახერხებდა ამას მშრალ ველებზე. 1948 წელს მისი ახლო ნათესავი სახმრეთ ჩინეთიდან, .ლინგანენსის იქნა შემოყვანილი მაკონტროლებელი აქტორის სახით. ეს სახეობა სწრაფად გაიზარდა და ფართოდ ჩაანაცვლა .ცჰრესომპჰალი ერთ დეკადაში (ნახ. 22-4). როდესაც ორივე სახეობაზე ჩატარდა დაკვირვება ლაბორატორიაში, აღმოჩნდა, რომ .ლინგანენსის უფრო მაღალი სუფთა რეპროდუქციული ტემპი ჰქონდა, ერთად იქნებოდა ეს ორი სახეობა გაზრდილი, თუ ცალ-ცალკე.

მართალია, *A. lingnanensis*-მა გამოდევნა *A. chrysomphali* მთელი სამხრეთ კალიფორნიის მასშტაბით, მან მაინც ვერ აწარმოა ფარიანას მწერების ეფექტური ბიოლოგიური კონტროლი შიდა პლანტაციებში, რადგან ზამთრის ცივმა ტემპერატურამ დიდად შეამცირა პარაზიტთა პოპულაციები აქ. ორი სახის ბზიკის ლარვული განვითარება მცირდება და თითქმის სრულიად ჩერდება 16°C-ზე დაბალ ტემპერატურაზე (60°F), ხოლო ზრდასრულებს, არ შეუძლიათ, აიტანონ ტემპერატურა 10°C-ზე ქვემოთ (50°F).

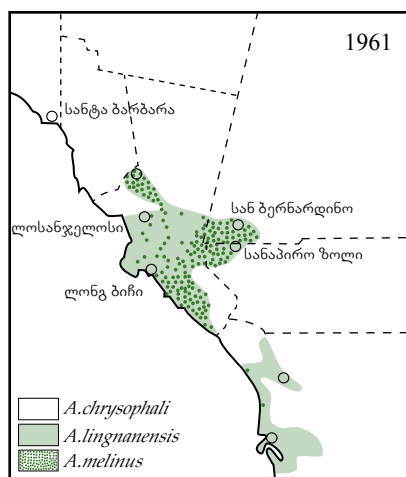


ნახ. 22-4 თანმიმდევრული ცვლილება *Aphytis chrysophali*-სა და *A. lingnanensis* განაწილებაში სამხრეთ კალიფორნიაში.

A. lingnanensis პირველად იქნა გაშვებული 1948 წელს და მან სწრაფად ჩაანაცვლა *A. chrysophali* მთელ რეგიონში.

(After DeBach and Sundby 1963.)

1957 წელს ბზიკის მესამე სახეობა *A. melinus* იქნა შემოყვანილი ჩრდილოეთ ინდოეთიდან და პაკისტანიდან, სადაც ტემპერატურა იცვლებოდა გაყინვის ტემპერატურაზე დაბალი ტემპერატურიდან ზამთარში 40°C -ზე მაღალ ტემპერატურამდე ზაფხულში. როგორც იმედოვნებდნენ, *A. melinus* სწრაფად გავრცელდა სამხრეთ კალიფორნიის შიდა ველებში, სადაც ტემპერატურა ისეთივეა, როგორც ბზიკების სამშობლოში, მაგრამ სახეობა ვერ დამკვიდრდა უფრო რბილ სანაპირო არეალებში (ნახ. 22-5). პ.დებუქმა და რ.ა.სანდბიმ (1963) მოახდინეს ლაბორატორულ ექსპერიმენტებში იმის დემონსტრირება, რომ 27°C ტემპერატურასა და 50% ტენიანობაზე, პირობებში, რომლებიც უფრო დამახასიათებელია სანაპირო არეალების ტროპიკული კლიმატისთვის, ვიდრე შიდა ველებისთვის, *A. melinus*-ის არის აღმატებული კონკურენტი.



ნახ. 22-5 სამი სახეობის *Aphytis* განაწილება სამხრეთ კალიფორ-

ნიაში 1961 წელს. *A. melinus* დომინირებს შიდა მინდვრებში მაშინ, როდესაც *A. lingnanensis* უფრო ჭარბია სანაპიროს ახლოს.

(After DeBach and Sundby 1963.)

22.4 მოცილაგის, დამატებისა და ჩანაცვლების ექსპერიმენტები მნიშვნელოვანი მემანომები მცენარეთა კონკურენციის შესწავლისას

მცენარეები კონკურირებენ რესურსებისთვის იგივე სახეობის მეზობელ მცენარეებთან (შიდასახეობრივი ბრძოლა) ან სხვა სახეობის მეზობელ მცენარეებთან (სახეობათაშორისი ბრძოლა). მცენარეთა კონკურენციის შედეგი შეიცნობა ცვლილებებით მცენარეთა ზრდის, რეპროდუქციის ტემპის, მცენარის ზომის, ფორმის ან ფიზიოლოგიური ფუნქციის რაღაც ასპექტში, რომელსაც ყველას ერთად პროდუქტიულობა ეწოდება. მცენარეების ეს თვისებები იცვლებიან რესურსთა დონეების ცვლილებასთან ერთად და ამით შეიძლება კონკურენციის ინტენსივობის მგრძნობიარე ინდექსი შეადგინონ. მცენარეების რესურსებზე მოთხოვნის ინტენსივობა იგივე ან სხვა სახეობის მცენარის სამეზობლოში შეიძლება გასინჯულ იქნას შესაძლო კონკურირებადი მცენარეების მიმატებით ან ჩამოშორებით.

ხეების ზრდაზე შიდასახეობრივი ბრძოლის დამთვრავი ეფექტი დემონსტრირებულ იქნა ექსპერიმენტების საშუალებით, სადაც ხეები ჩამოშორებულ იქნა ტყიდან მისი სიმჭიდროვის შესამცირებლად (ტყის შეთხელების ექსპერიმენტები). ახალგაზრდა გრძელწიწიანი ფიჭვის ხეების ზრდის დაჩქარება დიამეტრში 15 დუიმიზე მეტი სიგანის ხეების ჩამოშორების საპასუხოდ ნაჩვენებია ნახ.22-6-ში. თითოეული ხის შიგთავსი მიიღებოდა ხის მექნის გაბურღვით, ქერქიდან ცენტრამდე გრძელი მილისებრი მოწყობილობით, რომელსაც ინკრემენტული ბურღი ეწოდება. ბურღით ამოღებული ხის შიგთავსი წარმოადგენს წლიური ზრდის ამსახველ საბუთს და საჭირო აღარაა, მთლიანი ხის მოჭრა ამის გასაგებად. ამ ამონაბურღებმა აჩვენეს ზრდის მომატებული ტემპი, კერძოდ ზაფხულში (ნათელი ხე), 18 წლიანი პერიოდის განმავლობაში ტყის



ნახ. 22-6 ორი გრძელწიწიანი ფიჭვის ხეების ამონაბურღები, რომლებიც ბირმინგემის მახლობლად მოიპოვებოდა. ნახატზე ნაჩვენებია დიდი ხეების ჩამოშორების შედეგი ზრდაზე. (აშშ ტყის სამსახურის ნაბოძები.)

გამოხშირვის დროიდან ნაბურღების ალების დრომდე. ამ შედეგების არსი არის ის, რომ ხის ზრდას გარკვეულწილად აფერხებდა კონკურენცია სხვა ხეებთან, სანამ ზოგიერთი ხე იქნებოდა ჩამოშორებული.

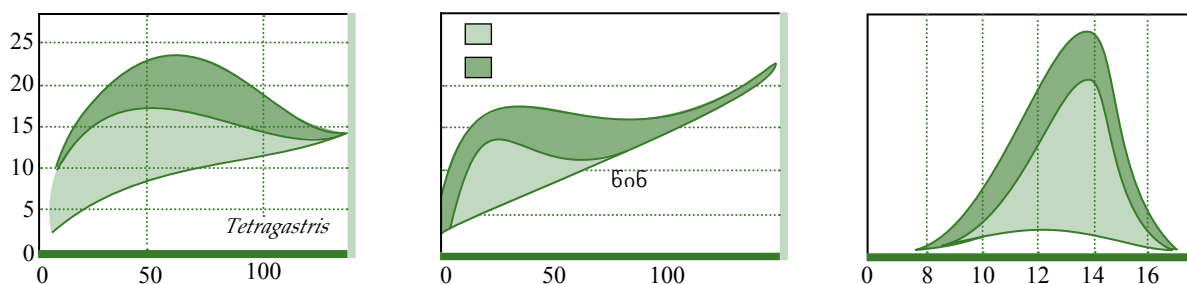
მსგავსი კონკურენციული შედეგი დემონსტრირებული იქნა ტყის ხეების სხვა სახეობებს შორისაც. ერთი ექსპერიმენტი წამოწყებულ იქნა სურინამის ტროპიკულ ტყეებში იმის განსასაზღვრად, შესაძლებელია თუ არა კომერციულად ხელსაყრელი ხეების ზრდის გამოსწორება მცირე ეკონომიკური მნიშვნელობის სახეობის ხეების ჩამოშორებით (Schultz 1960). მეტყვევებმა მონამლეს არასასურველი ხეების 70%, რომლებსაც ჰქონდა 30 სანტიმეტრზე მეტი გარშემოწერილობა ერთ ექსპერიმენტალურ ადგილზე და 15 სმ-ზე მეტი მეორეში, ხოლო სასურველი ხეები ხელუხლებელი დატოვეს. სასურველი ხეების გარშემოწერილობის

ზრდას შემდეგ ზომავდნენ ერთი წლის განმავლობაში ექსპერიმენტალური ადგილებში და საკონტროლო ადგილებში, რომლებიც არ იქნა სელექციურად შეთხველებული (ნახ. 22-7).

დიდი ხეების ჩამოშორებამ (>30 სმ გარშემოწერილობა) გაზარდა სინათლის შეღწევადობა ტყეში 6-ჯერ. დამატებითმა განათებამ დიდი სტიმული მისცა ექსპერიმენტულ ადგილას დარჩენილი ხეების ზრდას. გამოსწორება ყველაზე დიდი იყო მცირე ინდივიდებს შორის, რომელიც გამოხშირვამდე ყველაზე დაჩრდილული იყო. ხეები, რომელთა გარშემოწერილობა აჭარბებდა 100 სანტიმეტრს, არ იზრდებოდნენ შესაძენევად სწრაფად. მართალია, მცირე ზომის ხეების (15-30 სმ გარშემოწერილობა) ჩამოშორებამ გაზარდა სინათლის შეღწევადობა მხოლოდ ერთი მესამედით, სამაგიეროდ, გამოიწვია განსაცვიფრებელი რეაქცია ზრდის ტემპში, კერძოდ დარჩენილ დიდ ხეებს შორის. ამ ხეების გაუმჯობესებული ზრდა არ იქნებოდა გამოწვეული სინათლის გაზრდილი შეღწევადობით, რადგან იმ ხეთა შორის, ვინც ამაზე რეაგირება მოახდინა, ბევრ მონამულ ხეზე მაღალი იყო. გაძლიერებული ზრდა ალბათ გამოწვეული იყო შემცირებული კონკურენციით მიწისქვეშა ფაქტორებისთვის, როგორიცაა წყალი ან მინერალული საკვები ნივთიერებები ნიადაგში. ამ პროცესს ჩვენ უფრო დეტალურად ქვემოთ განვიხილავთ.

22.5 როგორც მიწისზედა, ისე მიწისქვეშა კონკურენცია მნიშვნელოვანია მცენარეთათვის

კონკურენციული ინტერაქციები მცენარეებს შორის გართულებულია იმ ფაქტის გამო, რომ მცენარის სხეული არსებითად იკავებს ორ განსხვავებულ გარემოს: ნიადაგს, სადაც ფესვებია და ატმოსფეროს ნიადაგს ზემოთ, სადაც ღერო და ფოთლები. მცენარეების ფესვები კონკურირებენ წყლისა და საკვები ნივთიერებებისთვის, ამ პროცესს ფესვთა კონკურენცია ეწოდება მაშინ, როდესაც მიწისზედა ნაწილები კონკურირებენ უპირველესად სინათლისთვის, რა-



ნახ. 22-7 ეფექტი ტროპიკული ტყის ხეების ორი სახეობის, *Ocotea*-სა და *Tetragastris*-ის გარშემოწერილობაზე კონკურირებადი ხეების ჩამოშორებით, რომლებსაც 15 სანტიმეტრიანი ან 30 სანტიმეტრიანი გარშემოწერილობა აქვთ. ზრდა სინათლის ინტენსივობაში, რომელიც გამოხშირვის შედეგი იყო, ნაჩვენებია ნახატის მარჯვენა მხარეს. (After Schulz 1960.)

საც ტოტების კონკურენცია ეწოდება. ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის შედარებითი ინტენსივობა გავლენას ახდენს მცენარის მთლიან პროდუქტიულობაზე, თუმცა ფესვების კონკურენცია ამ ორიდან უფრო მნიშვნელოვანი ჩანს (Wilson 1988, Wilson and Tilman 1991).

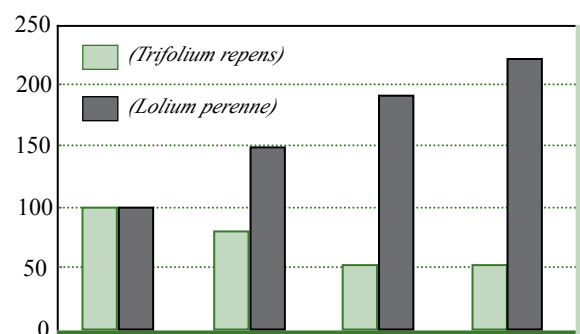
იმისთვის, რომ განისაზღვროს ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის შედარებითი ინტენსივობა, საჭიროა ექსპერიმენტების შედგენა, რომლებიც ამ ორ პროცესს აცალკავებენ. ნახ. 22-8 გვიჩვენებს, თუ როგორ შეიძლება ეს განხორციელდეს ორი პოტენციური კონკურენტის შემცველ სათბურის ექსპერიმენტში, რომელთაგან ერთს ფართო ფოთლები აქვს, მეორეს კი ვიწრო. სახეობათაშორისი ბრძოლის გამოსარ-



ნახ. 22-8 მცენარეთა ორი კონკურირებად სახეობას შორის ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის შედარებითი ძალის გამოკვლევის ექსპერიმენტული მეთოდი. სახეობათაშორისი ბრძოლა შეიძლება გამოიწვიოს იქნას თითოეული სახეობის მცენარის ცალ-ცალკე ქოთანში მოთავსებით. (შიდასახეობრივი ბრძოლა კონტროლდება ყოველ ქოთანში ერთნაირი სიმჭიდროვის გამოყენებით, იხ. ნახ. 22-13.) ფესვების კონკურენცია ტოტების კონკურენციის არარსებობის პირობებში მოწყობილია კონკურირებადი მცენარეების ქოთანში იმგვარად მოთავსებით, რომ მცენარეთა ფოთლები არ იყვნენ ერთმანეთთან ახლოს. ტოტების კონკურენცია ფესვების კონკურენციის არარსებობის პირობებში ხორციელდება ორი ქოთნის ერთმანეთთან ახლოს მოთავსებით. ფესვებისა და ტოტების ერთიანი კონკურენცია თავს იჩენს, როდესაც მცენარეები მოთავსებულია ერთმანეთთან ახლოს ერთ ქოთანში. (After Silvertown and Doust 1993.)

იცხად, თითოეული სახეობის მცენარეები უბრალოდ მოთავსებულია განცალკევებულ ქოთნებში. შიდასახეობრივი ბრძოლის კონტროლისთვის, ექსპერიმენტატორს უბრალოდ სჭირდება მოთავსოს ერთნაირი რაოდენობის მცენარეები თითოეულ ქოთანში (იხ. სექცია 22.7). ფესვების კონკურენცია, ტოტების კონკურენციის არარსებობისას შეიძლება შესწავლილ იქნას ორი სახეობის ინდივიდის ერთ ქოთანში მოთავსებით, რომლებიც ქოთანში იმგვარად იქნებიან განთავსებული, რომ მცენარეთა მიწისზედა ნაწილები არ მოდიან პირდაპირ შეხებაში ერთმანეთთან. ამგვარ მოწყობაში ორი მცენარის ფესვები კონკურირებენ ნიადაგში წყლისა და საკვები ნივთიერებებისთვის, მაგრამ კონკურენცია სინათლისთვის ტოტებს შორის მნიშვნელოვან ფაქტორს აღარ წარმოადგენს. ტოტების კონკურენცია ფესვების კონკურენციის არარსებობის პირობებში შეიძლება შესწავლილ იქნას ან მათი მოთავსებით ცალკეულ ქოთნებში, მაგრამ ერთმანეთთან საკმარისად ახლოს მოთავსებით ისე, რომ მათი ფოთლები ერთმანეთს ეხებოდნენ, ან მათი მოთავსებით ერთ ქოთანში, მხოლოდ ნიადაგში ფესვების განცალკევებით. ერთდროული ეფექტები ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის შეიძლება შესწავლილ იქნას კონკურირებადი სახეობის ინდივიდების დარგვით იმგვარად, რომ ახლომდებარე მცენარეების ფესვები და ღერო ერთმანეთთან მჭიდროდ სიახლოვეს იყვნენ.

ამ ტექნოლოგიის გამოყენებით, თეთრი სამყურას (თრიფოლიუმ რეპენს) და ინგლისურ რეიგრასის (ოლიუმ პერენე) ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის ძალების შედარებითი კვლევის შედეგები მოცემულია ნახ. 22-9-ში. ამ კვლევაში კონკურენციის ეფექტი იზომებოდა პროდუქტიულობის საფუძველზე, როგორც პროცენტული წილი მოსავლისა საკონტროლო ჯგუფის მცენარეებში (ფესვებისა და ტოტების

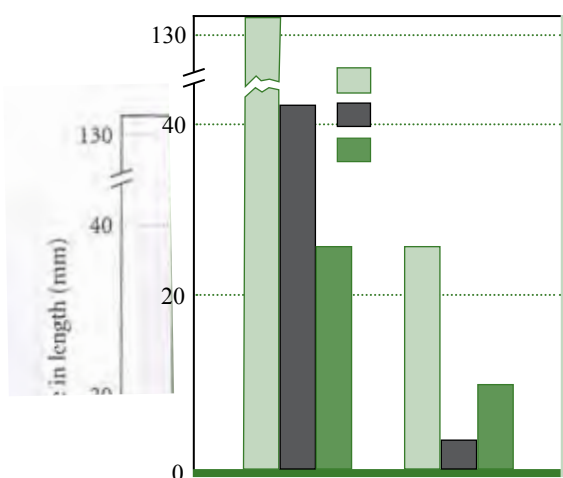


ნახ. 22-9 ექსპერიმენტის შედეგები, რომელიც განსაზღვრავდა ფესვებისა და ტოტების კონკურენციის შედარებით ეფექტებს თეთრი სამყურას (*Trifolium repens*) და ინგლისურ რეიგრასს შორის (*Lolium perenne*). ჩვენი ინტერესის საზომი არის მოსავალი, როგორც პროცენტი მოსავლისა საკონტროლო მცენარიდან (ფესვისა და ტოტის კონკურენციის გარეშე), რომელიც ნაჩვენებია გრაფიკში 100%-ის სახით. შედეგები აღნიშნავენ, რომ რეიგრასი იგებს როგორც ფესვების, ისე ტოტების კონკურენციას. (From Martin and Field 1984.)

კონკურენციის გარეშე). შედეგები გვიჩვენებს, რომ როგორც ფესვების, ისე ტოტების კონკურენცია ინდოზს რეგრასს და ინვესს მოსავლის შემცირებას თეთრ სამყურაში (Martin and Field 1984).

22.6 კონკურენციის ეფექტი შეიქცა- ბა განსხვავებული იყოს თითოეული კონკურენტი პოპულაციისთვის

როდესაც ორი პოპულაცია კონკურირებს, შესაძლებელია და ალბათ მოსალოდნელიც, რომ ერთ პოპულაციაზე უფრო ძლიერ გავლენას მოახდენს კონკურენციული ინტერაქცია, ვიდრე მეორეზე. ამ ფენომენს ასიმეტრიული კონკურენცია ეწოდება. სმიტმა (1975) მოახდინა ასიმეტრიული კონკურენციის დემონსტრირება ესმოდიუმ-ის ორი სახეობის მაგალითზე, რომლებიც არიან მცირე ზომის ბალახისმაგვარი პარკოსანი მცენარეები და რომლებიც ფართოდ არის გავრცელებული შუა დასავლეთ აშშ-ს ტყეებში. სმიტმა გამოიყენა დამატებითი ექსპერიმენტი, სადაც ორივე სახეობის მცირე ინდივიდები .გლუტინსუმ და .ნუდიფლორუმ დათესილი იყო ან 10სმ-ის დაშორებით იგივე სახეობის მოზრდილი ინდივიდისგან (შიდასახეობრივი ბრძოლის გამოსაცდელად), ან 10 სმ-ის დაშორებით სხვა სახეობის მოზრდილი ინდივიდისგან (სახეობათაშორისი ბრძოლის შესამოწმებლად). მომდევნო ზრდის ინდექსის დასადგენად სმიტმა გაზომა, როგორც ძველების ისე ახალგაზრდების ფოთლების სიგრძის მთლიანი ზრდა. ექსპერიმენტის შედეგებმა (ნახ. 22-10) გვიჩვენებს, რომ არანათესაური კავშირის მქონე მცენარეებით გარშემორტყმის შემთხვევაშიც კი, ორივე სახეობა უკეთესად იზრდებოდა ესმოდი-



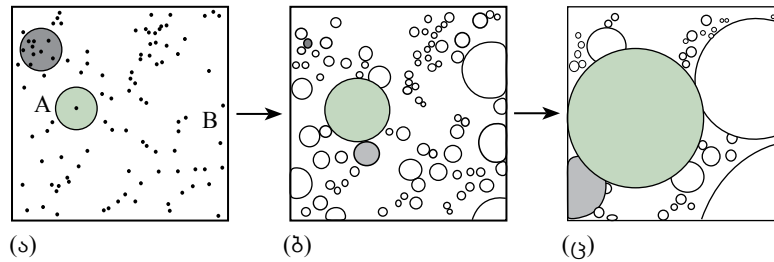
ნახ. 22-10 ორი სახეობის ესმოდიუმ-ის ზრდით გამოხატული რეაქციები, როდესაც ისინი დარგულია იგივე სახეობის ინდივიდების მახლობლად, სხვა სახეობის ინდივიდების მახლობლად და სხვა სახეობის ინდივიდებისგან გარკვეული მანძილის დაშორებით. (After Smith 1975.)

უმ-ის მცენარეების არარსებობისას. თუმცა სახეობათაშორისი ბრძოლის ეფექტები არ იყო ერთნაირი ორივე სახეობის შემთხვევაში. .ნუდიფლორუმ-ის ზრდა უფრო მეტად იზღუდებოდა სახეობათაშორისი ბრძოლით, ვიდრე შიდასახეობრივი ბრძოლით.

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, მცენარეები სტაციონარული ორგანიზმებია, როგორც მიწისზედა, ისე მიწისქვეშა ნაწილებით, რომლებზეც შეიძლება გავლენა მოახდინონ სხვადასხვა კონკურენციულმა რეაქციამ. ფესვების კონკურენცია წყლისა და საკვები ნივთიერებებისთვის მცენარეებს შორის, როგორც წესი, სიმეტრიულია. ინდივიდუალური მცენარეები იღებენ რესურსებს გარემოცვიდან, ქმნიან რა ე.წ. გამოფიტვის ზონებს, როგორც მეთორმეტე თავში აღვნიშნეთ. როდესაც ინდივიდუალური მცენარის გამოფიტვის ზონა შეხებაში მოდის მეორე მცენარესთან, ორივემ შეიძლება განიცადოს შემცირება ზრდის ტემპში. ამრიგად, თითოეული მცენარის განლაგება სხვა მცენარეების მიმართ განსაზღვრავს, თუ რამდენად ძლიერ მოქმედებს მასზე ასიმეტრიული კონკურენცია. ტოტების კონკურენცია სინათლისთვის ხშირად ასევე ასიმეტრიულია მცენარეებისთვის. რადგანაც სინათლე ზემოდან მოდის, უფრო მაღალ ხეებს აქვთ უპირატესობა მცირე ხეებზე, რომლებიც ქვემოთ მათ ჩრდილშია.

მცენარეების სივრცობრივი გავრცელება გავლენას ახდენს სიმეტრიული მიწისზედა და ასიმეტრიული მიწისქვეშა კონკურენციის საბოლოო შედეგზე. ნახ. 22-11ა გვიჩვენებს თესლის შემთხვევით გავრცელებას ნიადაგში. ზოგიერთი თესლი მეზობლებთან ახლოს დაეცა, ზოგიც – არა. ის ჩითილები, რომლებიც გაიზარდა ჯგუფურად გადანაწილებული თესლიდან, არ გაიზრდება ისევე სწრაფად, როგორც ღია არეალებში გაფანტული თესლი, საკვები ნივთიერებებისთვის მინისქვეშ მიმდინარე კონკურენციის გამო. ნახ. 22-11ბ გვიჩვენებს დიფერენცირებული ზრდის შედეგებს. (ა)-ში მოცემული ყველა მცენარე როდია წარმოდგენილი (ბ)-ში სიკვდილიანობის გამო. მიწისზედა ასიმეტრიული კონკურენცია სინათლისთვის თამაშში შემოვა სწორედ იმ მომენტში, როდესაც დიდი მცენარეები დაჯაბნიან ახლომდებარე მცირე მცენარეებს და მათზე სწრაფად გაიზრდება. საბოლოო ჯამში, ნიადაგზე ძალიან ცოტა მცენარე იქნება დომინანტი, როგორც ნაჩვენებია ნახ.22-11ც-ში (Huston 1986, Huston et al., 1988, Huston 1994).

ცხოველებში ასიმეტრიული კონკურენციის ახლანდელ კვლევაში ვ.ჯ.რესეტარიტსმა (1997) განიხილა ორი მდინარის ფსკერის თევზის – დანინკლული ქვაქვეშაის (*Cottus bairdi*) და თხელკუდიანი დარტერის (*Etheostoma flabellare*) კონკურენციული ინტერაქციები. ეს თევზები ერთად ბინადრობენ მცირე ნაკადულებში დასავლეთ ვირჯინიაში. რესეტარიტსმა გაზომა ორივე სახეობის ახალგაზრდა ინდივიდების საშუალო მთლიანი სიგრძე და მასა და მოათავსა ისინი ხელოვნურ ნაკადებში თითოეული სახეობათა სამ



ნახ. 22-11 ასიმეტრიული კონკურენციის ეფექტები მცენარეთა ჰიპოთეტურ თანასაზოგადოებაში. (ა) თითოეული წერტილი წარმოადგენს თესლს. წრეები წარმოადგენენ გაცვეთის ზონას, რომელიც განვითარდა სამი ინდივიდუალური თესლიდან. მცენარეებს, რომელსაც არ ჰყავთ კონკურირებადი ინდივიდები თავიანთი გაცვეთის ზონაში (A წრე), ან ჰყავთ ორი (B წრე) ან რამდენიმე ინდივიდი (C წრე) ნაჩვენებია ამ ნახატში. ზოგადად, რაც მეტია კონკურენცია მცენარის გაცვეთის ზონაში, მით ნელია ზრდის ტემპი. (ბ) ფესვების კონკურენცია სიმეტრიულია, ამრიგად, ზრდის ადრეულ ეტაპებზე მცენარეები ნაკლები მეზობლებით თავიანთი გაცვეთის ზონებში უფრო დიდი გაიზრდება, რაც წარმოადგენილია დიდი წრეებით. (გ) მცენარეების კანოპეთა გავრცელებასთან ერთად, ასიმეტრიული კონკურენცია სინათლისთვის უპირატესობას დიდ მცენარეებს მიანიჭებს. (After Huston 1986, 1994; from Huston et al. 1988.)

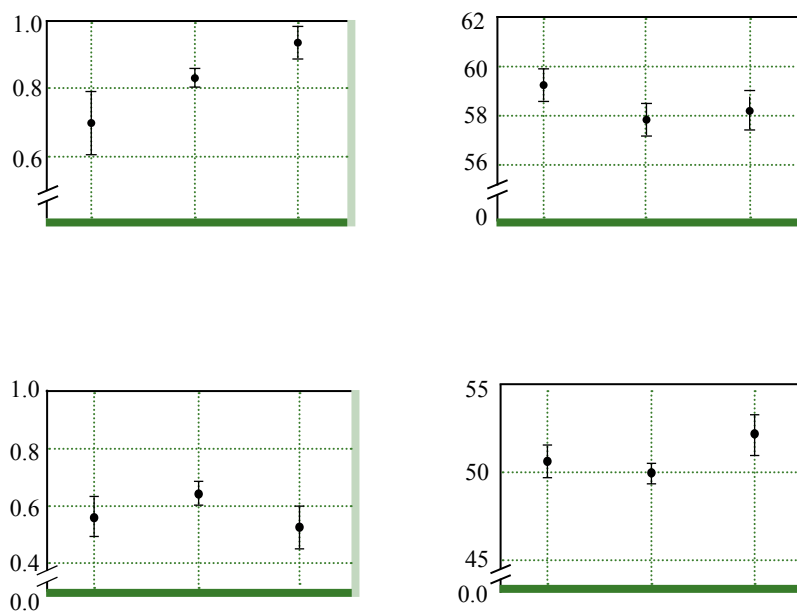
სხვადასხვა კომბინაციაში: ინდივიდუალურად, სხვა სახეობის ახალგაზრდა ინდივიდებთან და სხვა სახეობის ზრდასრულთან. მას შემდეგ, რაც მან ნება მისცა სახეობებს მოსულიყვნენ ერთმანეთთან ურთიერთქმედებაში რამდენიმე თვის განმავლობაში, მან ჩამოაშორა კონკურენტი და დაითვალა ყველა ინდივიდი თითოეული სახეობიდან, რათა განესაზღვრა ექსპერიმენტის მიმდინარეობის პერიოდში გადარჩენის კოეფიციენტი. მან ასევე განსაზღვრა საშუალო მასა და სიგრძე. ექსპერიმენტის შედეგები ნაჩვენებია ნახ. 22-12-ში. ახალგაზრდა ქვაქვეშეები ავლენენ გადარჩენის უფრო მაღალ უნარს ახალგაზრდა ან ზრდასრული დარტყერიების არსებობისას, ვიდრე მაშინ, როდესაც ნაკადებში მარტო არიან, ამის მიზეზი ჯერ ბოლომდე გარკვეული არ არის. ქვაქვეშეების საბოლოო მასა და სიგრძე შემცირდა როგორც ახალგაზრდა, ისე ზრდასრული დარტყერიების არსებობის პირობებში. დარტყერიები ავლენდნენ ნაკლები გადარჩენის უნარს სამივე კომბინაციაში (მარტო, ზრდასრულ ქვაქვეშეებთან და ახალგაზრდა ქვაქვეშეებთან), ვიდრე ქვაქვეშეები. კონკურენციული ეფექტები შეინიშნებოდა მხოლოდ მაშინ, როდესაც დარტყერიები იმყოფებოდნენ ახალგაზრდა ქვაქვეშეების და არა ზრდასრული ქვაქვეშეების გარემოცვაში. ამრიგად, ორი სახეობის ერთმანეთზე კონკურენციული ეფექტი ასიმეტრიულია.

22.7 სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი კონკურენციის შედარებითი ინტენსივობა შეიძლება განისაზღვროს ჩანაცვლებითი ექსპერიმენტებით

ბუნებაში კონკურენციის კვლევათა უმრავლესობაში მკვლევარები აფასებენ ინდივიდების რეაქციებს, რომლებიც მოსდევენ იგივე ან სხვა სახეობის ინდივიდების ჩამოშორებას. დამატების ექსპერიმენტები,

როგორც წესი, უფრო ძნელია, რადგან წარმატება დამოკიდებულია თესლის გაღვივებაზე, გადარგული ჩითილების გადარჩენასა ან ცხოველების სურვილზე, დარჩენ იქ, სადაც მათ გაანაწილდნენ (პრობლემა, რომელიც ხშირად გადაჭრილია ღობის ან კედლების გამოყენებით). მაგრამ როგორც ჩამოცილების, ისე დამატების ექსპერიმენტები შეზღუდულია იმ გაგებით, რომ იმ დროს, როდესაც ისინი ავლენენ შიდასახეობრივ ბრძოლას, ისინი არ იძლევიან შედასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის რაოდენობრივი შედარების საშუალებას. პრობლემა უბრალოდ შემდეგშია: ინდივიდების რეაქციები კონკურირებადი სახეობების არსებობაზე იზომება უფრო მაღალმთლიან სიმჭიდროვეზე. როდესაც კონკურირებადი სახეობის ინდივიდები ჩამოშორებულია შიდასახეობრივი ბრძოლის გასაზომად, დარჩენილი ინდივიდების პროდუქტიულობა სუფთა შიდასახეობრივ პირობებში არ იძლევა პირდაპირი შედარების საშუალებას პროდუქტიულობასთან სახეობათაშორისი პირობებში, რადგან ინდივიდების მთლიანი სიმჭიდროვე მცირდება.

შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის შედარებითი ძალების განსაზღვრის სიძნელე ავლენს კონკურენციის ლოგისტიკური მოდელების სისუსტეს და გვიჩვენებს, თუ რატომ არის ხანდახან ძნელი კონკურენციაზე დაკვირვება. ლოგისტიკური მოდელები ვარაუდობენ, რომ i სახეობის ზრდის ტემპი დამოკიდებული იქნება მისი საკუთარი პოპულაციის სიმჭიდროვეზე და ასევე კონკურირებადი სახეობის პოპულაციის სიმჭიდროვეზე, რომელიც დაზუსტებულია კონკურენციის კოეფიციენტით: $dN_i/dt = r_i N_i (1 - N_i/K_i - a_{ij} N_j/K_i)$. ამ მოდელის ჩვენებულ განვითარებაში (იხ. სექცია 21.5), ჩვენ აღვნიშნეთ, რომ i სახეობის ექსპონენციალური ზრდის ტემპი (dN_i/dt) კონკურირებადი j სახეობის არსებობისას არის ამ სახეობის შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლით რეგულირე-



ნახ. 22-12 კონკურენციის ექსპერიმენტების შედეგები დაწინკლულ ქვაქვეშიებს (*Cottus bairdi*)

და თხელკუდიან დარტერებს (*Etheostoma flabellare*) შორის, აჩვენებს ასიმეტრიული კონკურენციულ რეაქციებს. ამ ნახატში ნაჩვენებია თითოეული სახეობის გადარჩენით, მასითა და სიგრძით გამოხატული რეაქციები ნაკადებში მართო, სხვა სახეობის ახალგაზრდებთან ან სხვა სახეობის ზრდასრულ ინდივიდებთან ერთად. ქვაქვეშიებმა გამოავლინეს უფრო მაღალი საერთო გადარჩენა და რეაგირებდნენ დარტერების როგორც ზრდასრულ, ისე ახალგაზრდა ინდივიდების არსებობაზე მასისა და სიგრძის შემცირებით. დარტერებმა გამოავლინეს შემცირებული გადარჩენა, მაგრამ განიცდიდნენ შემცირებას სიგრძესა და მასაში მხოლოდ ახალგაზრდა ქვაქვეშიების თანდასწრებისას.

(From Resertraris 1997.)

ბული ექსპონენციალური ზრდა (rN_j). ელემენტი $a_j N_j / K_i$ გვიჩვენებს სახეობათაშორის კონკურენციის ძალას. ამ ურთიერთობის მნიშვნელოვანი მახასიათებელი არის ის, რომ სახეობათაშორის ბრძოლის შედეგს აქვს ხაზოვანი დამოკიდებულება სიმჭიდროვესთან. მაგალითად, წარმოიდგინეთ კონკურენტული ეფექტი i სახეობისა ამ სახეობაზე j სახეობის ზემოქმედების სამ სხვადასხვა დონეზე: $N_j = 10$, $N_j = 20$ და $N_j = 30$ თუ $a_j = 0.5$. თითოეული N_j -სთვის კონკურენციის ეფექტი არის $a_j N_j / K_i$ და ელემენტის შესაბამისი სიდიდეები პოპულაციის სამი ზომის შესაბამისად არიან: $5/K_i$, $10/K_i$ და $15/K_i$, თუ თქვენ აირჩევთ სხვა სიდიდეს, სიტყვაზე 100, K_i -სთვის და შექმნით გრაფიკის მონახაზს, სადაც ერთი ღერძი აღნიშნული იქნება სიმჭიდროვე ჯ-ით, ხოლო მეორე კონკურენციის ელემენტ $a_j N_j / K_i$ -თი, თქვენ მიიღებთ სწორ ხაზს. ამრიგად, ამ მოდელში ინდივიდების დამატება და ჩამოშორება იწვევს ხაზოვან ცვლილებას კონკურენტულ ეფექტებში ($a_j N_j / K_i$). მოდელი ასევე გულისხმობს, რომ კონკურენტული ეფექტი შეიძლება გაზომილ იქნას პოპულაციის ცვლილებით (ანუ ცვლილებებით N_j -ში).

ეს მოსაზრებები შეიძლება აკურატულად არ ასახავდეს კონკურენციას ბუნებაში. ჩვენ არ შეგვიძლია მი-

ვიჩნიოთ, რომ კონკურენტული ეფექტები ხაზოვანია სიმჭიდროვესთან დამოკიდებულებაში და როგორც ჩვენ ვნახეთ ზემოთ მოცემულ მაგალითში კონკურენციის ეფექტები შეიძლება გამოვლენილ იქნას ინდივიდუალური ზრდის ტემპებით თესლის პროდუქციასა ან გადარჩენაში სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში და არა სიმჭიდროვის, როგორც ასეთის, ცვლილებით.

ერთი გზა, რომლითაც ეკოლოგები ძლევენ ამ პრობლემას, არის სახეობათაშორის ბრძოლის შედეგად წარმოშობილი ცვლილების შიდასახეობრივი ბრძოლით გამოწვეულ ცვლილებასთან ექსპერიმენტული შედარება სიმჭიდროვის ერთსა და იმავე დიაპაზონზე, რასაც ჩანაცვლების სერიათა ექსპერიმენტი ეწოდება (De Wit et al. 1960). ამგვარ ექსპერიმენტებში ორგანიზმთა მთლიანი სიმჭიდროვე მუდმივია, იცვლება მხოლოდ ორი სახეობის ინდივიდების შეფარდება. მაგალითად, კონკურენტული ექსპერიმენტში სათბურის ქოთნებში დათესილი ორი სახეობის მცენარეებით, ექსპერიმენტატორს შეუძლია, შეინარჩუნოს 100 ინდივიდის მთლიანი სიმჭიდროვე თითო ქოთანში, მაგრამ შეინახოს ერთი სახეობის 30 ინდივიდი და 70 ინდივიდი მეორე სახეობისა. ეს შექმნიდა პირობებს ძლიერი სახეობათაშორისი ბრძოლისა -სთვის და ძლ-

იერი შიდასახეობრივი ბრძოლისა სახეობისთვის. სახეობათა შეფარდების ცვლილებით შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის ხარისხი შეიძლება შეიცვალოს თითო სახეობისთვის მაშინ, როდესაც კონკურენციის მთლიანი ინტენსივობა ნარჩუნდება.

მარშალმა და ჯაინმა (1969) გამოიყენეს ეს ექსპერიმენტალური დიზაინი, რათა შეესწავლათ ველური შერიის (ვენა) ორი სახეობის .ფატუა და *A. barbata*-ს კონკურენცია, რომლებიც ერთად იჩენენ თავს კალიფორნიის სათბო მინებში. ისინი დარგულ იქნა ქოთნებში კომბინირებული სიმჭიდროვეებით 8, 16, 32, 64, 128 და 256 ინდივიდი თითო ქოთანში. მარშალმა და ჯაინმა ჩაინიშნეს ზრდის, გადარჩენისა და გამრავლების სხვადასხვა ინდექსი, რათა შეეფასებინათ რეაქციები სიმჭიდროვეზე და არა იმისთვის, რომ განესაზღვრათ ცვლილებები პოპულაციის სიმჭიდროვეზე. ექსპერიმენტის პირობებში გადარჩენა რეპროდუქციამდე მაღალი იყო და დამოუკიდებელი სიმჭიდროვისგან. როგორც შიდასახეობრივი, ასევე სახეობათაშორისი ბრძოლის ეფექტები გამოვლინდნენ უპირველესად ზრდასა და თესლის წარმოებაში. ერთნაირი მცენარეების (როგორიცაა ვენა), რომლებიც მწიფდება, გამოიღებს თესლს და კვდება ერთ სეზონში, წარმოქმნილი თესლის ოდენობა ყველაზე რელევანტურია მრავალწლიანი პოპულაციის ცვლილებებთან.

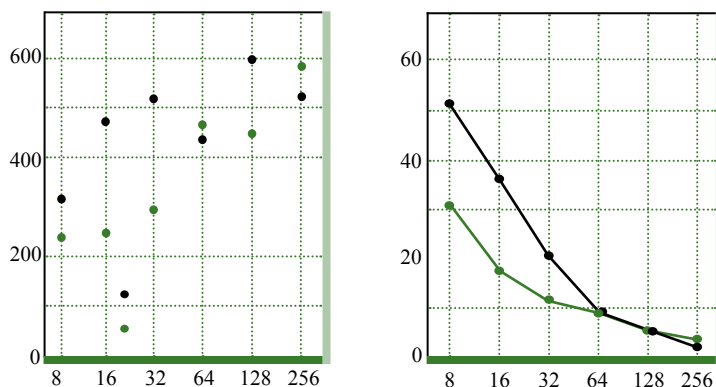
როდესაც მარშალმა და ჯაინმა დათესეს ველური შერია ერთსახეობიან პოპულაციაში, თავთავების რიცხვი (ერთი თესლიდან ამოზრდილი თავები) თითო ქოთანში (ანუ მთლიანი მცენარისთვის) გაიზარდა თესლის რიცხვთან შედარებით თავდაპირველად და შემდეგ კლება დაიწყო (ნახ. 22-13ა). იმის მიუხედავად, თუ რამდენი თესლი იქნა დათესილი თითო ქოთანში, თავთავების რიცხვი, რომელმაც მოსავალი გამოიღო ექსპერიმენტის ბოლოს, არასდროს აჭარბებდა 500-600 თითო ქოთანზე. თითოეული მცენარე წარმოქმნიდა მრავალ თავთავს ერთ თესლზე დაბალი სიმჭიდროვის მცენარეებში, მაგრამ ნაკლებს სიმჭიდროვისა და შიდასახეობრივი ბრძოლის ზრდასთან ერთად (ნახ. 22-13ბ).

მარშალმა და ჯაინმა შეისწავლეს სახეობათაშორისი ბრძოლის შედეგი ორი სახეობის დათესვით შემდეგი

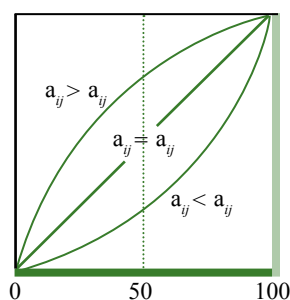
შეფარდებებით 0:8, 1:7, 4:4, 7:1 და 8:0 თითოეულზე ექვსი სიმჭიდროვით. შერეულსახეობიანი ნარგავების შედეგები, როგორც წესი, გამოსახულია ჩანაცვლების სერიათა დიაგრამაში, სადაც თითოეული სახეობის რეაქცია განცალკევებულად არის დატანილი გრაფიკზე, როგორც ფუნქცია ნათესების შეფარდებისა ან კონკურირებადი ინდივიდების რაოდენობისა გარკვეულ სიმჭიდროვეზე. მარშალისა და ჯაინის ექსპერიმენტის შემთხვევაში, რეაქცია არის ერთ თესლზე თავთავების რაოდენობა. შესაძლო შედეგი შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის სხვადასხვა დონეებისთვის ილუსტრირებულია ერთი სახეობისა და ერთი მთლიანი სიმჭიდროვისთვის ნახ. 22-14-ში. როდესაც ერთი სახეობის მიერ თესლის წარმოებაზე თანაბარ გავლენას ახდენს ნებისმიერი სახეობის ინდივიდების სიმჭიდროვე ($a_{ij} = a_{ji} = 1$), ეფექტური სიმჭიდროვე i და j სახეობის თითოეული ინდივიდისთვის დამოუკიდებელია მათი ნათესების შეფარდებისგან და i და j ინდივიდების თესლის მთლიანი პროდუქცია იზრდება დათესილ მცენარეთა პროპორციულად. ამგვარი შედეგი ჩნდება სწორი დიაგონალური ხაზის სახით ჩანაცვლების სერიათა დიაგრამაში.

როდესაც შიდასახეობრივი ბრძოლა აჭარბებს სახეობათაშორის ბრძოლას ($a_{ii} > a_{ij}$), i სახეობის ინდივიდები უფრო პროდუქტიულნი არიან ნათესების დაბალი სიმჭიდროვისას და თესლის აღრიცხული პროდუქციაც თითო ქოთნიდან დიაგრამაზე დიაგონალს ზემოთ არის. როდესაც სახეობათაშორისი ბრძოლა აჭარბებს შიდასახეობრივს ($a_{ij} > a_{ii}$), პროდუქცია ნათესების შეფარდებასთან ერთად (ანუ სახეობათაშორისი ბრძოლის კლებასთან ერთად) არაპროპორციულად კლებულობს. შედეგად, თესლის გამონატანი ხაზს ქვემოთ მდებარეობს.

მცირე და მაღალ სიმჭიდროვეებზე (32 და 256 ინდივიდი თითო ქოთანში) მარშალისა და ჯაინის შერეულსახეობიანი ნათესების შედეგები შედარებულია სუფთა პოპულაციების საბოლოო შედეგებთან ნახ. 22-15-ში. ჰორიზონტალურ ლერძზე ამ ნახატში აღნიშნულია ქოთანში თანასახეობების თავთავების რაოდენობა. გრაფიკის მარცხენა მხარეს არსებული ორი პანელი წარმოადგენს თითო ქოთანში 32 ინდივიდის მთლიან



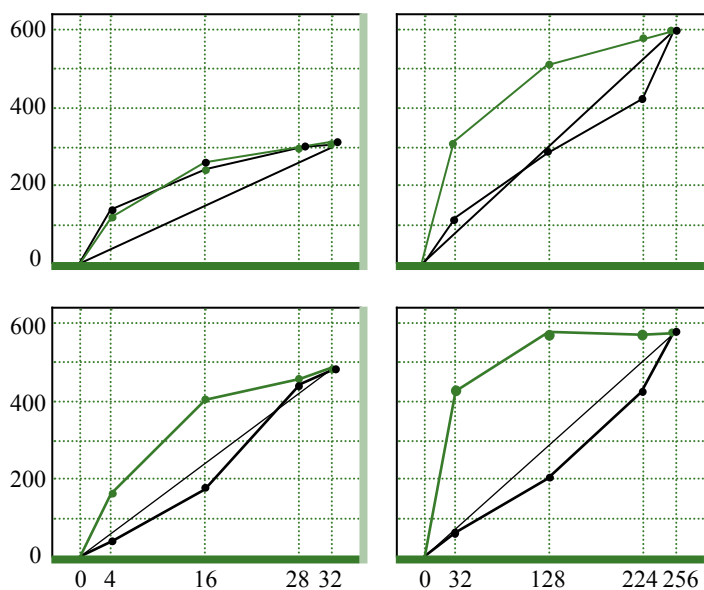
ნახ. 22-13 როდესაც ორი სახეობის შერიის (*Avena*) სუფთა კულტურები დათესილ იქნა სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე, თითო ქოთანში თავთავების რიცხვი (რეპროდუქციული გამონატანის საზომი) გაიზარდა სიმჭიდროვესთან ერთად (ა) მაგრამ თითო მცენარის თესლზე თავთავების რიცხვი შემცირდა (ბ). (After Marshall and Jain 1969.)



სიმჭიდროვეს, ხოლო ორი პანელი მარჯვენა მხარეს იგივე პარამეტრს თითო ქოთანში 256 ინდივიდისთვის. დაბალ სიმჭიდროვეზე *A.fatua*-ს მიერ წარმოებული თავთავების რაოდენობა მდებარეობს დიაგონალის ზემოთ და არ განსხვავდება იგივე სიმჭიდროვეზე სუფთა პოპულაციების მიერ წარმოებული რაოდენობისგან. ამრიგად, თითო ქოთანში 32 ინდივიდის სიმჭიდროვეზე *A.fatua*-ს ინდივიდები ინდიფერენტულები არიან მეზობლად *A.barbata*-ს ინდივიდების არსებობისადმი და ისე იქცევიან, თითქოს განიცდიდნენ მხოლოდ შიდასახეობრივ ბრძოლას. თუმცა *A.barbata*-ზე გავლენას ახდენს კონკურენცია *A.fatua*-სგან, დაბალ სიმჭიდროვეზეც კი. რადგანაც ამ სახეობების მიერ წარმოებული თავთავების რაოდენობა ახლოს მდებ-

არეობს დიაგონალთან, ჩვენ შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ კონკურენცია *A.fatua*-ს ინდივიდებისგან სიდიდითა ერთი რიგისაა, რომელშიც შიდასახეობრივი ბრძოლა ანუ $a_{bb} = 0$ და $a_{bf} = 1$. ყველაზე მაღალ სიმჭიდროვეზე 256 მცენარე თითო ქოთანში, ფაუტაზე ცხადად ახდენს გავლენას სახეობათაშორისი ბრძოლა. *A.barbata*-სათვის სახეობათაშორისი ბრძოლის ეფექტები აჭარბებენ შიდასახეობრივი ბრძოლის ეფექტებს.

ჩანაცვლების სერიათა ექსპერიმენტებმა შეიძლება ადეკვატურად ვერ ასახონ მცენარეთა პირობები ბუნებაში, თუმცა სიმჭიდროვებისა და ფიზიკური პირობების დიაპაზონის ცვლის შესაძლებლობა და კონტროლი, რაც შეიძლება მიღწეული იქნას საბუნების, ხაზს უსვამს ბუნებაში ჩამოშორების ექსპერიმენტების შეზღუდვებს. მაშინ, როდესაც შესაძლებელია სახეობათაშორისი ბრძოლის შესახებ ამგვარი სავსე ექსპერიმენტებიდან დასკვნის გამოტანა, შიდასახეობრივ ბრძოლასთან შედარებით მისი ძალის შეფასება (Connell 1983) ან შემზღუდავი რესურსების ბუნების გამოკვლევა ძნელია. თუმცა ხანდახან ადამიანებისა და ბუნებრივი გამლიზიანებლების მოქმედება ქმნის შემთხვევას, რომელშიც კონკურირებადი სახეობების სიმჭიდროვეთა დიაპაზონზე დაკვირვება სავსე პირობებში შესაძლებელი ხდება. მაგალითად, ეგზოტიკური სახეობების შემოყვანამ ბუნებრივ სისტემებში შეიძლება შეადგინოს კონკურენციის ბუნებრივი ექსპერიმენტი. ამგვარი კვლევები, როგორც წესი, დიდი მნიშვნელობისაა, რადგან შემოყვანილი სახეობები ხშირად საფრთხის წინაშე აყენებენ სისტემის ინტეგრირებას, სადაც ისინი არიან შეყვანილნი (Dyer and Rice 1997).



ნახ. 22-15 თავთავების წარმოება ორი

სახეობის შერჩევის მიერ, რომლებიც იზრდებოდნენ სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე სახეობათაშორისი კონკურენციის არარსებობის (მწვანე ხაზები) და არსებობის (შავი ხაზები) პირობებში. (From Marshall and Jain 1969.)

22.8 ექსპერიმენტალურმა კვლევებმა გამოავლინეს შიდასახეობრივი კონკურენცია

არსებობს მრავალი კვლევა ცხოველებს შორის სახეობათაშორისი ბრძოლის თაობაზე. ამგვარი კვლევები ხორციელდება როგორც კონკურენციის მექანიზმების განსასაზღვრად, ისე იმ პროცესების უკეთესად გასაცნობიერებლად, რომელთა მეშვეობითაც ბუნებრივი თანასაზოგადოებებია სტრუქტურირებული. ცხოველებში შიდასახეობრივი ბრძოლის კვლევები, როგორც წესი, დაკავშირებულია კითხვებთან პოპულაციის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული რეგულაციის შესახებ. კვლევები, რომლებიც ადარებენ შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის შედარებით მნიშვნელობას, შედარებით მცირე რაოდენობით არის ჩატარებული.

სახეობათაშორისი კონკურენცია ცხოველებში: სივრცე

მცენარეები იკავებენ სივრცეს. მჭიდრო ნათესებში ტოტები და ფესვები ერთად არის შეჯგუფებული იმდენად ახლოს, რომ ინდივიდები მუდმივად კონკურირებენ მზის სინათლისთვის, ნიადაგში წყლისა და საკვები ნივთიერებებისთვის. სივრცის დამკავებელ ცხოველებს შორის, ქვიანი სანაპიროების უხარხმელოები უფრო ჰგვანან მცენარეულ სისტემებს. მათ შორის, ყველაზე წარმოსადგენი კიბოებია, რომლებსაც შეუძლიათ, შექმნან მჭიდრო პოპულაციები. კიბოები იკვებებიან პლანქტონით, რომელიც მათზე გროვდება და ილექება წყლიდან. ისევე, როგორც მცენარეთა პროდუქტია არეალის ერთ ერთეულზე (ან თითო ქოთანზე) სივრცით უფრო იზღუდება, ვიდრე მცენარეთა რაოდენობით, კიბოების პროდუქტიულობა არ არის დამოკიდებული მოუმნიფებელი ინდივიდების რაოდენობაზე, რომლებიც ითვისებენ შიშველ ზედაპირს, გარკვეული კრიტიკული სიმჭიდროვის შემთხვევაში.

სახეობათაშორისი ბრძოლის ერთ-ერთი პირველი ექსპერიმენტული მაგალითი საველე პირობებში ჩატარებულ იქნა კონელის (1961) მიერ ნაშრომში ორი სახეობის კიბოზე, რომლებიც შოტლანდიის ქვიანი სანაპიროს მოქცევათაშორის ზონაში ბინადრობენ. კონელის შრომები ეკოლოგიაში კლასიკურ ექსპერიმენტებად არის მიჩნეული მათი შესრულების ხარისხისა და მათი შედეგების მნიშვნელობის გამო. *Chthamalus stellatus*-ის ზრდასრული ინდივიდები, როგორც წესი, ბინადრობენ მოქცევათაშორის ზონაში ქვებზე, ალანუს ბალანოიდეს-ის ზრდასრულებზე მაღლა. ამ ორი სახეობიდან, ეს უკანასკნელი უფრო ჩრდილოელია. მართალია, ორი სახეობის ახლად გამოჩენილი ლარვების ვერტიკალური გავრცელება შეხებაში მოდის ერთნაირთან, ხაზი ზრდასრულთა ვერტიკალურ გავრცელებას შორის მკვეთრად არის გავლენილი.

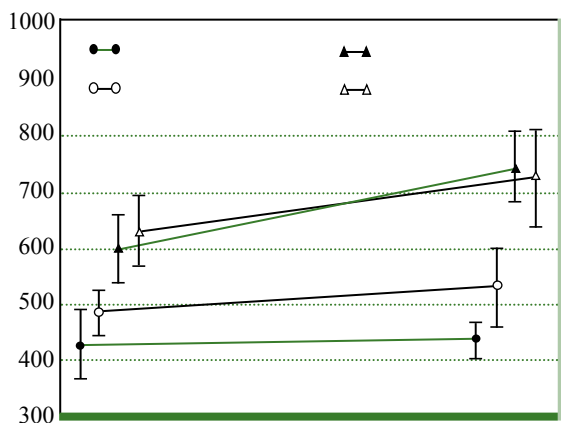
კონელმა მოახდინა იმის დემონსტრირება, რომ

ზრდასრული *Chthamalus*-ები შეზღუდულია ალანუს-ების ზემოთა ნაწილით მოქცევათაშორის ზონაში არა ფიზიოლოგიური ამტანობის ზღვარის გამო, არამედ უფრო სახეობათაშორისი ბრძოლის მიზეზით. როდესაც კონელმა ჩამოაშორა ალანუს ქვიანი ზედაპირიდან, *Chthamalus* გავრცელდა მოქცევათაშორისი ზონის ქვემოთა არეალებზეც, სადაც ისინი, როგორც წესი, არ ჩადიოდნენ ხოლმე. ორი სახეობა პირდაპირ კონკურირებს სივრცისთვის. უფრო მძიმე ჯავშნიანი ალანუს *Chthamalus* სწრაფად იზრდება და ინდივიდის ზრდასთან ერთად მისი ჯავშანი ქვევიდან ესაზღვრება *Chthamalus*-ის ჯავშნებს და ფაქტურად ართმევს მას ქვას. *Chthamalus*-ს შეუძლია, თავი იჩინოს მოქცევათაშორისი ზონების ზემოთა ნაწილებში, რადგან ისინი უფრო გამძლეა გაშრობისადმი, ვიდრე ალანუს. ამრიგად, როდესაც ზედა დონეებში ზედაპირი *Chthamalus*-ებისგან თავისუფლდება, *Balanus*-ები ამ ადგილას არ შემოდიან.

კონელის ექსპერიმენტებმა დაადასტურეს ტენსლის მიერ ჩამოყალიბებული და შემდეგ ლაბორატორულ პოპულაციებში ნაჩვენები კონკურენციის პრინციპების უმეტესობა. პარკის მიერ თრიბოლიუმ-ს კვლევისას, ინტერაქციის საბოლოო შედეგი დამოკიდებულია გარემოზე. მარშალისა და ჯანინის მიერ ვენა-ს შესწავლისას კონკურენცია სახეობებს შორის ასიმეტრიული იყო. ასევე ალანუს ახორციელებდა უფრო ძლიერ სახეობათაშორის გავლენას, გარდა იმ შემთხვევებისა, როდესაც ის შეზღუდული იყო ფიზიკური ფაქტორების გამო. სახეობათაშორისი ბრძოლა სივრცისთვის ნაჩვენები იქნა მთელ რიგ სხვა ცხოველებზეც. მაგალითად, აფრიკული მყვირალა ყურბები კონკურირებენ სხვა მტაცებელ ფრინველებთან საფურაჟო სივრცისთვის უგანდაში (Krueger 1997).

სახეობათაშორისი ბრძოლა ცხოველებში: დიფერენცირებული აგრესია და რესურსთა გამოყენება.

კონკურენცია კიბოებს შორის გამოწვეულია ფიზიკური დაპირისპირებით და არა საკვებისა და სხვა რესურსების დიფერენცირებული ექსპლუატაციით. მაგრამ კიდევ უფრო მობილურმა ცხოველებმა, შეიძლება გამოავლინონ მსგავსი შეჯახებითი კონკურენცია შემთხვევითი აგრესიული შეხვედრებისას. მაგალითად, მემინდვრიას (მცირე თავისებური მღრღნელები იცროტუს-ის გვარიდან) ორი სახეობა თავს იჩენს კლდის მთების რაიონში. დასავლეთ მონტანაში ნაცრისფერი მემინდვრია სახლობს როგორც მშრალ, ისე შედარებით ნოტიო საბინადრო გარემოებში, რომლებიც გარს აკრავს გუბურებსა და ნაკადებს მაშინ, როდესაც მთის მემინდვრია შეზღუდულია მხოლოდ მშრალი საბინადრო გარემოთი. როდესაც ნაცრისფერი მემინდვრია დაჭერილ და ჩამოშორებულ იქნა

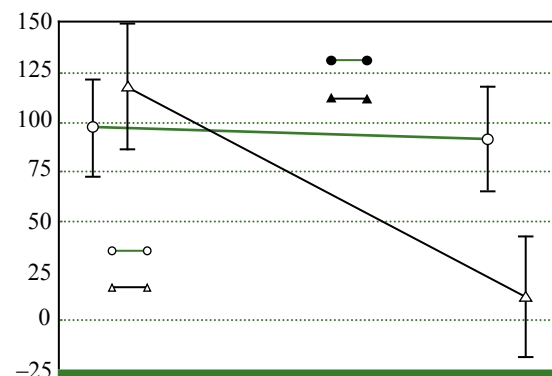
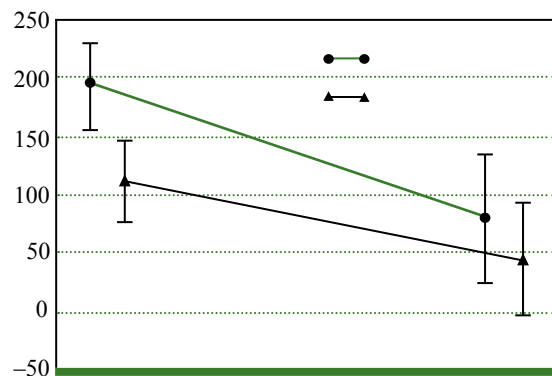


ნახ. 22-16 კოლიბრი მაზილია *saucerrottei*-ს და ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრების (*Chlorostilbon canivetii*) მიერ დახარჯული ენერგიის ოდენობა ($\mu\text{g l}^{-1} \text{hr}^{-1}$), რომლებიც იკვებდნენ ლაბორატორიული საქაროზას ხსნარით ინდივიდუალურად ან დაწყვილებული კონსპეციფიკურ (AA, CC) ან პეტეროსპეციფიკურ (AC, CA) ფრინველთან. ენერგიის ხარჯვა გაიზარდა ორივე ფრინველისთვის, როდესაც ისინი მეორე ფრინველთან იქნენ დაწყვილებული, მაგრამ ზრდა უფრო მეტი ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრებისთვის იყო. (From Tiebout 1993.)

ტენიანი საბინადრო გარემო არეალიდან, მთის მემინდვრებმა დაიწყეს აქ ჩამოსახლება გარშემო მშრალი არეალებიდან (Koplin and Hoffman 1968). სტოკერმა (1972) ჩაატარა დამატებითი ექსპერიმენტი მონტანას კიდეც ერთი არეალში. მშრალ საბინადრო გარემოში 9 დღიანი იძულებითი დამწყვდევის შემდეგ, რომელიც თავდაპირველად მხოლოდ მთიანი მემინდვრების მიერ იყო ათვისებული, ნაცრისფერმა მემინდვრებმა დაიწყეს ამ არეალის ათვისებაც. ისინი გარშემო ნოტიო არეალებიდან შემოვიდნენ. თითოეული სახეობა გამოდევნის მეორეს აგრესიულად საბინადრო გარემოდან ან თავს არიდებს იმ ადგილს, სადაც მეორე სახეობა არის გავრცელებული. ქცევის ორივე ტიპი, რომლებიც ფართოდ იჩენენ თავს მღრღნელებს შორის, ამკვეთრებენ საზღვრებს მჭიდრო ნათესაური კავშირის მქონე სახეობების ეკოლოგიურ გავრცელებას შორის (Grant 1972b, Heller 1971, Meredith 1977, Sheppard 1971).

ტროპიკული კოლიბრები გვთავაზობენ აგრესიული ქცევის, ტერიტორიულობის და შეტაკების შედარებითი მნიშვნელობის კიდევ ერთ მაგალითს სახეობათაშორის ბრძოლაში. უპირველესი გამოწვევა კოლიბრებისთვის არის თავიანთი დიდი ენერგეტიკული მოთხოვნილებების დაკმაყოფილება შედარებით დაბალი ენერგეტიკული რესურსების წყალობით: ყვავილოვანი ნექტრით. კოლიბრის სახეობებით მდიდარ ადგილებში, როგორცაა კოსტა-რიკა და ნეოტროპიკების სხვა ადგილები, განვითარდა მნიშვნელოვანი სახეობათაშორისი ცვლილება საფურაუო სტრატეგიაში, კერძოდ რეაქციებში საკვებისთვის ინტენსიურ კონკურენციაზე (Tiebout 1993).

კოლიბრი მაზილია საუცეროტტი, მაგალითად აქტიურად და აგრესიულად იცავს ყვავილების პეტჩებს საჭაერო ბრძოლის ტექნიკის გამოყენებით. ეს ქცევები მოითხოვენ მნიშვნელოვან ენერგიას, რომლისთვისაც ფრინველი მორფოლოგიურად მორგებულია, რადგანაც უკიდურესად შეუძლია ფრთების დატვირთვა. იგივე არეალში ბინადრობს შედარებით ნაკლებაგრესიული ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრი ჩჰლოროსტილობონ ცანივეტი, სახეობა, რომელიც ექსპლუატაციას უწევს დაუცველ იზოლირებულ პეტჩებს. ეს ორი სახეობა საკვებისთვის ასიმეტრიულად კონკურირებს და გამოვლინდა, რომ მაზილია საუცეროტტი-ს შეიძლება ძლიერი უარყოფითი გავლენა ჰქონდეს ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრის პოპულა-



ნახ. 22-17 ენერგიის შენახვის ($\mu\text{g l}^{-1} \text{hr}^{-1}$) ოდენობა დღის განმავლობაში კოლიბრი მაზილია საუცეროტტი-სა და ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრის *Chlorostilbon canivetii*-ს მაგალითზე, რომლებიც იკვებებიან ინდივიდუალურად ან წყვილში კონსპეციფიკურ ან პეტეროსპეციფიკურ ფრინველთან. (ა) ენერგიის შენახვის ტემპი დაბალია ორივე სახეობისთვის, როდესაც ისინი თავიანთი სახეობის მეორე ფრინველთან არიან დაწყვილებული. (ბ) აგრესიული *Amazilia saucerrottei*-ები გამოდევნიან ჩანგლისებრკუდიან კოლიბრებს საკვები ადგილებიდან, რითაც ინარჩუნებენ თავიანთ საკუთარ ენერგიის მარაგს ჩანგლისებრკუდიანი კოლიბრების ხარჯზე. (From Tiebout 1993.)

ციის ზომაზე, მისი გამოდევნით საკვების წყაროებიდან. მაზილია საუცეროტეი ასევე კონკურირებს შიდასახეობრივადც მაღალი სიმჭიდროვეების დრო (Feinsinger 1976).

თაიბოტმა (1993) შეისწავლა კონკურენციის მექანიზმები ამ ორ სახეობას შორის ლაბორატორულ ექსპერიმენტებში 24 საათიანი პერიოდის განმავლობაში. გაკეთდა ორივე სახეობის მარტომყოფი ფრინველების ქცევითი და ენერგეტიკული რეაქციების შედარება ორი სახეობის კონსპეციფიკური და ჰეტეროსპეციფიკური წყვილების იგივე რეაქციებთან. თაიბოტმა აღმოაჩინა, რომ ენერგიის ხარჯვა ($J\ g^{-1}\ h^{-1}$) იზრდებოდა, როდესაც ნებისმიერი სახეობის ფრინველები წყვილდებოდნენ ან კონსპეციფიკურ ან ჰეტეროსპეციფიკურ ინდივიდთან იმ დროის გამო, რომელიც მათ დახარჯეს საკვების წყაროს ძიებისთვის ფრენაში ან რესურსების დასაცავად აგრესიული ქცევის დროს (ნახ. 22-16). ჰეტეროსპეციფიკურ წყვილებში უფრო აგრესიული მაზილია საუცეროტეი-ები გამოდევნიან ჩანგლისებრკუდიან კოლიბრებს საკვების წყაროდან და ამრიგად, მათ შეუძლიათ, აინაზღაურონ ენერგიის მაღალი დანახარჯი და შეინარჩუნონ სხეულის მუდმივი მასა ექსპერიმენტის მსვლელობის განმავლობაში (ნახ. 22-17).

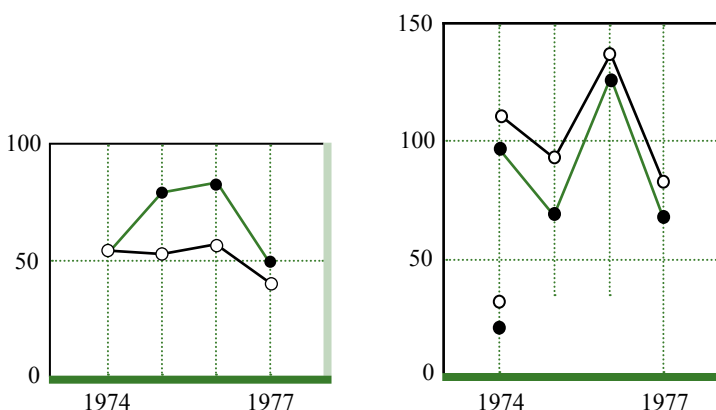
მართალია, ტერიტორიების დაცვა და სოციალური აგრესია თავს ხშირად იჩენს სახეობების შიგნით, ისინი ნაკლებად გავრცელებულია სახეობებს შორის, სადაც კონკურენცია უფრო ტიპურად თავს იჩენს რესურსთა ექსპლუატაციის სახით. რადგანაც ექსპლუატაციური კონკურენცია თავის ეფექტებს არაპირდაპირ გამოხატავს სხვადასხვა სახეობების დიფერენცირებული გადარჩენითა და რეპროდუქციით, მისი დადგენა შეიძლება ძნელი იყოს (Belovsky 1984, Kleeberger 1984, Lenski 1984). ხშირად ამგვარი კონკურენციის აღმოჩენის საუკეთესო გზა არის ერთ-ერთი კომპონენტი სახეობის ჩამოშორება და დარჩენილი სახეობის რეაქციაზე დაკვირვება.

დანჰემმა (1980) გამოიყენა ეს სტრატეგია ორი სახეობის ხვლიკის ინტერაქციითა გამოსაკვლევად ტეხასის შტატის ბიგ ბენდის ეროვნულ პარკში. კანიონის

ხვლიკი შცელოპორუს მერრიამი და ხის ხვლიკი როსაურუს ორნატუს, ორივე ეძებენ მწერებს საკვებად დიდი ქვების გაშლილ ზედაპირზე. დანჰემმა შეადგინა ექსპერიმენტული მაგალითი, რომლის დროსაც ერთი ან მეორე სახეობა ჩამოშორებული იქნა და შეადარა პოპულაციითა სიმჭიდროვეები, გადარჩენა, კვების ტემპები და სხეულის ზრდა იმ ადგილების ინდივიდების შესაბამის პარამეტრებს, სადაც არანაირი ცვლილება არ იყო განხორციელებული (საკონტროლო) ოთხნობიანი პერიოდის განმავლობაში 1974-1977 წლამდე.

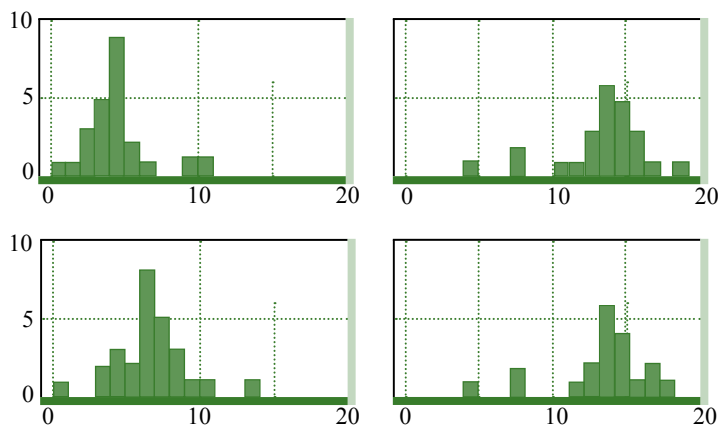
პოპულაციითა სიმჭიდროვეები საკონტროლო და ექსპერიმენტულ გარემოებში ნაჩვენებია ნახ. 22-18-ში. იქ, სადაც შცელოპორუს იქნა ჩამოშორებული, როსაურუს რიცხვი გაიზარდა საკონტროლო გარემოსთან შედარებით 1975-1976 წლების განმავლობაში. 1977 წელს არავითარი განსხვავება არ არსებობდა. ამისგან განსხვავებით, იქ, სადაც როსაურუს იქნა ჩამოშორებული, შცელოპორუს-ის პოპულაციამ არ მისცა არავითარი რეაქცია. აქაც ჩვენ ვხედავთ შესამჩნევ ასიმეტრიას ერთი სახეობის გავლენაში მეორეზე, სადაც შცელოპორუს ამკარად უკეთესი კონკურენტი აღმოჩნდა. ფლუქტუაციები შცელოპორუს-ის როგორც საკონტროლო, ისე ექსპერიმენტულ პოპულაციებში ახლოს იყო დაკავშირებული ნაღველიანობასთან (1975 და 1977 წლები მშრალი წლები იყო), რაც იმას ნიშნავდა, რომ ფიზიკურ ფაქტორებს უფრო სასტიკად შეუძლიათ, შეზღუდონ შცელოპორუს მაშინ, როდესაც კონკურენცია უფრო მკაცრად ზღუდავს როსაურუს-ს. ეს სიტუაცია გვახსენებს ალანუს-ისა და ჩჰტჰამალუს-ის შედარებით ეკოლოგიურ პოზიციებს მოქცევათაშორის ზონაში.

განსხვავება როსაურუს-ის ექსპერიმენტულ და საკონტროლო პოპულაციებს შორის დამატებით გულისხმობს, რომ კონკურენციის ინტენსივობა ვარირებს საკვების რესურსებთან ერთად. მაგალითად, ზრდასრული მამრი როსაურუს-ების კვების ტემპები მნიშვნელოვნად მაღალი იყო ექსპერიმენტულ მაგალითებში, საკონტროლოსთან შედარებით საკვების დაბალი ხელმისაწვდომობის პერიოდში, მაგრამ არა საკვების სიჭარბის დროს (ნახ. 22-19). ამრიგად მეორე



ნახ. 22-18 ორი სახეობის ხვლიკის პოპულაციები

(*Urosaurus ornatus* და *Sceloporus merriami*) არეალის თითო პეტტარზე, რომლებიდანაც ერთი ან მეორე სახეობა იქნა ჩამოშორებული და საკონტროლო სცენებზე, სადაც ორივე სახეობა ხელუხლებელი დარჩა. (ა) *Sceloporus*-ის არარსებობისას *Urosaurus*-ის რიცხვი გაიზარდა საკონტროლო სცენებზე მეტად. (ბ) *Sceloporus*-ის პოპულაციამ არანაირი რეაგირება არ მოახდინა *Urosaurus*-ის ჩამოშორებაზე. ეს შედეგები ნიშნავს, რომ ხვლიკების ორ სახეობას შორის ასიმეტრიული კონკურენცია არსებობს. (From Dunham 1980.)



ნახ. 22-19 ზრდასრული მამრი როსაურუს ორნატუს-ების კვების ტემპი ექსპერიმენტულ მაგალითზე, რომლიდანაც *Sceloporus merriami* იქნა ჩამოშორებული და ასევე არამანიპულირებულ საკონტროლო სცენებზე. ეს შედეგები გვკარნახობენ, რომ ამ სახეობებს შორის კონკურენციის ინტენსივობა უფრო დიდია მაშინ, როდესაც საკვები შეზღუდულია. (From Dunham 1980.)

სახეობის კონკურენტული ეფექტი შეიძლება გამო-სახულ იქნას მხოლოდ რესურსთა დაბალი ხელმისაწვ-დომობის პერიოდში (Wiens 1977).

სახეობებს შორის კონკურენციის საბოლოო საზომი არის მისი გავლენა ნაყოფიერებასა და გადარ-ჩენაზე. მონიშნული ინდივიდების ხელახლა დაჭერებმა გვიჩვენეს, რომ ზრდასრული შცელოპორუს-ები უფრო ხანგრძლივად ბინადრობდნენ მაგალითში, სავარაუ-დოდ შემცირებული კონკურენციის შედეგად, მაგრამ ასევე გვიჩვენეს, რომ ზრდასრული როსაურუს-ების სიცოცხლის ხანგრძლივობა შემცირდა, სავარაუდოდ გაზრდილი შიდასახეობრივი ბრძოლის გამო, რაც და-კავშირებული იყო მაღალ სიმჭიდროვესთან.

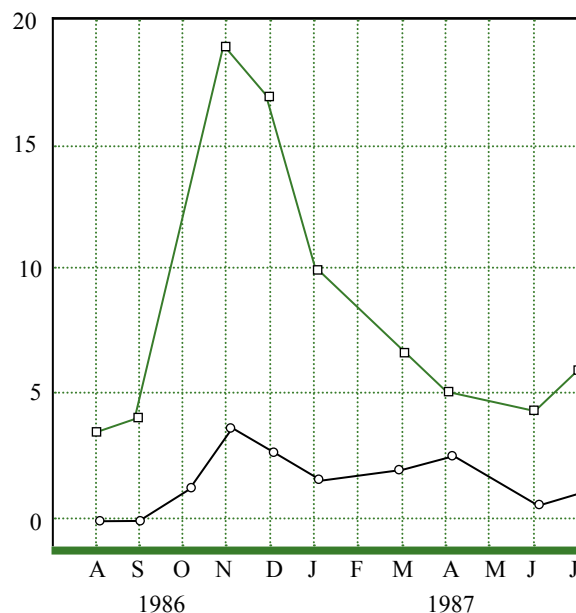
შიდასახეობრივი ბრძოლა ცხოველებში

შიდასახეობრივი ბრძოლა, ეჭვგარეშეა, მნიშ-ვნელოვანი ფაქტორია ცხოველთა პოპულაციების რეგულაციაში. თუმცა ცხოველთა გადაადგილებისა და მტაცებლობის გამართლებელი ეფექტები კიდევ უფრო ძნელს ხდის ექსპერიმენტულად ცხოველების შესწავლას, მცენარეებისგან განსხვავებით. მარტივი სისტემები, რომლებშიც არ არსებობენ მტაცებლები და სადაც რესურსები შემცირებულია მცირე რიცხ-ვამდე, საუკეთესო შესაძლებლობას გვთავაზობენ ცხოველებში შიდასახეობრივი ბრძოლის ბუნების გასაგებად. გამოქვაბულის ბზუალები (ეაპჰენოპს ტელლკამპფი) მამონტის ქვაბულში, კენტუკის შტატი, წარმოადგენენ ერთ ამგვარ სისტემას.

გრიფიტმა და პაულსონმა (1993) განახორციელეს შიდასახეობრივი ბრძოლის კვლევა ამ მწერებში. ქვაბ-ულის ბზუალებს არ ჰყავთ მნიშვნელოვანი მტაცებელი ან კონკურენტი და ისინი წარმოადგენენ ერთი რესურსის – ჭრიჭინასებრი ქვაბულის მწერების ადენოცუს სუბტერანეუს-ის კვერცხის ერთადერთ მომხმარე-ბლებს. ამ კვერცხებს ისინი თხრიან ნოტიო ქვიშიდან ქვაბულის ძირზე, სადაც მათ ზრდასრული ჭრიჭინები დებენ. კვერცხი წარმოადგენს შემზღუდავ რესურსს წლის უმეტეს დროს. საკვები ურთიერთობების სი-

მარტივსთან ერთად, ქვაბულის შინაგანი გარემო იმ-დენად ახლოსაა მუდმოვობასთან, რომ გარემოს მოქ-მედება სისტემაზე არსებითად უმნიშვნელოა.

20 წელზე მეტი ხნის დაკვირვებებზე დაყრდნობით გრიფიტი და პაულსონი მიიჩნევდნენ, რომ ბზუალები კონკურირებდნენ ერთმანეთთან როგორც კვერცხის მარაგის გამოლევი (ექსპლუატაციის კონკურენცია), ისე აქტიური და აგრესიული ჩარევით ერთმანეთის მიერ ქვიშიდან კვერცხის ამოღების პროცესში (ჩარე-ვის კონკურენცია). მათი დაკვირვებებისა და ექსპერ-იმენტების შედეგები მათ ჰიპოთეზას ამართლებენ. როდესაც ბზუალები ამოღებულ იქნა გალიების საშუ-



ნახ. 22-20 ურთიერთობა ქვაბულის ბზუალას *Neaphaenops tellkampfi*-ისა და ჭრიჭინა ადენოცუს სუბტერანეუს-ის ნაყოფი-ერებას (კვერცხი თითო მდედრზე) შორის. ბზუალები მხოლოდ ჭრიჭინას კვერცხებით იკვებებიან. ბზუალების ნაყოფიერება კორე-ლაციაში მოდის ჭრიჭინების ნაყოფიერებასთან. რაც იმას ნიშნავს, რომ ბზუალების პოპულაციის ზრდა პირდაპირ არის დაკავშირე-ბული არსებითი შემზღუდავი რესურსის ხელმისაწვდომობასთან. (From Griffith and Poulson 1993.)

ცხრილი 22-2

ბზუალების რიცხვი თითო თასში

რეაქციები	1		2		3	
	საშუალო	SD	საშუალო	SD	საშუალო	SD
თითო ბზუალას მიერ შეჭმული კვერცხები	1.00	0.0	0.69	0.53	0.09	0.13
ღრმულების სიღრმე (მმ)	11.9	1.54	8.8 ^b	0.82	5.5 ^c	1.59
თითო დღეს თითო ბზუალას გათხრილი ღრმული	0.50	0.20	0.38	0.18	0.10	0.03
დღეები კვერცხების საპოვნელად	5.6	3.9	7.9	4.0	10.3	4.5
ღროის % არა ფურაჟირებისას	25		50		62	

(From Griffith and Poulson 1993.)

აღებით ქვაბულის ძირის გარკვეული არეალებიდან, იქ ჭრიჭინების კვერცხების სიმჭიდროვე გაიზარდა იმავე ზომის სხვადაგილებთან შედარებით, სადაც ბზუალები განაგრძნობდნენ ფურაჟირებას. ამრიგად, ბზუალების ფურაჟირებას პირდაპირი გავლენა აქვს ჭრიჭინების კვერცხის სიჭარბეზე. ამასთან, ბზუალების ნაყოფიერება (კვერცხები/მდედრები) თან სდევს ჭრიჭინების ნაყოფიერებას (ნახ. 22-20), რაც გვიჩვენებს, რომ ბზუალების პოპულაციის ზრდა პირდაპირ არის დაკავშირებული შემზღუდავი რესურსების ხელმისაწვდომობასთან. ლაბორატორულ კვლევებში გრიფიტი და პაულსონი მანიპულირებდნენ ბზუალების სიმჭიდროვეებით ქვიშით სავსე თასში, რომლებიც ჭრიჭინას კვერცხის მუდმივ რაოდენობას შეიცავდა. მათ აღმოაჩინეს, რომ ბზუალების სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, ინდივიდუალური ბზუალას ფურაჟირების ეფექტურობა მცირდება. შეჯგუფებული ბზუალები თასებში ნაკლებ კვერცხს ჭამდნენ და ნაკლებ და უფრო მცირე სიღრმის ღრმულებს თხრიდნენ. მათ ასევე უფრო მეტი დღე სჭირდებოდათ კვერცხის მოძებნისთვის (ცხრილი 22-2). ეს შედეგი გულისხმობს, რომ შიდასახეობრივი ბრძოლა ქვაბულის ბზუალებში საოცრად მნიშვნელოვანია.

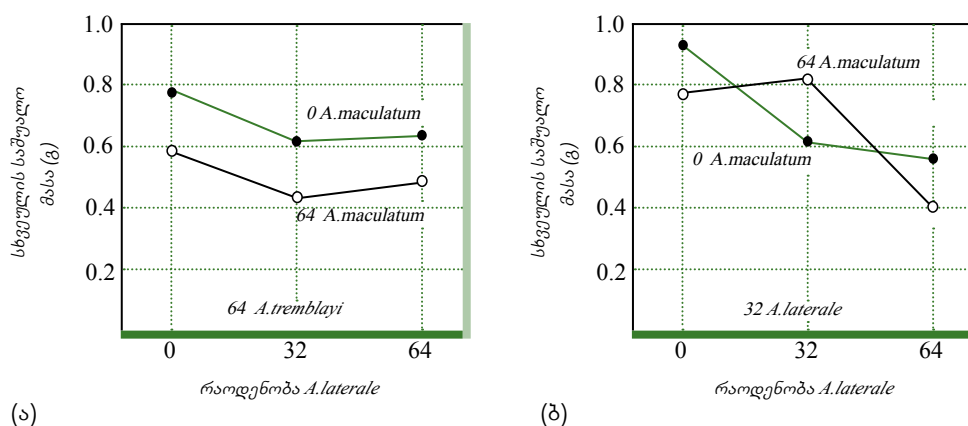
22.9 ინტერაქცია, უმაღლესი დონის კონკურენტებს შორის, უშუალოდ, შეცვალონ თანაარსებობის პირობები

აქამდე ჩვენი მსჯელობა პოპულაციათა ინტერაქციების შესახებ კონცენტრირებული იყო უპირველესად კონკურენტობის სახეობების წყვილებს შორის ინტერაქციებზე. მართლაც, ლოტკა-ვოლტერას კონკურენციის მოდელების მიხედვით, რომლებიც ჩვენ აქ წარმოგიდგინეთ, ყველა ინტერაქცია სახეობებს შორის მკაცრად ადითიური და დამოუკიდებელია სხვა სახეობების არსებობა-არარსებობისგან. ანუ, მხოლოდ ორი სახეობის ინტერაქციები (ij, ik, jk) არის გათვალისწინებული. მაგრამ ჩვენ შეიძლება მოველო-

დეთ, რომ ბუნებაში კონკურენტული ინტერაქციები მოიცავდნენ ორზე მეტ სახეობას. რა არის ცნობილი ამგვარი მაღალი რიგის ინტერაქციების შესახებ?

უილბური (1972) იკვლევდა მულტისახეობრივ ინტერაქციებს ექსპერიმენტალურად სამი სახეობის სალამანდრას (*Ambystoma*) მოუმწიფებელი ფაზების გაზრდის სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე (0, 32 და 64 ინდივიდი თითო გალიაში) გალიებში, რომლებიც მოიცავდნენ ბუნებრივი საბინადრო გარემოს ფრაგმენტებს გუბურას კიდეზე. სამივე სახეობა იქნა გაზრდილი ცალ-ცალკე და კომინაციაში ერთ ან ორივე სახეობასთან. უილბური ინიშნავდა გადარჩენას, კარგული პერიოდის სიგრძეს და მეტამორფოზაში მყოფთა მასას. მან გააანალიზა ამ რეაქციათა ცვლადები იმგვარად, რომ გამოეყვანა სტატისტიკური ეფექტები პოპულაციის სიმჭიდროვის ორ სხვა სახეობასთან კონკურენციის და ამ სამი სახეობის მომცველი ნები-სმიერი სხვა ინტერაქციის შედეგად.

უილბურმა აღმოაჩინა, რომ მულტისახეობრივი ინტერაქციები საკმაოდ მნიშვნელოვანი იყო. ნახ. 22-21ა-ში მრუდები წარმოადგენენ საშუალო ცვლილებას სხეულის მასაში 64 *A.tremblayi*-სთვის. ლატერალე-ს სამ სხვადასხვა და *A.maculatum*-ის ორ სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე. გრაფიკი გვიჩვენებს, რომ სხეულის მასა *A.tremblayi*-ის მეტამორფოზაში დაბალია ყოველთვის, როდესაც გარშემო არსებობს *A.maculatum*. ის ასევე გვიჩვენებს, რომ *A.laterale*-ს მზარდი სიმჭიდროვეს მცირე ეფექტი აქვს *A.tremblayi*-ს მეტამორფოზის სხეულის მასაზე. ლატერალე-ს რეაქცია კონკურენტების სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე გვიჩვენებს უფრო კომპლექსურ ხასიათს (ნახ. 22-21ბ). მეტამორფოზისას სხეულის ზომა ამ სახეობისთვის დამოკიდებულია ორივე მისი კონკურენტის სიმჭიდროვეზე. როდესაც სისტემაში არ არსებობს *A.maculatum*, სხეულის მასა მცირდება *A.tremblayi*-ს სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, რაც იმას აღნიშნავს, რომ *A.tremblayi*-ს აქვს კონკურენტული ეფექტი. თუმცა, როდესაც *A.maculatum* არსებობს, *A.laterale*-ს სხეულის მასის კლება თავს იჩენს *A.tremblayi*-ს მხოლოდ უმაღლეს სიმჭიდროვეზე (64 ინდივიდი), რაც იმას ნიშნავს, რომ



ნახ. 22-21 კონკურენციის ექსპერიმენტის შედეგები სალამანდრებს *Ambystoma tremblayi*-სა და *A. laterale*-ს შორის, როდესაც ისინი იმყოფებიან კიდე ერთი სალამანდრის *A. maculatum*-ის თანდასწრებისას. (ა) სხვეულის საშუალო მასა მეტამორფოზისას *A. tremblayi*-ს 64 ინდივიდისთვის *A. laterale*-ს მეზობლობის სამ სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე (0, 32 და 64) და .მაცულატუმის ორ სიმჭიდროვეზე (მწვანე ხაზი 0; ნაცრისფერი ხაზი 64). როდესაც .მაცულატუმ არის მახლობლად, *A. tremblayi*-ს სხვეულის მასა დაბალია *A. laterale*-ს ყველა სიმჭიდროვეზე. (ბ) საშუალო სხვეულის მასა მეტამორფოზისას *A. laterale*-ს 32 ინდივიდისთვის *A. tremblayi*-ს სამ სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე (0, 32, 64) და *A. maculatum*-ის ორ სხვადასხვა სიმჭიდროვეზე (მწვანე ხაზი 0; ნაცრისფერი ხაზი 64). (From Wilbur 1972.)

A. tremblayi-ს *A. laterale*-ზე კონკურენტულ ეფექტზე გარკვეულ გავლენას ახდენს კონკურენცია *A. tremblayi*-სა და *A. maculatum*-ს შორის. ამგვარი კომპლექსური ინტერაქციები ბუნებაში სავარაუდოდ საკმაოდ ხშირია.

ნილის (1974) ოთხი სახეობის მტკნარი წყლის კიბოსებრთა ოჯახის წარმომადგენელს (ყალელლა, *Ceriodaphnia*, ლონელლა და *Simocephalus*) შორის კონკურენციის კვლევამ პირდაპირ გვიჩვენა, რომ ერთ სახეობას შეუძლია, გავლენა მოახდინოს ორი სხვა პოპულაციის შორის არსებულ ინტერაქციაზე. ნილი კიბოსებრთა სახეობებს დიეტაზე ამყოფებდა, რომელიც შედგებოდა წყალცენარეებისგან 1500მლ ლაბორატორულ მიკროკოსმებში. მან განსაზღვრა წონასწორობის სიმჭიდროვეები თითოეული სახეობისთვის 2-4 თვის შემდეგ დანარჩენი სამი სახეობიდან თითოს თანდასწრებით (ორსახეობიანი ინტერაქცია), დანარჩენი სახეობებიდან ორთან კომბინაციაში (სამ-მხრივი ინტერაქცია) და სამივე დანარჩენ სახეობასთან ერთად (ოთხმხრივი ინტერაქცია). მისმა ექსპერიმენტებმა გამოავლინა კონკურენციის ასიმეტრიული კოეფიციენტები მრავალ შემთხვევაში. მაგალითად, ყალელლა-ზე მცირე გავლენას ახდენდა კონკურენცია ნებისმიერი სხვა სახეობისგან, მისი რაოდენობა არ იცვლებოდა (დიაპაზონი 312-331) იმის მიუხედავად, თუ რომელ სხვა სახეობასთან ერთად იქნა ის გაზრდილი. ამისგან განსხვავებით, კონკურენციამ ყალელლას-თან მნიშვნელოვნად შეამცირა სამივე სხვა სახეობის განწონასწორებული პოპულაციები. ამრიგად, მანამ, სანამ კოეფიციენტები აი ახლოს იყო ნულთან, აი-ის სიდიდეები საკმაოდ დიდი იყო.

მულტისახეობიანი ინტერაქციების კითხვების შესაბამისად ორ სახეობას შორის კონკურენციის საბოლოო შედეგზე უდიდეს გავლენას ახდენს მესამე.

როდესაც ჩერიოდაპჰნია ($C; N \square = 294$) ჩამოშორებულ იქნა ოთხსახეობიანი სისტემიდან, *Alonella*-ს (*A*) პოპულაცია გაიზარდა 197 ინდივიდით ($614 - 417 = 197$). კონკურენციის კოეფიციენტები გამოითვალეს, რომ იყო $a_{AC} = 0.67$ *Simocephalus*-ს (*S*) და ყალელლა-ს თანდასწრებისას, ხოლო $a_{AS} = 0.29$ *C*-სა და *H*-ს თანდასწრებისას. კონკურენცია *Ceriodaphnia*-სა და *Alonella*-ს შორის რომ ყოფილიყო დამოუკიდებელი *Simocephalus*-სა და *Alonella*-ს შორის კონკურენციისგან, *Alonella*-ს ზრდა ორივე სხვა სახეობის არარსებობის პირობებში გაუტოლდებოდა იმ ზრდის ჯამს, როდესაც *Ceriodaphnia* და *Simocephalus* ინდივიდუალურად იქნა ჩამოშორებული. ანუ $197 + 14 = 211$. ნილმა აღმოაჩინა, რომ ორივეს ჩამოშორება იწვევდა *Alonella*-ს ზრდას 322 ინდივიდით ($739 - 417$). ასე რომ, a_{AC} და a_{AS} არ იყვნენ მკაცრად ადითიურები და ხაზოვანი. როდესაც ურთიერთობა $Y = f(X)$ ხაზოვანია, ის შეიძლება აღწერილი იქნას როგორც $Y = a + bX$. როდესაც ეს ურთიერთობა ხაზოვანი არ არის, მისი აღწერა მოითხოვს მაღალი რიგის და მულტისახეობის ელემენტებს ($X_2, X_3, XZ, \dots$). ამგვარი ინტერაქციების საბოლოო შედეგის წინასწარი განსაზღვრა შეუძლებელია მკაცრად სწორხაზოვანი ლოტკა-ვოლტერას მოდელების საშუალებით.

a_{AC} -სა და a_{AS} -ს შედარებით *Hyalella*-ს (+*H*) არსებობისას და მისი არარსებობისას (-*H*) ჩვენ შეგვიძლია, განვსაჯოთ მოახდენს თუ არა ამ ორს შორის ინტერაქციებზე გავლენას მესამე სახეობა. *Hualellas*-ს გარეშე $a_{AC}(-H) = 1.47$ და $a_{AS}(-H) = -0.072$, რაც სავარაუდოდ დიდად არ განსხვავდება 0-სგან. თუმცა ეს სიდიდეები განსხვავდება $a_{AC}(+H) = 0.67$ და $a_{AS}(+H) = 0.92$. ამრიგად, სამმხრივი ინტერაქციები სისტემისთვის მნიშვნელოვანია და არამიზანშეწონილი იქნება ორსახეობიანი კონკურენციიდან მიღებული კონკურენ-

ციის მარტივი კოეფიციენტების ექსტრაპოლიტირება უფრო რთული ოთხსახეობიანი სისტემის წინასწარ განსაჭვრეტად.

ზემოთ მიმდინარე დისკუსიაში მოყვანილი სამუშაო მიმდინარეობდა მოსაზრებით, რომ რეაქციები სიმჭიდროვეზე სახეობებში და მათ შორის ხაზოვანია, ლოტკა-ვოლტერას მოდელების ძირითადი მოსაზრება. ამგვარი მოსაზრება რომ ზედმეტად ამარტივებს ბუნებას, ფართოდ აღიარებულია. ემლენმა (1984) ხაზი გაუსვა ამას, როდესაც გამოთქვა აზრი, რომ „ალბათ ოპტიმისტურია კონკურენციის ინტენსივობაში ადითიურობის იმედის ქონა“. პომერანთცმა და ტომასმა (1981) მიიჩნიეს, რომ კომპლექსურ სისტემებში მოჩვენებითულტისახეობიანი და მაღალი რიგის ინტერაქციები უბრალოდ გამოწვეული შეიძლება ყოფილიყო სიმჭიდროვეზე პოპულაციის ზრდის რეაქ-

ციაში არსებული არასწორხაზოვნებით. ჩვენ არასწორხაზოვანი მოდელების დეტალებს სხვა ავტორებს დავეუტოვებთ.

22.10 მომხმარებლავს შეუძლიათ, გავლენა მოახდინონ რასურსთა პოპულაციას შორის არსებული კონკურენტული ინტერაქციების საბოლოო შედეგებზე

ჩვენ ვნახავთ 24-ე თავში, რომ მძოველობას შეუძლია, შეინარჩუნოს სათიბ მიწებში მცენარეების მაღალი მრავალფეროვნება (Harper 1969, 1977). მძოველების არარსებობის პირობებში დომინანტი კონკურენტები სწრაფად იზრდება და გამოდევნის სხვებს. მსგავსი



შედეგები იქნა მიღებული ექსპერიმენტებიდან ზღვის წყალმცენარეთა თანასაზოგადოების, მოლუსკების, ლოკოკინებისა და ზღვის ზღარბების კვების შედეგად (Lubchenco 1978, Paine and Vadas 1969, Witman 1987). ეს კვლევები აღნიშნავს, რომ მომხმარებლებს ძლიერი გავლენა აქვთ კონკურენციის საბოლოო შედეგის ფორმირებაზე.

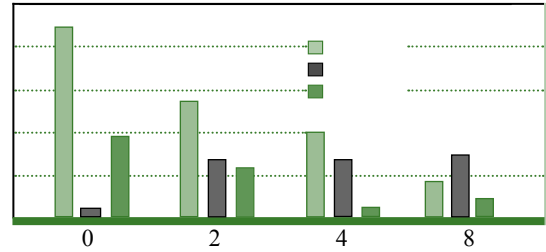
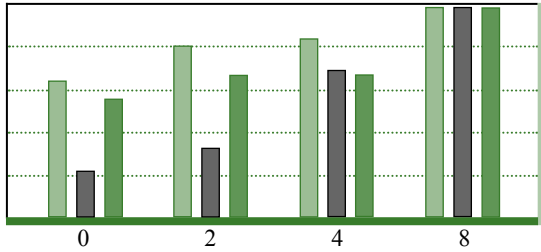
პაინის ნაშრომი (1966, 1974) გაშლილქვიან სანაპიროზე ვაშინგტონის შტატში კლასიკურ კვლევას წარმოადგენს. მოქცევათაშორის ზონაში, ამ საბინადრო გარემოში კიბოების რამდენიმე სახეობა, მიდიები, მოლუსკები და ქიტონები დომინირებენ. ისინი წარმოადგენენ ზღვის ვარსკვლავის ისასტერ –ის საკვებს (ნახ. 22-22). 8 მეტრის სიგრძისა და ვერტიკალურად ორი მეტრის სიმაღლის საკვლევი ადგილი გათავისუფლებულ იქნა ზღვის ვარსკვლავებისგან მათი ფიზიკურად ჩამოშორებით. გვერდით მდებარე არეალი ხელუხლებლად იქნა დატოვებული. ზღვის ვარსკვლავის ჩამოშორების შემდეგ, მსხვერპლი სახეობების რაოდენობა ექსპერიმენტალურ სცენაზე სწრაფად შემცირდა 15-დან კვლევის დასაწყისში, 8-მდე მისი დასრულებისთვის. სახეობის რაოდენობაში მომხდარი ეს კლება მოხდა იმ დროს, როდესაც კიბოებისა და მიდიების პოპულაციები გაიზარდა და გამოდევნეს მრავალი

სხვა სახეობა. პაინმა დაასკვნა, რომ ზღვის ვარსკვლავის მტაცებლური გავლენა კიბოებსა და მიდიებზე ინარჩუნებდა ამ პოპულაციებს საკმარისად დაბალ დონეზე იმისთვის, რომ ხელი შეეშალა მათთვის სხვა სახეობების გამოდევნაში, რითაც ინარჩუნებდნენ არეალში სახეობათა მაღალ მრავალფეროვნებას. ზღვის ვარსკვლავი ცანტჰასტერ-ის მსგავსად, აძლიერებს ცენტრალური ამერიკის წყნარი ოკეანის სანაპიროსთან მდებარე კორალური რიფების მრავალფეროვნებას მარჯნის სახეობის ოცილოპორა-ს მოხმარებით, რომელიც წინააღმდეგ შემთხვევაში გამოდევნიდა სხვა სახეობებს (ნახ. 22-23) (Porter 1972b, 1974).

დაკვირვებისთვის ხელოვნურად შექმნილ ადგილზე არსებულ თანასაზოგადოებაზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში პ.მორინმა (1981) გვიჩვენა, რომ მტაცებელ სალამანდრებს შეუძლიათ, შეცვალონ კონკურენციის საბოლოო შედეგი ბაყაყისა და გომბეშოს თავკომბალებს შორის. მორინმა თითოეულ ექსპერიმენტულ ადგილზე ჩაფლა გომბეშო შცაპჰიოპუს ჰოლბროოკი-ის 200 ქვირითი, ბაყაყი (ყლა ცრუციფერ)-ის 300 ქვირითი და კიდევ 300 სამხრეთის გომბეშო ფო ტერრესტრის-ისა. გუბურებისთვის მეტი რეალობის მისანიჭებლად, მან დაუმატა 0, 2, 4 ან 8 მტაცებელი ტრიტონი ოტოპჰტჰალმუს ვირიდესცენს.



ნახ. 22-23 ზღვის ვარსკვლავი ცანტჰასტერ მოიხმარს კორალის თავს პანამაში. (ჯ.ე.პორტერის ნაბოძები, from Porter 1972b.)



ნახ. 22-24 მტაცებლობის ეფექტები სამი სახეობის ბაყაყისა და თავკომბალების თავკომბალების (ა) მეტამორფოზის დროს არსებულ წონასა და (ბ) გადარჩენაზე ხელოვნურ გუბურებში. (From Morin 1981.)

მტაცებელი ტრიტონების არარსებობისას, შცაპპიოპუს-ის გომბეშოები სწრაფად იზრდებოდნენ, ჰქონდათ გადარჩენის კარგი უნარი და დომინირებდნენ გუბურებში უფო-ს მცირე რაოდენობასთან ერთად, ყლა-ს თავკომბალები მთლიანად იქნა გამოდევნილი (ნახ. 22-24). ოტოპტკალმუს-ებს, როგორც ჩანს, ურჩევნიათ გომბეშოთა თავკომბალები და როდესაც მორინმა გაზარდა გუბურებში მტაცებლების რიცხვი, როგორც შცაპპიოპუს-ების, ისე უფო-ს რაოდენობა შესამჩნევად შემცირდა. გუბურაში გომბეშოების რაოდენობის შემცირებით გაიზარდა საკვების რაოდენობა, ყლა-ს თავკომბალების გადარჩენა და ზრდა საოცრად გამოსწორდა, ისევე, როგორც გადარჩენილი შცაპპიოპუს-ებისა და უფო-ს თავკომბალების.

მტაცებლობის გარდა, სიკვდილის გამომწვევ სხვა წყაროებსაც ასევე შეუძლიათ, გააძლიერონ თანაარსებობა (Witman 1987, Huston 1994). კერძოდ, უსწორმასწორო სანაპიროებზე ტალღების მიერ გამოწვეული ფიზიკური გაღიზიანება და მოტივტივე ყინულისა და მორების დარტყმები აგდებენ ინდივიდებს ან მთლიანად პოპულაციებს ქვებიდან. ახლად გათავისუფლებული სივრცე ხელმისაწვდომი ხდება კოლონიზაციისთვის იმ სახეობებისთვის, რომლებიც თანაბარ პირობებში ცუდი კონკურენტები არიან. მიუხედავად იმისა, რომ ისინი საბოლოო ჯამში გამოიძევნება გარკვეული პეტჩიდან, როდესაც მათ აღმატებული კონკურენტის სახეობა ზრდაში გადასწრებს, დაქვემდებარებული კონკურენტები მაინც შეიძლება შენარჩუნდნენ ფართო არეალის ფარგლებში, როდესაც პეტჩები მუდმივად ხელმისაწვდომი ხდება ხოლმე ახალი კოლონიზაციისთვის.

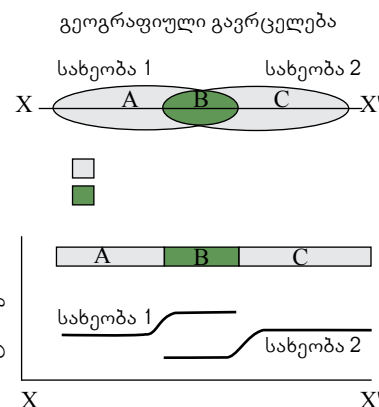
22.11 კონკურენტისა და უპასუხი, გამოიწვევს კონკურენტთა ეკოლოგიური დივერგენცია

მეშვიდე თავში ჩვენ ხაზი გავუსვით ბიოლოგიური ინტერაქციების, როგორც ბუნებაში სელექციური ძალის მნიშვნელობას. წარმოადგენს თუ არა კონკურენცია ამგვარ ძალას? თუ წარმოადგენს, ჩვენ უნდა მოვიძიოთ იმის დამამტკიცებელი საბუთები ბუნებაში, რომ კონკურენტებმა ნაწილობრივ ჩამოაყალიბეს სხ-

ვების ადაპტაციები. ჩვენ უნდა ვეძიოთ ამგვარი საბუთები იმ გზებში, რომლითაც სახეობები იყენებენ რესურსებს თავიანთ გარემოში.

მონათესავე სახეობები, რომლებიც ერთად ბინდრობენ ერთ ადგილას, შეიძლება განსხვავდებოდნენ იმით, თუ როგორ იყენებენ ისინი გარემოს (მაგალითად სხვადასხვა საკვები რესურსების გამოყენებით). ეს განსხვავებები, რომლებიც გამოვლენილია მათ მორფოლოგიასა და ქცევაში, შეიძლება წარმოშობილი იყოს ორი გზით. პირველი, ქცევები და მორფოლოგიური მახასიათებლები, რომლებიც განასხვავებენ ერთ სახეობას მეორისგან, შეიძლება ჩამოყალიბებულ იქნას სელექციური მოქმედებით, რაც თავის მხრივ გამოწვეულია სახეობებს შორის ინტერაქციებით, როგორცაა მაგალითად, კონკურენცია. ამგვარი განსხვავებების ალტერნატიული ახსნა არის ის, რომ თითოეული სახეობა ადაპტირებული ხდება სხვადასხვა რესურსებისადმი სხვადასხვა ადგილას და როდესაც მათი პოპულაციები თანდათან შეხებაში მოდიან ერთმანეთთან გავრცელების არეალების გაფართოების შედეგად, ეს ეკოლოგიური განსხვავებები რჩება (იხ. ნაწილი 26.6).

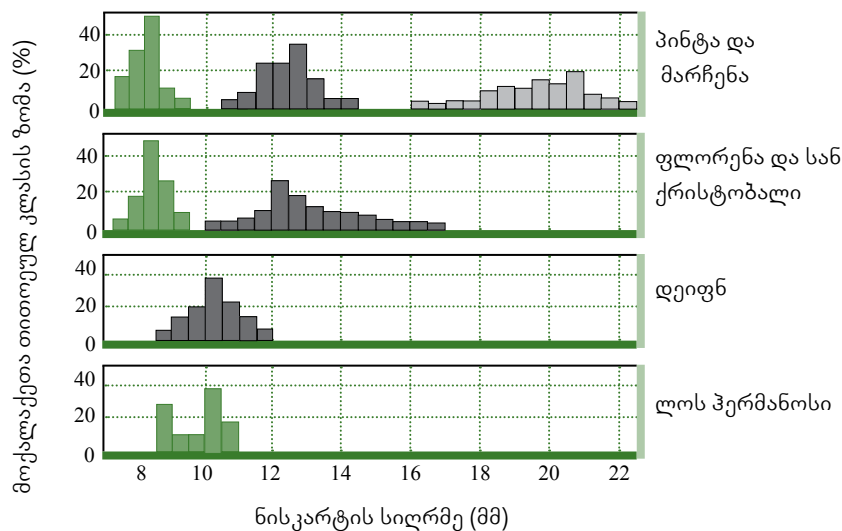
ამ ალტერნატივებს შორის განსხვავების პოვნა შესაძლებელია სახეობათა ეკოლოგიის განხილვით იმ



ნახ. 22-25 თვისობრივი ძერის ფენომენი, რომელშიც ორი, მჭიდროდ დაკავშირებული სახეობის მახასიათებელი შტრიხები უფრო განსხვავდება ერთმანეთისგან იქ, სადაც ისინი სიმპატრიას იჩენენ თავს, ვიდრე მათი გეოგრაფიული გავრცელების არეალის ალოპატრიულ ნაწილებში.



ნახ. 22-26 გალაპაგოსის რამდენიმე კუნძულზე მოპინდრე მინის სკვინჩების (*Geospiza*) პოპულაციებში სხვადასხვა ზომის ნისკარტის მქონე ინიდიდების პროპორცია. ეს შესაძლო მაგალითია თვისობრივი ძვრისა. (After Lack 1947.)



არეალში, სადაც კონკურენტი არ არსებობს. როდესაც ორი სახეობა თანაარსებობს ერთსა და იმავე გეოგრაფიულ არეალში, ისინი მიჩნეულია სიმპატრიულებად. როდესაც მათი გავრცელება არ მოდის შეხებაში ერთმანეთთან, მათ ალოპატრიულები ეწოდებათ. ტერმინი „სიმპატრია“ და „ალოპატრია“ ასევე შეიძლება გამოყენებულ იქნას სახეობათა გავრცელების არეალის სხვადასხვა ნაწილისთვის და ნაწილობრივ გადაფარვადი გავრცელებისთვის. ვთქვათ, პირველი სახეობა თავს იჩენს A-სა და B-ში, ხოლო მეორე სახეობა B-სა და C არეალებში. ორი სახეობის პოპულაცია არეალში იქნება სიმპატრიული, ხოლო პირველი სახეობის პოპულაცია არეალში და მეორე სახეობის პოპულაცია C-ში ალოპატრიულები. თუ არეალებს A, და C ყველას მსგავსი გარემო პირობები და საბინადრო გარემო აქვთ და თუ კონკრეტული დივერგენციას იწვევს, ჩვენ უნდა მოველოდეთ, რომ სიმპატრიული პირველი და მეორე სახეობა არეალში ერთმანეთისგან უფრო განსხვავებული იქნება, ვიდრე ალოპატრიული სახეობები A-სა და C არეალებში (ნახ. 22-25). ამ ფენომენს ეწოდება ხასიათობრივი ძვრა. ეკოლოგები ვერ თანხმდებიან თვისობრივი ძვრის დომინირების შესახებ ბუნებაში (რტჰურ 1982, თაპერ ანდ ჩასე 1985).

მთელი რიგი მაგალითებისა ეთანხმება თვისობრივი ძვრის ბუნებას, რომელთაგან ერთ-ერთი მოიცავს მინის სკვინჩებს (ეოსპიზა) გალაპაგოსის კუნძულებზე (იხ. თავი 14). კუნძულებზე სკვინჩას რამდენიმე სახეობაა, რომლებსაც, როგორც წესი, სხვადასხვა ზომის ნისკარტი აქვთ. ეს გამოწვეულია მათი უპირატესი საკვების განსხვავებული დიაპაზონით. მაგალითად,

მერჩენასა და პინტას კუნძულებზე ნისკარტის სამი განსხვავებული ზომის რეზიდენტული სახეობის მინის სკვინჩების გავრცელების არეალები არ მოდიან გადაფარვაში ერთმანეთთან (ნახ. 22-26). ფლორენასა და სან კრისტობალზე ორი რეზიდენტული სახეობასაც – .ფულიგინოსა და *G. fortis* – აქვთ სხვადასხვა ზომის ნისკარტები, თუმცა იქ, სადაც .ფორტის მარტო იჩენს თავს, მისი ნისკარტი საშუალო ზომისაა ფლორენასა და სან კრისტობალის კუნძულზე არსებული სახეობების ნისკარტების ზომებთან შედარებით. ლოს ერმანოსის კუნძულზე .ფულიგინოსა თავს მარტო იჩენს და მისი ნისკარტი საშუალო ზომისაა.

გალაპაგოსის კუნძულების მინის სკვინჩები ასახევენ კონკურენციის განმასხვავებელ გავლენას არქიპელაგში მცირე კუნძულებზე ამ სახეობების შემთხვევითი გავრცელების გამო: ზოგიერთ კუნძულზე ორი ან სამი სახეობა ბინადრობს და ზოგზე მხოლოდ ერთი. მრავალ სხვა შემთხვევაში ძნელია, იცოდეს განსხვავება სახეობებს შორის წარმოიშვა მათ შორის კონკურენციის გამო თუ იმიტომ, რომ სახეობებმა ევოლუცია განიცადეს სხვადასხვა ადგილებში სხვადასხვა გარემო ფაქტორების მიერ განხორციელებული გადარჩევის საპასუხოდ და შემდეგ შეინარჩუნეს თავიანთი განსხვავებები, როდესაც მათმა პოპულაციებმა განაახლეს კონტაქტი. შემთხვევათა უმრავლესობაში, ცხადია, ის გენეტიკური განსხვავებები, რომლებიც იწვევენ სახეობათა წარმოშობას, თავს იჩენენ ალოპატრიაში. მაშინ, რატომ არ არსებობს განსხვავებები, რომლებიც საშუალებას აძლევს სახეობებს, თავიდან აიცილონ ძლიერი კონკურენცია? ნებისმიერ შემთხვევაში,

თანაარსებობა დამოკიდებულია სახეობებს შორის ეკოლოგიური განსხვავების გარკვეულ ხარისხზე, მიიღწევა ის ალოპატრიულად, თუ როგორც კონკურენციის ევოლუციური შედეგი სიმპატრიაში. 25-ე თავში ჩვენ უფრო დეტალურად განვიხილავთ ურთიერთმოქმედი პოპულაციების ევოლუციურ რეაქციებს.

ამ თავში ჩვენ ვნახეთ, რომ კონკურენცია თავს იჩენს ბუნებაში და შეიძლება მას ჰქოდეს დრამატული გავლენა კონკურირებადი სახეობების პოპუ-

ლაციებზე. ჩვენ ასევე ვნახეთ, რომ ეს უფრო კომპლექსური პროცესია, რომელიც სხვადასხვანაირად ზემოქმედებს პოპულაციებზე და ხანდახან ძნელი აღმოსაჩენია. ჩვენ ხელახლა მივუბრუნდებით ამ მონაზრებებს კონკურენციის შესახებ, როდესაც ჩვენ განვიხილავთ ფაქტორებს, რომლებიც არეგულირებენ ბიოლოგიურ მრავალფეროვნებას თანასაზოგადოებებში 29-ე თავში.

დასკვნა

1. ხანდახან ძნელია კონკურენციის დაკვირვება ბუნებაში და საჭიროა ფრთხილი ექსპერიმენტები იმის განსასაზღვრად, იჩენს თუ არა ის თავს. ადრეული 1960-იანი წლებიდან ეკოლოგებმა ჩაატარეს მთელი რიგი სავსე კვლევები, რომლებიც შედეგინილი იყო ბუნებრივი პოპულაციების ზომებზე კონკურენციის გავლენის დასადგენად.

2. იმ მექანიზმების მიხედვით, რომელთა საშუალებითაც კონკურენცია თავს იჩენს, ანსხვავებენ მოხმარებით, დასწრებით, ჰიპერტროფულ, ქიმიურ, ტერიტორიულ და შეხვედრის კონკურენციებს. პირველი, როგორც წესი, კლასიფიცირდება როგორც ექსპლუატაციური კონკურენცია, ხოლო ბოლო სამი როგორც შეტაკების კონკურენცია. დასწრებითი და ჰიპერტროფული კონკურენციები დაფუძნებულია სივრცისა და განახლებადი რესურსების მოხმარებზე, მაგრამ მოიცავენ მჭიდრო კონტაქტს კონკურირებად ინდივიდებს შორის. ქიმიურმა კონკურენციამ, ანუ ალელოპათიამ მნიშვნელოვანი ყურადღება დაიმსახურა. ალელოპათია თავს იჩენს, როდესაც ერთი ინდივიდი იყენებს ქიმიკატებს სხვისთვის ზიანის მისაყენებლად. ესაა ფენომენი, რომელიც ყველაზე ფართოდ ხმელეთის მცენარეებში გვხვდება.

3. პარაზიტების კონტროლის პროგრამებში ერთი შემოყვანილი პარაზიტის გაქრობა, რაც მოყვება მეორის შემოყვანას, კონკურენციის არაპირდაპირ სამხილებს წარმოადგენს.

4. ხეების ზოგი სახეობის გაძლიერებული ზრდის ტემპები, რომლებიც მოჰყვებიან სხვა სახეობების ჩამოშორებას, წარმოადგენს მცენარეებს შორის სინათლის, წყლისა და საკვები ნივთიერებებისთვის კონკურენციის პირდაპირ დამამტკიცებელ საბუთს. ტრანსპლანტაციის ექსპერიმენტები მცირე ზომის მცენარეთა სახეობებზე, რომლებიც ქმნიან ცვალებად პირობებს შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლისთვის, ხშირად გვიჩვენებენ შიდასახეობრივი ბრძოლის გასაოცარ ეფექტებს.

5. კონკურენცია მცენარეებს შორის მოიცავს

კონკურენციას მცენარის მიწისქვედა ნაწილებს შორის, ე.წ. ფსევს კონკურენციას და მის მიწის ზედა ნაწილებს შორის, რასაც ტოტების კონკურენცია ეწოდება.

6. კონკურენციის ეფექტები შეიძლება განსხვავდებოდეს თითოეული კონკურირებადი პოპულაციისთვის. ამ ფენომენს ასიმეტრიული კონკურენცია ეწოდება. მცენარეებში ფესვების კონკურენცია, როგორც წესი, სიმეტრიულია მაშინ, როდესაც ტოტების კონკურენცია ასიმეტრიულია.

7. მცენარეთა კონკურენციის შეწავლის საერთო მეთოდი არის ჩანაცვლების ექსპერიმენტი, რაც განავითარა ქ.თ. დე უიტმა, რომელშიც მცენარეთა ორი სახეობის შეფარდება ცვალებადია, მაგრამ მთლიანი სიმჭიდროვე მუდმივად ნარჩუნდება. შედეგები ასახულია ჩანაცვლების სერიათა დიაგრამაზე, რომელშიც შესაძლებელია შიდასახეობრივი და სახეობათაშორისი ბრძოლის შედარებითი ძალების დანახვა. ექსპერიმენტებმა შვრიებზე (ვენა) და სხვა მცენარეებზე გვიჩვენა ძლიერი ასიმეტრია სახეობათაშორის ბრძოლაში.

8. ჩამოშორების ექსპერიმენტებმა, რომლებიც მოიცავენ მოქცევათაშორისი ზონის უზერხემლოებს, გვიჩვენებს ძლიერი კონკურენცია სივრცის დამკავებელ ისეთ ცხოველებს შორის, როგორიცაა კიბოები, მიდიები და ა.შ. კონკურენციული გამორიცხვა მიიღწევა პირდაპირი ფიზიკური ინტერაქციებით.

9. ექსპლუატაციური კონკურენცია ყველაზე კარგად დემონსტრირებულია კვლევებში, რომლებიც გვიჩვენებენ შესაბამის ცვლილებებს რესურსთა დონეებში, რომლებიც თან სდევნენ ერთი სახეობის დემოგრაფიულ რეაქციებს კონკურენტის ჩამოშორების შემდეგ.

10. კომპლექსური კონკურენტული ინტერაქციები თავს იჩენენ შემთხვევებში, სადაც ორზე მეტი სახეობა კონკურირებს რესურსებისთვის. ამგვარ შემთხვევებში, კონკურენტების გარკვეულ წყვილს შორის არსებული კონკურენციის საბოლოო შედეგი შეიძლე-

ბა განსხვავებული იყოს მესამე კონკურენტის არსებობისას, ვიდრე მაშინ, როდესაც მესამე კონკურენტი არ არსებობს.

11. როდესაც კონკურირებადი სახეობების ჯგუფებზე ნადირობს საერთო მტაცებელი, ისინი თანაარსებობენ რადგან მტაცებლის საქმიანობა ინარჩუნებს უძლიერესი კონკურენტების პოპულაციათა დონეებს იმ დონის ქვემოთ, რომელზეც კონკურენტულ გამორიცხვას ექნებოდა ადგილი. ამგვარად მტაცებლობა მოქმედებს როგორც გამლიზიანებელი.

12. სახეობებს, რომლებიც ბინადრობენ ერთსა და იმავე ადგილას, სიმპატრიული დიაპაზონები აქვთ. სახეობებს, რომლებიც გეოგრაფიულად იზოლირებულია, ალოპატრიული დიაპაზონები აქვთ. მჭიდროდ დაკავშირებული სიმპატრიული სახეობები შეიძლება განსხვავდებოდნენ მორფოლოგიასა და ქცევაში, ამ ფენომენს ხასიათობრივი ძვრა ეწოდება. ზოგიერთმა მიიჩნია, რომ კონკურენტული ინტერაქციები იწვევენ თვისობრივ ძვრას.

სავარჯიშოები

1. შეადგინეთ სია თქვენი საცხოვრებელი ადგილის მახლობელი ბუნებრივი გარემოს ოთხი შემთხვევისა, სადაც სახეობათაშორის ბრძოლაზე შეიძლება რაღაც გავლენა ხორციელდებოდეს. შექმენით ექსპერიმენტი, რათა გამოსცადოთ ერთ-ერთ შემთხვევაში კონკურენტის არსებობა.

2. თუ კონკურენტულმა გამორიცხვამ თავი იჩინა გარკვეულ თანასაზოგადოებაში, მაშინ სახეობა, რომელიც ერთ დროს არსებობდა თანასაზოგადოებაში, იქ უკვე აღარ მოიპოვება. როგორ შეუძლია, ეკოლოგს, გაიგოს, რომ კონკურენტულ გამორიცხვას ადგილი ჰქონდა?

3. გადახედეთ რეზეტარისტის ექსპერიმენტს 22.6 ნაწილში. დაადგინეთ შესაბამისი ნულოვანი და ალტერნატიული ჰიპოთეზა ექსპერიმენტისთვის და აღწერეთ დამოკიდებული ცვლადი.

4. წარმოიდგინეთ ნახ. 22-11 და 14.2-ში მოცემული მასალები. ახსენით, როგორ შეიძლება იქნას გამოყენებული პუასონის განაწილება სხვადასხვა ზრდის სიჩქარეების სიხშირეთა მოდელირებისთვის კონკურირებადი მცენარეების პოპულაციაში. იგულისხმეთ, რომ ყოველი მცენარის გარშემო არსებობს გამოფიტვის ზონა (წრეები ნახ. 22-13-ში), საიდანაც ის იღებს რესურსებს. მცენარის გამოფიტვის ზონაში არსებული სხვა მცენარეების რიცხვი არის იმ კონკურირებადი მეზობლების ოდენობა, რომელიც მცენარეს გააჩნია. ინდივიდუალური მცენარის ზრდის ტემპი მცირდება თითოეული კონკურირებადი მეზობლის გარკვეული ოდენობით.

5. ახსენით, როგორ შეუძლია მტაცებლობასა და გამლიზიანებლებს, გავლენა მოახდინონ კონკურენტულ ინტერაქციებზე.

თავი 23



მტაცებლობა

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ შეუძლიათ მტაცებლებს, შეზღუდონ მსხვერპლის პოპულაციები?
- როგორ შეიძლება გამოიწვიოს მტაცებლისა და მსხვერპლის ინტერაქციებმა ოსცილაციები ორივე პოპულაციის ზომაში?
- რით განსხვავდება ნიკოლსონ-ბეილის პარაზ-იტოიდი-მტარებლის მოდელები ლოტკა-ვოლტერას მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელისგან?
- რა სამი სახის მტაცებლის ფუნქციონალური რეაქცია არსებობს და როგორ ზემოქმედებენ ისინი მსხვერპლის პოპულაციაზე?
- რა ბიოლოგიურმა პირობებმა შეიძლება გამოიწვიოს სტაბილურობა მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებში?
- როგორ იყენებენ ორი წონასწორობის მქონე მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემებს სოფლის მეურნეობაში მავნებლების კონტროლისთვის?
- როგორ ზემოქმედებს მსხვერპლის ქცევა მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების საბოლოო შედეგზე?

მეშვიდე თავში ჩვენ განვიხილეთ მტაცებლებისა და მსხვერპლის ადაპტაციები, რათა გვეჩვენებინა, თუ როგორ მოქმედებს ევოლუცია ორგანიზმთა სხეულის ფორმებისა და ქცევის ჩამოსაყალიბებლად. ამ განხილვის დიდი ნაწილი ყურადღებას ამახვილებდა ინდივიდუალურ მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ინტერაქციებზე და ამ ინტერაქციების უშუალო შედეგზე: სიკვდილი ან გადარჩენა მსხვერპლის შემთხვევაში და წარმატებული ან წარუმატებელი ნადირობა მტაცებლის შემთხვევაში. ამ თავში ჩვენ განვაგრძოთ ჩვენს შეხედულებას მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებზე, იმის განხილვით, თუ როგორ ახდენს გავლენას გარკვეულ არეალში ინდივიდუალური მტაცებლებისა და ინდივიდუალური მსხვერპლის შეხვედრათა მრავალი საბოლოო შედეგი ორივე მონაწილის პოპულაციათა დინამიკაზე. რა ფაქტორები ზემოქმედებენ პოპულაციის ზომასა და სტაბილურობაზე? ეს ეკოლოგიის ერთ-ერთი ყველაზე ფუნდამენტური კითხვაა. ჩვენ ვნახეთ, მე-16 და მე-18 თავებში, რომ სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ფაქტორები და დროებითი შეფერხება ანახლებენ შობადობისა და სიკვდილიანობის რეაქციებს პოპულაციის სიმჭიდროვეზე და ინვევენ პოპულაციის რეგულაციას. სახეობები ხშირად მომხმარებლებიც

არიან და რესურსებიც სხვა მომხმარებლებისთვის, ორგანიზმთა პოპულაციები შეიძლება იზღუდებოდეს როგორც იმით, თუ რას ჭამენ ისინი, ისე იმით, თუ რა ჭამს მათ.

მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციათა კვლევა ცდილობს, პასუხი გასცეს სულ მცირე ორ მნიშვნელოვან კითხვას მაინც. პირველი, ამცირებენ თუ არა მტაცებლები მსხვერპლის პოპულაციას მათი გადატანით შესაძლებლობის ქვემოთ? მეორე, ინვესს თუ არა მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციათა დინამიკა პოპულაციათა ოსცილაციებს? პირველი კითხვა დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობისაა მათთვის, ვინც დაინტერესებულია მოსავლის მავნებლების კონტროლით და მათთვისაც, ვინც ცდილობს, განახორციელოს საფრთხის წინაშე არსებული პოპულაციების მენეჯმენტი, რომლებზეც მტაცებლებს შეიძლება ძლიერი უარყოფითი გავლენა ჰქონდეთ. მას ასევე დიდი მნიშვნელობა აქვს იმ სახეობათა ინტერაქციების გაგებისთვის, რომლებსაც საერთო რესურსები აქვს და მაშასადამე, ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს ბიოლოგიური სტრუქტურების გაგებისათვისაც. მეორე კითხვა აინტერესებთ ბუნებაში მტაცებელი-მსხვერპლის ციკლების დამკვირვებლებს (იხ. თავი 18) და პირდაპირ ეხება ბუნებრივ სისტემებში სტაბილურობის საკითხს.

ეკოლოგები ეცადნენ, პასუხი გაეცათ ამ კითხვებზე დაკვირვების, თეორიისა და ექსპერიმენტების კომბინაციათა საშუალებით.

ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ, როგორც მტაცებელი-მსხვერპლის, ისე პარაზიტოდი-მასპინძლის სისტემებს. მართალია, მტაცებლობა და პარაზიტოდიზმი განსხვავებული პროცესებია, მათი მრავალი მახასიათებლის მოდელირება შესაძლებელია ერთი და იგივე მოსაზრებების გამოყენებით. ამ თავის პირველ ნაწილში ჩვენ აღვწერთ რამდენიმე ემპირიულ კვლევას, რომელიც გვიჩვენებს, რომ მტაცებლებს შეუძლიათ, შეზღუდონ მსხვერპლის პოპულაციები და რომ მტაცებლისა და მსხვერპლის ზოგიერთი პოპულაცია ვარიებს მჭიდროდ დაკავშირებული ციკლების ან ოსცილაციების მიხედვით. ამ ემპირიული კვლევების საბაზისო ცოდნის სახით გამოყენებით ჩვენ განვავითარებთ მარტივ თეორიას, რომელიც წინასწარმეტყველებს მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციების ოსცილაციას და ამ პროცესში ჩვენ გაგაცნობთ რამდენიმე მათემატიკურ და გრაფიკულ ტექნოლოგიას, რომლებიც შემდეგ თავებშიც იქნება გამოყენებული. ჩვენ განვავრცობთ და გადავამუშავებთ ამ მოდელებს ამ თავის მომდევნო ნაწილებში, რათა განვიხილოთ, თუ რა გავლენას ახდენს პოპულაციათა ინტერაქციებზე მტაცებლების ქცევა, საბინადრო გარემოს პეტეროგენულობა და მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციების სივრცობრივი განლაგება.

მტაცებლობა განსხვავდება კონკურენციისგან იმით, რომ ის ყოველთვის ანტაგონისტურია ინდივიდუალური მონაწილეების დონეზე. მტაცებლობის აქტი ყოველთვის იწვევს სიკვდილს მსხვერპლისთვის. კონკურენცია და მტაცებლობა, ისევე როგორც ბალახისმჭამელობა და პარაზიტოზმი, რომლებიც მომდევნო თავში იქნება განხილული, წარმოადგენენ მომხმარებელი-რესურსის ინტერაქციებს. თუმცა მტაცებლობა განსხვავდება კონკურენციისგან იმით, რომ ამ ინტერაქციაში ჩართული რესურსი ამ ინტერ-

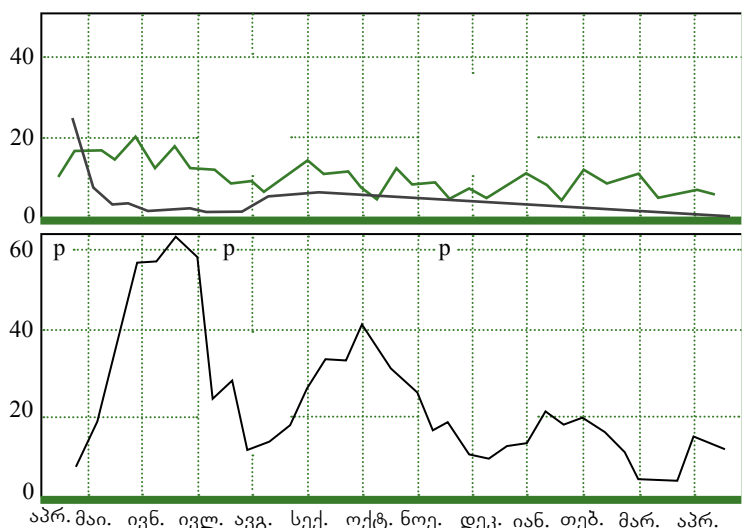
აქციის ერთ-ერთი მონაწილეა. ამის გამო, მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციათა პოპულაციური ეფექტები შეიძლება წარმოდგენილი იყოს შედარებით სწორხაზოვნად მათემატიკური მოდელებით, რომლებიც როგორც ჩვენ ვნახავთ, მოიცავენ ინტერაქციაში ინდივიდების კარგვასა და მატებას.

23.1 მტაცებლობა და პარაზიტოზმი ეფექტურად შეუძლიათ, შეაზღუდონ მსხვერპლის პოპულაცია

მტაცებლურ ინტერაქციებზე ჩვენი მსჯელობის დაწყებისათვის უკეთესი იქნებოდა გვეკითხა, რა სამხილები არსებობს იმისა, რომ მტაცებლები გავლენას ახდენენ თავიანთი მსხვერპლის პოპულაციებზე. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი კითხვაა სოფლის მეურნეობაში, სადაც არაერთი ძალისხმევა იქნა განხორციელებული 1900-იანი წლებიდან, რათა გამოეყენებინათ მტაცებლები, პარაზიტები და პარაზიტოიდები იმ პარაზიტი მწერების პოპულაციათა კონტროლისათვის, რომლებიც მოსავალს ანადგურებენ. მთელი რიგი მაგალითებისა გვიჩვენებს, რომ ზოგ შემთხვევაში მტაცებლები ეფექტურად ზღუდავენ მსხვერპლის პოპულაციებს.

ტკიპა-ტკიპას ინტერაქციები მარწყვის ნარგავებზე

მარწყვის ტკიპა (*Tarsonemus pallidus*) კალიფორნიის მარწყვის მოსავლის მავნებელია. ამ ტკიპების პოპულაციები, როგორც წესი, კონტროლის ქვეშ ნარჩუნდება მტაცებელი ტკიპების სახეობების მიერ თყვპლოდრომუს-ის გვარიდან. მარწყვის ტკიპები იჭრებიან მარწყვის ნერგში მისი დარგვიდან მოკლე დროში, მაგრამ მათი პოპულაციები არ აღწევენ დამაზიანებელ



ნახ. 23-1 მარწყვის მინდვრების ინვაზია მარწყვისმჭამელი ტკიპის (*Tarsonemus pallidus*) მიერ მტაცებელი ტკიპის *Typhlodromus*-ის არსებობისას (ა) და მისი არარსებობისას (ბ). მსხვერპლის პოპულაციები გამოსახულია ტკიპების რაოდენობით თითო ფოთოლზე; მტაცებელთა დონე აღირიცხება ახალგაზრდა ფოთლების იმ რაოდენობით, რომლებზეც 36 ან მეტი *Typhlodromus* იქნა ნაპოვნი. პარათიონის შენამელები აღნიშნულია ისრებით. ნახატები გვიჩვენებენ, რომ მტაცებელი ტკიპები უკეთეს კონტროლს ახორციელებენ მავნებელი ტკიპების პოპულაციებზე, ვიდრე პესტიციდების გამოყენება. (After Huffaker and Kennett 1956.)

დონეებს მეორე წლამდე. მტაცებელი ტკიპები, როგორც წესი, მეორე წელს ესევიან მარწყვის მოსავალს, სწრაფადვე იმორჩილებენ მარწყვის ტკიპების პოპულაციებს და აკავებენ მათ დამაზიანებელი დონეების მიღწევამდე.

სათბურში ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა გვიჩვენეს მტაცებლობის როლი მარწყვის ტკიპების კონტროლის საქმეში (Huffaker and Kennett 1956). მარწყვის ნარგავების ერთ ჯგუფში შეტანილი იყო როგორც მტაცებელი, ისე მსხვერპლი ტკიპები. მეორე ჯგუფში მტაცებლები ჩამოშორებული იყო პარათიონის გამოყენების საშუალებით. ეს არის ინსექტიციდი, რომელიც კლავს მტაცებელ სახეობებს, მაგრამ არავითარ გავლენას არ ახდენს მარწყვისმჭამელ ტკიპებზე. კვლევის განმავლობაში მარწყვისმჭამელი ტკიპების პოპულაცია მცირერიცხოვანი იყო იმ საექსპერიმენტო ადგილზე, სადაც მტაცებელი თყპჭლოდრომუს-ები იყო, მაგრამ მათმა ინვაზიამ მიაღწია დამაზიანებელ პროპორციებს მტაცებლებისგან თავისუფალ მცენარეებში (ნახ. 23-1). მინდვრის მარწყვის ტკიპებმა ასევე მიაღწიეს დამაზიანებელ დონეებს იმ ადგილებში, სადაც მტაცებლები გამოდევნილ იქნა პარათიონის საშუალებით, მაგრამ ეფექტურად კონტროლდებოდნენ შეუნამლავ ადგილზე (ინსექტიციდის ცუდი ეფექტის კარგი მაგალითი). როდესაც მარწყვისმჭამელი ტკიპების რიცხვმა ზრდა დაიწყო შეუნამლავ ნარგავებში, მტაცებელთა პოპულაციამ მყისიერი რეაგირება მოახდინა მათი ზრდის შესამცირებლად. საშუალოდ, მარწყვისმჭამელი ტკიპები იყო დაახლოებით ოცდახუთჯერ უფრო მეტი მტაცებლების არარსებობისას, ვიდრე მათი არსებობის პირობებში.

თყპჭლოდრომუს უნდა უმაღლოდეს თავის, როგორც მტაცებლის ეფექტურობას რამდენიმე ფაქტორს, თავის გაუმადლარ მადასთან ერთად (უფფაკერ ანდ ენეტტ 1969). მისი პოპულაცია შეიძლება გაიზარდოს ისევე სწრაფად, როგორც მისი მსხვერპლის პოპულაცია. ორივე სახეობა მრავლდება პართენოგენეზურად. მდედრი მარწყვისმჭამელი ტკიპები დებენ სამ კვერცხს დღეში თავიანთი 4-5 დღის ხანგრძლივობის რეპროდუქციული ცხოვრების განმავლობაში. მდედრი *Typhlodromus*-ები დებენ ორ ან სამ კვერცხს დღეში 8-10 დღის განმავლობაში. *Typhlodromus*-ების გამრავლების სეზონურ სინქრონულობას მსხვერპლი პოპულაციების ზრდასთან, გადარჩენის უნარს მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვეებისას და გაფანტვის ძლიერ შესაძლებლობას ასევე შეაქვს თავისი წვლილი *Typhlodromus*-ის მტაცებლურ ეფექტურობაში. ზამთრის განმავლობაში, როდესაც მარწყვისმჭამელი ტკიპების პოპულაციები დადიან რამდენიმე ინდივიდამდე, რომლებიც იმალებიან ფოთლების ნაპრალებსა და ნაკეცებში, მტაცებელი ტკიპები არსებობენ ე.წ. თაფლის ცვრით, რომელსაც აწარმოებენ ბუგრები და თეთრფრთიანები (*Aleyororidae*). ისინი არ მრავლდებიან იმ პერიოდის გარდა, როდესაც ისინი სხვა ტკიპებით იკვებებიან. როდესაც მტაცებლები აკონტროლებენ

მსხვერპლის პოპულაციებს, როგორც წესი, აღმოჩნდება ხოლმე, რომ მტაცებლებს უფრო მაღალი გამარვლების უნარი აქვთ მსხვერპლის უნართან შედარებით. ეფექტურ მტაცებლებს ასევე აქვთ ძლიერი გაფანტვის ძალები და უნარყ, გადაერთონ ალტერნატიულ საკვებ რესურსებზე, როდესაც უპირველესი მსხვერპლი ხელმიუწვდომელია.

ნაძვის კვირტიჭამია ჩრჩილის კონტროლი ფრინველების მიერ

ტორგერსონმა და კემპელმა (1982) შეისწავლეს ფრინველების მტაცებლობის გავლენა დასავლეთის ნაძვის კვირტიჭამიაზე (*Choristoneura occidentalis*), ეს არის ჩრჩილი, რომლის მუხლუხოები დიდად აზიანებენ ნაძვის ხეებს მათი მომრავლების წლებში. ფრინველები ჭამენ ნაძვის კვირტიჭამიას მუხლუხოებს. მკვლევარებმა ააგეს მავთულის გალიები მუხლუხოებით ინვაზირებული ტოტების გარშემო იმისათვის, რომ არ მიეშვათ ფრინველი მტაცებლები. გალიების შიგნით მუხლუხოები იზრდებოდნენ და საბოლოოდ, დაჭურების შემდეგ იქიდან უკვე ზრდასრული ჩრჩილების სახით გამოდიოდნენ. ტორგერსონმა და კემპელმა შეადარეს გალიებიან ტოტებზე დაჭურებული ჩრჩილების რაოდენობა ხელუხლებელ ტოტებზე არსებული ჩრჩილების რიცხვს ერთი თვის შემდეგ. სამიდან ორ ექსპერიმენტულ ადგილზე ჭურების სიმჭიდროვე გალიიან ტოტებზე დაახლოებით სამჯერ აღემატებოდა საკონტროლო ტოტებზე არსებულ სიმჭიდროვეს. ეს შედეგები გვიჩვენებს, რომ ფრინველ მტაცებლებს შეიძლება დრამატული გავლენა ჰქონდეთ მსხვერპლი ჩრჩილების პოპულაციაზე, ამცირებენ რა იმ მუხლუხოების ოდენობას, რომლებიც გადარჩებიან და აღწევენ ჩრჩილობის ასაკს.

23.2 მტაცებლობას შეუქლია, მოახდინოს დანაწილებული მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების ოსცილაცია/მაჩაოვა

ზოგიერთი მტაცებლის და მსხვერპლის პოპულაციები ვარიებენ მჭიდროდ დაკავშირებულ ციკლებად, როგორც ეს ხდებოდა თეთრი კურდღლებისა და მისი მტაცებლის, ფოცხვერის შემთხვევაში (იხ. თავი 18). რადგანაც ამგვარი ციკლები ხანგრძლივად ნარჩუნდებიან, ისინი წარმოადგენენ სტაბილურ ინტერაქციას მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის. პოპულაციის ბიოლოგთა ერთ-ერთი ყველაზე ადრეული მიზანი იყო, ამგვარი ციკლების დადგენა ექსპერიმენტულ პოპულაციებში ისე, რომ შესაძლებელი ყოფილიყო ურთიერთობის დინამიკის შემოწმება. ჩვენ შეგვიძლია, შევამოწმოთ ამგვარი ციკლების დინამიკა პარაზიტი-მტარებლის სისტემის განხილვით. როგორც ჩვენ მეშვიდე თავში ვნახეთ, პარაზიტოიდები განათავსებენ თავიანთ კვერცხს ცოცხალ მტარებელზე. როდესაც ლარვები ვითარდება, ისინი მოიხმარენ

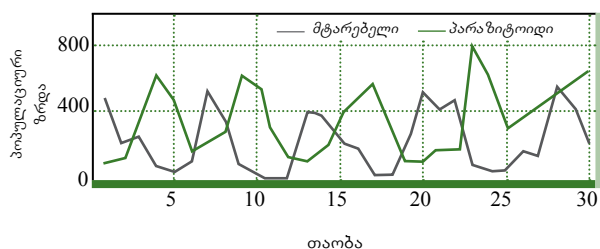
მასპინძელს შიგნიდან, რითაც კლავენ მას. ამრიგად, მსხვერპლ პოპულაციებთან მიმართებაში, პარაზიტიზმი-მტარებლის ინტერაქციებს იგივე ეფექტი აქვთ, რაც მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებს: ინდივიდუალური მსხვერპლი ჩამოშორებულია პოპულაციიდან.

როდესაც აზუკი პარკოსანთა მავნებელი ხოჭოები (*Callosobruchus chinensis*) ბინადრობენ ლაბორატორიულ კულტურებში ეტეროსპილუს-თან ერთად, რომლებიც მათი პარაზიტიზმი ბრაკონიდული ბზიკებისა, პარაზიტიზმისა და მტარებლების პოპულაციები მერყეობენ ფაზის გარეთ ერთმანეთთან რეგულარულ ციკლებში (ნახ. 23-2). თესლის მუდმივი რაციონით შეზღუდული ხოჭოების პოპულაციაში შემოყვანილი ბზიკები სწრაფად იზრდება რაოდენობრივად. როდესაც პოპულაცია იზრდება, პარაზიტიზმი მარცვლის ხოჭოების სიკვდილის უმთავრესი მიზეზი ხდება. როდესაც პარაზიტიზმის საქმიანობის შედეგად გამოწვეული სიკვდილიანობა აჭარბებს მავნებლის პოპულაციის რეპროდუქტიული შესაძლებლობას, ხოჭოების რიცხვი კლებას იწყებს, მაგრამ რადგან ეტეროსპილუს ეფექტური პარაზიტიზმია, ის აგრძელებს ინტენსიურ ნადირობას ხოჭოებზე მაშინაც კი, როდესაც მათი პოპულაცია შემცირებულია. საბოლოო ჯამში, ხოჭოები თითქმის მთლიანად გადაშენდება და შედეგად პარაზიტიზმის პოპულაცია, აკლდება რა ადეკვატური საკვები, სწრაფად მცირდება. თუმცა, ბზიკი არც ისეთი ეფექტურია, რომ ყველა მარცვლის ხოჭოს ღარვას დაესხას თავს. ხოჭოების მცირე, მაგრამ მყარი რეზერვი ყოველთვის რჩება იმისთვის, რომ წამოიწყოს მტარებელი პოპულაციის ზრდის ახალი ციკლი მას შემდეგ, რაც პარაზიტიზმი ბზიკების პოპულაცია იშვიათი გახდება.

საოცრად ეფექტური მტაცებლები ხშირად გადაშენებამდე ანადგურებენ თავიანთ მსხვერპლ პოპულაციებს და შემდეგ იზიარებენ მათ ხვედრს. ამგვარი უიმედო შემთხვევა შეიძლება სტაბილიზებული იქნას, თუ ზოგიერთი მსხვერპლი ან ზემოთ მოყვანილ შემთხვევაში მტარებელი იპოვის თავშესაფარს მტაცებლებისა და პარაზიტიზმისგან. გაუსმა (1934) მოახდინა ამ პრინციპის დემონსტრირება მტაცებ-

ლი-მსხვერპლის სისტემების ადრეული ექსპერიმენტული კვლევების საშუალებით. მან გამოიყენა არამეციუმ მსხვერპლის სახით და კიდევ ერთი წამნამიანი უმარტივესი იდინიუმ მტაცებლის სახით. ერთ ექსპერიმენტში მტაცებელი და მსხვერპლი ინდივიდები შეყვანილ იქნა საკვებ ნიადაგში ბრტყელ სინჯარაში. ამგვარი მარტივი გარემოს შექმნით გაუსმა საქმე მსხვერპლის წინააღმდეგ მოაწყო, მტაცებლებმა მალე იპოვეს ყოველი მათგანი. იმის შემდეგ, რაც უკანასკნელი არამეციუმ იქნა მოხმარებული, მტაცებლები შიმშილით მოკვდნენ. მეორე ექსპერიმენტში გაუსმა გარემოს გარკვეული სტრუქტურა შემატა, მოათავსა რა ტექნიკური ბამბის ბოჭკო, რომელშიც არამეციუმებს შეეძლოთ, გაქცეოდნენ მტაცებლობას სინჯარის ძირში. ამ შემთხვევაში სხვა შემთხვევა შეიქმნა, იდინიუმები შიმშილით დაიხოცნენ მას შემდეგ, რაც ყველა ადვილად ხელმისაწვდომი მსხვერპლი იქნა მოხმარებული, მაგრამ *Paramecium*-ის პოპულაცია აღდგა დამალული ინდივიდების საფუძველზე. ორივე ამ ექსპერიმენტში მიიღწეული ვერ იქნა მსხვერპლი და მტაცებელი პოპულაციების ვერანაირი ციკლი. პირველ შემთხვევაში როგორც მტაცებელი, ისე მსხვერპლი პოპულაცია გაქრა. მეორეში, რადგანაც თავშესაფრის არსებობამ საშუალება მისცა, გარკვეული რაოდენობის *Paramecium*-ს თავიდან აეცილებინა მტაცებლობა, მსხვერპლი პოპულაცია შენარჩუნდა მას შემდეგ, რაც მტაცებლები შიმშილით დაიხოცნენ. ამ მარტივ სისტემაში მტაცებელი-მსხვერპლის ციკლის მისაღწევად, გაუსმა მოუხდა პერიოდულად კულტურებში მცირე რაოდენობით მტაცებლების შემოყვანა.

გაუსის ექსპერიმენტები გვანვძიან მინიშნებებს მტაცებელი-მსხვერპლის ციკლების დინამიკის შესახებ ბუნებაში. პირველი, ექსპერიმენტები გვიჩვენებენ მტაცებლების პოტენციალს, შეამცირონ მსხვერპლის პოპულაციები გადაშენებამდე (აქ ტერმინი გადაშენება ნიშნავს ადგილობრივი პოპულაციის განადგურებას. მეცხრამეტე თავში ჩვენ ამ ტერმინის განსხვავებული მნიშვნელობა აღვწერეთ). მეორე, საბინადროს სტრუქტურამ შეიძლება შეცვალოს მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების საბოლოო შედეგი. არამეციუმ-იდინიუმ-ის სისტემის შემთხვევაში, თავშესაფრის არსებობამ ხელი შეუშალა მტაცებელ (იდინიუმ) მსხვერპლის (*Paramecium*) მთლიანად გამოდევნისგან. ამ შემთხვევაში, პირიქით მტაცებლის პოპულაცია იქნა გამოდევნილი სისტემიდან. ჩვენ ქვემოთ ვნახავთ, რომ საბინადროს სივრცობრივ განლაგებას და მოწყობილობას ასევე შეუძლია, გავლენა მოახდინოს მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების საბოლოო შედეგზე. თქვენ ალბათ უკვე გაითვალისწინეთ ის შესაძლებლობა, რომ უფრო კომპლექსურ სისტემებში – ვთქვათ ერთი მტაცებლისა და ორი მსხვერპლის არსებობისას – მტაცებელმა შეიძლება გადაიტანოს ერთი მსხვერპლი პოპულაციის შემცირება მეორე მსხვერპლზე გადართვით. ჩვენ ეს შემთხვევა შეიძლება მოკლედ განვიხილოთ. მესამე, მტაცებელი-მსხვერპ-



ნახ. 23-2 აზუკი პარკოსანთა მარცვლის ხოჭოს (*Callosobruchus chinensis*) (მტარებელი, ნაცრისფერი ხაზი) და მისი ბრაკონიდული პარაზიტიზმი ბზიკის (მწვანე ხაზი) *Heterospilus*-ის პოპულაციითა ფლუქტუაციები ლაბორატორიულ კულტურებში. ორი პოპულაცია მცირედ მერყეობს ფაზიდან გარეთ. (After Utida 1957.)

ლის ციკლების შენარჩუნება შეიძლება მოითხოვდეს ინტერაქციებს ლადნშაფტის დონეზე. გაუსმა მიაღწია მტაცებელი-მსხვერპლის ციკლებს გარეშე სისტემიდან პერიოდულად მტაცებლების შემოყვანით. ახლა ჩვენ გიჩვენებთ, თუ როგორ შეგვიძლია, გამოვიყენოთ მეტაპოპულაციების პარადიგმა ამგვარი ბუნებრივი სისტემის კონცეპტუალიზებისთვის.

23.3 მარტივი, მტაცებლისა და მსხვერპლის მოდელი ნინასნარ განსაზღვრავს ოსცილაციას პოპულაციის რაოდენობასა და ზომაში

ზემოთ მოცემული მაგალითები გვიჩვენებენ, რომ გარკვეულ პირობებში, მტაცებლებს შეუძლიათ, შეზღუდონ თავიანთი მსხვერპლის პოპულაციის ზომა და რომ მტაცებლისა და მსხვერპლის ინტერაქციები იწვევენ მერყეობას ორივე პოპულაციის ზომაში. ამის მსგავსი ემპირიული კვლევები გვანდებიან არსებით ინფორმაციას მტაცებლისა და მსხვერპლის ინტერაქციებთან დაკავშირებით. თუმცა, რადგანაც თითოეული მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემა უნიკალურია, ექსპერიმენტების შედეგები ხშირად არ არის განზოგადებული. ამისთვის, ეკოლოგები მათემატიკურ მოდელებს იყენებენ. განვითარეს მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემების მათემატიკური მოდელები. ჩვენ ვინყებთ ჩვენს მსჯელობას მარტივი მოდელებით, რომლებიც პირველად წარმოადგინეს ლოტკამ (1925) და ვოლტერამ (1926). ეს მოდელები წარმოადგენენ საფუძველს იმის გაგებისთვის, თუ როგორ მოდიან ხანდახან მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციები ოსცილაციაში ერთმანეთის მიმართ.

მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელებში ხშირად აღნიშნავენ ხოლმე მტაცებლის პოპულაციის ზომებს დიდი ასო -თი ხოლო მსხვერპლის პოპულაციებს დიდი ასო H-თი (თუ თქვენ წარმოიდგენთ, რომ მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებს ადგილი აქვთ საკვები ჯაჭვის ქვედა ნაწილში, მაშინ თქვენ შეიძლება წარმოიდგინოთ როგორც ბალახისმჭამელი). ლოტკამ და ვოლტერამ გამოსახეს როგორც მტაცებელი, ისე მსხვერპლი პოპულაციების ზრდის ტემპი დიფერენციალური განტოლებებით, რომლებსაც ჰქონდეთ შემდეგი ფორმა $dH/dt = f(H,P)$ მსხვერპლისთვის და $dP/dt = g(H,P)$ მტაცებლისთვის, სადაც f და g აღნიშნავენ და ცვლადების ფუნქციას. ამრიგად, მსხვერპლი პოპულაციების ზრდის ტემპი dH/dt არის მსხვერპლის პოპულაციის (H) და მტაცებლის პოპულაციის (P) რაღაც საერთო ფუნქცია f . თქვენ მიხვდებით, რომ ამ მოდელების ზოგადი ფორმა, რომლებიც ჩვენ მე-15 და მე-16 თავებში განვიხილეთ, სადაც ჩვენ წარმოვადგინეთ ცვლილება პოპულაციის ზომაში dN/dt როგორც N -ის რაღაც გარკვეული f ფუნქცია $f(N)$. აქ წარმოდგენილი ლოტკა-ვოლტერას მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელები ამ იდეის სწორიხაზოვან გამოსახულებას

წარმოადგენენ, რასაც ჩვენ დავურთავთ $f(H,P)$ და $g(H,P)$. ფუნქციებში გვხვდება ტერმინები, რომლებიც აღნიშნავენ, თუ როგორ ამატებს და აკლებს ინდივიდებს მტაცებელი-მსხვერპლის პოპულაციებს მოხმარება და მოხმარებულად ყოფნა.

ჩვენ გვსურს, ხაზი გავუსვათ კიდევ ერთხელ იმას, რომ რადგანაც ეს მოდელები წარმოადგენენ ინდივიდუალური ორგანიზმების ერთეულებით გამოსახულ ცვლილებებს პოპულაციაში, ისინი შეიძლება პოპულაციის ინტერაქციებისთვის შესაფერისები არ იყონ, მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების გარდა. ბალახის მჭამელებისა და პარაზიტების ინტერაქციები თავიანთ მტარებლებთან, რომლებშიც ინდივიდუალური მტარებლები შეიძლება არ დაიღუპონ ამ ინტერაქციის შედეგად, მოითხოვენ სხვანაირად მოდელირებულ მიდგომებს, რომლებსაც შემდგომ ვნახავთ.

მსხვერპლი პოპულაციის ზრდის ტემპი

მოდით, დავინყოთ იმის ალგებრული და გეომეტრიული აღწერით, თუ როგორ შეიძლება გაიზარდოს მსხვერპლი პოპულაცია მტაცებლის არსებობისას. ჩვენ ვიცით მეთხუთმეტე თავიდან, რომ თუ მსხვერპლის პოპულაცია არ განიცდის არავითარ სიკვდილიანობას (ან მტაცებლობის გამო ან სხვა რომელიმე მიზეზით, როგორიცაა ავადმყოფობა ან ასაკი), ის გაიზრდებოდა ექსპონენციური ტემპით, რაც შეიძლება გამოსახული იყოს როგორც rH , სადაც r არის მსხვერპლი პოპულაციის თანდაყოლილი ზრდის ტემპი. სიკვდილიანობა ცვლის ამ ექსპონენციურ ზრდას, როგორც ჩვენ მეთექვსმეტე თავში გიჩვენეთ. ახლა მოდით, წამოვიდგინოთ, რომ მსხვერპლი პოპულაციები განიცდიან მხოლოდ ერთი სახის სიკვდილიანობას, რაც გამოწვეულია მტაცებლისგან (ანუ თუ დავასკვნით, რომ მსხვერპლი ორგანიზმი უსასრულოდ იცოცხლებდა, რომ არ ყოფილიყო სხვის მიერ მოხმარებული). ამ მარტივი მოსაზრებების გამოყენებით, ჩვენ შეგვიძლია, დავწეროთ განტოლება მსხვერპლის მყისიერი ზრდის ტემპისთვის:

$$\frac{dH}{dt} = rH -$$

რა იქნება ამ სიკვდილიანობის გონივრული ალგებრული გამოსახულება?

ლოტკამ და ვოლტერამ, ორივემ დაასკვნეს, რომ მომხმარებელი (მტაცებელი) და რესურსი (მსხვერპლი) პოპულაციები ურთიერთქმედებენ ერთმანეთთან მოქმედი მასების კანონის თანახმად ანუ, მტაცებელი ვარირებს მსხვერპლის და მტაცებელი პოპულაციების პროდუქტის HP -ის პირდაპირპროპორციულად. ამ იდეის მიხედვით, როდესაც მტაცებლებისა და მათი მსხვერპლის რიცხვი იმატებს, ასევე იზრდება იმის ალბათობაც, რომ მტაცებელი იპოვოს მსხვერპლს. შედეგად ამ შეხვედრათა გარკვეული ნაწილი მტაცებლის მიერ ინდივიდუალური მსხვერპლის მოკვლას და პოპ-

ულაციიდან მის ჩამოშორებას გამოიწვევს. თუ ჩვენ პ-თი აღვნიშნავთ იმ შეხვედრათა წილს, რომელსაც მსხვერპლის სიკვდილი მოსდევს თან ($0 < p < 1$) ანუ მტაცებლობის ეფექტურობას, ჩვენ დავასრულებთ ზემოთ მოცემულ განტოლებას:

$$\frac{dH}{dt} = rH - pHP.$$

ელემენტი ყოველთვის იზრდება, როდესაც მსხვერპლის ან მტაცებლის პოპულაცია იზრდება, რაც გულისხმობს იმას, რომ პოპულაციაში ადგილი არ ჰქონია შესაბამის კლებას.

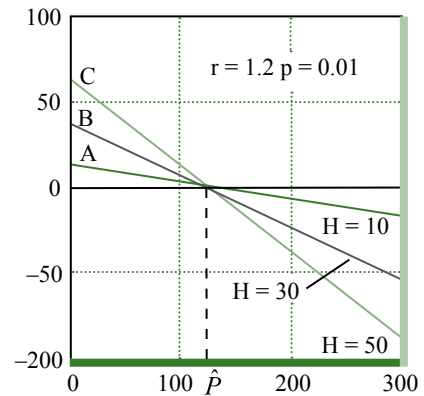
ამ განტოლების დინამიკა ნაჩვენებია ნახ. 23-3ა-ში, რომელიც ასახავს მსხვერპლი პოპულაციის მყისიერი ზრდის ტემპს dH/dt -ს, მტაცებელი პოპულაციის ზრდისას მსხვერპლი პოპულაციის სამი სხვადასხვა დონისთვის $H = 10, 30, 50$ და პარამეტრი სიდიდეებისთვის $p = 0,01$ და $r = 1,2$ (ნახატი არ გვიჩვენებს პოპულაციის ტენდენციებს, მხოლოდ მსხვერპლთა ზრდის ტემპებს -სა და -ს სხვადასხვა დონეებზე). თითოეული ხაზის გადაკვეთა ვერტიკალურ ღერძთან ($P = 0$) გვადლევს მსხვერპლი პოპულაციის ზრდის ტემპს მტაცებლის არარსებობის პირობებში. მაგალითად, $H = 10$ მსხვერპლის პოპულაციის ზომისთვის, ზრდის ტემპი არის $rH = 1,2(10) = 12$, რაც წარმოადგენს წერტილს ნახ. 23-3ა-ში. როდესაც $H = 50$, ზრდის ტემპი იქნება 60, რაც C წერტილს შეესაბამება.

ერთი ან მეტი მტაცებლის არსებობისას მსხვერპლის ზრდის ტემპი იკლებს $-pH$ სიჩქარით მტაცებლის პოპულაციის ზრდასთან ერთად. გრაფიკი გვიჩვენებს, რომ მტაცებელთა რაოდენობა, რომელთათვისაც მსხვერპლი პოპულაციის ზრდის ტემპი $dH/dt = 0$ ($\hat{P}$ -ის გაწონასწორებული სიდიდე) ერთი და იგივეა მსხვერპლი პოპულაციის ყველა ზომისთვის. ამის ანალიტიკურად, ჩვენება შესაძლებელია dH/dt -ს ნულთან გატოლებით და P -ს გამოთვლით, როგორც ადრე გავაკეთეთ. ასე რომ, $dH/dt = 0 = rH - pHP$ -ში ვეძებთ P -ს, რათა მივიღოთ

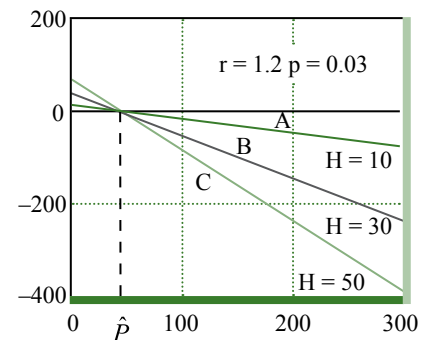
$$\hat{P} = \frac{r}{p}.$$

როგორც უნინ, ჩვენ ვიყენებთ „ქუდს“ იმისთვის, რომ აღვნიშნოთ გაწონასწორებული სიდიდე. ეს ფორმულა ამყარებს იმას, რაც გრაფიკშია ნაჩვენები, კერძოდ იმას, რომ $\hat{P}$ კონსტანტაა. H -ს ნებისმიერი მნიშვნელობისთვის $\hat{P} = 1,2/0,01 = 120$. მტაცებლის ეფექტურობის გაზრდის მოქმედება ნაჩვენებია ნახ. 23-3ბ-ში, სადაც $p = 0,03$. ეფექტურობის ზრდა ამცირებს მტაცებელი პოპულაციის დონეს, რომელზეც მსხვერპლის პოპულაცია უტოლდება ნულს 120-დან $\hat{P} = 1,2/0,03 = 40$ -მდე.

ამ მოდელის ერთი ასპექტი, კერძოდ, მსხვერპლი პოპულაციის ზრდა, იმსახურებს ყურადღების გამახვილებას. თქვენ შეამჩნევდით, რომ რაც უფრო დიდია მსხვერპლის პოპულაცია, მით მეტია პოპულაციის შემცირების ტემპი, როდესაც მტაცებლების რიცხვიც იმატებს (შეადარეთ ხაზი $H = 50$ [ყველაზე დიდი უარყოფითი დახრილობა] $H = 10$ ხაზს [ყველაზე მცირე



(ა)



(ბ)

ნახ. 23-3 (ა) მსხვერპლის პოპულაციების მყისიერი ცვლილების ტემპი dH/dt (ვერტიკალური ღერძი) მტაცებელთა მზარდი სიმჭიდროვით (ჰორიზონტალური ღერძი) მსხვერპლის სამი განსხვავებული სიმჭიდროვისთვის (მუქი მწვანე ხაზი, $H = 10$; მწვანე ხაზი, $H = 30$; ლია მწვანე ხაზი, $H = 50$) და პარამეტრული სიდიდეებისთვის $p = 0,01$, $r = 1,2$. თითოეული ხაზის გადაკვეთა ვერტიკალურ ღერძთან აღნიშნავს მსხვერპლის ზრდის ტემპს მტაცებელთა არარსებობისას, rH ($A = 12$, $B = 26$, $C = 60$). $\hat{P} = r/p = 1,2/0,01 = 120$. (ბ) იგივე ურთიერთობა, რაც წარმოდგენილი იყო (ა)-ში, მხოლოდ ამ შემთხვევაში $p = 0,03$. აღსანიშნავია, რომ მტაცებლობის ეფექტურობის p -ს ზრდა ამცირებს წონასწორობის სიდიდე $\hat{P}$ -ს.

უარყოფითი დახრილობა)). მოძრავი მასების პრინციპის ამსახველი ეს ხასიათი პ ტერმინით აღინიშნება. მსხვერპლის პოპულაციების მოცემული ზომისთვის პ კონსტანტაა, რომელიც დადგენილია ამ პოპულაციის ზომის და მტაცებლობის ეფექტურობის მიხედვით. ასე რომ, როდესაც მსხვერპლის რაოდენობა მატულობს, მთლიანი ტერმინი/ელემენტი უფრო დიდი ხდება და ამრიგად, ურთიერთობა $rH - pHP$ მცირდება. რა თქმა უნდა, ეს ცხადი ხდება ალგებრული პოზიციიდან, მაგრამ რა ბიოლოგიური დანამატები აქვს ამ მოდელს და არიან თუ არა ისინი რეალური? ორი აზრი მოგვდის გონებაში. პირველი, მოდელი გვიჩვენებს, რომ მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებში მსხვერპლი პოპულაციების რიცხვი მნიშვნელოვანია. შეადარეთ,

რა ემართება ნახ. 23-3-ში გრაფიკული ხაზებით გამოსახულ სამ პოპულაციას, როდესაც $P = 50$. მტაცებლობის ამ დონეზე მსხვერპლთა უმცირეს პოპულაციას აქვს უმცირესი ზრდის ტემპი, ხოლო ყველაზე მსხვილ პოპულაციას ზრდის ყველაზე მაღალი ტემპი. ამრიგად, ამ მოდელში მსხვერპლის სხვადასხვა ზომის ორ პოპულაციას, რომლებიც მტაცებლობის ერთნაირ მოქმედებას განიცდიან (იზომება მტაცებელი პოპულაციის ზომით) ორივეს შეუმცირდა ზრდის ტემპები, მაგრამ უფრო დიდი პოპულაცია ინარჩუნებს ზრდის უფრო მაღალ ტემპს. ცხადია, ეს ასე არ ხდება, როდესაც მტაცებელი პოპულაციის ზომა წონასწორობრივ ზომაზე მაღალია ($P > \hat{P}$).

მეორე საკითხი დაკავშირებულია უფრო დიდი ზომის მტაცებელი პოპულაციის ბიოლოგიურ მონაწილეობასთან. მოდელი გვიჩვენებს, რომ მტაცებლების მზარდ რაოდენობას მსხვერპლების ზრდის ტემპზე პროპორციული შემცირების ეფექტი აქვს, ანუ როდესაც სისტემას მეტი მტაცებელი ემატება არაფერი ხდება, უფრო მეტი მსხვერპლის მოხმარების გარდა. თქვენ შეგიძლიათ, შეაფასოთ ამ მოსაზრების სისუსტე იმის გააზრებით, თუ რა ხდება, როდესაც თქვენ შეჰმატებთ მეორე კატას ბალს, სადაც თქვენი კატა უკვე ნადირობს. მოდელის თანახმად, ორმა კატამ ბედნიერად უნდა გააგრძელონ თავგების ჭერა და რადგანაც ახლა უკვე ორი მონადირე კატაა სახეზე, თავგების პოპულაციის ზრდის ტემპი დაიკლებს. მაგრამ თქვენეული გაგება იმისა, თუ როგორ მოქცევიან კატები, უეჭველად გულისხმობს, რომ ზემოთ გამოთქმული მოსაზრება ზედმეტად გამარტივებულია. როდესაც ეზოს მეორე კატა ემატება, მოსალოდნელია დიდი ალბათობით, რომ არც ერთი კატა აღარ დაიჭერს თავგებს, რადგან ისინი ერთმანეთით უფრო იქნებიან დაკავებული. ნაწილი 23.4-ში ჩვენ ვნახავთ, როგორ განავითარეს ორმა ეკოლოგმა მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელი, რომელიც ნაწილობრივ ეხება ამ საკითხს.

მტაცებელი პოპულაციის ზრდის ტემპი

მოდით, მივაპყროთ ჩვენი ყურადღება მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების მტაცებლურ ნაწილს. როგორ იზრდება მტაცებელთა პოპულაცია მსხვერპლის თანდასწრებისას? ჩვენ ვიცით, რომ მტაცებლები ნადირობენ, რათა მოიპოვონ საკვები ზრდისა და გამრავლებისთვის. ამრიგად, მოდით, დაეუშვათ დასაწყისში, რომ მტაცებლის შობადობა დაკავშირებულია წარმატებით დაჭერილი მსხვერპლის რაოდენობასთან. გაიხსენეთ ზემოთ მოყვანილი საუბრიდან, რომ დაჭერილი მსხვერპლის რიცხვი შეიძლება წარმოდგენილ იქნას pHO -თი, სადაც p არის ეფექტურობა, რომლითაც ხდება მსხვერპლის დაჭერა. მტაცებლის ფიზიოლოგიური მექანიზმი — გადააქციოს მსხვერპლის მოხმარებისგან მიღებული ენერგია რეპროდუქციულ წარმატებად, არ არის 100%-ით ეფექტური. ასე რომ,

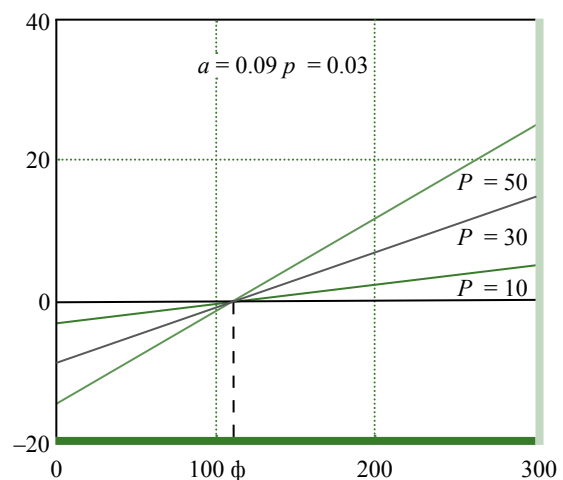
თუ $p = 0,03$ და არსებობს $H = 1000$ მსხვერპლი და $P = 10$ მტაცებელი, მტაცებელი მიიღებს $(0,03)(1000)(10) = 300$ მსხვერპლს მოდელის მიხედვით. მაგრამ მტაცებლებს არ შეეძლებათ, გადააქციონ ეს 300 მსხვერპლი 300 ახალშობილ მტაცებლად. ჩვენ მოველით, რომ ამ მსხვერპლში არსებული ენერგიის გარკვეული a ნაწილი მართლაც გარდაიქმნება ახალშობილებად ($0 < a < 1$) და რომ მტაცებელი პოპულაცია გაიზრდება აპ-ით. ჩვენ ახლა შეგვიძლია, დავეწყოთ მომდევნო განტოლება, როგორც მტაცებელი პოპულაციის მყისიერი ცვლილების სიჩქარე:

$$\frac{dP}{dt} = apHP \quad (\text{მტაცებლების სიკვდილიანობა})$$

მეტი სიმარტივისთვის, მოდით დავასკვნათ, რომ მტაცებლები კვებიან მუდმივი დ სიჩქარით, რომელიც დამოუკიდებელია მსხვერპლი პოპულაციის რაოდენობისგან. ამგვარი სიკვდილიანობა შეიძლება გამოწვეული იყოს მაგალითად, ამინდისგან. ეს გვაძლევს სრულ განტოლებას მსხვერპლი პოპულაციის საფუძველზე მტაცებელი პოპულაციის ზრდის ტემპის შესახებ.

$$\frac{dP}{dt} = apHP - dP.$$

ამ განტოლების გრაფიკები საოცრად ჰგავს მსხვერპლი პოპულაციის დინამიკის ამსახველ გრაფიკებს (განტოლება [23-1]), გარდა იმისა, რომ ხაზები არა ქვემოთ, არამედ ზემოთაა მიმართული (ნახ. 23-4). მიმართულებაში მომხდარი ცვლილების მიზეზი არის ის, რომ მტაცებელი პოპულაციის ზრდის ტემპს აბრკოლებს მსხვერპლის არარსებობა, მაშინ როდესაც მსხვერპლზე უარყოფით გავლენას ახდენს მტაცებლების



ნახ. 23-4 მტაცებელი პოპულაციის მყისიერი ცვლილების ტემპი dP/dt , მსხვერპლის მზარდი სიმჭიდროვით, მტაცებელთა სამი სხვადასხვა სიმჭიდროვისთვის (მუქი მწვანე ხაზი, $P = 10$; ნაცრის-ფერი ხაზი, $P = 30$; ღია მწვანე ხაზი, $P = 50$) და პარამეტრი სიდიდეებით, სადაც $a = 0,09$, $p = 0,03$, $d = 0,3$. $\hat{H} = d/ap = 111$.

არსებობა. ამრიგად, მსხვერპლის გრაფიკებში (იხ. ნახ. 23-3) უარყოფითი ზრდის ტემპები თავს იჩენენ, როდესაც ($P > \dot{P}$), ანუ მტაცებლის მაღალ პოპულაციებზე, მაგრამ მტაცებელთა გრაფიკებში უარყოფითი ზრდის ტემპები თავს იჩენენ, როდესაც $< \dot{P}$ ანუ მსხვერპლთა დაბალი სიმჭიდროვის შემთხვევებში. როგორც მსხვერპლის გრაფიკების შემთხვევაში, მტაცებელთა განტოლებაშიც წონასწორობის წერტილი მუდმივია, რომელსაც ჩვენ ვიღებთ განტოლება (23-2)-ის ნულთან გატოლებით და -ის ძიებით. შედეგად ჩვენ ვიღებთ:

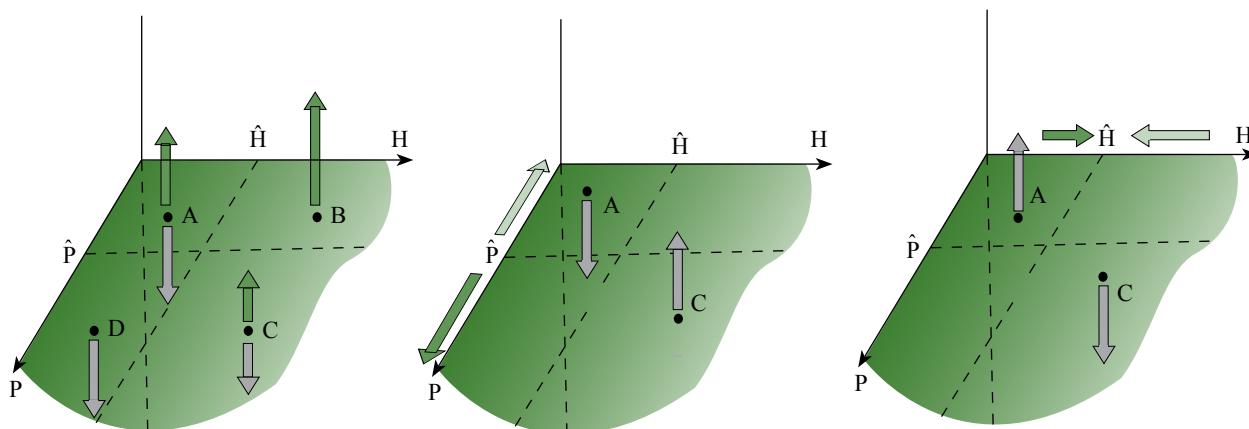
$$\hat{H} = \frac{d}{ap}$$

ნახ. 23-4-ში, სადაც $a = 0,09$, $p = 0,03$ და $d = 03$, მსხვერპლის რაოდენობის დონე, რომელზეც მტაცებელი პოპულაციის ზრდის ტემპი ნულს უტოლდება დაახლოებით არის $\hat{H} = 111$. მანამ, სანამ მსხვერპლი პოპულაცია $\hat{H}$ -ზე მეტია, მტაცებელ პოპულაციას ექნება ზრდის დადებითი ტემპი.

მტაცებელი-მსხვერპლი პოპულაციების საერთო ზრდა

აქამდე მოყვანილ გრაფიკებში ჩვენ ვათავსებდით პოპულაციის ცვლილების ტემპს dH/dt -ს ან dP/dt -ს ვერტი-

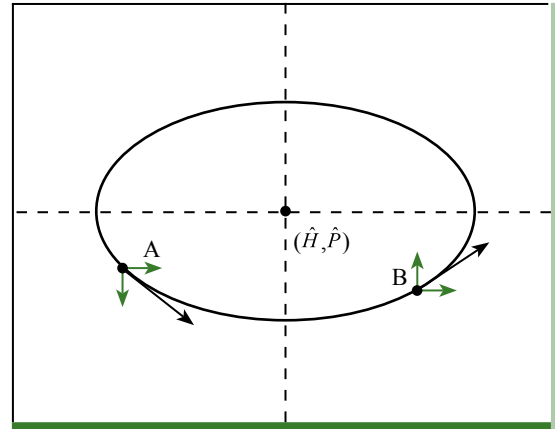
კალურ ღერძზე და პოპულაციის სიმჭიდროვეს H -ს ან P -ს ჰორიზონტალურ ღერძზე. ეს მიდგომა გვაძლევს იმის შემოწმების ორგანოზომილებიან გზას, თუ როგორ იქცევა ცვლილების ტემპი მსხვერპლი ან მტაცებელი პოპულაციების გარკვეული ზომის პირობებში. მაგრამ dH/dt -ს და dP/dt -ს განტოლებები ორივენი შეიცავენ H -სა და P -ს. ამრიგად, ის, რისი ვიზუალურად წარმოდგენაც გვინდა, არის ის, თუ როგორ იქცევა მტაცებლის ზრდის ტემპი dP/dt H -სა და P -ს ყველა კომბინაციაში და ამის მსგავსად, როგორც იცვლება dH/dt მსხვერპლი და მტაცებელი პოპულაციების ყველა ზომისთვის. ჩვენთვის სასურველი განზოგადებული სურათი მოცემულია ნახ. 23-5-ში. ნახატი შედგება „ფუძისგან“, რომელიც განისაზღვრება მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების ზომების ღერძებით. იატაკის გასწვრივ გავლებულია ღერძი, რომელიც წარმოადგენს ან მსხვერპლი ან მტაცებელი პოპულაციის ზრდის ტემპს. ჯერ-ჯერობით ჩვენ არ გვესაჭიროება იმაზე ფიქრი, თუ რა არის ზრდის ტემპის რეალური სიდიდე. ამის ნაცვლად, ჩვენ ყურადღებას გავამახვილებთ, ეს ტემპი დადებითია, ანუ მდებარეობს გრაფიკის ფუძის ზემოთ სივრცეში, თუ უარყოფითია, ესე იგი, ფუზის ქვემოთ სივრცეშია განლაგებული. ჩვენ შეგვიძლია, მივმართოთ ნახატებს 23-3-სა და 23-4-ს, რათა განვსაზღვ-



ნახ. 23-5 მტაცებლისა და მსხვერპლის ზრდის ტემპების სამგანზომილებიანი გამოსახულება (ვერტიკალური ღერძი) მტაცებლის პოპულაციის ზომის (P) და მსხვერპლის პოპულაციის ზომის (H) კომბინაციებისთვის. და ღერძებით განსაზღვრული სიბრტყის ზემოთ მიმართული ისრები აღნიშნავენ მტაცებლისა და მსხვერპლი პოპულაციების ისეთ პირობებს, რომელთათვისაც ზრდის ტემპი დადებითია. სიბრტყის ქვემოთ მიმართული ისრები აღნიშნავენ ზრდის უარყოფით ტემპებს. (ა) წერტილში $< \hat{H}$, ასე რომ, მტაცებელ პოპულაციას ზრდის უარყოფითი ტემპი აქვს (ქვემოთ მიმართული ისარი) და $P < \hat{P}$, ასე რომ, მსხვერპლის პოპულაციას ზრდის დადებითი ტემპი აქვს (ზემოთ მიმართული ისარი). B , C და წერტილებში ისრების მიმართულება ასახავს პოპულაციის ზომის მიმართებას წონასწორობრივ სიდიდეებთან. (ბ) მსგავსი გრაფიკი, სადაც ნაჩვენებია მტაცებელი პოპულაციის ცვლილების ტენდენცია, როდესაც ზრდის ტემპი უარყოფითია (წერტილი) და დადებითია (C წერტილი). ზრდის დადებითი ტემპი გულისხმობს, რომ ინდივიდები ემატებიან პოპულაციას (P -ღერძის პარალელური მუქი მწვანე ისარი). ზრდის უარყოფითი ტემპი გულისხმობს, რომ ინდივიდები აკლდება პოპულაციას (P -ღერძის პარალელური ღია მწვანე ისარი). (გ) იგივე რაც (ბ), ოღონდ აქ ნაჩვენებია მსხვერპლის პოპულაციის ტენდენციები.

როთ, თუ რა ხდება ნახაზის ფუძეზე თითოეულ ოთხ წერტილში (A, B, C, D). წერტილზე, როგორც მსხვერპლი, ისე მტაცებელი პოპულაციის სიდიდეები წონასწორობრივი სიდიდეების ქვემოთ არის. ანუ, $H < \dot{H}$ და $P < \dot{P}$. ჩვენ ვიცით ნახ. 23-3-დან, რომ როდესაც მტაცებლების რიცხი $\dot{P}$ -ზე ნაკლებია, მსხვერპლის პოპულაციას ექნება დადებითი ზრდის ტემპი, რაც ნაჩვენებია წერტილიდან ზემოთ მიმართული ისრის საშუალებით, რომელიც ვერტიკალური ღერძის პარალელურია. ჩვენ ვიცით ნახ. 23-4-დან, რომ როდესაც მსხვერპლის რაოდენობა H -ს ქვემოთაა, მტაცებელ პოპულაციას ზრდის უარყოფითი ტემპი ექნება. ეს გამოსახულია გრაფიკის იატაკის უარყოფით სივრცეში მიმართული ისრით წერტილიდან. მსხვერპლი და მტაცებელი პოპულაციების ზრდის ტემპის მიმართულება საპირისპირო მხარეს იღებს ჩ წერტილში, რადგან ამ ადგილას არსებობს $\dot{H}$ -ზე მეტი მსხვერპლი, რაც აძლევს მტაცებლის პოპულაციას ზრდის დადებით ტემპს, ხოლო $\dot{P}$ -ზე მეტი მტაცებლის არსებობის გამო, მსხვერპლის პოპულაციას უარყოფითი ზრდის ტემპი ეძლევა. იგივე ლოგიკის გამოყენებით, ჩვენ შეგვიძლია ვნახოთ ორივე, მსხვერპლისა და მტაცებლის პოპულაციების ზრდის დადებითი ტემპები წერტილში და ორივეს ზრდის უარყოფითი ტემპები წერტილში.

როდესაც პოპულაციის ზრდის ტემპი დადებითია (ზემოთ მიმართული ისარი), ინდივიდები ემატება პოპულაციას. ამრიგად, თუ მსხვერპლის პოპულაცია $\dot{H}$ -ზე დიდია, მტაცებლის პოპულაცია გაიზრდება. ამგვარადვე, თუ მტაცებლის პოპულაცია $\dot{P}$ -ზე ნაკლებია, მსხვერპლ პოპულაციას ექნება ზრდის დადებითი ტემპი და პოპულაცია გაიზრდება. ნახ. 23-5-ში ეს ნიშნავს, რომ როდესაც მტაცებლის ისრები ზემოთ არის მიმართული (C წერტილი), მტაცებელი პოპულაცია მიმართულია P-ღერძის გასწვრივ გარფიკის საწყისიდან მატების უსასრულობისკენ, როგორც ნაჩვენებია ღერძის პარალელური მუქი მწვანე ისრების საშუალებით. მსგავსი გრაფიკი არის ნაჩვენები ნახ. 23-5-ც-ში მსხვერპლი პოპულაციისთვის. ამრიგად, ჩვენ არ გვჭირდება ზუსტად ვიცოდეთ, რა არის ზრდის ტემპის სიდიდე იმისთვის, რომ გავიგოთ ამ მარტივი მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელის დინამიკა. ჩვენ გვჭირდება უბრალოდ იმის ცოდნა, თუ რას უდრის მსხვერპლისა და მტაცებლის პოპულაციები H -სა და $\dot{P}$ -თან მიმართებაში. გრაფიკულად ეს ნიშნავს, რომ ჩვენ გვესაჭიროება მხოლოდ შევხედოთ ნახ. 23-5-ის ფუძეს – და ღერძების საშუალებით ფორმირებულ ორ განზომილებიან სივრცეს, რომელსაც ჩვენ გიჩვენებთ ნახ. 23-6-ში. მტაცებლის ($\dot{P}$) და მსხვერპლის ($\dot{H}$) პოპულაციის წონასწორობრივი სიდიდეები ყოფენ გრაფიკს ოთხ რეგიონად. ხაზს $\dot{P} = r/p$, რომელიც წარმოადგენს პირობას $dH/dt = 0$ -ს, ეწოდება მსხვერპლის წონასწორობრივი იზოკლინი. მსხვერპლისა და მტაცებლის რაოდენობის ნებისმიერი კომბინაციისთვის, რომელიც მდებარეობს ხაზის ქვემოთ რეგიონში, მსხვერპლის პოპულაცია



ნახ. 23-6 მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციის ზომებით

განსაზღვრული სივრცე. A და B წერტილებში ერთი ვექტორი (H ღერძის პარალელური) წარმოადგენს მსხვერპლის ზრდის ტენდენციას, ხოლო მეორე (P ღერძის პარალელური) წარმოადგენს მტაცებლის პოპულაციების ტენდენციებს. შემაჯამებელი ვექტორი (შავი) გვაძლევს გაერთიანებული მტაცებელი-მსხვერპლი სისტემის ზოგად მიმართულებას. მაგალითად წერტილში $H < \dot{H}$, რაც აღნიშნავს მტაცებლის ზრდის უარყოფით ტემპს. ამრიგად, მტაცებლის ვექტორი A წერტილში ქვემოთ არის მიმართული. A წერტილში $P < \dot{P}$, ასე რომ, მსხვერპლის ვექტორი მიმართულია მარჯვნივ, რაც მზარდ პოპულაციას აღნიშნავს. შემაჯამებელი ვექტორი აღნიშნავს ზოგად კლებას მტაცებელი პოპულაციისა და მსხვერპლი პოპულაციის ზრდას. გრაფიკში შემაჯამებელი, მსხვერპლისა და მტაცებლის საერთო დინამიკის ვექტორების მიმართ ულება აღნიშნავს საათის ისრის საპირისპირო ტრაექტორიას.

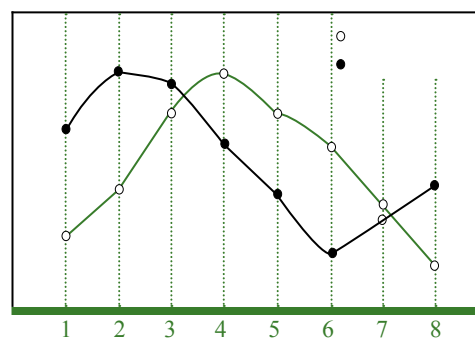
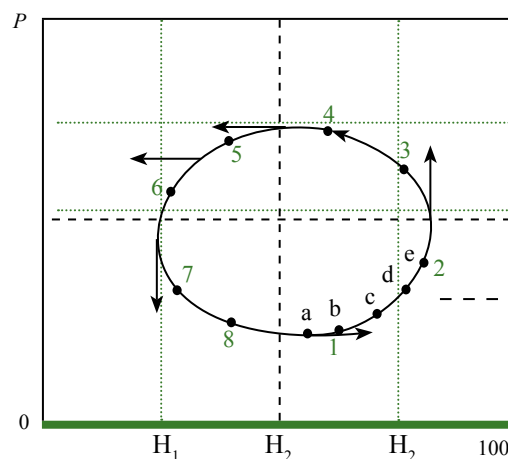
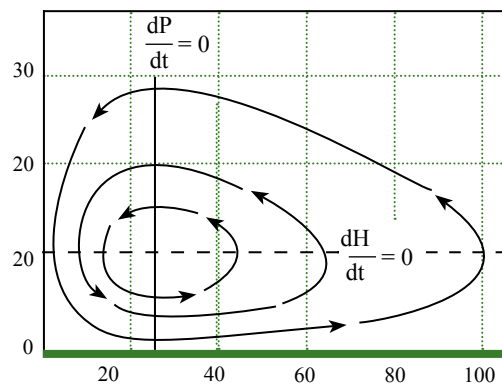
იზრდება, რადგან არსებული მტაცებლების რაოდენობა მცირეა მათი ნამატის მთლიანად შესაჭმელად. მტაცებლის წონასწორობრივი იზოკლინი ($dP/dt = 0$) განსაზღვრავს მსხვერპლის მინიმალურ დონეს ($\dot{H} = d/dap$), რომელსაც შეუძლია, ხელი შეუწყოს მტაცებელი პოპულაციის ზრდას. როდესაც მარცხენა ხაზზეა, მტაცებელი პოპულაცია შემცირდება.

ნახ. 23-6-ში წერტილში მსხვერპლის ზრდის ტემპი დადებითია (რადგან $\dot{P}$ -ზე ნაკლები მტაცებელია სახეზე). ანუ მას ნახ. 23-5-ში ზემოთ მიმართული ისარი აქვს. ამის გამო, მსხვერპლი პოპულაცია მოძრაობს პორიზონტალური ღერძის გასწვრივ მარცხნიდან მარჯვნივ, რასაც ჩვენ წარმოვადგენთ ვექტორით, რომელიც ღერძის პარალელური წერტილიდან მარჯვნივ არის მიმართული. მტაცებლის ზრდის ტემპი უარყოფითია წერტილში (ძალიან მცირე რაოდენობის მსხვერპლი) და ამრიგად, წარმოადგენილია წერტილიდან ქვემოთ მიმართული ისრით ნახ. 23-5-ში. ამის გამო, ნახ. 23-6-ში ჩვენ გავავლეთ ვექტორი, რომელიც მიმართული იყო -დან ქვემოთ და ღერძის პარალელურად. მტაცებლის უარყოფითი ზრდის და მსხვერპლის დადებითი ზრდის ტემპის შედეგი არის ზოგადი მოძრაობა ქვემოთ და მარჯვნივ, რომელიც ნაჩვენებია შავი შემაჯამებელი ვექტორის საშუალებით. მსგავსი

ლოგის ავლენს სივრცეში ტენდენციებს დანარჩენი სამი კვადრანტიდან თითოეულში.

მტაცებელი-მსხვერპლი პოპულაციების ოსცილაცია

შემაჯამებელი ვექტორების ინსპექცია (შავი ვექტორები) ნახ. 23-6-ში გვიჩვენებს საათის ისრის საპირისპირო მიმართულების ტენდენციას და -ით განსაზღვრულ სივრცეში. ჩვენ ამ ტენდენციებს ტრაექტორიებს ვუწოდებთ. ლოტკამ და ვოლტერამ განაწესეს (23-1) და (23-2) განტოლებების თავიანთი ანალიზი იმის საჩვენებლად, რომ როდესაც მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების ზრდის ტემპები პირდაპირ არის შედარებული (მათემატიკური ტერმინებით ეს ნიშნავს ერთი ელემენტის მეორეზე გაყოფას) (H, P) წერტილთან ახლოს, შედეგად ვიღებთ ელიფსის ფორმულას. თუმცა ჩვენ გამოვტოვებთ ამ ანალიზის დეტალებს აქ. ელიფსისებრი ტრაექტორიების ოჯახი ნაჩვენებია ნახ. 23-7ა-ში. ცვლილებები მტაცებლებისა და მსხვერპლის პოპულაციის ზომებში მოძრაობენ ($\dot{H}$, $\dot{P}$) წერტილების გარშემო ელიფსით შემოსაზღვრული მრუდის გასწვრივ. შემაჯამებელი ვექტორი მრუდზე ნებისმიერი წერტილისთვის არის მრუდის ამ წერტილზე გავლებული მხების მიმართულების (ნახ. 23-7ბ). ამრიგად, ნახ. 23-7ბ-ში ა-დან ე წერტილამდე გადანაცვლება გვაძლევს ვექტორებს, რომლებიც მიმართულია ზემოთ. E წერტილში (H_2 , $\dot{P}$) ვექტორი ღერძის პარალელურია. ამგვარი სისტემა ქმნის ოსცილაციებს მტაცებლებისა და მსხვერპლის პოპულაციებში. ამის დასაანახად, წარმოიდგინეთ, რომ წერტილები 1-8-მდე ნახ. 23-7ბ-ში წარმოადგენს რვა წერტილს დროში, რომელიც 1-დან იწყება. მტაცებელისა და მსხვერპლი პოპულაციების ზომის დატანა თითოეულ წერტილზე გვიჩვენებს ოსცილაციას (ნახ. 23-7ც). თავდაპირველად (დრო = 1) მტაცებელი პოპულაცია მდებარეობს $\dot{P}$ -ს ქვემოთ, ხოლო მსხვერპლი პოპულაცია $\dot{H}$ -ს ზემოთ.

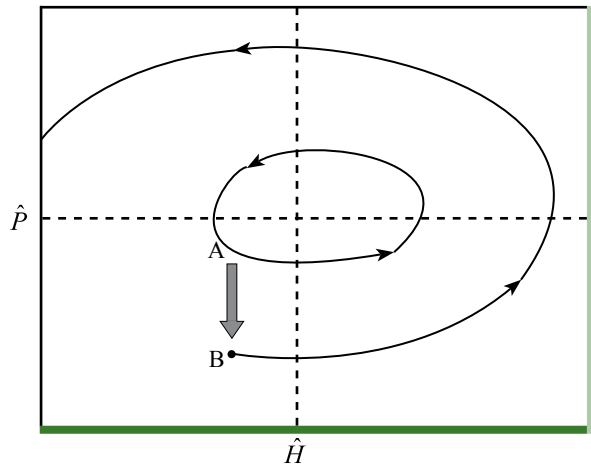


ნახ. 23-7 (ა) მსხვერპლისა და მტაცებლის პოპულაციათა სიმულირებული ტრაექტორიები ლოტკა-ვოლტერას მოდელის მიხედვით. წონასწორობის წერტილიდან ოსცილაციის ხარისხი ასახავს პოპულაციათა საწყის ზომებს სიმულაციაში. (ბ) ერთი ელიფსური ტრაექტორია, რომელიც გვიჩვენებს შემაჯამებელ ვექტორებს სხვადასხვა წერტილებში. ტრაექტორიები ელიფსის მხებია. შემაჯამებელი ვექტორები მიმართულია მზარდად ზემოთ ა წერტილიდან $\dot{P}$ -სკენ მოძრაობისას, რადგან მრუდი ზემოთაა მიმართული. ყოველთვის, როდესაც მრუდი კვეთს წონასწორობის ერთ იზოკლინს, შემაჯამებელი ვექტორი ერთ-ერთი ღერძის პარალელური იქნება. მაგალითად, (H_2 , $\dot{P}$) წერტილზე შემაჯამებელი ვექტორები ზემოთაა მიმართული ღერძის პარალელურად, რადგან ამ წერტილზე მსხვერპლის ზრდის ტემპი არის $dH/dt = 0$. (გ) თუ მტაცებლის და მსხვერპლის პოპულაციები დაყვანილია (ბ)-ში ნაჩვენებ 1-8-მდე დროზე, ელინდება მტაცებელი-მსხვერპლის ოსცილაცია. (a from Elseth and Baumgardner 1981.)

1-სა და 4 დროებს შორის მტაცებელი პოპულაცია ზრდას განაგრძობს. მსხვერპლი პოპულაცია ასევე იზრდება, მაგრამ მხოლოდ 3 დრომდე, როდესაც ის პიკს აღწევს და შემდეგ კლებას იწყებს. ამრიგად, ჩვენ ვხედავთ, რომ მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციები ციკლირებენ სიჭარბეში მცირედ ფაზას გარეთ ერთმანეთთან.

არსებობს მთელი რიგი განმარტებებისა ამ მოდელთან დაკავშირებით. ლოტკამ და ვოლტერამ აღმოაჩინეს (23-1) და (23-2) განტოლებების თავიანთ ანალიზში, რომ სისტემა სტაბილური არ არის წონასწორობრივ წერტილში $(\hat{H}, \hat{P})$. მართლაც, $\hat{H}$ -სა და $\hat{P}$ -ს ზოგიერთი პირობისთვის მათ მოდელში არარსებობა არავითარი გამოსავალი. ეს ნიშნავს, რომ მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემები, რომლებიც მოქმედებენ ამ მოდელის შეზღუდვების პირობებში, არასდროს დავიდოდნენ სტაბილურ წონასწორობამდე. ამის ნაცვლად, სისტემა განაგრძობდა ციკლირებას $(\hat{H}, \hat{P})$ -ს გარშემო. ამბობენ, რომ სისტემებს, რომლებიც ამგვარად იქცევიან აქვთ ნეიტრალური წონასწორობა, რაც ნიშნავს, რომ არანაირი შინაგანი ძალები არ მოქმედებს იმისთვის, რომ აღადგინონ პოპულაციები მტაცებელის და მსხვერპლის იზოკლინების გადაკვეთამდე. ლოტკამ (1925) აღნიშნა, რომ მაღალი რიგის ელემენტების დამატება დიფერენციალურ განტოლებებში მტაცებლებისა და მსხვერპლისთვის შექმნიდა პოპულაციის ტრაექტორიის შინაგან ბრუნვას საერთო წონასწორობისკენ. მაგალითად, გამოსახულება $dH/dt = rH - pHP - cH^2$ იწვევს მიღევად რხევებს, ოსცილაციას და სტაბილურ წონასწორობას. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულებას მტაცებელთა პოპულაციაში იგივე ეფექტი აქვს. სხვა ბიოლოგიური რეალური მოდიფიკაციები მოიცავენ დროებით შეფერხებებს, რომლებიც მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემებს არასტაბილურს ხდის, იწვევს კიდევ უფრო ძლიერ ოსცილაციას და მოიცავენ ასევე თავშესაფარს მსხვერპლისთვის, რომლებიც ზრდიან გადარჩენის ალბათობას.

მოდელის კიდევ ერთი შეზღუდვა არის ის, რომ ის მოქმედებს მხოლოდ H-სა და P-ს ისეთი სიდიდეებისთვის, რომლებიც შედარებით ახლოს არის $(\hat{H}, \hat{P})$ -თან. ამის შედეგი შეიძლება გრაფიკულად იყოს გამოსახული იმის გადასინჯვით, თუ რა ხდება შემთხვევაში, სადაც შემთხვევითი გაღიზიანება, როგორიცაა ბუნებრივი კატასტროფით გამოწვეული მოულოდნელი ზრდა სიკვდილიანობაში, ცვლის მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემის ტრაექტორიას. მაგალითად ვთქვათ, რომ მტაცებელი პოპულაცია განიცდის საოცარ კლებას პოპულაციის ზომაში, ნახ. 23-8-ში წერტილიდან წერტილამდე გადაადგილებისას. შემცირება მტაცებელთა პოპულაციაში ათავსებს სისტემას ახალ, უფრო დიდ ტრაექტორიაზე. რადგანაც სისტემას აქვს ნეიტრალური წონასწორობა და ამრიგად არ იმოდრავებს $(\hat{H}, \hat{P})$ -სკენ, უფრო დიდ ტრაექტორიაზე მტაცებელი პოპულაცია საბოლოო ჯამში გახდება იმდენად დიდი, რომ იგი უბრალოდ გადაასწრებს თავის



მტაცებელი მოსახლეობის სიმჭიდროვე

ნახ. 23-8 პოპულაციის ზომის მსხვილი გამლიზიანებლების თანამონაწილეობა ლოტკა-ვოლტერას მოდელში. მტაცებელი პოპულაცია დათრგუნულია წერტილიდან წერტილამდე ბუნებრივი კატასტროფის გამო. რადგანაც მოდელს არ აქვს შინაგანი მახასიათებლები, რომლებიც მას წონასწორობაში დააბრუნებდნენ, სისტემა გაგრძელდება ახალ უფრო დიდ ტრაექტორიაზე, სანამ მსხვერპლის პოპულაცია არ გაუტოლდება ნულს და სისტემა არ დაკარგავს ინტეგრალურობას.

მსხვერპლ რესურსს და წერტილში მსხვერპლი პოპულაცია ადგილობრივად გადაშენებული იქნება.

23.4 ნიკოლსონმა და გაილიიმ შეიმოვთავაზეს ლოტკა-ვოლტერას მოდელის ალტერნატივა

ლოტკა-ვოლტერას მოდელის pHP ელემენტს ხანდახან მტაცებლობის ელემენტს უწოდებენ. ამ ტერმინში იგულისხმება მოსაზრება, რომ ერთადერთი, რასაც მნიშვნელობა აქვს მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში, არის მტაცებლებისა და მსხვერპლების რაოდენობა. ანუ, მსხვერპლი პოპულაციის გარკვეული ზომისას და მტაცებლობის გარკვეული p ეფექტურობისას უფრო მეტმა მტაცებელმა უნდა მიიღოს უფრო მეტი მსხვერპლი. ჩვენ უკვე ვახსენეთ ამ მოსაზრების მნიშვნელოვანი სისუსტე: ის იგნორირებას უწევს შესაძლო ინტერაქციებს მტაცებლებს შორის, რამაც შეიძლება შეამციროს დაჭერილი მსხვერპლის რიცხვი. ამ შემთხვევის გამოსასწორებლად ა.ჯ. ნიკოლსონმა და ვ.ა.ბელიმ (1935) განავითარეს ლოტკა-ვოლტერას მოდელის ალტერნატივა პარაზიტოიდებისა და მათი მტარებლებისთვის.

პარაზიტოიდების თვისებანი

ნიკოლსონისა და ბელის ნამუშევარი კარგი მაგალითია იმისა, თუ როგორ მართავენ ბუნებათმცოდნეო-

ბის ფრთხილი დაკვირვებანი კითხვებს, რომლებსაც ეკოლოგები სვამენ. ისინი დაინტერესებულნი იყვნენ პარაზიტოიდების ეკოლოგიით, მწერებისა, რომელთა ლარვებიც ბინადრობენ მტარებლის სხეულში და მოიხმარენ მას. მტარებელს, როგორც წესი, სხვა მწერის ლარვა ან ჭუპრი წარმოადგენს. არსებობს მსგავსება მტაცებლებსა და პარაზიტოიდებს შორის, რომელთაგან ყველაზე აღსანიშნავია ის, რომ მათი საქმიანობის შედეგად მსხვერპლი ან მასპინძელი კვდება. ეს განასხვავებს ამ ორი ტიპის მომხმარებელს ბალახისმჭამელებისა და პარაზიტებისგან, რომელთა მოხმარების ობიექტები აუცილებელი არაა, რომ მოკვდნენ და ძირითადად ეს ასეც ხდება ხოლმე. არსებობს ასევე მნიშვნელოვანი განსხვავებებიც მტაცებლობასა და პარაზიტოიდიზმს შორის. პარაზიტოიდიზმის პირველი აქტი არის ზრდასრული მდედრის მიერ კვერცხის დადება მასპინძელზე ან მის სხეულში. ეს შეიძლება წარმოვიდგინოთ, როგორც პარაზიტოიდის თავდასხმა მტარებელზე, მაგრამ მსხვერპლზე მტაცებლის თავდასხმისგან განსხვავებით ის არ იწვევს მტარებლის დაუყოვნებელ სიკვდილს და თავდამსხმელიც – ზრდასრული პარაზიტოიდი, არ მოიხმარს მტარებელს. მოხმრება და სიკვდილი დგება მოგვიანებით, როდესაც პარაზიტოიდის კვერცხი ვითარდება ლარვად და მტარებელს ნელ-ნელა შიგნიდან ჭამს. რადგანაც თავდასხმა არ იწვევს მასპინძლის დაუყოვნებელ სიკვდილს და ამრიგად, არ ჩამოაშორებს მტარებელს პოპულაციისგან, შესაძლოა ერთ მტარებელს თანმიმდევრულად რამდენიმე პარაზიტოიდი დაესხას თავს. თუმცა პარაზიტოიდების რიცხვი, რომლებიც შეიძლება გამოკვებილ იქნან ერთ მასპინძელში, შეზღუდულია მცირე რიცხვამდე. ამის გამო, პარაზიტოიდისა და მისი მასპინძლის დინამიკა დამოკიდებულია არა შეხვედრათა რიცხვზე, როგორც ეს აღნიშნული იყო ლოტკა-ვოლტერას მოდელის პელმენტში, არამედ თავდასხმათა რიცხვზე.

პარაზიტოიდი-მტარებლის სისტემის კიდევ ერთი მახასიათებელი ის არის, რომ თაობები დისკრეტულია (დაყოფილი) და არ მოდიან შეხებაში ერთმანეთთან. ამრიგად, ნიკოლსონმა და ბელიმ გამოიყენეს განსხვავებითი განტოლებები (იხ. თავი 18), რათა განევიტარებინათ თავიანთი მოდელები და არა ლოტკასა და ვოლტერას მიერ გამოყენებული მუდმივი დროის მოდელები. ნიკოლსონმა და ბელიმ თავიანთი მოდელი პარაზიტოიდი-მტარებლის სწორედ ამ თვისებების გათვალისწინებით განავითარეს.

რადგანაც და შეიძლება აღნიშნავდნენ როგორც პარაზიტოიდს და მტარებელს, ისე მტაცებელსა და ბალახისმჭამელს, ჩვენ ვაგრძელებთ ამ აღნიშვნას, რათა გამოვსახოთ მომხმარებელი (პარაზიტოიდი) და რესურსი (მტარებელი) პოპულაციის ზომები. განტოლებებში გამოყენებულ აღნიშვნისგან განსხვავებით ჩვენ აღვნიშნავთ დრო t -ს ფრჩხილებით.

პარაზიტოიდი-მტარებლის პოპულაციათა დინამიკა

თითოეულ თაობაში ხელმისაწვდომი იქნება $H(t)$ მტარებელი, რომელთაგან H_a -ზე პარაზიტოიდი განახორციელებს თავდასხმას და ამდენივე იქნება ჩამოშორებული მტარებლის პოპულაციიდან პარაზიტოიდის ლარვების კვებითი აქტივობის შედეგად. მასპინძლის რიცხვი მომდევნო თაობაში $(t + 1)$ არის უბრალოდ პირველ თაობაში (t) თავდასხმისგან გადარჩენილი მტარებლების რიცხვი $[H(t) - H_a]$ გამრავლებული მტარებლების ერთ სულ მოსახლეზე შობადობის დონეზე (b) . განსხვავებითი განტოლების სახით ამის ჩანერგას შემდეგი ფორმა ექნება

$$H(t + 1) = b [H(t) - H_a].$$

თითოეული H_a -სთვის მასპინძელი ამრავლებს პარაზიტოიდთა ნაშიერების გარკვეულ ცოდენობას. ამრიგად, მომდევნო თაობაში პარაზიტოიდთა რიცხვი შეიძლება გამოსახული იქნას როგორც:

$$P(t + 1) = cH_a.$$

თქვენ შეამჩნევდით, რომ არც ერთი ამ განტოლებიდან არ ითვალისწინებს პარაზიტოიდი პოპულაციის სიმჭიდროვეს. გონივრული სიმჭიდროვისას ურთიერთობის განვითარებისთვის ნიკოლსონმა და ბელიმ დაიწყეს იმის გათვალისწინება, რომ პარაზიტოიდები მტარებლებს შემთხვევითად ეძებენ გარკვეული ძიების a ეფექტურობით. a პარამეტრს ხანდახან აღმოჩენის არეალს უწოდებენ, რადგან, პარაზიტოიდთა სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, ინდივიდუალურ პარაზიტოიდებს ხშირად უხდებათ ძიება დიდ არეალებში თავდაუსხმელი მტარებლების მოსაძებნად. ჩვენ გიჩვენეთ მეთოთხმეტე თავში, დისპერსიის შესახებ ჩვენი საუბრისას, თუ როგორ შეიძლება იყოს შემთხვევითი პროცესები გამოსახული პუასონისეული ალბათობის განაწილების საშუალებით $p(X) = \mu^X e^{-\mu} / X!$, სადაც μ არის შემთხვევითი X ცვლადის საშუალო სიდიდე, e არის ბუნებრივი ლოგარიტმის საფუძველი ($e = 2.78$) და $X!$ არის X -ის ფაქტორიალი ($4! = 4 \times 3 \times 2 \times 1$; $0! = 1$). ნიკოლსონმა და ბელიმ გამოიყენეს პუასონის განაწილება თითო მასპინძელზე თავდასხმათა რიცხვის ალბათობის განაწილების მოდელში. ამრიგად, ალბათობა იმისა, რომ მტარებელს თავს დაესხებიან სამჯერ, მოცემულია როგორც $p(3) = \mu^3 e^{-\mu} / 3!$ $\mu = 0.04$ თავდასხმების საშუალო სიჩქარისას $p(3) = 0.00001$.

პუასონის განაწილება არის ალბათობის განაწილება. ამრიგად, ყველა X -თვის ალბათობათა ჯამი არის 1. ამის გამო, ჩვენ შეგვიძლია, წარმოვიდგოთ პუასონის ალბათობა როგორც პროპორციები. მტარებლების პროპორცია, რომლებზეც არ ახორციელებენ თავდასხმას იგივეა, რაც თავდაუსხმელობის ალბათობა $P(0)$, რომელიც არის $P(0) = \mu^0 e^{-\mu} / 0! = e^{-\mu}$ (რადგანაც

μ^0 და $0!$ ორივე განსაზღვრებით 1-ის ტოლია). თუ თავდაუსხმელი მტარებლების პროპორცია არის $e^{-\mu}$, მაშინ თავდასხმაგანცდილი (სულ მცირე, ერთხელ მაინც) მტარებლების პროპორცია არის $1 - e^{-\mu}$. ნიკოლსონმა და ბეილიმ დაასკვნეს, რომ თითო მტარებელზე გარკვეულ დროსა და ადგილას პარაზიტოიდის კვერცხების საშუალო რიცხვი იყო $aH(t)$ და შესაბამისად, მთლიანი ოდენობა არეალში დადებული კვერცხისა იქნება $aP(t)H(t)$. თითო მასპინძელზე კვერცხის საშუალო რიცხვი შეიძლება მოცემული იყოს როგორც $\mu = aP(t)$. ამრიგად, თავდასხმაგანცდილი მტარებლების რიცხვი არის $a = 1 - e^{-aP(t)}$. ამ ურთიერთობის გრაფიკული გამოსახულება გვიჩვენებს, რომ პარაზიტოიდების სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, თავდასხმაგანცდილ მტარებელთა პროპორცია იმატებს, თუმცა კლებადი სიჩქარით (ნახ. 23-9). მაგალითად, თუ $a = 0.068$, ზრდა პარაზიტოიდთა სიმჭიდროვეში 10-დან 15-მდე შედეგად იწვევს 0.146-ით ზრდას თავდასხმაგანცდილ მტარებელთა პროპორციაში ($1 - e^{-0.068(10)} = 0.493$ -დან $1 - e^{-0.068(15)} = 0.639$ -მდე მაშინ, როდესაც ზრდა პარაზიტოიდთა სიმჭიდროვეში 50-55-მდე იწვევს მხოლოდ 0.01-ით ცვლილებას თავდასხმაგანცდილ მტარებლების პროპორციაში (0,966-დან 0, 976-მდე). პროპორციის ამ შენელების მიზეზი ის არის, რომ მაღალ სიმჭიდროვეებზე პარაზიტოიდებს უჭირთ, მოძებნონ მტარებელი, რომელსაც ჯერ თავს არ დასხმიან. დაუპირისპირეთ ეს ლოტკა-ვოლტერას მოდელებში ასახულ შემთხვევას, რომელშიც მტაცებლის მზარდი სიმჭიდროვე უზრალოდ ნიშნავს, რომ უფრო მეტი მსხვერპლი შეიჭმევა.

რაოდენობა $H_a = 1 - e^{-aP(t)}$ შეიძლება ჩანაცვლებულ იქნას (23-3) და (23-4) განტოლებებში, რათა მივიღოთ ძირითადი ნიკოლსონ-ბეილის მოდელი:

$$H(t+1) = bH(t) [e^{-aP(t)}]$$

და

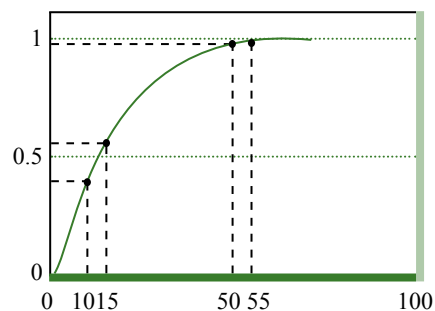
$$P(t+1) = cH(t) [1 - e^{-aP(t)}].$$

ნახ. 23-10ა გვიჩვენებს ამ განტოლებების სიმულაციას $b = 2$, $a = 1$ და $c = 1$ პარამეტრული სიდიდეებით. ნახატი ავლენს ნიკოლსონ-ბეილის მოდელის საინტერესო და საკმაოდ სამწუხარო თვისებას: განტოლებები დასამაბს აძლევს სულ უფრო მზარდ ოსცილაციებს. ნახ. 23-10ა გვიჩვენებს ორ ამგვარ ოსცილაციას როგორც პარაზიტოიდის, ისე მასპინძლისთვის. საბოლოო ჯამში მოდელი ვარაუდობს, რომ ისინი ვერ შეძლებენ თანაარსებობას, რადგან შესაძლებელია, რომ მტარებელმა ან პარაზიტოიდმა მიაღწიოს ძალიან დაბალ რიცხვებს (გაიხსენეთ ორი ადგილი, სადაც სიმჭიდროვის მრუდები მტარებლისა და პარაზიტოიდისა ეხებიან ჰორიზონტალურ ღერძს). თუ ჩვენ ავაგებთ პარაზიტოიდის (ვერტიკალური ღერძი) და მტარებლის (ჰორიზონტალური ღერძი) რაოდენობის დამოკიდებულების სივრცეში განსაზღვრულ მოდელს, პოპუ-

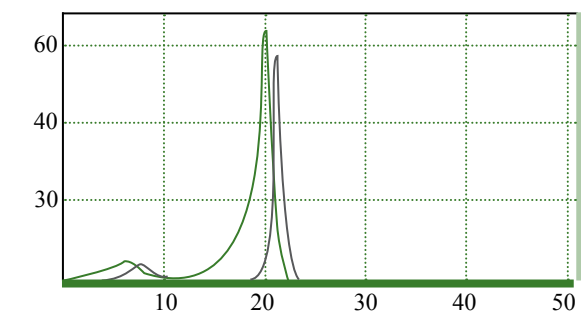
ლაციის ტრაექტორია სპირალირებს წონასწორობის წერტილიდან გარეთ (ნახ. 23-10ბ). ამ ტრაექტორიის დროის მიმდინარეობის სიმულირება 1-9 წერტილამდე უფრო ცხადად გვიჩვენებს მზარდ ოსცილაციებს (ნახ. 23-10გ).

თუ ჩვენ წარმოვიდგენთ ნიკოლსონ-ბეილის მოდელის რიგ თვისებებს, ჩვენ შევძლებთ, აღმოვაჩინოთ ის ფაქტორები, რომლებიც მოქმედებენ ამ სისტემის სტაბილიზირებისთვის. სულ მცირე, ორმა ფაქტორმა შეიძლება გამოიწვიოს პარაზიტოიდისა და მტარებლის თანაარსებობა. პირველი შეიძლება იყოს ის, რომ თუ პარაზიტოიდის შობადობა b შემცირდება მაშინ, როდესაც პარაზიტოიდის სიმჭიდროვე იზრდება [მიმდინარე მოდელში b არის პარაზიტოიდის სიმჭიდროვისგან (t) დამოუკიდებელი კონსტანტა], მოდელის გაფართოებადი ოსცილაციები შეიცვლება მიღწევად ოსცილაციებად. მეორე გზა ნიკოლსონ-ბეილის მოდელის სტაბილური საბოლოო შედეგის მისაღწევად არის იმის აღიარება, რომ პარაზიტოიდის პოპულაციის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად ეფექტურობა a , რომლითაც თითოეული პარაზიტოიდი პოულობს თავდაუსხმელ მტარებლებს, შემცირდება. თუ ნებისმიერი ამ დანამატთაგან დართული იქნება მოდელში, სტაბილური ინტერაქცია წინასწარ იქნება განსაზღვრული.

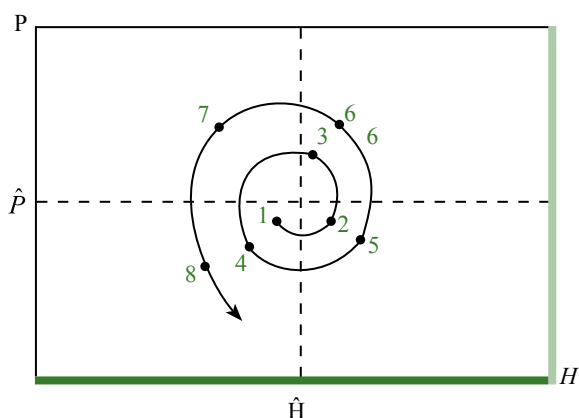
(23-5) და (23-6) განტოლებებში წარმოდგენილი ნიკოლსონ-ბეილის მოდელს აქვს სამი პარამეტრი (a , b და c). ყველა ეს პარამეტრი შეიძლება განსაზღვრულ იქნას ექსპერიმენტალურად და შემდეგ მორგებულ იქნას პარაზიტოიდ-მტარებელი პოპულაციების მონაცემებზე. მაგალითად, ბარნეტმა (1958) მოახდინა სათ-



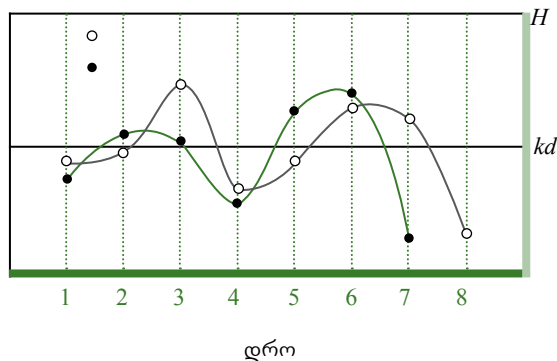
ნახ. 23-9 ურთიერთობა პარაზიტოიდების სიმჭიდროვე P -სა და თავდასხმაგანცდილ მასპინძლის პროპორციას ($1 - e^{-aP}$) შორის, სადაც $a = 0.068$. თავდასხმაგანცდილ მასპინძლის პროპორცია იზრდება კლებადი ტემპით P -ს ზრდასთან ერთად. პარაზიტოიდთა დაბალი სიმჭიდროვისას პარაზიტოიდთა რიცხვის ცვლილება 10-15-მდე იწვევს თავდასხმაგანცდილ მასპინძლის პროპორციაში 0,146-ით ზრდას მაშინ, როდესაც პარაზიტოიდთა მაღალი სიმჭიდროვისას ისე-თივე ზრდა ($P = 50$ -დან $P = 55$ -მდე) იწვევს მხოლოდ 0,01-იან ზრდას თავდასხმაგანცდილ მასპინძლის პროპორციაში. ამის მიზეზი არის ის, რომ პარაზიტოიდთა მაღალ სიმჭიდროვეებზე, თითქმის ყველა მტარებელი უკვე ინვაზირებულია.



(ა)



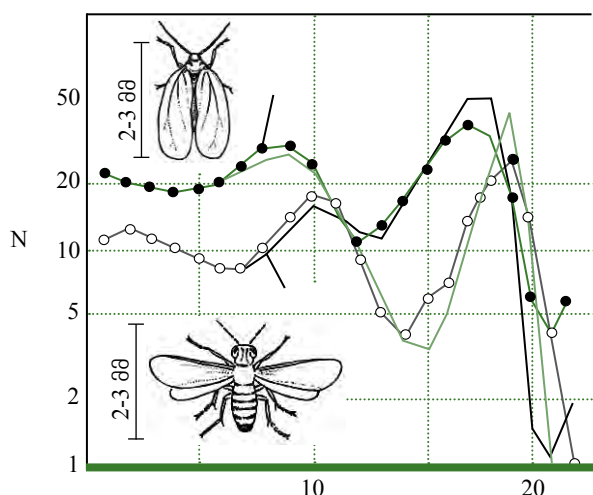
(ბ)



(გ)

ნახ. 23-10 სიმულაცია ნიკოლსონ-ბეილის პარაზიტოიდი-მტარებლის მოდელის გამოყენებით. (ა) მარტივი ნიკოლსონ-ბეილის მოდელი, სადაც $b = 2$, $a = 1$ და $c = 1$. გრაფიკი გვიჩვენებს ორ ოსცილაციას, მეორე პირველზე დიდია. ნიკოლსონ-ბეილის ძირითადი მოდელი ინვესს სულ უფრო მზარდ ოსცილაციებს და არასტაბილურია. (ბ) ნიკოლსონ-ბეილის ტრაექტორია - სივრცეში. (გ) ტრაექტორიის დროის მიმდინარეობა. (ბ)-ში მოცემული რიცხვები შეესატყვისება რიცხვებს დროის ლერძზე (გ)-ში. (ა from Bulmer 1994.)

ბურის თეთრფრთიანას თრიალუროდეს ვაპორარიორუმ-სა და მისი ციხლიდური ჩრჩილი პარაზიტოიდის ნცარსია ფორმოსა-ს ინტერაქციების მოდელირება (ნახ. 23-11). სიდიდეები $a = 0.068$, $b = 2$ (ექსპერიმენტულად მიღებული) და $c = 1$ გვაძლევს რამდენიმე პოპულაციური ციკლის მონაცემების გონივრულ მორგებას.

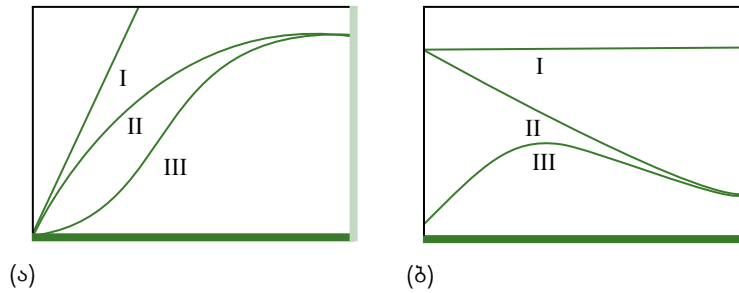


ნახ. 23-11 პოპულაციის ფლუქტუაციები თეთრფრთიანი თრიალუროდეს ვაპორარიორუმ-ის (სოლიდური სიმბოლოები) და მისი ციხლიდური პარაზიტოიდის ნცარსია *formosa*-ს (ლია სიმბოლოები). შავი და ნათელი მწვანე ხაზები არის ტრაექტორიები ნაწინასწარმეტყველები ნიკოლსონისა და ბეილის მოდელის მიერ.
(From Begon and Mortimer 1986; after Hassell 1978.)

23.5 მტაცებელთა რაქცია მსხვერპლთა სიმჭიდროვეზე არ არის წრფივი

ნიკოლსონი და ბეილი აკრიტიკებდნენ ლოტკა-ვოლტერას მოდელს, რადგან მისი ხაზოვანი ურთიერთობა თავდასხმის ტემპსა და მტაცებლის (ან პარაზიტოიდის) სიმჭიდროვეს შორის არარეალურად გამოიყურებოდა. კანადელმა ენტომოლოგმა ქ.ს. ჰოლინგმა (1959) გაახმოვანა მსგავსი შენიშვნა თითოეულ მტაცებლის მიერ მოხმარებული მსხვერპლის რაოდენობასა და მსხვერპლის სიმჭიდროვეს შორის ხაზოვან ურთიერთობასთან დაკავშირებით. ლოტკა-ვოლტერას მოდელში ტემპი, რომლითაც ინდივიდები ჩამოშორდებოდნენ მსხვერპლ პოპულაციებს, აღწერილი იყო pHP ელემენტით. ამრიგად, მტაცებელთა მოცემული სიმჭიდროვისთვის (P) ექსპლუატაციის ტემპი იზრდება მსხვერპლის სიმჭიდროვის (H) პირდაპირპროპორციულად. მრავალი ბიოლოგიური ფაქტორი უნდა ცვლიდეს ამ ურთიერთობის ფორმას და ალბათ ამით უნდა იცვლებოდეს მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების დინამიკაც.

მსხვერპლის სიმჭიდროვის ურთიერთობას ინდივიდუალური მტაცებლის საკვების მოხმარების ტემპთან ჰოლინგმა (1959) ფუნქციონალური რეაქცია უწოდა. არსებობს ფუნქციონალური რეაქციის სამი ძირითადი ტიპი (ნახ. 23-12). I ტიპი არის ლოტკა-ვოლტერას მოდელის ხაზოვანი ურთიერთობა, რომელშიც აღებული მსხვერპლის რიცხვი pPH იზრდე-



ნახ. 23-12 მტაცებლების სამი სახის ფუნქციონალური რეაქცია მსხვერპლის მზარდ სიმჭიდროვეზე: (ა) ფუნქციონალური რეაქცია მოხმარებული მსხვერპლის რაოდენობის საფუძველზე; (ბ) ფუნქციონალური რეაქცია მოხმარებული მსხვერპლის პოროპორციის საფუძველზე. *I* ტიპი: მტაცებელი მოიხმარს მსხვერპლის მუდმივ ოდენობას ან პროპორციას მსხვერპლის სიმჭიდროვის მიუხედავად. *II* ტიპი: მტაცებლობის ტემპი მცირდება, როდესაც მტაცებლის დანაყრება აღწევს საკვების მოხმარების ზედა ლიმიტს. *III* ტიპი: მტაცებლის რეაქციას თრგუნავს მსხვერპლთა დაბალი სიმჭიდროვე ნადირობის დაბალი ეფექტურობის ან „საძებარი სახის“ არარსებობის გამო.

ბა ხაზოვნად H -ის ზრდასთან ერთად. *I* ტიპის ხაზოვანი ფუნქციონალური რეაქციის მრუდი წინასწარმეტყველებს, რომ არ იარსებებდა მტაცებლის მიერ მსხვერპლის მოხმარების ტემპის არავითარი ზედა ზღვარი. ეს წინასწარმეტყველება ზედმეტად მარტივია იმისთვის, რომ ასახოს ბუნების რეალური სურათი. თუმცა მსხვერპლის სიმჭიდროვის გარკვეულ დიაპაზონებში მტაცებლებს შეიძლება ჰქონდეთ სწორხაზოვანი ფუნქციონალური რეაქციები (e.g., Korpimäki and Norrdahl 1991). ზოგიერთი ბიოფილტრატორი ორგანიზმისთვის მრუდი შეიძლება ყოფილიყო მოხმარების ტემპსა და მსხვერპლის სიმჭიდროვეს შორის არსებული ურთიერთობის გამომსახველი.

როგორც წესი, თითო მტაცებლის მიერ მოხმარებული მსხვერპლის რიცხვი მცირდება მსხვერპლის გარკვეული სიმჭიდროვისას და *II* და *III* ტიპის ფუნქციონალური რეაქციებიც სწორედ ამას ასახავენ (იხ. ნახ. 23-12). ორი ფაქტორი განსაზღვრავს, რომ ფუნქციურმა რეაქციამ უნდა მიაღწიოს სტადიას, როდესაც აღარ შეიმჩნევა პროგრესი. პირველი, მტაცებლები შეიძლება დანაყრდნენ, რა მომენტშიც მათი კვების ტემპი იზღუდება იმ ტემპით, რომლითაც მათ შეუძლიათ საკვების მონელება და ასიმილაცია და არა იმ ტემპით, რომლითაც მათ საკვების დაჭერა შეუძლიათ. მეორე, როდესაც მტაცებელი მეტ მსხვერპლს იჭერს, მსხვერპლთან გამკლავებასა და მის შეჭმაზე დახარჯული დრო იჭრება ძიების დროში. საბოლოო ჯამში, ეს ორი სიდიდე ბალანსს აღწევს და მსხვერპლის დაჭერის ტემპიც მატებას წყვეტს.

II ტიპის ფუნქციონალური რეაქცია

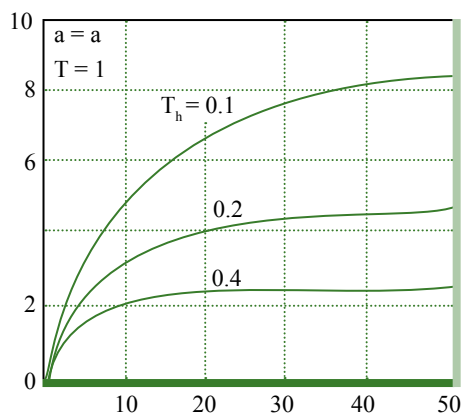
II ტიპის ფუნქციონალური რეაქცია აღწერს შემთხვევას, სადაც თითო მტაცებლის მიერ მოხმარებული მსხვერპლის რაოდენობა თავდაპირველად სწრაფად

იზრდება მსხვერპლის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად, მაგრამ შემდეგ კლებას იწყებს მსხვერპლის სიმჭიდროვის კიდევ უფრო მეტ ზრდასთან ერთად. *II* ტიპის ფუნქციონალური რეაქციის დინამიკა ახსნა ჰოლინგმა (1959), რომელმაც განიხილა, თუ როგორ გავლენას ახდენს დრო, რომელსაც მტაცებელი ხარჯავს მსხვერპლის ძიებაში და მასთან გამკლავებაში, მოხმარების ტემპზე. ჰოლინგმა გამკლავების დრო აღწერა მარტივი გამოსახულებით, რომელიც ცნობილია დისკის განტოლების სახელით. ეს სახელი მას დაერქვა მის ერთ-ერთ ექსპერიმენტში გამოყენების შემდეგ, სადაც თვალეზიერებაზე აღამიანებს უნდა აღმოეჩინათ და აეღოთ მცირე ქალაქის დისკეტი ბრტყელი ზედაპირიდან. ნებისმიერი ამგვარი დავალება, მათ შორის, მსხვერპლის დაჭერა და შეჭმა, მოითხოვს გარკვეულ გამკლავების დროს თჰ. მთლიანი გამკლავების დრო არის შედეგი თითო ცალკეულ მსხვერპლზე დახარჯული გამკლავების დრო (T_h) გამრავლებული შეხვედრათა რიცხვზე (E) ანუ თჰ. ძიებისთვის დარჩენილი დრო – ძიების დრო T_s – არის მთლიან დროს T_{total} -ს გამოკლებული გამკლავების დრო, ანუ $T_s = T_{total} - T_h E$. შეხვედრათა რიცხვი შეიძლება თავად იყოს განსაზღვრული როგორც ძიების დროის, მსხვერპლის სიმჭიდროვის (H) და ძიების ეფექტურობის a კონსტანტას (დროის თითო ერთეულში ნაპოვნი მსხვერპლის რიცხვი) პროდუქტი, ანუ $E = a T_s H = a (T - T_h E) H$. თუ $E = a (T - T_h E) H$ ჩანაცვლებულ იქნება T_s -ის განტოლებაში, ჩვენ შეგვიძლია ვეძიოთ, რათა მივიღოთ შემდეგი განტოლება:

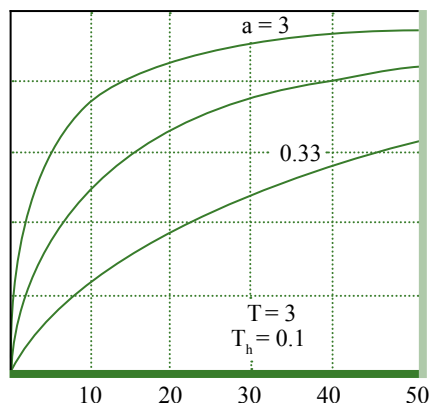
$$E = \frac{aHT}{1 + aHT_h} \quad (23-7)$$

ამ განტოლებაში რაოდენობა aH -ს ხშირად უწოდებენ **შეხვედრათა ტემპს**.

განტოლება (23-7) გადატანილი გრაფიკზე ნახ. 23-13ა-ში სამი სხვადასხვა გამკლავების დროისთვის, სადაც $a = 1$ და ასევე ნახ. 23-13ბ-ში a -ს სამი სიდიდის-



(ა)



(ბ)

ნახ. 23-13 ურთიერთობა შეხვედრის ტემპსა (E) და მსხვერპლის სიმჭიდროვეს (P) შორის ჰოლინგის დისკის განტოლების მიხედვით (ა) თითო მსხვერპლზე სხვადასხვა გამკლავების დროისას (T_h) და (ბ) ნადირობების ეფექტურობის (ა) სხვადასხვა დონეებზე.

ვის, როდესაც $T_h = 0.1$. როდესაც მსხვერპლი იშვიათია, მნიშვნელოვანი ელემენტი aH_t 1-ზე ნაკლებია და მსხვერპლთან შეხვედრის რიცხვი უახლოვდება aH_t -ს. როდესაც მსხვერპლი მრავალრიცხოვანია aH_t 1-ზე მეტია და აღწევს შეფარდებას T/T_h , რომელიც მუდმივი სიდიდეა და განსაზღვრავს მსხვერპლის მაქსიმალურ რაოდენობას, რომელთა დაჭერაც შესაძლებელია თ დროში. მაგალითად, ნახ. 23-13ა-ში, თუ $H = 30$ და $T_h = 0.1$, $aH_t = 1(30)(0.1) = 3$ და შეხვედრის რიცხვი უდრის $30/[1 + 3] = 7.5$, რაც უახლოვდება $T/T_h = 1/0.1 = 10$. ამრიგად, მსხვერპლის მაღალი სიმჭიდროვისას ძებნის

დრო ეცემა ნულთან ახლოს და დაჭერილი მსხვერპლის რიცხვი შეზღუდულია მხოლოდ იმით, თუ რამდენი დრო სჭირდება მტაცებელს, რომ გაუმკლავდეს თითოეულს. რაც უფრო მოკლეა გამკლავების დრო, მით მეტი მსხვერპლის დაჭერაა შესაძლებელი.

ჰასელმა მოარგო (23-7) განტოლება თავდასხმის ტემპსა და მსხვერპლის სიმჭიდროვეს შორის არსებულ ურთიერთობას, რასაც რამდენიმე ლაბორატორულ სისტემაში აკვირდებოდნენ (ცხრილი 23-1). როგორც მოსალოდნელი იყო, როგორც გამკლავების დრო, ისე ძიების ეფექტურობა დიდად ვარიირებდა მტაცებლისა

ცხრილი 23-2 გამკლავების დროის განსაზღვრული სიდიდეები მომხმარებელი-რესურსის განტოლებებში.

პარაზიტი ან მტაცებელი	მასპინძელი	მასპინძელი გამკლავების დრო (სთ)	მასპინძელი გამკლავების დრო (სთ)/(სთ)
პარაზიტიზმები			
<i>Nemeritis canescens</i>	<i>Ephestia cautella</i>	0.007	<0.0001
<i>Chelonius texanus</i>	<i>Ephestia kuhniella</i>	0.12	<0.001
<i>Dahlbominus fuscipennis</i>	<i>Neodiprio lecontei</i>	0.24	<0.003
<i>Pleolophus basizonus</i>	<i>Neodiprio sertifer</i>	0.72	<0.02
<i>Dahlbominus fuscipennis</i>	<i>Neodiprio sertifer</i>	0.96	<0.01
<i>Cryptus inornatus</i>	<i>Loxostege sticticalis</i>	1.44	>0.02
<i>Nasonia vitripennis</i>	<i>Musca domestica</i>	12.00*	<0.1
Predators			
<i>Anthocoris confusus</i>	<i>Aulacorthum circumflexus</i>	0.38	<0.001
<i>Notonecta clauca</i>	<i>Daphnia magna</i>	0.76	<0.005
<i>Ischnura elegans</i>	<i>Daphnia magna</i>	0.82	<0.002
<i>Harmonia axyridis</i>	<i>Aphis craccivora</i>	1.61	<0.002
<i>Phytoseiulus persimilis</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	1.87	<0.005

*ეს ნახატი არის გამკლავების დრო თითოეული მასპინძლისთვის. თითო კვერცხთან გამკლავების დრო იყო დაახლოებით 0,4 სთ. (From Hassell 1978.)]

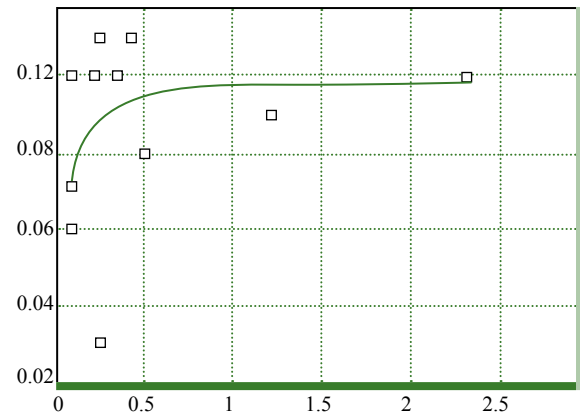
და მსხვერპლის მახასიათებლების და ლაბორატორული გარემოს სტრუქტურის მიხედვით. პარაზიტოიდ ასონია-ს ძალიან მაღალი გამკლავების დრო მასპინძელ ოთახის ბუზთან (უსცა სომესტიცა) ასახავს იმ ფაქტს, რომ მრავალი ჭუპრი უარყოფილ იქნა იმ მიზეზით, რომ ისინი უკვე ინვაზირებული იყვნენ. ამ კვლევაში შეხვედრათა რიცხვი ეთვლებოდა მხოლოდ მათ, რომლებიც ჯერ კიდევ არ იყო თავდასხმის მსხვერპლი, მაგრამ გამკლავების დრო მოიცავდა ნებისმიერი შეხვედრილი ჭუპრის უარყოფაზე დახარჯულ დროსაც, ინვაზირებული იქნებოდა ის თუ არა.

დეილმა და სხვებმა (1994) შეისწავლეს მგლების (*Canis lupus*) მტაცებლური ქცევა არქტიკულ ეროვნულ პარკში და ალიასკის ცენტრალური ბრუკსის ქედის ნაკრძალში. მგლები უპირველესად კარიბუებზე (ლანგიფერ ტარანდუს) ნადირობენ, თუმცა ისინი ასევე ჭამენ ცხვარ ვის დალლი-ებსაც და ამერიკულ ცხენ-ირემსაც (*Alces alces*). დეილმა დამისმა კოლეგებმა განსაზღვრეს მგლების ფუნქციონალური რეაქცია კარიბუს სიჭარბეზე, რომელიც არსებითადაა ვარიირება მგლების ოთხ ხროვაზე დაკვირვებით 1990 წლის ზამთრის 30 დღიანი პერიოდის განმავლობაში და თითოეული მგლის მიერ მოკლულთა რაოდენობის და ყოველდღე ხელმისაწვდომი კარიბუების ოდენობის დათვლით. როდესაც დღეში ერთი მგლის მიერ მოკლულთა რიცხვი (ვერტიკალური ღერძი) გადატანილ იქნა გრაფიკზე თითო კვადრატულ კილომეტრზე კარიბუთა განსაზღვრული რიცხვის საპირისპიროდ, მონაცემები მოერგო ჰოლინგის II ტიპის ფუნქციონალური რეაქციის მრუდს (ნახ. 23-14).

დისკის განტოლება გვაძლევს შეხვედრათა რიცხვის მსხვერპლის ხელმისაწვდომობის გარკვეული დონისთვის და მუდმივი a ძიების ეფექტურობისთვის და განსაზღვრეს ასევე T_h გამკლავების დრო. განტოლება არ განასხვავებს ერთმანეთისგან მტაცებლებს სხვადასხვა ძიების სტრატეგიებით. ასე რომ, მაგალითად, ერთი დროის პერიოდის განმავლობაში მტაცებელს, რომელიც აღმოაჩენს მსხვერპლს რეგულარული დროის პერიოდებში და მტაცებელს, რომელსაც სძინავს მთელი დღე და შემდეგ გაღვიძებული ერთმაბაშად დიდი რაოდენობით მსხვერპლს ჭამს, შეიძლება ერთი და იგივე ძიების ეფექტურობა ჰქონდეთ (აღმოჩენილი მსხვერპლი/დრო) (Getty and Pulliam 1993).

III ტიპის ფუნქციონალური რეაქცია

როგორც II ტიპის, ისე III ტიპის ფუნქციონალური რეაქციების მრუდები გვიჩვენებენ, რომ მოხმარება მსხვერპლის სიმჭიდროვის ზრდასთან შედარებით უფრო ნელა იზრდება. საბოლოოდ, ორივე ფუნქციაში მოხმარება მიაღწევს მუდმივ სიდიდეს მაძღრობის გამო. თუმცა III ტიპის ფუნქციონალური რეაქციის მრუდი II ტიპისგან განსხვავებულად იქცევა, როდესაც მსხვერპლის სიმჭიდროვე დაბალია. ყველაზე



ნახ. 23-14 II ტიპის ფუნქციონალური რეაქცია მგლების (*Canis lupus*), რომლებიც იკვებებიან კარიბუებით (*Rangifer tarandus*) ზამთარში არქტიკულ ეროვნულ პარკსა და ნაკრძალში. (From Dale et al. 1994.)

დაბალი მსხვერპლის სიმჭიდროვეებზე მტაცებლები III ტიპის ფუნქციონალური რეაქციებით მოიხმარენ მსხვერპლის ძალიან დაბალ რიცხვს. ყველაზე მაღალი მოხმარება ამგვარი მტაცებლებისთვის თავს იჩენს მსხვერპლის საშუალო სიმჭიდროვეებზე (იხ. ნახ. 23-12ა). არსებობს ამგვარი ფუნქციონალური რეაქციების მნიშვნელოვანი შედეგების მთელი რიგი. ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი არის ის, რომ როდესაც მათი პოპულაცია დაბალ სიმჭიდროვეზეა, მსხვერპლებზე მტაცებლობის ზენოლა შემსუბუქებულია.

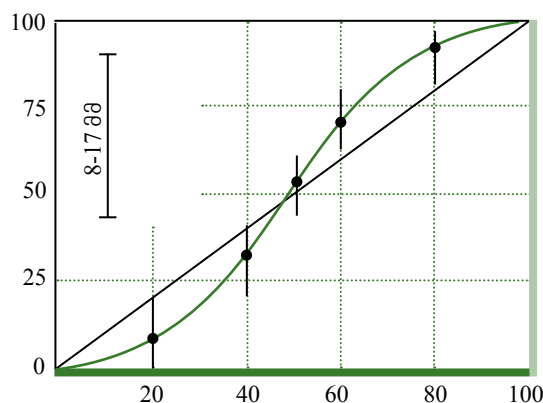
რამდენიმე ფაქტორმა შეიძლება გამოიწვიოს მტაცებლობის შემცირებული რეაქციები დაბალ სიმჭიდროვეებზე: (1) ჰეტეროგენულმა საბინადრო გარემომ შეიძლება დაიტოოს უსაფრთხო სამალავების შეზღუდული რაოდენობა, რომლებიც დაბალი სიმჭიდროვისას მსხვერპლთა უფრო მეტ პროპორციას იცავენ, ვიდრე მაღალი სიმჭიდროვისას; (2) ძიების ქცევაში ნასწავლი გამოცდილების ნაკლებობამ, რაც გამოწვეულია მსხვერპლთან შეხვედრის დაბალ ტემპებით, შეიძლება შეამციროს ნადირობის ეფექტურობა მსხვერპლთა დაბალი სიმჭიდროვისას; (3) ალტერნატიულ საკვებ წყაროებზე გადართვამ, როდესაც ძირითადი მსხვერპლი იშვიათია, შეიძლება შეამციროს ნადირობის ზენოლა მასზე. მსხვერპლის მოხმარების შესაბამისობა მსხვერპლის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულია ცვლილებაზე მსხვერპლთა საშუალო მოწველადობაში (1)-ის შემთხვევაში, ძეხნისა და დაჭერის ეფექტურობაზე (2)-ის შემთხვევაში და ნადირობის მოტივაციასა და ძიების დროზე (3)-ის შემთხვევაში.

სწავლა გავლენას ახდენს მრავალი მტაცებლის, განსაკუთრებით ხერხემლიანი, კომპლექსური ნერვული სისტემების მქონე მტაცებლების ნადირობის ქცევებზე, მაგრამ ასევე არახერხემლიანებზეც (Papaj

and Lewis 1993). ობიექტი ადვილი საპოვნია, როდესაც არსებობს წინასწარი მოსაზრება იმის შესახებ, თუ როგორ გამოიყურება ის და სად იჩენს ის თავს. ამგვარი „საძებარი ობიექტის გამოსახულება“ (Tinbergen 1969) მოდის გამოცდილებასთან ერთად, ანუ დასწავლით. როდესაც მსხვერპლის პოპულაცია მჭიდროა, მტაცებელი მსხვერპლს ხშირად ხვდება, ამრიგად, ძიების ეფექტურობა იზრდება და გამკლავების დრო მცირდება გამოცდილების შედეგად. მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას, არც ერთი ეს უნარი ესოდენ კარგად განვითარებული არაა და დაჭერის ტემპი შესაბამისად დაბალი დონისაა. საძებნი ობიექტის კონცეფცია შეიძლება იყოს კავშირში ინდივიდუალურ ქცევასა და მტაცებელი-მსხვერპლის დინამიკასთან, რადგან ის მოიცავს მექანიზმებს, რომლებიც ხსნიან, თუ როგორ იჭერენ ინდივიდუალური მტაცებლები მსხვერპლს და ამრიგად, თუ როგორ ახდენს ინდივიდუალური ქცევა გავლენას მსხვერპლის პოპულაციაზე. თუმცა არსებობს ძალიან მცირე სრულყოფილი მოდელი საძებნი ობიექტის ეფექტებისა მტაცებელი-მსხვერპლის დინამიკაზე (Morgan and Brown 1996).

III ტიპის რეაქციების საფუძველში არსებული მექანიზმების მიუხედავად, მტაცებლები ხშირად გადაერთვებიან ხოლმე მსხვერპლის მეორე სახეობაზე, როდესაც პირველის სიმჭიდროვე მცირდება (Murdoch 1969). როდესაც ლოტონმა და მისმა კოლეგებმა (1974) მიაწოდეს მტაცებელ წყლის ბალნინჯოს ოტონეცტა გლაუცა-ს ორი სახის მსხვერპლი – იზოპოდი სცელლუს აქუატიცუს და მედლეურას ლარვა ჩლოეონ დიპტერუმ, მათ აღმოაჩინეს, რომ მტაცებლები უფრო ჭარბ სახეობას იმაზე მეტი პორციებით მოიხმარდნენ, ვიდრე მისი (ამ სახეობის) გავრცელების პროცენტული მაჩვენებელია (ნახ. 23-15). გადართვა დამოკიდებული იყო გარკვეულწილად იზოპოდზე წარმატებული თავდასხმის ცვლილებაზე, როგორც მათი შედარებითი სიმჭიდროვის ფუნქციაზე. როდესაც წყლის ბალნინჯოები იშვიათად ხვდებოდნენ იზოპოდებს 10%-ზე ნაკლები თავდასხმა გამოდგა წარმატებული. მაღალ სიმჭიდროვეებზე და შედეგად შეხვედრათა მაღალი ალბათობისას თავდასხმის წარმატება გაიზარდა დაახლოებით 30%-მდე (იხ. ასევე ჩორნელ ანდ იმენტელ 1978).

გადართვის შედეგები მსხვერპლი-მტაცებლის დინამიკის სტაბილურობისთვის დეტალურად იქნა განხილული მურდოკისა და ოატენის (1975; Oaten and Murdoch 1975) მიერ. მუდმივი დროის მოდელების გამოყენებით მათ აღმოაჩინეს, რომ გადართვის III ტიპის რეაქციის მახასიათებელს შეეძლო მოეხდინა მტაცებლისა და მსხვერპლი პოპულაციების სტაბილიზირება. თუმცა ჰასელმა და კომინსმა (1978) აღნიშნეს, რომ გადართვა არ წარმოშობს იგივე ეფექტს დისკრეტული დროის განსხვავებით განტოლების მოდელებში იმ დამთრგუნავი დროითი შეფერხების გამო, რომელსაც ადგილი აქვს მტაცებელთა რეაქციაში მსხვერპლი პოპულაციის სიმჭიდროვეზე.



ნახ. 23-15 მედლეურას ლარვის პროპორცია წყლის ბალნინჯოს

Notonecta-ს რაციონში, როგორც ფუნქცია მათი შედარებითი სიმჭიდროვისა ხელმისაწვდომ მსხვერპლთა შორის. სწორი ხაზი აღნიშნავს იმ შემთხვევას, როცა მტაცებელი იღებს მსხვერპლს გარემოში მისი ხელმისაწვდომობის პროპორციულად (არავითარი უპირატესობა). მრუდი გვიჩვენებს მედლეურათა პროპორციას დიეტაში მსხვერპლთა სხვადასხვა შედარებითი სიმჭიდროვეებისას (მუქი წრეები გვიჩვენებენ საშუალო მნიშვნელობებს და ვერტიკალური სვეტები დიაპაზონებს რამდენიმე მცდელობაზე თითოეული სიმჭიდროვისას). წყლის ბალნინჯოების დიეტა შეიცავდა ნაკლებ მედლეურებს, ვიდრე ბუნებაშია მოცემული, როდესაც მედლეურები გარემოში ხელმისაწვდომი მსხვერპლის ნახევარზე ნაკლებს შეადგენდნენ. ბალნინჯოთა რაციონი მედლეურათა უფრო მეტ პროპორციას შეიცავდა, როდესაც ისინი ბუნებაში ხელმისაწვდომი მსხვერპლის ნახევარზე მეტს შეადგენდნენ. (From Begon and Mortimer 1986; after Lawton et al. 1974.)

ფუნქციონალური რეაქციების დროითი მასშტაბი

ფუნქციონალური რეაქციების მოდელებს, რომლებიც ჩვენ ახლახანს წარმოგიდგინეთ, ეწოდებათ დიფერენციალური ფუნქციონალური რეაქციების მოდელები, რადგან ისინი ასახავენ მტაცებელთა მოხმარების მყისიერ ტემპს, როგორც მსხვერპლთა სიმჭიდროვის ფუნქციას (სიტყვა „დიფერენციალური“ გამოიყენება აღრიცხვის სახით იმისთვის, რომ ასახოს მყისიერი ტემპი). მაგრამ მტაცებლის კვება არ მიმდინარეობს მყისიერად. ნაცვლად ამისა, კვების პროცესი შეიძლება გაგრძელდეს საათობით, ხანდახან დღეობითაც კი. თუ მტაცებლის ფუნქციონალური რეაქცია იზომება მთლიანი საფურაჟო რაუნდის განმავლობაში მას ეწოდება ინტეგრირებული ფუნქციონალური რეაქცია. აღრიცხვის მიხედვით, ეს იქნება დიფერენციალური რეაქციის ინტეგრალი, გამრავლებული კვების (ფურაჟული) პროცესისთვის საჭირო დროის პერიოდზე (პო). თითოეული მტაცებელი დგას იმ დროის არჩევანის წინაშე, რომელიც უნდა დახარჯოს მან ფურაჟირებაში და რამდენი დრო უნდა დახარჯოს სხვა რამის კეთებაში, როგორიცაა ძილი ან პარტნიორის ძიება. ოპტიმალური ფუნქციონალური რეაქცია არის დიფერენციალური, დროის მიხედვით ინტეგრირებული

ფუნქციონალური რეაქცია, რომელიც დახარჯულია ფურაჟირებაში და სხვა საქმიანობებში (Mitchell and Brown 1990, Morgan et al. 1997). ინტეგრირებული და ოპტიმალური ფუნქციონალური რეაქციები მოიცავენ მეტ ბიოლოგიურ რეალიზმს, ვიდრე უფრო მარტივი ფუნქციონალური რეაქცია და ამრიგად ბუნებას უფრო ზუსტად ასახავენ.

23.6 მტაცებელთა პოპულაციას ზრდითა და მიგრაციით შეუძლია საპასუხო რეაქცია მისთვის მსხვერპლთა სიმჭიდროვის ზრდაზე

როგორც ჩვენ წინა ნაწილში ვნახეთ, ინდივიდუალურ მტაცებლებს შეუძლიათ, გაზარდონ მსხვერპლის მოხმარება მხოლოდ დანაყრებამდე. თუმცა მტაცებლებმა შეიძლება მოახდინონ რეაგირება მსხვერპლის სიჭარბეზე თავიანთი რაოდენობის ზრდით, იქნება ეს იმიგრაციის, თუ პოპულაციის გამრავლების საშუალებით, რაც ერთად შეადგენს რიცხოვრების რეაქციას. მტაცებელთა უმრავლესობის პოპულაციები ნელა იზრდება, განსაკუთრებით როდესაც მტაცებლის რეპროდუქციული პოტენციალი გაცილებით ნაკლებია მსხვერპლისაზე, მისი სიცოცხლის ხანგრძლივობა კი მეტი. გარშემო არეალებიდან იმიგრაცია მნიშვნელოვან შენატანს აკეთებს მობილური მტაცებლების რიცხოვრების რეაქციაში, რასაც შეუძლია შეძლებისდაგვარად შეკრიბოს ისინი იქ, სადაც რესურსები ჭარბადაა. ტყის წაბლის მღერია, მცირე მწერიჭამია ფრინველი ჩრდილო-დასავლეთ ამერიკაში, ავლენს ამგვარ ქცევას ნაძვის კვირტიჭამია ჩრჩილის მუხლუხობის პერიოდული მომრავლების დროს. მომრავლების წლების განმავლობაში ერთ გარკვეულ არეალში მღერიათა სიმჭიდროვემ შეიძლება მიაღწიოს 120 წყვილს ყოველ 100 აკრ ფართობზე, თითოეულ 100

აკრზე 10 წყვილთან შედარებით ჩვეულებრივი წლების განმავლობაში (Morris et al. 1958). პოპულაციის ეს ქცევა ცხადად გვიჩვენებს, თუ როგორ შეიძლება ისარგებლოს მტაცებელმა მსხვერპლის სიჭარბის მოზაიკის შეცვლით.

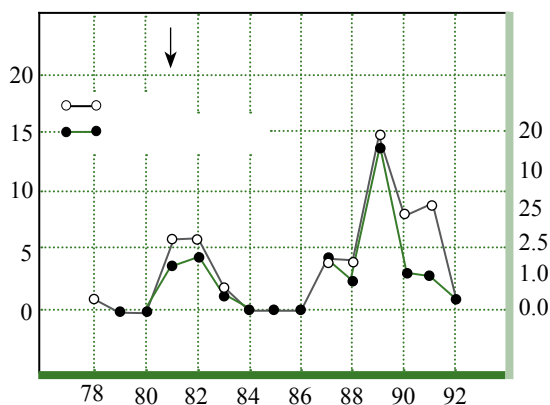
მწვანე ფოთოლჭამიების მუხლუხობის კვლევაში მანიტობას ტამარაკის ჭაობებში ბუენერმა და ტარნოკმა (1965) აღმოაჩინეს, რომ იმ დროს, როდესაც ფრინველი მტაცებლები უფრო ჭარბად იყვნენ ფოთოლჭამიების მაღალი სიმჭიდროვის არეალებში, ისინი უფრო მცირე რაოდენობით მოიხმარდნენ მათ აქ, ვიდრე არეალებში ფოთლიჭამიების დაბალი სიმჭიდროვით. მაშინ, როცა ფოთლიჭამიების რაოდენობის ზრდა მერყეობდა სამმაგ ციფრებში, ფრინველების რიცხოვრების რეაქციებმა გამოიწვიეს მხოლოდ პოპულაციის ზომის გაორმაგება. ამრიგად, მაშინ, როდესაც შეჭმულ იქნა ლარვების 6% და ზრდასრული ფოთოლჭამიების 65% დაბალი პოპულაციის სიმჭიდროვის ერთ არეალში, იქ, სადაც ეს მწერები 50-ჯერ უფრო ჭარბად მოიპოვებოდნენ, მხოლოდ 0,5% და 6% მოიხმარებოდა (ix. aseve Crawford and Jennings 1989).

ბუები და მტაცებელი ფრინველები ხშირად ავლენენ ძლიერ რიცხოვრების რეაქციას თავიანთი მსხვერპლის ციკლებთან (Korpimäki and Norrdhal 1991, Korpimäki 1992, Rohner 1996). სამი მტაცებელი ფრინველი: საშუალო (მტერცოვარიუს პომარინუს), თეთრი ბუ (Nyctea scandiaca) და ჭაობის ბუ (სიო ფლამმეუს), თითოეული სხვადასხვაგვარად რეაგირებდა არქტიკული ტუნდრის ბინადარი ლემინგის ცვალებად სიმჭიდროვეებზე (ცხრილი 23-2). ლემინგის პოპულაციები ავითარებენ დიდ ფლუქტუაციებს. მაღალი და დაბალი წერტილები პოპულაციათა ციკლში შეიძლება 100-მაგად განსხვავდებოდნენ. ბაროუში, ალიასკას შტატი, 1951 წლის ზაფხულის განმავლობაში, როდესაც ლემინგები იშვიათნი იყვნენ, არც ერთი მტაცებელი ფრინველი არ გამრავლდა. ჭაობის ბუები ამ ადგი-

ცხრილი 23-2 მტაცებელი ფრინველების რეაქციები ყავისფერი ლემინგების სხვადასხვა სიმჭიდროვეებზე ბაროუს მახლობლად, ალიასკას შტატში.

	1957	1952	1953
ყავისფერი ლემინგი (ინდივიდები თითო აკრზე)	1 – 5	15 – 20	70 – 80
საშუალო პომარინი	არ არის ხშირი, არავითარი გამრავლება	გამრავლებადი წყვილები 4 მილი ⁻²	გამრავლებადი წყვილები 18 მილი ⁻²
თეთრი ბუ	იშვიათი, არავითარი გამრავლება	გამრავლებადი წყვილები 0,2 – 0,5 მილი ⁻²	გამრავლებადი წყვილები 0,2 – 0,5 მილი ⁻² , მცირე არაგამრავლებადი ინდივიდები
ჭაობის ბუ	არ არის სახეზე	ერთი ჩანანერი 3 – 4 მილი ⁻²	გამრავლებადი წყვილები

(From Pitelka et al. 1955.)



ნახ. 23-16 ვირჯინიული ჭოტის რიცხოვნობის რეაქცია (*Bubo virginianus*) კანადაში, რომელიც იკვებება თეთრი კურდღლებით (ეპუს ამერიკანუს). თეთრი კურდღლის პოპულაციამ პიკს (ისრები) ორჯერ მიაღწია კვლევის მიმდინარეობისას. თითოეულმა პიკმა გამოიწვია უფრო მეტი ახალშობილი ჭოტის გაჩენა და უფრო მაღალი ახალგზრდა: ზრდასრული შეფარდება ჭოტების პოპულაციაში. (From Rohner 1996.)

ლას საერთოდ არ გამოჩენილან. მომდევნო ზაფხულის განმავლობაში, რომლის დროსაც ლემინგების ზომიერი სიმჭიდროვე იყო სახეზე, როგორც საშუალო, ისე თეთრი ბუები გამრავლდნენ, მაგრამ ჭაობის ბუები ამჯერადაც არ გამოჩენილან. 1953 წელს, ლემინგებისთვის ეს წელი სიჭარბის პიკს წარმოადგენდა, ყველა სახეობის მტაცებელი ფრინველი გამრავლდა. საშუალოები ოთხჯერ უფრო ჭარბნი იყვნენ 1953 წელს 1952 წელთან შედარებით, ავლენდნენ რა ძლიერი რიცხოვნობის რეაქციას. მათგან განსხვავებით, თეთრი ბუების სიმჭიდროვე არ გაზრდილა, თუმცა თითოეული წყვილი უფრო მეტ ნაშიერს აჩენდა. მაშინ, როდესაც თეთრი ბუების ბუდეები 2-4-მდე კვერცხს შეიცავდა ლემინგების ზომიერი სიჭარბის წლებში, 1953 წელს ბუდეებში დადებულ იქნა 12-მდე ოდენობის კვერცხი. კანადაში თავისი საყვარელი მსხვერპლის, თეთრი კურდღლის (*Lepus americanus*) 10 წლიან პოპულაციითა ციკლზე ვირჯინიული ჭოტის რიცხოვნობის რეაქციის შესახებ დამთავრებულმა კვლევამ გამოავლინა ზრდა, როგორც ახალგაზრდა ჭოტების რიცხვში, ისე ახალგაზრდების ზრდასრულ ჭოტებთან შეფარდებაში თეთრი კურდღლების პოპულაციის სიდიდის წლებში (Rohner 1996) (ნახ. 23-16).

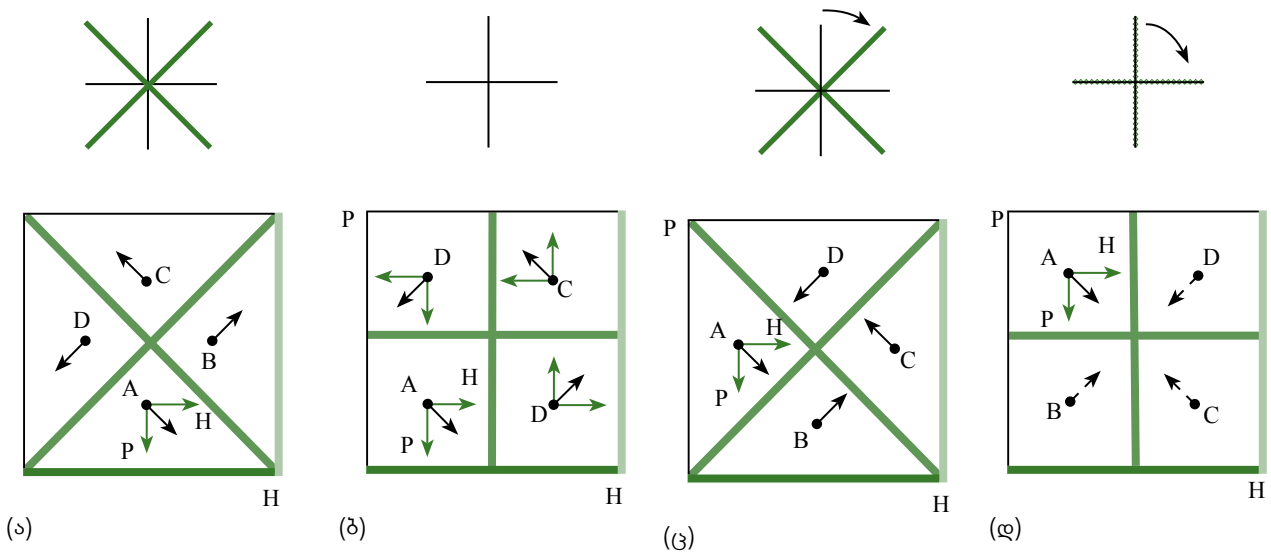
23.7 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში სტაბილურობის პოპულაციის გვირგვინის გრაფიკული ანალიზი

მტაცებლების ფუნქციონალური და რიცხოვნობის რეაქციების კვლევები, ისევე როგორც მსხვერპლის პოპულაციების დინამიკა გვიჩვენებს ბიოლოგიურ

შეზღუდვას ისეთი მარტივი მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელებისა, როგორიცაა ლოტკა-ვოლტერას მოდელი. ამგვარი შეზღუდვა განსაკუთრებით თვალშისაცემი ხდება, როდესაც საჭიროა ზუსტი წინასწარი ვარაუდი. მოდელებში ჩართულ იქნა ბიოლოგიური რეალობის მრავალი გართულება და ასევე შესწავლილ იქნა მათი წვლილი მტაცებელი-მსხვერპლის პოპულაციების სტაბილურობაში (May 1975b, Hassell 1978, Arditi and Saiah 1992, Berryman 1992). მაგრამ ჩვენ შეგვიძლია, მივაღწიოთ იგივე მიზანს და თავი ავარიდოთ რთულ მათემატიკას ორი გრაფიკული მოდელის გამოყენებით. ერთი მათგანი დაფუძნებულია მტაცებლისა და მსხვერპლის იზოკლინების მოდიფიკაციებზე, რომელიც გამოსახულია მათი საერთო სიჭარბის გრაფიკზე (მაგალითად, იხ. ნახ. 23-7). მეორე, რომელსაც ჩვენ პირველს განვიხილავთ, ემყარება ფუნქციონალური რეაქციის კონცეფციას.

გაიხსენეთ მტაცებელი-მსხვერპლი სისტემების ლოტკა-ვოლტერას მოდელის ჩვენი გრაფიკული გამოსახულება, რომელიც ჩვენ წარმოგიდგინეთ მტაცებლის (P) და მსხვერპლის (H) პოპულაციის ზომებით შემოსაზღვრულ სივრცეში (იხ. ნახ. 23-5 და 23-6). ნახ. 23-5-ში მტაცებლის იზოკლინი წარმოდგენილი იყო როგორც ვერტიკალური ხაზი გავლებული -ღერძიდან ზემოთ, ხოლო მსხვერპლის იზოკლინი წარმოდგენილი იყო როგორც ჰორიზონტალური ხაზი გავლებული -ღერძიდან. ამ ხაზების ბუნება გამომწვეულია იმ ფაქტიდან, რომ როგორც $\dot{P}$, ისე $\dot{H}$ კონსტანტებია ლოტკა-ვოლტერას მოდელში. ეს იზოკლინები ინვერსიული ნეიტრალურ წონასწორობას. ჩვენ უკვე მიგანიშნეთ შესაძლებლობაზე, რომ ეს ხაზები შეიძლება ზედმეტად მარტივი იყოს იმისთვის, რომ გამოსახოს ბუნებრივი სამყაროს შემთხვევა და ქვემოთ ჩვენ განვიხილავთ რამდენიმე პირობას, რომლებსაც შეუძლიათ, გამოიწვიონ სხვადასხვა ზომისა და ორიენტაციის იზოკლინები. მაგრამ მოდით, ჯერ ხელახლა გადავხედოთ ძირითად ლოტკა-ვოლტერას გამოსახულებას იმისთვის, რომ მოვიპოვოთ გარკვეული შეფასება იზოკლინების გადაჯგუფებაზე.

განვიხილოთ ნახ. 23-17, რომელსაც აქვს ოთხი პანელი. პანელი (ბ) არის ნახ. 23-6-ის ხელახალი გამოსახულება, რომელიც გვიჩვენებს ვერტიკალურ და ჰორიზონტალურ იზოკლინებს და შემაჯამებელ ვექტორებს ოთხი ნერტილისთვის. ამ შემთხვევაში ვექტორები გვიჩვენებენ საათის ისრის საწინააღმდეგო ტრაექტორიას და ნეიტრალურ წონასწორობას. როგორ მოახდენდა გავლენას ცვლილება იზოკლინების ორიენტაციაში სისტემის სტაბილურობაზე? როდესაც ვაბრუნებთ იზოკლინებს ($H, \dot{P}$) ნერტილის გარშემო A, B, C და ნერტილების უწინდელ მდგომარეობაში შენარჩუნებისას იზოკლინებთან მიმართებაში, დააკვირდით, თუ რა ემართებათ ამ ნერტილებში შემაჯამებელ ვექტორებს. პანელი (ა) გვიჩვენებს ერთ მეოთხედზე შემოტრიალებას ვექტორებისა საათის ისრის საპირისპირო მიმართულებით და გადაადგილებულ ნერტი-



ნახ. 23-17 ლოტკა-ვოლტერას მოდელში P და H ღერძებთან მიმართებაში მტაცებელი და მსხვერპლი იზოკლინების ორიენტაციის ცვლილების ეფექტი. (ა) იზოკლინები ტრიალებიან ერთი მეოთხედით საათის ისრის საპირისპირო მიმართულებით, რაც იწვევს სისტემის დესტაბილიზაციას. (ბ) მოდელის ძირითადი პირობები, რომელიც ნეიტრალურ წონასწორობას იწვევს. (გ) ერთ-მეოთხედით საათის ისრის მიმართულებით შეტრიალება. (დ) ნახევარზე საათის მიმართულებით შეტრულება. ორივე საათის ისრის მიმართულებით შეტრიალება იწვევს სისტემის სტაბილიზაციას. A, B, C და D წერტილები იგივე პოზიციაში ნარჩუნდებიან იზოკლინებთან მიმართებაში როტაციის განმავლობაში. შემავარგებული ვექტორი შეიძლება შეიცვალოს ბრუნვასთან ერთად. (იხ. ნახ. 23-6.)

ლებს. შეადარეთ, თუ რა ხდება წერტილში ბრუნვამდე და მის შემდეგ. გადატრიალებამდე (ბ) პანელში წერტილი მდებარეობს პოზიციაში, სადაც მტაცებლის ზრდის ტემპი უარყოფითია ($H < \hat{H}$), ხოლო მსხვერპლის ზრდის ტემპი – დადებითი ($P < \hat{P}$). მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციაში ცვლილების მიმართულება მოცემულია P -ს და ღერძების პარალელური მწვანე ვექტორებით. შემავარგებული ვექტორი (შავი) მიმართულია ქვემოთ და მარჯვნივ, რაც აღნიშნავს მტაცებლის პოპულაციის ზოგად კლებას და ზრდას მსხვერპლის პოპულაციაში. (ა) პანელში წერტილის შედარებითი პოზიცია მტაცებლისა და მსხვერპლის იზოკლინებთან მიმართებაში იგივე რჩება და ამრიგად, რჩება მწვანე ვექტორები, რომლებიც აღნიშნავენ ზრდის ტენდენციებს. მაგრამ ახალ კონფიგურაციაში შემავარგებული ვექტორები აღნიშნავენ, რომ ტრაექტორიები შეეჯახებიან ერთ-ერთ ღერძს და ამრიგად, მოახდენენ სისტემის დესტაბილიზაციას. ხრიკი ღერძების გადატრიალების ეფექტის გაგებისთვის არის იმის გაცნობიერება, რომ მანამ სანამ წერტილი რჩება იგივე შედარებით პოზიციაში იზოკლინებთან მიმართებაში, მწვანე ვექტორები დარჩებიან და ღერძების პარალელური. ამრიგად, ღერძების საათის ისრის საპირისპირო მიმართულებით გადატრიალება სისტემის დესტაბილიზაციას ახდენს.

როდესაც ღერძებს ატრიალებენ საათის ისრის მიმართულებით, მიიღწევა სტაბილურობა. (გ) პანელი გვიჩვენებს ერთ მეოთხედზე შეტრიალებას საათის ის-

რის მიმართულებით. შემავარგებული ვექტორები ახლა პირდაპირ იზოკლინებისკენ მიუთითებენ, რაც აღნიშნავს იმას, რომ ტრაექტორია სტაბილური იქნება. ნახევარი ბრუნვი საათის ისრის მიმართულებით (დ) პანელში გვაძლევს შემთხვევას, სადაც იწვევს ყველაზე სტაბილურ მდგომარეობას, სადაც ტრაექტორიები პირდაპირ მიუთითებს ($\hat{H}, \hat{P}$) წერტილისკენ. ამ სავარჯიშოს მიზანი არის იმის ხაზგასმაც, რომ ისეთ მოდელებში, როგორცაა ლოტკა-ვოლტერას განტოლებები, იზოკლინების ორიენტაცია მსხვერპლის და მტაცებლის სიჭარბესთან მიმართებაში განსაზღვრავს სისტემის სტაბილურობის ხარისხს. ახლა მოდით, განვიხილოთ გარკვეული ბიოლოგიური პირობები, რომლებმაც შეიძლება გამოიწვიოს იზოკლინები, რომლებიც განსხვავდებიან ლოტკა-ვოლტერას მოდელის მარტივი ვერტიკალური და ჰორიზონტალური ხაზებისგან.

ლოგისტიკური თვითშეზღუდვის ეფექტი

მთელი რიგი ეკოლოგებისა მიიჩნევენ, რომ ლოტკა-ვოლტერას მოდელისთვის ბიოლოგიური რეალიზმის შემატების ერთი საშუალება არის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული ელემენტის შემოყვანა, რომელიც ზღუდავს მტაცებლის ან მსხვერპლის პოპულაციის ზრდას (Berryman 1992). მაგალითად, მსხვერპლთა განტოლება (23-1)-ში, ჩვენ შეგვიძლია, გავამრავლოთ ტერმინი $(1 - H/K)$, სადაც არის მსხვერპლის გადატან-

ითი შესაძლებლობა, მსხვერპლის ზრდის ტემპზე (rH) რათა მივიღოთ შემდეგი განტოლება:

$$\frac{dH}{dt} = rH \left(1 - \frac{H}{K}\right) - pHP.$$

ამ განტოლების ნულთან გატოლებით და წონასწორობრივი სიდიდის -ს ძიებით (ის. ნაწილი 23.2), ჩვენ ვიღებთ, რომ $\hat{P} = r/p(1 - H/K)$. ამ ფორმულირებაში, წონასწორობის სიდიდე $\hat{P}$ მსხვერპლი პოპულაციის H სიმჭიდროვის შემცირებადი ფუნქციაა. ეს შემთხვევა ასახულია ნახ. 23-18ა-ში. თვითშეზღუდვა მსხვერპლის პოპულაციაში იწვევს სისტემის სტაბილურობას.

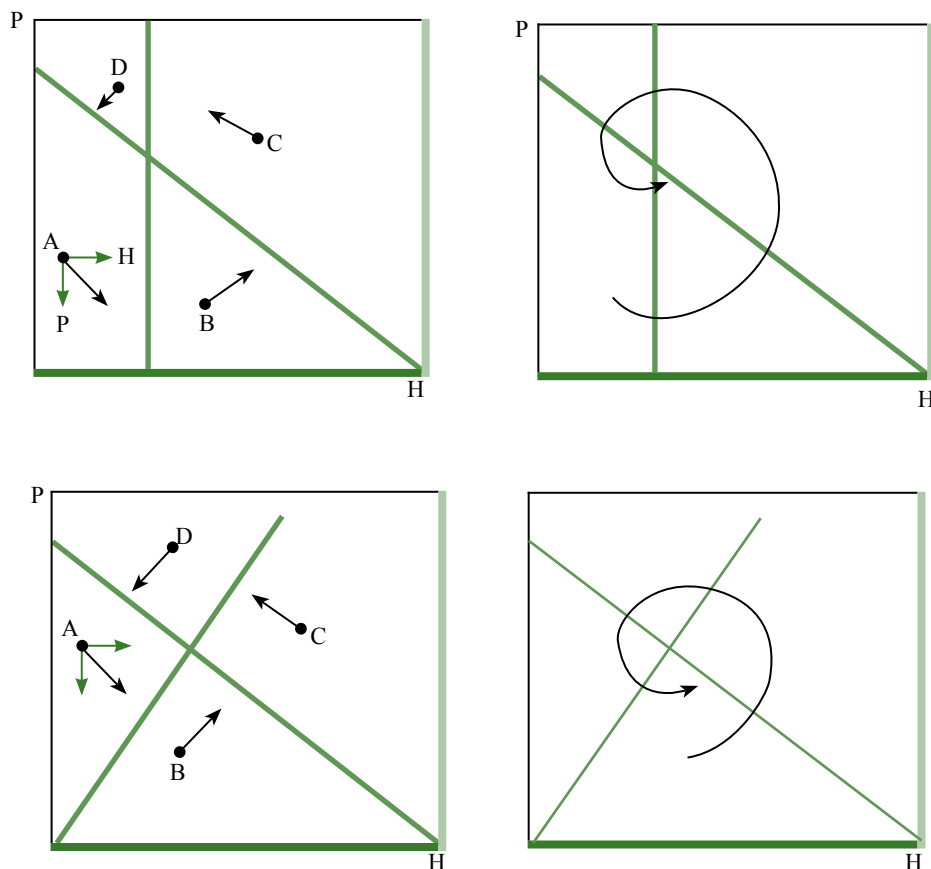
ლოგისტიკური თვითშეზღუდვა შეიძლება ასევე იქნას ჩართული მტაცებლის განტოლებაში. ლისლიმ (1948) შემოგვთავაზა შემდეგი განტოლება მტაცებელთა განტოლებიდან:

$$\frac{dH}{dt} = pHP \left(1 - \frac{cP}{H}\right)$$

სადაც c არის მსხვერპლის ის რაოდენობა, რომელიც სჭირდება ერთ მტაცებელს იმისთვის, რომ შეინახოს თავისი თავი და წარმოშვას ნაშიერები. ამ განტოლებას აქვს მსხვერპლის და მტაცებლის შეფარდების (P/H) პროდუქტის (PH) მაგივრად გამოყენების უნიკალური თვისება. ამგვარ მოდელებს ეწოდება შე-

ფარდებაზე დამოკიდებული მოდელები (Berryman 1992, Ginzburg and Akçakaya 1992, Arditi and Saiah 1992, Gutierrez 1992, Slobodkin 1992). ამ განტოლებაში H-ის ძიებით, ჩვენ ვიღებთ $\hat{H} = cp$, რაც იმას აღნიშნავს, რომ მსხვერპლის წონასწორობა ხაზოვნად იზრდება მტაცებლის სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად. როდესაც მტაცებლის ეს განტოლება გამოიყენება მსხვერპლის ჰორიზონტალურ იზოკლინებთან, სისტემა არასტაბილურია. თუმცა როდესაც ორივე შემთხვევით განტოლებაა ჩართული, შედეგად ვიღებთ სტაბილურ პირობებს (ნახ. 23-18ბ).

ლოგისტიკური თვითშეზღუდვის ელემენტი მსხვერპლის განტოლებაში (23-8) საშუალებას აძლევს მსხვერპლის იზოკლინს, შემცირდეს მსხვერპლის პოპულაციის ზომასთან ერთად. ანუ, მსხვერპლის რაოდენობის კლებასთან ერთად მსხვერპლის წონასწორობრივი რიცხვი $\hat{H}$ მცირდება. ლოგისტიკური ელემენტის ჩართვა მტაცებლის განტოლება (23-9)-ში ასევე იწვევს მტაცებელთა გადახრილ იზოკლინებს, წარმოადგენს რა დადებით რეაქციას მტაცებლის პოპულაციაში მსხვერპლის ზრდაზე. მტაცებლისა და მსხვერპლის გადახრილი იზოკლინები ბიოლოგიურად უფრო ლოგიკურია. მეტიც, მოდელი იწვევს სტაბილურ წონასწორობას, როგორც ეს ზემოთ იქნა ნაჩვენები.



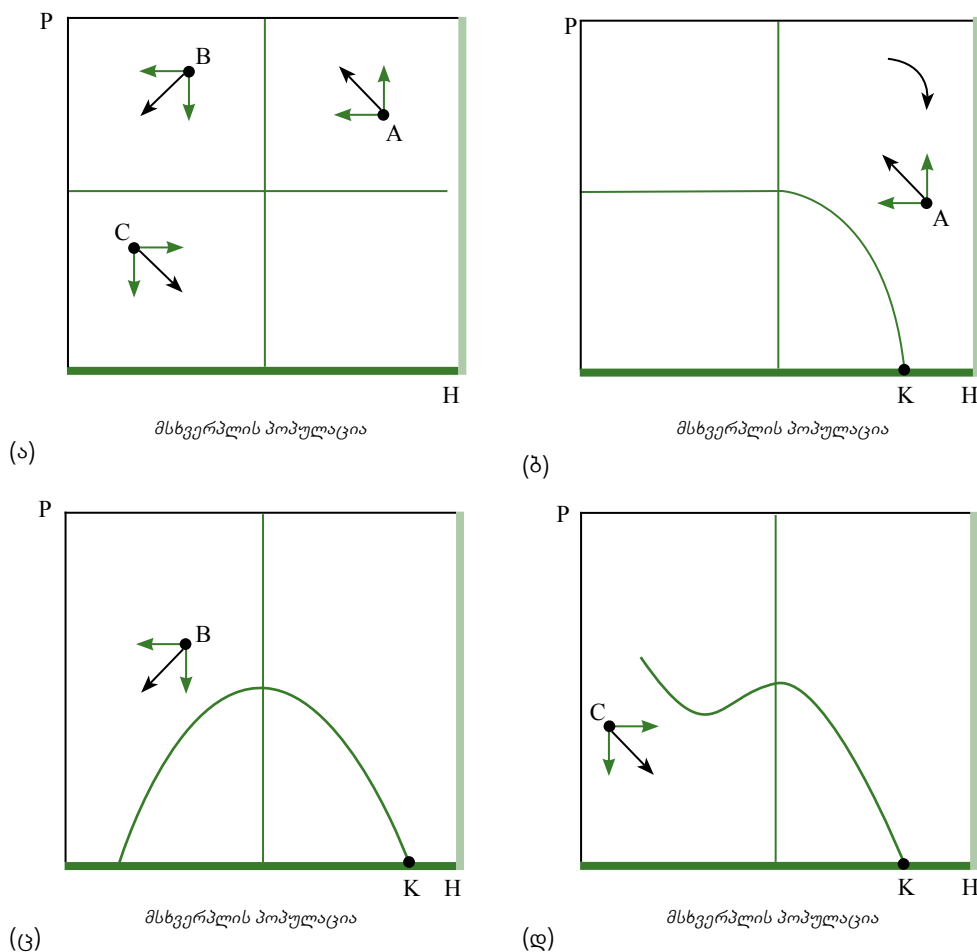
ნახ. 23-18 ლოტკა-ვოლტერას მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელი. შემავსებელი ვექტორები ოთხი სხვადასხვა წერტილისთვის ნაჩვენებია მარცხნივ და შესაძლო ტრაექტორია ნაჩვენებია მარჯვნივ. (ა) მოდელი, რომელშიც ადგილი აქვს თვითშეზღუდვას მსხვერპლის ზრდის ტემპში. ეს იწვევს მსხვერპლის იზოკლინს, რომელიც იხრება მარჯვნიდან (მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვე) მარჯვნივ (მსხვერპლის მაღალი სიმჭიდროვე). სისტემა სტაბილურია მანამ, სანამ H შედარებით სტაბილურია. (ბ) მოდელი, რომელშიც ადგილი აქვს როგორც მსხვერპლის, ისე მტაცებლის პოპულაციის თვითშეზღუდვას. ეს სისტემა სტაბილურია.

არასწორხაზოვანი იზოკლინები

მაიკლ ლ. რიზენცვაიგმა და რობერტ ჰ. მაკარტურმა (1963) გვიჩვენეს, რომ გარკვეულმა ბიოლოგიურმა მოსაზრებებმა შეიძლება შეცვალონ არა მხოლოდ იზოკლინების ორიენტაცია ლერძებთან მიმართებაში, როგორც ეს ზემოთ ვნახეთ, არამედ ასევე მათი ფორმაც. იზოკლინების ფორმის შეცვლამ შეიძლება შეცვალოს სისტემის სტაბილურობაც. ჯერ მოდით, მსხვერპლის ბიოლოგია განვიხილოთ. მტაცებლების არარასებობის პირობებში მსხვერპლის პოპულაციას ზღუდავს გარემოს გადატანითი შესაძლებლობა

(K), რომელიც განისაზღვრება საკვებისა და სხვა რესურსების ხელმისაწვდომობით. შედეგად, მსხვერპლის იზოკლინი ქვემოთ არის მიმართული -ლერძის მიმართ მსხვერპლის რიცხვის ზრდასთან ერთად, კვეთს რა ლერძს ნერტილში. ეს შესწორება ნაჩვენებია ნახ. 23-19ბ-ში. ეს მოდელი მიჰყვება პოპულაციის ლოგისტიკური ზრდის მაგალითს. ის ეკვივალენტურია მსხვერპლის ლერძის საათის ისრის მიმართულებით გადატრიალებისა, როგორც ეს ნაჩვენებია ნერტილისთვის ორიენტაციის შეცვლით და შესაბამისად, მას სტაბილიზაციის ეფექტი აქვს.

ორი საპირისპირო ფაქტორი მსხვერპლის იზო-



ნახ. 23-19 მსხვერპლის იზოკლინის შესაძლო კონფიგურაციები, იმისთვის, რომ შეიძინოს მეტი ბიოლოგიური რეალიზმი. (ა) ლოტკა-ვოლტერას ძირითადი მოდელი ვერტიკალური მტაცებლის და ჰორიზონტალური მსხვერპლის იზოკლინებით. (ბ) მტაცებლის დაბალი სიმჭიდროვისას მსხვერპლი პოპულაცია შეიძლება შეზღუდული იყოს თავისი საკუთარი სიმჭიდროვით, რაც იწვევს იზოკლინების დახრას H -ლერძის მიმართ, მოდის რა მასთან შეხებაში გადატანითი შესაძლებლობის ნერტილში. ეს იზოკლინის საათის ისრის მიმართულებით გადატრიალების ეკვივალენტურია და ამრიგად, მას მასტაბილიზირებელი ეფექტი აქვს. (გ) მსხვერპლი პოპულაცია შეიძლება შეზღუდული იქნას მსხვერპლი პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვით პოპულაციაში ახალი ინდივიდების შეზღუდული მატების გამო, რაც წარმოადგენს მსხვერპლის იზოკლინის დახრით H -ლერძის მიმართ მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვებისას. ეს საათის ისრის საპირისპირო მიმართულებით გადატრიალების ეკვივალენტურია. (დ) მტაცებლებს უჭირთ მსხვერპლის მოძებნა, როდესაც მსხვერპლი დაბალი სიმჭიდროვით მოიპოვება და ამრიგად ისინი აღწევენ მაღალ დონეებს მსხვერპლის პოპულაციის ზომაზე გავლენის მოხდენის გარეშე. ეს ხდება მოცემული დაბალი სიმჭიდროვისას მსხვერპლის იზოკლინების ზემოთ ატრიალებით. რაც ეკვივალენტურია იზოკლინის საათის ისრის მიმართულებით მოტრიალების (სტაბილიზაცია).

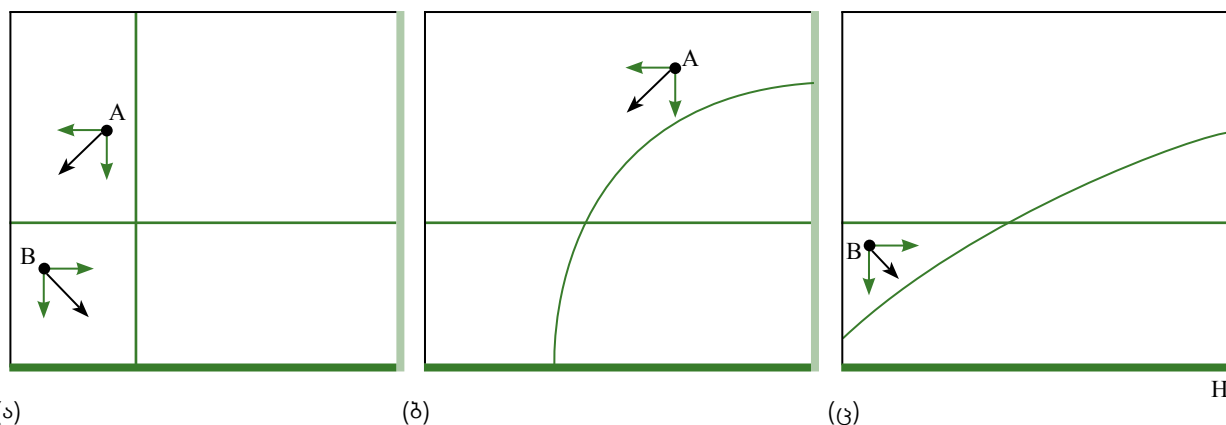
კლინებს ქმნის დაბალი სიმჭიდროვისას. ერთის მხრივ, მსხვერპლის მცირე პოპულაციებს შეუძლია, ასაზრდოოს უფრო ნაკლები მტაცებლები, ვიდრე დიდი პოპულაციები, რადგან მცირე პოპულაციებში მატების ტემპი დაბალია. როგორც როზენცვაიგმა (1969) აღნიშნა, ეს აძლევს მსხვერპლთა იზოკლინებს დამახასიათებელ კუზიან ფორმას, სადაც ხაზი მიმართულია ქვემოთ მსხვერპლის ღერძისკენ როგორც დაბალი, ისე მაღალი სიმჭიდროვეებისას. მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას მსხვერპლის იზოკლინის ქვემოთ - ღერძისკენ დახრა საათის ისრის საპირისპირო მიმართულებით შეტრიალების ეკვივალენტურია და ამრიგად, მას აქვს დესტაბილიზაციის ეფექტი (აღსანიშნავია წერტილის პოზიციის ცვლილება ნახ. 23-19ც-ში). მეორეს მხრივ, როდესაც მსხვერპლი იშვიათია, ის ძნელი აღმოსაჩენია, რადგან სულ უფრო მეტ მსხვერპლს შეუძლია, იპოვოს კარგი სამალავი. შედეგად მტაცებლობა მცირდება და მსხვერპლის პოპულაციას უფრო მჭიდრო მტაცებელი პოპულაციის თანდასწრებით შეუძლია შენარჩუნდეს. გრაფიკულად ეს შეესაბამება მარცხნივ მდებარე მსხვერპლის იზოკლინის ზემოთ შეტრიალებას (საათის ისრის მიმართულებით შეტრიალება) (23-19დ). მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას იზოკლინი ზემოთ შეტრიალდება, თუ ქვემოთ დამოკიდებულია ალტერნატიული მსხვერპლის ხელმისაწვდომობაზე და საბინადრო გარემოს პეტეროგენულობაზე, ამ უკანასკნელს ჩვენ უფრო დეტალურად ქვემოთ განვიხილავთ.

მტაცებლის იზოკლინი ასევე იხრება ბიოლოგიური რეალობის წონის ქვეშ (ნახ. 23-20). როდესაც მტაცებელთა პოპულაცია იზრდება, მისი საკვებზე მოთხოვნილებაც იზრდება და მტაცებლებმა უნდა დაიჭირონ მეტი მსხვერპლი იმისთვის, რომ მუდმივ დონეზე შეინარჩუნონ თავიანთი პოპულაცია. მტაცებლის იზოკლინი ამიტომაც უნდა იქნას შეტრიალებული

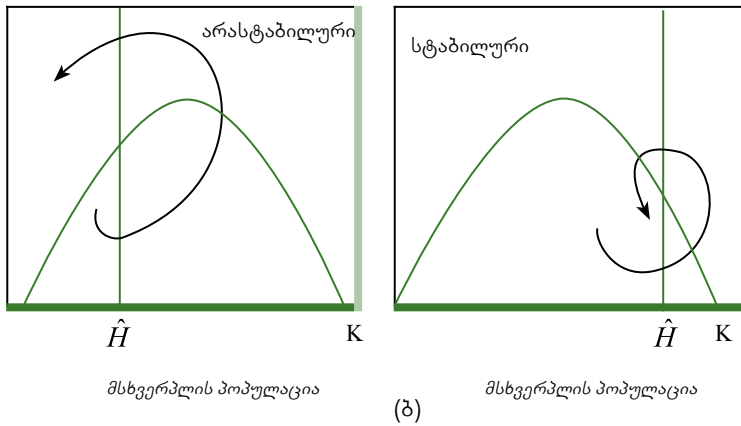
საათის ისრის მიმართულებით (ნახ. 23-10ბ). მეტიც, უფრო მაღალი სოციალური მონაწილეობა მტაცებლებს შორის (ტერიტორიულობა, მაგალითად) შეამცირებდა ეფექტურობას, რომლითაც ისინი მოიხმარენ მსხვერპლ რესურსებს და გადახრიდა მტაცებელთა იზოკლინებს კიდევ უფრო მარჯვნივ. ხელსაყრელი გასამრავლებელი ადგილების ან ალტერნატიული საკვები რესურსების ხელმისაწვდომობას ასევე შეუძლია, შეზღუდოს მტაცებელი პოპულაციის ზომა მსხვერპლის სიჭარბისგან დამოუკიდებლად, იწვევს რა მტაცებლის იზოკლინის ჰორიზონტალურობას მსხვერპლი პოპულაციის მაღალი სიმჭიდროვისას.

გრაფიკული მიდგომა გვიჩვენებს, რომ გარე შეზღუდვის ზემოქმედება მტაცებლის პოპულაციის ზრდაზე, მსხვერპლისთვის სამალავი ადგილების და თაშესაფრის ხელმისაწვდომობა და გარკვეულ ვითარებაში ალტერნატიული მსხვერპლის ხელმისაწვდომობა, ყოველივე ეს მოქმედებს მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციის სტაბილიზაციაზე. ალტერნატიული მსხვერპლის გამოყენება საშუალებას აძლევს მტაცებლის პოპულაციას, გაიზარდოს მისთვის მთავარი მსხვერპლის სახეობის არარსებობის პირობებში. ამრიგად, მტაცებლის იზოკლინი ტრიალებს საათის ისრის მიმართულებით ჰორიზონტალური პოზიციისკენ, რომელ უკიდურესობაზეც მისი ზრდა სრულიად დამოუკიდებელი იქნება ერთი ტიპის მსხვერპლის სიმჭიდროვისგან (ნახ. 23-20ც).

ბიოლოგიური მოსაზრებები მრავალმხრივად ცვლიან მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემების სტაბილურობას. მსხვერპლის კუზიანი იზოკლინისთვის სისტემა სტაბილურია, როდესაც მტაცებლის იზოკლინი მდებარეობს კუზის მარჯვნივ და არასტაბილურია. როდესაც ის მარცხნივ მდებარეობს (ნახ. 23-21). ანუ, მტაცებლის მზარდი ეფექტურობა ამცირებს სისტემის ეფექტურობას ყველა დანარჩენის თანაბრობის პირო-



ნახ. 23-20 მტაცებლის იზოკლინის შესაძლო კონფიგურაციები, რათა მათ მოიცვან უფრო მეტი ბიოლოგიური რეალიზმი. (ა) ძირითადი ლოტკა-ვოლტერას მოდელი მტაცებლის ვერტიკალური და მსხვერპლის ჰორიზონტალური იზოკლინებით. (ბ) მტაცებლის იზოკლინი შეიძლება გადაიხაროს მარჯვნივ მტაცებელთა მაღალი სიმჭიდროვეებისას მტაცებლებს შორის სოციალური შეჯახებების, შეზღუდული გამრავლების ადგილების ან საკვებზე გაზრდილი მოთხოვნის გამო. (გ) თუ მტაცებელი ცვლის მსხვერპლს მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას, მტაცებლის იზოკლინი შეიძლება თითქმის ჰორიზონტალური გახდეს.



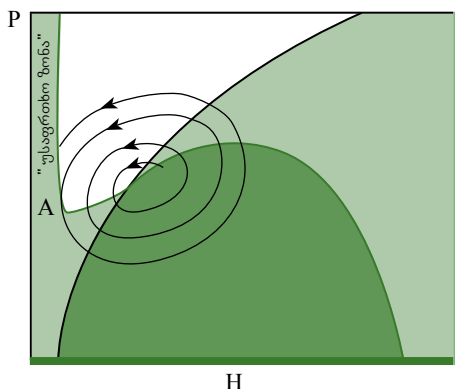
ნახ. 23-21 (ა) როდესაც მტაცებლის იზოკლინი განლაგებულია მრუდის ფორმის მსხვერპლის იზოკლინის პიკის მარცხენა მხარეს სისტემა არასტაბილურია. (ბ) როდესაც მტაცებლის იზოკლინი მარჯვენა მხარესაა და პიკთან ახლოსაა, სისტემა სტაბილურია.

ბეზში. როდესაც მტაცებლობის ვერტიკალური იზოკლინი მრუდთან ახლოს მდებარეობს, სისტემამ შეიძლება გამოავლინოს შინაგანი მასტაბილიზირებული თვისებები, რომლებიც იწვევენ სტაბილურ უკიდურეს ციკლებს (May 1972a, 1975b, Gilpin 1974).

გრაფიკული ანალიზი გულისხმობს, რომ ბიოლოგიურად რეალურ პირობათა უმრავლესობაში, ჩვენ უნდა მოველოდეთ, რომ მტაცებლისა და მსხვერპლის ინტერაქციები დიდად სტაბილური იქნება. პოპულაციათა ციკლები შეიძლება გამოწვევას წარმოადგენდეს. მაშინ, როგორ შეგვიძლია, გამოვავლინოთ ბუნებაში პოპულაციათა ციკლების ფართოდ გავრცელებული არსებობა? ერთი შესაძლებლობა არის, რომ ისინი წარმოადგენენ სტაბილურ უკიდურეს ციკლებს (სტაბილური ოსცილაციები; იხ. თავი 18). მაგრამ პირობები, რომლებიც საჭიროა ამგვარი სტაბილური ოსცილაციების შესანარჩუნებლად, ვინაობა არის შეზღუდული და ძალიან არის დამოკიდებული მტაცებლისა და მსხვერპლის იზოკლინების განსაკუთრებულ გეომეტრიაზე. მაგალითად, როდესაც მტაცებელი ეფექტურია, მაგრამ მსხვერპლს აქვს საიმედო თავშესაფარი და სა-

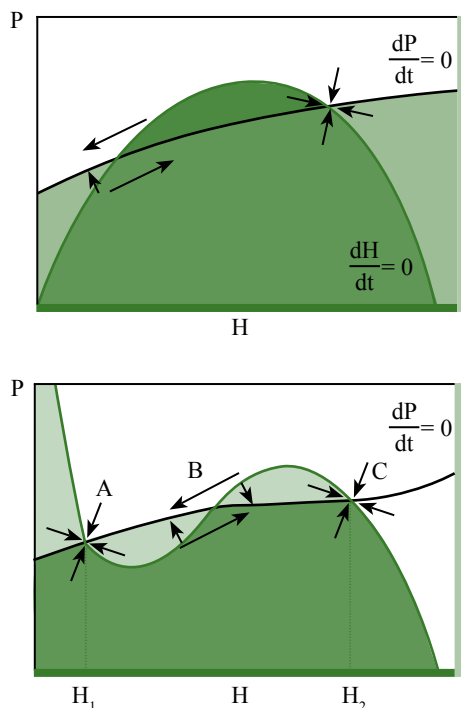
მაღავეები, რომლებიც იცავენ მას პოპულაციის ძალიან დაბალი სიმჭიდროვისას, მტაცებლისა და მსხვერპლის იზოკლინების გეომეტრიას შეუძლია, შექმნას სტაბილური ციკლი (ნახ. 23-22). მაშინ, როდესაც მტაცებლისა და მსხვერპლის იზოკლინების ინტერაქციამ შეიძლება გამოიწვიოს გარეთსპირალირებადი პოპულაციის ტრაექტორია, ეს სპირალური საბოლოო ჯამში შეჩერებულია თავშესაფრის არსებობით ან ეკვივალენტურად მსხვერპლის იმიგრაციის გარკვეული მუდმივი ტემპის არსებობით. მსხვერპლის შებრუნებულ იზოკლინთან დაპირისპირებისას მტაცებელი პოპულაციის ტრაექტორია ეშვება მის განვრცოვან თითქოს ის „უსაფრთხო“ დერეფანი იყოს, სანამ მტაცებელი საკმარისად იშვიათი გახდება იმისთვის, რომ მსხვერპლმა შეძლოს ხელახლა ზრდა. ეს გამოიწვევდა სტაბილურ ოსცილაციას, რადგანაც მიუხედავად იმისა, თუ სად შეხვდა პირველად უსაფრთხო ზონას, ის ყოველთვის გაგრძელდებოდა გარკვეულ (A) წერტილამდე, სანამ გადაეშვება ახალ ციკლში.

23.8 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემის უსაფრთხო პირობებში ორი სტაბილური წონასწორობა



ნახ. 23-22 სტაბილურობის შესაძლო პირობები მერყევი მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემებისთვის. ციკლი წარჩუნდება მტაცებლის (შავი) და მსხვერპლის იზოკლინების (მწვანე) გადაკვეთისას წარმოშობილი მადესტაბილიზირებელ გავლენასა და „უსაფრთხო“ ზონის მასტაბილიზირებელ გავლენას შორის ბალანსის საშუალებით.

როდესაც მსხვერპლის წონასწორობის იზოკლინი მრუდს წარმოადგენს და მტაცებელს შეუძლია, გადაერთოს ალტერნატიულ მსხვერპლზე, მტაცებლისა და მსხვერპლის წონასწორობის ხაზები შეიძლება გადაიკვეთონ ორ ადგილას (ნახ. 23-23ა). ამ შემთხვევაში წონასწორობის წერტილი მარჯვენა მხარეს სტაბილურია (იხ. ნახ. 23-21), ხოლო მარცხენა მხარეს არსებული კი – არა. მარცხენა წონასწორობის წერტილთან სიახლოვეს მტაცებლისა და მსხვერპლი პოპულაციების კომბინაციები მსხვერპლის ზრდის რეგიონის ფარგლებში, მიმართული იქნება უფრო მაღალი, სტაბილური წონასწორობისკენ. იგივე კომბინაციები ამ რეგიონის ფარგლებს გარეთ იმოძრავენ მტაცებლის ღერძისკენ და ამრიგად, მსხვერპლის გამოდევნისკენ. რადგანაც როგორც წესი, მარცხენა



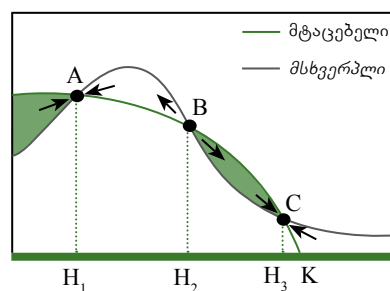
ნახ. 23-23 (ა) მტაცებლის (შავი) და მსხვერპლის (მწვანე) პოპულაციებს შორის ინტერაქციის მაგალითი, რომლებსაც წონასწორობის ორი წერტილი აქვთ, ერთი სტაბილური და მეორე – არასტაბილური. (ბ) მტაცებელი (შავი) და მსხვერპლი (მწვანე) პოპულაციების ინტერაქციის მაგალითი, რომელშიც არსებობს ზედა და ქვედა სტაბილური წონასწორობა (A და C) და შუალედური არასტაბილური წერტილი (B). სისტემა შეიძლება დახტუნავდეს ერთი წონასწორობის წერტილიდან მეორეზე, თუ მოვლენა იწვევს მსხვილ ცვლილებას მსხვერპლის პოპულაციის ზომაში, როგორც ნაჩვენებია შავი ხაზის საშუალებით, რომელიც აღნიშნავს მსხვერპლის ზრდას H_1 -დან H_2 -მდე. სისტემა მოდის C წონასწორობის გავლენის ქვეშ.

წონასწორობის წერტილიდან გამოსვლისას პოპულაციები მიმართულია მისგან მოშორებით, მას არასტაბილურს უწოდებენ.

როდესაც მსხვერპლს აქვს თავშესაფარი დაბალი სიმჭიდროვეებისას, იმ მტაცებლის იზოკლინა, რომელსაც ჰყავს ალტერნატიული მსხვერპლი, შეიძლება გადაკვეთოს მსხვერპლის იზოკლინი სამ წერტილში, რომელთაგან ორი, სტაბილური წონასწორობისაა (ნახ. 23-23ბ). ამგვარ შემთხვევებში მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემა შეიძლება დარეგულირებულ იქნას ორიდან ერთ წერტილში და გარემოს გარკვეულმა პირობებმა შეიძლება გამოიწვიოს მისი გადართვა ერთი წერტილიდან მეორეზე. მაგალითად, თუ მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემა წონასწორობაშია ნახ. 23-23ბ-ს წერტილში, მსხვილი რეპროდუქციული ნამატი მსხვერპლის მიერ, რომელმაც გადაადგილა მსხვერპლის პოპულაცია H_1 -დან H_2 -ზე, მოაქცევდა სისტემას წონასწორობის C წერტილის გავლენის ქვეშ.

გაიხსენეთ, რომ მტაცებლის გადართვა ერთ-ერთი მიზეზია იმისა, რომ მსხვერპლის იზოკლინი თითქმის ჰორიზონტალურია. ანუ, მტაცებელი პოპულაციის სიმჭიდროვე შეიძლება იყოს მაღალი მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას, რადგან მტაცებელი უზრალოდ გადართვება სხვა ტიპის მსხვერპლზე. მტაცებლის გადართვის პოტენციური როლის გამო, იზოკლინთა გეომეტრიის შექმნაში მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციები განიცდიდნენ მეორე სახის გრაფიკულ ანალიზს, რომელიც დაფუძნებულია ფუნქციონალური რეაქციის მრუდზე, რასაც ჩვენ შემდეგში განვიხილავთ.

მოდით, ახლა ერთი წუთით დავანებოთ თავი მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებზე ფიქრს მტაცებელი-მსხვერპლის პოპულაციათა ზომების (სივრცე განსაზღვრული და ღერძებით) სივრცეში და განვიხილოთ ურთიერთობა იმ მსხვერპლის მატების ტემპსა (ტემპი, რომლითაც მსხვერპლი მატებს ინდივიდებს თავის პოპულაციას) და იმ ტემპს (ანუ ფუნქციონალურ რეაქციას) შორის, რომლითაც მტაცებლები ჩამოაშორებენ მათ პოპულაციას (ნახ. 23-24). როგორც მატების ტემპი, ისე ფუნქციონალური რეაქცია დამოკიდებულია მსხვერპლი პოპულაციის ზომაზე, ასე რომ, ჩვენ ვინარჩუნებთ -ღერძს. დავუშვათ, ვერტიკალური ღერძი წარმოადგენს მსხვერპლი პოპულაციის რაღაც პროპორციას. მტაცებლობის მრუდი (მწვანე ხაზი) არის მტაცებელი პოპულაციის ფუნქციონალური და რიცხობრივი რეაქციების ჯამი. მტაცებლობის ტემპი შეიძლება დაბალი იყოს მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას გადართვის ან იშვიათი მსხვერპლის აღმოჩენის სიძნელის გამო. ის ასევე მც-

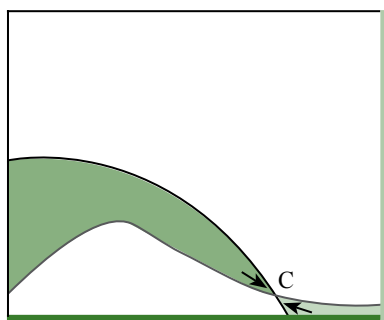


ნახ. 23-24 მტაცებლობა და მატების ტემპები ჰიპოთეტურ მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში. მწვანე ხაზი გვაძლევს მტაცებლის კომბინირებულ ფუნქციონალურ და რიცხობრივ რეაქციებს, რაც გვიჩვენებს მსხვერპლის მოხმარების დაბალ ტემპს (გაზომილია როგორც მოხმარებული მსხვერპლის პოპულაციის პროპორცია) მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას. ყველაზე მაღალი მოხმარება არის მსხვერპლის საშუალო სიმჭიდროვისას (H_1 -სა და H_2 -ს შორის). მსხვერპლის მატების ტემპი მტაცებლის არარსებობის პირობებში მოცემულია ნაცრისფერი ხაზის საშუალებით. როდესაც მტაცებლობა აჭარბებს მატებას, მსხვერპლის პოპულაციები მცირდება. ამას ადგლი აქვს ყოველთვის, როდესაც მსხვერპლი პოპულაცია ნაკლებია H_1 -ზე ან H_2 -სა და H_3 -ს შორისა. და ჩ წერტილები სტაბილური წონასწორობის წერტილებია მსხვერპლის პოპულაციისთვის.

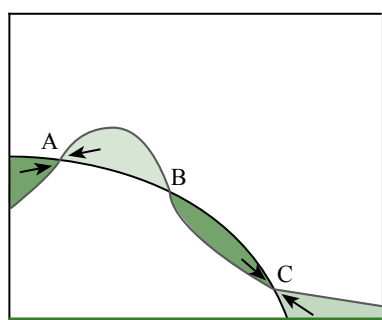
ირდება მსხვერპლის მაღალი სიმჭიდროვეებისას მტაცებლის დანაყრების და მტაცებელი პოპულაციების გარეშე შეზღუდვის გამო. მტაცებლობის მრუდი ნახ. 23-24-ში წარმოადგენს III ტიპის ფუნქციონალურ რეაქციას. მატების მრუდი (ნაცრისფერი ხაზი) არის მსხვერპლის შობადობისა და სიკვდილიანობის სუფთა წვლილი მტაცებლების არარსებობის პირობებში. ამრიგად, ერთ სულ მოსახლეზე მატების ტემპი არის მაღალი, როდესაც მსხვერპლი პოპულაცია მცირეა და ნულდება, როცა პოპულაცია უახლოვდება გადატანით შესაძლებლობას.

მატებისა და მტაცებლობის მრუდები ნახ. 23-24-ში დახაზული იქნა წონასწორობის სამი წერტილის საწარმოებლად, რომლებიც ჰომოლოგიურია წონასწორობასთან ნახ. 23-23ბ-ში. ყველაზე მაღალი და ყველაზე დაბალი წერტილები წარმოადგენენ სტაბილურ წონასწორობას, რომლის გარშემოც პოპულაციები რეგულირდებიან. შუალედური წონასწორობა არასტაბილურია. უფრო დაბალი წონასწორობის წერტილი (I) შეესაბამება შემთხვევას, სადაც მტაცებლები არეგულირებენ მსხვერპლის პოპულაციას გადატანითი შესაძლებლობიდან (K) არასებითად ქვემოთ. წონასწორობის ზედა წერტილი (C) შეესაბამება შემთხვევას, სადაც მსხვერპლი პოპულაცია რეგულირდება უპირველესად საკვებისა და სხვა რესურსების ხელმისაწვდომობის საშუალებით. მტაცებლობა ახორციელებს მცირე დამთრგუნველ გავლენას პოპულაციის ზომაზე.

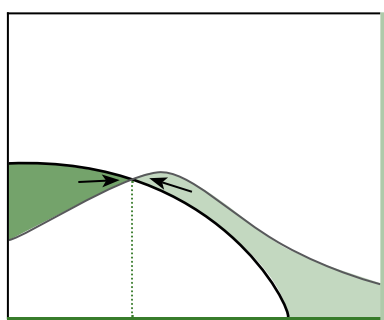
ვთქვათ, მსხვერპლი ნახ. 23-24-ში ნაჩვენებ შემთხვევაში არის მნიშვნელოვანი სასოფლო სამეურნეო მოსავლის პარაზიტი და მტაცებელი არის ბიოლოგიური მაკონტროლებელი პირი. ფერმერის თვალსაზრისიდან, რაც ნაკლები მსხვერპლია მიდნორში მით უკეთესია, მაშინაც კი, თუ შესაძლებელია კარგი მოსავლის აღება პარაზიტთა მიერ მცირე დაზიანებისას, სანამ ზიანი არ არის დიდი. ამრიგად, H_1 -ის ქვემოთ მსხვერპლის დონე შეიძლება მისაღები იყოს, რა შემთხვევაშიც გადართვითი ქცევა მტაცებელს არ შექმნის პრობლემას. თუმცა, თუ მცირე რაოდენობის მსხვერპლიც კი იწვევს მნიშვნელოვან ზიანს, მტაცებელი ალბათ არ არის ეფექტური მაკონტროლებელი პირი, რადგან მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას მსხვერპლი იზრდება. მსხვერპლის მაღალი დონე, როგორიცაა H_2 -სა და H_3 -ს შორის არსებული დონე, მიუღებელი იქნება ფერმერისთვის და სწორედ ამაში არის პრობლემა ამ კონკრეტულ სისტემასთან დაკავშირებით. მტაცებლები ინარჩუნებენ მერყევ კონტროლს მსხვერპლის პოპულაციაზე წერტილში. თუ ძლიერი ყინვა ან შემოტანილი დაავადება შეამცირებს მტაცებლის პოპულაციას საკმარისად ხანგრძლივად იმისთვის, რომ საშუალებას მისცემს მსხვერპლის პოპულაციას, გაიზარდოს და გასცდეს წერტილს, მსხვერპლი გააგრძელებს ზრდას ზედა სტაბილური წონასწორობის წერტილამდე (C), იმის მიუხედავად გამოძვობინდა მტაცებელი პოპულაცია თუ არა. ფერმერისთვის ეს ნიშნავს, რომ მოსავლის მავნებელი, რომელიც როგორც წესი, კონ-



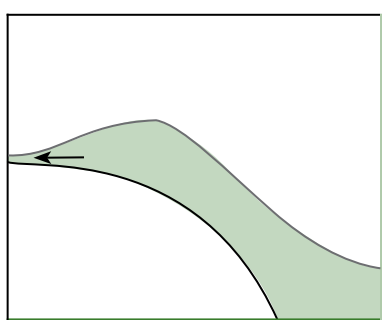
(ა)



(ბ)



(გ)



(დ)

ნახ. 23-25 მტაცებლობის და მატების მრუდები მტაცებლობის სხვადასხვა ინტენსივობებზე, რომლებიც გვიჩვენებენ მის გავლენას წონასწორობის რიცხვზე. მტაცებლობის ტემპი (ნაცრისფერი ხაზი) კომბინირებული მტაცებლის ფუნქციონალური და რიცხობრივი რეაქციების შედეგია. მსხვერპლის მატების მრუდი მტაცებლის არარსებობისას წარმოდგენილია შავი ხაზით. დაზრდილი არეალები გვიჩვენებენ პირობებს, სადაც მსხვერპლის პოპულაციები იზრდება. (ა) მტაცებლობის ეფექტი არ ახდენს გავლენას მსხვერპლის პოპულაციაზე მანამ, სანამ ის რჩება გადატანითი შესაძლებლობის ქვემოთ. (ბ) ნახ. 23-24-ში ნაჩვენებ შემთხვევა, სადაც მსხვერპლის მოხმარების ტემპი დაბალია როგორც დაბალი, ისე მაღალი მსხვერპლის სიმჭიდროვეებისას და მაღალია შუალედური სიმჭიდროვისას. (გ) მსხვერპლის პოპულაცია განიცდის ზრდას მანამ, სანამ ის არის H_1 წერტილის ქვემოთ, რაც არის დაახლოებით მისი გადატანითი შესაძლებლობის ნახევრის ტოლი. (დ) მტაცებლობის მოქმედება ძლიერია მსხვერპლის პოპულაციის ყველა სიმჭიდროვისას. ამგვარი შემთხვევა გამოიწვევდა მსხვერპლის გამოდევნას სისტემიდან.

ტროლდება და ნარჩუნდება დაბალ დონეზე მტაცებლებისა და პარაზიტების მიერ, მოულოდნელად გახდა სახიფათოდ ეპიდემიური. ამგვარი მატების შემდეგ მტაცებლებს შეუძლიათ, განახორციელონ მცირე კონტროლი მავნებელთა პოპულაციაზე, სანამ გარემოს რომელიმე კრიტიკული შემთხვევა დაიყვანდა მის რიცხვებს B-ს ქვემოთ, უკან მტაცებლის კონტროლის ფარგლებში.

ამგვარი სცენარის მაგალითის სახით, კარვის მუხლუხობის მატებას კანადის პრერიულ პროვინციებში, როგორც წესი, 2-4 წლით წინ უსწრებს წელი, რომლის ზამთარიც არანორმალურად ცივია და გაზაფხული – არანორმალურად ცხელი (Ives 1973). ეს პირობები არღვევენ ნორმალურ ბალანსს კარვის მუხლუხობისა და მის მტაცებელსა და პარაზიტს შორის. ინვაზია კონტროლს ექვემდებარება რამდენიმე ცივი ზამთრის საშუალებით, რომლებიც კლავენ კარვის მუხლუხოს კვერცხის დიდ უმრავლესობას (Witter et al. 1975).

მტაცებლობა-მატების დიაგრამის გამოყენებით ნახ. 23-24-ში ჩვენ შეგვიძლია განვიხილოთ მტაცებელთა სხვადასხვა დონის შედეგები მტაცებელი პოპულაციის კონტროლისთვის (ნახ. 23-25). არაეფექტურ მტაცებლებს არ შეუძლიათ, არეგულირონ მსხვერპლის პოპულაციები დაბალ სიმჭიდროვეებზე. ისინი მცირედ თრგუნავენ მსხვერპლის რიცხვს, მაგრამ მსხვერპლი პოპულაცია რჩება რესურსების მიერ დადგენილ წონასწორობის დონესთან ახლოს (ნახ. 23-25ა, C წერტილი). მტაცებლის გაზრდილ ეფექტურობას მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვისას შეუძლია გამოიწვიოს მტაცებლის კონტროლი წერტილში (ნახ. 23-25ბ).

როდესაც ფუნქციონალური და რიცხობრივი რეაქციები საკმარისია მტაცებლების მაღალი სიმჭიდროვეების შესანარჩუნებლად, მტაცებლობამ შეიძლება ეფექტურად შეზღუდოს მსხვერპლის ზრდა ყველა პირობებში და წონასწორობრივი წერტილი ჩქრება (ნახ. 23-25ც). საბალოოდ, მტაცებლობა შეიძლება ისეთი ინტენსიური გახდეს მსხვერპლის ყველა სიმჭიდროვისას, რომ მსხვერპლი გადაშენებამდე იჭმევა (ნახ. 23-25დ; არავითარი წონასწორობის წერტილი). ჩვენ შეიძლება მოველოდეთ ამ შემთხვევას მხოლოდ მარტივ ლაბორატორულ სისტემებში ან როდესაც მტაცებელი პოპულაცია ნარჩუნდება მაღალ სიმჭიდროვეებზე რაღაც ალტერნატიული, მაგრამ ნაკლებად სასურველი მსხვერპლის ხელმისაწვდომობით (ამრიგად, არავითარი გადართვა). მართლაც, მრავალი ეკოლოგი მომხრე იყო მავნებლების პარაზიტებისა და მტაცებლებისთვის ალტერნატიული მსხვერპლის მიწოდებით ბიოლოგიური კონტროლის გაძლიერების მიზნით. გრაფიკული მრუდები ყველაზე ნაკლებ საგარაუდოდ მიიჩნევენ, რომ მტაცებელი-მსხვერპლის წონასწორობის პოზიციას, არის ის მსხვერპლის ძალიან დაბალ დონეებზე, თუ ახლოს მათ გადატანით შესაძლებლობებთან, შეუძლია იმოძრაოს უკიდურესობებს შორის მცირე ცვლილებებით ახლო შესაბამისობაში მყოფ მტაცებლობისა და მატების

მრუდებში. ამგვარი მოსაზრებები წონასწორობას ძალიან ნაკლებსაგარაუდოს გახდიდა მსხვერპლის შუალედურ სიმჭიდროვეებზე ანუ მსხვერპლის წონასწორობის იზოკლინის მრუდთან ახლოს.

მძოველობა, როგორც მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემა უძლებს ანალიზს, რადგან პოპულაციის ეფექტი გამოწვეული მცენარეულობის მოხმარებისგან ძნელი დასადგენია. ნოი-მაირმა (1975) გვიჩვენა, რომ შესაძლებელია მცენარეთა ბიომასის ზრდას შევხედოთ ისევე, როგორც პოპულაციის ზრდას და ამრიგად, განვსაზღვროთ ბალახისმჭამელი-მცენარის სტაბილური წერტილები მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემების გარფიკული ანალოგების გაანალიზებით, როგორც ეს წინათ გავაკეთეთ. ამრიგად, ზემოთ გამოთქმული მოსაზრება მრავალი სტაბილური წერტილის შესახებ მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებში, თანაბრად გამოიყენება ბალახისმჭამელი-მცენარის სისტემებშიც.

23.9 მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში აღწევნა მასსიათივალ პოპულაციითა თაფარდობას

მსხვერპლის პოპულაციის შესაძლებლობა, ასაზრდოოს მტაცებლები, ვარირებს სიმჭიდროვესთან ერთად. მცირე რაოდენობის მსხვერპლის პოპულაციას, შეუძლია, ასაზრდოოს მცირე ოდენობის მტაცებელი, რადგან მაშინ, როდესაც თითოეული მსხვერპლი ინდივიდის რეპროდუქციული პოტენციალი შეიძლება იყოს მაღალი, მცირე პოპულაციის მთლიანი მატების ტემპი დაბალია. მსხვერპლი პოპულაციები გადატანით შესაძლებლობასთან ახლოს ასევე არაპროდუქტიულნი არიან რადგან, იმის მიუხედავად, რომ მსხვერპლი მრავალრიცხოვანია, თითოეული ინდივიდის რეპროდუქციული პოტენციალი სასტიკად არის შეზღუდული შეჯგუფების ეფექტებით.

გარკვეულ შუალედურ სიმჭიდროვეზე მსხვერპლის პოპულაციის მთლიანი მატების ტემპი აღწევს მაქსიმუმს (Ricker 1954, Beverton and Holt 1957, Watt 1968). რადგანაც მტაცებლებს შეუძლია, მთელი რიგი მსხვერპლი ინდივიდებისა ჩამოაშორონ პოპულაციას, რაც წლიური მატების ტემპის ეკვივალენტურია მსხვერპლის პოპულაციის ზომის შემცირების გარეშე, მსხვერპლის პოპულაციის სიმჭიდროვე, რომელიც იწვევს მაქსიმალურ მატებას, ზოგადად ასაზრდოებს ყველაზე დიდი რაოდენობის მტაცებლებს. ეს მოსაზრება ეთანხმება მსხვერპლის იზოკლინის პიკს მტაცებელი-მსხვერპლის გრაფიკში. მატების ტემპი ამ წერტილში ცნობილია მაქსიმალურად მუდმივი მოგების სახელით (see May et al. 1979).

რანჩოს, სანადირო ფრინველებისა და ცხოველების მეპატრონეები დაინტერესებულნი არიან საქონლის, ირმებისა და ბატების შენარჩუნებით თავიანთ რეპროდუქციულ დონეებზე იმისთვის, რომ მოახდინონ ადამიანის სურვილის მაქსიმალიზაცია, მოინადიროს

ცხრილი 23-3 ურთიერთობა მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციებს შორის რამდენიმე ადგილას.

ადგილმდებარეობა	მტაცებელი	მთავარი მსხვერპლი	მტაცებელთა სიმჭიდროვე (ინდივიდების 100 მილი ⁻²)	შეფარდება მტაცებელ და მსხვერპლ პოპულაციებს შორის	
				რაოდენობა	ბიომასა
ჯასპერის ეროვნული პარკი ¹	მგელი	ცხენ-ირემი, შავკუდიანი ირემი	1	1 : 100	1 : 250
ვისკონსინი ²	მგელი	თეთრკუდიანი ირემი	3	1 : 300	1 : 300
ისლე როიალი ³	მგელი	ამერიკული ცხენ-ირემი	10	1 : 30	1 : 175
ალგონკინის პარკი ⁴	მგელი	კარიბუ	10	1 : 150	1 : 150
კანადური არქტიკა ⁵	მგელი	დიდი გრძელყურება კურდღელი	1.7	1 : 84	1 : 186
იუტან, აიდაჰოს პირველყოფილი არეალი ⁷	მთის ლომი	ცხენ-ირემი, შავკუდიანი ირემი	28 7.5	1 : 1,000	1 : 100
ნგორონგოროს კრატერი ტანზანიაში ⁸	გიენა	ჩლიქოსნები	440	1 : 116	1 : 524
ნაირობის პარკი კენიაში ⁹		ჩლიქოსნები	96	1 : 135	1 : 140
ალიასკა ¹⁰	აფთარი	ლემინგები		1 : 1,263	1 : 90

ეს სახეობები მათი პოპულაციების შემცირების გარეშე. ჩვენ შეიძლება ვიკითხოთ, მტაცებლები გონივრულად ახდენენ თავიანთი მსხვერპლის მენეჯმენტს თავიანთი საკუთარი პოპულაციის გამრავლების მაქსიმალიზაციისთვის თუ არა. თუ ეს ასეა, როგორ წარმოიშვა ამგვარი ქცევა?

ტერიტორიულ ცხოველებს, რომლებიც გამოდევნიან კონკურენტებს თავიანთი საკვები არეალებიდან, შეუძლიათ მართლაც განალაგონ თავიანთი თავი მსხვერპლთან მიმართებაში ისე, რომ მიაღწიონ მაქსიმალურ მოგებას. ადამიანებიც არ იქცევიან ამისგან განსხვავებულად. რანჩოებს სწორი მენეჯმენტით — კონკურენტული ჯგუფების გამოსაყოფი ღობეებით, შეუძლიათ მიაღწიონ მაქსიმალურად მუდმივ მოგებას. თუმცა, ძლიერ კონკურირებად შემთხვევაში — თევზაობა საერთაშორისო წყლებში ამის ერთ-ერთი მაგალითია, ადამიანთა მოდგმად დაამტკიცა, რომ არის პათეტიკურად არაშორსმჭვრეტელი და წინდაუხედავი. ამაზე მეტყველებს მრავალი სახეობის თევზის და სხვა სახის ზღვის საკვები პროდუქტის დრამატულად შემცირება (Beverton and Holt 1957, Cushing 1975). ვეშაპის პოპულაციების ზედმეტმა ექსპლუატაციამ ასევე გამოიწვია მათი ზოგიერთი სახეობის თითქმის გადაშენება და ამით გაჩნდა ვეშაპებზე ნადირობის ინდუსტრია (Laws 1962, 1977, McVay 1966).

შემთხვევათა უმეტესობაში მსხვერპლი პოპულაციის ექსპლუატაციის დონე განისაზღვრება მტაცებლის მონადირების უნარის შედარებით მსხვერპლის უნართან, თავი აარიდოს დაჭერას. ორივე მახასიათებელი განვითარებულია ევოლუციის შედეგად. იმის მიუხედავად, მტაცებლები წინდახედულად მოქმედებენ, თუ არა, მსხვერპლის პოპულაციის გამოყენებისას მაქსიმალურად მუდმივი მოგების მისაღებად, ისინი ხშირად აღწევენ მახასიათებელ წონასწორობას თავიანთი მსხვერპლ პოპულაციებთან. ურთიერთობა მგლებსა და სხვადასხვა მსხვერპლ პოპულაციას შორის რამდენიმე ადგილას ახდენს ამ წონასწორობის დემონსტრირებას საკმაოდ კარგად (ცხრილი 23-3).

პოპულაციათა შეფარდებები და კერძოდ ბიომასათა შეფარდებები (მგლის 1 ფუნტი მსხვერპლის ყოველ 150-300 ფუნტთან) შედარებით მუდმივია იმ ფაქტის მიუხედავად, რომ მგლის საყვარელი მსხვერპლის როგორც სახეობა, ისე სიმჭიდროვე მნიშვნელოვნად ვარირებს ადგილმდებარეობასთან ერთად.

მტაცებელი-მსხვერპლის სხვადასხვა სისტემას შეუძლია, მიაღწიოს სხვადასხვა წონასწორობას. მთის ლომების (კუგუარის) პოპულაციის შეფარდება ირმებთან კალიფორნიაში არის 1:500-600, რაც ეკვივალენტურია ბიომასის შეფარდებისა 1:900, ხოლო ექსპლუატაციის ტემპი არის მხოლოდ 6% ორ სხვა ადგილას მგლების 18% და 37%-თან შედარებით. ლომი-ცხენ-ირემი-შავკუდიანი ირმის სისტემას აიდაჰოში აქვს ბიომასის შეფარდება 1:524 და ექსპლუატაციის ტემპი 5% ცხენ-ირემის პოპულაციისათვის და 3% შავკუდიანი ირმის პოპულაციისთვის. როგორც ჩანს, მგლები თავიანთი მსხვერპლის ექსპლუატაციას უფრო ეფექტურად ახორციელებენ, ვიდრე მთის ლომები. ალბათ მათი სოციალური ნადირობის ჩვევის გამო.

იქ, სადაც მტაცებლები იკვებებიან უფრო ჭარბი მსხვერპლის პოპულაციებით, როგორც მაგალითად სავანაში, სათიბ მინებსა და ტუნდრაში, მტაცებლები არა მარტო უფრო მრავალრიცხოვანია, არამედ ასევე

აღწევნ უფრო მაღალი ბიომასის შეფარდებებს (1:50 – 1:150, იხ. ცხრილი 23-3). ამგვარი პირობები აძლიერებენ როგორც მსხვერპლის რეპროდუქტიულობას, ისე მტაცებლის ეფექტურობას. დიდი კატები – ლომები და ავაზები ჩამოაშორებენ მსხვერპლის ბიომასის 16% ნაირობის პარკში, კენია, სადაც მათი ბიომასის შეფარდება არის 1:140. მართლაც, როგორც ჩვენ მომდევნო თავში ვნახავთ, აღმოსავლეთ აფრიკული სათიბი მინების მაღალი პროდუქტიულობა ეკოლოგთა ინტენსიურ ინტერესს იწვევს.

ჩვენ კიდევ ერთხელ მივუბრუნდებით მტაცებელი-მსხვერპლის შეფარდებათა თემას, როდესაც საუბარი გვექნება თანასაზოგადოების ეკოლოგიის შესახებ (იხ. თავი 22). არსებობს გარკვეული აზრთა დაპირისპირება თანასაზოგადოების ეკოლოგებს შორის იმის თაობაზე, წარმოადგენენ ამგვარი შეფარდებები თანასაზოგადოებების სტრუქტურის მნიშვნელოვან საზომს, როგორც ამას ზოგიერთი ამტკიცებდა, თუ არა (Wilson 1966).

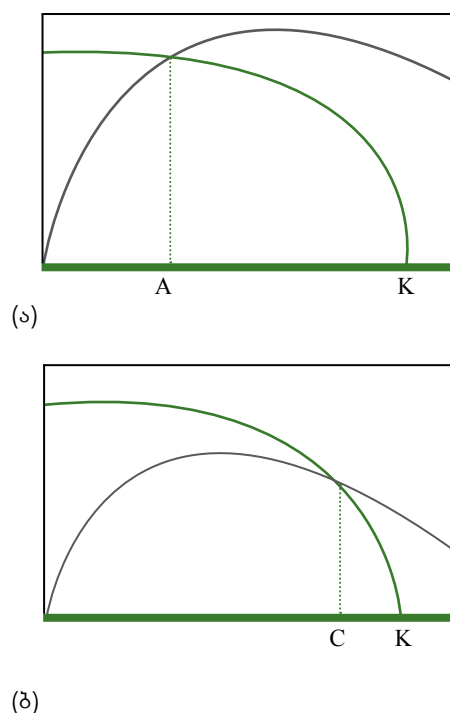
23.10 მსხვერპლთა სარისკო ქცევის საბოლოო შედეგები აისახება პოპულაციაზე

აქამდე ჩვენ ყურადღებას ვამახვილებდით უპირველესად იმაზე, თუ როგორ ახდენენ მტაცებლები გავლენას თავიანთ მსხვერპლ პოპულაციებზე. ეს ხაზგასმა ასახავს მტაცებელი-მსხვერპლის, როგორც თეორიის ისტორიულ განვითარებას და სულ უფრო მზარდ დაინტერესებას მავნებლების ბიოლოგიური კონტროლით. მაგრამ რისი სწავლა შეგვიძლია მსხვერპლის პერსპექტივის გათვალისწინებით, რომელიც სავარაუდოდ დამარცხებულია მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში?

წარმოიდგინეთ მსხვერპლის პოპულაციის გართულებული მდგომარეობა გარემოში განადგურებული რესურსებით. როდესაც საკვები სულ უფრო და უფრო იშვიათი ხდება, თითოეულმა მსხვერპლმა ინდივიდმა მეტი დრო უნდა დახარჯოს საკვების ძიებაში და ეს შეიძლება ნიშნავდეს მტაცებლისთვის უფრო ხანგრძლივად თვალშისაცემად ყოფნას და ამრიგად, დაჭერის მეტ რისკს. ამგვარ შემთხვევაში მტაცებლის მარეგულირებელი ეფექტი მსხვერპლის პოპულაციაზე შეიძლება გაძლიერებულ იქნას მსხვერპლის სარისკო ქცევის გაზრდის შედეგად. ეს შემთხვევა აღბეჭდილია ნახ. 23-26-ში, რომელშიც მსხვერპლის მატების ტემპი და მსხვერპლი პოპულაციის სიმჭიდროვე ნაჩვენებია მტაცებლის მთლიანი რეაქციის მრუდთან ერთად. (მტაცებლის მთლიანი რეაქცია არის ფუნქციონალური და რიცხობრივი რეაქციების პროდუქტი და დაყვანილია გრაფიკზე როგორც მსხვერპლის ერთ სულ მოსახლეზე სიკვდილიანობა.) ნახ. 23-26ა-ში მტაცებლის მთლიანი რეაქცია ძლიერ არის დამოკიდებული მსხვერპლის სიმჭიდროვეზე

და მსხვერპლის პოპულაცია ნარჩუნდება გარკვეულ დონეზე, მსხვერპლის პოპულაციის გადატანით შესაძლებლობის ქვემოთ. ამ შემთხვევაში მსხვერპლის პოპულაცია ვერასდროს აღწევს დონეს, რომელზეც საკვების შეზღუდვა კრიტიკულია. ამიტომ, საკვების საპოვნელად სარისკო ქცევა, რომელიც მსხვერპლს მტაცებლობის დიდი რისკის წინაშე დააყენებდა არ არის სახეზე და ყველა მსხვერპლს თანაბარი შანსი აქვს იქნას დაჭერილი მტაცებლის მიერ. როდესაც მტაცებლის მთლიანი რეაქცია იღებს ნახ. 23-26ბ-ში ნაჩვენებ ფორმას, მსხვერპლის პოპულაცია ნარჩუნდება გადატანით შესაძლებლობა K-სთან ახლოს არსებულ დონეზე, რომელზეც შიდასახეობრივი ბრძოლა საკვებიანობის მსხვერპლს შორის მნიშვნელოვანია. ამ შემთხვევაში მტაცებლობის მოვლენებზე გავლენას ახდენს მსხვერპლის მხრიდან გამოვლენილი სარისკო ქცევა. მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციის ამ მოდელს მტაცებლობისადმი მგრძნობიარე საკვების ჰიპოთეზა ეწოდება (Sih 1982, Sinclair et al. 1985, McNamara and Houston 1987, Sih and Moore 1990, Abrams 1991).

მტაცებლობისადმი მგრძნობიარე საკვების ჰიპოთეზა აღიარებს კომპრომისულ დამოკიდებულებას



ნახ. 23-26 მტაცებლის მთლიანი რეაქციის (ნაცრისფერი) ეფექტი მსხვერპლის წონასწორობებზე სიმჭიდროვეზე თეორიულ მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში. როგორც მტაცებლის მთლიანი რეაქცია, ისე მსხვერპლის მატება სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული (მწვანე). (ა) მტაცებლის პოპულაცია ძლიერ არის დამოკიდებული მსხვერპლის დონეებზე და ამრიგად მსხვერპლი ნარჩუნდება K-ს საკმაოდ ქვემოთ (A წერტილი). (ბ) მტაცებელი პოპულაცია ნაკლებად არის დამოკიდებული მსხვერპლის დონეებზე და მსხვერპლის პოპულაცია სტაბილიზდება K წერტილთან ახლოს (C წერტილი).

მტაცებლის კბილისა და კლანჭისთვის თავის არიდების საჭიროებასა და საკვებით შეზღუდულ გარემოში საკმარისი საკვების მოპოვების საჭიროებას შორის. ჰიპოთეზა ხაზს უსვამს იმ იდეას, რომლის თანახმადაც მტაცებლობა შეიძლება არ იყოს ერთადერთი ფაქტორი, რომელიც მოქმედებს მსხვერპლის პოპულაციის ზომის შეზღუდვისთვის. შიდასახეობრივმა ბრზოლამ საკვების შეზღუდვის დროს ასევე შეიძლება ითამაშოს მნიშვნელოვანი როლი (Sinclair and Arcese 1995).

მტაცებლობისადმი მგრძობიარე საკვების ჰიპოთეზას, შეუძლია, დაუპირისპირდეს ორ სხვა ცნებას მსხვერპლის პოპულაციის რეგულირების შესახებ. პირველი, როგორც ჩვენ უკვე ვახსენეთ, შიდასახეობრივი ბრძოლა საკვებისთვის არ იქნება უმნიშვნელოვანესი ფაქტორი მსხვერპლის პოპულაციაში, თუ მტაცებლობის ზენოლა საკმარისად ძლიერია იმისთვის, რომ შეინარჩუნოს მსხვერპლის დონეები იმ დონეს ქვემოთ, სანამ საკვები შემზღუდავი ფაქტორი გახდება (ნახ. 23-26ა). ამგვარ შემთხვევებში ამბობენ, რომ მსხვერპლი არის მტაცებლის მარტივი რეგულაციის ქვეშ. ამ ტიპის ინტერაქცია არის აქამდე ამ თავში განხილული მოდელების უმრავლესობის თვისება. კონკურენცია მსხვერპლს შორის ასევე შეიძლება იქნას შეზღუდული თუ მტაცებელი დომინანტურად იმ მსხვერპლს იჭერს, რომელიც ყველაზე სუსტია ან რომელიც მიზეზთა მიუხედავად, იჭრებიან მოშიშვლებულ ან მარგინალურ საბინადრო გარემოებში. ამ იდეას ხანდახან ნამატის ჰიპოთეზა ეწოდება. აღსანიშნავია ურთიერთობა ამ იდეებსა და კონკურენციის არანონასწორეობრივ მოდელებს შორის, რომლებიც ჩვენ 21-ე თავში განვიხილეთ.

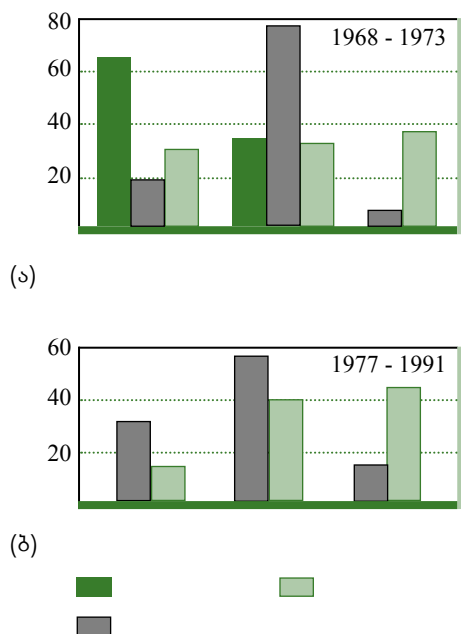
შესაძლებელია განისაზღვროს, რომელ გარკვეულ სისტემას ერგება მტაცებლობისადმი მგრძობიარე საკვების ჰიპოთეზა, მტაცებლის მარტივი რეგულაცია თუ ნამატის ჰიპოთეზა მტაცებლების მიერ მოკლული მსხვერპლის მგომარეობის შედარებით ცოცხლად დარჩენილების და იმათ მდგომარეობასთან, ვინც მტაცებლობის გარდა სხვა რაიმე მიზეზით დაიღუპნენ, როგორც მაგალითად შიმშილია (Clark 1994, Sinclair and Arcese 1995). თუ მსხვერპლის პოპულაცია მტაცებლის მარტივ რეგულაციას ექვემდებარება, მაშინ მცირე განსხვავება იარსებებს ცოცხალ და დაღუპულ მსხვერპლების მდგომარეობას შორის, რადგანაც მსხვერპლის პოპულაცია იმ დონეზე იმყოფება, რომლის ქვემოთაც შიმშილობა მნიშვნელოვანია. თუ მტაცებლები იკვებებიან „ნამატი“ მსხვერპლით (ისინი, რომლებიც შიმშილობენ, ამ მარგინალურ გარემოებში ბინადრობენ), მაშინ ყველა მკვდარი მსხვერპლის მდგომარეობა უარესი იქნება, ვიდრე ცოცხლებისა, რადგან სავარაუდოდ იმ მსხვერპლ ცხოველებს, რომლებიც იძულებით იდევნებიან ღია არეალებში, ყველაზე მეტად ესაჭიროებათ საკვები. თუ მტაცებლობისადმი მგრძობიარე საკვების ჰიპოთეზაა რელევანტური, მაშინ ჩვენ უნდა მოველოდეთ მდგომარეობათა იერარქიის დანახვას, სადაც ცოცხა-

ლი ცხოველები საუკეთესო ფორმაში არიან, ბუნებრივი მიზეზებით ან შიმშილით მკვდარი მსხვერპლი უარეს ფორმაშია და მტაცებლების მიერ დაჭერილი ცხოველები კი სადღაც შუაში (Clark 1994, Sinclair and Arcese 1995).

ა.რ.ე.სინკლერმა ბრიტანეთის კოლუმბიის უნივერსიტეტიდან და პ.არქესემ ვისკონსინის უნივერსიტეტიდან განახორციელეს ამგვარი შედარება სერენგეტის გნუებზე ცოცხალი ცხოველების სხეულის ცხიმის გაზომვით, მათიც, რომლებიც მტაცებლებმა მოკლეს და მათიც, რომლებიც სხვა მიზეზებით დაიღუპნენ 1968-1973 პერიოდის განმავლობაში, როდესაც გნუები ჭარბად მოიპოვებოდნენ და 1977-1991 წლების განმავლობაში, როდესაც საკვები შემზღუდავი ფაქტორი იყო (შინკლაირ ანდ რცესე 1995). სხეულის მდგომარეობა განისაზღვრებოდა ვიზუალურად ბარძაყის ძვლის ტვინის ცხიმის მდგომარეობის განსაზღვრით. ძვლის ტვინი კლასიფიცირდებოდა კატეგორიებად, როგორც მყარი თეთრი ცხიმი, გაუმჭვირვალე ჟელატინისებრი ან ნახევრად გამჭვირვალე ჟელატინისებრი. ცხოველები პირველ ან მეორე კატეგორიაში მიჩნეულნი იყვნენ კარგ პირობებში მყოფებად მაშინ, როდესაც ცხოველები ნახევრად გამჭვირვალე ჟელატინისებრი ცხიმით ცუდ მგომარეობაში მყოფებად მიიჩნევიან. ამ კვლევის შედეგები მხარს უჭერენ მტაცებლობისადმი მგრძნობიარე ჰიპოთეზას, თუმცა არა ცხადად (ნახ. 23-27). ცხოველები, რომლებიც კვდებოდნენ მტაცებლობის ან სხვა რომელიმე არამტაცებლური მიზეზით იყვნენ უფრო ცუდ ფორმაში, ვიცრე ცოცხალი ცხოველები როგორც შემზღუდავი, ისე არაშემზღუდავი საკვების წლებში. როდესაც საკვები შემზღუდავი იყო, მტაცებლების მიერ მოკლული ცხოველები, როგორც წესი, უკეთეს მდგომარეობაში იყვნენ, ვიდრე სხვა მიზეზებით დაღუპული ცხოველები.

23.11 მტაცებლისა და მსხვერპლის ან პარაზიტისა და მტარებლის სივრცით განლაგებას შეუძლია, გავლენა მოახდინოს ინტერაქციის სტაბილურობაზე

მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემების ჩვენი განხილვა აქამდე ემყარებოდა მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციების დინამიკას. მტაცებლისა და მსხვერპლის ზრდის ტემპები ნაჩვენები იყო მათი პოპულაციების ზომებთან შედარებით დამოუკიდებლად, ნონასწორეობრივი ზომების $\dot{H}$ -სა და $\dot{P}$ -სთან მიმართებაში. მაგრამ პოპულაციის დინამიკის ინტერაქციამ გარემოებით ფაქტორებთან შეიძლება გავლენა მოახდინოს მტაცებელი-მსხვერპლის ურთიერთქმედების საბოლოო შედეგზე. კერძოდ, მტაცებლისა და მსხვერპლის სივრცობრივ გადანაწილებას შეიძლება დრამატული ეფექტი ჰქონდეს იმაზე, შეუძლია თუ არა ორ პოპულაციას თანაარსებობა. ჩვენი დაინტერესება მტაცებლების და მათი მსხვერპლის, პარაზიტოიდების



ნახ. 23-27 გნუების ძვლის ტვინის სამი კატეგორიის ცხიმოვანი მდგომარეობის სიხშირეთა გადანაწილება (მაგარი თეთრი ცხიმოვანი *[SFW]*, გაუმჭვირვალე ფელატინისებრი *(OG)*, ნახევრად გამჭვირვალე ფელატინისებრი *(TG)*), რომლებიც იზომებოდა (ა) უხვი საკვების წლებში (1968-1973) და (ბ) საკვების დაბალი ხელმისაწვდომობის წლებში (1977-1991). ცოცხალი ცხოველები, მტაცებლების მიერ მოკლული ცხოველები და სხვა მიზეზით დაღუპული ცხოველები იქნა გამოკვლეული *SFW* და ცხიმის ნიშნები აღნიშნავენ კარგ პირობებს მაშინ, როდესაც ცხოველები თ-თი ცუდ მდგომარეობაში იყვნენ. ეს შედეგები ეთანხმება მტაცებლობისადმი მგრძნობიარობის პიოთეზას. (From Sinclair and Arcese 1995.)

და მტარებლების სივრცობრივი განლაგებით მომდინარეობს უფრო ინტელექტუალური დაინტერესებიდან. მრავალი მტაცებელი-მსხვერპლის და პარაზიტოიდი-მტარებლის სისტემა, რომლებიც ადამიანებისთვის დიდი მნიშვნელობისაა, კერძოდ, სასოფლო სამეურნეო სისტემებისთვის, მოქმედებენ ისეთი სივრცობრივი სტრუქტურის ფარგლებში, რომლებსაც ადამიანები აკონტროლებენ. იმან, თუ რა გზით არის მეზობლად განლაგებული მოსავლის მინდვრები დათესილი მოსავლის ბრუნვის გეგმის თანახმად, შეიძლება ერთმანეთის მახლობლად მოახვედროს სხვადასხვა სახის ნათესი და მასთან ასოცირებული მტაცებელი და მსხვერპლი სახეობები. ადამიანის მიწის მენეჯმენტი ახორციელებს სტრუქტურულ ცვლილებებს ბუნებრივ პოპულაციებშიც, რამაც შეიძლება გამოიწვიოს მტაცებელსა და მის მსხვერპლში პოპულაციის დონეების ცვლილება.

ქ.პუფაკერი, კალიფორნიის უნივერსიტეტის ბიოლოგი, რომელმაც პირველმა გამოიყენა მოსავლის მავლებების ბიოლოგიური კონტროლი, ეცადა, ეწარმოებინა მოზაიკური გარემო ლაბორატორიაში, რომელიც საშუალებას მისცემდა მტაცებელსა და

მსხვერპლს, ეარსებათ პოპულაციების ხელახალი შევსების გარეშე (Huffaker 1958). ლაქებიანი ტკიპა (ცოტეტრანყცჳს სეხმაცულატუს) იყო მსხვერპლი, მეორე ტკიპა თჳპჳლოდრომუს ოცციდენტალის, იყო მტაცებელი. ფორთოხალი მსხვერპლის საკვებს წარმოადგენდა. ჰუფაკერმა მოათავსა ექსპერიმენტული პოპულაციები „ლანგარზე“, რომელშიც მას შეეძლო, შეეცვალა ფორთოხლის რაოდენობა, შიშველი ზედაპირის არეალი და დისპერსია (ნახ. 23-18). თითოეულ ლანგარს ჰქონდა ორმოცი ადგილი, რომლებიც მოწყობილი იყო ოთხ რიგად, თითოში ათი ადგილით. იქ, სადაც ფორთოხალი არ იქნა მოთავსებული, განლაგდა დაახლოებით იგივე ზომის რეზინის ბურთები. ფორთოხლის შიშველი გადამლილი არეალები იცვლებოდა სხვადასხვა ოდენობის ქალაღდის დაფარებით, რომლის კიდეებიც ცვილით იყო მიწებებული, ტკიპები რომ მის ქვეშ არ შეეცოცხლებოდნენ. შიშველი არეალები დაყოფილი იყო თანაბარი მოცულობის



(ა)



(ბ)

ნახ. 23-28 (ა) ერთ-ერთი ჰუფაკერის ექსპერიმენტულ ლანგართაგანი ოთხი ფორთოხლით, რომლებიც ნახევრად გაფცქვნილია და შემთხვევითაა გადანაწილებული ლანგარზე ორმოც ადგილზე. სხვა დანარჩენი ადგილები რეზინის ბურთებს უკავიათ. (ბ) თითოეული ფორთოხალი გახვეული იყო ქალაღდში და მისი კიდეები ცვილით იყო დაწებებული. შიშველი არეალი დაყოფილი იყო დანომრილ ნაწილებად ტკიპების დათვლის გასაადვილებლად. (From Huffaker 1958; courtesy of C.B. Huffaker.)

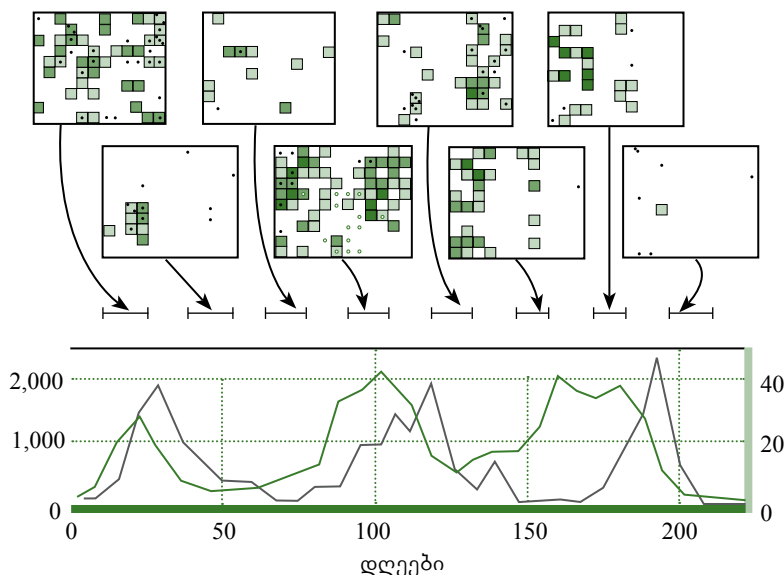
დანომრილ ნაწილებად, რათა ხელი შეეწყო ტკიპების დათვლისთვის. ექსპერიმენტთა უმრავლესობაში, ჰუფაკერმა დაადგინა პოპულაციები თითო ლანგარზე 20 მდედრით, შემდეგ შემოყავდა ორი მდედრი მტაცებელი 11 დღის შემდეგ. ორივე სახეობა პარტენოგენეზურად მრავლდება, მამრები საჭირო არ იყო.

როდესაც მარტო ლაქებიანი ტკიპები იყვნენ შემოყვანილი ლანგარებზე, მათი პოპულაცია შემცირდა 5500-8000 ტკიპით თითო ფორთოხლის არეალზე. როდესაც მტაცებლები იქნენ შემოყვანილი, ისინი სწრაფად მომრავლდნენ და მალე გაავლეს მუსრი მსხვერპლის მთლიან პოპულაციას. რასაც სულ მალე თავად მათი გადაშენება მოჰყვა. იმის მიუხედავად, რომ მტაცებლები ყოველთვის განდევნიდნენ ლაქებიან ტკიპებს, ფორთოხლის შიშველი არეალების პოზიცია გავლენს ახდენდა გადაშენების მიმდინარეობაზე. როდესაც ფორთოხლის არეალები ერთმანეთის ახლომახლო იქნა განლაგებული, მინიმუმამდე დადიოდა რა დაქსაქსეითი მანძილი საკვების წყაროებს შორის, მსხვერპლი პოპულაცია მაქსიმუმს აღწევდა მხოლოდ 113-650 ინდივიდამდე და დადიოდა გადაშენებამდე 23-32 დღეში ექსპერიმენტის დაწყებიდან. შიშველი ფორთოხლის იგივე არეალები შემთხვევით გადანაწილებული ორმოცადგილიან ლანგარზე ხელს უწყობდა მსხვერპლის პოპულაციის ზრდას 2000-4000 ინდივიდამდე, რომელიც 36 დღის განმავლობაში ნარჩუნდებოდა. ამრიგად, მსხვერპლის პოპულაციების გადარჩენა შეიძლება გაგრძელებულ იქნას ხელსაყრელი საბინადრო გარემოს დაშორებული არეალების შექმნით, რომლებამდეც მტაცებლები ნელა იფანრებოდნენ.

ჰუფაკერმა დაასკვნა, რომ თუ შესაძლებელია მტაცებლების დისპერსიის შენელება, ორ სახეობას შეუძლია თანაარსებობა. ამის მისაღწევად, მან გაზარდა

გარემოს კომპლექსურობა და შემოიტანა დისპერსიის ბარიერები. შესაძლო საკვების პოზიციების რიცხვი გაიზარდა 120-მდე და ექვსი ფორთოხლის ეკვივალენტური არეალი გაფანტულ იქნა ყველა 120 პოზიციაზე. ლაბირინთისებრი სტრუქტურა ვაზელინის ბარიერებისა მოთავსებულ იქნა საკვების პოზიციებს შორის, რათა შეენელებინა მტაცებლების დისპერსია. თუკლოდრომუს-მა უნდა იაროს იმისთვის, რომ მიაღწიოს იქ, სადაც მიდის, ხოლო ლაქებიანი ტკიპი წნავს აბრეშუმის ძაფს, რომელსაც ის პარაშუტივით იყენებს, რათა მიჰყვეს ქარის ქროლას. ამ ქცევაზე უპირატესობის მოსაპოვებლად, ჰუფაკერმა მოათავსა ვერტიკალური ხის პალოები ლარნაკებში, რომლებსაც ტკიპები იყენებდნენ გადასახტომი ტრამპლინების სახით თავიანთი მოგზაურობებისას. ამ მოწყობილობამ საბოლოო ჯამში გამოიწვია პოპულაციის სამი ციკლის სერიები 8 თვის განმავლობაში (ნახ. 23-29). მტაცებლებისა და მსხვერპლების გადანაწილება მუდმივად ვარირებდა, როდესაც მსხვერპლი, განადგურებული ერთ საკვებ არეალში, ხელახლა კოლონიზდებოდა თავიანთი მტაცებლებისგან ერთი ნახტომის მოშორებით.

თუმცა ჰუფაკერის მიერ მიღწეული მტაცებელი-მსხვერპლის ციკლი სუსტი იყო, ჩვენ ვხედავთ, რომ ხელსაყრელი საბინადროს სივრცობრივი მოზაიკა საშუალებას იძლეოდა მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციების სტაბილური თანაარსებობისა. მაგრამ როგორც ჩვენ ვნახეთ გაუსის ექსპერიმენტში უმარტივესებზე (იხ. თავი 21) მტაცებელსა და მსხვერპლს ასევე შეუძლიათ თანაარსებობა ლოკალურად, თუ ზოგიერთი მსხვერპლი თავშესაფარს პოვნებს სამალავ ადგილებში. და როდესაც გარემო ისეთი კომპლექსურია, რომ მტაცებლებს არ შეუძლიათ, ადვილად იპოვონ იშვიათი მსხვერპლი, შესაძლებელია სტაბილურობის მიღწევა.



ნახ. 23-29 ლაქებიანი ტკიპების

და მტაცებელი ტკიპა *Tiphlodromus*-ის პოპულაციათა ციკლები ლაბორატორულ პირობებში. ოთხკუთხედები გვიჩვენებენ ტკიპების შედარებით სიმჭიდროვესა და პოზიციებს ლანგარებზე. დაჩრდილული არეალები აღნიშნავენ ლაქებიანი ტკიპის შედარებით სიმჭიდროვეს, წერტილები აღნიშნავენ მტაცებელი ტკიპების არსებობას. (After Huffaker 1958.)

23.12 მეტაპოპულაციებში მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემის დინამიკაზე გავლენას ახდენს სივრცითი ურთიერთობები და გადაადგილების სტრუქტურა

სივრცობრივად მგრძნობიარე მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელები მოიცავენ სივრცეს, როგორც კონტინუუმს ან როგორც ხელსაყრელი საბინადრო გარემოს პეტრების კოლექციას (Levin 1978, McLaughlin and Roughgarden 1993). პეტრებში მოწყობილი მტაცებლისა და მსხვერპლის დინამიკა არის ჩვენთვის ყველაზე საინტერესო. იმის გაცნობიერება, თუ რა ახდენს მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემის სტაბილიზაციასა და დესტაბილიზაციას პეტრებში, სჭირდება სტაბილურობის თაობაზე ჩვენი მოსაზრების რაფინირება. გაიხსენეთ ჩვენი ადრეული დისკუსია მეტაპოპულაციების შესახებ, რომელშიც ჩვენ ხაზი გავუსვით, რომ პეტრებში განლაგებული ერთეული პოპულაციების დინამიკა თავს იჩენდა ორ სივრცობრივ მასშტაბზე: ადგილობრივი და რეგიონალური (იხ. თავი 17). მეტაპოპულაციის იმ ნაწილის შენარჩუნება, რომელიც გარკვეულ პეტრს იკავებს, დამოკიდებულია ამ პოპულაციის დემოგრაფიულ მახასიათებლებზე (შობადობა, სიკვდილიანობა, იმიგრაცია, ემიგრაცია) და ადგილობრივ გარემო პირობებზე, რომლებიც შეიძლება განსხვავდებოდნენ პირობებისგან სხვა პეტრებში. პოპულაციები პეტრებში შეიძლება გადაშენდნენ და ხელახლა იქნენ კოლონიზებული სხვა პეტრებიდან დისპერსიის შედეგად. მაშინ პოპულაცია მთლიანად შეიძლება სტაბილური იყოს იმის მიუხედავად, რომ მისი ნაწილები მიდიან და მოდიან. ამრიგად, ჩვენ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, რომ პოპულაციას აქვს ადგილობრივი და რეგიონალური (ან გლობალური) სტაბილურობის თვისებები (McLaughlin and Roughgarden 1993).

პეტრური მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემები ასევე ავლენენ ადგილობრივი და რეგიონალური სტაბილურობის თვისებებს, მაგრამ შემთხვევა ცოტა უფრო რთულადაა, ვიდრე ერთეული პოპულაციის შემთხვევაში, მტაცებლისა და მსხვერპლის ქცევის კომპლესური დინამიკის გამო. ტკიპის მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციები გვანვძიან ამგვარი სისტემების კომპლექსურობის შესანიშნავ მაგალითს. ბალახისმჭამელი ტკიპები, როგორიცაა ქსელის მქსოველი ტკიპი, ფართოდ გავრცელებული მცენარის მავნებლებია, რომლებიც თავს პეტრებში იჩენენ, რადგან მცენარეები, რომლითაც ისინი იკვებებიან, როგორც წესი, ჰეტეროგენულად არის გადანაწილებული და ასევე მათი სპეციალიზებული საკვები ჩვევების გამო, რაც იწვევს ინდივიდუალური მცენარის გარკვეულ ნაწილებზე შეჯგუფებას (Sabelis et al. 1991). დისპერსია ერთი მცენარიდან მეორეზე როგორც წესი, პასიურია, დაკავშირებული მაღალ რისკებთან და შეზღუდულია ტკიპის გარკვეული სასიცოცხლო ფაზებისთვის. მტაცებელ ტკიპებს, როგორც წესი, დისპერსიის უფრო დიდი შესაძლებლობები აქვთ და ამრიგად, მოძრაობენ

მცენარისმჭამელი ტკიპების პეტრებისკენ, სადაც მათი პოპულაციები ფართოვდება, როდესაც ისინი მსხვერპლით იკვებებიან. ამრიგად, შეგვიძლია, გავარჩიოთ სამი სახის პეტრი: ცარიელი პეტრები (ჯერ კიდევ დაუსახლებელი/არაინვაზირებული ბალახის მჭამელი ტკიპის მიერ), მსხვერპლის პეტრები (ბალახისმჭამელი ტკიპები მხოლოდ) და მტაცებელი-მსხვერპლის პეტრები (ბალახისმჭამელი და მათი მტაცებელი ტკიპები). ცხადია, არსებობს მეოთხე ტიპის პეტრიც, მხოლოდ მტაცებლების შემცველი, რომელსაც ჩვენ აქ არ განვიხილავთ, რადგან მიჩნეულია, რომ თუ მსხვერპლის მიგრაციის ტემპი არ არის საოცრად მაღალი (და ეს როგორც წესი, ასე არ არის ხოლმე ბალახისმჭამელი ტკიპების შემთხვევაში), რაც აწვდის მხოლოდ მტაცებლებით შევსებულ პეტრებს რაღაც საკვებს, ამგვარი პეტრები ხანმოკლე იქნება.

მთელი რიგი ურთიერთმოქმედი დინამიკის საფუძველში დევს ამგვარი სისტემები ადგილობრივი და რეგიონალური სტაბილურობისთვის. ბალახისმჭამელი ტკიპებს აქვთ ტენდენცია, ზედმეტი ექსპლუატაცია მოახდინონ თავიათი საკვები რესურსებსა მტაცებელი ტკიპების არარსებობისას და ამრიგად, მსხვერპლის პეტრები შეიძლება ეფემერული იყოს. ეს შემთხვევა შეიძლება კიდევ უფრო გამწვავდეს გარემო პირობებში მაღალი ადგილობრივი ცვლილების არსებობისას. მრავალი ბალახისმჭამელი ტკიპის დისპერსიის შესაძლებლობა შეზღუდულია და ამრიგად, პეტრის კოლონიზაციის ტემპი შეიძლება დაბალი იყოს. მტაცებელმა ტკიპებმა უნდა აღმოაჩინონ პეტრები, რომლებიც მსხვერპლს შეიცავს (არსებობს გარკვეული სამხილები, რომ მცენარე ამ პროცესში ქიმიური რეაქციებით ეხმარება ბალახისმჭამელ ტკიპებს) და მათი ექსპლუატაციის შემდეგ ისინი მიემართებიან მსხვერპლის სხვა პეტრისკენ. ადგილობრივი გადაშენების ტემპები შეიძლება მაღალი იყოს ამ ფაქტორების გამო.

მტაცებელი-მსხვერპლის პეტრის დინამიკის მარტივი ლოტკა-ვოლტერას მოდელი

პირობები, სადაც რეგიონალური სტაბილურობა იჩენს თავს, შეიძლება გამოვლინდეს მტაცებელი-მსხვერპლის პეტრური დინამიკის ლოტკა-ვოლტერასული მოდელის გამოყენებით. თუ ჩვენ იგნორირებას გავუწევთ მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების დინამიკას პეტრებს შიგნით, ჩვენ შევძლებთ, შევადგინოთ მარტივი მტაცებელი-მსხვერპლის პეტრობრივი მოდელი, რომელიც დამოკიდებულია მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების ზომაზე, მსხვერპლის მიერ ახალი პეტრების კოლონიზაციის ტემპებსა და იმ დონეზე, რომლითაც მტაცებლები რეაგირებენ მსხვერპლის ახალ კოლონიებზე, მათ მოსაპოვებლად გადაადგილების მეშვეობით. მოდით, -ით აღვნიშნოთ მსხვერპლის პოპულაციის ზომა, ხოლო -ით მტაცებ-

ლისა. ამ ორი, პეტრეებში მობინადრე პოპულაციის ცვლილების ტემპი შეიძლება წარმოდგენილი იყოს:

$$\frac{dN}{dt} = aN - bNM - cN \quad (23-10)$$

და

$$\frac{dN}{dt} = bNM - dM,$$

სადაც a არის კოეფიციენტი, რომელიც წარმოადგენს ტემპს, რომლითაც დისპერსირებადი მსხვერპლი პოპულაციას ახალ კოლონიებს, b არის ტემპი, რომლითაც მტაცებლები შედიან პეტრეებში და c და d არის ტემპები, რომლითაც მტაცებლისა და მსხვერპლის თვითნებური პეტრეები გადაშენდება (Sabelis et al. 1991). იგივე მიდგომის გამოყენებით, რომელიც ჩვენ გამოვიყენეთ ნაწილ 23.3-ში, ჩვენ შეგვიძლია, დავადგინოთ $dN/dt = 0$ და $dM/dt = 0$ და ვეძიოთ პოპულაციის წონასწორობრივი ზომები $\hat{N}$ და $\hat{M}$, რომლებიც შესაბამისად არის $\hat{N} = d/b$ და $\hat{M} = (c - a)/b$. ჩვენ რომ ეს სისტემა კიდევ უფრო მეტად განგვეხილა, აღმოვაჩენდით, რომ მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციების იზოკლინები ირხევიან მუდმივ ციკლებში ნეიტალური წონასწორობის გარშემო.

უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, ზემოთ წარმოდგენილი მოდელი ამარტივებს მტაცებელი-მსხვერპლი პოპულაციების კომპლექსურ დინამიკას. ინდივიდუალური პეტრეების მასშტაბით (ადგილობრივი მასშტაბი) მტაცებლისა და პარაზიტოიდების შეხვედრა მსხვერპლებსა და მტარებლებთან უფრო ხშირად იწვევენ კატასტროფას მსხვერპლისთვის (ადგილობრივი გადაშენება), როგორც ჩვენ ვნახეთ ჰუფაკერის ექსპერი-

მენტებში. თუმცაღა რეგიონალურად მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემები წარჩუნდება სავარაუდოდ, რადგან მტაცებელი და მსხვერპლის დისპერსიის ხასიათი საბინადროს ჰეტეროგენულობის ფონის წინააღმდეგ ქმნის მოზაიკას გადაშენებისა და ხელახალი კოლონიზაციისთვის პეტრეებს შორის (McLaughlin and Roughgarden 1993), როგორც შემდგომში ვნახავთ.

ამ თავში ჩვენ განვიხილეთ მტაცებლისა და პარაზიტოიდების, ასევე მათი მსხვერპლებისა და მტარებლების პოპულაციათა დინამიკა. კონკურენციისგან განსხვავებით, მტაცებლობა ყოველთვის ანტაგონისტურია და რესურსი ჩართულია ამ ინტერაქციაში, როგორც ერთ-ერთი მონაწილე – მსხვერპლი ან მტარებელი. მომდევნო თავში, ჩვენ განვიხილავთ ინტერაქციათა კიდევ ერთ წყებას მომხმარებელსა და მტარებელს შორის, ბალახისმჭამელობასა და პარაზიტოზმს შორის. ეს ინტერაქციები მტაცებლობის მსგავსია იმით, რომ ერთ-ერთი მონაწილე რესურსს წარმოადგენს და ურთიერთობა ინდივიდუალ მონაწილეებს შორის ანტაგონისტურია. თუმცა ჩვენ ვნახავთ, რომ ისინი განსხვავდებიან მნიშვნელოვანწილად, რომელთაგან ერთ-ერთი განსხვავება არის ის, რომ მტაცებელმა (ბალახის მჭამელი ან პარაზიტი) შეიძლება მოგება ნახოს ინტერაქციაში რესურსის (მტარებელი მცენარე ან სხვა მტარებელი) მოკვლის გარეშე.

1. ტიპების ინტერაქციების კვლევამ მარწყვის წარგავებში და მტაცებელი ფრინველების კვირტიჭამიას მუხლუხოებზე ნადირობის კვლევამ გვიჩვენა, რომ მტაცებლებს შეუძლიათ, შეზღუდონ თავიანთი მსხვერპლი პოპულაციების ზომა. აზუკი პარკოსანთა

დასკვნა

1. მარცვლის ხოჭოს და უმარტივესების კვლევებმა გვიჩვენა, რომ მტაცებლისა და მსხვერპლის ინტერაქციებმა შეიძლება გამოიწვიოს პოპულაციათა ოსცილაციები.

2. ა.ჯ.ლოტკამ და ვ.ვოლტერამ 1920-იან წლებში შეადგინეს მტაცებლისა და მსხვერპლის დინამიკის მარტივი მოდელი, რომელიც წინასწარმეტყველებდა პოპულაციათა ციკლებს. ეს მოდელი იყენებდა დიფერენციალურ განტოლებებს, სადაც მსხვერპლის ჩამოშორების ტემპი პირდაპირპროპორციულია მტაცებლისა და მსხვერპლი პოპულაციების პროდუქტისა. მოდელი წინასწარმეტყველებს, რომ მტაცებელი და მსხვერპლი პოპულაციები იმერყეებენ. რადგანაც მოდელი ორ ფაქტორს მოიცავს, რომლებიც გადაადგილებენ მტაცებლისა და მსხვერპლის პოპულაციებს საერთო წონასწორობისკენ ($\hat{N}$, $\hat{P}$), ამბობენ, რომ მას ნეიტრალური წონასწორობა აქვს.

3. 1933 და 1935 წლებში ნიკოლსონმა და ბეილიმ შემოგვთავაზეს ალტერნატიული მოდელები, რომლებშიც მსხვერპლის ჩამოშორების ტემპი მტაცებლის სიმჭიდროვის ასიმპტოტიკური ფუნქციაა. ეს მოდელები ეყრდნობიან ურთიერთობას პარაზიტოიდებსა და მტარებლებს შორის. მოდელის უმარტივესი ფორმა წინასწარმეტყველებს, რომ პარაზიტოიდი-მტარებლის ურთიერთობა იქნება არასტაბილური რადგან ისინი განიცდიან სულ უფრო მზარდ ოსცილაციას.

4. 1959 წელს ქ.ს.პოლინგმა შემოიღო ფუნქციონალური რეაქციის კონცეფცია, რომელიც აღწერდა ასიმპტოტიკურ ურთიერთობას თითო მტაცებლის მიერ მსხვერპლის ჩამოშორების ტემპს და მსხვერპლის სიმჭიდროვეს შორის. აღიარებულია ფუნქციონალური რეაქციის სამი ძირითადი ტიპი: I ტიპი, რომელშიც ერთი მტაცებლის მოხმარებული მსხვერპლის რაოდენობა ხაზოვნად იზრდება მსხვერპლის

პოპულაციის სიმჭიდროვესთან ერთად; II ტიპი, რომელშიც მოხმარებული მსხვერპლის რაოდენობა იზრდება შემცირებადი ტემპით, სანამ არ მიიღწევა რაღაც გარკვეული დანაყრების დონე; III ტიპი, რომელშიც მოხმარებული მსხვერპლის ოდენობა ნელა იზრდება მსხვერპლის დაბალი სიმჭიდროვეებისას და საბოლოო კლებას იწყებს, როდესაც მიაღწევს დანაყრების დონეს მსხვერპლის მაღალი სიმჭიდროვისას. III ტიპის ფუნქციონალური რეაქციის მრუდმა შეიძლება გამოიწვიოს სტაბილური რეგულაცია მსხვერპლის პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვისას.

5. რიცხოვრების რეაქცია აღწერს მტაცებლის პოპულაციის რეაქციას მსხვერპლის მზარდ სიმჭიდროვეზე პოპულაციის ზრდითა და იმიგრაციით.

6. მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციების გრაფიკული ანალიზი, დამოკიდებული მარტივ მოდელზე, მაგრამ ისეთი თვისებებით, როგორიცაა სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება, მსხვერპლის თავშესაფარი და ალტერნატიული მსხვერპლი მეტი რეალიზმისთვის, ახდენენ სტაბილურობის პირობების დემონსტრირებას მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციებში. ზოგადად სტაბილურობას ხელს უწყობს მტაცებლის ან მსხვერპლის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულება, თავშესაფრებისა და სამალავი ადგილების არსებობა, რომელშიც მსხვერპლი შეიძლება გაექცეს ნადირობას, მტაცებელთა შემცირებული ეფექტურობა და ზოგ შემთხვევაში ალტერნატიული მსხვერპლის ხელმისაწვდომობა. პოპულაციათა სტაბილური ციკლები ბუნებაში როგორც ჩანს, გამოხატავენ ამ მასტაბილიზირებელი ფაქტორების ბალანსს და პოპულაციათა რეაქციებში დროებითი შეფერხებების დესტაბილიზატორულ გავლენას.

7. მომხმარებელი პოპულაციების მოდელები გულისხმობენ, რომ სისტემას შეიძლება ჰქონდეს ორი სტაბილურად რეგულირებადი წერტილი, რომელთა შორისაც პოპულაციები შეიძლება გარემოე პირობებზე დამოკიდებულებით გადაადგილდებოდნენ. ქვედა ნონასწორობა განისაზღვრება მსხვერპლ პოპულაციებზე მტაცებლების ძლიერი დამორგუწველი

გავლენით. ზედა ნონასწორობა ახლოსაა მტაცებლის არარსებობის პირობებში მსხვერპლის გადატანით შესაძლებლობასთან.

8. მსხვერპლის თითოეულ პოპულაციას აქვს სიმჭიდროვე, რომელზეც მტაცება ყველაზე მაღალია და რომელიც ასაზრდოებს მტაცებელთა ყველაზე დიდ რაოდენობას. ამ წერტილში მტაცების ტემპს ეწოდება მაქსიმალურად მუდმივი მოგება. როდესაც ერთ მტაცებელს შეუძლია, მთლიანად აკონტროლოს მსხვერპლი, როგორც ადამანებს შეუძლიათ შინაური ცხოველების შემთხვევაში, შესაძლებელია მაქსიმალურად მუდმივი მოგების მიღწევა. როდესაც მტაცებლები კონკურირებენ ერთი და იგივე რესურსებისთვის, მოკლევადიანი მოგების მაქსიმუმაცია ხელს უშლის მაქსიმალურად მუდმივი მოგების მიღწევას.

9. იმისთვის, რომ მიიღოს კვება საკვებით შეზღუდულ შემთხვევაში მსხვერპლი ცხოველები ეწვევიან ქცევებს, რაც მათ მტაცებლობის დიდი რისკის ქვეშ აყენებს და ამრიგად, ეფექტურად ამატებენ მტაცებლობის ზეწოლას, ამ იდეას მტაცებლობისადმი მგრძოზიარე საკვების ჰიპოთეზა ეწოდება. მსხვერპლი პოპულაციები შესაძლებელია ასევე რეგულირდებოდნენ უზრალოდ მტაცებლობის მოქმედებით ან მსხვერპლის შედასახეობრივი ბრძოლის შემცირებით, მტაცებლების მიერ ნამატი მსხვერპლის მოხმარების გამო.

10. ექსპერიმენტულმა კვლევებმა გვიჩვენა, რომ მტაცებელ და მსხვერპლ პოპულაციებს, შეუძლიათ, ოსცილაცია ლაბორატორიაში. ქ.ბ.ჰაფაკერის ექსპერიმენტებმა დაგვანახა, რომ პოპულაციათა ციკლების შენარჩუნებას, როგორც წესი, ესაჭიროება კომპლექსური გარემო, რომელშიც მსხვერპლს შეუძლია თავშესაფრის პოვნა.

11. მტაცებელი-მსხვერპლი სისტემების სტაბილურობა პეტჩურ გარემოებში დამოკიდებულია პეტჩთა ადგილობრივ დინამიკაზე და როგორც მტაცებლის, ისე მსხვერპლის დისპერსიის ხასიათზე. პარაზიტოიდისა და მტარებლის მეტაპოპულაციების სტაბილურობა დამოკიდებულია დიფუზიურ დისპერსიაზე.

სავარჯიშოები

1. განსაზღვრეთ, გამოიყენება თუ არა მტაცებლები ან პარაზიტები სოფლის მეურნეობაში მავნებელთა გასაკონტროლებლად იმ ადგილებში, სადაც თქვენ ცხოვრობთ.

2. ლოტკა-ვოლტერას მსხვერპლი პოპულაციის ზრდის განტოლებაში სიკვდილიანობის ელემენტი (ელემენტი pHP [23-1] განტოლებაში) გულისხმობს,

რომ რაც მეტია მტაცებელი (P) და მსხვერპლი (H) პოპულაციები, მით მეტ მოხმარებას ექნება ადგილი (მოქმედ მასათა კანონი). შეგიძლიათ წარმოიდგინოთ შემთხვევა, სადაც ეს ასე არ იქნება? (მინიშნება: წარმოიდგინეთ სპეციფიკური ქცევები და სივრცობრივი განლაგება მტაცებლებისა და მსხვერპლისა, როგორც მაგალითად ნაწილ 23.4-ში განვიხილეთ.)

3. მტაცებელისა და მსხვერპლი პოპულაციის დინამიკა, როგორცაა აღწერილი ლოტკა-ვოლტერას მოდელებში (განტოლებები [23-1] და [23-2]) გულისხმობენ, რომ ეფექტურობა, რომლითაც მტაცებელი იღებს მსხვერპლს β და ეფექტურობა, რომლითაც მტაცებელი გარდაქმნის მსხვერპლის ენერგიას ახალ-შობილად α ორივე მუდგია. იმის გამოყენებით, რაც ისწავლეთ ორგანიზმთა რეაქციების შესახებ ფიზიკურ და ბიოტურ გარემოზე (3-8 თავები) და თქვენი ზოგადი ცოდნის დახმარებით ბუნებრივი სამყაროს შესახებ მოამზადეთ მოკლე ესე, სადაც განიხილავთ (ა), თუ როგორ ირღვევა ეს მოსაზრებები ბუნებრივ სამყაროში და (ბ) როგორ შეიძლება შეიცვალოს მოდელების წინასწარმეტყველება, თუ მოსაზრებები შესუსტებულია.

4. მსხვერპლის განონასწორებული სიმჭიდროვე გარკვეული მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციაში არის $\hat{H} = 100$ და $d = 0,2$, $a = 0,3$ და $r = 0,7$, რა იქნება ნონასწორობა მტაცებლის პოპულაციისთვის, $\hat{P}$?

5. ლოტკა-ვოლტერას მოდელები (განტოლებები [23-1] და [23-2]) ნონასწორებრივი მოდელებია. 21-ე თავში ჩვენი განხილვების და ნონასწორებრივი მოდელების სისუსტის გათვალისწინებით, განსაჯეთ, როგორ შეუძლიათ ისეთ ფაქტორებს, როგორიცაა სხვადასხვა გამლიზიანებელი, გავლენა მოახდინონ მტაცებელი-მსხვერპლის ინტერაქციათა საბოლოო შედეგზე.

6. ნიკოლსონ-ბეილის მოდელი პარაზიტოიდი-მტარებლის ინტერაქციის თაობაზე ეყრდნობა პუასონის განაწილებას, რომელიც გამოყენებულია სხვა ეკოლოგიურ მოდელებში. ახსენით პუასონის განაწილების სხვადასხვა გამოყენება ეკოლოგიაში.

7. ჰოლინგის დისკის განტოლება ახდენს ისეთი შემთხვევის მოდელირებას, რომელშიც მტაცებელი გადაადგილდება მსხვერპლის ძიებაში, როგორც სავარჯიშოში, სადაც თვალეხვეულმა ადამიანებმა უნდა აღმოაჩინონ ქაღალდის დისკები, რომლის მიხედვითაც შეირჩა განტოლებას სახელი. ტემპი, რომლითაც მტაცებელი ხვდება მსხვერპლს, განისაზღვრება მსხვერპლი პოპულაციის სიმჭიდროვის და დროის იმ ოდენობის მიხედვით, რომელიც მტაცებელს სჭირდება თითო მსხვერპლთან გასამკლავებლად. ვთქვათ, თქვენ გთხოვს იმ ცხოველისთვის მოდელის განვითარება, რომელიც ფურაჟირებს გარკვეული ადგილიდან თავდასხმების განხორციელებით. ანუ მტაცებელი ტოვებს თავის პოზიციას, ვთქვათ, ბუდეს, მიდის მსხვერპლის დასაჭერად და თან მოაქვს ის ბუდეში, სანამ შეჭამდეს მას. სრულყოფილად წარმოადგენდა თუ არა ამ შემთხვევას დისკის განტოლება? სხვა რა ფაქტორები უნდა იქნას გათვალისწინებული ამგვარი მტაცებლისთვის მოდელის განვითარებისას? (მინიშნება: იხ. თავი 31.)

8. როგორც უკვე ვნახეთ, მტაცებლებმა შეიძლება შეზღუდონ მსხვერპლი პოპულაციების ზომა და ამრიგად, შეიძლება იყვნენ სასარგებლო მავნებელთა კონტროლისას სოფლის მეურნეობაში. თქვენ რომ არჩევდეთ მტაცებელს გარკვეული სასოფლო სამეურნეო მავნებლის გასაკონტროლებლად, ფუნქციონალური და რიცხობრივი რეაქციის რა თვისებების დანახვის მოლოდინი გექნებათ მტაცებელში? როგორ გავლენას მოახდენდა ნონასწორობის რიცხვი მტაცებელი-მსხვერპლის სისტემაში მტაცებლის, როგორც მაკონტროლებელი აგენტის ეფექტურობაზე?

თავი 24



ბალახისმჭამელები და პარაზიტიზმი

გზამკვლევი კითხვები

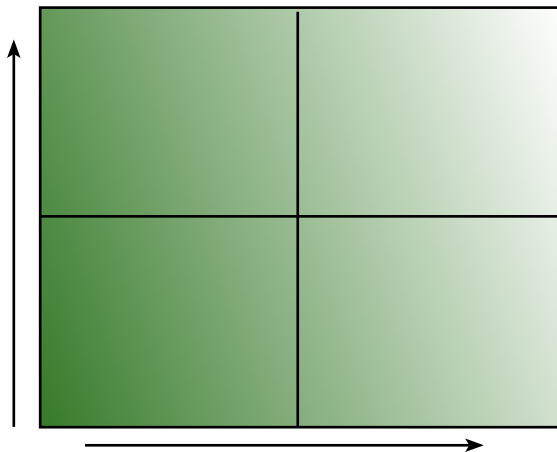
- რა თვისებებით განსხვავდება ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი პარაზიტიდიზმისა და მტაცებლობისგან?
- როგორ ახდენს მცენარე ბალახის მჭამელობის შედეგების კომპენსირებას?
- როგორ ცვლიან ბალახისმჭამელები მცენარის აგებულებას?
- რა არის გადაჭარბებული კომპენსაცია და რატომ არის მისი არსებობა საეჭვო?
- როგორი ურთიერთკავშირია ბალახის მჭამელებსა და მცენარის პროდუქციას შორის?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს რამდენიმე მომხმარებელი მცენარის მოქმედებაზე და პოპულაციის დინამიკაზე?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს მცენარეებზე განვითარების სტადიაზე მომხდარი ბალახის მჭამელობა?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს მცენარეთა გავრცელება მწერების მიერ ბალახის ჭამაზე?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს ვეგეტაციის სტრუქტურა მცენარის მიერ ბალახისმჭამელობისადმი მდგრადობაზე?
- როგორ განსხვავდება ბალახისმჭამელის ფუნქციონალური რეაქცია მტაცებლებისგან?
- რა განსხვავებაა პარაზიტების პირდაპირ და არაპირდაპირ გადაცემას შორის?
- პოპულაციის რა რაოდენობა უნდა იყოს იმუნიზებული, რათა ავადმყოფობის გავრცელება შეჩერდეს?
- რა მექანიზმები უწყობს ხელს ავადმყოფობის პერიოდულ გავრცელებას?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს მასპინძლის მობილურობა ვირულენტურობის ევოლუციაზე?

წინა თავში მტაცებლებსა და მსხვერპლს, ასევე პარაზიტიზმსა და მათ მასპინძლებს შორის ურთიერთქმედების მოდელები შევისწავლეთ, რომლებშიც ურთიერთქმედი სახეობების სიმჭიდროვის ცვლილება გათვალისწინებული არ არის. ამჯერად ჩვენს ყურადღებას მომხმარებლების სხვა ჯგუფებს, კერძოდ ბალახისმჭამელებსა და პარაზიტებს მივაპყრობთ. ბალახისმჭამელობა და პარაზიტიზმი მტაცებლობისა და პარაზიტიდიზმისგან ხარისხობრივად განსხვავდება, ვინაიდან ინდივიდებს შორის ურთიერთქმედებები ერთ-ერთი ინდივიდის სიკვდილს ყოველთვის არ იწვევს. აქედან გამომდინარე, მთავარი

ყურადღება, პოპულაციათა სიმჭიდროვის ნაცვლად, ინდივიდების ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ რეაგირებას დაეთმობა. ბალახის მჭამელებისთვის შევისწავლით, თუ როგორ ახდენს მცენარე ნაწილობრივი მოხმარების კომპენსირებას და როგორ რეაგირებენ ბალახისმჭამელები მცენარეების ხელმისაწვდომობის ცვლილებაზე. გარდა ამისა, პარაზიტებისთვის ავადმყოფობის გადაცემის დინამიკას შევისწავლით და განსაკუთრებულ ყურადღებას იმუნიზაციის პრობლემას დავუთმობთ. ბალახისმჭამელებისა და პარაზიტების მათ მასპინძლებთან ურთიერთქმედებას ყველა ინდივიდისთვის აქვს შედეგი და ამ შედეგებს მომავალში განვიხილავთ.

24.1 ბალახისმჭამელობა და პარაზიტოზ-მი კომპლექსური პროცესებია, რომელიც განსხვავდება მტაცებლობისა და პარაზიტოზისგან

ბალახისმჭამელობა მომხმარებლისა და რესურსის ურთიერთქმედების მრავალ სახეობას ეწოდება, მათ შორის მცენარეების და მცენარეების ნაწილების მოხმარებას. როდესაც ბალახისმჭამელი მცენარეუბი პატარა ზომისაა, მცენარეს მასპინძელი ეწოდება (ტერმინ „მასპინძელს“, როგორც მცენარეებისთვის, ასევე პარაზიტებისთვის ვიყენებთ). მტაცებლობის და პარაზიტოზის შედარება პარაზიტოზისა და ბალახისმჭამელობის სხვადასხვა ტიპთან ორი კონტინუუმის გასწვრივ ხდება (სურ. 24.1). შედარებით დიდი ზომის ბალახისმჭამელების, მაგალითად ირმის, ამერიკული ცხენ-ირმის, ანტილოპა გნუების, ასევე ზღვის წყალმცენარეების მჭამელი ორგანიზმების მოქმედებას ძოვა (ბალახის ჭამა) და კორტნა (ფოთლების ან ყლორტების ჭამა) ეწოდება. კალიები და სარანჩები ასევე შეგვიძლია მხოველებად მივიჩნიოთ (პოლარდი). ძოვა მცენარის სიკვდილს იშვიათად იწვევს. მხოველებს ინდივიდუალურ მცენარესთან მცირე ხნის განმავლობაში აქვთ შეხება, ისინი ფოთოლს ან ბალახს წყვეტენ, ხოლო მცენარის ფესვებსა და ყლორტებს არ ეხებიან. მწერების ბალახისმჭამელობა მცენარის დაღუპვას იშვიათად იწვევს, თუმცა პარაზიტების მსგავსად, მწერსა და მცენარეს შორის კავშირი ხშირად ხანგრძლივია. ბალახის მჭამელობასა და მტაცებლობას შორის სხვაობა ქრება, როდესაც



სურ. 24.1 მომხმარებელსა და რესურსს შორის ურთიერთქმედება ინდივიდუალურ მომხმარებელსა და რესურსს შორის ურთიერთქმედების ხანგრძლივობით ან სიმჭიდროვით, ასევე რესურსის სიკვდილის ალბათობის საშუალებით შეიძლება დაფასდეს. პარაზიტები და ფესხასხრიანი ბალახისმჭამელები ხანგრძლივად მოქმედებენ, თუმცა მასპინძლის სიკვდილს იშვიათად იწვევენ. პარაზიტოზები მასპინძლებთან ასევე დიდი ხნის განმავლობაში ურთიერთქმედებენ და მის სიკვდილს იწვევენ. ძოვისა და კორტნისას შეხება ხანმოკლეა და მცენარეს ან ბუჩქს მხოლოდ მცირე ნაწილი აკლდება. მტაცებლობა შედარებით ხანმოკლე მოვლენაა, რაც მსხვერპლის სიკვდილს იწვევს.

ბალახისმჭამელი მცენარეს მთლიანად მოიხმარს და კლავს. ლემნის მაგვარი პატარა ზომის ზღვის მცენარეების, დიატომების ან დინოფლაგელატების მსგავსი პლანქტონური ორგანიზმების მოხმარება ზღვის ბალახისმჭამელების მიერ, ასევე თესლის მოხმარება ამგვარი ბალახისმჭამელობის მაგალითებია. მტაცებლობად სამი სახის ურთიერთქმედება შეგვიძლია მივიჩნიოთ. თესლის მოხმარებას თესლის მტაცებლობა ანუ უფრო ზოგადად თესლისმჭამელობა ეწოდება. პარაზიტოზისა და მის მასპინძელს, ასევე პარაზიტს ან ბალახისმჭამელ მწერსა და მასპინძელს შორის ახლო კავშირი თითქმის ყოველთვის მასპინძლის სიკვდილს იწვევს.

წინა თავიდან გამომდინარე, მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედების დინამიკა ინდივიდუალური ერთეულებით იზომება. ინდივიდუალური მტაცებელი და მსხვერპლი დაბადების შედეგად პოპულაციას ემატება (პოპულაციის მოდელეებში იზრდება) და სიკვდილის შედეგად აკლდება (მცირდება). წარმატებული მტაცებლობის შედეგი ცხადია, მსხვერპლი კვდება და პოპულაციიდან გადის. მტაცებელი-მსხვერპლის პოპულაციის მოდელეების საფუძველი დაბადებისა და სიკვდილის ტემპებია. მასპინძელი მცენარეების და პარაზიტების პოპულაციები ბალახისმჭამელებისა და პარაზიტების მოქმედებაზე ასე ნათლად არ რეაგირებს. ბალახისმჭამელობამ და პარაზიტოზმა მასპინძლის სიკვდილი შეიძლება არ გამოიწვიოს და მასპინძლის პოპულაციის ზომა უცვლელი დარჩება. მოხმარების შედეგი მასპინძლების ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ ცვლილებებში გამოიხატება, რაც მასპინძლის პოპულაციაში გაჩენის და სიკვდილიანობის ტემპზე ან აისახება ან არა. მცენარე ძოვის და კორტნის შედეგად ზოგჯერ ახალგაზრდობის ეტაპზე გადადის და უფრო ენერგიულად იზრდება. მცენარესა და ბალახის მჭამელს, ასევე მასპინძელსა და პარაზიტს შორის ამგვარი ურთიერთქმედებები უფრო მჭიდროა, ვიდრე მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის. სიმჭიდროვის ევოლუციური შედეგი ბალახისმჭამელებისა და პარაზიტების ადაპტაციაა, რაც მათ მცენარეების, მცენარეების ნაწილების და მასპინძლების შერჩევაში ეხმარება.

წინა თავებში უკვე ვთქვით, რომ სივრცითი დინამიკა ეკოლოგიურ პროცესებში მნიშვნელოვანი ძალაა (იხ. თავები 14, 17, 19 და 23). მტაცებლებსა და პარაზიტოზებზე, ასევე ბალახის მჭამელებსა და პარაზიტებზე მათი მასპინძლების გავრცელება ზეგავლენას ახდენს. მცენარეებს ნიადაგში აქვს ფესვი გადგმული ან ეპიფიტიური მცენარეების მსგავსად სხვა მცენარეზე არის მიმაგრებული. აქედან გამომდინარე, ბალახისმჭამელები ხშირად მეტაპოპულაციებში ბინადრობენ, სადაც შესაფერისი გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიებზე სასურველი მცენარეები არ გვხვდება. პეპლები და ლამის პეპლები გავრცელებული ბალახის მჭამელებია (იხ. სურ. 1.9 და 24.6). პეპელა კარგად შესწავლილი სახეობაა და სივრცითი დინ-

ამიკის შედეგად შექმნილ ევოლუციურ ხაზს კარგად ასახავს. მიუხედავად იმისა, რომ მონარქი პეპლების გუნდები მიგრირებენ, პეპლების უმეტესობა ვეგეტაციის პატარა ტერიტორიას არ შორდება (ზინგერი და ერლიხი 1979, ერლიხი 1984). პატარა ადგილობრივი პოპულაციები არასაკმარისი იმიგრაციის შედეგად ხშირად ქრება, თუმცა ზოგიერთი პეპელა აუღელვებელ ტერიტორიაზე გადადის და გადაშენებასა და კოლონიზაციას შორის ბალანსი მიიღწევა. პოპულაცია მეტაპოპულაციის შკალაზე არსებობას განაგრძობს. ადამიანის მიერ გავრცელების არეალის დაყოფა ან ბუნებრივი აღელვება გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიების სივრცეში განლაგებას ცვლის და პეპლის პოპულაციას შესაძლოა საფრთხე დაემუქროს (ტომასი და ჰანსკი 1997).

პარაზიტების და ავადმყოფობის გადამტანი ორგანიზმების რთული სასიცოცხლო ციკლები მათი მასპინძლების რთული სივრცითი დინამიკით შეიძლება იყოს გამოწვეული. პარაზიტის გარემო პატარა ტერიტორიებისგან შედგება და თითოეული მასპინძელი ინდივიდი სასურველი ტერიტორიაა. ბევრი პარაზიტი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში რამდენიმე მასპინძელს აავადებს. თითოეულ მასპინძელს განსხვავებული გენეტიკური თვისებები, ფიზიოლოგია, მოქმედება და მორფოლოგიური სტრუქტურა აქვს. უფრო მეტიც, მასპინძლები ზოგჯერ ძალიან მობილურები არიან. პარაზიტი მასპინძელში უნდა გადაარჩეს ანუ ადაპტირდეს, ხოლო ადაპტირება ერთი მასპინძლიდან მეორეში გადაადგილებისას საკმაოდ რთულია. სოლიტერს ხერხემლიანი ცხოველების საჭმლის მომნელებელ სისტემაში არსებობისთვის გარკვეული მორფოლოგიური თვისებები აქვს, რაც მას ახალი მასპინძლის მოძებნასა და გადაადგილებაში არ ეხმარება. პარაზიტებს ამ პრობლემის დაძლევაში გამრავლებასა და განვითარებასთან დაკავშირებული ადაპტაცია ეხმარება. პარაზიტის პოპულაციის არსებობისთვის ამ პრობლემების დაძლევა საჭირო. მასპინძლების მდებარეობის დადგენა პარაზიტის პოპულაციების ამსახველ მოდელებში პარაზიტების მიერ გამოწვეული ავადმყოფობის დინამიკასთან ერთად მნიშვნელოვანია. ენდოპარაზიტების პოპულაცია მხოლოდ ერთ ან რამდენიმე მასპინძელში იზრდება, რაც პარაზიტის პოპულაციის დაყოფას და დაავადების გამომწვევი ინდივიდების შთამომავლობის პოპულაციებს შორის ურთიერთქმედებას იწვევს.

24.2 მცენარე-ბალახისმჭამელის ინტარაქციაში ტაქსონომიურად და ეკოლოგიურად მრავალფეროვნება

ბალახისმჭამელი ორგანიზმები ცხოველების სულ მცირე 10 ტიპში გვხვდებიან, დაწყებული ერთუჯრედიანი დიატომიების მჭამელი ერთუჯრედიანი ამებებიდან, დამთავრებული ხერხემლიანი ცხოველებით (ცხრილი

24.1) (კროული 1983). ნემატოდების უამრავი სახეობა მცენარის მიწისქვეშა ნაწილებს ჭამს. ექინოდერმების და მოლუსკების სახეობები, მაგალითად ზღვის ზღარბები და ლოკოკინები, ზღვის წყალმცენარეებს ჭამენ. ხავსში მობინადრე პანანინა ორგანიზმები ანუ ნელმავალები ბალახის მჭამელები არიან და საჭმელს ხავსის უჯრედების გამოწვევით მოიპოვებენ. ფესხახსრიანების დიდი რაოდენობა ასევე ბალახისმჭამელია. კალიები და მუხლუხები ფოთლებს წოვენ და ალბათ ყველას მოგვისმენია მეზალების ჩივილი სხვადასხვა ტრიპსების, მცენარეების ტილების და ხოჭოების შესახებ (სურ. 24.2). კიბოსნაირები, მაგალითად კიბორჩხალები, ომარები და დაფნიების მაგვარი მცირე პლანქტონური ფორმები, ასევე ბალახის მჭამელები არიან და წყალმცენარეებს, ფიტოპლანქტონს და მცენარეთა ნაყოფს ჭამენ. მრავალფეხების რამდენიმე სახეობა მცენარის წვენიტ იკვებება. მწერებში ფესხახსრიანი ბალახის მჭამელების დიდი მრავალფეროვნება გვხვდება. მწერების 26 ჯგუფიდან 8-ში ანუ დაახლოებით 25%-ში ბალახის მჭამელი სახეობები შედის (სურ. 24.3. ვაისი და ბერენბაუმი 1989). ობობისმაგვარების უმეტესობა ხორცისმჭამელი ან ყველაფრის მჭამელია, თუმცა ტკიპის რამდენიმე სახეობა მცენარეების წვენიტ იკვებება. ტკიპებს სასოფლო-სამეურნეო ეკოსისტემაში დიდი ყურადღება ეთმობათ.

ბალახისმჭამელი სახეობები ხერხემლიანი ცხოველების ყველა ძირითად კლასში გვხვდება. თევზებში ხორცის მჭამელობის თვისებები ბალახისმჭამელობის თვისებებზე უფრო მეტად არის გავრცელებული, თუმცა ზღვის და მტკნარი წყლის ბევრი სახეობა ფიტოპ-



სურ. 24.2. მცენარის ტილი ბალახისმჭამელი მწერია, რომელიც მოსავალს ანადგურებს და მნიშვნელოვანი ეკონომიკური ზიანი მოაქვს

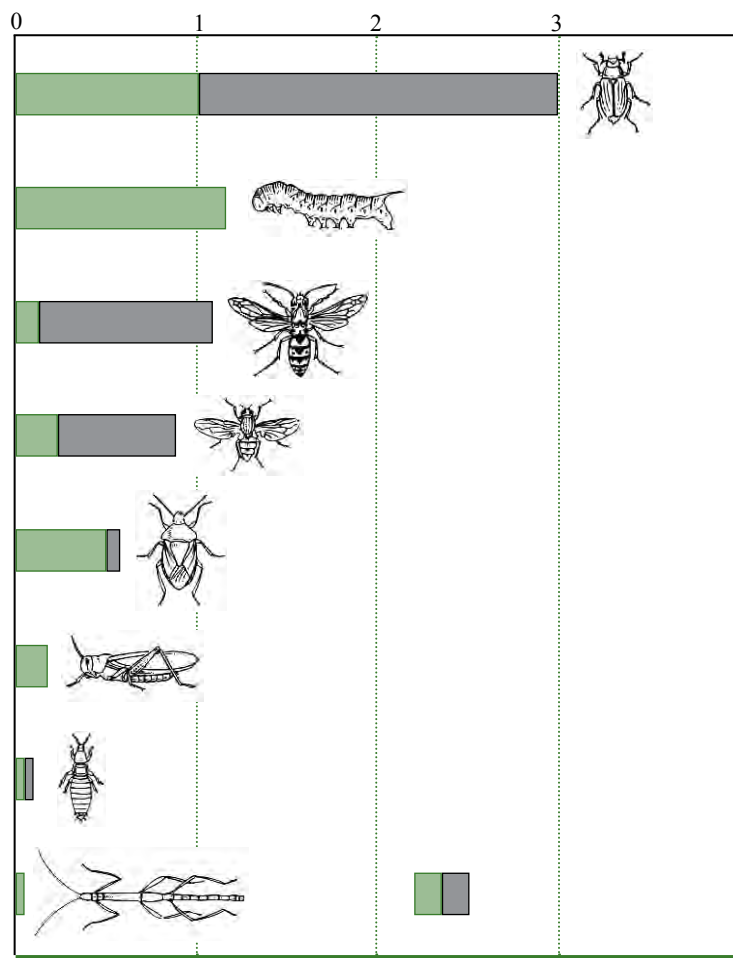
ცხრილი 24-1 მცენარის სხვადასხვა სახის ქსოვილები და მათი ბალახისმჭამელები

ქსოვილი	კვების რეჟიმი	მჭამელის მაგალითი
ფოთლები	ნაჭრა ჩონჩხად ქცევა გახვევა გახვევა შებრუნება თხრა ნახერხვა წოვა მონყევა	ჩლიქოსნები, ლორწოვანები, სანფლუ, პეპლები ხოჭოები, sawfly, capsid bug ლამის პეპლები, გრძელცხვირები, ღორები, ლორწოვანები მიკროქერცლფრთიანები, მცენარის ტილები ქერცლფრთიანები, სანფლუ მიკროქერცლფრთიანები, ორფრთიანები ლორწოვანები, ლოკოკინები მცენარის ტილები, პსულიდ, ხტუნიები, თეთრფრთიანები, ტკიპები სკვინჩები, ჩლიქოსნები
კვირტები	ბურღვა დეფორმაცია	აპკფრთიანები, ქერცლფრთიანები, ორფრთიანები მცენარის ტილები, ლამის პეპლები
ბალახის ღეროები	მონყევა ბურღვა წოვა	სკვინჩები, ჩლიქოსნები გრძელცხვირები, ბუზები, ლამის პეპლები მცენარის ტალები, სცალეს, ცოცხინეალ, ხოჭოები
ხის ქერქი	გვირაბის გაყვანა გამიშვლება წოვა	ხოჭოები, კრაზანები ციყვები, ირემი, თხები, მინდვრის თაგვები სცალეს, ჭიები
ხე	პობა გვირაბის გაყვანა ლეჭვა	თახვები, დიდი ზომის ჩლიქოსნები ხოჭოები, კრაზანები ტერმიტები
ყვავილები	ნექტარის სმა მტვრის ჭამა ყვავილსაჯდომის ჭამა შებრუნება	ლამურები, კოლიბრები, პეპლები ფუტკრები, პეპლები, თაგვები ორფრთიანები, მიკროქერცლფრთიანები, ტრიპსები მიკროქერცლფრთიანები
ნაყოფი	სარგებლის მომტანი საზიანო	მაიმუნები, შაშვები, ჩლიქოსნები, სპილოები კრაზანები, ლამის პეპლები, მღრღნელები, სკვინჩები, ბუზები
თესლი	მტაცებლობა ხვრეტა წოვა	ირემი, ციყვები, თაგვები, სკვინჩები, ღორები გრძელცხვირები, ლამის პეპლები, ბრუცჰიდ მინის ბალღინჯოები
მცენარის წვენი	ფლოემა ქსილემა უჯრედის შემცვ- ელობა	მცენარის ტილები, თეთრფრთიანები, ხტუნიები სპიტტლებუგს, ციკადები ხოჭოები, ხტუნიები, ტკიპები, ნელამავალები
ფესვები	ნაჭრა გვირაბის გაყვანა წოვა	ხოჭოები, ბუზები, მღრღნელები, ჩლიქოსნები ნემატოდები, ბუზები მცენარის ტილები, ციკადები, ნემატოდები
Galls	ფოთლები ნაყოფი ყლორტები ფესვები	სიფრიფანაფრთიანები, ორფრთიანები, მცენარის ტილები, ტკიპები სიფრიფანაფრთიანები სიფრიფანაფრთიანები, ორფრთიანები მცენარის ტილები, გრძელცხვირები, სიფრიფანაფრთიანები

ლანქტონს, წყალმცენარეებს ან სხვა მცენარეებს ჭამს (მოილი და კეჩი 1988). მარჯნის რიფების ეკო-სისტემებში მობინადრე ბალახისმჭამელი თევზების უმეტესობა მკვეთრი ფერისაა და ადამიანს ექმნება შთაბეჭდილება, რომ ისინი მარჯნის რიფის ფაუნაში

დომინანტურები არიან. მტკნარ წყალში მობინადრე ბალახისმჭამელი თევზებიდან ყველაზე უფრო გავრ-ცელებულია კობრი. ზღვის და ხმელეთის კუების კვების რაციონში უმეტესად მცენარეები შედის. გალაპაგო-სის კუნძულებზე მობინადრე ხმელეთის გიგანტური

სურ. 24.3. ბალახისმჭამელი
სახეობების რაოდენობა მწერების
შერჩეულ ჯგუფებში



კუები ცნობილი ბალახის მჭამელები არიან. გალაპა-გოსის კუნძულებზე გავრცელებული ზღვის იგუანა წყალმცენარეებს ჭამს (სურ. 24.4). სხვა იგუანები ხმელეთის მცენარეების ფოთლებს და ფესვებს ჭამენ. მცენარეების მჭამელი ფრინველებიდან ცნობილია იხვი და ბატი, ასევე თუთიყუში და სკვინჩა. კოლიბრები ასევე მცენარეებს, უფრო კონკრეტულად ყვავილების ნექტარს ჭამენ. ფრინველთა სხვადასხვა სახეობა კვირტებს, ნაყოფს, თესლს და ა.შ. ჭამენ, რაც მცენარის დამტვერვისა და თესლის გავრცელებისთვის არის აუცილებელი.

ძუძუმწოვარი ცხოველების დაახლოებით ნახევარი მცენარეებს ჭამს, ხოლო ზოგიერთი სახეობა აქცენტს ნაყოფსა და თესლზე აკეთებს (საუთვუდი 1985, ლინდროტი 1989). ძუძუმწოვარი, ბალახისმჭამელი ცხოველებიდან ყველაზე უფრო ცნობილი აფრიკის ველებში ძოვენ და სატელევიზიო არხებზე ალბათ ხშირად გინახავთ მთელმარე ლომის ფონზე ბალახისმჭოველი ანტილოპა გნუები და გაზელები. ძუძუმწოვარი, ბალახის მჭამელ ცხოველებში შედიან ნაყოფის მჭამელი ღამურები, რომლებიც მთვარიანი ღამეების განმავლობაში იკვებებიან, ასევე სამხრეთ ამერიკული ზარმაცები, რომლებიც მთელს დროს ხეებზე ატარე-

ბენ და ასევე „ხორცის მჭამელ“ ტაქსონებში შემავალი ძუძუმწოვარი ცხოველები, მაგალითად გიგანტური პანდა (რომელიც მხოლოდ ბამბუკს ჭამს). პრიმატების უმეტესობა აგრეთვე მცენარეებით იკვებება.

მცენარის ნივთიერების მოხმარება ეკოსისტემაში ენერგიის დინების მნიშვნელოვანი პროცესია და ბალახისმჭამელობა ყველგან არსებობს. მცენარეებსა და ბალახისმჭამელ ცხოველებს შორის ურთიერთქმედების ბუნება, ასევე ბალახისმჭამელობის მნიშვნელობა ეკოსისტემის პროცესების მართვაში, სხვადასხვა ეკოსისტემაში განსხვავებულია. ზღვის ეკოსისტემებში ბალახისმჭამელობა ლიმპეტების, ზღარბების, კიბორჩხალების ან თევზების მაგვარი ორგანიზმების მიერ მაკროსკოპული წყალმცენარეების შეჭმას გულისხმობს. მიქცევა-მოქცევის ზონაში მოხვედრილ ტერიტორიებზე, ბალახისმჭამელობის პროცესები, ბალახისმჭამელებზე არსებული მტაცებლობა და გარემოს ცვლილება, კერძოდ ტალღის ფიზიკური ზემოქმედება, წყალმცენარის გავრცელებაზე ზეგავლენას ახდენს.

მცენარეებსა და ბალახისმჭამელ ცხოველებს შორის ურთიერთქმედების რამდენიმე სახეობა მტკნარი წყლის ტბებში და მდინარეებში არსებობს. ტბებში



სურ. 24.4. გალაპაგოსის კუნძულებზე
მოხინდრე ზღვის იგუანები

ხშირად გვხვდება როგორც მაკრომძოველები, მაგალითად წყლის ვეგეტაციის მჭამელი დიდი კიბოსმაგვარები, ასევე მიკრომძოველები, მაგალითად პატარა კიბოსმაგვარები, როტიფერები და უმარტივესი ცხოველები, რომლებიც მაკრომძოველებთან ერთად სხვადასხვა ზომის ფიტოპლანქტონით იკვებებიან. წყალში ჩაძირული და წყალზემოთ მზარდი მაკროფიტები ტბის ნაპირებზე ბინადრობენ და მათ სხვადასხვა ორგანიზმები, მაგალითად ლოკოკინები, ფრინველები, თევზები და ზოოპლანქტონი ჭამენ (შუტენი და სხვები 1994). ორგანიზმები, რომლებიც კლდეებიდან და სხვა მყარი სუბსტრატებიდან პერიფიტონს ფხეკენ, ტყის მდინარეებში ძალიან გავრცელებულია (ალენი 1995). ჰიდროპტილიდების ოჯახის წარმომადგენელი მდინარის მწერები წყალმცენარეების უჯრედებში აღწევენ და სითხეს წოვენ (კამინსი და კლუგი 1979).

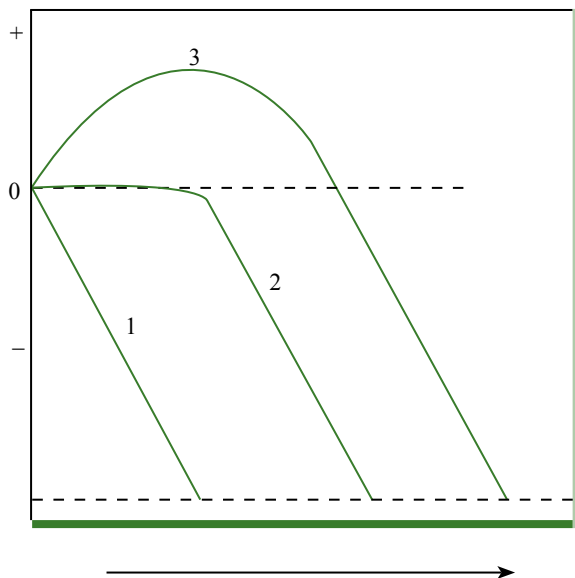
ტყის და მინდვრების მსგავს ეკოსისტემებში, ბალახისმჭამელი მწერები წლის განმავლობაში ფოთლების დაახლოებით 10%-ს მოიხმარენ (კროული 1989). მუხლუხები ყვავილებს წოვენ და მათ დიდ ზიანს აყენებენ, ხოჭოს ზოგიერთი სახეობა კი თესლს ჭამს. სოფლის მეურნეობის ეკოლოგებისთვის მწერების ბალახისმჭამელობის დინამიკა ძალიან მნიშვნელოვანია. პარაზიტ მწერებს ყოველწლიურად უზარმაზარი ეკონომიკური ზიანი მოაქვთ, ხოლო წყალმცენარეების სახეობების ბალახის მჭამელები ამ წყალმცენარეებს ბიოლოგიურად აკონტროლებენ.

მთხრელი ორგანიზმების დიდი რაოდენობა მცენარის მიწისქვეშა ნაწილების მოხმარებაზეა ადაპტირებული. ნემატოდებს ხშირად მცენარის პარაზიტებს უწოდებენ. ისინი ფართოდაა გავრცელებული და სოფლის მეურნეობის ეკოსისტემებში დიდი ეკონომიკური მნიშვნელობა აქვთ. მწერების ოთხი ჯგუფის (ხეშუმფრთიანების, ქერცლფრთიანების, ორფრთიანების და თანაბარფრთიანების) სახეობის მოუმნიფებელი ორგანიზმები მცენარის მიწისქვეშა ნივთიერებებს მოიხმარენ. მღრღნელების რამდენიმე სახეობა ფესვებს და მიწიქვეშა ყლორტებს ჭამს (ანდერსენი 1987).

ამგვარ ბალახისმჭამელებს შორის ყველაზე უფრო საინტერესოა პერიოდული ციკადა (აგაციცადა), რომლის რამდენიმე სახეობა მიწის ქვეშ ჭიოტის ფორმით 13-17 წლის განმავლობაში ბინადრობს და ხის ფესვებიდან წვეს წოვს. 13-17 წლის განმავლობაში ერთხელ მაინც, ყველა ციკადა სინქრონულად ამოდის მიწის ზემოთ. რამდენიმე ათასი ჭიოტა ნიადაგს თხრის და უახლოეს ხეზე ადის, რის შემდეგაც მნიფდება და დაახლოებით 5-6 კვირის განმავლობაში ცხოვრობს და მრავლდება. ციკადა კვერცხს პატარა ტოტებზე დებს, შემდეგ კვერცხი მიწაზე ცვივა, ჭიოტები გამოდიან და კვლავ მიწაში ჩადიან.

24.3 ბალახისმჭამელობას შეუძლია გამოიწვიოს მაკომაენსირებადი რეაქცია მცენარეთაგან

მტაცებლობა ცალმხრივი მოქმედებაა: მსხვერპლი იჭმევა და მტაცებელი კმაყოფილდება. ბალახისმჭამელობა ნაკლებად სწორხაზოვანი მოვლენაა. ფოთლების მღეჭავი მუხლუხი და ფესვებიდან წვეს გამომწვი ნემატოდა მცენარეს კი არ კლავს, არამედ უბრალოდ რეაგირებას იწვევს, რაც ბალახის მჭამელის მიერ მიყენებულ ზარალს აკომპენსირებს. მცენარეებს დაკარგული ქსოვილების აღდგენა ძალუძთ და სწორედ ეს განასხვავებს ბალახისმჭამელობას მტაცებლობისა და პარაზიტოიდიზმისგან. მცენარის და ბალახისმჭამელის ურთიერთქმედებისას უკუკავშირი გვაქვს, მცენარე სხეულში რესურსებს გადაანაწილებს ან ზრდის სტრუქტურას შეიცვლის, ხოლო ბალახისმჭამელი ამ ცვლილებას ეგუება და ა.შ. ასეთი უკუკავშირი მცენარის ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ ცვლილებებს, ასევე ბალახისმჭამელობის მოქმედების შეცვლას იწვევს და ზოგჯერ ორივე მათგანის პოპულაციის დინამიკაც იცვლება. ურთიერთქმედებები მცენარის თავდაცვისუნარიანობის გაუმჯობესებას და ბალახისმჭამელის გემოვნების დახვეწასაც იწვევს.



სურ. 24.5. ბალახისმჭამელობა მცენარის მონაცემებსა და ზრდაზე სამგვარად ახდენს ზეგავლენას. 1) მონაცემები ბალახისმჭამელობის ინტენსივობისადმი პირდაპირპროპორციულად უარესდება; 2) მონაცემები ბალახისმჭამელობის გარკვეულ დონემდე კომპენსაციის შედეგად ნარჩუნდება; 3) მონაცემები ბალახისმჭამელობის გარკვეულ დონემდე უმჯობესდება და შემდეგ უარესდება.

ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა მცენარეებზე სამგვარად აისახება (ჯეფერის 1988, ტრამბლი და სხვები 1993) (სურ. 24.5). პირველ შემთხვევაში, მცენარის მონაცემებზე და რეპროდუქციულ შედეგებზე ბალახისმჭამელობა, ინტენსივობის მიუხედავად, უარყოფითად აისახება. მეორე შემთხვევაში, მცენარე სუსტ და საშუალო ბალახისმჭამელობას კომპენსაციის შედეგად უძლებს, რა დროსაც მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური ცვლილებები ბალახისმჭამელობის გარკვეულ ზღვრამდე მის შედეგებს ერევა, ხოლო ამ ზღვრის გადალახვის შემდეგ დანაკარგის კომპენსაცია შეუძლებელია. მესამე შემთხვევაში, მცენარე ბალახის მჭამელობას გადაჭარბებული კომპენსაციით პასუხობს ანუ მისი ზრდის, ვარგისიანობის ან რაიმე სხვა მონაცემები უმჯობესდება. ეს მოსაზრება საკამათოა.

ბალახისმჭამელობის უარყოფითი შედეგები

ბალახისმჭამელობა ზოგჯერ მცენარის ზრდაზე, სიცოცხლისუნარიანობაზე და ნაყოფიერებაზე უარყოფითად აისახება. პარაზიტების გავრცელება მცენარეებზე ძალიან უარყოფითად აისახება. ყპსყ მოტჰ-ის მიერ მუხის ფოთლების განადგურება გაყავისფრებული და მომაკვდავი ხეების გაჩენას იწვევს. აშშ-ს აღმოსავლეთში მობინადრე იაპონური ხოჭოები მცენარეებს ანადგურებენ (სურ. 24.6ა). პომიდვრის რქიან მუხლუხს ერთ-ორ დღეში შეუძლია პომიდვრის

მთელი ნარგავების განადგურება (სურ. 26.4ბ). სასოფლო-სამეურნეო მცენარეებს პარაზიტები ძალიან ერჩიან, ვინაიდან ყლორტებიდან და ფესვებიდან წვენს წოვენ.

ზოგიერთი მცენარის ზრდა და თესლის წარმოქმნა ზომიერი ბალახისმჭამელობის პირობებშიც კი იკლებს. ბახის (1994) აღმოჩენით, ქვიშის ღიუნის ტირიფი (შალის ცორდატა) მიწის რწყილების (ლტიცა სუბლიცატა) ბალახისმჭამელობის სამი დონის საპასუხოდ უფრო ნელა იზრდება (სურ. 24.7). ბალახის მჭამელობის ზეგავლენის აღმოჩენა ზოგჯერ საკმაოდ რთულია, ვინაიდან მცენარეები კომპენსაციას სხვადასხვა მეთოდით ახდენს. როდესაც ბალახისმჭამელობა მცენარის პოპულაციის დინამიკის ერთ ასპექტზე უარყოფით ზეგავლენას ახდენს, მთლიანი უარყოფითი შედეგი შესაძლოა უმნიშვნელო იყოს. მაგალითად, საფრანგეთში გავრცელებულ პარკოსან ნტყეხლის ვულნერარია-ს დემოგრაფიაზე ცხვრის ძოვის სამი დონის (ძოვის გარეშე, საშუალო დონის ძოვა და შეუზღუდავი ძოვა) ზეგავლენა შეამოწმეს და აღმოჩნდა, რომ საშუალო და შეუზღუდავი ძოვა მცენარის თესლის რაოდენობას ამცირებს, მაგრამ პოპულაციის სიმჭიდროვეზე არავითარი ზეგავლენა არ აქვს, ვინაიდან მცენარე კომპენსაციას ახდენს (ბასტრენტა 1991).

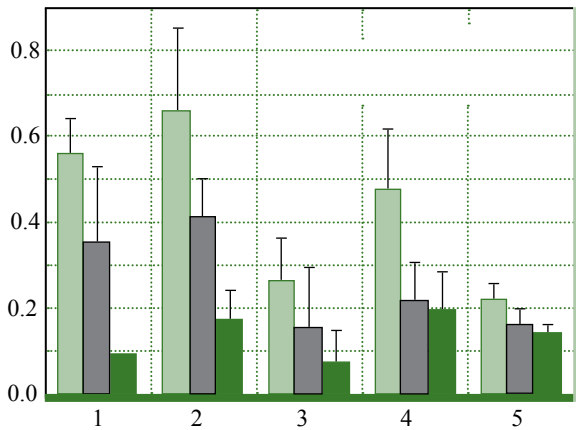


(ა)



(ბ)

სურ. 24.6. ბალახისმჭამელი მწერები დეკორატიულ ან სასოფლო-სამეურნეო მცენარეებს ზიანს აყენებენ. ა) იაპონური ხოჭო. ბ) პომიდვრის რქიანი მუხლუხი



სურ. 24.7. ქვიშის დიუნის ტირიფის (შალიხ ცორდატა) სიმალის ცვლილება მიწის რწყილ ლტოცა სუბლიცატა-ს ბალახისმჭამელობის სამ დონეზე. ჰორიზონტალურ ღერძზე აღნიშნული რიცხვები ტირიფის სხვადასხვა კლონებს ასახავს.

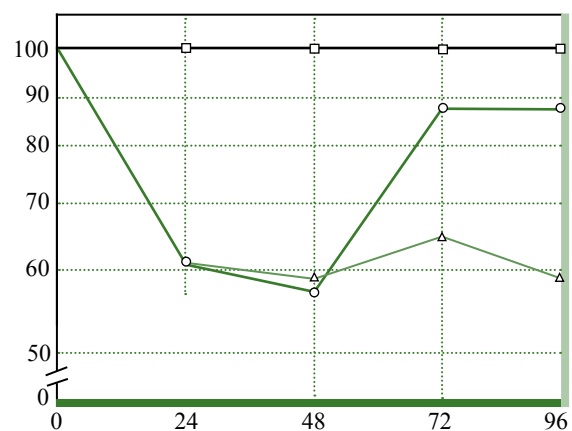
კომპენსაცია

მცენარეები ბალახისმჭამელობის შედეგებს სხვადასხვა მეთოდით აკომპენსირებს (ტრამბლი და სხვები 1993). ფოთლების და სხვა ფოტოსინთეზური ქსოვილების დაკარგვა ნივთიერების სხვაგვარ გადანაწილებას იწვევს. ფოტოსინთეზი მცენარის ფოთლებში და სხვა მწვანე ნაწილებში ხდება. ფოტოსინთეზის პროდუქტი მცენარის ყველა ცოცხალ ქსოვილს სჭირდება და ის საქაროზის ფორმით მცენარის არაფოტოსინთეზურ ქსოვილებს გადაეცემა, სადაც სუნთქვისთვის და ბიოსინთეზისთვის გამოიყენება ან სახამებლად იქცევა და დიდი ხნის განმავლობაში ინახება. ფოთლების და მცენარის სხვა ფოტოსინთეზური ქსოვილები ფოტოსინთეზის პროდუქტის წყაროებია, ხოლო პროდუქტს ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტი ეწოდება. მცენარის არაფოტოსინთეზური ორგანოები და ქსოვილები, მაგალითად ფესვები, ჩასადინარია (პროდუქტის გადაცემა საკმაოდ რთული პროცესია და მას ამჟღავნებს არ შეეხება). ფოტოსინთეზის ტემპს ჩასადინარების ხელმისაწვდომობა არეგულირებს, სადაც ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტი თავსდება. ფოტოსინთეზის ტემპი მცირდება, როდესაც ფოტოსინთეზის პირველად პროდუქტზე მოთხოვნა მცირდება. თუ ფოტოსინთეზის პირველად პროდუქტზე მოთხოვნა დიდია, მაშინ ფოტოსინთეზური აქტიურობა იმატებს. მცენარეები ბალახისმჭამელობაზე ფოტოსინთეზის ტემპის მომატებით ან დაკლებით რეაგირებს, რაც დამოკიდებულია იმაზე, თუ რას ჭამს ბალახისმჭამელი. მწოველი მწერების მსგავსი ბალახისმჭამელები ფოტოსინთეზის პირველად პროდუქტზე მოთხოვნას ამცირებენ, ვინაიდან მცენარის ზრდად ქსოვილებს, მაგალითად ყლორტებს და ნაყოფს, ანადგურებენ და ფოტოსინთეზის ტემპის შემცირებას

იწვევენ. დეფოლიაცია ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტის მიწოდებას მოთხოვნაზე ნაკლებს ხდის და დარჩენილ ქსოვილებში ფოტოსინთეზის ტემპი იზრდება (კროული 1983, ტრამბლი და სხვები 1993).

ხორბალში ფოტოსინთეზის უმეტესი ნაწილი გრძელ, მფარავ ფოთოლში ხდება, ხოლო ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტის ჩასადინარი ხორბლის ტაროა. კინგმა და სხვებმა (1967) ხორბალს ტარო მოაჭრეს და ნახეს, რომ შემდგომი 24 საათის განმავლობაში ფოტოსინთეზის ტემპი მკვეთრად შემცირდა. მეცნიერებმა შემდეგ მცენარის ქვედა ნაწილები დაჩრდილეს და ხელოვნური ჩასადინარები შექმნეს, რითიც ფოტოსინთეზის უნარი დააქვეითეს, ხოლო ფოტოსინთეზის პირველად პროდუქტზე მოთხოვნა გაზარდეს. შედეგად ფოტოსინთეზის ტემპი მფარავ ფოთოლში გაიზარდა (სურ. 24.8).

ხმელეთის მცენარეების ერთ-ერთი ყველაზე უფრო დამახასიათებელი თვისება მიწისზედა ყლორტებსა და მიწისქვეშა ფესვებსა და ყლორტებს შორის ურთიერთქმედებაა. ფოტოსინთეზი მცენარის მიწისზედა ნაწილში ხდება, სადაც წყლის დიდი რაოდენობა იკარგება. აქედან გამომდინარე, მცენარის გვერდით გამოწარმოებული წყლის და საკვები ნივთიერებების მაღალი დონე სჭირდება, რასაც ფესვების სისტემა უზრუნველყოფს. თუ წყლის ან საკვები ნივთიერებების რაოდენობა იზღუდება, მაშინ ფესვების სისტემა უნდა გაიზარდოს, რათა მოთხოვნას უპასუხოს. ფესვების ზრდას ნახშირწყალი უზრუნველყოფს, რომელიც გამოწარმოებული იქმნება და უკუქმედების რთულ სისტემას ქმნის. ეს სისტემა მცენარის მიწისზედა და მიწისქვეშა ბიომასების შეფარდებას არეგულირებს, რასაც ფესვი/გამოწარმოების ფარდობა ეწოდება. როდესაც წყლის ან საკვები ნივთიერებების



სურ. 24.8. ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტის წარმოქმნის ტემპის ექსპერიმენტულად ზრდის და შემცირების შედეგები ხორბალში. ფოტოსინთეზი გრძელ, მფარავ ფოთოლში ხდება, ხოლო ხორბლის ტარო ფოტოსინთეზის პროდუქტების ჩასადინარია. ტაროს მოწყვეტა ფოტოსინთეზის შემცირებას იწვევს, ხოლო ქვედა ფოთლების დაჩრდილვის შედეგად ფოტოსინთეზი იმატებს.

რაოდენობა შეზღუდულია, მცენარეებს მიწისზედა ნაწილებთან შედარებით გრძელი ფესვები აქვთ და ფესვი/გამონაზარდის ფარდობა მაღალია. სწორედ ასეთი მდგომარეობა გვაქვს უდაბნოში, სადაც წყლის რაოდენობა შეზღუდულია. წყლით და საკვები ნივთიერებებით მდიდარ ტერიტორიებზე გავრცელებულ მცენარეებს ფესვი/გამონაზარდის შეფარდება მცირე აქვთ. ფესვის სისტემის პროდუქტიულობა რესურსებითაც იზღუდება, ვინაიდან რესურსებით მწირ გარემოში მოზინადრე მცენარეების ფესვების ჯამური პროდუქტიულობა მცირეა (ბარბური და სხვები 1987). ნებისმიერი მცენარის მიწიქვეშა ნაწილებში მინერალები და სხვა ნივთიერებები ინახება, რომელთა საკვები ღირებულება შესაძლოა ძალიან დიდი იყოს (ანდერსენი 1987). აქედან გამომდინარე, გასაკვირი სულაც არ არის, რომ ბალახის მჭამელების დიდი რაოდენობა მცენარის მიწიქვეშა ნაწილების მირთმევას ამჯობინებს.

ფოტოსინთეზის ტემპზე სხვადასხვა მექანიზმები ახდენს ზეგავლენას, რომლებიც ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტის მიწოდებასა და მოთხოვნას შორის სხვაობასთან კავშირში არ არიან. წინა თავებიდან გამომდინარე, ტემპერატურის, სინათლის ინტენსივობის და საკვები ნივთიერებების ხელმისაწვდომობის მსგავსი გარე ფაქტორები მცენარის პროდუქციის ტემპს ცვლის. მცენარის ნორმალურად ზრდასთან დაკავშირებული პროცესები რესურსების ხელმისაწვდომობაზე და ფოტოსინთეზის ტემპზე ასევე ახდენს ზეგავლენას. მაგალითად, მცენარის ფოთლები ანუ ფოტოსინთეზის პროდუქტის ძირითადი წყაროები, განვითარების ადრეულ ეტაპზე ძლიერი ჩასადინარია. ყველა ზემოთ ჩამოთვლილ ფაქტორს ბალახისმჭამელობა ემატება და მცენარის ფიზიოლოგია განისაზღვრება.

მცენარის არქიტექტურა

მცენარის არქიტექტურა მორფოლოგიური თვისებების სიმრავლეა. მორფოლოგიური თვისებებია სიმაღლე, ფესვი/გამონაზარდის ფარდობა, განტოტვის სტრუქტურა და ფოთლის ფართობი. მცენარის არქიტექტურა ბალახისმჭამელობაზე ახდენს ზეგავლენას და პირიქით. ბალახისმჭამელები მცენარის ზედა მერისტემებს ერჩიან, საიდანაც ყლორტი იწყებს აღმოცენებას. გარდა ამისა, ჯერ კიდევ დაუზიანებელი კენწეროს კვირტები იგივე ყლორტზე გვერდითი კვირტების ზრდას ხელს უშლის და ამ მოვლენას კენწეროს დომინირება ეწოდება. როდესაც კენწეროს კვირტს ბალახისმჭამელი წყვეტს, მცენარე გვერდზე იზრდება და მისი არქიტექტურა იცვლება. იგივე ხდება, როდესაც ბალჩაში ბუჩქებს ჭრიან. კენწეროს კვირტების მოწყვეტა გვერდით ზრდას უწყობს ხელს და ბუჩქები სქელდება. თეთრი ბატის (ჩვენ ცაერულესცენს ატლანტიკა) მიერ ბალახის ძოვა კანადაში,

ბაილოტის კუნძულებზე გავრცელებული არქტიკული მცენარეების ორი სახეობის (უპონტია ფისპერია და რიოპჰორუმ სცჰუტცჰერი) სიმაღლეს ამცირებს (ბეული და სხვები 1996). ზღვის ზღვარები (ყტეცკინუს ვარიეგატუს) ზღვის რუპიის მიწისზედა ბიომასას მკვეთრად ცვლიან, რუპიის სიმჭიდროვე იცვლება და ზღვარები მტაცებლობას უფრო მეტად ექვემდებარებიან (ჰეკი და ვალენტინი 1995).

მცენარეებს მოდულარული აგებულება აქვთ, ამიტომ ბალახისმჭამელის შეტევის ადგილს მცენარის არქიტექტურის ცვლილება და ცვლილების ფორმა განსაზღვრავს (მარკისი 1996). მაგალითად, მშვიერი მუხლუხების მიერ ფოთლების ჩამოყრა ტოტების ზრდას ხელს უშლის, ვინაიდან მცენარეები ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტის დანაკარგს სწრაფად ვერ ინაზღაურებს. მძოველი ან მკორტნავი ცხოველი, ასევე მწერი კვირტებს ერჩის და მცენარის არქიტექტურაში კომპენსატორული რეაგირება ხარისხობრივად იცვლება.

მცენარის არქიტექტურა ბალახისმჭამელი სახეობების რაოდენობაზეც (მრავალფეროვნებაზე) ახდენს ზეგავლენას. ეაფჰოპერ-ები მწოველი მწერები არიან და მცენარეების სხვადასხვა სახეობებით იკვებებიან. მეცნიერები ლეაფჰოპერ-ების სახეობების რაოდენობას ცხვრის მიერ ბალახის ძოვის სხვადასხვა ინტენსივობებზე დააკვირდნენ და აღმოჩნა, რომ ლეაფჰოპერ-ის მრავალფეროვნებაზე ძოვის ინტენსივობა უფრო მეტ ზეგავლენას ახდენს, ვიდრე დანარჩენი ცვლადები (ბრაუნი და სხვები 1992).

გადაჭარბებული კომპენსაცია

რამდენიმე ემპირიულმა კვლევამ დაადასტურა, რომ ზოგჯერ ბალახისმჭამელობა მცენარის მონაცემებს, ზრდის ტემპს და ვარგისიანობის აუზგზებს, რასაც გადაჭარბებული კომპენსაცია ეწოდება (იხ. სურ. 24.5) (მაკნატონი 1983, პეიჯი და უიტჰემი 1987, პეიჯი 1992, ელვორდი და ჯოერნი 1993, ჰილტენი და დანელი 1993, დანგერფილდი და მოდუკანელი 1996). პეიჯის და უიტჰემის (1987) აღმოჩენით, აშშ-ს დასავლეთით მდებარე მთიან რეგიონებში გავრცელებულ ორწლიან ბალახ სპომოსის აგგრეგატა-ს თესლის წარმოება იზრდება, როდესაც მას შავკუდიანი ირემი და ცხენ-ირემი კორტნის. მცენარეების რეაქცია მისი არქიტექტურის ცვლილებით არის გამოწვეული. როდესაც მცენარის ერთ ყვავილედს ირემი ან ცხენ-ირემი მოწყვეტს, მცენარეს ყვავილის ბევრი ყუნწი გამოაქვს, რის შედეგადაც ნაყოფის წარმოება იზრდება. ნაყოფში თესლის საშუალო რაოდენობა დაკორტნილ და დაუზიანებელ მცენარეში ერთი და იგივეა და თესლის განაყოფიერების ტემპებს შორისაც სხვაობა არ არსებობს. აქედან გამომდინარე, ვარგისიანობის ზრდა ნაყოფის დიდი რაოდენობით გამოტანის შედეგია (პეიჯი 1992). რამდენიმე მეცნიერი ამ აღმოჩენების სისწორეს



სურ. 24.9. ცხოველები აფრიკის სერენგეტის დაბლობში ძოვენ

ექვევს აყენებს, ვინაიდან ზოგიერთი პოპულაცია იგივე რეაქციას არ ავლენს (ბერგელსონი და სხვები 1996).

ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, გადაჭარბებული კომპენსაცია მცენარის ვარგისიანობის ზრდას იწვევს (მაკნატონი 1979). სწორედ ამით შეიძლება აიხსნას ჩრდილოეთ ამერიკის და აფრიკის ველებში გავრცელებული მცენარეების სახეობების წარმატება, სადაც ხერხემლიანი ცხოველები მცენარეს მეტ-ნაკლებად მუდმივად ძოვენ (სურ. 24.9). ბერგელსონის და სხვების (1996) აზრით, გადაჭარბებული კომპენსაციის შედეგად მიღებული სარგებელი საეჭვოა. ბელსკი და სხვები (1993) აღნიშნავენ, რომ ძნელი გასაგებია, ბალახისმჭამელობის შემდეგ მცენარის სწრაფი ზრდა ბალახისმჭამელობის პირდაპირი შედეგია თუ მცენარის ქსოვილის დაზიანების შემამცირებელი რეაქციის. უფრო მეტიც, მცენარეებს კორტინის შედეგად დიდი რაოდენობით ნაყოფი გამოაქვთ, თუმცა თესლის რაოდენობა ნაყოფზე და ამონაზარდის სიცოცხლისუნარიანობა არ იცვლება.

ბალახისმჭამელობის მცენარეების ვარგისიანობაზე ზეგავლენა პრაქტიკაში ძალიან მნიშვნელოვანია. მაგალითად, ბალახისმჭამელობის დადებითი ზეგავლენა ზოგიერთმა ფერმერმა უპირობო ჭეშმარიტებად მიიჩნია და მისი გამოყენება აშშ-ს დასავლეთში სცადა.

მცენარის გამოწვეული თავდაცვა

მცენარე რამდენიმე მორფოლოგიური თვისების საშუალებით ბალახისმჭამელობისგან თავს იცავს და ამის კარგი მაგალითია ვარდის ბუჩქზე ამოსული ეკლები. სასიცოცხლო ციკლების თვისებები ბალახისმჭამელობისგან მცენარეს ასევე იცავს. ზოგიერთ მცენარეს გრძელი მიწისქვეშა ნაწილი (ფესვები ან ყლორტები) აქვს, რომელიც მიწისზედა ბალახისმჭამელობისგან დაცულია. ბალახის მერისტემები მიწასთან ახლოს მდებარეობს, სადაც ბალახის მჭამელს მათი მოწყვეტა

არ შეუძლია და შედეგად მცენარის მიწისზედა ნაწილი სწრაფად იზრდება. მცენარის თავდაცვის მექანიზმებს ბალახისმჭამელების მოქმედება ააქტიურებს. ამგვარ მექანიზმებს გამოწვეული თავდაცვები ეწოდება და ბევრი მათგანი მცენარის მიერ საზიანო ან მომნამველი ნივთიერებების გამოყოფასაც გულისხმობს.

მცენარეებს გამოწვეული თავდაცვა ბალახისმჭამელების, მიკრობების და ვირუსების საწინააღმდეგოდ აქვს. მცენარემ თავდაცვისთვის შეიძლება გამოყოს მომნამველი, საზიანო და საკვები ნივთიერების შემამცირებელი ნაერთები, რაც შემდგომ ბალახისმჭამელობას შეასუსტებს. მცენარის რეაქციას ზოგჯერ წუთები ან საათები სჭირდება, სხვები კი მხოლოდ მომდევნო სეზონში ახერხებენ გაზრდას.

როდესაც ალვის ხის, ვერხვის, არყის ან მურყნის გამონაზარდებს ამერიკული კურდღელი დაკორტინის, შემდეგ სეზონში გამოტანილ გამონაზარდებში ტერპენის და ფენოლო-ალდეჰიდური პოლიმერის მაღალი შემცველობაა, რაც კურდღლებს ძალიან არ მოსწონთ (ბრაიანტი 1981). ჯ. ბრაიანტმა დაუზიანებელი ხეების გამონაზარდებში ეთერთან გაზავებული პოლიმერის სხვადასხვა კონცენტრაცია შექმნა და დაამტკიცა, რომ პოლიმერის 80მგ-ზე დიდი რაოდენობით შემცველ გამონაზარდებს კურდღლები არ ეკარებოდა. დაკორტინილი მცენარის რეაქცია კურდღლების სიმჭიდროვის მიერ სიცოცხლისუნარიანობასა და გამრავლებაზე მოხდენილ ზეგავლენას დროში აყოვნებს და ეს განსაკუთრებით მაშინ ხდება, როდესაც მცენარე მეორე წლის განმავლობაშიც ახერხებს ზრდას. ამერიკული კურდღელი მერხევი პოპულაციის კლასიკური მაგალითია (იხ. სურ. 18.10), ხოლო ბრაიანტის მონაცემების მიხედვით, კურდღელი-მცენარის სისტემა მტაცებელი-მსხვერპლის რხევის საფუძველია (ლინდროტი და ბეცლი 1986).

24.4 ბალახის მოვას შეუძლია შეცვალოს მცენარეთა ზრდა და გავლენა მოახდინოს მათ პირველად პროდუქტიულობაზე

გადაჭარბებული კომპენსაცია ხშირად გულისხმობს გვერდითი კვირტების ზრდას, ასევე ყლორტის და ნაყოფის უფრო დიდ რაოდენობას და ზოგადად მცენარის გაზრდილ ბიომასას. ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, მცენარის რეაქციები ბალახისმჭამელობისგან მიღებული ზიანის შემდეგ ჯამურ პროდუქტიულობას ზრდის. მაკნატონმა (1985) აღმოაჩინა, რომ აფრიკის სერენგეტში გავრცელებული მცენარეების ძოვის შემდეგ მათი პირველადი, მიზისწედა წარმოქმნა გაიზარდა. სერენგეტი მინდვრის ერთ-ერთი ყველაზე უფრო მრავალფეროვანი ეკოსისტემაა სამყაროში (იხ. სურ. 24.9). ბეიზლის და ჯეფერისის (1989) აღმოჩენით, მლაშობიანი ჭაობის მცენარე ჩარეხ სუბსპატუალურ ფოთლების და გამონაზარდების რაოდენობა და ზომა იცვლება, როდესაც მას თეთრი ბატი ძოვს. ეს ცვლი-

ლება არსებული გამონაზარდების ზრდის ტემპს აჩქარებს და ჯამური პირველადი წარმოების გაზრდას იწვევს.

ზემოთ ასახული შედეგები საეჭვოა, ვინაიდან გაურკვეველია, თუ როგორ იცვლება პირველადი წარმოების ტემპი მცენარეთა კონკურენციის, გარემოს ცვლილებების და მცენარის ფორმისა და ფუნქციის შედეგად (ჯეფერისი 1988). სერენგეტიში არსებული პირველადი წარმოება ძალიან ცვალებადია შედარებით პატარა სივრცით შკალაზეც კი და წვიმასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული (მაკნატონი 1985). უფრო მეტიც, მძოველები გაზონების მჭრელების მსგავსად არ მოქმედებენ და ბალახს განურჩევლად არ ერჩიან. ისინი მცენარის სახეობას და ნაწილებს ყურადღებით არჩევენ. გარდა ამისა, ძოვის პროცესი არ არის ერთი მიმართულების, როდესაც ბალახისმჭამელები მხოლოდ იღებენ და ბალახები მხოლოდ გასცემენ. მძოველები საკვებ ნივთიერებებს ბალახის ეკოსისტემაში აბრუნებენ და ნიადაგში მიმდინარე ფიზიკური პროცესები ბალახზე მოსიარულე მძიმე ცხოველების გამო იცვლება.

ჯეფერისმა (1988) ძოვის და მცენარის პროდუქტიულობის მოდელი შემოიტანა, რომელიც ბალახის ძოვის ეკოსისტემის სხვადასხვა ნაწილებს შორის ურთიერთქმედებასაც მოიცავს (სურ. 24.10). ჯეფერისის მოდელი მლაშობიან ჭაობში მძოველი თეთრი ბატების კვლევას ემყარება, როდესაც ეკოსისტემაში ძოვის შედეგად რამდენიმე დადებითი მოვლენა ხდება. ბალახისმჭამელები ფეკალიებთან ერთად საკვებ ნივთიერებებსაც გამოყოფენ, რომელსაც ჭაობის ბალახი იღებს და იგივე მოქმედებით ჭაობის წყალმცენარეების მიერ საკვები ნივთიერებების წარმოებასაც ეწყობა ხელი.

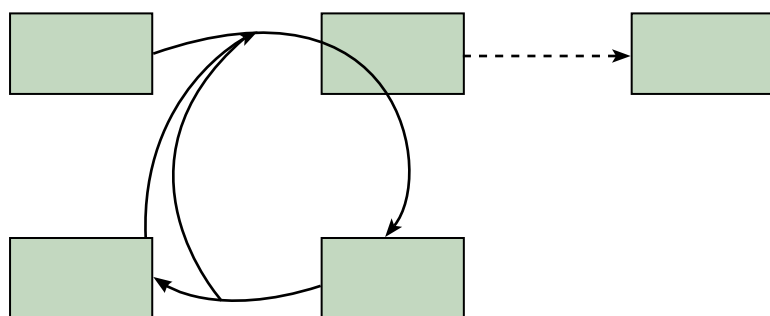
ბალახის მძოველებთან ურთიერთქმედების შედეგად მინდვრის საზოგადოებაში გაზრდილი პროდუქტიულობა ბალახის მრავალრიცხოვნობის ან ბიომასის შეცვლას აუცილებლად არ იწვევს. ბალახის სხვადასხვა ხარისხით ძოვის პირობებში მცენარეების რაოდენობა შესაძლოა არ შეიცვალოს, თუმცა ბალახის ძოვა მცენარის ნაწილების ფორმას და შემდეგ დემოგრაფიას ცვლის. მაგალითად, ჯეფერისმა (1988) დაამტკიცა, რომ ფოთლის გაჩენის და სიკვდილის საშუალო ტემპები განსხვავდება, როდესაც მცენარე უცცინელ-

ლია პჰყგანოდეს სხვადასხვა ინტენსივობის ძოვის პირობებში იზრდება. ძირითად და უბის გამონაზარდებზე ფოთლების სიკვდილიანობა ინტენსიური ძოვის ტერიტორიებზე უფრო მაღალია. ბალახისმჭამელობის შედეგად ყვავილის ან თესლის რაოდენობის შეცვლა პოპულაციის ზრდასა და ზომაზე უარყოფითად შეიძლება აისახოს.

მცენარეების პოპულაციის გამოძახილი ბალახის ძოვაზე ერთი და იგივე სახეობის მცენარეებს შორის კონკურენციას და სხვადასხვა სახეობის მცენარეებს შორის კონკურენციას მოიცავს. ბალახის შერჩევითი ძოვა მცენარის საზოგადოების შემადგენლობას ცვლის და შედეგად საზოგადოებაში შემავალ მცენარეებს შორის კონკურენციის ბუნებაც იცვლება (ალვარდი და ჯორნი 1993). ავსტრალიის მინდვრებში მძოველი კურდღელი გარკვეული ბალახის რაოდენობის ამცირებს, ხოლო სარეველას აძლიერებს და ის შემდეგ ბალახის სახეობებს კონკურენციაში ამარცხებს (კროული 1983, მაიერსი და პული 1963). ბუნებრივ საზოგადოებებში მომხდარი კონკურენციის შედეგებს სახელმძღვანელოს მომდევნო ნაწილში შევისწავლით, ამჯერად კი მხოლოდ ის შეგვიძლია ვთქვათ, რომ მცენარე მის მეზობლად მდებარე მცენარეებთან ურთიერთქმედებს და რეაქცია ბალახის მჭამელობაზე საკმაოდ რთული პროცესია.

24.5 ბალახისმჭამელობის გავლენას მცენარეთა პოპულაციაზე ართულავს ბალახისმჭამელების მრავალრიცხოვნობა, მცენარეთა განვითარება და პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა

ბალახისმჭამელები მცენარის არქიტექტურაზე და მონაცემებზე სხვადასხვა გზით ახდენენ ზეგავლენას, თუმცა გამოძახილის დონეზე მომხდარი ზეგავლენის ხარისხი გაურკვეველია. გაურკვეველობის მიზეზი მცენარეების მხრიდან ბალახისმჭამელობაზე გამოძახილების ძალიან დიდი მრავალფეროვნებაა. მაგალითად, მწერების მიერ ყვავილების მოხმარების და მცენარის რეპროდუქციული შედეგის ურთიერთდამოკიდებულების ძალის განზოგადება საკმაოდ რთულია. სხვადასხვა ტიპის ბალახისმჭამელები



სურ. 24.10. მძოველ ბატებსა და მცენარის სახეობებს შორის ურთიერთდამოკიდებულების მოდელი. ბატი ეკოსისტემაში საკვებ ნივთიერებებს გამოყოფს, რაც წყალმცენარეების და მცენარეების პროდუქტიულობას ამაღლებს და ბიომასის გაზრდას იწვევს.

მცენარეებზე განსხვავებულ ზეგავლენას ახდენენ და საკითხს ეს ფაქტორიც ართულებს. მაგალითად, მძოველები მცენარიდან უფრო დიდი რაოდენობის ბიომასას იღებენ, ვიდრე მცენარის მწოველი მწერები. თესლის მტაცებლების ზეგავლენა მცენარეზე დამოკიდებულია მცენარის პოპულაციის თესლის რაოდენობით ან გავრცელების არეალის ხარისხით შეზღუდვაზე.

ბალახისმჭამელების ზეგავლენა მცენარის პოპულაციებზე ცუდად ვიცით და ამის მიზეზი პოპულაციების მარეგულირებელი მექანიზმების გაურკვევლობაა. როგორც წესი, მცენარეები უძრავია და რესურსისთვის ადგილობრივი კონკურენცია ზრდისა და რეპროდუქციის შეზღუდვას საბოლოო ჯამში უფრო მეტად იწვევს, ვიდრე ბალახისმჭამელობა. ეს განსაკუთრებით მაშინ ხდება, როდესაც ბალახისმჭამელების სიმჭიდროვე ნაკლებია, როგორც ეს არის ბუნებრივი სისტემების უმეტესობაში (კროული 1989). უფრო მეტიც, ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა გარემო პირობებთან, ასევე მცენარის ზრდისა და გამრავლების სტრუქტურასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. აქედან გამომდინარე, ბალახისმჭამელებმა მცენარის მრავალრიცხოვნობაზე წლის გარკვეულ ნაწილში დიდი ზეგავლენა შეიძლება მოახდინოს, ხოლო სხვა სეზონზე არავითარი მნიშვნელობა არ ჰქონდეს.

მიუხედავად სირთულეებისა, არსებობს შემთხვევები, როდესაც ბალახისმჭამელები მცენარის გავრცელებასა და მრავალრიცხოვნობაზე აშკარა ზეგავლენას ახდენენ. ზღვის მძოველებს წყალმცენარეების ადგილობრივ გავრცელებაზე უდიდესი ზეგავლენა აქვთ (ჯონი და სხვები 1992). ტყის მწერების ზოგიერთი ბუნებრივი პოპულაცია ტყის სახეობების, რომლებზეც ისინი იკვებებიან, სიკვდილიანობის ტემპს ზრდის. ამგვარი ბალახისმჭამელებიდან, ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანია ქერქის მჭამელი ხოჭო, ნადვის მუხლუხი. ექსპერიმენტების შედეგად დგინდება, რომ ბალახისმჭამელი მწერები ზოგჯერ მცენარის პოპულაციას არეგულირებენ (კროული 1989). 1969 წელს, კანადაში, თესლისმჭამელი გრძელცხვირა ლჰინოცელუს ცონიცუს შეიყვანეს, რათა საძოვრებზე ნარშავი ჩარდუუს წყლანს გაეკონტროლებინათ (ჰარისი 1984, კროული 1983). ნარშავზე კონტროლი დაახლოებით 10 წლის შემდეგ დამყარდა (სურ. 24.11). კონტროლი მექანიზმი გრძელცხვირას პოპულაციის მიერ მცენარის პირდაპირი მოხმარება არ ყოფილა. ბალახისმჭამელობამ მცენარის პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურის და სივრცეში განაწილების ცვლილება გამოიწვია, რამაც მცენარის მრავალრიცხოვნობა შეამცირა (ჰარისი 1984).

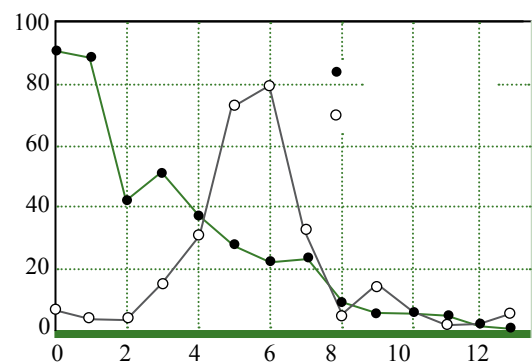
ბალახისმჭამელობის პოპულაციაზე ზეგავლენის მოდელელებში მცენარის პოპულაციის ჯამური ბიომასა ზოგჯერ უფრო მნიშვნელოვანია, ვიდრე პოპულაციაში შემავალი მცენარეების რაოდენობა. მაგალითად, ძლიერმა ძოვამ პოპულაციაში მცენარეების რაოდე-

ნობა შეიძლება არ შეამციროს, მაგრამ სამაგიეროდ მცენარის მიწისზედა ქსოვილების რაოდენობას შეამცირებს.

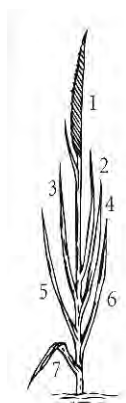
მცენარის განვითარება და ბალახისმჭამელობა

მცენარის ზომა, ფორმა და ბიომასის განაწილება ზრდისას იცვლება. ვეგეტაციურ და რეპროდუქციულ სტრუქტურებში, ასევე თესლში შესული ბიომასის პროპორციული რაოდენობა ასევე იცვლება. ბევრი ბალახისმჭამელის სასიცოცხლო ციკლის სტრუქტურა და პოპულაციის დინამიკა სწორედ მცენარეების ნაწილების განვითარებაზეა მორგებული. აქედან გამომდინარე, მცენარის ზრდისას ბალახისმჭამელობის ინტენსივობა იცვლება. მაგალითად, ლანტჰოპერ (როკელისია მარგინატა) მწერია, რომელიც მლაშობიანი ჭაობის ბალახ შპარტინა ალტერნიფლორა-ს ფოთლებიდან წვენს წოვს. პლანტჰოპერ-ის ინდივიდუალურ მცენარეზე განაწილების სტრუქტურა და მრავალრიცხოვნობა მცენარის განვითარების განმავლობაში იცვლება (სურ. 24.12).

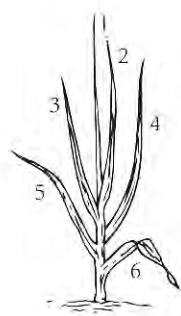
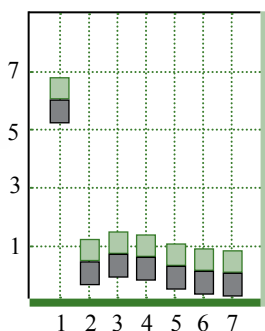
მარკისმა (1992) კოსტა რიკის ტენიან, ტროპიკულ ტყეებში გავრცელებულ ბუჩქ იპერ არიანუმ-ზე ფოთლისმჭამელობის შედეგები გამოიკვლია. მარკისმა მცენარის გამოძახილები ფოთლის დაზიანების სხვადასხვა ადგილისა და დროისთვის შეამოწმა. მან აგრეთვე ნახა, თუ როგორ ნაწილდება მცენარის გამოძახილი ფოთლის ქსოვილის დაკარგვისას. ექსპერიმენტში თესლის რაოდენობა დამოკიდებულ ცვლადად მიიჩნეოდა (იხ. თავი 2). მეცნიერმა მცენარის ფოთლების ფართობის 10% ერთი რეპროდუქციული ტოტიდან (ცენტრალური ტოტიდან) ან ბუჩქის საფარის სხვადასხვა ნაწილებიდან შეამცირა. მარკისმა ექსპერიმენტი აყვავებულ და ჯერ კიდევ ასაყვავებელ მცენარეებზე ჩაატარა და შემდეგ ძირითად ტოტზე და



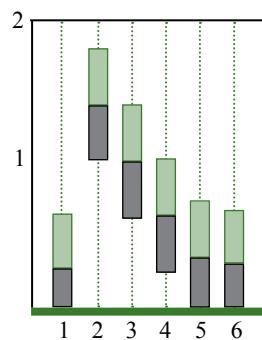
სურ. 24.11. ნარშავ ჩარდუუს წყლანის კონტროლი თესლისმჭამელი გრძელცხვირა ლჰინოცელუს ცონიცუს-ს დახმარებით. კონტროლი 10 წლის შემდეგ მიიღწევა, ვინაიდან გრძელცხვირა პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურასა და სივრცეში განაწილებას ცვლის.



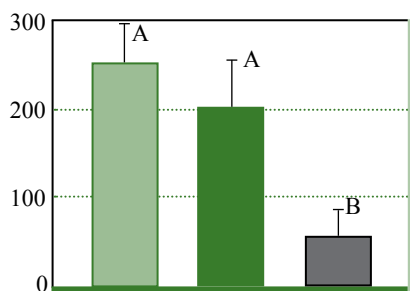
(ა)



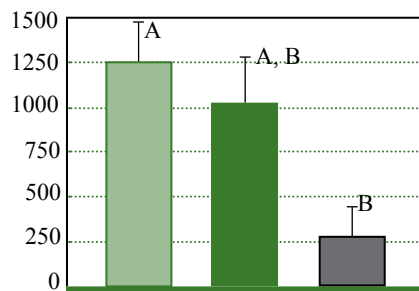
(ბ)



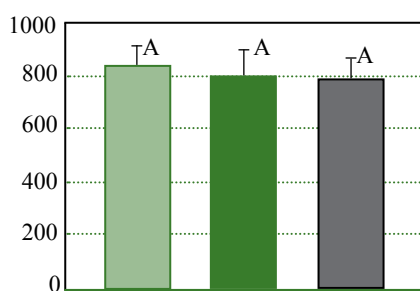
სურ. 24.12. ჭაობის მცენარე შპარტინა ალტერ-ნიფლორა-ზე მოზრდილი პლანტჰოპერების (როკელი-სია მარგინატა) რაოდენობა. ჰორიზონტალურ ლერძზე გამოსახული ციფრები მცენარის შესაბამის ნაწილებს ასახავს. ა) აყვავებული მცენარე თესლთან (1) და ძირითად ფოთოლთან (7) ერთად. ბ) აყვავებული მცენარე მუდმივ ფოთოლთან (1) და ძირითად ფოთოლთან (6) ერთად.



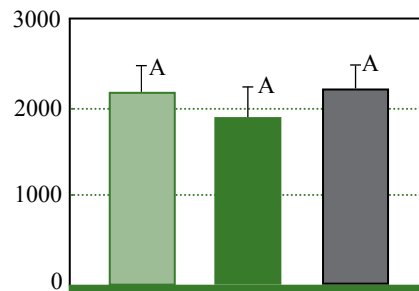
(ა)



(ბ)



(გ)



(დ)

სურ. 24.13. მარკისის ექსპერიმენტი ბალახისმჭამელობის არეალზე და დროზე. ფოთლის მჭამელობის სტიმულირება იბერ არიანუმ-ის ბუჩქის ფოთლის ფართობის 10%-ის შემცირებით ხდება. ფოთლები ძირითადი ტოტიდან ან მთელი საფარიდან წყდება. ფოთლისმჭამელობის ზეგავლენა ძირითად ტოტზე (ა და გ) და მთლიან მცენარეზე (ბ და დ) თესლის რაოდენობის საშუალებით გაიზომება. ასაყვავებული მცენარეები ა) და ბ) სურათზე გამოსახული, ხოლო აყვავებული მცენარეები გ) და დ) სურათზე ნაჩვენებია. ასაყვავებული მცენარეების თესლის რაოდენობა ფოთლის ქსოვილის დაკარგვასთან ერთად ძირითად ტოტებზეც და მთლიან მცენარეზეც შემცირდა. თესლის წარმოება ძირითად ტოტებზე უდიდესი აღმოჩნდა, როდესაც ფოთლები მხოლოდ ძირითადი ტოტიდან მოწყდა. აყვავებულ მცენარეებში თესლის რაოდენობა ყველანაირი მიდგომისას თანაბარია.

მთლიან მცენარეზე წარმოებული თესლის რაოდენობა დათვალა (სურ. 24.13). მისი აღმოჩენით, ასაყვავებელი მცენარეების დაზიანებული ტოტები ნაკლებ თესლს წარმოქმნის, ვიდრე დაუზიანებელი ტოტები ან ისეთი ბუჩქის ტოტები, რომელზეც ფოთლების დაზიანება მთელს საფარშია გავრცელებული (სურ. 24.13ა). უფრო მეტიც, დაზიანებული ტოტების მქონე ბუჩქის ყველა ტოტზე უფრო ნაკლები რაოდენობის თესლია, ვიდრე საკონტროლო მცენარეებზე ან დაზიანებული საფარის მქონე მცენარეებზე (სურ. 24.13ბ). როდესაც ფოთლის დაზიანება აყვავებულ მცენარეებზე მოხდა, ძირითად ტოტებზე და მთლიან მცენარეზე წარმოებული თესლის რაოდენობა არ შეცვლილა (სურ. 24.13გ,დ). მარკისის კვლევამ დაადასტურა, რომ მცენარის რეპროდუქციული ციკლის ადრეულ ეტაპზე მომხდარი ფოთლის მჭამელობა თესლის წარმოებაზე უფრო დიდ ზეგავლენას ახდენს.

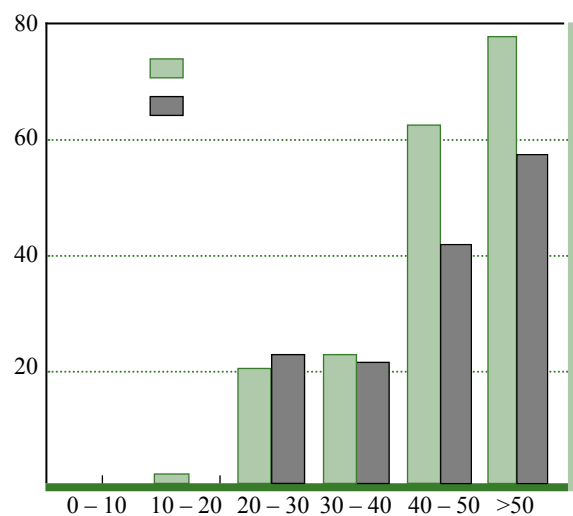
მცენარის ასაკობრივი სტრუქტურის და რამდენიმე ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა

ინდივიდუალურ მცენარეს ზოგჯერ რამდენიმე ბალახისმჭამელი მოიხმარს. მოზრდილი მცენარის ფოთლებს, ყლორტებს, კვირტებს, ყვავილებს და ფესვებს რამდენიმე სახეობა ჭამს და თითოეული მათგანი მცენარის სხვადასხვა ნაწილებით იკვებება. მცენარეები ზრდის განმავლობაში სერიულ შემოტევას უძლებენ, ვინაიდან სხვადასხვა გემოვნების მქონე ბალახისმჭამელები მცენარის სხვადასხვა ნაწილებს განვითარების პერიოდში ჭამენ. ყვავილის ან კვირტისმჭამელები მცენარის ახალგაზრდა გამონაზარდებს არ ეხებიან, ხოლო თესლის მტაცებლები მცენარის სხეულზე არავითარ ზეგავლენას არ ახდენენ. ასაკობრივი სტრუქტურის მქონე მცენარის პოპულაციის დინამიკაზე სერიული ბალახისმჭამელობა შესაძრწევ ზეგავლენას ახდენს.

ნიუ მექსიკოს ცენტრალურ ნაწილში გავრცელებულ ბუჩქ უტიერეზია *microcephala*-ს კალიები (ესპეროტეტის ვირიდიის) და ფესვის მბურღავი ხოჭოები (*Crossidius pulchellus*) ერჩიან. კალიები მცენარის ფოთლებს ჭამენ, ხოლო ხოჭოები მცენარის ფესვს ცენტრის გავლით ბურღავენ და სასიცოცხლო ქსოვილებს მიირთმევენ. პარკერმა (1985) გამოიკვლია, თუ როგორ ზეგავლენას ახდენს ეს ორი ბალახისმჭამელი ასაკობრივი სტრუქტურის მქონე მცენარის პოპულაციის სიკვდილიანობასა და დაბერებაზე. *G. microcephala*-ს პოპულაცია ამონაზარდების, ახალგაზრდა მცენარეებისა და სხვადასხვა ასაკის მომწიფებული მცენარეებისგან შედგება. ბუჩქებზე გაზაფხულის განმავლობაში ფოტოსინთეზური ყლორტები და პატარა ფოთლები ამოდის, რაც პატარა საფარს ქმნის და ეს საფარი გვიან ზაფხულამდე ან ადრეულ შემოდგომამდე ძლებს. შემდეგ ბუჩქს ყვავილები გამოაქვს, ხოლო თესლს ქარი

განაბნევს. მომდევნო გაზაფხულზე ერთი ყლორტის მქონე ამონაზარდები ამოდის. კალია კვერცხს შემოდგომაზე დებს, ხოლო მატლები გაზაფხულის დასაწყისში იჩეკებიან და მცენარის ყლორტებით და ფოთლებით იკვებებიან. კალიის ზრდის პროცესი მცენარის ყლორტებისა და ფოთლების განვითარებას ემთხვევა, ხოლო განვითარების პიკი ივლისის შუაგულშია. მოზრდილი ხოჭოები ზაფხულის მიწურულს მიწიდან ამოდიან და წყვილდებიან, რა დროსაც ისინი ბუჩქის სხვადასხვა ნაწილით იკვებებიან. ხოჭოები კვერცხს ასეთ დროს დებენ, ხოლო განვითარებადი მატლი ბუჩქის ფესვებს ხვრეტს.

ამ ორი ბალახისმჭამელის ზეგავლენა მცენარის ასაკზე და მცენარის პოპულაციის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული. ხოჭოს მატლი დიდი ზომის მცენარეებს არჩევს (სურ. 24.14), ხოლო კალიისთვის მცენარის ზომა სულ ერთია. პარკერმა სხვადასხვა ასაკის მცენარეების საცდელი ნიმუშების გარშემო გალიები ააგო და კალიების ზემოქმედება გამორიცხა, ხოლო შემდეგ დაცული მცენარეები ბუნებრივ ბალახის მჭამელობას დაქვემდებარებულ მცენარეებს შეადარა. კალიის ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა დაღუპული მცენარეების და მცენარეზე მოსული ყვავილების რაოდენობაზე სხვადასხვა ასაკის მცენარისთვის განსხვავებული აღმოჩნდა (ცხრილი 24.2). კალიების გამორიცხვის შემდეგ მომწიფებული მცენარეების და ერთწლიანი ამონაზარდების სიკვდილიანობა შემცირდა, ხოლო ყვავილების რაოდენობა გაიზარდა. ბალახისმჭამელობას დაქვემდებარებული, ახალგაზრდა მცენარეების სიკვდილიანობამ მომწიფებული მცენარეების სიკვდილიანობას ბევრად გადააჭარბა.



სურ. 24.14. სხვადასხვა ზომის ბუჩქ უტიერეზია მიცროცეპალა-ს დაზიანებული ინდივიდის რაოდენობა. დაზიანება ფესვების მბურღავ ხოჭო *Crossidius pulchellus*-ს ნამოქმედარია. გრაფიკზე ნაჩვენებია ნიუ მექსიკოს ცენტრალურ ნაწილში მაღალი და დაბალი სიმჭიდროვის შემთხვევები. ხოჭოს მატლები სიმჭიდროვის მიუხედავად დიდი ზომის მცენარეებს არჩევენ.

ცხრილი 23-3 კალია ესპეროტეტის ვირიდის-ის ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა ნიუ მექსიკოს ცენტრალურ ნაწილში გავრცელებულ ბუჩქ უტიერებზეა მიცროცეპალა -ს გამრავლებასა და სიკვდილიანობაზე.

გამრავლება და სიკვდილიანობა				
	დაცული მცენარეები		დაცული მცენარეები	
	(%)	(რაოდენობა ჯგუფზე)	(%)	(რაოდენობა ჯგუფზე)
მოზრდილი მცენარეები	0	29	4.9	81
ერთწლიანი მცენარეები	6.9	29	33.3	210
ყვავილების რაოდენობა 1980 წლის სექტემბერში**				
(რაოდენობა მცენარეზე)		(რაოდენობა მცენარეზე)		
მოზრდილი მცენარეები				
საშუალო±1შ	1,310±159		3±1	
შუალედი	352-2,713		0-80	

* დაუცველი ერთწლიანი მცენარეების სიკვდილიანობა

ყველაზე სხვა ჯგუფს აღემატება

** 1980 წელს ერთწლიანი მცენარეები არ აყვავებულა

პარკერის აზრით, *G. microcephala*ს პოპულაციები აუ-რაცხელი რაოდენობის თესლს წარმოქმნიან და ბალახისმჭამელობას ამიტომაც უძლებენ.

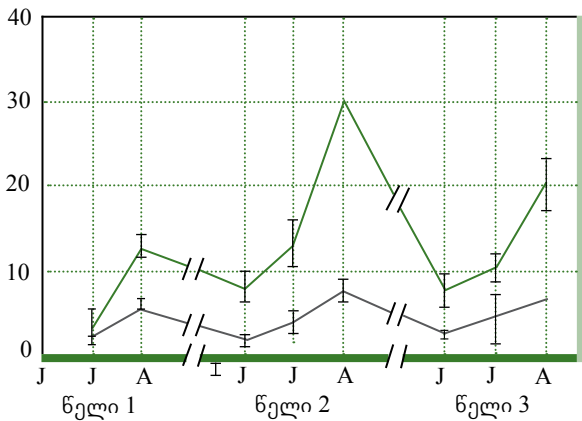
მწერების ბალახისმჭამელობა და მცენარის გავრცელება

ახდენს თუ არა ბალახისმჭამელობა მცენარის გავრცელებაზე ზეგავლენას? ექსპერიმენტულმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში მწერების ბალახისმჭამელობა მცენარეთა სახეობების არეალს განაპირობებს და რაიმე გარემო პირობებში მრავალრიცხოვნობაზეც ახდენს ზეგავლენას. ლოუდამ და როდმანმა (1996) როკის მთების მრავალწლოვანი ბალახი შალგი (ჩარდამინე ცარდიფოლია) გამოიკვლიეს და დაადგინეს, ახდენს თუ არა მწერის ბალახისმჭამელობა ამ სახეობაზე სხვადასხვა ზეგავლენას მზესა და ჩრდილში. შალგი ძირითადად ტირიფების ჩრდილში ამოდის, ივლისში ყვავის და ნაყოფი ზაფხულის მიწურულს გამოაქვს. ლოუდამ და როდმანმა უკვე იცოდნენ, რომ ბალახისმჭამელ მწერებს მზე ჩრდილს ურჩევნიათ და შეეცადნენ გაეგოთ, არის თუ არა შალგის ჩრდილიან ადგილებში ამოსვლის მიზეზი ქრონიკული ბალახის მჭამელობა. მზესა და ჩრდილში განხორციელებელი ბალახისმჭამელობის განსხვავების საჩვენებლად უნდა დამტკიცდეს, რომ მწერის

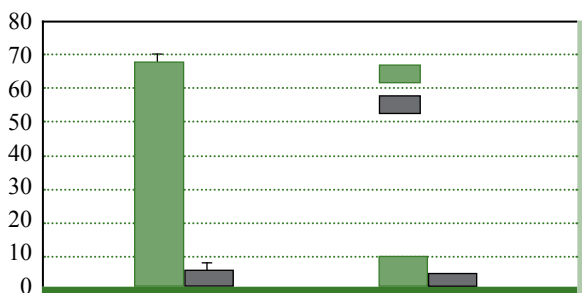
ბალახისმჭამელობის ინტენსივობა ჩრდილიდან მზეზე გადასვლისას იზრდება. გარდა ამისა, თუ მწერის ბალახისმჭამელობა მზეში უფრო ინტენსიურია და შალგი ამიტომ ამოდის ჩრდილში, მაშინ მზეში გაზრდილი და ბალახისმჭამელებისგან დაცულ მცენარეებს ჩრდილში გაზრდილი მცენარეების მსგავსი ან უკეთესი თვისებები უნდა ჰქონდეთ.

ლოუდამ და როდმანმა ორი ექსპერიმენტი ჩაატარეს. პირველი ექსპერიმენტისას ტირიფის ხეების ქვეშ 50სმ X 50სმ ფართობის ტერიტორიები გამოყვეს. ტერიტორიების ნახევარზე ტირიფის ტოტები დაჭრეს და აქედან გამომდინარე, ტერიტორია მზის გულად აქციეს (საცდელი ტერიტორიები). მეცნიერებმა დანარჩენი ტერიტორიები ჩრდილში დატოვეს (საკონტროლო ტერიტორიები). მწერების მიერ მიყენებული ზიანი და მცენარის მონაცემები რამდენიმე წლის განმავლობაში პერიოდულად იზომებოდა. მეცნიერებმა მეორე ექსპერიმენტისას შალგის კლონები (რომლებიც ერთი მცენარის ოთხ ნაწილად დაყოფით მიიღეს) ოთხ ექსპერიმენტულ მდგომარეობაში გადაიტანეს: 1) მზის გულზე მოაქციეს და ბალახისმჭამელებისგან პესტიციდებით დაიცვეს; 2) მზის გულზე მოაქციეს და დაუცველი დატოვეს; 3) ჩრდილში დარგეს და დაიცვეს; 4) ჩრდილში დარგეს და დაუცველი დატოვეს.

მზის გულზე დატოვებული მცენარის ფოთოლზე მიყენებული ზიანის საშუალო რაოდენობა მალე გაიზარდა და ექსპერიმენტის დაწყებიდან 3 წლის განმავლობაში დაჩრდილულ ტერიტორიაზე მზარდ



(ა)



(ბ)

სურ. 24.15. ა) ბალახისმჭამელობის შედეგად ფოთლის და-
ზიანების ოდენობა ჩრდილიან ადგილზე (ნაცრისფერი ხაზი) და მზიან
ადგილზე (მწვანე ხაზი) მზარდი შალგისთვის (წარდამინე ცოდნ-
ფოლია). ბ) შალგის გამოძახილი ბალახისმჭამელობაზე, როდესაც
დაჩრდილულ ადგილზე იზრდება და მწერებისგან დაცულია.

მცენარეზე მეტი იყო (სურ. 24.15ა). მწერებისგან დაც-
ვის შედეგად ტრანსპლანტანტების სიცოცხლისუნა-
რიანობა, ყლორტის სიმაღლე და ნაყოფიერება მზის
გულზე მოქცეულ და ჩრდილიან ადგილებში მაღალი
იყო (სურ. 24.15ბ). აქედან გამომდინარე, მწერის ბალ-
ახისმჭამელობა შალგის ადგილობრივ გავრცელე-
ბაზე ზეგავლენას ახდენს. მცენარეები უფრო ხშირად
ჩრდილიან ადგილებში გვხვდება, სადაც ბალახისმჭამ-
ელობისგან მიღებული ზიანი არ არის ძალიან ძლიერი.

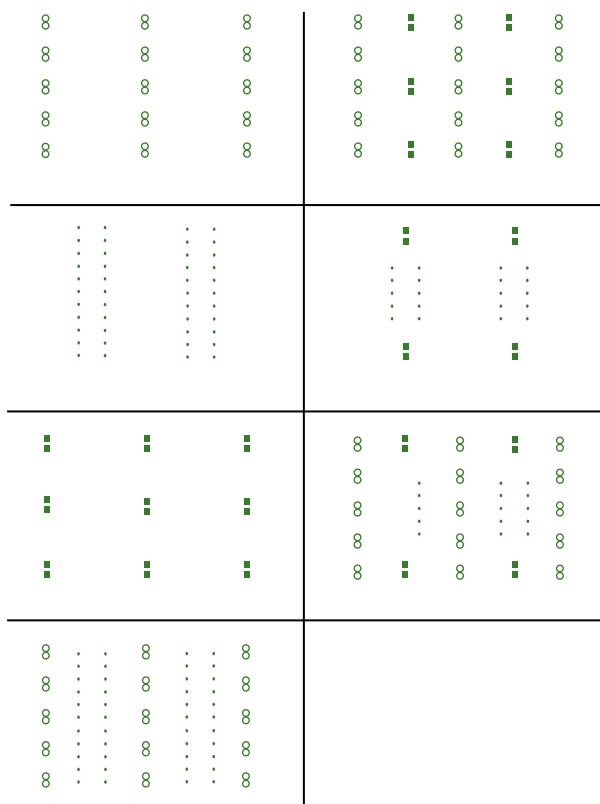
24.6 მცენარეთა პოპულაციების მგრძნობელობაზე ბალახისმჭამელობის მიმართ შეიძლება გავლენა მოახდინოს პოპულაციათა თანასაზოგადოებათა სივრცითა დინამიკა

მცენარეების სივრცეში განლაგება და სივრცით
სტრუქტურაზე მცენარის ფორმისა და ფუნქციის ცვ-
ლილების ასახვის მეთოდი ბალახისმჭამელობა და
მცენარეებს შორის ურთიერთქმედებაზე და მამასა-
დამე, ბალახისმჭამელობაზე მცენარის გამოძახილზე

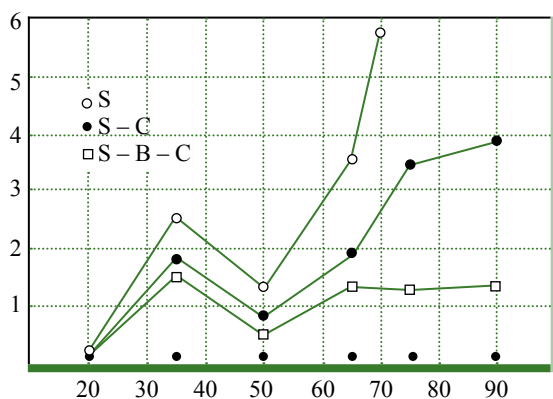
ზეგავლენას ახდენს. მცენარის სიმჭიდროვე, ბალახ-
ისმჭამელობის სამიზნე მცენარეების გაბნევა, მცენა-
რეებს შორის არსებული ვეგეტაციის სახეობა, ასევე
მცენარის გავრცელების პატარა ტერიტორიების რა-
ოდენობა, სიმჭიდროვე და განლაგება ვეგეტაციის
სტრუქტურა და ის ბალახისმჭამელობის, კერძოდ
მწერების მოძრაობასა და კვების ინტენსივობაზე
ზეგავლენას ახდენს (კარეივა 1983). მცენარეების თავ-
დაცვითი რეაქციების ან კვებითი ღირებულების
სივრცეში ცვლილება ბალახისმჭამელობის ადგილო-
ბრივ მრავალრიცხოვნობას ცვლის (დენო 1983).

სასოფლო-სამეურნეო პოლიკულტურებზე ნაკ-
ლები რაოდენობის პარაზიტი მწერი გვხვდება, ვი-
დრე მონოკულტურებზე და ეკოლოგების აზრით,
მრავალფეროვან საზოგადოებაში არსებული მცენა-
რეები ბალახისმჭამელობას უკეთესად ეგუება, რასაც
ასოციაციური მდგრადობა ეწოდება (ტავანაინენი
და რუტი 1972, რიში 1981). კორნელის უნივერსიტე-
ტის წარმომადგენელმა რ.ბ. ბუტმა (1973) ივარაუდა,
რომ მრავალფეროვან საზოგადოებაში მდგრადობა
ორი მექანიზმით ყალიბდება. პირველ მოსაზრებას
მტრების ჰიპოთეზა ეწოდება და მის თანახმად, მცენა-
რეების მრავალფეროვან გაერთიანებებში განსხვავე-
ბული გავრცელების მიკროარელების რაოდენობა
მეტია და ეს ფაქტი ზრდის სხვადასხვა ფორმის მცენა-
რეების არსებობით არის გამოწვეული. ამგვარ მიკ-
როარელებზე მტაცებლების (ბალახისმჭამელების
მტრების) მეტი მრავალფეროვნება გვხვდება და ბალ-
ახის მჭამელების პოპულაცია მცირეა. რუტის მეორე
მოსაზრებას რესურსის კონცენტრაციის ჰიპოთეზა
ეწოდება და მის თანახმად, მრავალფეროვან საზოგა-
დოებაში მობინადრე მასპინძელი მცენარეების მოძე-
ბნა ბალახისმჭამელებისთვის უფრო რთულია. აქედან
გამომდინარე, გადაადგილების უნარის მქონე ბალ-
ახის მჭამელები, მაგალითად მწერები, რესურსის და-
ბალი კონცენტრაციის მქონე ტერიტორიებზე ნაკლებ
დროს ატარებენ.

კორნელის უნივერსიტეტის წარმომადგენელმა
ს.ჯ. რიშმა ამ ორი მოსაზრების შემოწმებისთვის კოს-
ტა-რიკაში გავრცელებულ მარცვლეულ-პარკოსან-
გოგრისებრის აგროეკოსისტემაზე ტესტი ჩაატარა
(რიში 1981). რიშმა მარცვლეულის, პარკოსანი და
გოგრისებრის მონოკულტურები და კულტურების
სამი შესაძლო კომბინაციის (მარცვლეული-პარკოს-
ანი, მარცვლეული-გოგრისებრი, გოგრისები-პარკოს-
ანი) პოლიკულტურები და სამივე კულტურის შემცვე-
ლი პოლიკულტურა 1976-1978 წლებში დათესა (სურ.
24.16). მეცნიერი ამავე დროს ფოთლისმჭამელთა
ოჯახის წარმომადგენელი ხოჭოების ექვს სახეობას
დააკვირდა, რომლებიც ბალახისმჭამელები არიან. ხო-
ჭოების გადაადგილება თითოეული ტერიტორიიდან
მის კიდეებზე მდებარე სპეციალური, მიმართულების
მქონე ხაფანგების საშუალებით გაიზომა. პირველ
ექსპერიმენტში, ტერიტორიებზე ვერტიკალური დაბ-
რკოლებები მაღალი სიმინდების საშუალებით შექმნეს



სურ. 24.16. ს.ჯ. რიშის ექსპერიმენტული ტერიტორიების სივრცეში განლაგება. სასოფლო-სამეურნეო მონოკულტურების და პოლიკულტურების ბალახისმჭამელობით დაზიანების შედეგად მცენარის გავრცელება იცვლება



სურ. 24.17. ფოთლისმჭამელი ხოჭო ცალკეა ტკივმი-ს მატლების საშუალო რაოდენობა გოგრისებრი მცენარეების (S) მონოკულტურაში და ერთი ან ორი არამასპინძელი სახეობის შემცველ საზოგადოებებში. . ტკივმი გოგრისებრ მცენარეებზეა სპეციალიზირებული, ამიტომ ამ ექსპერიმენტში პარკოსნები (B) და მარცვლეულები (C) არამასპინძელი სახეობებია.

და ამის დახმარებით ხოჭოს მოძრაობის არქიტექტურული სირთულის გაზრდის ეფექტი განსაზღვრეს. რიშის აღმოჩენით, სულ მცირე, ერთი არამასპინძლის სახეობის შემცველ პოლიკულტურებში ერთ მასპინძელზე მოსული ხოჭოების რაოდენობა მცირეა (სურ. 24.17). ერთი ან მეტი არამასპინძელი სახეობის შემცველ ტერიტორიებზე ხოჭოების მოძრაობა უფრო ინტენსიური იყო. ვერტიკალური დაბრკოლებების დამატებამ ხოჭოების მოძრაობა შეასუსტა. რიშის ექსპერიმენტის შედეგები რესურსის კონცენტრაციის ჰიპოთეზას ადასტურებს.

24.7 გალახისმჭამელები აშუღავნებენ
ფუნქციურ რეაგირებას მცენარეთა
ხელმისაწვდომობაზე

23-ე თავიდან გამომდინარე, ფუნქციონალური გამოცახილი მტაცებლების ან პარაზიტოიდების მიერ მსხვერპლის ან მასპინძლის მოხმარების ტემპსა და მსხვერპლის ან მასპინძლის მრავალიცხოვნობას შორის დამოკიდებულებაა. ჰოლინგის განტოლება მტაცებლის ფუნქციონალური გამოცახილი მნიშვნელოვან ასპექტებს მოიცავს. აქვს თუ არა ბალახისმჭამელებს ფუნქციონალური გამოცახილი? დიახ, აქვს, მაგრამ ბალახის მჭამელი ფუნქციონალური გამოცახილი მტაცებლისგან განსხვავდება.

მტაცებლის მიერ მსხვერპლის მოძებნა და მოხ-
მარება სხვადასხვა მოვლენებია. მსხვერპლის მოხ-
მარების პროცესში მტაცებლები შემდეგ მსხვერპლს
არ ეძებენ. მაშასადამე, მტაცებლები პატარა ტერიტო-
რიებს შორის მონადირეებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ,
სადაც თითოეული მსხვერპლი ტერიტორიაა (სპალინ-
გერი და ჰობსი 1992). მტაცებლების უმეტესობა ყველა
მსხვერპლს მოიხმარს, ვიდრე შემდეგ მსხვერპლზე გა-
დავა, თუმცა ნაწილობრივი მოხმარების შემთხვევებიც
არსებობს. მტაცებლისთვის ძეხნის და დაუფლების
დრო განსხვავებულია. ბალახისმჭამელებისთვის
რესურსი ერთი მცენარე არ არის და უფრო მცენარეე-
ბის ტერიტორია ან მცენარის რაიმე ნაწილია. ბალახის
მჭამელი ზოგჯერ მთლიან მცენარეს არ მოიხმარს და
საჭმლის ძეხნისას მის ნივთიერებას ამუშავებს (მაგ-
ალითად, ლეჭავს), რაც ძეხნის და დაუფლების დროე-
ბის გადაფარვას იწვევს. უფრო მეტიც, მცენარეების
სიმჭიდროვე და ბალახის მჭამელის პირის ზომასთან
შედარებით მცენარის ნივთიერების ზომა, მცენარის
მოხმარების ტიპზე ზეგავლენას ახდენს.

ბალახისმჭამელის ფუნქციონალური გამოძახილის ძირითადი თვისებების საჩვენებლად ძუძუმწოვარი მძოველები განვიხილოთ. ძუძუმწოვარი ბალახისმჭამელები მცენარის სიმჭიდროვის და ხილულობის მიხედვით სამი პროცესის საშუალებით იკვებებიან (ცხრილი 24.3). მცენარის ხილულობა ბალახის მჭამელის მიერ მცენარის ადგილმდებარეობის დადგენის

ცხრილი 24-3 ძუძუმწოვარი ბალახისმჭამელების კვების სამი პროცესის თვისებები

პროცესი	მცენარის სიმჭიდროვე	მცენარის ხილულობა
1	გაბნეული	დამალული
2	გაბნეული	ხილული
3	კონცენტრირებული	ხილული

სირთულეა. სივრცეში გაბნეული (დაბალი სიმჭიდროვის) და ძნელად მოსაძებნი (ნაკლები ხილულობის) მცენარეებისმჭამელები პროცესის საშუალებით იკვებებიან. მეორე პროცესის საშუალებით კვება მაშინ ხდება, როდესაც იოლად მოსაძებნი მცენარეები დაბალი სიმჭიდროვით არის განლაგებული. ცხოველები ერთი მცენარიდან მეორეზე გადაადგილდებიან, ვინაიდან შემდეგი მცენარის პოვნა იოლია. მესამე პროცესით კვება მაშინ ხდება, როდესაც მცენარეები ხილული და კონცენტრირებულია.

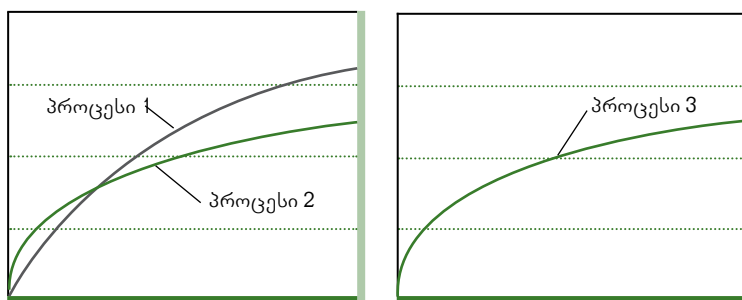
კბენის რაოდენობა და ნაკბენის ზომა მცენარეების სიმჭიდროვესთან და ხილულობასთან ერთად მოხმარების ტემპს და ბალახის მჭამელის ფუნქციონალურ გამოძახილს განსაზღვრავს. პირველი პროცესის საშუალებით მჭამელი ცხოველი დამალულ მცენარეს ხვდება და მას ერთხელ ან მეტჯერ კბენს. ნაკბენის ზომა მცენარის მორფოლოგიასა და ბალახისმჭამელის პირის ზომაზეა დამოკიდებული. კბენის რაოდენობა რაიმე ტერიტორიაზე მცენარეების სიმჭიდროვეზეა დამოკიდებული. მაგალითად, 10 დამალული მცენარის შემცველ კვადრატულ მეტრზე უფრო დიდი რაოდენობით კბენის გაკეთება შეიძლება, ვიდრე ხუთი მცენარის შემცველ კვადრატულ მეტრზე. პირველი და მეორე პროცესით კვებისას, მიღებული საკვები კბენის სიმჭიდროვის საშუალებით რეგულირდება (სურ. 24.18). ორივე შემთხვევაში კბენის სიმჭიდროვე იზრდება და საკვების მიღების ტემპი II ტიპის ფუნქციონალური გამოძახილისას ასევე იზრდება. მეორე პროცესის და დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში, საკვების მიღების ტემპი უფრო მაღალია, ვინაიდან მცენარეები უკეთესად ჩანს და ბალახისმჭამელისთვის შემდეგი მცენარის პოვნა ადვილია. როდესაც ბალახისმჭამელი

მესამე პროცესის საშუალებით იკვებება, მიღებული საკვების რაოდენობას ნაკბენის ზომა არეგულირებს და არა კბენის სიმჭიდროვე, რაც 24.18 სურათზეც ჩანს. ფუნქციონალურ გამოძახილს ორივე პროცესში ერთი და იგივე ფორმა აქვს.

თუ ბალახისმჭამელი მცენარის ერთზე მეტი სახეობით იკვებება, მაშინ საკვების მიღების ტემპზე მცენარის საზოგადოების მრავალფეროვნება ახდენს ზეგავლენას, ვინაიდან ზოგიერთი სახეობის შეჭმა უფრო ადვილია. თახვი (ჩასტოც ცანადენისის) საკვებს უფრო სწრაფად იღებს, როდესაც მხოლოდ ალვის ხის (ოპულუს ტრემულიდეს) გავრცელების ადგილზე იკვებება და ამ ტერიტორიაზე მურყანი (ლნუს რუგოსა) და წითელი ნეკერჩხალი (ცერ რუბრუმ) არ გვხვდება. ფუნქციონალურ გამოძახილზე მცენარის ზომაც ახდენს ზეგავლენას. თახვები შერეული ზომის ალვის ხეების გავრცელების ადგილზე უფრო ნელა იკვებებიან (სურ. 24.19).

24.8 მცენარეები და ცხოველები იზარავენ პარაზიტთა დიდ ნაირსახეობას

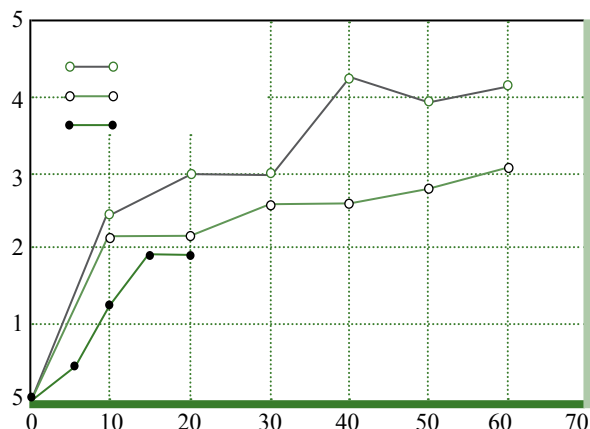
პარაზიტები მასპინძლის სხეულში ბინადრობენ ან მასპინძელს გარედან ეკრობიან. პირველ შემთხვევაში, პარაზიტებს ენდოპარაზიტები ეწოდებათ, ხოლო მეორე შემთხვევაში — ექტოპარაზიტები (იხ. თავი 7). პარაზიტების კლასიფიკაცია ზომის მიხედვითაც შეიძლება. მიკროპარაზიტები ძალიან პატარა ზომის პარაზიტებია, მაგალითად ვირუსები, ბაქტერიები და პროტოზოან-ები. მიკროპარაზიტები ამავე დროს ენდოპარაზიტები არიან. მიკროპარაზიტები მასპინძ-



(ა)

(ბ)

სურ. 24.18. ძუძუმწოვარი მძოველის საკვების მიღების ტემპი (გ. მშრალი წონა/წთ) მტაცებლების ფუნქციონალური გამოძახილის პოლინგის II ტიპზე იზრდება (იხ. სურ. 23.12), როდესაც კბენის სიმჭიდროვე (ნაკბენების რაოდენობა ფართობის ერთეულზე) ან ნაკბენის ზომა იზრდება.



სურ. 24.19. თახვის (ჩასტორ ცანადენსის) ფუნქციონალური გამოძახილი სხვადასხვა ზომის გავრცელების მქონე მცენარის საზოგადოებებში კვების ხის (ოპულუს ტრმოლოიდეს) ამონაზარდების მოხმარების ტემპი ერთი და იგივე ზომის ალვის ხეების ამონაზარდების რაოდენობის გაზრდასთან ერთად იმატებს. შერეული ზომის ალვის ხეებში მოხმარების ტემპის ზრდა ნაკლებია და კიდევ უფრო მცირეა, როდესაც ალვის ხე წითელ ნეკერჩხალთან (ცერ რუბრუმ) და მურყანთან (ლნუს რუგოსა) არის შერეული.

ლის ფიზიოლოგიის და მოქმედების შეცვლას ინვევენ და ამიტომ მათ ავადმყოფობას უწოდებენ. ავადმყოფობის გამომწვევ პარაზიტებს ავადმყოფობის ორგანიზმები ან პათოგენები ეწოდებათ. პათოგენების ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი წარმომადგენლები არიან ბაქტერიები და ვირუსები, რომლებიც ინფექციას, გაციებას და გრიპს იწვევენ. ცხოველებში სხვადასხვა სახის პროტოზოან პარაზიტებიც ბინადრობენ, რომლებიც ძილის დაავადებას იწვევენ და ასეთ ცხოველებში მალარიის გამომწვევი ლასმოდიუმ სახეობებიც გვხვდება. პარაზიტებს დიდი ეკონომიკური მნიშვნელობა აქვთ, ვინაიდან ისინი ადამიანებში ავადმყოფობას იწვევენ და ადამიანის მოქმედებას ზღუდავენ. პარაზიტიზმით მცენარეებიც ზარალდება.

მოზრდილი პარაზიტები, მაგალითად ენდოპარაზიტი მრგვალი ჭიები და სოლიტერები, ასევე ექტოპარაზიტი ტიკოპები, რწყილები და კოლოები მაკროპარაზიტებია. მაკროპარაზიტები კვერცხს დებენ და სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა ეტაპზე ერთი მასპინძლიდან მეორეზე გადადიან. ენდოპარაზიტი სოლიტერები და მრგვალი ჭიები (ნემატოდები) ცხოველების სხეულში ან ნაწალავებში ბინადრობენ და სხეულს სითხეს წოვენ. ზოგიერთი ექტოპარაზიტი ჭია ცხოველს გარედან ემაგრება. ბრტყელი ჭიები თევზების, რეპტილიების, ამფიბიების და სხვა ზღვისა თუ მტკნარი წყლის ცხოველების კანით იკვებება. ცხოველებს სოკოებიც ემაგრება და ამის კარგი მაგალითია ადამიანის ფეხი. სოკოები მცენარის მაკროპარაზიტებიდან ყველაზე უფრო ცნობილია და მას მეცნიერები ჟანგს ანუ ლაქას უწოდებენ. მცენარის ყვავილებზე ან ყლორტებზე მონადირე მწერები ასევე შეგვიძლია მაკროპარაზიტებად მივიჩნიოთ.

გადაცემა

პარაზიტების რთული სასიცოცხლო ციკლები მასპინძელთან ურთიერთქმედებებს მოიცავს და ფაქტორების სხვადასხვა სიმრავლე სასიცოცხლო ციკლის ყოველ ეტაპზე ზეგავლენას ახდენს. მასპინძლის მდებარეობის დადგენა (ინფექცია ანუ გავრცელება) პარაზიტისთვის და ზოგადად პათოგენური პოპულაციებისთვის უმნიშვნელოვანესია. ენდოპარაზიტის პოპულაცია ერთ მასპინძელში შეიძლება გაიზარდოს, რაც პარაზიტის პოპულაციის დაყოფას და დაავადების გამომწვევი ინდივიდების შთამომავლობას შორის ურთიერთქმედების სტიმულირებას იწვევს.

გადაცემის პროცესი პარაზიტის გადასვლა ერთი მასპინძლიდან მეორეზე. მიკროპარაზიტების უმეტესობას მოძრაობის სტრუქტურები არ გააჩნია და მასპინძლებს შორის პირდაპირი გადაცემის იმედზეა. მაგალითად, გაციების და გრიპის ვირუსები მაშინ გადადის, როდესაც დაავადებული ინდივიდი ჯანმრთელ ინდივიდს უახლოვდება. ასეთ დროს ვირუსი პირდაპირი კონტაქტის ან ჰაერის საშუალებით გადადის. ვირუსი ხელის ჩამორთმევის შედეგადაც გადადის და ჯერ კიდევ ჯანმრთელი ადამიანის პირში ან ცხვირის ნესტოებში ხვდება. ზოგიერთი მიკროპარაზიტი მასპინძელს ტოვებს და წყალში ან საკვებში არააქტიურ მდგომარეობაში ბინადრობს. თუ ადამიანი ასეთ წყალს ან საჭმელს მიიღებს, მიკროპარაზიტი აქტიურდება. სწორედ ასე მოქმედებს პროტოზოან ნტამოება ჰისტოლაციტა, რომელიც ამოებურ დიზენტერიას იწვევს. პათოგენების გადაცემას ხშირად თან ახლავს ინფექციის გადამტანი ორგანიზმები. ამ ორგანიზმებს პათოგენები ერთი მასპინძლიდან მეორეზე გადააქვთ. მაგალითად, ძილის დაავადების გამომწვევი ინფექცია ბუზ ცეცეს გადააქვს (ლოსინა), ხოლო მალარიის გამომწვევ ლასმოდიუმ-ს კოლოები ატარებენ (სურ. 24.20).

მიკროპარაზიტების გადაცემა ზოგჯერ პირდაპირი მოძრაობით ხდება და ეს პროცესი განსაკუთრებით მაშინ არის გავრცელებული, როდესაც მასპინძლები ერთმანეთთან ახლოს არიან. ამ მოვლენის მაგალითი



სურ. 24.20 კოლო ინფექციის გადამტანი ორგანიზმია და მალარიის გამომწვევი მიკროპარაზიტები გადააქვს.

ალბათ თქვენი თვალთაყ გინახავთ, თუ კატის ან ძაღლის ტყავიდან თქვენს სხეულზე გადმომხტარი რწყილი შეგინიშნავთ. ბევრი მრგვალი ჭია (ნემატოდა) ერთი მასპინძლიდან მეორეზე პირდაპირ გადადის. ასევე იქცევა სოკო. არაპირდაპირი გადაცემა მაშინ გვაქვს, როდესაც პირველად მასპინძელში მობინადრე პარაზიტი რაიმე მოუმნიფებელ ეტაპზე ერთ ან მეტ შუალედურ მასპინძელს აავადებს და მხოლოდ ამის შემდეგ გადადის სხვა პირველად მასპინძელზე. ადამიანის პარაზიტები შცვისტოსომა და ლასმოდიუმ სწორედ ასე მოქმედებენ (იხ. თავი 7).

ველური ბუნების პარაზიტები

სანადირო და სათევზაო გარეული ცხოველების პოპულაციებს ველური ბუნება ეწოდება. მაგალითად, ველურ ბუნებაში შედის თეთრკუდიანი ირემი, შავკუდიანი ირემი, ველური ინდაურები და სხვა გარეული ფრინველი, ასევე ორაგულისებრთა ოჯახის წარმომადგენელი მრავალი თევზი და ა.შ. ველური ბუნების მოყვარულებს განსაკუთრებით ცხოველების პარაზიტები და ავადმყოფობები აინტერესებთ, ვინაიდან ავადმყოფობა სიკვდილიანობაზე და მაშასადამე ნადირობა-თევზაობის შედეგზე ზეგავლენას ახდენს. პარაზიტების რაოდენობა ველურ ბუნებაზე მოქმედებს და ბევრი პარაზიტი ველური ბუნების პოპულაციებს მნიშვნელოვნად აზიანებს (სკალეტი და სხვები 1996). ბაქტერიული დაავადება ბრუცელოზი იელოუსტონუს ნაციონალურ პარკში მობინადრე ბიზონებს და ცხენ-ირემს ემართება. ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, ეს დაავადება ველური ცხოველებიდან იქვე მობალახე შინაურ მსხვილფეხა საქონელსაც გადაეცემა. ვირუსები თეთრკუდიან ირემსაც ერჩის და ეპიზოოტურ სისხლდენას იწვევს, რომლის წარმატებით კონტროლი შეუძლებელია. ველური ბუნების პოპულაციებში ტუბერკულოზიც პრობლემაა. სხვადასხვა ტიპის ბაქტერიული დაავადებები ველური ბუნების ფრინველსაც ემართება. მაგალითად, ბაქტერია ჩლოსტრიდიუმ ბოულინუმ-ით გამოწვეული ბოტულიზმი ფრინველთა პოპულაციაში სწრაფად ვრცელდება. ინკუბატორში მობინადრე თევზებს ბაქტერიული და სოკოვანი დაავადებები მუსრს ავლენს.

24.9 მიკროპარაზიტული პოპულაციის დინამიკა შეიძლება მოდელირებულ იქნას ინფექციის სახით

ზოგიერთი მიკროპარაზიტი დაავადებას ადამიანში იწვევს, ხოლო სხვები ცხოველებს და მცენარეებს ერჩის. დაავადებული ინდივიდიდან ჯანმრთელ ინდივიდზე ავადმყოფობის გადატანა უმეტესად პირდაპირი კონტაქტის საშუალებით ხდება. მაგალითად, ადამიანის გაციების და გრიპის ვირუსები ერთი

და იგივე სახეობის ორ ინდივიდს შორის გადადის. ზოგჯერ ავადმყოფობის გადაცემა სხვადასხვა სახეობის მასპინძლებს შორისაც ხდება. მაგალითად, ბაქტერია ლიცკეტისია რიცკეტისია-ით გამოწვეული ციებ-ცხელება ადამიანებს ტკიპებიდან (შუალედური მასპინძლიდან) გადაეცემა.

პათოგენების სიცოცხლისუნარიანობა მათ მასპინძლებზეა დამოკიდებული, ამიტომ პათოგენის პოპულაციის დინამიკა მასპინძლების პოპულაციის დინამიკას აირეკლავს. მასპინძლის პოპულაციაში ნებისმიერ დროს სახეობის ინდივიდი შედის: 1) ინფექციაზე დაქვემდებარებული; 2) დაავადებული და 3) დაავადებული და გამოჯანმრთელებული. გამოჯანმრთელებულ ინდივიდებს ზოგჯერ დაავადებისადმი იმუნიტეტი უჩნდება. მასპინძლის ზემოთ ჩამოთვლილი სამი სახეობის დინამიკის მოდელი მასპინძლების პოპულაციაში პათოგენის დინამიკასაც ასახავს. ასეთ მოდელს ინფექციის მოდელი ეწოდება და მასში ინდივიდების სამივე სახეობის დინამიკის ამ-სახეელი განტოლებები შედის.

პათოგენის პოპულაციის დინამიკის ინფექციის მოდელი

პათოგენის პოპულაციის დინამიკის ინფექციის მოდელი ბალმერმა (1994) შეიმუშავა და ჩვენ მის კვალს გავყევით. დავუშვათ, x არის დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა, y - დაავადებული ინდივიდების რაოდენობა და z - გამოჯანმრთელებული ინდივიდების რაოდენობა. სიმარტივისთვის ვუშვებთ, რომ გამოჯანმრთელების შემდეგ ინდივიდი ამ დაავადებისადმი იმუნიტეტს იძენს, თუმცა იმუნიტეტი მის შთამომავლობას არ გადაეცემა. მაშასადამე, გამოჯანმრთელებული ინდივიდი დაავადებას არ ექვემდებარება, ხოლო მისი შთამომავლობა კვლავ შეიძლება დაავადდეს. ასეთი დაშვების შემდეგ გამოდის, რომ დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდები პოპულაციაში მხოლოდ დაბადების შედეგად შედიან. დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდები პოპულაციაში იმიგრაციის შედეგადაც შეიძლება მოხვდნენ, თუმცა ამ შესაძლებლობას ჩვენს მოდელში არ ვითვალისწინებთ. თუ დაბადების მყისი b ტემპი ინდივიდების სამივე სახეობისთვის თანაბარია, მაშინ ნებისმიერ მომენტში პოპულაციას $b(x + y + z)$ რაოდენობის დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდი ემატება.

დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდები ინფექციის ან სიკვდილის შედეგად მცირდებიან. დაავადებული ინდივიდიდან ჯანმრთელ ინდივიდზე მიკროპარაზიტის გადასვლისთვის მჭიდრო კონტაქტია საჭირო. რა თქმა უნდა, დაავადებულ და ჯანმრთელ ინდივიდს შორის ნებისმიერი კონტაქტი დაავადების გადატანას არ იწვევს. ინდივიდების დაავადების ტემპი (და დაავადებას დაქვემდებარების ტემპი βxy თერმის საშუალებით შეგვიძლია გამოვსახოთ, ხოლო β არის გადა-

ცემის კოეფიციენტი და $0 < \beta < 1$. ამჯერად, შეეცადეთ ეს თერმი მტაცებელი-მსხვერპლის მოდელში შემავალ aPH თერმს შეადაროთ, ვინაიდან ორივე თერმი ერთი და იგივე სახის მოვლენას ასახავს. მტაცებელმა რომ მსხვერპლი შეჭამოს, მჭიდრო კონტაქტია საჭირო და ყველა კონტაქტი მსხვერპლის სიკვდილს სულაც არ ინვესს.

დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების შემცირების კიდევ ერთი საშუალება სიკვდილიანობაა, რომელსაც სიმარტივისთვის d მუდმივით გამოვსახავთ. პოპულაციის დაავადებას დაქვემდებარებული ნაწილის ცვლილების მყისიერი ტემპი შემდეგი ფორმულით გამოითვლება:

$$\frac{dx}{dt} = b(x + y + z) - \beta xy - dx.$$

ამ ფორმულის თანახმად, დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობის ცვლილების ტემპი (dx/dt) დაბადების შედეგად პოპულაციისთვის დამატებული ინდივიდების რაოდენობას ($b(x+y+z)$) გამოკლებული დაავადებული ინდივიდების რაოდენობის (βxy) და მომავლადი ინდივიდების რაოდენობის ტოლია (dx).

პოპულაციაში დაავადებული ინდივიდების რაოდენობა βxy -ით იზრდება. როდესაც დაავადებული ინდივიდი გამოჯანმრთელდება ან გარდაიცვლება, დაავადებული ინდივიდების რაოდენობა იკლებს. ცხადია, პოპულაციის დაავადებულ ნაწილში სიკვდილიანობის ტემპი უფრო მაღალია იქნება, ვიდრე დაავადებას დაქვემდებარებულ ან გამოჯანმრთელებულ ნაწილში. დაავადებული ჯგუფის სიკვდილიანობის ტემპი სიმბოლოთი აღვნიშნოთ და რა თქმა უნდა, $D > d$. დაავადებული ინდივიდების გამოჯანმრთელების ტემპი იყოს γ . სიკვდილის და გამოჯანმრთელების შედეგად ინდივიდები დაავადებული ჯგუფიდან გამოდიან და

ამიტომ, მათ $(D + \gamma)y$ თერმში ვაერთიანებთ. აქედან გამომდინარე, პოპულაციის დაავადებული ნაწილის ფორმულა იქნება:

$$\frac{dx}{dt} = \beta xy - (D + \gamma)y.$$

ამ ფორმულის თანახმად, პოპულაციის დაავადებული ინდივიდების რაოდენობის ცვლილების მყისი ტემპი (dy/dt) ინფექციის ტემპით (βxy) იზრდება და სიკვდილისა და გამოჯანმრთელების $((D + \gamma)y)$ შედეგად კლებულობს.

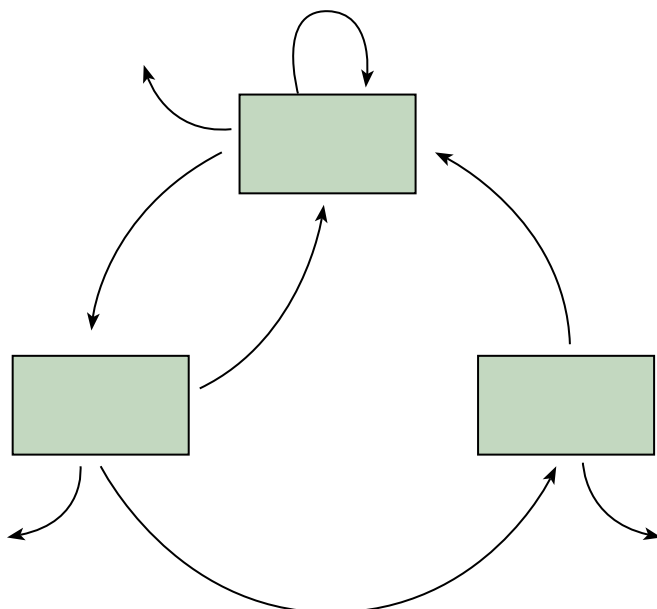
გამოჯანმრთელებული ინდივიდების რაოდენობის ცვლილების ტემპი უბრალოდ გამოჯანმრთელების γy ტემპია და შედეგად, გამოჯანმრთელებულ ჯგუფს ინდივიდები ემატება და გამოჯანმრთელებული ინდივიდების სიკვდილიანობის dz ტემპი აკლდება ანუ:

$$\frac{dz}{dt} = \gamma y - dz.$$

მიღებულ ფორმულებს შორის დამოკიდებულებების სქემა 24.21 სურათზეა გამოსახული.

დავუშვათ, ავადმყოფობის შემცველ პოპულაციაში $N = x + y + z$ ინდივიდია. თუ დაავადებას დაქვემდებარებული და დაავადებული ინდივიდების რაოდენობა, ასევე პოპულაციის ზომა ვიცით, მაშინ გამოჯანმრთელებელი ინდივიდების რაოდენობას გავიგებთ. მაგალითად, $z = N - x - y$. სამწუხაროდ, ბუნებრივი პოპულაციის ზუსტი ზომა და დაავადებული თუ დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა იშვიათად ვიცით. დავუშვათ, დაბადების და გარდაცვალების ტემპი ზომის პოპულაციისთვის თანაბარია ანუ $b(x + y + z) = d(x + z) + Dy$. ეს ფორმულა 24.1 ფორმულაში ჩავსვით და მივიღებთ:

$$\frac{dx}{dt} = d(x + z) + Dy - \beta xy - dx.$$



სურ. 24.21. დაავადებას დაქვემდებარებულ, დაავადებულ და გამოჯანმრთელებულ ინდივიდებს შორის კავშირის სქემა ინფექციის მოდელში

მიღებულ შუალედურ შედეგში $z = N - x - y$ ფორმულა ჩავსვათ და გვექნება:

$$\frac{dx}{dt} = d(x + N - x - y) + Dy - \beta xy - dx.$$

ამ ფორმულის პირველი წევრში ფრჩხილები გახსნით და შემდეგ წევრების დაჯგუფებით პოპულაციის დაავადებას დაქვემდებარებული ნაწილის რაოდენობის ცვლილების ტემპის ფორმულას მივიღებთ:

$$\frac{dx}{dt} = d(N - x) + (D - d)y - \beta xy.$$

ფორმულა გამოჯანმრთელებული ინდივიდების რაოდენობის ცვლილების ტემპის 24.3 ფორმულის საჭიროებას გამოორიცხავს და მხოლოდ 24.4-24.2 ფორმულები გვჭირდება: $dy/dt = \beta xy - (D + \gamma)y$.

24.4 და 24.2 ფორმულები პოპულაციაში ინფექციის გადარჩენის პირობებია. ამის დასამტკიცებლად განვიხილოთ $dx/dt = 0$ და $dy/dt = 0$ შემთხვევა. ცხადია, თუ $y > 0$, ინფექცია არ არსებობს, რადგან პოპულაციაში დაავადებული ინდივიდები არ შედიან ანუ პარაზიტი პოპულაციაში არ გვხვდება. თუ $y > 0$, დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდის დაავადების შანრი არსებობს და სიკვდილიანობის ფაქტორებიც მოქმედებს. ჩვენ შეგვიძლია დავამტკიცოთ, რომ როდესაც $y > 0$, $dy/dt = 0$, $x = (D + \gamma)/\beta$. ამ მნიშვნელობას ინფექციის ზღვრული მნიშვნელობა ეწოდება.

ინფექციის გამრავლების ტემპი

ზღვრული მნიშვნელობის და ინფექციის მოდელის გააზრებისთვის ინფექციის გამრავლების ტემპი უნდა შევისწავლოთ, რომელიც $R(x)$ სიმბოლოთი აღინიშნება. დაავადებული ინდივიდი დაავადებას დაქვემდებარებულ ერთ ან მეტ ინდივიდის აავადებს. ინდივიდის ინფექციის გამრავლების ტემპი მის მიერ დაავადებული ინდივიდების მთლიანი რაოდენობაა. პოპულაციის ინფექციის გამრავლების $R(x)$ ტემპი ინდივიდების გამრავლების ტემპების საშუალოა. გამრავლების ტემპი დაავადებული მასპინძლის სიცოცხლის ხანგრძლივობაზეა დამოკიდებული. რაც უფრო დიდხანს ბინადრობს დაავადებული ინდივიდი, მით უფრო მეტ ინდივიდს გადასდებს ის დაავადებას. ზემოთ მიღებული ფორმულებიდან გამომდინარე, დაავადებული ინდივიდები პოპულაციას გამოჯანმრთელების ან სიკვდილის შედეგად $(D + \gamma)$ ტემპით აკლდებიან. დაავადებული მასპინძლის სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა ამ ტემპის შებრუნებული, ანუ $1/(D + \gamma)$ -ია (ბალმერი 1994). დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების დაავადების ტემპია βx . ინფექციის გამრავლების ტემპი ინფექციის ტემპის და დაავადებული ინდივიდების სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობის შედეგია:

$$R(x) = \frac{\beta x}{(D + \gamma)}.$$

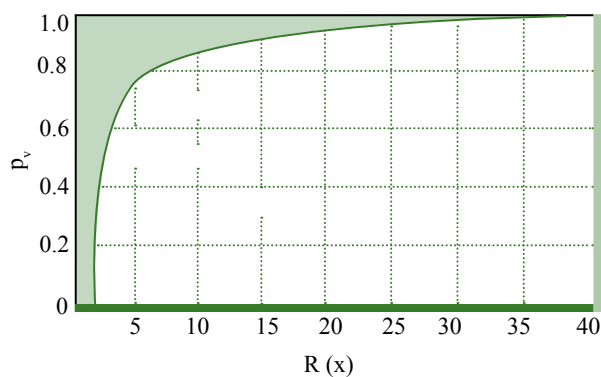
გამრავლების ტემპი დაავადებული ინდივიდის დახმარებით მოიცემა ანუ თუ $R(x) < 1$, მაშინ დაავადე-

ბული ინდივიდები საკმარის რაოდენობას ვერ აავადებენ და ავადმყოფობა ილუპება. თუ $R(x) > 1$, მაშინ დაავადებული ინდივიდები უფრო დიდი რაოდენობით ინდივიდებს აავადებენ და ავადმყოფობა ვრცელდება. ვიდრე ინფექციის ტემპი დაავადებული ინდივიდების სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობას აღემატება, ავადმყოფობა არსებობას განაგრძობს. სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობა სიკვდილის ან გამოჯანმრთელების შედეგად ინდივიდების კლების ტემპის შებრუნებულია. დაავადებული ინდივიდების სიცოცხლის ხანგრძლივობა მიუთითებს, რომ ავადმყოფობის შედეგად სიკვდილის და გამოჯანმრთელების ტემპი დაბალია. x ანუ დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა, როდესაც $R(x) = 1$, არის $(D + \gamma)/\beta$ ანუ წონასწორული (ზღვრული) მნიშვნელობა. ეს ნიშნავს, რომ ავადმყოფობა ვერ გავრცელდება, თუ დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა $(D + \gamma)/\beta$ -ზე ნაკლებია.

იმუნიტეტი ავადმყოფობაზე

ინფექციის მოდელის დახმარებით მიღებული შედეგები საზოგადოებრივი ჯანმრთელობის შენარჩუნებისთვის მნიშვნელოვანია. პოპულაციის დაცვისთვის ინდივიდების საკმარისი რაოდენობის იმუნიზაცია უნდა მოხდეს, რათა დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა ზღვრულ მნიშვნელობაზე დაბლა ჩამოვიდეს და ავადმყოფობამ გავრცელება ვერ შეძლოს. როდესაც მიზანი მიღწეულია, იმუნიზაციის პროგრამას პოპულაციური იმუნიტეტის გამონვევი ეწოდება.

ამჯერად პოპულაციური იმუნიტეტის მიღების მეთოდს დავაკვირდებით. იმუნიზაციის პროგრამის დაწყებისას ავადმყოფობის გამრავლების ტემპია $R(x) > 1$. $R(x) = \beta x / (D + \gamma)$ ფორმულის გარდაქმნის და x -სთვის ამოხსნის შედეგად მივიღებთ $x = R(x)(D + \gamma)/\beta$. მიღებული x შევცვალოთ x_0 -ით. თუ იმუნიზაციის



სურ. 24.22. დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების პროპორციული პე რაოდენობა, რომლის ვაქცინაციის შედეგად ავადმყოფობა მარცხდება. მონაცემები ადამიანის რამდენიმე დაავადებისთვის არის მოცემული. $R(x)$ ინფექციის გამრავლების ტემპია.

პროგრამა წარმატებულია, მაშინ $R(x)=1$ და ფორმულა $x = (D + \gamma)/\beta$ სახეს იღებს. x -ის ეს მნიშვნელობა x_1 -ით აღვნიშნოთ. ინფექციის შეჩერებისთვის საჭირო ვაქცინირებული ინდივიდების პროპორციული რაოდენობაა p_v და $p_v = 1 - x_1/x_0$ ან $1 - 1/R(x)$. 24.22 სურათზე გამოსახულია ვაქცინირებული ინდივიდების პროპორციული რაოდენობა, რაც გავრცელებული ადამიანური დაავადებების შეჩერებისთვის არის აუცილებელი (ანდერსონი და მეი 1991).

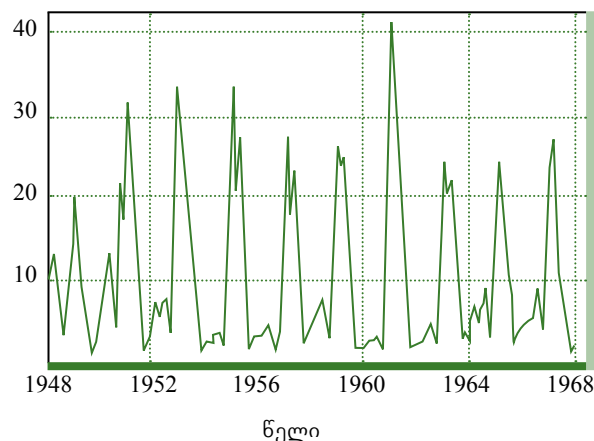
დავუშვათ, ავადმყოფობამ 1 მილიონი ადამიანის პოპულაციაში იფეთქა და მისი თვისებებია $D = 0.7$, $\gamma = 0.1$ და $\beta = 0.9$. ავადმყოფობასთან დაკავშირებული სიკვდილიანობის ტემპი მაღალია, გამოჯანმრთელების ტემპი დაბალია და ავადმყოფობა გადამდებია. თუ ინფექციის გამრავლების ტემპია $R(x) = 2$, მაშინ პოპულაციის ვაქცინირებული ინდივიდების პროპორციული რაოდენობა, რაც პოპულაციური იმუნიტეტისთვის არის საჭირო, შემდეგია:

$$\begin{aligned} p_v &= 1 - \frac{x_1}{x_0} \\ &= 1 - \frac{0.7 + 0.1}{0.9} \cdot \frac{2(0.7 + 0.1)}{0.9} \\ &= 0.50 \end{aligned}$$

მაშასადამე, ავადმყოფობის შესაჩერებლად პოპულაციის ნახევრის (500000 ინდივიდის) ვაქცინაცია უნდა მოხდეს. თუ ავადმყოფობის გამრავლების ტემპია $R(x) = 10$ ანუ თითოეულ დაავადებულ ინდივიდს საშუალოდ 10 ინდივიდის დაავადება შეუძლია, მაშინ $p_v = 0.9$ ანუ პოპულაციური იმუნიტეტისთვის 900000 ინდივიდის ვაქცინაციაა საჭირო.

იმუნიტეტი და ავადმყოფობის ციკლები

ორგანიზმები ავადმყოფობის შემდეგ ჯანმრთელებიან და ამ ავადმყოფობისადმი გრძელვადიან ან მოკლევადიან იმუნიტეტს იძენენ. მაგალითად, ადამიანი წითელას ერთხელ გადატანის შემდეგ იმუნიტეტს მთელი სიცოცხლის განმავლობაში იძენს. თუ პოპულაციას დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდები დაბადების ან იმიგრაციის შედეგად ემატებიან, პათოგენური საბოლოო ჯამში ყველა ინდივიდს დაავადება, ყველა ინდივიდი იმუნიტეტს შეიძენს და პათოგენი დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების სიმცირის გამო დაილუპება. თუ ავადმყოფობა ახალი, ავადმყოფობას დაქვემდებარებული ინდივიდების შემოსვლაზე უფრო სწრაფად ვრცელდება, როგორც ეს ხდება წითელას მაგვარი საშიში დაავადებების შემთხვევაში, მაშინ ავადმყოფობას პერიოდული ციკლები ანუ აფეთქება ახასიათებს. წითელა პოპულაციაში სწრაფად ვრცელდება, თუმცა იმუნიტეტი უფრო სწრაფად ვითარდება, ვიდრე ახალი, დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდები შემოდის (სურ.



24.23). იმუნიზაციის პროგრამებში აქცენტი ახლად დაბადებულ ინდივიდებზე კეთდება, რათა დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობა მცირე იყოს.

24.10 პარაზიტთა ტოქსიკურობა დამოკიდებულია გადადგმის თვისება- ზე და მტარებლის იმუნურ რეაქციაზე

პარაზიტის ან პათოგენის ვირულენტურობა მასპინძლისთვის ზიანის ან სიკვდილის მოტანის ხარისხია. როდესაც ზოგიერთი პარაზიტი ძალიან ვირულენტურია, სხვა, მასთან მჭიდროდ დაკავშირებული პარაზიტები ნაკლებად ვირულენტურია (ევალდი 1995, ლენსკი და მეი 1994, ანტია და სხვები 1994). ბაქტერიის ან ვირუსის შედარებით უსაფრთხო ფორმაში მომხდარი ერთი ან ორი მუტაცია მას ძალიან სახიფათო ფორმად გადააქცევს (როსკვისტი და სხვები 1988). სწორედ ასე ხდება ბუბონის ჭირის გამომწვევი ბაქტერიის შემთხვევაში. ზოგიერთი პარაზიტი უფრო ძლიერია. რატომ? ამ შეკითხვაზე პასუხის გაცემას უკანასკნელ წლებში აქტიურად ცდილობენ.

პარაზიტოლოგების უმეტესობა უკანასკნელ წლებამდე ფიქრობდა, რომ პარაზიტები და მათი მასპინძლები მეტ-ნაკლებად სტაბილური თანაარსებობისკენ მიდიან, რასაც ზომიერი ვირულენტურობა ახასიათებს ანუ პარაზიტები მასპინძელთან ხანგრძლივი ევოლუციური კავშირის შედეგად ვირულენტურობას კარგავენ. ეს მოსაზრება ეფუძნება დაშვებას, რომლის თანახმად, პარაზიტის გადარჩენისთვის მასპინძლის მეტისმეტი ექსპლუატაცია და გადაშენება უნდა გამოირიცხოს. ამ მოსაზრების თეორიულმა კვლევამ დაადასტურა, რომ ზოგჯერ პარაზიტები და პათოგენები დროთა განმავლობაში მართლაც ნაკლებად ვირულენტურები ხდებიან (ლენსკი და მეი 1994). მიუხედავად ამისა, ბუნებრივი გადარჩევა და ვირულენტურობის განვითარების მექანიზმები კითხვის ნიშნის ქვეშ არის და ამიტომ, ამ მოსაზრების სისწორეც დამტკიცებული არ არის.

ზემოთ მოყვანილი მოსაზრების მიხედვით, ადაპ-

ტირებული პარაზიტი მსუბუქი ფორმისაა და დამ-
ვეებულია, რომ გადარჩევა იმ პარაზიტებს ანიჭებს
უპირატესობას, რომლებიც მასპინძლის მეტისმეტ
ექსპლუატაციას არ ეწევიან. არის კი ეს სიმართლე?
მოდით, განვიხილოთ პარაზიტი, რომელიც მასპინძ-
ლის ექსპლუატაციას სხვადასხვა გზით ახდენს. თუ
პარაზიტი მასპინძლის ექსპლუატაციის ზრდასთან
ერთად საკუთარ ვარგისიანობას ზრდის, მაშინ ბუნე-
ბრივი გადარჩევა ამგვარ პარაზიტს უპირატესობას ან-
იჭებს. ვიდრე გაზრდილი ექსპლუატაცია მასპინძელს
მნიშვნელოვან ზიანს არ აყენებს და ვიდრე გაზრდილი
ექსპლუატაცია პარაზიტის ვარგისიანობის ზრდას
ნიშნავს, მანამდე გადარჩევა უპირატესობას გაზრდილ
ექსპლუატაციას ანიჭებს. რა ხდება იმ შემთხვევაში, თუ
პარაზიტი მასპინძლის ექსპლუატაციას აძლიერებს და
მასპინძელს ზიანი ადგება? გადარჩევა უპირატესობას
კვლავ ექსპლუატაციას ანიჭებს, ვიდრე პარაზიტის
მიერ მიღებული სარგებელი მასპინძლის დაზიანების
შედეგად არსებულ საფასურს აღემატება. პარაზ-
იტს ზიანი მაშინ ადგება, როდესაც ექსპლუატაცია
მის გადაცემაზე უარყოფითად აისახება. მაშასადამე,
ბუნებრივი გადარჩევა მასპინძლის ექსპლუატაციას
გაძლიერებს მანამდე ანიჭებს უპირატესობას, ვიდრე
გადაცემის უნარი არ მცირდება (ევალდი 1995).

მაშასადამე, გადაცემის რეჟიმი პარაზიტის ვირუ-
ლენტურობის ევოლუციაში მნიშვნელოვან ფუნქ-
ციას ასრულებს. როდესაც პარაზიტების გადაცემაზე
ვეფიქრობთ, ხშირად მასპინძლის მობილურობაზე
ვამახვილებთ ყურადღებას, რადგან პარაზიტის მოქ-
მედება მასპინძლის მობილურობაზე ზეგავლენას ახ-
დენს და შემცირებული მობილურობა ავადმყოფობის

სიმპტომია. რაც უფრო მეტად არის დამოკიდებული
პარაზიტი მასპინძლის მობილურობაზე, მით უფრო
ამცირებს მასპინძლის მობილურობას გაძლიერე-
ბული ექსპლუატაცია და ეს მოვლენა პარაზიტისთვის
დიდი საფასურის გადახდას ნიშნავს. თუ გადაცემა
მასპინძლის მობილურობაზე დამოკიდებული არ არის,
მაშინ ექსპლუატაციას გადაცემაზე მცირე ზეგავლენა
ექნება. მაგალითად, ფეხსახსრიან გადამტანებზე (კო-
ლოზე) დამოკიდებული და წყლით გადამდები პარა-
ზიტები მასპინძლის მობილურობაზე მაინცდამაინც
დამოკიდებული არ არის. ამგვარი პარაზიტები ძალიან
ვირულენტურია და კარგი მაგალითია დიარეული
პარაზიტები (ევალდი 1991).

ამ თავში ბალახისმჭამელებსა და მათ მასპინძელ
მცენარეებს, ასევე პარაზიტებსა და მათ მასპინძ-
ლებს შორის ურთიერთქმედებები განვიხილეთ. ასეთი
ურთიერთქმედებები მონაწილე ინდივიდებზე ზეგავ-
ლენას ახდენს, თუმცა მასპინძლის სიკვდილიანობას
არ ეხება. ინდივიდუალური მცენარის მონაცემებზე
ბალახისმჭამელების მოქმედება ახდენს ზეგავლენას
და რეპროდუქტიულობის შემცირებას იწვევს. რე-
პროდუქტიულობის შემცირება პოპულაციის ზომას და
მცენარეების სიმჭიდროვეს ცვლის. მცენარეების არქ-
იტექტურა, სივრცეში გავრცელება და თავდაცვითი
მექანიზმები მათ მომხმარებელ ბალახის მჭამელებზე
და მათ პოპულაციაზე ახდენს ზეგავლენას. პარაზიტე-
ბი მასპინძლის სიკვდილს იშვიათად იწვევენ, თუმცა
ზოგიერთი პარაზიტი მასპინძლის პოპულაციის ზომის
შემცველ ავადმყოფობას იწვევს. ავადმყოფობების
დინამიკის გააზრება მათი ზეგავლენის შემცირებაში
გვეხმარება.

დასკვნა

1. ბალახისმჭამელობა მომხმარებლისა და რესურსის
ურთიერთქმედებაა, რომლის შედეგად მცენარე ან
მცენარის ნაწილი იჭმება. ბალახისმჭამელები ძოვენ,
კორტნიან, თესლს იტაცებენ და მცენარის შეჭმის
სხვა სტრატეგიებსაც იყენებენ. მტაცებლისა და
მსხვერპლის ურთიერთქმედებისგან განსხვავებით,
ბალახისმჭამელისა და მცენარის ურთიერთქმედებას
სიკვდილის და დაბადების დათვლით ვერ აღვწერთ,
ვინაიდან ბალახისმჭამელობა ხშირად სიკვდილს არ
იწვევს.

2. მცენარის ან მცენარის ნაწილს ცხოველთა ყველა
ძირითადი ჯგუფის წარმომადგენელი სხვადასხვა
სახეობა ჭამს. ბალახისმჭამელების ყველაზე უფრო
მრავალფეროვანი და მრავალრიცხოვანი წარმომად-
გენლები ფეხსახსრიანებში და მწერებში გვხვდებიან.
ბალახისმჭამელობა ყველა ეკოსისტემის მნიშ-
ვნელოვანი ნაწილია.

3. ბალახისმჭამელობა მცენარის ზრდას, სიცოცხ-
ლისუნარიანობას და ნაყოფიერებას ამცირებს, რაც
ყველაზე უფრო აშკარა ბალახის მჭამელი მწერების,
მაგალითად იაპონური ხოჭოს ან გყსყ მოტყ-ის
გავრცელებისას ხდება. ბალახისმჭამელობა მცენა-
რეებში ხშირად კომპენსატორულ რეაქციას იწვევს,
რაც მცენარის სხეულში რესურსების გადანაწილე-
ბას ან მცენარის არქიტექტურის ცვლილებას გუ-
ლისხმობს. ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, მცენარე
ზოგჯერ ბალახის მჭამელობის შედეგად მიღებულ
ზიანს გადაჭარბებულად აკომპენსირებს და მისი
ვარგისიანობა იზრდება. ეს მოსაზრება საკამათოა.

4. ხერხემლიანი ცხოველის მიერ ბალახის ძოვა
მცენარის საზოგადოების სტრუქტურასა და პროდუქ-
ტიულობაზე ზეგავლენას უკუკავშირის მქონე პროცე-
სების საშუალებით ახდენს. ამგვარ პროცესებს შორი-
საა საკვები ნივთიერების ხელმეორედ გამოყენება.

5. ბევრ მცენარეს ბალახისმჭამელები ერთდროულად ან თანდათანობით უტევენ. აქედან გამომდინარე, მცენარე ბალახისმჭამელობის ზენოლის სხვადასხვა დონეს განიცდის და ბალახისმჭამელობის შედეგად მიღებულ ზიანზე მცენარის პოპულაციის ასაკობრივი სტრუქტურა ზეგავლენას ახდენს. ბალახისმჭამელების მიერ მცენარის პოპულაციის პირდაპირი რეგულირების ფაქტები ამომწურავი არ არის. მიუხედავად ამისა, თანამედროვე კვლევები ადასტურებს, რომ ბალახისმჭამელი მწერები მცენარეების გავრცელებას ზღუდავს და მასასადამე, რეგულირება მაინც შესაძლებელია.

6. მცენარის მგრძნობიარობა და გამოძახილი ბალახისმჭამელობაზე მცენარის პოპულაციის სივრცითი დინამიკის შედეგად იცვლება. ბალახისმჭამელები მცენარის მრავალფეროვან საზოგადოებაში შესაფერის მცენარეს ძნელად პოულობენ. ვეგეტაციის სტრუქტურა ბალახისმჭამელების ერთი მასპინძლიდან მეორეზე გადაადგილებასაც ზღუდავს.

7. ძუძუმწოვარი, ბალახისმჭამელი ცხოველები ფუნქციონალური გამოძახილი მცენარის სიმჭიდროვეზე და ხილულობაზე, ასევე კვების პროცესში ნაკბენის ზომასა და კბენის სიხშირეზეა დამოკიდებული.

8. მიკროპარაზიტები მასპინძლებში ფიზიოლოგიურ ცვლილებებს იწვევენ და ამ ცვლილებებს ავადმყოფობა ეწოდება. ავადმყოფობის გადამტან ორგანიზმებს პათოგენები ეწოდება და ავადმყოფობა დაავადებული ინდივიდიდან ჯანმრთელ ინდივიდზე პირდაპირი ან არაპირდაპირი გზით გადადის.

9. ინფექციის დინამიკა მიკროპარაზიტების პოპულაციის შესანიშნავ მოდელს ქმნის. ინფექციის მოდელში დაავადებას დაქვემდებარებული, დაავადებული და გამოჯანმრთელებული ინდივიდების დათვლა ხდება. ინფექციის გამრავლების $R(x)$ ტემპი დაავადებული ინდივიდის მიერ სიცოცხლის განმავლობაში გამონეული დაავადებების საშუალო რაოდენობაა. როდესაც დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების x რაოდენობა მცირდება და $R(x) < 1$, ავადმყოფობა ილუპება. იმუნიზაციის პროგრამების მიზანი დაავადებას დაქვემდებარებული ინდივიდების რაოდენობის ზღვრულ მნიშვნელობამდე დაყვანაა.

10. პარაზიტის ვირულენტურობის ევოლუცია მასპინძლის მობილურობის საფასურზეა დამოკიდებული. თუ პარაზიტის გადასვლა მასპინძელზე არ არის დამოკიდებული, მაშინ ის უფრო ვირულენტური ხდება, ვიდრე ის პარაზიტი, რომელიც მასპინძლის მობილურობაზეა დამოკიდებული.

სავარჯიშოები

1. უდაბნოებში ფოთლოვანი, მწვანე მცენარეების ნაკლებობაა. მოცემული სახელმძღვანელოს და სხვა წყაროების დახმარებით უდაბნოს ბალახის მჭამელის ბუნებრივი ისტორია აღწერეთ.

2. ბალახისმჭამელობა მცენარეების გავრცელებაზე ადგილობრივ შკალაზე ახდენს ზეგავლენას, რაც ლოუდამ და როდმანმა შალგზე ჩატარებული ექსპერიმენტებით დაამტკიცეს. როგორ შეიძლება ბალახისმჭამელობის შედეგები რეგიონალურ ან ლანდშაფტურ შკალაზე ავსახოთ?

3. მტაცებელი-მსხვერპლის ურთიერთქმედებების მოდელში აქცენტი მტაცებლის და მსხვერპლის პოპულაციის ზომის ცვლილებაზე კეთდება. მსხვერპლის პოპულაცია მტაცებლობის და სიკვდილიანობის სხვა წყაროების შედეგად მცირდება. მტაცებლების

რაოდენობას სიკვდილიანობა ან სხვა მტაცებლის მოქმედება ამცირებს. მტაცებლის და მსხვერპლის პოპულაცია გამრავლების შედეგად იზრდება. ბალახისმჭამელებისა და მასპინძელი მცენარეების ურთიერთქმედების შედეგები ასე აშკარა არ არის. რატომ ხდება ასე?

4. $N=1000$ ინდივიდისგან შემდგარ პოპულაციაში მიკროპარაზიტის შედეგად დაავადებული 10 ინდივიდია. რა იქნება ინფექციის ზღვრული მნიშვნელობა ამ პოპულაციაში?

5. დაავადებული ჯგუფის სიკვდილიანობის ტემპია 0.15, დაავადებული ინდივიდების გამოჯანმრთელების ტემპია 0.85, დაავადების გადაცემის ტემპია 0.01 და დაავადების გამრავლების ტემპია 3. რისი ტოლია პე?

თავი 25



თანაევოლუცია და მუტუალიზმი

გზამკვლევი კითხვები

- რა არის თანაევოლუციის, სპეციალიზაციის და მუტუალიზმის პროცესები?
- რა განსხვავებაა პოპულაციების და სახეობების თანაევოლუციას შორის?
- რა დაკვირვებები ადასტურებს თანაევოლუციის გეოგრაფიული მოზაიკის თეორიას?
- როგორ განმარტავს თანაევოლუციის მექანიზმს გამომწვევ-რეცეპტორის მოდელი?
- მუტუალიზმის რა სამი სახეობა არსებობს?
- როგორ ჩამოყალიბდა მუტუალისტური კავშირები ჭიანჭველებში?
- რა თანაევოლუციური კავშირი არსებობს პეპლებსა და ქოლგოსან, მასპინძელ მცენარეებში?
- როგორ გამოკვეთს თანაევოლუცია იუკას მცენარეებსა და მათ დამმტვერავ ჩრჩილებს შორის კავშირს?

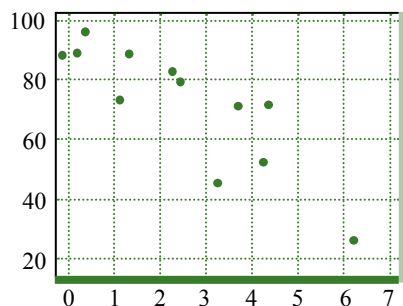
ორი პოპულაციის ურთიერთქმედებებისას, თითოეული მათგანი მეორის თვისებებზე, რომლებსაც მის კარგად ყოფნაზე ანუ ევოლუციურ ვარგისიანობაზე ზეგავლენა აქვთ, რეაგირებას ახდენს. ურთიერთქმედ პოპულაციებს ან სახეობებს შორის ამგვარ ევოლუციურ გამოძახილს თანაევოლუცია ეწოდება (ტომპსონი 1982, 1994, გილბერტი და რეივენი 1975, ბერენბაუმი 1983, ნიტეცკი 1983, ფუტუიამა და სლატკინი 1983, ბუშე 1985, არმბრასტერი 1992, ტომპსონი 1994). ევოლუციური გამოძახილებს პირდაპირი მტკიცებულება ზოგჯერ არ ჩანს და ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, თანაევოლუცია იშვიათი მოვლენაა. თანაევოლუციის გავრცელებულობის შესახებ კამათისას, ძირითადი ყურადღება სპეციალიზაციის მოვლენას ეთმობა, როდესაც ორგანიზმი სხვა სახეობების შეზღუდულ რაოდენობას ურთიერთქმედებს (ტომპსონი 1994). სპეციალიზაცია პოპულაციებს შორის ურთიერთქმედების შედეგი შეიძლება იყოს, თუმცა როგორც მოგვიანებით გამოჩნდება, ეს ყოველთვის არ მიუთითებს თანაევოლუციაზე. თანაევოლუციის მომცველი ურთიერთქმედების ერთი მაგალითია მუტუალიზმი, როდესაც ურთიერთქმედების ორივე მონაწილე სარგებელს იღებს. მუტუალისტური ურთიერთქმედებები ძლიერ თანაევოლუციაზე მიუთითებს

და მაღალი დონის სპეციალიზაციას იწვევს. თანაევოლუციის, სპეციალიზაციის და მუტუალიზმის შესწავლა პოპულაციათა ურთიერთქმედებების ევოლუციურ ჭრილში გააზრებაში დაგვეხმარება.

25.1 ევოლუციური ურთიერთობები ანთაგონისტებს შორის ხშირად ახდენს თანაევოლუციის დემონსტრირებას

პარაზიტების, პარაზიტოიდების და მათ მასპინძლებს შორის ურთიერთქმედებები პოპულაციათა ურთიერთქმედების ყველაზე უფრო სპეციალიზირებული მაგალითია (პრაისი 1980, ტომპსონი 1994) და ამიტომ თანაევოლუციის პირველ მაგალითს სწორედ ამ ჯგუფებიდან მოვიყვანთ. თანაევოლუციის კონტექსტში გააზრებული პოპულაციათა ურთიერთქმედების ანალიზი, ავსტრალიაში, ვიქტორიაში მცხოვრებ ევროპულ კურდღელსა და მიქსომას ვირუსს შორის კავშირის დახმარებით ჩატარდა.

რამდენიმე წყვილის გამოშვების შემდეგ, კურდღელი ავსტრალიაში ძალიან სწრაფად გავრცელდება და მალე ადგილობრივი ფერმერები იმდენად შეაწუხა,



სურ. 25.1. ველური კურდღლის მიქსომას ვირუსზე მგრძნობელობის შემცირება, როდესაც ვირუსი გენეტიკურად არასელექციური კურდღლების 90%-ს კლავს.

რომ მათ კურდღელზე ნადირობის ბრიგადები შექმნეს. კონტინტზე ათასობით მილიონი კურდღელი გავრცელდა და მათ მთელი საძოვრები გაანადგურეს. ავსტრალიის მთავრობამ სცადა სანამლავი, მტაცებლები და სხვა მრავალი, მაგრამ წარუმატებლად. გარკვეული პერიოდის განმავლობაში ჩატარებული კვლევის შედეგად აშკარა გახდა, რომ პრობლემის გასაღები სამხრეთ ამერიკული კურდღლის მიქსომას ვირუსშია. მიქსომას ვირუსი პატარა, ადგილობრივ ფიბრომას (ფიბროზული კანის კიბო) ქმნის და სამხრეთ ამერიკულ კურდღელს დიდ ზიანს ვერ აყენებს, სამაგიეროდ მისგან ინფიცირებული ევროპული კურდღლები მიქსომატოზისგან სწრაფად კვდებიან.

1950 წელს, ვიქტორიაში მიქსომას ვირუსი შეიტანეს. მიქსომატოზის ეპიდემია კურდღლებში სწრაფად გავრცელდა. ვირუსი ძირითადად კოლოებს გადაჰქონდათ, რომლებიც კურდღლებს კანზე კბენდნენ და ვირუსი პირის ნაწილებით შეჰყავდათ. პირველმა ეპიდემიამ დაავადებული კურდღლების 99,8% მოკლა და მათი პოპულაცია ძალიან დაბალ დონეზე დაიყვანა. მიქსომატოზის შემდეგ სეზონზე დარჩენილი პოპულაციის მხოლოდ 90% დაიღუპა, ხოლო მესამე აფეთქების შემდეგ 40-60% მოკვდა და კურდღლის პოპულაციამ კვლავ ზრდა დაიწყო.

ავსტრალიურ კურდღლებში მიქსომატოზის ლეტალური შედეგის შემცირება კურდღლისა და ვირუსის პოპულაციაში მომხდარმა ევოლუციურმა გამოცდილმა გამოიწვია. მიქსომას ვირუსის შემოსვლამდე ზოგიერთ კურდღელს ამ დაავადების სანინალმდეგო გენეტიკური ფაქტორები გააჩნდა და მიქსომატოზის ეპიდემიის შემდეგ სწორედ ამგვარი ინდივიდების გადარჩევა მოხდა, ვიდრე კურდღლის გადარჩენილ პოპულაციაში რეზისტული ცხოველები დარჩნენ (სურ. 25.1). ამავე დროს, ნაკლებად ვირულენტური ვირუსები გავრცელდა, რადგან შემცირებული ვირულენტურობა დაავადებული კურდღლების სიცოცხლის ხანგრძლივობას ზრდიდა და შესაბამისად, კოლოს საშუალებით ვირუსის გადატანას აადვილებდა

(კოლოები მხოლოდ ცოცხალ კურდღლებს კბენდნენ). ზოგადად, მასპინძლის სწრაფად მომაკვდინებელი ვირუსული ორგანიზმები კოლოებს ნაკლებად გადააქვთ.

თუ განვითარების საშუალებას მისცემდნენ, ავსტრალიური კურდღელი-ვირუსის სისტემა წონასწორულ ანუ ენდემური ავადმყოფობის მდგომარეობაში გადავიდოდა, როგორც ეს სამხრეთ ამერიკულ კურდღლებში ხდებოდა. მეცნიერები კი სისტემას წონასწორობის მდგომარეობაში გადასვლის საშუალებას არ ძლევენ და მიქსომას ქმედითუნარიანობას ინარჩუნებენ, რათა კურდღლების პოპულაციაზე კონტროლი განხორციელდეს.

მიქსომას ვირუსის შემცირებული ვირულენტურობის მიზეზი ის არის, რომ კოლოები ვირუსს უფრო წარმატებით ავრცელებენ, როდესაც დაავადებული მასპინძლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა მეტია. აქედან გამომდინარე, მიქსომას ნაკლებად ვირულენტური სახეობები მასპინძლის პოპულაციაში და ინდივიდუალურ მასპინძლებშიც უფრო სწრაფად იზრდება. ატმოსფეროს ან წყლის საშუალებით გავრცელებულ დაავადებებს ამგვარი შეზღუდვები არ აქვს და მათი ვირულენტურობა მაღალ დონეზე რჩება. მტაცებლების უმეტესობა მსხვერპლის მოძებნისას მესამე მხარეზე დამოკიდებული არ არის და შეზღუდვის და შემწყნარებლობის გარკვეულ წონასწორულ მდგომარეობაში იმყოფება. მტაცებელი და მსხვერპლი გარკვეული ინტენსივობის ევოლუციურ ბრძოლაში იმყოფებიან და ბრძოლის შედეგი პოპულაციის სიძლიერეზეა დამოკიდებული.

დევიდ პიმენტელმა და მისმა კოლეგებმა (პიმენტელი და სხვები 1968) პარაზიტოიდი-მასპინძლის კავშირები ოთახის ბუზის და ბუზის ჭუპრის პარაზიტოიდი კრაზანის (ასონია ვიტრიპენის) საშუალებით გამოიკვლიეს (სურ. 25.2). პოპულაციის ერთ ნაწილში, ასონია ბუზის პარაზიტირებას ახდენს. პოპულაცია მუდმივ დონეზეა, ვინაიდან მისი შევსება კრაზანისგან ჯერ კიდევ ხელუხლებელი მარაგიდან ხდება. პარაზიტოიდი კრაზანის შეტევისგან გაქცეული ბუზები პოპულაციიდან ქრებიან, ამიტომ, კრაზანას მხოლოდ ევოლუციურად „პრემიტიული“ მასპინძელი რჩება.

პოპულაციის მეორე ნაწილში, მასპინძელი ბუზების რაოდენობა მუდმივია, მაგრამ ჭუპრიდან გა-



სურ. 25.2. კრაზანა ასონია ოთახის ბუზის ჭუპრის პარაზიტირებას ახდენს

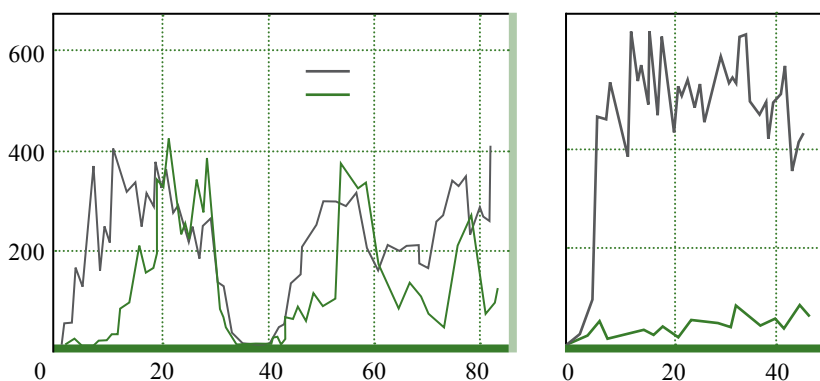
მოსული ბუზები პოპულაციაში რჩებიან და ამიტომ, პოპულაცია კრაზანებისადმი რეზისტული შეიძლება გახდეს. პოპულაციის ნაწილები დაახლოებით 3 წლის განმავლობაში შეინარჩუნეს, რაც ევოლუციური ცვლილებისთვის საკმარისია. ექსპერიმენტის განმავლობაში, პოპულაციის იმ ნაწილში, სადაც ევოლუცია ნებადართული იყო, კრაზანების გამრავლების ტემპი მდებარე მოსული 134 ინდივიდიდან 39-მდე დავარდა, ხოლო მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა 7-4 დღემდე შემცირდა. პარაზიტოიდის პოპულაციის საშუალო ზომა ასევე შემცირდა (1900 კრაზანა არაგანვითარებად სისტემაში 3700 კრაზანასთან შედარებით) და შედარებით მუდმივი გახდა. მიღებული შედეგები ცხადყოფს, რომ ბუზებმა ინტენსიური პარაზიტოზმის პირობებში თავდაცვის დამატებითი უნარები შეიმუშავეს.

პიმენტელმა და მისმა კოლეგებმა პოპულაციის 13 განყოფილებიანი ნაწილები შექმნეს, სადაც ბუზების რაოდენობა თავისუფლად იცვლებოდა. ერთ-ერთი ამგვარი ექსპერიმენტი ერთმანეთთან კონტაქტის არმქონე ბუზებსა და კრაზანებზე ჩატარდა, ხოლო მეორე ექსპერიმენტი ზემოთ აღწერილი განვითარებადი პოპულაციიდან გამოსულ ინდივიდებს შეეხებოდა. პოპულაციის პირველ ნაწილში კრაზანები წარმატებული პარაზიტოიდები იყვნენ და სისტემამ რამდენიმე ძლიერი რხევა განიცადა. პოპულაციის მეორე ნაწილში კრაზანების პოპულაცია მცირე დარჩა, ხოლო ბუზების პოპულაცია დიდი და შედარებით მუდმივი გახდა (სურ. 25.3.) მიღებული შედეგები ამტკიცებს ვარაუდს, რომ ბუზები კრაზანა პარაზიტოიდებისადმი რეზისტულები ხდებიან.

როდესაც ორ სახეობას შორის ევოლუციური კავშირია ანტაგონისტურია, როგორც ეს ზემოთ მოყვანილ მაგალითებში ხდება, მაშინ სახეობები ვარგისიანობას ერთი-მეორის ხარჯზე იმაღლებენ და ევოლუციურ ბრძოლაში ხვდებიან. ბრძოლის შედეგი ევოლუციური ჩიხია, რომელშიც ორივე ანტაგონისტი ერთმანეთის საპასუხოდ ვითარდება ან ევოლუციური ცვლილებისთვის საჭირო გენეტიკური ცვლებადობა

იღევა. ორივე შემთხვევაში, ურთიერთქმედების შედეგი უცვლელი მდგომარეობაა. თუ ერთ-ერთი ანტაგონისტი სწრაფად ვერ ვითარდება, მაშინ ის გადაშენების საფრთხის ქვეშ ექცევა. მუტუალურად დამოკიდებული ორგანიზმების თანაევოლუცია დამატებით, სტაბილურ ადაპტაციებს იწვევს.

თანაევოლუციის ზემოთ მოყვანილ ორ მაგალითში ანუ ევროპულ კურდღელსა და მიქსომას ვირუსს, ასევე ოთახის ბუზსა და მის პარაზიტოიდ ანსონია ვიტრიპენის-ს ურთიერთქმედებისას, ორივე პოპულაცია მეორე პოპულაციის იმ თვისების საპასუხოდ ვითარდება, რომელიც საკუთარ ვარგისიანობაზე ზეგავლენას ახდენს. ევოლუციური გამოცხილი თანაევოლუციაა. ეკოლოგები ტერმინ „თანაევოლუცია“ უფრო ვიწრო გაგებითაც იყენებენ, როდესაც ერთი სახეობა მეორის ადაპტაციის საპასუხოდ საკუთარ ადაპტაციას შეიმუშავებს. შემდეგი მაგალითი ოდნავ განწილია, მაგრამ საკითხში უკეთესად გაგვარკვევს. ჰიენების ყბები და მათი კუნთები მსხვერპლის ძვლების დამტვრევისთვის საკმარისად ძლიერია. ეს ფაქტი ნამდვილად ადაპტაციის ანუ მსხვერპლის შერჩეული ნაწილის ჭამისთვის მომხდარი ცვლილების შედეგია. მიუხედავად ამისა, მტაცებელი და მსხვერპლი თანაევოლუციის ნამდვილად არ განიცდიან, ვინაიდან გაზელის ძვლები საკმარისად არ განვითარებულა, რათა ჰიენის ან ნებისმიერი სხვა მტაცებლის ყბებს გაუძლოს. ჰიენა მსხვერპლის ამ ნაწილს ჭამს და ეს ფაქტია, ხოლო მსხვერპლის ძვლის სტრუქტურა მსხვერპლის გადარჩენას ვერ უზრუნველყოფს ანუ საპასუხო ევოლუციური გამოცხილი არ არსებობს. საპირისპირო მდგომარეობა გვაქვს, როდესაც ბალახისმჭამელი მცენარის თავდაცვის საშუალებას ანუ გამოყოფილ შხამს ანეიტრალებს. ამ შემთხვევაში, თანაევოლუციის უფრო ვიწრო განსაზღვრება მართებულია. ამგვარი შეზღუდული განსაზღვრისას, ეკოლოგებს თანაევოლუციის ერთმნიშვნელოვანი შემთხვევების იდენტიფიკაცია უჭირთ. შეზღუდულ განსაზღვრებას მუტუალიზმის შესახებ მსჯელობისას უკანასკნელ თავში გამოვიყენეთ.



სურ. 25.3. ოთახის ბუზების და პარაზიტოიდი კრაზანა *Nasonia vitripennis*-ის პოპულაციებში 13 უჯრედად დაყოფილ ლაბორატორულ ექსპერიმენტში. ა) საკონტროლო: ბუზებს კრაზანებთან შეხება არ ქონიათ. ბ) ექსპერიმენტული: ბუზები კრაზანის პარაზიტოიზმს 1000 დღეზე მეტია განიცდიან.

25.2 დროითი და სივრცითი მასშტაბის შეფასება მნიშვნელოვანია თანაევოლუციის გაგებისთვის

სახელმძღვანელოში უკვე რამდენჯერმე აღვნიშნეთ, რომ რაიმე ბუნებრივი პროცესის აღქმა დიდწილად პროცესის დაკვირვების დროის და სივრცის შკალაზეა დამოკიდებული. იგივე ხდება თანაევოლუციის პროცესის შემთხვევაში და ეს ფაქტი ეკოლოგებს შორის გაცხოველებულ დისკუსიას იწვევს იმის შესახებ, თუ რა პირობებში ხდება თანაევოლუცია (ტომპსონი 1994).

ეკოლოგების უმეტესობის აზრით, თანაევოლუცია ურთიერთმოქმედ პოპულაციებს შორის ხანგრძლივ კავშირზე მიუთითებს. ეს მოსაზრება ეფუძნება აღქმას, რომლის თანახმად, სპეციალიზაციის მაღალი ხარისხი დროის ხანგრძლივ პერიოდში მომხდარ რეგულაციას საჭიროებს. ამ საკითხს თავის უკანასკნელ ნაწილში შევისწავლით, როდესაც მუტუალიზმს შევხებით. მუტუალიზმის მონაწილეობა პოპულაციებში ხშირად საკმაოდ უცნაური მორფოლოგიური, მოქმედებითი და ფიზიოლოგიური ცვლილებები შეინიშნება. მიუხედავად ამისა, სპეციალიზაციის ევოლუცია დიდ დროს არ საჭიროებს. უფრო მეტიც, სპეციალიზაციის არსებობა თავისთავად თანაევოლუციას არ ნიშნავს.

სპეციალიზაცია და თანაევოლუცია

სახეობების უმეტესობას არსებითი სპეციალიზაცია ახასიათებს და ისინი სხვა სახეობების მხოლოდ შეზღუდულ რაოდენობასთან ურთიერთქმედებენ (ტომპსონი 1994). სამყაროს ბიომრავალფეროვნების ძირითადი მიზეზი სწორედ ფართოდ გავრცელებული სპეციალიზაციაა. ფიტოფაგური (მცენარისმჭამელი ან მწოველი) მწერები, სოკოები, ნემატოდები და ტკიპები სპეციალიზაციის მაღალ დონეს ავლენენ და ეს ჯგუფები მრავალი ეკოსისტემის ფაუნაში დიდი რაოდენობით გვხვდება (ჰოკსოუთი 1991, ტომპსონი 1984, 1994).

სპეციალიზაციის საყოველთაოობა ბუნებაში, კერძოდ, პარაზიტებში, სოკოებსა და ბალახისმჭამელებში, თანაევოლუციის გავრცელებულობაზე მიუთითებს. მიუხედავად ამისა, უფრო ყურადღებით დაკვირვება ცხადყოფს, რომ ასეთი დასკვნა ნაადრევია. სპეციალიზაცია თანაევოლუციური პროცესების შედეგია, თუ ბუნებრივ საზოგადოებებში სახეობების განახლების ნაწილი ანუ შემთხვევითი დაწყვილების შედეგი? მაგალითად, საზოგადოება მცენარის სახეობების შედგება, რომლითაც ორი ბალახის მჭამელი სპეციალიზირებულია იკვებება. ერთი მათგანი მცენარის ფესვების მჭამელი ნემატოდაა, ხოლო მეორე პანანინა, ფოთლების მხვრეტი მწერია. თუ საზოგადოებაში ყლორტის

მხვრეტი და მცენარის მჭამელი მწერი შემოვა, ის მცენარის ყლორტების ხვრეტას მაშინვე დაიწყებს. ამგვარ სახეობებზე დაკვირვებისას ჩანს, რომ ის ძალიან სპეციალიზირებულია და მას მცენარის მხოლოდ რამდენიმე განსხვავებული სახეობის მოხმარება შეუძლია. ამავე დროს, ყლორტის მხვრეტი მწერის არსებობა მასსა და მასპინძელ მცენარეს შორის თანაევოლუციას არ ნიშნავს, ვინაიდან მცენარესა და მწერს შორის რეგულაციური გამოძახილი არ შეინიშნება. ყლორტის მხვრეტი მწერი უბრალოდ გარემოში შედის, სადაც შესაფერისი მასპინძელი მცენარეა. ყლორტის მხვრეტი მწერების წინაშე მდგარი ეკოლოგიური შესაძლებლობები ბუნებაში სავარაუდოდ გავრცელებულია. ამგვარი შესაძლებლობების განხორციელებაში სახეობებს ადამიანის მოქმედება ეხმარება, რომლის საშუალებით ეკოსისტემები წყდება და სახეობები ერთი ადგილიდან მეორეზე გადადის.

თანაევოლუცია და სივრცის შკალა

ურთიერთქმედების მონაწილეებზე დაკვირვება საკმაოდ შრომატევადი პროცესია, ამიტომ ეკოლოგები ყურადღებას ადგილობრივ პოპულაციებზე ამახვილებენ. მუტუალისტებს შორის ადგილობრივი სპეციალიზაციის, ე.წ. პოპულაციური თანაევოლუციის აღმოჩენის შემდეგ გაჩნდა კითხვა: არის თუ არა ურთიერთქმედი სახეობების სპეციალიზაციის ფორმა და ინტენსივობა ყველა გეოგრაფიულ არეალში ერთი და იგივე? თუ ეს ასეა, მაშინ ადგილი სახეობების თანაევოლუციასთან გვაქვს. შეკითხვის ნამდვილი პასუხია არა. ორი სახეობა სხვადასხვა პოპულაციებში სხვადასხვაგვარად ურთიერთქმედებებს, ვინაიდან ბიოტური და აბიოტური გარემო იცვლება. აქედან გამომდინარე, ორ სახეობას შორის ურთიერთქმედება შეიძლება ერთ პოპულაციაში განვითარდეს, ხოლო მეორეში არა. ასევე შესაძლებელია, ურთიერთქმედებაში სპეციალიზაციის ხარისხი განსხვავებული იყოს. ევოლუციური გამოძახილი ორგანიზმის რაიმე განზოგადებულ ტიპზე შეიძლება მოხდეს და არა რაიმე სახეობაზე, რასაც შერეული თანაევოლუცია ეწოდება. ამგვარი გამოძახილი ნაკლებად ძლიერ სპეციალიზაციას და თანაევოლუციურ პარტნიორობის ცვლილებას იწვევს.

ტომპსონმა თანაევოლუციის და სივრცის შკალაზე არსებულ მოსაზრებებს თანაევოლუციაზე და სპეციალიზაციაზე დაკვირვების შედეგად თავი მოუყარა. პირველ რიგში, სახეობათა ურთიერთქმედების შედეგი ყველა ურთიერთქმედი სახეობისთვის ერთი და იგივე არ არის. ბიოტური ურთიერთქმედების შედეგად ასიმეტრიული კონკურენცია შეიძლება გაჩნდეს (იხ. თავი 22), ასევე შესაძლებელია პოპულაციის გამოძახილი შეიცვალოს.

განსხვავებების არსებობის გამო, სახეობათა ურთიერთქმედება ერთ, ადგილობრივ პოპულაციაში

თანაევოლუციას იწვევს, ხოლო მეორეში — არა. მაგალითად, მცენარის გარკვეული სახეობა ფესვისმჭამელი ნემატოდის სახეობების მსხვერპლია და მცენარეც და ნემატოდაც მისისისპის სამ განსხვავებულ საზოგადოებაში გვხვდება. ნიადაგის თვისებები, ტენიანობის რეჟიმები, მცენარის და ნემატოდის საზოგადოების სტრუქტურა სავარაუდოდ განსხვავებულია და მცენარისა და ნემატოდის ურთიერთქმედების შედეგი ასევე განსხვავებული იქნება. თანაევოლუცია ერთ საზოგადოებაში შეიძლება მოხდეს, ხოლო მეორეში — არა. ასევე შესაძლებელია, რომ ნემატოდამ ერთ თანასაზოგადოებაში შემავალ მცენარეზე უმნიშვნელო ზეგავლენა იქონიოს, ვინაიდან თანასაზოგადოებაში მრავალი მონათესავე მცენარე არსებობს, რომლითაც ნემატოდა იკვებება.

სახეობათა ურთიერთქმედების შედეგი პოპულაციებში განსხვავებულია და ამავე დროს, სახეობებში სპეციალიზაციის ხარისხი ერთგვაროვანი არ არის. მაგალითად, ფიტოფაგური მწერი ერთ ტერიტორიაზე მცენარის რაიმე სახეობაზეა სპეციალიზირებული, ხოლო მწერის იგივე სახეობები სხვა ტერიტორიაზე მცენარის ორ სახეობას მოიხმარს. სპეციალიზაცია თავად თანაევოლუციას არ ნიშნავს. აქედან გამომდინარე, სახეობების სპეციალიზაციის ხარისხის ცვლილებას თანაევოლუციურ ლანდშაფტში დამატებითი შტრიხები შემოაქვს.

გამოძახილის ცვლილება „თანაევოლუციის გეოგრაფიულ მოზაიკას“ ქმნის (ტომპსონი). სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, თუ ურთიერთქმედების ლანდშაფტი ზემოთ მოყვანილი ჰიპოთეტური მაგალითის მსგავსია, მაშინ ლანდშაფტის გარკვეულ ადგილებზე ურთიერთქმედების შედეგი თანაევოლუციაა. ამგვარი გეოგრაფიული ცვლილება იწვევს მდგომარეობას, როდესაც სახეობა ლანდშაფტის დონეზე ერთზე მეტ სახეობასთან ერთად ვითარდება.

თანაევოლუციის და სპეციალიზაციის სივრცეში ცვალებადობა სტატისტიკური არ არის. პოპულაციის ურთიერთქმედებების და ფიზიკური გარემო ცვლილება ადგილობრივ გადაშენებას და შემოსვლას იწვევს, რაც ახალ ეკოლოგიურ შესაძლებლობებს და თანაევოლუციისა თუ სპეციალიზაციის ახალ შანსებს ქმნის. აქედან გამომდინარე, თანაევოლუციური გამოძახილის მოძრავე მოზაიკას დროის კომპონენტი აქვს.

ტომპსონის მოდელის თანახმად, რთული, განვითარებული კავშირები სივრცეში დაყოფილ პოპულაციაში უფრო იქმნება, ვინაიდან ურთიერთქმედების სხვადასხვა კომპონენტები ერთ ან სხვა პოპულაციაში ადგილობრივად ჩნდება და კომპონენტებში რთული უფრო, ადაპტაციური კომპლექსები შედის, რაც პოპულაციებს შორის გენის დინებით არის გამოწვეული. ტომპსონის აზრით, მთელი სისტემა მარტივი, ინდივიდუალური საფეხურებისგან შემდგარი რთული სტრუქტურაა.

25.3 თანაევოლუციის მექანიზმად მემოვითარებას განატიკური პროცესი სახელად „გენი გენისთვის“

თანაევოლუციის გენეტიკური საფუძველი ერთი შეხედვით საკმაოდ მარტივია. ერთ-ერთი თანაგანვითარებული სახეობის გარკვეული თვისების გენისთვის სხვა სახეობაში შესაბამისი, თუმცა ანტაგონისტური გენი არსებობს. მაგალითად, თუ ევროპულ კურდღლებს გენეტიკური ფაქტორი აქვთ, რომელიც მიქსომას ვირუსს რეზისტენტულს ხდის, მაშინ ვირულენტურობის აღმდგენი ვირუსული მუტაციები ჩნდება და მათი გადარჩევა ხდება. როგორ მოქმედებს ამგვარი გენეტიკური მექანიზმი თანაევოლუციაში?

მოუდმა ერთაღელიანი, დამატებითი სისტემის მათემატიკური მოდელი შექმნა (1958). მოუდის მოდელი მარცვლელი კულტურის და ჟანგას სისტემას ეფუძნება. მცენარეებსა და მათ სოკოვან პარაზიტებს შორის ურთიერთქმედებები გენურ თანაევოლუციას ამტკიცებს (ტომპსონი 1994). მოდმა დაუშვა, რომ მცენარესა და პარაზიტს შორის ხანგრძლივი ევოლუციური კავშირი არსებობს და ის ორი საპირისპირო სელექციურ მოქმედებას, კერძოდ მასპინძლიდან პარაზიტზე და პარაზიტიდან მასპინძელზე მოქმედ სელექციას მოიცავს. იგივე მოსაზრება მე-7 თავში გამოვთქვით, როდესაც ორგანიზმების ბიოტურ გარემოზე გამოძახილებს შევისწავლიდით, თუმცა მაშინ არ დაგვიშვია, რომ გამოძახილი მხოლოდ ერთ ალელს მოიცავს. მოუდის აზრით, მასპინძელსა და პარაზიტს შორის ურთიერთქმედება საბოლოო ჯამში წონასწორობას იწვევს. რა თქმა უნდა, პათოგენში ახალი ვირულენტური გენის ან მასპინძელში ახალი რეზისტენტული გენის შემოსვლისას წონასწორობა ირღვევა. მაშასადამე, თანაგანვითარებული სისტემების სტაბილურობა თითოეულ პოპულაციაში გენოტიპების მუდმივობაზეა დამოკიდებული.

გენური თანაევოლუციის უფრო თანამედროვე მოდელი გამომწვევ-რეცეპტორის მოდელია (კინი და სხვები 1990, დე ვიტი 1992, ტომპსონი და ბარდონი 1992). მოუდის მოდელის მსგავსად, ეს მოდელიც მცენარისა და მისი პარაზიტის დახმარებით შეიქმნა. მცენარე-პარაზიტის სისტემა მენდელის გენეტიკას ემყარება, რომელშიც მცენარის ერთ ქრომოსომაში პარაზიტისადმი რეზისტენტულობის, დომინანტური ალელი და რეცესიული რ ალელია. პარაზიტს დომინანტური, ვირულენტურობის V ალელი და რეცესიული ვ ალელი გააჩნია (ცხრილი 25.1). V ალელის მქონე პარაზიტები (VV ან Vv გენოტიპის) გამომწვევები არიან, რომელსაც ლ ალელის მქონე მცენარეები პოულობს (RR ან Rr გენოტიპის). რეზისტენტულობის მისაღწევად, ურთიერთქმედებაში R და V გენი უნდა შედიოდეს. მაშასადამე, vv გენოტიპის მქონე პარაზიტები მცენარის ნებისმიერ გენოტიპში (RR, Rr ან rr) ვირულენტური იქნება, რადგან V ალელი არ არსებობს. V ალელის პოპულაციაში არსებობა გამოწვეულია იმით, რომ ვირულენტურობა და რეზისტენტულობა მასპინძლის

ცხრილი 25-1 ერთქრომოსომიან, გენურ ურთიერთქმედებაში გენოტიპებს შორის შეთავსებადობა

პათოგენის გენოტიპი	მასპინძლის გენოტიპი	
	RR	rr
VV	რეზისტენტული	შეთავსებადი
vv	შეთავსებადი	შეთავსებადი

გენეტიკურ ფაქტორებზეა დამოკიდებული. ამ მოდელის მართებულობას სასოფლო-სამეურნეო მარცვლეულ მცენარეებსა და მათ პარაზიტებზე დაკვირვება ამტკიცებს, თუმცა სხვა სახის ორგანიზმებში ამგვარი მექანიზმების არსებობა არ დამტკიცება (ტომპსონი 1994).

25.4 ორგანიზმები სხივად ქმნიან მუტუალისტურ (სიმბიოზურ) ურთიერთობებს

ჩვენ თანაევოლუციის შესწავლისას ძირითად აქცენტს მუტუალიზმზე ვაკეთებთ. მუტუალიზმი ორი სახეობის ურთიერთქმედებაა, როდესაც ორივე სახეობა სარგებელს იღებს. მუტუალიზმის სამი ტიპი არსებობს: ტროფიული მუტუალიზმი, თავდაცვითი მუტუალიზმი და გაბნევის მუტუალიზმი. ზოგჯერ მუტუალისტებს შორის კავშირის შედეგად სახეობები ერთმანეთზე ხდება დამოკიდებული და ასეთ მდგომარეობას იძულებით მუტუალიზმს ვუწოდებთ. სხვა ტიპის მუტუალიზმს ნებაყოფლობითი მუტუალიზმი ეწოდება, ვინაიდან პარტნიორები ერთმანეთის გარეშეც მშვენივრად გაძლებენ. იძულებითი მუტუალიზმი თანაევოლუციის შესანიშნავ მაგალითს გვაძლევს (ბუშე და სხვები 1982, იანცენი) და მომდევნო პარაგრაფებში ამგვარ კავშირებს დეტალურად შევისწავლით. თავდაპირველად, მუტუალისტური კავშირის სამი ტიპი განვიხილოთ.

ტროფიული მუტუალიზმი

ტროფიული მუტუალიზმი ჩვეულებრივ მოიცავს პარტნიორებს, რომლებიც დამატებით ენერგიას და საკვებ ნივთიერებებს ერთმანეთისგან იღებენ. აქედან გამომდინარეობს ტერმინი „ტროფიული“. ტროფიული მუტუალიზმის მაგალითია ლიქენების შემქმნელი სოკოების და წყალმცენარეების გაერთიანებები (თავი 1), ასევე მიკორიზის შექმნელი სოკოების და მცენარის ფესვების გაერთიანებები (თავი 12) და ფესვის აზოტ-

მაფიქსირებელი კვანძების შემქმნელი ბაქტერია ლჰი-ზობიუმ და მცენარის ფესვების გაერთიანებები (თავი 11). ტროფიული მუტუალიზმისას, ყოველი პარტნიორი ენერგიის ან საკვების ნივთიერების შეზღუდულ რაოდენობას მეორეს გადასცემს, რომელ ინდივიდსაც ამ პროდუქტის მოპოვება თავად არ შეუძლია. ლჰი-ზობიუმ ნიადაგიდან მოლეკულურ აზოტს (2) იღებს, თუმცა ამისთვის საჭირო ენერგიის მისაღებად მცენარიდან მონოდებული კარბოჰიდრატები სჭირდება. ძროხების და სხვა ჩლიქოსანი ცხოველების ფაშვში ჩაბუდებული ბაქტერია მცენარის ბოჭკოებში ცელულოზას ამუშავებს, ხოლო თავად ძროხის ფერმენტებს ამის გაკეთება არ შეუძლია. ძროხა სარგებელს იღებს, ვინაიდან ის ბაქტერიით გადამუშავებულ პროდუქტს იღებს და ნივთიერებათა ცვლაში იყენებს. ბაქტერია სარგებელს იღებს, ვინაიდან მას საკვები თბილ, ქიმიურ რეგულირებად გარემოში მიეწოდება, რაც მისთვის ოპტიმალურია.

ტროპიკული ჯგუფის Attinae-ს ჭიანჭველები ფოთლებს ჭრიან და მიწისქვეშა ბუდეებში ჩააქვთ, სადაც ისინი სოკოების სახეობებს მოიხმარენ. ფოთლისმჭრელი ჭიანჭველებისთვის სოკოები კვების ერთადერთი წყაროა. ჭიანჭველები სოკოს საბინადრო პირობებსაც უქმნიან, რადგან სოკოებს სხვაგან ცხოვრება არ შეუძლიათ. მაშასადამე, ორგანიზმები ერთმანეთზე სრულად არიან დამოკიდებულნი. ამგვარი მუტუალისტური კავშირები ძალიან სტაბილურია და ეს განსაკუთრებით კარგად მომხმარებელი-რესურსის ურთიერთქმედებასთან შედარებისას ჩანს (იხ. თავი 20), ვინაიდან ორივე პარტნიორი თანამშრომლობს და ერთმანეთის სარგებელზე ზრუნავს. გენეტიკურმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ ზოგიერთი ამგვარი კავშირი სათავეს 20 მილიონი წლის წინ და უფრო ადრეც იღებს (არმბრასტერი 1992).

თავდაცვითი მუტუალიზმი

თავდაცვითი მუტუალიზმი მოიცავს სახეობებს, რომლებიც საკვებს ან თავშესაფარს პარტნიორისგან იღებენ და სანაცვლოდ მათ ბალახის მჭამელებისგან, მტაცებლებისგან ან პარაზიტებისგან იცავენ. მაგალითად, ზღვის სისტემაში შემავალი ზოგიერთი თევზი და კრევეტი თევზის სხვა სახეობის კანს და ლაყურებს პარაზიტებისგან ასუფთავებს. გამწმენდები პარაზიტებით იკვებებიან და სარგებელს იღებენ, ხოლო განმწმენდი თევზი პარაზიტებისგან თავისუფლდება. ასეთ კავშირებს ხშირად განმწმენდის სიმბიოზი ეწოდება და კარგად ვითარდება სუფთა, თბილ ტროპიკულ წყლებში, სადაც ბევრ განმწმენდს გამორჩეული შეფერილობა აქვს და სხვა თევზები მისკენ მიიწვიან. როგორ მოსალოდნელია, მტაცებელი თევზის რამდენიმე სახეობა განმწმენდის იმიტაციას ახდენს და როდესაც მას სხვა თევზი მიუახლოვდება, განმწმენდის ნაცვლად თავს ესხმის.

გაბნევის მუტუალიზმი

გაბნევის მუტუალიზმი მოიცავს ცხოველებს, რომლებსაც ყვავილებიდან მტვერი გადააქვთ და სანაცვლოდ ნექტარს იღებენ ან თესლი გავრცელების შესაფერის არეალში გადააქვთ და სანაცვლოდ თესლის შემცველ ნაყოფს ჭამენ. გაბნევის მუტუალიზმი ახლოს მოზინადრე პარტნიორებს იშვიათად მოიცავს. თესლის გაბნევის მუტუალიზმი სპეციალიზებული არ არის და მაგალითად, ფრინველის ერთი სახეობა მრავალი სახეობის ნაყოფს ჭამს, ხოლო ერთი სახეობის ნაყოფს მრავალი სახეობის ფრინველი ეტანება. მცენარისა და დამმტვერავების კავშირი უფრო შეზღუდულია, ვინაიდან მცენარეს სჭირდება, რომ ყვავილის დამმტვერავმა მტვერი იგივე სახეობის სხვა მცენარეზე გადაიტანოს. მცენარის დამმტვერვასთან დაკავშირებული სპეციალიზაციები დიდი ხნის განმავლობაში შეინაწევება და ამ საკითხს უფრო დეტალურად 25.7 პარაგრაფში ჩავუღრმავებთ.

25.5 მრავალი მუტუალისტური ურთიერთობა განვითარდა ჭიანჭველებსა და სხვა ორგანიზმებს შორის

ჭიანჭველებსა და სხვა ორგანიზმები მრავალი საინტერესო მუტუალისტური კავშირები არსებობს. ჩვენ უკვე ვახსენეთ ფოთლისმჭრელ ჭიანჭველებსა და სოკოებს შორის არსებული ტროფული მუტუალიზმი. ამჯერად მუტუალიზმს უფრო დეტალურად შევისწავლით და რამდენიმე კარგად ცნობილ მაგალითსაც მოვიყვანთ.

ჭიანჭველები და თავდაცვითი მუტუალიზმი

დანიელ იანცენმა (1966, 1967) ჭიანჭველების რამდენიმე სახეობასა და ცენტრალურ ამერიკაში გავრცელებულ, ეკლიან აკაციებს შორის დამოკიდებულება აღმოაჩინა, რაც თანავეოლუციის შედეგის შესანიშნავი მაგალითია. აკაცია ჭიანჭველებს საკვებს და დაბუდების ადგილებს აძლევს, ხოლო ჭიანჭველები მცენარეს ბალახის მჭამელი მწერებისგან იცავენ. ხარისრქიან აკაციას (ცაცია ცორნიგერა) რქების მაგვარი ეკლები აქვს. ეკლები ხით არის დაფარული, ხოლო შიგთავსი მსუბუქი გულგულით არის ამოვსებული (სურ. 25.4). შეუდომყრმეხ ფერრუგინეა-ს სახეობის დედა ჭიანჭველა აკაციაში კოლონიის დაარსებისთვის ერთ-ერთ მოზრდილ ეკალს ხვრეტს და შიგთავსს ასუფთავებს, სადაც ის კვერცხს დებს. აკაცია ჭიანჭველებს იფარებს და ამავე დროს ნახშირწყლებიდან მდიდარ საკვებს აწვდის. საკვებ ფოთლებში შემავალი ნექტარი, ასევე ფოთლის წვერებზე არსებული ცილებია (სურ. 25.5). კოლონიის ზრდასთან ერთად, მცენარის

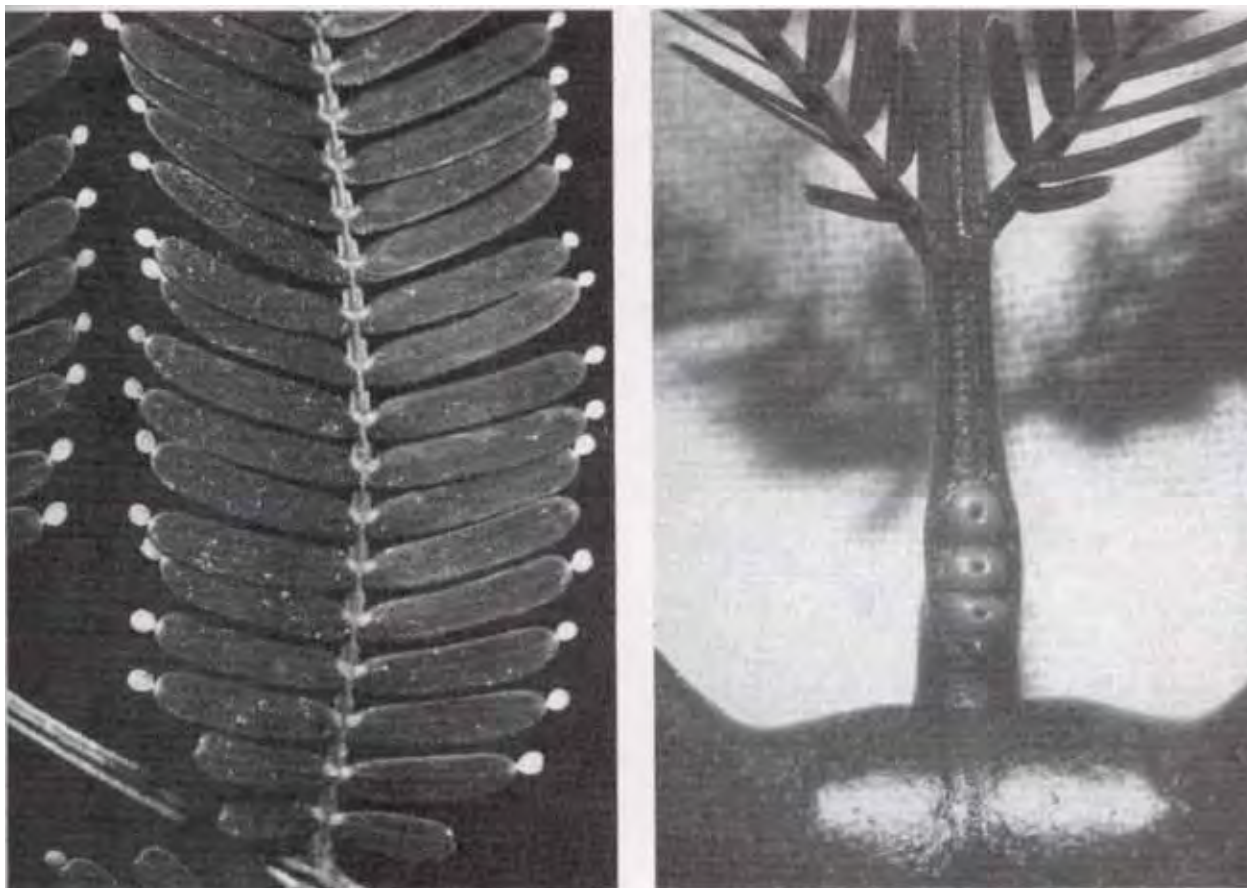
რის სულ უფრო მეტი ეკალი ივსება. კოლონიას წელიწადში ათასობით მუშა ემატება და მათი რაოდენობა ათიათასობით განისაზღვრება. ჭიანჭველების დაახლოებით 1/4 ნებისმიერ დროს კოლონიის გარეთ იმყოფება, საჭმელს აგროვებს და აკაციას ბალახისმჭამელი მწერებისგან იცავს. სეუდომყრმეხ-სა და აკაციას შორის კავშირი იძულებითია, ვინაიდან ჭიანჭველას და აკაციას ერთმანეთის გარეშე არსებობა არ შეუძლიათ. ჭიანჭველების და აკაციის სხვა გაერთიანებები ნებაყოფლობითია, ვინაიდან ორივე მათგანი ერთმანეთისგან სარგებელს იღებს, თუმცა დამოუკიდებლად არსებობაც შეუძლია. ჭიანჭველების დაცვას მოკლებული აკაციები მომწამვლელ ნივთიერებას გამოყოფს და ფოთლებს ბალახისმჭამელებისგან იცავს (რერი და სხვები 1973).

იანცენმა აკაციის ზრდასა და სიცოცხლისუნარიანობაზე ჭიანჭველების ზეგავლენის გაგება მოინდომა, რისთვისაც აკაციის ახლად გამოტანილ ტოტებზე ჭიანჭველები არ მიუშვა და მათი ზრდის ტემპი ჭიანჭველებიანი ტოტებისას შეადარა. ერთ-ერთი ამგვარი ექსპერიმენტი სამხრეთ მექსიკაში ჩატარდა და 10 თვის შემდეგ აღმოჩნდა, რომ ჭიანჭველების გარეშე დარჩენილი ტოტის წონა ჭიანჭველებიანი ტოტის 1/10-ზე ნაკლებია, ფოთლების რაოდენობა ორჯერ და მეტჯერ ნაკლებია, ხოლო ეკლების რაოდენობა სამჯერ და მეტჯერ მცირეა.

ჭიანჭველებსა და აკაციებს შორის არსებულ მუტუალიზმს ორივე სახეობის ადაპტაცია ახლავს თან, რაც მათი გაერთიანების წარმატებულობას ამაღლებს. მაგალითად, სეუდომყრმერ დღე და ღამე აქტიურია და მასასაღამე, აკაცია მუდმივად დაცულია. გარდა ამისა,



სურ. 25.4. ცაცია ჰინდსი-ს ეკლები. ცორნიგერა-ს მსგავსად წაგრძელებულია და გულგულით არის სავსე, რომელსაც ჭიანჭველები ბუდის გასაკეთებლად თხრიან. ჭიანჭველებისგან თავისუფალი აკაციის ეკლები სურათზე მარცხნივ არის გამოსახული.



სურ. 25.5. ცაცია ცოლლინსიი-ს ფოთლები . ცორნიგერა-ს მსგავსად ჭიანჭველებს საკვებს აძლევს. ა) ფოთლის წვერებზე ცილები გვაქვს, ხოლო ბ) ფოთოლში - ნექტარი.

ჭიანჭველებს კრაზანების მსგავსი ნესტარი აქვთ და ხერხემლიან ბალახისმჭამელებს საჭიროებს შემთხვევაში კბენენ. ამავე დროს, ჭიანჭველები მცენარეს კონკურენტებსაც აცილებენ, ვინაიდან მასპინძელ მცენარესთან ახლოს ამოსულ ამონაზარდებს, ასევე სხვა მცენარეების დაკიდულ ტოტებს და ლერწებს უტევენ. აკაცია საპასუხოდ ფოთლებს მთელი წლის განმავლობაში ინარჩუნებს და ჭიანჭველებს საკვები მუდმივად აქვთ. ჭიანჭველის და აკაციის კავშირი ორივე სახეობას სარგებელს აძლევს და ორივე მათგანის სპეციალიზირებული ადაპტაცია თანაევოლუციის კარგი მაგალითია, რომელიც ორ სახეობას შორის ხანგრძლივი ევოლუციურ კავშირის შედეგად ჩამოყალიბდა.

იგივე მდგომარეობა გვაქვს, როდესაც ჭიანჭველები მცენარის ტილებს და ლეაფჰოპერებს მტაცებლებისგან იცავენ და შედეგად „თაფლიან ცვარს“ იღებენ (ვეი 1963, ბაკლი 1987). ს.მ. ბრისტოუმ (1984) ნიუ იორკის შტატში გავრცელებულ ვერნონიაზე (ვერნონია ნოვებორაცენსის) მობინადრე მცენარის ტილებზე და ლეაფჰოპერებზე ექსპერიმენტი ჩაატარა. მცენარის ტილები (Aphis) პატარა ზომის, უძრავი არსებებია და მცენარის ყვავილედეზე მჭიდრო კოლონიებს

ქმნიან (იხ. სურ. 24.2). ვერნონიაზე უფრო დიდი ზომის ლეაფჰოპერ უბლილია-ც ბინადრობს, რომელიც ფოთლებიდან წვენს წოვს. ამ მწერებზე ჭიანჭველის სამი სახეობა ზრუნავს. ერთი მათგანი თაპინომა-ს გვარის წარმომადგენელი, პატარა ზომის (2-3მმ) და მრავალრიცხოვანია. დანარჩენი ორი (ყრმიცა) უფრო დიდი ზომის (4-6მმ) და აგრესიული, მაგრამ ნაკლებად გავრცელებულია. ჭიანჭველის ორი გვარი ერთი და იგივე მცენარეზე იშვიათად გვხვდება.

თაპინომა-ს არსებობა მცენარის ტილის კოლონიების სიცოცხლისუნარიანობას ამაღლებს, მაგრამ ლეაფჰოპერების სიცოცხლისუნარიანობაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს. მოზრდილი ყრმიცა ლეაფჰოპერებს იცავს, თუმცა მცენარის ტილების მტაცებლებისგან დაცვის საქმეში ნაკლებად ეფექტურია. სადაც ბრისტოუმ ჭიანჭველის ორივე სახეობა გამოიკვია, მტაცებლების რაოდენობამ ძალიან მოიმატა, ხოლო ლადე-ბირდ ხოჭოს მტაცებლობა ლეაფჰოპერზე ყრმიცა-მ და შედარებით ნაკლებად თაპინომა-მ წარმატებით გააუწეებელყვეს.

აღწერილ სისტემას თანაევოლუციის ყველა ელემენტი აქვს, თუმცა ნათელი არ არის, ჩამოყალიბდა თუ არა ჭიანჭველის და თანაბარფრთიანების ადაპ-

ტაციები ერთმანეთის პასუხად. მცენარიდან წვენი მწოველი მწერების უმეტესობა დიდი მოცულობით ექსკრემენტს გამოყოფს, საიდანაც ისინი ყველა საკვებ ნივთიერებას არ ან ვერ იღებენ. აქედან გამომდინარე, თაფლიანი ცვრის წარმოქმნა კვებას უფრო ასახავს, ვინაიდან ადაპტაციის უნარს. ჭიანჭველები გაუმაძღრები არიან და ნებისმიერ მწერს უტევენ. აქედან გამომდინარე, მცენარის ტილების და ლეაფ-ჰოპერ-ების დაცვას სპეციალური ადაპტაცია არ ჭირდება. სხვადასხვა გვარის ჭიანჭველები თაფლიანი ცვრის სხვადასხვა წყაროს უკეთესად იცავენ, თუმცა ამის მიზეზი უბრალოდ ზომებსა და აგრესიის დონეებს შორის სხვაობაა, რაც გარემო ფაქტორებით არის გამოწვეული.

რატომ არ ჭამენ ჭიანჭველები მცენარის ტილებს და ლეაფჰოპერ-ებს? ეს შეზღუდვა, სავარაუდოდ, ჭიანჭველისა და თანაბარფრთიანის მუტუალიზმის ხელისშემწყობი თვისებით არის გამოწვეული. შეზღუდვა მცენარის სტრუქტურების, მაგალითად ყვავილების ან ნექტარის, დამცველი ჭიანჭველების საერთო თვისების გაგრძელება შეიძლება იყოს (იხ. სურ. 25.5). მაშასადამე, სისტემაში სპეციფიკური ურთიერთქმედებები გვხვდება და თანავეოლუციის დამტკიცებისთვის ეს საკმარისი არ არის.

ჭიანჭველის და მცენარის თავდაცვითი მუტუალიზმის კიდევ ერთი მაგალითია ტროპიკულ და ზომიერი კლიმატის რეგიონში ფართოდ გავრცელებული, ლობელია-ს გვარის მცენარე. ობელია-ს ზოგიერთ სახეობას ექსტრაფლორალური სანექტრე აქვს, რომელიც ყვავილის გარეთ მდებარეობს და ნექტარს წარმოქმნის. ამგვარი სანექტრეები ჭიანჭველებს მიიზიდავს, რომლებიც შაქრით მდიდარი ნექტრით იკვებებიან და ამავე დროს მცენარეს ბალახისმჭამელებისგან იცავენ.

ჭიანჭველები და გაბნევის მუტუალიზმი

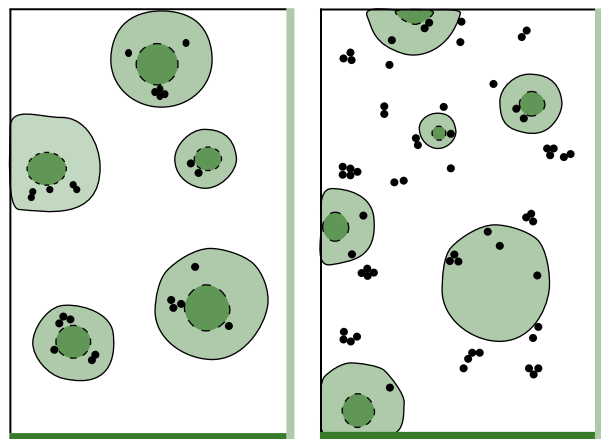
სამხრეთ აფრიკის კეიპის რეგიონში ჭიანჭველები-სა და მცენარის მუტუალიზმი გვხვდება და ჭიანჭველების ადაპტაციის მნიშვნელობაზე მიუთითებს. როტეაცაე-ს ოჯახის რამდენიმე სახეობის მცენარეს ხორციანი, საჭმელად ვარგისი სტრუქტურები აქვს, რომელსაც ელაიოსომა ეწოდება. ავსტრალიური მცენარეების ელაიოსომები 25.6 სურათზეა ნაჩვენები. ჭიანჭველები თესლს იღებენ და მიწისქვეშა ბუდეებში ჩააქვთ, სადაც ელაიოსომებს ჭამენ. ჭიანჭველებს თავად თესლის ჭამა არ შეუძლიათ, ამიტომ ის მიწისქვეშა ან დედამიწის ზედაპირზე რჩება. თესლის გაბნევის ზოგიერთი ადგილი განაყოფიერებისა და ამონაზარდის ჩამოყალიბებისთვის ვარგისია (იხ. ბერგი 1975, ცალკვერი და ბიტი 1978). ბუჩქნარიან გავრცელების არეალებში მცენარის მრავალი სახეობა მხოლოდ მაშინ ნაყოფიერდება, როდესაც ტერიტორიაზე ხანძარი



სურ. 25.6. ავსტრალიური მცენარეების ა) ენენდია რუბიცუნდა-ს და ბ) აყერია ვიცოსა-ს ჭიანჭველების მიერ გაბნეული თესლი. ელაიოსომა საჭმელად გამოსადეგი და ღია შეფერილობისაა.

ჩნდება, ხოლო განაყოფიერებული თესლი სწორედ მიწისქვეშა, ჭიანჭველების ბუდეებშია დარჩენილი.

არგენტინულმა ჭიანჭველამ *ორიდომერმერს ჰუმილის* ბუჩქნარიან ადგილებში დაბინავდა და ნაკლებად აგრესიული ჭიანჭველები განდევნა. *ორიდომერმერს* თესლს ბუდეში კი არ ინახავს, არამედ ელაიოსომებს დედამიწის ზედაპირზე აგდებს და მასზე თესლს ყრის. ბონდმ და სლინგსბი (1984) აღმოაჩინეს, რომ იმეტეს-ის ერთი სახეობის ხანძრის შემდგომი განაყოფიერება *ორიდომერმერს ჰუმილის*-ის საბინადრო ადგილებში მკვეთრად შემცირდა (სურ. 25.7). თუ არ-



სურ. 25.7. იმეტეს ცუცულლატუს-ის ამონაზარდების ხანძრის შემდგომი გაბნევა ა) *Iridomyrmex*-ის არსებობისას და ბ) მის გარეშე. მცენარეების მიწისზედა და მიწისქვეშა ნაწილების სიგრძე წრეებით და შეფერილობით არის გამოსახული. *Iridomyrmex*-ის არსებობისას, ჭიანჭველები იმეტეს-ების თესლს მთელს გავრცელების არეალში აბნევენ.

გენეტიკული ჭიანჭველა არსებობას განაგრძობს, მაშინ კეიპის ბუნებრივი ფლორის უმეტესობა გაქრება, ვინაიდან თესლის მიწისქვეშა მარაგი ამოიწურება. ს. ტემპლის (1977) ვარაუდით, მავრიტიუსის კუნძულზე ხე ჩალვარია მაჯორ-ის გადაშენება დაახლოებით 300 წლის წინ დრონტის გადაშენებას მოყვა, ვინაიდან დრონტი ერთადერთი სახეობა იყო, რომელსაც ჩალვარია-ს თესლის გაბნევა შეეძლო.

ჭიანჭველების ადაპტაციები თესლის გაბნევის უნარზე ზეგავლენას ახდენს, თუმცა ადაპტაციები თავად მცენარეზე ევოლუციურად დამოკიდებული შეიძლება არ იყოს. თესლის გაბნევაზე ორიენტირებული ჭიანჭველები ყველაფერს ჭამენ და მათი მოქმედება იმეტეს-ების და მისი მონათესავე მცენარეებისგან დამოუკიდებლად ჩამოყალიბდა. მცენარეები უბრალოდ იყენებენ ჭიანჭველების თვისებას.

25.6 ცვლილებას მცენარეთა დამცავი ქიმიური გენეტიკური საფუძველი აქვს

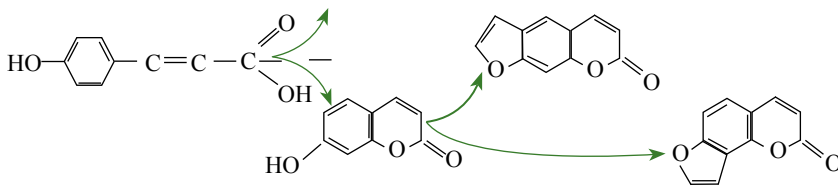
მცენარეების თავდაცვისთვის განკუთვნილი ქიმიური ნივთიერებების განსხვავებულობა გენეტიკური ცვლილებების შედეგია, განსაკუთრებით მაშინ, როდესაც ბიოქიმიური სინთეზის მიმართულება და მასზე პასუხისმგებელი ფერმენტები ცნობილია. მ. ბერენბაუმმა (1978, 1981, 1983) პეპლებისა და ქოლგისებრი მასპინძელი მცენარეების კავშირის ელემენტები თანავოლუციის კონტექსტში განიხილა. ქოლგისებრი მცენარეები ბევრ მომწამვლელ ქიმიურ ნივთიერებას გამოყოფენ და მათ შორის ყველაზე უფრო ფურანოკუმარინი. ამგვარი ქიმიური ნივთიერებების ბიოსინთეზი (სურ. 25.8) პარაკუმარინული მჟავიდან (ლიგნინის წინამორბედი, ყველა მცენარეში გვხვდება) ჰიდრომჟავაკუმარინებამდე გრძელდება. ფურანოკუმარინის წრფივი და კუთხური ფორმა აქვს და ჰიდრომჟავაკუმარინებიდან ფერმენტული რეაქციის საშუალებით მიიღება. პარაკუმარინული მჟავიდან ჰიდრომჟავაკუმარინებამდე მისვლის ბიოსინთეზისას მომწამვლელობა მატულობს. ჰიდრომჟავაკუმარინის გარკვეული ბიოლოგიური თვისებები აქვს. წრფივი ფურანოკუმარინი პირიმიდინის საფუძველს ებმება და ულტრაიისფერი სინათლით დასხივებისას dnm-ს კვეთს. კუთხური ფურანოკუმარინები ზრდასა და გამრავლებასთან არის დაკავშირებული, თუმცა მისი მოქმედების მექანიზმები ჯერ გარკვეული არ არის. პარაკუმარინის მჟავა მცენარეების სულ მცირე, 1000 ოჯახშია გავრცელებული. ბერენბაუმმა (1983) მხოლოდ 31 ოჯახი მოიყვანა, სადაც ჰიდრომჟავაკუმარინები გვხვდება. წრფივი ფურანოკუმარინები (LFC) მცენარის მხოლოდ 8 ოჯახში გვხვდება და ფართოდ მხოლოდ ორში, კერძოდ მბელლიფერაე და ლუტაცეაე ოჯახებში გვხვდება. კუთხური ფურანოკუმარინები (AFC) ეგუმინოსაე-ს ორ გვარში და მბელლიფერაე-ს ათ გვარში გვხვდება.

ბერენბაუმმა (1981) ქოლგისებრი ბალახები ნიუ იორკის შტატში შეისწავლა. ზოგიერთ ამგვარ მცენარეში (განსაკუთრებით დაბალი დონის ულტრაიისფერი გამოსხივების და ტყიან ადგილებში მზარდ მცენარეებში) ფურანოკუმარინები არ არსებობს, სხვები მხოლოდ წრფივ ფურანოკუმარინებს შეიცავს, ხოლო ზოგიერთში როგორც წრფივი, ასევე კუთხური ფურანოკუმარინი შედის. ბერენბაუმმა ამგვარი მცენარეებიდან ბალახისმჭამელი მწერები შეაგროვა და დაასკვნა, კუთხური და წრფივი ფურანოკუმარინების შემცველ მცენარეებს მწერების უფრო დიდი რაოდენობით სახეობა ერჩის, ვიდრე მხოლოდ წრფივი ფურანოკუმარინის შემცველ ან საერთოდ მისგან თავისუფალ მცენარეებს. AFC/LFC მცენარეების ბალახისმჭამელები კვების უკეთესი სპეციალისტები არიან და მცენარეების მხოლოდ სამ გვარში გვხვდებიან და ისინი AFC/LFC მცენარეებზე აღმოჩენილ რამდენიმე გენერალისტის რაოდენობაზე და LFC ან ფურანოკუმარინებისგან თავისუფალი მცენარეების ბალახისმჭამელების რაოდენობაზე მეტია.

წრფივი და განსაკუთრებით კუთხური ფურანოკუმარინები ბალახისმჭამელი მწერების უმეტეს სახეობას აფრთხობს, მაგრამ ზოგიერთი გვარი ამ ქიმიურ ნივთიერებებს ეგუება. ბერენბაუმმა (1983) ამასთან დაკავშირებით თანავოლუციის ძლიერი შემთხვევა მოიყვანა. ჰიდრომჟავაკუმარინების, წრფივი და კუთხური ფურანოკუმარინების ტაქსონომიური გავრცელება ცხადყოფს, რომ LFC-ს შემცველი მცენარეები ჰიდრომჟავაკუმარინების შემცველი მცენარეების ქვესიმრავლეა, ხოლო AFC-ების შემცველი მცენარეები LFC-ს შემცველი მცენარეების კიდევ უფრო პატარა ქვესიმრავლეა. ამგვარი დასკვნა ჰიდრომჟავაკუმარინებიდან LFC და AFC-ებამდე მისვლის თავდაცვითი პროგრესის ევოლუციურ შედეგთან შესაბამისობაშია. გარდა ამისა, LFC-ს შემცველ მცენარეებზე სპეციალიზებული მწერები მიეკუთვნება ჯგუფებს, რომლებიც ჰიდრომჟავაკუმარინების შემცველი მცენარეებით იკვებებიან, ხოლო AFC-ს შემცველ მცენარეებზე სპეციალიზებული მწერების ჯგუფები LFC-ს შემცველი მცენარეებით იკვებებიან. მწერების ფილოგენური კავშირები მასპინძლის მცენარის მოხმარების ისტორია შესაბამისობაში არ არის, მაგრამ მწერების ტაქსონომიური გავრცელება ერთობლივად ჩამოყალიბებული სისტემის არსებობაზე მიუთითებს.

25.7 მცენარეთა და ცხოველთა მუტუალიზმის ყველაზე გავრცელებული ფორმა არის დამცვერვა

ზოგიერთი მცენარე ქარით იმტვერება და მათი მტერის მარცვლები იგივე სახეობის ინდივიდების ყვავილებზე შემთხვევით ხდება. თუ ტერიტორიაზე ბევრი სახეობა ერთად ბინადრობს ან ინდივიდებს შორის მცირე მანძილია, მაშინ ქარით დამტვერვა



სურ. 25.8. ფურანოკუმარინების ბიოსინთეზის მიმართულება. თითოეულ ეტაპს განსხვავებული ფერმენტი აკონტროლებს.

ეფექტური არ არის. სხვადასხვა ცხოველები, მათ შორის მწერები, ფრინველები, ღამურები და სხვა ძუძუმწოვრები, ყვავილის მტვრით და ნექტარით იკვებებიან, ასევე ზეთს ან ნელსურნელებას აგროვებენ, კვერცხს დებენ და წყვილდებიან. მთელი ამ პროცესის განმავლობაში, ცხოველებს მტვერი ერთი ყვავილიდან მეორეზე გადააქვთ. მცენარის და დამმტვერავის კავშირი თავდაპირველად მომხმარებლის და რესურსის ურთიერთქმედების მსგავსი იყო. მტვერი შესანიშნავი საჭმელია, ხოლო ყვავილის კვერცხუჯრედი, სადაც თესლი ვითარდება, მწერის მატლისთვის კარგი თავშესაფარია. სრულად მოხმარების შედეგადაც კი მტვრის რაღაც ნაწილი მცენარეებს შორის მოძრაობს.

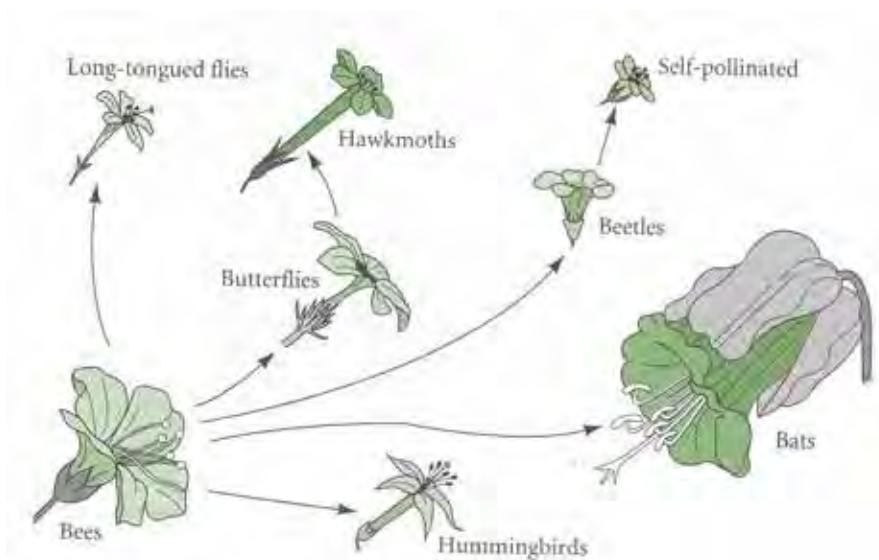
ევოლუციის განმავლობაში ფლორის სტრუქტურა იცვლება, რათა მტვრის გადაცემა უფრო ნაყოფიერი გახდეს. ცვლილებების დიდი ნაწილი ნექტარს ეხება, რომელიც მცენარისთვის საკმაოდ ეკონომიური საწარმოებელია. ცვლილება შეიძლება იყოს მაგალითად ყვავილის ნაწილების იმგვარი განლაგება, რომ მტვერი ცხოველის სხეულზე გადავიდეს (სურ. 25.9). ყვავილის სტრუქტურა სულ უფრო სპეციალიზებული ხდება და ცხოველების ნაკლები რაოდენობა ახერხებს მტვრიანასთან შეხებას და სხვა ყვავილების დინგზე მტვრის გადატანას. აქედან გამომდინარე, ყვავილის

მორფოლოგია მტვრის გადატანისთვის გამოსადეგი ცხოველების რაოდენობას ამცირებს და მტვრის გადატანის წარმატებულობას ზრდის.

ორქიდების დამმტვერვა ფუტკრის მიერ

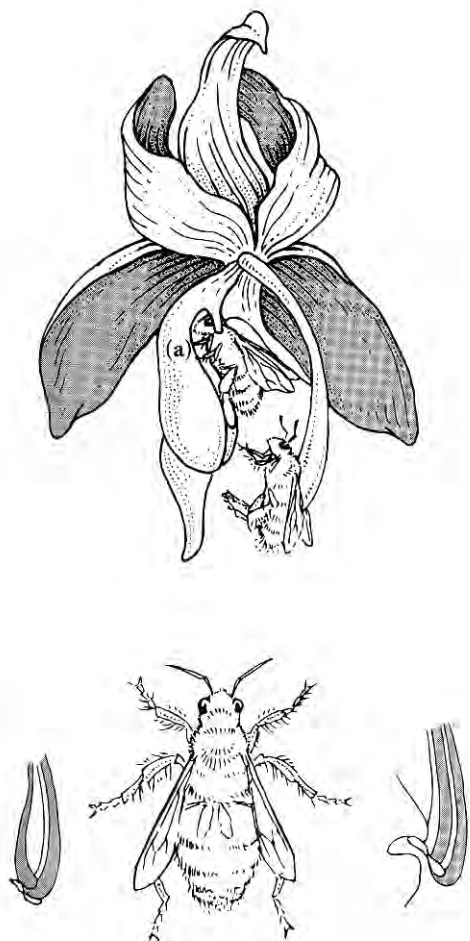
მცენარის და დამმტვერავის კავშირი ორქიდების ოჯახში ძალიან განვითარებულია. ორქიდეას ფორმით, შეფერილობით და სურნელებით მრავალფეროვანი ყვავილები აქვს. ყვავილისა და დამმტვერავს შორის კავშირი მაგალითია ორქიდეა შტანჰოპეა გრანდიფლორა და ტროპიკული ფუტკარი ულაემა მერიანა. ამგვარი იძულებითი მუტუალიზმი გამორჩეულია, რადგან Stanhopea-ს ყვავილები ნექტარს არ წარმოქმნიან და მათზე მხოლოდ მამალი ფუტკარი ჯდება. ორქიდების ყვავილებს მკვეთრი სურნელება ახასიათებს და Stanhopea-ს ყველა სახეობას საკუთარი სურნელი აქვთ, რის შედეგადაც დამმტვერავს ყვავილი სხვაში არ აერევა. ორქიდების თითოეული სახეობა ფუტკრის ერთ სახეობას იზიდავს.

ორქიდეაზე დამჯდარი მამალი ულაემა სურნელებას იგროვებს და შემდეგ დედალ ფუტკრებს იზიდავს.



სურ. 25.9. ოლემონიაცეცე-ს ოჯახის მცენარის ყვავილების მრავალფეროვნება. სურათზე ძირითადი დამმტვერავებიც არის გამოსახული. ისრები დამმტვერვის სხვადასხვა სინდრომების ევოლუციის მიმართულებას ასახავს.

ფუტკრის ყველა სახეობა ოდნავ განსხვავებულ სურნელს იყენებს. მამალი ფუტკარი ყვავილის ნაწილებს წინა კიდურებით ფხეკს და შეგროვებული ნივთიერება უკანა კიდურზე გადააქვს, რომელიც დიდი ზომისაა და შესანახი ღრუ აქვს. ფუტკარი შტანჰოპეა ყვავილში გვერდიდან შედის და ყვავილის ბაგის ტომსიკისმაგვარ სტრუქტურას ფხეკს (სურ. 25.10). ბაგის ზედაპირი ძალიან გლუვია და ფუტკრები ყვავილიდან ხშირად ვარდებიან (ზოგიერთი ორქიდეის სურნელი ფუტკრებს აბრუებს). ჩამოვარდნილი ფუტკარი ორქიდეის ყვავილის ხერხემალს ეჭიდება, სადაც პოლინარიუმებია (მტვრით სავსე ტომსიკებია) განლაგებული და ისინი ფუტკარს ზურგზე ეჯრობიან. თუ ფუტკარი მიწებებულ პოლინარიუმთან ერთად სხვა ყვავილიდანაც ვარდება, პოლინარიუმი სამტ-



სურ. 25.10. ორქიდეა შტანჰოპეა გრანდიფლორა-ს დამმტვერავი ულაემა მერიანა. ფუტკარი ყვავილში გვერდიდან შედის და ყვავილის ბაგეს ფხეკს. ა) ჩამოვარდნის შემთხვევაში, ბ) ფუტკარი ყვავილის ხერხემლის ბოლოზე მდებარე პოლინარიუმზე შეიძლება დაეცეს და გ) ამ დროს პოლინარიუმი ფუტკარს ზურგზე ეკრობა. დ) თუ მიწებებული პოლინარიუმის მქონე ფუტკარი სხვა ყვავილიდანაც ვარდება, პოლინარიუმი ყვავილის სამტვრეს ეკრობა და ე) შედეგად დამტვერვა ხდება

ვრეს ეკრობა და ყვავილს ანაყოფიერებს. მაშასადამე, ყვავილის სტრუქტურა და ფუტკრის მოქმედება ადაპტაციურია და მტვრის გადატანის შესაძლებლობა გაზრდილია.

ობელია-ს დამტვერვა ფრინველის მიერ

ობელია-ს გვარის ზოგიერთი წარმომადგენელი, კერძოდ ჩენტროპოგონ ქვეგენის წევრები, კოლიბრების მიერ იმტვერება. ჩენტროპოგონ-ის სპეციალიზირებულ სახეობებს და არწივისნისკარტიან კოლიბრებს (უტოხერეს) შორის ექსკლუზიური კავშირი არსებობს. კოლიბრი მცენარის გრძელი ყვავილიდან ნექტარს ნისკარტის საშუალებით იღებს და მცენარის ერთადერთი დამტვერავია. სხვა კოლიბრებისგან განსხვავებით, უტოხერეს ჭამისას უნდა დაჯდეს. მაშასადამე, ჩენტროპოგონ-ის ყვავილები უფრო კომპაქტური და მყარია, რათა ფრინველებმა დაჯდომა შეძლონ (სტეინი 1992).

25.8 შალითამტარაბალი ჩრჩილი არის იუკას ერთდროულად ეპოლუსირებული დამმტვერავი

მცენარისა და დამმტვერავის ერთ-ერთი მუტუალიზმი განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს, ვინაიდან ის ერთდროულად განვითარებულ სისტემად არის აღიარებული და ამავე დროს, თანავეოლუციის ფილოგენური სტრუქტურების და მუტუალისტური კავშირების მონაწილეებს შორის ევოლუციური კონფლიქტის შესახებ დანერგილი თანამედროვე კვლევების ერთ-ერთი ძირითადი ობიექტია (პელმირი და ტომპსონი 1992, პელმირი და ჰუტი 1994, პელმირი და სხვები 1996). იუკას მცენარეების სახეობებსა და თეგეტიცულა-ს გვარის ჩრჩილებს შორის დამტვერვითი კავშირი (სურ. 25.11) პირველად ს.ვ. რილეს ჯერ კიდევ ერთი საუკუნის წინ (1892) აღწერა, ხოლო მოგვიანებით ეს კავშირი უკეთესად განმარტეს (პაუელი და მაკკი 1966). ჩრჩილი იუკას ყვავილში შედის და ნასკვში 1-5-მდე კვერცხს დებს. კვერცხის დადების შემდეგ ჩრჩილი ყვავილის მტვრიანებიდან მტვრეს ფხეკს და პატარა ბურთად ახვევს, ბურთს შორის სპეციალური ნაწილებით იჭერს, სხვა მცენარის ყვავილისკენ მიფრინავს, მტვრის ბურთს ახალი ყვავილის დინგში დებს და შემდეგ კვერცხს ხელახლა დებს. კვერცხის გამოჩეკვის შემდეგ მატლი ნასკვში იმალება და განვითარებადი თესლით იკვებება.

ჩრჩილსა და იუკას შორის კავშირი იძულებითია. თეგეტიცულა-ს მატლს სხვაგან გაზრდა არ შეუძლია, ხოლო იუკას სხვა დამმტვერავი არ ჰყავს. იუკა ყვავილის განაყოფიერების სანაცვლოდ ჩრჩილის მატლებს ეგუება, რადგან მატლის მიერ რეპროდუქციული პო-



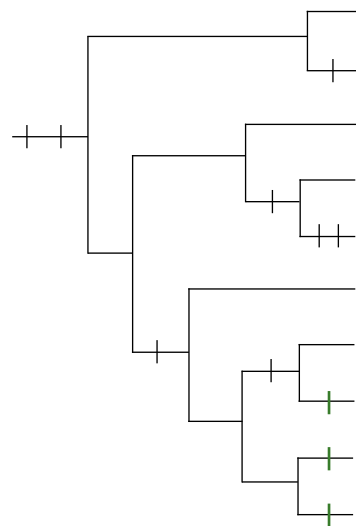
სურ. 25.11. მოპავეს იუკა (უცცა სპიდიგერა) და თეგეტიცულა-ს გვარის იუკას ჩრჩილი.

ტენციალის დაქვეითება 30%-ს არ აჭარბებს, ხოლო უცცა წვიპული-ში სულაც ამის ნახევარია (პაუელი და მაკკი 1966).

იუკა და თეგეტიცულა ერთმანეთისადმი სპეციალიზირებული არიან. იუკას მტვერი ნებოვანია და ბურთად იოლად იქცევა, ხოლო დინგი მტვრის მისაღებად სპეციალურად არის შეცვლილი. ჩრჩილი იუკას მხოლოდ ერთი სახეობის ყვავილებზე ჯდება, ყვავილებში წყვილდება და კვერცხს ნასკეში დებს, ხოლო მისი პირის ნაწილები და მოქმედება მტვრის გადატანაზე არის მორგებული. თეგეტიცულა-ს და იუკას მუტუალიზმი მჭიდროდა და სავარაუდოდ, მისი თვისებები თანაევოლუციის შედეგია.

სინამდვილეში, მუტუალიზმის რამდენიმე ასპექტი არამუტუალისტურ ჩრჩილებშიც (როდოხიდაე) შეინიშნება (პელმირი და ტომპსონი 1992). როდოხიდაე-ს გენეტიკური შტოს კვლევამ აჩვენა, რომ თეგეტიცულა-ს რამდენიმე სპეციალიზებული თვისება მისი ოჯახის სხვა წევრებშიც გვხვდება. მასპინძელზე სპეციალიზაცია და დაწყვილება ოჯახის ყველა წევრი საბაზისო (პრიმიტიული) თვისებებია. ყვავილებში

კვერცხის დების თვისება ოჯახში, სულ მცირე, სამჯერ დამოუკიდებლად განვითარდა და უკანაც სულ მცირე ორჯერ დაბრუნდა (წინაპრის მდგომარეობას დაუბრუნდა). ყვავილებში კვერცხისმდები სახეობებიდან მხოლოდ თეგეტიცულა და რეყა-ს ერთი სახეობა დამტვერავი. დანარჩენები უბრალოდ მცენარის პარაზიტები არიან და მცენარეებს მატლების გამოზრდისთვის იყენებენ. რეყა პოლიტელა ქვატეხიას ოჯახის იტპოპჰრაგმა პარეფლორუმ-საც მტვერავს მაშინ, როცა ამ მცენარეს იუკასთან კავშირი საერთოდ არ აქვს. ამ მაგალითიდან ჩანს, რომ იუკა-ჩრჩილის მუტუალიზმის ბევრი ადაპტაცია ჩრჩილებში მუტუალიზმის შექმნამდეც არსებობდა. ასეთ თვისებებს ხშირად ადაპტაციამდელი ეწოდება.



სურ. 25.12. ჩრჩილის ოჯახ როდოხიდაე-ს ფილოგენური შტო. სურათზე გამოსახული იუკას ჩრჩილი-იუკას მუტუალიზმის კრიტიკული თვისებები ევოლუცია თეგეტიცულა-ს გვარის ჩრჩილებში. მახასიათებლებია: LHS - ადგილობრივი მასპინძლის სპეციფიკურობა; MH - მასპინძელზე დაწყვილება; OF - ყვავილში კვერცხისდება; P - დამტვერავი. შავი ძელაკები თვისების შეძენაზე მიუთითებს, ხოლო მწვანე ძელაკები თვისების დაკარგვაზე.

25.9 მუტუალიზმი მოიცავს თანდაყოლილ კონფლიქტს მონაწილეებს შორის, რომელსაც შეუძლია გამოიწვიოს თაღლითობა

ერთი შეხედვით, მუტუალისტური კავშირების მონაწილეები კარგ საქმეს აკეთებენ. თითოეული ცოტაოდენს გასცემს და სანაცვლოდ სარგებელს იღებს. თუ მუტუალიზმს უფრო კარგად დავაკვირდებით, გამოჩნდება, რომ ყველაფერი ასე მარტივად არ არის. მუტუალისტური კავშირების მონაწილეებს შორის თანდაყოლილი კონფლიქტი არსებობს, რაც კავშირზე დამოკიდებულებით არის გამოწვეული. მუტუალიზმის მონაწილემ საკუთარი ვარგისიანობა მეორე მონაწილის ხარჯზე უნდა გაზარდოს. მაგალითად, იუკა-ჩრჩილის მუტუალიზმში, ჩრჩილი საკუთარი ვარგისიანობის გაზრდისთვის ყვავილში უფრო დიდი რაოდენობით კვერცხს დებს. როგორც უკვე ვთქვით, ჩრჩილები კვერცხს იუკას თესლის მხოლოდ 30%-ში დებენ. ეს ნიშნავს, რომ კვერცხისდებაზე გარკვეული შეზღუდვა არსებობს ანუ მუტუალისტური კავშირში შემავალ პარტნიორებს საკუთარი ვარგისიანობის გაზრდა მხოლოდ გარკვეულ დონემდე შეუძლიათ. იუკა-ჩრჩილის სისტემაში ამგვარი მექანიზმები მართლაც არსებობს და ყვავილში დადებული კვერცხების რაოდენობას იუკა არეგულირებს (პელმირი და ჰუტი 1994).

თუ ჩრჩილი ყვავილის კვანძში ძალიან დიდი რაოდენობით კვერცხს დებს და კვერცხის რაოდენობა განვითარებადი თესლის უმეტესობის შეჭმისთვის საკმარისია, მაშინ ყვავილი განუვითარებელი რჩება და ჩრჩილის მატლი კვდება. ამგვარი სტრატეგია იუკას თესლის წარმოქმნას ამცირებს, თუმცა ან უკვე განუვითარებულ ყვავილში თესლის წარმოქმნაზე განაწილებული რესურსი სხვა ყვავილებს გადაეცემა. იუკები, ბევრი სხვა მცენარის მსგავსად, საჭიროზე მეტი რაოდენობის ყვავილს ქმნის. ყვავილების წარმოქმნის საფასური შედარებით ნაკლებია, ხოლო თესლის

წარმოქმნა მეტ რესურსს საჭიროებს და ამიტომ, მცენარის დამტვერილი ყვავილების ნაწილი განვითარებას წყვეტს და ეს თესლის წარმოქმნამდე ხდება. მწერის მიერ დაზიანებული ხილის განვითარების შეწყვეტა მცენარეებში ასევე გავრცელებულია (იანცენი 1971, სტივენსონი 1981) და იუკები ამ მექანიზმის დახმარებით ჩრჩილ დამამტვერებს აკონტროლებს (უდოვიჩი და ეიკერი 1981, ეიკერი 1982).

მუტუალიზმში მონაწილე პარტნიორებს შორის ბუნებრივი დაძაბულობა ტყუილს იწვევს. მაგალითად, მუტუალისტური იუკას ჩრჩილებში ძალიან მსგავს სახეობებს მიეკუთვნება, რომლებიც კვერცხებს იუკების ყვავილის ნასკვებში დებენ. მიუხედავად ამისა, სახეობათ ამ ჯგუფის ზოგიერთი წევრი იუკას არ ამტვერებს ანუ იღებს, მაგრამ არ გასცემს. პელმირმა და სხვებმა (1996) ჩრჩილებს შორის ფილოგენური კავშირების ანალიზის შედეგად აღმოაჩინეს, რომ იძულებითი დამმტვერეები ზოგჯერ მატყუარები არიან. მატყუარები იუკებში კვერცხისდებაზე სპეციალიზირებულნი არიან, მაგრამ სისტემის სტაბილურობისთვის ნამდვილი ინდივიდების არსებობაა საჭირო.

სახელმძღვანელოს ამ ნაწილის ექვს თავში ორგანიზმების პოპულაციების ურთიერთქმედებების დეტალები შევისწავლეთ. პოპულაციების ურთიერთქმედება ხშირად რესურსისთვის პირდაპირი ან არაპირდაპირი კონკურენციაა. კონკურენცია პოპულაციების ზომას ზღუდავს. ზოგიერთი ურთიერთქმედება, მაგალითად მტაცებლობა, პარაზიტოიდიზმი, პარაზიტოიზმი და ბალახისმჭამელობა (ყველა ანტაგონისტური ქმედებაა), ერთი პოპულაციის ინდივიდის მიერ მეორე პოპულაციის ინდივიდის ან მისი ნაწილის მოხმარებას გულისხმობს. არსებობს სხვა ტიპის ურთიერთქმედებაც, რომელსაც მუტუალიზმი ეწოდება და რომლის დროსაც ურთიერთქმედების ყველა წევრი სარგებელს იღებს. სახელმძღვანელოს მომდევნო ნაწილში ვნახავთ, თუ როგორ აყალიბებს ურთიერთქმედება ორგანიზმების საზოგადოების ფორმას.

დასკვნა

1. თანავოლუცია ურთიერთქმედი სახეობების ან პოპულაციების ევოლუციურ გამოცხილებს მოიცავს. სპეციალიზაცია არის მდგომარეობა, როდესაც სახეობა სხვა სახეობის მხოლოდ შეზღუდულ რაოდენობასთან ურთიერთქმედებს. მუტუალიზმი პოპულაციის ურთიერთქმედების სახეობაა, როდესაც ურთიერთქმედების ორივე მონაწილეა სარგებელს იღებს.

2. ავსტრალიაში შეყვანილ ევროპულ კურდღელსა და მიქსომას ვირუსს შორის ურთიერთქმედება, ასევე

ოთახის ბუზებსა და კრაზანა პარაზიტოიდ ასონია ვიტრიპენის-ის ურთიერთქმედება ანტაგონისტებს შორის კავშირების მაგალითია, რაც თანავოლუციას იწვევს.

3. სპეციალიზაცია შესაძლოა სწრაფად მოხდეს და მისი არსებობა თავისთავად თანავოლუციაზე არ მიუთითებს. მუტუალისტებს შორის ადგილობრივ სპეციალიზაციას პოპულაციის თანავოლუცია ეწოდება. თანავოლუციის გეოგრაფიული მოზაიკის მოდელის თანახმად, პოპულაციების ურთიერთქმედება

მედების შედეგი დროსა და სივრცეში იცვლება, ხოლო სახეობები თანაევოლუციის და სპეციალიზაციას სხვადასხვა ინტენსივობით განიცდიან.

4. გენური თანაევოლუციის გამომწვევი-რეცეპტორის მოდელის თანახმად, თანაევოლუციის მისაღწევად ურთიერთქმედ პოპულაციებში დამატებითი გენოტიპები უნდა არსებობს. გენური თანაევოლუციის საუკეთესო ნიმუშია მარცვლეული მცენარის და პარაზიტის სისტემები.

5. ორგანიზმებს სხვადასხვა ტიპის მუტუალისტური კავშირები ახასიათებთ და მათ შორისაა ტროფიული მუტუალიზმი, თავდაცვითი მუტუალიზმი და გაბნევის მუტუალიზმი. ზოგიერთი მუტუალისტური კავშირი იძულებითია ანუ ერთი პარტნიორის სიცოცხლე მეორეზე დამოკიდებული, ხოლო ზოგიერთი მუტუალისტური კავშირი ნებაყოფლობითია ანუ პარტნიორებს ერთმანეთის გარეშე არსებობაც შეუძლიათ.

6. თანაევოლუციის ყველაზე უფრო დამაჯერებელი მაგალითი სეუდომყრმეხ ჭიანჭველებს და აკაციას შორის იძულებითი მუტუალიზმია. ჭიანჭველა მცენარეს ბალახის მჭამელებისგან იცავს, ხოლო მცენარე ჭიანჭველებს საკვებს და თავშესაფარს აძლევს. ორივე მათგანის სტრუქტურა და მოქმედება ან ფენოლოგია ადაპტირებული და კავშირზეა მორგებული.

7. ნივთიერებათა ცვლის ანალიზი ადასტურებს, რომ მცენარეებში მომწამვლელი ნივთიერებების განვითარება გენეტიკურ საფეხურებად ხდება. განვითარების ცვლილება (და მწერების დეტოქსიფიკაციის უნარი) თითოეულ ჯგუფში არსებულ ტაქსონომიურ კავშირებს ახლავს თან და მცენარისა და მწერის ურთიერთქმედების ევოლუციური ისტორიის გაგება შესაძლებელია.

8. მცენარეებსა და მათ დამტევრავებს შორის კავშირები კარგად შესწავლილი მუტუალიზმებია. მუტუალისტური კავშირი ფუტკრებსა და ორქიდეებს შორის არსებობს. ზოგიერთ ყვავილასა და დამტევრავ კოლიბრებს შორის მაღალი ხარისხის სპეციალიზაცია არსებობს.

9. იუკას ჩრჩილებსა და იუკას შორის ურთიერთქმედება იძულებითი მუტუალიზმია, რომელშიც ჩრჩილი მცენარეს მტვერავს, ხოლო მისი მატლი მცენარის განვითარებად თესლს მოიხმარს. ჩრჩილებს და იუკებს სპეციალიზაცია გააჩნიათ, რომელიც მათ კავშირს ხელს უწყობს, თუმცა ფილოგენური ანალიზი ადასტურებს, რომ ჩრჩილში არსებული ზოგიერთი ადაპტაცია მის არამუტუალისტურ, ახლო ნათესავენსაც აქვთ. ამგვარ თვისებებს ადაპტაციამდელი ეწოდება.

10. იუკას ჩრჩილებსა და იუკას შორის ურთიერთქმედება იძულებითი მუტუალიზმია, რომელშიც ჩრჩილი მცენარეს მტვერავს, ხოლო მისი მატლი მცენარის განვითარებად თესლს მოიხმარს. ჩრჩილებს და იუკებს სპეციალიზაცია გააჩნიათ, რომელიც მათ კავშირს ხელს უწყობს, თუმცა ფილოგენური ანალიზი ადასტურებს, რომ ჩრჩილში არსებული ზოგიერთი ადაპტაცია მის არამუტუალისტურ, ახლო ნათესავენსაც აქვთ. ამგვარ თვისებებს ადაპტაციამდელი ეწოდება.

11. ფილოგენური ანალიზი ადასტურებს, რომ იუკას ჩრჩილის ზოგიერთი სახეობა იუკას მცენარეს ატყუებს და კვერცხს მის ყვავილებში დებს, თუმცა მცენარის დამტევრვა არ შეუძლია. ამგვარი ტყუილი მუტუალისტებს შორის არსებული ბუნებრივი კონფლიქტის მოსალოდნელი შედეგია.

სავარჯიშოები

1. დიაგრამების დახმარებით განმარტეთ თანაევოლუციის გეოგრაფიული მოზაიკის მოდელი.

2. დავეუშვათ, მცენარის გარკვეულ სახეობებს ორი განსხვავებული გენოტიპი აქვს. ერთი ფენოტიპი რაიმე სოკოსადმი რეზისტენტულია, ხოლო მეორე სოკოსადმი რეზისტენტული არ არის. ორივე ფორმის გენოტიპი ერთი და იგივე პოპულაციაში გვხვდება. განმარტეთ მცენარის რეზისტენტულობის გენეტიკური საფუძველი.

3. ალბათ შეგიმჩნევიათ, რომ თქვენს ბაღში მზარდ ყველა მცენარეს მასთან დაკავშირებული ჭიანჭველები ჰყავს და მცენარე ბალახისმჭამელი მწერების რამდენიმე ტიპის დაინტერესების საგანია. არსებობს თუ არა მუტუალისტური კავშირი ჭიანჭველებსა და მწერებს შორის? მუტუალიზმის არსებობის ან არარსებობის დადასტურებისთვის რა ტიპის კვლევებს და ექსპერიმენტებს ჩაატარებდით? თქვენს ალწერაში დღის (ან ღამის) ხანგრძლივობა, დაკვირვების სეზონი, კითხვები და შესამოწმებელი ჰიპოთეზა შეიყვანეთ. ასევე მოიფიქრეთ ექსპერიმენტის ჩატარებისთვის საჭირო ნივთიერებების სია.

ნახილი 6

**თანასაზოგადოების
ეკოლოგია**

დედამიწის უმეტეს ნაწილში სხვადასხვა სახეობის ცოცხალი არსებები ბინადრობენ. ფერმის ველ-მინდვრებს, ტყესა თუ უდაბნოში არსებული მცენარეებისა და ცხოველების საშუალებით იოლად ვცნობთ. სხვადასხვა ორგანიზმების პოპულაციების გაერთიანებები ეკოლოგიურ საზოგადოებებს ქმნის და მათ დინამიკას სახელმძღვანელოს მე-6 ნაწილში შევისწავლით.

26-ე თავში ეკოლოგიური საზოგადოების ცნების წარმოშობას და ისტორიას შევხებით. გამოჩნდება, რომ ბუნებრივი საზოგადოებების შესახებ არსებული მოსაზრებების ისტორია ეკოსისტემის ბუნების გააზრებასთან მჭიდრო კავშირია. საზოგადოებები, პოპულაციათა მსგავსად, მათში მოიბინადრე სახეობების რაოდენობისა და ტროფული ურთიერთქმედების ტიპების მიხედვით ხასიათდება. 27-ე თავში ყველა ამ საკითხს დანვრილებით შევისწავლით. მაგალითად, მიტოვებულ ველზე დაკვირვების შედეგად კარგად ჩანს, რომ ველზე არსებულ მცენარეთა სახეობების რაოდენობა წლების განმავლობაში მკვეთრად იცვლება. საზოგადოების ცვლილების თვისებებს 28-ე თავში შევხებით.

საზოგადოებაში გაერთიანებული სხვადასხვა სახეობის რაოდენობა ბიომრავალფეროვნების უმნიშვნელოვანესი კომპონენტია. სახეობათა მრავალფეროვნების განმსაზღვრელ მექანიზმებს 29-ე თავში შევისწავლით. იმავე თავში გამოჩნდება, თუ როგორ ახდენს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ემიგრაცია, გადაშენება, კონკურენცია, რეგიონალური და ადგილობრივი პროცესები.

თავი 26



თანასაზოგადოების კონცეფცია

გზამკვლევი კითხვები

- რა განსხვავებაა ეკოსისტემას, საზოგადოებას, კავშირსა და ოჯახს შორის?
- რას ნიშნავს საზოგადოების სტრუქტურა და საზოგადოების ფუნქცია?
- რა განსხვავებაა ბიოლოგიური საზოგადოების შესახებ ფ.ე. კლემენტის და ჰ.ა. გლისონის მოსაზრებებს შორის?
- რა არის საზოგადოების ორგანიზაციის კონტინუუმის ცნება და როგორ ხდება ამ ცნების საშუალებით საზოგადოებების აღწერა?
- რატომ ფიქრობენ ეკოლოგები, რომ საზოგადოებები დროსა და სივრცეში გახსნილია?
- როგორ ასახავს საზოგადოების ორგანიზაცია ფილოგენურ და ბიოგეოგრაფიულ პროცესებს?
- როგორ ხდება ფილოგენური ანალიზის საშუალებით თანამედროვე საზოგადოების სტრუქტურის განმარტებებს შორის სხვაობის მოძებნა?
- როგორ ზეგავლენას ახდენს თანაეოლოცია საზოგადოების სტრუქტურაზე?

გარკვეულ ადგილზე არსებულ სახეობებს პოპულაცია ეწოდება. დედამიწის ყველა ადგილზე, თითოეულ დაბლობზე, თითოეულ ტბაში, ზღვის კიდეზე მდებარე კლდეზე და ა.შ. მრავალი პოპულაცია ერთად ბინადრობს. პოპულაციათა გაერთიანებას თანასაზოგადოება ეწოდება. თანასაზოგადოებების დაბასიათება პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედების სახეობის ან ადგილის მიხედვით ხდება.

ჩვენ უკვე შევისწავლეთ ეკოსისტემის პროცესები, პოპულაციათა დინამიკა და ურთიერთქმედების მექანიზმები, როგორებიცაა მტაცებელსა და მსხვერპლს ან ბალახისმჭამელ ცხოველსა და პარაზიტების მკვებავ ორგანიზმს შორის კავშირები. დაკვირვებებისა და ექსპერიმენტების შედეგად ამ პროცესებისთვის საფუძვლად დადებული მექანიზმები ნათლად გამოიკვეთა. მიუხედავად ამისა, ეკოლოგიურ საზოგადოებასთან დაკავშირებული რამდენიმე საკითხი, რომელიც ეკოლოგებისთვის უკვე ათწლეულების მანძილზე გამოწვევად არის ქცეული, სახელმძღვანელო-

ში ჯერ-ჯერობით არ შეგვისწავლია. ასეთ საკითხებს შორისაა გარკვეულ ადგილზე მცენარეთა და ცხოველთა სახეობების რაოდენობის განმსაზღვრელი მექანიზმები, საზოგადოებების ტროფული ურთიერთქმედებები და ა.შ.

26.1. თანასაზოგადოება პოპულაციათა გაერთიანება

ეკოლოგები ტერმინ „თანასაზოგადოება“-ში სხვადასხვა მნიშვნელობას გულისხმობენ (შონერი, 1986). ისტორიულად, საზოგადოება გარკვეულ ადგილზე არსებულ მცენარეთა და ცხოველთა გაერთიანებას ნიშნავს, სადაც ერთი ან მეტი სახეობა ან რაიმე ფიზიკური თვისებაა დომინანტური (სლობოდკინი 1961, შიმველი 1971, დობენმირი 1968). ჩვენ ვამბობთ: „მუხის თანასაზოგადოება“, „აბზინდის თანასაზოგადოება“, „ტბის თანასაზოგადოება“ და ვგულისხმობთ, რომ გარკვეულ

ადგილზე არსებულ მცენარეთა და ცხოველთა შორის სიტყვა „თანასაზოგადოების“ წინ მოყვანილი სახეობა დომინირებს. ასეთი განსაზღვრება სრულიად ნათელია და საზოგადოება მის საზღვრებში მობინადრე ყველა პოპულაციას აერთიანებს.

თანასაზოგადოებების შემოსაზღვრა შეუძლებელია, როდესაც პოპულაცია პირობით სივრცით საზღვრებს მიღმა ვრცელდება. მაგალითად, ზომიერი და ტროპიკული კლიმატის რეგიონებს შორის ფრინველების მიგრაცია ორივე რეგიონში მობინადრე საზოგადოებებს ერთმანეთთან აკავშირებს. ტროპიკული კლიმატის რეგიონში მობინადრე ფრინველების თითქმის ნახევარს ჩრდილოეთის ზამთრის განმავლობაში მიგრირებული ფრინველები შეადგენენ. სალამანდრების მატლები მდინარეებსა და ტბებში ბინადრობენ, ხოლო შემდეგ ტყეებში განაგრძობენ არსებობას. აქედან გამომდინარე, ისინი წყლის და დედამიწის თანასაზოგადოებებს ერთმანეთთან აკავშირებენ. ასევე იქცევიან ხეები, როდესაც მათი ფოთლები მდინარეებში ცვივა და წყლის დეტრიტზე დაფუძნებული საკვების გაჩენას იწვევს.

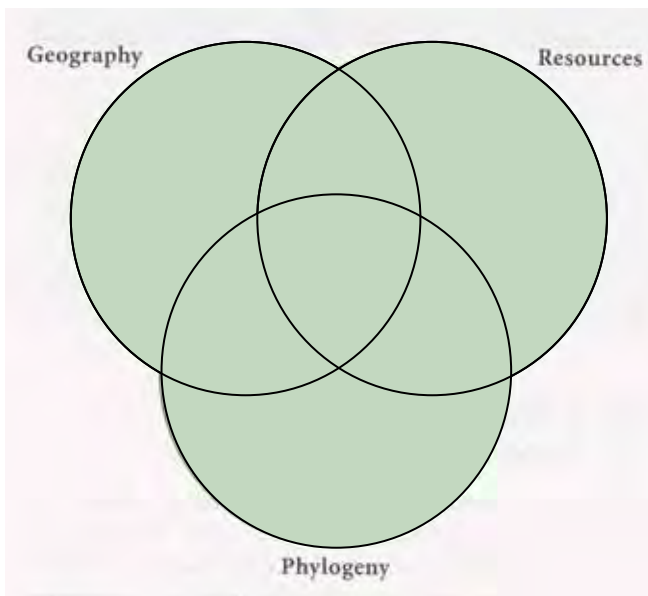
თანასაზოგადოების განსაზღვრება უფრო ზუსტი გახდება, თუ ეკოლოგების მიერ შესასწავლი პოპულაციების შერჩევის პრინციპის გავითვალისწინებთ. კვლევის ზოგიერთი სახეობა ტაქსონებად წოდებული პოპულაციების სიმრავლეების შესწავლას გულისხ-

მობს. ტაქსონებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირია (სურ. 26.1, სიმრავლე). მაგალითად, მკვლევარმა შესაძლოა გადანყვიტოს, დააკვირდეს, თუ როგორ ხდება სხვადასხვა სახეობის მცენარეთა გვარების ან ოჯახების დამტვერვა. ოჯახი არის ტაქსონომიურად დაკავშირებული ჯგუფი, რომელიც ერთ გეოგრაფიულ არეალში არსებობს. ზოგჯერ აქცენტი რესურსების ერთგვარად მომხმარებელ პოპულაციათა ჯგუფებზე კეთდება. ამგვარ ჯგუფებს კავშირები ეწოდება (სურ. 26.1. ჩ სიმრავლე). თუ კავშირის ყველა წევრი ერთი და იგივე არეალში ბინადრობს, მაშინ ჯგუფს ადგილობრივი კავშირი ეწოდება. პოპულაციათა გეოგრაფიულად შემოსაზღვრული ჯგუფები საზოგადოებებში შედის (სურ. 26.1. სიმრავლე). ასეთ დროს საზოგადოებები ურთიერთქმედების სახეობის ან მის წევრებს შორის ევოლუციური კავშირების საშუალებით არ ხასიათდება, მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი კავშირები საზოგადოებაში აისახება. მნიშვნელოვანი მხოლოდ ის არის, რომ საზოგადოების წევრები ერთი და იგივე ადგილზე ბინადრობენ.

ეკოსისტემასა და საზოგადოებას შორის მნიშვნელოვანი განსხვავებაა. ეკოსისტემები მოცემული არეალის ყველა ურთიერთქმედ ფიზიკურ და ბიოლოგიურ კომპონენტს მოიცავს, საზოგადოებებში კი მხოლოდ ორგანიზმები შედიან. სამწუხაროდ, ზოგჯერ ამ ტერმინებს სინონიმებად იყენებენ.

პოპულაციათა მსგავსად, საზოგადოებებსაც რამდენიმე უნიკალური თვისება აქვთ, რომელიც საზოგადოების სტრუქტურას ან საზოგადოების ფუნქციას უკავშირდება. ეს ტერმინები საზოგადოებებში მომხდარი ურთიერთქმედების პროცესების გამოყოფისთვის უფრო გამოიყენება, ვიდრე ერთ საზოგადოებაში მომხდარი პროცესების ან საზოგადოების თვისებების ხაზგასმისთვის. საზოგადოების სტრუქტურის ატრიბუტებია სახეობათა რაოდენობა (სახეობათა სიმდიდრე), სახეობათა ტიპები და მათი გავრცელებულობა, ვეგეტაციის ფიზიკური თვისებები და ურთიერთქმედ პოპულაციებს შორის ტროფიული კავშირები. საზოგადოების ფუნქციის მაგალითებია ენერგიის დინების ტემპები, საზოგადოების მდგრადობა გარე ფაქტორებისადმი და პროდუქტიულობა. საზოგადოების სტრუქტურასა და ფუნქციას შორის კავშირი არსებობს და მას 27-ე თავში შევისწავლით.

საზოგადოების სტრუქტურა და ფუნქცია ურთიერთქმედებების რთულ მიმდევრობაზე მიუთითებს, რაც საზოგადოების ყველა წევრს პირდაპირ ან არაპირდაპირ ერთმანეთთან აკავშირებს (ვუტონი 1994, მილერი და ტრევისი 1996). პოპულაციის ზეგავლენა საზოგადოების ეკოლოგიურად მოშორებულ ადგილებზე, მტაცებელსა თუ მსხვერპლზე ვრცელდება. მწერიჭამია ფრინველები ხეებს არ ჭამენ, მაგრამ ისინი ფოთლებისმჭამელ ან ყვავილების დამამტვერ მწერებზე ნადირობენ, რაც არაპირდაპირ ზეგავლენას ნაყოფის რაოდენობაზე, ნაყოფისა და მარცვლეულის მჭამელი ცხოველებისთვის საჭირო საკვების რაოდენობაზე და



სურ. 26.1. ორგანიზმთა ჯგუფების ამსახველ ტერმინებს შორის არსებული კავშირი. ტაქსონები ფილოგენეტიკურად დაკავშირებული ორგანიზმთა სიმრავლეებია. ერთი და იგივე გეოგრაფიულ რეგიონში მდებარე ტაქსონებს ოჯახები ეწოდებათ. საზოგადოებები გეოგრაფიულად ხასიათდებიან, ხოლო კავშირების დახასიათება რესურსების გამოყენების მიხედვით ხდება.

ამ ცხოველების მტაცებლებზე ან პარაზიტებზე ახდენს. შუა დასავლეთის ტბასა და მიქცევა-მოქცევის კლდიან ზონაში არსებულ ეკოსისტემას შორის ურთიერთქმედებების რთული ბადის მაგალითი 26.2 სურათზეა გამოსახული.

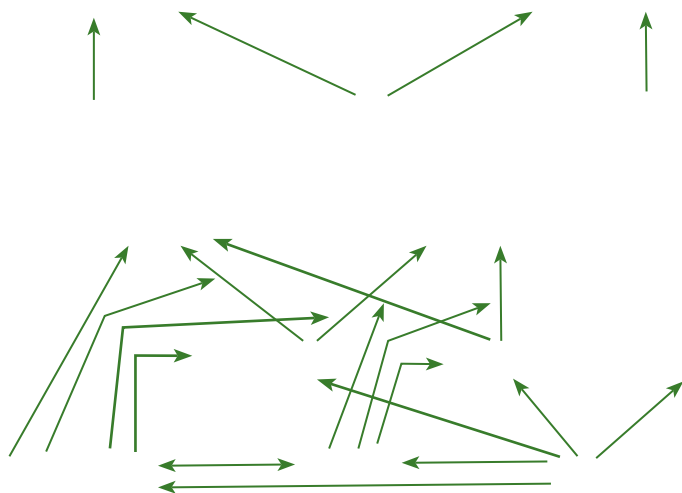
26.2. არსებობს თუ არა გუნებრივი ერთეული ეკოლოგიური ორგანიზაციის თანასაზოგადოების დონეზე?

საზოგადოების ეკოლოგები ჩიხში შედიან და მათი აზრები მკვეთრად განსხვავდებიან, როდესაც საკითხი საზოგადოების ერთიანობას ეხება. ხდება თუ არა საზოგადოების შემადგენელ პოპულაციებს შორის ისეთივე რთული ურთიერთქმედება და არსებობს თუ არა ისეთივე ურთიერთდამოკიდებულება, როგორიც ადამიანის სხეულის ორგანოებს შორის? არის თუ არა საზოგადოება სუპერორგანიზმი, რომლის ფუნქციის და ორგანიზაციის შეცნობა მხოლოდ ბუნებაში მისი ადგილმდებარეობის გააზრებით შეიძლება, თუ საზოგადოების სტრუქტურა და ფუნქცია მხოლოდ ადგილობრივი გაერთიანების ცალკეული სახეობების მიზანმიმართულ ან ორგანიზებას მოკლებულ ურთიერთქმედებას ასახავს? ეკოსისტემის ცნების შესწავლისას ამ საკითხებს ფართოდ გავაშუქებთ და სუპერ-ორგანიზმის იდეასაც წამოვაცენებთ (იხ. მე-9 თავი). ეკოლოგების უმეტესობა საზოგადოებას სუპერორგანიზმობის შესახებ მოსაზრებას არ ეთანხმება. მიუხედავად ამისა, ამ მოსაზრების ისტორიის განხილვა საკმაოდ სასარგებლოა, ვინაიდან საზოგადოების შესახებ დიდი რაოდენობით სასარგებლო ინფორმაციას მივიღებთ.

ორგანიზმული შეხედულების ყველაზე უფრო გავლენიანი დამცველი ამერიკელი ეკოლოგი ფ.ე. კლემენტსია (1916,1936). კლემენტსი საზოგადოებებს მკვეთრი საზღვრების მქონე განცალკევებულ ერთეულებად განიხილავს, რომელთაც ერთიანი ორგანიზაცია გააჩნიათ. მის მოსაზრებას ვეგეტაციითა დომინანტური სახეობებიც ამტკიცებს. მაგალითად, ყვითელი ფიჭვის ტყე უფრო ნესტიან ადგილებში გავრცელებული ნაძვნარისგან და შედარებით მშრალ ადგილებზე გავრცელებული ბუჩქნარისა და ბალახისგან განსხვავდება. საზოგადოების საზღვარი ზოგჯერ იმდენად მკვეთრია, რომ მისი გავლება კლიმატური პირობების გრადიენტიდან რამდენიმე მეტრის სიახლოვეს შეიძლება. ზოგიერთი საზოგადოების საზღვრებს, მაგალითად აშშ-ს შუა დასავლეთში გავრცელებულ ფოთლოვან ტყეებსა და პრერიებს შორის ან სამხრეთ კანადაში გავრცელებულ ფართოფოთლოვან და წიწვოვან ტყეებს შორის არსებულ საზღვრებს, მცენარეთა და ცხოველთა უმეტესობა არ არღვევს.

საზოგადოების ორგანიზაციის შესახებ საწინააღმდეგო შეხედულება ჰ.ა. გლისონს (1926,1939) აქვს, რომლის აზრით, საზოგადოება ორგანიზმის მსგავსად განცალკევებული ერთეული კი არ არის, არამედ ორგანიზმთა შემთხვევითი გაერთიანებაა, რომლებიც ადაპტაციის შედეგად გარკვეული ადგილისთვის დამახასიათებელ ფიზიკურ და ბიოლოგიურ პირობებში ბინადრობენ. გლისონი ამბობს: „მცენარეთა გაერთიანება ორგანიზმი და ვეგეტაციური ერთეული კი არ არის, არამედ უბრალო შემთხვევითობა“.

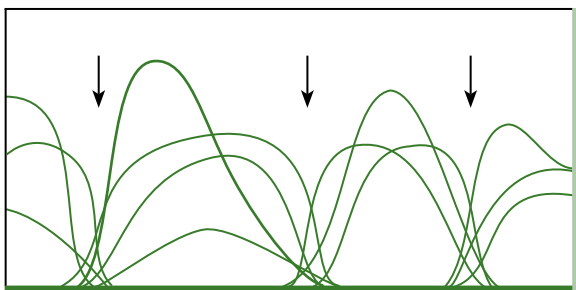
საზოგადოების ორგანიზაციის შესახებ კლემენტსის და გლისონის მოსაზრებები ეკოლოგიურ და გეოგრაფიულ გრადიენტებში სახეობათა განსხვავე-



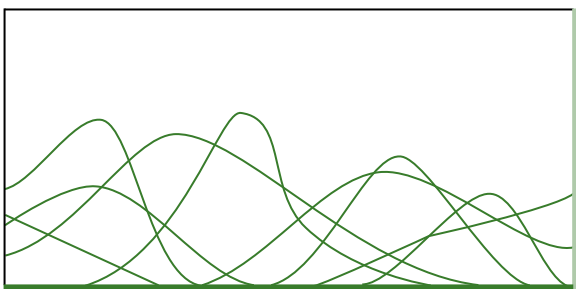
ბულ გავრცელებას წინასწარმეტყველებს. კლემენტის აზრით, საზოგადოების შემადგენელი სახეობები ერთმანეთთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული და თითოეული სახეობის გავრცელების ეკოლოგიური საზღვრები მთლიანი საზოგადოების გავრცელების საზღვრებს ემთხვევა. საზოგადოების ორგანიზაციის ასეთ სქემას დახურული საზოგადოება ეწოდება. გლისონის აზრით, თითოეული სახეობა მეორისგან დამოუკიდებლად არის გავრცელებული და ამგვარი შეხედულება ღია საზოგადოებას გულისხმობს. ღია საზოგადოებებს ბუნებრივი საზღვრები არ გააჩნიათ და ამიტომ მათი საზღვრები შემადგენელი სახეობების გეოგრაფიული და ეკოლოგიური გავრცელებისადმი პირობითია.

26.3. ეკოტონები თავს იჩენენ მკვეთრი ფიზიკური საზღვრების პირობებში ან იმ ჭარბი მოსახლეობა ინჰიბიციის ცვლილებას.

ღია და დახურული საზოგადოებების სტრუქტურა 26.3 სურათზე არის გამოსახული. 26.3ა სურათზე ნაჩვენებია საზოგადოებაში შემავალი სახეობების გავრცელების არეალები და ის გარემო პირობების გრადიენტის სიახლოვეს არის შეჯგუფებული. დახუ-



(ა)



(ბ)

სურ. 26.3. სახეობათა ჰიპოთეტური გავრცელება საზოგადოების შესახებ არსებული ორი მოსაზრების მიხედვით. ა) სახეობები განცალკევებულ ოჯახებად არის გაერთიანებული და საზოგადოებები დახურულია. საზოგადოებები ეკოტონებით (ისრებით) არის განცალკევებული. ბ) სახეობები გარემოს გრადიენტის გასწვრივ კანონზომიერების გარეშე არის განაწილებული და საზოგადოებები გახსნილია.



სურ. 26.4. კანადაში, ახალ ბრანსვიკში, ფანდის ყურეში არსებული საზოგადოების მკვეთრი საზღვარი (ეკოტონი), რომელიც მიმდებარე გარემოების ფიზიკური თვისებების მკვეთრ ცვლილებას ასახავს. წყალმცენარეები მხოლოდ წყლის მიქცევა-მოქცევის ნიშნულამდე ვრცელდება. ტალღები წყლის მიქცევა-მოქცევის ნიშნულსა და ნაძვნარს შორის მდებარე კლდეებიდან ნიადაგს რეცხავს, ხოლო მარილი მცენარეებს გახარების საშუალებას არ აძლევს და ამ ტერიტორიაზე ვეგეტაცია არ ხდება.

რული საზოგადოებები ბუნებრივი ეკოლოგიური ერთეულებია და მათ გამორჩეული საზღვრები გააჩნიათ. ამგვარ საზოგადოებებს შორის გადასვლის ადგილებს ეკოტონები ეწოდება და სახეობები ამ ადგილებში გრადიენტის გასწვრივ სწრაფად იცვლება. 26.3ბ სურათზე, სახეობები ერთმანეთისადმი პირობითად არის განაწილებული და საზოგადოების სტრუქტურა ღიაა. ჩვენ შეგვიძლია მშრალი ტყის საზოგადოების საზღვარი ტენიანობის გრადიენტის მარცხენა ბოლოსთან ახლოს გავავლოთ და აღმოჩნდება, რომ ზოგიერთი სახეობა გრადიენტის მშრალი ნაწილისთვის არის უფრო დამახასიათებელი, ხოლო სხვები უფრო ნესტიან ადგილებზე ვრცელდებიან.

დახურული და ღია საზოგადოებების ცნებებს საკუთარი დამადასტურებელი არგუმენტები აქვს. ეკოტონები გაერთიანებებს შორის ორ შემთხვევაში არსებობს. ერთი შემთხვევა მაშინ გვხვდება, როდესაც ფიზიკური გარემო სწრაფად იცვლება, მაგალითად წყლის და ხმელეთის საზოგადოებებს, ნიადაგებს ან მთების მარცხნივ და მარჯვნივ გადახრილ ქედებს შორის გადასვლა ხდება, ხოლო მეორე შემთხვევაში, გარემოში დომინანტური ერთი სახეობა ან სიცოცხლის ფორმა მრავალი სხვა სახეობის გავრცელების საზღვარზე მიუთითებს და ეკოტონი არსებობს.

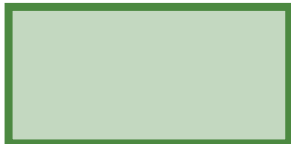
მინდვრებსა და ბუჩქნარით დაფარულ ადგილებს შორის ზედაპირის ტემპერატურა, ნიადაგის ტენიანობა, სინათლის ინტენსივობა და სიხშირე მკვეთრად განსხვავებულია და სახეობებიც იცვლება. ამგვარ ტერიტორიებს შორის არსებული საზღვარი ხშირად ძალიან მკვეთრია, ვინაიდან, როდესაც ვეგეტაციის ერთ ან მეტ სახეობას მეტი უპირატესობა აქვს, ის საზოგადოებაში დომინანტურია (შულცი 1955). ბალახი ბუჩქნარის ზრდას ხელს უშლის, რადგან ნიადაგის ზედა ფენების ტენიანობას ამცირებს. ბუჩქნარი კი ბალახის ზრდას უშლის ხელს, ვინაიდან ჩრდილავს და მზის სხივს არ ატარებს. აშშ-ს შუა დასავლეთში მდებარე პრერიებსა და ტყეებს შორის არსებულ მკვეთრ საზღვარს სინათლე ავლებს (ბორჩერტი 1950). მრავალწლოვანი ბალახი სინათლისგან მიყენებულ ზარალს ამცირებს, რომელიც ხის თესლს ანადგურებს, თუმცა ტენიან ტყეში გავრცელებულ სახეობებს დიდ ზიანს ვერ აყენებს.

ეკოტონის ცნება მხოლოდ საზოგადოებებს შორის ურთიერთქმედებაზე ან სახეობათა შორის გადასვლაზე არ ვრცელდება. პოპულაციების ან ეკოსისტემების შეხების ნებისმიერი ადგილი ეკოტონად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. ეკოტონი შეიძლება მოიცავდეს ნივთიერებათა მოძრაობას და ოჯახის სტრუქტურებს შორის გადასვლებს.

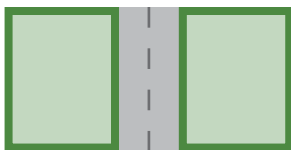
გავრცელების არეალების დაყოფა და ეკოტონის დინამიკა

ჩვენ ვამტკიცებთ, რომ გარემო პირობების და ბიოტური ურთიერთქმედების მუდმივობის შედეგად ბუნებრივი საზოგადოებების უმეტესობას ღია სტრუქტურა აქვს და ისინი სახეობებს შორის ცვლილების გრადიენტითა და თანაბარი გადასვლით ხასიათდება. მიუხედავად ამისა, ადამიანის მოქმედების არეალში ასეთი განზოგადება ხშირად სწორი არ არის. სოფლის მეურნეობის, მეტყევეობის და ადამიანის მოქმედების სხვა გამოვლინებების შედეგად ეკოლოგიური მუდმივობა წყდება და მკვეთრი ეკოტონების საზღვარი ფართოვდება. მოკლედ რომ ვთქვათ, გავრცელების არეალების დაყოფა საზოგადოებების ღია სტრუქტურას დახურულით ცვლის (მერიამი და ვეგნერი 1992).

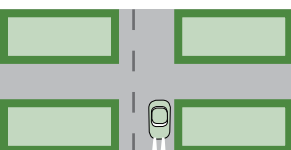
26.6 სურათზე ნაჩვენებია, თუ როგორ ფართოვდება ეკოტონები მართკუთხედის ფორმის ტყის საზოგადოების დაყოფის შედეგად, რომლის მთლიანი ფართობია 200კმ² (10კმ X 20კმ). ტყის დაუყოფელი ძირითადი ნაწილის გვერდის სიგრძეა 2(10+20=60კმ), ხოლო გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაა 0,3 (სურ. 26.6ა). დავუშვათ, ტყის 4კმ სიგანის რიგს სამანქანო გზის გასაყვანად იყენებენ და ტყე ორ მცირე ნაწილად იყოფა, რომლის ფართობია 8X10=80კმ².



(ა)



(ბ)



(ც)



(დ)

სურ. 26.6. პიპოთეტიური ტყის დაყოფის შედეგად გვერდის სიგრძის და შიდა სივრცის (ცვლილების სქემა).

ა) საწყისი ტყის ფართობია 200კმ², ხოლო მთლიანი გვერდის სიგრძეა 60კმ. გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაა 0,3. ტყის 4კმ სიგანის რიგი სამანქანო გზის გაყვანისთვის გამოიყენება. ბ) დაყოფილი ტყეების ფართობებია 80კმ² (მთლიანი ტყის ფართობია 160კმ²). დაყოფილი ტყის მთლიანი გვერდის სიგრძეა 72კმ, ხოლო გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაა 0,45. გ) 2-კმ სიგრძის ბილიკი ტყეს მართი კუთხეებით კვეთს და შედეგად ოთხი თანაბარი ზომის ტყე მიიღება, რომელთა ფართობებია 32კმ² (მთლიანი ფართობია 128კმ²). დაყოფილი ტყის მთლიანი გვერდის სიგრძეა 96კმ, ხოლო გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაა 0,75. დ) იგივე მთლიანი ფართობის მქონე გრძელ, ვიწრო ტყეს ერთი მესამედით გრძელი გვერდი (90კმ) აქვს და გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაა 0,45.

ტყის მთლიანი ფართობი ნაწილების ფართობთა ჯამი ანუ 160კმ^2 -ია, რაც ტყის საწყის ფართობზე 40კმ^2 -ით ნაკლებია. დაყოფილი ტყის გვერდის მთლიანი სიგრძეა $2(16+20)=72\text{კმ}$, რაც საწყისი ტყის გვერდის სიგრძეზე 12კმ -ით მეტია. გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდება $0,45$ ანუ საწყის ტყესთან შედარებით მეტია (სურ. 26.6ბ). მიღებული ორი პატარა ტყის კიდევ დაყოფა ოთხ უფრო პატარა ტყეს და 32კმ^2 ფართობის დაკარგვას მოგვცემს, ხოლო გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდება $0,75$ იქნება (სურ. 26.6გ). სურათზე დაკვირვება ცხადყოფს, რომ გავრცელების არეალის დაყოფის შედეგად ძირითადი ტყის ფართობი ტყის გვერდის სიგრძესთან შედარებით ნაკლები ხდება. ოთხი პატარა ტყე 128კმ^2 ფართობს იკავებს და საწყისი ფართობის დაახლოებით $1/3$ იკარგება. სამაგიეროდ, ტყის გვერდის სიგრძე თითქმის $2/3$ -ით იზრდება.

ტყის გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდებაზე გავლენას ტყის ფორმაც ახდენს. 26.6ა და 26.6დ სურათებზე ნაჩვენებია ერთი და იგივე ფართობის, მაგრამ სხვადასხვა ფორმის ორი ტყე. გრძელი, ვიწრო ტყის გვერდის სიგრძეა $2(40+5)=90\text{კმ}$ (გვერდის სიგრძე/ფართობი= $0,45$) და ეს რიცხვი 26.6ა სურათზე გამოსახულ ტყესთან შედარებით მეტია. ვიწრო ტყის ნაწილებად დაყოფა ძირითადი ტყის ფართობს შეამცირებს.

26.6გ სურათზე გამოსახული, ნაწილებად დაყოფილი გავრცელების არეალი მე-17 თავში შესწავლილ მეტაპოპულაციის სტრუქტურას წაგავს (იხ. სურ. 17.1). საწყისი ტყის ნაწილებად დაყოფის პირობებში სახეობების სიცოცხლისუნარიანობა ადგილობრივ გადაშენებაზე და ტყის ნაწილებში ხელმეორედ დასახლებაზე დამოკიდებული. გააჩნია თუ არა იგივე დინამიკა ტყის მცირე ნაწილებში მობინადრე საზოგადოებებს? მეტასაზოგადოება სხვადასხვა ტერიტორიებზე მობინადრე ადგილობრივი საზოგადოებების სიმრავლეა, რომლებიც ერთმანეთთან საზოგადოების ერთი ან მეტი წევრის გავრცელებით არის დაკავშირებული (გილპინი და ჰანსკი 1991, ჰოლტი 1997). ადგილობრივი საზოგადოებების ფართობი და სტრუქტურის მსგავსება დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად შეეფერება გავრცელების არეალი ადგილობრივ საზოგადოებებში მობინადრე სახეობებს. დაყოფის შედეგად გვერდის სიგრძის გაზრდა ადგილობრივი საზოგადოებების სახეობების შეცვლას იწვევს. რობინსმა აღმოაჩინა, რომ ფრინველთა ზოგიერთი სახეობა, მაგალითად შაშვი და ნაცრისფერი შაშვი, გავრცელების არეალის კიდზე არჩევს ბინადრობას, ხოლო სხვები, მაგალითად, ჭიაჭამია მაგალობელი ფრინველები ტყის სიღრმეში ბინდრობენ. საზოგადოების შემადგენლობაზე არეალის ფორმაც ახდენს ზეგავლენას. საზოგადოებათა უმეტესობა ძირითადად შედარებით იშვიათი სახეობებისგან შედგება (გასტონი 1994) და ეს სახეობები გავრცელების არეალის შემცირებასთან ერთად ქრება. 26.6 სურათზე გამოსახულ

მაგალითში, ნაწილებად დაყოფის შედეგად თანაბარი ზომის და ფორმის გავრცელების არეალები შეიქმნა. თუ ნაწილებად დაყოფის შედეგად სხვადასხვა ფართობის და გვერდის სიგრძის ფართობთან შეფარდების მქონე გავრცელების არეალებს შევექმნით, მაშინ მათში არსებული ადგილობრივი საზოგადოებებიც განსხვავებული გახდება. ამგვარ ცვლილებას 27-ე თავში შევისწავლით, როდესაც საზოგადოების სტრუქტურას შევხებით.

26.4. გუნებრივი თანასაზოგადოებების სტრუქტურა შეიქმნა ადგილობრივი საზოგადოებების ცონტინუალური-თან

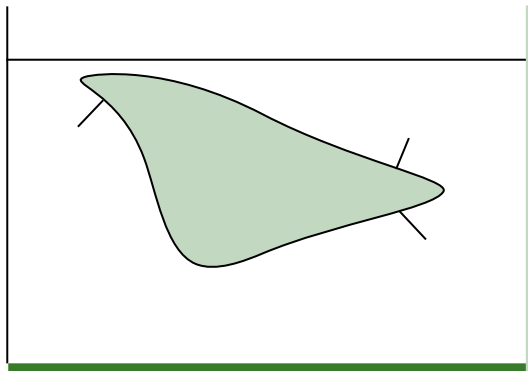
ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთში გავრცელებულ ფოთლოვან ტყეებს ჩრდილოეთიდან სიცივემ-ტანი, ნინეოვანი ტყეები, დასავლეთიდან გვალვის და სიციხის ამტანი მინდვრები, ხოლო სამხრეთ-აღმოსავლეთიდან ცეცხლგამძლე ფიჭვის ტყეები ესაზღვრება. ფოთლოვანი ტყეები გავრცელების არეალში ფიზიოგნომურად ერთგვარია. დაკვირვებების შედეგად ეკოლოგებმა აღმოაჩინეს, რომ ხეების და სხვა მცენარეების სხვადასხვა სახეობები ტყის ბიომის სხვადასხვა ფართობებში ბინადრობს. მაგალითად, ნიუ იორკის ჩრდილოეთით ძირითადად წიფელი, ამერიკული ნეკერჩხალი და არყის ხეა გავრცელებული, ხოლო დასავლეთ ვირჯინიის ტყეებში ნითელი მუხა, თეთრი მუხა და ჰიკორი დომინირებს. დახურული საზოგადოების შესახებ კლემენტის თვალთახედვით, თითოეული არეალისთვის დამახასიათებელი მცენარეულობა სხვა საზოგადოებებისგან მკვეთრად განსხვავებული საზოგადოებაა. მცენარეთა გავრცელებაზე კარგად დაკვირვების შედეგად კი ჩანს, რომ მცენარეთა გაერთიანებები დახურული საზოგადოებები სულ უფრო ნაკლებად არის. მცენარეთა საზოგადოებების კლასიფიკაცია თანდათანობით უფრო დაწვრილებით ხდება და საბოლოოდ დაყოფის აბსურდულ დონეს უახლოვდება.

დაგროვილი ქაოსური მოსაზრებებისგან საზოგადოების ორგანიზაციის კონტინუუმის ცნება წარმოიშვა. ტყეების, მინდვრების ან დელტის მაგვარ გავრცელების არეალებში ცხოველთა და მცენარეთა პოპულაციები ფიზიკური პირობების გრადიენტების გასწვრივ ერთმანეთს ცვლიან. აშშ-ს აღმოსავლეთში მდებარე ტყეები ჩრდილო-სამხრეთის ტემპერატურის გრადიენტთან და აღმოსავლეთ-დასავლეთის წვიმიანობის გრადიენტთან ერთად კონტინუუმს ქმნის. ნებისმიერ რეგიონში გავრცელებულ ხეების სახეობებს, მაგალითად აღმოსავლეთ კენტუკისთვის დამახასიათებელ ხეებს, სხვადასხვა გეოგრაფიული არეალი გააჩნია და ეს ყველაფერი ევოლუციურ მრავალფეროვნებაზე მიანიშნებს (სურ. 26.7.). ზოგიერთ სახეობას კენტუკის ჩრდილოეთით აქვს საზღვრები, ხოლო ზოგიერთს კი სამხრეთით. ვინაიდან მხოლოდ



სურ. 26.7. აღმოსავლეთ კენტუკის მცენარეთა გაერთიანებებში შემაჯავლი სამი სახეობის ხის გეოგრაფიული არეალის საზღვრები (კენტუკი სურათზე ვარსკვლავით არის აღნიშნული).

მცირე რაოდენობის სახეობებს აქვთ ძალიან ფართო გეოგრაფიული არეალი, აღმოსავლეთ კენტუკიში გავრცელებული მცენარეთა სახეობების გაერთიანებები დახურული საზოგადოებები არ არის. თითოეულ სახეობას უნიკალური ეკოლოგიური ისტორია და თანამედროვე ეკოლოგიური მდგომარეობა გააჩნია და ადგილობრივ საზოგადოებებში არსებულ სხვა სახეობებთან სხვადასხვა ხარისხით არის გაერთიანებული.



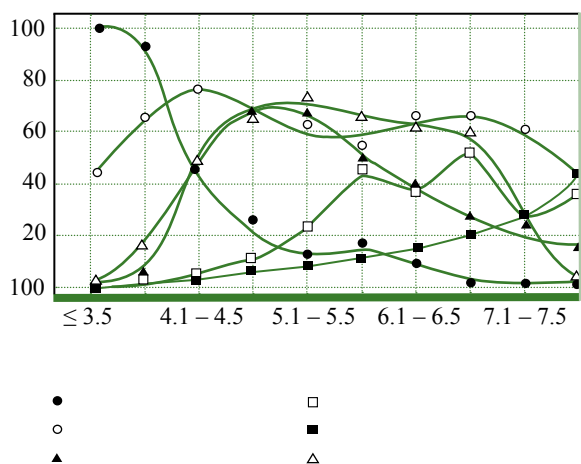
სურ. 26.8. ტემპერატურისა და სინესტის გრადიენტების სქემა სიმაღლისა და განედის მიხედვით. გამუქებულ ფართობზე რაიმე მცენარის საზოგადოებისთვის შესაფერისი პირობები გვაქვს.

აღმოსავლეთ კენტუკის ტყეებზე უფრო ღრმად დაკვირვების შედეგად ჩანს, რომ ხეობა მრავალი სახეობა პირობების ადგილობრივი გრადიენტების გასწვრივ არის გავრცელებული. ზოგიერთი სახეობა მთების მწვერვალებთან ბინადრობს, ზოგიერთი მდინარეთა ნაპირებს არჩევს, სხვები კი ქვიან და ორგანულად მდიდარ ნიადაგებზე უკეთესად მრავლდება. თითოეულ გაერთიანებაში წარმოდგენილი სახეობები შესაძლოა ეკოლოგიურად ერთმანეთთან ახლოს იყოს გავრცელებული, მაგრამ ღია საზოგადოების ცნება მაინც უპირატესია.

ეკოლოგები საზოგადოების სტრუქტურასა და ფუნქციას საზოგადოების კონტინუუმის ცნების საშუალებით აღწერენ. ამისთვის რამდენიმე მეთოდი არსებობს და ქვემოთ ორ მათგანს განვიხილავთ.

გრადიენტის ანალიზი და კლასიფიკაცია

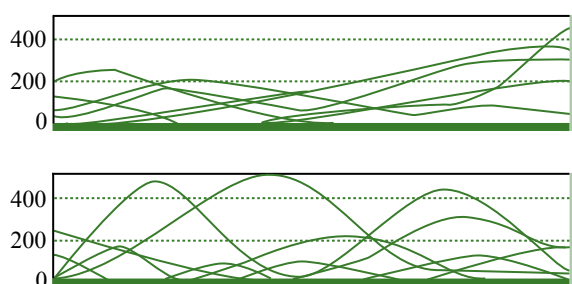
საზოგადოების სტრუქტურის ცვლილების გამოსახვის ერთ-ერთი მეთოდი ეკოლოგიური პირობების რაიმე უწყვეტი გრადიენტის გასწვრივ სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გამოსახვაა (ლუკსი 1962). ამ პროცედურას გრადიენტის ანალიზი ეწოდება (უიტკერი 1967). გრადიენტი შესაძლებელია ფიზიკური ცვლადების, მაგალითად ტენიანობის, ტემპერატურის, მარილიანობის, გაშიშვლების ან სინათლის დონის ნებისმიერ სიმრავლეს დაეფუძნოს (სურ. 26.8). ეკოლოგები გრადიენტის გასწვრივ მდებარე განსხ-



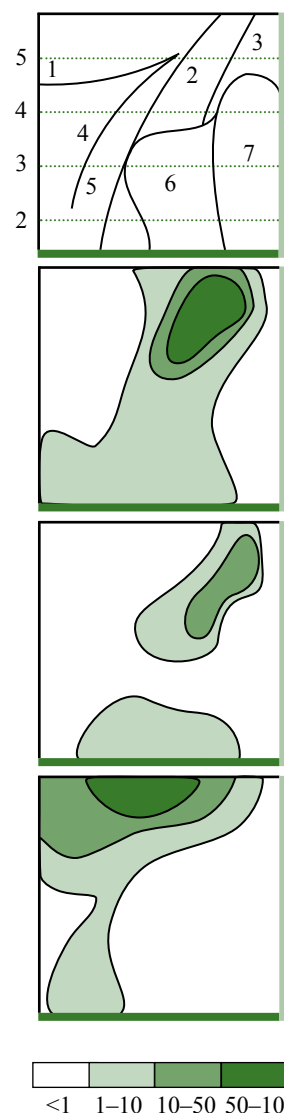
სურ. 26.9. ბალახის ექვსი სახეობის განაწილება pH -ის გრადიენტის გასწვრივ. ესცჰამპსია ფლუვუოსა და ესტუცა ოვინა მჟავიანობას შედარებით უკეთესად უძლებენ, ხოლო დანარჩენი სახეობები უფრო ძირითად პირობებში ბინადრობს.

ვაგებულ ადგილებს აკვირდებიან და ყურადღებას როგორც ზუსტ პირობებს, ასევე სახეობათა მრავალრიცხოვნობას აქცევენ, ხოლო შემდეგ სახეობათა მრავალრიცხოვნობებს გრადიენტის პირობების ფუნქციის სახით გამოსახავენ. დახურული საზოგადოების ორგანიზაციის ამოცნობა სახეობათა გავრცელებაში მკვეთრი ეკოტონების არსებობით ხდება (იხ. სურ. 26.3ა). 26.9 სურათზე ნაჩვენებია ბალახის ექვსი სახეობის გავრცელება პნიადაგის გრადიენტის გასწვრივ.

კორნელის უნივერსიტეტის ეკოლოგ რობერტ უიტეკერის მიერ გრადიენტზე ჩატარებულმა კვლევებმა დახურული საზოგადოების შესახებ კლემენტის



სურ. 26.10. ორეგონის სისკიუს მთებში 460-470 მეტრის სიმაღლეზე და სამხრეთ-აღმოსავლეთ არიზონას სანტა კატალინას მთებში 1830-2140 მეტრის სიმაღლეზე მცენარეთა სახეობების განაწილება სინესტის გრადიენტების გასწვრივ. არიზონას ფლორა უფრო მრავალფეროვანია და სახეობები ვიწრო ეკოლოგიურ არეალებს მოიცავს. სანტა კატალინას მთების ფლორაში უფრო დიდი რაოდენობის სახეობა შედის, თუმცა საბოლოო ჯამში სისკიუს მთებში და სანტა კატალინას მთებში გავრცელებული სახეობების რაოდენობა თანაბარია. პრეცედენტაგე ოცცურენცე - გავრცელების პროცენტი სტემს პერ პეტტარე - ღეროების რაოდენობა პეტტარე მოისტურე გრადიენტ - სინესტის გრადიენტ



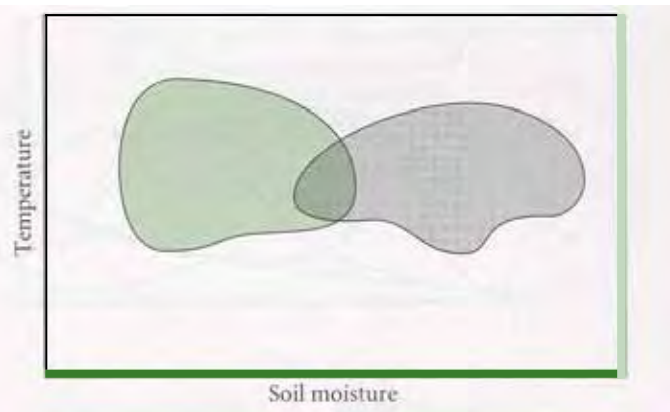
სურ. 26.11. ტენესის გრებით სმოუკის მთებში სიმაღლისა და ნიადაგის ტენიანობის მიხედვით წითელი მუხის, თეთრი მუხის და წიფელის განაწილება. ძირითადი ტყეების გაერთიანებების მიახლოებითი საზღვრები ზედა დიაგრამაზე არის გამოსახული: 1. წიფელი; 2. წითელი მუხა - ნაბლი; 3. თეთრი მუხა - ნაბლი; 4. ცოვე; 5. ტსუგა; 6. მთის მუხა - ნაბლი; 7. ფიჭვი. ფარდობით გავრცელებაზე გამუქების ხარისხი მიუთითებს.

შეხედულება ეჭვქვეშ დააყენა. უიტეკერმა კვლევების უმეტესობა მთიან ტერიტორიებზე ჩაატარა, სადაც ტენიანობა და ტემპერატურა სიმაღლის, დახრილობის და გაშიშვლების მიხედვით მცირე მანძილებზე იცვლება და ეს ფაქტორები გარკვეულ ადგილმდებარეობაზე სინათლის, ტემპერატურის და ტენიანობის დონეს განსაზღვრავს. უიტეკერმა ერთ სიმაღლეზე და ტენიანი ნიადაგის კონტინუუმის გასწვრივ აღმოჩენილი თითოეული მცენარის სახეობის მრავალრიცხოვნობა გამოსახა და აღმოაჩინა, რომ სახეობები უნიკალურ არეალებში ვრცელდება, ხოლო მრავალრიცხოვნო-

ბის პიკები გარემოს გრადიენტის გასწვრივ არის გაბნეული (სურ. 26.10). სამხრეთ-აღმოსავლეთ არიზონას მთებთან შედარებით ორეგონის მთებში უფრო ნაკლები სახეობის მცენარე ცოცხლობს, თუმცა თითოეული სახეობა ეკოლოგიურად უფრო ფართოდ არის გავრცელებული.

ტენესის გრეით სმოუკის მთებში ხეების დომინანტური სახეობები მცენარეების გაერთიანებების გარეთ ფართოდ არის გავრცელებული (სურ. 26.11). მაგალითად, წითელი მუხა დიდ სიმაღლეზე და შედარებით მშრალ ადგილებზე უკეთესად ხარობს, თუმცა ის წიფელის, თეთრი მუხის ან წაბლის ტყეებშიც გვხვდება და სმოუკის მთების მთელ სიმაღლეზე არის გავრცელებული. წიფელას ნესტიანი ადგილები წითელ მუხაზე მეტად უყვარს, ხოლო თეთრი მუხა მშრალ ადგილებზე არის გავრცელებული. ერთი და იგივე არეალში სამივე სახეობა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად არის გავრცელებული (უიტკერი 1952).

კონტინენტის ცნების საშუალებით საზოგადოების სტრუქტურის აღწერის მეორე მეთოდი თავად საზოგადოებებისგან მიღებული მონაცემების საფუძველზე ერთი ან მეტი წარმოსახვითი ლერძის გასწვრივ საზოგადოებების მოთავსებაა. ამ პროცედურის შედეგად მიიღება გრაფიკი, რომელზეც საზოგადოება წერტილითაა წარმოდგენილი, ხოლო მსგავსი საზოგადოებები გრაფიკზე ერთმანეთთან ახლოს მდებარეობს. დამხმარე სტატისტიკური პროცედურები კლასიფიკაციასთან არის კავშირში (კურტისი და



სურ. 26.12. კლასიფიკაციური ანალიზის მაგალითი. მრავალი საზოგადოების ფიზიკურ პირობებზე დაკვირვებიდან მიღებული მონაცემების სტატისტიკური ანალიზის შედეგად კლასიფიკაციის ორი ლერძი მიიღება. ერთი ლერძი ნიადაგის ტენიანობასთან დაკავშირებული გაზომვების გაერთიანებაა, ხოლო მეორე ლერძი ტემპერატურასთან არის კავშირში. შემდეგ თითოეული საზოგადოება ლერძებით განსაზღვრულ სივრცეში თავსდება და მისი მდებარეობა საზოგადოებაში არსებული პირობების საფუძველზე დგინდება. ანალიზი საზოგადოებაში შემავალ ორ ჯგუფზე ხდება. ჯგუფები ტემპერატურის თვალსაზრისით მსგავსია, თუმცა ნიადაგის ტენიანობა განსხვავებულია.

მაკინტოში 1951, მბრეი და კურტისი 1957, ლუკსი 1962, გაუჩი 1982, ტერ ბრააკი და პრენტისი 1988). ეკოლოგი კლასიფიკაციისთვის საჭირო მონაცემების მისაღებად ადგილობრივი საზოგადოებების დიდ რაოდენობას მოინახულებს და შემდეგ გარემო პირობების მნიშ-

ცხრილი 26-21 ტყეთა შემადგენლობა ამერიკის შუა დასავლეთის ტყიან რეგიონში, სადაც წიფელი და ნექერჩხალი დომინირებს

ხეთა პროცენტული მაჩვენელი საცდელ მდებარეობაზე

სახეობა	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
Acer rubrum						8	19		9	
Acer saccharum	17	13		14	7	28	4	6		49
Carya ovata	6	6	7	5		3			6	
Fagus grandifolia	33	21	5	17	72	40	7			
Fraxinus americanus	3	2		7	5	1	8	7	5	4
Juglans nigra		1		10				4		
Liriodendron tulipifera	21	15	2	5	10	1	1			
Nyssa sylvatica	4				2	6	1			
Quercus alba	8	1	63	7	15	46	3	13	8	
Quercus borealis	5	2	18	2			8	7	21	19
Quercus macrocarpa								4	1	
Tilia americana		13		2				31	19	16
Ulmus americana		1		9			3	36	25	1

შენიშვნა: ყველა სვეტი ცხრილში არშესულ მცირე სახეობებს 100%-ით არ მოიცავს. მდებარეობები: A-D, ინდიანა, თურკეი ლუნ შტატი; E, ოჰაიო, ოქსფორდი, ჰესტონის ტყეები; F, ოჰაიო, კანფილდი; G, ოჰაიო, უეინ ქანთრი გრაბერის ტყეები; H-J, ილინოისი, ევანსტონი, ჰარმის ტყეები.

ვენელოვან ცვლადებს, მაგალითად pH-ს, ტენიანობას და ტემპერატურას ზომავს. საბოლოოდ ეკოლოგი თითოეულ საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა მრავალრიცხოვნობას განსაზღვრავს. მონაცემების შეგროვების შემდეგ საქმეში სტატისტიკური პროცედურები ერთვება და მონაცემების საფუძველზე სივრცე იგება, რომელშიც ყველა საზოგადოება შეგვიძლია გავანაწილოთ. ყველაზე უფრო გავრცელებული ორგანიზმილუბიანი სივრცეა, რომელშიც სივრცის განმსაზღვრელი თითოეული ღერძი გარემო პირობების ცვლადების რაიმე კომბინაციისგან არის შედგენილი. მაგალითად, ერთი ღერძი ნიადაგის ტენიანობაზე და ტემპერატურასთან დაკავშირებულ სხვა ფაქტორებზე ზეგავლენის მქონე ცვლადებისგან შეიძლება შედგებოდეს (სურ. 26.12). ამგვარ სივრცეში გამოსახული საზოგადოებების განაწილება საზოგადოებებს შორის არსებული საზღვრების გამორჩეულობის ხარისხს გამოავლენს.

კლასიფიკაციის თანამედროვე მეთოდები სტატისტიკურ პროცედურებს, როგორებიცაა ძირითად კომპონენტთა ანალიზი, ურთიერთგასაშუალოება (შესაბამისობის ანალიზი) და მიმართული შესაბამისობის ანალიზი (გაუჩი 1982) ეფუძნება. ამ პროცედურების შედეგად კლასიფიკაციისთვის საჭირო ძირითადი ღერძები განისაზღვრება. პროცედურების ჩატარებისთვის სახეობათა მრავალრიცხოვნობის, განაწილების ან ფილოგენიის შესახებ არსებული მონაცემებია საჭირო და არა ფიზიკური პირობების გრადიენტის მონაცემები, რის შედეგადაც საზოგადოებებს შორის არსებული მსგავსებები დგინდება. ასეთი მონაცემები 26.1 ცხრილში არის მოყვანილი. 26.1 ცხრილი სახეობების და საცდელი მდებარეობების მატრიცაა და მასში ხის თითოეულის სახეობის მრავალრიცხოვნობა (ადგილზე ხეთა მთლიანი რაოდენობის პროცენტი) თითოეულ საცდელ მდებარეობაზეა მოცემული. სვეტებში ჩამოთვლილი საცდელი მდებარეობების და მწკრივებში ჩამოთვლილი სახეობების კლასიფიკაცია შეიძლება იყოს ტაქსონომიური, გეოგრაფიული, ქრონოლოგიური ან პირობითი, მაგრამ არ შეიძლება იყოს ეკოლოგიური. მატრიცის თითოეული სვეტი ერთი ტყის მდებარეობაა. მაგალითად, მდებარეობაზე ძირითადად სამი სახეობა ცხოვრობს და ესენია: ცერ შაცცჰარუმ, აგუს რანდიფოლია და ირიოდენდრონ ტულიპიფერა. მდებარეობა ძალიან წააგავს მდებარეობას, მაგრამ აშკარად განსხვავდება ჩ მდებარეობისგან. მსგავსი მატრიცების დახმარებით კლასიფიკაციისთვის საჭირო ღერძები მიიღება.

გრადიენტის და კლასიფიკაციის მეთოდების ნაკლი იმაშია, რომ ისინი მთლიანი საზოგადოებების მიახლოებით თვისებებს ეფუძნებიან და საზოგადოებების შემადგენელი სახეობების ფილოგენურ ისტორიას უგულვებელყოფენ. ჩვენამდე მოღწეული სახეობები ხანგრძლივი ევოლუციური ისტორიის შეზღუდვებს და პოტენციურ შესაძლებლობებს ასახავს.

საზოგადოების საზღვრების სიმკვეთრე ან ბუნდოვანება (საზოგადოების დახურულობა და გახსნილობა) მასში შემავალი სახეობების ევოლუციურ ისტორიაზე გარკვეულ ზეგავლენას ახდენს. გარდა ამისა, სახეობათა გავრცელების ან მრავალრიცხოვნების შესახებ მონაცემების რეალური გარემო პირობების გარდინტებზე მორგება (გრადიენტის ანალიზი) ან მხოლოდ სტატისტიკური პროცედურის (კლასიფიკაციის) საფუძველზე საზოგადოებებში სახეობათა დაჯგუფება ნიშნავს, რომ ადგილობრივი გარემო პირობები სახეობათა გაერთიანებებზე ძირითად ზეგავლენას ახდენს. ასეთ პროცედურებში რეგიონალური და ბიოლოგიური ურთიერთქმედებები გათვალისწინებული არ არის. როგორც მოგვიანებით გამოჩნდება, საზოგადოების შემადგენლობა რეგიონალურ პროცესებზე (რიკლეფსი 1987, რიკლეფსი და შლუტერი 1993ა,ბ) და ფილოგენეტიკურ ისტორიაზე (ლოსოსი 1996) შეიძლება იყოს დამოკიდებული.

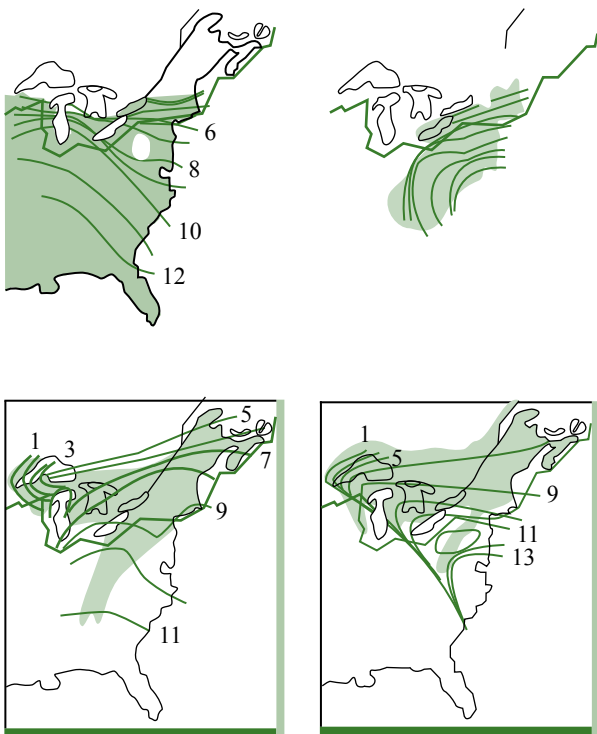
26.5. ქრონოლოგიურმა ჩანაწერებმა გამოავლინა როგორც ცვლილება, ისე უწყვეტობა თანასაზოგადოებებში

ტაქსონების ფილოგენეტიკური საფუძვლები და სახეობების წარმომქმნელი ბიოგეოგრაფიული პროცესები თანამედროვე საზოგადოებებში გარკვეულწილად აისახება (რიკლეფსი და შლუტერი 1993ა,ბ). ნამარხების ისტორია ფრამენტულია, ვინაიდან ის საზოგადოებათა ორგანიზაციას შეეხება და ამავე დროს გაერთიანებების ცვლილებასა და სტაბილურობაზე ერთდროულად მიუთითებს. სახეობები ქრება და ჩნდება, მაგრამ მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა საკმარისად დიდია. ვინაიდან თანადომინანტურ სახეობათა გაერთიანებები ნამარხების ხანგრძლივ ისტორიაში ეფემერულად მოჩანს, ზოგიერთ დომინანტურ სახეობათა და მათთან ან მათში მოზინადრე მცირე ორგანიზმთა გაერთიანებები შესაძლოა მილიონობით წლის წინათ განჩადა.

პლეისტოცენის ხანაში ჩრდილოეთ ამერიკისა და ევრაზიის კონტინენტის ძირითად ნაწილს მასიური მყინვარები პერიოდულად ფარავდა (იხ. სურ. 28.10). გლობალური კლიმატური პირობების ცვალებადობის შედეგად გაჩენილი დაბალი ტემპერატურის პირობებში მყინვარები სამხრეთისკენ ვრცელდებოდა, ხოლო ზომიერი ტემპერატურის პერიოდებში მყინვარები ჩრდილოეთისკენ ინაცვლებდა. ზომიერი ტემპერატურის პერიოდებს ინტერმყინვარული პერიოდები ეწოდება. ინტერმყინვარულ პერიოდში მცენარეთა საზოგადოებები ოდესღაც მყინვარებით დაფარულ არეალში ვითარდება. ამ საზოგადოებების ისტორიის შესახებ დიდ ინფორმაციას მივიღებთ, თუ აშშ-ს ჩრდილო-აღმოსავლეთში და ჩრდილოეთ ევროპაში მყინ-

ვარების ღებობის შედეგად გაჩენილ ტბებსა და ჭაობებში შემონახულ ყვავილის მტვერს დავაკვირდებით. დაკვირვების შედეგად გამოჩნდება, რომ მცენარეთა გაერთიანებების შემადგენლობა დროთა განმავლობაში იცვლება, ხოლო ახალი სახეობების ინტეგრების შედეგად გავრცელების არეალი ფართოვდება და იკუმშება. მაგალითად, რაიტმა (1964, 1968) დაამტკიცა, რომ ჩრდილოეთ ამერიკაში მომხდარ გამყინვარებასთან გატყინება ახლდა და ტყეთა შუალედური გაერთიანებები იქმნებოდა, რომელიც დღესდღეობით არ არსებობს. გატყინების დასაწყისში ნაძვი დომინირებდა და ეს მდგომარეობა დაახლოებით 10000 წლის წინანდელ პერიოდამდე გაგრძელდა, შემდეგ ფიჭვის და არყის გაერთიანებები გაჩნდა, ხოლო საბოლოოდ თელის და მუხის ტყეები განვითარდა.

გამყინვარების პერიოდში მყინვარების სამხრეთით მდებარე მცენარეები და ცხოველები გადარჩნენ და ამ ტერიტორიებს თავშესაფრები ეწოდებათ. უფრო თბილ პერიოდებში მყინვარები უკან იხევდა და მრავალი სახეობის გავრცელების არეალი ჩრდილოეთისკენ ფართოვდებოდა. გამყინვარების უკანასკნელი პერიოდის (10000-15000 წლის წინათ) შემდეგ სამხრეთ თავშესაფრიდან ხეობა სახეობების მიგრაციას დევისი (1965, 1976) დააკვირდა და ზოგიერთი სახეობებისთვის ეს პერიოდი 26.13 სურათზეა გამოსახული. ცუვას



სურ. 26.13. ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთით ხეობათი სახეობის გამყინვარების შემდგომი მიგრაცია პლეისტოცენის თავშესაფრებიდან გავრცელების დღევანდელ არეალებამდე. გავრცელების ხაზებზე აღნიშნული რიცხვები ათასწლეულებს აღნიშნავს.

და ჰიკორის შემთხვევაში გამყინვარების შემდგომი მიგრაცია სამხრეთის რეგიონებიდან ჩრდილოეთისკენ ხდება და გავრცელების არეალი აშშ-ს აღმოსავლეთითა. თეთრი ფიჭვი და ნაბლი კაროლინაში არსებული თავშესაფრებიდან გადაადგილდებიან და მათი გავრცელების არეალი როგორც დასავლეთისკენ, ასევე ჩრდილოეთისკენ ფართოვდება.

გამყინვარება დედამიწის ისტორიის ცვლილების ერთადერთი მიზეზი არ ყოფილა. კაუფმანმა და ფაგერსტრომმა (1993) რიფების შემადგენელ საზოგადოებებში მოხვედრილ ნამარხებზე ანალიზი ჩატარეს და აღმოაჩინეს, რომ სახეობათა მრავალფეროვნება გეოლოგიურ დროში ყოველმხრივ იცვლება. მასიური გადაშენების შედეგად რამდენიმე სახეობის გარდა ყველა გადაშენდება და ეს მოვლენა ძალიან გავრცელებულია. კაუფმანის და ფაგერსტრომის თანახმად, გარემო პირობების ცვლილება საზოგადოების ორგანიზაციის ძლიერ ცვალებადობაზე პასუხისმგებელია. რიფების შემადგენელ საზოგადოებებში შემავალ ნამარხებზე ჩატარებული დაკვირვებები უფრო დიდ ცვლილებებზე მიუთითებენ, ვიდრე დევისის მიერ ჩრდილოეთ ამერიკის ტყეებზე ჩატარებული იგივე სახის კვლევები. ძალიან მნიშვნელოვანია, რომ დღესდღეობით არსებული საზოგადოებები წარსულში იგივე ადგილზე არსებული საზოგადოებებისგან განსხვავდება.

ზომიერი კლიმატის ზონებში გავრცელებულ ფართოფოთლოვან ტყეებში შემავალი ხეების სახეობების შემადგენლობისა და რიფებზე მოხინდრე საზოგადოებებისგან განსხვავებით, მცენარეებისა და ცხოველების ბევრ გაერთიანებას სტაბილურობა ახასიათებს. ამ გაერთიანებების შესახებ არსებული ისტორიული ინფორმაცია ხშირად არაზუსტია. პარაზიტების მკვებავ ორგანიზმებს და ბალახისმჭამელ ცხოველებს ან ავადმყოფობის გამომწვევ ორგანიზმებს შორის არსებული ტაქსონომიური კავშირები გაერთიანების ევოლუციური ისტორიის ხანგრძლივობაზე მიუთითებს (ლინსლი 1961, ბრუკსი 1985). ნამარხებზე მომხმარებლური მოქმედებებიც კარგად ჩანს და ის თანამედროვე მომხმარებლების მიერ დატოვებული კვალებისგან დიდად არ განსხვავდება. მაგალითად, ოპლერმა (1973) თანამედროვე ლამის პეპლისთვის დამახასიათებელი ნაკვალევი ჯერ კიდევ 20 მილიონის წლის წინ გაქვავებულ მუხის ფოთოლში აღმოაჩინა. სმიტმა (1985) ზღვის ბრაქიოპოდების დევონური პერიოდის ნამარხებში მუცელფეხა მტაცებლების მიერ გაკეთებული ნახვრეტები აღმოაჩინა და ეს ნამარხები არაფრით განსხვავდება 100 მილიონის წლის შემდგომი ნამარხებისგან. მიკორიზული გაერთიანებების ნამარხები 100 მილიონ წელზე უფრო ხანდაზმულები არიან (სტაბლფილდი, 1987). ურთიერთქმედებებში მონაწილეები დროის იმ პერიოდში რა თქმა უნდა იგივე არ იყვნენ, თუმცა ურთიერთქმედი ორგანიზმების ჯგუფების გაერთიანებებს ხანგრძლივი ევოლუციური ისტორია და ბევრი საერთო აქვს.

ბიოგეოგრაფიული ფაქტები ხანგრძლივი გაერთიანებების არსებობაზეც მიუთითებს, განსაკუთრებით მაშინ, როდესაც სახეობათა ჯგუფები ერთად არის გავრცელებული (ლათამი და რიკლფსი 1993). კენოზოური პერიოდის დასაწყისში ანუ დაახლოებით 60 მილიონი წლის წინ, ჩრდილოეთ ამერიკის, აზიის და ევროპის უზარმაზარი ტერიტორიები ზომიერი ტყეებით იყო დაფარული და ეს ტყეები დიდ სიგანეზე ვრცელდებოდა. დროთა განმავლობაში დედამიწა გაცივდა და ზომიერი კლიმატის მოყვარულმა მცენარეებმა სამხრეთისკენ გადაინაცვლა, ტყეების აზიური და ამერიკული ნაწილები განცალკევდა და იზოლირებულ ტერიტორიებზე სახეობათა მხოლოდ რელიქტური ჯგუფები დარჩა (გრეპემი 1972, თორნი 1972). დღესდღეობით, ფლორის ნაწილი მჭიდროდ დაკავშირებულ სახეობათა სიმრავლეა და მოიცავს მაგნოლიებს, როდოდენდრონებს, ტიტებს და გუმფისის ხეებს, რომლებიც ამჟამად მხოლოდ აშშ-ს ზოგიერთ ნაწილში და სამხრეთ-აღმოსავლეთ აზიაში გვხვდებიან. ზემოთ ნახსენებ ორ ტერიტორიაზე გავრცელებული ფლორების მსგავსება საუკუნეზე მეტი ხანია დადგენილია (გრეი 1860, ფერნალდი 1929, ლი 1952, ვულფი 1975, 1981). ამ ადგილებში გავრცელებული ტყეებისა და ჭაობების მობინადრე მრავალწლოვანი მცენარეები ფლორის ძირითად ნაწილს შეადგენს და ეს ნიშნავს, რომ მცენარეთა საზოგადოებები და მათთან დაკავშირებული ცხოველები თანაევოლუციას დიდი ხნის განმავლობაში განიცდიან. ტყის ფლორის სხვა კომპონენტებს განსხვავებული ბიოგეოგრაფიული ისტორია, ხოლო ველების ფლორას განსხვავებული საწყისები აქვს, თუმცა ფლორების შერევა თანამედროვე საზოგადოებას ქმნის და სახეობათა შორის ევოლუციურ ასიმილაციას ხელს არ უშლის.

26.6. ევოლუციურმა ისტორიამ შეიქმნა დატოვოს განსაზღვრული ანაგაჟდი თანასაზოგადოების ორბანიზაციაზე

ისტორია საზოგადოებაში მომხდარ პროცესებზე ზეგავლენას ორი მეთოდით ახდენს. ბუნებრივი გადარჩევა სახეობების მიერ საზოგადოებისთვის ბოძებულ ნიშან-თვისებებზე ახდენს ზეგავლენას და ეს ნიშან-თვისებები სახეობათა ევოლუციურ ისტორიას ასახავს. მაგალითად, კონკურენციის პირობებში მომხდარი გადარჩევა ტროპიკული კოლიბრის ფრთებისა და ნისკარტების ზომებისა და ფორმების მრავალფეროვნებაზე პასუხისმგებელი, რადგან კოლიბრებს სწორედ ასეთი მორფოლოგიური თვისებები ახასიათებთ. კოლიბრების საზოგადოება რბენის სიჩქარის მიხედვით არ ხასიათდება, ვინაიდან კოლიბრები საერთოდ არ დარბიან. აქედან გამომდინარე, საზოგადოების ბუნება მისი შემადგენელი ნაწილების თვისებებით არის შემოზღუდული.

დედამიწაზე სიცოცხლის ფორმების გავრცელება თანაბრად არ ხდება და ეს ფაქტი ევოლუციური ისტორიის მეორე შედეგზე მიუთითებს, რომლის მიხედვით, ზოგიერთ რეგიონში სხვაგან ფართოდ გავრცელებული ჯგუფები საერთოდ არ ბინადრობს. გავრცელების არათანაბრობა ძირითად კლიმატურ პირობებთან არის კავშირში. მაგალითად, გველები და ხვლიკები არქტიკის სიცივეს ვერ უძლებენ. გეოგრაფიული ბარიერებით გამოწვეული ისტორიული მოვლენები მცენარეთა და ცხოველთა ძირითადი ჯგუფების გავრცელებაზე დიდ ზეგავლენას ახდენს. გავრცელების ანომალია ყველაზე უფრო კარგად კუნძულებზე ჩანს. ავსტრალიაში ჩანთოსანი ცხოველებისა და ღამურების გარდა ძუძუმწოვართა ძირითადი ჯგუფები არ ბინადრობენ, ხოლო ზემოთხსენებული სახეობები დიდი მრავალფეროვნებით გამოირჩევა. პატარა, მოშორებულ კუნძულებზე მოხვედრას მხოლოდ მცირე რაოდენობის სახეობა ახერხებს.

საზოგადოების სტრუქტურის ფილოგენური ანალიზი

სახეობებს ან სხვა ტაქსონებს შორის ევოლუციურ კავშირებთან შეხება ფილოგენიას აქვს, ხოლო ფილოგენიის ანალიზს ფილოგენური ანალიზი ეწოდება (ჰარვეი და პაგელი 1991). ფილოგენური ანალიზის მიზანი საერთო წინაპრისგან წარმოშობილ სახეობებს ან ტაქსონებს შორის კავშირების შესწავლაა. ამგვარი კავშირები გამოსახულია დიაგრამაზე, რომელსაც კლადოგრამა ეწოდება (იხ. სურ. 2.11). კლადოგრამა პატარა ხეს ან ბუჩქს მოგვაგონებს, მის სათავეზე საერთო წინაპარია გამოსახული, ხოლო დღევანდლამდე შემონახული ტაქსონები შტოებით არის წარმოდგენილი. შტოების განტოტების ადგილები მიუთითებენ, რომ ევოლუციურმა მოვლენამ ახალი სახეობის ან ტაქსონის წარმოშობა გამოიწვია. თუ წინაპრიდან თანამედროვე სახეობამდე გავლებული ხაზი აღნიშნული არ არის, მაშინ თანამედროვე სახეობა წინაპარს მოგვაგონებს, ხოლო თუ ხაზი უფრო პატარა ხაზით ან პატარა ყუთით არის აღნიშნული, მაშინ თანამედროვე სახეობამ ცვლილება განიცადა. ჩვენ კლადოგრამის აგების დეტალებს არ ჩავუღრმავდებით და მას მხოლოდ საზოგადოების სტრუქტურაზე მომხდარი ფილოგენიის ზეგავლენის წარმოდგენისთვის გამოვიყენებთ.

ეკოლოგები უკანასკნელ წლებში ფილოგენურ მეთოდებს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე და საზოგადოების სტრუქტურაზე ისტორიული პროცესების ზეგავლენის შესწავლისთვის იყენებდნენ (ლოსოსი 1996). საზოგადოების მოდელის შესახებ შეკითხვებზე პასუხის გასაცემად ფილოგენური ანალიზის გამოყენების მთავარი მიზანი ის არის, რომ შედარებით თანამედროვე ურთიერთქმედებების, მაგ-

ალითად კონკურენციის და მტაცებლობის შედეგები სახეობათა გავრცელებაზე მომხდარი ისტორიული მოვლენებისა და გენეალოგიური ზეგავლენისგან განსხვავონ. ფილოგენური მეთოდების საშუალებით ეკოლოგები საზოგადოების სტრუქტურის მსგავსებაში გარემო ფაქტორების მნიშვნელობასაც სწავლობენ. საზოგადოების სტრუქტურისა და ფუნქციის შესწავლაში ფილოგენური ანალიზის გამოყენების მეთოდები ბრუსმა, მაკლელანმა (1991, 1993) და ლოსოსმა (1992, 1996) დახვეწეს, ხოლო ეს საკითხი დაწვრილებით მაილზმა და ღუნჰამმა (1993) შეისწავლეს.

26.14 სურათზე ნაჩვენებია, თუ როგორ გამოიყენება ფილოგენური ანალიზი სამ განსხვავებულ რეგიონში მობინადრე მარტივი საზოგადოებების შედარებისთვის. თითოეული ჰიპოთეტური საზოგადოება (კალიფორნიაში, ვირჯინიაში და ფლორიდაში) სამ სახეობას, კერძოდ მცენარეს, ბალახისმჭამელ და ხორცისმჭამელ ცხოველს შეიცავს. სურათზე გამოსახულია ოთხი განსხვავებული მდგომარეობა. 26.14ა სურათზე ჩანს, რომ ჰიპოთეტური საზოგადოებების ტროფიული სტრუქტურა სამივე საზოგადოების ფორმაციიდან იღებს სათავეს. ლოსოსმა (1996) ასეთი მდგომარეობა დასავლეთ კარიბის პატარა კუნძულებზე მობინადრე ხვლიკ ნოლის-ებისთვის აღწერა. საგრეი და მაყნარდი სახეობები რეგიონის მრავალ კუნძულზე გვხვდება და ისინი გავრცელების სხვადასხვა არეალებს იკავებს. გავრცელებათა არეალების ამგვარი დაყოფა შესაძლოა კონკურენციით არის გამოწვეული, თუმცა ლოსოსი ვარაუდობს, რომ გავრცელების არეალები ძალიან დიდი ხნის წინათ დაიყო და ამ ორი სახეობის სხვა კუნძულებზე გადასვლის შემდეგ მდგომარეობა შენარჩუნდა.

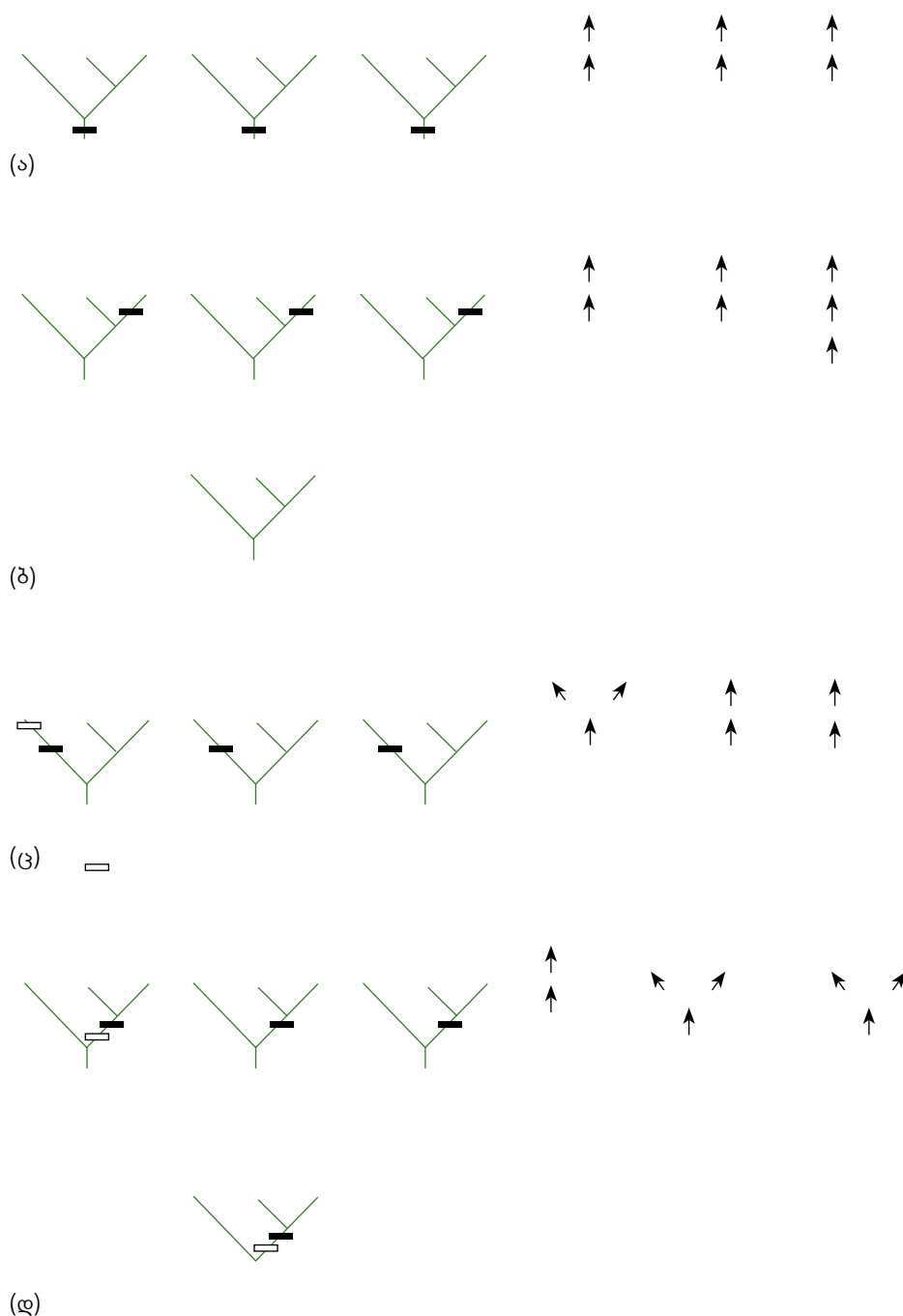
26.14ბ სურათზე გამოსახულია ახალი ეკოლოგიური გაერთიანების წარმოქმნის პროცესი (მტაცებლის პარაზიტის დამატებით) ფლორიდის საზოგადოებაში. პარაზიტთა სახეობები კალიფორნიის ან ვირჯინიის საზოგადოებებში არ გვხვდება, მაგრამ ისინი მექსიკის და ალაბამას საზოგადოებებში კარგად არიან ცნობილი. მაშასადამე, ფლორიდის საზოგადოებაში შემავალი ახალი ეკოლოგიური გაერთიანება ახალი კომპონენტის შემოსვლის შედეგია. ახალი გაერთიანებები მაშინ შეიძლება გაჩნდეს, როდესაც სახეობათა წარმოქმნა ხდება და ეს შემთხვევა 26.14გ სურათზეა ნაჩვენები. სურათზე კარგად ჩანს, რომ კალიფორნიაში სახეობათა წარმოქმნის შედეგად საზოგადოების ახალი წევრი ჩნდება და მას საჭმლის მოპოვების ახალი სტრატეგია აქვს (ყველაფრისმჭამელია). ვირჯინიის და ფლორიდის საზოგადოებებში ახალი გაერთიანება არ შეინიშნება. 26.14დ სურათზე გამოსახულია შემთხვევა, როდესაც ეკოლოგიურ კავშირებს შორის სხვაობა ვირჯინიის და ფლორიდის პოპულაციათა ჩამოყალიბებამდე მეორე, უფრო დიდი მტაცებლის შემოჭრით არის გამოწვეული. მაშასადამე, მემკვიდრეობით

ტროფულ სტრუქტურაში მტაცებელი და ორი დიდი მტაცებელი შედიან, ხოლო მტაცებელი ვირჯინიის და ფლორიდის თანამედროვე საზოგადოებებშიც განაგრძობს არსებობას.

მარტივი ანალიზის შედეგად გამოჩნდა, თუ როგორ ახდენს სახეობების წარმოშობა და ეკოლოგიური გაერთიანებების ისტორიული ცვლილებები თანამედროვე პოპულაციათა სტრუქტურაზე ზეგავლენას. იგივე ტიპის ანალიზი ეკოლოგს საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლას უადვილებს. მაგალითად, ფილოგენური ანალიზის შედეგად გამოჩნდება, რომ 26.14ბ სურათზე გამოსახული საზოგადოებების სტრუქტურებს შორის მსგავსება ფილოგენური ისტორიით უფრო არის გამოწვეული, ვიდრე ადგილობრივი გარემო პირობების მსგავსებით. კალიფორნიის და ვირჯინიის საზოგადოებებში პარაზიტის არარსებობა უფრო ფლორიდის საზოგადოებაში პარაზიტის გეოგრაფიული გავრცელების არეალით არის გამოწვეული, ვიდრე კალიფორნიის, ვირჯინიის და ფლორიდის საზოგადოებებში ეკოლოგიურ გაერთიანებათა მრავალფეროვნებით. ვირჯინიის და ფლორიდის საზოგადოებებში მეორე მტაცებლის არსებობის მიზეზის დასადგენად უნდა გავარკვიოთ, თუ რა მოხდა ამ საზოგადოებების ჩამოყალიბებამდე, ხოლო მათსა და კალიფორნიის საზოგადოებას შორის ეკოლოგიური კავშირების შედარება ბევრს ვერაფერს მოგვცემს.

მსგავსება და საზოგადოების სტრუქტურა

განსხვავებული ევოლუციური ისტორია და მცენარეთა და ცხოველთა ტაქსონომიური მსგავსება ფორმის და ფუნქციის მსგავსების შედეგად ნაკლებად გარჩევადი ხდება. მაგალითად, ფაუნაში შეიძლება კოდალები არ შედიოდნენ, მაგრამ სხვა სახეობები მათ ადგილს ნამდვილად დაიკავეს (სურ. 26.15). აფრიკისა და სამხრეთ ამერიკის ტროპიკულ ტყეებში სხვადასხვა ევოლუციური წარმოშობის მქონე მცენარეები და ცხოველები ბინადრობენ, თუმცა მათ შესამჩნევად მსგავსი გარეგნობა აქვთ (კისტი 1972, ბურლიე 1973; სურ. 26.16). ჩრდილოეთ და სამხრეთ ამერიკის უდაბნოებში არსებული მცენარეები და ცხოველები მორფოლოგიურად უფრო მსგავსია, ვიდრე ეს მათი განსხვავებული ფილოგენური წარმოშობიდან არის მოსალოდნელი (მარესი 1976, ორიანსი და სოლბრიგი 1977). მსგავსება ასევე შეინიშნება ავსტრალიური და ჩრდილოეთ ამერიკული ხვლიკების მოქმედებებსა და ეკოლოგიაში, თუმცა ისინი სხვადასხვა ოჯახებს მიეკუთვნებიან და მათ შორის დაახლოებით 100 მილიონი წლის სხვაობაა (პიანკა 1971). სამხრეთ ევროპის, სამხრეთ აფრიკის, კალიფორნიის, ჩილეს და ავსტრალიის ხმელთაშუაზღვისპირეთის კლიმატურ ზონებში გავრცელებული მცენარეები ზამთრის



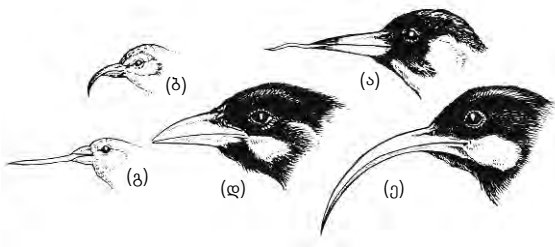
სურ. 26.14. კალიფორნიის, ვირჯინიის და ფლორიდის სამი ჰიპოთეტური საზოგადოების სახეობებს შორის ფილოგენეტიკური კავშირები. თითოეული საზოგადოების ტროფული სტრუქტურა სურათის მარჯვენა მხარეს მოცემულ კვების ჯაჭვის დიაგრამაზეა გამოსახული. სხვადასხვა ტროფულ დონეზე სახეობებს შორის ფილოგენური კავშირები სურათის მარჯვენა მხარეს გამოსახულ კლადოგრამებზე არის ნაჩვენები. მუქი შავი წრფე სახეობათა რაიმე გაერთიანების წარმომოხაზავ მიუთითებს, ხოლო დანარჩენი წრფეები ეკოლოგიის ცვლილებას ასახავს. ა) სამივე საზოგადოებას ერთნაირი ტროფული სტრუქტურა აქვს, ვინაიდან კავშირები საზოგადოებებს შორის განსხვავების გაქონამდე წარმოიქმნა. ბ) ახალი ეკოლოგიური გაერთიანება პარაზიტის დამატების შედეგად ფლორიდის საზოგადოებაში და არა კალიფორნიის ან ვირჯინიის საზოგადოებაში ჩნდება. გ) კალიფორნიის საზოგადოებაში სახეობების წარმომოხაზავი მომხმარებლის ახალი სახეობის (ყველაფრისმჭამელი ცხოველის) გაჩენას იჩვენებს. დ) უფრო დიდი მტაცებელი ვირჯინიის და ფლორიდის საზოგადოებების დაყოფამდე შემოდის და შედეგად ამ საზოგადოებებში ახალი მტაცებელი ჩნდება.

წვიმებისა და ზაფხულის გვალვისადმი მორფოლოგიურად და ფიზიოლოგიურად ადაპტირებულია და ამ თვალსაზრისით ერთმანეთს გავს (მუნი და დანი 1970, მუნი 1977).

კარგად დაკვირვებით მსავსება აშკარად ჩანს და ეს ფაქტი ამყარებს მოსაზრებას, რომ საზოგადოების ორგანიზაცია უფრო ადგილობრივ გარემო პირობებზეა დამოკიდებული, ვიდრე საზოგადოების შემადგენელი სახეობების ეკოლუციურ საწყისებზე. ხშირად სახეობათაშორის თავსებადობაც სახეზეა, რაც გარემო პირობების მიერ სახეობათა თვისებების განსაზ-

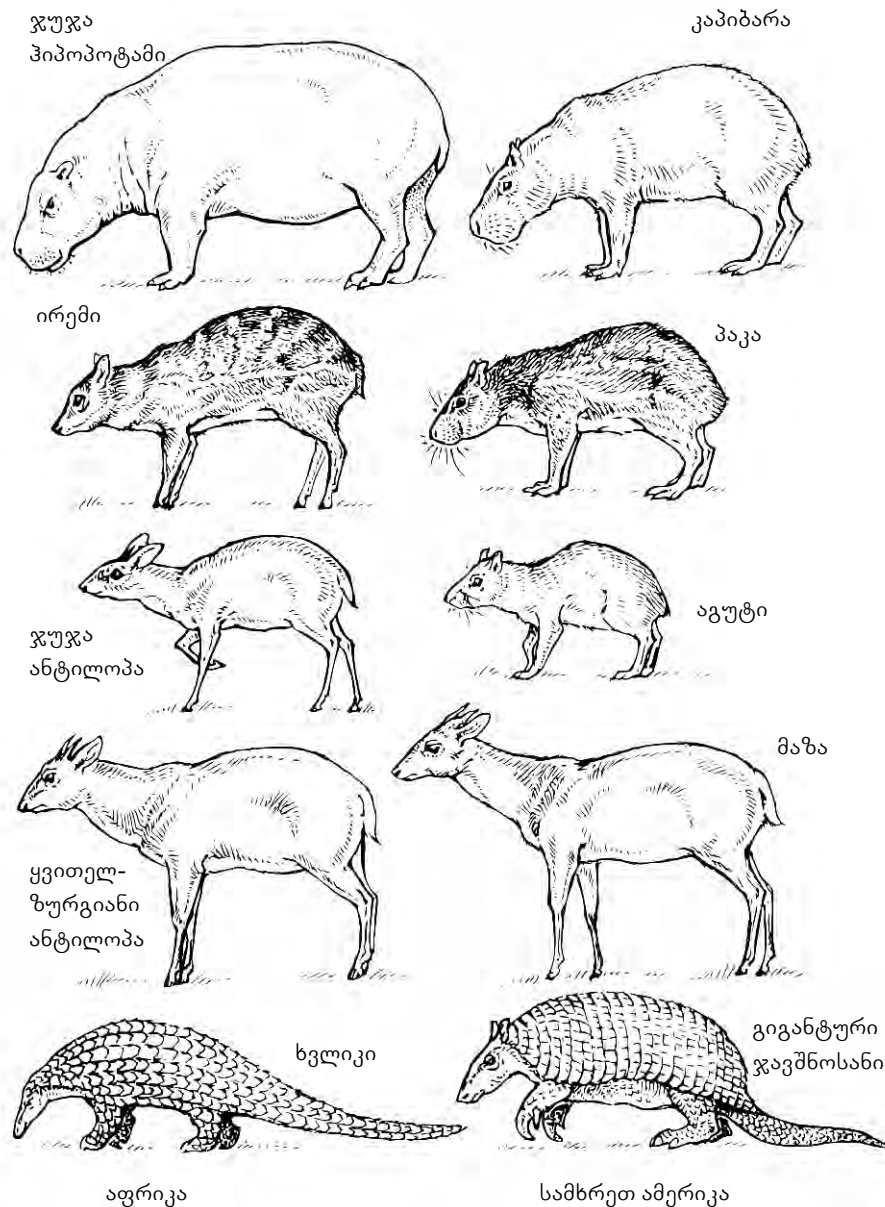
ღვრაზე მიუთითებს ანუ თვისებები მხოლოდ კლიმატსა და სხვა ფიზიკურ ფაქტორებზეა დამოკიდებული. სხვადასხვა ფილოგენური ფონის გამო, მცენარეები და ცხოველები ერთმანეთზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენენ. შექმნილი მდგომარეობა ძალიან ნააგავს კალათხურთის გუნდს, რომელშიც ცენტრის, თავდამსხმელის ან მცველის როლი სხვადასხვა მოთამაშემ შეიძლება შეითავსოს, თუმცა გუნდის სტრუქტურა უცვლელია (მოედანზე ხუთი მოთამაშეა) და თამაშის წესებით განისაზღვრება.

მიუხედავად ზემოთქმულისა, სახეობებს შორის



სურ. 26.15. ერთმანეთისგან განსხვავებული ფრინველები ხიდან მწერებს იტაცებენ. ა) ევროპული მწვანე კოდალა ნისკარტის საშუალებით ხეს ჩიჩქნის და გრძელი ენით სინჯავს; ბ) ჰავაიური კაუჭნისკარტა მოკლე ქვედა ყბით იჭერს და შემდეგ გრძელ ზედა ყბით სინჯავს; გ) გალაპაგოსის კოდალა ნისკარტით თხრის და შემდეგ ნემსით სინჯავს; დ) მამალი ახალზელანდიური ჰუი (გადაშენდა) მოკლე ნისკარტით თხრის, ხოლო ე) დედალი ჰუი გრძელი ნისკარტით სინჯავს.

თავსებადობა დაწვრილებით შესწავლილი არ არის (რიკლესი და ტრევისი 1980). მართლაც, მსგავსებაზე კარგად დაკვირვება ცხადყოფს, რომ ერთი და იგივე გარემო პირობებში არსებულ მცენარეებსა და ცხოველებს შორის მნიშვნელოვანი განსხვავებაა. მარესმა შენიშნა (1976), რომ სამხრეთ ამერიკის მონტეს უდაბნო სამყაროს ერთადერთი გაუდაბნოებული რეგიონია, სადაც მარცვლისმჭამელი, ორფეხა და წყლისგან დამოუკიდებელი მღრღნელები ჩრდილოეთ ამერიკული ჩანთოსანი ვირთხებისა და აზიური მექვიშების მსგავსად არ ბინადრობენ. მიუხედავად ამისა, სამხრეთ ამერიკული ბაყაყებისა და გომბეშოების ზოგიერთმა სახეობამ უდაბნო პირობებისადმი უფრო კარგად გაიარა ადაპტაცია, ვიდრე მათმა ჩრდილოეთ ამერიკულმა ანალოგიებმა. ეს სახეობები ქაფისგან ბუდეებს აგებს, რომელშიც მათი კვერცხები გამოშრობისგან



სურ. 26.16. მორფოლოგიური მსგავსება კავშირის არმქონე აფრიკულ (მარცხნივ) და ნეოტროპიკულ (მარჯვნივ) ძუძუმწოვრებს შორის.



სურ. 26.17. მანგროვის ხეები კოსტა-რიკაში, წყნარი ოკეანის სანაპიროს დელტაში. სურათის მარცხენა ნაწილში ლპიზოპორა ხეების ფესვები, ხოლო სურათის მარჯვენა ნაწილში ელიციტორა-ს რტოები ჩანს. ხეები ჭუჭყიან სუბსტრატზე იზრდებიან და მიცევა-მოქცევის ზონაში ბინადრობენ. მარილიანი წყალი ნიადაგს პერიოდულად ფარავს.

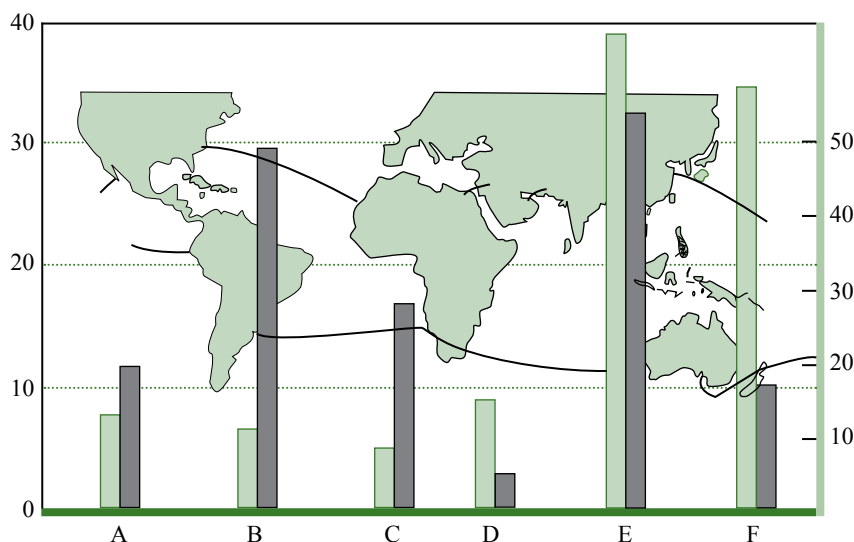
დაცულია (ბლერი 1975). ავსტრალიური ხელიკი მ-პპიბოლურუს ინერმის და ჩრდილოეთ ამერიკული იგუანა ერთმანეთს გვანან, თუმცა მათ შორის სხვაობა კვების რაციონში, აქტივობის ოპტიმალურ ტემპერატურაში, სოროების გაკეთებასა და წლიურ ციკლშია (პიანკა 1971).

რიკლფესის და ლათამის (1993) მიერ ჩატარებული კვლევების შედეგად, მანგროვის ხის მსგავს პირობებში მობინადრე საზოგადოებებს შორის მკვეთრი განსხვავება გამოვლინდა. მანგროვის ხეები ტროპიკულ ტყეებში ხარობენ, რომლებიც მდინარეთა დელტებისა და ზღვის ნაპირის მიცევა-მოქცევის ზონებში გვხვდები-

ან (სურ. 26.17). მანგროვის ხეები მარილის მაღალ შემცველობას კარგად ეგუებიან და ფესვები წყლით გაჯერებულ ნალექ ქანებში აქვთ გადგმული. მანგროვის გავრცელების ადგილებში ხმელეთის ხეების 15 გვარი კოლონიზაციას დამოუკიდებლად ახდენს და რამდენიმე მათგანი შემდგომში კიდევ უფრო მრავალფეროვნდება. ვესტ-ინდიის წყნარი ოკეანის მანგროვის ხეების კიდევ უფრო დიდი მრავალფეროვნების ახსნა გავრცელების ადგილის დახმარებით შეუძლებელია, ვინაიდან ორივე რეგიონში მანგროვის ხე თანაბარ ფართობზეა გავრცელებული (სურ. 26.18). ინდო-წყნარი ოკეანის რეგიონში, აღმოსავლეთ აფრიკასა და მადაგასკარში (რეგიონში), მანგროვის ხეებისთვის შესაფერისი არეალის სიმცირე მანგროვის ხის მცირე მრავალფეროვნების ახსნა შეიძლება იყოს. მანგროვის ხეების სახეობათა რაოდენობის ძლიერი ცვალებადობა შესაძლოა მცენარეთა ტაქსონითაც ავსხნათ, რომელიც მანგროვის ხის გავრცელების ადგილზე ინდო-დასავლეთ წყნარ ოკეანეში უფრო ხშირად გვხვდება, ვიდრე კარიბის რეგიონში, თუმცა ამის მიზეზები ნათელი არ არის.

თანაეოლუცია და საზოგადოების სტრუქტურა

საზოგადოების ორგანიზაციის ფორმირებაში ევოლუციური ისტორიის მნიშვნელობის გასაგებად ევოლუციური პროცესის დამოუკიდებელი ბუნება უნდა გაეიაზროთ (ტომპსონი 1994). სახეობათა ევოლუციური ისტორია თანაეოლუციის პროცესის შედეგად სხვა სახეობების ისტორიასთან მჭიდროდ და რთულად არის დაკავშირებული. მცენარეებსა და ბალახის მჭამელ ცხოველებს, ასევე პარაზიტებსა და მათ



სურ. 26.18. მანგროვის ხეების გავრცელების საზღვრები (შავი ხაზები) სამყაროს კონტინენტებისა და კუნძულების სანაპიროების გასწვრივ. ბლოკები ექვსივე რეგიონში მანგროვის გავრცელების არეალის (ნაც-რისფერი ფერით) სიდიდეს და მანგროვის ხეებისა და ბუჩქების (მწვანე ფერით) სახეობათა რაოდენობას გვიჩვენებს. რეგიონებია: A - წყნარი ოკეანის აღმოსავლეთი; B - კარიბის ზღვა და ატლანტიკის ოკეანის დასავლეთი; C - ატლანტიკის ოკეანის აღმოსავლეთი; D - ინდოეთის ოკეანის დასავლეთი; E - ინდოეთის ოკეანის აღმოსავლეთი; F - წყნარი ოკეანის დასავლეთი.

მკვებავ ორგანიზმებს შორის რთული მორფოლოგიური და ქცევითი ადაპტაცია მიუთითებს, რომ საზოგადოების ორგანიზაცია ამგვარ კავშირებს ასე თუ ისე ასახავს. მაინც როგორ ქმნის თანაევოლუცია საზოგადოების ორგანიზაციის ფორმას?

ამ შეკითხვაზე პასუხი სრულყოფილად გაცემული არ არის, თუმცა პასუხის პოვნა შესაძლებელია, თუ თანაევოლუციის გეოგრაფიულ, მოზაიკურ მოდელს ავაგებთ (ტომპსონი 1994). თანაევოლუციური სახეობები ბევრი ადგილობრივი საზოგადოების ძირითადი კომპონენტია. მაგალითად, ნექტარის წარმოქმნელი ყვავილები და მათ დამტკვერვაზე პასუხისმგებელი კოლიბრების ცალკეული ოჯახები ცენტრალური და სამხრეთ ამერიკული საზოგადოებების შემადგენელი ნაწილია (ფეინზინგერი 1978, სტილესი 1985). ამ საზოგადოებების შემადგენელ ნაწილებს შორის ადგილობრივი ურთიერთქმედებების ექსპერიმენტულმა კვლევებმა დამამტკვერვებსა და ყვავილებს შორის არსებული კონკურენცია გამოავლინა, რაც თავის მხრივ ადგილობრივი საზოგადოების ორგანიზაციის მექანიზმებზე გვაძლევს წარმოდგენას (ფეინზინგერი და ტაიბაუტი 1991, ფეინზინგერი 1991). ყვავილებსა და მათ დამტკვერვას ფრინველებს შორის კავშირები რეგიონალურ შკალაზე იცვლება და ზოგჯერ ძალიან მკვეთრად. გარკვეული სახეობის ფრინველები რაიმე ადგილზე გარკვეული სახეობის ყვავილს არჩევენ, თუმცა სხვა ადგილზე შესაძლოა ტაქსონომიურად მოშორებული, განსხვავებული სახეობები აირჩიონ. სახეობათაშორის ბრძოლისა და მტაცებლობის შესწავლა საზოგადოების სტრუქტურის ჩამოყალიბებაში ასეთი ურთიერთქმედებების მნიშვნელობას სრულად არ ავლენს და საჭიროა საზოგადოებაზე მომხდარი გეოგრაფიული და ისტორიული ზეგავლენის გათვალისწინება. ადგილობრივი, ადაპტირებული სახეობების ურთიერთქმედებების შესწავლა საზოგადოების სტრუქტურაში თანაევოლუციის მნიშვნელობას სრულყოფილად ასევე არ გვიჩვენებს.

26.7. თანასაზოგადოების გახასიათებაში ნარმოქმნელ დროისა და სივრცის მასშტაბებზე პროცესების იერარქიები-სკაბ

ეკოლოგებს საზოგადოებისა და მისი სტრუქტურის რეგულირების შესახებ განსხვავებული მოსაზრებები აქვთ. ნათელია, რომ საზოგადოების ცნების გამოყენება თანამედროვე, ფიზიკურად შემოზღუდული ადგილისთვის შეუძლებელია, ვინაიდან საზოგადოების თვისებები ისტორიული, რეგიონალური და ადგილობრივი პროცესების შედეგად იქმნება. შემოსაზღვრულ არეალზე ყურადღების გამახვილების ნაცვლად საზოგადოება დროსა და სივრცეში მდებარე ათვის

ნერტილად უნდა წარმოვიდგინოთ, რომლისგანაც პოპულაცია და ევოლუციური ზეგავლენა იღებს სათავეს, ხოლო წარმოქმნილი ძალა დროსა და სივრცეში სუსტდება. ეს ნერტილი ზეგავლენას ახდენს და ამავე დროს სხვა ნერტილებისგან იგივე ტიპის ზეგავლენას განიცდის, ხოლო მისი ძალა მანძილთან ერთად მცირდება. მოცემულ ნერტილში მდებარე საზოგადოების თვისება ყველა ამ ზეგავლენას აირეკლავს და ამიტომ საზოგადოებას ფიქსირებული საზღვარი კი არ გააჩნია, არამედ ზეგავლენის სფეროს წააგავს, რომლის სიმკვრივე ცენტრზე უფრო მეტია, ხოლო რადიუსის ზრდასთან ერთად მცირდება. აქედან გამომდინარე, საზოგადოების ეკოლოგის ინტერესის სფეროს მოცემულ ნერტილში მდებარე საზოგადოების სტრუქტურის ფორმის ჩამოყალიბებისთვის მნიშვნელოვანი პროცესები წარმოადგენს.

პროცესთა რამდენიმე სახეობა მნიშვნელოვანია და თითოეულ მათგანს დროისა და სივრცის განსხვავებული დამახასიათებელი შკალა აქვს. სივრცის შკალა ინდივიდების მოქმედების არეალს, პოპულაციათა შიგნით ინდივიდების გეოგრაფიულ და ეკოლოგიურ გაბნევასა და პოპულაციათა გეოგრაფიული არეალების შეზღუდვას შორის იცვლება. დროის შკალა ინდივიდუუმების და პოპულაციათა მოძრაობის ტემპების, პოპულაციათა ურთიერთქმედების დინამიკის და პოპულაციათა შიგნით გენოტიპების სელექციური ჩანაცვლების მიხედვით იცვლება. საზოგადოების ატრიბუტების ფორმირებაზე ადგილობრივი, თანამედროვე პროცესები უფრო მეტ ზეგავლენას ახდენს, ვიდრე რეგიონალური ან ადგილობრივი პროცესები და ეს უპირატესობა პროცესების სივრცის და დროის შკალებზეა დამოკიდებული. გარკვეულ ნერტილზე არსებული პოპულაციის ბედი მიუღებელ ფიზიკურ პირობებს, შიდა დაპირისპირებასა და მტაცებლობას შორის ბალანსზეა დამოკიდებული (შმიდა და უილსონი 1982, პულიამი 1988). რაიმე ნერტილზე არსებულ სახეობათა მრავალფეროვნება გადაშენების ადგილობრივ ტემპსა და სახეობათა წარმოქმნისა თუ ემიგრაციის რეგიონალურ ტემპებს შორის ბალანსზეა დამოკიდებული (მაკარტური 1969). გადაშენების მიზეზი მტაცებლები, ავადმყოფობა, კონკურენცია და ფიზიკური გარემოს ცვლილებაა. ადგილობრივი მრავალფეროვნება არა მხოლოდ გარემოს მიერ სახეობების შენარჩუნების უნარზეა დამოკიდებული, არამედ კოლონისტებისთვის რეგიონის მისაწვდომობაზე, სახეობების წარმოშობის გზით რეგიონში სიცოცხლის ახალი ფორმების წარმოქმნაზე და გარემო პირობების ცვლილების ფონზე მრავალფეროვნების შენარჩუნებაზე. ეკოლოგია აქცენტს ტრადიციულად ადგილობრივ, თანამედროვე სისტემებზე აკეთებს, თუმცა მისი ცნება უნდა გაფართოვდეს, რათა გლობალური და ისტორიული პროცესები მოიცვას.

დასკვნა

1. საზოგადოება არის გარკვეულ ადგილზე მცხოვრებ ორგანიზმთა ჯგუფი. საზოგადოება ხასიათდება სტრუქტურით, რაც სახეობათა რაოდენობას, ტიპებს და ფარდობით გავრცელებადობას მოიცავს, ასევე ვეგეტაციის ფიზიკური თვისებებით და სახეობათა-შორის ტროფული კავშირებით. საზოგადოებას გააჩნია ფუნქცია, რომელიც ენერგიის დინების ტემპს, პროდუქტიულობას და გარემო პირობებისადმი მდგრადობას მოიცავს.

2. ორგანიზმთა ჯგუფებს, რომლებიც რესურსთა სიმრავლეს ერთნაირად იყენებენ, კავშირები ეწოდება. ფილოგენურად დაკავშირებულ ორგანიზმებს ოჯახი ეწოდებათ. ეკოსისტემა ფიზიკური და ბიოლოგიური სამყაროს ყველა ურთიერთქმედ ნაწილს მოიცავს, ხოლო საზოგადოებაში მხოლოდ გარკვეულ ადგილზე მოხინდრე ორგანიზმები შედიან.

3. მე-20 საუკუნის დასაწყისში, საზოგადოების ბუნების შესახებ ორი საპირისპირო მოსაზრება გამოითქვა. ბოტანიკოს ფ.ე. კლემენტის აზრით, საზოგადოებები სუპერორგანიზმებია, რომელთა კომპონენტები სხეულის ორგანოების მსგავსად ურთიერთქმედებს. მაშასადამე, საზოგადოებაში შემავალი სახეობები მთლიან საზოგადოებასთან რთულად არის დაკავშირებული და აქედან გამომდინარე, დახურულია. ჰ.ა. გლისონის აზრით, საზოგადოებები ორგანიზმთა შემთხვევითი გაერთიანებებია და მათი გავრცელება ადაპტირების უნარზეა დამოკიდებული ანუ საზოგადოებები გახსნილია.

4. საზოგადოებები სახეობათა შემადგენლობებს შორის მკვეთრი გადასვლებით განცალკევებული ერთეულები არ არიან, როგორც ამას კლემენტის ვარაუდობდა. სახეობები პირობების ეკოლოგიური გრადიენტების გარშემო ვრცელდება და სხვა სახეობების გავრცელებაზე დამოკიდებული არ არის (გლისონის თვალსაზრისი).

5. მცენარეთა და ცხოველთა გაერთიანებებს შორის არსებულ წყვეტებს ეკოტონები ეწოდება. ეკოტონები მკვეთრ ფიზიკურ საზღვრებზე ჩნდება ან რაიმე არეალში დომინანტური ფორმების ცვლილებას მოსდევს თან. წყალსა და ხმელეთს შორის გადასვლა

ეკოტონის პირველი სახეობის მაგალითია, ხოლო პრერიასა და ტყეს შორის გადასვლა ეკოტონის მეორე სახეობას ასახავს. გავრცელების არეალების დაყოფა ეკოტონების მოცულობაზე ზეგავლენას ახდენს. რაც უფრო დაყოფილია გავრცელების არეალი, მით უფრო მეტი ფართობია გავრცელების არეალის კიდესთან. მეტასაზოგადოება ადგილობრივ საზოგადოებათა სიმრავლეა. ადგილობრივი საზოგადოებები გავრცელების განცალკევებულ არეალებზე არსებობენ, რომელთაც საზოგადოებაში არსებული ორგანიზმების გაბნევა აკავშირებთ.

6. გარემო პირობებისადმი და სხვა სახეობების გავრცელებისადმი სახეობათა გავრცელების ანალიზისთვის ეკოლოგებმა გრადიენტის ანალიზის სხვადასხვა მეთოდი შეიმუშავეს. გრადიენტის ანალიზისას ეკოლოგები ფიზიკური პირობების შკალაზე საცდელ ტერიტორიებს განალაგებენ. გარემო პირობების გრადიენტების გასწვრივ სახეობათა გავრცელება საზოგადოების ღია სტრუქტურაზე მიუთითებს.

7. ნამარხები და ბიოგეგრაფიული ფაქტები ცხადყოფენ, რომ საზოგადოება დროში შეიძლება შეიცვალოს, რაც მიგრაციით და შემადგენელი პოპულაციების გადაშენებით აიხსნება.

8. ფილოგენური ანალიზის გამოყენებით სახეობათა შორის ევოლუციური კავშირების შესწავლა ხდება, ხოლო ანალიზის შედეგი კლადოგრამაზე მოიცემა. კლადოგრამების შეფასება საზოგადოების სტრუქტურის განვითარების შესახებ ინფორმაციას გვაძლევს.

9. დაშორებულ ადგილებში, მაგრამ მსგავს ეკოლოგიურ პირობებში ჩამოყალიბებული საზოგადოებების შესწავლის შედეგად ცხადია, რომ მსგავსების მიუხედავად, ისტორია ადგილობრივი საზოგადოებების ატრიბუტების ფორმირებაზე დიდ ზეგავლენას ახდენს.

10. საზოგადოებების თვისებები დროისა და სივრცის სხვადასხვა შკალებზე მომხდარი პროცესების იერარქიით არის გამოწვეული. საზოგადოებების ეკოლოგიური შესწავლისას აქცენტი რეგიონალურ და ისტორიულ პროცესებზე, ასევე ადგილობრივ, თანამედროვე პროცესებზე უნდა გაკეთდეს.

სავარჯიშოები

1. აუხსენით ეკოლოგიაში გაუთვითცნობიერებლად მიიღიან, თუ რა განსხვავებაა ეკოლოგიურ საზოგადოებას და ეკოსისტემას შორის.

2. შეადარეთ ეკოლოგიური საზოგადოებისა და ეკოსისტემის შესახებ გამოთქმული მოსაზრებები.

3. როგორ შეიძლება თანაევოლუციის გეოგრაფიული მოზაიკის მისადაგება საზოგადოების სტრუქტურისთვის?

თავი 27



წინასაზოგადოების სტრუქტურა

გზამკვლევი კითხვები

- როგორ მოქმედებს ადგილობრივი და რეგიონალური ფაქტორები საზოგადოებათა სტრუქტურაზე?
- რა არის ადრე დაუფლების ნიშა და როგორ გამოიყენება ის სახეობათა სიმრავლის მოდელირებაში?
- რა განსხვავებაა პირობით ნიშასა და სახეობათა სიმრავლის მოდელების გეომეტრიულ მიმდევრობას შორის?
- რა მნიშვნელობა აქვს ლოგნორმალურ გავრცელებას საზოგადოების ეკოლოგიაში?
- როგორ გამოიყენება სიმპსონის და შენონ-ვიგერის ინდექსები სახეობათა მრავალფეროვნების გაზომვისთვის?
- რა განსხვავებაა ტაქსონომიურ და ეკოლოგიურ მრავალფეროვნებას შორის?
- რატომ არის სიმეჩხრე სასარგებლო მრავალფეროვნების შესწავლისას?
- რა ჰიპოთეზები არსებობს სახეობებსა და ტერიტორიებს შორის კავშირების შესახებ?
- რა განსხვავებაა ტოპოლოგიურ, ენერგიის დინების და კვებითი ურთიერთქმედების ბადეებს შორის?
- რა განზოგადებები მიიღება კვების ტოპოლოგიური ბადეების ანალიზის შედეგად?
- რა მოსაზრება ჰქონდა რობერტ მეის კვების ბადის სახეობათა რაოდენობასა და სახეობათა ურთიერთქმედებას შორის კავშირის შესახებ?
- რა ხუთი სახეობის არაპირდაპირი ზეგავლენა ხდება კვების ბადეებზე?
- რა არის საზოგადოების მატრიცა?
- რა სხვაობაა იმპულსურ და ზენოლის ექსპერიმენტებს შორის?

თანასაზოგადოებები პოპულაციათა გაერთიანებებია, რომელთა თვისებებზე ფიზიკური გარემო და სახეობათა შიგნით პოპულაციათა ურთიერთქმედება დიდ ზეგავლენას ახდენს და ისინი საბოლოო ფორმებს სახეობათა ევოლუციური ისტორიის შედეგად იღებენ. საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა მრავალფეროვნობასა და პოპულაციათა ურთიერთქმედებას საზოგადოების სტრუქტურასთან აქვთ კავშირი. საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლა

საზოგადოების მეტ-ნაკლებად სტატიკური თვისებების აღწერას და პოპულაციათა ურთიერთქმედების ექსპერიმენტულ ანალიზს მოიცავს. პოპულაციათა ურთიერთქმედების სირთულის გააზრება საზოგადოების სტაბილურობისა და მოქნილობის აღქმაში დაგვეხმარება, ხოლო ეს თვისებები ადამიანის ზემოქმედებისადმი საზოგადოების მდგრადობას განსაზღვრავს. ეკოლოგები საზოგადოების სტრუქტურის დინამიკას აქტიურად შეისწავლიან.

27.1. თასაზოგადოების სტრუქტურის გაგება მოითხოვს ჩვენთან მრავალმხრივი პერსპექტივის გააზრებას

საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლა დროისა და სივრცის სხვადასხვა პერსპექტივებიდან შეიძლება. თავდაპირველად, გავრცელების შედარებით ერთგვაროვანი არეალის შიგნით პატარა ფართობს შემოვფარგლავთ. ასეთი მცირე ფართობი ეკოლოგიურად ჰომოგენურია და მათში ინდივიდუუმების ყოველდღიური მოქმედებები ჩანს. აქედან გამომდინარე, ადგილობრივი საზოგადოების სტრუქტურა რაიმე წერტილზე თანამცხოვრები ინდივიდუუმების ეკოლოგიური ურთიერთქმედებებია, რაც ინდივიდუუმების გარემო პირობებისადმი ადაპტაციასა და ურთიერთქმედებას გულისხმობს. ურთიერთქმედებაში შედის რესურსების გამო გაჩენილი კონფლიქტები, მტაცებლობა, ავადმყოფობა, ქიმიური ჩარევა და ა.შ. მეცნიერები ადგილობრივ ტერიტორიებს აკვირდებიან და საზოგადოებას სახეობათა რაოდენობის (სახეობათა სიმდიდრით), სახეობათა ფარდობითი სიმრავლის, კვების ბაღეების და ეკოლოგიური რესურსების სპექტრში სახეობათა მონაწილეობის მეთოდის მიხედვით ახასიათებენ.

ასეთი დაკვირვებები საზოგადოების სტრუქტურის შესახებ საკმაოდ შეზღუდულ ინფორმაციას გვაძლევს და სტრუქტურის შემქმნელი უფრო ყოვლისმომცველი პროცესების შესახებ მხოლოდ მინიმუმებით ვიგებთ, ვინაიდან ინდივიდების ადაპტირების უნარი ადგილობრივ საზოგადოებაზე ბევრად უფრო დიდ გენოფონდზე მიუთითებს და სელექციის ხანგრძლივ ისტორიას ასახავს. გარდა ამისა, ადგილობრივ საზოგადოებაში ინდივიდების არსებობა გაბნევის საშუალებით დაკავშირებულ დიდ ფართობთან ასოცირებულ პროცესებს აირეკლავს და ადგილობრივ საზოგადოებაში მომხდარ ურთიერთქმედებებთან ნაკლები კავშირი აქვს (შმიდა და უილსონი 1985, პულიამი 1988, რიკლეფსი და შლუტერი 1993ა,ბ).

საზოგადოების სტრუქტურის დადგენის მეორე გზა სახეობათა გავრცელების დიდ ფართობზე გადაჭიმულ არეალებზე დაკვირვებაა. გარკვეულ სახეობათა ინდივიდები ამგვარი ლანდშაფტების მოზაიკაზე გავრცელების გარკვეულ ადგილზე გვხვდებიან (კოდი 1985, რიკლეფსი და შლუტერი 1993ა). გავრცელების თითოეულ ადგილზე მცენარეთა, ცხოველთა და მიკროორგანიზმთა განცალკევებული ოჯახი ბინადრობს და თითოეული პოპულაცია გავრცელების ადგილთან არის ადაპტირებული. რაიმე ადგილზე სახეობის არსებობა ადგილობრივ პირობებთან ინდივიდების ადაპტაციაზე და პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედებაზეა დამოკიდებული (როზენცვაიგი 1981,1987). მაშასადამე, ჩვენ ადგილობრივი, მეტნაკლებად ერთგვაროვანი გავრცელების არეალიდან გავრცელების მრავალი არეალის მომცველ მოზრდილ რეგიონზე გადავდით და ადგილობრივი, თანამცხოვრები ინდივიდების ადაპტირებისა და პირდაპირი

ურთიერთქმედების მაგალითები ვნახეთ, ასევე პოპულაციათა შორის დინამიკურ ურთიერთქმედებებსაც დავაკვირდით. ეს უკანასკნელი საკითხი მე-5 თავში დანვრილებით შევისწავლეთ.

ადგილობრივ საზოგადოებაში სტრუქტურის განსაზღვრა თითოეული სახეობის სიმრავლისა და აქტივობის მიხედვით ხდება ანუ ვაკვირდებით როგორც ბინადრობენ ეს სახეობები, რას ჭამენ და ა.შ. რეგიონში სტრუქტურის განსაზღვრა გავრცელების არეალის მოდელის მიხედვით ხდება.

საზოგადოებები დროის პერსპექტივიდან ორი მეთოდით შეგვიძლია განვიხილოთ. ერთი მეთოდი ახალ სახეობათა წარმოქმნაზე პასუხისმგებელ პროცესებზე აკეთებს აქცენტს. სახეობათა წარმოქმნა სახეობების გეოგრაფიული, ეკოლოგიური და მოქმედებითი დაყოფის შედეგად ხდება. სახეობათა წარმოქმნის ტიპი პოპულაციათა გენეტიკურ სტრუქტურაზე, მათ შორის დაწყვილების და გაბნევის მეთოდზე, ასევე პოპულაციათა ეკოლოგიურ გარემოებებზეა დამოკიდებული. სახეობათა წარმოქმნის ტიპი ზეგავლენას სახეობათა სიმდიდრეზე (სახეობათა რაოდენობაზე) ახდენს. დროის პერსპექტივიდან საზოგადოების შესწავლის მეორე მეთოდი საზოგადოების სტრუქტურაზე ზეგავლენის მქონე ისტორიულ მოვლენებს მოიცავს. სახეობათა არსებობა ან არარსებობა ეკოლოგიურად შესაფერის რეგიონებს შორის გაბნევის მიმართულებებზე ან არახელსაყრელ ბიოლოგიურ და ფიზიკურ გარემო პირობებზე მიუთითებს. არახელსაყრელ პირობებში იგულისხმება ხანგრძლივი გვალვა, ადგილობრივი ვულკანები ან ახალი, გადამდები დაავადება. საზოგადოების შემადგენლობაზე ზეგავლენა სტოქასტიკურმა ცვალებადობამაც შეიძლება მოახდინოს. ზემოთ ჩამოთვლილი ფაქტორები დედამიწის რაიმე ადგილზე სახეობათა უნიკალური ოჯახების გაჩენას იწვევს და ამ პროცესის განვითარება კლიმატის და გეოგრაფიის ისტორიაზეა დამოკიდებული.

27.2. სახეობათა ჩამონათვალი ბიოლოგიური თანასაზოგადოებების აღწერის პირველი საშუალება იყო

მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში, ევროპელმა ნატურალისტებმა ახალი სახეობების აღწერის ნაცვლად, ადგილობრივი ფლორის სახეობათა შემადგენლობის მიხედვით დახასიათება დაიწყეს (შიმეელი 1971, მიულერ-დომბოი და ელენბერი 1974). კვლევის ამგვარ მეთოდს ფლორისტიკული ანალიზი ან ფიტოსოციოლოგია ეწოდება (ბრაუნი-ბლანკე 1932,1965) და მისი საშუალებით საზოგადოების ფუნქციონალური ცნებები მიიღეს, რომლებიც მეოცე საუკუნის პირველ ნახევარში ფრედერიკ კლემენტსმა და სხვებმა დაწვრილებით გამოიკვლიეს. ფლორისტიკული ანალიზის სანყისი სუბიექტი მხოლოდ კლასიფიკაცია იყო,

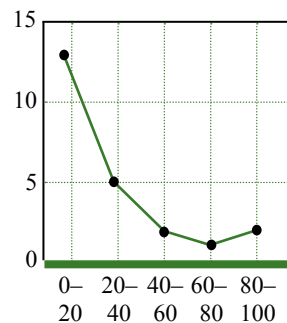
რომელშიც სახეობათა შემადგენლობა მცენარეთა გაერთიანებებს შორის კავშირების განსაზღვრისთვის გამოიყენება, ისევე, როგორც მორფოლოგიური თვისებები სახეობათა შორის კავშირებს ასახავს. სახეობებში ერთმანეთისგან მეტ-ნაკლებად განსხვავებული ტიპები შედიან, თუმცა გაერთიანებებს მკვეთრი საზღვრები არ გააჩნიათ. აქედან გამომდინარე, საზოგადოებების შემოსაზღვრა ხშირად მარტივი არ არის.

ეკოლოგები მალე მიხვდნენ, რომ მხოლოდ ფლორისტიკული კვლევების საშუალებით საზოგადოებების ადეკვატურად აღწერა შეუძლებელია და დამატებითი ინფორმაციის მისაღებად კვლევის მეთოდების ახლიდან გააზრება აუცილებელი. კვლევები თავდაპირველად სახეობათა ფართობითი სიმრავლის ხარისხობრივ მოდელებს შეეხებოდა, ხოლო შემდეგ საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა შორის ფუნქციონალურ კავშირებს აღწერდა.

27.3. სახეობათა ნათესაობის სიჭარბე არის თასაზოგადოების სტრუქტურის საზომი

დანიელმა ბოტანიკოსმა კრისტენ რაუნკიერმა (1918) პირველმა შენიშნა, რომ ადგილობრივ საზოგადოებებში სახეობათა მრავალრიცხოვნობა რეგულარულ გავრცელებას გულისხმობს. რაუნკიერმა მრალარიცხოვნობის რამდენიმე კლასში შემავალი სახეობების რაოდენობის გრაფიკი ააგო და ჟ-ს ფორმის გრაფიკი მიიღო (სურ. 17.1). გრაფიკი მიუთითებს, რომ საზოგადოებაში მხოლოდ რამდენიმე სახეობა შეადგენს უმრავლესობას ანუ დომინანტურია, ხოლო დანარჩენი სახეობა შედარებით იშვიათად გვხვდება. რაუნკიერი სიხშირის „კანონის“ აღწერისთვის მათემატიკურ გამოსახულებას არ იყენებდა, თუმცა ამ კანონის ზოგადობამ და სხვადასხვა საზოგადოებებში მისმა გავრცელებადობამ სხვა მეცნიერებს მათემატიკური აღწერის გამოყენებისკენ უბიძგა.

სახეობათა სიმრავლის გავრცელების სხვადასხვა თეორიები არსებობს, თუმცა ჩვენ მხოლოდ სამ მათ-



სურ. 27.1. მიჩიგანში, კალამაზუს ახლოს მდებარე ტორფის ჭაობში არსებულ მცენარეთა სახეობების რაოდენობა სიხშირის ხუთივე კლასში. გრაფიკი 0.1²² ფართობის 25 საცდელ არეალს ეფუძნება.

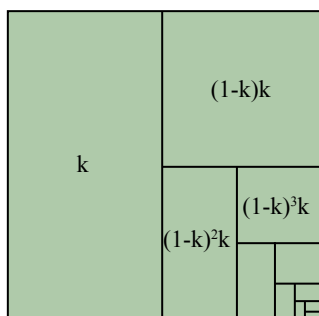
განს შევისწავლით. მათემატიკური აღწერები ორ მიზანს ემსახურება. პირველი მიზანია — სახეობათა სიმრავლის შესახებ არსებული დიდი ინფორმაცია მარტივი განტოლებებით გამოისახოს, რომელთა პარამეტრებს სხვადასხვა სახეობების შედარებისთვის გამოვიყენებთ. მეორე მიზანი მათემატიკური მოდელის ლოგიკის გამოყენებაა, რაც გავრცელების გამომწვევი პროცესების შესახებ შეგვიქმნის წარმოდგენას. ქვემოთ აღწერილი ყველა მოდელი საზოგადოებაში მომხდარი პროცესებით პროგნოზირებული შედეგების შემოწმებისთვის გამოიყენება.

დღესდღეობით, ეკოლოგების უმეტესობა ამ მოდელების ვარგისიანობას ეჭვქვეშ აყენებს, ვინაიდან მათემატიკურ დაშვებებს რეალურ ბიოლოგიურ პროცესებთან ხშირად კავშირი არ აქვს და მოდელები ცდისა და გაუთვალისწინებელი მოვლენებისადმი ძალიან მგრძნობიარეა (ტოკეში 1990, უილსონი 1991). მიუხედავად ამისა, ჩვენი აზრით, მოდელების შესწავლა მაინც სასარგებლოა, ვინაიდან ისინი საზოგადოების სტრუქტურაზე ჩატარებული ადრეული კვლევის შედეგებს გვაუწყებენ და საზოგადოების დინამიკის შესახებ ფიქრს აღძრავენ. უფრო მეტიც, ამგვარი მოდელების შემუშავება თეორიული მოსაზრებებიდან ჰიპოთეზების ჩამოყალიბების კარგი მაგალითია.

ცხრილი 27-1

რესურსის გამოთვლა გეომეტრიული მიმდევრობის (აღრე დაუფლების ნიშის) მოდელის მიხედვით

სახეობა	არსებული რესურსი	გამოყენებული რესურსი	დარჩენილი რესურსი
პირველი	10	$(0.5)(10) = 5$	5
მეორე	5	$(0.5)(5) = 2.5$	2.5
მესამე	2.5	$(0.5)(2.5) = 1.25$	1.25
მეოთხე	1.25	$(0.5)(1.25) = 0.625$	0.625

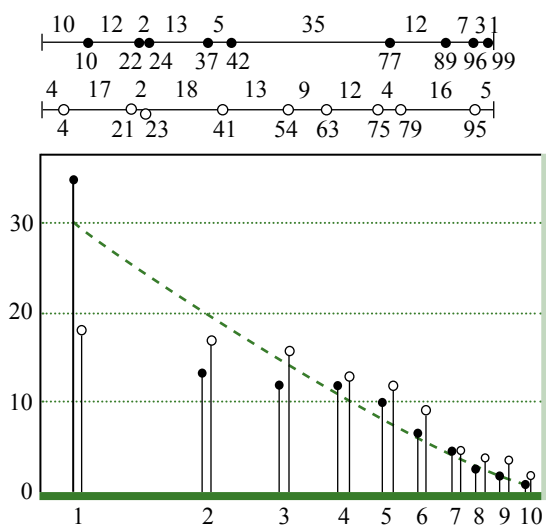


სურ. 27.2. ფარდობითი მრავალრიცხოვნობის ადრე დაუფლების ნიშის მოდელის გეომეტრიული წარმოდგენა, რომელზეც თითოეული სახეობა დარჩენილი რესურსების მუდმივ (k) ნაწილს მოიხმარს. i რიგის სახეობა რესურსების $k(1-k)^{i-1}$ ნაწილს ითვისებს.

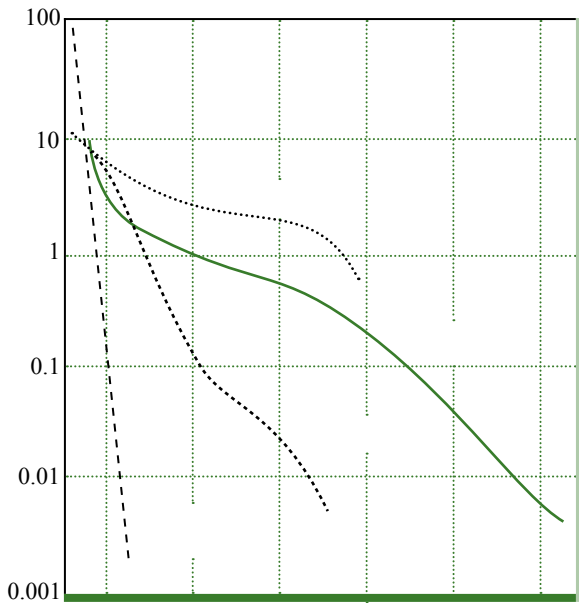
სახეობათა სიმრავლის გეომეტრიული მიმდევრობის მოდელი ადრე დაუფლების ნიშის ცნებიდან გამომდინარეობს, მასში სახეობები ტერიტორიას მიმდევრობით იკავებენ და თითოეული სახეობა დარჩენილი რესურსების მუდმივ ნაწილს (k) ეუფლება. სახეობათა ნიშა არის სახეობის ფუნქცია გარემო პირობებში, ხოლო გარემო პირობები რესურსების ხარისხი და ის პირობებია, რომელშიც სახეობას არსებობა შეუძლია (იხ. 29-ე თავი). მოდით, დაუსახლებელი ტერიტორია განვიხილოთ, რომლის რესურსების მთლიანი დონე 1-ის ტოლია. დავუშვათ, თითოეული დასახლებული სახეობა აუთვისებელი რესურსების $k = 0,5$ ნაწილს მოიხმარს. პირველი სახეობის გამოჩენის შემდეგ $1 - 0,5 = 0,5$ გამოუყენებელი რესურსი რჩება და სწორედ ეს რესურსია მეორე სახეობისთვის გამოსადეგი (ცხრილი 27.1). მეორე სახეობა დარჩენილი განახევრებული რესურსის კიდევ ნახევარს ($0,5 (1 - 0,5) = 0,25$) მოიხმარს და მესამე სახეობისთვის $0,25$ რესურსი რჩება. 27.1 ცხრილში ნაჩვენებია, თუ რო-

გორ მოიხმარენ მესამე და მეოთხე სახეობები დარჩენილ რესურსებს. ზოგადად რომ ვთქვათ, თითოეული ახალი სახეობა რესურსების k ნაწილს მოიხმარს ანუ პირველი სახეობა k -ს, მეორე $k(1 - k)$ -ს, მესამე $k(1 - k)^2$ -ს, ხოლო i რიგის სახეობა $k(1 - k)^{i-1}$ რესურსს იყენებს (სურ. 27.2). თუ დავუშვებთ, რომ მრავალრიცხოვნობა რესურსებისადმი პირდაპირპროპორციულია, მაშინ პირველი სახეობის მრავალრიცხოვნობა k -სადმი პროპორციული იქნება და ა.შ.

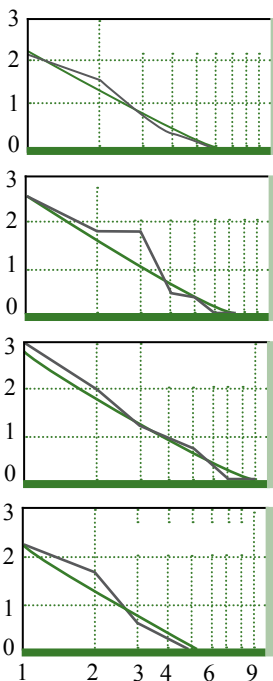
1957 წელს, რობერტ მაკარტურმა განაცხადა, რომ საზოგადოებაში შემავალი თითოეული სახეობის მრავალრიცხოვნობა რესურსის სახეობების კონტინუუმის გასწვრივ განაწილებული რესურსების პირობითი დანაწევრების მსგავსი პროცესებით არის განპირობებული. ასეთ მოდელს პირობითი ნიშის მოდელი ეწოდება. მაკარტურმა რესურსები რაიმე წრფის გასწვრივ თანაბრად განლაგებულად წარმოიდგინა. რაოდენობის სახეობის ფარდობითი მრავალრიცხოვნობის პროგნოზისთვის იგივე წრფეზე $N-1$ რაოდენობის წერტილი პირობითად მოიინიშნება და შემდეგ წრფე ამ წერტილებზე იყოფა. წრფის თითოეული სეგმენტის სიგრძე სახეობათა მრავალრიცხოვნობაა. როდესაც სეგმენტები შემცირებადი რანგის ლოგარითმულ შკალაზე მდებარეობს, მაშინ წრფის სიგრძეთა მოსალოდნელი განაწილება წრფივად მცირდება (სურ. 27.3.). როდესაც სახეობათა რანგები (მაღალი რანგი უფრო დიდ მრავალრიცხოვნობას ნიშნავს) არითმეტიკურ შკალაზე გამოისახება, დაყოფილი წრფის მოდელი შ-ფორმის გრაფიკს გვაძლევს (სურ. 27.4.). პირობითი ნიშის მოდელის საშუალებით სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გრაფიკების მიღების მაგალითი 27.5 სურათზეა გამოსახული. ფრინველები, თევზები, ოფიუროიდის ჭიები და მტაცებელი მუცელფეხიანები მოდელს კარგად მიესადაგებიან (მაკარტური 1957, 1960, კინგი 1964), ხოლო მცირე ზომის, ხანმოკლე სიცოცხლის ორგანიზმები, მაგალითად, ნიადაგის



სურ. 27.3. პირობითი ნიშის პროცესის (დაყოფილი წრფის) საშუალებით საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა ფარდობითი მრავალრიცხოვნობის ორი ტიპის მოდელირება. N სახეობათა მრავალრიცხოვნობა $N-1$ რაოდენობის პირობითი წერტილით განისაზღვრება. წერტილები წრფეს N რაოდენობის სეგმენტად ყოფენ და სეგმენტების სიგრძეებს რიცხვები ასახავენ. სეგმენტები მრავალრიცხოვნობის მიხედვით არის დალაგებული და ისინი კლებადი რანგის ლოგარითმულ შკალაზე მდებარეობენ. დაყოფილი წრფის მოდელის თანახმად, მრავალრიცხოვნობათა მოსალოდნელი (საშუალო) გავრცელება 10 სახეობისა და 100 ინდივიდუუმისთვის დაშტრიხული ხაზითაა გამოსახული. სეგმენტების წარმოქმნა პირობითი პროცესის შედეგად ხდება, ამიტომ სეგმენტის სიგრძის ნებისმიერი განაწილება არის შესაძლებელი.



სურ. 27.4. სახეობათა მრავალრიცხოვნობას და მრავალრიცხოვნობის რანგს შორის კავშირი გეომეტრიული მიმდევრობისთვის, პირობითი ნიშნისთვის (დაყოფილი წრფისთვის) და სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური მოდელებისთვის.



სურ. 27.5. სახეობათა მრავალრიცხოვნობები რანგის მიხედვით არის დალაგებული და III ინდივიდუუმის II სახეობაზე ფარდობის ერთეულებში გამოითვლება. რანგები ლოგარითმულ შკალაზე არის გამოსახული. მწვანე ხაზი პირობითი ნიშნის მოდელით არის პროგნოზირებული. ეს სურათი 27.6 სურათს შეადარეთ და დააკვირდით, რომ რანგის ღერძის შკალის ლოგარითმული შეცვლა პირობითი ნიშნის მოდელის ფორმას შეცვლის.

ფესხასხრიანები, ნემატოდები, უმარტივესები და ფიტოპლანქტონი, ნაკლებად არის გავრცელებული. ხშირი სახეობების რაოდენობა მცირეა და მრავალრიცხოვნობის რანგის მიხედვით იშვიათი სახეობა უფრო ბევრია (ჰეირსტონი 1959, კინგი 1964, ბეცლი 1969, უიტეკერი 1965, 1972).

პირობითი ნიშნის მოდელი სულ მცირე ორ ბიოლოგიურ კონტექსტში შეგვიძლია განვიხილოთ. მაკარტურის აზრით, სახეობათა ჯგუფი ერთ რესურსს ერთდროულად იყოფს, ხოლო სხვადასხვა სახეობების მრავალრიცხოვნობა დაყოფილ წრფეზე არ თავსდება. ჩვენ ასევე შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, რომ სახეობები გარკვეულ ტერიტორიას მიმდევრობით იკავებენ, როგორც ეს გეომეტრიული მიმდევრობის მოდელში იყო აღწერილი, თუმცა განსხვავება იმაშია, რომ თითოეული სახეობა რესურსების პირობით და არა ფიქსირებულ რაოდენობას (k) მოიხმარს.

პირობითი ნიშნის მოდელთან დაკავშირებული მთავარი სიძნელე ის არის, რომ სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ყველა სახის გავრცელება თანაბრად არის მოსალოდნელი, ვინაიდან გავრცელება პირობითი პროცესით არის გამოწვეული (პაილუ 1975). ერთი საზოგადოების გავრცელება არ გვიჩვენებს, თუ რომელი მოდელია სახეზე. შესაფერისი მოდელის მისაღებად მრავალი დამოუკიდებელი საზოგადოებიდან ერთი და იგივე ზომის საცდელი არეალი უნდა ავიღოთ მრავალრიცხოვნობებისა და მათი ცვალებადობის საშუალო გავრცელება უნდა გამოვთვალოთ, რაც თითქმის შეუძლებელია, ვინაიდან ბუნებრივი საზოგადოებები ერთმანეთს არ გვანან. ადრე დაუფლების ნიშნის მოდელის შესწავლამ აჩვენა, რომ ეს მოდელი ყველაზე უფრო ცხოველთა მცირე საზოგადოებებისთვის (<20 სახეობა) არის შესაფერისი, ხოლო მცენარეთა თანასაზოგადოებებისთვის ნაკლებად გამოსადეგია (უილსონი 1991).

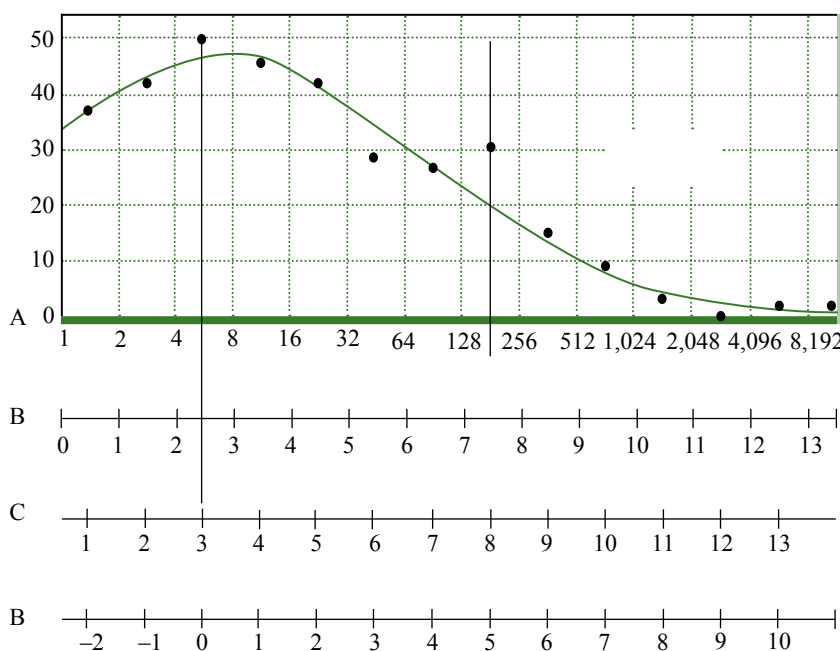
გეომეტრიული მიმდევრობები და პირობითი ნიშნის მოდელები შედარებით მცირე რაოდენობის სახეობებს შორის რესურსთა განაწილების პროცესებს ასახავს. ახალი სახეობები (k) ან პირობითი რაოდენობის რესურსებს მოიხმარენ. ასეთ მოდელებში სახეობათა მრავალრიცხოვნობა რესურსების რაოდენობისადმი პროპორციულია და ისინი მხოლოდ ძალიან მარტივ თანასაზოგადოებებს ასახავენ, ვინაიდან გარკვეული სახეობის მრავალრიცხოვნობა დიდი რაოდენობით ფაქტორებსა და პროცესებს შორის ბალანსზეა დამოკიდებული და ბალანსის ცვლილება მრავალრიცხოვნობის ზრდას ან შემცირებას იწვევს (მეი 1975ა). პოპულაციის ზომაზე მოქმედი ფაქტორების რაოდენობის დასადგენად სახეობებისთვის მნიშვნელოვანი ყველა ფაქტორის ზემოქმედების ჯამი უნდა გამოვთვალოთ. ეს ფაქტორები შეიძლება იყოს სხვადასხვა სახეობის საკვების რაოდენობა, ნიადაგის მდგომარეობა, მტაცებლების არსებობა და ა.შ. სტატისტიკოსებმა დაამტკიცეს, რომ მცირე ზეგავლენის მრავალი დამოუკიდებელი ფაქტორის ჯამი

გუმბათის ფორმის გრაფიკს გვაძლევს (იხ. მე-2 თავი). თუ თითოეული სახეობის მრავალრიცხოვნობა მრავალი ფაქტორის ჯამთან არის დაკავშირებული, მაშინ სახეობათა მრავალრიცხოვნობაც გუმბათის ფორმით იქნება გავრცელებული.

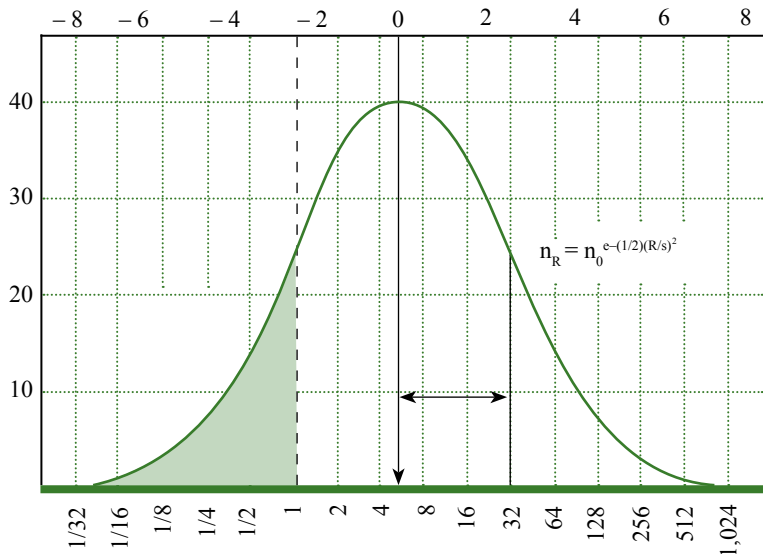
1948 წელს, ფრენკ პრესტონმა გამოაქვეყნა სტატია „სახეობათა გავრცელებულობა და იშვიათობა“, რომელშიც მან სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გავრცელება ლოგნორმალური გრაფიკით აღწერა. პრესტონმა სახეობები მრავალრიცხოვნობის კლასებში გააერთიანა და კლასები სახეობებში შემავალი ინდივიდების რაოდენობით მიხედვით გამოყო. ინდივიდების რაოდენობა იყო 1-2, 2-4, 4-8, 8-16 და ა.შ. თითოეული კლასი წინაზე ორჯერ დიდია და ამიტომ პრესტონი კლასებს „ოქტავეებს“ უწოდებდა. პროცედურის შედეგად ლოგარითმული შკალა მიიღება და ამის დასამტკიცებლად პრესტონის კლასების დიდი რიცხვები (2,4,8,16) განვიხილოთ. ეს რიცხვები მიმდევრობებია და მიმდევრობის თითოეული წევრი არის 2-ს, სადაც y მიმდევრობის წევრის მდებარეობაა. მაშასადამე, $2 = 2^1$, $4 = 2^2$, $8 = 2^3$, $16 = 2^4$ და ა.შ. ალგებრიდან გაიხსენეთ, რომ თუ $x = a^y$, მაშინ $y = \log_2 x$. აქედან გამომდინარე, მივიღებთ $1 = \log_2 2$, $2 = \log_2 4$, $3 = \log_2 8$ და $4 = \log_2 16$. ლოგარითმებში გადაყვანილი მიმდევრობის თითოეულ საფეხურს შორის სხვაობა 1-ის ტოლია და ამიტომ, $\log_2$ -ის შკალაზე კლასები წრფეზე თანაბრად იქნება დაშორებული. საზოგადოებაში შემავალი ინდივიდების დიდი რაოდენობა სხვადასხვა სახეობების ინდივიდებს მოიცავს. თუ სახეობაში შემავალ ინდივიდების რაოდენობის და სიხშირის ლოგარითმული მრავალრიცხოვნობის კლასებზე დამოკიდებულების გრაფიკს ავაგებთ, გავრცელება ნორმალური სახის იქნება. ასეთ გავრცელებას ლოგნორმალური ეწოდება.

27.6 სურათზე ნაჩვენებია მაინეს, ორონოს მახლობლად სინათლის ზაფანგში მოქცეული ღამის პეპლების სახეობის ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა (თუ აივნების ან ქუჩის ნათურებს დააკვირდებით, დაინახავთ, რომ ღამის პეპლებს და სხვა მწერებს სინათლე იზიდავთ. სინათლის ზაფანგი უბრალოდ მოწყობილობაა, რომელიც სინათლის საშუალებით ღამის პეპლებს იზიდავს). ჰორიზონტალურ ღერძზე ოთხი განსხვავებული შკალაა გამოსახული (A-D). A არის თითოეული სახეობის ინდივიდების რაოდენობა, B - ამ რიცხვის $\log_2$, C - ოქტავის ნომერი, რომელიც ოქტავის ზედა და ქვედა საზღვრებს შორის არის გამოსახული და D - ოქტავის ხელახლა შკალირებული ნომერი. მაშასადამე, მესამე ოქტავა 4-8-მდე ინდივიდს შეესაბამება ანუ ლოგარითმულ შკალაზე $\log_2 4 = 2$ და $\log_2 8 = 3$ რიცხვებს შორისაა, ხოლო მეოთხე ოქტავა 128-256-მდე ინდივიდს მოიცავს ანუ ლოგარითმულ შკალაზე $\log_2 128 = 7$ და $\log_2 256 = 8$ რიცხვებს შორისაა. ვერტიკალური ღერძი შესაბამისი მრავალრიცხოვნობის სახეობათა ნომერს ასახავს. მონაცემების თანახმად, 4-8-მდე ინდივიდის შემცველი დაახლოებით 50 სახეობა გვაქვს, 64-128-მდე ინდივიდუმის შემცველი 25-მდე სახეობა გვხვდება, ხოლო 1000-ზე მეტი ინდივიდის შემცველი სახეობების რაოდენობა ძალიან მცირეა (ოქტავა >11).

აღწერილი მოდელის განზოგადება მრავალრიცხოვნობის მნიშვნელობის სტანდარტიზებით შეიძლება. დავუშვათ, ღ არის ახალ ოქტავურ შკალაზე ნაჩვენები მნიშვნელობა, როდესაც ამ შკალაზე ყველაზე უფრო გავრცელებული ანუ მოდალური მრავალრიცხოვნობის კლასი ღამის პეპლის შემთხვევაში მესამე ოქტავაა და მისთვის მინიჭებული მნიშვნელობაა $R = 0$. ოქტავის ნომრები მოდალური ოქტავისთვის ხელახლა ჩავწეროთ და 27.6 სურათზე გამოსახულ შკალას მივიღებთ. ახალ შკალაზე მეორე ოქტავა არის



სურ. 27.6. მაინეს, ორონოს მახლობლად მდებარე სინათლის ზაფანგებთან მიზიდული ღამის პეპლების სახეობების ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა. სურათზე ნაჩვენებია მრავალრიცხოვნობის ა) თითოეული სახეობის ინდივიდების რაოდენობაზე (1-დან >8,192-მდე), ბ) ინდივიდების რაოდენობის $\log_2$ -ზე (0-დან 13-მდე) და გ) ოქტავის ნომერზე (რომელიც ოქტავის ზედა და ქვედა საზღვრებს შორის არის გამოსახული) დამოკიდებულების გრაფიკები. მრავალრიცხოვნობა დ) ოქტავის შკალაზეა ნაჩვენები, სადაც მოდალური მნიშვნელობა ნულის ტოლია.



სურ. 27.7. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური გავრცელება. ზედა შკალა 27.6 სურათზე გამოსახული შკალის ანალოგიურია, ხოლო ოქტავეები მოდალური ოქტავეისადმი არის გასწორებული. ქვედა შკალა 27.6 სურათზე გამო-სახული შკალის ანალოგიურია, რომელზეც ინ-დივიდუების რაოდენობა იყო ნაჩვენები. გრაფიკის „დაფარვის წრფის“ მარცხნივ მდებარე ნაწილი ერთზე ნაკლები ინდივიდების მომცველ სახე-ობებს აერთიანებს და მაშასადამე, ჰიპოთეტურია. რეჟიმის ორივე მხარეს არსებული სტანდარტული გადახრა (s) საცდელი ნიმუშის თითქმის ყველა სახეობის დაახლოებით 2/3-ს მოიცავს.

$R = -1$, ვინაიდან ის $R = 0$ მნიშვნელობიდან მარცხნივ მდებარეობს. მეოთხე ოქტავეა $R = 1$ ხდება, რადგან ის $R = 0$ მნიშვნელობიდან მარჯვნივაა. ამგვარი შკალის გამოყენების შედეგად სიხშირის მოდელი ნორმალური გავრცელებისთვის შემდეგი განტოლებით მოიცემა:

$$n_R = n_0 e^{-(1/2)(R/s)^2}$$

სადაც n_R არის სახეობათა რაოდენობა, რომელთა მრავალრიცხოვნობა საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა მოდალურ მრავალრიცხოვნობაზე R ოქტავეთი მეტია ან ნაკლებია, n_0 - სახეობათა მოდალური რაოდენობა (ანუ ყველაზე უფრო მრავალრიცხოვან კლასში შემავალი რაოდენობა), ხოლო s (სტანდარტული გადახრა) - ნორმალური გრაფიკის გაბნევის ან სიგანის კოეფიციენტი (სურ. 27.7). 27.7 სურათის ზედა ნაწილზე გამოსახული შკალა R -ისაა, ოქტავეები მოდალური ოქტავეებისადმი (27.6 სურათზე შკალა) არის განლაგებული, ხოლო სურათის ქვედა ნაწილზე გამოსახული შკალა სახეობაში შემავალი ინდივიდების რაოდენობაა (27.6 სურათზე შკალა). ორივე შკალა ლოგარითმულ შკალად (27.6 სურათზე შკალა) შეგვიძლია წარმოვადგინოთ, ამიტომ გავრცელება ლოგნორმალურია.

შესაძლოა შევნიშნეთ, რომ 27.6 სურათზე ღამის პეპლის მრავალრიცხოვნობის მონაცემებში არ არსებობს სახეობა, რომელიც ერთზე ნაკლებ ინდივიდს შეიცავს. ზოგიერთი სახეობა მეტისმეტად იშვიათია და მისი ერთი ან მეტი ინდივიდის საშუალებით წარმოდგენა შეუძლებელია. ამგვარი სახეობები გავრცელების დაფარვის წრფის ქვემოთ ხვდებიან და მხოლოდ საცდელი ნიმუშის ზომის გაზრდის შემთხვევაში შესაძლებელი მათი არსებობის გამოვლენა. 27.7 სურათზე გამოსახული ჰორიზონტალური ღერძი გავაგრძელოთ, რათა დაფარვის წრფის ქვემოთ მოქცეული კლასები მოგვეცვა და ლოგნორმალური გავრცელების სიმეტრია გვეჩვენებინა.

პრესტონის ლოგნორმალური მოდელის სასარგებლო თვისებაა, რომ მასში საცდელი ნიმუშის ზომები გათვალისწინებულია. საზოგადოებაში შემავალი სახეობების ჯამური რაოდენობის (N) პროგნოზი საცდელ ნიმუშში არშესული სახეობების ჩათვლით შესაძლებელია, თუ მოდალურ მრავალრიცხოვნობის კლასში შემავალი სახეობების რაოდენობა (n_0) და ლოგნორმალური გავრცელების სიგანე (s) ვიცით:

27.6 სურათზე გამოსახული ღამის პეპლების საცდელი ნიმუშისთვის $n_0 = 48$ და $s = 3,4$ ოქტავეა. აქედან გამომდინარე, $N = 2,5(3,4)(48) = 408$ სახეობა. დაახლოებით 50000 ეგზემპლარისგან შემდგარი საცდელი ნიმუში მხოლოდ 349 სახეობას შეიცავს და საცდელ არეალში ამ რიცხვის დაახლოებით 86% იქნება წარმოდგენილი, თუ მრავალრიცხოვნობა ლოგნორმალურად არის გავრცელებული. პრაქტიკული თვალსაზრისით, -ის გამოთვლისას სანდო ინტერვალის ზღვარი ძალიან ფართოდ იშლება და ამიტომ, ზღვრული მნიშვნელობის გამოთვლა ხდება. როდესაც საცდელი ნიმუში საკმარისად პატარაა, დაფარვის წრფე შესაძლოა რეჟიმს მიუახლოვდეს ან სულაც მის მარჯვნივ აღმოჩნდეს, ხოლო ლოგნორმალური გავრცელება პირობითი ნიმუშის მოდელის მსგავსად გეომეტრიული მიმდევრობის მსგავსი იქნება. ლოგნორმალური მოდელი სახეობათა მრავალრიცხოვნობების უფრო ზოგადი სტატისტიკური აღწერისთვის გამოიყენება.

დიდი ზომის საცდელ ნიმუშებზე მორგებული ლოგნორმალური გრაფიკების გაბნევა (s) ორგანიზმთა სხვადასხვა ჯგუფისთვის მსგავსია. პრესტონმა ფრინველებისთვის 2,3, ხოლო ღამის პეპლებისთვის 3,1-4,7 მნიშვნელობები მიიღო (1948). პატრიკმა (1954) და სხვებმა დიატომური წყალმცენარეებისთვის 2,8-4,7 გამოთვალეს. მეის (1975) ვარაუდით, მნიშვნელობათა ამგვარი არეალი სტატისტიკური საცდელი ნიმუშების თვისებებიდან გამომდინარეობს და გარემო

პირობების ზეგავლენაზე დამოკიდებული არ არის, ხოლო მაკარტურის (1969) თვალსაზრისით, გაბნევის მნიშვნელობა გარემო პირობებთან ერთად იცვლება. მაკარტურმა ტყის ფრინველებზე დაკვირვებისას, $s = 0,98$ მნიშვნელობა ტროპიკულ დაბლობებში მიიღო, ხოლო კუნძულებზე იგივე მაჩვენებელი $s = 1,97$ იყო. მაკარტურის მონაცემები ამტკიცებს, რომ ერთი და იგივე ზომის ტერიტორიაზე მობინადრე სახეობების მრავალრიცხოვნობა კუნძულებზე, ზომიერი კლიმატის მქონე ტერიტორიაზე და განსაკუთრებით ტროპიკულ დაბლობებზე ერთმანეთისგან განსხვავდება. პატრიკმა (1963) გაბნევის იგივე ტიპის ცვლილები აშშ-ს აღმოსავლეთში მდებარე, წყლის სხვადასხვა შემცველობის მქონე მდინარეების დიატომური წყალმცენარეების საცდელი ნიმუშების ლოგნორმალური გრაფიკებისთვის აღმოაჩინა.

ზემოთ წარმოდგენილი მოდელები მათემატიკური თეორიიდან მივიღეთ და შემდეგ თანასაზოგადოებების შედარებისთვის გამოვიყენეთ. საზოგადოების სტრუქტურის კვლევის კიდეც ერთი საშუალება მათემატიკური გამოსახულებების მიღებაა, რომელიც რეალური საზოგადოებების თვისებებს ასახავს. ამგვარ გამოსახულებებს ხშირად ინდექსები ეწოდება. ეკოლოგებმა საზოგადოების სტრუქტურის რამდენიმე ინდექსი მიიღეს და მათ შემდეგ პარაგრაფში გავცნობით.

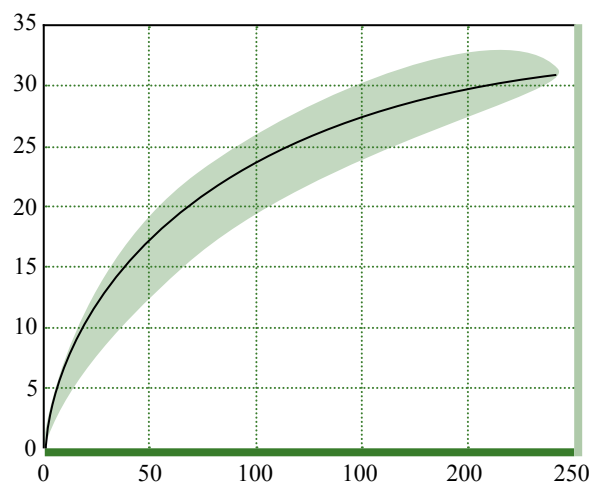
27.4. მრავალფეროვნების ინდექსები აერთიანებს სახეობათა სიმდიდრეს და სახეობათა სიჭარბეს

საზოგადოებები ერთმანეთისგან სახეობათა რაოდენობით (სახეობათა სიმდიდრით) და სახეობების ფართობითი მრავალრიცხოვნობით განსხვავდებიან. ამ უკანასკნელ თვისებას სახეობათა მრავალფეროვნება ეწოდება. ეკოლოგები სახეობათა მრავალფეროვნების გამოთვლისთვის მათემატიკურ გამოსახულებებს იყენებენ, რაც საზოგადოებების სტრუქტურათა ობიექტური შედარების საშუალებას იძლევა. მიუხედავად ამისა, სტრუქტურების შედარებისას ორი პრაქტიკული პრობლემა ჩნდება. პირველი პრობლემა ის არის, რომ როდესაც ეკოლოგი საცდელ თანასაზოგადოებას ირჩევს და სახეობათა რაოდენობას განსაზღვრავს, სახეობათა რაოდენობა საცდელი ნიმუშის ზომის მიხედვით იცვლება და რაც უფრო მეტი ინდივიდი შედის საცდელ ნიმუშში, მით უფრო მეტია ძალზე იშვიათი სახეობის შეხვედრის ალბათობა. მაგალითად, ეკოლოგი ფიჭვის და ფოთლოვან ტყეებში მობინადრეობებს აკვირდება. ის ფოთლოვან ტყეში ორჯერ უფრო დიდი რაოდენობის და მეტი სახეობის ობობას პოულობს. ფოთლოვან ტყეში მობინადრე სახეობათა მეტი მრავალფეროვნება შეგროვებული ინდივიდების დიდი რაოდენობით არის გამოწვეული, თუ ორ გარემოში მობინადრე სახეობათა სიმდიდრეებს შორის რე-

ალური განსხვავებაა? ამ პრობლემის გადაჭრა სახეობათა რაოდენობის დათვლიდან საცდელი ნიმუშის ზრდასთან ერთად სახეობათა ზრდის ტემპის დათვლაზე გადასვლით შეიძლება.

იგივე პრობლემის გადაჭრის კიდეც ერთი საშუალება ნიმუშის არჩევის ერთ-ერთი პროცედურაა, რომელსაც გამეჩხრება ეწოდება (სანდერსი 1968, სიმბერლოფი 1976). დავუშვათ, $\bar{S}$ რაოდენობის სახეობის შემადგენელი რაოდენობის ინდივიდები დიდი ზომის საცდელი ნიმუშის გარკვეულ არეალში ბინადრობენ. დიდი ზომის საცდელი არეალი გამეჩხრებისთვის მცირე საცდელ არეალებად იყოფა და ამ არეალებში მობინადრე სახეობათა სიმდიდრე ძირითად არეალში გავრცელებული მრავალრიცხოვნობის საფუძველზე გამოითვლება. ეს პროცესი სხვადასხვა ზომის ქვედა დონის საცდელი ნიმუშებისთვის მეორდება. ყველაზე უფრო ქვედა დონის საცდელი ნიმუში ერთი ინდივიდია და მასში ერთი სახეობაა ასახული. ყველაზე უფრო დიდი „ქვედა დონის საცდელი ნიმუში“ მთლიანი საცდელი ნიმუშია, რომელიც რაოდენობის ინდივიდსა და S რაოდენობის სახეობას შეიცავს. გამეჩხრების გრაფიკზე სახეობათა სიმდიდრის მნიშვნელობის ცვლილებაა ასახული ქვედა დონის საცდელი ნიმუშის ზომასთან ერთად (სურ. 27.8).

გამეჩხრების საშუალებით ორი საზოგადოების სახეობების სიმდიდრის შედარების პროცესი 27.9 სურათზეა გამოსახული. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გავრცელების გამოთვლა ნიმუშის ალების შედეგად ხდება. ქვედა დონის საცდელი ნიმუშები გავრცელებიდან გამოითვლება და შემდეგ გამეჩხრების გრაფიკებს ვიღებთ. 27.9 სურათზე ასახულია გამეჩხრების გამოყენების მეთოდი. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გავრცელებათა შედარება პირდაპირ საკმაოდ რთულია, ვინაიდან ისინი განსხვავებული ფორმისაა. გამეჩხრების გრაფიკების შედარება წერტილ-წერტილ შეიძლება. გამეჩხრების პროცესში ვუშვებთ,



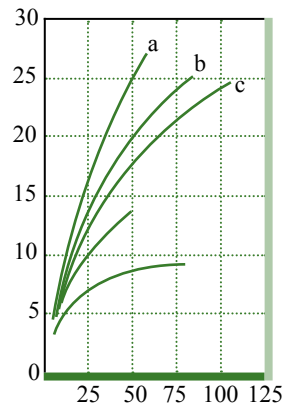
სურ. 27.8. ახალგაზრდა ფიჭვის გარემოში მობინადრე ბუჩულების ოჯახის გამეჩხრების გრაფიკი

რომ ქვედა დონის საცდელი ნიმუშები არ არის იმდენად მცირე ზომის, რათა საზოგადოების ორგანიზმები სივრცეში მეტისმეტად მჭიდროდ იყვნენ გავრცელებული და ასევე დაშვებულია, რომ ნიმუშის აღება ყველა საცდელი ნიმუშისთვის ერთნაირად ხდება. თუ ზემოთხსენებული დაშვებები მართებულია, მაშინ ქვედა დონის საცდელი ნიმუშების ზომები ადეკვატურია და საზოგადოების სახეობათა სიმდიდრის შედარება გარკვეული ზომის ქვედა დონის ნიმუშისთვის პირდაპირ შეიძლება. სურათზე გამოსახული საზოგადოების სახეობების სიმდიდრე საზოგადოებისას აღემატება. ხუთ სხვადასხვა ტყეში მოზინადრე ფრინველების სახეობების გამეჩხრების გრაფიკები 27.10 სურათზე არის გამოსახული და მათი საშუალებით მეთოდის ილუსტრაცია ხდება.

სახეობათა მრავალფეროვნების ინდექსების მიღებისას კიდევ ერთი სირთულე ის არის, რომ სახეობათა მრავალფეროვნების გამოთვლისას ყველა სახეობა ერთნაირად არ უნდა შევაფასოთ, ვინაიდან საზოგადოებაში მათი ფუნქციები მრავალრიცხოვნობის პროპორციულად იცვლება. ეკოლოგები ამ პრობლემის გადაჭრისთვის, მრავალფეროვნების ინდექსებში თითოეული სახეობის მონაწილეობას მისი მრავალრიცხოვნობის მიხედვით თვლიან (პაილუ 1966, 1977, უიტკეერი 1972, მეი 1975). ეკოლოგიაში ყველაზე უფრო ფართოდ სიმპსონის ინდექსი (სიმპსონი 1949) და შენონ-ვივერის ინდექსი (შენონი და ვივერი 1949) გამოიყენება. ამ ინდექსების პოპულარიზაციას მარგალეფმა (1958) და მაკარტურმა (1955, 1957) შეუწყვეს ხელი. ინდექსები ინდივიდების მთლიან საცდელ ნიმუშში სახეობების (i) პროპორციების (p_i) საშუალებით გამოითვლება. სიმპსონის ინდექსი შემდეგია:

$$D = 1/\sum p_i^2.$$

საცდელ ნიმუშში არსებულ სახეობათა რაოდენობისთვის (S) D -ს მნიშვნელობა 1-დან S -მდე იცვლება და სახეობათა მრავალრიცხოვნობის თანაბრობაზეა



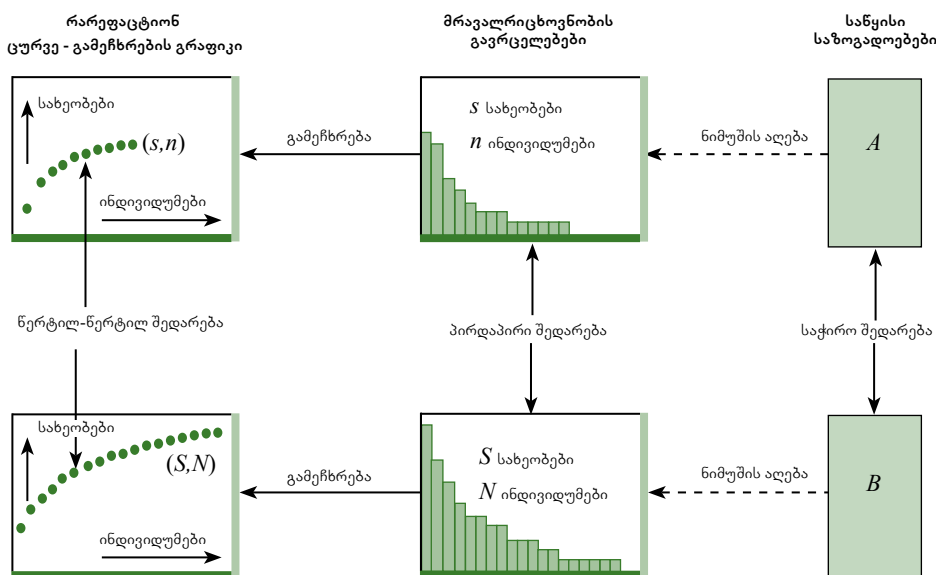
სურ. 27.10. გამეჩხრების გრაფიკები ხუთ სხვადასხვა არეალში მოზინადრე ფრინველების საზოგადოებებისთვის. ა) ნეკერჩხალი-ფიჭვი-მუხის ტყე, ბ) ცაცხვი-ნეკერჩხალი-მუხის ტყე, გ) ალვის ხის ჭალა, დ) ბანქსის ფიჭვის და ე) არყის ხის ტყე.

დამოკიდებული. მაგალითად, თუ საცდელი ნიმუში თანაბარი მრავალრიცხოვნობის ხუთ სახეობას შეიცავს, თითოეული p_i 0,20-ის ტოლია. აქედან გამომდინარე, თითოეული $p_i^2=0,04$, -ების ჯამი 0,20-ია და ჯამის შებრუნებული 5 ანუ საცდელ ნიმუშში შემავალ სახეობათა რაოდენობაა. ჰიპოთეტური საზოგადოებებისთვის ჩატარებული იგივე ტიპის გამოთვლები 27.2 ცხრილშია და კარგად ჩანს, რომ შედარებით იშვიათი სახეობები მრავალფეროვნების ინდექსის მნიშვნელობაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენენ.

შენონ-ვივერის ინდექსი ინფორმაციის თეორიიდან არის მიღებული და შემდეგი ფორმულით გამოითვლება:

$$H = -\sum p_i \log p_i,$$

სიმპსონის ინდექსის მსგავსად, შენონ-ვივერის ინდექსზეც იშვიათი სახეობები ნაკლებ ზეგავლენას



სურ. 27.9. გამეჩხრება ორი თანასაზოგადოების სახეობათა სიმდიდრის შედარებისთვის გამოიყენება. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გავრცელება და საზოგადოებებიდან ნიმუშის აღების გზით გამოითვლება. ქვედა დონის საცდელ ნიმუშებად დაყოფა გამეჩხრების გრაფიკებს გვაძლევს და მათი შედარება ნერტილ-ნერტილ შეიძლება.

ცხრილი 27-2

ახდენენ. ინდექსი სახეობათა რაოდენობის ლოგარითმისადმი პროპორციულია, ამიტომ, ხშირად სასურველია ე ფორმით გამოისახოს, რაც სახეობათა რაოდენობისადმი პროპორციულია. 27.2 ცხრილში შესული მნიშვნელობები სწორედ ამ სახით არის მოცემული და მათი შედარება სიმპსონის ინდექსთან შესაძლებელია.

კვლევის შედეგები სახეობათა დათვლის ნაცვლად რომელიმე ინდექსის გამოყენებაზე ან მრავალფეროვნების ინდექსზე დამოკიდებული არ არის. ეს იმითარის გამოწვეული, რომ საზოგადოებები მათწევრ სახეობებს შორის ფარდობითი მრავალრიცხოვნობით ხასიათდებიან. შედეგად, მრავალფეროვნების თითოეულ ინდექსს ყველა სხვა ინდექსთან და საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა რაოდენობასთან უცვლელი დამოკიდებულება გააჩნია. უფრო მეტიც, სახე-

ობათა სიმდიდრეს მრავალფეროვნების სხვადასხვა ინდექსთან წინასწარ განსაზღვრული კავშირი აქვს. აქედან გამომდინარე, თუ სახეობათა სიმდიდრე საცდელი ნიმუშის ზომის საშუალებით ნორმალიზებულია, საზოგადოებების შედარებისთვის კარგად გამოდგება (პლუტერი და რიკლეფსი 1993).

მრავალფეროვნების ინდექსები ტაქსონომიას ეფუძნება ანუ შედარების ძირითადი ერთეული სახეობა ან რაიმე სხვა უფრო დიდი ტაქსონომიური ერთეულია. მაშასადამე, ინდექსების საშუალებით ტაქსონომიური მრავალფეროვნება იზომება. როდესაც ტაქსონომიური მრავალფეროვნების ინდექსებს უფრო მაღალი დონის ტაქსონომიური კატეგორიებისთვის, მაგალითად გვარის ან ოჯახისთვის ვიყენებთ, საზოგადოების მრავალფეროვნების წარმოშობაზე გარკვეული ინფორმაცია შეგვიძლია მივიღოთ (რიკლეფსი

1987, მლუტერი და რიკლეფსი 1993). საზოგადოებაში შემავალი სახეობები სხვადასხვა ფუნქციებს ასრულებენ და ეს ყველაფერი კვების, გავრცელების არეალის, აქტიურობის პერიოდის და მრავალი სხვა ასპექტის განსხვავებულობაში გამოიხატება. საზოგადოებაში არა მარტო ტაქსონომიური მრავალფეროვნება, არამედ ეკოლოგიური მრავალფეროვნებაც არსებობს. ფრინველებზე და ძუძუმწოვრებზე ჩატარებულმა კვლევებმა მრავალფეროვნების ამ ორ სახეობას შორის მაღალი დონის შეთანხმებულობა გამოავლინეს (რიკლეფსი და მაილზი 1993), თუმცა ეს ყოველთვის ასე არ ხდება (კაზინსი 1993). მაგალითად, ლიუტონმა (1993) და სხვებმა გვიმრის მწერებზე ჩატარებული დაკვირვებების შედეგად დაადგინეს, რომ სახეობათა მრავალფეროვნება ევოლუციურ პერიოდში მოუწესრიგებელი კოლონიზაციის შედეგი უფროა, ვიდრე საზოგადოებაში მომხდარი ეკოლოგიური ურთიერთქმედებებისა. გვიმრების მწერების შემთხვევაში ეკოლოგიურ და ტაქსონომიურ მრავალფეროვნებას ერთმანეთთან ნაკლები კავშირი აქვს.

თუ საცდელი ნიმუშის ტერიტორიას უფრო ინტენსიურად დავაკვირდებით, მაშინ სახეობების მეტ რაოდენობას მოვიცავთ და იშვიათი სახეობების ინდივიდების აღმოჩენის შანსიც გაიზრდება. საცდელ ნიმუშში მოხინაღრე სახეობათა რაოდენობა ფართობის გაზრდის შემთხვევაშიც გაიზრდება და საზოგადოებების ამ თვისებას შემდეგ პარაგრაფში შევისწავლით.

27.5. სახეობათა რიცხვმა ზრდა განიცადა მოცემული არეალის პირდაპირპროპორციულად

დიდ ფართობზე უფრო მეტი სახეობა ბინადრობს, ვიდრე მცირე ფართობზე. ბოტანიკოსმა ოლაფ არენიუსმა (1921) სახეობასა და ფართობს შორის დამოკიდებულება პირველად ჩამოაყალიბა. სახეობათა სიმდიდრესა (S) და ფართობს (A) შორის შემდეგი ფუნქციონალური დამოკიდებულებაა:

$$S = cA^z$$

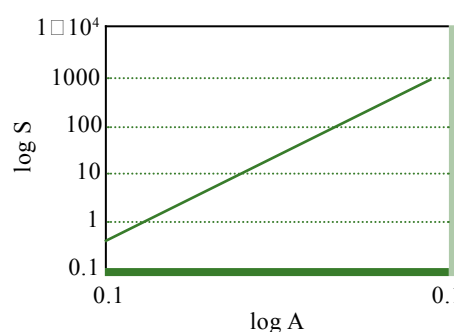
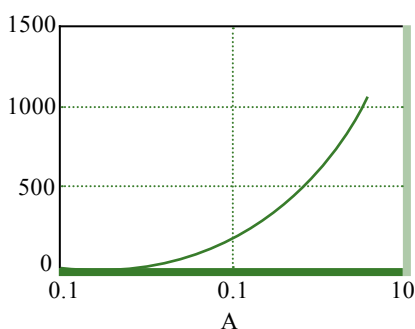
სადაც c და z მონაცემებთან შეთანხმებული მუდმივე-

ბია (პრესტონი 1960, 1962, მაკარტური და უილსონი 1967; სურ. 27.11). სახეობასა და ფართობს შორის კავშირის ასახვისთვის სახეობათა რაოდენობის ლოგარითმის ფართობის ლოგარითმზე დამოკიდებულება გამოიყენება (სურ. 27.12). ლოგარითმული გარდაქმნის შემდეგ სახეობასა და ფართობს შორის შემდეგი დამოკიდებულებაა:

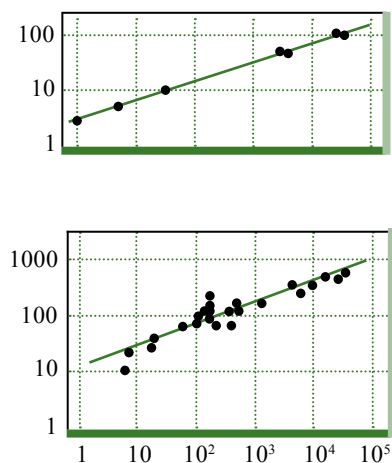
$$\log S = \log c + z \log A,$$

მივიღეთ წრფის განტოლება z გადახრით (ზოგიერთ შემთხვევაში, განსაკუთრებით მცენარეებზე ჩატარებულ კვლევებში, სახეობათა რაოდენობასა და ფართობის ლოგარითმს შორის კავშირი დგინდება ანუ $S = \log$ (გლისონი 1922, ჰოპკინსი 1955))

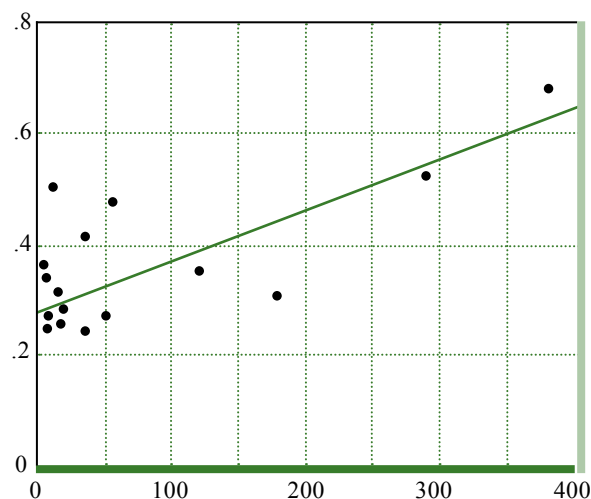
60-იან და 70-იან წლებში სახეობებსა და ფართობს შორის დამოკიდებულების ანალიზი ორგანიზმთა მრავალი ჯგუფისთვის ჩატარდა და აღმოჩნდა, რომ z -ის მნიშვნელობათა არეალია 0,2-0,35 (მეი 1975, კონორი და მაკკოი 1979). z -ის უცვლელობა რამდენიმე შესაძლებლობას გულისხმობს. z -ის მნიშვნელობები სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური გავრცელების შედეგი შეიძლება იყოს. საცდელი ნიმუშის ფართობის ზრდასთან ერთად მასში მოხინაღრე ინდივიდთა რაოდენობაც იზრდება, დაფარვის წრფე მარცხნივ გადაადგილდება და სულ უფრო მეტი სახეობა ვლინდება (მეი 1975). z პარამეტრს სხვადასხვა ინტერპრეტაცია შეგვიძლია მივცეთ, რაც მონაცემებზე მორგებული ფუნქციის ხარისხოვნობაზე ან წრფივობაზეა დამოკიდებული (ლოელი 1990). სუგი-ჰარამ (1980) ხაზი გაუსვა, რომ ნიმუშის ლოგნორმალური სქემის კონტექსტში z -ის მნიშვნელობათა არეალი დიდია და ეს მნიშვნელობები საზოგადოების სტრუქტურის ჩამოყალიბებაზე პასუხისმგებელ პროცესებზე ინფორმაციას გვაწვდის (იხ. რაიტი 1988). ემპირიული კვლევების თანახმად, საცდელი ნიმუშის ბიოლოგიური ატრიბუტების სხვაობასთან დაკავშირებით z -ის მნიშვნელობები 0,25-გან მკვეთრად განსხვავდება (რიკლეფსი და კოქსი 1972). მართლაც, სხვადასხვა ზომის კონტინენტური ტერიტორიებიდან მიღებული z -ის მნიშვნელობები შედარებადი ზომის კუნძულებიდან მიღებულ მნიშვნელობებზე ნაკლებია.



სურ. 27.11. ხარისხობრივი გრაფიკი $S = cA^z$, სადაც $c = 1$ და $z = 1,2$, ხოლო წრფივი გარდაქმნაა $\log S = \log c + z \log A$.



სურ. 27.12. სახეობის ფართობზე დამოკიდებულების გრაფიკები ა) დასავლეთ ინდოეთში მოზინადრე ამფიბიებისა და რეპტილიებისთვის, ბ) მაღიაზიში, სუნდას კუნძულებზე მოზინადრე ფრინველებისთვის.



სურ. 27.13. ზ-ის მაღალი მნიშვნელობა გავრცელების არეალში მოზინადრე ძუძუმწოვართა უფრო მეტი იზოლაციას (კოლონისტთა წყაროდან დაშორებას) ნიშნავს

სახეობასა და ფართობს შორის დამოკიდებულების მექანიზმები

მაკარტურის და უილსონის სახეობა-ფართობის დამოკიდებულების წონასწორული მოდელის თანახმად (იხ. 29-ე თავი), სახეობა-ფართობის განტოლების z პარამეტრი ხშირად კუნძულის საზოგადოებების იზოლაციის ხარისხის საზომია. სახეობათა სიმდიდრე კონტინენტზე არსებული საზოგადოებიდან მომხდარ კოლონიზაციასა და კუნძულთა სახეობების გადაშენებას შორის ბალანსია. ზ-ის დიდი მნიშვნელობა იზოლაციის უფრო მაღალ ხარისხზე მიუთითებს (სურ. 27.13). ამ მოსაზრებას სახეობა-ფართობის დამოკიდებულების წონასწორობის ჰიპოთეზა ეწოდება.

სახეობა-ფართობის დამოკიდებულება კოლონიზაციის და გადაშენების წონასწორობისგან განსხვავებულმა მექანიზმმა შეიძლება გამოიწვიოს. დღესდღეობით ამ საკითხის შესახებ სულ მცირე, სამი განსხვავებული ჰიპოთეზა არსებობს (კონორი და მაკკოი 1979, გოტელი და გრეივსი (1996). ადელფების ჰიპოთეზის თანახმად, მცირე კუნძულებზე მოზინადრე პოპულაციები გარე ფაქტორებისადმი უფრო მგრძნობიარენი არიან. თუ ეს ჰიპოთეზა სწორია, მაშინ სახეობათა რაოდენობა ფართობის შემცირებასთან ერთად უნდა კლებულობდეს. მეორე მოსაზრება გავრცელების არეალის მრავალფეროვნების ჰიპოთეზაა და მის თანახმად, დიდ ფართობზე გავრცელების არეალების ტიპების მეტი მრავალფეროვნება არსებობს და მასადაამე, დიდ ფართობებზე უფრო ბევრი სახეობა ბინადრობს (უილიამსი 1943). დიდ ფართობზე სახეობათა უფრო დიდი რაოდენობის არსებობა ემიგრაციის „უფრო დიდი“ სამიზნით შეიძლება იყოს გამოწვეული და ამ მოსაზრებას პასიური ნიმუშის აღების ჰიპოთეზას უწოდებენ (კოლმანი და სხვები

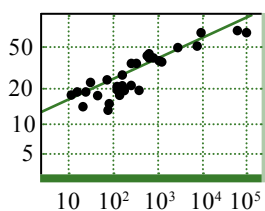
1982). გარდა ამისა, სახეობა-ფართობის დამოკიდებულებაზე სახეობათა გეოგრაფიული გავრცელებაც ახდენს ზეგავლენას.

როდესაც ფლორა ან ფაუნა სრულყოფილად არის ცნობილი (ანუ საცდელ ნიმუშად ყველა სახეობა არის აღებული), ლოგნორმალური გავრცელების თვისებები სახეობებსა და ფართობს შორის ნებისმიერი დამოკიდებულებისთვის გასაგები არ არის. გავრცელების წრფის მიღმა სახეობები არ იმალებიან. 1960-იან წლებში, პუერტო რიკოს კუნძულზე ფრინველების ახალი სახეობები აღმოაჩინეს, თუმცა ჩვენ ვესტ-ინდოეთის ფრინველების ფაუნას თითქმის სრულყოფილად ვიცნობთ, სახეობა-ფართობის დამოკიდებულება დეკლარირებულია და გადახრა დაახლოებით არის $z = 0,24$ (სურ. 27.14). ასეთ შემთხვევაში, დიდი და მცირე კუნძულების სახეობათა მრავალფეროვნებას შორის სხვაობა კუნძულების თვისებებს შორის სხვაობას ასახავს. კუნძულის ზომისა და ტოპოგრაფიული არაერთგვაროვნების ზრდასთან ერთად გავრცელების არეალის არაერთგვაროვნებაც იმატებს (უილიამსონი 1981). მოზრდილი კუნძულები კოლონიზაციის კონტინენტური წყაროებიდან მომავალი ემიგრანტებისთვის უკეთესი „სამიზნეებია“. გარდა ამისა, დიდ კუნძულებზე მცხოვრები დიდი პოპულაციები უფრო გამძლე, გენეტიკურად მრავალფეროვანი და ფართოდ გავრცელებულია, თან მათი რაოდენობა გადაშენების ალბათობასაც ამცირებს.

ჩვეულებრივ, დიდი კუნძულები პატარებზე არაერთგვაროვანია. მაღალი მთები ტემპერატურისა და სინესტის გრადიენტებს ქმნის. ვესტ-ინდოეთის მოზრდილ კუნძულებზე, როგორებიცაა პუერტო რიკო და გვადალუპე, ტროპიკული ტყეები, უდაბნოები და გავრცელების არეალების მთელი სიმრავლე გვხვდება. მიუხედავად ამისა, კუნძულები სიმადლით,

გავრცელების არეალის მრავალფეროვნებით, კონტინენტიდან დაცილების თვალსაზრისით მკვეთრად განსხვავდება და ეს ფაქტორები სახეობა-ფართობის დამოკიდებულებაზე სხვადასხვა ზეგავლენას ახდენს. ჰემილტონმა და სხვებმა (1963) პირველად ჩაატარეს ამგვარი ანალიზი და ეკვადორში, გალაპაგოსის არქიპელაგის კუნძულზე გავრცელებულ მცენარეთა სახეობების რაოდენობის შესახებ არსებული მონაცემები გამოიყენეს. მათ აღმოაჩინეს, რომ სიმაღლე და იზოლაციის ხარისხი სახეობათა სიმდიდრეზე მეტ ზეგავლენას ახდენს, ვიდრე კუნძულის ფართობი. ჰემილტონმა და სხვა მეცნიერებმა (სიმპსონი 1974, კონორი და სიმბერლოფი 1978) მრავლობითი რეგრესიის მეთოდები გამოიყენეს, რათა სხვადასხვა ფაქტორების მიერ სახეობა-კუნძულის დამოკიდებულებაზე მოხდენილი ზეგავლენები ერთმანეთისგან განეცალკევებინათ. სახეობათა მრავალრიცხოვნობაზე ზეგავლენის მქონე სხვადასხვა ფაქტორების, როგორიცაა ფართობი, გავრცელების არეალის არაერთგვაროვნება, სიმაღლე, საზოგადოებებისგან დაცილება და სხვების (დამოუკიდებელი ცვლადების) წრფივი კომბინაცია მცენარეების და ცხოველების სახეობების (დამოკიდებული ცვლადების) რაოდენობის პროგნოზის შესაძლებლობას გვაძლევს. შემდეგ სტატისტიკური პროცედურების დახმარებით წრფივი მოდელის თითოეული წევრის მიერ მოხდენილი ზეგავლენის განსაზღვრა ხდება.

მცირე ანტილიის კუნძულებზე, ხმელეთზე მობინადრე ფრინველების 11-42-მდე სახეობა ბინადრობს (სურ. 27.14). სახეობათა რაოდენობის კუნძულის ფართობთან, სიმაღლესთან, კონტინენტიდან დაშორებასთან და უახლოეს კუნძულამდე მანძილთან შედარების სტატისტიკური ანალიზის შედეგად დადგინდა, რომ თითოეული დამოუკიდებელი ცვლადი სახეობათა სიმდიდრის ცვალებადობაზე ცალკე ზემოქმედებას ახდენს. როგორც მოსალოდნელია, სახეობათა სიმდიდრე ფართობთან და სიმაღლესთან ერთად იზრდება, ხოლო იზოლაციის ხარისხთან ერთად მცირდება. ბარბადოსი სენტ-ვინსენტზე დიდია, მაგრამ სიდაბლისა და იზოლირებულობის გამო, მასზე ფრინველების ორჯერ ნაკლები სახეობა ბინადრობს. ანალიზის თანახმად, ფართობი შესაძლოა მრავალფეროვნების



სურ. 27.14. სახეობის ფართობზე დამოკიდებულების გრაფიკი ვესტ-ინდოეთის ფრინველებისთვის. გრაფიკზე ასახულია როგორც მცირე, ასევე დიდი ანტილის კუნძულები. წრფის დახრილობა $z = 0,24$.

განსაზღვრაში მნიშვნელოვანი იყოს, თუმცა ისიც შესაძლებელია, რომ კუნძულის ზომა გავრცელების არეალის მრავალფეროვნების ცვლილებასთან იყოს დაკავშირებული.

სახეობათა გეოგრაფიულ არეალსა და ლოკალურ ან რეგიონალურ მრავალრიცხოვნობას შორის დადებითი დამოკიდებულება ხშირად შეინიშნება (ჰანსკი და სხვები 1993). ხსნის თუ არა ეს მოვლენა სახეობა-ფართობის დამოკიდებულებას? არის თუ არა ზრდად ფართობთან ერთად სახეობათა დაგროვების ხასიათი სახეობათა გავრცელებაზე დამოკიდებული? ცხადია, სახეობათა გავრცელება გავრცელების არეალთან არის შემოზღუდული (კოდი 1985) და ვინაიდან დიდი ფართობები გავრცელების უფრო მეტ არეალს მოიცავს, მთლიან საცდელ ნიმუშში მეტი სახეობა შედის. მიუხედავად ამისა, თანაბარი გავრცელების არეალის მქონე მოზრდილ ფართობებზე უფრო მეტი სახეობაა, ვიდრე გავრცელების ერთგვაროვანი არეალის მქონე მცირე ფართობებზე.

ამგვარი დამოკიდებულების კლასიკური მაგალითია სხვადასხვა გეოგრაფიული არეალის და მრავალრიცხოვნობის ხეთა სახეობებიდან შეგროვებული მწერების რაოდენობა. კარბანმა და რიკლეფსმა (1983) დაამტკიცეს, რომ ბალახისმჭამელი მწერების ფაუნაში სახეობათა სიმდიდრე მასპინძელი მცენარის ლოკალურ მრავალრიცხოვნობაზე დამოკიდებული არ არის, თუმცა საუთუდის და მისი კოლეგების (საუთუდი 1961, საუთუდი და სხვები 1982) თანახმად, ბრიტანეთში ბალახისმჭამელი მწერების ფაუნის მრავალფეროვნება მასპინძელი ტერიტორიის გეოგრაფიული არეალის ზრდასთან ერთად მატულობს. ამგვარი დამოკიდებულების მიზეზი სამი შეიძლება იყოს: 1) მოზრდილი ფართობიდან ნიმუშის სრულად აღება სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალურ გრაფიკს უკეთესად ავლენს (კურისი და სხვები 1980, ლოტონი და სხვები 1981, რეი და სხვები 1981); 2) ლოგნორმალური გრაფიკის რეჟიმი ($\log$), სიგანე (s) ან ორივე მათგანი უფრო ფართო გეოგრაფიული გავრცელების მქონე მასპინძელი ტერიტორიისთვის უფრო მეტი იქნება. დიდი ფართობის მქონე მასპინძელ ტერიტორიაზე ბალახისმჭამელი სახეობების უფრო დიდი რაოდენობა ბინადრობს, ვინაიდან ის ეკოლოგიური და ევოლუციური კოლონიზაციისთვის უკეთესი სამიზნეა (იანცენი 1968, 1973). ასევე შესაძლებელია, რომ ფართოდ გავრცელებულ მასპინძელ ტერიტორიაზე მობინადრე პოპულაციები დემოგრაფიულად უფრო სტაბილურია და გადაშენების ნაკლები საფრთხე ემუქრება; 3) დიდი ფართობი გავრცელების არეალის უფრო დიდ რაოდენობას მოიცავს და თითოეულ მათგანზე სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური გავრცელება ნაწილობრივ დამოუკიდებელია.

საუთუდის (1982), სტრონგის (1984) და სხვების ვარაუდით, ბრიტანეთის ხეების მწერების ფაუნა სრულყოფილად არის ცნობილი. თუ ეს სიმართლეა, მაშინ ზემოთ მოყვანილი პირველი მიზეზი შეგვიძლია

გამოვრცხვით, ვინაიდან სახეობასა და ფართობს შორის დამოკიდებულება არსებობს. მეორე და მესამე ვარაუდების შემოწმება ხეთა ფართოდ გავრცელებულ და ნაკლებად გავრცელებული სახეობებიდან ნიმუშების სისტემატურ აღებას საჭიროებს. სტევენსმა (1983) აშშ-ს აღმოსავლეთით მდებარე ფოთლოვან ტყეებში ხის მხვრეტ ხოჭოებზე ჩაატარა კვლევა, ხუთ ტერიტორიაზე გავრცელებული საინტერესო სახეობების ხეთა მოჭრილი ნაწილების სიგრძეები გაზომა და ხის თითოეული სახეობის ნიმუში ყველა ტყიან ტერიტორიაზე თანაბრად აიღო. ხუთივე ტერიტორიის ხეების სახეობებზე მოზინადრე ხოჭოების სახეობათა რაოდენობა მასპინძელი ტერიტორიის სახეობათა გეოგრაფიული გავრცელების ზრდასთან ერთად გაიზარდა, თუმცა ადგილობრივი მრავალფეროვნება მასპინძელი ტერიტორიის არეალზე დამოკიდებული არ ყოფილა. ეს ნიშნავს, რომ ერთ ტერიტორიაზე გავრცელებული ხეების სახეობებიდან შეგროვებული ხოჭოების სახეობათა რაოდენობა მასპინძელი ტერიტორიის გეოგრაფიულ არეალთან დაკავშირებული არ არის. ამგვარი შედეგი მესამე ვარაუდის მართებულობას ამტკიცებს და მიუთითებს, რომ მასპინძელი ტერიტორიის არეალში ბალახისმჭამელი სახეობები გეოგრაფიულად იცვლებიან, რაც სავარაუდოდ, კლიმატის, პარაზიტების ან რესურსების ხარისხის ცვლილების შედეგია.

ფარდობითი მრავალრიცხოვნობის, სახეობათა მრავალფეროვნების და სახეობა-ფართობის დამოკიდებულებების მოდელები საზოგადოების სტრუქტურის შესახებ სასარგებლო ინფორმაციას გვაწვდის. მათი საშუალებით საზოგადოების შემადგენლობის ადგილობრივ და რეგიონალური მოდელების განსხვავებაც ხდება შესაძლებელი და საზოგადოების ცვლილების მაგალითებისაც. მიუხედავად ამისა, იგივე მოდელები ადგილობრივი საზოგადოების სტრუქტურის წარმოქმნის ან ამ სტრუქტურის დინამიკის შესახებ ბევრ ინფორმაციას არ შეიცავს, ვინაიდან საზოგადოების დინამიკა პოპულაციითა ურთიერთქმედებებისა და ფილოგენური კავშირების ერთობაა. ასეთი ინფორმაციის მისაღებად ეკოლოგები კვებით ჯაჭვებს იყენებენ.

27.6. კვებითი ჯაჭვის ანალიზი გამოიყენება თანასაზოგადოების სტრუქტურის გამოსავლენად

კვებითი ჯაჭვი საზოგადოებაში შემავალ პოპულაციებში ენერგიის გავლის სხვადასხვა მეთოდების ერთობლიობაა. მარტივად რომ ვთქვათ, მასში კარგად ჩანს, რომელი რომელს ჭამს. კვებითი ჯაჭვი ენერგიის დინებას წარმოქმნელისგან ტროფულ დონეებზე მყოფი მომხმარებლების გავლით ასახავს. კვებითი ჯაჭვის ცნება პირველად მე-10 თავში შემოვიტანეთ. ეს ტერმინი ელტონის „კვების ციკლებისგან“ წარმოიშვა.

იგივე ტერმინი ხმელეთის და წყლის ეკოსისტემებში ნივთიერებათა მოძრაობის შესწავლისას გამოვიყენეთ. მე-13 თავში ტროფული კასკადი შემოვიტანეთ, რომელიც კვებითი ჯაჭვის მარტივ დიაგრამას იყენებს (იხ სურ. 13.15). კვებითი ჯაჭვის მარტივი დიაგრამები მე-20 თავშიც მოვიყვანეთ, რათა მომხმარებელი-რესურსის დინამიკის ზოგიერთი თვისება გვეჩვენებინა. კვებითი ჯაჭვების ანალიზი თანასაზოგადოებების მოდელებისა და დინამიკის გააზრების ძლიერი მეთოდი და ეკოლოგებისთვის კვლევის თანამედროვე საგანია (ბრიანი 1983, ბრიანი და კოენი 1984, 1987, კოენი 1989, კოენი და სხვები 1990, პიმი 1991, პოლისი 1991, პოლისი და ვაინმილერი 1996, შონლი და სხვები 1991, შმიცი 1997).

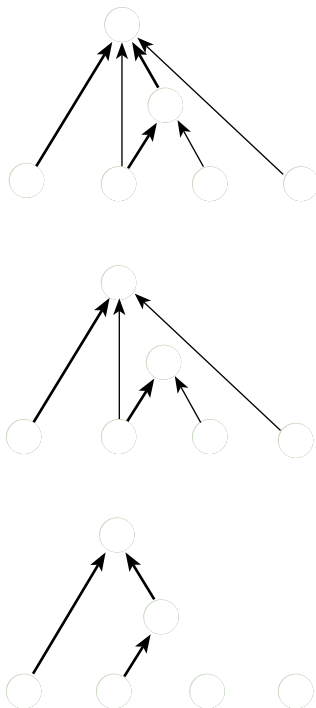
კვების ბადის პირველი ანალიზი საკმაოდ გამომსახველობითად ჩატარდა. მე-20 საუკუნის დასაწყისში, ეკოლოგებმა კვებითი ჯაჭვების გამოსახვა დიაგრამებით დაიწყეს, რომლებზეც საზოგადოების შემადგენელ სახეობებს კვებითი კავშირების მიხედვით ისრებით აერთიანებდნენ. ეს დიაგრამები ხშირად საკმაოდ რთული იყო და თანასაზოგადოებების შედარებაც ძნელდებოდა. ზოგიერთი ეკოლოგისთვის ამგვარი დიაგრამები ბუნებრივი სისტემების უკიდურეს სირთულეზე და ტროფულ ჯგუფებად დაყოფის საშუალებით მათი სტრუქტურის გამარტივების აუცილებლობაზე მიუთითებდა. გამომსახველობითმა მიდგომამ საფუძველი ანალიტიკურ მიდგომას დაუდო და 50-იან წლებში ივარაუდეს, რომ საზოგადოების ორგანიზაციის ზრდადი სირთულე დინამიკური სტაბილურობის ზრდას იწვევს (მაკარტური 1955). ამ მოვლენის მიზეზი მარტივია: როდესაც მტაცებლებს სხვადასხვა მსხვერპლი ყავთ, მათი რაოდენობა გარკვეული სახეობების რაოდენობის ცვლილებაზე ნაკლებად არის დამოკიდებული. თუ ენერგია სისტემაში სხვადასხვა გზით მიედინება, ერთი გზის წყვეტა მეორე გზისთვის მეტი ენერგიის მიწოდებას იწვევს, ხოლო მთლიანი სურათი არ იცვლება.

ანალიტიკურმა მიდგომამ საზოგადოების სტაბილურობა სახეობათა მრავალფეროვნებასა და კვების ბადის სირთულესთან დააკავშირა, თანაც თეორიული, შედარებითი და ექსპერიმენტული კვლევების აღორძინებას დაუდო სათავე. საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლისას კვების ბადეებს ორი მეთოდით იყენებენ. პირველი მეთოდი კვების ბადის დიაგრამის თვისებების გამოკვლევას გულისხმობს, რათა საზოგადოების სტაბილურობის მექანიზმების ზოგადი მოდელები მივიღოთ. ამ მიზნის მიღწევა ბუნებრივი საზოგადოებების კვებითი ჯაჭვების შედარების და ჰიპოთეტური კვებითი ჯაჭვების მათემატიკური მოდელირების გზით შეიძლება. ამგვარი კვლევების შედეგად, კვებით ჯაჭვებთან ასოცირებული ტერმინოლოგიის უმეტესი ნაწილი ჩამოყალიბდა და ამავე დროს კვების თეორია შეიქმნა, რომელიც საზოგადოების სტრუქტურის შესახებ რამდენიმე ჰიპოთეზას შეიცავს.

მეორე მიდგომა საზოგადოების თეორიული და ექსპერიმენტული კვლევის შედეგად გაჩნდა და ის კვებითი ჯაჭვების დინამიკურ ანალიზს გულისხმობს, რომლის მიზანი არა მხოლოდ საზოგადოების პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედების მოდელის მიღება, არამედ ამ ურთიერთქმედებების ძალის განსაზღვრაა. კვებითი ჯაჭვის დინამიკური ანალიზი ისეთი ურთიერთქმედებების დადგენასაც ცდილობს, რომელიც კვებითი ჯაჭვის მართვით დიაგრამებზე არ ჩანს. ამგვარ ურთიერთქმედებებს არაპირდაპირი ეწოდება. ზემოთ მოყვანილ ორ მიდგომას სახელმძღვანელოს მოცემული თავის დარჩენილ პარაგრაფებში ცალ-ცალკე შევისწავლით, თუმცა მანამდე კვებითი ჯაჭვების სხვადასხვა სახეობებს განვიხილავთ.

კვებითი ჯაჭვების სახეობები

პეინმა (1980) კვებითი ჯაჭვის სამი განსხვავებული კონცეფცია გამოყო (სურ. 27.15). კავშირის მქონე ბადეებს დღესდღეობით უფრო ხშირად კვების ტოპოლოგიურ ბადეებს უწოდებენ და ისინი ორგანიზმთა შორის კვებით კავშირებს ასახავენ. მსგავსი ჯაჭვები მხოლოდ ტროფული ურთიერთქმედების არსებობაზე ან არარსებობაზე მიუთითებს, ხოლო ინდი-



სურ. 27.15. კვებითი ჯაჭვის სამი სახეობა. ა) კავშირის მქონე ჯაჭვები საზოგადოებაში მომხდარ ყველა ტროფულ ურთიერთქმედებას ასახავენ, თუმცა მათ ძალასთან კავშირი არ აქვთ. ბ) ენერგიის დინების ჯაჭვები პოპულაციათა შორის კავშირებს მომხმარებელსა და წყაროს შორის ენერგიის ნაკადის მიხედვით განსაზღვრავს. რაც უფრო დიდია ისარი, მით უფრო დიდია ენერგიის ნაკადი. გ) კვების ფუნქციონალური ბადეები საზოგადოების სტრუქტურისთვის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვან ურთიერთქმედებას ასახავს.

ვიდების რაოდენობის ზრდის ან მომხმარებელი თუ რესურსი პოპულაციების ასაკობრივი სტრუქტურის ცვლილების შედეგად ტროფული კავშირების ცვლილებას არ ასახავს. ამ მიზეზით, კვების ტოპოლოგიურ ჯაჭვებს ხშირად კვებით სტატიკურ ჯაჭვებს მიაკუთვნებენ. კვებითი ჯაჭვის ანალიზის მთავარი საგანი სწორედ კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვებია. ენერგიის დინების ჯაჭვში (დინების ჯაჭვი ან ბიოენერგეტიკული ჯაჭვი) პოპულაციათა შორის კავშირების განსაზღვრა რესურსსა და მის მომხმარებელს შორის ენერგიის ნაკადის მიხედვით ხდება. გარდა ამისა, მე-3 თავში შევისწავლეთ სხვა ტიპის ჯაჭვები, რომელთაც სახელმძღვანელოს დარჩენილ ნაწილში აღარ შევეხებით. ფუნქციონალური ანუ კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვები კვების ტოპოლოგიურ ჯაჭვში კვებით კავშირებს განსაზღვრავენ, რაც საზოგადოების სტრუქტურისთვის ძალიან მნიშვნელოვანია. კვებითი ჯაჭვები მთელ თანასაზოგადოებაში თითოეული პოპულაციის მნიშვნელობას ასახავს. პოპულაციათა მაკონტროლებელ ფუნქციები მხოლოდ ექსპერიმენტების შედეგად დგინდება. კვებითი ჯაჭვის დინამიკური კვლევისას მთავარი აქცენტი კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვების ანალიზზე კეთდება.

27.7. ტოპოლოგიური კვებითი ჯაჭვების ანალიზთან ერთად, განვითარდა იდეები იმის შესახებ, რომ კვებითი ჯაჭვები გავლენას ახდენს თანასაზოგადოების სტაბილურობაზე

საზოგადოების სტრუქტურის შესახებ არსებობს მნიშვნელოვანი კითხვა, თუ როგორ ახდენს ზეგავლენას კვებითი ჯაჭვების სტრუქტურებს შორის სხვაობა საზოგადოების დინამიკაზე, სტაბილურობაზე და მდგრადობაზე. საზოგადოების სტაბილურობისა და მდგრადობის საკითხი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი დაცვის ბიოლოგიაშია, რომლის მთავარი მიზანი, ადამიანის ჩარევისგან საზოგადოებების დაცვაა. არის თუ არა სახეობათა შორის კვებითი კავშირების რაიმე სტრუქტურა უფრო სტაბილური, ვიდრე იგივე რაოდენობის სახეობათა შორის სხვაგვარი სტრუქტურა? რამდენად მნიშვნელოვანია კვებითი ჯაჭვის სტაბილურობა ბუნებრივი საზოგადოებების სტრუქტურისთვის?

ეკოლოგები ამ კითხვებზე პასუხის გასაცემად სხვადასხვა თანასაზოგადოების კვებითი ჯაჭვის შედარებას და კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვის თვისებების თეორიულ ანალიზს იყენებენ. ზოგიერთი ეკოლოგის აზრით, კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვის რამდენიმე ატრიბუტი საზოგადოების დინამიური სტაბილურობის ამამალლებელ თვისებებთან თავსებადია და მათზეა დამოკიდებული (პიმი და ლოუტონი 1978, პიმი 1980, 1991, ლოუტონი 1989, კონი და სხვები

1990, ჰოლი და რაფაელი 1993). კვების ტოპოლოგიური ბადეების თვისებების კვლევამ საზოგადოების სტრუქტურისა და საზოგადოების სტაბილურობის შესახებ რამდენიმე ჰიპოთეზა გააჩინა. ვიდრე განზოგადებებს შევსებით, კვებითი ჯაჭვის ტერმინოლოგიის ცოდნაა საჭირო.

კვებითი ჯაჭვის ტერმინოლოგია

კვებითი ჯაჭვი რამდენიმე კვანძისგან შედგება. თითოეული კვანძი ტროფულად მსგავს ანუ მსგავსი მტაცებლისა და მსხვერპლის შემცველ სახეობას ან სახეობათა ჯგუფს ასახავს. ტროფულად მსგავს სახეობებს ზოგჯერ ტროფოსახეობა ეწოდება. ეკოლოგები სიტყვა „სახეობის“ რაოდენობის მიუხედავად, სიტყვა „კვანძის“ სინონიმად იყენებენ. ჩვენ მიღებულ პრაქტიკას არ ვენიანალმდებებით. სახეობათა (კვანძთა) რაოდენობა შიმიბოლოთი აღინიშნება. კვებითი ჯაჭვის უმცირეს ტროფულ დონეზე მყოფ სახეობებს ძირითადი სახეობები (ძირითადი კვანძები) ეწოდება. ზედა დონეზე მყოფი მტაცებლები და შუალედური სახეობები ერთმანეთისგან განსხვავდებიან. სახეობათა შორის ურთიერთქმედებებს დამაკავშირებელი რგოლები ასახავს. დამაკავშირებელი რგოლები კვებითი ჯაჭვის დიაგრამებზე ერთი კვანძის მეორესთან დამაკავშირებელი ხაზებია (სურ. 27.15). როგორც მე-20 თავში უკვე ვთქვით, ურთიერთქმედებებმა შეიძლება ორივე ურთიერთქმედ სახეობაზე უარყოფითი ზეგავლენა მოახდინოს (კონკურენცია), ერთ სახეობაზე დადებითი ზეგავლენა, ხოლო მეორეზე უარყოფითი ზეგავლენა მოახდინოს (მტაცებლობა, პარაზიტოზმი) და ორივე სახეობაზე დადებითი ზეგავლენა მოახდინოს (მუტუალიზმი). კვებითი ჯაჭვის დიაგრამებზე გამოსახული დამაკავშირებელი რგოლები ხშირად პლიუს ან მინუს ნიშნით არის აღნიშნული და ეს ნიშანი ზეგავლენის ბუნებას ასახავს. სახეობებზე მოსული დამაკავშირებელი რგოლების საშუალო რაოდენობას კვებითი ჯაჭვის კავშირების სიმჭიდროვე ეწოდება. დამაკავშირებელი რგოლების მთლიანი რაოდენობის დამაკავშირებელი რგოლების შესაძლო რაოდენობასთან შეფარდებას კვებითი ჯაჭვის დაკავშირება

ეწოდება და ჩიმიბოლოთი აღინიშნება. ზედა დონეზე მყოფ მტაცებელსა და ძირითად სახეობებს შორის დამაკავშირებელი რგოლების რაოდენობას ჯაჭვის სიგრძე ეწოდება. ჯაჭვის მაქსიმალური სიგრძე კვებით ჯაჭვში არსებული ტროფული დონეების რაოდენობას ასახავს.

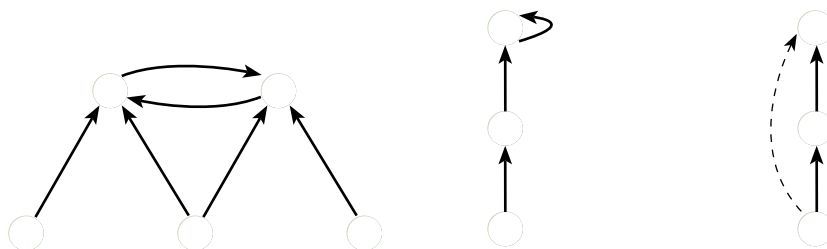
კვებით ჯაჭვებში სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი ურთიერთქმედებებიც არის ასახული (სურ. 27.16). ციკლი არის მდგომარეობა, როდესაც ორ სახეობას შორის მტაცებლური კავშირი არსებობს. მაგალითად, სახეობა სახეობას ჭამს ან პირიქით. კანიბალიზმი არის ციკლი, რომელშიც სახეობა საკუთარ თავზე ნადირობს. ციკლები და კანიბალიზმი ზოგიერთ, მაგალითად ტყის ობობების თანასაზოგადოებაში საკმაოდ გავრცელებულია. ზოგიერთი სახეობა ერთზე მეტ ტროფულ დონეზე მყოფი სახეობებით იკვებება და ასეთ მდგომარეობას ყველაფრისმჭამელობა ეწოდება. 27.16 სურათზე ყველაფრისმჭამელობა დამტრისხული ხაზით არის გამოსახული.

კვებითი ჯაჭვების ძირითადი თვისებებია მტაცებელი სახეობების რაოდენობის შეფარდება მსხვერპლი სახეობების რაოდენობასთან და ქვედა ტროფულ დონეზე მყოფი სახეობების პროპორცია მაღალ დონეზე მყოფი სახეობების პროპორციისადმი. გარდა ამისა, განყოფილებებად დაყოფილ კვებით ჯაჭვში სახეობათა რამდენიმე ჯგუფი არსებობს, რომელშიც ურთიერთქმედებები უფრო ძლიერია, ვიდრე თავად ამ ჯგუფებს შორის.

კვების ტოპოლოგიური ბადეების კვლევის შედეგად მიღებული განზოგადებები

კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვების კვლევის შედეგად სულ მცირე, ექვსი განზოგადება არსებობს (პიმი და სხვები 1991). განზოგადებების უმეტესობა კვებითი ჯაჭვის სტრუქტურის ცვლილებას ეხება, როდესაც სახეობათა რაოდენობა იზრდება.

კვებით ჯაჭვში არსებულ ტროფულ დონეთა რაოდენობა საკმაოდ მცირეა. კოენი და სხვები (1990)



სურ. 27.16. კვებითი ჯაჭვების თვისებები. ა) ციკლი მაშინ გვხვდება, როდესაც ორ სახეობას შორის მტაცებლური კავშირი არსებობს. ბ) კანიბალიზმი არის ციკლი, რომელშიც სახეობათა ინდივიდები იგივე სახეობის სხვა ინდივიდებზე ნადირობენ. გ) ყველაფრისმჭამელობა ერთზე მეტ ტროფულ დონეზე კვებას ნიშნავს.

ზღვის, ხმელეთის და მტკნარი წყლის კვების 113 ჯაჭვს დააკვირდნენ და აღმოჩნდა, რომ თითქმის ყველა მათგანში ჯაჭვის მაქსიმალური სიგრძე ხუთი ან ნაკლები დამაკავშირებელი რგოლის იყო, ხოლო ჯაჭვის ყველაზე უფრო გავრცელებული მაქსიმალური სიგრძე 4-ს შეადგენდა. ტროფული დონეების შეზღუდული რაოდენობა ენერგიის გარდაქმნის არაეფექტურობით უნდა იყოს გამოწვეული. ბიოსინთეზისა და ქსოვილების შენარჩუნებისას ენერგია იკარგება და მაღალ ტროფულ დონეებს არ მიეწოდება (იხ. სურ. 10.1). ენერგია ყველა ტროფულ დონეს შორისაც იკარგება, ვინაიდან ეკოლოგიური ეფექტურობა 100%-ზე ნაკლებია (იხ. სურ. 10.8). ენერგეტიკული შეზღუდვები კვების ჯაჭვში არსებულ ტროფულ დონეთა რაოდენობას ამცირებს და ამ მოსაზრებას ენერგიის დინების ჰიპოთეზა ეწოდება (ჰარისონი 1959). ენერგიის დინების ჰიპოთეზის თანახმად, პირველადი წარმოქმნის ტემპი კვებით ჯაჭვში არსებულ ტროფულ დონეთა რაოდენობაზე ზეგავლენას ახდენს. მიუხედავად ზემოთქმულისა, კვებით ჯაჭვებზე ჩატარებულმა კვლევებმა ეს ვარაუდი არ დაადასტურა (ბრიანი და კოენი 1987, შონლი და სხვები 1990, პიმი 1991). აქედან გამომდინარე, ეკოლოგების უმეტესობა ენერგეტიკული შეზღუდვების მიერ ტროფული დონეების რაოდენობის კონტროლს უარყოფს.

მოყვანილისგან განსხვავებულ მოსაზრებას დინამიური სტაბილურობის ჰიპოთეზა ეწოდება და ის უფრო რთულ კვებით ჯაჭვებს ანუ ტროფული დონეების დიდი რაოდენობის და სახეობათა მეტი მრავალფეროვნების შემცველი ჯაჭვისთვის არის გამოსადეგი. ასეთი კვებითი ჯაჭვები გარემო პირობების ჩარევისადმი უფრო მგრძნობიარე და მასშადადამე. მარტივ ჯაჭვებთან შედარებით ნაკლებად სტაბილურია (მეი 1972ბ, პიმი და ლოუტონი 1977, პიმი 1991). თანასაზოგადოებების პასუხი გარემო პირობების ზემოქმედებაზე მრავალფეროვნებისგან განსხვავებულ ფაქტორებზეა დამოკიდებული, როგორიცაა ჩარევის ინტენსივობის დონე და საზოგადოების პოპულაციათა ზრდის ტემპები (დეანჯელისი 1975, ჰასტონი 1994).

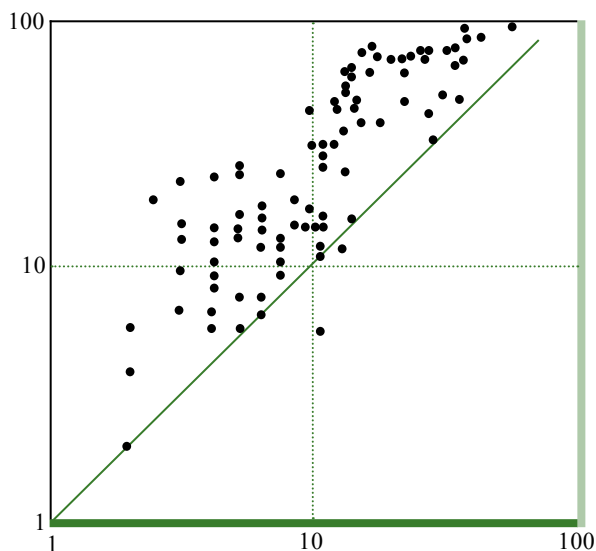
კვების ტოპოლოგიური ბადეების ანალიზის შედეგად მიღებული მეორე განზოგადების თანახმად, როდესაც კვებით ჯაჭვში შემავალი სახეობების რაოდენობა იზრდება, ჯაჭვის კავშირების სიმჭიდროვე მუდმივია. მართლაც, ზოგიერთი კვებითი ჯაჭვის ანალიზი ამტკიცებს, რომ სახეობაზე მოსული ურთიერთქმედებების რაოდენობა დაახლოებით ორის ტოლია და ეს რიცხვი თანასაზოგადოებაში შემავალ სახეობათა რაოდენობაზე დამოკიდებული არ არის (კოენი და ბრიანი 1984, კოენი და სხვები 1990, პიმი 1991). ამ მოსაზრებას დამაკავშირებელი რგოლების-სახეობების იერარქიის ჰიპოთეზა ეწოდება. როდესაც სახეობათა რაოდენობა იზრდება, კვებით ჯაჭვში კავშირი კლებულობს და ეს ნიშნავს, რომ დიდ კვებით ჯაჭვში უერთიერთქმედების რაოდენობა ნაკლებია.

მარტინესმა (1991ა,ბ) კავშირების სიმჭიდროვის

მუდმივობა ეჭვქვეშ დააყენა და აღნიშნა, რომ ამ მოსაზრების მართებულობისთვის კვების მოცულობის (კვების ერთეული რაოდენობის) შესახებ რეალობას მოკლებული დაშვებებია საჭირო. მან შემდეგი მაგალითი მოიყვანა. დავუშვათ, მწერიჭამია ფრინველის სახეობები ორ სხვადასხვა თანასაზოგადოებაში ბინადრობენ. თანასაზოგადოებაში მწერის ორჯერ მეტი სახეობაა, ვიდრე საზოგადოებაში. თუ კავშირების სიმჭიდროვე მუდმივია, მაშინ ფრინველმა ორივე თანასაზოგადოებაში მწერების სახეობათა ერთი და იგივე რაოდენობა უნდა შეჭამოს, მაგრამ მწერიჭამია ფრინველების უმეტესობა მწერების ბევრ განსხვავებულ სახეობას ჭამს. მარტინესის აზრით, უფრო გონიერი იქნება დავუშვათ, რომ ჩიტი საზოგადოებაში მწერთა უფრო ბევრ სახეობას შეჭამს, ვიდრე საზოგადოებაში. მარტინესმა კვლევა 175 განსხვავებულ კვებით ჯაჭვზე ჩაატარა და აღმოაჩინა, რომ საზოგადოებაში შემავალი სახეობების რაოდენობის ზრდასთან ერთად, კავშირი შემცირების ნაცვლად, მუდმივი რჩება. ამ მოსაზრებას მუდმივი კავშირის ჰიპოთეზა ეწოდება. ჰიპოთეზის თანახმად, დამაკავშირებელი რგოლების რაოდენობა ჯაჭვში შემავალი სახეობის რაოდენობის კვადრატის მსგავსად იზრდება. მწერიჭამია ფრინველის მაგალითი ორგანიზმებში კვებითი ადაპტაციის სირთულის შესახებ არასწორ წარმოდგენას გვიქმნის. ძალიან კარგად ადაპტირებული მჭამელებიც კი სახეობათა სხვადასხვა რაოდენობის შემცველ საზოგადოებებში ერთნაირად არ მოქმედებენ. კვებით ჯაჭვებში შესახებ არსებული განზოგადებების კვლევისას ძირითადი აქცენტი კვების ფიზიოლოგიურ და ევოლუციურ შეზღუდვებზე კეთდება (შონერი 1989, მარტინესი 1991).

კვებითი ჯაჭვების ზედა, შუალედურ და ქვედა ტროფულ დონეზე ორგანიზმთა პროპორცია მუდმივია (ბრიანი და კოენი 1984, ჯეფრისი და ლოუტონი 1985, კოენი და სხვები 1996, ჰოლი და რაფაელი 1993). ეს განზოგადება მტკნარი წყლის უხერხემლო ცხოველების კვების 92 ჯაჭვისთვის 27.17 სურათზეა გამოსახული. კვებით ჯაჭვში შემავალი სახეობების რაოდენობის მიუხედავად, მტაცებელ სახეობაზე მოსული მსხვერპლის სახეობა 2-სა და 3-ს შორისაა.

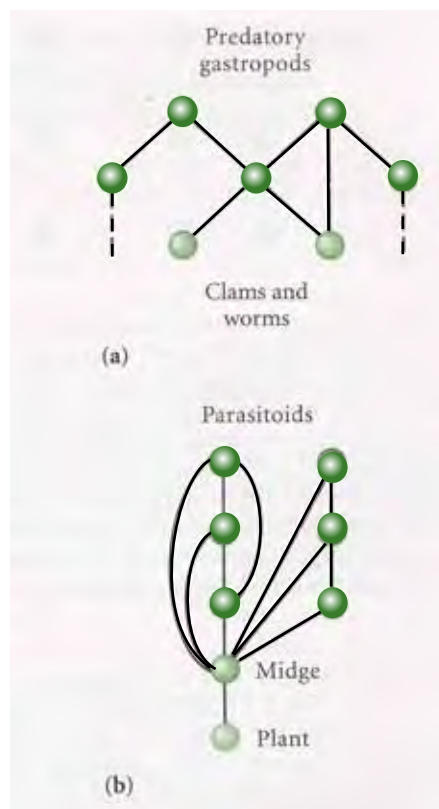
27.18 სურათზე ნაჩვენებია ყველაფრისმჭამელობის სხვადასხვა დონის კვებითი ჯაჭვები. კვებითი ჯაჭვების ადრეული ანალიზის თანახმად, ყველაფრისმჭამელობა (ერთზე მეტ ტროფულ დონეზე კვება) ბუნებრივ თანასაზოგადოებებში გავრცელებული არ არის (პიმი 1982). წყლის და ხმელეთის თანასაზოგადოებების შემდგომმა კვლევამ დაადასტურა, რომ ასეთი განზოგადება სწორი არ არის. პოლისის (1991) აღმოჩენით, უდაბნოს რთულ კვებით ჯაჭვში შემავალი სახეობების დაახლოებით 78% ყველაფრისმჭამელია. მარტინესმა (1991) იგივე ტიპის აღმოჩენები წყლის კვებით ჯაჭვისთვისაც გააკეთა. ყველაფრისმჭამელობა შესაძლოა მხედველობიდან გამოგრჩეთ, თუ კვებითი ჯაჭვები საზოგადოებაში შემავალი სახეობების



სურ. 27.17. მტაცებელ სახეობათა და მსხვერპლ სახეობათა რაოდენობის შორის დამოკიდებულება მტკნარი წყლის უხერხემლო ცხოველების კვების 92 ჯაჭვში. როდესაც ჯაჭვში შემავალი სახეობების რაოდენობა იზრდება, მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის პროპორცია მუდმივია. მცირე ჯაჭვში პროპორციაა 2:1 მსხვერპლი : მტაცებელი, ხოლო დიდ ჯაჭვში - 3,5:1 მსხვერპლი : მტაცებელი.

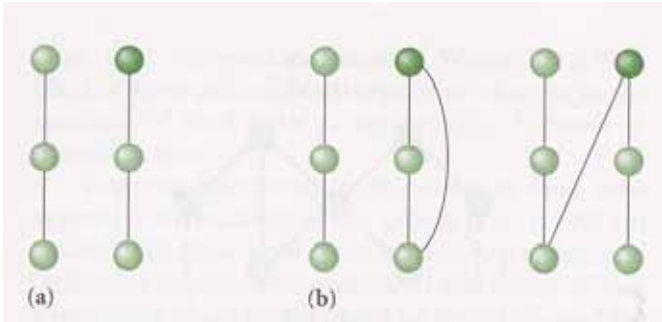
კვებითი ქცევების და სასიცოცხლო ციკლის შესახებ დეტალურ ინფორმაციას არ შეიცავენ ან სახეობები ტროფოსახეობებშია შეგჯუფებული. მაგალითად, მრავალი სახეობა განვითარების განმავლობაში კვებით ჩვევებს იცვლის, ამიტომ მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ის ყველაფრისმჭამელია. ყველაფრისმჭამელობის ეს სახეობა კვებით ჯაჭვში კვების რგოლით აღინიშნება და ასეთ დროს სახეობათა მოზრდილი წარმომადგენლები სახეობათა ახალგაზრდებს ჭამენ და პირიქით. კვებით ჯაჭვზე ხანგრძლივად დაკვირვების გარეშე კვების რგოლების აღმოჩენა საკმაოდ რთულია (პიმი და რაისი 1987, პოლისი 1991).

განყოფილებებზე დაყოფა კვებით ჯაჭვში იშვიათად ხდება (პიმი და ლოუტონი 1980). განსაკუთრებულ შემთხვევაში თითოეული განყოფილება განცალკევებულ საზოგადოებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. განყოფილება გავრცელების არეალებთან ან გავრცელების არეალში მობინადრე სახეობებთან დაკავშირებით შეიძლება შეიქმნას. მაგალითად, სამხრეთ კანადაში, ფართოფოთლოვანი და წიწვოვანი ტყეებში ქერცლფრთიანი ყველაფრისმჭამელების გაერთიანებები და ორივე ჯგუფში ღამის პეპლების და საწვლყების მცირე რაოდენობის სახეობა ან გვარი იკვებება მცენარეებით. აქედან გამომდინარე, შერეულ ტყეებში ფართოფოთლოვანი და წიწვოვანი ხეების ფაუნები ცალკეულ საზოგადოებებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. ღამის პეპლები ფართოფოთლოვანი ხეების სხვადასხ-



სურ. 27.18. კვებითი ჯაჭვები იშვიათი და ხშირი ყველაფრისმჭამელობით. ა) ზღვის სანაპიროს საზოგადოება მიქცევა-მოქცევის ზონაში მუცელფეხებს, ორსაგდულიან მოლუსკებს და მათ მსხვერპლს შეიცავს. კვების ამ ჯაჭვში 7 სახეობა და 8 დამაკავშირებელი რგოლია. ბ) მცენარე აცპარის, მისი ბალახისმჭამელი მწერები და მწერების პარაზიტოიდები. კვების ამ ჯაჭვში 8 სახეობა და 12 დამაკავშირებელი რგოლია. მსხვერპლთა ყველა სახეობა ნაჩვენებია არ არის.

ვა სახეობებით იკვებებიან, მაგრამ მათი ადაპტაციის დონე სხვადასხვაგვარია და ისინი ცალკეულ ქვესიმრავლეებში არ ერთიანდება. პიმი (1991) აღნიშნა, რომ განყოფილებებს შორის ურთიერთქმედებებისადმი წინააღმდეგობა სუსტია. მოდით, ვნახოთ, რა ხდება, როდესაც მცენარით და ცხოველით მკვებავი (ყველაფრისმჭამელი) სახეობა განყოფილებებზე დაყოფილ საზოგადოებაში შედის (სურ. 27.19). ახალმა სახეობამ მისთვის საჭირო მცენარე ან ცხოველი კვების ერთი ჯაჭვის შიგნით შეიძლება იპოვოს, სადაც ის მტაცებელიც იქნება და კონკურენტიც. ასევე შესაძლებელია, ამ სახეობამ მცენარე სხვა განყოფილებაში იპოვოს და აქედან გამომდინარე, კვების ერთ ჯაჭვში მტაცებლის ფუნქცია შეასრულოს, ხოლო მეორე ჯაჭვში ბალახისმჭამელი იყოს და ორი განყოფილება ერთმანეთთან დააკავშიროს. პიმის აზრით, ეს უკანასკნელი მოვლენა რეალობასთან უფრო ახლოსაა და მაშასადამე, განყოფილებები იშვიათად გვხვდება.



სურ. 27.19. განყოფილებებად დაყოფის იშვიათობის მიზეზი.

ა) განყოფილებებად დაყოფილი კვებითი ჯაჭვის კვების მარცხენა ჯაჭვში შემავალი სახეობები კვების მარჯვენა ჯაჭვში შემავალ სახეობებთან არ ურთიერთქმედებენ. ბ) მუქი მწვანე წრე განყოფილებებად დაყოფილ კვებით ჯაჭვში შესულ ყველაფრის მჭამელს ასახავს. სახეობები კვების ერთ ჯაჭვში (მარცხენა ჯაჭვში) შეიძლება იკვებებოდნენ და შესაბამისად, კვების ამ ჯაჭვში კონკურენტები და მტაცებლები ერთდროულად არსებობენ. თუ სახეობები განყოფილებების გასწვრივ (მარჯვნივ) იკვებებიან, მაშინ ისინი კვების თითოეულ ჯაჭვში ერთ ფუნქციას ასრულებენ. უკანასკნელი მოსაზრება რეალობასთან უფრო ახლოსაა.

კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვების ანალიზის შედეგად მიღებულ განზოგადებებთან დაკავშირებული პრობლემები

ბევრი ეკოლოგის აზრით, კვების ტოპოლოგიური ბადეების კვლევის შედეგად მიღებული განზოგადებები მეთოდოლოგიურ საფუძველზე სუსტია (პოლისი 1991, პოლისი და ვაინმილერი 1996). განზოგადებების ერთ-ერთი მთავარი სისუსტე კვებითი ჯაჭვების შედარებითი კვლევის შედეგად მიღებაა (კოენი 1978, პიმი 1980, 1982, ბრიანი 1983, კოენი და სხვები 1990), როდესაც კვლევა სხვადასხვა ობიექტზე სხვადასხვა მეთოდით ტარდება და ანალიზიც სხვადასხვა დონეზე ხდება. კვებით ჯაჭვში შემავალი ტროფული დონეების რაოდენობა კვებითი ჯაჭვის აგების მეთოდზეა დამოკიდებული. ნაკლებად ერთიან ჯაჭვში (მცირე რაოდენობით ტროფოსახეობების მქონე ბადეებში) ტროფული დონეების რაოდენობა მეტია, ვიდრე ისეთ ბადეებში, სადაც ტროფოსახეობების რაოდენობა დიდია (პოლი და რაფაელი 1993, მარტინესი 1993). ერთიანობა კვებითი ჯაჭვების პირვანდელ კვლევებს უფრო ახასიათებს, როდესაც ჯაჭვები მცირე რაოდენობით სახეობას და დამაკავშირებელ რგოლებს მოიცავს (ვაინმილერი 1990, პოლისი 1991).

27.8. კვებითი ჯაჭვების ინტერაქციის ანალიზის თავისი ფასეობი თეორიულ და ექსპერიმენტულ ეკოლოგიაში აქვს

საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლის თანამედროვე მეთოდი კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვების დინამიური ანალიზია. ასეთი მიდგომის თეორიული

საფუძვლები რობერტ მეის კვლევებში უნდა ვეძიოთ, რომელმაც კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვების მეტრიკული საზოგადოებაში შემავალ პოპულაციათა ურთიერთქმედების გაზომვასთან დააკავშირა. იგივე მიდგომის ემპირიული საფუძვლები რობერტ პეინის მიერ მიქცევა-მოქცევის ზონაში მდებარე საზოგადოების დინამიკაზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებშია.

კვების ბადის ტოპოლოგია და საზოგადოების სტაბილურობა

მეიმ (1972, 1975) საზოგადოების სტაბილურობის პროგნოზისთვის საჭირო თეორიული მოდელი ლოტკა-ვოლტერას პოპულაციათა ურთიერთქმედების მოდელიდან მიიღო. მეის აზრით, საზოგადოება სტაბილურია, როდესაც:

$$b(SC)^{1/2} < 1,$$

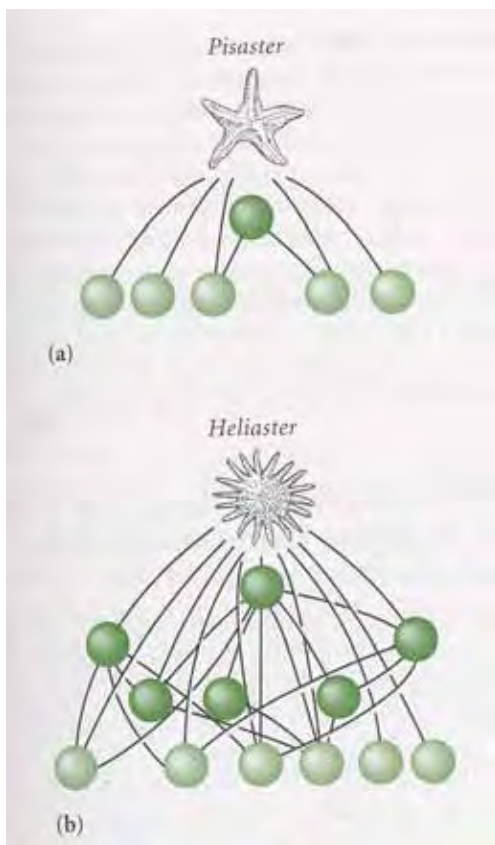
სადაც b არის სახეობათა ურთიერთქმედების საშუალო სიდიდე, ხოლო S და C - შესაბამისად, სახეობათა რაოდენობა და შეერთებადობა. ამგვარი ფორმულირების გასაღები b პარამეტრია, რომლითაც საზოგადოებაში მომხდარი ურთიერთქმედებების საშუალო ინტენსივობა იზომება. ზემოთ მოყვანილი ფორმულის გარდაქმნა სტაბილურობის შემდეგ კრიტერიუმს გვაძლევს:

$$SC < b^{-2}.$$

მაშასადამე, საზოგადოების სტაბილურობა საზოგადოებაში მომხდარი ურთიერთქმედებების ძალაზეა დამოკიდებული.

დავუშვათ, საზოგადოებაში შემავალ პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედებების საშუალო ინტენსივობაა $b = 0,5$. $S = 10$ სახეობისგან შემდგარი საზოგადოება სტაბილურია, ვიდრე C შეერთებადობა $0,4$ -ზე ნაკლებია ($C = 0,5 - 2 = 10/4 = 0,4$). $S = 20$ სახეობისგან შემდგარი საზოგადოების სტაბილურობა მაშინ მიიღწევა, როდესაც $C = 0,2$, ხოლო $S = 50$ შემთხვევაში $C = 0,08$. დამტკიცების გარეშე ვამბობთ, რომ ურთიერთქმედ სახეობათა წყვილების რაოდენობა საზოგადოებაში არის $CS(S-1)$. მაშასადამე, როდესაც $S = 10$ და $b = 0,5$, $C = 0,4$ და სახეობათა $CS(S-1) = (0,4)(10)(9) = 36$ რაოდენობის ურთიერთქმედი წყვილი გვაქვს, ხოლო პირობების დანარჩენი ორი სიმრავლისთვის წყვილების რაოდენობაა 76 და 196.

მეის კვლევის შედეგების თანახმად, სისტემის ზომის მიუხედავად, სახეობაზე მოსული ურთიერთქმედებების რაოდენობას ურთიერთქმედების საშუალო ინტენსივობით განსაზღვრული ზედა ზღვარი გააჩნია. აქედან გამომდინარე, ნაკლებად სავარაუდოა, რომ უფრო მრავალფეროვანი სისტემები შედარებით რთულია, ვინაიდან რთული სისტემები სტაბილური არ არის. მეის თეორიის მეთოდოლოგიური წინააღმდეგობები მოგვიანებით წამოჭრეს (ჰეიდონი 1994, ვაინმილერი და პოლისი 1996), თუმცა ის უფრო საზოგადოების



სურ. 27.20. მიქცევა-მოქცევის ზონის კვებითი ჯაჭვების ძირითადი მტაცებლები დომინირებენ და ესენია: ა) ზღვის ვარსკვლავი ისასტერ, ვაშინგტონის ზღვის სანაპირო, ბ) ელიასტერ, კალიფორნიის ჩრდილოეთის ყურე. კვებითი ჯაჭვების ქვედა ტროფულ დონეებზე ქიტონები, მოლუსკები, ბალახისმჭამელი მუცელფეხიანები და სხვა ბალახისმჭამელები იმყოფებიან.

დოებაში შემავალ სახეობათა ურთიერთქმედებებს ეხება, ვიდრე უბრალოდ კვების ბადის ტოპოლოგიას (C და S). ბევრი ეკოლოგის აზრით, ამგვარი ურთიერთქმედებების გამოყოფა საზოგადოების სტრუქტურის გააზრებისთვის ძალიან სასარგებლოა.

მომხმარებლების ფუნქცია საზოგადოების სტრუქტურაში

პეინის მიერ კლდიანი სანაპიროს საზოგადოებების მტაცებლებზე ჩატარებული დაკვირვება (1966) ექსპერიმენტული ეკოლოგიური კვლევის კლასიკად ითვლება. პეინი კალიფორნიის ყურესა და ვაშინგტონის შტატის ზღვის სანაპიროზე არსებულ კვებით ჯაჭვებს იკვლევდა, სადაც მტაცებელი ზღვის ვარსკვლავები ისასტერ და ელიასტერ დომინირებდნენ (სურ. 27.20). პეინმა ექსპერიმენტის არეალიდან ეს ვარსკვლავები გამოირიცხა და დაამტკიცა, რომ მტაცებლები საზოგადოების სტრუქტურის შენარჩუნებაზე უდიდეს ზეგავლენას ახდენენ. მტაცებლობის აღმოფხვრის შედეგად

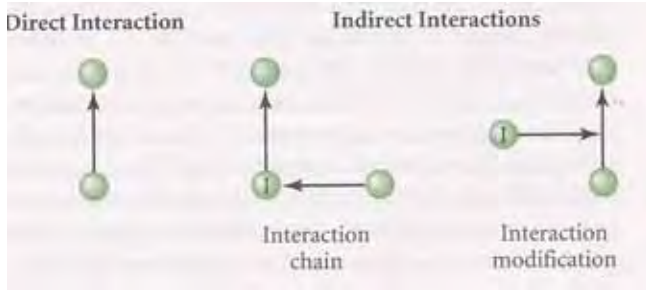
ტერიტორიაზე მიდიები (ყტილუს) ძალიან სწრაფად გავრცელდნენ, ექსპერიმენტული გრაფიკებიდან სხვა ორგანიზმები განდევნეს და კვების ადგილობრივი ჯაჭვების მრავალფეროვნება და სირთულე შემცირეს. ბალახისმჭამელ ზღარბ შტრონგყლოცენტროტუს-ის შემცირება ტერიტორიაზე ნყალმცენარეების გამრავლებას იწვევს და მრავალი ერთდღიანი სახეობა იღვწება. პეინმა დაამტკიცა, რომ მტაცებლები და ბალახისმჭამელი ცხოველები დაბალ ტროფულ დონეებზე სახეობათა შორის კონკურენციაზე ზეგავლენას ახდენენ და საზოგადოების სტრუქტურას აკონტროლებენ. ამგვარ სახეობებს ძირითადი მტაცებლები ეწოდებათ, ვინაიდან მათი აღმოფხვრის შედეგად საზოგადოების აგებულება ირღვევა. ძირითადი სახეობების ფუნქცია მტაცებლებისგან განსხვავებულმა სახეობებმაც შეიძლება შეასრულონ (ჰანტერი და პრაისი 1992). ძირითადობის ცნება მეტისმეტად გამარტივებულია და სახეობათა მნიშვნელობის გააზრებაში ნაკლებად გვეხმარება.

კლდიანი სანაპიროს მიქცევა-მოქცევის ზონის საზოგადოებების კვებითი ჯაჭვები ურთიერთქმედების ჯაჭვებია (პეინი 1966). კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვების ანალიზი არა მხოლოდ ჯაჭვში მომხდარი პირდაპირი ურთიერთქმედებების სიძლიერის გამოთვლას მოითხოვს, არამედ არაპირდაპირი ურთიერთქმედებების სიდიდის განსაზღვრასაც. მოდით, საზოგადოებაში მომხდარი არაპირდაპირი ურთიერთქმედებების ბუნება გამოვიკვლიოთ და შემიდეგ კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვის ექსპერიმენტული ანალიზის მაგალითი განვიხილოთ.

27.9. არაპირდაპირი ინტერაქციები თასაზოგადოების სტრუქტურის მნიშვნელოვანი ნიშნები

კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვები საზოგადოებაში მომხდარი ტროფული ურთიერთქმედებების ჩამონათვალს გვაძლევს, თუმცა ამ ურთიერთქმედებების ინტენსივობის ან მნიშვნელობის შესახებ ინფორმაციას არ შეიცავს. თანასაზოგადოების სტრუქტურის გასაგებად, ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი ურთიერთქმედებები უნდა განვსაზღვროთ (პეინი 1992). ასევე აუცილებელია არაპირდაპირი ურთიერთქმედებების რაოდენობის და ინტენსივობის გამოთვლა.

როდესაც ერთი სახეობის მეორესთან ურთიერთქმედება პირდაპირ ფიზიკურ კონტაქტს გულისხმობს, როგორც ეს არის მტაცებლობის, ბალახისმჭამელობის და პარაზიტისმის შემთხვევაში ან როდესაც ერთი სახეობა მეორეს ფიზიკურად ეხება ან რაიმე უპირატესობას აძლევს (მაგალითად, იცავს), ურთიერთქმედებას პირდაპირი ეწოდება. როდესაც ერთი სახეობა მეორის მრავალრიცხოვნობაზე მესამე სახეობასთან ურთიერთქმედების შედეგად ახდენს ზეგავლენას, მესამე სახეობას შუალედური, ხოლო ურთიერთქმედება



სურ. 27.21. პირდაპირი ურთიერთქმედებები პირდაპირ ფიზიკურ კონტაქტს (მტაცებლობა, კონკურენცია და ა.შ.) მოიცავს. არაპირდაპირი ურთიერთქმედებები შუალედური სახეობები (I) მონაწილეობენ. შუალედური სახეობები ურთიერთქმედების ჯაჭვის შემადგენელი ნაწილები შეიძლება იყვნენ ან პირდაპირი ურთიერთქმედება შეცვალონ.

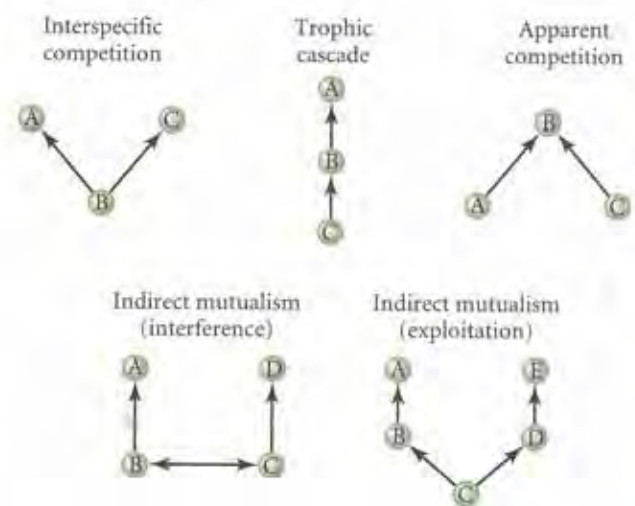
მედებას არაპირდაპირი ეწოდება (სურ. 27.21). შუალედური სახეობების ფუნქციის მიხედვით არაპირდაპირი ურთიერთქმედებების გამომწვევი ორი მექანიზმი არსებობს. არაპირდაპირი ზეგავლენა პირდაპირი ზეგავლენის ჯაჭვის შედეგად შეიძლება მოხდეს და ამ ჯაჭვს ურთიერთქმედების ჯაჭვი ეწოდება. როდესაც სახეობაზე ზეგავლენას ორ სხვა სახეობას შორის მომხდარი ურთიერთქმედება ახდენს, ადგილი ურთიერთქმედების შეცვლას აქვს (ვუტონი 1993, 1994). ურთიერთქმედების ჯაჭვები კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვებიდან მიიღება, ხოლო ურთიერთქმედების ცვლილებების გამოვლენა ექსპერიმენტული ანალიზის გარეშე ძნელია.

არაპირდაპირი ზეგავლენის ხუთი მარტივი სახეობა არსებობს და აქედან სამ მათგანს უკვე შევეჩეთ (სურ. 27.22). სახეობათაშორისი ბრძოლა და ხილული კონკურენცია (21 და 22 თავები) არაპირდაპირ ურთიერთქმედებებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. სახეობათაშორისი ბრძოლისას A და C მომხმარებლები სახეობა-რესურსს მოიხმარენ. თუ მომხმარებელი სახეობა-რესურსის მრავალრიცხოვნობას ამცირებს, მაშინ ის C სახეობის მრავალრიცხოვნობაზე არაპირდაპირ ზეგავლენას ახდენს. სახეობა ასეთ დროს შუალედური სახეობაა. ხილული კონკურენციისას, მომხმარებელი და C სახეობა-რესურსებს მოიხმარს. ერთ-ერთი რესურსის, მაგალითად სახეობის მრავალრიცხოვნობის ზრდა C სახეობის მრავალრიცხოვნობის შემცირებას იწვევს. მაშასადამე, ერთ-ერთი სახეობა-რესურსი მეორეზე შუალედური მომხმარებელი სახეობის დახმარებით ახდენს ზეგავლენას. ტროფული კასკადი არაპირდაპირი ურთიერთქმედების ჯაჭვია, რომელიც სამ ან მეტი ტროფულ დონეს შეიცავს (იხ. თავი 13).

არაპირდაპირი მუტუალიზმი არაპირდაპირი ურთიერთქმედებებია, რაც ერთი სახეობის მიერ მეორეზე მოხდენილ დადებით ზეგავლენას მოიცავს (დეტიე და დაგინსი 1984, შონერი 1993, ვუტონი 1994). არაპირდაპირი მუტუალიზმები მაშინ ჩნდება, როდესაც

ინტერფერენციული ან ექსპლუატაციური კონკურენცია პირდაპირ ზეგავლენას უკავშირდება. მაგალითად, დაფუშვით, და C სახეობებს სივრცისთვის აქვთ კონკურენცია (ინტერფერენციული კონკურენცია) და სახეობას უპირატესობა აქვს. სახეობა სახეობას მოიხმარს, ხოლო სახეობა C სახეობას მოიხმარს (იხ. სურ. 27.22). თუ სახეობა კონკურენციაში უპირატესობის მქონე სახეობის მრავალრიცხოვნობას ამცირებს, C სახეობის მრავალრიცხოვნობა სახეობის მსგავსად შეიძლება გაიზარდოს. ასეთი ურთიერთქმედება აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთით მდებარე უდაბნოებში შეინიშნება, სადაც ჩანთოსანი ვირთხები დიდი თესლის მქონე მცენარეების ჭამას არჩევენ. დიდი თესლის მქონე მცენარეების რაოდენობის შემცირება სასარგებლოა ჭიანჭველებისთვის, ვინაიდან ისინი პატარა თესლის მქონე მცენარით კვებას ამჯობინებენ (დევიდსონი და სხვები 1984).

არაპირდაპირი ზეგავლენა 27.22 სურათზე გამოსახულ მარტივ ურთიერთქმედებებთან შედარებით რთულია. უფრო მეტიც, არაპირდაპირი ზეგავლენების აღმოჩენა ხანგრძლივი ექსპერიმენტების გარეშე ძნელია. პირდაპირი და არაპირდაპირი ზეგავლენის მაჩვენებელი კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვებისადმი ექსპერიმენტული მიდგომა ეკოლოგიაში სწრაფად ვითარდება. ჩვენ ძველ კვებით ჯაჭვში ჩატარებულ ერთ-ერთ ასეთ ექსპერიმენტს განვიხილავთ.



სურ. 27.22. არაპირდაპირი ზეგავლენის ხუთი მარტივი სახეობა. სახეობათაშორისი ბრძოლისას და ჩ მომხმარებლები შუალედური სახეობა-რესურსის საშუალებით ერთმანეთზე არაპირდაპირ ზეგავლენას ახდენენ. ტროფული კასკადი სამი ან მეტი ტროფული დონის გასწვრივ არსებულ ურთიერთქმედების ჯაჭვს მოიცავს (სახეობა შუალედურია). ხილული კონკურენციისას ორი სახეობა-რესურსი შუალედური მომხმარებელი სახეობის (სახეობის) დახმარებით ერთმანეთზე ზეგავლენას ახდენს. არაპირდაპირი მუტუალიზმი ინტერფერენციული ან ექსპლუატაციური კონკურენციის შედეგად შეიძლება გაჩნდეს.

27.10 კვაბითი ჯაჭვების ინტერაქციითა ანალიზი მოითხოვს თეორიულ და- მყარებულ ექსპერიმენტებს

საზოგადოების სტრუქტურის სრულად აღქმისთვის საზოგადოების კვებით ჯაჭვში მომხდარი შესაძლო ურთიერთქმედებების სიძლიერის და არაპირდაპირი ზეგავლენის სიდიდეების გაგება აუცილებელია. ამგვარი ინფორმაციის მისაღებად ექსპერიმენტების ჩატარებაა საჭირო (ბენდერი და სხვები 1984, შონერი 1993, პეინი 1992, იოდისი 1995, შმიდტი 1997). ექსპერიმენტი სისტემის დამუშავებას ან აღლევებას და შემდეგ ამ სისტემის საკონტროლო სისტემასთან შედარებას გულისხმობს, რომელიც არ დამუშავებულა, მაგრამ სხვა მხრივ ყველანაირად იდენტურია. ბუნებრივი თანასაზოგადოებების გალიზიანება მაშინ ხდება, როდესაც მისი შემადგენელი ერთი ან მეტი სახეობის მრავალრიცხოვნობა იზრდება ან კლებულობს, ხოლო ამგვარი ცვლილება ბიოტური მოვლენებით ან ბუნებრივი ჩარევით არის გამოწვეული. ერთი ან მეტი სახეობის მრავალრიცხოვნობის ცვლილება სხვა სახეობებზე ახდენს ზეგავლენას და სწორედ ამ ზეგავლენების ერთობა ინვესს აღლევების ერთიანი შედეგის დადგომას. საბოლოო ჯამში, საზოგადოება სხვადასხვა პირდაპირ და არაპირდაპირ ზეგავლენებზე პასუხობს. პასუხების სირთულე საზოგადოების ეკოლოგებისთვის მთავარი გამოწვევაა. სწორედ ამ გამოწვევასთან არის დაკავშირებული ეკოლოგების მთავარი თავსატეხი, თუ რასთან უნდა შედარდეს ზუსტად აღლევებული საზოგადოება, რადგან საზოგადოებაში მომხდარი ცვლილების ყველა პირდაპირი ან არაპირდაპირი საშუალება ნაკლებად არის ცნობილი. კვებითი ჯაჭვების ანალიზის დახმარებით, ამ პრობლემების გადაჭრა თანასაზოგადოების ეკოლოგების თანამედროვე ამოცანაა.

თეორიული საფუძველი

კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვების ანალიზისადმი ორი ექსპერიმენტული მიდგომა არსებობს და ორივე მათგანი საზოგადოების კლასიკურ თეორიასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. კლასიკური თეორიის და ექსპერიმენტული მიდგომების შესწავლისთვის სამი სახეობისგან (1, 2 და 3) შემდგარი საზოგადოება განვიხილოთ, რომელშიც 1 და 2 სახეობები კონკურენციაში არიან, ხოლო მესამე სახეობა დანარჩენი ორის მსხვერპლია. ასეთ სისტემას დინამიური განტოლებების შემდეგი სიმრავლე ასახავს:

$$dN_1/dt = f_1(N_1, N_2, N_3)$$

$$dN_2/dt = f_2(N_1, N_2, N_3)$$

$$dN_3/dt = f_3(N_1, N_2, N_3)$$

სადაც N_1 , N_2 და N_3 1, 2 და 3 პოპულაციების სიმჭიდროვეებია. ჩვენი მიზნების მისაღწევად პირველ და

მეორე სახეობას შორის კონკურენციის მექანიზმები არ გვანტერესებს და უბრალოდ ვიცით, რომ ისინი ერთმანეთს ხელს რაიმე საშუალებით უშლიან. მოცემულ შემთხვევაში კარგი იქნება 21.5 პარაგრაფის გადაკითხვა, სადაც სახეობათაშორისი ბრძოლის მოდელი ავაგეთ და ლოჯისტიკური მრუდის მიხედვით ზრდაზე დაფუძნებული ფი ფუნქციები მივიღეთ.

დინამიურ განტოლებათა სისტემას N_i ნონასწორობა გააჩნია. ნონასწორობა პოპულაციათა სიმჭიდროვეების (ვექტორია, რომლისთვისაც $dN_1/dt = dN_2/dt = dN_3/dt = 0$). ნონასწორობის პირობებში თითოეული სახეობა დანარჩენი ორის ზრდის ტემპზე სხვადასხვა დოზით ახდენს ზეგავლენას. i სახეობის ზეგავლენა j სახეობაზე იქვ სიმბოლოთი აღვნიშნოთ. მაგალითად, მეორე სახეობის ზეგავლენა პირველზე 21 იქნება. ზეგავლენების მატრიცას საზოგადოების მატრიცა ეწოდება:

$$A_{11} \quad A_{12} \quad A_{13}$$

$$A_{21} \quad A_{22} \quad A_{23}$$

$$A_{31} \quad A_{32} \quad A_{33}$$

საზოგადოების მატრიცის დიაგონალური ელემენტები (A_{11} , A_{22} , A_{33}) შიდასახეობრივი ბრძოლის შედეგად პოპულაციის მიერ საკუთარ ზრდაზე მოხდენილ ზეგავლენას ასახავს და უარყოფითი მნიშვნელობები აქვს (იოდისი 1988).

N_1 , N_2 ან N_3 სიდიდეების გაზრდა ან შემცირება სისტემის აღლევებას ნიშნავს და შედეგად dN_1/dt , dN_2/dt და dN_3/dt სიდიდეები იცვლება. 22-ე თავიდან გამოვძინარე, ეკოლოგმა სისტემის აღლევება სამი სახეობიდან ერთის ან მეტის ინდივიდების რაოდენობის გაზრდით ან შემცირებით შეიძლება გამოიწვიოს. ამის გაკეთება ორი მეთოდით შეიძლება. ინდივიდების დამატება ან გამოკლება დროის მცირე პერიოდში ერთ ჯგუფად შეიძლება მოხდეს. მაგალითად, თანასაზოგადოება ან თანასაზოგადოების ნაწილი რაიმე ბარიერით შეგვიძლია შემოვსაზღვროთ და შემდეგ ერთი სახეობის ინდივიდების უმეტესი ნაწილი ამ ტერიტორიიდან გავიყვანოთ, რაც პოპულაციის მრავალრიცხოვნობას შეამცირებს. ასეთ ექსპერიმენტს იმპულსური ეწოდება, ვინაიდან აღლევება მეტ-ნაკლებად მყისიერად ხდება და სხვა ცვლილებები არ გვაქვს (ბენდერი და სხვები 1984). იმპულსური ექსპერიმენტის შედეგების გასაგებად საზოგადოებას საწყისი მდგომარეობიდან იმპულსის გამოყენებამდე და საბოლოო მდგომარეობის ჩათვლით უნდა დავაკვირდეთ.

სისტემის აღლევების კიდევ ერთი საშუალება ინდივიდების დამატების ან გამოკლების პროცესის გაგრძელებაა, რაც აღლევებას ინარჩუნებს. ექსპერიმენტის ასეთ სახეობას ზეწოლის ექსპერიმენტი ეწოდება (ბენდერი და სხვები 1984). ზეწოლის ექსპერიმენტის შედეგად სისტემა საწყისი მდგომარეობიდან ახალ მდგომარეობაში გადადის და ამგვარი ვითარება

ნარჩუნდება. ზენოლის ექსპერიმენტის სისტემა სანყისი N_e წონასწორობიდან ახალ წონასწორობაში გადაყავს. ზენოლის ექსპერიმენტის ჩატარება საკმაოდ რთულია, ვინაიდან სისტემის დამუშავება დიდი ხნის განმავლობაში უნდა გაგრძელდეს, თუმცა ასეთი ექსპერიმენტის შედეგები უფრო ნათლად ჩანს, რადგან საზოგადოების გარდამავალ მდგომარეობაზე დაკვირვება აუცილებელი აღარ არის. ზენოლის ექსპერიმენტის ჩატარებისას საზოგადოების სანყისი მდგომარეობა ახალ მდგომარეობას უნდა შევადაროთ.

ამჯერად კვლავ სამი სახეობისგან შემდგარ ჰიპოთეტურ საზოგადოებას დავუბრუნდეთ და ზენოლის ექსპერიმენტის მნიშვნელოვანი თვისება განვიხილოთ. პირველ სახეობაზე ზენოლის გაძლიერების აღნიშვნისთვის დინამიური განტოლებები შემდეგი სახით ჩავენროთ:

$$\frac{dN_1}{dt} = f_1(N_1, N_2, N_3) + I_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = f_2(N_1, N_2, N_3)$$

$$\frac{dN_3}{dt} = f_3(N_1, N_2, N_3)$$

სადაც I_1 არის პირველი სახეობისთვის ინდივიდების დამატება. პირველი სახეობის ინდივიდების დამატება სხვა სახეობების წონასწორობულ სიმჭიდროვეებს შეცვლის. თუ ასეთი სისტემის სტაბილურობა მათემატიკურად გამოითვლება, მაშინ საზოგადოების მატრიცის უარყოფითი შებრუნებული ზენოლის ექსპერიმენტების ყველა შესაძლო შედეგს თავს უყრის (იოდისი 1988). საზოგადოების მატრიცის უარყოფითი შებრუნებულების ელემენტები ყველა i -სა და j -სთვის $-[A^{-1}]_{ij}$ ფორმით შეიძლება ჩაინეროს. თითოეული ელემენტის ნიშანი ზრდის ტემპზე სხვადასხვა დროით მოხდენილი ზეგავლენის დადებითობას ან უარყოფითობას აღნიშნავს. თუ $-[A^{-1}]_{ij} < 0$, მაშინ j სახეობის ინდივიდების დამატება i სახეობის წონასწორობული სიმჭიდროვის შემცირებას იწვევს. ამ მნიშვნელობების დიდი უპირატესობა ის არის, რომ ისინი საზოგადოებაში შემავალი ერთი სახეობიდან მეორეზე მოხდენილ ჯამურ ზეგავლენას ასახავენ, იქნება ეს პირდაპირი თუ არაპირდაპირი.

საზოგადოების მატრიცის შებრუნებულის ზემოთ მოყვანილი თვისების მნიშვნელობის უკეთ გასაგებად არსებულ კონკურენციასთან დაკავშირებული მაგალითი განვიხილოთ. დავუშვათ, სამი სახეობისგან შემდგარ საზოგადოებაში პირველი და მეორე სახეობები კონკურენციაში არ არიან. ეს ნიშნავს, რომ ამ სახეობებს შორის ურთიერთქმედება არ ხდება. ზენოლის ექსპერიმენტი, რომელიც მეორე სახეობის ინდივიდების რაოდენობას ზრდის, მესამე სახეობის ინდივიდების რაოდენობის ზრდასაც იწვევს. იგივე ექსპერიმენტმა პირველ სახეობაზე უარყოფითი გავ-

ლენაც შეიძლება იქონიოს, ვინაიდან მტაცებლის პოპულაციის მეტი სიმჭიდროვე მსხვერპლი პოპულაციების შეზღუდვას იწვევს (ცხადი კონკურენცია). საზოგადოების მატრიცის შებრუნებული $-[A^{-1}]_{21} < 0$ მნიშვნელობას გვაძლევს, რაც არაპირდაპირ ურთიერთქმედებაზე მიუთითებს.

მატრიცის უარყოფითი შებრუნებულების მნიშვნელობები ზენოლის ექსპერიმენტების შესაძლო შედეგების სიმრავლეს გვაძლევს. ასეთ მიდგომას რამდენიმე პრობლემა ახლავს თან. პირველ რიგში, კვების ტოპოლოგიური ბადეების ამოხსნა, რასაც ანალიზი ეფუძნება, შედეგებზე ზეგავლენას ახდენს. დიდი რაოდენობით ტროფოსახეობის შემცველ ჯაჭვში მომხდარ ურთიერთქმედებებს შეცდომაში შევყავართ. გარდა ამისა, საზოგადოების მატრიცა და მისი შებრუნებული განტოლებათა დინამიური სისტემის სტაბილურობის მათემატიკურ გამოთვლაზეა დაფუძნებული და ასეთ ანალიზს სირთულის გამო დანვრელებით არ შევხებივართ. ანალიზის შესრულებისთვის f_1 , f_2 და f_3 ფუნქციების ფორმები უნდა ვიცოდეთ ან ჰიპოთეტური წარმოდგენა მაინც გვქონდეს. კიდევ ერთი პრობლემა ის არის, რომ კვების ბადის ურთიერთქმედებების განტოლებების მიღების შემდეგ მათი პარამეტრების მნიშვნელობები ექსპერიმენტების შედეგად უნდა დადგინდეს. ზენოლის ექსპერიმენტის გამოყენებით ჩატარებულმა რამდენიმე თანამედროვე კვლევამ ჩამოთვლილი პრობლემები გადაჭრა. მოდით ერთ-ერთი მათგანი განვიხილოთ.

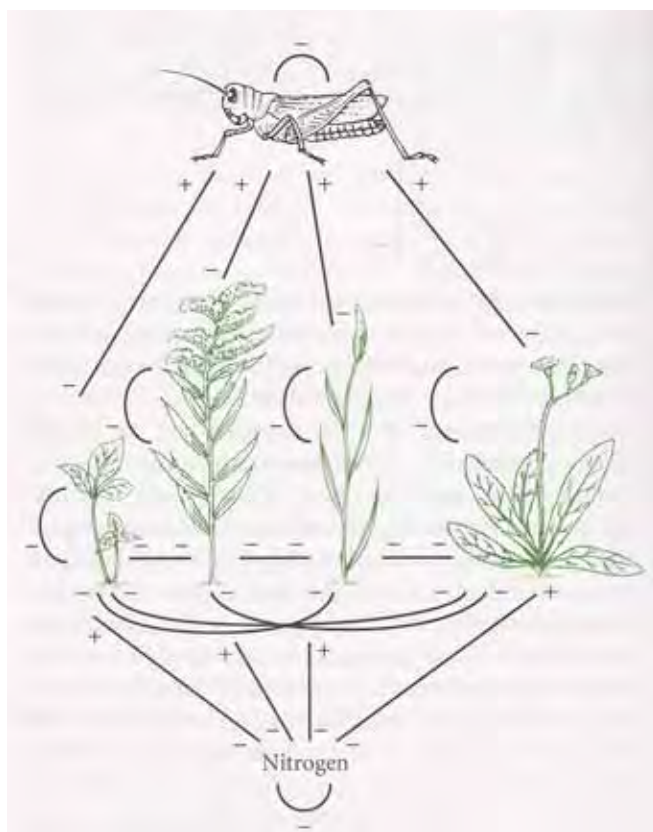
ძველი ველის საზოგადოების ექსპერიმენტული ანალიზი

ო.ჯ. შმიცმა თეორიული და ექსპერიმენტული მიდგომების დახმარებით ონტარიოში მდებარე ძველი ველის კვებითი ურთიერთქმედების ბაღე გამოიკვლია (შმიცი 1993, 1994, 1997). კვლევის ადგილი 1954 წელს მიტოვებული ფერმის ველი იყო. მიტოვების შემდეგ ველის მცენარეების და ცხოველების საზოგადოება შეიცვალა. ჩვენ ამ ცვლილებებს მომდევნო პარაგრაფში დანვრელებით შევისწავლით და მათ სუქცესია ეწოდება. შმიცის კვლევებისას ველის ვეგეტაციაში შედიოდნენ მრავალწლოვანი ორლებნიანი მცენარეები და ბალახები. ველზე ოთხი სახეობის მცენარე დომინირებდა: იერაციუმ აურანტიაცუმ, შოლიდაგო ალტისსიმა, ჰლეუმ პრატენსე და რაგარია ცანადენსის. გარდა მცენარეებისა, საზოგადოება ფიტოფაგურ მწერებს, მათ შორის კალია ელანოპჰუს ბორეალისს შეიცავდა, რომელიც საზოგადოების ცხოველურ ნაწილში დომინირებდა.

ველის საზოგადოების ცხოველებისა და მცენარეების სასიცოცხლო ციკლში მნიშვნელოვანი შეთავსებადობა არსებობს. მრავალწლოვანი მცენარეების სახე-

ობები მაისის ბოლოს და ივლისის ბოლოს დომინირებს, ხოლო კალიის მატლები ივნისის დასაწყისში ჩნდებიან, ივლისის დასაწყისში კალიები ხდებიან და ივლისის ბოლოს მცენარეების დაბერებასთან ერთად კვდებიან.

შმიცმა ძველი თანასაზოგადოების კვლევისას სამი მეთოდი გამოიყენა. მან საზოგადოებაში მომხდარი ურთიერთქმედებების შესახებ ჰიპოთეზების სიმრავლის ჩამოყალიბებისთვის საველე და ლაბორატორული ექსპერიმენტები ჩატარა. კვლევის ეს ნაწილი საზოგადოების კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვის ჩამოყალიბებას ეხებოდა. შმიცმა კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვის და სისტემის ბუნებრივი ისტორიის შესახებ ცოდნის და სხვა კვლევების თეორიული და ემპირიული შედეგების დახმარებით საზოგადოების ძირითადი კომპონენტებისთვის დინამიურ განტოლებათა სიმრავლე მიიღო. შემდეგ ამ განტოლებების დახმარებით საზოგადოების მატრიცის უარყოფითი შებრუნებული გამოთვალა, ხოლო მნიშვნელობები მოდელირების



სურ. 27.23. ძველი ველის საზოგადოებაში მომხდარი ჰიპოთეტური ურთიერთქმედებები. ურთიერთქმედებათა პროგნოზირება ჯაჭვის სამი ძირითადი კომპონენტის ანუ აზოტის, მცენარეების და კალიის ცვლილების ტემპების ჰიპოთეზირებისთვის გამოყენებული განტოლებების სიმრავლის საფუძველზე მიღებული საზოგადოების მატრიცის შებრუნებულის გამოთვლის შედეგად მოხდა. საზოგადოების მატრიცის უარყოფითი შებრუნებული ზენოლის ექსპერიმენტებისთვის და რეალური ექსპერიმენტებით შემოწმებული მატრიცის პროგნოზებისთვის გამოთვალეთ (იხ. ცხრილი 27.4).

საშუალებით დახვეწა. ეს მნიშვნელობები შესაძლო შედეგებს ასახავენ და შმიცმა ისინი ველზე ჩატარებული ზენოლის ექსპერიმენტების შედეგებს შეადარა.

27.23 სურათზე ნაჩვენებია შმიცის საზოგადოების ძირითადი მოთამაშეები და საველე ექსპერიმენტებზე დაფუძნებული პირდაპირი ურთიერთქმედებების ჰიპოთეზები. საზოგადოება სამი კომპონენტისგან შედგება და ესენია: აზოტი, პირველადი მწარმოებლები და ბალახისმჭამელი კალიები. შმიცმა საზოგადოების დინამიკის აღწერისთვის განტოლებათა შემდეგი სიმრავლე მიიღო:

$$\frac{dN}{dt} = S_N - N \sum \mu_i V_i$$

$$\frac{dV_i}{dt} = V_i \left[a_i \mu_i N - \beta_i V_i - \sum a_{ij} V_j - f_i H \right]$$

$$\frac{dH}{dt} = H \left[\sum e_i f_i V_i - \beta_H H \right]$$

სადაც N არის აზოტის რაოდენობა, $V_i - i$ სახეობის მცენარეების ბიომასა, ხოლო H – ბალახისმჭამელის ბიომასა. სიმჭიდროვის ნაცვლად ბიომასის გამოყენებას პრაქტიკული დანიშნულება აქვს. განტოლებათა პარამეტრები 27.3 ცხრილში არის ჩამოთვლილი და განმარტებული.

მიღებული განტოლებები საზოგადოებაში მომხდარ ურთიერთქმედებათა მოდელს ასახავს. აზოტის რაოდენობა საზოგადოების (S_N) და მცენარეების ($N \sum \mu_i V_i$) მიერ მისი მოხმარების ტემპზე დამოკიდებული. მცენარეთა სახეობის ბიომასის ცვლილების ტემპი ამ სახეობის სიმჭიდროვეზე (V_i), აზოტის ბიომასად გარდაქმნის ტემპზე ($a_i \mu_i N$), შიდასახეობრივი ინტერფერენციული ბრძოლის შედეგად ბიომასის დაკარგვაზე ($\beta_i V_i$), სახეობათაშორისი ბრძოლის შედეგად ბიომასის დაკარგვაზე ($\sum a_{ij} V_j$) და ბალახისმჭამელი ცხოველების კვებითი აქტივობის შედეგად ბიომასის დაკარგვაზე ($f_i H$) დამოკიდებული. აზოტის ბიომასად გარდაქმნის ტემპი აზოტის რაოდენობასა და მცენარეების მიერ მისი მოხმარების ტემპზე დამოკიდებული. ბალახისმჭამელი ცხოველის ბიომასის ცვლილების ტემპი ბალახისმჭამელი ცხოველის ბიომასას (H), მცენარის ნივთიერების ბალახისმჭამელი ცხოველის ბიომასად გარდაქმნის ტემპს ($\sum e_i f_i V_i$) და ბალახისმჭამელი ცხოველის სიმჭიდროვესთან დაკავშირებული ბიომასის დაკარგვას ($\beta_H H$) უკავშირდება. საველე ექსპერიმენტების დახმარებით შმიცმა განტოლებების პარამეტრების მნიშვნელობები მიიღო და შემდეგ საზოგადოების მატრიცის უარყოფითი შებრუნებული გამოთვალა.

შმიცმა განტოლებათა სისტემის დახმარებით აზოტის და ბალახისმჭამელი ცხოველების ზენოლის ექსპერიმენტების შედეგების პროგნოზი გააკეთა. პროგნოზები 27.4 ცხრილშია მოცემული და მათ თანახმად, აზოტის ზრდა მცენარეთა ოთხივე სახეობის გაზრდას იწვევს. საზოგადოებაში ბალახისმჭამ-

ელი ცხოველების გაზრდა იერაციაში, შოლიდაგო და ჰლეუმ სახეობებზე უარყოფით ზეგავლენას, ხოლო რაგარია-ზე დადებით ზეგავლენას ახდენს. ზენოლის შემდგომმა ექსპერიმენტებმა ამ პროგნოზების სისწორე დაადასტურა, თუმცა ზოგჯერ მათი სიდიდეები პროგნოზებთან შესაბამისობაში არ მოდიან. კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვების ასეთ ანალიზს ბუნებრივ ეკოსისტემებზე ადამიანის ზეგავლენის გააზრებისთვის, კვების აგრარული ჯაჭვების მმართველი ფაქტორებისა და ეკოსისტემის დატვირთვის გამოვლენისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს (კრაუდერი და სხვები 1996).

საზოგადოების სტრუქტურის შესწავლისას აქცენტი დროის მცირე პერიოდზე კეთდება, თუმცა საზოგადოებები ყოველთვის იცვლებიან. ცვლილების დინამიკას მომდევნო თავში შევისწავლით.

ცხრილი 27-3 ძველი ველის კვებითი ჯაჭვის დინამიური განტოლებების პარამეტრები

პარამეტრი	აღწერა
S_N	ნიადაგისთვის აზოტის მიწოდების ტემპი (N-ის გრამი დღის განმავლობაში)
μ_i	i სახეობის მცენარის მიერ აზოტის მოხმარების ტემპი (დღის განმავლობაში i სახეობის მცენარის მიერ გრამზე მიღებული N-ის ნაწილი)
a_i	აზოტის გარდაქმნა მცენარის ბიომასაში (მცენარის ბიომასის ნაწილი მიღებულ გრამზე)
β	შიდასახეობრივი ინტერფერენციული ბრძოლის შედეგად მცენარის ბიომასის დაკარგვის ტემპი (ბიომასის ნაწილი დღეში)
a_{ij}	j სახეობის მცენარეების სახეობათაშორის ინტერფერენციული ბრძოლის შედეგად მცენარის ბიომასის დაკარგვის ტემპი (ბიომასის ნაწილი j სახეობის მცენარეზე დღის განმავლობაში)
f_i	ბალახისმჭამელობის შედეგად მცენარის ბიომასის დაკარგვის ტემპი (მცენარის ბიომასის დაკარგული ნაწილი ბალახისმჭამელობის დროის განმავლობაში)
e_i	მცენარის ბიომასის ბალახისმჭამელი ცხოველის ბიომასად გარდაქმნა (ბალახისმჭამელი ცხოველის ბიომასის გრამები მცენარის მოხმარებული ბიომასის გრამებზე)
β_H	ბალახისმჭამელი ცხოველების დაკარგვის ტემპი ბალახისმჭამელი ცხოველების სიმჭიდროვის შედეგად (ბალახისმჭამელი ცხოველების დაკარგული რაოდენობა დღის განმავლობაში)

ცხრილი 27-4 ძველი ველის კვებით ჯაჭვზე ჩატარებული ზემოქმედების ექსპერიმენტების პროგნოზები და შედეგები

ექსპერიმენტი	ექსპერიმენტი	სიხშირე	
		პროგნოზირებული*	არსებული
აზოტის წნევა	Hieracium	0.93 – 0.83	0.63
	Solidago	0.77 – 0.54	0.94
	Phleum	0.79 – 0.65	0.67
	Fragaria	0.92 – 0.69	0.63
ბალახისმჭამელი ცხოველის წნევა	Hieracium	0.53 – 0.34	0.50
	Solidago	0.73 – 0.60	0.73
	Phleum	0.63 – 0.44	0.63
	Fragaria	0.64 – 0.53	0.63

* 95%-ით სანდო შუალედი

დასკვნა

1. ეკოლოგები თანასაზოგადოებებს სახეობათა რაოდენობის, მათი ფარდობითი მრავალრიცხოვნობის, კვებითი და სხვა ეკოლოგიური კავშირების მიხედვით ახასიათებენ. ჩამოთვლილი თვისებები საზოგადოების სტრუქტურის შემადგენელი ნაწილია. საზოგადოების სტრუქტურა საზოგადოების ცვლილების ისტორიულ მოდელს და სახეობათა განვითარების პროცესსაც მოიცავს.

2. საზოგადოების ეკოლოგიის ჩამოყალიბება სახეობათა შემადგენლობის საფუძველზე მცენარეთა გაერთიანებების კლასიფიცირების მცდელობასთან არის დაკავშირებული. ფლორისტიკული ანალიზის შედეგად მიღებულმა მონაცემებმა ეკოლოგები აიძულა, საზოგადოებები განცალკევებულ ერთეულად არ განეხილათ.

3. თანასაზოგადოების სტრუქტურის მნიშვნელოვანი თვისება საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა ფარდობითი მრავალრიცხოვნობაა. მრავალრიცხოვნობის გავრცელების სამი მოდელი ეკოლოგიური პროცესების ჰიპოთეზებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. გეომეტრიული მიმდევრობის მოდელი წინასწარ დაუფლების ნიშის პროცესის ჰიპოთეზაა, რომელშიც საზოგადოებაში შესული ახალი სახეობები დარჩენილი რესურსების გარკვეულ ნაწილს მოიხმარენ. პირობითი ნიშის მოდელში დაშვებულია, რომ სახეობები რესურსებს კანონზომიერების გარეშე მოიხმარენ. ლოგნორმალურ გავრცელებაში მივიჩნევთ, რომ სახეობათა მრავალრიცხოვნობაზე მრავალი ფაქტორის ჯამი ახდენს ზეგავლენას.

4. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური გავრცელება სასარგებლო ემპირიული მეთოდია, რომელიც მოდალური მრავალრიცხოვნობის კლასის (50) გავრცელების სიხშირეს და რეჟიმის (ს) გარშემო მრავალრიცხოვნობის გაბნევას ახასიათებს. 50 დამოკიდებულია საცდელი ნიმუშის ზომაზე, ხოლო ს-ის მნიშვნელობა საზოგადოების შინაგანი მახასიათებელია. ერთზე ნაკლები ინდივიდის შემცველი სახეობები დაფარვის წრფის მიღმა ხვდებიან და საცდელი ნიმუშის ზომის გაზრდის გარეშე არ ჩანან. ლოგნორმალურ მოდელში მრავალფეროვნების საცდელი ნიმუშის ზომაზე დამოკიდებულებაზე აქცენტი გაკეთებულია.

5. მრავალფეროვნების სხვადასხვა ინდექსები, განსაკუთრებით სიმპსონის და შენონ-ვივერის ინდექსები მრავალრიცხოვნობის გავრცელების ცვლილების გათვალისწინებისთვის არის შემუშავებული, როდესაც საცდელი ნიმუშების შედარება ხდება. ინდექსები სახეობათა სიმდიდრესა და სახეობათა მრავალრიცხოვნობას ერთდროულად ითვალისწინებს.

6. საზოგადოებებს ტაქსონომიური და ეკოლოგიური მრავალფეროვნება ახასიათებთ. ეს უკანასკნე-

ლი საზოგადოებაში შემავალი სახეობების ეკოლოგიური ფუნქციების ცვლილებას ასახავს.

7. სახეობათა მრავალრიცხოვნობის გავრცელებები საზოგადოებებში ფორმებით განსხვავდება და შესაძლოა მათი პირდაპირი შედარება შეუძლებელი იყოს. გამეჩხრება პროცესია, რომელშიც საზოგადოებათა მრავალფეროვნებების შედარება სახეობათა მოსალოდნელი სიმდიდრის გრაფიკების მიღების შედეგად ხდება. გრაფიკები ქვედა დონის საცდელი ნიმუშის ზომების არეალისთვის მიიღებიან.

8. სახეობათა რაოდენობა საცდელი ნიმუშის ფართობთან ერთად იზრდება. მოზრდილ ფართობებზე უფრო დიდი საცდელი ნიმუშები შეგვიძლია ავიღოთ. მიუხედავად ამისა, ფაუნასა და ფლორაზე ჩატარებული კვლევების შედეგად გამოჩნდა, რომ მოზრდილი ფართობები ეკოლოგიურად უფრო არაერთგვაროვანია და შედეგად გავრცელების არეალების უფრო მეტი სახეობის ნიმუშის აღება შესაძლებელი. გარდა ამისა, მოზრდილ კუნძულებზე უფრო მეტი სახეობა ბინადრობს, რადგან დიდი კუნძული კოლონიზაციის უკეთესი სამიზნეა და დიდი პოპულაციები გადაშენებას ნაკლებად ექვემდებარებიან. სხვადასხვა ზომის კუნძულები ჩარევაზე სხვადასხვანაირად რეაგირებს და სახეობა-ფართობის დამოკიდებულებაზე შესაძლოა ეს ფაქტორიც ახდენს ზეგავლენას.

9. კვებითი ჯაჭვის სხვადასხვა ცნებები პოპულაციათა ურთიერთქმედების სხვადასხვა მეთოდებზე მიუთითებს. კვებითი კავშირები შეერთებად ან ტოპოლოგიურ ჯაჭვებში აისახება, ხოლო პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედება ფუნქციონალურ ან ურთიერთქმედების ჯაჭვებში ჩანს.

10. კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვების ანალიზის შედეგად რამდენიმე განზოგადება მიიღეს. კვებითი ჯაჭვის თვისებები, როგორებიცაა კვებითი ჯაჭვის სიგრძე, ყველაფრისმჭამელობის ოდენობა, განყოფილებებად დაყოფის არეალი და მტაცებლების მსხვერპლთან შეფარდება, საზოგადოების მდგრადობას და ჩარევისადმი წინააღმდეგობის განვითარების უნარს განსაზღვრავს.

11. კვებითი ურთიერთქმედების ბადეების ანალიზისთვის თეორია და ექსპერიმენტები უნდა გამოიყენოთ. მეიმ თეორიული კვლევის შედეგად კვებითი ჯაჭვის მეტრიკულიები პოპულაციათა შორის ურთიერთქმედებებთან დააკავშირა. პაინმა კვებითი ჯაჭვის ექსპერიმენტული კვლევის შედეგად საზოგადოების სტრუქტურის შენარჩუნებაში სახეობათა როლი გამოავლინა.

12. კვებითი ურთიერთქმედების ჯაჭვის ექსპერიმენტული ანალიზისთვის იმპულსური ან ზენოლის ექსპერიმენტები გამოიყენება. ზენოლის ექსპერიმენტების შედეგების პროგნოზი საზოგადოების მა-

ტრიცის შებრუნებულით ხდება, რომლის ელემენტები კვებით ბადჯაჭვშიეში პირდაპირი და არაპირდაპირი ურთიერთქმედებების შედეგად სახეობების მიერ

ერთმანეთზე არსებულ სხვადასხვა დონის ზეგავლენას ასახავს.

საპარჯიშოები

1. 27.1 ააგეთ ცხრილი, როდესაც შემოსული სახეობების მიერ საზოგადოების რესურსების გამოყენების კ პროპორცია 0,75-ის ტოლია.

2. ეკოლოგმა ფოთლოვან ტყეში აღებული ნიმუშიდან დაახლოებით 100000 ობობა შეაგროვა. ობობათა მრავალრიცხოვნობის ლოგნორმალური გავრცელების სიგანე $s=4,5$ ოქტავაა. მოდალური მრავალრიცხოვნობის კლასია 35. დაახლოებით რამდენი სახეობა შედის 100000 ობობაში?

3. შენონ-ვივერის მრავალფეროვნების ინდექსი შემდეგი მონაცემებისთვის გამოთვალეთ:

სახეობა	რაოდენობა საცდელ ნიმუშში
1	100
2	35
3	6

4. დავუშვათ, კვების ჯაჭვში ურთიერთქმედებათა ინტენსივობაა $b=0,3$. ააგეთ გრაფიკი, შ ჰორიზონტალურ ლერძზე ათვალეთ, ხოლო საზოგადოების სტაბილურობის მაჩვენებელი ჩ ვერტიკალურ ლერძზე აიღეთ.

5. შმიცის ძველი ველის საზოგადოების განტოლებები გამოიკვლიეთ და მიუთითეთ, თუ როგორ განსაზღვრავდით ექსპერიმენტის დახმარებით განტოლებების სხვადასხვა პარამეტრებს.

თავი 28



თანასაზოგადოების განვითარება

გზამკვლევი კითხვები

■ რა განსხვავებაა პირველად და მეორედ სუქცესიას შორის?

■ რა განსხვავებაა აუტოგენურ და ალოგენურ სუქცესიას შორის?

■ როგორ ახდენს ზეგავლენას რღვევის ინტენსივობა სუქცესიაზე?

■ სასიცოცხლო ციკლის რომელი თვისებები ქმნის ორგანიზმებისგან კარგ კოლონიზატორებს?

■ რა სამი მეთოდით ახდენს ერთი სახეობა მეორის გაჩენის ალბათობაზე ზეგავლენას?

■ როგორ ხდება მარკოვსკის დინამიკის საშუალებით საზოგადოების განვითარების წინასწარმეტყველება?

■ რა სახის თეორიები არსებობს კლიმაქსური თანასაზოგადოების ბუნების შესახებ?

თანასაზოგადოებების უმეტესობა გარკვეულ მომენტში ან რამდენიმე დღისა თუ კვირის განმავლობაში სტაბილურია და ლანდშაფტი არ იცვლება, თუმცა ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში თანასაზოგადოებები მუდმივად იცვლება. ორგანიზმები კვდებიან და მათ ადგილს სხვა ორგანიზმები იკავებენ. ენერგია და საკვები ნივთიერებები თანასაზოგადოებაში მუდმივად გაედინება. თუ თანასაზოგადოებათა რღვევა არ ხდება, მაშინ მათი შეხედულების და შემადგენლობის ცვლილება ძალიან ნელა მიმდინარეობს - მუხები მუხებს, ციყვები ციყვებს და ა.შ. ცვლის. როდესაც გავრცელების არეალის რღვევა ხდება, მაგალითად, ტყე ნადგურდება, პრერია იწვის, მარჯნის რიფს ქარიშხალი ანადგურებს, თანასაზოგადოება ხელახლა იქმნება. აღელვებულ ტერიტორიაზე ადაპტირებულ სახეობებს სხვა ენაცვლება, ვიდრე ახალი თანასაზოგადოება შეიქმნება, რომლის სტრუქტურა და შემადგენლობა ხშირად პირველადი თანასაზოგადოების მსგავსია (სურ. 28.1).

აღელვებით გამოწვეულ ცვლილებათა მიმდევ-

რობას სუქცესია ეწოდება. სუქცესია ბუნებრივი პროცესია და მას ყურადღება ჰენრი კაულზის და ფრედერიკ კლემენტის მსგავსმა ეკოლოგებმა მიექციეს (დრური და ნისბეტი 1973, მაკინტოში 1974, 1985). 1916 წელს, კლემენტსმა სუქცესიის ძირითადი თვისებები ჩამოაყალიბა და მისი დასკვნები სხვადასხვა გარემოში არსებულ მცენარეთა თანასაზოგადოებების ცვლილებებზე დაკვირვებებით იყო გამყარებული. აქედან მოყოლებული, თანასაზოგადოების განვითარების კვლევა მიმდევრობით ცვლილებებთან დაკავშირებულ პროცესებს, ადრეული და გვიანი სუქცესიის სხვადასხვა პირობებისადმი ორგანიზმთა ადაპტირების უნარს, ადრეულ კოლონიზატორებსა და მათ შემცვლელ სახეობებს შორის ურთიერთქმედებას მოიცავს. სუქცესია ძალიან მნიშვნელოვანია ფერმერებისთვის, ლანდშაფტის დიზაინერებისთვის და გოლფის მოედანის დამპროექტებლებისთვისაც კი, ვინაიდან ის დაპროექტებულ და მართვად თანასაზოგადოებებში ცვლილების გამომწვევი მთავარი ძალაა. 28-ე თავში სუქცესიის მიმართულებას და მიზეზებს შევისწავლით.

28.1. სახეობათა შეცვლის პრინციპსთან სდევს სუქსესია

გავრცელების ნებისმიერი ახალი არეალის, იქნება ეს მოხსნული მინდვრის, ტბის სანაპიროზე გაჩენილი ქვიშის დიუნის, თუ მკვდარი ცხოველის ნარჩენის გაჩენა კარგ კოლონიზატორ სახეობებს თავისკენ მიიზიდავს. პირველ კოლონიზატორებს სხვები მოყვებიან და ისინი უფრო სიცოცხლისუნარიან პოპულაციებს ქმნიან, ვიდრე პირველად გავრცელებული სახეობები. ახალი სახეობები გარემო პირობებს ცვლიან და საზოგადოების თვისებებიც დროში იცვლება. საზოგადოების ცვლილებას ორგანიზმთა სხვადასხვა სახეობების კლება და მატება თან ახლავს.

სუქცესიაზე დაკვირვება სხვადასხვა მეთოდით შეიძლება. ზოგჯერ დრამატული რღვევა გარკვეული არეალიდან ყველა ცოცხალ ორგანიზმს აქრობს და სიცოცხლე ხელახლა იწყებს გაჩენას. ასეთი მდგომარეობა შეიქმნა 1980 წლის გაზაფხულზე, როდესაც წმ. ელენეს მთიდან ვულკანი ამოიფრქვა და მთელი შემოგარენი ცოცხალი ორგანიზმებისგან განმინდა. სუქცესიაზე დაკვირვების შესაძლებლობა სხვადასხვა ასაკის მიტოვებულ ველებზე ყოველთვის არსებობს (სურ. 28.2). ჩრდილოეთ კაროლინის პიდმონტის რეგიონში მდებარე შიშველ მინდვრებს

სხვადასხვა ერთნაირი მცენარეები ფარავს. ეს მცენარეები რამდენიმე წლის შემდეგ მრავალწლიანი ბალახით და ბუჩქებით იცვლება. ბუჩქებს ფიჭვები მოყვება და ის ადრეულ სახეობებს ნელ-ნელა დევნის. შემდეგ ფიჭვის ტყეების ათვისება და შეცვლა სხვადასხვა ფოთლოვანი სახეობებით ხდება (ოოსტინგი 1942). თავდაპირველად ცვლილება სწრაფად ხდება. მიტოვებულ ველზე ცვრიანა სწრაფად ვრცელდება და მიწის მოხვნას ართულებს. მიტოვების შემდგომ პირველ ზაფხულში ველზე ჰორსენეიდ და რაგნეიდ დომინირებენ, მეორე ზაფხულს ასტრა ჭარბობს, ხოლო მესამე ზაფხულს არისტიდას გავრცელება შეინიშნება. სუქცესიის ტემპი ნელა მზარდი მცენარეების გამოჩენასთან ერთად მცირდება. შიშველი მინდვრიდან ფიჭვის ტყეზე გადასვლას დაახლოებით 25 წელი სჭირდება, ფოთლოვანი ტყე კი დაახლოებით ერთი საუკუნის შემდეგ ჩნდება. ამგვარი მიმდევრობა ცეცხლის, ქარიშხლის ან სოფლის მეურნეობის ჩარევის შედეგად ნებისმიერ დროს შეიძლება შეიცვალოს.

მიტოვებული ველიდან მომნიშვნელოვან ტყეზე გადასვლა სუქცესიური მიმდევრობის ერთადერთი შემთხვევაა, როდესაც ახალი საზოგადოება ძველის მსგავსია. აშშ-ს და კანადის აღმოსავლეთით გავრცელებული ტყეები სხვადასხვა საწყისის მქონე სუქცესიური მიმდევრობის ბოლო წერტილებს



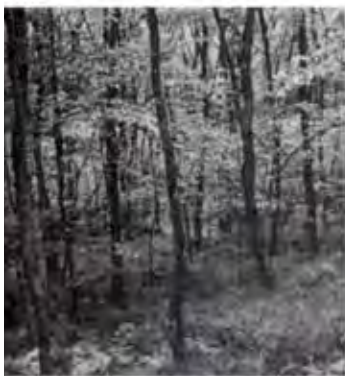
(ა)



(ბ)



(ც)



(დ)



(ე)



(ფ)

სურ. 28.1. სამხრეთ პოლონეთში სუქცესიის ეტაპების გავლის შემდეგ მუხა-რცხილას ტყე ვითარდება. ა)-ვ) ეტაპების გავლის დროები 0, 7, 15, 30, 95 და 150 წელი.



სურ. 28.2. ჩრდილოეთ კაროლინაში, პიდმონტში არსებული ძველი ველი. გავრცელების ასეთი არეალები ხვანა-თესვის შეწყვეტის შემდეგ ვითარდება.

ბია (კრისტენსენი და პიტი 1984). მიჩიგანის ტბის სამხრეთით მდებარე ქვიშის ახლად გაჩენილ დიუნებზე გავრცელებულ სახეობათა მიმდევრობა რამდენიმე მილით დაშორებულ მიტოვებულ ველებზე არსებული მიმდევრობისგან განსხვავდება (კაულზი 1899, ოლსონი 1958). ქვიშის დიუნებზე თავდაპირველად ქვიშის ლერწამი და ბუსუსიანი ბალახი ჩნდება. დიუნის ნიადაგზე გაჩენილი სახეობები ქვიშაში ფესვებს იდგამენ და მათგან ახალი ყლორტები წარმოიშობა. ბალახი ქვიშის ზედაპირის სტაბილურობას უზრუნველყოფს და ქვიშას ორგანული დეტრიტებით ამდიდრებს. მრავალწლიან მცენარეებთან ერთად დიუნებზე მრავალი ერთწლიანი მცენარე ხარობს და ბუჩქების გაჩენისთვის ხელსაყრელ პირობებს ქმნის. ჯუჯა ალუბალი, დიუნის ტირიფი და ღვია ბუჩქნარს ქმნიან, ვიდრე ფიჭვი დაიწყებს გახარებას. ჩრდილოეთ კაროლინას მიტოვებულ ველებში ფიჭვების მხოლოდ ერთი ან ორი თაობა ცოცხლობს,

გავრცელება ნაკლებად ხდება და საბოლოოდ რეგიონში მუხა-ნეკერჩხალი-ცუგას ტყე ვითარდება. იგივე მიმართულების სუქცესია ატლანტიკის ოკეანის სანაპიროს დიუნებზე ხდება, სადაც სანაპიროს ბალახი ქვიშის ზედაპირის სტაბილიზაციას ახდენს და მასზე ზღვის ქლიავი და სხვა ბუჩქები ხარობს (ოსტინგი 1954). ბუჩქები თოვლსაფარის მსგავსად მოქმედებს და დიუნებს დაშლისგან იცავს. ბუჩქებს დიუნების შემქმნელები ეწოდება, ვინაიდან ის ქვიშას გაბნევისგან იცავს და გარშემო იგროვებს (სურ. 28.3).

ეკოლოგები მიმდევრობებს მათი წარმოშობის მიხედვით ორ ჯგუფად ყოფენ. ახლად წარმოქმნილ გავრცელების არეალებში, როგორებიცაა ქვიშის დიუნები, ლავის ნაკადები და ეროზიის ან ყინულის დნობის შედეგად გაშიშვლებული კლდეები, მცენარეთა თანასაზოგადოებების ჩამოყალიბებასა და განვითარებას პირველადი სუქცესია ეწოდება (იხ. სურ. 28.10). რღვევის შედეგად ტერიტორიის პირვანდელ მდგომარეობაში დაბრუნებას, მეორადი სუქცესია ეწოდება. ორი სახის სუქცესიას შორის განსხვავება მკვეთრი არ არის, ვინაიდან რღვევა სხვადასხვა ხარისხის შეიძლება იყოს და საზოგადოების სტრუქტურა დაანგრიოს. დიდი ფართობის ტყის გამანადგურებელი ტორნადო ნიადაგში არსებულ საკვებ ნივთიერებებს, თესლს და ფესვებს არ ეხება, თუმცა ძლიერი ცეცხლი ნიადაგის ორგანულ ფენებს წვავს და ათასწლიან ბიოლოგიურ განვითარებას აფერხებს.

ეკოლოგები თავად ორგანიზმების ცვლილების შედეგად მიღებულ სუქცესიას და გარე ფაქტორებით გამოწვეულ სუქცესიას ერთმანეთისგან განასხვავებენ. სუქცესიის პირველ სახეობას აუტოგენური ეწოდება. მიტოვებული, სახნავ-სათესი ველის ტყედ გადაქცევა აუტოგენური სუქცესიის კარგი



(ა)



(ბ)

სურ. 28.3. მერილენდის სანაპიროს გასწვრივ არსებულ ქვიშის დიუნებზე მცენარეთა სუქცესიის საწყისი ეტაპები. ა) სანაპიროს ბალახი დიუნის წინა მხარეზე. ეს ბალახი დიუნის ზედაპირის სტაბილურობას ინვესტ. ბ) სანაპიროს კენერა და ზღვის ქლიავი დიუნის უკანა ტერიტორიებს იპყრობს.

მაგალითია. როდესაც ორგანიზმები გარემო პირობებს ცვლიან, საზოგადოებაში შემაჯალ სხვა სახეობებს შეიძლება ზიანი მიაღებდეთ ან პირიქით. ზიანი ცვლილების გამოწვევს ორგანიზმებსაც შეიძლება მიაღებდეთ, რამაც მათი საზოგადოებიდან გაქრობაც შეიძლება გამოიწვიოს. საზოგადოების ცვლილება სახეობებისთვის საზოგადოებაში შესვლის ახალ შესაძლებლობებს ქმნის. აუტოგენური სუქცესია დროის შკალაზე საზოგადოებაში შემაჯალი ორგანიზმების სიცოცხლის ხანგრძლივობასთან თანაშეზომილია.

აუტოგენური სუქცესიისას ცვლილების ძირითადი ძალა თანასაზოგადოების შიგნიდან მოდის. თანასაზოგადოების გარე ძალებით გამოწვეულ სუქცესიას ალოგენური ეწოდება. გარე ძალები შეიძლება იყოს მასობრივი აღელვება, როგორიცაა მაგალითად წმ. ელენეს მთის შემთხვევა, კლიმატის ცვლილება, ასევე ტემპერატურის და სხვა გარემო პირობების დღიური ან სეზონური ცვლილება. ალოგენური სუქცესია დროის შკალაზე რღვევის დროის შკალასთან თანაშეზომილია. მტკნარ წყალში მობინადრე ფიტოპლანქტონის თანასაზოგადოების სუქცესია ტემპერატურისა და სინათლის ინტენსივობის სეზონური ცვლილებით არის გამოწვეული. კლიმატის ცვლილების შედეგად ალოგენური სუქცესია მრავალი ათასი წლის განმავლობაში მიმდინარეობს.

ავტოგენური და ალოგენური სუქცესია ურთიერთგამომრიცხავ პროცესებს არ განეკუთვნება. ორგანიზმები მეტ-ნაკლებად ახლომდებარე აუტოგენურ ძალებზე მაშინაც რეაგირებენ, როდესაც წელი ალოგენური სუქცესია მიმდინარეობს. სუქცესიების მნიშვნელობა ალოგენური ცვლილებების დროის შკალაზეა დამოკიდებული. როდესაც ალოგენური ცვლილება გარემო პირობების თანდათანობით ცვლილების შედეგად ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში ხდება, როგორც ეს არის კლიმატის ცვლილებისას, აუტოგენური სუქცესია საზოგადოების სტრუქტურაზე ნებისმიერ დროს ყველაზე უფრო დიდ ზეგავლენას ახდენს. როდესაც რღვევა ხშირია, ალოგენური სუქცესია თანასაზოგადოების ცვლილების გამოწვევი მთავარი ძალაა (ოვერპეკი და სხვები 1990, ჰასტონი 1994).

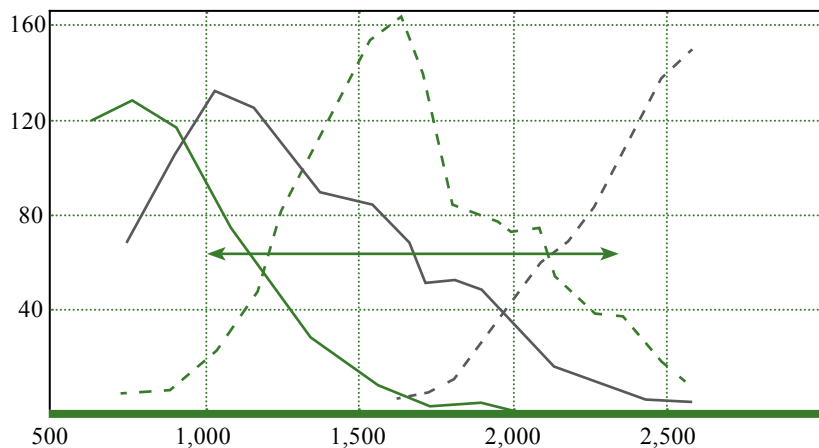
სუქცესია თანასაზოგადოების განვითარების საბოლოო წერტილს ანუ კლიმაქსურ თანასაზოგადოებას ასახავს (კლემენტსი 1936, შიშველი 1971). სუქცესიის კვლევამ დაადასტურა, რომ ადგილობრივ გარემო პირობებში მომხდარი რამდენიმე მიმდევრობა ერთი და იგივე კლიმაქსისკენ პროგრესირებს (კუპერი 1913, ოოსტინგი 1956). ადრეული წარმოდგენით, ადგილობრივი კლიმაქსის ბუნებას მხოლოდ კლიმატი განსაზღვრავს. ეკოლოგები თანასაზოგადოების შემადგენლობის ნიადაგით, ტოპოგრაფიით, ცეცხლით ან ცხოველებით გამოწვეულ ცვლილებას ადგილობრივი კლიმაქსისკენ გადასვლის შუალედურ ეტაპებად ანუ მოუმწიფებელ თანასაზოგა-

დოებებად თვლიდნენ. კლემენტსმა ჩრდილოეთ ამერიკის ხმელეთის გამწვანებაში 14 კლიმაქსი გამოყო, რომელიც ორი სახეობის მინდორს (პრერიას და ტუნდრას), სამი სახეობის ბუჩქს (აბზინდას, უდაბნოს ბუჩქს და ჩაპარალს) და ცხრა სახეობის ტყეს მოიცავს.

უკანასკნელ წლებში კლიმაქსის ცნება მნიშვნელოვნად შეიცვალა და ეს მოვლენა თანასაზოგადოების ღია სისტემებად, რომელთა შემადგენლობა გარემო პირობებთან ერთად იცვლება, აღიარებასთან ერთად მოხდა. მაგალითად, 1930 წელს ეკოლოგები ვისკონსინის უმეტესი ნაწილის კლიმაქსურ ვეგეტაციად ამერიკული ნეკერჩხალი-ამერიკული ცაცხვის ტყეს მიიჩნევდნენ, ხოლო 1950 წელს, ეკოლოგებმა ტყის ეს სახეობა ფართო, კლიმატურად განსაზღვრული რეგიონებისა და ადგილობრივი, ტოპოგრაფიულად განსაზღვრული არეალების კლიმაქსური საზოგადოებების ღია კონტინუუმებზე განალაგეს (უიტკერი 1953, მაკინტოში 1967, პიტი და ლუკსი 1977). მუხები სამხრეთისკენ გავრცელდა, არყი, ნაძვი და ცუგა კლიმაქსურ საზოგადოებას დაემატა, დასავლეთში გავრცელებული პრერიების მოსაზღვრე მშრალ რეგიონებში მუხების მრავალრიცხოვნობა გაიზარდა. ვერხვი, ხავერდოვანი მუხა და სჰაგარკ ჰიცკორყ, რომლებიც დიდი ხნის განმავლობაში ნესტიან და კარგად გამოშრალ ნიადაგზე სუქცესიურ სახეობებად მიიჩნეოდა, მშრალ, მთიან ადგილებში კლიმაქსურ სახეობებად აღიარეს.

ვისკონსის ტყეების ადგილმდებარეობა ადგილობრივი მიმდევრობების ბოლო წერტილებს ასახავს და ისინი კარტისმა და მაკინტოშმა (1951) კონტინუუმის ინდექსის გასწვრივ დაალაგეს. ტყეთა ადგილმდებარეობა სახეობათა შემადგენლობის მიხედვით კატეგორიებად დაყვეს და სინესტის გრადიენტის გასწვრივ განალაგეს. გრადიენტი მუხით და ვერხვით მდიდარი მშრალი ადგილებიდან ამერიკული ნეკერჩხლით, რკინის ხითა და ამერიკული ცაცხვით მდიდარ ნესტიან ადგილებამდე ვრცელდება. მეცნიერებმა ტყეთა სახეობებს პირობითი მნიშვნელობები მიანიჭეს, რიცხვი 300 მუხის ადგილმდებარეობას, ხოლო რიცხვი 3000 ამერიკული ნეკერჩხლის ადგილმდებარეობას ასახავს. ინდექსის ზრდადი მნიშვნელობები ამერიკული ნეკერჩხლის კლიმაქსისკენ სწრაფვას ასახავს და ასევე ტოპოგრაფიული ან ნიადაგის პირობებით განსაზღვრულ ადგილობრივ კლიმაქსურ საზოგადოებებზე მიუთითებს. აქედან გამომდინარე, სამხრეთ ვისკონსინის ე.წ. კლიმაქსური ვეგეტაცია ტყეთა სახეობების კონტინუუმი (სურ. 28.4).

სუქცესიის შესახებ არსებული მოსაზრებები ხმელეთის მცენარეთა თანასაზოგადოებებზე დაკვირვების შედეგად გაჩნდა და თანამედროვე კვლევების დიდი ნაწილიც ამგვარ თანასაზოგადოებებზე ტარდება. მიუხედავად ამისა, სუქცესია მტკნარი



სურ. 28.4. სამხრეთ-დასავლეთ ვისკონსინის ტყის საზოგადოებებში ხის რამდენიმე სახეობის ფარდობითი მნიშვნელობები კონტინენტის ინდექსის გასწვრივ არის განლაგებული. ნიადაგის სინესტე, ცვლადი კალციუმი და პ კონტინენტის ინდექსის მარჯვ იზრდება.

და ზღვის წყლის საზოგადოებებშიც არსებობს. ჩვენ უკვე ვახსენეთ, რომ ალოგენურმა ფაქტორებმა მტკნარი წყლის პლანქტონის საზოგადოებებში სეზონური, სუქცესიური ცვლილებები შეიძლება გამოიწვიოს (ვეტცელი 1983). მიჩიგანის ტბის ქვიშის დიუნებთან დაკავშირებული სუქცესია ძირითადად ალოგენური ძალებით არის გამოწვეული (ჯეკსონი და სხვები 1988). სუქცესია ნიადაგის თანასაზოგადოებებშიც ხდება და როგორც ქვემოთ გამოჩნდება, იგივე პროცესი ცხოველთა სხეულის დაშლასთან დაკავშირებული ორგანიზმების საზოგადოებაშიც კი არსებობს.

28.2. საწყისი სუქცესია ვითარდება გავრცელების არეალში, რომელშიც ახლად იქნა გახსნილი მცენარეთა და ცხოველთა კოლონიზაციისთვის

ძლიერი რღვევის არეალებში, როგორებიცაა ყინულის დნობის ნარჩენები ან ვულკანიდან ამოფრქვეული ლავით დაფარული ტერიტორიები, ასევე მცირე რაოდენობით საკვები ნივთიერებების შემცველ არეალებში, მაგალითად ქვიშის დიუნებში და შიშველ კლდეებზე, სიცოცხლე არ არსებობს. მიუხედავად ამისა, ამ ტერიტორიებზე ორგანიზმები ნელ-ნელა ჩნდებიან, გარემო პირობებს ცვლიან და ამავე დროს სხვა სახეობების კოლონიზაციისთვის ხელსაყრელ გარემოს ქმნიან.

სამხრეთ ალიასკაში, გლასიერ ბეის რეგიონში ყინულის დნობის შემდეგ დარჩენილ თიხის თხელ ფენაზე გავრცელებულმა სახეობებმა საკვები ნივთიერებების, კერძოდ, აზოტის ნაკლებობას, ასევე ძლიერ ქარსა და სიცივეს უნდა გაუძლონ (იხ. სურ. 28.10). ამ შემთხვევაში, მიმდევრობა ხავსითა და ისლით იწყება, ხოლო შემდეგ მიწასთან ახლოს მდებარე ტირიფებით, ბუჩქოვანი ტირიფებით, თხმელის ბუჩქნარითა და სიტკინის ნაძვით გრძელდება, საბოლოოდ კი, ნაძვი-ცუგას ტყე ყალიბდება. სუქცესია ძალიან სწრაფად მიმდინარეობს, თხმელის ბუჩქნა-

რის ეტაპს 10-20 წლამდე სჭირდება, ხოლო ნაძვნარი 100 წლის განმავლობაში ვითარდება (კროკერი და მეიჯორი 1955, ლოურენსი და სხვები 1967, რეინერსი და სხვები 1971, ნობლი და სხვები 1984, ჩეპინი და სხვები 1994).

ხმელეთის პირველადი სუქცესიის შესწავლის კარგი შესაძლებლობა 1980 წლის 18 მაისს გაჩნდა, როდესაც ვაშინგტონის შტატის წმ. ელენეს მთაზე ვულკანის ამოფრქვევა მოხდა. ამოფრქვევამ მთის წვერი გაანადგურა, ხოლო ტალახის და ლავის ნაკადებმა გარშემო ტერიტორიაზე სიცოცხლე მოსპეს. პირველად სუქცესიაზე დაკვირვება სწორედ ამ ტერიტორიაზე განხორციელდა (დელ მორალი და ვუდი 1988ა,ბ, 1993, ვუდი და დელ მორალი 1987, 1988, დელ მორალი 1993). წმ. ელენეს მთის გარშემო ვეგეტაციის წარმოქმნა გარშემო ტერიტორიებიდან თესლის გაბნევაზეა დამოკიდებული. პირველად მცენარე ლუპინი ვრცელდება, რომელსაც აზოტის წარმოქმნა და მაშასადამე, ნიადაგის საკვები ნივთიერებებით გამდიდრება შეუძლია. ლუპინის მცენარეებთან ახლოს სტერ ლედოპჰყლლუს სახეობა ვრცელდება (დელ მორალი 1993). ადრეულ სახეობებს პირველადებს უწოდებენ. ლუპინების და სხვა მცენარეების სიცოცხლის ხანგრძლივობა დიდი არ აღმოჩნდა, ვინაიდან პირველად სახეობებს წმ. ელენეს მთის შემოგარენის მსგავს ადგილებში ადგილობრივი პირობებისადმი დიდი გამძლეობა და გავრცელების უნარი უნდა გააჩნდეთ. წმ. ელენეს მთაზე გავრცელებულ პირველად სუქცესიურ სახეობებს ეს თვისებები არ გააჩნიათ. ლუპინებმა ლავის ნაკადებში მხოლოდ რამდენიმე წლის განმავლობაში იცოცხლეს, ხოლო ლუპინების გარშემო გავრცელებულ სტერ ლედოპჰყლლუს სახეობას გავრცელების კარგი უნარი აქვს, მაგრამ მკაცრ გარემო პირობებს ვერ ეგუება. აქედან გამომდინარე, პირველადი სუქცესია საკმაოდ ნელი ტემპით მიმდინარეობდა. ვულკანის ამოფრქვევის შემდგომი 10 წლის განმავლობაში მცენარეთა მხოლოდ 11 სახეობა გადარჩა.

გასუფთავებული გავრცელების არეალიდან

კლიმაქსურ თანასაზოგადოებამდე მისვლის სუქცესიისთვის საჭირო დრო კლიმაქსის ბუნებისა და ნიადაგის საწყისი ხარისხის მიხედვით იცვლება. ცხადია, სუქცესია შიშველ კლდეზე, მაგალითად ნმ. ელენეს მთაზე უფრო ნელა ხდება, ვიდრე გასუფთავებულ ველზე. მუხა-ჰიკორის ტყის კლიმაქსი ჩრდილოეთ კაროლინის ველებში 150 წლის მანძილზე ყალიბდება (ოოსტინგი 1942), დასავლეთში მდებარე მინდვრების კლიმაქსის ეტაპებს მეორადი სუქცესიის 20-40 წლამდე სჭირდებათ (შანცი 1917). ოსლონმა (1958) რადიოაქტიური ნახშირბადით დათარიღების მეთოდების საფუძველზე ივარაუდა, რომ მუხა-ნეკერჩხალის კლიმაქსურ ტყეზე გადასვლის სრული პირველადი სუქცესია დაახლოებით 1000 წლის განმავლობაში ხდება. ტენიან ტროპიკულ ზონებში ტყის თანასაზოგადოებები კლიმაქსურ ელემენტებს დაახლოებით 100 წლის განმავლობაში იძენენ, თუ ნიადაგი არ მუშავდება ან მზისა და წვიმის ხანგრძლივ ზემოქმედებას არ განიცდის (ბუდოვსკი 1965). სუქცესიური სახეობების ნარჩენებისგან თავისუფალი, ზრდასრული ტროპიკული ტყის ჩამოყალიბებას მრავალი საუკუნე სჭირდება.

28.3. რღვევის ინტენსივობა და დონე გავლენას ახდენს მეორადი სუქცესიის სტრუქტურაზე

ტყის საფარში ხის სიკვდილით ან ქარის მიერ ხის ნაქცევით გამოწვეული სიცარიელებები, მიქცევამოქცევის ადგილზე ტალღების მიერ დატოვებული ლაქები და ცეცხლის შედეგად ტერიტორიის გაშლვა ფიზიკური ალელეების მაგალითია და ის სუქცესიურ პროცესებს იწვევს. გარდა ამისა, ცხოველთა მოქმედებები, მაგალითად მინის თხრა, ძოვა, მტაცებლობა და ბალახის ჭამა დამანგრეველი შეიძლება აღმოჩნდეს და ბიოლოგიური რღვევა გამოიწვიოს.

რღვევის ტერიტორიების კოლონიზაცია სამი წყაროდან ხდება. პირველი წყარო, რა თქმა უნდა,

რღვევის ადგილის გარშემო მდებარე ტერიტორიაა. მეორე წყარო რღვევის ადგილიდან გარკვეულ მანძილზე მდებარე დისპერგატორებია. მაგალითად, ეპიფაუნური ზღვის უხერხემლო ცხოველების მატლები ან თანასაზოგადოების გარშემო არსებული მცენარეების ქარით გაბნეული თესლი ალელეებული ტერიტორიის კოლონიზაციას ეწევა. გარდა ამისა, ალელეებამ შესაძლოა ვერ მოსპოს დამწვარი თესლი ან კვერცხი, რაც ახალი სიცოცხლის წარმოშობას იგივე ადგილზე გამოიწვევს და ახლად შექმნილ საზოგადოებაში ორგანიზმთა გაჩენის მესამე წყარო იქნება.

რღვევა გავრცელების არეალის სრულ განადგურებას ყოველთვის არ იწვევს და უბრალოდ განახლება ხდება საჭირო. პერიოდული რღვევა თანასაზოგადოებათა უმეტესობაში ხდება და ძლიერი სელექციური ძალაა. ცეცხლთან და ბალახისმჭამელ ცხოველებთან ადაპტირებული მცენარეები რღვევას გადაურჩება, თუმცა თანასაზოგადოება, სადაც ის არსებობს, შესამჩნევად იცვლება. გარდა ამისა, ხშირ რღვევას დაქვემდებარებულ თანასაზოგადოებებში სუქცესია შესაძლოა უფრო სწრაფად ხდებოდეს, ვიდრე იმ თანასაზოგადოებებში, სადაც რღვევა იშვიათია. ნმ. ელენეს მთიდან ამოფრქვეულ ლავაზე მომხდარი ნელი სუქცესია არატიპური და ფართოდ გავრცელებული რღვევის პრობლემებს კარგად ასახავს. ასეთ დროს თანასაზოგადოების განვითარება კლასიკური სუქცესიის მიხედვით არ ხდება (სოუზა 1984, ველანი 1995). რღვევის შემდეგ თანასაზოგადოების განვითარების სქემა ურთიერთქმედებებს ფაქტორებზე, მათ შორის, რღვევის ინტენსივობაზე, დარღვეული ტერიტორიის ზომაზე, დარღვეული ტერიტორიის მიკროკლიმატზე, რღვევის გადარჩენილი ორგანიზმების ზრდის და გამრავლების თვისებებზე, კოლონიზატორი სახეობების კონკურენტუნარიანობაზე და რღვევის შედეგად გაჩენილ ახალ შესაძლებლობებზე მტაცებლებისა და ბალახისმჭამელი ცხოველების რეაგირებაზეა დამოკიდებული.

ცხრილი 28-1 ავსტრალიის, ედიტურგის ძირითადი ეპიფაუნური ტაქსონის სასიცოცხლო ციკლი

ტაქსონი	ზრდის ფორმა	კოლონიზაციის უნარი	კონკურენტ-უნარიანობა	ვეგეტაციური ზრდის მოცულობა
Tunicates	კოლონისტური	ცუდი	ძალიან კარგი	1მ ² -მდე
Sponges	კოლონისტური	ძალიან ცუდი	კარგი	1მ ² -მდე
Bryozoans	კოლონისტური	კარგი	ცუდი	50სმ ² -მდე
Serpulid polychaetes	განცალკევებული	ძალიან კარგი	ძალიან ცუდი	0,1სმ ² -მდე

ეკოლოგები რღვევის ზეგავლენას უძრავი ორგანიზმების თანასაზოგადოებებზე, როგორებიცაა მცენარეები და ზღვის უხერხემლო ცხოველები, სწავლობენ (სოუზა 1979, 1984). ძლიერმა ფიზიკურმა რღვევამ მოძრავი ცხოველების თანასაზოგადოებების და პოპულაციების სტრუქტურა ასევე შეიძლება მთლიანად დაანგრეოს ან მნიშვნელოვნად შეცვალოს (სოუზა 1984).

სუქცესია ზღვის ეპიფაუნურ გავრცელების არეალებში

ზღვის გავრცელების არეალებში, სადაც რღვევა და აღდგენა ერთმანეთს ენაცვლება, ცარიელი ადგილის ზომა სუქცესიაზე ზეგავლენას ახდენს. კეუ (1984) სამხრეთ ავსტრალიაში ხელოვნურად შექმნილი ტერიტორიების კოლონიზაციას დააკვირდა, როდესაც ტერიტორიების ზომა 25-2500 სმ²-მდე მერყეობდა. კოლონიზაცია მყარ ზედაპირებზე მზარდი, დინების ქვედა, ქერქით დაფარული უხერხემლო ცხოველების მიერ ხდება. ძირითადი ეპიფაუნური ტაქსონი კოლონიზაციის და კონკურენტუნარიანობის მიხედვით მნიშვნელოვნად იცვლება და ეს ორი ფაქტორი უკუპროპორციულად არის ერთმანეთთან დაკავშირებული (ცხრილი 28.1). კეუმ ქერქით დაფარული უხერხემლო ცხოველების მიერ დასახლებულ კლდეებზე სხვადასხვა ზომის ღია ტერიტორიები გამოყო და ამ ადგილებზე გარშემო ტერიტორიებიდან ტუნიცატეს და ღრუბელებიდან შემოვიდნენ. ასეთ დროს თანასაზოგადოების განვითარებაზე გამოყოფილი ტერიტორიის ზომა დიდ ზეგავლენას არ ახდენს, ვინაიდან ტერიტორიის გვერდიდან ცენტრამდე დაშორებას (25 სმ-ს) სიცოცხლე სწრაფად იკავებს. რყოზი და პოლყცჰაეტეს სახეობების მატლები კარგი კოლონიზატორებია და მათ გამოყოფილი ტერიტორიების დაკავება სცადეს, თუმცა ტუნიცატეს და ღრუბელა სახეობებმა ისინი მალე დაძლიეს.

კეუმ ქვიშაში მძიმე სუბსტრატების შეტანის შედეგად იზოლირებული ტერიტორიები შექმნა და ინნა მოლუსკების იმიტაცია მოახდინა. ამ ტერიტორიების ზომები ძალიან მნიშვნელოვანი აღმოჩნდა. რამდენიმე პატარა ტერიტორიის კოლონიზაცია ტუნიცატეს და ღრუბელებმა სახეობებმა მოახდინეს, რომელთა შთამომავლობა შედარებით მცირერიცხოვანია. ამ სახეობების სიმცირის შედეგად, ბრყოზი და პოლყცჰაეტეს სახეობებმა ფიზიკურად მოიკიდეს. დიდი ზომის ტერიტორიები უკეთესი სამიზნეა, ამიტომ მათზე ტუნიცატეს და ღრუბელა სახეობების მცირე რაოდენობით მატლები დასახლდნენ, რომლებიც მალე გავრცელდნენ და სხვა სახეობები განდევნეს. საბოლოო ჯამში, მოზრდილ იზოლირებულ ტერიტორიებზე ტუნიცატეს და ღრუბელა სახეობები დომინირებდნენ, ხოლო ბრყოზი

და პოლყცჰაეტეს სახეობებმა უფრო მცირე ზომის ტერიტორიები დაიკავეს. ამგვარ სისტემაში ბრყოზი და პოლყცჰაეტეს სახეობები რღვევისადმი ადაპტირებული სახეობები არიან და მათ ბოტანიკოსები წყალმცენარეებს უწოდებენ. წყალმცენარეები ღია ტერიტორიებზე სწრაფად ხვდებიან და შთამომავლობას ადრეულ ასაკში წარმოქმნიან, თუმცა შემდგომში მათი ჩანაცვლება შედარებით ნელი კოლონიზატორებით, მაგრამ უფრო ძლიერი კონკურენტებით ხდება. წყალმცენარეთა ამგვარი სახეობები ხშირ რღვევას საჭიროებს, რათა სისტემაში დარჩენა შეძლოს.

ტერიტორიის ზომა მტაცებლების და ბალახისმჭამელი ცხოველების აქტივობას ნაწილობრივ განსაზღვრავს. მომხმარებელი ცხოველები სუქცესიის მიმართულებაზე ზეგავლენას ახდენენ. ზოგიერთი მომხმარებელი კვებისთვის მოზრდილ ტერიტორიას ირჩევს, ვინაიდან ასეთი ტერიტორიის მოძებნა უფრო ადვილია და ტერიტორიებს შორის გადაადგილებასაც ნაკლები დრო სჭირდება. სხვა მომხმარებლები, რომლებსაც ზიანს მტაცებლები სგან აყენებენ, მთლიან გავრცელების არეალს არჩევენ, რომლის ნაპირებიდან ისინი ახალ ტერიტორიებზე გადასვლას და კვებას ბედავენ. ასეთ შემთხვევაში, კვებისთვის მცირე ტერიტორიების გამოყენება მოზრდილი ტერიტორიების ცენტრებთან შედარებით უფრო ინტენსიურად ხდება.

სუქცესია მიქცევა-მოქცევის კლდიან ზონაში მყოფი წყალმცენარეების თანასაზოგადოებაში

კურდღლები ბუჩქებისა და ხეებისგან მოშორებით იშვიათად იკვებებიან, რათა მტაცებლებმა არ შენიშონ. მოლუსკები ასევე იშვიათად ბედავენ მიდიების მარჩხოებიდან გამოსვლას, რათა წყალმცენარეებით იკვებონ. სოუზამ (1984) ამ მოსაზრებების სისწორე ცენტრალურ კალიფორნიაში, მიქცევა-მოქცევის ზონაში მდებარე კლდიან ნაპირის გავრცელების არეალზე დაკვირვების შედეგად დაამტკიცა. მან მიდიების მარჩხოები 625 ან 2500 სმ² ფართობის ტერიტორიებზე დაყო და სპილენძის ბარიერების დახმარებით ტერიტორიების ნახევრიდან მოლუსკები გააძევა. შემდეგ სოუზა განმედილი ტერიტორიების კოლონიზაციას 3 წლის განმავლობაში დააკვირდა. მოლუსკები მტაცებლებისა და დესიკაციისგან თავდაცვისთვის მიდიებს შორის მდებარე ნაპრალებში ბინადრობენ, როდესაც არ იკვებებიან. ამგვარი მოქმედების შედეგად მოლუსკების კვებითი მოქმედება იზღუდება და მცირე ტერიტორიებზე მობინადრე მოლუსკების სიმჭიდროვე მოზრდილ ტერიტორიებზე მობინადრესთან შედარებით მეტია. აქედან გამომდინარე, გასაკვირი არ არის, რომ ექსპერიმენტის განმავლობაში წყალმცენარეები მოზ-

რდილ ტერიტორიებზე უფრო მჭიდროდ გაიზარდა. მოლუსკების შეზღუდვის ადგილებში წყალმცენარეთა ყველა სახეობა უფრო მრავალრიცხოვანი გახდა და მათი რაოდენობა სხვადასხვა ზომის ტერიტორიებს შორის არ განსხვავდებოდა.

მოკლუსკების კვება წყალმცენარეების უმეტესი სახეობების ჩამოყალიბებასა და ზრდას ხელს უშლიდა, თუმცა სამმა შედარებით იშვიათმა სახეობა სარგებელიც ნახა. ეს სახეობები იყო ყავისფერი წყალმცენარე ნაპლიპუს, მწვანე ჩლადოპჰორა და ნითელი ნდოცლადია. სამივე სახეობა დაბალია, თხელი გარსი აქვს და მინაშია ჩამარხული, აქედან გამომდინარე, მათი მოძოვა რთულია, მაგრამ სამაგიეროდ დაჩრდილვასა და სხვა სახეობების მიერ გადაფარვას უფრო ექვემდებარე. გარდა ამისა, ნდოცლადიას გაჩენა ტერიტორიის ზომაზეა დამოკიდებული და მოლუსკების რაოდენობის მიუხედავად, ის უფრო მოზრდილ ტერიტორიებზეა გავრცელებული.

სპილენძის ბარიერების საშუალებით განმედილ ტერიტორიებზე და მოლუსკების შედარებით ნაკლები სიმჭიდროვის მქონე მოზრდილ ტერიტორიებზე მიდიათა იმ სახეობებმა მოახდინა კოლონიზაცია, რომლებიც სოუზას კვლევის არეალში მდებარე მარჩხოვების წარმოქმნელ მიდებთან შედარებით ნაკლებად კონკურენტუნარიანია. ამგვარი მიდიები პატარა წყალმცენარეებით დასახლებულ ტერიტორიებზე ბინადრობენ, სადაც მოლუსკების რაოდენობა მცირეა. ტერიტორიის ზომასა და ძოვას შორის კავშირით წყალმცენარეების და მიდიების მეორე სახეობების მრავალრიცხოვნობა აიხსნება. ტერიტორიები, სადაც მოლუსკების რაოდენობა ნაკლებია ან საერთოდ ნულის ტოლია, წყალმცენარეებისთვის უფრო მოსახერხებელია და ამ ტერიტორიებზე მიდიების მეორე ტიპის სახეობების კოლონიზაცია ხდება.

სუქცესია ხანძრით გამოწვეული რღვევის შემდეგ

ხანძარს უზარმაზარი ძალა გააჩნია და კატასტროფული მოვლენაა (იხ. სურ. 1.12). როდესაც ხანძარი იშვიათი გაჩენის ადგილებში იფეთქებს ან ინტენსიური და არასეზონურია, შედეგი მართლაც კატასტროფული შეიძლება იყოს. მიუხედავად ამისა, მრავალ ეკოსისტემაში ხანძარი ჩვეულებრივი მოვლენაა და მისი შედეგებიც არ არის ყოვლისმომცველი. გარდა ამისა, საზოგადოებები ხანძრის შემდეგ ახლიდან წარმოქმნებიან და იზრდებიან. მინდვრებზე, ბუჩქნარით დაფარული ადგილებზე და ტყის გავრცელების არელებზე ხანძარი პერიოდულად ჩნდება (იხ. პარაგრაფი 28.7).

ხანძრის ინტენსივობას სხვადასხვა ფაქტორები, მათ შორის საწვავის სახეობა, რაოდენობა და მდებარეობა, ტენიანობა, ასევე ქარის ძალა და

მიმართულება განაპირობებს. ზოგიერთი ხანძარი დედამიწასთან უფრო ახლოსაა, პატარა ხეებს წვავს და ზედაპირის ქვემოთ არსებულ ვეგეტაციაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს. დედამიწასთან ახლოს გაჩენილი ხანძარი შესაძლოა მეტისმეტად ძლიერი გახდეს, რაც ნიადაგის ორგანული ნივთიერებების და მინისზედა ვეგეტაციის განადგურებას გამოიწვევს. ინტენსიური ხანძარი ხეების მწვერვალებსაც შეიძლება მიწვდეს და ფოთლების განადგურება გამოიწვიოს.

ხანძრის შედეგად გამოწვეული სუქცესიური ცვლილების კლასიკური მაგალითი დიდ სიმალეზე მდებარე ტყეებსა და ტყე-ტუნდრის გავრცელების რეგიონებში გვხვდება, როდესაც ხანძარი მცენარეთა უმეტეს ნაწილს ანადგურებს (ვალენი 1995). ხანძრის ჩაქრობის შემდეგ მსუბუქი თესლის მქონე და სწრაფად მზარდი მცენარეები საზოგადოებებს იპყრობს და ხელახლა ქმნის. საზოგადოების განვითარება დროში მომხდარი სუქცესიური ცვლილებების კონტინუუმის მიერ იმართება, ხოლო ცვლილებები საზოგადოებებისა და გარემო პირობების ურთიერთქმედებით არის გამოწვეული. ურთიერთქმედების შედეგად გარემო იცვლება და სხვადასხვა საზოგადოებების გაჩენას იწვევს.

მეორად სუქცესიაზე კლასიკური შეხედულების თანახმად, რღვევის შემდეგ სიცოცხლისგან დაცარიელებული საზოგადოებების განვითარება მოშორებული ტერიტორიებიდან მომხდარი კოლონიზაციის შედეგად ხდება. ამგვარი შეხედულება საკმაოდ გამარტივებულია და საზოგადოებებში ხანძრით გამოწვეული აღელვების დინამიკის გააზრება შესაძლებელი ხდება. ბევრი მცენარე, მაგალითად, ავსტრალიური ფიჭვი და ზოგიერთი მუხა, ხანძარს უძლებს და სიცოცხლეს განაგრძობს. ბენქ-



სურ. 28.5. კალიფორნიის ცენტრალურ სანაპიროზე მდებარე მიდიების (ყტილუს ცალიფორნიანუს) მარჩხოვში მდებარე ბუნებრივი, განმედილი ტერიტორია. ტერიტორიის სიგანე დაახლოებით 1მ-ია და ის მწვანე ლეა წყალმცენარით არის დასახლებული. ყურადღება მიაქციეთ ტერიტორიის პერიმეტრის გარშემო მდებარე გამორჩეულ ზონას. ამ ზონას მოლუსკები ქმნიან, რომლებიც მიდიის მარჩხოვთან ახლოს იკვებებიან.

სის ფიჭვის თესლი გირჩებში მრავალი წლის განმავლობაში ინახება, ცეცხლი გირჩებს ხსნის და თესლი გარეთ იფანტება. ამ მოვლენას სეროტინია ეწოდება. ზოგჯერ ხანძარი მცენარეთა საზოგადოების მიწისქვეშა კომპონენტზე ან თესლზე ზეგავლენას არ ახდენს, ამიტომ, „კოლონიზატორი“ მცენარეები თესლის მარაგიდან და მიწისქვეშა ყლორტებიდან ან ფესვებიდან ჩნდება, რის შედეგადაც ალელეების შემდგომი საზოგადოების სახეობათა შემადგენლობა ალელეების წინა საზოგადოების მსგავსია. უფრო მეტიც, ხანძრის ინტენსივობა საზოგადოების ბუნებაზე დამოკიდებული. მაგალითად, თანასაზოგადოებაში არსებული სანჯავის რაოდენობა ცოცხალი ბიომასის მკვდართან შეფარდებასთან და პოპულაციათა სიმჭიდროვესთან არის დაკავშირებული. თანასაზოგადოების კომპონენტების განსხვავებული აალებადობა ხანძრის ინტენსივობაზე აგრეთვე ახდენს ზეგავლენას. ველანმა ხანძრით გამოწვეული ფიზიკური ალელეების თვისებები ბუნებრივ და მართულ ეკოსისტემებში შეისწავლა (1995). ხანძრის როლს სუქცესიის გვიან ეტაპებზე 28.7 პარაგრაფში შევისწავლით.

28.4. სუქცესია ვითარდება ორგანიზმების უსაქმლოებაში ცვლილებების შედეგად, რათა გარემოში მოახდინონ დარღვეული არეალის კოლონიზაცია, სუქცესია თან სდევს ახალი სახეობების გამოჩენას

სახეობათა მდებარეობას მიმდევრობაში ორი ფაქტორი განსაზღვრავს: სახეობათა სასიცოცხლო ციკლისთვის დამახასიათებელი თვისებები და სუქცესიის განმავლობაში მომხდარი ცვლილებების ბუნება.

სასიცოცხლო ციკლისთვის დამახასიათებელი თვისებები და სუქცესია

ორგანიზმთა თვისებები, რომელთა საშუალებით ისინი დარღვეულ ტერიტორიებს კარგად ითვისებენ, განვითარებულ საზოგადოებებში უპირატესობას არ იძლევა. მაგალითად, სიცოცხლის ადრეულ პერიოდში გამრავლებული ორგანიზმების შთამომავლობა ადვილად ვრცელდება და მათი კონკურენტუნარიანობა თითქმის კლიმაქსურ საზოგადოებებში, სადაც ალელეება საშუალო ან მცირეა, დაბალია. კარგი კოლონიზატორული თვისებების მქონე სახეობები, ჩვეულებრივ, ძლიერი კონკურენტები არ არის. 28.3 პარაგრაფში, კეუს მიერ ავსტრალიის ეპიფაუნური საზოგადოებების სუქცესიის კვლევის შედეგები განვიხილეთ და გამოჩნდა, რომ ბრეოზოანები და პოლყცაპეტესები დარღვეულ ტერიტორიებზე სახ-

ლდებიან, მაგრამ შემდეგ ტუნიცატეს და ღრუბელები სახეობებთან კონკურენციაში მარცხდებიან.

ადრეული და გვიანი სუქცესიური მცენარეების სასიცოცხლო ციკლი და ფიზიოლოგიური თვისებები ერთმანეთისგან განსხვავდება (ბუდოვსკი 1965, 1970, გრაბი 1977, ბაზაზი 1979, ჰასტონი 1994). ზოგიერთი მცენარის თვისებები 28.2 ცხრილშია ჩამოთვლილი. ადრეული სუქცესიური სახეობები ბევრ პატარა თესლს წარმოქმნიან, რომელსაც ქარი, ფრინველები ან ღამურები დიდ მანძილზე ავრცელებენ და სახეობებს კარგ კოლონიზატორებად აქცევენ. ადრეული სუქცესიური სახეობის თესლი დიდხანს ცოცხლობს და ტყესა თუ ბუჩქნარით დაფარული ადგილების ნიადაგშია გაბნეული, ვიდრე ხანძარი ან ხის ცვენა ზრდის ხელსაყრელ პირობას არ შექმნის (ჰარპერი 1977). გვიანი სუქცესიური სახეობების თესლი შედარებით დიდი ზომისაა და აღმოცენებას საკმარისი საკვები ნივთიერების პირობებში იწყებს, რათა ტყის მკაცრ კონკურენტულ გარემოში გადარჩეს (სოლსბერი 1942).

აღმოცენებული მცენარეების ჩრდილამტანობა თესლის წონაზე პირდაპირ არის დამოკიდებული (სურ. 28.6). კლიმაქსურ გავრცელების არეალებსა და ჩრდილიან პირობებში აღმოცენებული მცენარეების სიცოცხლისუნარიანობა ადრეული სუქცესიური გავრცელების არეალების მზის სინათლეში ზრდის ტემპისადმი უკუპროპორციულია (გრაიმი და ჯეფრი 1965). მზის სინათლეზე აღმოცენებული ადრეული სუქცესიური სახეობები ჩრდილამტან ხეებზე 10-ჯერ უფრო სწრაფად იზრდება. სინათლის მოყვარული ხეები, მაგალითად არყი და წითელი ნეკერჩხალი, საშუალო ტემპით იზრდება.

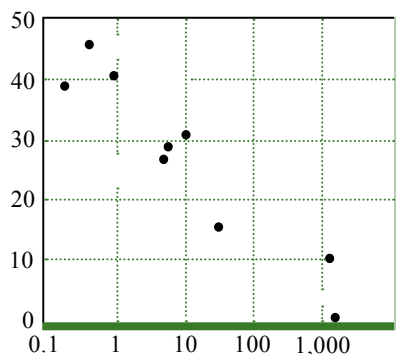
ჩრდილამტანობა და ზრდის ტემპი გარემო პირობებთან მიჩვევით არის გამოწვეული. ადრეული სუქცესიური მცენარეების სწრაფი ზრდა ფოთლებზე განლაგებული ბიომასის დიდი პროპორციული რაოდენობის შედეგია (აბრაჰამსონი და გადგილი 1973). ფოთლების საშუალებით ფოტოსინთეზი ხდება და მათი პროდუქტიულობა მცენარის ქსოვილების დაგროვებაზე ახდენს ზეგავლენას. აქედან გამომდინარე, მცენარის ზრდის ტემპი ფესვებისადმი და მიწისზედა ნაწილებისადმი (ამონაზარდისადმი) ქსოვილის მდებარეობაზეა დამოკიდებული. ერთწლიანი ბალახის ამონაზარდი მცენარის დაახლოებით 80-90%-ია, იგივე ნიშნული მრავალწლიან ბალახებში 60-70%-ს შეადგენს, ხოლო მრავალწლიან ხეებში 20-60%-ია (მონკი 1966). ადრეულ სუქცესიურ მცენარეებში ამონაზარდის ბიომასის დიდი პროპორციული რაოდენობა სწრაფ ზრდას და დიდი ზომის თესლის წარმოქმნას იწვევს. ერთწლიანმა მცენარეებმა თესლი სწრაფად და დიდი რაოდენობით უნდა წარმოქმნას, ამიტომ მათი ზომა პატარაა. კლიმაქსური მცენარეების ნაყოფის დიდი ნაწილი ფესვებსა და ყლორტებშია თავმოყრილი, ხოლო გადანოლისა და ბალახისმჭამელი ცხოველებისადმი

ცხრილი 28-2**ადრეული და გვიანი სუქცესიური მცენარეების თვისებები**

თვისება	ადრეული სუქცესია	გვიანი სუქცესია
ფოტოსინთეზი		
სინათლით გაჯერებულობის ინტენსივობა	მაღალი	დაბალი
სინათლის კომპენსაციური წერტილი	მაღალი	დაბალი
პროდუქტიულობა ცუდ განათებაზე	დაბალი	მაღალი
ფოტოსინთეზის ტემპები	მაღალი	დაბალი
სიბნელეში სუნთქვის ტემპები	მაღალი	დაბალი
წყლის მოხმარება		
ტრანსპირაციის ინტენსივობა	მაღალი	დაბალი
მეზოფილისადმი მდგრადობა	დაბალი	მაღალი
თესლი		
რაოდენობა	დიდი	მცირე
ზომა	პატარა	დიდი
გავრცელების მანძილი	დიდი	მცირე
გავრცელების მექანიზმი	ქარი, ფრინველები, ღამურები	ძუძუმწოვრები
სიცოცხლისუნარიანობა		ხანმოკლე
	ხანგრძლივი	
იძულებითი სიმშვიდე		იშვიათი?
	ხშირი	
რესურსების დაუფლების ტემპი	მაღალი	დაბალი?
საკვები ნივთიერების დაწოლის შემდგომი აღდგენა	სწრაფ	ნელი
ფესვი/ამონაზარდის შეფარდება	დაბალი	მაღალი
მომწიფებული მცენარის ზომა	მცირე	დიდი
სტრუქტურული ძალა	მცირე	დიდი
ზრდის ტემპი	სწრაფი	ნელი
სიცოცხლის მაქსიმალური ხანგრძლივობა	ხანმოკლე	ხანგრძლივი

გამძლეობა მათ კონკურენტუნარიანობას ამაღლებს. ნაყოფის ასეთი განლაგება ზრდის უფრო ნელ ტემპს ნიშნავს. მაშასადამე, სუქცესიური სახეობების გან-

ვითარებას გავრცელების უნარსა და კონკურენტუნარიანობას შორის ბალანსის ცვლილება ახლავს თან.



სურ. 28.6. თესლის წონასა და ამონაზარდის სიკვდილიანობას შორის დამოკიდებულება 3 თვის შემდეგ, ჩრდილიან პირობებში

სახეობათა ურთიერთგავლენა

ჯოზეფ კონელის და რ.ო. სლატიერის (1977) ვარაუდით, ერთი სახეობის არსებობა მეორის გაჩენის ალბათობაზე სამი მექანიზმით ახდენს ზეგავლენას და ესენია: ხელშეწყობა, დათრგუნვა და შემწყნარებლობა. ხელშეწყობა სუქცესიის შესახებ კლემენტის მოსაზრებას ასახავს, რომლის თანახმად, სუქცესია განვითარებადი მიმდევრობაა და მისი თითოეული ეტაპი მომდევნოს გზას უკვალავს ისევე, როგორც ორგანიზმის განვითარებისას ან თუნდაც სახლის შენებისას ერთ სტრუქტურას მეორე მოყვე-

ბა. კოლონიზატორი მცენარეები კლიმაქსური სახეობების შემოსვლას შესაძლებელს ხდის და ისინი ხის ფორმებს შეგვიძლია შევადაროთ, რომელიც ბეტონის კედლის ჩამოსხმისას მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს, მაგრამ დასრულებულ შენობაში არავითარი ადგილი არ ეკუთვნის. ადრეული ეტაპები შემდგომ ეტაპებს ხელს უწყობს, ამაღლებს რა ნიადაგში არსებული საკვები ნივთიერებების ან წყლის დონეს და ცვლის ნიადაგის ზედაპირის მიკროგარემოს. ხელშეწყობა ძალიან მნიშვნელოვანი მოვლენაა, როდესაც პირველადი სუქცესია მკაცრ გარემოში ხდება და ალელეების შედეგად ტერიტორია საკვები ნივთიერებების დეფიციტს განიცდის. ასეთ შემთხვევაში პირველი სახეობები ღარიბ ნიადაგს ამდიდრებს და სხვა სახეობების განვითარებას ხელს უწყობს. ჩვენ უკვე ვთქვით, რომ მოლუსკები აზოტფიქსაციის შედეგად წმ. ელენეს მთის გარშემო არსებულ უნაყოფო ნიადაგზე (ვულკანურ ველზე) სხვა მცენარეების კოლონიზაციას უწყობს ხელს. თეთრი აკაცია აზოტფიქსაციისთვის საჭირო ბაქტერიას ფესვებში ინახავს და ადრეული სუქცესიის განმავლობაში ნიადაგს აზოტით ამდიდრებს. ეს მოვლენა აშშ-ს სამხრეთით, აპალაჩის რეგიონში ხდება (ბორინგი და სვანკი 1984).

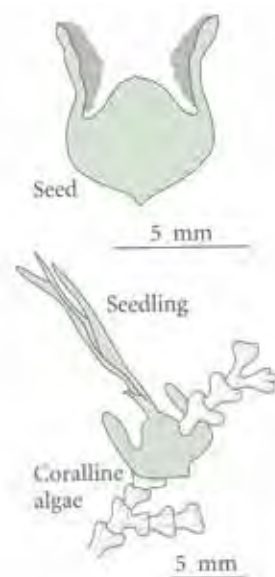
ნიადაგი ზღვის სისტემებში არ მუშავდება, მაგრამ ხელშეწყობა ხშირად გვხვდება, როდესაც ერთი სახეობა დასახლების ადგილების ხარისხს მეორე სახეობისთვის ამაღლებს. დინმა და ჰარდმა (1980) დელავარის ყურეში ექსპერიმენტულ პანელზე დაკვირვების შედეგად აღმოაჩინეს, რომ ჰიდროიდების არსებობა ტუნიცატეს-ების დასახლებას უწყობს ხელს, ხოლო ორივე მათგანი მიდიების გავრცელებას აჩქარებს. სამხრეთ კალიფორნიაში, სწრაფად მზარდი, ადრეული წყალმცენარეები მკვრივ დამცავ ფენას ქმნიან და ზამთრის ქარების შედეგად განადგურებული კელპ პლანტ-ების ხელახლა გაჩენას უწყობს ხელს. როდესაც ჰარისმა და სხეებმა (1984) ტერიტორია წყალმცენარეების ადრეული სუქცესიური სახეობებისგან განმინდეს, გავრცელებული სპოროფიტები თევზებმა მალევე მოსპეს. ტარნერმა (1983) აღმოაჩინა, რომ კლდიან, მიქცევა-მოქცევის ზონაში მდებარე საზოგადოებებში ფილოსპადიქსის გაჩენა ადრეულ სუქცესიურ წყალმცენარეებად ამოკიდებული, რომელსაც ფილოსპადიქსის თესლი ეკრობა და შემდეგ ნაყოფიერდება (სურ. 28.7). ამგვარი წყალმცენარეების არარსებობის შემთხვევაში ფილოსპადიქსი საზოგადოებაში შესვლას ვერ ახერხებს.

დათრგუნვა მაშინ გვხვდება, როდესაც ერთი სახეობის გაჩენას მეორის არსებობა ხელს უშლის. ეს პროცესი სახეობათა ჩანაცვლებასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. ახლად დარღვეულ ტერიტორიაზე სხვადასხვა სახეობა შეიძლება დასახლდეს, შემდეგ კი, ერთ-ერთი ასეთი სახეობა მეორეს დათრგუნავს. დათრგუნვა შეიძლება გამოიხატოს

უბრალოდ შეჭმაში, მეორე სახეობისთვის საჭირო რესურსის დონის შემცირებაში და ასევე შესაძლებელია პირდაპირი კონფლიქტი მოხდეს. რაც შეეხება სუქცესიას, კლიმაქსური სახეობები ადრეული ეტაპებისთვის დამახასიათებელ სახეობებს თრგუნავს და ამ უკანასკნელს კლიმაქსურ საზოგადოებაში შესვლა არ შეუძლია, გარდა ალელეების შემდგომი უახლოესი პერიოდისა.

სოუზამ (1979) სამხრეთ კალიფორნიის კლდიანი სანაპიროს მიქცევა-მოქცევის ზონაში მდებარე წყალმცენარეების საზოგადოებაში მომხდარი სუქცესია შეისწავლა და დათრგუნვის შესანიშნავი მაგალითიც მოგვცა. სამხრეთ კალიფორნიის სანაპირო ქვიშაქვის ველებით არის დაფარული და ახლომდებარე მდინარეებს ქვიშაქვა ოკეანეში ჩააქვს. ქვიშაქვაზე სხვადასხვა წყალმცენარეები და უძრავი უხერხემლო ცხოველები ბინადრობენ, რომლებიც თანასაზოგადოებებს ქმნიან. სოუზას კვლევის არეალში ანუ კალიფორნიაში, ელვუდის ბიჩთან ახლოს, ზამთრის ქარები ქვიშაქვის ლოდებს აბრუნებს და წყალმცენარეები თუ უხერხემლო ცხოველები იღუპებიან. ამოტრიალებული ლოდები დაუსახლებელ, კოლონიზაციისგან თავისუფალ ადგილებს აჩენს. ამ ადგილების ხელახლა კოლონიზაციის სუქცესიური მექანიზმები სოუზას კვლევის ძირითადი ობიექტი იყო.

სოუზას დაკვირვებით, ახლად გამოჩენილი ტერიტორიები მწვანე წყალმცენარე ლვა-მ დაიკავა. ლვა ტერიტორიებს სწრაფად იკავებს და სწრაფად იზრდება. ეს წყალმცენარე მთელი წლის განმავლობაში მრავლდება და ღია ტერიტორიების ხელახლა კოლონიზაცია სწრაფად შეუძლია. ახლად გამოჩენილი ზედაპირების კოლონიზაციას წითელი წყალმცენარის რამდენიმე სახეობაც ახდენს, თუმცა



სურ. 28.7. ფილოსპადიქსის თესლი ეკლებს საშუალებით წყალმცენარეების ზოგიერთ სახეობას ეკრობა და შემდეგ ნაყოფიერდება

ეს სახეობები შედარებით ნელა იზრდება და ამავე დროს მხოლოდ სეზონურად მრავლდება. აქედან გამომდინარე, ისინი ღვა-სთან კონკურენციაში მარცხდებიან. სოუზას აღმოჩენით, ვიდრე ღვა არ დაზიანდება, ის წყალმცენარეების სხვა სახეობებს თრგუნავს. საბოლოო ჯამში, რამდენიმე ფაქტორი დათრგუნვის ეფექტს ამცირებს, წითელი წყალმცენარეების სახეობები მაინც ჩნდება და უმეტეს შემთხვევაში ერთ-ერთი ამგვარი სახეობა (იგარტინა ცანალიცულატა) დომინანტურიც ხდება. დათრგუნვის ეფექტის შემამცირებელი ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ფაქტორი ის არის, რომ წყალმცენარე ღვა-ს კიბორჩხალა აცჰყვარაპსუს ცრასსიპეს ჭამს და მას ეს წყალმცენარეს სხვებს ურჩევნია. ღვა სუქცესიურ ცვლილებას გარკვეული დროის განმავლობაში თრგუნავს, ვინაიდან სხვა წყალმცენარეების დასახლებას ხელს უშლის, თუმცა შემდგომი აღელვება დათრგუნვის ეფექტს ამცირებს და სუქცესია ჩვეული მიმართულებით ხდება.

დათრგუნვის შედეგად საკმაოდ საინტერესო მდგომარეობა შეიძლება შეიქმნას, როდესაც ორ სახეობას შორის ურთიერთქმედება იმაზეა დამოკიდებული, თუ რომელი სახეობა იკიდებს ფეხს პირველად. გამრავლების სტადიები სასიცოცხლო ციკლის ყველაზე უფრო მგრძნობიარე ეტაპებია და ზოგჯერ არც ერთი სახეობას არ შეუძლია დასახლება, თუ მეორე სახეობის უფრო ძლიერი მოზრდილი წარმომადგენლები არსებობს. ასეთ დროს სუქცესიის მიმართულება უპირატესობაზეა დამოკიდებული. უპირატესობა თავის მხრივ საკმაოდ პირობითია და დამოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი სახეობა მიაღწევს პირველად დარღვეულ ტერიტორიას. უპირატესობა აღელვებული ტერიტორიის გარკვეული თვისებებიდან, მაგალითად ზომიდან, მდებარეობიდან, სეზონიდან და ა.შ. შეიძლება გამომდინარეობდეს. ასეთი შემთხვევა სამხრეთ ავსტრალიის დინების ქვედა ზონაში გვხვდება, სადაც ბრყოზოან-ები ტუნიცატე-ების და ღრუბელების გავრცელებას ხელს უშლიან. ბრყოზოან-ები ძალიან კარგად ვრცელდებიან, ამიტომ ზემოთ აღწერილი შემთხვევა უფრო პატარა, იზოლირებულ სუბსტრატებზე გვხვდება.

შემწყნარებლობა არის მდგომარეობა, როდესაც სახეობებს ახლად გამოჩენილ გავრცელების არეალში შესვლის და მასზე ფეხის მოკიდების თანაბარი შესაძლებლობა აქვთ. შემდგომი მიმდევრობა კოლონისტების კონკურენტუნარიანობაზეა დამოკიდებული. ადრეულ ეტაპებზე სუსტი კონკურენტები დომინირებენ, რომელთა სიცოცხლის ხანგრძლივობა ნაკლებია. კლიმაქსური სახეობები ძლიერი კონკურენტია, თუმცა უფრო ნელა იზრდება და მიმდევრობაში მათი უპირატესობა მხოლოდ მაშინ გამოიკვეთება, როდესაც სხვა სახეობები გაიზრდება და გამრავლდება. ადრეული სუქცესიური სახეობების ხელშეწყობა შემდგომ კოლონისტებზე დადებით ზეგავლენას, ხოლო დათრგუნვა უარყოფით

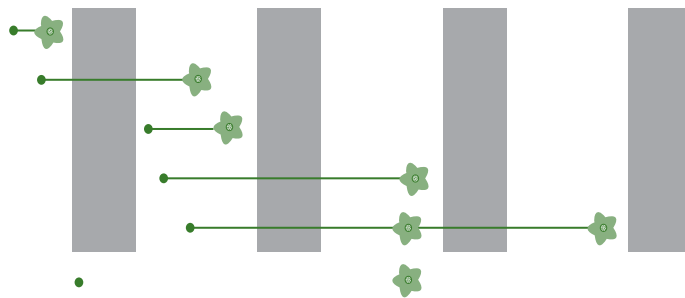
ზეგავლენას ახდენს. რაც შეეხება შემწყნარებლობას, ადრეული სახეობები მომდევნო სახეობების ზრდასა და გამრავლებაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს.

სუქცესიის განმავლობაში ერთი სახეობის მეორეთი ჩანაცვლება კონკურენციის მაგალითია (იხ. თავი 21). ტილმანის რესურსის შეფარდების ჰიპოთეზა (1984, 1985, 1986, 1990; იხ. პარაგრაფი 21.9) ხსნის, თუ როგორ იწვევს სუქცესიურ ცვლილებას კონკურენცია. ტილმანის მოდელის მიხედვით, მცენარეები სინათლისა და აზოტისამგვარი საკვები ნივთიერებისთვის კონკურენციაში შედის. ამ ორი რესურსისთვის არსებული კონკურენციის შედეგი გარკვეულ დროს მცენარეთა რაიმე სახეობების დომინანტურობას იწვევს. რესურსების მთლიანი რაოდენობა ამ ორი რესურსის შეფარდების სახით შეგვიძლია წარმოვადგინოთ და ის დროთა განმავლობაში იცვლება, ვინაიდან თანასაზოგადოებაში არსებული მცენარეები მოქმედებს. რესურსის დონის ცვლილება კონკურენტული ურთიერთქმედებების შედეგს ცვლის და საზოგადოების ცვლილებას იწვევს. მაგალითად, ადრეული სუქცესიის განმავლობაში, როდესაც თანასაზოგადოებაში მხოლოდ მცირე რაოდენობის მცენარე შედის, ჩრდილი ნაკლებია და ნიადაგიც საკვებ ნივთიერებებს მცირე რაოდენობით შეიცავს. აქედან გამომდინარე, მიმდევრობის ადრეულ ეტაპზე ის სახეობები მოიკიდებს ფეხს, რომელსაც საკვები ნივთიერებების ნაკლები რაოდენობა სჭირდება და სინათლესაც უკეთესად ეგუება. ადრეული სუქცესიური სახეობების ზრდა გარემოზე ორი სახის ზეგავლენას ახდენს: ნიადაგში შემავალი საკვები ნივთიერებების რაოდენობა იზრდება და ნიადაგის ზედაპირს მეტი ჩრდილი ეცემა. ასეთი ცვლილებების შემდეგ, სინათლის ნაკლებად მოყვარული და უფრო დიდი რაოდენობით საკვები ნივთიერების მომხმარებელი სახეობები ადრეულ სუქცესიურ მცენარეებს დაძლევენ და საბოლოო ჯამში დომინანტური გახდება. ახალი მცენარეები თავის მხრივ გარემოს კვლავ შეცვლის და თვითონაც ნაკლებად კონკურენტული გახდება. კონკურენციის ზემოთ აღწერილი მოდელები ჰასტონმა და სმიტმა (1987) შეიმუშავეს.

28.5. სუქცესია კველ ველაგზე და ყინულოვან არაეპში გამოხატავს სერიოზის განვითარებას

კონელის და სლეიტერის სამივე მექანიზმი, კერძოდ ხელშეწყობა, დათრგუნვა და კონკურენცია (სახეობათა ჩანაცვლება), სუქცესიური სახეობების სასიცოცხლო ციკლის თვისებებთან ერთად ყველა მიმდევრობაში მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს. ამ მექანიზმების მნიშვნელობა ჩრდილოეთ კაროლინის ძველ ველებსა და ალიასკას მყინვარებში მომხდარ სუქცესიაზე დაკვირვებისას ნათლად იკვეთება.

სურ. 28.8. მცენარეთა ხუთი ადრეული სუქცესიური სახეობის სასიცოცხლო ციკლის სქემატური მიმოხილვა. სახეობები ჩრდილოეთ კაროლინის მიტოვებულ ველებში სახლდება.



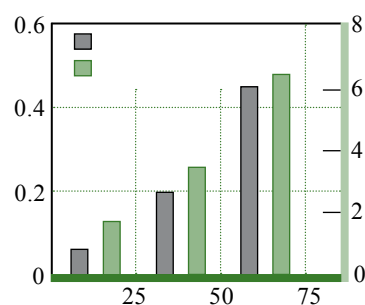
სუქცესია ძველ ველში

ჩრდილოეთ კაროლინის პიდმონტის რეგიონში მდებარე ძველ ველებზე მომხდარი მცენარეთა სუქცესიის ადრეული ეტაპები (სურ. 28.2) ასახავს, თუ როგორ ერთიანდება სუქცესიის მექანიზმები გარკვეულ მიმდევრობაში (ოსტინგი 1942, კივერი 1950, მონკი და გაბრიელსონი 1985). ძველი ველის სუქცესიის პირველი 3-4 წლის განმავლობაში, სახეობათა მცირე რაოდენობა დომინირებს და ისინი ერთმანეთს სწრაფად ცვლიან. ეს სახეობებია: ცვრიანა, ჰორსენედე, რაგნედე, ასტრა და ბრომსედგე. სახეობის სასიცოცხლო ციკლის სუქცესიაში მის ადგილმდებარეობას განსაზღვრავს (სურ. 28.8). ცვრიანა სწრაფად მზარდი ერთწლიანი მცენარეა და ველის მიტოვების წლის განმავლობაში ყველაზე უფრო ხშირად გვხვდება. ჰორსენედე ზამთრის ერთწლიანი მცენარეა, რომლის თესლი შემოდგომაზე ნაყოფიერდება. ზამთრის განმავლობაში ეს მცენარე ფოთლების პატარა როზეტის სახით არსებობს და ზაფხულში ყვავის. ჰორსენედე სწრაფად ვრცელდება, ამიტომ ის ერთი წლის ასაკის ველებში დომინანტურია. მიუხედავად ამისა, ჰორსენედე-ის აღმოცენებისთვის მზის სინათლე საჭირო, ამიტომ მას ჩრდილამტანი სახეობები მალევე ცვლის. რაგნედე ზაფხულის ერთწლიანი მცენარეა, მისი თესლი ადრეულ გაზაფხულზე ნაყოფიერდება და გვიან ზაფხულში ყვავის. ეს სახეობა შემოდგომაზე მოხნულ ველში პირველი ზაფხულის განმავლობაში მომხდარი სუქცესიისას არის დომინანტური. ასტრა და ბრომსედგე ორწლიანი მცენარეებია. ისინი გაზაფხულზე და ადრეულ ზაფხულში აღმოცენდებიან, ზამთრის განმავლობაში პატარა მცენარეების სახით არსებობენ, ხოლო ყვავილობა მეორე შემოდგომაზე უწევთ. ბრომსედგე მეორე შემოდგომაზე ყვავის.

ჰორსენედე და რაგნედე სახეობები თესლს კარგად ავრცელებს და ახალგაზრდობის განმავლობაში გვალვას კარგად უძლებს. ეს თვისებები განმედილ ველებზე გავრცელების კარგ შესაძლებლობას იძლევა და აღნიშნული სახეობები შთამომავლობას კონკურენტების გაჩენამდე წარმოქმნის. ჰორსენედე-ის ფესვების ლპობა მცენარის აღმოცენებას

ხელს უშლის და ასეთი თვითდათრგუნვა, რომლის ფუნქცია და მიზეზი დადგენილი არ არის, მიმდევრობაში მის სიცოცხლეს ამოკლებს. თვითდათრგუნვა შესაძლოა სხვა პირობებთან ადაპტირებით იყოს გამოწვეული, რაც სუქცესიის პირველი წლის განმავლობაში ჰორსენედე-ის სიცოცხლისუნარიანობას ამალვებს. შესაძლოა, გაგიჩნდეთ მოსაზრება, რომ თუ ჰორსენედე-ს მეორე წლის განმავლობაში სიცოცხლის ნაკლები შანსი გააჩნია, რაც უფრო ძლიერი კონკურენტების შემოსვლით არის გამოწვეული, მაშინ თვითდათრგუნვა მასზე ნაკლებად უარყოფით ზეგავლენას მოახდენს. სუქცესიის ადრეულ ეტაპებზე თვითდათრგუნვა ჩვეულებრივი მოვლენაა (რაისი 1984).

ასტრა განმედილ ველზე კარგად იკიდებს ფეხს, თუმცა ნელა იზრდება და მეორე წლამდე გავრცელების არეალში დომინანტური არ არის. ასტრის პირველ წარმომადგენლებს მზის სინათლე უყვარს, ხოლო მოზრდილი მცენარეები შთამომავლობას, რომელიც ჩრდილამტანი არ არის, ჩრდილავს და მის არსებობას ხელს უშლის. გარდა ამისა, ასტრები ნიადაგის ტენიანობისთვის კონკურენციაში ბრომსედგე-თან მარცხდება. კივერმა (1950) დაახლოებით 1 მეტრი რადიუსის წრიული ტერიტორია გამოყო და ასტრის თესლი სხვადასხვა მანძილზე ჩაყარა. 2 თვის შემდეგ ბრომსედგე მცენარეებიდან



სურ. 28.9. ასტრის ზრდის (მშრალი წონის) და ნიადაგში წყლის შემცველობის დამოკიდებულება ძველ ველში გავრცელებული ბრომსედგე მცენარეებიდან დაშორებაზე

13, 38 და 63 სმ მანძილზე დათესილი ასტრების მშ-რალი წონა საშუალოდ 0,06, 0,2 და 0,46 გრამი გახდა. ნიადაგის ტენიანობა იგივე მანძილზე ნიადაგის 100 გრამზე 1,7, 3,5 და 6,4 გრამი იყო (სურ. 28.9).

პიდმონტში მომხდარი ადრეული სუქცესია ცხადყოფს, რომ კონკურენციის შედეგად ჩანაცვლება და დათრგუნვა მნიშვნელოვანი მოვლენაა. გვიანი სუქცესიური მცენარეები ფეხის მოკიდებას ვერ მოახერხებს, თუ ადრეული კოლონიზატორები მათ წინ არ უსწრებს და ეს მოვლენა ხელშეწყობის კარგი მაგალითია. ჯ. მაკკორმიკმა სამხრეთ-აღმოსავლეთ პენსილვანიის ძველ ველზე ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგად დაადგინა, რომ ადრეული სუქცესიური მცენარეების მოწყვეტის შემდეგ გვიანი სუქცესიური მცენარეები კვლავ განაგრძობს საცდელ ტერიტორიაზე არსებობას. სავარაუდოდ, მიწის დამუშავება ნიადაგში საკვები ნივთიერებების რაოდენობას და ტენის შენარჩუნების უნარს საკმარისად არ ცვლის, რათა მიმდევრობის უმეტესმა სახეობამ ფეხი მოიკიდოს. ხელშეწყობა პირველადი სუქცესიის განმავლობაში ბევრად უფრო შესამჩნევია.

სუქცესია ყინულის დნობის არეალში

ალიასკაში, გლასიერ ბეიში, ყინულის სწრაფად დნობის შედეგად (სურ. 28.10) ვრცელი ტერიტორიები გამოჩნდა და პირველადი სუქცესია დაიწყო. ამ ტერიტორიაზე მომხდარი სუქცესიის კვლევამ ხელშეწყობასა და დათრგუნვასთან ერთად სასიცოცხლო ციკლის თვისებების პირდაპირი ექსპერიმენტული ანალიზის საშუალება მოგვცა.

გლასიერ ბეიში მომხდარი სუქცესია ოთხი ეტაპისგან შედგება:

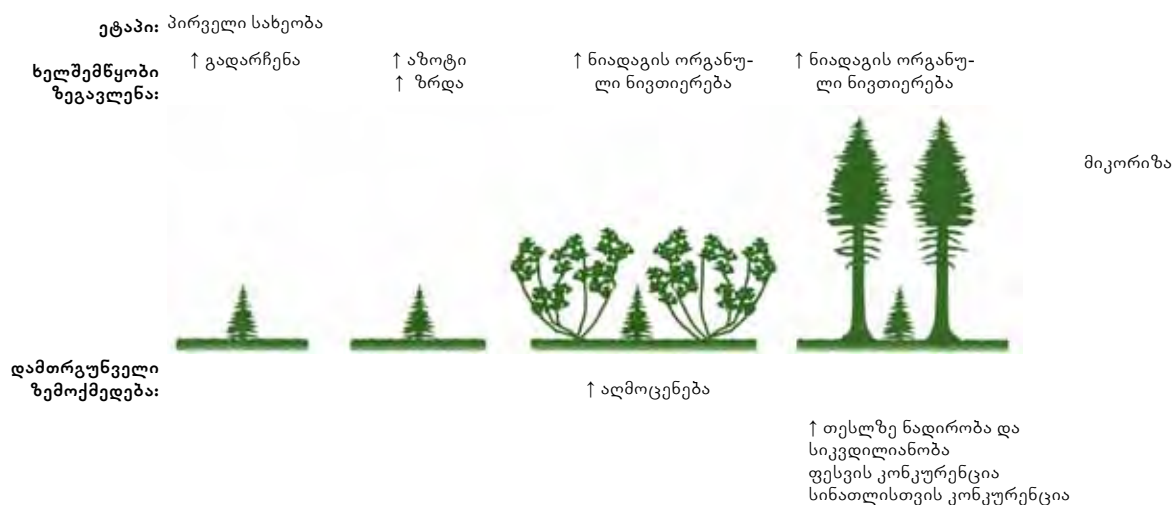
1. პირველი ეტაპი ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებისგან, ლიქენებისგან, ლივერწორტ-ებისგან, ნაირბალახეულისგან, გაბნეული ტირიფებისგან, ალვის ხეებისგან, ნაძვებისგან და ჯუჯა ბუჩქებისგან (რყას დრუმმონდის) შედგება. ჯუჯა ბუჩქებს აზოტფიქსაციის უნარი აქვთ.
2. მეორე ეტაპი რყას-ების სქელი ფენის ჩამოყალიბებით ხასიათდება და ამავე დროს რამდენიმე ტირიფი, ალვის ხე, ნაძვი და მურყანი გვხვდება. ხეები დნობიდან დაახლოებით 30 წლის განმავლობაში იზრდება. ამ ეტაპებს რყას-ების ეწოდება.
3. მესამე ეტაპი დაახლოებით 50 წლის შემდეგ იწყება, ამ დროს მურყანი (ლნუს სინუატა) დომინირებს და მას მურყნის ეტაპი ეწოდება.
4. ნაძვების კლიმაქსური ეტაპი დაახლოებით 100 წლის შემდეგ იწყება

ნელა მზარდი ნაძვი სუქცესიის ყველა ეტაპზე გვხვდება, თუმცა მურყნის ეტაპამდე ის ზრდას განაგრძობს.

გლასიერ ბეის პირველი ეტაპიდან ნაძვის საზოგადოების ჩამოყალიბება რყას-ების გავრცელების შედეგად ნიადაგის აზოტით გამდიდრების შედეგია. რყას-ებს აზოტფიქსაციის უნარი გააჩნია და მომდევნო ეტაპების შემოსვლას ხელს უწყობს. ერთი დომინანტური სახეობის მეორეთი შეცვლა კონკურენტული ჩანაცვლების შედეგია, რაც თავის მხრივ მომდევნო სახეობების უფრო დიდი ზომითა და სიცოცხლის ხანგრძლივობით არის გამოწვეული. მურყანი რყას-ებზე და ამ ეტაპზე გავრცელებულ ყველა სხვა სახეობაზე მაღალი იზრდება და უფრო დიდხანს ცოცხლობს. აქედან გამომდინარე, მურყანი რყას-ების საზოგადოებას დაძლევა, ქმნის რა ჩრდილს და ამ სახეობისთვის საჭირო გარემო პირობებს აუარესებს. ნაძვი მურყანზე უფრო მაღალი იზრდება და დიდხანს ცოცხლობს, შესაბამისად ის მურყანს ნელ-ნელა ავიწროებს და საზოგადოებაში დომინანტური ხდება. ფ.ს. ჩაპინმა და სხვებმა (1994) ზემოთ მოყვანილი მოსაზრებების სისწორის შემოწმებისთვის 1987-დან 1989 წლამდე სავსე და ლაბორატორული ექსპერიმენტები ჩატარეს. მათ შეამოწმეს იყო თუ არა ნაძვის გავრცელება ადრეულ სუქცესიურ ეტაპებზე აზოტფიქსაციის უნარის მქონე რყას-ების არსებობით გამოწვეული



სურ. 28.10. ალიასკაში, ჩრდილოეთ ტონგასის ნაციონალურ ტყეში ყინულის დნობის შედეგად ველი ჩნდება.



სურ. 28.11. დიაგრამაზე გამოსახულია ალიასკაში, გლასიერ ბეიში მომხდარი ადრეული სუქცესიური ეტაპების ზეგავლენა ნაძვის გავრცელებაზე. ნაძვის თესლის ზრდა სამივე ადრეულ სუქცესიურ ეტაპზე ითრგუნება, თუმცა უკვე ჩამოყალიბებული ამონაზარდის ზრდას და გადარჩენას ხელი ეწყობა. ადრეულ ეტაპზე ნაძვის მხოლოდ მცირე რაოდენობით ამონაზარდი გვაქვს, თუმცა მათი გადარჩენის ალბათობა მაღალია. რყას-ების და მურყნის აქტიურობის შედეგად ნიადაში აზოტის რაოდენობა იზრდება

და ჰქონდათ თუ არა დიდი მნიშვნელობა გლასიერ ბეიში მომხდარი პირველადი სუქცესიისთვის სხვა ფაქტორებს, მაგალითად სასიცოცხლო ციკლისთვის.

ჩაპინის და მისი კოლეგების აღმოჩენით, ხელშეწყობი და დამთრგუნველი ზეგავლენების, ასევე სუქცესიური სახეობების სასიცოცხლო ციკლისთვის მნიშვნელოვანი როლი ნაკრები გლასიერ ბეიში მომხდარ სუქცესიას განაპირობებს (სურ. 28.11). პირველი სახეობებიდან რყას-ებზე და შემდეგ მურყანზე და ნაძვზე გადასვლას ორი მიზეზი უშლის ხელს. პირველი მიზეზი ის არის, რომ მურყანი და ნაძვი ძნელად ვრცელდება, რაც თავის მხრივ თესლის სიმძიმით და პირველი სახეობების თუ რყას-ების არეალების მცირე რაოდენობის არეალთან სიახლოვეთ არის გამოწვეული, საიდანაც მურყანის და ნაძვის გავრცელების ტერიტორიები მოშორებულია. მკვლევარებმა პირველი სახეობების და რყას-ების გავრცელების არეალები 1,5მ² ფართობის კვადრატულ ნაწილებად დაყვეს, რათა ქარის საშუალებით შემოტანილი თესლები აღენუსხათ. გარდა ამისა, მათ მურყანისა და ნაძვის ტერიტორიაზე არსებული ვეგეტაციის ქვემოთ 0,134მ² ფართობის პლასტმასის ქვესადგამებიც დაამონტაჟეს, რათა ამ მცენარეებიდან ჩამოცვენილი თესლი შეეგროვებინათ. ექსპერიმენტი 1987-1988 წლებში ჩატარდა და აღმოჩნდა, რომ პირველი სახეობების და რყას-ის ტერიტორიებზე ნაძვის თესლი საერთოდ არ მოხვედრილა, ხოლო მურყანის თესლის რაოდენობა ძალიან მცირე იყო. მიუხედავად ამისა, პირველ ეტაპზე ნაძ-

ვის თესლი მაინც განიბნევა და მისი გადარჩენის ალბათობა საკმაოდ მაღალია.

გლასიერ ბეიში მომხდარი სუქცესიური გადასვლის წინააღმდეგ მეორე ფაქტორიც მოქმედებს და ეს არის მურყანისა და ნაძვის გამრავლების დათრგუნვა პირველი სახეობების და რყას-ების ტერიტორიებზე. ნიადაგის ანალიზის შედეგად გამოჩნდა, რომ სუქცესიის ოთხი ეტაპის განმავლობაში აზოტის, ორგანული ნივთიერებების და წყლის რაოდენობა ნიადაგში გაიზარდა. ადრეულ სუქცესიურ ეტაპებზე ნაძვისა და მურყანის ზრდას ხელი ეწყობა, თუმცა პირველი სახეობების და რყას-ების ტერიტორიები ნაძვის ზრდასა და გადარჩენაზე უარყოფით ზეგავლენას ახდენენ, ხდება თესლზე ნადირობა და საბოლოო ჯამში ორივე სახეობა (ნაძვი და მურყანი) ითრგუნება. გარდა ამისა, მურყანის ეტაპზე მურყანი და ნაძვი სინათლისა და ნიადაგის საკვები ნივთიერებისთვის იბრძვის, თუმცა ამ ეტაპზე ნიადაგის უკეთესი პირობების გამო ნაძვი მურყანს დაძლევა. მაშასადამე, ადრეულ სუქცესიურ ეტაპებზე ნაძვი ვრცელდება და მისი ამთვისების გარეშე ნაძვნარზე გადასვლა ვერ მოხერხდება.

28.6. სუქცესიის ანალიტიკური მოდელი-ბი დაყვარებულია ტრანზიციუზა ერთი სუქცესიული ფაზიდან მომდევნო

ეკოსისტემის ნაწილებს შორის ელემენტის გადასვლის მოდელი ეკოსისტემის რეგულაციის თეორიის საფუძველია (იხ. პარაგრაფი 13). პოპულაციის

		O	A	B
N_O	O	P_{OO}	P_{AO}	P_{BO}
N_A	A	P_{OA}	P_{AA}	P_{BA}
N_B	B	P_{OB}	P_{AB}	P_{BB}

სურ. 28.12. მდგომარეობის N ვექტორის გადასვლის ალბათობების P მატრიცა სისტემაში, რომელშიც ორი სახეობა (A და B) ცარიელ სივრცეს (O) იკავებს ან ერთმანეთს ცვლის. ღია სივრცის გაჩენა ინდივიდების სიკვდილიანობით არის გამოწვეული. მდგომარეობის ვექტორში შესული რიცხვები t დროს თითოეული მდგომარეობის ფარდობითი პროპორციას ასახავენ, ხოლო გადასვლის მატრიცაში შემავალი რიცხვები ერთი მდგომარეობის მეორეთი შეცვლის ალბათობაზე მიუთითებს.

ზრდისა და რეგულირების შესახებ არსებულ მოსაზრებებს მათემატიკური ფორმულები ამყარებს, რომელთა საშუალებით მეცნიერები იდეალიზირებული პოპულაციების დინამიკას სწავლობენ. სუქცესიის გააზრება ბუნებრივი სუქცესიური პროცესების სუქცესიის ანალიტიკურ მოდელებთან შედარების საშუალებითაც შეიძლება. ამგვარი მოდელები, უმეტეს შემთხვევაში, სუქცესიის განმავლობაში საზოგადოებებს შორის გადასვლის ალბათობებს ასახავს. მოდით, ერთ-ერთი მოდელის თვისებები და გამოყენების არეალი შევისწავლოთ.

სხვადასხვა სახეობათა ინდივიდები სუქცესიის განმავლობაში ყალიბდება, იზრდება, მრავლდება და კვდება. მკვდარ ინდივიდებს იგივე ან სხვა სახეობის ახალი ინდივიდები ცვლიან. სისტემის დროში ცვლილება ერთი მდგომარეობიდან მეორეში გადასვლის სახით შეგვიძლია წარმოვადგინოთ, ხოლო თითოეულ გადასვლას გარკვეული ალბათობა გააჩნია. დავუშვათ, ღია სივრცის მდგომარეობა O სიმბოლოთი აღვნიშნოთ, ხოლო სისტემაში რამდენიმე სახეობის ინდივიდების არსებობის მდგომარეობას A , B და ა.შ. ვუწოდოთ. მცენარეების მაგვარი უძრავი ორგანიზმების შემთხვევაში, რაიმე ადგილი ან დაუსახლებელია (O) ან რაიმე, და ა.შ. სახეობით არის დასახლებული. სახეობის ინდივიდის სიკვდილი $A \rightarrow O$ გადასვლაა, ხოლო სახეობის ინდივიდის სახეობის ინდივიდით ჩანაცვლება $B \rightarrow A$ გადასვლა იქნება. თითოეულ გადასვლას გარკვეული ალბათობა (P_{AO} , P_{BA}) გააჩნია. ასეთი სისტემა გადასვლების ალბათობების მატრიცის საშუალებით შეგვიძლია ჩავწეროთ, რომელსაც სიმბოლოთი აღვნიშნავთ (სურ. 28.12) (P_{OO} , P_{AA} და სიმბოლოები აღვნიშნავენ ალბათობას, რომ მდგომარეობა რაღაც დროის განმავლობაში არ იცვლება).

აღწერილი მოდელი სუქცესიის მარკოვის პროცესის სახით წარმოადგენს (ანდრეი მარკოვი რუსი მათემატიკოსი იყო, რომელმაც თეორია 1920-იანი წლების დასაწყისში შექმნა). მარკოვის პროცესში გარკვეული მდგომარეობის შექმნის ალბათობა

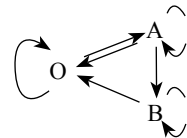
მხოლოდ სისტემის არსებულ მდგომარეობაზეა დამოკიდებული და არა ამ მდგომარეობამდე მისვლის ტრაექტორიაზე. სისტემის მდგომარეობა t დროს ერთსეტიანი მატრიცით აღინიშნება, რომელსაც სხვადასხვა O , A , B ..., მდგომარეობების ფარდობითი პროპორციების მდგომარეობის ვექტორი ეწოდება და თითოეული პროპორცია N_O , N_A ..., სიმბოლოთი აღინიშნება (იხ. სურ. 28.12.). თუ დავუშვებთ, რომ დროის სხვადასხვა პერიოდში გადასვლის ალბათობები არ იცვლება, მაშინ სისტემის მდგომარეობა $t + 1$ დროს არის:

$$PN(t) = N(t + 1)$$

ახალი $N(t + 1)$ მდგომარეობის გადასვლის მატრიცაზე გამრავლებით სისტემის მდგომარეობას $t + 2$ დროს მივიღებთ და ეს იქნება $[PN(t + 1) = N(t + 2)]$.

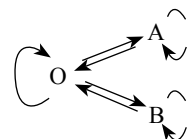
	O	A	B
O	+	+	+
A	+	+	0
B	0	+	+

(ა)



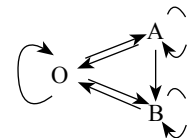
	O	A	B
O	+	+	+
A	+	+	0
B	+	0	+

(ბ)



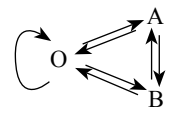
	O	A	B
O	+	+	+
A	+	+	0
B	+	+	+

(გ)



	O	A	B
O	+	+	+
A	+	0	+
B	+	+	0

(დ)



სურ. 28.13. სუქცესიური სისტემები ხელშეწყობის, დათრგუნვის, შემწყნარებლობის და სახეობათა შორის ურთიერთქმედების ციკლური მოდელების თანახმად მოქმედებს და სურათზე გადასვლის ალბათობებია გამოსახული. პლიუს ნიშანი გადასვლის შესაძლებლობაზე მიუთითებს, ხოლო ნული გადასვლის შეუძლებლობას ასახავს. ა) მხოლოდ სახეობას შეუძლია ცარიელი ტერიტორიის კოლონიზაცია. სახეობა სახეობას ხელს უწყობს. თუ სახეობა არსებობს, მაშინ შემდეგი მდგომარეობა ან იქნება. ბ) ცარიელი ტერიტორიის კოლონიზაცია და სახეობებს შეუძლიათ. როდესაც სახეობა არსებობს, ის სახეობას თრგუნავს და პირიქით. გ) ცარიელი ტერიტორიის კოლონიზაცია და სახეობებს შეუძლიათ და ისინი თანაცხოვრებასაც ახერხებენ. დ) ცარიელი ტერიტორიის კოლონიზაცია და სახეობებს შეუძლიათ. თუ სახეობა ცარიელ ტერიტორიაზე პირველად ხვდება, ის სახეობას ხელს უწყობს, თუმცა სახეობა საკუთარ თავს თრგუნავს. თუ სახეობა ცარიელ ტერიტორიაზე პირველად ხვდება, მაშინ ის სახეობას ხელს უწყობს და საკუთარ თავს თრგუნავს.

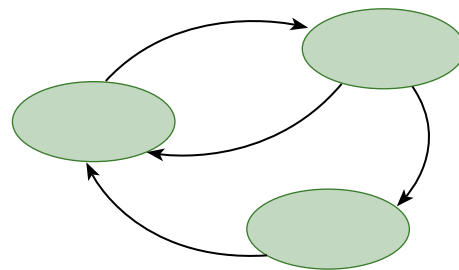
მატრიცული ოპერაციები ლიუის-ლესლის მატრიცის დახმარებით პოპულაციათა ზრდის გამოსახვას გაეს (იხ. პარაგრაფი 15). ასეთი იტერაციული პროცესი გარკვეულ პირობებში ვექტორს მოგვცემს, რომელსაც მდგრადი მდგომარეობის ვექტორი ეწოდება და გარდაქმნის მატრიცაზე შემდგომი გამრავლებისას არ იცვლება.

28.13 სურათზე გამოსახულია საზოგადოების გადასვლის მატრიცების ოთხი მაგალითი. პირველ სამ პანელზე ნაჩვენებია კონელის და სლევტიერის ხელშეწყობის, დათრგუნვის და შემწყნარებლობის სუქცესიური მოდელები. მეოთხე პანელზე ციკლური სუქცესიის გამომწვევი მდგომარეობაა გამოსახული (პარაგრაფი 28.7). გადასვლის რეალურ ალბათობებზე მსჯელობიდან არ გადავუხვევთ, ვინაიდან ჩვენი მიზანი საზოგადოების დროში ცვლილების ზოგადი სტრუქტურის ჩვენებაა. მატრიცის დადებითი ნიშანი მიუთითებს, რომ რაიმე გადასვლა შესაძლებელია, ხოლო ნული გადასვლის შეუძლებლობას ასახავს (ანუ გადასვლის ალბათობა 0-ის ტოლია). მდგომარეობათა წონასწორული სიხშირეები გადასვლის ალბათობების საშუალებით განისაზღვრება, ხოლო მათი გამოთვლა ანალიტიკურად ხდება (ჰორნი 1975).

გადასვლის მატრიცა ბუნებას საკმაოდ ამარტივებს. სისტემები ცალკეულ ერთეულებად იყოფიან, რომლებიც ინდივიდებს ან გავრცელების არეალებს შეესაბამებიან. გადასვლის მატრიცები სეზონთან, ადგილმდებარეობის ასაკთან და სხვა ფაქტორებთან ერთად იცვლება (ლიპე და სხვები 1985). გადასვლის ალბათობაზე წინა გადასვლებიც ახდენს ზეგავლენას. მოდით, ვნახოთ, თუ როგორ გამოიყენება მარკოვის მოდელი უდაბნოს მარტივი საზოგადოებისთვის და ტყის უფრო რთული საზოგადოებისთვის.

მარკოვის დინამიკა უდაბნოს მცენარეთა თანასაზოგადოებაში

ჯ.რ. მაკალიფმა მარკოვის მოდელი დეიტლენდში და არიზონაში, იუმა კაუნტიში მდებარე სან ლუისის



სურ. 28.14. არიზონას უდაბნოების არრეა-მბროსია თანასაზოგადოებების სამ მდგომარეობას შორის კავშირის დიაგრამა. ღია

ადგილები შესაძლოა დაიკავოს *Ambrosia*-მ, მაგრამ არა *Larrea*-მ. ეს სურათი 28.13 სურათის ა) პანელს შეადარეთ, რათა საზოგადოებაში მომხდარი ხელშეწყობის შესაძლო მნიშვნელობა შეაფასოთ.

უდაბნოს მცენარეთა საზოგადოებების კვლევისთვის გამოიყენა (მაკალიფი 1988). ორივე ზემოთხსენებულ ტერიტორიაზე ღია უდაბნო დომინირებს (დეიტლენდში საფარი 12%-ზე ნაკლებია, ხოლო სან ლუისში საფარის პროცენტული მაჩვენებელი 6%-ს არ აღემატება). ორივე ტერიტორიაზე დომინირებს უდაბნოს ბუჩქების სახეობები არრეა ტრიდენტატა და მბროსია დუმოსა. მაკალიფის აღმოჩენით, არრეა-ს გავრცელება მბროსია-ზეა დამოკიდებული და თითქმის ყველა ახალგაზრდა არრეა ფესვს უფრო მოზრდილი *Ambrosia*-ს საფარსკეპმ იდგამს. უფრო მეტიც, ახალგაზრდა *Larrea*-ს პროპორციული რაოდენობის გაზრდა მბროსია-ს სიკვდილიანობას უკავშირდება და ეს მოვლენა ხელშეწყობის ალბათობაზე მიუთითებს. 28.14 სურათზე გამოსახულია მაკალიფის სისტემაში დომინანტურ ღია ადგილებსა და *Larrea-Ambrosia*-ს გავრცელების ადგილებს შორის არსებული ჰიპოთეტური დინამიკა.

მაკალიფმა მარტივი საზოგადოების დინამიკის შესწავლისთვის მცენარეთა სიხშირის, სიკვდილიანობის, ხეთა ღებობის და ხელახლა გარავლების შესახებ არსებული ინფორმაცია გამოიყენა და მარკოვის გადასვლის მატრიცისთვის გადასვლის ალბათობები გამოთვალა (ცხრილი 28.3). როგორც უკვე აღვნიშნეთ, გადასვლის ალბათობის გამოთვლა სისტემის გამარტივებას იწვევს. მაგალითად, მაკალიფის საზოგადოებებში მბროსია-ს

ცხრილი 28-3

არიზონას უდაბნოს ორი საზოგადოების გადასვლის მატრიცები

მომავალი მდგომარეობა	არსებული მდგომარეობა					
	დეიტლენდი			სან ლუისი		
	ღია	Ambrosia	Larrea	ღია	Ambrosia	Larrea
ღია	0.998	0.028	0.00012	0.998	0.031	0.0016
Ambrosia	0.0016	0.917	0.00030	0.0013	0.968	0.00
Larrea	0.00012	0.00	0.999	0.00016	0.00058	0.984

ცხრილი 28-4 სამი მდგომარეობის (ღია ადგილის, მბროსია-ის დომინანტურობის და Larrea-ს დომინანტურობის) შექმნის ფარდობითი სიხშირეების შედარება. სიხშირეების პროგნოზი არიზონაში მდებარე უდაბნოს საზოგადოებების მარკოვისეული ანალიზით ხდება.

საფარის სახეობა	დეიტლენდი	სან ლუისი		
	რეალობა	პროგნოზი	რეალობა	პროგნოზი
ღია	0.883	0.814	0.947	0.865
Ambrosia	0.057	0.046	0.025	0.036
Larrea	0.059	0.139	0.028	0.099

ჩანაცვლებას მის საფარსქვეშ მზარდი არრეა-თი შესაძლოა ათწლეულები დასჭირდეს და აქედან გამომდინარე, წლიდან წლამდე არსებული გადასვლის ალბათობები სისტემას ვერ დაახასიათებს. 1 ან 2 წლის ასაკის მცენარეების სიკვდილიანობის ტემპი Larrea-ს შემთხვევაში საკმაოდ მცირეა, ამიტომ მაკალიფმა დაუშვა, რომ Ambrosia-ს ქვემოთ Larrea-ს გაჩენა აუცილებლად გამოიწვევს Ambrosia-ს ჩანაცვლებას. მაკალიფმა სისტემის ბუნების ისტორიის შესახებ შეძენილი ცოდნის დახმარებით სხვა დაშვებებიც გააკეთა და კვლევის თითოეული ადგილისთვის გადასვლის მატრიცა ააგო.

გადასვლის ალბათობა საზოგადოების დინამიკის შესახებ ბევრ ინფორმაციას გვაძლევს. დეიტლენდისა და სან ლუისის საკვლევი ტერიტორიების გადასვლის მატრიცის დიაგონალებზე საკმაოდ მაღალი ალბათობებია (0,9-ზე მეტი). ეს ნიშნავს, რომ ამ საზოგადოებების ცვლილების ტემპი ძალიან დაბალია. დროის ერთი პერიოდიდან მეორეზე გადასვლისას ბევრი არაფერი ხდება ანუ ღია ადგილების კოლონიზაციას ან ერთი სახეობის მეორეთი ჩანაცვლებას ადგილი არ აქვს. ღია ადგილიდან მბროსიაზე გადასვლის ალბათობა ღია ადგილიდან Larrea-ზე გადასვლის ალბათობაზე მეტია, ვინაიდან მბროსია

აშკარად ხელს უწყობს Larrea-ს. Ambrosia-დან Larrea-ზე გადასვლის ალბათობა უმნიშვნელოა.

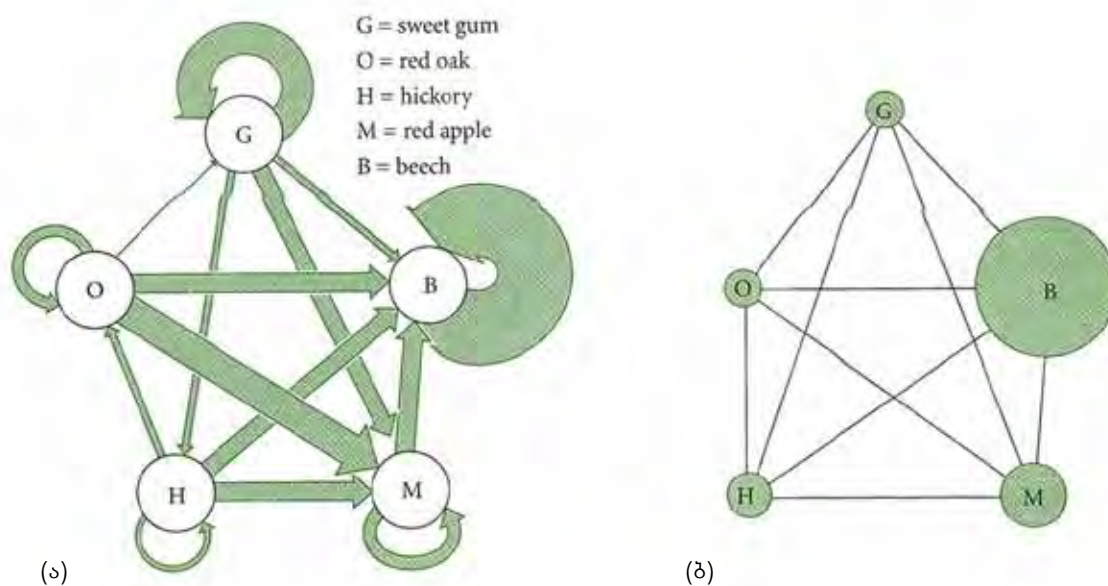
მაკალიფმა სისტემისთვის მდგრადი მდგომარეობის ვექტორი გამოთვალა, რომლის საშუალებით სისტემის წონასწორული მდგომარეობების ფარდობითი სიხშირეების პროგნოზი შესაძლებელია. მდგომარეობათა პროგნოზირებული და რეალური სიხშირეები 28.4 ცხრილშია ჩამოთვლილი. ანალიზის შედეგად ჩანს, რომ მარკოვის მოდელით გაკეთებულ პროგნოზებსა და რეალურ საზოგადოებებს შორის წინააღმდეგობა არ არსებობს. მარკოვის პროგნოზის მიხედვით, ადგილების უმეტესობა დაუსახლებელია და სისტემაში Larrea-მბროსია სახეობები თანაცხოვრობს.

მარკოვის დინამიკა ტყის საზოგადოებაში

მეცნიერები მარკოვის მოდელს ტყის თანასაზოგადოებებისთვისაც იყენებენ. უდაბნოს სისტემის მსგავსად, ტყის საზოგადოებებში გადასვლის ალბათობის გამოთვლისთვის გამრავლების, სიკვდილიანობის, სიცოცხლის ხანგრძლივობის და

ცხრილი 28-5 ნიუ ჯერსიში, პრინსტონთან ახლოს მდებარე ტყის ხეთა სახეობების მოზრდილი წარმომადგენლების ქვემოთ აღმოცენებული ხუთი სახეობის ხის ახალგაზრდა წარმომადგენლის პროპორციული რაოდენობა

ახალგაზრდა ხე	საფარი				
	ამბრის ხე	ნითელი მუხა	ჰიკორი	ნითელი ნეკერჩხალი	ნიფელი
ამბრის ხე	39	10	1	13	1
ნითელი მუხა	9	11	16	11	1
ჰიკორი	9	11	5	26	1
ნითელი ნეკერჩხალი	34	45	58	18	7
ნითელი ნეკერჩხალი	9	23	20	32	90
ჯამი	100	100	100	100	100



სურ. 28.15. ნიუ ჯერსიში, პრინსტონთან ახლოს მდებარე ფოთლოვანი ტყის საზოგადოებაში მომხდარი გადასვლების პროგნოზი 28.5 ცხრილში ჩამოთვლილი ალბათობის საფუძველზე ხდება. ა) ისრების სისტემა გადასვლის ალბათობისადმი პროპორციულია. ბ) წრეების ზომები თითოეული სახეობის ფარდობით მრავალრიცხოვნობაზე სისტემის ნონასწორობაში გადასვლის შემდეგ მიუთითებენ.

უამრავი სხვა ფაქტორის შესახებ გარკვეული დაშვებები უნდა გაეკეთოთ. მარკოვის მოდელი ტყის საზოგადოების დინამიკის შესახებ ბევრ ინფორმაციას გვაძლევს. ამგვარი მიდგომის კარგი მაგალითია ჰენრი ჰორნის (1975) კვლევა, რომელიც ნიუ ჯერსიში, პრინსტონთან ახლოს მდებარე ტყეზე ჩატარდა.

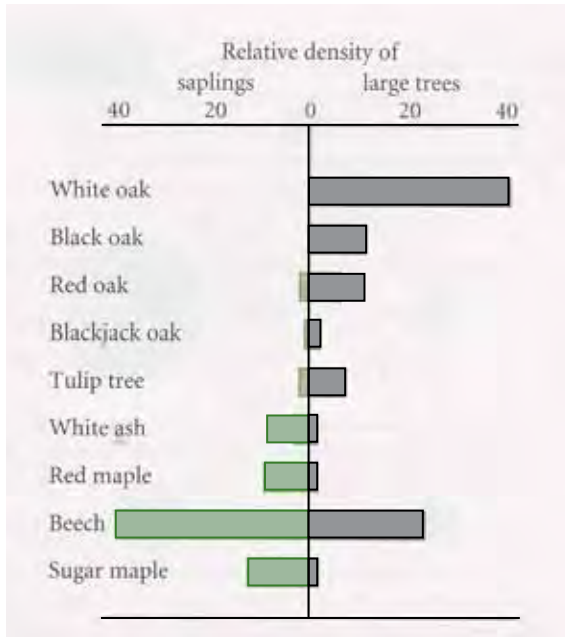
ჰორნმა პრინსტონის ტყეში გავრცელებულ ხუთ ძირითად სახეობაში შემავალი ახალგაზრდა ხეების რაოდენობა დათვალა და შემდეგ ამ სახეობების მოზრდილი წარმომადგენლების საფარქვეშ ახალგაზრდა ხეების გავრცელებას დააკვირდა (ცხრილი 28.5). მეცნიერმა გამოთვლილი პროპორციები გადასვლის ალბათობად მიიჩნია ანუ მან დაუშვა, რომ ერთი სახეობის საფარქვეშ გავრცელებული მეორე სახეობის ახალგაზრდა ხეების პროპორციული რაოდენობა ახალგაზრდა ხეების სახეობების მიერ მფარველი სახეობების ჩანაცვლების ტემპია. მაგალითად, წითელი მუხის ქვეშ ამოზრდილი ახალგაზრდა ხეების 10% ამბრის ხეა. აქედან გამომდინარე, წითელი მუხიდან ამბრის ხეზე გადასვლის ალბათობაა $P_{\text{წითელი მუხი, ამბრის}} = 0,10$. ამგვარი ალბათობა გადასვლის ზუსტი ალბათობა არ არის, ვინაიდან საფარში შეიძლება ცარიელი ადგილი გაჩნდეს და ის სხვა ინდივიდმა დაიკავოს. გარდა ამისა, სიკვდილიანობის ტემპების ცვალებადობა და საფარსქვეშ სხვადასხვა სახეობების გავრცელება ჩვენი ყურადღების მიღმა დარჩა, ეს ფაქტორები კი საფარქვეშ გავრცელებული ახალგაზრდა ხეების რაოდენობაზე ზეგავლენას ახდენს. ასევე გასათვალისწინებელი საფარში

ცარიელი ადგილების გაჩენის ტემპიც. თუ დავუშვებთ, რომ ტყის ზედაპირზე ახალგაზრდა ხეების გავრცელებით გადასვლის ალბათობის ადეკვატური შეფასება შესაძლებელია, მაშინ მარკოვის პროექტის დახმარებით ტყის გადასვლების შესახებ ჰიპოთეზები შეგვიძლია მივიღოთ.

28.15 სურათზე ნაჩვენებია ტყეში მომხდარი გადასვლა. წიფელა ტყის საფარში დომინანტური უნდა გახდეს, ვინაიდან წიფელის ხეების ქვეშ ახალგაზრდა წიფელის პროპორციული რაოდენობა მაღალია ($P_{\text{წიფელი, წიფელი}} = 0,39$), ხოლო მუხიდან წიფელზე, ჰიკორიდან წიფელზე და ნეკერჩხლიდან წიფელზე გადასვლის ალბათობა ასევე მაღალია. მუხიდან ნეკერჩხალზე და ჰიკორიდან ნეკერჩხალზე გადასვლის მაღალი ალბათობიდან გამომდინარე, ტყის საფარში ნეკერჩხლის რაოდენობა გაიზრდება. ტყეებში მიმდინარე სუქცესიის მიმართულების პროგნოზისთვის უფრო რთულ მოდელებსაც აგებენ (ბოტკინი და სხვები 1972, შუგარტი 1984).

28.7. კლიმატის (სტაბილური სტადია თანასაზოგადოებათა სუქცესიაში) ხასიათი განისაზღვრება ადგილობრივი პირობებით

სუქცესია ძლიერი რღვევის არარსებობისას გვაძლევს მდგომარეობას, როდესაც გარემო პირობები ნელა იცვლება და ახლად შემოსული სახეობები უკვე



სურ. 28.16. ვაშინგტონთან ახლოს მდებარე ტყის შემადგენლობა, სადაც რღვევა 67 წლის განმავლობაში არ მომხდარა. ტყეში ახალგაზრდა ნიფელი და ნეკერჩხალი დომინირებს და საზოგადოების არსებული მდგომარეობის (მუხა-ნიფელის) სუქცესიურ ცვლილების პროგნოზს აკეთებს.

არსებულ სახეობებს ვერ ცვლის. მაგალითად, ტყის ვეგეტაციის ჩამოყალიბების შემდეგ, სინათლის ინტენსივობა და ნიადაგის ტენიანობა არ იცვლება (გარდა მცირე დეტალებისა) და ამავე დროს ხეობა ახალი სახეობები შემოდის. ჩრდილოეთის ფოთლოვან ტყეებში ნიფელი და ნეკერჩხალი მუხას და ჰიკორს ცვლის, ვინაიდან მათი ამონაზარდები ჩრდილიანი ტყის გარემოში უფრო ძლიერი კონკურენცია, მაგრამ ნიფელისა და ნეკერჩხლის ამონაზარდები საკუთარი მშობლების საფარქვეშაც ახერხებს განვითარებას. ცვლილების შემდეგ სუქცესია კლიმაქსის მდგომარეობას აღწევს და საზოგადოება ფიზიკურ გარემოსთან ერთად წონასწორობაშია (ლიკი 1970; ვაგონერი და სტივენსი 1970).

სახეობათა შემადგენლობის ოდნავ შესამჩნევი ცვლილება მიმდევრობის კლიმაქსურ მდგომარეობაში გადასვლის შემდეგ ხდება. მაგალითად, ვაშინგტონის ახლოს მდებარე ტერიტორიაზე რღვევა დაახლოებით 70 წლის განმავლობაში არ მომხდარა, თუმცა მასზე მუხითა და ნიფელით დომინანტური მაღალი ტყის საზოგადოება განვითარდა. ამ საზოგადოებაში შემავალი ახალგაზრდა და ზრდასრული ხეებიდან ნიფელის ალების შემდეგ (სურ. 28.16) ცხადი გახდა, რომ საზოგადოება წონასწორულ მდგომარეობაში არ არის, ვინაიდან უკვე არსებული ხეების შემცველ ახალგაზრდა ხეებში ხავერდოვანი ან თეთრი მუხა არ შედიან (დიქსი 1957). მომავალი საუკუნის ტყეში სავარაუდოდ დომინანტური იქნება სახეობა, რომელიც ძალიან სწრაფად მრავ-

ლდება, კერძოდ ნიფელი ნეკერჩხალი, ამერიკული ნეკერჩხალი და ნიფელი.

სუქცესიური ცვლილების დასრულება საზოგადოების განვითარების შეწყვეტას არ ნიშნავს. კლიმაქსური საზოგადოებების სტრუქტურა დაბადების, კვდომის და ზრდის შედეგად კვლავ იცვლება, თუმცა ხაზგასმით უნდა აღინიშნოს, რომ ამგვარი ცვლილებები სუქცესიასთან შედარებით ნაკლებად დრამატულია. კლიმაქსური საზოგადოებების სტრუქტურის ცვლილების გაზომვა შესაძლებელია. ტირელმა და კრაუმ (1994) ჩრდილოეთ ვისკონსინსა და მიჩიგანში ფოთლოვანი ტყეებს 25 ხანდაზმული ტყე ერთმანეთს შეადარეს და აღმოაჩინეს, რომ სხვადასხვა ასაკის გავრცელების არეალებში ხეობა ზომები, სიმჭიდროვე და მკვდარი მორების მოცულობა ერთმანეთისგან განსხვავდება. გარდა ამისა, სხვადასხვა ასაკის გავრცელების არეალების ტყის საფარში გაჩენილი ცარიელი ადგილების რაოდენობაც განსხვავებულია. ამგვარი შედეგები კლიმაქსური საზოგადოებების დინამიკურობაზე მიუთითებს.

განვითარებადი საზოგადოების ბიოლოგიური თვისებები იცვლება, როდესაც მიმდევრობაში ახალი სახეობები შემოდის და გადის. საზოგადოების დაბერებასთან ერთად ბიომასის პროდუქტიულობასთან შეფარდება და საზოგადოების არსებობისთვის საჭირო მოთხოვნებიც იზრდება, ვიდრე წარმოება მოთხოვნას აღარ აკმაყოფილებს და თანასაზოგადოებაში ბიომასის დაგროვება წყდება (ოდუმი 1969, უიტეკერი 1975, პიტი 1981). ბიომასის დაგროვების შეწყვეტა კლიმაქსის დადგომას არ ნიშნავს, ვინაიდან სახეობებმა საზოგადოებაში შესვლა და სხვა სახეობების ჩანაცვლება შესაძლოა განაგრძოს. ბიომასის დაგროვების შეწყვეტა თანასაზოგადოების ძირითადი სტრუქტურული ცვლილების დასრულებაზე მიუთითებს და შემდგომი ცვლილებები მხოლოდ დეტალებს შეეხება.

სუქცესიასთან ერთად მცენარის ზომა იზრდება და თანასაზოგადოებაში არსებული საკვები ნივთიერებების უფრო დიდი რაოდენობა ორგანულ ნივთიერებებში შედის. გარდა ამისა, მონივრული თანასაზოგადოებების ვეგეტაციაში მეტი დამხმარე ქსოვილი შედის, რომელიც ფოტოსინთეზურ ქსოვილთან შედარებით ძნელად ასათვისებელია. აქედან გამომდინარე, საზოგადოების პროდუქციის უმეტესი ნაწილი დეტრიტების კვების ჯაჭვში შედის და არა მომხმარებლის კვებით ჯაჭვში. საზოგადოების სხვა ასპექტებიც იცვლება (ვიტუსეკი და ვიტი 1981). ნიადაგის საკვები ნივთიერებები ეკოსისტემაში უფრო მჭიდროდ არის განლაგებული, ვინაიდან ეროზიას არ ექვედმარება. მინერალების ათვისება და შენახვა ტყეების კარგად განვითარებული ფესვთა სისტემების მიერ უფრო სწრაფად ხდება, ხოლო დედამიწასთან ახლომდებარე გარემოს ტყის საფარი იცავს.

კლიმაქსის ბუნება

კლემენტის აზრით, კლიმაქსური საზოგადოების გამომწვევი სუქცესია რეგიონის კლიმატზე დამოკიდებული. ამ მოსაზრებას სუქცესიის მონოკლიმაქსური თეორია ენოდება და მის თანახმად, რეგიონში არსებული სხვადასხვა ვეგეტაციური საზოგადოებები კლიმაქსური საზოგადოების სუქცესიური ეტაპებია. ამგვარ საზოგადოებებს ხშირად ქვეკლიმაქსურ, წინაკლიმაქსურ ან პოსტკლიმაქსურ საზოგადოებებს უწოდებენ. მონოკლიმაქსური თეორიის თანახმად, ნიადაგის ტენიანობის, ტემპერატურის, არსებული საკვები ნივთიერებების, ჰიდროლოგიის და ა.შ. განსხვავება დაიძლევა და საბოლოო ჯამში ჰომოგენური, ნამდვილი კლიმაქსი მიიღება. ამგვარმა შეხედულებამ სუქცესიის პოლიკლიმაქსურ თეორიას დაუდო საფუძველი, რომელიც სხვადასხვა სახეობის მრავალ ვეგეტაციას გარემო პირობებზე დამოკიდებულ კლიმაქსად მიიჩნევს. კონტინუუმის ინდექსის და გრადიენტის ანალიზის განვითარებამ რობერტ უიტეკერის სტრუქტურა-

კლიმაქსის თეორიას დაუდო საფუძველი, რომელიც ღია კლიმაქსური საზოგადოების რეგიონალურ სტრუქტურას აღიარებს. ამ თეორიაში კლიმაქსური საზოგადოების შემადგენლობა ნებისმიერ ადგილზე დამოკიდებულია გარემო პირობებზე.

კლიმაქსური თანასაზოგადოების ბუნებას მრავალი ფაქტორი განაპირობებს და მათ შორისაა ნიადაგის საკვები ნივთიერებები, ტენიანობა, დახრილობა და გაშიშვლება. ბევრ კლიმაქსურ საზოგადოებაში ხანძარი მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებს, გამორიცხავს რა ცეცხლისადმი ნაკლებად გამძლე სახეობებს (კუპერი 1961, კოზლოვსკი და ალგრენი 1974, გილი 1975, კრისტენსენი 1985, რიგანი და სხვები 1988, ველანი 1995). მექსიკის ყურის სანაპიროს ჩრდილოეთ ნაწილში და ატლანტიკის ოკეანის სანაპიროს სამხრეთ ნაწილში გავრცელებულ ფიჭვის ტყეებში ხანძარი პერიოდული მოვლენაა. ფიჭვები სიცხეს უძლებს, თუმცა მუხები და სხვა ფართოფოთლოვანი სახეობები ნადგურდება (სურ. 28.17). ფიჭვის ზოგიერთი სახეობა თესლს არც კი აგდებს,



(ა)



(ბ)



(ც)

სურ. 28.17. ა) ჩრდილოეთ კაროლინაში მდებარე ჭაობის ფიჭვის ტყე ხანძრის შემდეგ. ამონაზარდები იწევა, მაგრამ ბ) ყლორტებს გრძელი, მჭიდროდ განლაგებული წიწვები იცავს და გ) მათი გადარჩენის ალბათობა მაღალია. გარდა ამისა, ნელა მზარდ ამონაზარდებს გრძელი ფესვები აქვს, რომლებიც საკვებ ნივთიერებებს ინახავენ და ხანძრის შემდეგ მცენარის ზრდას ხელს უწყობენ.



სურ. 28.18. აღმოსავლეთ აფრიკის სერენგეტის ეკოსისტემაში ზებრები და ტომპსონის გაზელები გვერდიგვერდ იკვებებიან, მაგრამ მცენარეთა სხვადასხვა სახეობას ჭამენ.

ვიდრე ხანძრის სიმხურვალე ამას არ აიძულებს. ხანძრის შემდეგ ფიჭვის ამონაზარდები სწრაფად იზრდება, ვინაიდან სხვა სახეობებთან კონკურენცია არ უხდება.

ნებისმიერი გავრცელების არეალი, რომელიც ხანძრის გაჩენისთვის საკმარისად მშრალი და მცენარეთა დეტრიტუსის სქელი ფენის წარმოქმნისთვის საკმარისად ტენიანია, ხანძრის ზემოქმედებას განიცდის. კალიფორნიის სეზონურად მშრალ გავრცელების არეალებში არსებული ჩაპარელის ვეგეტაცია ცეცხლის შედეგად გაჩენილი კლიმაქსია. ამ კლიმაქსს ხანძრის ჩაქრობის შემდეგ მუხა ცვლის. აშშ-ს შუა დასავლეთში, ტყისა და პრერიის გამყოფი ხაზი კლიმატის და ხანძრის კლიმაქსურ საზოგადოებებს განაცალკევებს (ბორჩერტი 1950). გამყოფი ხაზი გვალვისა და ხანძრის ხანგრძლივობის მიხედვით წინ და უკან გადაადგილდება. ტენიანობის შედეგად ტყის ნაპირი პრერიაზე შეიძლება გადაადგილდეს, ვინაიდან ხის ამონაზარდები იზრდება და ბალახებს ჩრდილავს. ხანგრძლივი გვალვის შემდეგ გაჩენილი ძლიერი ხანძარი მაღალ ხეებს ანადგურებს და პრერიის ბალახებს სწრაფად გავრცელების საშუალებას აძლევს. პრერიის ვეგეტაციის ჩამოყალიბების შემდეგ აალებადი ნივთიერების რაოდენობა იზრდება და ხანძარი უფრო ხშირი ხდება. ამის შემდეგ ტყის სახეობებს ფეხის ხელახლა მოკიდება საკმაოდ უძნელდება. ხშირი ხანძარი ფოთლოვანი ხეების ამონაზარდებს ანადგურებს, თუმცა მრავალწლიანი ბალახები ფესვებიდან იზრდება (დობენშირი 1968ა). მოწიფული ტყეები ცეცხლს წინააღმდეგობას უწევს და იშვიათად ზიანდება, რაც პრერიის ბალახების გავრცელებას ხელს უშლის. ყოველივე ზემოთქმულიდან გამომდინარე, ტყისა და პრერიის საზღვარი ზოგადად სტაბილურია.

ბალახის ძოვა კლიმაქსური საზოგადოების ბუნებას აგრეთვე ცვლის (ჰარპერი 1969). ინტენსიური ძოვის შედეგად მინდორი ბუჩქნარად შეიძლება გადაიქცეს. ბალახისმჭამელი ცხოველები მრავალ-



სურ. 28.19. კენიაში, მასაი მარას პარკში ანტილოპა გნუს ნარჩენებს სვავები ჭამენ

წლიან ბალახებს კლავენ ან ნაწილობრივ აზიანებენ, რაც ბუჩქებისა და კაქტუსების გახარებას იწვევს. ბალახისმჭამელი ცხოველების უმეტესობა საკვებს არჩევს, შერჩეულ სახეობებს თრგუნავს, ხოლო მათ კონკურენტებს ხელს უწყობს. ჩლიქოსნები აფრიკის სტეპებზე სახეობათა რეგულარული სუქცესიის ადგილზე მოძრაობენ და საკვების სხვადასხვა სახეობას მოიხმარენ (ვესი-ფიცჯერალდი 1970, გვინი და ბელი 1968, ჯერმანი და სინკლერი 1979, მაკნატონი 1979, უოლკერი 1981). მაკნატონმა პირველი სუქცესიური სახეობის ანუ ანტილოპა გნუს გამორიცხვის შემდეგ დაამტკიცა, რომ ტომპსონის გაზელები მანამდე გნუების ან სხვა დიდი ზომის ბალახისმჭამელი ცხოველების მიერ დაკავებულ ტერიტორიებზე არჩევენ კვებას (სურ. 28.18). ცხადია, გნუები ბალახს ჭამენ და გაზელებისთვის სასურველი მცენარეების ზრდას უწყობენ ხელს, ამავე დროს ამცირებენ საფარს, სადაც პატარა გაზელებზე მონადირე ცხოველები შეიძლება დაიმალონ. ჩრდილოეთ ამერიკის დასავლეთში, ბალახის ძოვის შედეგად რომუს ტეტროუმ სახეობა შემოდის, რომელიც ხანძრის გაჩენას ხელს უწყობს და ალტერნატიულ სტაბილურ მდგომარეობამდე მიმყვან სუქცესიას იწვევს.

გარდამავალი და ციკლური კლიმაქსები

ჩვენი მოსაზრებით, სუქცესია ცვლილებათა მიმდევრობაა, რომლის საბოლოო შედეგი ადგილობრივი გარემო პირობებით განსაზღვრული კლიმაქსია. ნიფელი-ნეკერჩხლის ტყე ჩამოყალიბების შემდეგ საკუთარ თავს იმეორებს, ხოლო მისი შეხედულება, საზოგადოებაში შემავალი ინდივიდების მუდმივი ჩანაცვლების მიუხედავად, არ იცვლება. მიუხედავად ამისა, ყველა კლიმაქსი სტაბილური არ არის. გარდამავალი კლიმაქსის კარგი მაგალითია პატარა სეზონურ ტბაში მცენარეთა და ცხოველთა საზოგა-



სურ. 28.20. მაინეში, კატადინის მთის ფერდობებზე ბალზამური სოჭის ტყეებში მომხდარი რეგენერაციის ტალღები

დოებების განვითარება. ასეთი ტბები ზაფხულში შრება, ხოლო ზამთარში იყინება, რის შედეგადაც მასში გაჩენილი საზოგადოებები რეგულარულად ნადგურდება. ზაფხულში პატარა, სეზონური ტბები წყლის მარაგს უფრო დიდი ზომის წყალსაცავიდან ან სპორებიდან და წინა წელს დაღუპული მცენარეების, ცხოველების და მიკროორგანიზმების ნარჩენებისგან ივსება.

ხელსაყრელი გარემო პირობების გაჩენის შემდეგ სუქცესია ახლიდან იწყება. მაგალითად, განავალი და მკვდარი ორგანიზმები მათზე და დეტრიტებზე მკვებავი ცხოველების გამრავლებას იწვევენ (მორი 1943). აფრიკის დაბლობებში, დიდი ზომის ძუძუმწოვარი ცხოველების ნარჩენებზე მტაცებლების სუქცესია ვითარდება (სურ. 28.19). სუქცესიის დასაწყისში დიდი ზომის, აგრესიული სახეობები ხორცის უზარმაზარ მასას შთანთქავენ, შემდეგ მათ მცირე ზომის სახეობები მოყვებათ, რომლებიც ძვლებზე დარჩენილ ხორცს ღრღიან. სუქცესიის დასასრულს მტაცებელი ცხოველები ძვლებს ამტვრევენ და ძვლის ტვინით იკვებებიან (კრუუკი 1967, ჰოუსტონი 1979). გარემოს გამწმენდი ძუძუმწოვრები, მატლები და მიკროორგანიზმები მიმდევრობაში სხვადასხვა დროს შედიან და მათი წყალობით საკვები ნივთიერება გამოუყენებელი არ რჩება. ამგვარ სუქცესიას კლიმაქსი არ გააჩნია, ვინაიდან გარემოს გამასუფთავებელი ძუძუმწოვრები საკვების გამოლევის შემდეგ ნადგურდებიან. მიუხედავად ამისა, გარემოს გამასუფთავებლები კლიმაქსის ნაწილებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ, ხოლო კლიმაქსი მთლიანი დაბლობის საზოგადოებაა.

რამდენიმე დომინანტური სახეობის სასიცოცხლოს ციკლის თვისებები მარტივ საზოგადოებებში ციკლურ კლიმაქსს იწვევს. დავუშვათ, სახეობას დაბადება მხოლოდ სახეობის პირობებში შეუძლია, სახეობა მხოლოდ C სახეობის პირობებში იზრდება, ხოლო C სახეობას იგივე დამოკიდებულება სახეობასთან აქვს. ასეთი მდგომარეობის შედეგად სახე-

ობათა რეგულარული ციკლი იქმნება, სახეობები A, C, B, A, C, B, A თანმიმდევრობით ლაგდება და თითოეული ეტაპის ხანგრძლივობას დომინანტური სახეობების სიცოცხლის ხანგრძლივობა განსაზღვრავს.

სტაბილური ციკლური კლიმაქსები სწორედ ამგვარად ვითარდება და ხშირად მისი ერთ-ერთი ეტაპი შიშველი სუბსტრატია (უოტი 1947, ფორსიე 1975, შპრუგელი 1976). ციკლს ზოგჯერ ქარი ან ყინვა მართავს. როდესაც მანანა ან ვეგეტაციის რაიმე სხვა ფორმა ქარის შედეგად ზიანდება, დაგლეჯილი ფოთლები და გადამტვრეული ყლორტები კიდევ უფრო იოლად ზიანდება და პროცესი ჩქარდება. ვეგეტაციის დიდი ნაწილი ძალიან მალე ნადგურდება. დაზიანებული ტერიტორიის დაცულ მხარეზე რეგენერაცია მალევე იწყება, ხოლო დაუცველი ნაწილის განადგურებას ქარი განაგრძობს. საბოლოო ჯამში, დაზიანებისა და რეგენერაციის ტალღები საზოგადოებაში ქარის მიმართულებით გადაადგილდება (სურ. 28.20). თუ ასეთ მოვლენათა თანმიმდევრობას რაიმე ტერიტორიაზე დავაკვირდებით, დავინახავთ, რომ ქარის შემოქმედების შედეგად სრულიად ჯანმრთელი მანანის ნაცვლად ჯერ მოტიტვლებული დედაძინა ჩნდება, ხოლო შემდეგ რეგენერაცია ციკლურად იწყება (სურ. 28.21). მსგავსი ციკლები ქარიან რეგიონებშიც გვხვდება, სადაც ბალახის საფარის გარშემო პატარა ბორცვები იზრდება. ბორცვების ზრდასთან ერთად ნიადაგი უკეთესად ჩნდება და შესაბამისად, კარგად შრება. ნიადაგის ხარისხის შეცვლასთან ერთად ბორცვებზე ლიქენის ბუჩქები ხარობს და ბალახს თრგუნავს. ლიქენის ბუჩქებს ქარი ანადგურებს და მათი ჩანაცვლება გადანვენილი ლიქენებით ხდება, რომლებიც ქარის შემოტევას უკეთესად უძლებენ, თუმცა ფესვები მცირე რაოდენობით აქვთ და ნიადაგს კარგად ვერ ეჭიდებიან. საბოლოოდ, ბორცვები კიდევ ერთხელ შიშვლდება და მათზე ბალახი იწყებს ამოსვლას ანუ ციკლი მეორდება.

სუქცესიური ეტაპების მოზაიკური სტრუქტურა

ვეგეტაციური სახეობების მოზაიკური სტრუქტურა ნებისმიერ კლიმაქსურ საზოგადოებაში გვხვდება, სადაც ინდივიდების გარდაცვალება გარემოზე ზეგავლენას ახდენს. ხეების დაცემა ტყის საფარის გახსნას იწვევს და შედეგად გავრცელების მშრალი, ცხელი და მზით განათებული არეალები ჩნდება. ამგვარ არეალებს ხშირად ადრეული სუქცესიური ფორმები იპყრობს და ისინი ტყის საფარის აღდგენამდე ცოცხლობს (ობრევილი 1938, ფორსიე 1975, ვილიამსონი 1975, ბროკაუ 1985). მაშასადამე, ხის დაცემა ერთგვაროვან საზოგადოებაში მოზაიკურ

სუქცესიურ ეტაპებს ქმნის. ზოგიერთი სახეობა ტყის საფარში გაჩენილ სხვადასხვა ზომის ღია ადგილებს კარგად ეგუება და კლიმაქსური საზოგადოების მრავალფეროვნებას კიდევ უფრო თვალშისაცემს ხდის (დენსლოუ 1980, 1985, ორიანსი 1982, პიკეტი 1983). იგივე სტრუქტურა ზღვის კლდიან სანაპიროებზე, მიქცევა-მოქცევა ზონებში გვხვდება, სადაც ტალღებით გამოწვეული დაზიანება და მტაცებლობა გავრცელების ახალ არეალებს ქმნის (დეიტონი 1971, ლევინი და პეინი 1974, კონელი 1978, სოუზა 1985, კონელი და კუუ 1985).

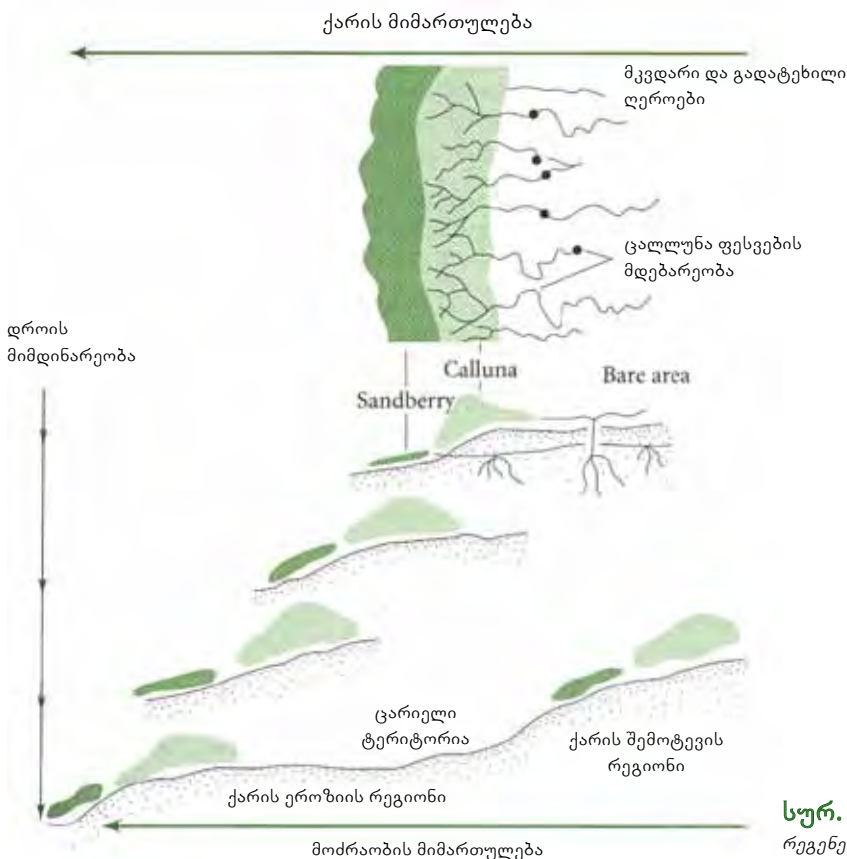
ცვლილების ციკლური სტრუქტურა და გავრცელების მოზაიკური სტრუქტურა კლიმაქსური საზოგადოების ცნებასთან უნდა გავაერთიანოთ. კლიმაქსი დინამიური, განმეორებადი მდგომარეობაა იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც ის საკუთარ თავს ცვლილების რეგულარული ციკლების განმავლობაში იმეორებს. კლიმაქსის გააზრებისთვის მდგრადობა ძალიან მნიშვნელოვანია, ვინაიდან თუ ციკლი მდგრადია, ის თავისი არსით ისეთივე კლიმაქსია, როგორიც უცვლელი, მდგრადი მდგომარეობა.

სუქცესია და სახეობათა მრავალფეროვნება

ბევრი ეკოლოგის აზრის, თანასაზოგადოება სუქცესიის პროგრესთან ერთად უფრო მრავალფეროვანი

და რთული ხდება (მარგალეფი 1968, ოდუმი 1969). უიტეკერის (1975) ვარაუდით, ზოგიერთ მიმდევრობაში სუქცესიის შუალედური ეტაპები უფრო მრავალფეროვანია, ვინაიდან ისინი ადრეული სუქცესიური ეტაპების და კლიმაქსური საზოგადოების ელემენტებს ერთდროულად შეიცავს. სწორედ ასეთი მდგომარეობა გვხვდება სოუზას კვლევაში (1979), რომელიც მიქცევა-მოქცევის ზონაში მცხოვრები წყალმცენარეების საზოგადოებებზე ჩატარდა. ამგვარ საზოგადოებებში სახეობათა მრავალფეროვნება თავდაპირველად იზრდება, ხოლო გვიან სუქცესიურ ეტაპებზე მცირდება, ვინაიდან წყალმცენარის ერთ-ერთი სახეობა დომინანტური ხდება. სუქცესიის შუალედურ ეტაპებზე სახეობათა მრავალფეროვნების მაღალი დონე ბევრ საზოგადოებაში შეინიშნება (შუგარტი და ჰეტი 1973, სოუზა 1980, ჰასტონი 1994).

სუქცესიის ადრეულ ეტაპზე მრავალფეროვნების სწრაფი ზრდა ახალი სახეობების შემოსვლით და მათი ხელშემწყობი ადრეული კოლონისტების მიერ ნიადაგის გამდიდრებით არის გამოწვეული (ჰასტონი 1994). ადრეული კოლონისტების მიერ ნიადაგის ხარისხის გაუმჯობესება ყინულის დნობის არეალში მომხდარი პირველადი სუქცესიის ძირითადი გამომწვევი მიზეზია (კროკერი და მეიჯორი 1955), თუმცა ჩაპინის და სხვების მიერ ჩატარებული უფრო თანამედროვე კვლევების მიხედვით, პირველად სუქცესიაზე სხვა ფაქტორებიც ახდენს ზეგავლენას.



სურ. 28.21. ქარი გამოწვეული დაზიანების და რეგენერაციის მიმდევრობა ჩრდილოეთ შოტლანდიის ჯუჯა მანანებში.

სუქცესია ბიოლოგიური თანასაზოგადოების დინამიურობაზე მიუთითებს. რღვევა ბუნებრივ ბალანსს არღვევს და საზოგადოებაში სახეობის არსებობის ან არსებობის გამომწვევ ძალებს და საზოგადოების სტრუქტურის დარეგულირებაზე პასუხისმგებელ პროცესებს გამოავლენს. სუქცესია აგრეთვე მიუთითებს, რომ საზოგადოების სტრუქტურა სუქცესიური ეტაპების მოზაიკისგან შედგება

და საზოგადოების კვლევისას აღლევების ციკლები დროისა და სივრცის შკალებზე უნდა განვიხილოთ. სახელმძღვანელოს მომდევნო სამ თავში საზოგადოების სტრუქტურას და მისი რეგულაციის შესაძლებლობას შევისწავლით. ჩვენი დაინტერესების საგანი რღვევისა და სუქცესიის სტრუქტურული მიმდევრობა და დინამიკაც იქნება.

დასკვნა

1. სუქცესია აღელრღვევისეების ან ახლად გამოჩენილი სუბსტრატის კოლონიზაციის შედეგად თანასაზოგადოების ცვლილებაა. გარკვეულ ტერიტორიაზე საზოგადოების ცვლილების პროცესი მიმდევრობაა, ხოლო მცენარეთა და ცხოველთა საბოლოო, სტაბილურ გაერთიანებას კლიმაქსი ეწოდება.

2. ახლად წარმოქმნილ სუბსტრატებზე, როგორებიცაა ქვიშის დიუნები, მეწყერები, ლავის ნაკადები და ა.შ. მომხდარ სუქცესიას პირველადი ენოდება და ამ დროს ადრეული კოლონისტები გარემო პირობებს მნიშვნელოვნად ცვლიან. ზომიერი აღლევებების შედეგად ეკოსისტემის ფიზიკური სტრუქტურის დიდი ნაწილი არ იცვლება და მას მეორადი სუქცესია მოყვება. ავტოგენური სუქცესია საზოგადოების შიგნით მოქმედი ძალებითაა გამოწვეული, ხოლო ალოგენურს გარე ფაქტორებით გამოწვეულ სუქცესიას უწოდებენ.

3. სუქცესია ფიზიკურმა ან ბიოლოგიურმა აღლევებამ შეიძლება გამოიწვიოს. ზღვის გავრცელების არეალებში მომხდარი სუქცესია ცხადყოფს, რომ მიმდევრობის საწყისი ეტაპები რღვევის ინტენსივობასა და ხანგრძლივობაზეა დამოკიდებული, ხოლო მტაცებლებისა და ბალახისმჭამელი ცხოველების სუქცესიურ ცვლილებებზე გამოძახილები თანასაზოგადოების განვითარებაზე ზეგავლენას ახდენს. ხანძრის შემდგომი სუქცესიის კვლევამ აჩვენა, რომ თანასაზოგადოების სტრუქტურა რღვევის ინტენსივობაზე ზეგავლენას ახდენს.

4. მიმდევრობაში შემავალი სახეობების არსებობა და მდგრადობა, განსაკუთრებით მეორადი სუქცესიისას, მათ კოლონიზატორულ შესაძლებლობებზე და კონკურენტუნარიანობაზეა დამოკიდებული. ადრეული სუქცესიური ეტაპების წევრები კარგად ვრცელდება და სწრაფად იზრდება. უფრო გვიან ეტაპებზე მობინადრე სახეობები რესურსების მცირე რაოდენობას კარგად ეგუება ან სხვა სახეობებთან ურთიერთქმედებისას უპირატესობა აქვს.

5. კონელმა და სლეიტერმა გამოყვეს პროცესები, რომელთა საშუალებით ერთი სახეობა მეორე

პოტენციური სახეობის კოლონიზიის აღბათობაზე ზეგავლენას ახდენს. ეს პროცესებია: ხელშეწყობა, დათრგუნვა და შემწყნარებლობა. პირველადი სუქცესიის ადრეულ ეტაპებზე ხელშეწყობა ყველაზე ხშირია, ხოლო დათრგუნვა უფრო მეორად სუქცესიას ახასიათებს.

6. ჩრდილოეთ კაროლინის ძველ ველებში და ალიასკაში, ყინულის დნობის ტერიტორიაზე მომხდარი სუქცესია საკმაოდ რთული მოვლენაა.

7. სუქცესიის წარმმართველი ურთიერთქმედებები სახეობის სახეობით ჩანაცვლების აღბათობის გადასვლის მატრიცით შეიძლება ავსახოთ. სუქცესიის დინამიკა და ადგილობრივი კლიმაქსის შემადგენლობა მატრიცის თვისებებიდან განისაზღვრება.

8. სუქცესია მანამდე გრძელდება, ვიდრე საზოგადოებაში ის სახეობები გახდება დომინანტური, რომელსაც თავისთვის და სხვებთან ერთად არსებობა შეუძლიათ. ამის შემდეგ საზოგადოება საკუთარ თავს იმეორებს, თუმცა სტრუქტურის ცვლილება და საზოგადოების განვითარება არ წყდება.

9. კლიმაქსური საზოგადოებები კლიმატითა და ტოპოგრაფიით განისაზღვრება. მიმდევრობა რაიმე რეგიონში ერთ სახეობად გაერთიანებისკენ მიისწრაფვის. კლიმაქსის თვისებაზე ადგილობრივი პირობები, მაგალითად ხანძარი ან ბალახის ძოვა ახდენს ზეგავლენას. იგივე პირობები სუქცესიურ სახეობებს შორის ურთიერთქმედებასაც ცვლიან.

10. გარდამავალი კლიმაქსები ეფემერულ რესურსებზე და დროებითი პატარა ტბების ან ცხოველების ნაშთების მაგვარ გავრცელების არეალებზე იქმნება. რეგიონული კლიმაქსები გარდამავალ მიმდევრობებს მოიცავს.

11. ციკლური ადგილობრივი კლიმაქსები ისეთ ადგილებზე შეიძლება შეიქმნას, სადაც თითოეულ სახეობას სხვასთან ერთად შეუძლია არსებობა. ციკლურ კლიმაქსებს ხშირად მკვეთრი ფიზიკური პირობები, მაგალითად ყინვა ან ძლიერი ქარები იწვევს. რეგიონული კლიმაქსი ადგილობრივ ციკლურ მიმდევრობას მოიცავს.

საპარჯიშოები

1. შეარჩიეთ რაიმე ტერიტორია, სადაც არც თუ ისე დიდი ხნის წინ აღელვება მოხდა და მასზე აღმოცენებული ვეგეტაციის თვისებები აღწერეთ.

2. აღწერეთ მდგომარეობა, როდესაც ცხოველთა საზოგადოებაში მომხდარ სუქცესიაზე დაკვირვება შესაძლებელია.

3. ახსენით, როგორ შეუძლია სუქცესიას ეკოსისტემებში ნივთიერებების და ენერგიის მოძრაობაზე ზეგავლენის მოხდენა.

4. მარტივი საზოგადოება A, B და C სახეობას მოიცავს. გარკვეულ დროს A სახეობაში შემავალი

ინდივიდების რაოდენობაა 10, B სახეობაში - 20, ხოლო C სახეობაში - 30. სახეობა სახეობას თრგუნავს და C სახეობას ხელს უწყობს. B და C სახეობები ურთიერთშემწყნარებელია და ორივე მათგანი სახეობას თრგუნავს. პირობითი მნიშვნელობების გამოყენებით საზოგადოებაში მომხდარი სუქცესიური ცვლილების გადასვლის მატრიცა ააგეთ. მატრიცის დიაგონალებში ანუ არსებული მდგომარეობის ცვლილების შეუძლებლობის ალბათობაში 0,5 შეიტანეთ (მინიშნებები: 1. მატრიცული ოპერაციების შესახებ მე-15 თავი ხელახლა გადაიკითხეთ. 2. მდგომარეობის N ვექტორი საზოგადოებაში შემავალი თითოეული სახეობის ინდივიდების რაოდენობაა მოცემულ დროს)

თავი 29



ბიომრავალფეროვნება

გზამკვლევი კითხვები

- რა სახეობის მრავალფეროვნება არსებობს?
- სახეობათა მრავალფეროვნების რა ზოგად სტრუქტურებს აკვირდებიან ეკოლოგები?
- რა განსხვავებაა მრავალფეროვნების რეგიონალურ-ისტორიულ და ადგილობრივ-დეტერმინისტულ გააზრებას შორის?
- რა კავშირია ალფა, ბეტა და გამა მრავალფეროვნებას შორის?
- რა ინფორმაციას ვიღებთ სახეობების გვართან შეფარდებიდან?
- რა არის მრავალფეროვნების დროის ჰიპოთეზა?
- რა კავშირია სახეობათა სიმდიდრესა და ნიშის დინამიკას შორის?
- რა არის გამდიდრების პარადოქსი?
- როგორ ახდენენ ზეგავლენას მტაცებლები და ბალახისმჭამელი ცხოველები ადგილობრივი სახეობების მრავალფეროვნებაზე?
- რა მექანიზმებით ახდენს რღვევა სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას?
- როგორ იყენებენ ეკოლოგები ნულოვან მოდელებს?
- თანასაზოგადოების რა თვისებაა ჩანაცვლება?

ჩვენ მთელი სახელმძღვანელოს განმავლობაში ბუნებრივი სამყაროს ცვალებადობას ხაზს ვუსვამთ. დედამიწაზე ცოცხალი არსებების უზარმაზარი რაოდენობა ბინადრობს. ტაქსონომებს დღესდღეობით 2 მილიონზე ნაკლები სახეობა აქვთ აღნუსხული, ვინაიდან ახალი მწერების და სიცოცხლის სხვა ფორმების აღმოჩენის ტემპების ექსტრაპოლირებას ახდენენ, თუმცა ზოგიერთი ბიოლოგი თვლის, რომ დედამიწაზე 30 მილიონამდე სახეობის მცენარე და ცხოველი ბინადობს, ხოლო უმეტესი მათგანი ტროპიკულ ტყეებში მოხინაძრე მწერია (უილსონი 1992). თანამედროვე კვლევების თანახმად, ბაქტერიული სახეობების რეალური რაოდენობა აღნუსხულზე 2000-ჯერ მეტია. გარდა ამისა, მცენარეებთან, ცხოველებთან და მიკროორგანიზმებთან

ერთად, დედამიწა დიდი რაოდენობით გავრცელების არეალებს და ეკოსისტემებს იტევს. სახეობების და გავრცელების არეალებს ცვალებადობას ბიომრავალფეროვნება ეწოდება. ბიომრავალფეროვნების გამოწვევასა და შენარჩუნებაზე პასუხისმგებელი მექანიზმები საზოგადოების დინამიკის კონტექსტში განიხილება.

ბიომრავალფეროვნება ბუნებრივი სამყაროს ცვალებადობას სხვადასხვა დონეებს მოიცავს (იხ. ნოსი 1990). ევოლუციის მთავარი ძრავა, რა თქმა უნდა, გენეტიკური მრავალფეროვნებაა. ჩვენ უკვე ვთქვით, რომ მცენარეთა და ცხოველთა პოპულაციების გენეტიკური მრავალფეროვნების შემცირება ამ სახეობების გადაშენებას იწვევს (იხ. პარაგრაფი 19). სახელმძღვანელოს მე-7 ნაწილში გენეტიკურ

ცვალებადობას უფრო დაწვრილებით შევისწავლით. საზოგადოებაში შემავალ სახეობათა ფარდობით მრავალრიცხოვნობას და რაოდენობას ცვალებადობა აგრეთვე ახასიათებს. ჩვენ 27-ე თავში მრავალფეროვნების ინდექსები მივიღეთ, რომელიც საზოგადოების სტრუქტურის ამ ორ ატრიბუტს აერთიანებს. ატრიბუტებიდან უფრო მნიშვნელოვანი სახეობათა სიმდიდრეა. ოჯახების და გვარების მრავალფეროვნება სხვადასხვა ორგანიზმების განსხვავებულობას იწვევს. თითოეული გვარი უნიკალურ გენეტიკურ ცვლილებას ფარავს. ბიომრავალფეროვნება ეკოსისტემის დონედ ანუ ეკოსისტემის მრავალფეროვნებად შეგვიძლია განვიხილოთ, რომელიც გავრცელების არელების და ბიომების სახეობების დიდ მრავალფეროვნებაზე მიუთითებს. მრავალფეროვნების სხვადასხვა დონეები გენეტიკური ცვალებადობის ინდიკატორების და პოპულაციების დონეების იერარქიას ასახავს. იერარქია სახეობათა მრავალფეროვნების საზოგადოების დონეებიდან და უფრო მაღალი დონეების ტაქსონების მრავალფეროვნებიდან ეკოსისტემის დონემდე ადის.

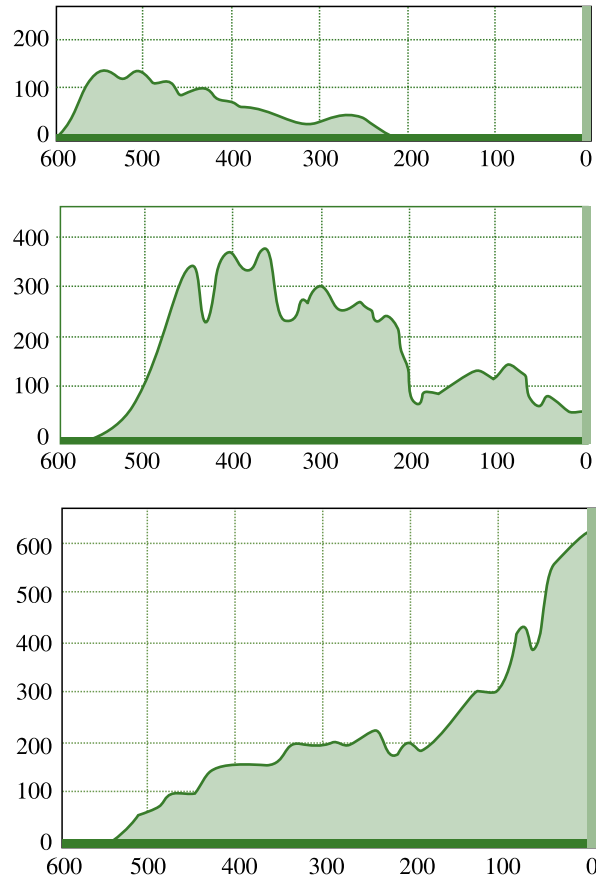
29-ე თავში ყურადღებას ძირითადად სახეობათა მრავალფეროვნებაზე გავამახვილებთ. ჩვენი მიზანი თანასაზოგადოებებში სახეობათა სიმდიდრის გაჩენის და მისი შენარჩუნების მიზეზების კვლევაა. ჩვენ თავდაპირველად ეკოლოგების მიერ დროსა და სივრცეში აღმოჩენილი სახეობების მრავალფეროვნების ზოგად სტრუქტურებს აღვწერთ, შემდეგ სახეობების მრავალფეროვნების შესახებ რეგიონალურ და ადგილობრივ შეხედულებებს მიმოვიხილავთ, ხოლო საბოლოოდ კუნძულთა სისტემაში სახეობათა სიმდიდრეს, როგორც რეგიონალური პერსპექტივის გამოყენების მაგალითს, შევისწავლით. ბოლო თავში ადგილობრივ თანასაზოგადოებებში სახეობათა მრავალფეროვნების შეზღუდვებს განვიხილავთ.

29.1. აკვირდებიან სახეობათა მრავალფეროვნების ზოგად სტრუქტურას

ეკოლოგები სახეობათა სიმდიდრის სხვადასხვა სტრუქტურებს აკვირდებიან. ეს სტრუქტურები მრავალფეროვნების ექსპერიმენტულ კვლევას უდევს საფუძვლად.

მრავალფეროვნება გეოლოგიურ დროში

სახეობათა რაოდენობა დედამიწაზე თანაბარი არ არის და დაახლოებით 3,2 მილიარდი წლის წინ, უჯრედული სიცოცხლის გაჩენიდან მოყოლებული იცვლება. ანმყო დედამიწის ისტორიაში ყველაზე უფრო მრავალფეროვანი ნამდვილად არ არის (გოულდი 1989). სიცოცხლის გაჩენის პერიოდიდან შემონახული ნამარხები სრულყოფილი არ არის,



სურ. 29.1. სამ გეოლოგიურ ხანაში გაჩენილი ორგანიზმების ოჯახების რაოდენობა

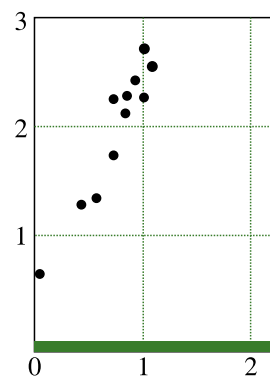
თუმცა დღესდღეობით შემონახული ორგანიზმები, როგორებიცაა ზღვის უხერხემლო ცხოველები, გეოლოგიურ დროში მრავალფეროვნების ცვლილებას ასახავენ. მე-19 თავში დედამიწაზე მომხდარი მასობრივი გადაშენების გეოლოგიური ისტორია შევისწავლით. ამგვარ გადაშენებებს შორის ევოლუციური გავრცელების და ოჯახების თუ სხვა უფრო მაღალი დონის ტაქსონების სიმდიდრის ზრდის პერიოდები იყო. 29.1 სურათზე გამოსახულია ზღვის უხერხემლო ცხოველების ოჯახების რაოდენობის ცვლილება გეოლოგიურ დროში. სურათზე ნაჩვენებია შთამომავლობის ზრდის სულ მცირე სამი პერიოდი, რაც კემბრიულ ხანაში იწყება და თითოეულ პერიოდში ოჯახის მრავალფეროვნება უფრო მაღალ დონეს აღწევს. სიცოცხლის რთული ფორმების საწყისი დივერსიფიკაციის შემდეგ, კემბრიული ხანის დასასრულს, სწრაფი გადაშენების პერიოდი იწყება. მრავალფეროვნებამ ახალ პიკს პალეოზოურ ხანაში მიაღწია, ხოლო პერმული ხანის დასასრულს კვლავ მასობრივი გადაშენება დაიწყო. ოჯახების რაოდენობის ბოლო სწრაფმა ზრდამ თანამედროვე ფაუნის ჩამოყალიბებას შეუწყო ხელი (სეპკოსკი 1984).

მრავალფეროვნების განედური გრადიენტი

მე-19 საუკუნის ნატურალისტები, კერძოდ ჩარლზ დარვინი, ჰენრი ბეიტსი, ალფრედ რასელ უოლესი და სხვები თვლიდნენ, რომ ტროპიკებში უცნაური ფორმის და თვისებების ჯერ კიდევ უცნობი მრავალი სახეობა იმალება. ორგანიზმთა დიდ ტაქსონომიურ ჯგუფებში ანუ მცენარეებში, ცხოველებსა და სავარაუდოდ მიკრობებში, სახეობათა რაოდენობა ეკვატორთან მიახლოებისას შესამჩნევად იზრდება (ფიშერი 1960, სტელი 1968, სტელი და სხვები 1969, სტივენსი 1989). მაგალითად, ჩრდილოეთ განედის 600-ზე მდებარე პატარა ტერიტორიაზე 10 სახეობის ჭიანჭველა ბინადრობს, 400-ზე 50-100-მდე სახეობა გვხვდება, ხოლო ეკვატორთან ახლოს 200-ზე 100-200-მდე სახეობას გადავყვებით. გრენლანდიაში ფრინველის 56 სახეობა ბინადრობს, ნიუ იორკში - 105, გვატემალაში - 469, ხოლო კოლუმბიაში - 1395 (დობჟანსკი 1950). ამაზონის ზოგიერთ ტერიტორიაზე ფრინველთა მრავალფეროვნება 100 სახეობას აჭარბებს (ტერბორგი და სხვები 1990). სახეობების, გვარების და ოჯახების მრავალფეროვნება ზღვის გარემოშიც მსგავსია. ხმელეთის ფრინველთა, ხეების და ძუძუმწოვართა სახეობების სიმდიდრე ტროპიკებთან მიახლოებისას იმატებს (სურ. 29.2. ბრიგსი 1995).

გავრცელების არეალები და ფიზიკური პირობები

სახეობათა რაოდენობა დედამიწის გარშემო მდებარე გავრცელების არეალებში პროდუქტიულობის, სტრუქტურული არაერთგვაროვნების და ფიზიკური პირობებისადმი შემგუებლობის მიხედვით იცვლება (კოტლერი და ბრაუნი 1988, გენტრი 1988, როზენცვაიგი და აბრამსკი 1993). სტრუქტუ-



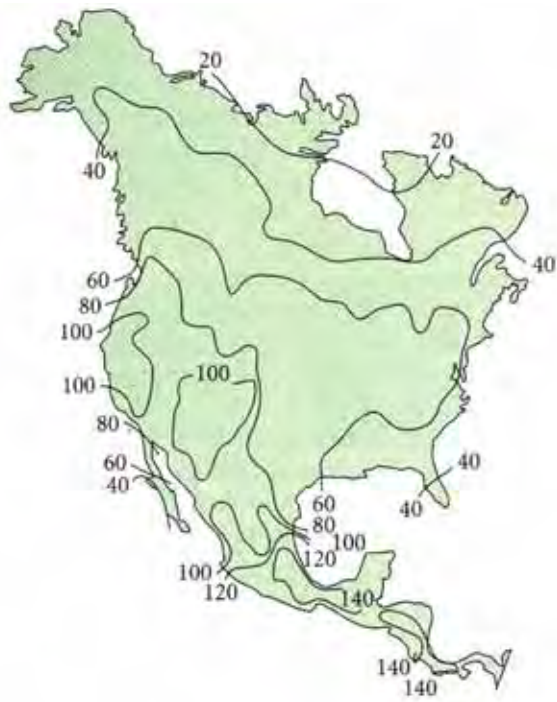
სურ. 29.3. ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთში გავრცელებულ ფოთლოვან ტყეებში ფრინველთა სახეობათა მრავალფეროვნებას და ფოთლების სიმაღლის მრავალფეროვნებას შორის დამოკიდებულება.

რასა და მრავალფეროვნებას შორის კავშირი ფრინველთა მკვლევრებისა და ნატურალისტებისთვის ცხადია, თუმცა მაკარტურმა (1961) გავრცელების სხვადასხვა არეალებში მობინადრე ფრინველების მრავალფეროვნების ფოთოლთა სიმაღლის მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებულის გრაფიკი პირველმა ააგო. ფოთოლთა სიმაღლის მრავალფეროვნებით ვეგეტაციის სტრუქტურული სირთულე იზომება (სურ. 29.3). გრინსტონმა (1984) იგივე ტიპის კვლევა აბლაბუდის მქსოველ ობობებზე ჩაატარა და აღმოაჩინა, რომ სახეობათა მრავალფეროვნება ვეგეტაციის სიმაღლის (რომელზეც ობობები აბლაბუდას ქსოვენ) არაერთგვაროვნებაზე დამოკიდებულებით იცვლება. პიანკამ (1967) ხვლიკების სახეობათა რაოდენობასა და აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთით მდებარე უდაბნოების ფართობის ერთეულზე ვეგეტაციის მოცულობას შორის მჭიდრო კავშირი აღმოაჩინა.

სახეობათა რაოდენობა ფიზიკური პირობები-



სურ. 29.2. ფრინველების, ხეების და ძუძუმწოვარი ცხოველების სახეობების რაოდენობა განედის მიხედვით. ძელები მარცხნივ გამოსახულ რუკას შეესაბამება.



სურ. 29.4. ჩრდილოეთ ამერიკის კონტინენტის 150 კვადრატული მილის ფართობზე ძუძუმწოვარი ცხოველების სახეობათა მრავალფეროვნება

სადმი შემგუებლობაზე, გავრცელების არელების არაერთგვაროვნებაზე და გავრცელების ცენტრებიდან იზოლირებულობაზეა დამოკიდებული. ჩრდილოეთ ამერიკაში, მცენარეთა და ცხოველთა სახეობების რაოდენობა ჩრდილოეთიდან სამხრეთისკენ გადაადგილებისას იზრდება, თუმცა გეოგრაფიული არაერთგვაროვნების და ნახევარკუნძულების იზოლაციის ზეგავლენა აშკარაა. სიმპსონმა (1964) ჩრდილოეთ ამერიკასა და პანამის ყელში 150 კვადრატული მილის ფართობი გამოყო და მათზე მობინადრე ძუძუმწოვარი ცხოველების სახეობათა რაოდენობისგან ცხრილი შეადგინა. ჩრდილოეთ კანადიდან ცენტრალურ ამერიკამდე ფართობზე მობინადრე სახეობების რაოდენობა 15-150-მდე იზრდება (სურ. 29.4). აშშ-ს შუაგულში, იგივე განედის გასწვრივ, ტოპოგრაფიულად უფრო არაერთგვაროვან დასავლეთის მთებში ძუძუმწოვრების მეტი სახეობა ბინადრობს (90-120 სახეობა ფართობზე), ვიდრე აღმოსავლეთის ერთგვაროვან გარემო პირობებში (50-75 სახეობა ფართობზე). ხმელეთის ფრინველთა სახეობათა რაოდენობა იგივე პრინციპით იცვლება (მაკარტური და უილსონი 1967, კუკი 1971). რეპტილიები აშშ-ს აღმოსავლეთ ნაწილში უფრო მრავალფეროვანნი არიან, ვიდრე დასავლეთის მთიან რეგიონებში. ამფიბიები სამხრეთ-აღმოსავლეთის უდაბნო რეგიონებში ნაკლებად არიან წარმოდგენილი, ვინაიდან მათი სახეობების უმეტესობას წყალი დიდი რაოდენობით სჭირდება.

29.2. თანამედროვე ასროვნება თანასაზოგადოების ორგანიზაციის თაობაზე, ათანხმებს რეგიონულ/ისტორიულ და ადგილობრივ/დეტერმინისტულ შეხედულებას მრავალფეროვნების შესახებ

1950-იან წლებამდე, ეკოლოგები სახეობათა მრავალფეროვნებას ისტორიული მოვლენების შედეგად ჩამოყალიბებულ, რეგიონალურ ფენომენად მიიჩნევდნენ. სახეობათა სიმდიდრის შესახებ ასეთ შეხედულებას რეგიონალურ-ისტორიული ეწოდება. შემდეგ ეკოლოგები დაინტერესდნენ, თუ როგორ ახდენს პოპულაციათა ურთიერთქმედება, მაგალითად მტაცებლობა და კონკურენცია, სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას. ადგილობრივ-დეტერმინისტული შეხედულების საფუძველი ადგილობრივი ურთიერთქმედებებია. კონკურენციის და გადაშენების შედეგად მრავალფეროვნება მცირდება, თუმცა სახეობათა გაჩენისა და მიგრაციის შედეგად მდგომარეობა ბალანსდება და გარკვეული წონასწორობა იქმნება. მრავალფეროვნების თეორიაში წონასწორობის იდეა დაახლოებით 30 წლის განმავლობაში დომინირებდა. მიუხედავად ამისა, რეგიონალურ და ადგილობრივ პროცესებს შორის დამოკიდებულების, ასევე საზოგადოების სტრუქტურაში აღელვების და ეკოლუციური ისტორიის მნიშვნელობის აღიარებამ რეგიონალურ-ისტორიული შეხედულება კვლავ დღის სინათლეზე დააბრუნა. დღესდღეობით ეკოლოგები ცდილობენ, გაარკვიონ, თუ როგორ ქმნის დროის და სივრცის შკალაზე მოქმედი ფაქტორები საზოგადოების ორგანიზაციის ფორმას (რიკლეფსი და შლუტერი 1993ბ, როზენცვაიგი 1995). თანამედროვე მიდგომის გააზრებისთვის ადგილობრივ-დეტერმინისტული და რეგიონალურ-ისტორიული შეხედულებები დეტალურად უნდა შევისწავლოთ.

მრავალფეროვნების ადგილობრივ-დეტერმინისტული გააზრება

ადგილობრივი დეტერმინიზმი გულისხმობს, რომ საზოგადოების მრავალფეროვნება კონკურენციის, მტაცებლობის და ადგილობრივი საზოგადოების დონეზე სახეობათაშორისი ურთიერთქმედებების შედეგია. ეკოლოგებს ასეთი შეხედულება მოსწონთ, ვინაიდან სახეობათა მრავალფეროვნების პრობლემა პატარა ტერიტორიებზე მომხდარი თანამედროვე პროცესებით შემოიფარგლება. უფრო ადრეული მოსაზრების თანახმად, მრავალფეროვნება ისტორიის გამოძახილია. ადგილობრივი დეტერმინიზმი ერთი პერიოდი ძალიან პოპულარული გახდა და ეკოლოგებმა რეგიონალური-ისტორიული ფაქტორების ზეგავლენა თითქმის გამორიცხეს (რიკლეფსი 1987, რიკლეფსი და შლუტერი 1993ა). ეკოლოგები მრავალფეროვნებას ისტორიული მოვლენების შედეგად ჩამოყალიბებულ, რეგიონალურ ფენომენად მიიჩნევდნენ. სახეობათა სიმდიდრის შესახებ ასეთ შეხედულებას რეგიონალურ-ისტორიული ეწოდება. შემდეგ ეკოლოგები დაინტერესდნენ, თუ როგორ ახდენს პოპულაციათა ურთიერთქმედება, მაგალითად მტაცებლობა და კონკურენცია, სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას. ადგილობრივ-დეტერმინისტული შეხედულების საფუძველი ადგილობრივი ურთიერთქმედებებია. კონკურენციის და გადაშენების შედეგად მრავალფეროვნება მცირდება, თუმცა სახეობათა გაჩენისა და მიგრაციის შედეგად მდგომარეობა ბალანსდება და გარკვეული წონასწორობა იქმნება. მრავალფეროვნების თეორიაში წონასწორობის იდეა დაახლოებით 30 წლის განმავლობაში დომინირებდა. მიუხედავად ამისა, რეგიონალურ და ადგილობრივ პროცესებს შორის დამოკიდებულების, ასევე საზოგადოების სტრუქტურაში აღელვების და ეკოლუციური ისტორიის მნიშვნელობის აღიარებამ რეგიონალურ-ისტორიული შეხედულება კვლავ დღის სინათლეზე დააბრუნა. დღესდღეობით ეკოლოგები ცდილობენ, გაარკვიონ, თუ როგორ ქმნის დროის და სივრცის შკალაზე მოქმედი ფაქტორები საზოგადოების ორგანიზაციის ფორმას (რიკლეფსი და შლუტერი 1993ბ, როზენცვაიგი 1995). თანამედროვე მიდგომის გააზრებისთვის ადგილობრივ-დეტერმინისტული და რეგიონალურ-ისტორიული შეხედულებები დეტალურად უნდა შევისწავლოთ.

ვალფეროვნებას სახეობათა ადგილობრივ წარმოშობასა და ადგილობრივ გადაშენებას შორის ბალანსად არ მიიჩნევდნენ და თვლიდნენ, რომ მრავალფეროვნების დონე ადგილობრივი პირობებით განისაზღვრება. აქედან გამომდინარე, მათი დაკვირვების ობიექტი ადგილობრივი ურთიერთქმედებები და პოპულაციათა შორის ნიშის დამოკიდებულება გახდა.

ადგილობრივი დეტერმინიზმის ჰიპოთეზამდე მისვლა თანდათანობით მოხდა. რეგიონალური-ისტორიული შეხედულებიდან ადგილობრივ-დეტერმინისტულ შეხედულებაზე გადასვლა 60-70-იან წლებში დასრულდა, თუმცე ეს პროცესი თითქმის ნახევარი საუკუნით ადრე დაიწყო, როდესაც ლოტკამ და ვოლტერამ სახეობათა ურთიერთქმედებები მათემატიკურად წარმოადგინეს. გაუსმა მოგვიანებით თეორიის პროგნოზი ექსპერიმენტულად დაამტკიცა ანუ აჩვენა, რომ სახეობები ერთ შეზღუდულ რესურსზე ვერ იარსებებს (იხ. პარაგრაფი 21). 40-იან წლებში, ლეკმა კონკურენციის ცნება ეკოლოგიური დივერსიფიკაციის პრობლემებისთვის გამოიყენა. ლეკის მთავარი ნაშრომი გალაპავოსის კუნძულებზე მცხოვრებ დარვინის სკვინჩას შეეხება (ლეკი 1947). 50-იან წლებში, ჰაჩისონმა (1957, 1959) ნიშის მრავალგანზომილებიან სივრცეში მობინადრე სახეობების ცნება შეიმუშავა (იხ. პარაგრაფი 29.6) და შეზღუდული მსგავსების შესახებ არსებულ მოსაზრებას დაუდო სათავე, რომლის თანახმად, სახეობათა ეკოლოგიურ მსგავსებას კონკურენციის შედეგად ზედა ზღვარი გააჩნია. 60-იან წლებში, თანასაზოგადოებათა ურთიერთქმედებების შედეგებს რობერტ მაკარტურმა, რიჩარდ ლევინსმა და რობერტ მეიმ მოუყარეს სათავე. მათ სახეობათა შორის ურთიერთქმედებათა მატრიცებით ასახული სისტემების წონასწორული, დეტერმინისტული თვისებები გამოიკვლიეს (მაკარტური და ლევინსი 1967, ვანდერმეერი 1972, რაფგარდენი 1973, მეი 1973ა,ბ,გ).

სახეობათა სიმდიდრის შესახებ რეგიონალურ-ისტორიული შეხედულება

ეკოლოგები ადგილობრივი მრავალფეროვნების განსაზღვრაში ადგილობრივ პოპულაციათა ურთიერთქმედების მნიშვნელობას ხაზს უსვამენ, თუმცა რეგიონალური პროცესებს გვერდს ვერ უვლიან. საზოგადოების მრავალფეროვნების რეგიონალურ-ისტორიული პერსპექტივის წინ წამოწევა ამ სიძნელის გადალახვის სურვილს დაემთხვა. ეკოლოგები ქვეცნობიერად ადგილობრივი და რეგიონალური მრავალფეროვნების პრობლემებს ერთმანეთისგან აცალკავებენ და თითოეულს დროისა და სივრცის შკალაზე საკუთარ მიზეზს უძებნიან. ადგილობრივი ურთიერთქმედება, რომელიც ადგილობრივ პირობებში ხდება, ადგილობრივ საზოგადოებაში თანამცხოვრები სახეობების რაოდენობას განსაზღვრავს.

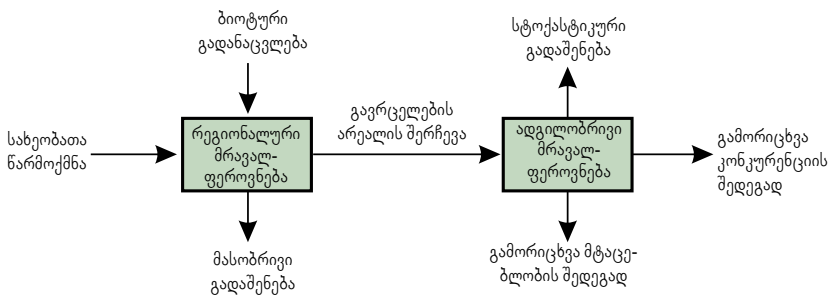
ეს რაოდენობა შესაძლებლობის ზღვარია, რომლის მიღმა თანასაზოგადოებას ახალი სახეობები არ ემატება. რეგიონალური პროცესები, როგორიცაა სახეობათა წარმოქმნა, მიგრაცია და გეოგრაფიულ მდებარეობაზე მომხდარი ისტორიული მოვლენები, რეგიონალურ მრავალფეროვნებას განსაზღვრავს. ადგილობრივ ურთიერთქმედებებსა და რეგიონალურ პროცესებს შორის სხვაობა გავრცელების არეალის სპეციალიზაციის ხარისხის განსხვავებულობას ანუ ბეტა მრავალფეროვნებას იწვევს. ადგილობრივი სახეობების რაოდენობა გარემო პირობების გათვალისწინებით წარჩინდება, ხოლო რეგიონში მობინადრე სახეობების რაოდენობა იცვლება.

რეგიონალურ-ისტორიული და ადგილობრივ-დეტერმინისტული შეხედულებების გაერთიანება დროსა და სივრცეში სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ზემოქმედების მქონე პროცესებზე იერარქიული პერსპექტივის მისადაგებით შეიძლება (სურ. 29.5). ურთიერთქმედება სულ უფრო ფართო სივრცით შკალებზე ხდება, ადგილობრივი პოპულაციით იწყება და პატარა ტერიტორიებს, ლანდშაფტებს, რეგიონებს და ა.შ. მოიცავს თითოეულ შკალაზე მომხდარი ურთიერთქმედება ქვედა შკალაზე მომხდარ პროცესებზე ზეგავლენას ახდენს. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, თანამედროვეობაში მომხდარი ურთიერთქმედებების ფორმა წარსულში მომხდარი მოვლენებით არის გამოწვეული (რიკლეფსი და შლუტერი 1993ბ).

მრავალფეროვნების ადგილობრივი და რეგიონალური კომპონენტები

ლოკალური და რეგიონალური ფაქტორები სახეობათა მრავალფეროვნების სხვადასხვა კომპონენტებში აისახება, რომელთაგან ორია ალფა (ადგილობრივი) მრავალფეროვნება და გამა (რეგიონალური) მრავალფეროვნება (უიტეკერი 1972). ადგილობრივი მრავალფეროვნება მეტ-ნაკლებად ერთგვაროვანი გავრცელების არეალის მცირე ტერიტორიაზე მობინადრე სახეობების რაოდენობაა. ადგილობრივი მრავალფეროვნება გავრცელების არეალზე, ტერიტორიაზე და ნიმუშის აღების ინტენსივობაზეა დამოკიდებული. რეგიონალური მრავალფეროვნება რეგიონში მდებარე ყველა გავრცელების არეალში მობინადრე სახეობების მთლიანი რაოდენობაა. ეკოლოგები რეგიონში გეოგრაფიულ არეალს გულისხმობენ, სადაც ორგანიზმთა გავრცელებისთვის მნიშვნელოვანი დაბრკოლება არ არსებობს. აქედან გამომდინარე, რეგიონის საზღვრები განხილულ ორგანიზმებზეა დამოკიდებული. რეგიონში სახეობათა გავრცელება მათ მიერ გავრცელების არეალის შერჩევაზე მიუთითებს და არა გარკვეულ ტერიტორიაზე გავრცელების შეუძლებლობას.

როდესაც ყველა სახეობა რეგიონში მდებარე

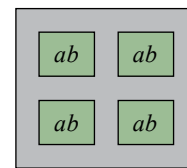


სურ. 29.5. სახეობის რეგიონალურ და ადგილობრივ მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენის მქონე ფაქტორები. სახეობათა გაჩენისა და მიგრაციის შედეგად სახეობათა რაოდენობა რეგიონალურ დონეზე იზრდება. ეკოლოგიური ურთიერთქმედება მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ადგილობრივ დონეზე ახდენს. თითოეული ადგილობრივი საზოგადოება მთლიანი რეგიონალური მრავალფეროვნების პატარა ნიმუშს შეიცავს, ვინაიდან სახეობები გავრცელების არეალის სპეციალიზაცია. მაშასადამე, გავრცელების არეალის შერჩევა რეგიონალურ და ადგილობრივ მრავალფეროვნებებს ერთმანეთთან აკავშირებს.

ყველა გავრცელების არეალში გვხვდება, ადგილობრივი და რეგიონალური მრავალფეროვნება ერთი და იგივეა (სურ. 29.6ა და დ). თუ ყველა გავრცელების არეალს გამორჩეული ფლორა და ფაუნა აქვს, მაშინ რეგიონალური მრავალფეროვნება ადგილობრივი მრავალფეროვნების საშუალოს რეგიონში მდებარე გავრცელების არეალების რაოდენობაზე ნამრავლია (სურ. 29.6ბ). ეკოლოგები გავრცელების არეალებში სახეობათა სხვაობას ბეტა მრავალფეროვნებას უწოდებენ. რაც უფრო მეტია გავრცელების არეალებს შორის სახეობათა სხვაობა, მით უფრო მეტია ბეტა მრავალფეროვნება. ბეტა მრავალფეროვნების გამოთვლის რამდენიმე მეთოდი არსებობს, თუმცა ყველაზე უფრო სასარგებლო რეგიონში მდებარე განსხვავებული გავრცელების არეალების რაოდენობაა. როდესაც ყველა სახეობა გავრცელების არეალებში უნივერსალურად გვხვდება, რეგიონში მხოლოდ ერთი გავრცელების არეალია და ბეტა მრავალფეროვნება 1-ის ტოლია (სურ. 29.6ა და დ). თუ გავრცელების არეალის სპეციალიზაცია იზრდება, რეგიონში უფრო დიდი რაოდენობის გავრცელების არეალი გვხვდება. გამა მრავალფეროვნება ალფა მრავალფეროვნების ბეტა მრავალფეროვნებაზე ნამრავლია. ბეტა მრავალფეროვნების პირდაპირ გამოთვლა სასურველი არ არის, ვინაიდან სახეობები გავრცელების არეალებში ერთმანეთს გადაფარავს. განსხვავებული გავრცელების არეალების რაოდენობის გამოთვლა შემდეგი ფორმულით შეიძლება: ბეტა მრავალფეროვნება = გამა მრავალფეროვნება / ალფა მრავალფეროვნება.

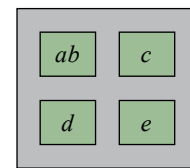
როდესაც რეგიონში ბევრი სახეობა თანაცხოვრობს, თითოეული მათგანი შედარებით მცირე რაოდენობის გავრცელების არეალში გვხვდება (მაკარტური და სხვები 1966). გამა მრავალფეროვნების ცვლილება ალფა და ბეტა მრავალფეროვნების ერთდროული ცვლილების შედეგია. ამგვარი დამოკიდებულება კუნძულებსა და კონტინენტებზე კარგად ჩანს, სადაც სახეობათა მრავალფეროვნებაზე დაკვირვება ფიზიკური პირობების მსგავს არეალში შეიძლება. როგორც ნესი, კუნძულებზე კონტინენტთან

შედარებით ნაკლები სახეობა ბინადრობს, თუმცა კუნძულის სახეობები უფრო მჭიდროდ არის განლაგებული და ამ მოვლენას სიმჭიდროვის კომპენსაცია ეწოდება (კრაუელი 1962). გარდა ამისა, კუნძულის



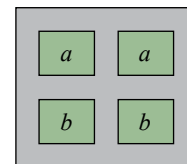
$$\alpha = 2, \gamma = 2, \beta = 1$$

(ა)



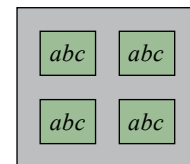
$$\alpha = 1,25, \gamma = 5, \beta = 4$$

(ბ)



$$\alpha = 0.5, \gamma = 2, \beta = 2$$

(ა)



$$\alpha = 3, \gamma = 3, \beta = 1$$

(დ)

სურ. 29.6. კავშირი ალფა (ადგილობრივ), გამა (რეგიონალურ) და ბეტა (გარდამავალ) მრავალფეროვნებებს შორის. თითოეულ პანელზე გამოსახულია გავრცელების ოთხი არეალის (პატარა მწვანე ყუთების) შემცველი რეგიონი (დიდი ნაცრისფერი ყუთი). ა) მრავალფეროვნება გავრცელების ოთხივე არეალში (ალფა მრავალფეროვნება) თანაბარია (გავრცელების ყველა არეალში ა და ბ სახეობა ცხოვრობს და სახეობათა სიმდიდრე 2). რეგიონალური (გამა) მრავალფეროვნებაა 2. ბეტა (გარდამავალი) მრავალფეროვნება არის გამა/ალფა $= 2/2 = 1$. ბ) გავრცელების ერთ არეალში ალფა მრავალფეროვნებაა 2 (ა და ბ სახეობები), ხოლო დანარჩენ სამში - 1 (გავრცელების არეალებში მხოლოდ c, d და e სახეობები შედიან). საშუალო ალფა მრავალფეროვნებაა 1,25. გამა მრავალფეროვნებაა 5 (გავრცელების არეალების საშუალო ალფა მრავალფეროვნებაზე ნამრავლი), ხოლო ბეტა მრავალფეროვნებაა გამა/ალფა $= 5/1,25 = 4$. გ) საშუალო ალფა მრავალფეროვნებაა 0,5, გამა მრავალფეროვნებაა 2, ხოლო ბეტა მრავალფეროვნებაა $2/1 = 2$. დ) ალფა მრავალფეროვნებაა 3, გამა მრავალფეროვნებაა 3, ხოლო ბეტა მრავალფეროვნებაა 1. ა) და დ) რეგიონებში გამა მრავალფეროვნება განსხვავებულია, ხოლო ბეტა მრავალფეროვნება იდენტურია, რაც ამ რეგიონში პატარა სახეობების გარდამავლობაზე მიუთითებს.

ცხრილი 29-1 კარიბის აუზში მდებარე შვიდ ტროპიკულ ტერიტორიაზე მუდმივად მობინადრე ფრინველების ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა და გავრცელების არეალში განაწილება

ტერიტორია	სახეობათა რაოდენობა (რეგიონალური მრავალფეროვნება)	სახეობების საშუალო რაოდენობა გავრცელების არეალში (ადგილობრივი მრავალფეროვნება)		ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა ფარდობითი სახეობაზე და გავრცელების არეალზე		ყველა სახეობის ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა
		ალო რაოდენობა	გავრცელების არეალი	სახეობაზე და გავრცელების არეალზე	ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა სახეობაზე	
პანამა	135	30.2	2.01	2.95	5.93	800
ტრინიდადი	106	28.2	2.35	3.31	7.78	840
იამაიკა	56	21.4	3.43	4.97	17.05	955
ტობაგო	53	21.4	3.63	4.71	17.10	906
სენტ ლუსია	33	15.2	4.15	5.77	23.95	790
გრენადა	30	15.2	4.63	5.36	24.82	745
სენტ კიტსი	20	11.9	5.35	5.88	31.45	629

შენიშვნა: ცხრილი ყველა ტერიტორიაზე მდებარე გავრცელების ცხრავე არეალის ათ საანგარიშო ინტერვალს ეფუძნება. გავრცელების ყველა არეალში მობინადრე თითოეული სახეობის ფარდობითი მრავალრიცხოვნობა სახეობებზე დაკვირვების საანგარიშო ინტერვალის რაოდენობა (მაქსიმუმ 10). ამ რიცხვის გავრცელების არეალის რაოდენობაზე გამრავლება სახეობაზე მოსულ ფარდობით მრავალრიცხოვნობას გვაძლევს. ამ რიცხვის სახეობათა რაოდენობაზე გამრავლებით ყველა სახეობის ფარდობით მრავალრიცხოვნობას მივიღებთ.

სახეობები გავრცელების ისეთ არეალებშიც ბინადრობს, რომლებსაც კონტინენტზე სხვა სახეობები დაიკავებენ და ამ მოვლენას გავრცელების არეალის გაფართოება ეწოდება (მაკარტური და სხვები 1972, რაიტი 1980). ზემოთ ჩამოთვლილი მოვლენების ერთობას ეკოლოგიური გათავისუფლება ეწოდება. მაკარტურმა და სხვებმა პუერტო რიკოს კუნძულზე დაკვირვებისას აღმოაჩინეს, რომ ფრინველის მრავალი სახეობა გავრცელების არეალების უმეტესობას იკავებს, ხოლო პანამაში, სადაც ტროპიკული გავრცელების არეალების იგივე სიმრავლე არსებობს, თითოეული სახეობა უფრო მცირე რაოდენობით გავრცელების არეალს იკავებს.

ეკოლოგიური გათავისუფლება შვიდი ტროპიკული რეგიონის და კარიბის აუზში მდებარე კუნძულების ფრინველთა საზოგადოებებზე დაკვირვების შედეგად ჩანს. ეს ტერიტორიები პანამის კონტინენტიდან პატარა ანტილებში მდებარე სენტ კიტსის კუნძულამდეა გადაჭიმული. დაკვირვებების შედეგად ჩანს, რომ მცირე რაოდენობის სახეობები უფრო მრავალრიცხოვანია და გავრცელების ბევრ არეალში გვხვდება (ცხრილი 29.1). შვიდივე ტერიტორიაზე სახეობათა ინდივიდების მთლიანი რაოდენობა ტოლია, თუმცა სახეობათა მთლიანი რაოდენობა (რეგიონალური მრავალფეროვნება) პანამასა და სენტ კიტსს შორის თითქმის 7-ის კოეფიციენტით განსხვავდება. პანამის გავრცელების არეალში სენტ

კიტსთან შედარებით სამჯერ მეტი სახეობა (აღფა მრავალფეროვნება) გვხვდება, ხოლო თითოეული სახეობის სიმჭიდროვე ორჯერ ნაკლებია. ბეტა მრავალფეროვნება (სახეობების მიერ აღიარებული გავრცელების არეალების რაოდენობა) სენტ კიტსსა და პანამას შორის თითქმის 3-ის კოეფიციენტით იზრდება.

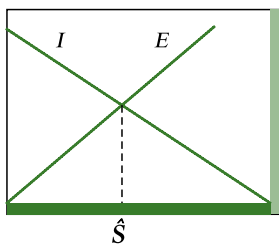
29.3. კუნძულებზე სახეობათა რიცხვი სახეობების დამოკიდებულია იმიგრაციისა და გადაშენების მაჩვენებლებზე

სახეობათა მრავალფეროვნების შესახებ არსებული მოსაზრებებიდან ყველაზე უფრო გავლენიანი კუნძულის ბიოგეოგრაფიის თეორიაა, რომელიც მაკარტურმა და უილსონმა შეიმუშავეს (1963, 1967). ეს თეორია რეგიონალურ-ისტორიულ პერსპექტივას ემხრობა და მის თანახმად, კუნძულზე მობინადრე სახეობების რაოდენობას იმიგრაციის და გადაშენების წარმმართველი ადგილობრივი პროცესები აბალანსებს. პატარა კუნძულებზე პოპულაციათა გეოგრაფიული იზოლირება ხდება და ახალი სახეობების წარმოქმნა შეუძლებელია, ამიტომ სახეობათა რაოდენობა მხოლოდ სხვა კუნძულებიდან ან კონტინენტიდან მიგრირებული ინდივიდების ხარჯზე იზრდება. ჩვენ კონტინენტებზე სახეობების

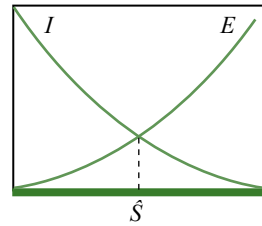
გაჩენის შესახებ დიდი ინფორმაცია არ გვაქვს, თუმცა შეგვიძლია დავუშვათ, რომ კონტინენტიდან მოშორებით მდებარე კუნძულებზე ნაკლები სახეობა გადადის. კუნძულის მოდელის უპირატესობა სწორედ ამაში მდგომარეობს.

ამჯერად ნაპირიდან მოშორებულ კუნძულს დავაკვირდეთ. კუნძულის მიმდებარე კონტინენტის ფლორა და ფაუნა კუნძულის პოტენციური კოლონისტების სახეობათა ფონდია. ახალი სახეობების კუნძულზე იმიგრაციის ტემპი კუნძულზე სახეობათა რაოდენობის ზრდასთან ერთად მცირდება ანუ რაც უფრო მეტი პოტენციური კოლონისტი მოხვდება კუნძულზე, მით ნაკლები იმიგრანტი მიეკუთვნება ახალ სახეობას (სურ. 29.7). როდესაც კონტინენტზე მობინადრე ყველა სახეობა კუნძულზე მოხვდება, ახალი სახეობების იმიგრაციის ტემპი ნულის ტოლი გახდება. თუ კუნძულზე გადასული სახეობები გადაშენებას განიცდის, გადაშენების ტემპი სახეობათა რაოდენობასთან ერთად იზრდება. იმიგრაციის და გადაშენების გრაფიკების გადაკვეთის ადგილზე სახეობათა შესაბამისი რაოდენობა წონასწორულია ().

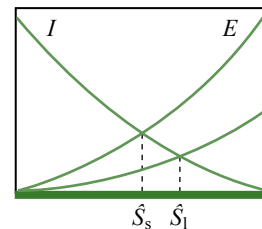
იმიგრაციის და გადაშენების ტემპები პოტენციური კოლონისტების და კუნძულზე გადასული სახეობების რაოდენობისადმი ზუსტად პროპორციულად არ იცვლება. ზოგიერთი სახეობა უკეთესი კოლონისტია და კუნძულზე პირველი გადადის. მაშასადამე, კუნძულზე მომხდარი იმიგრაციის ტემპი თავდაპირველად უფრო სწრაფად მცირდება, ვიდრე ეს იმ შემთხვევაში იქნება, თუ კონტინენტის ყველა სახეობა ერთნაირად გავრცელდება. იმიგრაციის ტემპსა და კუნძულის მრავალფეროვნებას შორის დამოკიდებულების გრაფიკი მრუდია (სურ. 29.8). გადაშენების ტემპსა და სახეობათა მრავალფეროვნებას შორის დამოკიდებულებაზე ორი ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას. სახეობათა შორის კონკურენციამ გადაშენების ტემპი შეიძლება გაზარდოს, ამიტომ, გადაშენების გრაფიკი სწრაფად იზრდება, როდესაც



სურ. 29.7. კუნძულზე მობინადრე სახეობების რაოდენობის წონასწორული მოდელი. სახეობათა წონასწორული რაოდენობა ($\hat{S}$) იმიგრაციის (I) და გადაშენების (E) გრაფიკების კვეთის ადგილის ემთხვევა.



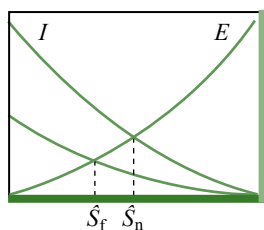
სურ. 29.8. იმიგრაციის და გადაშენების გრაფიკების ფორმაზე რამდენიმე ბიოლოგიური ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას. იმიგრაციის ტემპი საუკეთესო კოლონისტების კუნძულზე გადასვლის შემდეგ იკლებს. გადაშენების ტემპი კუნძულზე დიდი რაოდენობით სახეობების გაჩენის შემდეგ სწრაფად იზრდება, ვინაიდან სახეობათა შორის კონკურენციაც მატულობს.



სურ. 29.9. მაკარტურ-უილსონის წონასწორული მოდელის თანახმად, პატარა კუნძულებზე ნაკლები რაოდენობის სახეობა ბინადრობს და გადაშენების ტემპი უფრო მაღალია

სახეობათა მრავალფეროვნება მატულობს. ამგვარი დამოკიდებულება მაშინაც ჩნდება, როდესაც კუნძულზე იმიგრირებულ სახეობათა გადაშენების ალბათობა თანაბარი არ არის.

მკითხველმა შესაძლოა იფიქროს, რომ პატარა პოპულაციები გადაშენებას დიდ პოპულაციებზე მეტად ექვემდებარება. მაშასადამე, თუ გადაშენების ალბათობა პოპულაციის აბსოლუტური ზომის შემცირებასთან ერთად იზრდება, პატარა კუნძულებზე მობინადრე სახეობების გადაშენების გრაფიკები მოზრდილ კუნძულებზე მობინადრე სახეობებთან შედარებით უფრო მაღლა მდებარეობს. აქედან გამომდინარე, პატარა კუნძულებზე დიდ კუნძულებთან შედარებით ნაკლები რაოდენობის სახეობა ბინადრობს (სურ. 29.9). თუ კუნძულებზე იმიგრაციის ტემპი კოლონისტების წყაროდან დაცილების ზრდასთან ერთად მცირდება, მაშინ იმიგრაციის გრაფიკი შორეული კუნძულებისთვის უფრო დაბლა მდებარეობს, ვიდრე ახლომდებარე კუნძულებისთვის. შედეგად შორეული კუნძულების სახეობების წონასწორული რაოდენობა კონტინენტთან ახლოს მდებარე კუნძულების წონასწორული რაოდენობიდან მარცხნივ მდებარეობს (სურ. 29.10). ჩამოთვლილი პროგნოზი მთელ სამყაროში გაბნეული კუნ-



სურ. 29.10. მაკარტურ-უილსონის წონასწორული მოდელის თანახმად, კონტინენტთან ახლოს მდებარე კუნძულებზე დიდი რაოდენობით სახეობა ბინადრობს და ემიგრაციის ტემპი უფრო მაღალია

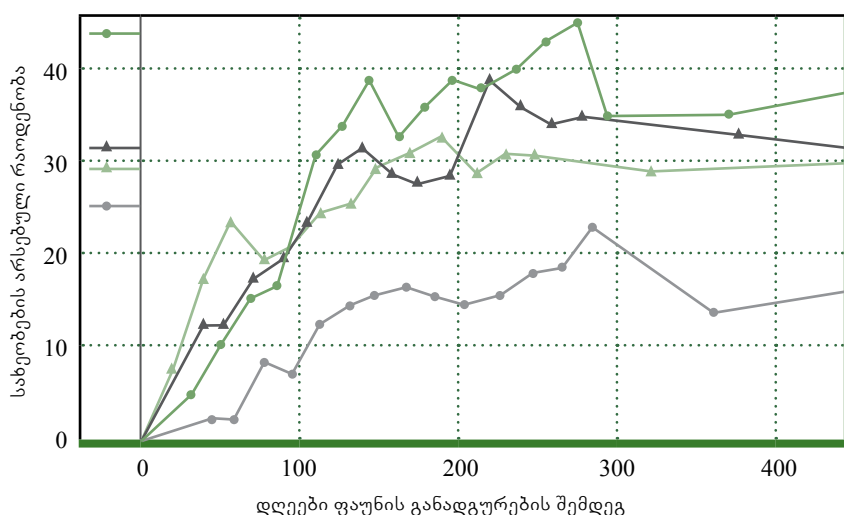
ძულებისთვის შეამოწმეს (მაკარტური და უილსონი 1967).

თუ კუნძულზე მობინადრე სახეობების რაოდენობა წონასწორულ მოდელს ექვემდებარება, მაშინ სახეობათა რაოდენობის ცვლილების შედეგად წონასწორული მრავალფეროვნება აღდგება. ამ ვარაუდის შემოწმება ჯერ კიდევ 1883 წელს დაიწყო, როდესაც ოსტ-ინდიაში, სუმატრასა და ჯავას შორის მდებარე კრაკატოას კუნძული ვულკანის რამდენჯერმე ამოფრქვევის შედეგად განადგურდა. კუნძულის თითქმის ნახევარი ზღვაში ჩაიძირა, ხოლო გადარჩენილი ნაწილი მხურვალე პემზამ და ფერფლმა დაფარა. კუნძულის ფლორა და ფაუნა გადანადგურდა. მცენარეებმა და ცხოველებმა კრაკატოას ხელახლა კოლონიზება მალევე დაიწყეს და დაახლოებით 25 წლის განმავლობაში კუნძულზე 100-ზე მეტი სახეობის მცენარე და 13 სახეობის ხმელეთის და მტკნარი წყლის ფრინველი დასახლდა. მომდევნო 13 წლის განმავლობაში 2 სახეობის ფრინველი გაქრა და 16 სახეობის ფრინველი დაემატა, რის შედეგადაც ფრინველთა სახეობების რაოდენობა 27-მდე გაიზარდა.

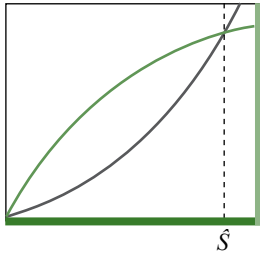
არდა. შემდგომი 14 წლის განმავლობაში კუნძულზე მობინადრე სახეობების რაოდენობა არ შეცვლილა, თუმცა 5 სახეობა გადაშენდა და 5 გაჩნდა ანუ სახეობათა რაოდენობამ წონასწორულ ნიშნულს მიაღწია და ეს ნიშნული კრაკატოას ზომის კუნძულისთვის სრულიად მოსალოდნელია. სახეობათა განახლების ტემპი ამ პერიოდის განმავლობაში წელიწადში 1,3% იყო [5 სახეობა/(27 სახეობა X 14 წელი)]. ექსპერიმენტული კვლევები დიატომური წყალმცენარეების მიერ სასაგნო მინის (პატრიკი 1967), უმარტივესი ცხოველების მიერ ღრუბლოვანი კორძების (კაირნსი და სხვები 1967), მიკროორგანიზმების მიერ წყლით სავსე ბუშტების (მაგუაირი 1963) და ანთროპოდეების მიერ მანგროვის კუნძულების კოლინიზაციაზე (სიმბერლოფი 1969, სიმბერლოფი და უილსონი 1969. სურ. 19.11) ჩატარდა. კვლევების შედეგებმა დაადასტურა, რომ კოლონიზაცია და წონასწორობის მიღება კუნძულ კრაკატოას მსგავსად ხდება.

ბეკერმა კვლევა არც თუ ისე შორეულ წარსულში ჩაატარა (1992) და დაამტკიცა, რომ კანარის კუნძულზე მობინადრე ბალახისმჭამელი ხოჭოების სახეობების მრავალფეროვნება მასპინძელი მცენარეების გავრცელებულობაზე უფრო დამოკიდებული, ვიდრე კუნძულის ზომაზე. ბეკერის ნაშრომში ხაზგასმულია ეკოლოგებისთვის კარგად ნაცნობი მოვლენა: სახეობათა მრავალფეროვნებაზე კუნძულის ზომისა და კონტინენტიდან დაცილების გარდა, სხვა ფაქტორებიც მოქმედებს. გავრცელების არეალის სტრუქტურა და ადგილობრივ პოპულაციათა ურთიერთქმედებები კუნძულების კოლონიზაციასა და გადაშენების ტემპზე ნამდვილად ახდენს ზეგავლენას.

მრავალფეროვნების წონასწორული ხედვა კონტინენტებზე და ოკეანის კუნძულებზე მობინადრე სახეობების ოჯახებისთვის შეგვიძლია გამოვიყენოთ. ძირითადი განსხვავება ის არის, რომ სახე-



სურ. 29.11. ქვედა ფლორიდა-კისში მდებარე მანგროვის ოთხი პატარა კუნძულის ხელახლა კოლონიზაციის გრაფიკები. კუნძულების ფაუნა თითქმის მთლიანად ანთროპოდეებისგან შედგებოდა და მისი განადგურება მეტილის ბრომის ახრჩოლების შედეგად მოხდა. სახეობათა რაოდენობა ფაუნის განადგურებამდე სურათის მარცხენა ნაწილში არის გამოსახული. კოლონისტთა წყაროებიდან მოშორებულ კუნძულებზე სახეობათა დაგროვება უფრო ნელა მოხდა და წონასწორული რაოდენობაც ნაკლები იყო.



სურ. 29.12. დიდი ფართობის კონტინენტზე მომხდარ სახეობების რაოდენობის წონასწორული მოდელი. ახალი სახეობების წარმოქმნა ევოლუციური პროცესის შედეგი უფროა, ვიდრე იმიგრაციის.

ობების რეგიონალური წარმოქმნა სისტემის გარედან სახეობების შემოღინებას ანუ იმიგრაციას ხელს უწყობს (მაკარტური 1969, როზენცვაიგი 1975). მოზრდილ რეგიონში, რომელიც სხვებისგან იზოლირებულია, ახალი სახეობების დამატება სახეობების გაჩენის შედეგად ხდება. სახეობათა წარმოქმნისა და გადაშენების რეგიონალურ მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებულების გრაფიკები 29.12 სურათზეა გამოსახული. გრაფიკების დახრილობა მათ წარმოქმნელ პროცესებზეა დამოკიდებული. სახეობის გადაშენების ალბათობა იზრდება, თუ კონკურენციის შედეგად გამორიცხვა მრავალფეროვნებასთან ერთად ძლიერდება და მცირდება, როდესაც მუტუალიზმების და ენერგიის დინების ალტერნატიული ტრაექტორიები მრავალფეროვან საზოგადოებას გარე აღლევებისგან იცავს. სახეობათა წარმოქმნის ტემპი თანაბრდება, როდესაც შემდგომი დივერსიფიკაციის შესაძლებლობა მრავალფეროვნების ზრდის შედეგად მცირდება და იმატებს, როდესაც მრავალფეროვნება მეტ სპეციალიზაციას და ქვეპოპულაციების რეპროდუქციული იზოლაციის ალბათობის ზრდას იწვევს.

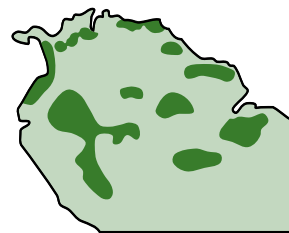
ბიოლოგიურად დასაბუთებული მოდელები, იმიგრაციის, სახეობათა გაჩენის და გადაშენების გრაფიკების ფორმის მიუხედავად, მრავალფეროვნების წონასწორულ დონეს განსაზღვრავს. ამგვარი მოდელები საკმაოდ საინტერესო ხედვას გვაძლევს, თუმცა მრავალფეროვნების ცვალებადობის მიზეზებს არ განმარტავს. ცვალებადობის მიზეზები წონასწორულ მოდელში შეგვიძლია გავაერთიანოთ. ადგილობრივი საზოგადოებები ახალი სახეობებით ივსება, ხოლო მრავალფეროვნება რეგიონალურად იზრდება და სხვაობის ზრდა ბეტა მრავალფეროვნების ზრდითაა გამოწვეული (მაკარტური 1969). თუ მრავალფეროვნება წონასწორული ხდება, სახეობათა წარმოქმნისა და გადაშენების გრაფიკების მდებარეობაზე სხვადასხვა ფაქტორები ახდენს ზეგავლენას და მათ წონასწორობის შეცვლა შეუძლიათ (კონელი და ორისი 1964, პიანკა 1966, ბუზასი 1972).

29.4. სდეგა თუ არა სახეობათა წარმოქმნა უფრო სწრაფად ტროპიკაში, ვიდრე უფრო მაღალ ადგილებში

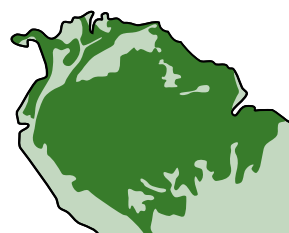
ჩვენ ადგილობრივ და რეგიონალურ პროცესებს, ასევე თანამედროვე და ისტორიულ მოვლენებს შორის ურთიერთქმედების შედეგად საზოგადოების სტრუქტურის რეგულირებას ხაზი უკვე გაუვსვით. რეგიონალურ პროცესებზე დაკვირვება საკმაოდ რთულია, ამიტომ ადგილობრივი და რეგიონალური მრავალფეროვნების განსაზღვრაში მათი ფუნქციის შესახებ ბევრი არაფერი დაწერილა. ბევრი სისტემატიკოსის და ბიოგეოგრაფის ვარაუდით, სახეობათა წარმოქმნის ტემპი და გარემო პირობების კლიმატური ისტორია რეგიონალურ მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ახდენს. იგივე ფაქტორები მრავალფეროვნების განედურ გრადიენტზეც არის პასუხისმგებელი (უილისი 1922, ჰაფერი 1969, სიმპსონი და ჰაფერი 1978, პრანსი 1982). სახეობათა იზოლირებული პოპულაციების რამდენიმე ათასი თაობა უნდა შეიცვალოს, რათა პოპულაციამ რეპროდუქციის ბარიერები დაძლიოს და თავადაც ცალკე სახეობა გახდეს. აქედან გამომდინარე, ამ პროცესზე დაკვირვება შეუძლებელია. მიუხედავად ამისა, პრობლემა სხვადასხვა სახის ანალოზს მაინც ექვემდებარება და ორ მაგალითს ქვემოთ განვიხილავთ.

სახეობის გვარზე შეფარდება

ჰაფერის (1969, 1974) და პრანსის (1982) ვარაუდით, გამყინვარების პერიოდის შედარებით მშრალ მონაკვეთებში ტროპიკული ტყეების ფრაგმენტებად



(ა)



(ბ)

სურ. 29.13. ტროპიკული ტყის მიახლოებითი გავრცელება სამხრეთ ამერიკაში ა) ჩრდილოეთ ნახევარსფეროში მომხდარი გამყინვარებისას და ბ) დღესდღეობით

ცხრილი 29-2 რამდენიმე რეგიონში მდებარე ტყეებში გავრცელებული ხეების მრავალფეროვნების ტაქსონომიური დონეები

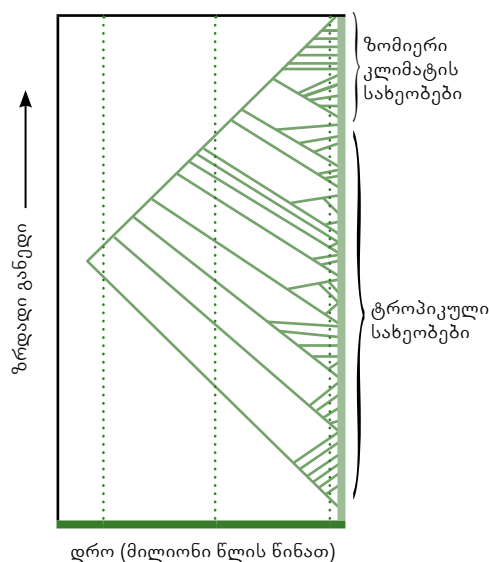
ტაქსონი	ევროპა	ტაქსონის რაოდენობა	
		ჩრდილოეთ ამერიკის ალმოსავლეთი	ალმოსავლეთ აზია
ფენები	16	26	37
ოჯახები	21	46	67
გვარები	43	90	177
სახეობები	124	253	729
ძირითადად ტროპიკული			
გვარების პროცენტული შემადგენლობა	5	14	32
გვარების რაოდენობა			
ნამარხებში	130	60	122

დაყოფა ტროპიკებში სახეობების ალოტრაპიული გაჩენის შესაძლებლობას ქმნის, ხოლო ზომიერი კლიმატის და არქტიკულ ზონაში მდებარე გავრცელების არელების მკვეთრი პირობები და შეზღუდვები გადაშენების ტემპის ზრდას იწვევს. თუ ზომიერ და ტროპიკულ ტყეებს შორის მრავალფეროვნების სხვაობა ტროპიკებში სახეობათა წარმოქმნის მაღალ ტემპზე მიუთითებს, მაშინ ტროპიკული ტყეების გვარებში უფრო მეტი სახეობა შევა, ვიდრე ზომიერი

კლიმატის ზონების გვარებში. ტროპიკულ ტყეებში მრავალფეროვნება ოჯახის, გვარის და სახეობის დონეზეც აშკარად გამოხატულია. პანამის რესპუბლიკაში (46 სახეობა) და კანადაში, ონტარიოში (33) გავრცელებული ხეების სახეობებიდან ნიმუშის აღების შედეგად გამოჩნდა, რომ ზომიერი კლიმატის ტყეში გავრცელებულ გვარზე მეტი სახეობა მოდის, თუმცა ორივე ტერიტორიაზე ოჯახზე მოსული გვარების რაოდენობა თანაბარია (ცხრილი 29.2). სახეობებით მდიდარ ტროპიკულ ტერიტორიას (სადაც ხეების 300-ზე მეტი სახეობა ბინადრობს. ნაიტი 1975, კროუტი 1978, გენტრი 1988) და ზომიერი კლიმატის ტერიტორიას (სადაც 50-ზე ნაკლები სახეობა ბინადრობს. ბრაუნი 19650, ბეშელი და სხვები 1962) შორის მრავალფეროვნების სხვაობა ძირითადად ოჯახის დონეზე გამოიხატება. გარდა ამისა, ტროპიკულ ტყეებში მჭიდროდ დაკავშირებული სახეობების რაოდენობა ნაკლებია, ხოლო მაღალი დონის ტაქსონების დიდი რაოდენობა მრავალფეროვნების ჩამოყალიბების სიძველეზე მიუთითებს.

ფილოგენური ანალიზი

ზომიერი კლიმატის და ტროპიკულ ტერიტორიებს შორის სახეობათა დივერსიფიკაციის ტემპების შედარების კიდევ ერთი საშუალება ფილოგენური ანალიზია. 29.14 სურათზე გამოსახულია ჰიპოთეტური, მონოფილეტური ტაქსონი, რომლის სათავე ტროპიკულია, ხოლო თანამედროვე სახეობები ტროპიკულ და ზომიერი კლიმატის ტერიტორიებზე ვრცელდება. მონოფილეტური ტაქსონი ბევრად მეტ ტროპიკულ სახეობას შეიცავს, თუმცა ზომიერი კლიმატის რეგიონში სახეობათა დივერსიფიკაციის ტემპი უფრო მაღალია. ტროპიკებში სახეობათა დივერსიფიკაციის უფრო მაღალი დონეა და ამის მიზეზი ის არის, რომ მონოფილეტური ტაქსონი ამ რეგიონს



სურ. 29.14. ჰიპოთეტური, მონოფილეტური ტაქსონი ზომიერი კლიმატის მოყვარული და ტროპიკული სახეობები შედის. სახეობები გვხვდება სამხრეთ ამერიკაში (SA), ცენტრალურ ამერიკაში (CA) და ჩრდილოეთ ამერიკაში (NA). ტაქსონის ტროპიკულ ნაწილში მეტი სახეობა შედის, ვინაიდან ის უფრო ხანდაზმულია. სახეობათა დივერსიფიკაციის ტემპი ტაქსონის ზომიერი კლიმატის ნაწილში უფრო მაღალია.

უფრო დიდი ხნის განმავლობაში მოიცავს. სურათზე აგრეთვე ჩანს, რომ ტროპიკული ფაუნის მეტი მრავალფეროვნება სახეობებზე უფრო მაღალი დონის ტაქსონებზე შეინიშნება.

29.5. დროის ჰიპოთეზის მიხედვით, კველი საბინადრო არეები უფრო მრავალფეროვნები

1878 წელს, ინგლისელმა ნატურალისტმა ალფრედ რასელ უოლესმა განაცხადა, რომ მრავალფეროვნება ტროპიკებში უფრო მეტია, ვიდრე ზომიერი კლიმატის რეგიონებში, ვინაიდან ტროპიკული პირობები დედამიწის ზედაპირზე პოლარულ გარემო პირობებთან შედარებით ადრე გაჩნდა. გარდა ამისა, დედამიწის ისტორიის განმავლობაში ზომიერი კლიმატის რეგიონები აღელვებდა, მაგალითად გამყინვარებას, უფრო ხშირად ექვემდებარებოდა. მაშასადამე, ტროპიკული რეგიონები უფრო დიდხანს იყო სტაბილური და სახეობათა დიფერენცირებისთვის მეტი დრო არსებობდა. ამგვარ მოსაზრებას ხშირად სახეობათა მრავალფეროვნების დროის ჰიპოთეზას უწოდებენ.

დედამიწის კლიმატმა გათბობის და გაცივების რამდენიმე ციკლი გაიარა. ნალექ ქანებში შემონახული ნარჩენები და ნამარხები ვეგეტაციასა და ოკეანის ტემპერატურაზე ამ ციკლების ზეგავლენას ასახავს. დედამიწის კლიმატის დათბობა დაახლოებით 30 მილიონი წლის წინ, ოლიგოცენის ხანაში მოხდა. ამ პერიოდში ტროპიკული და სუბტროპიკული კლიმატის რეგიონები გაფართოვდა და აშშ-სა და სამხრეთ კანადას მიაღწია. შედეგად ზომიერი კლიმატისა და

არქტიკული ზონები დაპატარავდა და პოლუსებს მიუახლოვდა. უკანასკნელი 25 მილიონი წლის განმავლობაში, დედამიწის კლიმატი უფრო ცივი და მშრალი გახდა, რის გამოც ტროპიკების არეალი შემოჭიდროვდა.

გამყინვარების ეპოქის 2 მილიონი წლის განმავლობაში, მაღალმა და დაბალმა განედებმა მკვეთრი ცვლილება განიცადა. ზომიერი კლიმატისა და არქტიკულ ტერიტორიებზე ყინული დნებოდა და კვლავ ჩნდებოდა, რაც გავრცელების ძირითადი არელების გეოგრაფიულ გადაადგილებას და შესაძლოა გაქრობასაც იწვევდა. გამყინვარების პერიოდებში ტროპიკებში ნალექების რაოდენობა იმატებდა. ამავალაზონის ჯუნგლები, რომელიც დღესდღეობით მდინარე ამაზონის ბასეინს ფარავს, გვალვის პერიოდში მხოლოდ პატარა, იზოლირებულ თავშესაფრებში რჩებოდა (ჰაფერი 1969, პრანსი 1982). ტროპიკული ტყის გავრცელების არეალის შეზღუდვამ და დაყოფამ მრავალი სახეობის გადაშენება გამოიწვია, ხოლო პატარა ტერიტორიებზე იზოლირებულმა პოპულაციებმა ახალი სახეობების ჩამოყალიბებას შეუწყო ხელი.

დროის ჰიპოთეზის შესწავლისთვის რამდენიმე ფაქტი შეგვიძლია გამოვიყენოთ. თუ ტროპიკული კლიმატი სხვებს წინ უსწრებს, მაშინ შედარებით ცივი ტერიტორიების ფაუნა და ფლორა ტროპიკებიდან იღებს სათავეს. ფილოგენური კავშირების დანვრისგან გამომდინარე, შესწავლამ ამ მოსაზრების სისწორე მცენარეების მჭამელი მწერებისთვის დაამტკიცა (ფარელი და მიტერი 1993). იგივე მდგომარეობა ორგანიზმთა ყველა ჯგუფისთვის არ მეორდება. მაგალითად, ცივ რეგიონში გავრცელებულ ტყეებში დომინანტური წიწვოვანი ხეები ყვავილის მქონე ხეებს



სურ. 29.15. ზღვის ცხოველების ოჯახების მთლიანი რაოდენობის ცვლილება პალეოზოური ხანის (ნაცრისფერი ხაზი) შემდეგ და ხმელეთის მცენარეების ფლორის ნამარხებში წარმოდგენილი სახეობების საშუალო რაოდენობის ცვლილება შუაპალეოზოური ხანის (მწვანე ხაზი) შემდეგ.

წინ ისწრებს. წინვითი ხეები ზომიერი კლიმატის ზონებში ყოველთვის არ გვხვდება, თუმცა ნაძვი და სოჭი გავრცელების მსგავს არეალებში მრავალი ათეული წლის განმავლობაში ცოცხლობს. ზომიერი კლიმატის ზონის მცენარეების სხვა ჯგუფები, მაგალითად მუხები და ნეკერჩხლები, სათავეს 60 მილიონი წლის წინ, მეზოზოურ ხანაში იღებს. აქედან გამომდინარე, ზომიერი კლიმატისა და არქტიკის შედარებით ღარიბ თანასაზოგადოებებს, რომელთაც ეს სახეობები მიეკუთვნება, უფრო მრავალფეროვან ტროპიკულ საზოგადოებებთან შედარებით განვითარების ნაკლები დრო ჰქონდა. ზომიერი კლიმატისა და არქტიკის გავრცელების არეალები შესაძლოა წარსულში შემოზღუდული იყო და მათი წარმომადგენლების დიდი რაოდენობა დაიღუპა, თუმცა თავად გავრცელების არეალები და მცენარეთა თუ ცხოველთა გვარებს უძველესი ისტორია აქვს.

ნამარხებზე დაკვირვება დროთა განმავლობაში მრავალფეროვნების ზრდაზე მიუთითებს და დროის ჰიპოთეზას ასაბუთებს. მიუხედავად ამისა, ნამარხების ისტორია ფრაგმენტულია, მისი გამოყენება მხოლოდ მცირე რაოდენობის ტაქსონებისთვის და გავრცელების მხოლოდ გარკვეული ტიპის არეალებისთვის, კერძოდ ზღვის გავრცელების არეალებისთვის შეიძლება (სტელი და სხვები 1969, ჰალამი 1977). 29.15 სურათზე ჩანს, რომ სამყაროს მრავალფეროვნება პალეოზოური ხანის დაწყების შემდეგ გაიზარდა. მცენარეებმა და ცხოველებმა ახალი ტერიტორიები დაიკავეს და ორგანიზმთა ნამარხებიც სწორედ ამ პერიოდიდან გვხვდება (სიმპსონი 1969, სეპკოსკი 1978, სეპკოსკი და სხვები 1981). გავრცელების კონკრეტული არეალების, საზოგადოებების ან ორგანიზმთა ჩამოყალიბებული ჯგუფების შესახებ ინფორმაცია ნაკლებია. ბუზასმა და გიბსონმა (1973) აჩვენეს, რომ ზომიერი კლიმატის ზონაში ფორამინიფერების საზოგადოების მრავალფეროვნება უკანასკნელი 15 მილიონი წლის განმავლობაში არ შეცვლილა, თუმცა თავად სახეობები ოდნავ შეიცვალა და ფორამინიფერა არ არის ორგანიზმთა ისეთი ჯგუფის წარმომადგენელი, რომელშიც ევოლუცია სწრაფად ხდება.

მოსაზრება, რომლის თანახმად, განედებზე სახეობათა მრავალფეროვნების სხვაობაზე მხოლოდ დროა პასუხისმგებელი, ეკოლოგებისთვის მეტისმეტად მარტივია და ტროპიკული მრავალფეროვნების ახსნისთვის არ გამოდგება. რა თქმა უნდა, სხვა ფაქტორებიც არსებობს და მათ შორისაა ტროპიკული რეგიონების მიერ დაკავებული დიდი ფართობი, მზის გამოსხივების განსხვავებულობა, გავრცელების არეალის არაერთგვაროვნება და ადგილობრივი თუ რეგიონალური აღელვებების სიხშირე და ინტენსივობა (უილსონი 1992). უფრო მეტიც, როდესაც ზომიერი კლიმატის მოყვარული სახეობები ტროპიკული გვარიდან იღებს სათავეს, მათი დივერსიფიკაციის შეზღუდვა თანაევოლუციური კავშირებით

უფრო არის გამოწვეული, ვიდრე სახეობათა დივერსიფიკაციისთვის არსებული დროით. მაგალითად, ფარელმა და მიტერმა (1993) ტროპიკებში და ზომიერი კლიმატის რეგიონებში მობინადრე ფოთლისმჭამელი ხოჭოები ფილოგენურად გამოიკვლიეს და სახეობათა მრავალფეროვნების უფრო მაღალი დონე ტროპიკებში აღმოაჩინეს. ზომიერი კლიმატის მოყვარული ხოჭოების ფაუნა ტროპიკული ხოჭოების გვარიდან ფილოგენურად იღებს სათავეს. იგივე კვლევების თანახმად, სახეობათა წარმოშობის ტემპი განედურ გრადიენტს არ ავლენს. მეცნიერების მოსაზრებით, ზომიერი კლიმატის მოყვარული ხოჭოების სახეობების დივერსიფიკაცია მცენარეების მჭამელ ხოჭოებსა და მათ მასპინძელ მცენარეებს შორის თანაევოლუციური კავშირებით იზღუდება. ზომიერი კლიმატის მოყვარული, მასპინძელი მცენარეები სათავეს ტროპიკებში იღებს. ზომიერი კლიმატისა და ტროპიკულ რეგიონებს შორის ხოჭოების მრავალფეროვნების სხვაობა სწორედ ამ მცენარეების დივერსიფიკაციის შეზღუდვით აიხსნება.

დროის ჰიპოთეზის ერთ-ერთი სახესხვაობის თანახმად, ზომიერი კლიმატის რეგიონში რღვევები უფრო ხშირი და ძლიერია, ამიტომ საზოგადოების მრავალფეროვნება წონასწორობას ვერ აღწევს. ეს ნიშნავს, რომ საზოგადოებები სახეობებით გაჯერებული არ არის, ვინაიდან მათ უბრალოდ დრო არ აქვთ, რათა სახეობათა სიმდიდრის წონასწორულ დონეს მიაღწიონ. ეკოლოგების უმეტესობა ამ მოსაზრებას არ ეთანხმება (როზენცვაიგი და აბრამსკი 1993).

ამჯერად ჩვენს ყურადღებას ადგილობრივ-დეტერმინისტულ ფაქტორებს მივაპყრობთ, რომელმაც შესაძლოა სახეობათა მრავალფეროვნებაზე მოახდინოს ზეგავლენა. ამ ფაქტორებს შორისაა პირველადი წარმოქმნა, გავრცელების არეალის სტრუქტურული თვისებები, მტაცებლებისა და ბალახისმჭამელი ცხოველების მოქმედება, რღვევა და კონკურენცია. საზოგადოების სტრუქტურასა და სახეობათა მრავალფეროვნებას შორის კავშირის შესახებ დამატებითი თეორია არსებობს.

29.6. ნიშის თეორია წარმოადგენს ჩარჩოს სახეობათა მრავალფეროვნების რაპულირების თეორიისთვის

ეკოლოგები ტერმინ „ნიშას“ პოპულაციების ან ინდივიდების გარემო პირობებთან კავშირების ანუ საზოგადოებაში მათი ეკოლოგიური ფუნქციების ასახვისთვის იყენებენ. ნიშა გარემო პირობების და რესურსის ხარისხების ერთობლიობაა, რომელშიც ინდივიდებს ან სახეობებს გადარჩენა და გამრავლება შეუძლიათ. მაგალითად, გარკვეული სახეობის ნიშის საზღვრები 100მ-300მ-მდე ტემპერატურა, ნადირობის ტერიტორიის 4-12მმ-მდე ზომა

და განთიადიდან დაბნელებამდე დრო შეიძლება იყოს. ნებისმიერი სახეობის ნიშა ჩამოთვლილ სამ ცვლადზე მეტს შეიცავს, ხოლო ეკოლოგებს ნიშის მრავალგანზომილებიანობა სახეობასა და გარემო პირობებს შორის კავშირების სირთულის აღქმაში ეხმარება.

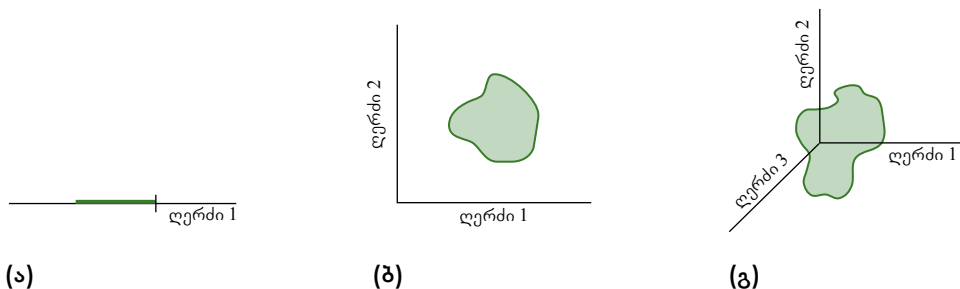
ნიშის ცნება

ჰაჩინსონმა (1957) ნიშის ცნება პირველმა განსაზღვრა. მისი აზრით, ნებისმიერი სახეობის მოქმედების არეალი გარემო პირობების ყველა განზომილებაში შეიძლება აღინეროს. გარემო პირობებში შედის ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორები, როგორიცაა ტემპერატურა, ტენიანობა, მარილიანობა, ჟანგბადის კონცენტრაცია და ბიოლოგიური ფაქტორები, როგორიცაა მსხვერპლი სახეობა და თავშესაფარი, სადაც ინდივიდს მტაცებლებისგან დამალვა შეუძლია. ჩამოთვლილი განზომილებებიდან თითოეული სივრცის განზომილებად შეგვიძლია მივიჩნიოთ. თუ n რაოდენობის განზომილება გვაქვს, მაშინ ნიშა n განზომილების მქონე სივრცეა. ბუნებრივია, სამზე მეტი განზომილების მქონე სივრცის წარმოდგენა შეუძლებელია და ამიტომ n განზომილებიანი ნიშის ცნება აბტრაქტია. მიუხედავად ამისა, მრავალგანზომილებიან ცნებებთან მუშაობა მათემატიკურად და სტატისტიკურად შესაძლებელია, ხოლო მათი არსის ფიზიკური ან გრაფიკული წარმოდგენისთვის სამ ან ნაკლებ განზომილებაზე გადასვლაა საჭირო. მაგალითად, ბიოლოგიური აქტივობის ერთი გარემო პირობის გრაფიკული წარმოდგენისთვის სამ ან ნაკლებ განზომილებაზე გადასვლაა საჭირო. მაგალითად, ბიოლოგიური აქტივობის ერთი გარემო პირობის გრაფიკული წარმოდგენისთვის სამ ან ნაკლებ განზომილებაზე გადასვლაა საჭირო. ნიშის ერთი განზომილების გასწვრივ სახეობათა მოქმედების განაწილება (სურ. 29.16ა). აქტივობის დონე, როდესაც ჟანგბადის მეტაბოლიზმი ტემპერატურის ფუნქციაა ან მოხმარების ტემპი მსხვერპლის ზომის ფუნქციაა, გარემო პირობების მიერ სახეობის ხელშეწყობის ხარისხს ასახავს. სახეობათა ნიშა ორ განზომილებაში გორაკის ფორმისაა, რომლის კონტურები ბიოლოგიური აქტივობის სხვადასხვა დონეებს აღწერს (სურ. 29.16ბ). სახეობათა ნიშა სამ განზომილებაში სივრცეში მდებარე ღრუბლად

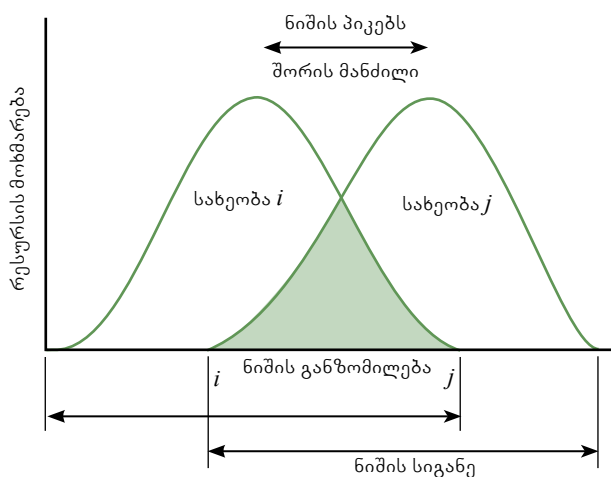
შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, რომლის სიმჭიდროვე ნიშის მოხმარებაზე მიუთითებს (სურ. 29.16გ). ჩვენი გონება სამი განზომილების მიღმა უძლურია.

თითოეული სახეობის ნიშა n განზომილებიანი მოცულობის გარკვეულ ნაწილს იკავებს. მოცულობა რესურსების მთლიან სივრცეს ანუ ნიშის სივრცეს ასახავს, რომელიც საზოგადოებისთვის ხელმისაწვდომია. საზოგადოების ნიშის მთლიანი სივრცე მოცულობაა და მასში ყველა სახეობის ნიშა შედის, ისევე, როგორც სხვადასხვა ზომის ბუნებრივი ყუთში შეგვიძლია ჩავალავოთ. საზოგადოებაში შემავალი სახეობების რაოდენობა ნიშის სივრცის მთლიან რაოდენობასა და თითოეული სახეობის ნიშის საშუალო ზომაზე დამოკიდებული. საზოგადოების ეკოლოგებს ორივე სიდიდის განმსაზღვრელი ფაქტორები აინტერესებთ, ვინაიდან ის ბიომრავალფეროვნების გამომწვევ პროცესებში შედის.

სახეობათა ნიშის ყველა განზომილების განსაზღვრა და გაზომვა რთულია. ბიოლოგიურ საზოგადოებებში ნიშური კავშირების დახასიათება რესურსების მოხმარებასა და საზოგადოების წევრების მიერ გავრცელების მიკროარეალების შერჩევაზე დაკვირვების საშუალებით შეიძლება. დავუშვათ, ერთი რესურსი ან პირობა გვაქვს, რომლის გასწვრივ საზოგადოების ყველა წევრი რესურსის მოხმარების ან პირობისადმი შემგუებლობის მიხედვით შეგვიძლია განვალავოთ. ამგვარი ნიშის განზომილება შეიძლება იყოს მსხვერპლის ზომა (რესურსი) ან ნიადაგის ტენიანობა (გარემო პირობა). თუ ინდივიდებს რესურსის ან პირობის ამსახველ წრფეზე გამოვსახავთ, მოხმარების ან შემწყნარებლობის სიხშირეს თითოეული სახეობისთვის გამოვთვლით (სურ. 29.17). სურათზე i სახეობის ინდივიდების მიერ რესურსის საშუალო მოხმარება i წერტილით არის აღნიშნული. i სახეობის ზოგიერთი ინდივიდი მეტ ან ნაკლებს რესურსს მოიხმარს და უმეტესი ინდივიდებისთვის ხელსაყრელ პირობას ნაკლებად ან მეტად ეგუება. j სახეობის მიერ რესურსის საშუალო მოხმარება j წერტილით არის გამოსახული. თითოეული განაწილება პიკის მდებარეობით (ნიშის განზომილებაში i და j წერტილებით), სიგანით და



სურ. 29.16. ეკოლოგიური ნიშა ა) ერთი ლერძით, ბ) ორი ლერძით და გ) სამი ლერძით. გამუქებული ფართობი რესურსთა მოხმარებას და გარემო პირობებისადმი შემგუებლობას ასახავს. სამზე მეტი განზომილების მქონე ნიშის გრაფიკულად გამოსახვა შეუძლებელია.



სურ. 29.17. *i* და *j* სახეობის მდებარეობა ერთი რესურსის განზომილებაში. ნიშის სიგანე რესურსთა მოხმარების არეალია. ნიშების გადაფარვა (გამუქებული ფართობი) რესურსის ის ნაწილია, რომელსაც ორივე სახეობა მოიხმარს. რესურსის მოხმარება რესურსის გარკვეული ნაწილის მოხმარების სიხშირეა.

სიმაღლით ხასიათდება. ნიშის სიგანე განაწილების სიგანეა და სხვადასხვა რესურსებს ან პოპულაციაში შემავალი ინდივიდებისთვის ხელსაყრელ პირობათა არეალს გამოსახავს. ნიშის სიგანე რესურსის გამოყენების განაწილებიდან სტანდარტული გადახრაა. ი სახეობის ინდივიდები, რომლებიც რესურსის სტანდარტულზე მეტ რაოდენობას მოიხმარენ, *ჯ* სახეობის ინდივიდებს გადაფარავენ, რომლებიც თავის მხრივ საშუალოზე ნაკლები რაოდენობის რესურსს მოიხმარენ (გამუქებული ფართობი 29.17 სურათზე). რესურსების გამოყენების ან პირობებისადმი შემგუებლობის მსგავსებას ნიშების გადაფარვა ეწოდება.

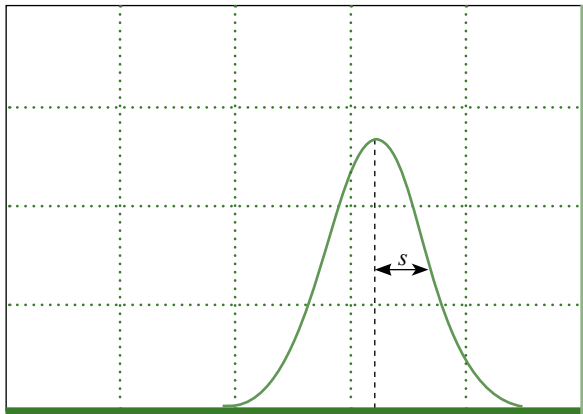
ნიშების გადაფარვა საზოგადოებაში შემავალი სახეობების რესურსისთვის კონკურენციის ინტენსივობაზე მიუთითებს (შონერი 1986). თუ *i* და *ჯ* სახეობების გავრცელებულობის პიკებს ერთმანეთთან მივაახლოვებთ, ნიშების გადაფარვა გაიზრდება. როდესაც $i=j$, ორივე სახეობა რესურსს ერთნაირად მოიხმარს. თუ ნიშის ერთადერთი ღერძი ორივე სახეობის მიერ გამოყენებულ ერთ რესურსს ასახავს, კონკურენციის შედეგად სისტემიდან ერთ-ერთი სახეობა განიდევენება. რესურსის გამოყენებაში მაქსიმალურ მსგავსებას და ამავე დროს თანაარსებობის მდგომარეობას ზღვრული მსგავსება ეწოდება (მაკარტური და ლევისი 1967, მეი 1973, აბრამსი 1983). თითქმის ყველა თანამცხოვრები სახეობა ნიშის ერთზე მეტ ღერძს იყენებს. ხშირად სახეობები ძალიან გავს ერთმანეთს და ერთ ღერძზე თანაარსებობს, თუმცა რესურსების მოხმარება განსხვავებული აქვს. ასეთ მდგომარეობას ნიშის კომპლემენტარულობა ეწოდება.

ჩვენი მსჯელობა პოპულაციის ტერმინებში ხდება, ამიტომ ნიშის ღერძის გასწვრივ განლაგებული წერტილები პოპულაციაში შემავალ სხვადასხვა ინდივიდებს ასახავს. ეს მდგომარეობა გარკვეულ განმარტებას საჭიროებს. რესურსის განაწილება როგორც პოპულაციაში (ყველა ინდივიდი რესურსს ერთნაირად არ მოიხმარს), ასევე პოპულაციაში შემავალ ყველა ინდივიდზე ხდება. ეს ნიშნავს, რომ ინდივიდი რესურსს ყოველთვის ერთნაირად არ მოიხმარს. ინდივიდუალური რესურსის განაწილებას საშუალო და სტანდარტული გადახრა გააჩნია. ასეთ განაწილებას უფრო მცირე სტანდარტული გადახრა აქვს, ვიდრე რესურსის მთელი პოპულაციისთვის განაწილებას და განაწილებათა ჯამი რესურსის მთელი პოპულაციისთვის განაწილებას გვაძლევს (ტეიპერი და კეისი 1985. სურ. 29.18).

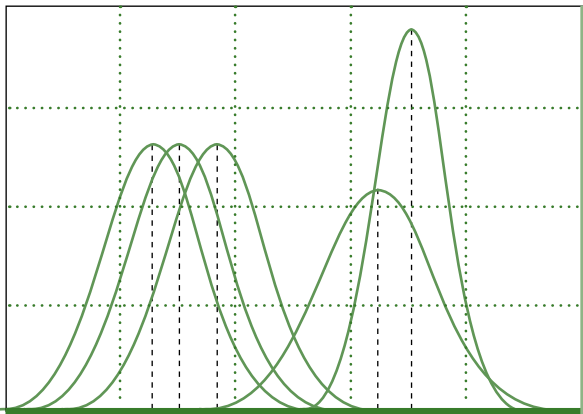
ნიშა და სახეობათა მრავალფეროვნება

ამჯერად მსჯელობა გავშალოთ და ორზე მეტი სახეობა მოვიცვათ, რაც საშუალებას მოგვცემს საზოგადოებების მრავალფეროვნების მარეგულირებელი მექანიზმები უკეთესად გავიაზროთ. ნიშის ერთღერძიან სივრცეში სახეობის დამატებას ან გამოკლებას გარკვეული გეომეტრიული შედეგები მოყვება. შესაძლებლობები 29.19 სურათზეა ნაჩვენები, სადაც სახეობათა ნიშების განაწილება ერთი, უწყვეტი ღერძის გასწვრივ არის გამოსახული. საზოგადოების სახეობათა სიმდიდრე 29.19ა სურათზე ხუთის ტოლია. როგორ შეიძლება ამ საზოგადოებას სამი სახეობა დაეუმატოთ და სახეობათა სიმდიდრე რვამდე გაეზარდოს? ამისთვის სამი ვარიანტი არსებობს. პირველი ვარიანტის თანახმად, ხუთი სახეობის სახეობა და სამი დამატებითი სახეობა ნიშის სიგანესა და ნიშების გადაფარვას არ ცვლის და ასეთ დროს ნიშის სივრცე უნდა გაიზარდოს. სურათზე ნიშის ღერძი წაგრძელებულია და რესურსის ახალი სახეობები შემოდის. აქედან გამომდინარე, ბიომრავალფეროვნების გაზრდა რესურსთა მრავალფეროვნების გაზრდით შეიძლება. სახეობათა სიმდიდრის ზრდა დამოკიდებულია ფაქტზე, რომ რვა სახეობის მიერ რესურსის საშუალოდ მოხმარების გრაფიკები ნიშის ღერძის გასწვრივ თანაბრად არის დაცილებული.

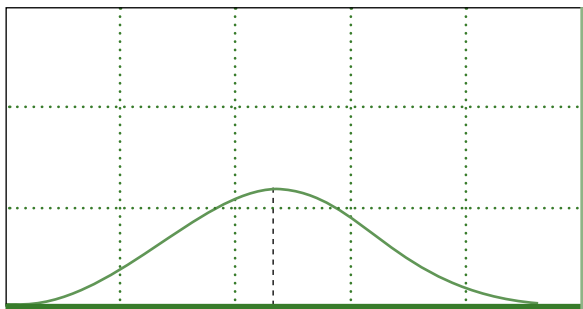
მრავალფეროვნების გაზრდა, რესურსის მრავალფეროვნების გაზრდის გარეშე, ნიშის გადაფარვის გაზრდით არის შესაძლებელი (სურ. 29.19ბ). ამ შემთხვევაში, თითოეული სახეობის საშუალო პროდუქტიულობა რესურსის გაყოფის გამო შემცირდება, ხოლო ყველაფერი დანარჩენი თანაბარი დარჩება. გაზრდილ სპეციალიზაციას, ნიშის გადაფარვის გაზრდის გარეშე, საზოგადოების ნიშურ სივრცეში სახეობების შემოტანა შეუძლია (სურ. 29.19გ). ამ შემთხვევაშიც საშუალო პროდუქტიულობა შემცირდება, ვინაიდან თითოეულ სახეობას



(ა)



(ბ)

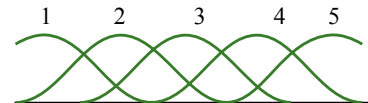


(გ)

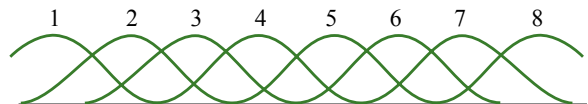
სურ. 29.18. ა) ერთი ინდივიდის მიერ რესურსის მოხმარებისას განაწილება ნორმალური და სტანდარტული გადახრაა s . ბ) პოპულაციაში ბევრი ინდივიდი შედის და თითოეულზე რესურსი ნაწილდება. გ) განაწილებების ჯამი პოპულაციის მიერ რესურსის მოხმარების გრაფიკს გვაძლევს. ინდივიდების მიერ რესურსის გამოყენების გრაფიკებს ნაკლები სტანდარტული გადახრა აქვს.

რესურსის უფრო ვიწრო არეალთან ექნება შეხება. სახეობათა სიმდიდრის ზრდას, რესურსის მრავალფეროვნების ცვლილების გარეშე, სახეობათა შეჯგუფება ეწოდება.

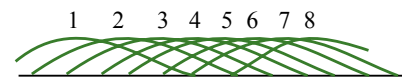
ეკოლოგების უმეტესობა თანხმდება, რომ ტროპიკებში არსებული დიდი მრავალფეროვნება ეკოლოგიური ფუნქციების მრავალფეროვნების შედეგია (იხ. სურ. 29.19ბ) ანუ საზოგადოების მთლიანი ნიშა ეკვატორთან ახლოს უფრო დიდ სივრცეს იკავებს, ვიდრე პოლუსებთან და ეკვატორთან სახეობების რაოდენობაც უფრო მეტია. მაგალითად, ტროპიკებთან მიახლოებისას ფრინველთა სახეობების რაოდენობის ზრდა ნაყოფის და ნექტარის მჭამელი სახეობების და მწერიჭამია სახეობების რაოდენობის გაზრდით არის გამოწვეული (ორიანსი 1969). ტროპიკებში ძუძუმწოვარი სახეობებიც ბევრია და განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ღამურები გვხვდება (უილსონი 1974). ძუძუმწოვრების მრავალფეროვნება ეკვატორზე აშშ-სა და მსგავსი განედების ზომიერი კლიმატის რეგიონებში მობინადრეთა მრავალფეროვნებას არ აღემატება, თუმცა მრავალფეროვნება ჩრდილოეთისკენ მცირდება.



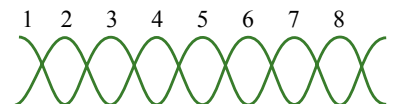
(ა)



(ბ)

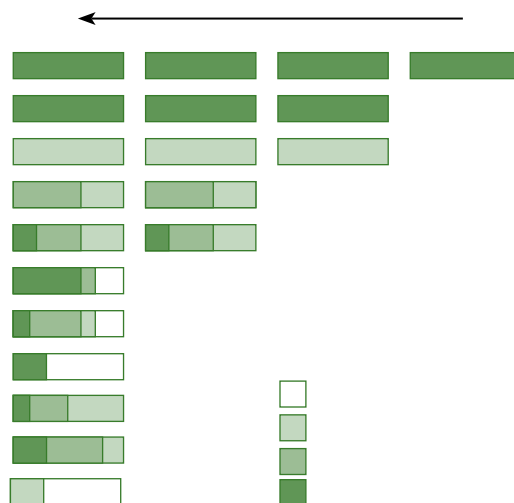


(გ)



(დ)

სურ. 29.19. ნიშის ერთი ღერძის გასწვრივ რესურსის მოხმარების მაჩვენებელი სქემატური დიაგრამა შეიძლება შეიცვალოს და უფრო მეტი სახეობა მოიცვას. ა) საწყისი საზოგადოების სახეობათა სიმდიდრეა 5. თითოეული სახეობის ნიშის სიგანეა ერთი და იგივეა (იხ. სურ. 29.18). სახეობათა სიმდიდრე 5-8-მდე გაიზარდა, თუ ბ) რესურსის დამატებითი სახეობები შემოვა (ღერძი გაგრძელდება), გ) სახეობათა შორის ნიშის გადაფარვა გაიზარდა ან დ) სახეობების ნიშის სიგანე შემცირდება. გ) და დ) ვარიანტები სახეობათა შეჯგუფების ფორმებია, სახეობათა სიმდიდრე რესურსის ზრდის გარეშე იზრდება. სახეობათა შეჯგუფება სახეობების პროდუქტიულობის შემცირებას იწვევს, ვინაიდან თითოეულისთვის ხელმისაწვდომი რესურსი ნაკლებია.



სურ. 29.20. თევზის სახეობები ოთხ საზოგადოებაში (ვერტიკალური სვეტები). წყლის სათავეში ერთი სახეობა (მარჯვნივ) გვხვდება, ხოლო მდინარის ჩაყოლებაზე 11-მდე (მარჯვნივ) იზრდება. საზოგადოებები ცენტრალურ-აღმოსავლეთ მექსიკის რიო ტამესის სადრენაჟო სისტემიდან არის აღებული.

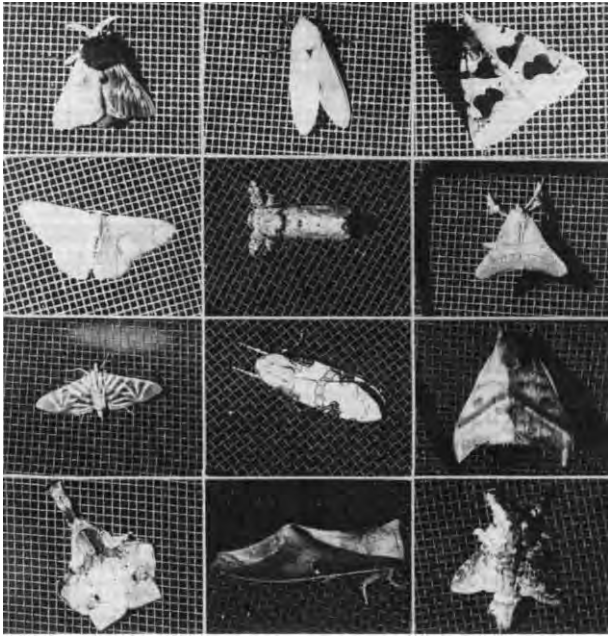
უმეტესი ტაქსონომიური ჯგუფების სახეობების რაოდენობა მდინარის სათავედან ბოლომდე იმატებს. როდესაც მდინარის ზომა იზრდება, მასში ეკოლოგიური შესაძლებლობების უფრო ფართო სპექტრი გვხვდება და ფიზიკური პირობებიც უფრო სტაბილური და საიმედოა (ალენი 1995). ადგილობრივი საზოგადოებები ცვლილებებს აირეკლავენ. მაგალითად, ცენტრალურ-აღმოსავლეთ მექსიკის რიო ტამესის სადრენაჟო სისტემის სათავეში თევზის მხოლოდ ერთი სახეობა, კერძოდ დეტრიტის მჭამელი მახვილოსანი გვხვდება (სურ. 29.20). მოგვიანებით წყალში სამი სახეობის თევზი ჩნდება და ესენია: მახვილოსანი, მასზე ოდნავ უფრო ღრმა წყლის მოყვარული, დეტრიტის მჭამელი მოლუს (ოეცილია) და მწერის მატლების მჭამელი გამბუზია (ამბუსია). ამის შემდეგ საზოგადოებაში დამატებითი ხორცის მჭამელები და თევზები შემოდიან, რომლებიც ძირითადად ბოჭკოვანი წყალმცენარეებით და სისხლძარღვოვანი მცენარეებით იკვებებიან. საზოგადოებიდან სახეობების გამორიცხვა არ შეინიშნება. მაშასადამე, მდინარის ზომასთან ერთად მრავალფეროვნება იზრდება და მდინარეში უფრო ბევრი სახეობის გავრცელების არეალი და საჭმელად ვარგისი არსებები გვხვდება.

ეს და სხვა მაგალითები ადასტურებს, რომ მრავალფეროვნებასთან ერთად ნიშის მთლიანი სივრცეც იზრდება. ნიშის სიგანის (სპეციალიზაციის) და ნიშის გადაფარვის შემცირებას მრავალფეროვნების ზრდა შეიძლება ახლდეს თან, თუმცა ამ ყველაფრის გაზომვა შედარებით ძნელია. საზოგადოების ნიშის სივრცის გაზრდა მრავალფეროვნების ზრდის შედეგი შეიძლება იყოს და არა რაიმე სხვა ფაქტორის. დიდი რაოდენობით სახეობების არსებობა ფუნქციების და ურთიერთქმედებების მრავალფეროვნებას ნიშნავს. ბიოტური ურთიერთქმედების

შედეგად მრავალფეროვნება იმატებს და ამის დასტურა მწერებში სპეციალიზირებული, პარაზიტული სახეობების დიდი რაოდენობა (იანცენი და შონერი 1968).

გაქცევის სივრცე და ასპექტის მრავალფეროვნება

ნიშის განზომილება რესურსებით და ფიზიკური პირობებით არ იზღუდება. მტაცებლობის თავიდან აცილება პოპულაციის პროცესებში ძალიან მნიშვნელოვანია, ხოლო მტაცებლისგან გაქცევის სივრცე ნიშის განზომილებებია, სადაც სახეობებს გამრავლფეროვნება შეუძლია (ლოუტონი და სტრონგი 1991). ნიშის სივრცის ეს ნაწილი მსხვერპლი ორგანიზმების ადაპტაციით განისაზღვრება და მას გაქცევის სივრცე ეწოდება (ბლესტი 1963, რენდი 1967). მტაცებლები მაშინ აღწევენ წარმატებას, როდესაც ყურადღებას ნიშის სივრცის მსხვერპლი სახეობებით მჭიდროდ დასახლებულ ნაწილზე ამახვილებენ (მარტინი 1988). თუ მსხვერპლი სახეობები გაქცევისთვის ერთი და იგივე მექანიზმებს იყენებენ, მაშინ მტაცებელი უნდა ადაპტირებს და მსხვერპლის მოქმედებები შეისწავლოს. ამ შემთხვევაში, მსხვერპლი სახეობების სიკვდილიანობა გაიზრდება. მტაცებლისგან გაქცევისთვის უჩვეულო მექანიზმების გამოყენებელი მსხვერპლის სელექცია ძლიერი იქნება და მტაცებლობის ზენოლა მსხვერპლს გაქცევის მექანიზმების კუთხით გაამრავალფეროვნებს და მსხვერპლი სახეობები გაქცევის ხელმისაწვდომ სივრცეში ერთგვაროვნად გავრცელდება. გაქცევის სივრცის რაიმე ტერიტორიის ხარისხი მტაცებელზე (ნადირობის მეთოდებზე, სხეულის ზომაზე, ფერის აღქმაზე და ა.შ.) და მსხვერპლზე (ფერსა და სტრუქტურაზე, დასამალი ადგილების ხელმის-



სურ. 29.21. პანამური ჩრჩილების სახეობები, რომელსაც ულტრაიისფერი სინათლე მიიზიდავს და ფანჯარას ეკრობა. ჩრჩილებს საზოგადოებაში სხვადასხვა შეხედულება აქვთ და შეხედულება დასვენების ადგილის თვისებებზე და მტაცებლის ძიების მეთოდებზეა დამოკიდებული. დამალვის სტრუქტურებს ასპექტის მრავალფეროვნება ეწოდება.

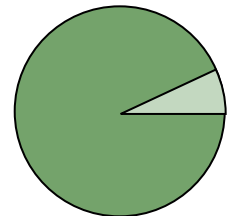
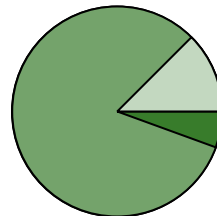
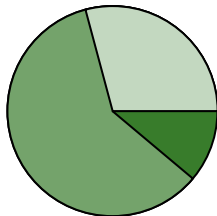
ანვდომობაზე, ვეგეტაციის სტრუქტურაზე და ა.შ.) დამოკიდებული. ნიშის ტროფიულ კავშირებთან შედარებით, გაქცევის სივრცისადმი სახეობების მდებარეობის შესახებ დაწერილი ნაშრომები ძირითადად მწერებს შეეხება (სერგენტი 1966, რიკლეფსი და ო'რურკი 1975, ოტე და ჯოერნი 1977, ენდლერი 1978, 1984, პირსონი 1985).

მეცნიერებმა ერთ-ერთ კვლევაში, სხვადასხვა გავრცელების არელების გაქცევის სივრცეში ჩრჩილის სახეობების შეჯგუფების გამოთვლისთვის მორფოლოგია გამოიყენეს (რიკლეფსი და ო'რურკი). ამ შემთხვევაში, გაქცევის სივრცე ფონების მრავალფეროვნებაა, სადაც ჩრჩილები იმალებიან და დღისით მოქმედი მტაცებლებისგან თავს იცავენ. ზოგიერთი სახეობის შეფერილობა ფონთან მიახლოებულია და მათი აღმოჩენა რთულია. აქედან გამომდინარე, მორფოლოგიური შეხედულება ანუ ასპექტი დასვენების ადგილის თვისებებს და მტაცებლის ძიების მეთოდებს აირეკლავს (სურ. 29.21). ა. სტენლი რენდმა (1967) დამალვის სტრუქტურებს ასპექტის მრავალფეროვნება უწოდა.

რიკლეფსმა და ო'რურკმა ლამის პეპლების გარეგნობა 12 თვისების, მათ შორის ფეხების მორფოლოგიისა და მდებარეობის, შეფერილობის და ალელვებაზე რეაქციის მიხედვით დაახასიათეს (სურ. 29.22).

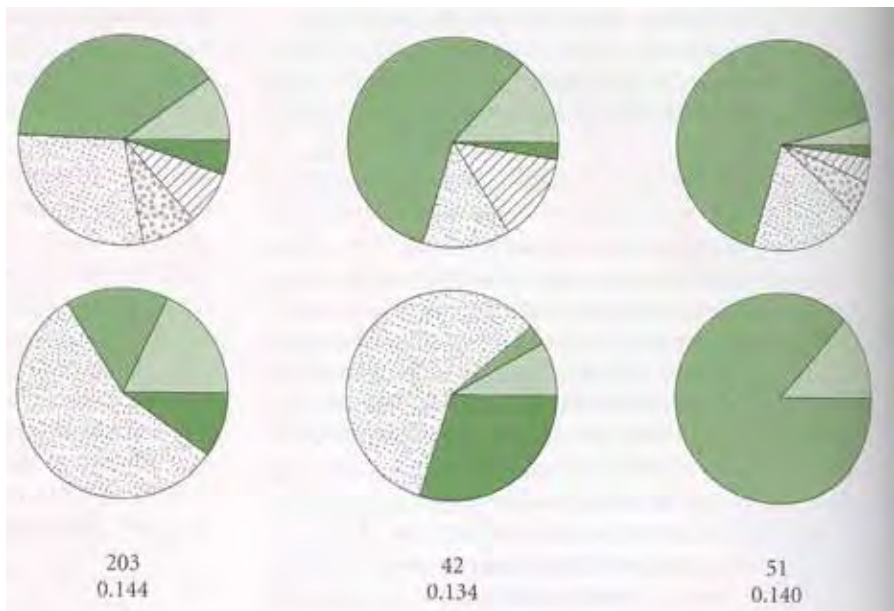
ფეხების შეხედულება

- დამალული
- ხილული, უცვლელი
- ხილული, შეცვლილი



შეფერილობა

- თეთრი
- რუხი
- ყავისფერი
- მწვანე
- ყვითელი
- შავი



მოქმედება რღვევისას

- დარჩენა
- სიარული
- ფრენა
- გადახტომა

სურ. 29.22. რიკლეფსი და ო'რურკი სამ ტერიტორიაზე გავრცელებული ლამის პეპლების შეხედულებისა და მოქმედების მრავალფეროვნებას დააკვირდნენ და ხსენებული სახეობები 12 თვისებით დაახასიათეს. სამი თვისება სურათზეა გამოსახული. მრავალფეროვნება ყველაზე უფრო მეტი პანამაშია.

ლამის პეპლებზე დაკვირვება სამ ტერიტორიაზე, კერძოდ კოლორადოს ნაძვი-ალვის ხის ტყეში (43 სახეობა), არიზონაში, სონორანის უდაბნოში (51 სახეობა) და პანამის ტროპიკულ ტყეებში (203 სახეობა) ჩატარდა. ლამის პეპლების სახეობათა რაოდენობა ტერიტორიებზე არსებული მრავალფეროვნების სხვაობაზე მიუთითებს. მორფოლოგიური თვისებების დიდი მრავალფეროვნება პანამაში შეინიშნება. მონაცემების სრულად გაანალიზების შედეგად რიკლესმა და ო'რურკმა დაასკვნეს, რომ სახეობების საზოგადოებებში შესვლა ნიშის სივრცის გაფართოების შედეგად მოხდა (იხ. სურ. 29.19ბ) და არა იმავე სივრცეში სახეობების უფრო მჭიდროდ განლაგებით. გაქცევის სივრცის ცვლილება სხვადასხვა ფაქტორებით შეიძლება იყოს გამოწვეული და მათ შორისაა გაქცევის ალბათობების ცვლილება გარემო პირობების შედეგად, უფრო მკაცრი მტაცებლობა, გაქცევის სივრცეში არსებული კონკურენციის გამკაცრება და დამოუკიდებლად განვითარებადი პოპულაციების დივერსიფიკაციის მეტი შესაძლებლობა.

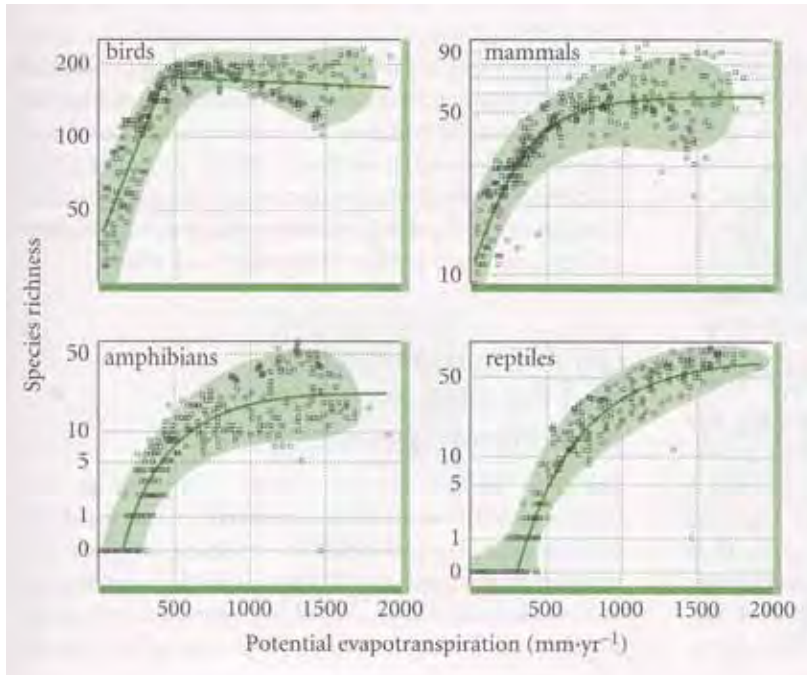
29.7. სახეობათა მრავალფეროვნება იზრდება პირველადი პროდუქციისა და ზომით მითითებული

პირველადი წარმოქმნა მწვანე მცენარეებისა და სხვა აუტოტროფული ორგანიზმების მიერ ენერგიის დაგროვებაა. პირველადი წარმოქმნა საზოგადოებაში შემავალი სახეობებისთვის ხელმისაწვდომი ენერგიის რაოდენობას ზღუდავს. მაშასადამე, სახეობათა სიმდიდრე გარემოს პროდუქტიულობით იზღუდება. კონელის და ორიასის (1964) მოსაზრებით, სახეობათა სიმდიდრე სტაბილურ და პროდუქტიულობის მაღალი ტემპების მქონე გარემო პირობებში უფრო მეტია. ეს მოსაზრება პირველად უიტეკერმა და ნიერინგმა (1965) წამოაყენეს, ხოლო თეორიული საფუძველი ტილმანმა (1982) ჩაუყარა. მოსაზრებას სახეობათა მრავალფეროვნების პროდუქტიულობა-სტაბილურობის ჰიპოთეზა ეწოდება. რეგიონალურ შკალაზე ანუ დაახლოებით 106კმ2 ფართობის ტერიტორიებზე (როზენცვაიგი და აბრამსკი 1993) სახეობათა მრავალფეროვნებასა და პროდუქტიულობას შორის დადებითი კავშირია (კურიე და პაკინი 1987, არონსონი და შმიდა 1990, კურიე 1991, როზენცვაიგი და აბრამსკი 1993, ტილმანი და პაკალა 1993, რაიტი და სხვები 1993). პროდუქტიულობასა და სახეობათა სიმდიდრეს შორის კავშირის ძალა ან ასეთი კავშირის შესაძლო მექანიზმები კარგად ცნობილი არ არის. ტილმანის და პაკალას (1993) ვარაუდით, მრავალფეროვნება პროდუქტიულობასთან ერთად სახეობათა არც ერთი ჯგუფისთვის მონოტონურად არ იზრდება, თუმცა სახეობათა სიმდიდრის ცვლილება პროდუქტიულობის საზომ გარემო ფაქტორზე და შერჩეულ სახეობაზეა დამოკიდებული. კურიემ

(1991) აღმოაჩინა, რომ ფრინველის, ძუძუმწოვარი ცხოველის, ამფიბიის და რეპტილიის სახეობის სიმდიდრე პოტენციურ ევაპოტრანსპირაციასთან (თ) ერთად იზრდება (სურ. 29.23). ამფიბიებისა და რეპტილიებისთვის ზრდა მონოტონურია, ხოლო ფრინველებისა და ძუძუმწოვარი ცხოველებისთვის თ-ის მაღალ დონეებზე სიმდიდრე უმნიშვნელოდ შემცირდა.

როზენცვაიგმა და აბრამსკიმ (1993) პროდუქტიულობასა და სახეობათა სიმდიდრეს შორის დამოკიდებულებაზე განსხვავებული მოსაზრებები გამოთქვეს. მათი აზრით, შესაძლებელია პროდუქტიულობას უზრალოდ სახეობათა სიმდიდრესთან გააჩნია გარკვეული თანაფარდობა და არა მის დეტერმინანტთან. ეს ნიშნავს, რომ პროდუქტიულობასთან გარკვეულ თანაფარდობაში რაიმე სხვა ფაქტორი, მაგალითად რლვევა, გავრცელების არეალის სივრცეში განაწილება ან ჯერ კიდევ განუსაზღვრელი ცვლადია. ზოგიერთი მეცნიერის ვარაუდით, პროდუქტიულობის ზრდასთან ერთად, მტაცებლის მსხვერპლთან შეფარდება იზრდება ანუ პროდუქტიულობის მაღალ დონეზე მტაცებლები ხელმისაწვდომი პროდუქციის არაპროპორციულად დიდ ნაწილს მოიხმარენ და საზოგადოების მრავალფეროვნების შემცირებას იწვევენ. კვების ტოპოლოგიური ჯაჭვის ანალიზის შედეგად დადგინდა, რომ მტაცებლის მსხვერპლთან შეფარდება განსხვავებული რაოდენობის სახეობების (შ) შემცველ ჯაჭვში ერთი და იგივეა და ეს ფაქტი ზემოთ მოყვანილ არგუმენტს აბათილებს (პიმი 1991).

როზენცვაიგის და აბრამსკის (1993) მოსაზრებით, ყველაზე უფრო ღირებული ორი ჰიპოთეზაა. პირველ მათგანს ტაქსონთაშორისი კონკურენციის ჰიპოთეზა ეწოდება. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, სხვადასხვა მრავალსახეობიანი ტაქსონების სახეობათა მრავალფეროვნების პიკები პროდუქტიულობის სხვადასხვა დონის მქონე ტერიტორიებზე მდებარეობს. მაგალითად, აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთით მდებარე უდაბნოებში გავრცელებული პატარა, ძუძუმწოვარი მღრღენელების მრავალფეროვნების პიკები მდინარე ელ პასოს დასავლეთში ანუ დაბალი პროდუქტიულობის მქონე ტერიტორიაზე ხვდება, ხოლო ხორცისმჭამელი სახეობების სიმდიდრე უფრო მაღალი პროდუქტიულობის მქონე აღმოსავლეთ ტეხასში მეტია. როზენცვაიგის და აბრამსკის მოსაზრებით, ტაქსონი პროდუქტიულობის რაიმე დონეზე უკეთესი კონკურენტია. შესაბამისად, პროდუქტიულობის ამ დონეზე ტაქსონს რაიმე სხვა ტაქსონზე უპირატესობა ექნება და ტაქსონთაშორისი კონკურენციის შედეგად სახეობათა სიმდიდრე შემცირდება. მეცნიერებს ამ მოსაზრების სისწორე არ შეუმონღებიათ. კიდევ ერთი საინტერესო ჰიპოთეზა ტილმანს (1982) და სხვა მეცნიერებს ეკუთვნით, რომელთა აზრით, გავრცელების არეალის არაერთგვაროვნება პროდუქტიულობასთან ერთად



სურ. 29.23. პოტენციურ ევაპოტრანსპირაციასა (PET) და სახეობათა სიმდიდრეს შორის დამოკიდებულება ფრინველებისთვის, ძუძუმწოვარი ცხოველებისთვის, ამფიბიებისა და რეპტილიებისთვის. სახეობათა სიმდიდრის ლერძები (გერტიკალური) ლოგარითმულ შკალაზე გამოსახული.

გარკვეულ ნიშნულამდე იზრდება, ხოლო შემდეგ მცირდება. სახეობათა სიმდიდრესა და გავრცელების არეალის არაერთგვაროვნებას შორის ამგვარი დამოკიდებულება 29.8 პარაგრაფში დანვრისებით არის აღწერილი.

სახეობათა სიმდიდრესა და პროდუქტიულობას შორის დადებითი დამოკიდებულება უნივერსალური მოვლენა არავითარ შემთხვევაში არ არის. მაგალითად, შედარებით ერთგვაროვანი და პატარა ტერიტორიის (5-20 ჰა) გავრცელების არეალებში ფრინველთა სახეობების ყველაზე მეტი (24 სახეობა) და ნაკლები (6 სახეობა) სიმდიდრე მაღალი პროდუქტიულობის მქონე ტერიტორიებზე ანუ ჭაობებსა და ჭალის ფოთლოვან ტყეებში გვხვდება (სურ. 29.3). მონაცემები ადასტურებს, რომ სახეობათა სიმდიდრეს მხოლოდ პროდუქტიულობა

არ განსაზღვრავს. მართლაც, ბევრ შემთხვევაში მაღალი პროდუქტიულობის გარემო პირობებში სახეობათა მრავალფეროვნება ნაკლებია. პროდუქტიულობის გაზრდისთვის საკვები ნივთიერებების და სხვა რესურსების ექსპერიმენტული დამატება ხშირად მრავალფეროვნების შემცირებას იწვევს, ამიტომ შემოიღეს ტერმინი გამდიდრების პარადოქსი (როზენცვაიგი 1975, რიბესელი 1974), რომელიც სახეობათა მრავალფეროვნებასა და პროდუქტიულობას შორის უარყოფით დამოკიდებულებას ასახავს. ეკოლოგების უმეტესობის აზრით, გავრცელების არეალის სტრუქტურა სახეობათა მრავალფეროვნების განსაზღვრაში პროდუქტიულობაზე დიდი მნიშვნელობისაა. ჭაობები პროდუქტიული და სტრუქტურულად ერთგვაროვანია, ამიტომ ასეთ ადგილებზე ნაკლები რაოდენობის სახეობა ბინადრობს. უდაბ-

ცხრილი 29-3

მცენარეთა პროდუქტიულობა და ფრინველთა სახეობების რაოდენობა ზომიერი კლიმატის მქონე გავრცელების არეალებში

გავრცელების არეალი	მიახლოებითი	
	პროდუქტიულობა ($g\ m^{-2}\ yr^{-1}$)	ფრინველთა სახეობების საშუალო რაოდენობა
ჭაობი	2,000	6
მინდორი	500	6
ბუჩქნარი	600	14
უდაბნო	70	14
წიწვოვანი ტყე	800	17
მთის ფოთლოვანი ტყე	1,000	21
ჭალის ფოთლოვანი ტყე	2,000	24



(ა)



(ბ)

სურ. 29.24. გამდიდრების პარადოქსი. ა) ბაია კალიფორნიის სონორანის უდაბნო. ბ) ორეგონში, მალეურის რეფუჯში მდებარე ჭაობი. უდაბნოები ჭაობებზე ნაკლებად პროდუქტიული, მაგრამ უფრო მრავალფეროვანია. გაფრცელების არეალის სტრუქტურა სახეობათა მრავალფეროვნების განსაზღვრაში პროდუქტიულობაზე უფრო მნიშვნელოვანია.

ნოს ვეგეტაცია ნაკლებად პროდუქტიულია, მაგრამ სტრუქტურის მრავალფეროვნება გაფრცელების არეალის გამრავალფეროვნებას იწვევს (სურ. 29.24). ჰასტონის (1994) აზრით, პროდუქტიულობასა და მრავალფეროვნებას შორის დამოკიდებულების ხარისხი მოვლენის განხილვის შკალაზე ნაწილობრივ არის დამოკიდებული. მაგალითად, ზრდადმა პროდუქტიულობამ კონკურენტი პირველადი წარმომქნელების ჯგუფებში მრავალფეროვნება შეიძლება შეამციროს, ხოლო მთლიანი საზოგადოების მრავალფეროვნება გაზარდოს.

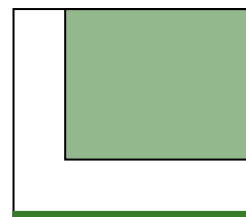
29.8. გარემოსა და სასიცოცხლო ციკლის ცვლილებაში შეიძლება გავლენა მოახდინოს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე

ნიადაგის სახეობის, ტენიანობის, ტემპერატურის და სხვა გარემო პირობების ცვლილება მცენარეთა სახეობების მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ახდენს. ტროპიკული ტყის ხეები გარკვეული ტიპის ნიადაგსა და კლიმატში უკეთესად ხარობენ. ახდენს თუ არა ტროპიკების ფიზიკურ გარემოში მომხდარი ცვლილება ზომიერი კლიმატის ტყეებში მომხდარ ცვლილებაზე ათჯერ ან უფრო ძლიერ ზეგავლენას მცენარეთა მრავალფეროვნებაზე? ტილმანმა (1982) მომხმარებლებს შორის კონკურენციის მოდელის დახმარებით ამ შეკითხვას სავარაუდო პასუხი გასცა (იხ. 21-ე თავი).

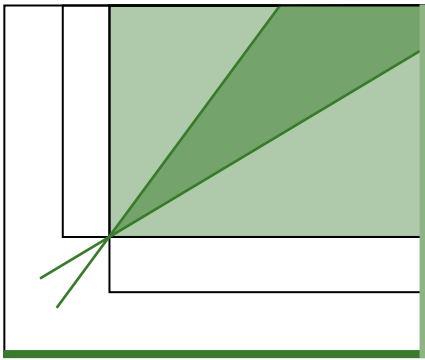
განვიხილოთ გრაფიკი, რომლის ღერძები ორი აუცილებელი რესურსის დონეა (სურ. 29.25). სახეობათა პოპულაცია შეიძლება გაიზარდოს, როდესაც რესურსები რაიმე განსაზღვრულ დონეს გადააჭარბებს და მაშასადამე, პოპულაცია ტერიტორიაზე (გრაფიკის გამუქებული რეგიონი) კონკურენციის არარსებობის პირობებში კარგად ვითარდება. კონკურენციის არსებობის პირობებში გრაფიკის

რეგიონი, სადაც სახეობას არსებობა შეუძლია, ვინაობა (სურ. 29.26). თითოეულ გეოგრაფიულ რეგიონში გარემო პირობების (რესურსთა დონეების) ბუნებრივი არაერთგვაროვნება არსებობს. ამ საზღვრებში მოხვედრილ სახეობებს თანაარსებობა შეუძლიათ (სურ. 29.27). რესურსების დაბალი დონისას, გარემო პირობების არაერთგვაროვნების მოცემული არეალი უფრო მეტი სახეობის არსებობის ტერიტორიას კვეთს, ვიდრე ეს მაღალი დონის რესურსების პირობებში ხდება. რესურსის დონესა და მრავალფეროვნებას შორის უკუპროპორციული დამოკიდებულება ემპირიულად და ექსპერიმენტულად არის დამტკიცებული (ტილმანი 1982). ტროპიკული ტყის ნიადაგებში რესურსების დონე დაბალია, რაც მრავალფეროვნების მატებას უწყობს ხელს. ტილმანის მოდელში სივრცითი შკალა ყურადღებით უნდა განისაზღვროს, ვინაიდან გარემო პირობების ცვალებადობა განხილულ ტერიტორიასთან ერთად გაიზარდება და როგორც ბოლო პარაგრაფში ვთქვით, სახეობების რაოდენობასაც იგივე ბედი ეწევა.

არაპროგნოზირებადი, დროებითი არაერთგვაროვნება მრავალფეროვნებას სავარაუდოდ ხელს არ უწყობს (მეი 1974). ჩესონის და ვარნერის (1981) მოსაზრებით, გამრავლების ტემპის წლიდან წლამდე

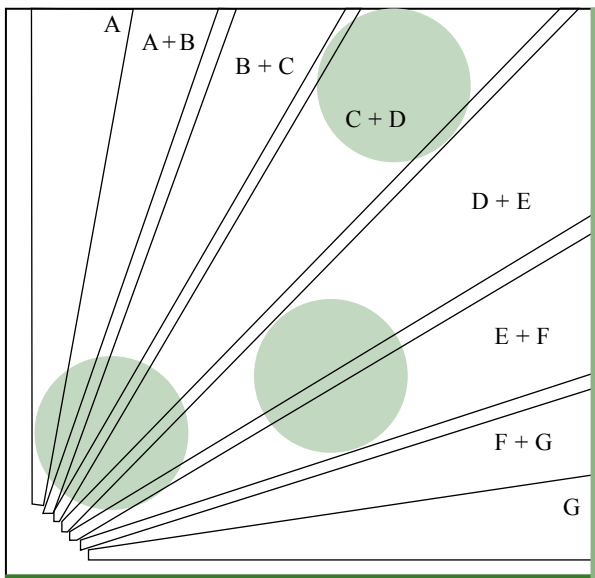


სურ. 29.25. სახეობის არსებობისთვის ორი რესურსის მინიმალური, კრიტიკული დონეა საჭირო, რაც პოპულაციას ზღვარს უწესებს.



სურ. 29.26. ორი სახეობის თანაარსებობისთვის საჭირო პირობები ტილმანის რესურსის მოდელის მიხედვით. იზოკლინებზე ზრდა ნულის ტოლია.

ცვლილება, როდესაც ყოველი სახეობა რომელიმე წელიწადშია დომინანტური, თანაარსებობას იწვევს. დავუშვათ, ყოველ წელიწადში ხეების გარკვეული რაოდენობა კვდება და თითოეულ ხეს იგივე ან სხვა სახეობის ინდივიდი სახეობების მიერ თესლის წარმოქმნისადმი პირდაპირპროპორციულად ცვლის. როდესაც სახეობა ძალიან იშვიათია, თესლის წარმოქმნისთვის ცუდი წელი ამ სახეობის ამონაზარდებზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს, თუმცა კარგმა წელმა სახეობისთვის წარმატება შეიძლება მოიტანოს. ასეთი მექანიზმი თეორიაში მუშაობს, მაგრამ



სურ. 29.27. შეიდი სახეობის კონკურენცია ორი აუცილებელი რესურსის პირობებში. თანაარსებობის რეგიონები ნაჩვენებია. გამუქებული ტერიტორიები სხვადასხვა გავრცელების არეალებში ხელმისაწვდომი რესურსების არეალებია. ნაკლები რესურსის შემცველი გავრცელების არეალები უფრო მეტი სახეობის არსებობის ზონებს კვეთენ.

მნიშვნელოვანი ეფექტი ნაკლებად აქვს. აქედან გამომდინარე, კონკურენციაში დამარცხება სახეობას ძალიან იშვიათს ხდის. უფრო მეტიც, თითოეულმა სახეობამ რაიმე წლების განმავლობაში ყველა სხვა სახეობაზე მეტი თესლი უნდა წარმოქმნას, ამიტომ მხოლოდ ამ მექანიზმის საშუალებით მცირე რაოდენობით სახეობას შეუძლია თანაარსებობა.

ჩესონ-ვერნერის მოდელი მარჯნის რიფის თევზის საფუძველზე აიგო, რომლის მრავალფეროვნება ტროპიკული ტყის ხეების მრავალფეროვნებასთან შედარებადია, ხოლო ნიშის მრავალფეროვნება მცირეა (ერლიხი 1975, სეილი 1980). ამ სახეობათა კონკურენციაზე დისკუსიის (ანდერსონი და სხვები 1981, სეილი და უილიამსი 1982, სეილი 1977, 1978) შედეგად გადანყდა, რომ ახალგაზრდა თევზები რიფების დასახლებას კანონზომიერების გარეშე ახდენენ. მკვდარი ან რიფების ტერიტორიიდან წასული თევზების ადგილის დაკავება ყველა სახეობის ინდივიდს ერთნაირად შეუძლია. ამ მოსაზრებას ლატარიის ჰიპოთეზა ეწოდება. ლატარიის პრინციპით მომხდარი კოლონიზაცია დროში კანონზომიერებას მოკლებულ ცვალებადობას იწვევს, კონკურენციის და გადაშენების ალბათობას ამცირებს, რაც ტროპიკული რიფის თანასაზოგადოებებში თევზების უფრო დიდი რაოდენობით სახეობის თანაცხოვრებას აადვილებს. ლატარიის მოდელი პლანქტონში მოხინაძრე ლიფსიტების მრავალფეროვნებას და ტროპიკული და ზომიერი კლიმატის ოკეანეებს შორის თევზების მრავალფეროვნების სხვაობას ვერ განმარტავს.

29.9. მტაცებლები და ბალახ-ისმჭამელითა ქმედებას შეუძლიათ გავლენა მოახდინოს სახეობათა საკმისე

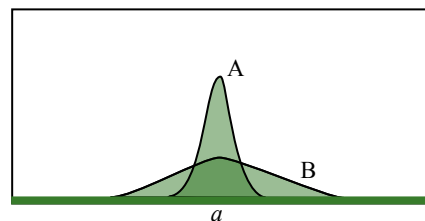
მტაცებლები და ბალახისმჭამელი ცხოველები მსხვერპლი და მასპინძელი საზოგადოებების მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ახდენენ. როდესაც მტაცებლები მსხვერპლი სახეობების პოპულაციებს პოტენციურ რაოდენობაზე ნაკლებს ხდიან, კონკურენცია მცირდება და თანაცხოვრებას ხელი ეწყობა (პერიში და საილა 1970). უფრო მეტიც, ძლიერ კონკურენტებზე სელექციური ნადირობის ან ბალახისჭამის შედეგად სუსტი სახეობები სისტემაში ბინადრობას ახერხებენ (პეინი 1966, ჰარპერი 1967). მტაცებლობის ზეგავლენა მრავალფეროვნებაზე წყლის სისტემებში კარგად ჩანს, სადაც მტაცებელი ზღვის ვარსკვლავის, სალამანდრის ან თევზის შემოსვლა პირველადი მომხმარებლების და წარმოქმნელების საზოგადოებას ძალიან ცვლის (პეინი 1966, 1974, ზარეტი და პეინი 1973, პორტერი 1972ბ, ზარეტი 1980, ვილბური და სხვები 1983, კარპენტერი და სხვები 1987, 1988).

თავდაპირველად მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედებების რამდენიმე ასპექტს დავაკვირდეთ და მტაცებლის მიერ მსხვერპლი სახეობის მრავალფეროვნებაზე ზემოქმედების მექანიზმები ადგილობრივ და რეგიონალურ დონეზე შევისწავლოთ. შემდეგ ჩვენი ყურადღება მცენარეების, მათი ნაწილების ან ამონაზარდების მოხმარებას მივაპყროთ, რაც ტროპიკებში არსებული მცენარეების მრავალფეროვნებაზე ზეგავლენას ახდენს.

მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედება

მტაცებლის მოქმედება სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ორი მეთოდით ახდენს ზეგავლენას. პირველი მეთოდი მსხვერპლზე გადართვას უკავშირდება ანუ როდესაც მტაცებელი სასურველი მსხვერპლის ერთი სახეობის შემცირებას ამჩნევს და უფრო მრავალრიცხოვან სახეობაზე გადაერთვება. ასეთი მოქმედების შედეგად მსხვერპლის პირველი სახეობა ზენოლისგან თავისუფლდება და მისი პოპულაცია უკეთესად ვითარდება. სიხშირეზე დამოკიდებული მტაცებლობის შედეგად მსხვერპლ სახეობებს შორის კონკურენცია მცირდება და მრავალი მსხვერპლი სახეობის თანაცხოვრება შესაძლებელი ხდება. მტაცებელი სახეობათა მრავალფეროვნებაზე გემოვნების საშუალებითაც ახდენს ზეგავლენას. თუ მტაცებელს მსხვერპლი სახეობებიდან ყველაზე ძლიერი კონკურენტი ურჩევნია, მაშინ ის მსხვერპლის სხვა სახეობაზე ზენოლას ამცირებს და თანაცხოვრებას ხელს უწყობს. ზემოთ ჩამოთვლილ მექანიზმებში მტაცებლის ან მსხვერპლის სივრცეში განაწილება გათვალისწინებული არ არის.

მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედების მოდელი, რომელიც სივრცით დინამიკას შეიცავს, რეგიონალურ დონეზე მტაცებლების მიერ მსხვერპლი სახეობების მრავალფეროვნებაზე მოხდენილ ზეგავლენას ასახავს. მაგალითად, მცირე ტერიტორიაზე განლაგებულ სისტემაში მსხვერპლი სახეობები რეგიონალურ შკალაზე ანუ ერთ ან მეტ მცირე ტერიტორიაზე ბინადრობს, ხოლო სხვა ტერიტორიებზე მტაცებლობის შედეგად გადაშენების გზაზე დგას. რეგიონალურ და ადგილობრივ მრავალფეროვნებას შორის ბალანსი სივრცით დინამიკასა და მტაცებელი თუ მსხვერპლი სახეობების მობილურობაზეა დამოკიდებული (მაკლაფლინი და რაფგარდენი 1993). მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედების მოდელის თანახმად, რომელიც მობილურობისა და სივრცითი დინამიკის შესახებ ინფორმაციას შეიცავს, თუ ადგილობრივი პოპულაცია მტაცებლობის შედეგად გადაშენების გზაზე დგას, მაშინ მტაცებელსა და მსხვერპლს მობილურობის საშუალო მაჩვენებელი მაინც უნდა ჰქონდეს, რათა მსხვერპლმა რეგიონალურ შკალაზე არსებობა განაგრძოს (მაკლაფლინი და რაფგარდენი 1993).

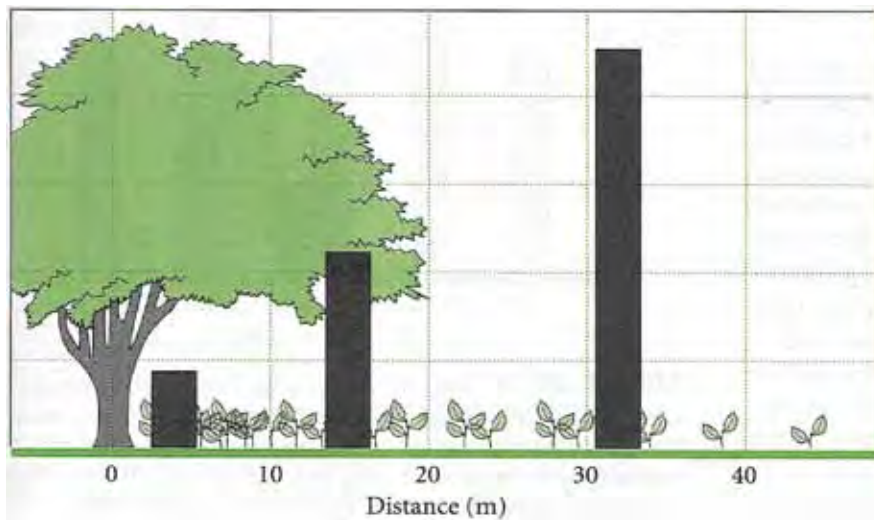


სურ. 29.28. მტაცებლისა და მსხვერპლის მოძრაობის არეალისა და ტემპის ზეგავლენა მსხვერპლის სიმჭიდროვეზე. მსხვერპლი პოპულაციის ზრდის უდიდესი ტემპი სივრცის ა ნერტილზე ფიქსირდება. მსხვერპლის სიმჭიდროვის განაწილების პიკი მაშინ გვხვდება, როდესაც მტაცებელი მსხვერპლზე სწრაფად მოძრაობს და მსხვერპლის დაბალი ტემპით ზრდის ადგილში (გრაფიკი) კოლონიზაციას ხელს უშლის. როდესაც მტაცებლისა და მსხვერპლის მოძრაობას შორის მცირე განსხვავებაა, მსხვერპლი პოპულაცია სივრცის უფრო დიდ ნაწილში არსებობს (გრაფიკი)

სივრცითი მოდელები მცირე ტერიტორიების დინამიკას ყოველთვის არ მოიცავს. მაკლაფლინის და რაფგარდენის (1991, ა) აზრით, უწყვეტ გარემოში მსხვერპლი მტაცებლობის პირობებში არსებობას განაგრძობს და ამ მოვლენის გასაგებად უნდა წარმოვიდგინოთ სისტემა, რომელშიც მტაცებელი მსხვერპლზე სწრაფად და უფრო დიდ შკალაზე მოძრაობს, ხოლო მსხვერპლი სახეობა არაერთგვაროვნად იზრდება. წარმოვიდგინოთ მსხვერპლი-მტაცებლის სისტემა, რომელიც წრფივ სივრცეში არსებობს და მსხვერპლი სახეობა სივრცის ა მდებარეობაზე უფრო სწრაფად იზრდება (სურ. 29.28). თუ მტაცებლისა და მსხვერპლის მოძრაობის ტემპი და არეალი ძალიან განსხვავებულია, მაშინ მსხვერპლი პოპულაცია მხოლოდ ზრდის უმაღლესი ტემპების მხარდამჭერ ტერიტორიებზე გაიზრდება (ტერიტორია 29.28 სურათზე). სხვა ტერიტორიებზე, სადაც ზრდის მაღალი ტემპი მხარდაჭერილი არ არის, მსხვერპლი მტაცებლის მიერ განიდევნება. თუ მტაცებლისა და მსხვერპლის მოძრაობის უნარებს შორის განსხვავება მცირეა, მაშინ მსხვერპლი პოპულაცია უფრო მეტ ტერიტორიაზე გავრცელდება. აქედან გამომდინარე, რეგიონალურ შკალაზე მსხვერპლი სახეობების მრავალფეროვნება მტაცებლისა და მსხვერპლის მოქმედების განსხვავებული შკალების საშუალებით ნარჩუნდება.

ბალახისმჭამელობის ზეგავლენა მცენარეთა სახეობების მრავალფეროვნებაზე

დარვინის დროიდან მოყოლებული ნატურალისტები თვლიდნენ, რომ შერჩევითი და არაშერჩევითი ბალახისმჭამელობა მცენარეთა სახეობების მრავალფეროვნებაზე ახდენს ზეგავლენას (ჰარპერი 1967).



სურ. 29.29. მავნებლების ზენოლის ჰიპოთეზა. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, ამონაზარდები მშობელ ხესთან უფრო მჭიდროდ არის განლაგებული, თუმცა მათი გადარჩენის ალბათობა მშობლისგან დაცილებაზე დამოკიდებული, ვინაიდან ბალახისმჭამელი ცხოველები მშობელთან ახლოს განლაგებულ ამონაზარდებს ეტანებიან.

რამდენიმე ავტორის, მათ შორის დაუტის (1960), ჯილეთის (1962) და იანცენის (1970) აზრით, ბალახისმჭამელობა ტროპიკული ტყეების დიდ მრავალფეროვნებაზე არის პასუხისმგებელი. იანცენის მიხედვით, ბალახისმჭამელი ცხოველები კვირტით, თესლით და ამონაზარდებით იკვებებიან და სახეობათა სიმჭიდროვეს ამცირებენ. ამის შედეგად სხვა, ნაკლებად გავრცელებული სახეობები ზრდას იწყებენ. სახეობების ვარგისიანობას მომხმარებლებისთვის მათი მრავალრიცხოვნობა უფრო განსაზღვრავს, ვიდრე ცალკეული ინდივიდების შინაგანი თვისებები. მომხმარებლები მრავალრიცხოვან სახეობებს უფრო იოლად პოულობენ და მათი პოპულაციებიც სწრაფად იზრდებიან. ამ მოსაზრებას მავნებლების ზენოლის ჰიპოთეზა ეწოდება.

მავნებლების ზენოლის ჰიპოთეზას რამდენიმე ფაქტი ამყარებს. მაგალითად, მარცვლეული მცენარეების მონოკულტურაში დამკვიდრებას ბალახისმჭამელი ცხოველების შემოსვლა უშლის ხელს. ამ აზონის აუზში კაუჩუკის ხეებმა ფეხი ვერ მოიკიდეს, ვინაიდან მათ მრავალი სახეობის ბალახისმჭამელი ცხოველი იყენებს და განვითარება ფერხდება. სამაგიეროდ, კაუჩუკის ხეების პლანტაციები მალაიზიაში ყვავის, სადაც მათზე სპეციალიზებული ბალახისმჭამელი ცხოველები არ ბინადრობენ. ტროპიკებში მარცვლეული მცენარეების სახეობების გახარება კაუჩუკის ხეების მსგავსად ვერ მოხერხდა. სამხრეთ ამერიკული კაკაო ერთ-ერთი გამონაკლისია. კაკაოს პლანტაციებში გავრცელებული მავნებელი მწერები არ არიან უფრო მრავალრიცხოვანი ან მრავალფეროვანი, ვიდრე აფრიკისა და აზიის პლანტაციებში (სტრონგი 1974).

მონოკულტურის პრობლემები ტროპიკების მიღმაც ვრცელდება. ზომიერი კლიმატის მოყვარულ ხეებს საკუთარი ბალახისმჭამელი ცხოველები გააჩნია. ცხვირგრძელებს და ციყვებს რკოების უმეტესობა ვერ გადაურჩება, ხოლო ხის ამონაზარდებს

ტროპიკების მსგავსად ბალახისმჭამელი ცხოველები და პათოგენური მიკროორგანიზმები ემტერებიან. მავნებლები ტროპიკებში მრავალფეროვნების ზრდას იწვევენ, ხოლო სხვა განედებზე განსხვავებულად მოქმედებენ. მაგალითად, ტროპიკული ბალახისმჭამელი ცხოველები და მცენარის პათოგენური მიკროორგანიზმები მასპინძელი მცენარის სახეობებზე არიან სპეციალიზირებულნი ან მათი პოპულაციები მასპინძელი პოპულაციების სიმჭიდროვესა და გავრცელებულობაზე არის დამოკიდებული.

მავნებლების ზენოლის ჰიპოთეზის თანახმად, ამონაზარდები იგივე სახეობის მოზრდილ მცენარეებთან ახლოს უფრო ხარობს, ვიდრე მოშორებით (იანცენი 1970). სახეობის მოზრდილი წარმომადგენელი ბალახისმჭამელ ცხოველებსა და პათოგენურ მიკროორგანიზმებს იფარავს. გარდა ამისა, ვინაიდან თესლის უმეტესობა მშობელთან ახლოს აღმოცენდება, ბალახისმჭამელ ცხოველებს ამონაზარდების მრავალრიცხოვნობა იზიდავთ, ხოლო მოშორებით აღმოცენებულ მცენარეებს ყურადღებას არ აქცევენ (სურ. 29.29). კვლევებმა მანძილზე დამოკიდებული აღმოცენების და განვითარების ფაქტი დაადასტურა (აუგშპურგერი 1983, კლარკი და კლარკი 1984, ჰოუ და სხვები 1985).

თუ ამონაზარდები მშობელთან ან იგივე სახეობის რაიმე სხვა ხესთან უფრო კარგად ვითარდება, მაშინ იგივე სახეობის ხეები ტყეში ფართოდ ვრცელდება. ამგვარი პროგნოზის შემოწმებისთვის თითოეული სახეობის ინდივიდების რუკა უნდა შევადგინოთ და შემდეგ სტატისტიკის გამოყენებით სახეობის გავრცელების ხარისხი დავადგინოთ. კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ ხეთა უმეტესი, განსაკუთრებით გავრცელებული სახეობები, მჭიდროდ ვრცელდება (ჰაბელი 1979, ჰაბელი და ფოსტერი 1983). მიღებული შედეგი ტყის საზოგადოების სტრუქტურაში მავნებლების ზენოლის მნიშვნელობას ასახავს, თუმცა მჭიდროდ განლაგების ხარისხი

ფარდობითია და ბალახისმჭამელმა ცხოველებმა ან პათოგენურმა მიკროორგანიზმებმა მოწიფული ინდივიდების უფრო ფართოდ გავრცელება შეიძლება გამოიწვიონ.

29.10. შეიძლება თუ არა შემცირება-ულმა კონკურენციამ ახსნას მრავალ-ფაროვნების მაღალი დონე?

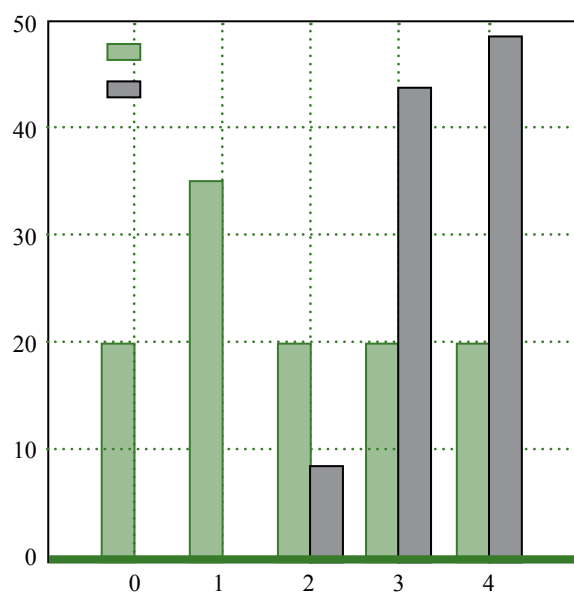
თეორია და ექსპერიმენტები ამტკიცებს, რომ ინტენსიური კონკურენცია საზოგადოებიდან სახეობების გამორიცხვას იწვევს. ბევრი ეკოლოგის აზრით, რესურსებისთვის ნაკლებად მკაცრი კონკურენცია ბევრი სახეობის თანანარსებობას უზრუნველყოფს. როგორ შეიძლება სახეობათაშორისი კონკურენციის შემცირება? ამის მიღწევა უფრო მეტი ეკოლოგიური სპეციალიზაციით, ხელმისაწვდომი რესურსების რაოდენობის გაზრდით, რესურსებზე მოთხოვნის შემცირებით და მტაცებლობის გაძლიერებით შეიძლება. ყველა შემთხვევაში სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი ბრძოლა ჩამოთვლილი ფაქტორებისადმი პოპულაციების შემგუებლობაზე ზეგავლენას ახდენს. პოპულაციებში კონკურენცია თავისთავად არ მცირდება, ხოლო სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული სელექცია პოპულაციის ზომას ზრდის. აქედან გამომდინარე, თუ კონკურენციის ცვლილების მრავალფეროვნების ცვლილებით აიხსნება, მაშინ სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი ბრძოლის ფარდობითი სიძლიერე პოპულაციის გენოფონზე სხვადასხვა ზეგავლენას ახდენს.

ფარდობით სიძლიერეებს შორის სხვაობა ნიშური კავშირების გეომეტრიის საშუალებით შეგვიძლია გამოვსახოთ. რამდენიმე განზომილების მქონე ნიშის სივრცეში თითოეულ სახეობას შედარებით მცირე რაოდენობით მეზობელი ჰყავს. განზომილებების ზრდასთან ერთად სახეობები ნიშის სივრცეში სხვაგვარად განლაგდება, მეზობლების რაოდენობა იზრდება, ხოლო კონკურენციის ასიმეტრია მცირდება. ცვალებადობა პოპულაციის მაღალი განზომილების მქონე ნიშაში მდებარე საზოგადოებაში მოზინადრე მეზობლებთან შედარებით სუსტ კონკურენტად ხდის და კონკურენციაში უპირატესობის მქონე სახეობები არ ჩნდება. მაღალი განზომილება ფიზიკურად ნაკლებად მომთხოვნ გარემოში, მაგალითად ტენიან ტროპიკებში ან ოკეანის სიღმეებში შეიძლება შეგვხვდეს. უფრო მკაცრ გარემო პირობებში ნიშის სივრცის თვისებებში რამდენიმე ფაქტორი ჭარბობს და კრიტიკულად მნიშვნელოვანი განზომილებების მცირე რაოდენობა ყალიბდება. გარდა ამისა, ბიოლოგიური ფაქტორები ნიშის მრავალი განზომილების გაჩენას იწვევს და ნიშის სივრცის განზომილება ბიოლოგიური თანასაზოგადოების დროში ჩამოყალიბებასთან ერთად იზრდება. ბიოლოგიური თანასაზოგადოებები თანდათანობით

უფრო დიდი რაოდენობით სახეობას მოიცავს და ევოლუციურ ტენდენციას ეწინააღმდეგება, რომლის მიხედვით, სახეობათა მხოლოდ მცირე რაოდენობა უნდა დომინირებდეს.

29.11. რღვევამ შეიძლება გავლენა მოახდინოს სახეობათა მრავალფეროვნებაზე

პერიოდული, ფიზიკური რღვევა ბევრ საზოგადოებას ახასიათებს. ადამიანის მოქმედება გავრცელების არეალის თვისებებს ცვლის და გავრცელების არეალის სტრუქტურასა და ადგილობრივი სახეობების სიმდიდრეს შორის დამოკიდებულება ძლიერი ხდება. სატყეო მასალები სანაპირო ზონებში ნაკადის დინებას, დანალექი ქანების ტვირთებს, გავრცელების მიკროარეალების ხელმისაწვდომობას ცვლის და ნაკადებში ადგილობრივ პროდუქტიულობის ზრდას იწვევს (ალენი 1995). ამგვარი ცვლილები საზოგადოებების, განსაკუთრებით კი თევზების მრავალფეროვნებაზე უარყოფით ზეგავლენას ახდენს (ბისონი და სხვები 1992). სატყეო მასალები ამფიბიათა სახეობების სიმდიდრეზეც ახდენს ზეგავლენას და ეს შემთხვევა 29.30 სურათზეა გამოსახული. ორი ან ნაკლები რაოდენობის სახეობის ამფიბიის შემცველი ნაკადების რაოდენობა ჭაობიან ტყეებში პროპორციულად ძალიან მაღალია. ამფიბიების მრავალრიცხოვნობის განსხვავებულობა ნაკადებში გავრცელების არეალების განაწილებით არის გამოწვეული. ჭაობიან ნაკადებში ლოდების და რიყ-



სურ. 29.30. ამფიბიების სახეობების მრავალფეროვნება დასავლეთ ორეგონის უჭაობო (ნაცრისფერი სვეტები; 23 ნაკადი) და ჭაობიან (მწვანე სვეტები; 20 ნაკადი) ნაკადებში. ჭაობი გავრცელების არეალების ხელმისაწვდომობას ამცირებს და სახეობების რაოდენობის შემცირებას იწვევს.

ცხრილი 29-4

ხეთა საფარის განახლება ტროპიკული და ზომიერი კლიმატის რეგიონებში მდებარე პირველადი ტყეებისთვის

ადგილი	განახლების დრო (წელი)*	განახლების ტემპი (% წელიწადში)
ტროპიკები	62-114	0,9-1,6
პანამა	80-135	0,7-1,3
კოსტა რიკა	104	1,0
ვენესუელა	60	1,7
გაბონი	32-101	1-3,1
ზომიერი კლიმატი		
გრეთ სმოუკის მთები	49-211	0,5-2
ტიონესტა, პენსილვანია	107	0,9
ჰიუსტონ ვუდსი, ოჰაიო	78	1,3

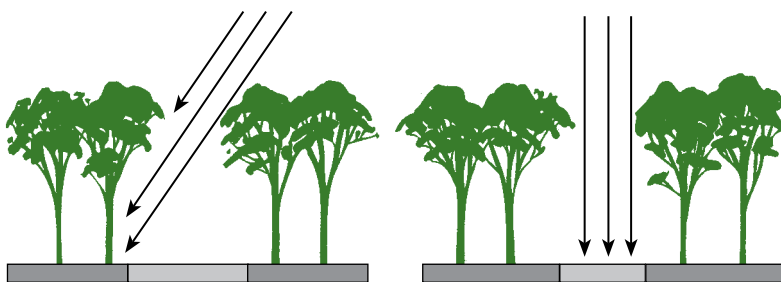
* განახლების დრო საფარის ზრდის დროს არ შეიცავს, რაც ზომიერი კლიმატის ზონებში გავრცელებული სახეობებისთვის 54-185 წელს შეადგენს

ის ქვეების გავრცელების არეალები ნაკლებად არის ხელმისაწვდომი (კორნი და ბარი 1989).

რღვევა სახეობათა მრავალფეროვნებაზე რამდენიმე მექანიზმით ახდენს ზეგავლენას. კორნელმა (1978) ტროპიკული ტყეები და მარჯნის რიფები შეისწავლა და დიდი მრავალფეროვნება აღელვების შუალედურ დონეებს დაუკავშირა. ამ მოსაზრებას შუალედური რღვევის ჰიპოთეზა ეწოდება. ფიზიკური პირობებით, მტაცებლებით ან რაიმე სხვა ფაქტორით გამოწვეული რღვევა კოლონიზაციის საშუალებას ქმნის და აღელვებულ ადგილებზე დასახლებული სახეობების სუქცესიის ციკლის დაწყებას იწვევს. საშუალო დონის რღვევისას, საზოგადოება გავრცელების არეალების პატარა ტერიტორიების მოზაიკა ხდება. ამ ტერიტორიებზე სუქცესიური მიმდევრობის სახეობები ბინადრობს. შუალედური რღვევის ჰიპოთეზამ რეგიონებს შორის მრავალფეროვნების განსხვავებულობა, განსაკუთრებით კი ხეთა სახეობებს შორის განედის მიხედვით არსებული განსხვავებულობა უნდა გაითვალისწინოს, რისთვისაც აღელვების დონეებს შორის შედარებადი სხვაობა უნდა იყოს. ტყის ხეების ინდივიდების განახლების ტემპი (ანუ სიცოცხლის საშუალო ხანგრძლივობის შებრუნებული) ზომიერი კლიმატის და ტროპიკულ ტერიტორიებზე ერთმანეთისგან სისტემატურად არ განსხვავდება (ცხრილი 29.4). ქარიშხლის და ხანძრის მაგვარი რღვევები ტროპიკებში უფრო ხშირად არ ხდება. აქედან გამომდინარე, რღვევა შესაძლოა მრავალფეროვნებას ხელს უწყობს, მაგრამ ტყეებს და სხვა ტიპის საზოგადოებებს შორის მრავალფეროვნების განსხვავებულობაზე პასუხისმგებელი არ არის.

რიკლფესმა (1977ა) განსხვავებული მექანიზმი აღწერა, რომლითაც ტყეში გაჩენილი ცარიელი ად-

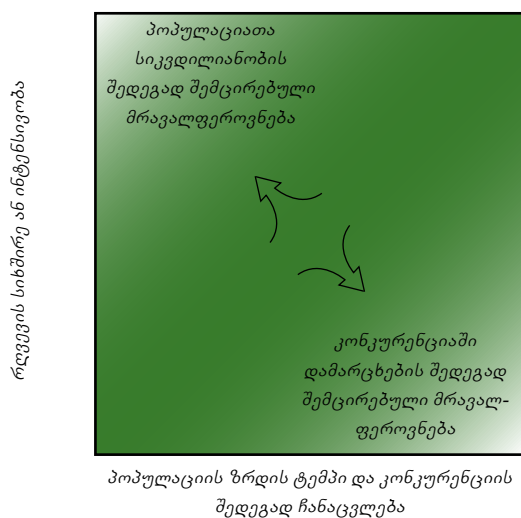
გილი მრავალფეროვნების გაზრდას იწვევს და მისი ეს მოსაზრება ეფუძნება ვარაუდს, რომლის თანახმად, რღვევა თესლის განაყოფიერების და ამონაზარდის განვითარებისთვის საჭირო პირობებს ქმნის (დენსლოუ 1980, 1987, ორიანსი 1982, პიკეტი 1983). რღვევა მცენარეების და ორგანიზმების სიცოცხლის კრიტიკულ ეტაპზე გარდამავალ, არაერთგვაროვან გარემო პირობებს ქმნის. გარდა ამისა, ტყის საფარში გაჩენილ ცარიელ ადგილებსა და ფიზიკურ გარემო პირობებს შორის ურთიერთქმედება ტროპიკებში უფრო მეტ არაერთგვაროვნებას იწვევს, ვიდრე ზომიერი კლიმატის რეგიონებში. ხის დაცემის შედეგად ტყის საფარში გაჩენილ ცარიელ ადგილებში ნიადაგი უკეთესად ნათდება და შესაბამისად ამონაზარდის განვითარებისა და ორგანული დეტრიტების დაშლისთვის ფიზიკური პირობები იცვლება. გარდა ამისა, ტყის ცარიელ ადგილას ცოცხალი ხის ნაკლები რაოდენობის ფესვი გვხვდება და ნიადაგიდან გამზადებული საკვები ნივთიერებების გაწოვა მიმდინარეობს. ეს პროცესები უფრო ინტენსიურად ტროპიკებში ხდება, ვინაიდან მზის სინათლე ნიადაგს პირდაპირ ეცემა (სურ. 29.31). ტროპიკებში ნვიმაც უფრო ხშირია, ამიტომ დაშლა და გაწოვა უფრო სწრაფად ხდება. გარდა ამისა, ტროპიკულ ტყეებში დაუზიანებელი საფარი უკეთესად არის დაცული, ვიდრე ზომიერი კლიმატის ზონებში, რაც საფარის მეტი სიმჭიდროვითა და ფოთლების გამძლეობით არის გამოწვეული. ტყესა და გარემოს შორის ურთიერთქმედების შედეგად ფიზიკური პირობების დიდი სიმრავლე იქმნება, რაც ტროპიკებში ამონაზარდის განვითარებისთვის უკეთეს პირობას ქმნის. თუ ხეები პირობების ამ გრადიენტის გასწვრივ იზრდება, მაშინ მათი თანაარსებობა ტროპიკებში უფრო ადვილია. ხეებისთვის დამახასიათებელი გან-



სურ. 29.31. ხის დაცემის შედეგად ტყის საფარში გაჩენილ ცარიელ ადგილზე სინათლე ეცემა, რის შედეგადაც ამონაზარდის განვითარების ფიზიკური პირობები და დედამიწის ზედაპირზე მომხდარი დაშლის პროცესი იცვლება. ცვლილება უფრო ინტენსიური ტროპიკებშია, სადაც მზის სინათლე დედამიწაზე პირდაპირ ეცემა.

ედური გრადიენტი ბუჩქებისა და ბალახებისთვის არ არსებობს, ვინაიდან მათ ტყისგან განსხვავებით გამორჩეული ფიზიკური სტრუქტურა არ გააჩნიათ.

ჰასტონის (1979, 1994) აზრით, იდენტური ეკოლოგიური ფუნქციების და დიდი მრავალფეროვნების მქონე საზოგადოებების არსებობა თანასაზოგადოებაში მომხდარი რღვევის სიდიდესა და სახეობათა პოპულაციის ზრდის ტემპს შორის დამოკიდებულების დახმარებით უნდა გავიაზროთ. ჰასტონის მოდელს დინამიური წონასწორობის მოდელი ეწოდება და ის კონელის შუალედური რღვევის ჰიპოთეზის სრულყოფილი ვარიანტია (კონელი 1978). დინამიური წონასწორობის მოდელი 29.32 სურათზეა გამოსახული.



სურ. 29.32. ადგილობრივ მრავალფეროვნებაზე ალელელების და პოპულაციის ზრდის ზეგავლენას შორის დამოკიდებულება. პოპულაციის ზრდის დაბალი ტემპისას ალელელების მაღალი ტემპი საზოგადოებაში შემავალი სახეობების რაოდენობას ამცირებს, ვინაიდან ნელა მზარდი პოპულაციები რღვევას ვერ უძლებენ (A ნერტილი). პოპულაციის ზრდის მაღალი ტემპების არეალებში რღვევის მაღალი ტემპი კონკურენციის შედეგად გამოირიცხვას ხელს უშლის და დიდ მრავალფეროვნებას ინვესს (B ნერტილი). დიდი მრავალფეროვნება მცირე რღვევის ტერიტორიებზეც შეიძლება შეგვევდეს, სადაც პოპულაციის ზრდის ტემპი დაბალია (C ნერტილი), ვინაიდან პოპულაციები სწრაფად არ იზრდება და სხვა პოპულაციებს კონკურენციაში ვერ ამარცხებს.

29.32 სურათი 21.4 სურათის მსგავსია და მასზე სამი განზომილებაა წარმოდგენილი. ვერტიკალური განზომილება სახელმძღვანელოს გვერდიდან მოშორებით არის მიმართული, არ ჩანს და საზოგადოების სახეობათა მრავალფეროვნებას ასახავს. ჰორიზონტალური ღერძი სახელმძღვანელოს გვერდზეა გავლებული და პოპულაციის ზრდის ტემპს ასახავს, ხოლო ვერტიკალური ღერძი ტერიტორიაზე მომხდარი რღვევის ინტენსივობის დონეს გვიჩვენებს. კონკურენციის შედეგად გამორიცხვა მრავალფეროვნებას ამცირებს და მაშინ ხდება, როდესაც პოპულაციის ზრდის ტემპი მაღალია. რღვევამ მრავალფეროვნება ასევე შეიძლება შეამციროს, მაგრამ ეს მხოლოდ მაშინ ხდება, როდესაც პოპულაციის ზრდი ტემპი დაბალია და რღვევას ვერ უძლებს. სურათზე ნაჩვენებია რღვევისა და კონკურენციის შორის დამოკიდებულება, რის შედეგადაც ბიომრავალფეროვნება იცვლება. ნერტილზე პოპულაციის ზრდის ტემპი დაბალია და რღვევის მაღალი დონე ზოგიერთი პოპულაციის ადგილობრივ გადაშენებას და მრავალფეროვნების შემცირებას იწვევს. ნერტილზე რღვევის დონე ნერტილის იდენტურია, მაგრამ პოპულაციის ზრდის ტემპი აქ მაღალია, სახეობები რღვევას უძლებს და საზოგადოებაში არსებობას განაგრძობს. მაქსიმალური მრავალფეროვნების ადგილზე, კონკურენციის შედეგად გამორიცხვასა და რღვევას შორის ბალანსია. აქედან გამომდინარე, რღვევისგან თავისუფალი და ნელა მზარდი პოპულაციების შემცველი საზოგადოების მრავალფეროვნება ძლიერი რღვევის ტერიტორიაზე მდებარე და სწრაფად მზარდი პოპულაციების შემცველი საზოგადოების მრავალფეროვნების იდენტური შეიძლება იყოს.

დინამიური წონასწორობის მოდელიდან გამომდინარე, სხვადასხვა ფაქტორების (პროდუქტიულობა, მტაცებლობა, კონკურენცია, რღვევა და ა.შ.) ზეგავლენა ურთიერთგამომრიცხავი არ არის. სახეობათა მრავალფეროვნება გარემო პირობებით და სხვადასხვა სივრცით შკალაზე მოქმედი ფაქტორების ერთობლივი ზემოქმედებით არის გამოწვეული.

ნინა პარაგრაფებში აღწერილი პროცესები არის მექანიზმი, რომლითაც სახეობათა სიმდიდრე იქმნება და ნარჩუნდება. რა ინფორმაციას გვაძლევს საზოგადოებების შესახებ ეს მექანიზმები?

29.12. ავლენა თუ არა თანასაზოგადოებაში სახეობათა სიმდიდრის ბრძოლის დამატებითი საფაქტო?

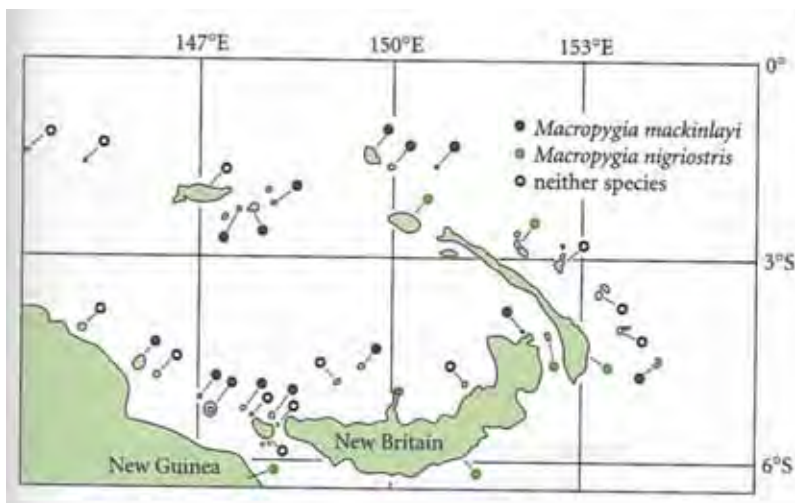
თანასაზოგადოების სტრუქტურის ჩამოყალიბებაში მნიშვნელოვან ფუნქციას სახეობათა ურთიერთქმედება, კერძოდ, კონკურენცია ასრულებს. ბევრი ეკოლოგის აზრით, თუ კონკურენცია თანასაზოგადოებათა მრავალფეროვნებაში მნიშვნელოვანი ფაქტორია, მაშინ მისი შედეგები თანამცხოვრებ სახეობებს შორის ნიშის კავშირებში უნდა გამოიხატებოდეს. კერძოდ, კონკურენციამ ნიშის სივრცეში მობინადრე სახეობებს შორის რეგულარული დაცილება უნდა გამოიწვიოს. მარტივი მაგალითის სახით ნიშის ერთგანზომილებიან სივრცეში მობინადრე სახეობების მდებარეობა განვიხილოთ. თუ თითოეული სახეობის მდებარეობაზე სხვა სახეობების მდებარეობა ზეგავლენას ახდენს ანუ სახეობათა თანაარსებობა კონკურენციის შემცირებაზეა დამოკიდებული, მაშინ სახეობები ნიშის განზომილების გასწვრივ თანაბრად უნდა იყოს დაცილებული. თუ სახეობათა მდებარეობაზე ურთიერთქმედება ზეგავლენას არ ახდენს, მაშინ ნიშის განზომილების გასწვრივ მათი მდებარეობები კანონზომიერების გარეშე იქნება დაცილებული.

თანასაზოგადოების თვისებებში კონკურენციის შედეგები შეზღუდულად აისახება და ეს ფაქტი ნიშის სივრცეში პირობითი განაწილების ბუნების განსაზღვრისთვის შემოღებულმა მეთოდებმა დაადასტურა. განაწილების პირობითობა ნულოვანი მოდელის დახმარებით სტატისტიკურად შეგვიძლია დავადასტუროთ და ეს მეთოდი ეკოლოგებმა 70-იანი წლების მიწურულს გამოიყენეს. ნულოვანი

მოდელი ცნობილი ან გამოგონილი ეკოლოგიური მონაცემებიდან ნიმუშს იღებს, ალბათობას ათანაბრებს და შემდეგ სტრუქტურას წარმოქმნის (გოტელი და გრეისი 1996). დაკვირვების შედეგად მიღებულ სტრუქტურებს ნულოვანი მოდელის შედეგებთან ადარებენ და ადგენენ, არსებობს თუ არა რაიმე ბიოლოგიური ურთიერთქმედება, მაგალითად კონკურენცია. ამგვარი კვლევების ბევრმა ავტორმა ურთიერთქმედების (არაპირობითობის) არსებობის დადასტურება ვერ შეძლო, თუმცა სხვებმა მათ მიერ მიღებული შედეგები ეჭვქვეშ დააყენეს და მათი ანალიტიკური პროცედურების სისწორეშიც ეჭვი შეიტანეს. ნულოვანი მოდელის ტექნიკა თანდათანობით იხვეწება და საზოგადოების სტრუქტურის ანალიზისთვის გამოიყენება.

გეოგრაფიული გავრცელების ანალიზი

სახეობათა მრავალფეროვნებაში კონკურენციის მნიშვნელობის გასაგებად კუნძულზე მობინადრე სახეობების გავრცელება ერთმანეთს უნდა შევადაროთ. ზოგიერთი მეცნიერის აზრით, მონათესავე სახეობების გავრცელების არეალები ერთმანეთს არ ფარავს და ეს სახეობებს შორის კონკურენციით არის გამოწვეული. დაიმონდი (1975) ახალი გვინეის მახლობლად, ბისმარკის არქიპელაგზე მობინადრე ფრინველების გავრცელების ადგილებს დააკვირდა (სურ. 29.33). მისი აღმოჩენით, გუგულისებრი გვრიტის (აცროპყგია) ორი სახეობა 6 და 14 კუნძულზე ბინადრობს, 13 კუნძულზე არც ერთი სახეობა არ გვხვდება, ხოლო ორივე სახეობა არც ერთ კუნძულზე არ ბინადრობს. ამგვარი გავრცელების ალბათობა, თუ ორივე სახეობა კუნძულზე ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად ბინადრობს, 40-დან 1-ის ტოლია ($<0,05$). აქედან გამომდინარე, დაიმონდმა დაასკვნა, რომ ურთიერთქმედება გავრცელებასა და ადგილობრივი საზოგადოების მრავალფეროვნებაზე ძლიერ ზეგავლენას ახდენს.



სურ. 29.33. აცროპყგია-ს გვარის წარმომადგენელი გუგულისებრი გვრიტების გავრცელება ბისმარკის არქიპელაგზე. კუნძულების უმეტესობაზე ორი სახეობიდან ერთ-ერთი ბინადრობს, ზოგიერთზე არც ერთი სახეობა არ გვხვდება, ხოლო ორივე სახეობა ერთდროულად არც ერთ კუნძულზე არ ბინადრობს.

კონორმა და ზიმბერლოფმა (1979) დაიმონდის ანალიზის მეთოდოლოგიური საფუძვლების ვარგისიანობა ეჭვქვეშ დააყენეს. მათი აზრით, თუ აცროპყვია-ს გავრცელების ალბათობა 40-დან 1-ია, მაშინ სახეობათა 40 წყვილიდან ერთზე დაკვირვებისას ადამიანს ძალიან უნდა გაუმართლოს, რათა აღმოაჩინოს წყვილი, რომლის გავრცელება ისეთივე კანონზომიერია, როგორიც გუგულისებრი გვრიტის. კონორის და ზიმბერლოფის აზრით, მეცნიერმა სახეობათა ყველა შესაძლო წყვილი უნდა შეამოწმოს, რათა ურთიერთქმედების შესახებ სწორი ინფორმაცია მიიღოს. მეცნიერებმა საკუთარი ვარაუდი ვესტ-ინდოეთის კუნძულებზე მობინადრე ფრინველებისთვის შეამოწმეს. მათ კუნძულზე მობინადრე სახეობების რაოდენობა და სახეობების მიერ დაკავებული კუნძულების რაოდენობა სისტემის უცვლელ თვისებებად მიიჩნიეს. ამგვარი შეზღუდვების შემოღების შემდეგ მათ საცდელი ნიმუშში შემავალი 211 სახეობის გავრცელებების ალბათობა გაათანაბრეს და შედეგები შეამოწმეს. სახეობათა 22155 შესაძლებელი წყვილიდან მხოლოდ 12448 იყო ექსკლუზიურად გავრცელებული. ვესტ-ინდოეთის ფრინველების ფაუნის სახეობების რეალური ექსკლუზიური გავრცელება 12757-ს შეადგენს. კონორმა და ზიმბერლომა რეალურ და გასაშუალოებულ გავრცელებებს შორის ასეთივე თანხედრა აღმოაჩინეს და დაასკვნეს, რომ სახეობათა შორის ურთიერთქმედება მათ გეოგრაფიულ გავრცელებაზე დიდ ზეგავლენას ახდენს.

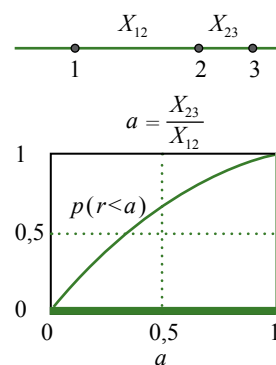
დაიმონდი და გილპინი (1982) კონორ-ზიმბერლოფის ანალიზს გამოეხმაურნენ და განაცხადეს, რომ ყველა სახეობის წყვილზე დაკვირვებისას ეკოლოგიურად მსგავს სახეობებს შორის ურთიერთქმედების გამოვლენის შანსი მცირდება. გარდა ამისა, კონორის და ზიმბერლოფის მეთოდში შემთხვევით და რეალურ საზოგადოებას შორის მსგავსება თითქმის გარანტირებულია და ამის მიზეზი შემთხვევითი საზოგადოების მიღების პროცედურა ანუ ნულოვანი მოდელია (ჰარვეი და სხვები 1983, ქუინი და დანჰემი 1983, ზიმბერლოფი 1983, გოტელი და გრეიფი 1996). ნულოვანი მოდელის შესახებ წინააღმდეგობა დღესაც არსებობს. სტოუნის და რობერტსის (1990, 1992) შედარებით თანამედროვე კვლევებმა ორივე მიდგომის სისუსტე დაადასტურა, ვინაიდან სახეობების მიერ კუნძულებზე კანონზომიერებას მოკლებული დასახლება ნაკლებად სავარაუდოა და შესაძლოა კონკურენციისგან განსხვავებული ფაქტორებიც მოქმედებს.

საზოგადოების თვისების ცვლილება

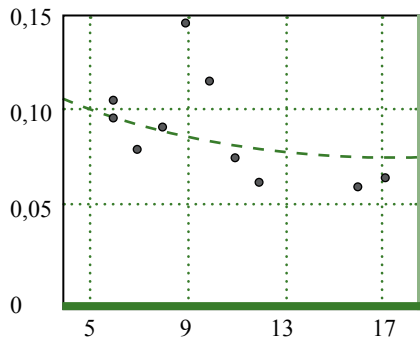
ორ მსგავს სახეობას შორის განსხვავება, სადაც მათი გავრცელების არეალები ერთმანეთს ფარავს, თვისების ცვლილებაა (იხ. პარაგრაფი 22). საზოგადოებაში შემავალი სახეობების მორფოლოგიური

თვისებების, როგორიცაა სხეულის სიგრძე, კიდურების ზომა ან კვების ორგანოების ზომა, განსხვავებულობა თანასაზოგადოებაში მომხდარი კონკურენციის მნიშვნელობის გამოხატულებაა. სტრონგი და სხვები (1979) თანასაზოგადოების თვისების ცვლილების ტერმინით ასახავენ მდგომარეობას, როდესაც თანასაზოგადოების სახეობები გარკვეული მორფოლოგიური თვისების მიხედვით არის დალაგებული და მიმდებარე სახეობების შეფარდებები მეტ-ნაკლებად ერთმანეთის ტოლია.

სტრონგმა და სხვებმა (1979) მექსიკის დასავლეთ სანაპიროსთან მდებარე ტრეს მარიასის კუნძულებზე მობინადრე ფრინველების სახეობების ზომათა შეფარდებები შეისწავლეს. იგივე თანასაზოგადოებები გრანტმა (1966) უფრო ადრე გამოიკვლია და დაასკვნა, რომ ზომათა შეფარდებები კონტინენტზე მიღებულ შეფარდებებს აღემატება ანუ კონკურენცია და ეკოლოგიური მრავალფეროვნება კუნძულის საზოგადოებებზე მნიშვნელოვან ზეგავლენას ახდენს. სტრონგმა და მისმა კოლეგებმა ეს ჰიპოთეზა შეამოწმეს, რისთვისაც მექსიკის კონტინენტზე (კუნძულებთან ახლოს) მობინადრე ფრინველების „გენოფონდიდან“ რამდენიმე სახეობა პირობითად შეარჩიეს. მათი აღმოჩენით, ტრეს მარიასის კუნძულებზე მობინადრე ფრინველების ზომათა შეფარდებები კონტინენტზე მობინადრე ფრინველების ზომების შეფარდებებს არ აღემატება და აქედან გამომდინარე, გრანტის მოსაზრება არასწორია. მიუხედავად ამისა, როდესაც სტრონგი და მისი კოლეგები სახეობათა შორის ურთიერთქმედების ჰიპოთეზას ამოწმებდნენ, მათი ნულოვანი მოდელი შეიცავდა დაშვებას, რომ კონტინენტზე მობინადრე ყველა სახეობას კუნძულზე გადასვლის თანაბარი ალბათობა გააჩნია. ამგვარი დაშვება მართებული არ არის და ამის დამტკიცება იოლად შეიძლება. ეკოლოგებმა კარგად იციან, რომ კოლონიზაციის უნარი გავრცელების არეალთან, მრავალრიცხოვნობასთან და თვისებებთან ერთად იცვლება და ზოგი-



სურ. 29.34. ალბათობა, რომ პირობითად განსაზღვრულ ორ შუალედს შორის შეფარდება a -ს მნიშვნელობაზე ნაკლები იქნება



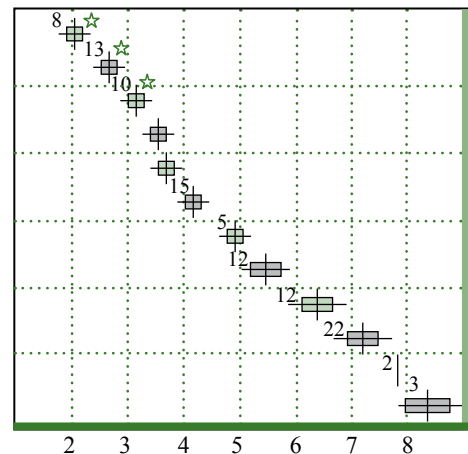
სურ. 29.35. ბუჩქების თანასაზოგადოებებში მობინადრე ბელურისებრ ფრინველებს შორის საშუალო მანძილიდან სტანდარტული გადახრა მორფოლოგიურ სივრცეში. დაშტრიხული ხაზი პირობითად შექმნილი საზოგადოებებიდან მიღებულ, პროგნოზირებულ მნიშვნელობას ასახავს.

ერთი სახეობა უკეთესი კოლონისტია. აქედან გამომდინარე, ნულოვანი მოდელი არარეალურია, თუმცა პირობითი თანასაზოგადოებების აგების უკეთესი პროცედურის შემუშავება საკმაოდ რთულია.

ზიმბერლოფმა და ბოკლენმა (1981) ეს პრობლემა ნაწილობრივ გადაჭრეს, რადგან დაუშვეს, რომ სახეობათა ზომებს გარკვეული სტატისტიკური გავრცელება გააჩნია. მათ ანალიზის უკეთესად ჩატარებისთვის ასევე დაუშვეს, რომ სახეობათა ზომების გავრცელების ერთგვაროვანი ალბათობა არსებობს. ამგვარი გავრცელებიდან პირობითად აღებული სამი წერტილი (სახეობები) ორ შუალედს ქმნის - ერთი შუალედი უმცირეს და შუალედურ ზომას შორისაა, ხოლო მეორე შუალედი საშუალო და დიდ ზომას შორის არის გადაჭიმული (სურ. 29.34). პირობითად აღებული სახეობების ტრიოდან უმცირესი და უდიდეს შუალედებს შორის შეფარდების (ა) გავრცელების ალბათობაა 0-1-მდე და რეალური სახეობების განმაცალკევებული შუალედების ზომის შემომწმება შეიძლება. პირობითად შერჩეულ თანასაზოგადოებაში (რ) შეფარდების რაიმე მნიშვნელობაზე ნაკლებობის ალბათობაა $1/[(1/2)+(1/2a)]$. აქედან გამომდინარე, $r < 1$ მნიშვნელობის ალბათობა 1-ის ტოლია, $r < 0,5$ მნიშვნელობის ალბათობა 0,67-ს შეადგენს, ხოლო $r = 0,33$ მნიშვნელობის ალბათობაა 0,5. როგორც მოსალოდნელია, შეფარდებების ნახევარი 0,33-ს გადააჭარბებს, ხოლო მეორე ნახევარი ამ მნიშვნელობაზე ნაკლების ტოლი იქნება. ზიმბერლოფმა და ბოკლენმა პირობითად ნაოცენობის წერტილი აიღეს და n-1 ნაოცენობის სეგმენტებიდან უმცირესის მოსალოდნელი ზომის გავრცელება დაამუშავეს. თუ სახეობათა შორის მსგავსება თანაარსებობას ზღუდავს, მაშინ მცირე შეფარდებების ნაოცენობა პირობითად აღებულ

საზოგადოებასთან შედარებით ნაკლები იქნება. თუ სახეობები პირობითი გავრცელებიდან მოსალოდნელზე უფრო თანაბრად არის დაშორებული, მაშინ რ-ის გავრცელება ა-ს გავრცელებიდან 1-კენ გადაინეწვს. ზიმბერლოფმა და ბოკლენმა ასეთი შედარებების შემდეგ მონაცემების არაპირობითობის დამადასტურებელი ბევრი ვერაფერი მოძებნეს.

რიკლეფსმა და ტრევისმა (1980) ნულოვანი მოდელის დახმარებით, კოდის (1974) მიერ აღწერილ ბუჩქნარიან გავრცელების არეალში მობინადრე ფრინველების სახეობებს შორის დაცილების კანონზომიერება გამოთვალეს. მათ პირობითი საზოგადოება 5, 9, 13 და 17 სახეობისგან ააგეს და სახეობები მთლიანი გენოფონდიდან პირობითი დაცილებით გამოყვეს ან სახეობების მიერ დაკავებული მორფოლოგიური სივრციდან წერტილები (სინთეტური სახეობები) პირობითად აირჩიეს. თუ ურთიერთქმედება საზოგადოების სტრუქტურაზე ზეგავლენას ახდენს, მაშინ სახეობები ბუნებრივ საზოგადოებებში უფრო თანაბრად იქნება დაცილებული, ვიდრე ნულოვან თანასაზოგადოებებში. თანაბრად დაცილების კრიტერიუმი უახლოეს მეზობლებს შორის დაცილებიდან სტანდარტული გადახრაა, რომელიც დაცილებების სრულყოფილად გათანაბრების შემდეგ ნულამდე მცირდება. 29.35 სურათზე კარგად ჩანს, რომ ბუნებრივი თანასაზოგადოებები პირობითად შექმნილი თანასაზოგადოებებისგან არ გან-



სურ. 29.36. ისრაელში მობინადრე კვერნებისა და ვივერნების სახეობებს შორის ეშვის დიამეტრის განსხვავება თანასაზოგადოების თვისების ცვლილებაა. უსტელა ნივალის სახეობა გადაშენდა. ვერტიკალური ხაზები სტანდარტული გადახრის (პორიზონტალური სვეტების) მქონე საშუალო მნიშვნელობებს და სტანდარტულ შეცდომას (ყუთები) ასახავს. დედალი და მამალი ცხოველები ცალკეულ არიან წარმოდგენილი, ვინაიდან სახეობებში სქესობრივი რიცხოვნობის დიმორფიზმია. სახეობები ვერტიკალური ღერძის გასწვრივ, ეშვის უმცირესიდან უდიდეს დიამეტრამდე არის განაწილებული. მეზობელ სახეობებს შორის ეშვის დიამეტრების შეფარდება მუდმივია და ეს შედეგი საზოგადოების თვისების ცვლილებას ასახავს.

სხვაგვარად და ამიტომ მორფოლოგიური დაცილება სახეობათა ურთიერთქმედებას არ ასახავს.

არაპირობითი დაცილების არარსებობა კონკურენციის არარსებობაზე (კონკურენცია ყოველთვის არსებობს!) ან მრავალფეროვნების რეგულირებაში მის უმნიშვნელობაზე არ მიუთითებს. ჩვენ მხოლოდ შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ სახეობათა ევოლუციური რეგულირება ან მათი ადგილობრივი განვითარება ან გადაშენება კანონზომიერ სტრუქტურებს არ ქმნის. სახეობები გეოგრაფიულად და ეკოლოგიურად დიდ ფართობებზე ვრცელდება, ამიტომ მათი თვისებები ადგილობრივ ეკოლოგიურ პირობებს ყოველთვის არ ასახავს. გარდა ამისა, თითოეული სახეობა სისტემაში შემავალ ბევრ სხვა სახეობასთან დიდი რაოდენობით ეკოლოგიურ განზომილებაში კონკურენციაშია და ნიშის სივრცის ერთი განზომილების გასწვრივ მდებარე მეზობლებს შორის სიახლოვის ცვლილება ნებისმიერი პოპულაციის დემოგრაფიაზე უმნიშვნელო ზეგავლენას ახდენს. ეს ნიშნავს, რომ თანაბარი დაცილებისას სელექცია ძალიან სუსტია.

ტ. დეიანმა და მისმა თანაშრომლებმა საზოგადოების თვისების ცვლილების ყველაზე უფრო მყარი მტკიცებულება წარმოადგინეს (დეიანი და სხვები 1989, 1990, დეიანი და ზიმბერლოფი 1994). დეიანმა და სხვებმა (1989) ისრაელის სხვადასხვა თანასაზოგადოებებში მობინადრე კვერნების (უსტელიდაე) და ვივერების (Viვერრიდაე) ოჯახების წარმომადგენელი ძუძუმწოვარი ცხოველების ხუთი დღემდე შემონახული და ერთი გადაშენებული სახეობის დედალი და მამალი ცხოველების ზედა ეშვების მაქსიმალური დიამეტრი და სხვა თვისებები გაზომეს. მიღებული შედეგები ამტკიცებს, რომ საზოგადოების თვისების შეცვლა თვალში საცემია (სურ. 29.36). დეიანმა და მისმა კოლეგებმა მსგავსი შედეგი ირლანდიაში, ბრიტანეთსა და ჩრდილოეთ ამერიკაში მობინადრე კვერნებისა და ისრაელში მობინადრე პატარა ველური კატებისთვის მიიღეს.

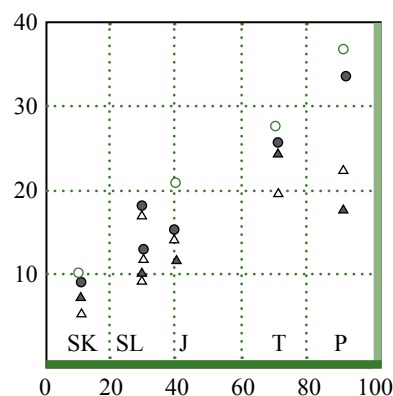
29.13 ადგილობრივი სახეობების გაჯერებულობისა და თანასაზოგადოების კონვერგენციის ცხადი დამამტკიცებელი საბუთების ნაკლებობა გულისხმობს, რომ რეგიონალური/ისტორიული ფაქტორები უდიდეს როლს თამაშობს თანასაზოგადოების მრავალფეროვნებაში

ადგილობრივი და რეგიონალური პროცესების შედეგად სახეობათა მრავალფეროვნების ცვლილების გამოთვლისთვის უნდა გავიგოთ, არის თუ არა თანასაზოგადოება სახეობებით გაჯერებული ანუ ავსებს თუ არა სახეობები საზოგადოების ეკოლოგიურ სივრცეს მათი ადგილობრივი ურთიერთქმედებებით განსაზღვრულ რაიმე მნიშვნელობამდე. თუ სახეობები მართლაც ასე მოქმედებს, მაშინ გავრცელების მს-

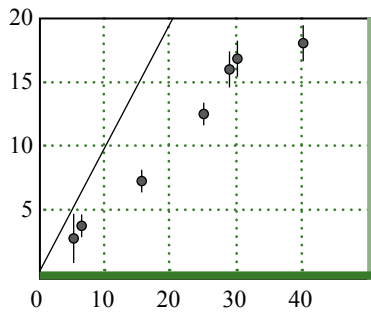
გავსი არეალების ადგილობრივი მრავალფეროვნება რეგიონალურ მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული არ არის და განსხვავება ბეტა მრავალფეროვნებაშია (სახეობათა განახლებაშია). ჩვენ ასევე გვინტერესებს, არის თუ არა თანასაზოგადოების სტრუქტურა ერთიანი. სახეობათა მრავალფეროვნების შესახებ ადგილობრივი პროცესის თეორიები ერთიანობას პროგნოზირებს. ეს ნიშნავს, რომ ერთი და იგივე პირობებში მობინადრე საზოგადოებები სახეობათა თანაბარ რაოდენობას შეიცავს და გეოგრაფიული მდებარეობა თუ ისტორია მნიშვნელოვანი არ არის. ადგილობრივი სახეობების გაჯერებულობა და თანასაზოგადოების ერთიანობა სახეობათა მრავალფეროვნების შესახებ ადგილობრივ-დეტერმინისტული ცნებებს რეგიონალურ-ისტორიულ თეორიებზე უფრო მაღლა აყენებს.

ადგილობრივი საზოგადოებების გაჯერებულობა

სახეობათა გაჯერებულობის შემოწმება მსგავსი გარემო პირობების მქონე ტერიტორიებზე ადგილობრივ და რეგიონალურ მრავალფეროვნებას შორის დამოკიდებულების გრაფიკის აგებით შეიძლება. ტერბორგმა და ფააბორგმა (1980) ამგვარი გრაფიკების დახმარებით ვესტ-ინდოეთის ფრინველთა თანასაზოგადოებებში გაჯერებულობა აღმოაჩინეს, ხოლო იგივე სისტემის ოდნავ განსხვავებულ საცდელ ნიმუშებზე მომუშავე კოქსმა და რიკლეფსმა (1977) გაჯერებულობა ვერ დაამტკიცეს. ჰიპოთეზის შემოწმებისთვის კიდევ ორი ტესტი ჩატარდა. კორნელმა (1985) კალიფორნიის მუხებზე მობინადრე კრაზანების ადგილობრივ მრავ-



სურ. 29.37. კარიბის რეგიონში მობინადრე ფრინველთა სახეობების ადგილობრივი სიმდიდრე რეგიონალურ მრავალფეროვნებაზე დამოკიდებული, რაც თავის მხრივ ბიოგეოგრაფიით არის განპირობებული. გავრცელების არეალის პატარა, პომოგენურ ტერიტორიებზე მობინადრე მგალობელი ფრინველების სახეობები სტანდარტულად გამოითვალა და სურათზე თითოეული ტერიტორია განსხვავებული სიმბოლოთი არის აღნიშნული



ვალფეროვნებაში გაჯერებულობა ვერ აღმოაჩინა, ხოლო სტივენსმა (1986) ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთში გავრცელებულ ფოთლოვან ხეებზე მობინადრე ხის მხერგე ხოჭოებში გაჯერებულობის ჰიპოთეზა დაადასტურა. ცხადია, ეკოლოგიური გაჯერებულობის შესახებ კონკრეტულ დასკვნებს ვერ ვაკეთებთ.

თანასაზოგადოების ერთიანობა

გავრცელების მსგავს არეალებში, მაგრამ განსხვავებულ გეოგრაფიულ ტერიტორიაზე მობინადრე მცენარეების და ცხოველების ფორმა და ფუნქცია ხშირად ერთიანია. გამოითქვა ვარაუდი, რომ ერთიანობა თანასაზოგადოების თვისებაც არის (კოდი და მუნი 1978, ორიანსი და პეინი 1983). თანასაზოგადოების ერთიანობა მაშინ გვხვდება, როდესაც სახეობების ოჯახები გავრცელების იგივე არეალებში მობინადრე წინაპრებთან შედარებით უფრო ერთგვარი ხდება. თანასაზოგადოების ერთიანობა სულ უფრო აშკარაა (შლუტერი და რიკლეფსი 1993). ამჯერად ჩვენ მხოლოდ ზომიერი კლიმატის მოყვარულ, ფოთლოვან ტყეებს და ტროპიკებში გავრცელებული მანგროების ეკოსისტემებს განვიხილავთ.

ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთში გავრცელებული, ზომიერი კლიმატის მოყვარული ფოთლოვანი ტყეები ხეობა 253 სახეობას შეიცავს, რაც ევროპის გავრცელების მსგავს არეალთან შედარებით (124 სახეობა) თითქმის ორჯერ მეტია (იხ. ცხრილი 29.2). აღმოსავლეთ აზიის ზომიერი კლიმატის რეგიონი ჩრდილოეთ ამერიკის აღმოსავლეთის მსგავსია, თუმცა მასზე ხეების 729 სახეობა გვხვდება. აქედან გამომდინარე, სამივე რეგიონის კლიმატი მსგავსია და ტყეებსაც ერთი და იგივე სტრუქტურა აქვს (ყველა მათგანში ფართოფოთლოვანი ხეები დომინირებს), მაგრამ სახეობათა მრავალფეროვნება თითქმის 6-ის კოეფიციენტით იცვლება. მაშასადამე, რეგიონალური და ადგილობრივი მრავალფეროვნება ერთმანეთთან მჭიდრო კავშირშია.

იგივე განსხვავება არსებობს კარიბის და ვესტ-

ინდოეთის წყნარი ოკეანის რეგიონში გავრცელებულ მანგროვის ტყეებს შორის (რიკლეფსი და ლათამი 1993). ამერიკის ტროპიკებსა და დასავლეთ აფრიკაში გავრცელებული მანგროვის საზოგადოებები ერთი და იგივე 3 ან 4 სახეობას მოიცავს (დევისი 1940. იხ. სურ. 26.17). მაღალიზიში ფიზიკურად მსგავსი პირობებია, მაგრამ მანგროვის ვეგეტაცია 17 „ძირითადი“ და 23 „დამატებითი“ სახეობისგან შედგება (უოტსონი 1928) ანუ ამ ტერიტორიაზე მეტი მრავალფეროვნებაა.

გარემო პირობების მსგავსებისა და საზოგადოებათა მრავალფეროვნების განსხვავებულობიდან გამომდინარე, რეგიონებისა და ადგილობრივი საზოგადოებების სახეობათა სიმდიდრეზე ადგილობრივ თანასაზოგადოებებში მომხდარი ეკოლოგიური ურთიერთქმედებებისგან განსხვავებული ფაქტორები მოქმედებს. მაშასადამე, მრავალფეროვნების სივრცითი სტრუქტურა დროისა და სივრცის პატარა შკალებზე მომხდარ ეკოლოგიურ პროცესებსა და სახეობათა წარმოქმნასა თუ ისტორიულ მოვლენებზე პასუხისმგებელ, დიდ შკალაზე მომხდარ პროცესებს აირეკლავს.

ჩვენი დისკუსია სახეობების მრავალფეროვნების წარმოქმნასა და შენარჩუნებას შეეხება. მრავალფეროვნების შედეგები სიცოცხლისთვის აუცილებელი ენერგიის გარდაქმნაში კარგად ჩანს. ადამიანის მოქმედება მრავალფეროვნებას ამცირებს და მის შედეგებს ეჭვქვეშ აყენებს. ბიომრავალფეროვნების დაცვის ერთ-ერთი გზა გავრცელების ბუნებრივი არეალების შემცველი დიდი ტერიტორიების გამოყოფა და მათი ტევადობის დაცვაა. ეს ნიშნავს, რომ ტერიტორიებზე ადამიანის ზემოქმედება მინიმალური გავხადოთ. ადამიანთა პოპულაციის ზრდასთან ერთად ეს მიზანი სულ უფრო შორეული ხდება და ბევრის აზრით, უფრო მნიშვნელოვანი ადამიანთა სიცოცხლისთვის აუცილებელი ძირითადი სისტემების შენარჩუნებაა. ბუნებრივ და ადამიანურ ღირებულებებს შორის კონფლიქტის გადაჭრისთვის ღირებულებები ერთმანეთს უნდა შევუთავსოთ და მათ შორის სხვაობა გავაბათილოთ.

დასკვნა

1. ზოგიერთი თანასაზოგადოება სხვა თანასაზოგადოებაზე მეტ სახეობას შეიცავს. სახეობათა სიმდიდრე გეოლოგიურ დროში და განედური გრადიენტების გასწვრივ გავრცელების არეალის სტრუქტურასა და ალელვებაზეა დამოკიდებული. სახეობათა სიმდიდრე პროდუქტიულობის განსხვავებულობასთანაც არის კავშირში.

2. ეკოლოგიაში სახეობათა მრავალფეროვნების შესახებ ორი შეხედულება არსებობს. ადგილობრივ-დეტერმინისტული შეხედულების მიხედვით, მრავალფეროვნება ადგილობრივ დონეზე მომხდარი ბიოლოგიური ურთიერთქმედებებით, მაგალითად კონკურენციით და მტაცებლობით არის გამოწვეული. რეგიონალურ-ისტორიულ შეხედულებაში მეტი აქცენტი სახეობათა დიფერენციაციაზე, რეგიონალურ დონეზე არსებულ მოძრაობაზე და ადგილობრივ და რეგიონალურ პროცესებს შორის ურთიერთქმედებაზე კეთდება. თანამედროვე ეკოლოგია ორივე შეხედულებას აღიარებს.

3. ალფა მრავალფეროვნება გავრცელების შედარებით ერთგვაროვანი არეალის მცირე ტერიტორიაზე მოხინაძრე სახეობების რაოდენობაა. გამა მრავალფეროვნება რეგიონში მოხინაძრე სახეობების რაოდენობაა. გავრცელების არეალის მრავალფეროვნებებს შორის სხვაობა (სახეობათა განახლება) ბეტა მრავალფეროვნებით იზომება. ბეტა მრავალფეროვნება გამა მრავალფეროვნების ალფა მრავალფეროვნებაზე შეფარდება. ალფა (ადგილობრივი) და ბეტა (განახლების) მრავალფეროვნების ცვლილება გამა (რეგიონალური) მრავალფეროვნების ცვლილებას იწვევს. მეტი გამა მრავალფეროვნება გავრცელების არეალის უფრო მეტ სპეციალიზაციას ნიშნავს.

4. კუნძულზე მოხინაძრე სახეობების რაოდენობის განსხვავებულობა რეგიონალური პროცესების, კერძოდ კონტინენტიდან ან კუნძულებიდან მომხდარი იმიგრაციის მნიშვნელობაზე მიუთითებს სახეობათა მრავალფეროვნების შენარჩუნებაში. სახეობების იმიგრაცია კონტინენტზე ახალი სახეობების წარმოქმნის ტემპს ასახავს, რაც თავის მხრივ ასევე რეგიონალური პროცესია.

5. სახეობის გვართან შეფარდების საშუალებით რეგიონებს შორის სახეობათა განვითარების ტემპების შედარება ხდება, ხოლო მაღალი შეფარდება დივერსიფიკაციის თანამედროვეობაზე მიუთითებს. ტროპიკულ არეებში სახეობების გვართან შეფარდება მცირეა და ეს ნიშნავს, რომ მრავალფეროვნება დიდი ხნის წინათ გაჩნდა. სახეობათა წარმოქმნის ტემპის გამოთვლისთვის ფილოგენური ანალიზიც გამოიყენება.

6. დროის ჰიპოთეზის თანახმად, ხანგრძლივად სტაბილურ ტერიტორიებზე, მაგალითად ტროპიკებში, სახეობების რაოდენობა უფრო მეტია, ვიდრე ხშირი და გავრცელებული რღვევის ტერიტორიებზე. ნამარხები და ფილოგენური კვლევების შედეგები ცხადყოფს, რომ დროის ჰიპოთეზა ფართილად უნდა მივიღოთ.

7. ნიშის ცნება ინდივიდსა და გარემოს ფიზიკურ და ბიოლოგიურ ასპექტებს შორის დამოკიდებულებას ასახავს. თითოეული ფაქტორი ნიშის მრავალგანზომილებიანი სივრცის ღერძად შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ. ნიშის სივრცეში ორგანიზმები და პოპულაციები ბინადრობენ. სახეობათა ნიშა ნიშის თითოეულ ღერძზე აღებული მნიშვნელობების შუალედია, რომელშიც პოპულაციას არსებობა შეუძლია.

8. ორ სახეობას შორის ეკოლოგიური კავშირი მათი ნიშების გადაფარვის ხარისხით შეგვიძლია აღვწეროთ. ნიშების გადაფარვის ხარისხი ნიშის სიგანისა და ნიშებს შორის დაცილების ფუნქციაა.

9. საზოგადოება რესურსის ხარისხის და ეკოლოგიური პირობების ღერძებით განსაზღვრულ ნიშაში მოხინაძრე სახეობების ოჯახია. თანასაზოგადოებაში ახალი სახეობების შემოსვლამ შესაძლოა ნიშის მთლიანი სივრცე გაზარდოს, ნიშების გადაფარვის ადგილი შეამციროს ან ნიშის სიგანე შეამციროს (სპეციალიზაცია გაზარდოს). ნიშის მნიშვნელოვანი კომპონენტია მტაცებლებისგან გაქცევის შესაძლებლობა და ის შეგვიძლია რესურსად მივიჩნიოთ, რომლისთვისაც მსხვერპლი სახეობები კონკურენციაშია.

10. ეკოლოგებმა შენიშნეს, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში, სახეობათა მრავალფეროვნება გარემოს პროდუქტიულობასთან ერთად იზრდება. ამ მოვლენის ახსნისთვის სულ მცირე ორი მოსაზრება გამოითქვა და მათ პროდუქტიულობა-სტაბილურობის და ტაქსონთაშორისი კონკურენციის ჰიპოთეზა ეწოდება. ზოგჯერ მაღალი პროდუქტიულობა მცირე მრავალფეროვნებას იწვევს და ამ მდგომარეობას გამდიდრების პარადოქსს უწოდებენ.

11. ნიადაგის სახეობის, ტენიანობის და ტემპერატურის ცვლილება მცენარეთა სახეობების მრავალფეროვნებაზე და მათსადავამე მცენარეებსა და მცენარეებს შორის მოხინაძრე ცხოველებზე ზეგავლენას ახდენს. გარემო პირობების არამდგრადობა სახეობათა მრავალფეროვნებას ზოგჯერ ხელს უწყობს.

12. მტაცებლები მსხვერპლ სახეობებში მრავალფეროვნებას ხელს უწყობენ, ვინაიდან მსხვერპლ პოპულაციას (და მათსადავამე რესურსებისთვის კონკურენციას) ამცირებენ და თანაცხოვრების პირობებს აუმჯობესებენ. მტაცებლები და ავადმყოფობა სიმჭიდროვეზე არიან დამოკიდებული და ეს ფაქტიც მოყვანილი ჰიპოთეზის სისწორეს ამტკიცებს. მტაცებელსა და მსხვერპლს შორის ურთიერთქმედების სივრცით მოდელებში ჩანს, რომ რეგიონალური და ადგილობრივი პროცესების ურთიერთქმედების შედეგად მტაცებლისა და მსხვერპლის მრავალფეროვნება განისაზღვრება.

13. სახეობათა მრავალფეროვნებაზე ალელვებაც ახდენს ზეგავლენას. შუალედური რღვევის ჰიპოთეზის თანახმად, მრავალფეროვნება ალელვების შუალედური სიდიდის ტერიტორიებზე უფრო მეტია. ეს მოსაზრება მრავალფეროვნების რეგიონალურ სტრუქტურას არ გამოირიცხავს. დინამიური წონასწორობის მოდელის მიხედვით, ალელვების ზეგავლენა თანასაზოგადოებაში შემავალი პოპულაციების ზრდის ტემპზეა დამოკიდებული, რაც თავის მხრივ რღვევის ინტენსივობასა და კონკურენციის შედეგად გამორიცხვას შორის ბალანსზეა დამოკიდებული.

14. ეკოლოგების აზრით, თუ კონკურენცია სახეობათა მრავალფეროვნების განმსაზღვრელი მნიშვნელოვანი ფაქტორია, მაშინ მისი ზეგავლენა თანამცხოვრებ სახეობებს შორის ნიშურ კავშირებში უნდა აისახოს. ნულოვანი მოდელები ბუნებრივ და სტატისტიკურად გამოყვანილ საზოგადოებებს შორის კავშირების შედარებისთვის გამოიყენება. კონკურენციის მნიშვნელობის მაჩვენებელი საზოგადოების თვისების ცვლილებაა, რაც მრავალ საზოგადოებაში შეინიშნება.

სავარჯიშოები

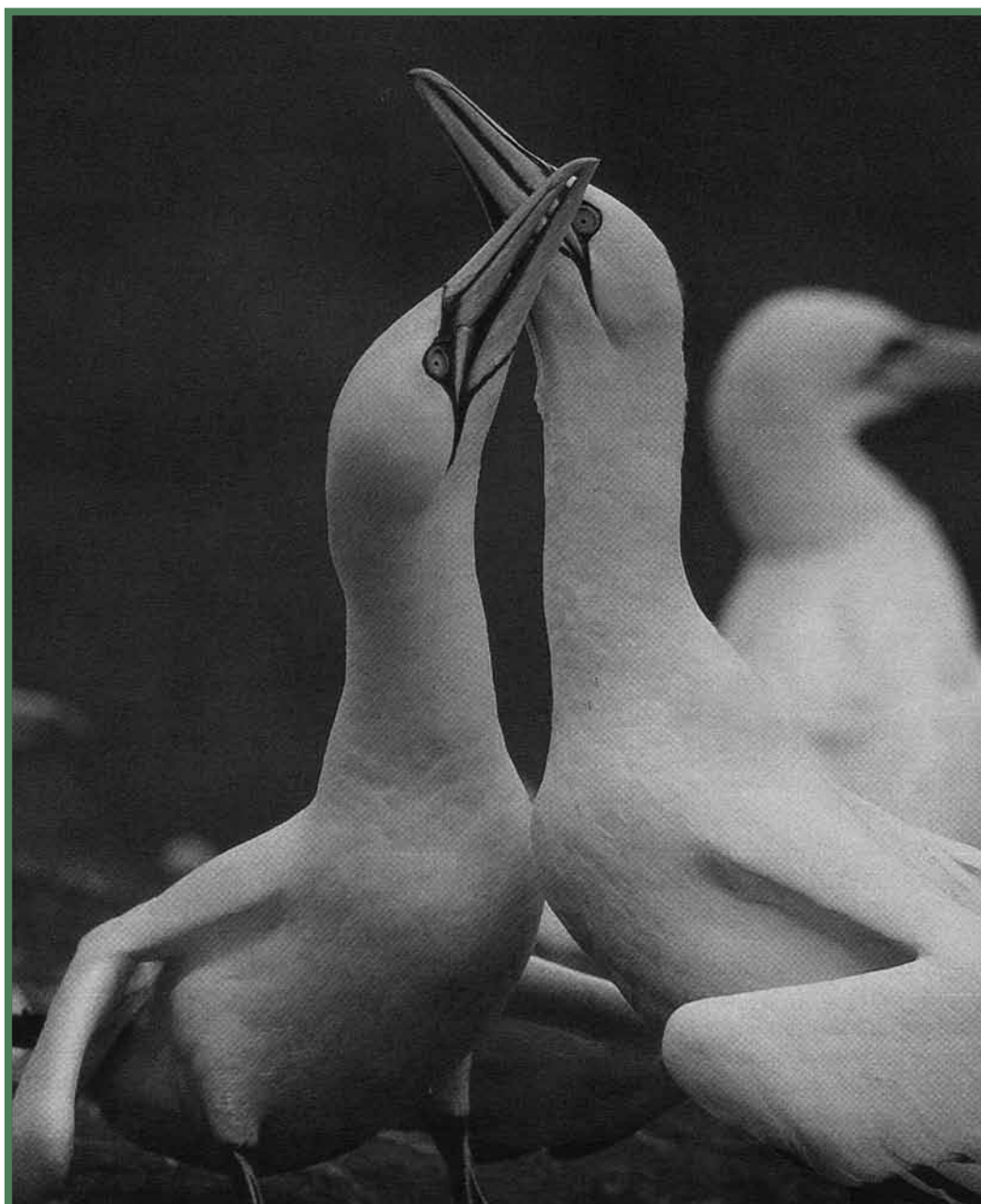
1. მოცემული პარაგრაფის დიდი ნაწილი სახეობათა მრავალფეროვნებას შეეხება. მე-8 თავში მოყვანილ ინფორმაციასა და სხვა წყაროებზე დაყრდნობით ეკოსისტემის მრავალფეროვნებაზე იმსჯელეთ.
2. როგორ უნდა მოხდეს საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების დაცვა მრავალფეროვნების რეგულირების შესახებ რეგიონალურ-ისტორიული და ადგილობრივ-დეტერმინისტული შეხედულებების თანახმად?
3. ნიშის თეორია და სახეობათა მრავალფეროვნების

ცნება აუხსენით ადამიანებს, რომელთაც ეკოლოგიის კურსი არ გაუვლიათ.

4. იზრდება თუ არა ცხოველთა ჯგუფების მრავალფეროვნება მაღალი პროდუქტიულობის მქონე გარემოში?

5. ე.ო. უილსონის (1984) მოსაზრებით, შთამომავლობა ეკონომიურ კატასტროფას და ბირთვულ ომს უფრო გვაპატიებს, ვიდრე გლობალური ბიომრავალფეროვნების დაკარგვას. ეს მოსაზრება ეკოლოგიური თეორიის დახმარებით განმარტეთ.

ნაწილი 7
თანასაზოგადოების
ეკოლოგია





რგანიზმებს და გარემო პირობებს შორის ურთიერთქმედებისა და ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად გამრავლების, საკვების მოპოვების, სოციალური ურთიერთქმედების, ზრდის და დაბერების თვისებები ყალიბდება. ორგანიზმი გარემო პირობებს ეგუება ან აკლიმატიზაციას გადის მოქმედებითი, ფიზიოლოგიური ან განვითარებადი რეაქციით და რეაქციათა ერთობლიობას ევოლუციური ადაპტაცია ეწოდება.

30-ე თავში ადაპტაციის თვისებებს შევისწავლით, ასევე ბუნებრივ გადარჩევას, ფენოტიპსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედებების გენეტიკურ საფუძვლებზე გავამახვილებთ ყურადღებას. ორგანიზმები გარემო პირობების ცვლილებას უნდა შეეგუონ. 31-ე თავში ვნახავთ, თუ როგორ რეაგირებს მტაცებელი მსხვერპლის შეცვლაზე. ბუნებრივი გადარჩევა დროსა და რესურსებს კონკურენტულ მოთხოვნებზე, როგორიცაა გამრავლება და ზრდა, ანაწილებს. ამ მოვლენის შედეგებს 32-ე თავში განვიხილავთ. სქესობრივ გამრავლებასთან დაკავშირებულ ადაპტირების უნარებს 33-ე თავში შევისწავლით. იმავე თავში მენსვილის შერჩევის და მშობლიური მზრუნველობის დინამიკას დავაკვირდებით და ვნახავთ, თუ როგორ ახდენს გადარჩევა სქესობრივი გზით გამრავლებულ ორგანიზმთა ეკოლოგიის ამ ასპექტებზე ზეგავლენას. ზოგიერთი ორგანიზმი სოციალურ სისტემებს ეგუება, ხოლო სხვები გამრავლებას წყვეტს ან მომავლისთვის გადადებს, რათა ახალგაზრდობის გაზრდაზე გადაიტანოს ყურადღება. ამგვარი სისტემების ევოლუციას 34-ე თავში შევისწავლით.

თავი 30



ევოლუცია და ადაპტაცია

გზამკვლევი კითხვები

- კვლევის რა ხუთი პროგრამა არსებობს ევოლუციურ ეკოლოგიაში?
- როგორ ცვლის ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციებში გენოტიპის სიხშირეს?
- რა ფაქტორები ახდენს ზეგავლენას ევოლუციის ტემპზე?
- რა კომპონენტებისგან შედგება ფენოტიპური გადახრა?
- რა კავშირია მემკვიდრეობითობას, სელექციაზე გამოძახილს და სელექციის დიფერენციალს შორის?
- როგორ ზღუდავს სელექციაზე გამოძახილის ერთობლიობა ევოლუციურ გამოძახილს?
- რა სარგებელი და საფასური აქვს სქესობრივ გამრავლებას?
- რა ზეგავლენას ახდენს გენეტიკურ ცვალებადობაზე მცენარეთა ნათესაური დაწყვილება, აუთ-კროსინგი (სხვადასხვა შტოების ნათესავების დაწყვილება) და სელექციური ჩამოუყალიბლობა?
- რა განსხვავებაა ადაპტაციის შესახებ ფენოტიპური გაუმჯობესების და ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიის შეხედულებებს შორის?
- როგორ აკრიტიკებენ გოულდი და ლევონტინი ადაპტაციურ პროგრამას?

ეკოლოგია შექმნის დღიდან სამ ბიოლოგიურ დისციპლინასთან მჭიდრო კავშირშია და ეს დისციპლინებია: მემკვიდრეობითობის მექანიზმების შემსწავლელი გენეტიკა, პოპულაციათა გენეტიკური შემადგენლობის ცვლილების შემსწავლელი ევოლუცია და გენეტიკური კოპიის ინდივიდის ფორმაში რეალიზაციის შემსწავლელი დისციპლინა. ცალკე ქვედისციპლინაა **ევოლუციური ეკოლოგია** და ის ორგანიზმების გარემო პირობებთან შეგუებისთვის საჭირო ფორმების და ფუნქციების ინტერპრეტაციაზე აკეთებს აქცენტს. მოცემულ თავში ადაპტაციის თვისებებს დანვრილებით შევისწავლით.

30.1. ადაპტაციას გენეტიკური საფუძველი აქვს

მცენარეების, ცხოველების და მიკროორგანიზმების

ევოლოგია პოპულაციების გენოფონდსა და გარემო პირობების სელექციურ ფაქტორებს შორის ურთიერთქმედებას ასახავს. გარემო სელექციური მოქმედების ერთობლიობაა, რომელიც სხვადასხვა გენოტიპის მქონე ინდივიდებს შორის განსხვავებას ქმნის. ფენოტიპს მოქმედების მიმართ ევოლუციური გამოძახილი გააჩნია და ეს გამოძახილი ფუნქციონალურ შიდაკავშირებზეა დამოკიდებული, რომლებიც ინდივიდის თვისებების ფორმას და ფუნქციას ზღუდავენ ანუ მათ ფიზიკურ კანონებს უქვემდებარებენ. ევოლუციური გამოძახილი პოპულაციაში მომხდარი გენეტიკური ცვლილების ხელმისაწვდომობაზეც არის დამოკიდებული. უფრო მეტიც, გენეტიკური ცვლილება ადაპტაციის გარკვეულ სახეობებს, ძირითადად პოპულაციის დაწყვილების სტრუქტურას, სასარგებლოს ხდის და გენეტიკური ცვლილება თითოეული ინდივიდის შთამომავლობაზე ოპტიმალურად აისახება.

30.2. არსებობს ევოლუციური ეკოლოგიის კვლევის ხუთი მეთოდი

ევოლუციური ეკოლოგიის მკვლევარები ხუთიდან ერთ ან მეტ მეთოდს იყენებენ. პირველი მეთოდი ევოლუციური ცვლილების მექანიზმების გააზრებას გენეტიკური თვალთახედვით გულისხმობს და გენეტიკური ცვლილების ხელმისაწვდომობის შედეგად დაწესებულ შეზღუდვებსაც მოიცავს. ეს მეთოდი პოპულაციის გენეტიკისა და ევოლუციის შესახებ დაწერილ კვლევებში (ჰარტლი 1980, მილკმენი 1982, ფუტუმა 1986, ჰარტლი და კლარკი 1989) დაწვრილებით არის განხილული და ჩვენ მას მხოლოდ გაკვრით შევხებით. მეორე მეთოდი ყურადღებას პოპულაციათა გენეტიკური ცვლილების გააზრებაზე ამახვილებს, რაც ინდივიდებს წყვილების გენოტიპების არჩევაში ანუ მათი შთამომავლობის გენოტიპის გაუმჯობესებაში პრობლემას უქმნის. მეცნიერები ამ მეთოდით გამრავლების სისტემებისა და მენჯილის არჩევის სტრუქტურის სწავლობენ და მას დეტალურად 33-ე და 34-ე თავებში შევხებით.

ჩვენ ძირითად ყურადღებას კვლევის მესამე მეთოდს დავუთმობთ, რაც ფორმის და ფუნქციის ადაპტაციის კონტექსტში წარმოდგენას გულისხმობს. ასეთ მიდგომას ხშირად **ადაპტაციურ პროგრამას** (გოულდი და ლევონტინი 1979) ან „სელექციურ მსჯელობას“ (ჩარნოვი) უწოდებენ და მის თანახმად, ევოლუციის შედეგად თვისებების კომბინაცია მიიღება, რომელიც რაიმე გარემოს საუკეთესოდ შეეფერება და ფიზიკური კანონებით დაწესებულ ჩარჩოებში ჯდება. ამ მეთოდის გამოყენების ძირითადი მიზანი ფორმისა და ფუნქციის შეზღუდვის შედეგად გარემოში შესაძლო ფენოტიპების სელექციის გააზრება, ასევე პოპულაციებში შემავალ ინდივიდებს შორის ურთიერთქმედებების თვისებებთან დაკავშირებული ვარგისიანობის სწორად განსაზღვრა და ადაპტაციური პარადიგმის გამოყენების სფეროების შესწავლა.

მეთოხე მეთოდის გამოყენების ძირითადი მიზანი — ფენოტიპის გარემოსთან მორგების ხარისხის და მექანიზმების განსაზღვრაა. ფენოტიპის მორგება გარემოსთან გარემოს მიერ ფენოტიპის სელექციის და ფენოტიპის მიერ გარემოს სელექციის საშუალებით შეიძლება მოხდეს. საკითხავი ის არის, გარემოსადმი გამომდახილის რომელი ხარისხია ინდივიდის ან პოპულაციის გენოფონდის თვისება. გარდა ამისა, ორგანიზმების თვისებებში ევოლუციური ისტორია ნათლად ჩანს და ეს თვისებები მათი მონათესავე სახეობების მსგავსია გარემოს მიუხედავად. მაგალითად, ვარდის ოჯახში შემავალი მცენარეების ყვავილებს ხუთნაწილიანი სიმეტრია გააჩნია, ხოლო შრომანის ოჯახის წარმომადგენლებს სამნაწილიანი ან ექვსნაწილიანი სიმეტრია ახასიათებს. ყვავილის სიმეტრიაზე ევოლუციის ზეგავლენის გასაგებად მისი ეკოლოგიური სარგებლიანობა და ისტორიული განვითარება უნდა გამოვიკვლიოთ.

ევოლუციური ეკოლოგიის კვლევის მეხუთე მეთოდი ცდილობს, გაარკვიოს, თუ რა დონეზეა მოზრდილი ეკოლოგიური სისტემების ანუ საზოგადოებების და ეკოსისტემების თვისებები მათ ნაწილებს შორის ევოლუციურ კავშირებზე დამოკიდებული. სახელმძღვანელოს ამ ნაწილში ხშირად გამოვიყენებთ ევოლუციური ვარგისიანობის ცნებას. **ვარგისიანობა** ინდივიდის შთამომავლობის მიერ პოპულაციის მომავალ თაობაზე მომხდარი ზეგავლენაა. ევოლუციური ვარგისიანობის რამდენიმე ასპექტი განსაკუთრებულ ყურადღებას საჭიროებს. ვარგისიანობა ინდივიდის შთამომავლობის რაოდენობა კი არ არის, არამედ შთამომავლობის მიერ მომავალ თაობაზე მოხდენილი ზეგავლენაა. გარდა ამისა, ვარგისიანობა ინდივიდის სიცოცხლის განმავლობაში იზომება და არა გამრავლების მხოლოდ ერთ სეზონში. ტერმინი „**ვარგისიანობა**“ ტერმინ „**ნაყოფიერების**“ სინონიმი არ არის, ვინაიდან ეს უკანასკნელი ინდივიდის მიერ შთამომავლობის წარმოქმნის ტემპს ასახავს. ვარგისიანობის შედარებისას ინდივიდის შედარება მისი პოპულაციის სხვა წარმომადგენლებთან ხდება და არა აბსოლუტურ ვარგისიანობასთან. მაშასადამე, სიცოცხლის განმავლობაში ოთხი მემკვიდრის დამტოვებელი ინდივიდი ისეთ პოპულაციაში ვარგისიანია, რომლის ინდივიდები მხოლოდ ერთ მემკვიდრეს ტოვებენ, ხოლო პოპულაციაში, სადაც ინდივიდები საშუალოდ 10 მემკვიდრეს ტოვებენ, ნაკლებად ვარგისიანია.

30.3. გადაჩვევაზე ევოლუციური ჩაქცევა მომდინარეობს პოპულაციას შორის განთავსების განსხვავებიდან

ინდივიდის ფორმა და ფუნქცია ბუნებრივ პოპულაციაში იცვლება. ვიქტორიის ტბაში მობინადრე ქორჭილები ზომით, ცურვის მაქსიმალური სიჩქარით, საჭმლის მონელების ტემპით და ა.შ. განსხვავდებიან. ასევე ყურადღება მიაქცეით, რომ თქვენს კლასში ყველას ერთი და იგივე სიმაღლე და კანის ფერი არ აქვს. ცვალებადობის მიზეზი გენეტიკაა. ზოგიერთ შემთხვევაში, ინდივიდთა შორის განსხვავება ერთი გენეტიკური ქრომოსომის ადგილის ცვლილებით არის გამოწვეული. ადამიანის თვალის ფერის და ღამის პეპლის შეფერილობის განსხვავებულობა ერთი და იგივე გენის სხვადასხვა ფორმით არის გამოწვეული და ამ გენს ალელი ეწოდება. ზოგჯერ თვისებების სახესხვაობა მრავალი ქრომოსომის მდებარეობით არის გამოწვეული და მათი ზეგავლენა შეიძლება იყოს დამატებითი, შემავსებელი ან შემცველი. პოპულაციის ცვლილებაზე სხვადასხვა ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას. ბუნებრივი ცვლილების პირველადი წყარო მუტაციაა. მუტაცია ბუნებაში მომხდარ ცვლილებაზე შედარებით სუსტად მოქმედებს. პოპულაციათა ცვლილებაზე ნაყოფიერების და სიკვდილიანობის კანონზომიერებას მოკლებული ცვლილებაც ახდენს ზეგავლენას და ამ მოვლენას გენეტიკური დრეიფი

ენოდება (იხ. პარაგრაფი 14). ცვლილებაზე მესამე ფაქტორიც ახდენს ზეგავლენას და ეს არის ემიგრაცია ან იმიგრაცია. ალელების სიხშირე პოპულაციებში **ასორტაციულმა დაწყვილებამაც** შეიძლება შეცვალოს. ასორტაციული დაწყვილება ნიშნავს, რომ მენწყვილების შერჩევა კანონზომიერად და გენოტიპების მიხედვით ხდება. მსგავსი არსებების დაწყვილება სახეობათაშორის დაწყვილებასაც შეიძლება შეიცავდეს და ამ მოვლენას **პოზიტიური, ასორტაციული დაწყვილება** ეწოდება. მენწყვილებებს შორის განსხვავებულობის ტენდენციას **უარყოფითი, ასორტაციული დაწყვილება** ეწოდება. დადებითი, ასორტაციული დაწყვილება (მაგალითად, $A_1A_1 \times A_1A_1$) პოპულაციაში ჰეტეროზიგოტების პროპორციულ შემცველობას ამცირებს, ხოლო უარყოფითი, ასორტაციული დაწყვილების ($A_1A_1 \times A_2A_2$) შედეგად საპირისპირო ხდება. აქედან გამომდინარე, დადებითი, ასორტაციული დაწყვილებისას რეცესიული ალელების, მათ შორის იშვიათი და საზიანო გენების რაოდენობა იზრდება. დაბოლოს, რაც ყველაზე მნიშვნელოვანია, ბუნებრივი გადარჩევა ცვლილებაზე ზეგავლენას ახდენს. სახელმძღვანელოს ამ ნაწილში ძირითადი ყურადღება ბუნებრივ გადარჩევას დაეთმობა. როდესაც გადარჩევა რაიმე თვისებებზე, მაგალითად ღამის პეპლების ფრთებზე არსებული შავი პიგმენტის რაოდენობაზე ხდება, ერთი გენის ქრომოსომის მდებარეობა ან რამდენიმე გენის ქრომოსომის მდებარეობა იცვლება. სხვა თვისებების, მაგალითად სხეულის ფორმის ან სოციალური მოქმედების გადარჩევა, ამ თვისებაზე პასუხისმგებელ, ურიცხვ გენზე ახდენს ზეგავლენას და შემდეგ ეს გენები ფენოტიპის სხვა თვისებებს ცვლის.

ჰარდი-ვაინბერგის მოდელი

პოპულაციის გენეტიკა სელექციისა და გენეტიკური გამოძახილის ევოლუციას შეისწავლის (კროუ და კიმურა 1970, ჰარტილიდა კლარკი 1989, ტამარინი 1993). 20-იანი წლებიდან მოყოლებული, პოპულაციის გენეტიკის ძირითადი მიზანი სელექციაზე გამოძახილისას გენების სიხშირეების ცვლილების რაოდენობრივი პროგნოზირებაა. პოპულაციის გენეტიკური მოდელი ხშირად ძალიან რთულია, მაგრამ ბუნებრივი გადარჩევის არსის გაგება ძალიან მარტივი გენეტიკური მოდელითაც შეიძლება, რომელიც 1908 წელს, გ.ჰ. ჰარდიმ და ვ. ვაინბერგმა ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად აღმოაჩინეს. მოდელის ძირითადი ამოცანა მენდელის მემკვიდრეობითობაში გენეტიკური ცვლილების შენახვის პრინციპის გარკვევაა. ამ მოდელს **ჰარდი-ვაინბერგის კანონი** ეწოდება და მის თანახმად, დიდ პოპულაციებში, სადაც დაწყვილება კანონზომიერების გარეშე მიმდინარეობს (თითოეული ზიგოტა ნებისმიერი ორი გამეტის პირობითი კომბინაციის შედეგად იქმნება) და სელექცია, მუტაცია და მიგრაცია არ ხდება, ალელების და გენოტიპების სიხშირე თაობიდან თაობაზე არ იცვლება. ამ მოდელის

გამოყენება ბუნებრივი გადარჩევის კვლევისას შედარებისთვისაც შეიძლება. თუ გადარჩევა მიმდინარეობს პოპულაციაში, რომელიც დიდია, დახურულია და სადაც დაწყვილება კანონზომიერების გარეშე ხდება, მაშინ ალელების სიხშირის ცვლილება რამდენიმე თაობის განმავლობაში გადარჩევით არის განპირობებული. ჩვენ ჰარდი-ვაინბერგის მოდელს დეტალურად შევისწავლით და სელექციის ზეგავლენის ასახვისთვის მისი გამოყენების მაგალითებსაც მოვიყვანთ. როდესაც პოპულაცია ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაშია, ჰომოზიგოტების და ჰეტეროზიგოტების პროპორციული რაოდენობა წონასწორული მნიშვნელობისაა და ამ მნიშვნელობის გამოთვლა პოპულაციაში შემავალი თითოეული ალელის პროპორციული რაოდენობიდან შეიძლება. მაშასადამე, A ქრომოსომის A_1 და A_2 ალელები პოპულაციაში p და q სიხშირით გვხვდება ($p+q=1$ და $q=1-p$). პოპულაციაში შემავალი სამი შესაძლო გენოტიპიდან ორი A_1A_1 და A_2A_2 ჰომოზიგოტია, ხოლო ერთი A_1A_2 ჰეტეროზიგოტია. ჰომოზიგოტი ჰარდი-ვაინბერგის წონასწორობაში მყოფ პოპულაციაში p^2, q^2 სიხშირით გვხვდება, ხოლო ჰეტეროზიგოტი – $2pq$ სიხშირით. კანონზომიერების გარეშე დაწყვილების შედეგად $p^2+2pq+q^2=1$. თუ A_1 და A_2 ალელების შეხვედრის სიხშირეა 0,7 და 0,3, მაშინ პოპულაციაში შემავალი A_1A_1 გენოტიპების პროპორციული რაოდენობაა 0,7²=0,49 (49%). ეს იმ შემთხვევაში ხდება, როდესაც ჰარდი-ვაინბერგის კანონის ყველა დაშვება მართებულია. იგივე ტიპის გამოთვლების შედეგად მივიღებთ, რომ გენოტიპების 42% A_1A_2 -ია, ხოლო 9% A_1A_1 ჰეტეროზიგოტია.

ჰარდი-ვაინბერგის კანონის გამოყენებით ფარდობითი ვარგისიანობის გამოთვლაც შეიძლება. დავუშვათ, A_1A_1 გენოტიპის ვარგისიანობაა 1. თუ A_1 დომინირებს A_2 -ზე, მაშინ A_1A_2 გენოტიპის ვარგისიანობა ასევე 1-ის ტოლია. დავუშვათ, A_2A_2 გენოტიპის ვარგისიანობა რაიმე s ნაწილით ნაკლებია და 1-ს მნიშვნელობის ტოლია. სელექციამდე A_1A_1 , A_1A_2 და A_2A_2 გენოტიპების სიხშირეებია შესაბამისად p^2 , $2pq$ და q^2 (ცხრილი 30.1). რამდენით შეიცვლება თითოეული ალელის სიხშირე სელექციის ერთი თაობის განმავლობაში? გენოტიპების სიხშირეები თითოეული თაობისთვის მათი შესაბამისი ვარგისიანობის მნიშვნელობებზე მრავლდება და მომდევნო თაობის შთამომავლების რაოდენობა გამოითვლება. თუ A_1A_1 და A_2A_2 ფენოტიპების ვარგისიანობაა 1 და 1- s , მაშინ თითოეული გენოტიპის შთამომავლობის რაოდენობაა p^2 , $2pq$ და $(1-s)q^2$. შთამომავლობაში შემავალი A_1 და A_2 ალელების რაოდენობის გამოთვლის შემდეგ ჰომოზიგოტურ გენოტიპზე მომხდარი გადარჩევის შედეგად A_2 ალელის სიხშირის ცვლილება შეგვიძლია გამოვთვალოთ (ცხრილი 30.1).

30.1 ცხრილში ჩანს, რომ მემკვიდრე პოპულაციაში A_2 ალელის პროპორციული რაოდენობა (q') არის A_2 ალელების შეფარდება მთლიან რაოდენობასთან:

$$q' = \frac{pq + (1-s)q^2}{q^2 + pq + (1-s)q^2}, \quad (30.1)$$

ცხრილი 30-1

ალელის სიხშირეების ცვლილების ტემპი გადარჩევის პირობებში

	გენოტიპი		
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
საწყისი გენოტიპის სიხშირე	p^2	$2pq$	q^2
რეპროდუქციული წარმატება (ვარგისიანობა)	1	1	$(1-s)$
შთამომავლობის ფარდობითი პროპორცია	p^2	$2pq$	$(1-s)q^2$
შთამომავალ პოპულაციაში A_1 ალელის ფარდობითი პროპორცია	p^2	pq	
შთამომავალ პოპულაციაში A_2 ალელის ფარდობითი პროპორცია		pq	$(1-s)q^2$

ეს ფორმულა მარტივდება და გვაქვს:

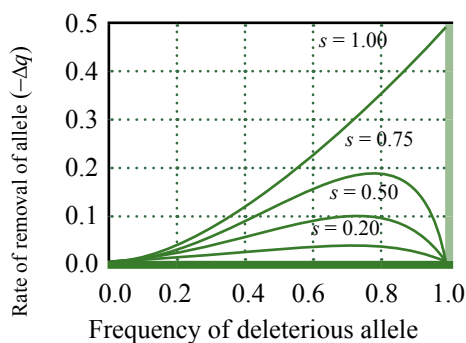
$$q' = \frac{q(1-sq)}{1-sq} \quad (30.2)$$

ერთი თაობიდან მეორეზე გადასვლისას ალელის სიხშირის ცვლილებაა $\Delta q = q' - q$. ალგებრული გარდაქმნების შედეგად მივიღებთ:

$$\Delta q = \frac{sq + (1-s)q^2}{q^2 + pq + (1-s)q^2} \quad (30.3)$$

როდესაც რეცესიული ჰომოზიგოტი მომავდინებულია ($s=1$), 30.3 ფორმულა $\Delta q = -q^2/(1+q)$ სახეს იღებს. ეს ნიშნავს, რომ A_2 ალელის სიხშირის ცვლილება მთლიანად არის დამოკიდებული პოპულაციაში A_2 -ის პროპორციულ რაოდენობაზე. როდესაც გადარჩევა სუსტია (s მცირეა ანუ 0,01-ზე ან 1%-ზე ნაკლებია), 30.3 ფორმულა $\Delta q = -sq^2(1-q)$ სახეს იღებს.

მიღებული ფორმულები ამტკიცებენ, რომ A_2A_2 გენოტიპზე მომხდარი გადარჩევა ყოველთვის A_2 ალელის სიხშირის შემცირებას იწვევს. გარდა ამისა, q -ს ცვლილების ტემპი პოპულაციაზე სელექციურ ზეწოლასა და A_2 ალელის სიხშირეზე დამოკიდებული. მაგალითად, q უსწრაფესად მაშინ იცვლება, როდესაც ის შედარებით მეტია ანუ ჰომოზიგოტურ ფორმაში A_2 ალელის შედარებით დიდი რაოდენობაა (სურ. 30.1).



სურ. 30.1. რეცესიული, საზიანო ალელის სიხშირის ცვლილების ტემპის ალელის სიხშირეზე და სელექციის სიძლიერეზე დამოკიდებული ფუნქცია

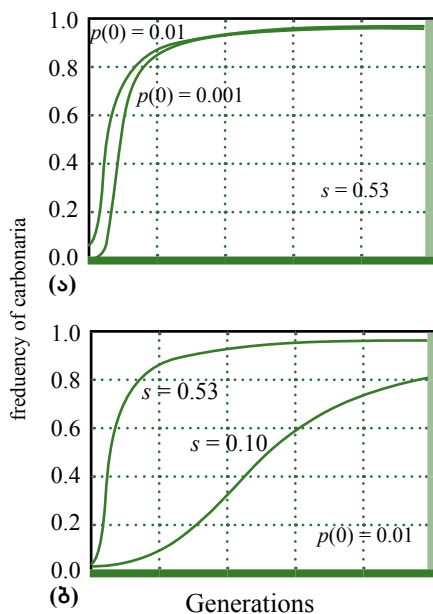
ევოლუცია მხოლოდ მაშინ წყდება ($\Delta q=0$), როდესაც q 0-ის ან 1-ის ტოლია ანუ A_1 ან A_2 ალელის რაოდენობა პოპულაციაში ფიქსირებულია და გენეტიკური ცვლილება აღარ ხდება.

ევოლუციის ტემპი

ზემოთ აღწერილი მოდელები ერთი გენის ცვლილებას და ერთი ალელის მიერ მეორეზე უპირატესობის მოპოვებას პროგნოზირებს. სელექციის ერთი თაობის შედეგად ალელის სიხშირეების ცვლილების გამოსათვლელი ფორმულები ხანგრძლივი სელექციის და მრავალი თაობის განმავლობაში პოპულაციის განვითარების პროგნოზისთვის შეგვიძლია გამოვიყენოთ. იგივე ფორმულები გარემოს ცვლილებაზე პოპულაციის გენეტიკური გამოძახილის სისწრაფეზე მიგვითითებენ.

დომინანტური ალელის მიერ რეცესიული ალელის ჩანაცვლებისთვის საჭირო დრო მის საწყისი სიხშირეზე და სელექციის სიძლიერეზეა დამოკიდებული. ამის დასამტკიცებლად კიდევ ერთხელ დავაკვირდეთ *Pep-pered moth*-ს (*Biston betularia*), რომელიც ინგლისის ტყეებში ბინადრობს და დღის განმავლობაში ლიქენით დაფარულ ხეებზე ისვენებს. პირველი პარაგრაფიდან გაიხსენეთ, რომ მე-19 საუკუნის დასაწყისში, ამ სახეობის მუქი და მელანინისფერი წარმომადგენლები იშვიათები იყვნენ, თუმცა შემდგომი 100 წლის განმავლობაში მუქი სახეობა (*carbonaria*) გავრცელდა და ინგლისის ინდუსტრიულ რეგიონებში მდებარე ტყეებში ხშირი გახდა. გარემო პირობების ცვლილებამ მუქ სახეობებს მეტი უპირატესობა შესძინა და ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ღია ფერის, ტიპური ინდივიდები *Carbonaria*-ებმა შეცვალეს. ამ პიპოთების შემონახვისთვის ინგლისელმა ბიოლოგმა ჰ.ბ.დ. კეტლველმა სახეობის ორივე წარმომადგენლის ფარდობითი ვარგისიანობა მათი სიხშირეებისგან დამოუკიდებლად გამოთვლა.

კეტლველის ექსპერიმენტების შედეგებზე დაყრდნობით შეგვიძლია ვთქვათ, რომ ტიპური (ღია) შეფერილობის მქონე რეცესიული, ჰომოზიგოტური გენოტი-



სურ. 30.2. ინდუსტრიული დაბინძურების რეგიონის *peppered moths*-ების პოპულაციაში *carbonaria* ალელის სიხშირის ცვლილება, როდესაც სელექციის დიფერენციალი კეტლუვდის ექსპერიმენტის თანახმად $s = 0.53$ ტიპური შეფერილობის მქონე, ჰომოზიგოტური გენოტიპებისა და $s = 0.1$ მნიშვნელობის მქონე გენოტიპებისთვის გამოითვლება. ა) ალელის სხვადასხვა სანყის სიხშირეების შედარება; ბ) სხვადასხვა სიდიდის სელექციის შედარება

პის ვარგისიანობა *carbonaria*-ს გენოტიპის მხოლოდ 47%-ია და ამიტომ ვარგისიანობის დიფერენციალი ანუ ტიპურ ფორმასთან შედარებით სელექციის სიმძლავრე $s=0.53$ მნიშვნელობისაა. ამ ინფორმაციისა და 30.3 ფორმულის დახმარებით *carbonaria* ალელის სიხშირის დროში ცვლილების პროგნოზი შეიძლება, თუ დავუშვებთ, რომ სელექცია ტიპური შეფერილობის მქონე, ჰომოზიგოტურ გენოტიპებზე ხდება (სურ. 30.2). *carbonaria* დომინანტური ალელია, ამიტომ ის სელექციას დაბალ სიხშირეებზე ექვემდებარება და ალელის სანყის სიხშირე ევოლუციური ცვლილების ტემპზე დიდ ზეგავლენას არ ახდენს (სურ. 30.2ა). სელექციის დაწყებიდან დაახლოებით 50 თაობის შემდეგ პოპულაციაში დომინანტური მელანინისფერი შესახედაობა იქნება. თუ სელექცია სუსტია, გადასვლას უფრო მეტი დრო დასჭირდება (სურ. 30.2ბ).

30.4. აპოლოგიური ინტერაქსის გავრცელების პოლიგენური საფუძველი აქვს

ორგანიზმებსა და გარემოს შორის კავშირები სხვადასხვა თვისებების, მათ შორის დანამატების სიგრძის, სხეულის ზომისა და ფორმის, თმის ან კუტი-

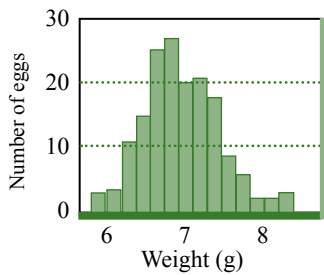
კულების სისქის და მოქმედების უწყვეტი გრადაციის ცვლილებაზეა დამოკიდებული. ამ თვისებების ცვლილება მრავალ ქრომოსომაზეა დამოკიდებული და ამიტომ სელექციაზე გამოძახილის ანალიზისთვის, ერთგენიანი თვისებებისგან განსხვავებით, პოპულაციის მარტივი გენეტიკური მოდელი არ გამოგვადგება. მეცხოველებს და მეზალებს აინტერესებთ ისეთი თვისებები, როგორებიცაა რძის წარმოება, ზეთის შემცველობა თესლში, კვერცხისდების ტემპი. ეს თვისებები მუდმივად იცვლება, მათი მათემატიკური გამოთვლა შესაძლებელია, ხოლო ამ თვისებების გამოძახილს სელექციაზე **რაოდენობრივი გენეტიკა** ეწოდება (ბულმერი 1980, ფალკონერი 1981). რაოდენობრივი გენეტიკის თეორია ეფუძნება დაშვებას, რომლის თანახმად, პოპულაციაში მომხდარი ცვლილება ერთი და იგივე ეფექტის მქონე მრავალი გენის დამატებითი ზეგავლენების შედეგებია. აქედან გამომდინარე, მაგალითად კიდურების სიგრძეზე უამრავი გენეტიკურმა ქრომოსომა ახდენს ზეგავლენას და თითოეული მათგანი პოპულაციისთვის დამახასიათებელ საშუალო სიგრძეს ზრდის ან ამცირებს. როდესაც სიგრძის გამზრდელი ალელის რაოდენობა მეტია, ინდივიდს საშუალოზე გრძელი კიდური ექნება.

რაოდენობრივი გენეტიკა გენის მოქმედების ცნებას ამარტივებს (ტომპსონი და ტოდერი 1979) და სელექციური გამრავლების პროგრამების შედეგის პროგნოზისთვის ძალიან სასარგებლოა. როდესაც ხელოვნური გადარჩევა ბუნებრივს წააგავს, რაოდენობრივი გენეტიკა ბუნებრივი პოპულაციების ევოლუციური გამოძახილის შესწავლაში გვეხმარება.

თვისებიდან გადახრა

რაოდენობრივი გენეტიკის ძირითადი არსი პოპულაციაში მომხდარი თვისებიდან გადახრაა. გადახრა ცვლილების სტატისტიკური საზომია და ინდივიდების საშუალო მნიშვნელობიდან გადახრის კვადრატის საშუალოა. მე-2 პარაგრაფიდან გაიხსენეთ, რომ n რაოდენობის ინდივიდისგან შემდგარ პოპულაციაში X ცვლადის s^2 გადახრაა $s^2 = \sum (X_i - \bar{X})^2 / (n - 1)$, სადაც X_i არის თითოეული i ($i=1$ -დან n -მდე) ინდივიდის მნიშვნელობა, ხოლო $\bar{X}$ – პოპულაციაში X -ის საშუალო მნიშვნელობა. X სიდიდით რაიმე თვისება ან მახასიათებელი იზომება. პოპულაციის გენეტიკაში გადახრის აღნიშვნისთვის s^2 -ის ნაცვლად V სიმბოლოს იყენებენ. ჩვენ მიღებულ წესს არ შევეწინააღმდეგებით.

მუდმივად ცვლადი თვისებების მნიშვნელობები ბუნებრივ პოპულაციაში ზარის ფორმის გრაფიკს ქმნის, ინდივიდების უმეტესობა საშუალო მნიშვნელობასთან არის შეჯგუფებული, ხოლო მათი სიხშირეები ექსტრემალურ მნიშვნელობებზე ქრება (სურ. 30.3. იხ. აგრეთვე სურ. 2.3). ინდივიდის გარკვეული თვისების მნიშვნელობას **ფენოტიპური** ეწოდება და მასზე გენეტიკა და გარემო ახდენს ზეგავლენას. პოპულა-



სურ. 30.3. ევროპული შოშის (მტურნუს ვულგარის) კვერცხების წონათა სიხშირული განაწილება პენსილვანიაში, ფილადელფიაში. ბუნებრივ პოპულაციებში აღმოჩენილი ცვალებადი თვისებების მსგავსად, ამ თვისების გრაფიკი ზარის ფორმისაა.

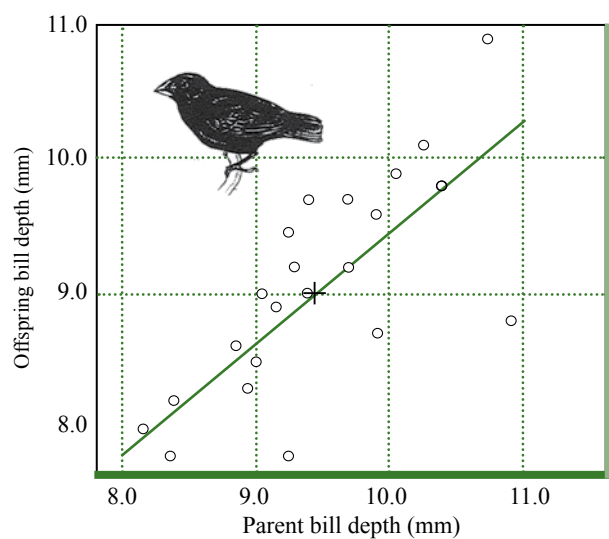
ციის საშუალოდან გადახრის ორივე წყარო გადახრის გამოთვლისას გამოიყენება, ამიტომ **ფენოტიპურ გადახრას** (V_p) ორი კომპონენტი გააჩნია. ერთი მათგანი გენეტიკით არის გამოწვეული და მას **გენოტიპური გადახრა** (V_g) ეწოდება, ხოლო მეორე კომპონენტი გარემო ფაქტორების შედეგად მიიღება და მას **გარემო პირობების შედეგად გადახრას** (V_e) უწოდებენ. კომპონენტების შეკრება მთლიან ფენოტიპურ გადახრას გვაძლევს ანუ $V_p = V_g + V_e$.

გენოტიპური გადახრა თავადაც რამდენიმე ნაწილად იყოფა. V_A არის **დამატებითი გადახრა**, რომელიც ჰომოზიგოტური ფორმით გამოსახული ალელების საშუალებით განისაზღვრება. V_D **დომინანტური გადახრაა** და ის ჰომოზიგოტური ფორმის ალელების ურთიერთქმედების შედეგად მიიღება. V_I **ურთიერთქმედების გადახრაა** და ქრომოსომის გარკვეულ მდებარეობაზე ალელების გამოხატულებაზე სხვადასხვა გენებით გამოწვეულ ზეგავლენებს აერთიანებს. ზოგადად, $V_g = V_A + V_D + V_I$ თუმცა გადახრის შემდგომი ზრდა გენოტიპებისა და გარემო პირობების, ასევე სხვა ნაკლებად მნიშვნელოვანი ფაქტორების ურთიერთკავშირის შედეგად შეიძლება იყოს გამოწვეული.

რაოდენობრივი გენეტიკის ძირითადი მიზანი ფენოტიპური გადახრის რამდენიმე კომპონენტის მნიშვნელობის გამოთვლაა. სელექციაზე გამოცხილი გადახრის მხოლოდ დამატებითი გენეტიკური კომპონენტით არის გამოწვეული, ვინაიდან V_A პოპულაციის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას ანუ ევოლუციური ცვლილების განმავლობაში ჩანაცვლებულ სხვადასხვა ალელებს ასახავს. ფენოტიპური გადახრა, გამრავლების პროგრამებში ჩატარებული სტატიკური ანალიზის შედეგად, რამდენიმე კომპონენტად შეიძლება დაიყოს (ფალკონერი 1981). ასეთი ანალიზისას ნათესავების, ჩვეულებრივ მშობლებისა და შვილების ანდების და ძმების ფენოტიპურ მნიშვნელობებს შორის დამოკიდებულება გამოიყენება.

მემკვიდრეობითობა

დამატებითი გენეტიკური ფაქტორებით გამოწვეული ფენოტიპური გადახრის პროპორციული შემადგენლობა შეფარდების სახით გამოსახება, რომელსაც თვისების **მემკვიდრეობითობა** ეწოდება – $h^2 = V_A/V_p$. ცხვრების, შინაური ფრინველების და მარცვლეული კულტურების თვისებების h^2 მნიშვნელობები 30.2 ცხრილშია ჩამოთვლილი. მონაცემების თანახმად, ზომის მემკვიდრეობითობა უფრო მეტია (0,5-0,7), ვინაიდან გარემო ამ თვისებაზე ნაკლებად ახდენს ზეგავლენას, ხოლო წონის მემკვიდრეობითობა შედარებით მცირეა (0,2-0,35). წარმოქმნასა და ნაყოფიერებასთან დაკავშირებული თვისებები, რომელიც ენერგიასა და საკვები ნივთიერებების უფრო დიდ რაოდენობას მოითხოვს, ნაკლებად მემკვიდრეობითია. მაშასადამე, რძეში ცხიმის პროცენტული შემცველობაზე ძლიერი გენეტიკური კონტროლია ($h^2=0,6$), ხოლო რძის მთლიანი რაოდენობა ნაკლებად მემკვიდრეობითია (0,3). ქათმის კვერცხის ზომის ცვლილებას მოზრდილი დამატებითი გენეტიკური კომპონენტი აქვს (0,6), ხოლო კვერცხისდების ტემპი ნაკლებად მემკვიდრეობითია (0,3). დიდი რაოდენობით რესურსების მომთხოვნი ნებისმიერი თვისება ამ რესურსების ცვლილებისადმი მგრძნობიარეა. ნაყოფიერება და სასიცოცხლო ციკლის თვისებები ნაკლებად მემკვიდრეობითია (0,05-0,5). ველურ პოპულაციებში შემავალი ინდივიდების თვისებების მემკვიდრეობითობა შინაური ცხოველების მსგავსაა (ბოაგი 1983, პრაისი და სხვები 1984, ნოორდვიკი 1984, ჩევერუდი და დიტუსი 1992, გუ და დანტანარაიან 1992, ჰაკარაინენი და სხვები 1996).



სურ. 30.4. გალაპაგოსის კუნძულებზე მოზინდრე დარვინის სკვინჩის ერთ-ერთი წარმომადგენლის *Geospiza fortis*-ის ნისკარტის ზომის მემკვიდრეობითობა. ჰორიზონტალურ ღერძზე მშობელთაშორისი მნიშვნელობაა გამოსახული, ხოლო ვერტიკალურ ღერძზე შვილის ნისკარტის სიგრძეა. წრფის გადახრა დაახლოებით 0,82-ია, რაც ნისკარტის სიგრძის ძლიერ მემკვიდრეობითობაზე მიუთითებს.

ცხრილი 30-2**მოშინაურებული და ლაბორატორული ცხოველებისა და მცენარეების რამდენიმე თვისების მემკვიდრეობითობა**

თვისება	ორგანიზმი	მემკვიდრეობითობა
ზომა ან სიგრძე		
მცენარის სიმაღლე	მარცვლეული მცენარე	0,70
ფესვის სიგრძე	ბოლოკი	0,65
კუდის სიგრძე	თაგვი	0,60
მატყლის სიგრძე	ცხვარი	0,55
სხეულის სიგრძე	ლორი	0,50
წონა		
სხეულის წონა	ცხვარი	0,35
სხეულის წონა	ლორი	0,30
სხეულის წონა	ქათამი	0,20
პროდუქცია		
ცხიმის შემცველობა რძეში	მსხვილფეხა საქონელი	0,60
კვერცხის წონა	ქათამი	0,60
ქონის სისქე	ლორი	0,55
მატყლის წონა	ცხვარი	0,40
წველაღობა	მსხვილფეხა საქონელი	0,30
ნაყოფიერება		
კვერცხის დეზა	ქათამი	0,30
ნაყოფი	მარცვლეული მცენარე	0,25
ნამატის რაოდენობა	ლორი	0,15
ნამატის რაოდენობა	თაგვი	0,15
ნაყოფის ჩასახვის ტემპი	მსხვილფეხა საქონელი	0,05
სასიცოცხლო ციკლი		
კვერცხის დადების ასაკი	ქათამი	0,50
სქესობრივი მომწიფების ასაკი	ვირთხა	0,15
სიცოცხლისუნარიანობა	ქათამი	0,10

მემკვიდრეობითობის გამოთვლა მშობლისა და შვილის ფენოტიპების საშუალოების შედარებით შეიძლება. მშობლისა და შვილის მსგავსება თითქმის მთლიანად არის დამატებითი გენეტიკური ზეგავლენების შედეგი. ინდივიდის მშობლების ფენოტიპის საშუალოს მშობელთაშორისი მნიშვნელობა ეწოდება. მშობლისა და შვილის მნიშვნელობებს შორის დამოკიდებულების აღქმისთვის **მშობელთაშორისი მნიშვნელობების** გრაფიკი უნდა ავაგოთ, რომელზეც შვილის ფენოტიპები y ღერძზე იქნება გამოსახული (სურ. 30.4.). ამ წერტილებზე რეგრესიის წრფის გადახრა h^2 -ის მნიშვნელობისაა. გარემომ და ეპისტაზის (როდესაც ერთი ქრომოსომის ალელები მეორე ქრომოსომის ალელების გამოსახულებაზე ზეგავლენას ახდენს) ამგვარმა პროცესებმა მშობლისა და შვილის მნიშვნელობებს შორის დამოკიდებულება შეიძლება შეაუსუსტოს და თვისების მემკვიდრეობითობაზე ზეგავლენა მოახდინოს.

30.5. რაოდენობრივი შტრიხების ხალოვნური გადარჩევა გამოხატავს ბუნებრივ პოპულაციებში ევოლუციის ზომას მასსიათიებალს

მეცხოველეები და მებაღეები ხელოვნურ გადარჩევას იყენებენ და გასამრავლებელ ინდივიდს ირჩევენ. მაშასადამე, მატყლის მისაღებად სასურველი თვისების მატყლის მქონე დედალი და მამალი ცხვრები უნდა დაწყვილდნენ. ხელოვნური გადარჩევა ცვლილებას ეფუძნება და მეცხვარეს წყვილების არჩევის საშუალება უნდა ჰქონდეს. ხელოვნური გადარჩევა ბუნებრივ პოპულაციებში მომხდარ გადარჩევაზე უფრო ინტენსიურია. მეცხოველეები ხშირად არჩევენ ისეთ ინდივიდებს, რომელთაც ველურ ბუნებაში გადარჩენის შანსი არ აქვთ, სამაგიეროდ რაიმე ეკონომიკური ღირებულების მქონე თვისება გააჩნიათ (შინაური ინდაური კარგი მაგალითია). მიუხედა-

ვად გარკვეული სხვაობებისა, სელექციური გამრავლების პროგრამები ბუნებრივ პირობებში მომხდარ ევოლუციურ გამოცხილებს მაინც ასახავს.

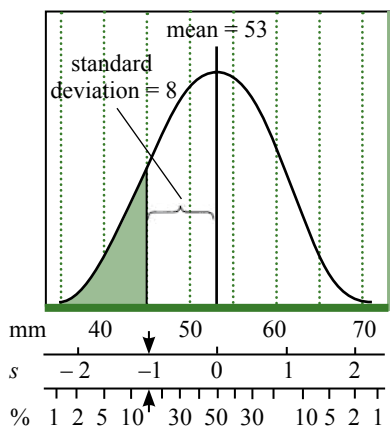
გამოცხილი სელექციაზე

სელექციის ერთი თაობის (R) შედეგად რაოდენობრივი თვისების (პოლიგენური კონტროლის ქვეშ მოქცეული თვისების) ცვლილება პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობიდან შერჩეულ ინდივიდებს შორის სხვაობაზე და თვისების მემკვიდრეობითობაზე დამოკიდებულია. ამ სხვაობას **სელექციის დიფერენციალი** ეწოდება, ხოლო რაოდენობრივი თვისების ცვლილება შემდეგი ფორმულით გამოითვლება:

$$R = h^2 S \quad (30.4)$$

მაგალითად, თუ $h^2=0,5$ და პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობაზე 10 ერთეულით დიდი ზომის დედალი და მამალი ცხოველების ($S=10$) დაწყვილება ხდება, მაშინ ამ ცხოველების შთამომავლობა არასელექციური პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობასთან შედარებით 5 ერთეულით დიდი ზომის იქნება. რაც უფრო მეტია თვისების მემკვიდრეობითობა, მით უფრო სწრაფად ხდება სელექციაზე გამოცხილი.

R -ის და S -ის მნიშვნელობები პოპულაციაში ჩატარებული გაზომვებიდან სტანდარტული გადახრის ჯერადებია, ხოლო სტანდარტული გადახრა (s) საცდელი გადახრის კვადრატული ფესვია. თითოეული მნიშვნელობა სტანდარტული გადახრის ერთეულებში გამოსახება და პოპულაციაში პროცენტების



სურ. 30.5. ჰიპოთეტური თვისების ცვლილების დიაგრამა. სურათზე ნაჩვენებია გაზომვის შკალას, სტანდარტულ გადახრასა და გარკვეულ მნიშვნელობაზე მეტი ფენოტიპური მნიშვნელობების მქონე პოპულაციის პროცენტულ რაოდენობას შორის დამოკიდებულება. მაგალითად, პოპულაციათა 16%-ის ფენოტიპური მნიშვნელობები საშუალო მნიშვნელობიდან ზემოთ ან ქვემოთ სტანდარტული გადახრაზე მეტია (მწვანედ შეღებული ფართობი).

გარკვეულ რანგს შეესაბამება. ნულოვანი s პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობაა, ხოლო როდესაც მნიშვნელობები საშუალო მნიშვნელობის გარშემო სიმეტრიულად არის განაწილებული, ინდივიდების ნახევარი ამ მნიშვნელობიდან მაღლა ხვდება, ხოლო მეორე ნახევარი იგივე მნიშვნელობიდან დაბლა მდებარეობს. მნიშვნელობების ნორმალური განაწილების პირობებში, როგორც ეს არის 30.5 სურათზე, ინდივიდების 31% საშუალო მნიშვნელობიდან $+0,5s$ -ზე მაღლაა, ხოლო 31% საშუალო მნიშვნელობიდან $-0,5s$ -ზე ქვემოთაა. ინდივიდების 16%-ის მნიშვნელობები $+1,0s$ -ზე მეტი ან $-1s$ -ზე ნაკლებია, 7% $1,5s$ -ს ალემატება, ხოლო 2,3% $2s$ -ს ალემატება. შედეგად, რაც უფრო ინტენსიურია სელექცია (რაც უფრო მეტია S -ის მნიშვნელობა), მით უფრო მცირე რაოდენობით ინდივიდის სელექცია ხდება და სელექციის შემდეგი თაობისთვის უფრო მცირე რაოდენობის შთამომავლობა რჩება. როდესაც სელექცია მეტისმეტად ძლიერია, პოპულაცია კლებულობს და საბოლოოდ გადაშენების პირას მიდის. ხელოვნური გადარჩევის პროგრამებშიც კი სელექციის ძალა პოპულაციის ზომითა და შერჩეული ინდივიდების გამრავლების ტემპით იზღუდება, რათა სელექციის შედეგად გამორიცხული ინდივიდები სხვებმა შეცვალონ.

სელექციის ინტენსივობას (შერჩეული ინდივიდების პროცენტულ რაოდენობას), სელექციის დიფერენციალს (S) და სელექციაზე გამოცხილს (R) შორის დამოკიდებულების კარგი მაგალითი ხოჭო *Tribolium castaneum*-ის კვერცხისდების ტემპის სელექციის პროგრამაა (რუანო და სხვები 1975). კვლევის მიზანი სელექციის ჩატარებაა, რომლის შედეგად კვერცხის წარმოების ტემპი უნდა გაიზარდოს. პოპულაციის მოზრდილი წარმომადგენლის გაჩენის შემდეგ 7-11 დღის განმავლობაში დადებული კვერცხის რაოდენობის საშუალო მნიშვნელობა 19-ის ტოლია, სტანდარტული გადახრაა 11,8, ხოლო მემკვიდრეობითობაა (h^2) 0,30. სელექციის სხვადასხვა ინტენსივობებისთვის (50%-დან 5%-მდე) ერთი საკონტროლო და ხუთი ჩვეულებრივი შტო შემოიღეს (ცხრილი 30.3). ცვალებადობის, მემკვიდრეობითობის და სელექციის დიფერენციალის ცოდნის შემთხვევაში პოპულაციის მიერ სელექციაზე საწყისი გამოცხილის გამოთვლა შესაძლებელია. მაგალითად, C შტოში სელექციის ინტენსივობაა 80%, ხოლო სელექციის დიფერენციალია $1,4s$ (ფალკონერი 1981) ანუ 16,5 კვერცხი ($1,4 \times 11,8$). მემკვიდრეობითობაა 0,3, ხოლო ერთ თაობაზე სელექციისადმი გამოცხილია დაახლოებით 5 კვერცხი ($R=h^2S=0,30 \times 16,5$). რეალური ანუ კვლევის შედეგად გამოვლენილი გამოცხილი პროგნოზირებულზე მცირე აღმოჩნდა (3 კვერცხი ერთ თაობაზე) და ამის სავარაუდო მიზეზი ის არის, რომ მემკვიდრეობითობის გამოთვლისას დედობრივი და დომინანტური მოქმედება დამატებით გენეტიკურ ცვლილებასთან ერთად გავითვალისწინეთ. სამაგიეროდ, ხოჭოების პოპულაცია ზუსტად პროგნოზის მიხედვით მოქ-

ცხრილი 30-3

ნაყოფიერების გაზრდისთვის ჩატარებული გადარჩევა *Tribolium castaneum*-ის ექვს შტოზე.

შტო	გამორიცხული ოჯახების რაოდენობა თაობაზე	გამორიცხული დედლების რაოდენობა ოჯახზე	გამორიცხულთა მთლიანი რაოდენობა	შერჩეულთა მთლიანი რაოდენობა	სელექციის ინტენსივობა	სელექციის დიფერენციალი (S)*
A	10	20	200	10	95	2,0
B	20	10	200	20	90	1,8
C	40	5	200	40	80	1,4
D	66	3	198	66	67	1,1
E	100	2	200	100	50	0,8
F	200	1	200	200	0	0,0

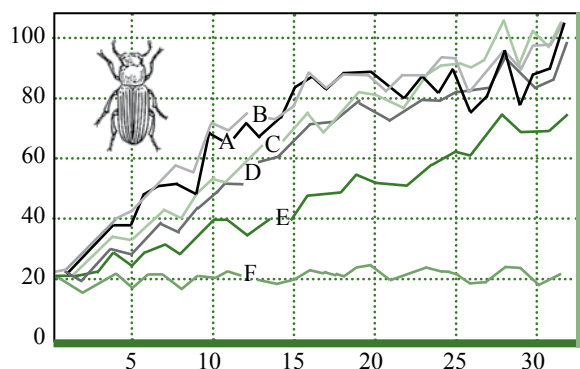
* სტანდარტული გადახრის ერთეულები

მედებდა გამოცხადების ტემპის ცვლილების თვალსაზრისით, რადგან ეს ტემპი სელექციის ინტენსივობისადმი პირდაპირპროპორციული იყო (სურ. 30.6.).

პოპულაციებზე სელექციური მოქმედების გაგრძელების შემდეგ სელექციაზე გამოცხადებული საერთოდ წყდება და ეს მდგომარეობა 30.6 სურათზე კარგად ჩანს. შენელებული გამოცხადების მიზეზებია სელექციის შედეგად გენეტიკური ცვლილების ეროზია და სხვა თვისებების ცვლილების გამო სელექციისთვის განუვლი ნინააღმდეგობა. სელექცია მხოლოდ მაშინ მუშაობს, როდესაც ინდივიდები პოპულაციაში გენეტიკურად იცვლებიან. სელექციის შედეგად ყველა უვარგისი ალელის მოცილების შემდეგ ევოლუცია ჩერდება, ვიდრე ახალი მუტაცია ან გენთა კომბინაცია არ გაჩნდება.

მაქსიმალური გამოცხადილი სელექციაზე

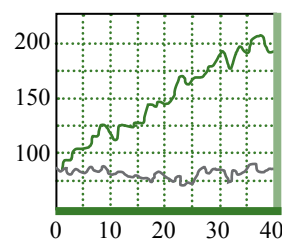
რა მაქსიმალური და ხანგრძლივი გამოცხადილი აქვს სელექციას? გასაკვირია, მაგრამ ლაბორატორული კვლევების შედეგად დადგინდა, რომ სელექციას არა-



სურ. 30.6. *Tribolium castaneum*-ის მიერ კვერცხისდების ტემპის ცვლილება სხვადასხვა ინტენსივობის სელექციისას F-დან A-მდე (ცხრილი 30.3).

სელექციურ პოპულაციაში მიღებული ექსტრემალური მნიშვნელობის მიღმა არსებული ფენოტიპების შექმნაც შეუძლია. არასელექციური იაპონური მწყერის სხეულის საშუალო წონაა 91გ, ხოლო სტანდარტული გადახრაა 8გ. სელექციის 40 თაობის შემდეგ პოპულაციის საშუალო წონა 200გ-მდე ანუ არასელექციური პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობაზე თითქმის 14% ერთეულით იზრდება (სურ. 30.7. მარკსი 1978). მემკვიდრეობითობა ($h^2=R/S$) პირველიდან მეათე თაობის 0,3-0,45 მნიშვნელობიდან 11-30 თაობამდე 0,15-0,2 მნიშვნელობამდე შემცირდა, ხოლო 31-40-ე თაობამდე 0,05-0,10 მნიშვნელობამდე ჩამოვიდა.

ჩვენ შეგვიძლია სელექციაზე ხანგრძლივი გამოცხადილი რაოდენობრივი თვისებების განმსაზღვრელი ალბათობის განაწილების საშუალებით გამოვთვალოთ, თუ ახალი გენეტიკური ცვლილება არ გვაქვს (რობერტსონი 1970, დუდლი 1977). დაუშვათ, სხეულის ზომაზე ან სიგრძეზე n რაოდენობის გენეტიკური ქრომოსომა ახდენს ზეგავლენას და თითოეულ მათგანში (-) და (+) ალელია. როდესაც თითოეული ქრომოსომის ადგილზე (-) ალელია, ინდივიდი ჰომოზიგოტურია და მინიმალური ზომა აქვს. თითოეული (+) ალელი განზომილებას ერთ ერთეულს უმატებს, ამი-



სურ. 30.7. ოთხი კვირის იაპონური მწყერის სხეულის წონა საკონტროლო შტოებსა და დიდი წონის სხეულისთვის შერჩეული შტოებზე

ტომ მაქსიმალური ზომა მინიმალურზე $2n$ ერთეულით მეტი შეიძლება იყოს. დაუშვათ, (+) ალელის პოპულაციის სიხშირე ქრომოსომის თითოეულ მდებარეობაზე ერთი და იგივეა და p -ის ტოლია. ასეთ დროს განზომილების საშუალო მნიშვნელობა შესაძლო მინიმალურზე $2np$ -ით მეტია. თუ ალელები კანონზომიერების გარეშე არის განაწილებული, მაშინ ალბათობის თეორიის თანახმად, (+) ალელების რაოდენობის ცვლილება ინდივიდებს შორის იქნება $2npq$ და სტანდარტული გადახრა $\sqrt{2np}$ -ს შეადგენს.

რა გამოძახილი არსებობს სელექციაზე, როდესაც (+) ალელების სელექცია მკაცრად ხდება? ახალი გენეტიკური ცვლილების გარეშე მაქსიმალური შესაძლო განზომილება მინიმალურზე $2n$ -ით მეტია. აქედან გამომდინარე, მაქსიმალური გამოძახილი (მაქსიმალურ ფენოტიპს გამოკლებული საშუალო ფენოტიპი) არის $2n-2np$ ანუ $2n(1-p)$ ან $2nq$. გამოძახილის სიდიდე სტანდარტული გადახრის ერთეულებში არის $2nq/\sqrt{2npq}$ ანუ $(\sqrt{2nq})/p$. მაგალითად, თუ თვისებას რვა ქრომოსომა აკონტროლებს, რომელზეც (+) ალელების სიხშირეა 0,5, მაქსიმალური ფენოტიპური გამოძახილი სელექციაზე იქნება $[(2 \times 8 \times 0,5)/0,5] = 4$ სტანდარტული გადახრით მეტი საშუალოზე. ალბათობის თეორია გვკარნახობს, რომ 8 ქრომოსომზე 16 (+) ალელის მიმღები ინდივიდების პროცენტული რაოდენობა, როდესაც (+) ალელების სიხშირეა 0,5, 66000-დან 1-ის (ანუ 0,5¹⁶-ის) ტოლია. 16 (+) ალელიდან 12 ან მეტი ინდივიდების 4%-ზე ნაკლებში გვხვდება. მაშასადამე, რაოდენობრივად ცვლადი თვისებების ხანმოკლე ევოლუციური პოტენციალი პოპულაციაში შემავალი ფენოტიპების გავრცელების მიღმა გრძელდება და ეს მაშინ ხდება, როდესაც რაოდენობრივი ცვლილების მრავალქრომოსომიანი დამატებითი მოდელი ვარგისია.

თვისების სელექციაზე გამოძახილთან შედარებით უფრო რთული ასახსნელია გამოძახილის გათანაბრება მცირე ცვლილების შემდეგ. ჩვეულებრივ, გათანაბრება თვისების გენეტიკური ცვლილების შეწყვეტით არ არის გამოწვეული, ვინაიდან უკუსელექცია (არასელექციური პოპულაციის საშუალო მნიშვნელობისკენ დაბრუნება) დაუყოვნებლივ გამოძახილს იწვევს და ამგვარი გამოძახილი მხოლოდ პოპულაციაში დარჩენილი გენეტიკური ცვლილების შედეგი შეიძლება იყოს. გარდა ამისა, სელექციის შესუსტებისას და სელექციის კოფიციენტების განულებისას შერჩეული თვისება სელექციამდელ მნიშვნელობას თავისით უბრუნდება. ამგვარი მოვლენების ყველაზე უფრო გონივრული დასაბუთება არის ის, რომ ერთ თვისებაზე გამოყენებული სელექცია სხვა თვისებების და ორგანიზმის ვარგისიანობის ცვლილებას იწვევს. მაგალითად, კვერცხისდების ტემპის გაზრდამ ფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური ცვლილებები შეიძლება გამოიწვიოს, რაც თავის მხრივ სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს და ხელოვნური სელექციისადმი წინააღმდეგობას იწვევს.

30.6. ურთიერთდაკავშირებული რეაქციები გადარჩევაზე ზღუდავით ევოლუციურ რეაქციას

ევოლუციური გამოძახილი ხშირად არჩეულისგან განსხვავებულ თვისებებს მოიცავს. ორგანიზმთა ნაწილების განვითარება და ფუნქცია ფენოტიპური თვისებების, განსაკუთრებით ზრდისა და წარმოების ზომის ან ტემპის, ურთიერთდამოკიდებულებას იწვევს. მეცხოველეებმა და მებაღეებმა თვისებებს შორის გენეტიკური კავშირები ბევრ შინაურ სახეობაში გამოთვალეს. მაგალითად, შინაურ ფრინველებში სხეულის წონასა და კვერცხის წონას შორის გენეტიკური თანაფარდობა 0,5-ის ტოლია, ხოლო სხეულის წონასა და კვერცხის დებას შორის თანაფარდობა -0,16-ს შეადგენს. აქედან გამომდინარე, სხეულის წონის სელექცია კვერცხის ზომის სწრაფი ზრდის და კვერცხის დების ტემპის ნელი, მაგრამ თანაბარი შემცირების გარეშე ვერ ჩაივლის. დიდი ზომის კვერცხის და პატარა სხეულის ზომის ერთდროული სელექცია გენეტიკურ თანაფარდობას ეწინააღმდეგება და ჩვეულებრივ წარუმატებელია (ნორდსკოგი 1977).

ბევრი თვისება, მათ შორის სხეულისა და კვერცხის ზომა, განვითარებით გენეტიკურად ან ფუნქციონალურად დაკავშირებულ ჯგუფებში შედის, რომელიც სელექციაზე გამოძახილს ერთდროულად ახდენს. მაგალითად, ლიმბ (1977) გენეტიკური თანაფარდობა თავისი ჩონჩხზე ჩატარებული გაზომვებისას აღმოაჩინა და თვისებათა ოთხი ჯგუფი განსაზღვრა, რომელიც გენეტიკურად მჭიდროდ არის ინტეგრირებული, მაგრამ ერთმანეთისგან დამოკიდებულია. ეს თვისებებია: 1) თავის ქალას სიგრძე; 2) თავის ქალას სიგანე, სხეულის წონა და კუდის სიგრძე; 3) თავის ქალას სიგანე (მე-2 ჯგუფთან დამაკავშირებელი), ბეჭის სიგრძე და ზურგის სარტყელთან დაკავშირებული სხვა სიდიდეები; 4) ძვლების და მთლიანი სხეულის სიგრძე. აქედან გამომდინარე, თავის სხეულის წონის სელექცია კუდის სიგრძეზე და თავის ქალის პროპორციებში, ასევე მთლიანი სხეულის წონაზე ჰპოვებს გამოძახილს.

დოუსონი (1966) სელექციას *Tribolium castaneum* და *T.confusum* სახეობების მატლების სწრაფი და ნელი განვითარებისთვის ატარებდა. მან თანაფარდობის მქონე გამოძახილი აღმოაჩინა, რომელიც ხოჭოს ვარგისიანობას სელექციის მიმართულებისგან დამოუკიდებლად ამცირებს. სწრაფი განვითარებისთვის ჩატარებულმა სელექციამ ზომა შეამცირა, ხოლო *T.castaneum* სახეობის შემთხვევაში მატლის გადარჩენის ალბათობა და მოზრდილი ხოჭოების ანომალიების რაოდენობა გაზარდა. ნელი განვითარებისთვის ჩატარებულმა სელექციამ მოზრდილი ხოჭოს წონა და ანომალიების სიხშირე გაზარდა, ხოლო მამალი ხოჭოების ნაყოფიერება შეამცირა.

დოუსონმა (1967) შერჩეული ხოჭოების ვარგისიანობის შეფასებისთვის ისინი ხოჭოების სხვა სახეობების

არასელექციურ ჯიშებთან კონკურენციაში მოაქცია (იხ. პარაგრაფი 21). სელექციის ორივე ანუ „სწრაფი“ და „ნელი“ ხაზის შედეგად, სელექციის ადრეულ ეტაპებზე ვარგისიანობა შემცირდა ანუ ხოჭოს განვითარების ტემპი ვარგისიანობაზე მისი ზეგავლენისადმი ოპტიმალური გახდა (დოუსონმა სელექციური ექსპერიმენტები განაგრძო, რის შემდეგაც ერთ-ერთი სელექციური შტოს ვარგისიანობა გაუმჯობესდა და ეს მოვლენა შერჩეულ მატლებში კანიბალიზმის გაზრდით იყო გამოწვეული. ევოლუციას ასეთი გასაოცარი მოვლენები ხშირად თან ახლავს).

თანაფარდობის მქონე გამოძახილი სელექციაზე ხელოვნური გადარჩევის პროგრამის წინააღმდეგ მოქმედებს, ვინაიდან ის ურთიერთმოქმედ სელექციურ მოქმედებას იწვევს. მაგალითად, თანაფარდობის მქონე გამოძახილი ქათმების რეპროდუქციულ თვისებებში ჩნდება. სხეულის წონის და კვერცხის წონის ზრდისა თუ შემცირებისთვის ჩატარებული გადარჩევა რეპროდუქციულ ვარგისიანობას ამცირებს, რაც კვერცხისდების ტემპზე, წინილების გამოყვანის ტემპზე და მათ სიცოცხლისუნარიანობაზე აისახება. სელექციის მიმართულების მიუხედავად, სელექციურ შტოებში ვარგისიანობა არასელექციური შტოს 54%-85%-მდე მერყეობს. ხელოვნური გადარჩევის პროგრამის შედეგები ცხადყოფს, რომ პოპულაციები გენეტიკურად ბალანსდება და ადაპტირება როგორც გარემოსთან, ასევე ერთმანეთთან ხდება.

30.7. პოპულაციის განეტიკა გვთავაზობს რიგ მნიშვნელოვან გზა-წილს ეკოლოგია-ბისთვის

პოპულაციის გენეტიკის ძირითადი ცნებები წინა პარაგრაფებში შევისწავლეთ და მათ ეკოლოგებისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვთ. პირველ რიგში, თითოეული პოპულაცია რაიმე გენეტიკურ ცვლილებას მოიცავს, რომელიც ვარგისიანობაზე ზეგავლენას ახდენს. ეს ნიშნავს, რომ ევოლუცია ყველა პოპულაციაში უწყვეტი პროცესია. გარდა ამისა, ინდივიდუალური ორგანიზმები ადაპტაციას განიცდიან, რის შედეგად მათსა და მათ შთამომავლობაზე საზიანო მუტაციების ზეგავლენა მცირდება. ნათესაური დაწყვილების თავიდან აცილება ერთ-ერთი ასეთი უნარია, რომლითაც ორგანიზმები ყოველხმრივ გენეტიკურ ცვალებადობას ინარჩუნებენ.

პოპულაციის გარემოში სელექციური ფაქტორების ცვლილება თითქმის ყოველთვის ევოლუციურ გამოძახილებს იწვევს, რაც პოპულაციაში ფენოტიპებს ცვლის. გამოძახილი ყოველთვის პროგნოზირებადი არ არის და მოცემულ დროს პოპულაციაში არსებულ გენეტიკურ ცვლილებაზეა დამოკიდებული. რაოდენობრივი თვისებების უმეტესობას საკმარისი გენეტიკური ცვლილება აქვს, რათა სელექციაზე გამოძახილი მოხდეს, მათზე გამოძახილის არეალი და სიდიდე სხვა თვისებების გამოძახილებით შეიძლება შეიზღუდოს.

თუ საკმარისი დრო აქვთ, პოპულაციები რაიმე ტიპის ევოლუციურ ოპტიმუმს აღწევენ და შემდეგ სტაბილურები ხდებიან, თუმცა ამ პროცესისთვის საჭირო ზუსტი დრო ნამდვილად არ ვიცით.

ინტენსიური სელექცია, რაც გარემოში ადამიანის ჩარევით, მტაცებლის ან დაავადებული ორგანიზმების შემოსვლით, მტრებში გენეტიკური სიახლეების გაჩენით და ა.შ. არის გამოწვეული, ხშირად პოპულაციის მხრიდან გამოძახილის შესაძლებლობას აჭარბებს და ასეთ შემთხვევაში გადაშენება გარდაუვალია.

ამჯერად, ორგანიზმების მიერ გენეტიკურ ცვლილებაზე მოხდენილ ზეგავლენას შევეხებით და თავდაპირველად სექსს განვიხილავთ, რაც გენეტიკურ ცვლილებას ზრდის.

30.8. ითვლება, რომ სახეობები მოგვას ნახულობენ სექსისგან, რადგან ის ზრდის განეტიკურ ცვლილებებს მათ შთამომავლობაში

ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციებში გენეტიკურ ცვლილებას ამცირებს. გენეტიკურ ცვლილებას რამდენიმე სხვა პროცესი ზრდის. ადგილობრივ პოპულაციაში გენეტიკური ცვლილების უმეტესობა მუტაციით, სხვა სელექციური გარემოდან ინდივიდების იმიგრაციით, სელექციური ფაქტორების დროებითი ცვალებადობით და თაობიდან თაობაზე გენის სიხშირის ცვლილებით (გენეტიკური დრეიფით) არის გამოწვეული. გენეტიკურ ცვლილებას კიდევ ერთი პროცესი ზრდის და ეს არის სექსი. ეკოლოგები დღემდე დაობენ სქესობრივი გამრავლების წარმოშობისა და განვითარების შესახებ და ამ საკითხზე უამრავი საინტერესო ნაშრომი თუ უბრალოდ მიმოხილვა არსებობს (მაგალითად, ბელი 1982, სტერნსი 1987, სტივენსი და ბელიგი 1988, სლეიტერი და პოლიდეი 1994, ბარეტი და ჰარდერი 1996). ძირითადი სადავო საკითხი სხვადასხვა გარემო პირობებში სქესობრივი და უსქესო გამრავლების უპირატესობებია. ამ საკითხს უკავშირდება დაწყვილების, პოპულაციაში სქესების პროცენტული თანაფარდობის პრობლემები. სქესობრივი გამრავლების პრობლემებს 33-ე თავში შევისწავლით, ამჯერად კი ცვლილების ბუნების უკეთ გასაგებად მის რამდენიმე ასპექტს განვიხილავთ.

სქესობრივი გამრავლების შედეგად ორი ინდივიდის გენეტიკური ნივთიერება ერწყმება და შთამომავლობაში გენების ახალი კომბინაცია შემოდის. ასეთი რეკომბინაციის შემდეგ დები და ძმები გენეტიკურად ერთმანეთისგან განსხვავდებიან. მაშასადამე, ცვლად გარემო პირობებში შთამომავლობის რამდენიმე წარმომადგენელს მაინც ექნება ისეთი გენეტიკური შემადგენლობა, რაც მას გადარჩენის და გამრავლების საშუალებას მისცემს. სქესობრივი გამრავლების შედეგად პოპულაციაში მანამდე არარსებული, ახალი გენოტიპები შეიძლება წარმოიშვას და საზიანო მუტაციები შემცირდეს. ინდივიდები უსქესო გამრავლების შემდეგ საკუთარი თავის ზუსტ ანალოგებს ქმნიან.

სქესობრივი და უსქესო გამრავლება სიცოცხლისუნარიანი სტრატეგიებია. უსქესო გამრავლება მცენარეებში ფართოდ არის გავრცელებული და აგრეთვე ცხოველთა ყველა ძირითად ჯგუფში გვხვდება. სქესობრივი გამრავლება სასიცოცხლო ციკლის ძალიან ადრეულ ეტაპზე წარმოიშვა და მცენარეებსა თუ ცხოველებში ასევე ფართოდ არის გავრცელებული

სქესობრივი გამრავლების საფასური

სქესობრივი გამრავლება ევოლუციურად ძველი და ფილოგენურად გავრცელებულია, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ სელექცია სხვადასხვა პირობებში სწორედ ასეთ სტრატეგიას ანიჭებს უპირატესობას. მიუხედავად ამისა, ინდივიდს სექსისთვის თავის დანებების უზარმაზარი სტიმული აქვს ანუ სექსს ევოლუციაში დიდი ღირებულება გააჩნია. როდესაც სექსი განცალკევებულია ანუ ინდივიდი მდებრი ან მამრია, სქესობრივ გამრავლებას კიდევ უფრო დიდი საფასური გააჩნია, ვინაიდან მშობლიდან შვილს გენეტიკური ნივთიერების მხოლოდ ნახევარი გადაეცემა. უსქესოდ გამრავლებისას შთამომავლობა ერთადერთი მშობლის გენებს ატარებს და ამიტომ სქესობრივ გამრავლებასთან შედარებით თითოეული მშობლის ევოლუციური ვარგისიანობა თითქმის ორჯერ მეტია. მშობლის მიერ სქესობრივი გამრავლების შედეგად 50%-ით დაკარგულ ვარგისიანობას ხშირად **მეიოზის საფასური** ეწოდება.

სქესობრივ გამრავლებას სხვა საფასურიც გააჩნია (ლიუისი 1989). ორგანიზმები მენეცილის ძებნისა და გამრავლების პროცესში მტაცებლობის და დაავადების მაღალი რისკის პირობებში ხვდებიან და ახალი თაობის წარმოშობამდე ილუპებიან. დაბალი სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციებში გამრავლება შესაძლოა შეჩერდეს ან შეწყდეს, ვინაიდან მენეცილის მოძებნა საკმაოდ რთულია. გარდა ამისა, ერთი სქესიდან მეორეზე გამეტების წარუმატებლად გადასვლის შემთხვევაში შთამომავლობის რაოდენობა მცირდება. მდებრი და მამრი არსებების დნმ-ს მიმდევრობების შესწავლამ აჩვენა, რომ ადამიანებში, პრიმატებსა და მღრღნელებში მუტაცია უმეტესად მამრობითი სქესის ემბრიონებში გვხვდება. რედფილდმა (1994) კომპიუტერული სიმულირების საშუალებით დაამტკიცა, რომ სქესობრივი გამრავლება მამრობითი სქესისთვის უფრო დიდ საფასურს ატარებს. გარდა ამისა, სქესს შორის კონფლიქტიც პრობლემაა, ვინაიდან დანეცილების შესაძლებლობა მცირდება და გამრავლების პროცესიდან ენერგია გადის (იხ. პარაგრაფი 33).

სქესობრივი გამრავლების როლი გენეტიკური ცვლილების შენარჩუნებაში

უსქესო გამრავლებას მყისიერი უპირატესობა აქვს და მაშინ რატომ ხდება სქესობრივი გამრავლება? სქესობრივი გამრავლების მაკომპენსირებელი უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ გენეტიკური ცვლილება

შთამომავლობაში იზრდება ან საზიანო გენეტიკური ცვლილება მცირდება. ცვალებად შთამომავლობას არაპროგნოზირებად გარემოში ვარგისიანობის უპირატესობა აქვს, როდესაც ცვლილების შედეგად შთამომავლობის რომელიმე წარმომადგენელი მაინც არის ნებისმიერ გარემო პირობებთან ადაპტირებული. შთამომავლობის ცვლილება ძლიერი კონკურენციისას უზრუნველყოფს, რომ რომელიმე ინდივიდს მაინც ექნება საკმარისი ვარგისიანობა და გადარჩება (უილიამსი და მიტონი 1973,

სქესობრივი გამრავლების შედეგად მიღებული გენეტიკური რეკომბინაცია ჩანასახოვანი ხაზიდან საზიანო მუტაციების გამორიცხვისთვის აუცილებელია (მალერი 1964, ფელსენშტაინი 1974). უსქესო კლონში საზიანო მუტაციების გამორიცხვა მხოლოდ შთამომავლობაზე ჩატარებული სელექციის შედეგად შეიძლება. როდესაც გენომზე მოსული მუტაციის ტემპი თაობაზე მოსული სელექციური სიკვდილიანობის რაოდენობას აჭარბებს, მუტაცია გროვდება და კლონის სიცოცხლისუნარიანობა მცირდება. სამაგიეროდ, სქესობრივ პოპულაციაში შემავალი ინდივიდები გენეტიკურ ნივთიერებას ოჯახებს შორის მუდმივად ცვლიან. მთლიანი პოპულაცია საერთო გენოფონდში შედის, ამიტომ სელექციის შედეგად მუდმივად გადაჯგუფებადი გენოტიპების შერჩევა ხდება. ერთ ხაზზე დაგროვილი საზიანო მუტაცია რეკომბინაციის შედეგად სხვა ალელით შეიძლება შეიცვალოს.

რა მნიშვნელობაც არ უნდა ჰქონდეს სექსს, მას სამი უპირატესობა აქვს და ესენია: პოპულაციის გრძელვადიანი მოქნილობა ევოლუციისადმი, ოჯახის ხაზიდან საზიანო მუტაციების საშუალოვადიანი გამორიცხვა და ინდივიდის შთამომავლობაში მოკლევადიანი ცვლილების გამონევა.

30.9. გამრავლების სისტემაში მართავს გენეტიკური ცვლილებებს სქესობრივ მოსახლეობაში

გენეტიკური ცვლილების უპირატესობა ის არის, რომ ინდივიდი ცვალებად შთამომავლობას ბადებს და შთამომავლობის რამდენიმე წარმომადგენელი მაინც ახერხებს გარკვეულ ტერიტორიაზე და შეცვლილ გარემო პირობებში გადარჩენას. მიუხედავად ამისა, გენეტიკური ცვლილების დიდი ნაწილი ნეგატიურია, რადგან მუტაცია ინდივიდს გარემოსთან ნაკლებად ადაპტირებულს ხდის. გენეტიკური ცვლილება მუტაციით და სხვა ადგილებიდან განსხვავებული გენების შემოსვლით არის გამოწვეული და ორგანიზმებს ამგვარი ცვლილების უარყოფითი შედეგებისგან თავის დაცვის რამდენიმე მექანიზმი გააჩნიათ. ამგვარ მექანიზმებს შორის არის სქესობრივი სტრატეგია, რომელიც ნათესაური დაწვევების ხარისხს განსაზღვრავს (უილსონი და ბარლი 1983, ვაიატი 1983, სტივენსონი და ბერგინი 1983, შოენი 1982, 1983, პუსი და ვულფი 1996).

ნათესაური დაწყვილება

მკითხველის უმეტესობა ალბათ ფიქრობს, რომ ნათესაური დაწყვილება ანუ ახლო ნათესავებს შორის დაწყვილება ცუდია (რალსი და სხვები 1988). დებისა და ძმების დაწყვილება ან თვითდაწყვილება საზიანო, რეცესიული გენების გაჩენას იწვევს. ასეთი შედეგის ახსნა საკმაოდ მარტივია. დავუშვათ, ინდივიდი იშვიათი, საზიანო, რეცესიული ალელისთვის ჰეტეროზიგოტულია (გენოფონდი ასეთი ალელებით სავსეა და ინდივიდების უმეტესობას ისინი აქვს). თუ ეს ინდივიდი პოპულაციის სხვა ინდივიდთან წყვილდება, რომელსაც იგივე იშვიათი ალელი არ გააჩნია, შთამომავლობის ნახევარი ერთი მშობლის მსგავსად ჰეტეროზიგოტული იქნება, ხოლო მეორე ნახევარი მეორე მშობლის მსგავსად გენის გავრცელებული ფორმისთვის ჰომოზიგოტული იქნება. შთამომავლობის არც ერთი წარმომადგენელი ზიანს არ იღებს. ინდივიდის თვითდაწყვილებისას მისი შთამომავლობის ერთი მეოთხედი საზიანო ალელისთვის ჰომოზიგოტური იქნება და მისი ვარგისიანობა შემცირდება. ახლო ნათესავებს შორის დაწყვილება იგივე შედეგს იწვევს, ოღონდ მისი სიხშირე ნაკლებია.

სახეობების უმეტესობა შთამომავლობის გაბნევის, ახლო ნათესავების ამოცნობის და უარყოფითი, ასორტაციული დაწყვილების საშუალებით ნათესაური დაწყვილების ალბათობას ამცირებს. მცენარეთა ჰერმაფროდიტი სახეობები, რომლებშიც ინდივიდებს ქალის და მამაკაცის სასქესო ორგანოები გააჩნიათ, დამატებითი მექანიზმების საშუალებით თვითდაწყვილებას თავიდან იცილებს და ამგვარ მექანიზმებს შორისაა თვითშეუთავსებლობა, ქალის და მამაკაცის ფუნქციების დროებითი განცალკევება, ასევე ყვავილის სტრუქტურა, რაც თვითგანაყოფიერებას ხელს უშლის (უილსონი 1983).

ნათესაური დაწყვილება ჩვეულებრივ პრობლემებს ქმნის, მაგრამ მან შეიძლება გარკვეული სარგებელიც მოიტანოს (ლოიდი 1979, 1980, ველსი 1979). მაგალითად, თვითდაწყვილებული მცენარეები ყვავილების განაყოფიერების გარანტიას ქმნიან, როდესაც გარემოში დამტვერელები არ არსებობენ ან ინდივიდებს შორის დაცილება ძალიან დიდია (ბეიკერი 1965, გისელინი 1969). გავრცელების ალელურულ არეალში მდებარე იზოლირებულ ტერიტორიებზე არსებული ბევრი წყალმცენარე თვითდაწყვილებადაა (ჯეინი 1976). მცენარეების აზრით, ამგვარ პოპულაციებში საზიანო ცვლილების გაბათილება აუტოროსინგსა და თვითდაწყვილებას შორის ევოლუციური გადასვლისას მოხდა (რიტლანდი და განდერსი 1987).

აუტოროსინგი

დიდ მანძილზე მომხდარი აუტოროსინგი ვარგისიანობას ამცირებს. მცენარეთა ზოგიერთი პოპულაცია რთულ, არაერთგვაროვან გარემო პირობებში მანძილის პატარა შტალებზე სივრცულად განსაზღვრულ

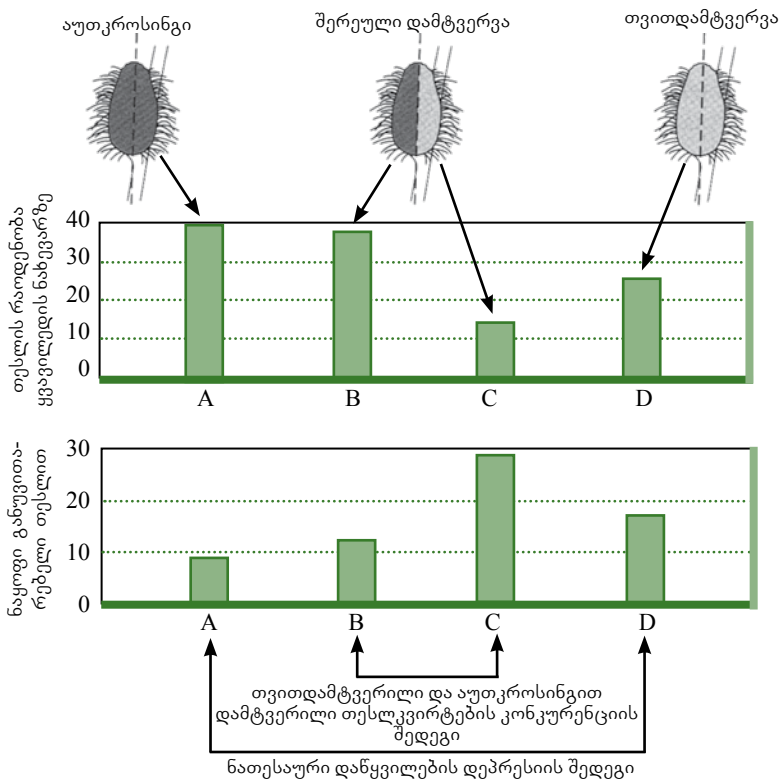
ეკოტიპურ ცვლილებებს მოიცავს (იხ. პარაგრაფი 6). გავრცელების გარკვეულ არეალში მომხდარი ადაპტაცია ვარგისიანობას ამაღლებს, ხოლო სხვა პირობებთან ადაპტირებული ინდივიდებიდან მიღებული მტვერი მდებარე მშობელთან ახლოს აღმოცენებული შთამომავლობის ვარგისიანობას ამცირებს.

ზოგიერთ კვლევაში აუტოროსინგის ოპტიმალური მანძილის ცნება გამოიკვეთა (ლევინი 1984). ახლოს მდებარე ინდივიდები უმეტეს შემთხვევაში ახლო ნათესავები არიან და ნათესაური დაწყვილების სპექტრიც იზრდება. შორეული ინდივიდები სხვადასხვა პირობებთან არიან ადაპტირებულნი. პრაქსისა და ვასერმა (1979) ცენტრალურ კოლორადოში გავრცელებული *Delphinium nelsoni larkspur*-ის ყვავილები იგივე ინდივიდის და 1, 10, 100 და 1000 მეტრით დაცილებული ინდივიდების მტვერით განაყოფიერეს. შედეგებმა აჩვენა, რომ ყვავილზე მოსული თესლის რაოდენობა უდიდესია, როდესაც მტვერის წყარო 10 მეტრ მანძილზეა, ხოლო უმცირესია, როდესაც მტვერი იგივე ინდივიდიდან და 1000 მეტრით დაშორებული წყაროდან მიიღება. გარდა ამისა, თესლის დათესვის შემდეგ 1 და 2 წლის განმავლობაში გადარჩენის ალბათობა 10 მეტრით დაშორებული ინდივიდების დაწყვილების პირობებში ყველაზე მაღალი აღმოჩნდა.

სელექციური განაყოფიერება და განუვითარებლობა მცენარეებში

პრაქსის და ვასერის კვლევის შედეგად აუტოროსინგის ოპტიმალური მანძილი დადგინდა, მაგრამ *larkspur*-ები ამ უპირატესობას ვერ იყენებს. მცენარეთა განაყოფიერება უმეტესად ფუტკრებისა და კოლიბრების მიერ ხდება, რომლებიც სუქცესიაში უფრო ახლომდებარე ყვავილებს არჩევენ. ყვავილის ბუნებრივი მტვერის შეფერილობის მქონე ნაწილაკები მამრობითი *larkspur*-ების ყვავილების მტვრიანაზეა განლაგებული და მათი აღდგენა მტვრის წყაროდან 2 მეტრის მანძილზე ხდება. სავარაუდოდ, ყვავილის სტრუქტურის ადაპტირებამ დამტვერელების მოქმედება შეცვალა და აუტოროსინგის ოპტიმალურ მანძილს მიაღწია.

მცენარეები მათი დამამტვერების მიერ ყვავილებს შორის გადაადგილების მანძილებს ვერ აკონტროლებს, მაგრამ ისინი მტვრის მარცვლებს შორის თესლკვირტის განაყოფიერებაზე კონკურენციას ქმნიან და ემბრიონის გენოტიპის საფუძველზე განვითარებადი თესლკვირტების სელექციურ განუვითარებლობას იწვევენ, რაც თავის მხრივ გენეტიკური ცვლილების გამოწვევია (უილსონი და ბარლი 1983). მცენარეთა უმეტესობას ნაყოფის სავარაუდო რაოდენობაზე მეტი რაოდენობის ყვავილი გამოაქვს, ვინაიდან ყვავილები უფრო იაფი ჯდება, ხოლო ნაყოფი შედარებით ძვირია. განაყოფიერებული თესლკვირტების რაოდენობა მტაცებლობის, განუვითარებლობის და სხვა გარე დამაზიანებელი ფაქტორების შედეგად მცირდება (კასპერი 1984). ყვავილის და ნაყოფის ცვენა სელექციური პრო-



სურ. 30.8. ავსტრალიურ ბუჩქ *Banksia spinulosa*-ზე ჩატარებული დამტვერვის ექსპერიმენტი, რომელშიც ინდივიდუალური ყვავილედის განაყოფიერება იგივე მცენარიდან ან სხვა მცენარეებიდან მიღებული მტვერის საშუალებით ხდება. შედეგები ნათესაური დაწვრილების უარყოფით ზეგავლენაზე (D და A) და თვითდამტვერილი თესლკვირტების ავტოროსინგით დამტვერილ თესლკვირტებთან კონკურენციაში დამარცხებაზე მიუთითებს (C და B).

ცესია და დამოკიდებულია მტვრის წონაზე, ყვავილზე მოსული განაყოფიერებული თესლკვირტების რაოდენობაზე და განვითარებადი ემბრიონების გენოტიპზე.

ზემოთ აღწერილი მოვლენების კარგი მაგალითია ნაწილობრივ თვითშეთავსებადი, მაგრამ ჩვეულებრივ ავტოროსინგის მომხრე ავსტრალიური ბუჩქი *Banksia spinulosa*, რომლის დამტვერვა ნექტარით მკვებავი პატარა ფრინველების მიერ ხდება. ბუჩქს ყვავილობის პერიოდში დაახლოებით 800 ყვავილი და 50-ზე ნაკლები ნაყოფი გამოაქვს. ნაყოფის წარმოქმნა რესურსების და არა ყვავილის მტვერის რაოდენობით არის შეზღუდული, ვინაიდან ყვავილედის ზედა ან ქვედა ნაწილიდან ყვავილების 1/3-ის მოწყვეტა ნაყოფის გამოტანაზე მნიშვნელოვან ზეგავლენას არ ახდენს. განასხვავებს თუ არა ეს მცენარეები მტვრის ხარისხს? ამ კითხვაზე პასუხის გასაცემად, ავსტრალიელმა ბოტანიკოსებმა გ. ვოტონმა და ს. კერტიუმ (1993) *Banksia*-ს ყვავილედის ხელით დამტვერვას და ამისთვის იგივე მცენარიდან (თვითდამტვერვა) ან მეზობელი მცენარეებიდან (ავტოროსინგ) მიღებული მტვერი გამოიყენეს. ზოგიერთი მცენარის დამტვერვისთვის საჭირო მტვერის ნახევარი იგივე მცენარიდან, ხოლო მეორე ნახევარი მეზობელი მცენარეებიდან აიღეს (შერეული დამტვერვა). მეცნიერებმა ნაყოფის მიღების შემდეგ ნაყოფისა და თესლის რაოდენობა დათვალეს. ავტოროსინგთან შედარებით თვითდამტვერვა თესლის რაოდენობას 38%-ით ამცირებს, ხოლო განუვითარებული თესლის მქონე ნაყოფის რაოდენობა ავტოროსინგის 8%-დან თვითდამტვერვის 16%-მდე იზრდება (სურ. 30.8.). მიღებუ-

ლი შედეგები ნათესაური დაწვრილების დეპრესიაზე ანუ ნათესაური დაწვრილების შედეგად ვარგისიანობის შემცირებაზე მიუთითებს. როდესაც ყვავილედის ერთი ნახევარი ავტოროსინგის შედეგად დამტვერდა, ხოლო მეორე ნახევარი თვითდამტვერვის შედეგად, თესლის რაოდენობა თვითდამტვერილ ნახევარზე 14%-მდე დაეცა, ხოლო ნაყოფის 28%-ის თესლი განუვითარებელი დარჩა. მაშასადამე, თვითდამტვერილი თესლკვირტები ავტოროსინგის შედეგად დამტვერილ თესლკვირტებთან კონკურენციაში მარცხდება და აქედან გამომდინარე, მცენარეებს განვითარებადი ემბრიონების განსხვავება გენოტიპების საფუძველზე შეუძლიათ. ამგვარი მექანიზმის გამოყენებით შთამომავლობაზე გადასული გენეტიკური ცვლილების სიდიდე ჯერ კიდევ არ განსაზღვრულა.

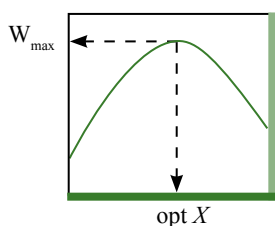
30.10. ეპოლუციის ეპოლოგია ახდენს ფორმისა და ფუნქციის ინტერპრეტაციას, რომელიც გარემოსა და ადაპტაციას

ორგანიზმები გარემოსთან კარგად არიან ადაპტირებულნი. ასეთი დაშვება ორგანიზმსა და გარემოს შორის არსებული ურთიერთქმედების გააზრებაში და გარემოს ცვლილებაზე ორგანიზმების გამოძახილის შეზღუდვების შესწავლაში გვეხმარება (ვეიკი 1982). ადაპტაციის კვლევის პროგრამამ ორგანიზმთა ვარგისიანობის ახალი კომპონენტები გამოაჩინა და ადაპტაციის მიმართულების განსაზღვრაში ინდივიდებს, კერძოდ, მტაცებლებს, კონკურენტებს, მუტუალისტებს,

საზოგადოების წევრებს, წყვილებს, მშობლებს და შვილებს შორის კავშირების მნიშვნელობა გამოაშკარავა. აქედან გამომდინარე, ადაპტაციის დაშვება შესაძლოა აბსოლუტურად ზუსტი არ იყოს, მაგრამ ეკოლოგიური ცოდნის გაღრმავებაში ნამდვილად გვეხმარება.

ეკოლოგიის ეკოლოგებისთვის მთავარი კითხვაა: როგორ აისახება გარემო პირობები ორგანიზმთა ადაპტირების უნარზე? ამ კითხვაზე პასუხის გასაცემად გარემო პირობებში არსებული სელექციური ფაქტორები და ფენოტიპების ეკოლოგიური გამოძახილები უნდა შევისწავლოთ. ფენოტიპისა და გარემოს შორის დამოკიდებულებასთან დაკავშირებული ნებისმიერი მოსაზრება ფენოტიპების ვარგისიანობის, ფენოტიპური ცვლილების გენეტიკური საფუძვლის შესაფერის კრიტერიუმებს და მოდელს უნდა მოიცავდეს, რომელიც ვარგისიანობის განმსაზღვრელი ფორმისა და ფუნქციის ასპექტებს ერთმანეთთან და გარემო პირობებთან აკავშირებს (არნოლდი 1983).

ადაპტირების უნარის კვლევის ერთ-ერთ მეთოდს **ფენოტიპური ოპტიმიზაცია** ეწოდება. ეს მეთოდი გენეტიკურ ცვლილებას ცხადად არ შეიცავს, მაგრამ მასში დაშვებულია, რომ ფენოტიპურ ცვლილებას პარალელური გენეტიკური საფუძველი გააჩნია და ოპტიმალური ფენოტიპების სელექცია შესაბამის გენეტიკურ ცვლილებას იწვევს. მაგალითად, რაიმე გარემო პირობა რეპროდუქციული სტრუქტურების წარმოქმნისა და ზრდისთვის საჭირო რესურსების ოპტიმალურ გადანაწილებას იწვევს. რაიმე ფენოტიპი ოპტიმალურ ფენოტიპს წარმოშობს და მისი სელექცია თვისების გენეტიკური საფუძვლისგან დამოუკიდებლად ხდება. ოპტიმიზაციის მოდელის ბირთვი ფენოტიპისა და ვარგისიანობას შორის კავშირია (სურ. 30.9.). ყოველი ასეთი კავშირი განსხვავებულია და მისი ვიზუალურად წარმოდგენისთვის ფენოტიპების ვარგისიანობა პირდაპირ უნდა გაიზომოს ან არარსებული ფენოტიპების ვარგისიანობის პროგნოზისთვის საჭირო რეალური მოდელი შეიქმნას. რეალური ფენოტიპების მოდელით პროგნოზირებულ ფენოტიპებთან თანაფარდობა მოდელში გამოყენებული მექანიზმების ვარგისიანობაზე მიუთითებს, ხოლო ალტერნატიული მოდელები იგივე ტიპის პროგნოზს აკეთებს.

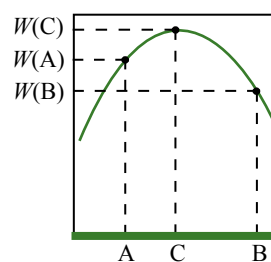


სურ. 30.9. ერთი ოპტიმალური ფენოტიპის არსებობისას ვარგისიანობასა და ფენოტიპის მნიშვნელობას შორის დამოკიდებულება.

30.11. ეკოლოგიურად სტაბილური სტრატეგია (ESS) უმკლავდება სხვა ფენოტიპის ინვაზიას (პატრონის სხეულში შეღწევა)

ადაპტაციის შესწავლის კიდევ ერთი მეთოდი განცალკევებულად ცვლადი და ურთიერთქმედების ფენოტიპების შემთხვევაში განსაკუთრებით მოსახერხებელია და ეს მეთოდი **ეკოლოგიურად სტაბილური სტრატეგიის** განსაზღვრაში მდგომარეობს (სმიტი და პრაისი 1973, სმიტი 1974, 1982, პარკერი 1984). ეკოლოგიურად სტაბილური სტრატეგია (ESS) არის ფენოტიპი ან ფენოტიპთა კომბინაცია, რომელიც ალტერნატიული ფენოტიპების პოპულაციაში შემოსვლას შეუძლებელს ხდის. ჯონ მერინარდ სმიტი (1982) ამბობს: „ESS არის სტრატეგია, რომლის მიხედვით, თუ პოპულაციის წევრები ადაპტირებულნი არიან, მაშინ მუტაციური სტრატეგია შემოსვლას ვერ შეძლებს“. 30.9 სურათზე გამოსახულია ფენოტიპისა და ვარგისიანობას შორის დამოკიდებულების გრაფიკი. დავუშვათ, სახეობაში მხოლოდ **A**, **B** და **C** ფენოტიპის შედის (სურ. 30.10). მხოლოდ **B** ინდივიდებისგან შემდგარ პოპულაციაში შემოსვლა **A** ინდივიდებს შეუძლიათ ანუ მასზე უკეთესი ვარგისიანობის შედეგად გაიშვიათებული **A** ფენოტიპი გაიზრდება. მხოლოდ **A** ინდივიდებისგან შემდგარი პოპულაცია **B** ფენოტიპის შემოსვლას ეწინააღმდეგება ანუ **A** არის ESS. ყველა შესაძლო ფენოტიპის შესწავლის შემდეგ აშკარა ხდება, რომ მხოლოდ დიდი ვარგისიანობის მქონე **C** ფენოტიპს შეუძლია ყველა სხვა ფენოტიპის შემოსვლისთვის ეწინააღმდეგოს განევა. აქედან გამომდინარე, მაქსიმალური ვარგისიანობის კრიტერიუმით განსაზღვრული ფენოტიპი ეკოლოგიურად სტაბილური სტრატეგიაა.

ESS-ის გამოყენების აზრი კიდევ უფრო ნათელია, როდესაც ფენოტიპები ურთიერთქმედებს და თითოეულის ვარგისიანობა პოპულაციაში შემავალი სხვა ფენოტიპების პროპორციულ რაოდენობაზე დამოკიდებული (სმიტი 1982, პარკერი 1984). ეკოლო-



სურ. 30.10. C ფენოტიპი ეკოლოგიურად სტაბილური სტრატეგიაა, ვინაიდან C ინდივიდებისგან შემდგარ პოპულაციაში სხვა ფენოტიპს შემოსვლა არ შეუძლია.

ციურად სტაბილური სტრატეგიის ცნება ადგილობრივი ქცევების და დანყვილების სისტემის შესწავლისას ფართოდ გამოიყენება და მაგალითებს მომდევნო პარაგრაფებში ვნახავთ.

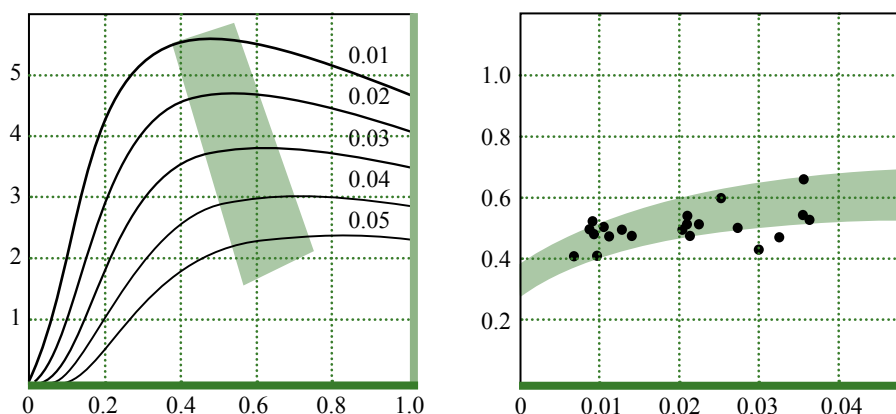
30.12. ფენოტიპის გავლენა გენოტიპის ადაპტაციის გაგებისთვის

ვარგისიანობის კრიტერიუმის და გენოტიპური თუ ფენოტიპური მოდელების გამოყენების მიუხედავად, ეკოლუციური ეკოლოგის მთავარი მიზანი ფენოტიპის მცირე ცვლილების ვარგისიანობაზე ზეგავლენის შესწავლაა. ეკოლოგმა ამ მიზნის მისაღწევად ორგანიზმის მრავალი თვისების ურთიერთდამოკიდებულება და გარემო პირობების ყველა ასპექტთან დამოკიდებულება უნდა გაიაზროს. ორგანიზმსა და გარემოს შორის დამოკიდებულების მოდელი ნებისმიერ დროს შეგვიძლია ავაგოთ, ხოლო მისი ლოგიკურობის შემოწმებისთვის ბუნებრივ სისტემებს დავაკვირდებით და არათანმიმდევრულობის შემთხვევაში მოსაზრებებს ხელახლა ჩამოვაყალიბებთ.

მოდელის შექმნის მაგალითს რიკლფსის ნაშრომიდან ვიღებთ, რომელიც ფრინველების სასიცოცხლო ციკლს შეეხება. 1968 წელს, ინგლისელმა ეკოლოგმა დევიდ ლაკმა გამოთქვა მოსაზრება, რომ ფრინველთა ზრდის ტემპს ორი გარე ფაქტორი აბალანსებს. ერთი ფაქტორი მტაცებლობა და სიკვდილიანობის სხვა წყაროებია, რის შედეგადაც სწრაფად მზარდი და განვითარების სხვადასხვა ეტაპებზე მყოფი ინდივიდების გადარჩევა ხდება, ხოლო მეორე ფაქტორი საკვების მიწოდებაა, რაც თავის მხრივ ნელა მზარდი და მცირე რაოდენობით საკვების მომხმარებელი ინდივიდების

სელექციის ინვესს და მათ მშობლებს უფრო დიდი რაოდენობით შთამომავლობის დატოვების საშუალებას აძლევს. ლეკმა მონაცემებზე დაყრდნობით ივარაუდა, რომ ზრდის ტემპი ფრინველების სიცოცხლისუნარიანობისადმი პირდაპირპროპორციულია. ფრინველებზე დაკვირვებამ სრულიად საპირისპირო შედეგები მოგვცა და აღმოჩნდა, რომ ზრდის ტემპი სიკვდილიანობის ტემპის ცვლილებაზე დამოკიდებული არ არის და მაშასადამე, ლეკის ჰიპოთეზა არაზუსტია (რიკლფსი 1969).

რიკლფსმა წამოჭრილი სირთულის დაძლევისთვის ახალი მოდელი შეიმუშავა. ეს მოდელი ზრდის ტემპის ვარგისიანობაზე ზეგავლენას კვერცხის დების განმავლობაში გამოჩეკილი წინილების რაოდენობის და სეზონის განმავლობაში გადარჩენილი წინილების რაოდენობის საშუალებით ასახავს (რიკლფსი 1984). ასეთი მოდელის დეტალების დამუშავება მზარდი წინილების კვების რაციონის და ხელახლა გამრავლების მცდელობის სიხშირის ცოდნას მოითხოვს. საბოლოოდ მივიღეთ განტოლებები, რომლებიც ვარგისიანობის ინდექსს (შვილების რაოდენობა სეზონზე) ზრდის ტემპთან აკავშირებს. ამ განტოლებების გრაფიკებს ზრდის შუალედური ტემპისას მაქსიმუმები გააჩნიათ (სურ. 30.11). გარდა ამისა, როდესაც წინილების სიკვდილიანობის ტემპი ძალიან იცვლება, ზრდის ოპტიმალური ტემპის მდებარეობა ოდნავ გადაადგილდება. ეს მოვლენა ლეკის ვარაუდის საწინააღმდეგო, მაგრამ კვლევის მიხედვით დამტკიცებულია. ფრინველი განადგურებულ კვერცხებს სწრაფად ცვლიან და ამიტომ ახალგაზრდა წინილების სიკვდილიანობა სეზონზე საკმაოდ მცირდება. მოდელით გაკეთებული პროგნოზების და რეალური ფაქტების შედარება



სურ. 30.11. ა) ფრინველთა ვარგისიანობის (შთამომავლობის დატოვების) ზრდის ტემპზე დამოკიდებულების გრაფიკი. გრაფიკი მოდელის მიხედვით არის პროგნოზირებული, რომელიც ვარგისიანობას და ზრდის ტემპს ერთმანეთთან აკავშირებს და მასში გათვალისწინებულია ნამატის რაოდენობა, ბარტყების რაოდენობა ერთ სეზონზე და ბარტყების სიცოცხლისუნარიანობა. ბარტყების სიკვდილიანობის ტემპია $0,01-0,05d^{-1}$. გამუქებული ტერიტორია ზრდის ოპტიმალურ ტემპს ასახავს სიკვდილიანობის ყველა დონეზე. ბ) სხვადასხვა სახეობების ზრდის ტემპის დღიური სიკვდილიანობის ტემპზე დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი. გამუქებული ტერიტორია მოდელის მიხედვით განსაზღვრულ ოპტიმუმს ასახავს.

აჩვენებს, რომ ზრდის ტემპის ვარგისიანობაზე ზეგავლენის ლეკისეული კონცეფცია სწორია, ხოლო მოდელში არშესული ფაქტორები ზრდის ტემპის ევოლუციური ოპტიმიზაციისთვის მნიშვნელოვანი არ არის.

30.13. ადაპტაციური პროგრამას გააჩნია მრავალი სირთულე

ჩვენ ფრინველების ზრდის ტემპზე დაკვირვებისას ვუშვებთ, რომ ორგანიზმსა და გარემოს შორის დამოკიდებულება მხოლოდ ფენოტიპების ვარგისიანობასა და მათ გარემოში არსებულ სელექციურ ფაქტორებს ასახავს. ამგვარი დაშვების მართებულობა ბევრ სფეროში შემოწმდა. ერთ-ერთი ასეთი სფერო ადაპტაციური სრულყოფის სანინალმდეგო პროცესებია, როგორებიც გარემოსადმი გამოძახილისთვის არასაკმარისი გენეტიკური ცვლილება, მუტაციის და იმიგრაციის შედეგად ნაკლებად ვარგისიანი ფენოტიპების უწყვეტი წარმოქმნა, გარემოს შეცვლა, რაც კარგად ადაპტირებულ ფენოტიპებს ხელს უშლის. გარდა ამისა, პოტენციურად დიდი ვარგისიანობის მქონე ზოგიერთი ფენოტიპის არსებობა ფიზიკური კანონებით დაწესებული შეზღუდვების გამო შეუძლებელია. ზოგიერთი რამ, მაგალითად ფიზიკური დიფუზიის ტემპი, ბიოლოგიური ზეგავლენის სფეროს მიღმაა. ევოლუცია წარსული ადაპტაციის ბარგსაც ეზიდება, რაც ანმყოფი სრულიად გამოუსადეგარი და უმნიშვნელოა. ძირითადი ტაქსონების სხეულებს სხვადასხვა რაოდენობის კიდურები აქვს. ხმელეთის ხერხემლიან ცხოველებში ეს რიცხვი 4-ია, მწერებში – 6, ობობებში – 8, კიბორჩხალებში – 10 და ა.შ. კიდურების რაოდენობა კიდურების ზომის შემცირებით ან სხვა ორგანოების, მაგალითად საცეცების ან პირის აპარატის შეცვლით შეიძლება შეიცვალოს. ძირითადი ჯგუფების კიდურების რაოდენობა ევოლუციურ პოტენციალს ზღუდავს. ზოგჯერ ადაპტაციას მოულოდნელი შედეგები ახლავს თან ფენოტიპის განვითარებისა და გენეტიკისთვის. ლანდეს თანახმად, დიდი ზომის სხეულის სელექცია ტვინის ზომის გაზრდას იწვევს, რაც მოცემული თვისებების გენეტიკური კავშირით არის გამოწვეული.

ჰარვარდის ბიოლოგებმა სტივენ ჯ. გოულდმა და რიჩარდ ლევონტინმა (1979) ადაპტაციასთან დაკავშირებული რამდენიმე სირთულე განიხილეს ნაშრომში: „სან მარკოს კამარის უბე და პანგლოსის პარადიგმა: ადაპტაციური პროგრამის კრიტიკა“. კამარის უბე, ჩვეულებრივ, სამკუთხედის ფორმის სივრცეა, რომელიც ჭერის გასამაგრებელ თალს ან რაიმე სხვა ჰორიზონტალურ სტრუქტურასა და ჭერს შორის არსებობს. ბევრ ტაძარში კამარის უბე მოხატულია. გოულდის და ლევონტინის აზრით, კამარის უბე არქიტექტურის შედეგად ჩნდება, თუმცა ის შენობის პროექტის ნაწილი თაღების მსგავსად არ არის. ორგანიზმთა არქიტექტურაში იგივე მდგომარეობა ანუ ზოგიერთი სტრუქტურა შეიძლება შემთხვევითი ან რაიმე სხვა, მკაცრად სელექციური ადაპტაციის შედე-

გი იყოს. გოულდი და ლევონტინი ამბობენ: „სტრუქტურის გამოყენების ფაქტი მისი არსებობის პირველად ევოლუციურ მიზეზში არ უნდა აგვერიოს“. მეცნიერები ადაპტაციური პროგრამის ძირითადი დაშვების საყოველთაობას ეჭვქვეშ აყენებენ:

„ადაპტაციური პროგრამა ბუნებრივ გადარჩევის ძალიან ძლიერ მოვლენად განიხილავს და მასზე იმდენად მცირე რაოდენობის შეზღუდვებს აწესებს, რომ ადაპტაცია თითქმის ყველა ორგანული ფორმის, ფუნქციის და მოქმედების პირველადი შედეგი ხდება. ჩვენ ადაპტაციურ პროგრამას ასე ენერგიულად არ უარყოფდით, მისი მოწოდება ფაქტის არსებობისკენ სწრაფვა რომ არ ყოფილიყო“.

გოულდის და ლევონტინის მოსაზრებით, ევოლუციის ეკოლოგმა ადაპტაციის ძირითადი დაშვება უნდა შეამოწმოს და ბუნების ადაპტაციური განმარტებების ვარგისიანობაც ეჭვქვეშ დააყენოს.

30.14. ტაქსონომიურად სასარგებლო თვისებები ცხადყოფს, რომ ერთხელ გამოჩენის/დადგენის შემდეგ, ზოგი ადაპტაცია უძლეავს შემდგომ ცვლილებებს

ევოლუციონისტები ორგანიზმთა თვისებებს ორ სიმრავლედ ყოფენ. ერთ სიმრავლეში ჯგუფის ფილოგენური ისტორიაა ასახული, ხოლო მეორე სიმრავლეში შესული თვისებები სელექციაზე გამოძახილს უზრუნველყოფს და ასევე თანამედროვე გარემოს ასახავს. თვისებები ტაქსონომიურ და ეკოლოგიურ სიმრავლეებში ცალ-ცალკე კი არ შედის, არამედ ევოლუციურად სტაბილურიდან არასტაბილურამდე გავლებული კონტინუუმის გასწვრივ არის განლაგებული. სხვადასხვა ტაქსონომიური დონეების გარჩევისთვის სხვადასხვა თვისებებია გამოსადეგი (მეირი და სხვები 1953, ცროუსონი 1970). მაგალითად, ფრინველთა კლასის გარჩევა ჩონჩხის თვისებების, კერძოდ სასის სტრუქტურისა და თავის ქალაში ძვლების განლაგების მიხედვით ხდება, ხოლო ოჯახებს ნისკარტის, უკანა ტერფზე ქერცლის განლაგების და ძირითადი ფრთის სიგრძის მიხედვით განასხვავებენ. ქვედა ტაქსონომიური კატეგორიები, კერძოდ გვარები და სახეობები, მონაცემების სხვაობაზე ან შეფარდებაზე არის დაფუძნებული. მათი განსხვავებისთვის ბუმბულის შეფერილობასა და გალობის მანერასაც იყენებენ.

ძუძუმწოვარი ცხოველებისა და რეპტილიების სხეულის ნაწილებს, ასევე ფიზიოლოგიური პროცესებსა და გამრავლების სტრუქტურას შორის განსხვავება ათეულობით მილიონი წლის განმავლობაში ჩამოყალიბდა, ხოლო შუალედური ეტაპებზე ინდივიდები განსხვავებულ წარმატებას აღწევდნენ, რაც მრავალრიცხოვანი ნამარხებიდან კარგად ჩანს. საბოლოო ჯამში, ევოლუციამ თვისებთა ყველაზე უფრო წარმატებული სიმრავლე მოგვცა, რაც ყველა ძუძუმწოვარ ცხოველს ახასიათებს, ხოლო ჯგუფმა ეკოლოგიური დივერსიფიკაცია 60-70 მილიონის წლის წინათ განიცადა. დათვები, კურდღლები, თაგვები, სელაპები

და ანტილოპა გნუები კვლავ იცვლებიან, თუმცა ყველა ძუძუმწოვარ ცხოველს ფუნდამენტური თვისებები, მაგალითად ცხელსისხლიანობა და შთამომავლობის კვება, ახასიათებს. ევოლუცია დაბალ ტაქსონომიურ დონეებზე სხვა თვისებების მსგავს სიმრავლეს ქმნის.

როგორ შეესაბამება იერარქიის თითოეულ დონეზე არსებული თვისებები ორგანიზმთა ეკოლოგიურ გავრცელებას? რომელ ინდივიდებს აქვთ ეკოლოგიურად გამოსაჩენი თვისებები ადაპტაციური პროგრამის თვალსაზრისით და რომელი ინდივიდები მეტისმეტად დაშორებული თანამედროვეობიდან, რათა მათ ეკოლოგიურ ფორმაზე ვიმსჯელოთ? ორგანიზმსა და გარემოს შორის შეთავსება ორი მეთოდით ხდება: ორგანიზმი მისი თვისებების შესაფერის გარემოს ირჩევს და პოპულაციის გენოფონდის სელექციური ცვლილება ხდება. მოზრდილი ტაქსონომიური ჯგუფები კლიმატსა და ფიზიკური გარემოს სხვა პირობებზე დამოკიდებულებით ფართოდ არის გავრცელებული, თუმცა მათი სპეციალიზაცია ხშირად კვებაზე ხდება. აქედან გამომდინარე, მწერების კლასი *Homoptera* (leafhoppers, ჭრიჭინოებლები) სისხლძარღვიანი მცენარეების გავრცელების ადგილზე ყოველთვის გვხვდება, თუმცა მათი პირის აპარატი მცენარიდან წვენის გამოწოვაზეა მოწყობილი, ამიტომ ამ კლასის ეკოლოგიური ფუნქცია ვინრო საზღვრებშია მოქცეული. ამ ჯგუფის ევოლუციური ცვლილება კლასობრივი თვისებებით ჩამოყალიბებულ ეკოლოგიურ კონტექსტში ხდება. გოულდი (1982) ამბობს: „თანამედროვე ფუნქცია ისტორიული წარმოშობის შესახებ დასკვნის გაკეთების უფლებას ყოველთვის არ გვაძლევს. გადარჩენისთვის აუცილებელი სტრუქტურები შესაძლოა სრულიად სხვა მიზეზებით გაჩნდა და შემდეგ ახალი ფუნქცია შეითავსა“.

მცირე ტაქსონომიური ჯგუფების განსხვავება სხეულის ზომის, გავრცელების არეალის, გავრცელების მიკროარეალის და კვების ანუ მსხვერპლი და მასპინძელი სახეობების მიხედვით ხდება და არა კვების თავისებურების მიხედვით. ჩვენ შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ამგვარ დივერსიფიკაზე პასუხისმგებელი ცვლილებები ევოლუციურად უფრო მარტივია და ამიტომ შესწავლას უკეთესად ექვემდებარება. ადაპტაციის შესწავლა ორგანიზმსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედების გააზრების ძლიერი იარაღია, ხოლო ურთიერთქმედება ახლო ნათესავების განმასხვავებელ თვისებებს ეფუძნება.

30.15. აქვთ თუ არა დიდ სისტემებს უნიკალური ჩამოყალიბებული თვისებები?

ბიოლოგიური საზოგადოებების და ეკოსისტემების ფუნქციონირებას მათი შემადგენელი სახეობების ერთობლივი ადაპტაციის უნარი განსაზღვრავს. სახეობები ერთმანეთისთვის სელექციურ გარემოს ქმნის და თითოეული მათგანის ჩამოყალიბება სისტემაში შემავალი სხვა სახეობის ევოლუციაზეც არის დამოკიდებული. სახეობების ასეთ შეთანხმებულობას თანაევოლუცია ეწოდება და ამ ტერმინს რამდენიმე განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს, როგორც ეს 25-ე თავში გამოჩნდა.

ეკოლოგები საზოგადოების ფუნქციის ჩამოყალიბებაში თანაევოლუციის მნიშვნელობას და სისტემის ან ინდივიდუალური გენოტიპის დონეზე ვარგისიანობის კრიტერიუმის არსებობის პრობლემას იკვლევენ. ამ პრობლემების დაძლევისთვის ექსპერიმენტი უნდა ჩატარდეს, რომლის განხორციელება მხოლოდ ლაბორატორულ მიკროგარემოში თუ შეიძლება. ექსპერიმენტში ყველა ეკოსისტემა ბუნებრივი სისტემისთვის შესაფერისი სახეობებისგან შედგება ანუ ეკოსისტემაში ბუნებრივი სისტემის ყველა ეკოლოგიური ფუნქცია შედის, თუმცა ფუნქციები სხვადასხვა ადგილებიდან მიიღება და მაშასადამე, განსხვავებული ევოლუციური ისტორია აქვს. თუ ხელოვნურად დაკავშირებული სისტემა შესაბამის ბუნებრივ სისტემებზე უფრო ცუდად იფუნქციონირებს, მაშინ დავასკვნით, რომ „ერთად ჩამოყალიბებული“ თვისებები დიდ ეკოლოგიურ სისტემებს ერთნაირ ხარისხს ანიჭებს.

საზოგადოებების და ეკოსისტემების გენეტიკური ერთიანობის დონის გამოთვლა ეკოლოგებს ჯერ არ შეუძლიათ და სავარაუდოდ კიდევ ათწლეულების განმავლობაში ვერც შეძლებენ. მიუხედავად ამისა, ამ უზარმაზარი პრობლემის მცირე ნაწილი, რომელიც ორგანიზმის ადაპტაციის შედეგად გარემოსთან შეგუებას და პოპულაციათა თანაევოლუციას ეხება, ეკოლოგიის შესწავლაში ძალიან გვეხმარება და მომდევნო თავებში ეს უკეთესად გამოჩნდება.

დასკვნა

1. ევოლუციური ეკოლოგიის კვლევა ეფუძნება დაშვებას, რომლის თანახმად, ორგანიზმთა ადაპტირების უნარს შორის სხვაობა სხვადასხვა სელექციურ მოქმედებაზე ევოლუციური გამოძახილია. ეკოლოგები ცდილობენ, გარემოსთან ადაპტაციის ხარისხი შესაფერისი გენეტიკური ცვლილების მისაწვდომობით განსაზღვრონ. ეკოლოგებისთვის კიდევ ერთი პრობლემა ორგანიზმების მიერ პოპულაციაში განცდილი გენეტიკური ცვლილება. ევოლუციური ვარგისიანობა ინდივიდის მიერ დატოვებული შთამომავლობის რაოდენობის ტოლია.

2. პოპულაციის გენეტიკის მოდელები ფარდობითი ვარგისიანობის მიხედვით ალელების ჩანაცვლების საშუალებით მომხდარ ევოლუციას ასახავს.

3. ეკოლოგიური ადაპტაცია მუდმივად ცვალებადი თვისებების შეცვლას გულისხმობს. პოპულაციაში თვისებების ცვლილება გადახრით ხასიათდება, რომელსაც გარემო და გენეტიკური კომპონენტები გააჩნია. რაოდენობრივი გენეტიკის მეცნიერებამ გამრავლების პროგრამებიდან მიღებული შედეგებიდან ამ კომპონენტების გამოცალკეებისთვის სტატისტიკური ანალიზი შეიმუშავა.

4. მემკვიდრეობითობა (h^2) დამატებითი გენეტიკური ცვლილების ფენოტიურ ცვლილებაზე შეფარდება. მისი მნიშვნელობათა ინტერვალია 0-1-მდე. ბუნებრივ პოპულაციებში ზომებთან დაკავშირებულ თვისებათა მემკვიდრეობითობა 0,5-0,7-ია, ხოლო გამრავლებასთან დაკავშირებულ თვისებათა მემკვიდრეობითობა უფრო დაბალია.

5. თვისების გამოძახილი სელექციაზე (დ) მემკვიდრეობითობის სელექციის დიფერენციალზე (შ) ნამრავლია. მცენარეებისა და ცხოველების გამრავლებისას რაც უფრო ძლიერია სელექცია, მით უფრო მყისიერია გამოძახილი, ვიდრე სელექციის შედეგად გამორიცხული ინდივიდების ჩანაცვლება მემკვიდრეობით ხდება.

6. სელექციაზე გამოძახილი თანაბრდება, როდესაც გენეტიკური ცვლილება წდება ან სხვა თვისებების გამოძახილები შერჩეული ინდივიდების ვარგისიანობას ამცირებს.

7. ერთი თვისების გამოძახილი სელექცია მეორეზე ზეგავლენას ახდენს და ეს პროცესი მათ შორის გენეტიკურ კავშირზეა დამოკიდებული. ფენოტიპი ხშირად გენეტიკურად დაკავშირებული თვისებების ჯგუფისგან შედგება, რომელიც სელექციაზე გამოძახილს ერთდროულად ახდენს.

ამგვარი კავშირები სელექციურ ზეწოლაზე ორი თვისების დამოუკიდებელ, ევოლუციურ გამოძახილს ასუსტებს.

8. გენეტიკური ცვლილება პოპულაციაში ევოლუციურ პოტენციალს ხანგრძლივად ინარჩუნებს, ხოლო სქესობრივი გამრავლების ძირითადი ფუნქცია გენოტიპების რეკომბინაციის შედეგად გენეტიკური ცვლილების გაზრდაა.

9. გენეტიკური ცვლილება გარემოს ცვლილებასთან ინდივიდების ადაპტირების უნარსაც ამცირებს. ინდივიდებს მათ შთამომავლობაზე გენეტიკური ცვლილების უარყოფითი ზეგავლენის შემცირება სელექციური დანაწილების საშუალებით შეუძლიათ, რითიც ნათესაური დანაწილების დონეს და აუთკროსინგის მანძილს აკონტროლებენ.

10. ევოლუციის შედეგი ფენოტიპური ოპტიმიზმის ან ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიის (ESS). სახით შეიძლება წარმოვადგინოთ. ფენოტიპის ოპტიმიზაცია ფენოტიპის კონტინუუმზე უდიდესი ვარგისიანობის მქონე ნერტილის აღმოჩენის ტექნიკაა. ESS არის თვისება, რომელიც თუ პოპულაციის ყველა წევრს გააჩნია, მაშინ ყველაზე თვისებაზე უპირატესია. შშ ანალიზი პოპულაციის წევრებს შორის ურთიერთქმედების მომცველი ადაპტირების შესწავლისას სასარგებლოა.

11. ადაპტაციური მიდგომა ფრთხილად უნდა გამოვიყენოთ, ვინაიდან ევოლუციური გამოძახილი გარემოს ცვლილებას ვერ მიყვება, ხოლო ადაპტაციის სრულყოფა ნაკლებად შესაფერისი ადგილობრივი ალელების მუტაციისა და იმიგრაციის შედეგად შეუძლებელია. გარდა ამისა, ზოგიერთი ფენოტიპის არსებობა შეუძლებელია, რადგან ფიზიკური კანონები გარკვეულ შეზღუდვებს აწესებს. სტივენ ჯ. გოულდმა და რიჩარდ ლევონტინმა ხაზი გაუსვეს, რომ ფორმის და ფუნქციის მრავალი ატრიბუტი სხვა თვისებების სელექციის შემთხვევითი შედეგია და ადაპტაცია წარსულის გარემო პირობებთან გამოძახილზე შეიძლება მოხდეს, რაც თანამედროვეობაში გამოსადეგი აღარ არის.

12. მაღალი დონის ტაქსონომიური ჯგუფების (კლასების, ოჯახების) განმასხვავებელი თვისებებს სელექციაზე ნაკლები გამოძახილი აქვს, ვიდრე იმ თვისებებს, რომლებიც დაბალ ტაქსონომიურ კატეგორიებში (გვარები, სახეობები) იცვლება. თუ მაღალი რიგის თვისებებს გენეტიკური ცვლილება აკლია ან გენეტიკური კავშირის შედეგად ძლიერად არის ინტეგრირებული, მაშინ ის სელექციურ მოქმედებას კარგად უძლებს ან გავრცელების არეალზე შეზღუდვებს აწესებს.

სავარჯიშოები

1. პოპულაციის გენში A_1 და A_2 ალელია. A_1 დომინანტურია A_2 -ზე. A_1 ალელის სანაწილი p სიხშირეა 0,6. თუ ჰომოზიგოტური A_1A_1 ფენოტიპის სელექცია გენოტიპის ვარგისიანობას $s=0,2$ მაჩვენებლით ამცირებს, რამდენით შეიცვლება A_2 ალელის სიხშირე სელექციის ერთი თაობის შემდეგ?

2. მე-19 თავში მაღალი რისკის ქვეშ მყოფი სახეობების აღგენას შევეხეთ და ეს თავი ხელახლა გადაიკითხეთ. მიღებული ინფორმაციისა და მოცემულ თავში შესწავლილი მასალის დამხარებით საფრთხის ქვეშ მყოფი სახეობების გადარჩენისთვის ხელოვნური განაყოფიერების პროგრამებთან დაკავშირებული პრობლემები განიხილეთ.

3. რა შედეგები მოჰყვება ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ევოლუციის განმავლობაში სახეობათა მრავალფეროვნების შემცირებას?

4. დაუშვათ, რაიმე სახეობის მამალი ობობის პედიპალპის სიგრძის მემკვიდრეობითობაა 0,6მმ (პედიპალპა ობობის ორგანოა, რომლითაც მამალ ობობას სპერმა დედალი ობობის სხეულში შეჰყავს). თუ პოპულაციის საშუალო მაჩვენებელზე 0,5მმ-ით გრძელი პედიპალპის მქონე ობობა დედალი ობობასთან მრავლდება, რამდენად გრძელი იქნება არასელექციური პოპულაციის საშუალო მაჩვენებელზე მათი შთამომავლობის პედიპალპა?

თავი 31



ადაპტაცია ჰეტეროგენული გარემოსადმი გზამკვლევი კითხვები

გზამკვლევი კითხვები

- რა არის ადაპტაციური ლანდშაფტი და რა პროცესები ცვლის მას?
- რა არის ვარგისიანობის სიმრავლე?
- რა განსხვავებაა სიხშირეზე დამოკიდებულ უარყოფით და დადებით სელექციას შორის?
- რა არის ფენოტიპური მოქნილობა და როგორ შეიძლება მისი ექსპერიმენტულად შესწავლა?
- რა სამი მნიშვნელოვანი ელემენტი გააჩნია ოპტიმალურობის მოდელს?
- რა განსხვავებაა საკვების მოპოვების მსხვერპლის და მცირე ტერიტორიის მოდელს შორის?
- რა პროგნოზები კეთდება ოპტიმალური კვების კლასიკური მოდელის საშუალებით?
- რა არის იდეალურად თავისუფალი გავრცელება?
- რა განსხვავებაა რისკის ქვეშ მოქცეულ და რისკისგან თავისუფალ კვებას შორის?
- როგორ იცვლება საკვების მოპოვების სტრატეგია მტაცებლობის რისკის პირობებში?
- რის პროგნოზს აკეთებს სტოქასტიკური დინამიკის პროგრამირების მიდგომა?

სამყარო ცვალებადი და არაერთგვაროვანია. თითოეული ინდივიდი სხვადასხვა პირობებში ხვდება და არც ერთ გენოტიპს ყველა პირობასთან შეგუება არ შეუძლია. ამის გამო, ადაპტაციის შესწავლა საკმაოდ რთულია და მას რამდენიმე საკითხი უკავშირდება. ერთ-ერთი საკითხი ცვალებად პირობებში ვარგისიანობის განსაზღვრა ანუ კითხვაზე პასუხის გაცემაა, თუ როგორ აერთიანებს ინდივიდი სხვადასხვა პირობებში გენოტიპის განსხვავებულ მოქმედებას ვარგისიანობის ერთ განზომილებაში. მეორე საკითხი გარემოს არაერთგვაროვნების შედეგად ერთზე მეტი გენოტიპის თანაარსებობის ხელშეწყობას ეხება. მესამე საკითხი არაერთგვაროვან გარემოში სხვადასხვა ინდივიდების არსებობის პროცესია, რომლებიც გავრცელების არეალს, მსხვერპლს, მენევილეს და ა.შ. ირჩევენ. არჩევანის გაკეთების პროცესი გენეტიკურად კონტროლირებადია და მაშასადამე, ადაპტაციის შედეგია.

ადაპტაციის გააზრებისთვის არჩევანის გასაკეთებელი წესების მიმდევრობა უნდა შევისწავლოთ.

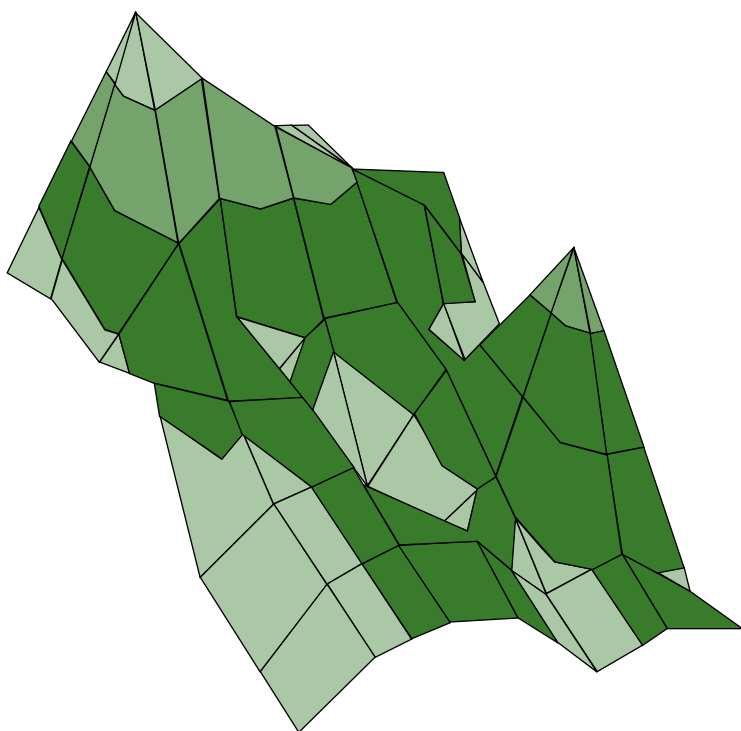
31.1. მეტაფორულად პოპულაცია ში-ქლება განვიხილოთ ადაპტაციური ლანდშაფტის პიკზე განლაგებულად

წინა თავში ევოლუციური ცვლილება მუტაციის, გენეტიკური დრეიფის ან ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ალელების სიხშირის ცვლილების შედეგად წარმოვადგინეთ. ასეთი შეხედულება მეტისმეტად გამარტივებულია, როდესაც გარემო არაერთგვაროვანია, ვინაიდან ვარგისიანობა გენოტიპსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედების შედეგად განისაზღვრება. ევოლუციონისტმა სიუალ რაიტმა სასარგებლო მეტაფორა გამოიგონა, რომელიც ცვლად გარემოში მობინადრე პოპულაციების შესწავლაში დაგვეხმარება (რაიტი 1932, 1982).

პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობა თითოეული გენის სხვადასხვა ალელების სიხშირით იზომება და ყველაზე ხშირად დიდი რაოდენობით გენოტიპების ქვესიმრავლეა, რომელსაც **გენეტიკური პოტენციალი ან გენოტიპის სივრცე** ეწოდება. რაიმე გარემო პირობებში ზოგიერთი გენოტიპი უფრო ვარგისიანია და სელექციაც ამ გენოტიპებს ანიჭებს უპირატესობას. ბუნებრივი გადარჩევა ვარგისიანობას მხოლოდ ზრდის, ამიტომ პოპულაციის ევოლუციური ცვლილება შეგვიძლია ვარგისიანობის რაიმე პიკისკენ მიმავალ მოძრაობად მივიჩნიოთ. ეკოლოგები ვარგისიანობის პიკს **ადაპტაციურ პიკს** უწოდებენ. ადაპტაციური პიკი სხვადასხვა სიმალლის ადაპტაციური პიკებისკენ შემდგარ **ადაპტაციურ ლანდშაფტში** მდებარეობს, ხოლო თითოეული პიკი პოპულაციის განსხვავებულ გენეტიკურ კონფიგურაციას ასახავს (სურ. 31.1.). პიკები ველებით არის განცალკევებული, ხოლო ველებზე საშუალო ვარგისიანობა მცირეა. ადაპტაციური ლანდშაფტის პიკები შესაფერისი გენოტიპებია, ხოლო ველები შეუფერებელ გენოტიპებს ასახავს. გარემოს შეცვლასთან ერთად ადაპტაციური ლანდშაფტიც იცვლება, ვინაიდან ველში მდებარე შეუფერებელი გენოტიპები ახალ პირობებში შესაძლოა შესაფერისი გახდეს და სელექცია პოპულაციას ახალი ადაპტაციური პიკისკენ გადაადგილებს.

არმბრასტერმა (1985, 1990, 1991) *Dalechampia*-ს გვარის ტროპიკული მცენარეების სახეობების დამტვერვის ადაპტაციური ლანდშაფტი მიახლოებით დაამუშავა. *Dalechampia*-ს ყვავილენი დედალ და მამალ ყვავილებს შეიცავს, რომლებიც ერთ ფუნქციონალურ

ერთეულში ერთიანდება (სურ. 31.2). მამალი ყვავილები ცვალებადი ზომის კანიფოლის ჯირკვლებს შეიცავს. *Delechampia*-ს თვითდამტვერვა შეუძლია, მაგრამ მისი დამტვერვა ყვავილედზე დამჯდარი ფუტკრების მიერაც ხდება, რომლებიც კანიფოლს ჯირკვლებიდან აგროვებენ და შემდეგ ამ მასალით ბუდეებს აშენებენ. ჯვარედინი დამტვერვა თვითდამტვერასთან შედარებით ვარგისიანობას უფრო ამაღლებს. ფუტკრის მიერ ყვავილის დამტვერვა ფუტკრის ზომაზე, კანიფოლის ჯირკვლის ზომაზე და ყვავილედის სხვადასხვა ნაწილებს შორის დაცილებათა დამოკიდებული. ფუტკრები ყვავილედზე ჯდებიან და მათი თავები ინდივიდუალური ყვავილის კანიფოლის ჯირკვალთან ახლოსაა. მოზრდილი ფუტკრები მტვრიანას და დინგსაც ეხებიან, რაც დამტვერვის ეფექტს ამაღლებს. პატარა ფუტკრებს ამის გაკეთება არ შეუძლიათ. ფუტკრის მიერ ყვავილის დამტვერვა ჯირკვალსა და დინგს, ასევე ჯირკვალსა და მტვრიანას შორის მანძილზეც არის დამოკიდებული. თუ მანძილი დიდია, მაშინ მოზრდილი ფუტკრებიც კი ვერ ახერხებენ ყვავილის დამტვერვას. არმბრასტერმა კვლევების საფუძველზე დაასკვნა, რომ *Dalechampia*-ს მორფოლოგია ადაპტაციური ლანდშაფტს ქმნის (სურ. 31.3). დამტვერვის დაბალი ტემპი მაშინ გვაქვს, როდესაც კანიფოლის ჯირკვალი ჯირკვალსა და ყვავილებს შორის მანძილთან შედარებით პატარაა. კანიფოლის პატარა ჯირკვლები მხოლოდ პატარა ფუტკრებს მიიზიდავს, ხოლო ისინი კანიფოლის ჯირკვალსა და ყვავილებს შორის მანძილს ვერ ფარავენ. არმბრასტერის აზრით, ძალიან დიდ ჯირკვლებში კანიფოლის წარმოქმნის საფასური

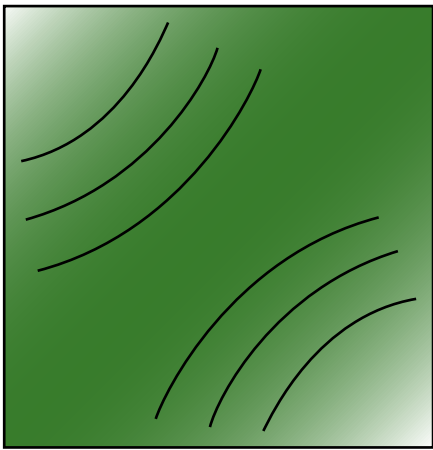


სურ. 31.1. ადაპტაციური ლანდშაფტი გენეტიკური პოტენციალით და გარემო პირობებით განსაზღვრულ სივრცეში ადაპტაციური პიკების მიმდევრობა. ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციას პიკისკენ გადაადგილებს. პიკების ცვლილება გარემო პირობების შეცვლის შედეგად ხდება



სურ. 31.2. *Dalechampia scandens*-ის ყვავილედ. სურათზე ნაჩვენებია კანიფოლის ჯირკვალი, მტკრიანები და დინგები.

საკმარისად დიდი ზომის ფუტკრების მიზიდვის ღირებულებას აღემატება. ადაპტაციური პიკების თხემები ორ ადაპტაციურ ველს განაცალკევებს (სურ. 31.3). ადაპტაციური ლანდშაფტის მეტაფორაში საკმაოდ რთული ასახსნელია, თუ როგორ გადაადგილდება პოპულაცია ერთი ადაპტაციური პიკიდან მეორეზე შეუფერებელი გენოტიპების ველის გავლით. გარდა ამისა, ადაპტაციური ლანდშაფტი გარემოს შეცვლის გარეშეც შეიძლება შეიცვალოს. ასეთი შემთხვევა მცირე პოპულაციაში გვხვდება, როდესაც გენეტიკური დრეიფი სელექციის ძალას აღემატება ანუ



სურ. 31.3. *Dalechampia*-ს ყვავილედის ადაპტაციური ლანდშაფტი. ჯირკვალი-დინგის და ჯირკვალი-მტკრიანას ზრდადი მანძილები ვერტიკალური ლერძის გასწვრივ არის გამოსახული. ჯირკვლის ზომა ჰორიზონტალური ლერძის გასწვრივ არის გამოსახული. ადაპტაციური პიკების თხემები გრაფიკის ქვედა მარცხენა კუთხიდან (ჯირკვალი-დინგის და ჯირკვალი-მტკრიანას მანძილი მცირეა; ჯირკვლის ფართობი პატარაა) ზედა მარჯვენა კუთხემდე (ჯირკვალი-დინგის და ჯირკვალი-მტკრიანას მანძილი დიდია; ჯირკვლის ფართობი დიდია) გასდევს, ხოლო ადაპტაციური ველები ორივე მხარეზე მდებარეობს. ერთი ველი მცირე ფართობის ჯირკვლის და ჯირკვალსა და ყვავილის ნაწილებს შორის დიდი დაცილების ადგილზე გვხვდება, ვინაიდან ასეთი განლაგება პატარა ფუტკრებს მიიზიდავს, რომელთაც დამტვერვა არ შეუძლიათ. მეორე ადაპტაციური ველი ძალიან დიდი ფართობის ჯირკვალზე გვხვდება, ვინაიდან მცენარის მიერ კანიფოლის წარმოქმნის ღირებულება დამტვერვისგან მიღებულ სარგებელს აღემატება.

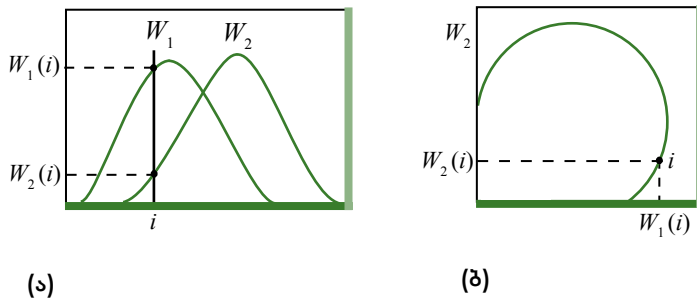
დრეიფი პოპულაციას ადაპტაციური პიკიდან ქვემოთ გადაადგილებს. პიკის ძვრა სელექციაზე გამოძახილის საშუალებითაც შეიძლება მოხდეს (პრაისი და სხვები 1993). ადაპტაციური ლანდშაფტის იდეა დღესდღეობით შეცვლილია და ადაპტაციური ლანდშაფტი სამგანზომილებიანის ნაცვლად მრავალგანზომილებიანი სივრცეა, მაშინ პიკის ძვრის ახსნა შედარებით მარტივია (გავრილესი 1997).

31.2. პოლიმორფიზმი შიქლაბა შენარჩუნებულ იქნას ევოლუციის მიერ ჰეტიროგენულ გარემოში

პოლიმორფიზმი არის პოპულაციაში ერთზე მეტი განსხვავებული გენოტიპის ან ფენოტიპის არსებობა. 60-იან წლებში, ბიოქიმიური მეთოდების დახმარებით, ადრე უცნობი გენეტიკური ცვლილებების უზარმაზარი რაოდენობა აღმოაჩინეს, ხოლო მანამდე თვლიდნენ, რომ პოლიმორფიზმი ჰეტეროზიგოტების უკეთესი ვარგისიანობის ანუ **ჰეტეროზისის** შედეგია. მაგალითად, ნამგლისებრუჯრედიანი ანემიის გამომწვევი რეცესიული ალელი ადამიანთა პოპულაციაში არსებობს, ვინაიდან ჰეტეროზიგოტები მალარიისადმი მდგრადია (ალისონი 1956, კავალი-სფორცა და ბოდმერი 1971). ბუზებზე და სხვა ორგანიზმებზე ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგად დადგინდა, რომ მუდმივ ლაბორატორულ პირობებში ამგვარი ჰეტეროზისი არ გვხვდება ანუ პოპულაციაში ორზე მეტი ფენოტიპი ან გენოტიპი ერთდროულად იშვიათად არსებობს. პოპულაციაში არსებული პოლიმორფიზმის შესწავლისას ყურადღება დროში ან სივრცეში ცვლად გარემოში მომხდარი ევოლუციის დინამიკას ეთმობა. კვლევა ცხადყოფს, რომ სხვადასხვა პირობებში პოლიმორფული თვისების სხვადასხვა ფორმების ვარგისიანობა იცვლება. სახელმძღვანელოს მოცემულ თავში რიჩარდ ლევენისის თეორიულ კვლევას შევხებით. ლევენისმა გენეტიკური პოლიმორფიზმის ახსნა ვერ შეძლო, მაგრამ მისმა მოსაზრებებმა ემპირიული მონაცემებით და ექსპერიმენტული შედეგებით დაწესებული საზღვრები გადალახეს და ევოლუციაში გარემოს არაერთგვაროვნების მნიშვნელობის შესახებ მსჯელობას საფუძველი ჩაუყარეს. ლევენისის კვლევას სიხშირეზე დამოკიდებული სელექციის ცნებამდე მიყვავართ და ამ საკითხს მომავალში შევხებით.

ვარგისიანობის სიმრავლეები

ა.ბ. და კუნჩას, თეოდოსიუს დობჟანსკის (1954) და რიჩარდ ლევენტინის (1958) აზრით, პოლიმორფიზმი მხოლოდ მაშინ არსებობს, როდესაც გარემოს სხვადასხვა ნაწილში ან სხვადასხვა დროს სხვადასხვა გენოტიპების სელექციური შერჩევა ხდება. ლევენისმა (1962) თეორია ჩამოაყალიბა, რომელიც მეცნიერებს არაერთგვაროვან გარემოში მომხდარი ევოლუციის შედეგების პროგნოზში ეხმარება.



ლევინის თეორიას საფუძვლად ვარგისიანობის სიმრავლის ანალიზი უდევს. **ვარგისიანობის სიმრავლე** ფენოტიპებს გრაფიკზე გამოსახავს, რომლის ღერძები ვარგისიანობის კომპონენტებია. მკვლევარი გრაფიკზე ვარგისიანობის კრიტერიუმს აწესებს და უდიდესი ვარგისიანობის მქონე ფენოტიპს განსაზღვრავს. ლევინმა სიმარტივისთვის ანალიზი ორ განსხვავებულ გარემოში (1 და 2) მობინადრე პოპულაციაზე ჩაატარა. 31.4ა სურათზე გამოსახულია პოპულაციებში მობინადრე ინდივიდების ვარგისიანობის გავრცელება ორ სხვადასხვა გარემოში. W სიმბოლო ევოლუციურ ეკოლოგიაში ვარგისიანობას აღნიშნავს. სურათზე ჩანს, რომ i ფენოტიპის ინდივიდი პირველ გარემოში უფრო ვარგისიანია [$W_1(i)$], ვიდრე მეორეში [$W_2(i)$]. როდესაც გრაფიკზე ყველა შესაძლო ფენოტიპი (31.4ა სურათის ჰორიზონტალური ღერძის ყველა წერტილი) პირველ (W_1) და მეორე (W_2) გარემოში არსებული ვარგისიანობის მიხედვით არის განლაგებული, მიღებული ფიგურა ვარგისიანობის სიმრავლეა (სურ. 31.4ბ). ჩვენ მხოლოდ ფიგურის პერიფერიასზე მდებარე ფენოტიპები გვინტერესებს, ვინაიდან ამ ფენოტიპებიდან ერთ-ერთის ვარგისიანობა ყველაზე უფრო მეტი იქნება. პერიფერიის რომელი წერტილი შეესაბამება უდიდეს ვარგისიანობას? თუ პირობები არ იცვლება და ინდივიდები მხოლოდ პირველი ან მეორე გარემოს ზემოქმედებას განიცდიან, მაშინ სელექციური ფენოტიპი ამ გარემოში ყველაზე უფრო ვარგისიანი იქნება.

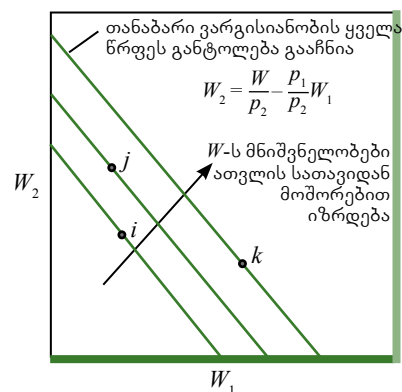
ლევინმა ყველაზე უფრო ვარგისიანი ფენოტიპის არაერთგვაროვან გარემოში განსაზღვრისთვის **ადაპტაციური ფუნქცია** შემოიტანა, რომელიც პირველი და მეორე გარემოს ყველა პირობებში არსებულ ვარგისიანობებს აერთიანებს და მისი დახმარებით არაერთგვაროვან გარემოში ფენოტიპის ჯამური ვარგისიანობა გამოითვლება. როდესაც გარემო სივრცეში იცვლება და ორგანიზმები i ტიპის გავრცელების არეალებს (p_i) სიხშირისადმი პირდაპირპროპორციულად ეხებიან, ფენოტიპის ჯამური ვარგისიანობა (W) გავრცელების თითოეულ არეალში არსებული ვარგისიანობების საშუალოა. მაშასადამე, $W = p_1 W_1 + p_2 W_2$.

სურ. 31.4. ა) ფენოტიპისა და ვარგისიანობის შორის დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი ორ სხვადასხვა გარემოში. (i) ფენოტიპის ვარგისიანობა ორივე გარემოში (W_1 და W_2) ნაჩვენებია. ბ) ვარგისიანობის სიმრავლე პირველ და მეორე გარემოში ყველა შესაძლო ფენოტიპის ვარგისიანობებს შორის დამოკიდებულებას ასახავს. სიმრავლის პერიმეტრზე მდებარე ყველა წერტილი ერთ (i) ფენოტიპს ასახავს, რომლის მდებარეობა გრაფიკზე მისი $W_1(i)$ და $W_2(i)$ ვარგისიანობების საშუალებით განისაზღვრება.

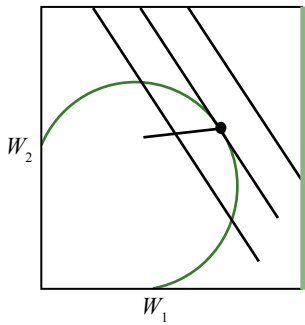
ამ გამოსახულების გარდაქმნა და W_2 -სთვის ამოხსნა მოგვცემს:

$$W_2 = \frac{W}{p_2} - \left(\frac{p_1}{p_2}\right) W_1,$$

მივიღეთ გრაფიკზე გამოსახული წრფის განტოლება, ხოლო გრაფიკის ღერძებია W_1 და W_2 (სურ. 31.5). ღერძები ვარგისიანობის სიმრავლეს განსაზღვრავენ. მიღებული განტოლება $-p_1/p_2$ დახრის მქონე წრფეთა ოჯახს განსაზღვრავს, ხოლო გრაფიკის ათვლის სათავიდან მანძილი W -ს მნიშვნელობაა და სწორედ ეს არის ჯამური ვარგისიანობა. თითოეული წრფე W_1 -ის და W_2 -ის კომბინაცია და ერთი და იგივე ჯამური ვარგისიანობის შედეგია. ლევინის თანაბარი ვარგისიანობის წრფეებს ადაპტაციურ ფუნქციებს უწოდებს. ვარგისიანობის სიმრავლეზე დადებული ადაპტაციური ფუნქციები უდიდესი ჯამური ვარგისიანობის მქონე ფენოტიპს განსაზღვრავს. ვარგისიანობის სიმრავლის პერიფერიის ამ წერტილს გრაფიკის ათვლის სათავიდან ყველაზე უფრო დაშორებული ადაპტაციური ფუნქცია ეხება და სწორედ ეს წერტილი ასახავს ყვე-



სურ. 31.5. ადაპტაციური ფუნქციები თანაბარი ვარგისიანობის (W) წრფეებია, რომელთა მდებარეობა გრაფიკზე პირველი და მეორე გარემოს ფარდობითი სიხშირეების საშუალებით განისაზღვრება. i , j და k წერტილების ვარგისიანობის მნიშვნელობები გრაფიკის ათვლის სათავიდან მოშორებით იზრდება და W -ს ზრდად მნიშვნელობებს ასახავს.

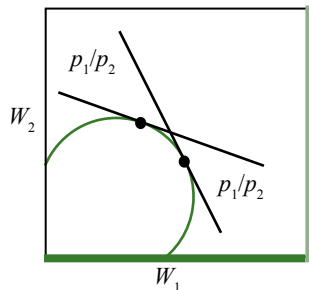


სურ. 31.6. ვარგისიანობის სიმრავლეზე ადაპტაციური ფუნქციების დადება ყველაზე უფრო ვარგისიან ფენოტიპს ავლენს, რომელსაც უდიდესი მნიშვნელობის ადაპტაციური ფუნქცია ეხება.

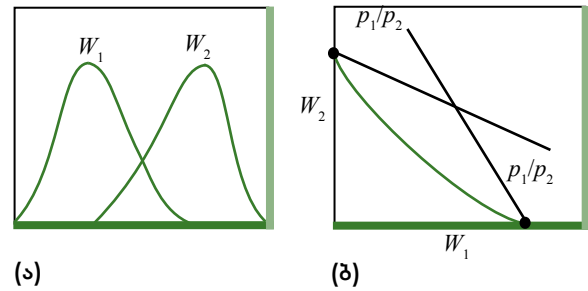
ლა შესაძლო ფენოტიპში W -ს უდიდეს მნიშვნელობას (სურ. 31.6). ადაპტაციური ფუნქცია ვარგისიანობის სიმრავლის მხებია.

გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიების შეფარდება იცვლება, ამიტომ ადაპტაციური ფუნქციის (p_1/p_2) დახრილობაც იცვლება და მხები ადაპტაციური ფუნქცია ვარგისიანობის სიმრავლეს სხვადასხვა წერტილებზე ეხება (სურ. 31.7). ლევისის მოსაზრებით, გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიებში სიხშირის გრადიენტის გასწვრივ სელექციური ფენოტიპების გრადიენტი მდებარეობს.

31.4, 31.6 და 31.7 სურათებზე გამოსახული ვარგისიანობის სიმრავლე საკმარისად მსგავს გავრცელების არეალებს ეფუძნება, სადაც ფენოტიპის ვარგისიანობა ერთმანეთისგან დიდად არ განსხვავდება. ლევისმა გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიებიც გამოიკვლია, რომლებზეც სელექციური პირობები ერთმანეთისგან განსხვავდება. ასეთ დროს ვარგისიანობის სიმრავლის ცენტრზე ჩარღმავება ჩნდება, რაც სელექციის განსხვავებული შედეგის დადგომას იწვევს (სურ. 31.8). ვარგისიანობის სიმრავლეზე დადებული წრფივი, ადაპტაციური ფუნქციები აჩვენებს, რომ ვარგისიანობის სიმრავლის პერიფერიის შიგნით ჩარღმავებული ნაწილის გასწვრივ განლაგებული



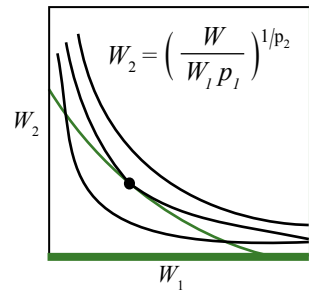
სურ. 31.7. როდესაც პირველი და მეორე გარემო პირობის სიხშირის შეცვლისას ადაპტაციური ფუნქციის დახრილობა იცვლება, ყველაზე უფრო ვარგისიანი ფენოტიპიც ცვლილებას განიცდის.



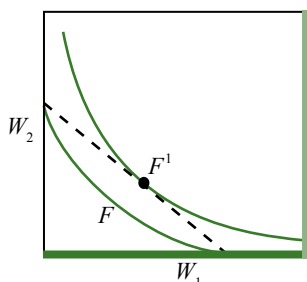
სურ. 31.8. თუ პირველი და მეორე გარემო პირობები ერთმანეთისგან მკვეთრად განსხვავდება (ა), ვარგისიანობის სიმრავლე ჩაზნექილია (ბ). გარემო პირობების სიხშირის ცვლილება ოპტიმალური ფენოტიპის ძვრას იწვევს, ვინაიდან შიგნით ჩაზნექილ გრაფიკზე მდებარე ფენოტიპებს უფრო ნაკლები ვარგისიანობა აქვთ, ვიდრე იმ ფენოტიპებს, რომლებიც გრაფიკის ბოლო წერტილებზე მდებარეობენ.

ფენოტიპების სელექცია შეუძლებელია. როდესაც გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიების ფარდობა იცვლება, მაქსიმალური ვარგისიანობის მქონე ფენოტიპი ვარგისიანობის სიმრავლის ერთი კიდიდან მეორეზე ხტება, ხოლო შუალედურ ადგილებს ტოვებს. თუ გავრცელების არეალები ერთმანეთისგან ძალიან განსხვავდება, მაშინ გავრცელების არეალში უპირატესობის მქონე შუალედური ფენოტიპები გავრცელების სხვა არეალში შესაფერისი არ იქნება. ლევისის კვლევის შედეგად გაჩნდა ძალიან საინტერესო პროგნოზი, რომლის მიხედვით, გავრცელების არეალის პატარა ტერიტორიების სიხშირის გრადიენტის გასწვრივ ფენოტიპის მკვეთრი ცვლილებაა მოსალოდნელი (იხ. ენდლერი 1977).

როდესაც გარემოდროებით იცვლება და გავრცელების არეალის ტიპები დროთა განმავლობაში გვხვდება, ადაპტაციური ფუნქციის გამოთვლა გეომეტრიული საშუალოთი უფრო მოსახერხებელია, ვიდრე არითმეტიკული საშუალოთი. ამ მოვლენის მიზეზი ის არის, რომ ვარგისიანობები თაობიდან თაობაზე ფენოტიპის გადასვლისას ინდივიდების რაოდენობის ფაქტორიული ნაზარდია. თუ პოპულაციის ზრდის ტემპი თაობათა განმავლობაში იცვლება, მაშინ პოპულაციის მოსალოდნელი ზომა პოპულაციის ზრდის ტემპების



სურ. 31.9. როდესაც გარემო თანმიმდევრულად იცვლება, ადაპტაციური ფუნქციები ჰიპერბოლა და უპირატესობას ვარგისიანობის ჩაზნექილი სიმრავლის შემთხვევაშიც შუალედურ ფენოტიპს ანიჭებს.



სურ. 31.10. ლევისის ვარგისიანობის განვრცობილი სიმრავლე (F) უკიდურესი ფენოტიპების სხვადასხვა პროპორციების გაერთიანება, რაც მეცნიერის აზრით, პოპულაციაში არსებულ პოლიმორფიზმს ხსნის.

ნამრავლისადმი პირდაპირპროპორციულია. აქედან გამომდინარე, დროებით ცვლად გარემოში ფენოტიპის საშუალო ვარგისიანობაა $W = W_1 p_1 W_2 p_2$, ხოლო ამ გამოსახულების გარდაქმნის შემდეგ ადაპტაციურ ფუნქციას მივიღებთ:

$$W_2 = \left(\frac{W}{W_1 p_1} \right)^{1/p_2},$$

მიღებული ფუნქცია ჰიპერბოლაა, ხოლო განტოლება გრაფიკულად 31.9 სურათზეა გამოსახული. ლევისმა ვარგისიანობის განვრცობილი სიმრავლის (F) არსებობაც დაადასტურა, რომელიც გარემოში არსებული ფენოტიპების ყველა შესაძლო გაერთიანებას მოიცავს (სურ. 31.10). მეცნიერის თანახმად, სელექცია გენოტიპთა იმ გაერთიანებას ირჩევს, რომელიც ვარგისიანობის განვრცობილ სიმრავლეზე გამოსახული, ჰიპერბოლური, ადაპტაციური ფუნქციის მხეებით არის წარმოდგენილი. ლევისის აზრით, მან პოპულაციაში პოლიმორფიზმის არსებობა ახსნა და გააკეთა პროგნოზი, რომლის თანახმად, დროებით არაერთგვაროვანი პირობების სიხშირის გრადიენტის გასწვრივ ორი ფენოტიპის სიხშირის გრადიენტი არსებობს.

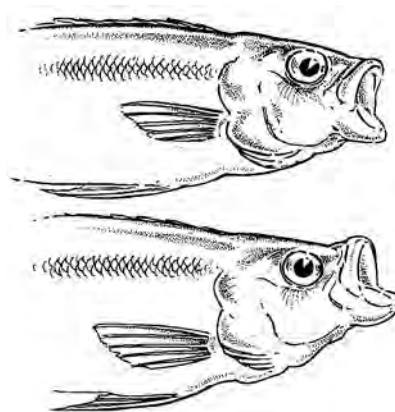
ლევისი თვლიდა, რომ დროებით ცვლად გარემოში ორი ფენოტიპის გაერთიანება მათი შემადგენელი ვარგისიანობების არითმეტიკურ საშუალოს ნიშნავს, მაგრამ ეს სწორი არ არის. სინამდვილეში, ფენოტიპების გაერთიანების „ვარგისიანობა“ (ანუ პოპულაციის ზრდის ტემპი) ფენოტიპების ვარგისიანობების გეომეტრიული საშუალოა. მაშასადამე, ლევისის ვარგისიანობის განვრცობილი სიმრავლე ბუნებაში არ არსებობს. ამ ცნების აბსურდულობა კიდევ უფრო კარგად ჩანს, როდესაც ვარგისიანობის სიმრავლე ერთი ღერძიდან მეორისკენ ჩაიზნევა. ლევისის თანახმად, ორი პირობიდან ერთ-ერთზე მორგებული ორი ფენოტიპის გაერთიანებას ალტერნატიული პირობისას ნულოვანი ვარგისიანობა გააჩნია და მაშასადამე, ჯამური ვარგისიანობაც ნულის ტოლია ანუ არც ერთ ფენოტიპს დროებით ცვლად გარემოში არსებობა არ შეუძლია. ასეთი შეცდომის დაშვების მიზეზი ლევისის მოდელში სელექციის მექანიკის გაუთვალისწინებლობა გახდა.

სიხშირეზე დამოკიდებული სელექცია

პოპულაციაში პოლიმორფიზმის შენარჩუნება **სიხშირეზე დამოკიდებული სელექციით** ხდება. დავუშვათ, პოლიმორფული პოპულაციის ორივე გენოტიპის ვარგისიანობა პოპულაციაში ამ გენოტიპის სიხშირეზე დამოკიდებული სხვა გენოტიპის მიმართ. ეს ნიშნავს, რომ მაგალითად A ფორმის ვარგისიანობა, B ფორმასთან შედარებით მისი მრავალრიცხოვნობის ზრდისას, იცვლება. A ფორმის სიხშირის ცვლილება სელექციაში მის უპირატესობას იწვევს. აქედან გამომდინარე, A ფორმის სელექცია სიხშირეზე დამოკიდებული. სიხშირეზე დამოკიდებული სელექცია შეიძლება იყოს დადებითი ან უარყოფითი. **სიხშირეზე დამოკიდებული უარყოფითი სელექცია** ნიშნავს, რომ თვისების ვარგისიანობა თვისების სიხშირის ზრდასთან ერთად მცირდება. სიხშირესთან ერთად ვარგისიანობის ზრდას **სიხშირეზე დამოკიდებული დადებითი სელექცია** ეწოდება.

აფრიკულ თევზ *cichlid*-ის შვიდი სახეობა სხვა თევზის ქერცლით იკვებება (იხ. თავი 1). ქერცლის მჭამელი თევზი მსხვერპლს (ანუ მასპინძელს, ვინაიდან შეტევის შემდეგ თევზი ცოცხალი რჩება) უკნიდან უახლოვდება და გვერდიდან ქერცლს აძრბს. ასეთ თევზებში საკმაოდ უცნაური პოლიმორფიზმი არსებობს - მათი პირი ასიმეტრიულია. ზოგიერთი თევზის პირი მარცხნისკენ იღება, ხოლო ზოგიერთის მარჯვნისკენ (სურ. 31.11). ინდივიდები, რომელთაც პირი მარჯვნისკენ ეღებათ, მსხვერპლს ყოველთვის მარცხენა გვერდიდან უტევენ და პირიქით (ჰორი 1993).

ტანგანიკის ტბაში მოზინადრე ერთ-ერთი ასეთი სახეობის, კერძოდ *Perissodus microlepis*-ის შესწავლამ აჩვენა, რომ პირის გაღების მიმართულება მენდელის მარტივი სისტემიდან გამომდინარეობს. მსხვერპლი სახეობები ქერცლის მჭამელი თევზისგან

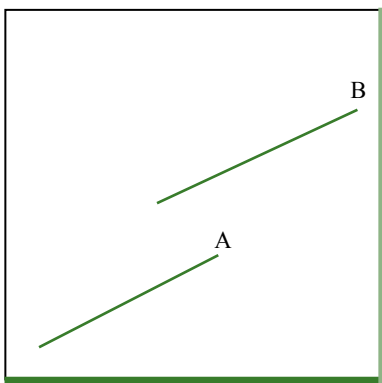


სურ. 31.11. ქერცლის მჭამელი თევზი *cichlid Perissodus microlepis* აფრიკაში, ტანგანიკის ტბაში ცხოვრობს. ზოგიერთი ინდივიდის პირი მარჯვნისკენ იღება (ზედა სურათი), ხოლო ზოგიერთის მარცხნისკენ (ქვედა სურათი). პირის მიმართულების პოლიმორფიზმი პოპულაციაში სიხშირეზე დამოკიდებული სელექციის შედეგია.

თავს აქტიურად იცავენ. როდესაც *P. microlepis*-ის ერთ-ერთი ვარიანტი (პირის გაღების მიმართულების თვალსაზრისით) უფრო მრავალრიცხოვანია, მსხვერპლი სახეობა სწორედ ამგვარი თევზისგან უფრო აქტიურად იცავს თავს. ჰორის (1993) აღმოჩენით, თავდაცვის მექანიზმი ქერცლის მჭამელი თევზის სიხშირეზე დამოკიდებული სელექციის შედეგია და თევზის პოპულაციაში პირის მიმართულების პოლიმორფიზმს იწვევს. როგორც მოგვიანებით ვნახავთ, სიხშირეზე დამოკიდებული სელექციის ცნება ცხოველების კვების სხვადასხვა მანერებს ან დანაწილების სტრატეგიებს შორის ბალანსის შესწავლისთვისაც სასარგებლოა.

31.3. ურთიერთობა ფენოტიპსა და გარემოს შორის ინდივიდუალური ორგანიზმების თვისებათა

როგორ განვასხვავოთ ერთმანეთისგან პოპულაციების ევოლუციური ადაპტაცია და ნორმალურ გარემო პირობებში ინდივიდების გამოძახილება? ინდივიდუალური გამოძახილი გენეტიკური არ არის, რადგან ინდივიდს გენეტიკური ნივთიერების ერთი სიმრავლე აქვს და სიცოცხლის განმავლობაში არ ეცვლება, თუმცა გარემოზე გამოძახილი გენეტიკური კონტროლის ქვეშ შეიძლება იყოს ანუ ბუნებრივი გადარჩევის შედეგად ევოლუციურად შეიცვალოს. ინდივიდის თითქმის ყველა თვისებაზე გარემო პირობები გარკვეულ ზეგავლენას ახდენს. ინდივიდის ფენოტიპსა და გარემოს შორის კავშირს რეაქციის ნორმა ეწოდება (სურ. 31.12). მე-6 თავში შესწავლილი გამოძახილების უმეტესობა რეაქციის ნორმის მაგალითია. მაგალითად, თქვენი სხეულის რეაქცია ტემპერატურის ცვლილებაზე ფენოტიპს, კერძოდ ტემპერატურის დარეგულირებასთან დაკავშირებულ ფიზიოლოგიურ

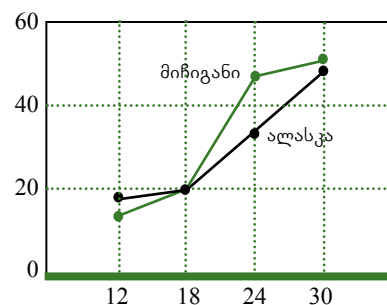


სურ. 31.12. ფენოტიპსა და გარემოს შორის დამოკიდებულებას რეაქციის ნორმა ეწოდება და ინდივიდუალური ორგანიზმის თვისებათა. ინდივიდების გამოძახილი გარემო პირობებში გენეტიკურად კონტროლდება და ევოლუციის შედეგად შეიძლება შეიცვალოს, როგორც ეს A სახეობის რეაქციის ნორმის B სახეობის რეაქციის ნორმისგან განსხვავებულობაში ჩანს.

პროცესებსა და გარემოს შორის კავშირის მაგალითია. ფენოტიპის გამოძახილებს გარემო პირობებზე **ფენოტიპური მოქნილობა** ეწოდება (შლიხტინგი 1986, ტრექსლერი და ტრევისი 1990ა, ბერიგანი და კოელა 1994, გომულკიევიჩი და კირკპატრიკი 1992, ჰიუსტონი და მაკნამარა 1992, კავეცი და სტერნსი 1993, შაინერი 1993, ვიკსი და მეფე 1996).

რეაქციის ზოგიერთი ნორმა სიცოცხლის პროცესებზე ფიზიკური გარემოს ზემოქმედების პირდაპირი შედეგია. სითბური ენერგია სიცოცხლის პროცესების უმეტესობას აჩქარებს, ამიტომ არ უნდა გაგვიკვირდეთ, როდესაც პეპელა *Papilio canadensis*-ის მუხლუხი მაღალ ტემპერატურაზე უფრო სწრაფად იზრდება. ამ სახეობის პეპლების ინდივიდები მიჩიგანსა და ალიასკაში ზრდის ტემპსა და ტემპერატურას შორის სხვადასხვანაირ დამოკიდებულებას ავლენენ, აქედან გამომდინარე, რეაქციის ნორმების შეცვლა ევოლუციის შედეგია. ალიასკის პოპულაციის წარმომადგენელი მატლი დაბალ ტემპერატურაზე უფრო სწრაფად იზრდება, ხოლო მიჩიგანის პოპულაციის წარმომადგენელი მაღალ ტემპერატურას ამჯობინებს. ამგვარი შედეგი მოსალოდნელიც არის, თუ ამ ტერიტორიებზე ზრდის სეზონის ტემპერატურულ არეალს გავითვალისწინებთ (აირესი და სკრიბერი 1994; სურ. 31.13).

პეპლის ზრდის ტემპიდან გამომდინარე, გენოტიპის და გარემოს ურთიერთქმედების შედეგად ფენოტიპური თვისებები განისაზღვრება. **გენოტიპსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედება** ნიშნავს, რომ რეაქციის ნორმის გადახრა გენოტიპებში განსხვავებულია. როდესაც რეაქციის ორი ნორმა იკვეთება, როგორც ეს არის პეპლების შემთხვევაში, თითოეული გენოტიპი (ან პოპულაცია) ერთ გარემოში უკეთესად მოქმედებს, ვიდრე მეორეში. გენეტიკურ ფაქტორებსა და გარემო ფაქტორებს შორის ურთიერთქმედება

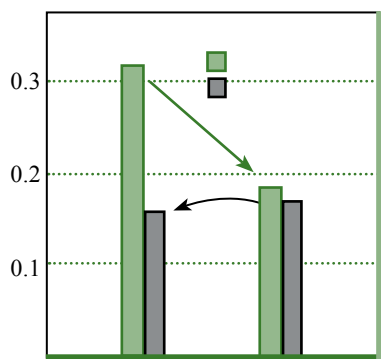


სურ. 31.13. პეპელა *Papilio canadensis*-ის მატლის მეოთხე სტადიის ზრდის ტემპის ტემპერატურაზე დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი. ორივე გრაფიკი პოპულაციის რეაქციის ნორმას ასახავს. მატლები ალიასკასა და მიჩიგანში გავრცელებული პეპლებიდან შეარჩიეს და ისინი ინდურ ალვის ხეზე (*Populus balsamifera*) ბინადრობენ. ალიასკური პეპლები ცივ ტემპერატურაზე მიჩიგანურ პეპლებზე სწრაფად იზრდებიან. თბილ ტემპერატურაზე საპირისპირო ხდება, თუმცა ორივე პოპულაცია ტემპერატურის ზრდასთან ერთად უფრო სწრაფად იზრდება. მიღებული შედეგები გენოტიპსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედებისას ტიპურია.

სახეობის მოქმედებაზე ზეგავლენას ახდენს და ეს მოვლენა სპეციალიზაციის ევოლუციის საფუძველია. როდესაც ორი პოპულაცია სხვადასხვა გარემოში ბინადრობს, გენოტიპსა და გარემოს შორის ურთიერთქმედება თითოეულ პოპულაციაში სხვადასხვა გენოტიპის დომინანტურობას იწვევს. აქედან გამომდინარე, პოპულაციები ერთმანეთისგან განსხვავებული ხდება და მათი რეაქციის ნორმებიც განსხვავებულია. რეაქციის ნორმები ინდივიდუალურ ორგანიზმებს გარკვეულ გარემო პირობებში უკეთესად ცხოვრების საშუალებას აძლევს.

პოპულაციებს შორის განსხვავება ევოლუციური დიფერენციაციის ან სხვადასხვა გარემო პირობებზე ინდივიდების ფენოტიპური გამოძახილების შედეგია და ამის დამტკიცება **გადასახლების ექსპერიმენტებით** შეიძლება. გადასახლების კვლევისას, ბუნებრივ გარემოში მოხინაძრე ინდივიდების ფენოტიპებს სხვა გარემოში გადასახლებული ინდივიდების ფენოტიპებს ადარებენ. გადასახლება ერთი გარემოდან მეორეში ინდივიდების გადაადგილებას ნიშნავს. მეცნიერები უშვებენ, რომ თვისებები გენეტიკურად განისაზღვრება, როდესაც ბუნებრივი და გადასახლებული ინდივიდების ფენოტიპური მნიშვნელობები ორივე გარემოში ერთი და იგივეა. როდესაც თვისების მიშვნელობა ინდივიდის ცხოვრების ადგილს (გარემოს) ასახავს და არა ცხოვრების ადრეულ ადგილს (გენოტიპს), მაშინ ექსპერიმენტების შედეგები, პოპულაციებს შორის განსხვავებულობის გამო, ფენოტიპურ მოქნილობასთან შესაბამისობაშია. რა თქმა უნდა, შუალედური შედეგების მიღება შესაძლებელია და ასეთ დროს ვასკენით, რომ რეაქციის ნორმა ევოლუციური ცვლილების შედეგია.

გადასახლების ერთ-ერთი ექსპერიმენტის ჩატარებისას, *fence lizards*-ებს (*Sceloporus undulatus*) ნიუ ჯერსისა და ნებრასკას შორის ადგილები შეუცვალეს



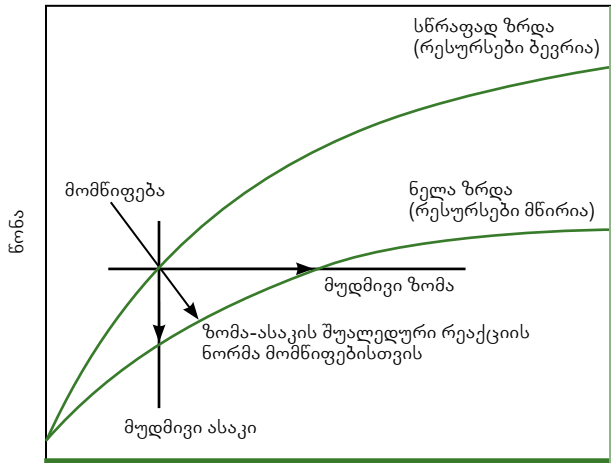
სურ. 31.14. ახალგაზრდა *fence lizards*-ების (*Sceloporus undulatus*) ზრდის ტემპი, როდესაც ნებრასკაში და ნიუ ჯერსიში მცხოვრებ პოპულაციებს გადასახლების ექსპერიმენტის ჩატარებისას ადგილები შეუცვალეს. ისრებით გადასახლებული პოპულაციებია ნაჩვენები.

(ნივიაროვსკი და როსენბურგი 1993). გადასახლება ზრდის ტემპზე ზეგავლენა მოახდინა და როგორც გენეტიკური განსაზღვრულობა, ასევე ფენოტიპური მოქნილობა გამოავლინა (სურ. 31.14). ნებრასკული ხვლიკების ზრდის ტემპი ბუნებრივ გარემოში ნიუ ჯერსული ხვლიკების ზრდის ტემპს ორჯერ აღემატება, მაგრამ ნიუ ჯერსიში გადასახლების შემდეგ მათი ზრდის ზემოთი თითქმის ნახევრდება. ნიუ ჯერსული ხვლიკები ნებრასკაში უფრო სწრაფად არ იზრდებიან. მიღებული შედეგები გვაძლევს დასკვნის საშუალებას, რომ ნიუ ჯერსიში ზრდისთვის საჭირო რესურსები ნებრასკაზე ნაკლებია და ნიუ ჯერსიში გადასახლებული ნებრასკული ხვლიკები ზრდის ბუნებრივი ტემპის განვითარებისთვის საჭირო რესურსებს სწრაფად ვერ აგროვებენ. ცხადია, ნიუ ჯერსულ ხვლიკებს გენეტიკურად რეგულირებადი ზრდის ტემპი აქვთ და ეს ტემპი რესურსების დაბალი დონისთვის არის გათვალისწინებული. მათ რესურსების მაღალ დონეზე ზრდის ტემპის შეცვლა არ შეუძლიათ.

ნიუ ჯერსიში გადასახლებული ნებრასკული ხვლიკების ზრდის შენელებული ტემპი ადაპტაციის შედეგია თუ უბრალოდ შემცირებული რესურსების? თუ ფენოტიპური მოქნილობა ადაპტაციურია, მაშინ ორგანიზმის ფორმის ან ფუნქციის ცვლილება ვარგისიანობაზე გარემოს უარყოფით ზეგავლენას შეამცირებს. სკიუმ (1991) მარტივი ექსპერიმენტის დახმარებით ადაპტაციურ და არაადაპტაციურ ფენოტიპურ მოქნილობას შორის განსხვავება აღმოაჩინა. მეცნიერმა იაპონური მწყრის ბარტყებს და ევროპულ შოშიებს საკვების მიწოდება 10 და 3 დღის განმავლობაში შეუმცირა და მუდმივი წონის შენარჩუნებისთვის საჭირო რაოდენობაზე დაიყვანა. ამგვარი ექსპერიმენტი სწრაფად ზრდის პერიოდში საკვების ცუდად მიწოდების ზეგავლენას ასახავს.

ორივე სახეობის ბარტყმა სხეულის წონის შეძენა ვერ შეძლო, თუმცა ზრდისა და განვითარების თვალსაზრისით საჭმლის შემცირებაზე გამოძახილი განსხვავებული აღმოჩნდა. მწყერის ბარტყების სხეულის ტემპერატურა და ნივთიერებათა ცვლის ტემპი სწრაფად შემცირდა (ანუ ენერგიის დაზოგვა მოხდა). მათმა ბუმბულმა და კიდურებმა, კერძოდ ფეხებისა და ფრთების მოგრძო ძვლებმა, ზრდა მომენტალურად შეწყვიტა. საბოლოო ჯამში, მწყრის ბარტყებმა განვითარება შეწყვიტეს და ექსპერიმენტის დასაწყისში არსებულ ფიზიოლოგიურ ასაკში დარჩნენ. როდესაც საკვების ნორმალური მიწოდება განახლდა, მწყერის ბარტყმა ნორმალურად დაიწყო განვითარება და ჩვეულებრივი ზომის გახდა.

შოშიების მოქმედება სრულიად განსხვავებული აღმოჩნდა. მათი ნივთიერებათა ცვლა და სხეულის ტემპერატურა შენარჩუნდა, ხოლო ძვლებმა და ბუმბულებმა შინაგანი ორგანოების ხარჯზე ზრდა განაგრძეს. საბოლოო ჯამში, შოშიების ბარტყების ფიზიოლოგიური ასაკი ქრონოლოგიურ ასაკს არ ჩამორჩენია, თუმცა ბარტყები გამოუკვებავნი დარჩნ-



სურ. 31.15. ასაკსა და მომწიფების ზომას ან გადასვლას შორის დამოკიდებულების შესაძლო გრაფიკები, როდესაც ზრდის ტემპები ერთმანეთისგან განსხვავდება. ინდივიდები მუდმივ ასაკში, მუდმივ ზომაზე ან რაიმე შუალედურ ეტაპზე შეიძლება მომწიფდნენ.

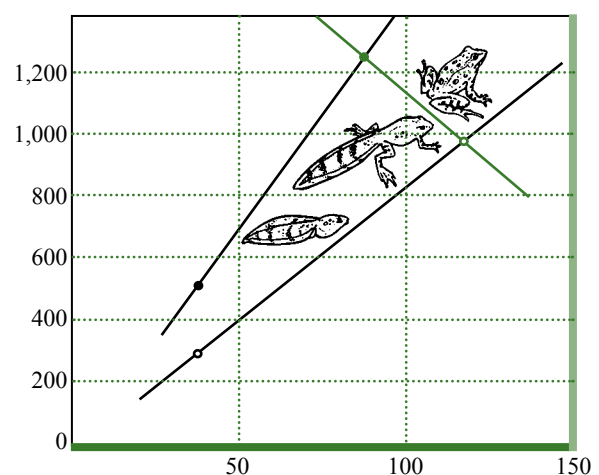
ნენ. საჭმელზე შეზღუდვის მოხსნის შემდეგ ზრდის ტემპი ძალიან გაიზარდა, თუმცა ბარტყები ნორმალური ზომის არ გახდნენ. ცუდად გამოკვებილი შოშიების ძვლები და ბუმბული ნორმალურად გამოკვებილ მეგობრებთან შედარებით ნაკლები ზომის იყო.

შოშიების და მწყერების ისტორია მიუთითებს, რომ ორგანიზმები საკუთარ ზრდის ტემპს ნაკლებად აკონტროლებენ, მაგრამ მათი სასიცოცხლო ციკლის სხვა ასპექტები ზრდის შედეგად იცვლება. ორგანიზმთა მრავალი სახეობა ზრდის განმავლობაში მკვეთრად იცვლება. მატილიდან სახეობის მოზრდილ წარმომადგენელზე გადასვლა და სქესობრივი მომწიფება ცვლილების ყველაზე უფრო აშკარა მაგალითებია. განვითარების ოპტიმალური დრო რესურსებსა და ბუნებრივ მტრებზე დამოკიდებული, ხოლო საკვების მიწოდების, ტემპერატურის და სხვა გარემო ფაქტორების შედეგად ზრდის ტემპი რთულად იცვლება.

31.15 სურათზე გამოსახულია საკვების მიწოდების ორ დონეზე ზრდის ორი გრაფიკი. დავუშვათ, კარგი კვებისა და სწრაფად ზრდისას მომწიფებული ინდივიდი გარკვეული წონისა და ასაკისაა. ცუდად გამოკვებილი ინდივიდები, ცხადია, იგივე ასაკში იგივე წონისანი არ იქნებიან და მაშასადამე, მომწიფების განსხვავებული დრო აქვთ. ცვალებად გარემო პირობებში ინდივიდი ორი მთავარი წესის ან რაიმე შუალედური წესის მიხედვით მწიფდება. პირველი წესის თანახმად, ინდივიდი გარკვეული, წინასწარ განსაზღვრული წონის შეძენისას მწიფდება. ცუდი კვებისას მომწიფებას მეტი დრო სჭირდება და გამრავლებამდე რისკის პერიოდიც უფრო ხანგრძლივია. მეორე წესის თანახმად, იდინივიდი გარკვეულ, წინასწარ განსაზღვრულ ასაკში მწიფდება. ცუდი კვებისას მომწიფებული ინდივიდი უფრო პატარა ზომისაა და გამრავლების ტემპიც უფრო ნელია. მომწიფების ოპტიმალური დრო სადღაც შუაშია და ახალგაზრდა ინდივიდის სიკვდილიანობის რისკზე (მაღალი რისკისას მომწიფება უფრო ადრე ხდება და ინდივიდის ზომა პატარაა) და ნაყოფიერება-

სა და მომწიფებული ინდივიდის ზომას შორის დამოკიდებულების გრაფიკის გადახრაზეა დამოკიდებული (დიდი მნიშვნელობებისას მომწიფება უფრო ნელა ხდება და ინდივიდი დიდი ზომისაა, ვინაიდან ნაყოფიერების საფასური უფრო მაღალია).

თავკომბალები კარგი და ცუდი კვების პირობებში სხვადასხვა ტემპით იზრდებიან და ეს მოლოსადნელიცაა. ცუდად გამოკვებილი თავკომბალები შედარებით პატარა ზომის ბაყაყები უფრო დიდ ასაკში ხდებიან, ხოლო კარგად გამოკვებილი თავკომბალების შემთხვევაში პირიქით ხდება (სურ. 31.16). მიღებული შედეგების საფუძველზე შეგვიძლია თეორიულად დავასკვნათ, რომ გადასვლის დრო ასაკსა და ზომაზეა



სურ. 31.16. ბაყაყების მომწიფების ასაკსა და ზომას შორის დამოკიდებულების გრაფიკები კარგი და ცუდი კვებისას. მომწიფების რეაქციის ნორმა (მწვანე ხაზი) მუდმივი ზომისა და მუდმივი ასაკის ექსტრემუმებს შორის მდებარეობს. წრეები თავკომბალების წონას 40 დღის შემდეგ და მომწიფების პერიოდში ასახავს. მათი გამოყენებით ზრდის ტემპებს (შავი ხაზები) შორის დამოკიდებულება დგინდება.

დამოკიდებული. ცუდი კვება ბაყაყის განვითარებას აფერხებს, მაგრამ არ აჩერებს, როგორც ეს იაპონური მწყერის შემთხვევაში გვეჩვენება. ასაკსა და ზომას შორის დამოკიდებულება სხვადასხვა კვების რეაქციის ნორმაა. ამგვარი სტრუქტურის ზოგადობის დამამტკიცებელი აშშ-სა და სხვა განვითარებულ ქვეყნებში ქალების მომნიშვნის მსგავსი რეაქციის ნორმაა. განვითარებულ ქვეყნებში ქალები ბევრად უკეთესად იკვებებიან, ვიდრე მაგალითად ერთი საუკუნის წინ. მე-20 საუკუნის დასაწყისიდან მოყოლებული, წონასა და ასაკს შორის დამოკიდებულება შეიცვალა, ახალგაზრდა ქალების მომნიშვნის ასაკი დაახლოებით 4 წლით შემცირდა, ხოლო წონა დაახლოებით 2 კილოგრამით გაიზარდა.

31.4. ოპტიმალური კვების თეორია მიმართულია რესურსებსა და საბინადრო გარემოს შორის არჩევის პრინციპ- ლემისკენ

როდესაც მტაცებელი საკვებს გავრცელების არეალში ეძებს, ის პოტენციურ მსხვერპლს მუდმივად აწყდება. მტაცებელს მსხვერპლთან შეხვედრისას მისი დადგენა და შეჭმა შეუძლია, რაც დროს და ენერგიას მოითხოვს. მტაცებელს ასევე შეუძლია, მსხვერპლს თავი დაანებოს და ძებნა განაგრძოს. ორივე არჩევანს თავისი უპირატესობა და ნაკლი გააჩნია. ცხადია, ცხოველები აკეთებენ არჩევანს, რომელიც მინიმალური დანაკარგით მაქსიმალური სარგებელის მიღებას გულისხმობს ანუ ცხოველებმა მაქსიმალურად დიდი რაოდენობის საკვები უნდა მიიღონ დახარჯული ენერგიის პირობებში. ეკოლოგიური თეორია დანაკარგსა და სარგებელს მიმოიხილავს და თეორიის ამ ნაწილს **ოპტიმალურობის თეორია** ეწოდება. **ოპტიმალური კვების თეორიის** თანახმად, ბუნებრივი გადარჩევა ცხოველთა კვების უნარებს აყალიბებს, რათა მათი ვარგისიანობა მაქსიმალური გახდეს (სტივენსი და კრებსი 1986, მენგელი და კლარკი 1988, კრებსი და კაცელნიკი 1991, ბალმერი 1994). ვარგისიანობა პირდაპირ არ იზომება და ჩვეულებრივ რაიმე სუროგატული სიდიდის, მაგალითად ენერგიის მიღების საშუალო ტემპის გამოთვლა ხდება.

ოპტიმალურობის მოდელის ელემენტები

ოპტიმალურობის მოდელი ეფუძნება მოსაზრებას, რომლის თანახმად, ცხოველები იღებენ გადაწყვეტილებებს და მათი მოქმედება ვარგისიანობის მაქსიმალიზაციისკენ არის მიმართული. ეკოლოგების აზრით, ცხოველები კვებისას არჩევანს შეგნებულად არ აკეთებენ. ისინი ირჩევენ მსხვერპლის რაიმე სახეობას და მათი არჩევანი წარსულის გამოცდილებას, ფიზიოლოგიურ მდგომარეობას, მსხვერპლის დაჭერისა და შენარჩუნების მორფოლოგიურ შესაძლებლობას არ ეფუძნება.

ოპტიმალურობის მოდელში სამი ძირითადი ელემენტი შედის და ესენია: ღირებულება, შეზღუდვები და გადაწყვეტილების ცვლადი (კრებსი და კაცელნიკი 1991). ბიზნესის სამყაროში მინიმალური დანახარჯით მაქსიმალური სარგებელი უნდა მიიღოთ, ხოლო სარგებელი ამერიკული დოლარებით, გერმანული მარკებით, იაპონური იენებით და ა.შ. იზომება. მკვება-ვი ცხოველის ღირებულება მისი ენერგიაა, რომელიც სხვადასხვა მოქმედებაზე დახარჯული დროის საშუალებით შეიძლება გამოითვალოს. სიკვდილის რისკი ასევე მნიშვნელოვანი ღირებულებაა. ცხოველები გარემოსა და მათი მორფოლოგიური თუ ფიზიოლოგიური შეზღუდვების პირობებში იკვებებიან. მსხვერპლი სახეობების ხელმისაწვდომობა და გაქცევის უნარი გარემო ფაქტორებია და ისინი მსხვერპლის მოძებნის, დატყვევების და მოხმარების დროს ზღუდავს. მტაცებლის კვების ორგანოების ზომა მსხვერპლის ზომასთან შედარებით კვების მორფოლოგიური შეზღუდვის მაგალითია.

ცხოველები სტრუქტურისა და გარემოს მიერ დაწესებული შეზღუდვების პირობებში იკვებებიან და მათი არჩევანი ღირებულების ოპტიმიზაციას ემსახურება. გადაწყვეტილების მიღება ანალიტიკურ მოდელში უნდა გავაერთიანოთ, რომლის საშუალებით კვების შესახებ ჰიპოთეზების მიღება შესაძლებელი გახდება. მოდელის აგებამდე **გადაწყვეტილების ცვლადი** ნათლად უნდა განისაზღვროს ანუ ჩვენ უნდა ვიცოდეთ კვების მოდელში ნებისმიერ დროს რა წყდება. გადაწყვეტილების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ცვლადია მსხვერპლის შეჭმა-არშეჭმის შესახებ მიღებული გადაწყვეტილება. კიდევ ერთი მნიშვნელოვანი ცვლადი კვების იგივე ტერიტორიაზე გაგრძელების ან სხვა ტერიტორიაზე გადასვლის შესახებ მიღებული გადაწყვეტილებაა.

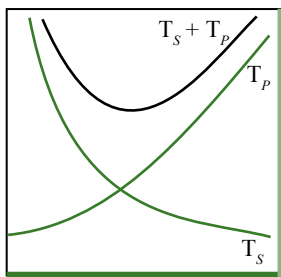
ოპტიმალურობის მოდელის კრიტიკა

ზოგიერთი მეცნიერი ოპტიმალურობის მოდელს აკრიტიკებს (კრებსი და კაცელნიკი 1991). კრიტიკის ნაწილი საკმაოდ მწვავეა და კარგად ჩანს, მაგალითად პირსის და ოლასონის (1987) წერილში „რვა მიზეზი, რის გამოც ოპტიმალური კვების თეორია დროის ფუჭი ფლანგვაა“. კრიტიკის გამომწვევი მიზეზი ის არის, რომ ოპტიმალური კვების თეორია ადაპტაციურ პროგრამას ეფუძნება, რომლის თანახმად, ბუნებრივი გადარჩევა სარგებელი-დანაკარგის ოპტიმალური შეფარდების მქონე ფენოტიპებს გვაძლევს (გოულდი და ლევონტინი 1979) (იხ. თავი 30). გარდა ამისა, ეჭვქვეშ დგას, ასახავს თუ არა ოპტიმალურობის მოდელი ადეკვატურად ბუნებრივ სამყაროში ცხოველთა ქცევებს (გრეი 1987). კარგად მოფიქრებული კვლევების დახმარებით მოქმედების ევოლუციის გააზრება თეორიულ კვლევებზე უფრო სწრაფად ხდება, ხოლო კრიტიკული აზრების შესუსტება ანალიტიკურ მოდელშია შესაძლებელია.

ანალიტიკური მოდელების დახმარებით გაკეთებული პროგნოზები ხშირად ბიოლოგიურად არარეალურ შეზღუდვებს ეფუძნება. მიუხედავად ამისა, მე-2 თავში უკვე ვთქვით, რომ ანალიტიკური მოდელების დანიშნულება ბუნებრივი პროცესის ფორმისა თუ სტრუქტურის გამოსახვა და ექსპერიმენტისთვის ზოგადი ჰიპოთეზების შემუშავებაა და არა პროცესის დეტალებში ჩარღმავება. ოპტიმალური კვების თეორია ცხოველთა მოქმედების გააზრებისთვის ძალიან ღირებული საშუალებაა.

31.5. მტაცებლას შეუქლიათ, მოახდინონ განსხვავებული სახის მსხვერპლის ოპტიმიზაცია რაციონში

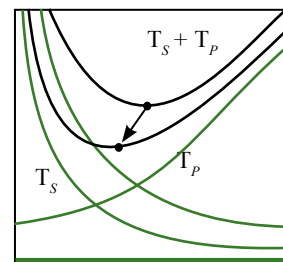
ცხოველი კვებისას დროს ანაწილებს და ენერგიას მაქსიმალურად იღებს. ამ პროცესის გამოსახვა ოპტიმალური კვების **მსხვერპლის მოდელის** საშუალებით ხდება. მსხვერპლის მოდელში გადანყვებილების ცვლადი მსხვერპლის შეჭმის ან არშეჭმის შესახებ მიღებული გადანყვებილებაა. მიღებული ენერგიის ოპტიმიზაცია **კვების მოცულობით** ხდება. კვების მოცულობა კვების რაციონში შემავალი მსხვერპლი სახეობების რაოდენობაა. თუ ყველა მსხვერპლს თანაბარი კვებითი ღირებულება გააჩნია, მაშინ მრავალრიცხოვნობა და მტაცებლობისგან გაქცევის უნარი მსხვერპლი სახეობების განსხვავებისთვის გამოიყენება. მტაცებლისთვის მრავალრიცხოვანი ან გაქცევის კარგი უნარის მქონე მსხვერპლი ნაკლებად ღირებულია, ვინაიდან მისი მოპოვება უფრო დიდ დანახარჯს მოითხოვს. მსხვერპლის ძებნისა და დადევნებისთვის საჭირო დრო დანახარჯია, ვინაიდან ეს დრო ჭამაზე არ მიდის. მტაცებელს კვებისთვის სასრული რაოდენობის დრო აქვს. რა განსაზღვრავს ასეთ პირობებში შესაძლებელი მსხვერპლი სახეობის რაოდენობას? მაკარტურმა და პიანკამ (1966) ამ შეკითხვაზე პასუხის გასაცემად მტაცებლის ქცევის მარტივი, გრაფიკული მოდელი ააგეს.



სურ. 31.17. მტაცებლის მიერ კვების მოცულობის ოპტიმიზაციის გრაფიკული მოდელი. ძებნის დრო (T_s) და დადევნება-დაუფლების დრო (T_p) დრო კვების მოცულობის ფუნქციის სახით არის გამოსახული. დროების ჯამი ($T_s + T_p$) მსხვერპლის მოხმარების ტემპისადმი უკუპროპორციულია. აქედან გამომდინარე, კვების ოპტიმალური მოცულობა ($T_s + T_p$) გრაფიკის მინიმუმს შეესაბამება.

მკითხველმა შეიძლება იფიქროს, რომ მტაცებლისთვის საუკეთესო სტრატეგია გზად შეხვედრილი ყველაწარი მსხვერპლის შეჭმა იქნება და კვების მოცულობის გაზრდა მტაცებლისთვის სასარგებლოა. მიუხედავად ამისა, კვების რაციონში ახალი სახეობის მსხვერპლის შესვლა მსხვერპლის მოხმარების ტემპზე დადებითად ან უარყოფითად შეიძლება აისახოს. კვების გაფართოებული რაციონი მტაცებელს უფრო დიდი რაოდენობის პოტენციურ მსხვერპლთან ახვედრებს და ამიტომ მსხვერპლის მოხმარება შეიძლება გაიზარდოს. მსხვერპლი სახეობები ერთმანეთისგან მრავალრიცხოვნობის და მტაცებლობისგან გაქცევისთვისების მიხედვით განიწრევა. როდესაც კვების რაციონში მეტი სახეობის მსხვერპლი შედის, დადევნების, დატყევებისა და მოხმარებისთვის საჭირო საშუალო დრო იზრდება, თუ მტაცებელი მსხვერპლს ხარისხის მიხედვით არჩევს.

მაკარტურის და პიანკას მოდელში (სურ. 31.17) ერთი ინდივიდის ძებნის საშუალო დროის (T_s) და დევნისა თუ დაჭერის საშუალო დროის (T_p) კვების მოცულობაზე დამოკიდებულების ფუნქციებია გამოსახული, როდესაც მსხვერპლი სახეობები შესაფერისობის მიხედვით არის დალაგებული. კვების ოპტიმალური მოცულობა ძებნისა და დევნის დროების უმცირესი ჯამის ($T_s + T_p$) პირობებში გვხვდება. მტაცებლის მიერ ძებნისა და დევნაზე დახარჯული დრო ღირებულებაა, ხოლო ოპტიმიზაცია ღირებულების მინიმუმამდე დაყვანას ნიშნავს. ძებნის დროის გრაფიკის დახრილობა კვების მოცულობის ზრდასთან ერთად ნაკლებად ციცაბო ხდება, ვინაიდან თითოეული ახალი მსხვერპლი სახეობა მთლიან კვებას პროპორციულად ემატება. დევნის დროის გრაფიკის დახრილობა მსხვერპლის შესაფერისობის შემცირებასთან ერთად იზრდება, ხოლო დატყევებისა და დაუფლების დრო სწრაფად მატულობს. T_s და T_p გრაფიკების ფორმიდან გამომდინარე, მათი ჯამი U -ს ფორმის გრაფიკს გვაძლევს, რომლის უდაბლესი წერტილი კვების ოპტიმალური მოცულობას განსაზღვრავს.



სურ. 31.18. როდესაც მსხვერპლის მისაწვდომობა გავრცელების არეალის პროდუქტიულობის ზრდის ან კონკურენციის შემცირების შედეგად იზრდება, ძებნის დრო (T_s) მცირდება, ხოლო კვების ოპტიმალური მოცულობა ვიწროვდება.

მსხვერპლის მრავალრიცხოვნობის ცვლილება, რაც გავრცელების არეალის პროდუქტიულობის ან კონკურენციაში მყოფი სახეობების რაოდენობით არის გამოწვეული, ძეგნის დროს ცვლის, თუმცა დადევნებისა და დაუფლების დროზე ზეგავლენას არ ახდენს. მაშასადამე, მხოლოდ მსხვერპლის რაოდენობა იცვლება და არა ხარისხი. როდესაც პროდუქტიულობა იზრდება, T_s გრაფიკი მცირდება და კვების ოპტიმალური მოცულობა მარცხნისკენ გადაადგილდება. კონკურენციის ზრდისას მსხვერპლი უფრო იშვიათი ხდება და T_s გრაფიკი იზრდება, რაც კვების ოპტიმალურ მოცულობას მარჯვნისკენ გადაადგილებს (სურ. 31.18).

როგორ ახდენს ზეგავლენას მსხვერპლის მრავალფეროვნება კვების მოცულობაზე? როდესაც პოტენციური მსხვერპლი სახეობების რაოდენობა მათი მრავალფეროვნების ან ჯამური მრავალრიცხოვნობის გაზრდის გარეშე იზრდება, T_s გრაფიკიც იზრდება, ვინაიდან თითოეული სახეობა უფრო ნაკლებად მრავალრიცხოვანი ხდება, ხოლო T_p გრაფიკი მცირდება, რადგან იოლად დასაჭერი მსხვერპლი სახეობების რაოდენობა იზრდება და კვების ოპტიმალური მოცულობა მარჯვნისკენ ინაცვლებს. კვების რაციონი მსხვერპლის უფრო მეტ სახეობას შეიცავს, მაგრამ შეჭმული მსხვერპლის პროპორციული რაოდენობა და მრავალფეროვნება არ იცვლება. როდესაც მსხვერპლი სახეობების მრავალფეროვნება იზრდება, მხოლოდ ძეგნის დროის გრაფიკი იზრდება (თითოეული მსხვერპლი სახეობა ნაკლებად მრავალრიცხოვანი ხდება), კვების მოცულობა ოდნავ იზრდება, თუმცა შეჭმული მსხვერპლის პროპორციული რაოდენობა და მსხვერპლის დატყვევების ტემპი მცირდება. გაზრდილი პროდუქცია კვების სპეციალიზაციას და მსხვერპლის მოხმარების გაზრდას იწვევს. გაზრდილი კონკურენცია შემცირებულ პროდუქციას ნიშნავს და მისი შედეგი ზემოთ მოყვანილის საპირისპიროა. მსხვერპლი სახეობების გაზრდილი მრავალფეროვნება კვების ნიშას აფართოვებს, ხოლო მსხვერპლის მოხმარების ტემპს ამცირებს. ყველაფერი დანარჩენი უცვლელია.

31.6. ოპტიმალური საკვების მოპოვების „კლასიკური“ მოდელი მოიცავს შატაჰის მაჩვენებლებისა და ინდივიდუალური მსხვერპლის მომგებანობის კონცეფციას

მტაცებლებისა და პარაზიტოიდების არჩევანის ოპტიმიზაცია რამდენიმე მეცნიერმა თეორიულად გამოიკვლია (შონერი 1969ა, 1971, რეპორტი 1971, კოდი 1974, ორიანსი და პირსონი 1979, ტაუნშენდი და ჰიუზი 1981, სიპი 1984, ჩარნოვი და სტივენსი 1988, კრებსი და კაცელნიკი 1991; ზოგადი მიდგომისთვის იხ. სტივენსი და კრებსი 1986; კვების შესახებ სტატიებისთვის იხ. კემილი და სხვები 1987). ყველა კვლევა მაკარტუ-

რის და პიანკას (1966) პროგნოზს ეთანხმება, რომლის თანახმად, რესურსების წარმოების ზრდა კვების გაზრდილ სპეციალიზაციას ხელს უწყობს. ოპტიმალური კვება მათემატიკურად მსხვერპლის არჩევის „კლასიკური“ მოდელით ხასიათდება. კრებსმა და დევისმა (1987) სიმარტივისთვის ორი ტიპის მსხვერპლზე (1 და 2) მონადირე მტაცებელი განიხილეს. მსხვერპლს ახასიათებს შეხვედრის ტემპი (λ), ჯილდო (E), დაუფლების დრო (h) და სარგებლიანობა (E/h). მტაცებელი მანამდე ეძებს, ვიდრე პირველ მსხვერპლს (i) შეხვდება. შემდეგ ის მსხვერპლს დაედევნება, იმორჩილებს და მოიხმარს, ხოლო დაუფლების დროა h_i . მტაცებელს დაუფლების პერიოდის განმავლობაში ძებნა არ შეუძლია და ამიტომ ნებისმიერ სხვა მსხვერპლს გამოტოვებს. მტაცებელი i მსხვერპლის მოხმარების შემდეგ ძიებას ახლიდან იწყებს.

როდესაც მტაცებელი ორი ტიპის მსხვერპლს ეძებს, მსხვერპლის შეხვედრის ტემპი ორივე ტიპის მსხვერპლის შეხვედრის დროების ჯამია ($\lambda_1 + \lambda_2$). T_s დროის განმავლობაში ძეგნის ინტეგრალებში შეხვედრილი მსხვერპლის მთლიანი რაოდენობაა $T_s(\lambda_1 + \lambda_2)$, ხოლო მსხვერპლიდან მიღებული მოსალოდნელი ჯილდოა:

$$E = T_s(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2)$$

ძეგნის T_s დროსთან დაკავშირებული დაუფლების დროა $T_s(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2)$ და მაშასადამე, E ჯილდოს მიღებისთვის საჭირო მთლიანი დრო ძეგნის და დაუფლების დროების ჯამია:

$$T = T_s + T_s(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2)$$

დროის ერთეულზე მიღებული ჯილდოს ოდენობა, როდესაც კვების რაციონში 1 და 2 ტიპის მსხვერპლი შედის, არის:

$$\frac{E}{T} = \frac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2}.$$

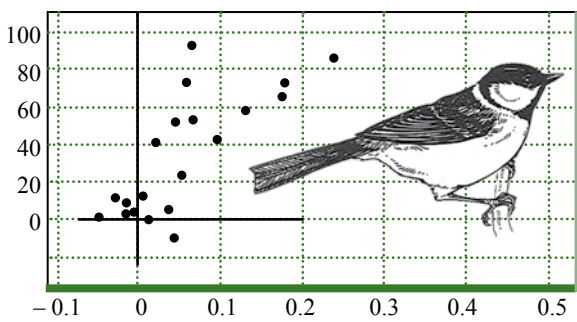
(ძეგნის მთლიანი T_s დროის გაბათილება საკმაოდ მოულოდნელია, თუმცა ასეთი მდგომარეობა ეკოლოგიური მოდელების დამუშავებისას ხშირად გვხვდება). დროის ერთეულზე მოსული ჯილდო, როდესაც მსხვერპლის ორი ტიპიდან მხოლოდ ერთ-ერთის შერჩევა ხდება, არის:

$$\frac{E_1}{T_1} = \frac{\lambda_1 E_1}{1 + \lambda_1 h_1}.$$

დავუშვათ, პირველი ტიპის მსხვერპლი დროის ერთეულში უფრო დიდი რაოდენობის ჯილდოა, ვიდრე მეორე ტიპის მსხვერპლი ანუ $E_1/T_1 > E_2/T_2$. ეს ნიშნავს, რომ მტაცებელმა აქცენტი პირველი ტიპის მსხვერპლზე უნდა გააკეთოს და არა ორივე ტიპის მსხვერპლზე, როდესაც $E_1/T_1 > E_{1,2}/T_{1,2}$ ანუ

$$\frac{1}{\lambda_1} = \frac{E_1}{E_2} (h_2 - h_1).$$

სიტყვებით რომ ვთქვათ, უფრო სპეციალიზირებული კვება კვების უფრო მაღალ ტემპს იწვევს, როდესაც 1 ტიპის მსხვერპლის შეხვედრის დრო ($1/\lambda_1$) ენერგეტი-

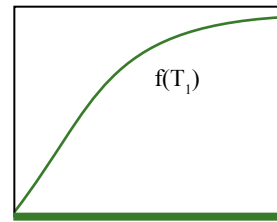


სურ. 31.19. ოპტიმალური კვების „კლასიკური“ მოდელის შემოწმება დიდი წიწნისებების (*Parus major*) საშუალებით. სურათზე ნაჩვენებია დამოკიდებულება უფრო სარგებლიანი მსხვერპლის შერჩევისა და ამ მსხვერპლზე სპეციალიზაციით მიღებულ სარგებელს შორის. მოდელის თანახმად, როდესაც სპეციალიზაციის სარგებელი ნულს გადააჭარბებს, მკვეთრი გადასვლა ხდება. ეს პროგნოზი მხოლოდ ნაწილობრივ არის დადასტურებული

იკული ღირებულების ფარდობის (E_1/E_2) დაუფლების დროის სხვაობაზე (h_2-h_1) ნამრავლზე ნაკლებია. შეხვედრის მაღალი ტემპი, მაღალი ენერგეტიკული ღირებულება და დაუფლების მცირე დრო სპეციალიზაციას ხელს უწყობს. მიუხედავად მსხვერპლის პირველი ტიპის მრავალრიცხოვნობისა და ენერგეტიკული ღირებულებისა, როდესაც პირველი ტიპის მსხვერპლის დაუფლებას უფრო მეტი დრო სჭირდება, მტაცებლის კვების რაციონში ორივე ტიპის მსხვერპლი შედის.

კრებსმა და სხვებმა (1977) კვების „კლასიკური“ მოდელის შემოწმებისთვის, დიდი წიწნისები (*Parus major*) მსხვერპლის არჩევანის წინაშე დააყენეს. მეცნიერებმა ორი ზომის *mealworm* კონვეიერის ლენტაზე მოათავსეს და გალიაში მყოფ ფრინველებს „მსხვერპლის“ დაუფლების საშუალება მისცეს. მეცნიერები მსხვერპლის ზომასთან დაკავშირებული ჯილდოს (E) ოდენობას, დაუფლების დროს (h) და შეხვედრის ტემპს (λ_1) თვლიდნენ. თეორიის მიხედვით, როდესაც ყველაზე უფრო სარგებლიანი მსხვერპლის შერჩევის სარგებელი ($E_1/T_1 - E_{1,2}/T_{1,2}$) ნულს აჭარბებს, ფრინველები მსხვერპლს ლენტაიდან შემთხვევით კი არ იღებენ, არამედ უფრო დიდი ზომის მსხვერპლს არჩევენ. ექსპერიმენტის შედეგებმა ეს პროგნოზი დაადასტურა (სურ. 31.19).

სხვა ეკოლოგიური მოდელების მსგავსად, ზემოთ აღწერილ თეორიაში კვების რესურსები და მტაცებლის მოქმედება მეტისმეტად გამარტივებულია. მსხვერპლი სახეობების გამორჩევისას დაშვებული შეცდომები, ხანგრძლივი დროის განმავლობაში მსხვერპლის ერთი ტიპის მეორეზე უპირატესობა, მსხვერპლის რამდენიმე სახეობასთან ერთდროულად შეხვედრა და მსხვერპლის შეუცვლელობა ის ფაქტორებია, რომელთა ჩართვა მარტივ მოდელებში საკმაოდ რთულია. გარდა ამისა, ცვალებადი მსხვერპლის ხელმისაწვდომობასა და მტაცებლობის საფრთხის ქვეშ მომხდარ კვებას-



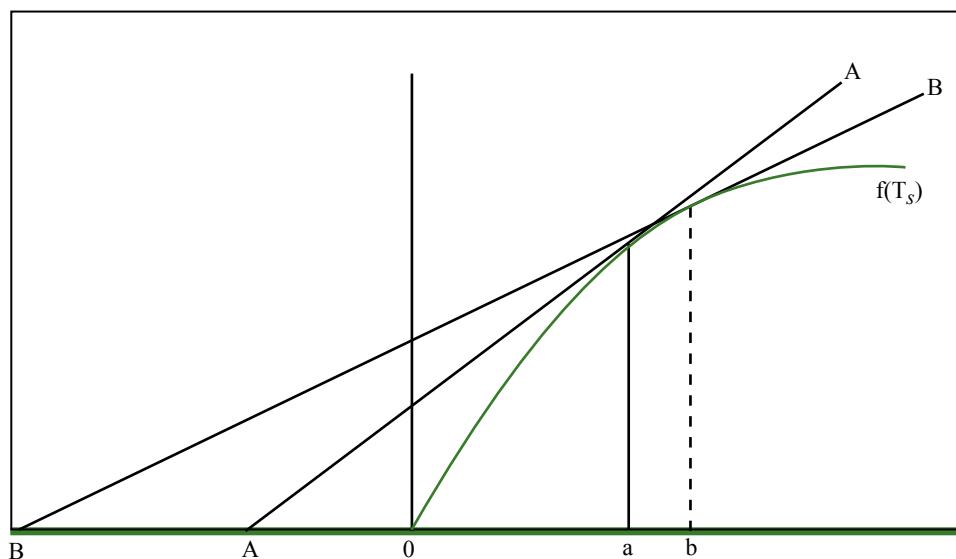
სურ. 31.20. ცხოველის მიერ ტერიტორიაზე კვების სარგებლის გრაფიკი $f(T_1)$. სარგებლის მიღების ტემპი დროში მცირდება და საბოლოოდ თანაბრდება

თან დაკავშირებული რისკები მოდელებში ასევე უნდა გავითვალისწინოთ.

31.7. ნაკვეთის ოპტიმალური გამოყენება დამოკიდებულია მის ხარისხზე და ნაკვეთიან შორის მოქრობის ხანგრძლივობაზე

ზემოთ აღწერილ მოდელებში მსხვერპლის სივრცეში განლაგება გათვალისწინებული არ არის. მსხვერპლი ორგანიზმების უმეტესობა მცირე ტერიტორიებზე ვრცელდება, რომლებიც ერთმანეთისგან მსხვერპლისთვის შეუფერებელი გავრცელების არეალით არის გამოყოფილი. მტაცებლები პატარა ტერიტორიებზე გადაადგილდებიან, ამიტომ მათ უნდა გააყეთონ არჩევანი, როდის შეწყვიტონ კვება ერთ ტერიტორიაზე და გადავიდნენ მეორეზე. ზოგიერთი მოდელით ცხოველების მიერ პატარა ტერიტორიების არჩევის პროგნოზი შესაძლებელია და მათ მცირე ტერიტორიის გამოყენების მოდელები ეწოდებათ. ოპტიმალური მსხვერპლის არჩევის მოდელის მსგავსად, მცირე ტერიტორიის გამოყენების მოდელს თეორეტიკოსები (ჩარნოვი 1976, მაკნაირი 1982) და ექსპერიმენტატორები (კატჰილი და სხვები 1990) დიდ ყურადღებას უთმობენ. მცირე ტერიტორიის გამოყენების მოდელი ცენტრალური ადგილზე, მაგალითად ბუდეში გამოკვეთილ ცხოველებსაც შეგვიძლია მივუსადაგოთ, ხოლო ასეთ მდგომარეობას ცენტრალურ ადგილზე კვება ეწოდება.

დავუშვათ, მტაცებელი ორი პატარა ტერიტორიიდან ერთ-ერთში იკვებება და ორივე ტერიტორიაზე ერთი და იგივე რაოდენობის და ხარისხის მსხვერპლი ბინადრობს. მცირე ტერიტორიაზე კვებისას, ცხოველი საჭმელს (ენერგიას) მოიპოვებს ტემპით, რომელიც ტერიტორიაზე გატარებული დროის (T_1) რაიმე ფუნქციაა $[f(T_1)]$. როდესაც მტაცებელი რესურსს ამოწურავს, დროის ერთეულში მიღებული ჯილდო მცირდება და ტერიტორიიდან მიღებული სარგებელი თანაბრდება. ამ მდგომარეობის ასახვა სარგებლის გრაფიკის მიხედვით შეიძლება (სურ. 31.20).



სურ. 31.21. დანებების ოპტიმალური დროის მოდელი პატარა ტერიტორიებზე მკვებავი ცხოველებისთვის. გრაფიკის მარჯვენა მხარეზე არსებული ტერიტორიის სარგებლის $f(T_s)$ გრაფიკია გამოსახული (მწვანე ხაზი). ჰორიზონტალური ლერძის ნულოვანი მაჩვენებლიდან მარჯვნივ მდებარე ნაწილი ტერიტორიაზე გატარებულ დროს (T_s) ასახავს. ჰორიზონტალური ლერძის ნულოვანი მაჩვენებლიდან მარცხნივ მდებარე ნაწილი არსებული ტერიტორიიდან შემდეგ ტერიტორიაზე გადასვლისთვის საჭირო დროა (T_s). სურათზე ნაჩვენებია ორ სხვადასხვა ტერიტორიაზე მოგზაურობის დრო A და B . თუ შემდეგ ტერიტორიაზე გადასვლის დროა, მაშინ მოდელის თანახმად, ცხოველმა ტერიტორიას თავი ადროის შემდეგ უნდა დაანებოს. თუ შემდეგ ტერიტორიაზე გადასვლის დრო A -ზე მეტია და B -ს ტოლია, მაშინ ცხოველი ტერიტორიაზე უფრო დიდხანს (b დრომდე) უნდა დარჩეს.

ერთი ტერიტორიიდან მეორეზე გადაადგილებისთვის საჭირო დროს მოგზაურობის დრო ეწოდება და T_s სიმბოლოთი აღინიშნება. 31.21 სურათზე, მოგზაურობის დრო ჰორიზონტალური ლერძის გასწვრივ, 0 ნიშნულიდან მარცხნივ იზომება. რაც უფრო მეტია 0-დან დაშორება, მით უფრო დიდი დრო სჭირდება მოგზაურობას. როდესაც მტაცებელი პატარა ტერიტორიაზე საკვების ძებნას იწყებს, შეხვედრისა და მოხმარების ტემპი მაღალია, ვინაიდან საკვები ბევრი და იოლად ხელმისაწვდომია. ტერიტორიაზე გატარებული დრო 31.21 სურათზე გამოსახული ჰორიზონტალური ლერძის ნაწილია, ოღონდ 0-დან მარჯვნივ ათვლილი (ლიტერატურაში ტერმინი „ძებნის დრო“ ზოგჯერ ახალი ტერიტორიის ძებნის დროს ან ტერიტორიაზე საკვების ძებნის დროს აღნიშნავს. ჩვენ ამ უკანასკნელ მიდგომას ვემხრობით და ამიტომ დროს x ინდექსით აღვნიშნავთ). სარგებელი 7 ერთეულით შეიძლება გაიზომოს და ესენია: ენერგიის ერთეული, პარაზიტოიდებისთვის მასპინძლების ხელმისაწვდომობა, ცენტრალურ ადგილზე მკვებავი ცხოველის მიერ ბუდეში მიტანილი საკვების რაოდენობა და ვარგისიანობასთან დაკავშირებული სხვა სიდიდეები. სარგებელი $[f(T_s)]$ ძებნის დროის ზრდასთან ერთად მცირდება, ვინაიდან მსხვერპლის მოძებნა რაოდენობის შემცირებასთან ერთად რთულდება. სარგებლის მიღების ტემპი რესურსის ამოწურვის შემდეგ ნულის

ტოლი ხდება, თუმცა მსხვერპლის მოძებნა ამ დრომდე შეიძლება ძალიან გართულდეს. ამის შემდეგ მტაცებელი დაჯილდოვდება, თუ პატარა ტერიტორიას მიატოვებს და უფრო დიდი რაოდენობით მსხვერპლის შემცველ ტერიტორიაზე გადავა. მტაცებლის მიერ პატარა ტერიტორიაზე გატარებულ დროს **დანებების დრო** ეწოდება. დანებების დროის შერჩევისთვის მტაცებელმა შემდეგ ტერიტორიაზე გადასვლის საფასური უნდა გამოთვალოს. მტაცებელს ინტუიცია კარნახობს, რომ თუ ახლო-მახლო უფრო დიდი რაოდენობით მსხვერპლის შემცველი პატარა ტერიტორია არსებობს ანუ T_s დრო მცირეა, მაშინ მან ტერიტორია მალევე უნდა დატოვოს. 31.21 სურათზე კარგად დაკვირვება იგივე პროგნოზის გაკეთების საშუალებას გვაძლევს.

დავუშვათ, ახალ პატარა ტერიტორიაზე მოგზაურობის დროა $T_s=A$ (სურ. 31.21). მტაცებლის მიერ ძველ ტერიტორიაზე გასატარებელი ოპტიმალური დროის გამოთვლისთვის A წერტილიდან $f(T_s)$ -ის წერტილამდე, ამ შემთხვევაში a -მდე, წრფე უნდა გავავლოთ. a წერტილი დანებების ოპტიმალური დროა. თუ მტაცებელი ძველი ტერიტორიიდან ახალზე ძალიან სწრაფად გადავა, მაშინ ის ძველი ტერიტორიიდან მაქსიმალურ სარგებელს ვერ მიიღებს, ხოლო თუ მეტისმეტად დიდხანს დარჩება, მაშინ მისი მცდელობა შესაფერისად არ დაჯილდოვდება. მოდელით პროგ-

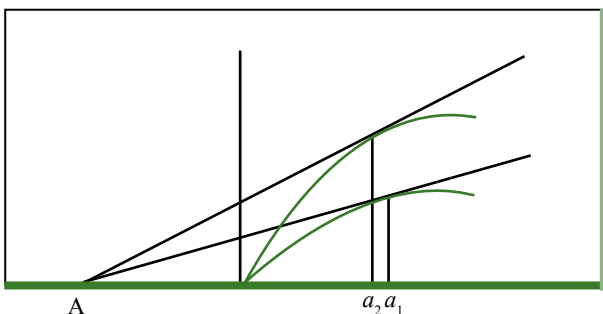
ნოზირებული მოვლენების უკეთ გააზრებისთვის a წერტილი დანებების ოპტიმალურ დროს შევადაროთ, როდესაც შემდეგი პატარა ტერიტორია უფრო მოშორებითაა ანუ $T_i = B$. მტაცებელი ასეთ შემთხვევაში ძველ ტერიტორიაზე უფრო დიდხანს უნდა დარჩეს და ამას დანებების ოპტიმალური b დროის სიდიდეც ადასტურებს.

სხვადასხვა ტერიტორიებზე სხვადასხვა რაოდენობისა და ხარისხის მსხვერპლი ბინადრობს. 31.22 სურათზე ნაჩვენებია სარგებელის სხვადასხვა გრაფიკის მქონე ორი პატარა ტერიტორია. თუ ტერიტორიებს შორის მოგზაურობის დრო იგივეა ანუ $T_i = A$, მაშინ მტაცებელი სარგებელის მაღალი ტემპის მქონე ტერიტორიაზე უფრო ნაკლებ დროს გაატარებს, ვიდრე ახალ ტერიტორიაზე გადავა.

ცენტრალურ ადგილზე კვება

ცენტრალურ ადგილზე კვება ნიშნავს, რომ მტაცებელი ცენტრალური ადგილიდან საჭმლის შემცველ პატარა ტერიტორიაზე მიდის, იტვირთება საჭმლით და შემდეგ კვლავ ცენტრალურ ადგილს უბრუნდება. ასეთი მტაცებლის კარგი მაგალითია შოშია *Sturnus*

vulgaris, რომლის განვრთნა და ლაბორატორული დაკვირვება საკმაოდ ადვილია (კაცელნიკი 1984, კატჰილი და კაცელნიკი 1990, კატჰილი და სხვები 1990). შოშია ბარტყების გამოკვებისთვის ძირითადად ფულუროებში განლაგებული ბუდიდან ბალახიან ტერიტორიაზე ფრინდება, მწერებს ნისკარტით იმარაგებს და უკან ბრუნდება. შეგროვებული მწერების რაოდენობა ძეზნის დროზეა დამოკიდებული. 31.21 სურათზე გამოსახული გრაფიკის ვერტიკალური ღერძი ტვირთის (მწერების რაოდენობის) გრაფიკია, რომელიც ძეზნის დროის ფუნქციაა. შოშიისთვის მთავარი პრობლემა — ტვირთის რაოდენობის შერჩევაა, რათა ბარტყების კვების ტემპის ოპტიმიზაცია მოხდეს. მცირე ტერიტო-



სურ. 31.22. პატარა ტერიტორიის ოპტიმალური გამოყენების მოდელზე სარგებელის სხვადასხვა გრაფიკების მქონე ორი ტერიტორიაა გამოსახული. თუ შემდეგ ტერიტორიაზე გადასვლის დროა A , მაშინ მოდელის თანახმად, ცხოველი პირველ ტერიტორიაზე უფრო დიდხანს დარჩება.

რიის ოპტიმალურად გამოყენების მოდელის თანახმად, თუ ყველა ტერიტორიას ტვირთის ერთი და იგივე გრაფიკი აქვს, მაშინ ტერიტორიაზე გატარებული ოპტიმალური დრო ბუდიდან ამ ტერიტორიის დაშორებაზეა დამოკიდებული. რაც უფრო შორის მიფრინავს შოშია ბუდიდან, მით უფრო მეტია ტვირთის რაოდენობა.

31.8. იდეალური თავისუფალი გავრცელება ათანაბრავს მოგზაას პოპულაციის ინდივიდებს შორის

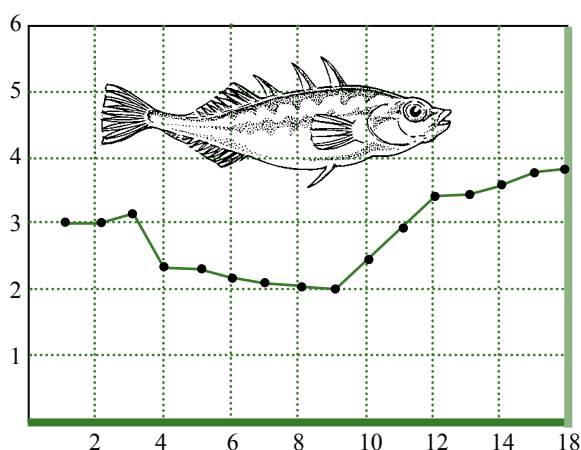
ჩვენს მიერ განხილული ოპტიმალური არჩევანის მოდელები ერთი ინდივიდის მოქმედებას არაერთგვაროვან გარემოში ეხება. ხშირად ბევრი ინდივიდი ერთი და იგივე პირობებში ხვდება და მათ გადანყვეტილებაზე ზეგავლენას პოპულაციის სხვა წევრები ახდენენ. მაგალითად, პატარა ტერიტორია მტაცებლების რაოდენობის ზრდასთან ერთად ნაკლებად მიმზიდველი ხდება. სხვა მტაცებლების შემცველ პატარა ტერიტორიაზე სავარაუდოდ რესურსების რაოდენობაც მცირეა და ჯერ კიდევ გამოუკვლევ ტერიტორიას ბევრად ჩამორჩება. გარდა ამისა, კონკურენციაში მყოფი ინდივიდები კონფლიქტების საფასურს სწრაფად იღებენ. როდესაც სხვადასხვა თვისებების მქონე და დიდი რაოდენობის პატარა ტერიტორიებზე წარმოდგენილ მომხმარებლებს ამ ტერიტორიების შესახებ სრული ცოდნა და არჩევანის თავისუფლება აქვთ, ისინი ტერიტორიებს მათი ხარისხისადმი პირდაპირპროპორციულად იკავებენ. რესურსების მაღალი დონის მქონე ტერიტორიები უფრო დიდი რაოდენობით მომხმარებლებს იზიდავს და პირიქით. თითოეული მომხმარებლის მიერ გაკეთებული არჩევანის კრიტერიუმი რესურსისგან სარგებელის მიღების ტემპის მაქსიმიზაციაა.

წარმოიდგინეთ ორი პატარა ტერიტორია, როდესაც ერთ მათგანზე უფრო მეტი რესურსია. მომხმარებლები თავდაპირველად უკეთეს ტერიტორიას ირჩევენ, თუმცა პოპულაციის ზრდასთან ერთად, ტერიტორიის ხარისხი რესურსის შემცირებისა და ანტაგონისტური ურთიერთქმედებების შედეგად იკლებს და გარკვეული პერიოდის შემდეგ მეორე ტერიტორია უკეთესი არჩევანი ხდება. აქედან მოყოლებული, დამატებით შემოსული მომხმარებლები პირველ და მეორე ტერიტორიებს მონაცვლეობით ირჩევენ, ვინაიდან ორივე ტერიტორიის ხარისხი ნელ-ნელა კლებულობს. საბოლოო ჯამში, პოპულაციაში შემავალი თითოეული ინდივიდი თანაბარი ხარისხის მქონე ტერიტორიებს შორის აკეთებს არჩევანს, თუმცა ტერიტორიის შინაგანი ხარისხი მაინც იცვლება. ასეთ სტრუქტურას **იდეალურად თავისუფალი გავრცელება** ეწოდება და ეს ტერმინი პირველად სტივენ ფრეტველმა და ჰ.ლ. ლუკასმა (1970) გამოიყენეს, რათა ფრინველთა სახეობების მიერ სხვადასხვა ტერიტორიების შევსება აღენერათ.

იდეალურად თავისუფალი გავრცელების ცნება

რამდენიმე მოვლენას მიუსადაგეს, თუმცა ყველაზე უფრო წარმატებული ჯ.ა. პარკერი (1974, 1978) აღმოჩნდა, ვინც მამრი ნეხვის ბუხების მეწყვილეებისთვის კონკურენციას სხვადასხვა ზომის ტერიტორიებზე დააკვირდა, სადაც რესურსის ხარისხი და მდედრი ნეხვის ბუხებისთვის არსებული მიმზიდველობა ერთმანეთისგან განსხვავდებოდა. პატარა ტერიტორიებზე მამრი ნეხვის ბუხების გავრცელება იდეალურად თავისუფალია და ტერიტორიის ზომის მიუხედავად, მამრები მეწყვილეების ერთი და იგივე რაოდენობას იძენენ.

იდეალურად თავისუფალი გავრცელება ლაბორატორიაშიც შეიძლება მივიღოთ, სადაც პატარა ტერიტორიების ხარისხის კონტროლი შესაძლებელია. მაგალითად, მილინსკიმ (1979) ექსპერიმენტი *stickleback* თევზებზე ჩაატარა და მათ საკვები (წყლის რწყილი) სხვადასხვა ტემპითაკვარიუმის მოპირდაპირე მხარეებზე მიანოდა. აკვარიუმის მოპირდაპირე მხარეები პატარა ტერიტორიები იყო და სისტემაში იდეალურად თავისუფალი გავრცელების შემდეგი პირობები არსებობდა: 1) ორი პატარა ტერიტორია სარგებლიანობით ერთმანეთისგან განსხვავდებოდა; 2) ტერიტორიაზე თევზების რაოდენობის ზრდასთან ერთად ტერიტორიის სარგებლიანობა მცირდებოდა; 3) თევზები ტერიტორიებს შორის თავისუფლად გადაადგილდებოდნენ და თავისუფალი არჩევანი ჰქონდათ. მეცნიერმა მშვიერი თევზები აკვარიუმში ექსპერიმენტის დაწყებამდე სამი საათით ადრე მოათავსა. ექსპერიმენტის განმავლობაში აკვარიუმის ორივე ნახევარზე მცურავი თევზების რაოდენობა 20 წამის ინტერვალში



სურ. 31.23. *stickleback*-ების რაოდენობა აკვარიუმის ერთ მხარეზე. 3 წუთის გასვლის შემდეგ (x წერტილი), აკვარიუმის მეორე ბოლოში საკვების რაოდენობა საბოლოოზე ორჯერ მეტია. 9 წუთის გასვლის შემდეგ (y წერტილი), საკვები პირიქით ნაწილდება. გრაფიკი ასახავს, რომ თევზი მეტი საკვების მქონე ტერიტორიაზე გადაადგილდება. გრაფიკის თითოეული წერტილი რამდენიმე ექსპერიმენტის შედეგად მიღებული საშუალო მნიშვნელობაა.

იზომებოდა. საკვების ჩაყრამდე თევზები აკვარიუმის ორივე მხარეზე თანაბრად იყვნენ განაწილებული. პირველი ექსპერიმენტისას აკვარიუმის ერთ მხარეზე წუთში 30 წყლის რწყილს აგდებდნენ, ხოლო მეორე ნახევარში წუთში 6 ცალს ანუ შეფარდება 5/1 იყო. 5 წუთის შემდეგ თევზები იდეალურად თავისუფალი გავრცელების მოდელის მიხედვით განაწილდნენ. მეორე ექსპერიმენტში აკვარიუმის ორივე მხარეს ჩაყრილი წყლის რწყილების რაოდენობა იყო წუთში 30 და 15 ანუ 2/1 შეფარდებით. თევზების გავრცელება კვლავ უწინდებური პრინციპით მოხდა, ხოლო აკვარიუმის უკეთესი და უარესი ტერიტორიების შეცვლის შემდეგ, თევზებიც შესაბამისად გადაწილდნენ, რასაც დაახლოებით 5 წუთი დასჭირდა (სურ. 31.23). იდეალურად თავისუფალი გავრცელებისთვის გამოყენებული მექანიზმები წინასწარ განსაზღვრული არ არის და არჩევანი საკვების მიწოდების ტემპისა და თითოეულ ტერიტორიაზე კონკურენტების რაოდენობის გათვალისწინების შედეგია.

იდეალურად თავისუფალი გავრცელების ჰიპოთეზა სხვა კვლევების შედეგადაც დადასტურდა. ვალსტრიომმა და კიელანდერმა (1995) დედალი შვლის (*Capreolus capreolus*) გავრცელება შვედეთის ველებსა და ტყეებში შეისწავლეს. მეცნიერები გავრცელების არეალის ხარისხს შეგროვილ ფეკალიებში აზოტის რაოდენობის მიხედვით ადგენდნენ (რაც უფრო მეტია აზოტის რაოდენობა, მით უფრო მაღალია გავრცელების არეალის ხარისხი). მამალი შვლის საბინადრო არეალი ზაფხულის განმავლობაში ტელემეტრიის საშუალებით იზომებოდა, რაც თავის მხრივ, რესურსების მრავალრიცხოვნობაზეც მიანიშნებდა (რაც უფრო პატარაა საბინადრო არეალი, მით უფრო მეტია რესურსების მრავალრიცხოვნობა). აღმოჩნდა, რომ ველებში უფრო მაღალი ხარისხის რესურსებია, ხოლო ტყეებში რესურსების მრავალრიცხოვნობაა მაღალი. შველი ამ ორ ტერიტორიას შორის თავისუფლად გადაადგილდებოდა. ვალსტრიომმა და კიელანდერმა ველებში პოპულაციათა მეტი სიმჭიდროვე დააფიქსირეს, რაც იდეალურად თავისუფალი გავრცელების ჰიპოთეზასთან სრულ შესაბამისობაში მოდის. ამ მეცნიერებისა და მილინსკის კვლევებმა დაადასტურა, რომ ორგანიზმები გარემო პირობებისადმი მგრძნობიარენი არიან და არჩევანის გაკეთებისას საკმაოდ დიდ მოქნილობას იჩენენ.

31.9. რისკისაღმი მგრძნობიარე საკვების მოძიების მოდელაჰი ყურადღებას ამახვილებს შიმშილის რისკის მინიმიზაციაზე

განვიხილოთ მდგომარეობა, როდესაც ცხოველი კვების ორ სტრატეგიას შორის არჩევანს აკეთებს. პირველი სტრატეგიის არჩევის შემთხვევაში, ცხოველი კვების თითოეულ ჯერზე 10 გრამ საკვებს მიიღებს. მეორე სტრატეგიის არჩევის შემთხვევაში, ცხოველი კვების ნახევარ ჯერზე 5 გრამ საკვებს მიიღებს, ხოლო

მეორე ნახევარზე მიღებული საკვების რაოდენობა 20 გრამი იქნება. პირველი სტრატეგიის არჩევისას, მიღებული საკვების რაოდენობა არ იცვლება (გადახრა=0) და ყოველთვის 10 გრამია. მეორე სტრატეგიის არჩევისას, მიღებული საკვების რაოდენობა იცვლება, თუმცა მიღებული საკვების საშუალო რაოდენობა დიდი ხნის განმავლობაში 10 გრამს აჭარბებს. პირველ სტრატეგიას **რისკისგან თავისუფალი** ეწოდება, ვინაიდან ცხოველი ნაკლებ, თუმცა უცვლელ სარგებელს იღებს. მეორე სტრატეგიას **რისკის ქვეშ მოქცეული** ეწოდება, ვინაიდან ცხოველი სხვადასხვა რაოდენობის საკვებს იღებს და სარგებელი მეტია. **რისკისადმი მგრძნობიარე კვების თეორია** კვების ამგვარი სტრატეგიების შესწავლისას ჩამოყალიბდა (კარაკო და სხვები 1980, კარაკო და სხვები 1990, მაკნამარა და ჰიუსტონი 1992, კრებსი და დევისი 1993, ბალმერი 1994).

რომელი სტრატეგია უნდა აირჩიოს ცხოველმა? პასუხი დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა სარგებელს იღებს ცხოველი ამ სტრატეგიებიდან. მაგალითად, ცხოველი მთელი დღის განმავლობაში ეძებს საკვებს და ვერაფერი მონახა. მან ღამე გადარჩენა უნდა მოახერხოს და ამისთვის დღის განმავლობაში 11 გრამი საკვების მიღებაა საჭირო. თუ ცხოველი რისკისგან თავისუფალ სტრატეგიას აირჩევს, ის აუცილებლად მიიღებს 10 გრამ საკვებს, თუმცა ამ საკვების სარგებელი ნულის ტოლია, ვინაიდან ცხოველი ღამე მოკვდება. რისკისადმი მგრძნობიარე თეორიის თანახმად, ცხოველი აუცილებლად აირჩევს რისკიან სტრატეგიას, ვინაიდან მისი გადარჩენის ერთადერთი შანსი სწორედ ეს არის.

31.10. საკვების მომპოვებელი ცხოველები შეიძლება მტაცებლური ცხოველების წარსის რისკის ქვეშ იყვნენ

ცხოველებმა ენერგიის მიღების ტემპთან, კვების შემდეგი ტერიტორიის სიახლოვესთან და კვების მიღების ტემპიდან გადახრასა და საშუალოსთან დაკავშირებული არჩევანი უნდა გააკეთონ. ცხოველებს, სინამდვილეში, უფრო მეტის გაკეთება უწევთ. მათ თავი უნდა მოაწონონ საპირისპირო სქესის წარმომადგენლებს, დაწყვილდნენ და შემდეგ გამრავლდნენ, ასევე ააშენონ სოროები ან ბუდეები და საკვები შთამომავლობას მიუტანონ. ბევრი ცხოველი დიდ მანძილებზე გადაადგილდება და იძენს ენერგიას, რათა თავადაც მსხვერპლი არ გახდეს. ცხოველებს საკვების მისაღებად ბევრი მსხვერპლის გაღება უწევთ. როგორ მოიქცეს ცხოველი? იკვებოს თუ ბუდეს უდარაჯოს? იკვებოს თუ მენყვილე ეძებოს? იკვებოს თუ მოახლოებულ მტაცებელზე იფიქროს?

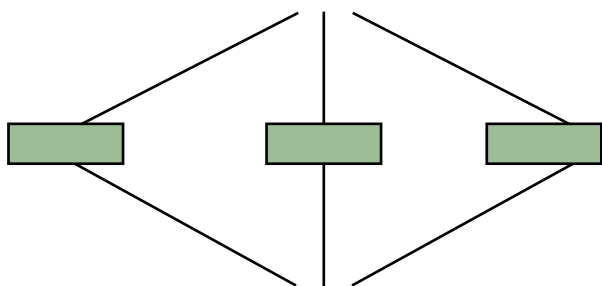
ცხოველები კვების პროცესში რისკის ქვეშ იმყოფებიან და მათი მოქმედება მოდელებით პროგნოზირებულს არ გავს, როდესაც არსებობს საშიშროება, რომ თავად ეს ცხოველები მსხვერპლი გახდებიან (კრებსი და კაცელნიკი 1991). ნაცრისფერი ციყვები (*Sciurus*

carolinensis) იდეალურად თავისუფალი გავრცელების პრინციპით ვრცელდებიან, როდესაც არჩევანს საკვების დიდ რაოდენობასა და იქვე მდებარე მცირე რაოდენობას შორის აკეთებენ. თუ დიდი რაოდენობით საკვები ღია ტერიტორიაზეა, სადაც ციყვებს მტაცებლები ემუქრებიან, მაშინ ამ ტერიტორიაზე ციყვების ნაკლები რაოდენობა იკვებება (ნიუმანი და კარაკო 1987). *Dog whelks*-ები (*Nucella lapillus*) გამდინარე წყლის აუზში კვებისას აქტიურობას წყვეტენ, როდესაც მოახლოებული კიბორჩხალის, პოტენციური მტაცებლის ან დაზიანებული *dog whelks*-ის სუნს იგრძნობენ, რაც მტაცებლობის ფაქტზე მიუთითებს (ვადასი და სხვები 1994). როდესაც მინდვრის თავგს (*Peromyscus polionotus*) მაღალი და დაბალი ხარისხის მარცვლეულს შორის არჩევანის გაკეთების საშუალება მისცეს, თავებმა უსაფრთხო ადგილზე დაბალი ხარისხის საკვების მიღება არჩიეს (ფელანი და ბეიკერი 1992).

ცხოველებს მტაცებლობის საფრთხეზე გარკვეული რეაქცია აქვთ და ამ რეაქციაზე რამდენიმე ფაქტორი ახდენს ზეგავლენას. ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ფაქტორი შიმშილის ხარისხია. ინტუიცია გეკარნახობს, რომ დამშეული ცხოველი საკვების მისაღებად უფრო მეტ რისკზე წავა. მართლაც, ზემოთ ნახსენები *dog whelks*-ების კვლევის შედეგად ვადასმა და სხვებმა (1994) აღმოაჩინეს, რომ დამშეული თევზები კიბორჩხალის სუნის შეგრძნების შემდეგ ნაკლებად წყვეტდნენ მოქმედებას. ზოგიერთი დამშეული ცხოველი საფრთხეს საერთოდ უგულვებელყოფს (მილინსკი და ჰელერი 1978, კრებსი 1980, დილი და ფრეიზერი 1984).

31.11. სტოქასტიური, დინამიური დაპროგრამება არის სამოქმედო მიდგომა, რომელიც აფასებს, თუ რა შენატანს აკეთებს მოკლევადიანი გადაწყვეტილებები მთლიანად ცხოველებისათვის შეგუებულია

რისკისადმი მგრძნობიარე კვებისა და მტაცებლობის რისკის ქვეშ მოქცეული კვების შესწავლისას გამოჩნდა, რომ ცხოველის მდგომარეობა და გარემოს ცვალებადობა ცხოველის მიერ გარკვეულ დროს გაკეთებულ არჩევანზე დიდ ზეგავლენას ახდენს. მაგალითად, საკუთარ თავს დააკვირდით. თქვენ ალბათ სულაც არ მოგინდებთ უამრავი ფუნთუშის მირთმევა, თუ ორმაგი ჩისბურგერი მიირთვით, მაგრამ იგივე ფუნთუშები რამდენიმე საათის შემდეგ საკმაოდ მადისაღმძვრელად მოგეჩვენებათ. ასევე წარმოიდგინეთ, რომ ფუნთუშები გემრიელი ლანჩის შემდეგ შემოგთავაზეს და დარწმუნებული ხართ დღევანდელ დღეს სადილს ვერ მიირთმევთ. როგორ მოიქცევით? დაახლოებით იგივე ხდება ცხოველებში. დღესდღეობით, მოკლევადიანი გადაწყვეტილებების შედეგებს **სტოქასტიური დინამიური პროგრამირების (SDP)** მეთოდით სწავლობენ. გადაწყვეტილებებზე ზეგავ-



სურ. 31.24. დინამიური პროგრამირების მეთოდის სქემა. ორ-განიზმი t დროს გარკვეულ მდგომარეობაში იმყოფება და შესაძლო სამი არჩევანიდან ერთ-ერთის გაკეთების შემთხვევაში იცვლება. დინამიური პროგრამირების მოდელები დროის ხანგრძლივ პერიოდში გაკეთებული ამგვარი არჩევანის შედეგად ინდივიდის ვარგისიანობის ცვლილებას ასახავს.

ლენას ინდივიდის მდგომარეობა ახდენს. ჰიუსტონის (1988) და მანგელი-კლარკის (1988) კვლევები სწორედ ამ საკითხს შეეხება. მეთოდის ჩვენეული აღწერა მანგელი-კლარკისას ძალიან ნააგავს.

ჩვენ ორგანიზმთა სხვადასხვა მოქმედებებს „ნაწყვეტს“ ვუწოდებთ. ნაწყვეტი აბსტრაქციაა, რომელიც ცხოველის შესაძლო არჩევანს ასახავს. მოდით ვნახოთ რა ხდება, როდესაც ცხოველი არჩევანს აკეთებს. მან შეიძლება მიიღოს რაიმე ჯილდო, მაგალითად საკვები ან დაწყვილების შესაძლებლობა. ასეთ მოქმედებას, ცხადია, ინდივიდისთვის გარკვეული საფასური ექნება და ეს საფასური ენერგიის ფორმით იქნება მოცემული. მოქმედებას რაიმე რისკიც შეიძლება ახლდეს თან. ჩვენ რისკში მოკვლის ალბათობას ვგულისხმობთ. საბოლოო ჯამში, ბუნებაში მიღებულ

ყველა გადანწყვეტილებას პოტენციური სარგებელი, საფასური და პოტენციური რისკი გააჩნია. ცხოველი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში არჩევანს არჩევანზე აკეთებს და თითოეულ მათგანს გარკვეული სარგებელი, საფასური და რისკი გააჩნია. ყველა არჩევანი ცხოველის მდგომარეობას გარკვეულწილად ცვლის, ხოლო ცხოველის მდგომარეობის ცვლილება შემდეგ არჩევანზე ახდენს ზეგავლენას. დინამიური პროგრამების მოდელები შეეხება მეთოდს, რომლითაც ცხოველის არჩევანი მის ვარგისიანობაზე ახდენს ზეგავლენას.

მანგელმა და კლარკმა (1988) მოიყვანეს მარტივი მაგალითი, როდესაც არარეპროდუქციული ცხოველი სამ პატარა ტერიტორიაზე იკვებება (სურ. 31.24). ჩვენ შეგვიძლია ცხოველის მდგომარეობა (ენერგიის რეზერვი) t დროს განვსაზღვროთ. ცხოველის მდგომარეობა დროში იცვლება, ამიტომ ის t დროის რაიმე $X(t)$ ფუნქციაა. დროის ხანგრძლივი T პერიოდის განმავლობაში $X(t)$ გრაფიკი დროის ყველა შუალედში იცვლება. დროის ერთი შუალედიდან მეორეზე გადასვლისას მდგომარეობის ცვლილება ანუ $X(t)$ -სა და $X(t+1)$ -ს შორის სხვაობა სარგებლის, საფასურის და რისკის ფარდობითი ბალანსის საშუალებით განისაზღვრება. 31.24 სურათზე, ყველა არჩევანს საკვების მოძებნის ალბათობა, ამ ტერიტორიაზე კვების გარკვეული საფასური და ცხოველის გარდაცვალების გარკვეული ალბათობა ახლავს თან. ცხოველის გადარჩენის მთლიან ალბათობას t დროიდან ხანგრძლივი T პერიოდის განმავლობაში ვარგისიანობის ფუნქცია ეწოდება. ვარგისიანობის ფუნქციის ფორმულირება და გამოყენება საკმაოდ რთული პროცესია და მას ამჯერად არ შეეხებით. სტოქასტიური, დინამიური პროგრამირების მთავარი მიზანი ინდივიდის მიერ გაკეთებული არჩევანის შედეგად მისი ვარგისიანობის ცვლილების გააზრება.

დასკვნა

1. ინდივიდის გარემო დროსა და სივრცეში იცვლება და რესურსთა სხვადასხვა სიმრავლეს შეიცავს. სხვადასხვა გარემოში და სხვადასხვა რესურსების პირობებში ორგანიზმთა მოქმედებების შესწავლის შედეგად ვიგებთ წესებს, რომლებიც კვებისა და გავრცელების არეალის შერჩევასთან დაკავშირებულ გადანწყვეტილებებს განაპირობებენ.

2. ადაპტაციური ლანდშაფტი პოპულაციის გენეტიკური შემადგენლობისთვის მიღებული მეტაფორაა. ადაპტაციური პიკები არსებულ გარემოში უპირატესობის მქონე გენოტიპებია. ბუნებრივი გადარჩევა პოპულაციის პიკისკენ გადაადგილებს. გარემოს შეცვლა ადაპტაციურ ლანდშაფტს უპირატესობის მქონე გენოტიპების შეცვლის შედეგად ცვლის.

3. რიჩარდ ლევინსის ვარგისიანობის სიმრავლის ანალიზი ფენოტიპებს ვარგისიანობის სივრცეში გამოსახავს, რომლის ღერძები გავრცელების სხვადასხვა არეალში ან რესურსების

განსხვავებულ პირობებში ვარგისიანობის კომპონენტებია. ადაპტაციური ფუნქცია გვაძლევს კრიტერიუმს, რომლითაც ვარგისიანობის სიმრავლეში უდიდესი ვარგისიანობის მქონე ფენოტიპების განსაზღვრა შესაძლებელია.

4. პოპულაციებში პოლიმორფიზმის შენარჩუნება სიბშირეზე დამოკიდებული სელექციის შედეგად ხდება, როდესაც თითოეული გენოტიპის ვარგისიანობა პოპულაციაში მისი გამოჩენის სიბშირეზე დამოკიდებულია.

5. ორგანიზმის ფენოტიპისა და გარემოს შორის დამოკიდებულებას რეაქციის ნორმა ეწოდება. ფენოტიპის გამომდინარე გარემოს ცვლილებაზე ფენოტიპური მოქნილობა ეწოდება. გადანაცვლების ექსპერიმენტების საშუალებით დგინდება, პოპულაციათა შორის განსხვავება ევოლუციური დიფერენციების შედეგია თუ ფენოტიპური მოქნილობის.

6. ოპტიმალურობის თეორია აქცენტს სარგებლისა და საფასურის ანალიზზე აკეთებს. ოპტიმალური მოდელები სამ ძირითად ელემენტს შეიცავს და ესენია: საფასური, შეზღუდვა და გადაწყვეტილების ცვლადი. ოპტიმალური კვების თეორიის თანახმად, ორგანიზმები ცდილობენ, კვების საფასური მინიმუმამდე დაიყვანონ, ხოლო სარგებელი მაქსიმალური გახადონ.

7. ოპტიმალური კვების მოდელებით ცხოველების კვების მოცულობის პროგნოზი ხდება და მათ მსხვერპლის მოდელში ეწოდებათ. მსხვერპლის მარტივი მოდელების თანახმად, ცხოველების კვების მოცულობა ნაკლებია, როდესაც გარემოს პროდუქტიულობა იზრდება.

8. მსხვერპლის არჩევის მარტივი მოდელები ძეხვის დროს, დაუფლების დროს და ჯილდოს ეფუძნება. კვების ე.წ. კლასიკური მოდელების თანახმად, მტაცებლები უფრო სპეციალიზირებულნი ხდებიან, როდესაც მსხვერპლი მრავალრიცხოვანია.

9. ზოგიერთი მოდელით გარკვეულ ტერიტორიაზე ცხოველის დარჩენის ოპტიმალური დროის პროგნოზი ხდება და ასეთ მოდელებს პატარა ტერიტორიის ოპტიმალური გამოყენების მოდელი ეწოდება. რესურსების პატარა ტერიტორიაზე მომხმარებლის დარჩენის ოპტიმალურ დროს დანებების ოპტიმალური დრო ეწოდება. მარტივი მოდელების თანახმად, დანებების დრო პატარა ტერიტორიაზე რესურსების საწყისი დონის და ტერიტორიებს შორის მოგზაურობის დროის ზრდასთან ერთად იზრდება. პატარა ტერიტორიის გამოყენების

მოდელს, სადაც ცხოველი ცენტრალურ ადგილზე იკვებება, ცენტრალურ ადგილზე კვების მოდელი ეწოდება.

10. როდესაც ბევრი ინდივიდი პატარა ტერიტორიებს ირჩევს, ამ ტერიტორიის ხარისხზე სხვა, კონკურენტული ინდივიდების არსებობა ახდენს ზეგავლენას. ინდივიდები თეორიულად ისე უნდა გადანაწილდნენ, რომ პატარა ტერიტორიებზე მათი ვარგისიანობა გათანაბრდეს და ამ პროცესის შედეგი იდეალურად თავისუფალი გავრცელება.

11. რისკისგან თავისუფალი კვება საკვების საშუალო რაოდენობის შემცირებას და საკვების რაოდენობის ცვლილებას არარსებობას ნიშნავს. რისკის ქვეშ მოქცეული კვებისას, საკვების მიღების ტემპი იცვლება, თუმცა მიღებული საკვების საშუალო რაოდენობა მეტია. ცხოველი ამ ორი სტრატეგიიდან ერთ-ერთს ირჩევს და არჩევანი მის მდგომარეობაზეა დამოკიდებული.

12. მტაცებლობის რისკის ქვეშ მოქცეული ცხოველები კვების მოდელების პროგნოზებისგან განსხვავებულად იქცევიან. მშვიერი ცხოველები რისკს უგულვებელყოფენ და საკვების მოპოვებას ცდილობენ, ხოლო კარგად გამოკვებილი ცხოველები რისკს უფრო მეტად გააურბიან.

13. სტოქასტიკური, დინამიური პროგრამების საშუალებით მოკლევადიანი გადაწყვეტილებების შედეგად ინდივიდის გრძელვადიანი ვარგისიანობის ცვლილების ანალიზი ხდება.

საპარჯიშოები

1. ოპტიმალურობის თეორიის ორგანიზმებისთვის გამოყენება ეფუძნება დაშვებას, რომლის თანახმად, მოქმედება მოსალოდნელი ვარგისიანობის მაქსიმუმამდე გაზრდისკენ არის მიმართული. ასეთი თეორია ადამიანის მოქმედებებისთვის, მაგალითად თევზაობისა თუ მეტყვეობისთვის, გამოუსადეგარია. რატომ? (მინიშნება: იხ. ბალმერი 1994).

2. მტაცებელი მსხვერპლის ორ სახეობას ჭამს. მსხვერპლის 1 და 2 სახეობის შეხვედრის ტემპია λ_1 და λ_2 , მსხვერპლის სახეობებიდან მიღებული ენერგიის ოდენობაა E_1 და E_2 ,

ხოლო მსხვერპლის დაუფლების დროა h_1 და h_2 . მტაცებლის სარგებლიანობაა $E/T = (\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2) / (1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2)$. მხოლოდ პირველი სახეობის მსხვერპლით კვებისას სარგებლიანობაა $E_1/T = \lambda_1 E_1 / (1 + \lambda_1 h_1)$, ხოლო მხოლოდ მეორე სახეობის მსხვერპლით კვებისას სარგებლიანობაა $E_2/T = \lambda_2 E_2 / (1 + \lambda_2 h_2)$. როდესაც $\lambda_1 = 1/წთ$, $\lambda_2 = 3/წთ$, $E_1 = 1$ კალორია, $E_2 = 2$ კალორია, $h_1 = 1,5$ და $h_2 = 0,5$, მტაცებელმა ორივე სახეობა ერთდროულად უნდა ჭამოს, თუ მხოლოდ ერთ მათგანზე გააკეთოს აქცენტი?

თავი 32



სასიცოცხლო ციკლის ევოლუცია

გზამკვლევი კითხვები

- რა მნიშვნელოვანი კომპონენტებისგან შედგება სასიცოცხლო ციკლი?
- რა მნიშვნელოვანი გაცვლებია სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის შემადგენელი ნაწილი?
- რა გაცვლები შედის პირველად გამრავლების ასაკის განსაზღვრაში?
- რა არის წლიური და მრავალწლიური გამრავლების უპირატესობები?
- რა კავშირია ოპტიმალურ გამრავლებასა და მოზრდილი წარმომადგენლების გადარჩენას შორის?
- რა ზეგავლენას ახდენს სელექცია სხვადასხვა ასაკში არსებულ ნაყოფიერებასა და გადარჩენის უნარზე?
- რა არის გარანტირებული დაზღვევა?
- რა არის ერთხელ გამრავლებადობა და რა პირობებში ხდება ის?
- რა თეორიები არსებობს დაბერების ევოლუციის შესახებ?
- რა არის r-სელექციის და K-სელექციის სპექტრი?

მრგანიზმები, როგორც წესი, გარემო პირობებთან კარგად არიან შეგუებულნი. მათი ფორმა და ფუნქცია ტემპერატურის, წყლის ხელმისაწვდომობის, მარილიანობის, ჟანგბადის და სხვა ფაქტორების გათვალისწინებით იცვლება. ინდივიდები პომეოსტატიკური მექანიზმების საშუალებით გარემოს დროსა და სივრცეში ცვალებადობაზე რეაგირებენ (თავი 6). თუ პოპულაციებს და სახეობებს შორის არსებული სხვაობა სხვადასხვა გარემოსადმი გამოძახილების შედეგია (ფენოტიპური პლასტიურობა; იხ. თავი 31), მაშინ ფორმისა და ფუნქციის ცვლილების შედეგად სიცოცხლისუნარიანობის, გამრავლების ან ორივეს ერთად მაჩვენებლები უმჯობესდება. ეს ნიშნავს, რომ ევოლუციური და ინდივიდუალური ცვლილება ადაპტაციური პროცესია და ის ინდივიდის ვარგისიანობას ამაღლებს. მარტივი საინჟინრო წესების დახმარებით შეგვიძლია

განვსაზღვროთ, თუ როგორ ამაღლებს ვარგისიანობას ამგვარი ცვლილებები, როდესაც სტრუქტურა და ფუნქციები გარემო ფიზიკურ პირობებზე რეაგირებს. ინჟინრის თვალთახედვით კარგად ჩანს, რატომ აქვთ უდაბნოს მცენარეებს წყლის დანაკარგის შემცირებისთვის პატარა ფოთლები და სქელი კუტიკულები ან რატომ აქვთ სწრაფად მორბენალ ცხოველებს გრძელი კიდურები. ადაპტაციის ბევრი სხვა შედეგი ასევე ნათლად ჩანს. მაგალითად, კალიები გარემოს შეფერილობას იღებენ და ასე ცდილობენ მტაცებლებისგან თავის დაღწევას.

ორგანიზმებს შეზღუდული დრო, ენერგია და საკვები ნივთიერებები აქვთ. ფორმისა და ფუნქციის ადაპტაციური ცვლილება ორ მიზანს ემსახურება. პირველი მიზანი ინდივიდებისთვის ხელმისაწვდომი რესურსების რაოდენობის გაზრდაა, ხოლო მეორე

მიზანი ამ რესურსებისგან მაქსიმალური სარგებლის მიღებაში ანუ რაიმე გარემო პირობებში ინდივიდების სიცოცხლისუნარიანობის და გამრავლების უნარის ამაღლებაში მდგომარეობს. ყველა ცვლილებას თან ახლავს **გაცვლა**, რაც ნიშნავს, რომ ერთი რამის გაზრდას მეორის შემცირება მოჰყვება. თუ რესურსების რაოდენობა შეზღუდულია, მაშინ ერთი სტრუქტურის ან ფუნქციისთვის გამოყოფილი დრო, ენერგია და ნივთიერებები სხვაზე ვერ გადანაწილდება. აქედან გამომდინარე, ყველა ინდივიდს აქვს განაწილების პრობლემა ანუ როდესაც რესურსი **შეზღუდულია**, როგორ გამოიყენოს ორგანიზმმა საუკეთესოდ დრო და რესურსები?

განაწილების პრობლემის გადაწყვეტა დამოკიდებულია იმაზე, თუ როგორ ზეგავლენას ახდენს მოცემული სტრუქტურის ან ფუნქციის ცვლილება ვარგისიანობაზე. როდესაც თვისება სიცოცხლისუნარიანობის და გამრავლების რამდენიმე კომპონენტს ცვლის, ამ თვისების ევოლუციის გააზრება მხოლოდ სიცოცხლის მთლიანი სტრატეგიის შესწავლის შედეგად შეიძლება. მაგალითად, მცენარის მიერ წარმოებული თესლის რაოდენობის ზრდამ შესაძლოა ნაყოფიერება (შთამომავლობის რაოდენობა) გაზარდოს, ამონაზარდების სიცოცხლისუნარიანობა შეამციროს (თუ თესლის ზომა მცირდება და ამონაზარდების რაოდენობა იზრდება), მოზრდილი მცენარეების სიცოცხლისუნარიანობა შეამციროს (თუ რესურსები ფესვის ზრდიდან თესლის წარმოებაზეა მიმართული) ან შემდგომი ნაყოფიერება შეამციროს (თუ ერთი წლის განმავლობაში თესლის წარმოქმნის შედეგად მცენარის ზრდა ნელდება და მომდევნო წლებში მისი ზომაც ნაკლები ხდება).

სახელმძღვანელოს მოცემულ თავში მცენარეებისა და ცხოველების სიცოცხლის სტრატეგიაში დროისა და რესურსების განაწილების წესებს შევისწავლით. ევოლუციური თვალთახედვით, სიცოცხლის მიზანი წარმატებული და რაც შეიძლება დიდი რაოდენობით შთამომავლობის დატოვებაა. გამრავლებისას ორგანიზმი აკეთებს არჩევანს, თუ როდის გამრავლდეს, რა რაოდენობის შთამომავლობა დატოვოს ერთ ჯერზე, როგორ მოუაროს საკუთარ შვილებს და ა.შ. გამრავლების გეგმასთან დაკავშირებული წესებისა და არჩევანების ერთობლიობას სასიცოცხლო ციკლი ეწოდება (ლესელსი 1991, როფი 1992, სტერნსი 1992). სასიცოცხლო ციკლი მრავალი კომპონენტისგან შედგება და მათ შორის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანია მომწიფებულობა (პირველად გამრავლების ასაკი), გამრავლების უნარი (გამრავლების რაოდენობა), ნაყოფიერება (ერთხელ გამრავლებისას დატოვებული შთამომავლობის რაოდენობა) და სიცოცხლის წყვეტა (დაბერება და სიკვდილი). თითოეული კომპონენტი ინდივიდის ცხოვრების სხვა ასპექტებზეც ახდენს ზეგავლენას. გამრავლებას სჭირდება დრო და რესურსი, ასევე მას თან ახლავს რისკი, ამიტომ, შთამომავლობის დატოვება მშობელთა სიცოცხლისუნარიანობას, როგორც წესი, ამცირებს. ზოგჯერ შთამომავლობის

დატოვება მშობელს რესურსის დიდ რაოდენობას ართმევს, ამიტომ შემდეგი გამრავლებისას შთამომავლობის რაოდენობა ნაკლებია. აქედან გამომდინარე, ოპტიმიზირებული სასიცოცხლო ციკლი სიცოცხლისუნარიანობისა და გამრავლების მოთხოვნებს შორის კონფლიქტის გადაჭრაა, რაც უზრუნველყოფს, რომ ინდივიდის გენეტიკური შტო არასდროს განყდეს.

32.1. სასიცოცხლო ციკლის ადაპტაციები-ში ინტერაქსის სტიმულირება სახეობებს შორის ცვლილებებით ხდება

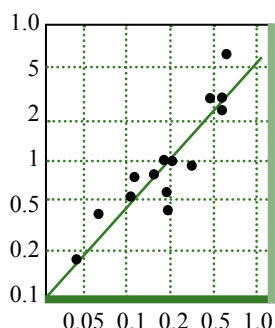
40-იან წლებში, ბრიტანელმა ორნიტოლოგმა რეჯინალდ მორეუმ, ვინც აფრიკაში მრავალი წლის განმავლობაში მუშაობდა, შენიშნა, რომ ტროპიკებში მობინადრე მაგალობელი ფრინველები მაღალ განედებთან შედარებით (საშუალოდ 4-დან 10-მდე) ნაკლები რაოდენობის კვერცხს (საშუალოდ 2-3) დებენ (მორეუ 1944). სასიცოცხლო ციკლის კვლევის ფუძემდებლად მორეუს ერთ-ერთი კოლეგა დევიდ ლეკი ითვლება, ვინც პოპულაციის ბიოლოგიასა და ევოლუციურ ეკოლოგიაზე უზარმაზარი ზეგავლენა მოახდინა. ლეკის აღმოჩენით, შთამომავლობის რაოდენობა მშობლის რეპროდუქციულ წარმატებას ზრდის, თუ შთამომავლობის სიცოცხლისუნარიანობას რაიმე არ ამცირებს (ლეკი 1944). მისი აზრით, მშობლებს ბარტყებისთვის შეზღუდული რაოდენობის საკვების შეგროვება შეუძლიათ, ამიტომ ბარტყების რაოდენობა ხელმისაწვდომი საჭმლის რაოდენობას აღემატება, მათი სიცოცხლისუნარიანობა დაბალია და ბარტყებს საკვები აკლიათ. ლეკმა ასევე ივარაუდა, რომ ვინაიდან მაღალ განედებზე შთამომავლობის დატოვებისას დღის ხანგრძლივობა მეტია, ზომიერი კლიმატის მქონე და არქტიკულ განედებზე მობინადრე ფრინველები უფრო დიდი რაოდენობის საკვებს შეაგროვებენ და შესაბამისად უფრო კარგად მოუვლიან შთამომავლობას, ვიდრე ტროპიკებში მობინადრე ფრინველები, სადაც დღის ხანგრძლივობა მთელი წლის განმავლობაში 12 საათამდეა.

ლეკმა სამი მნიშვნელოვანი აღმოჩენა გააკეთა: 1) მან სასიცოცხლო ციკლის თვისებები, როგორიცაა ნაყოფიერება, რეპროდუქციულ წარმატებასთან და მაშასადამე, ევოლუციურ ვარგისიანობასთან დააკავშირა; 2) მან დაამტკიცა, რომ სასიცოცხლო ციკლი გარემოს მიხედვით იცვლება ანუ სასიცოცხლო ციკლის თვისებებს ბუნებრივი გადარჩევა აყალიბებს; 3) მან წამოჭრა ჰიპოთეზა, რომლის შემოწმება ექსპერიმენტით შესაძლებელია. ჰიპოთეზა ასე ჟღერს: მშობლებს შთამომავლობისთვის საკვების მხოლოდ შეზღუდული რაოდენობის მიწოდება შეუძლიათ და ამიტომ გადარჩენილი ბარტყების რაოდენობა შეზღუდულია. ამ ჰიპოთეზის შემოწმებისთვის ბუდეში ბარტყების რაოდენობა შეგვიძლია გავზარდოთ. ლეკის ჰიპოთეზის თანახმად, მშობლებმა ყველა ბარტყის გამოკვება ვერ უნდა შეძლონ, ვინაიდან მათ დამატე-

ბითი საჭმლის მოპოვება არ შეუძლიათ. ლეკმა ასევე შენიშნა, რომ შთამომავლობის რაოდენობა და დღის ხანგრძლივობა ერთმანეთთან არის დაკავშირებული. განედთან ერთად შთამომავლობის რაოდენობის ზრდა საშუალო ტემპერატურის, ტემპერატურის სეზონური ცვალებადობის, საკვების რაოდენობის და ფრინველებზე მტაცებლობის ტემპის საშუალებით აიხსნება, ვინაიდან ყველა ეს ფაქტორი განედთან ერთად იცვლება.

სასიცოცხლო ციკლის ცვალებადობა

სასიცოცხლო ციკლის თვისებები, მაგალითად ნაყოფიერება და სიკვდილიანობა, ერთმანეთთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული და იცვლება (სურ. 32.1). გრაფიკის ერთ კიდეზე სპილოები, ალბატროსები, გიგანტური კუები და მუხები იმყოფებიან. ისინი დიდხანს ცოცხლობენ, ნელა ვითარდებიან, გვიან მწიფდებიან, ნელა მრავლდებიან და კარგი მშობლები არიან. გრაფიკის მეორე კიდეზე თავგებს, დროზოფილებს და წყალმცენარეებს ვხედავთ (პიანკა 1970). მცენარეებისა და ცხოველების სამეფოში, ჩამოთვლილი თვისებები სხეულის ზომასთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული და ჩანს, რომ დიდ ორგანიზმებში სიცოცხლის პროცესები ნელა მიმდინარეობს (პიტერსი 1983, კალდერი 1984, შმიდტ-ნილსენი 1990). მიუხედავად ამისა, მსგავსი ზომისა და აგებულების სხეულის მქონე ორგანიზმებშიც კი სხვადასხვა გარემო პირობები განსხვავებული სასიცოცხლო ციკლების წარმოშობას იწვევს. *Storm petrels*-ები შაშვის ზომის ზღვის ფრინველები არიან, ნელინადში მაქსიმუმ ერთ ბარტყს ზრდიან, გამრავლებას 4 ან 5 წლის ასაკში იწყებენ და 30-40 წლის განმავლობაში ცოცხლობენ. შაშვები ყოველ წელიწადს 3-4 ბარტყს ზრდიან, თუმცა 3-4 წელზე დიდხანს იშვიათად ცოცხლობენ. სასიცოცხლო ციკლების ამგვარი განსხვავებულობა ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა პოპულაციაშიც კი გვხვდება და ამის მაგალითი



სურ. 32.1. ყოველწლიურ ნაყოფიერებასა და მოზრდილი წარმომადგენლების სიკვდილიანობას შორის დამოკიდებულება ფრინველების რამდენიმე პოპულაციაში, ალბატროსებიდან (მცირე მნიშვნელობები) დაწყებული ბელურებით (დიდი მნიშვნელობები) დამთავრებული.

fence lizards-ები (ცხრილი 32.1) და სხვა ორგანიზმებია (ტინკლი და ბალინგერი 1972, შაფერი და ელსონი 1975, ლეგეტი და კარსკადენი 1978, ჯერლინგი 1988, ფლემინგი და გროსი 1989, სენდი 1996).

სასიცოცხლო ციკლის თვისებები გარემო პირობებთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული. გარდა ამისა, ბევრი ტაქსონომიური ჯგუფი სასიცოცხლო ციკლის ადაპტაციის მახასიათებელ მნიშვნელობებს აირეკლავს. იხვები ჩვეულებრივ 4-10-მდე კვერცხს დებენ, *shorebird*-ები - 4-ს, კოლიბრები - 2-ს, ხოლო ქარიშხალები - 1-ს. სავარაუდოდ, განსხვავებები ტაქსონომიურად მუდმივი თვისებების შედეგად ორგანიზმების მიერ გავრცელების არეალის შერჩევით და გარემოსა და ორგანიზმებს შორის ურთიერთქმედებით არის გამოწვეული. იხვის ჭუკებს საკუთარი თავის გამოკვება შეუძლიათ, ამიტომ მათი რაოდენობა მშობლების საჭმლის მოგროვების უნარით არ იზღუდება (ჭუკების რაოდენობა მაინც შეზღუდულია და ამის მიზეზი დადგენილი არ არის. როვერი 1985, ლესელსი და სხვები 1989). *Shorebirds*-ები ძალიან დიდი ზომის კვერცხს დებენ და მათი რაოდენობა მშობლის უნარზეა დამოკიდებული, რათა მან კვერცხის გამოჩეკა შეძლოს. თვისების ტაქსონომიური მსგავსება *shorebirds*-ების მიერ დიდი ზომის კვერცხის დადების მნიშვნელობას არ ასახავს (რატომ არ დებენ სხვა ფრინველები დიდ კვერცხს?) და არც იმას გვაუწყებს, თუ რატომ არ ცვლიან ეს ფრინველები ბუდეს და რატომ არ დებენ უფრო დიდი რაოდენობით კვერცხს.

სასიცოცხლო ციკლის ცვალებადობა მცენარეებში

მცენარეების ინგლისელმა ეკოლოგმა ჯ.პ. გრაიმმა მცენარეთა სასიცოცხლო ციკლის თვისებებსა და გარემო პირობებს შორის კავშირის არსებობაზე პირველმა მიუთითა. მან სასიცოცხლო ციკლის ცვალებადობა სამკუთხედის მსგავს ფიგურაზე წარმოადგინა და ექსტრემუმებზე (წვერებზე) მდებარე სასიცოცხლო ციკლების მქონე მცენარეებს ზეწოლისადმი ამტანი, რუდერალური და კონკურენტული უწოდა. ზეწოლისადმი ამტანი მცენარეები ექსტრემალურ გარემო პირობებში არსებობს, ნელა იზრდება და რესურსებს იზოგავს. ამონაზარდის ჩამოყალიბება რთულ გარემო პირობებში საკმაოდ რთულია, ამიტომ ვეგეტაციის გავრცელება უფრო მნიშვნელოვანია. როდესაც მცენარის ზრდისთვის სასურველი პირობებია, რუდერალური და კონკურენტული მცენარეები რღვევის სპექტრის მოპირდაპირე ბოლოებს იკავებს. რუდერალური მცენარე გავრცელების არეალის დარღვეულ ტერიტორიებს იკავებს, სწრაფად იზრდება, ადრე მწიფდება, სწრაფად მრავლდება და თესლს კარგად ავრცელებს, რაც მას საშუალებას აძლევს შთამომავლობა სხვა ადრეულ ტერიტორიებზე მანამდე გაავრცელოს, ვიდრე უფრო ძლიერი კონკურენტები

ცხრილი 32-1***Fence lizard Sceloporus undulatus*-ის რამდენიმე პოპულაციის სასიცოცხლო ციკლის თვისებები**

თვისება	ტერიტორია							სამხრეთ კაროლინა
	არი-ზონა	იუტა	კოლო-რადო	ნიუ მექსიკო	კანზასი	ტეხასი	ოჰაიო	
შთამომავლობის რაოდენობა	8,3	6,3	7,9	9,9	7,0	9,5	11,8	7,4
კვერცხის რაოდენობა წელიწადში	3	3	2	4	1-2	3	2	3
კვერცხის წონა (გ)	0,29	0,36	0,42	0,24	0,26	0,22	0,35	0,33
კვერცხის ფარდობითი მასა	0,22	0,21	0,23	0,21	0,28	0,27	0,25	0,23
მომწიფების ასაკი (თვე)	12	23	21	12	12	12	20	12
სიცოცხლისუნარიანობა გამრავლებისას	0,07	0,05	0,11	0,03	0,10	0,06	0,03	0,11
მოზრდილი წარმომადგენლის ყოველწლიური სიცოცხლის-უნარიანობა	0,24	0,48	0,37	0,20	0,27	0,11	0,44	0,49

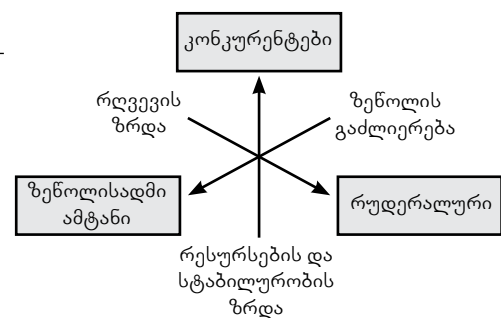
შემოვლენ. კონკურენტული მცენარე უფრო დიდი ზომის იზრდება, დიდი ზომის მნიშვნელობა და უფრო დიდხანს ცოცხლობს. კონკურენტული სასიცოცხლო ციკლი სტაბილურ, კარგ გარემო პირობებს საჭიროებს. სხვადასხვა სელექციური ფაქტორების მქონე გარემო პირობებში არსებული მცენარეების სასიცოცხლო ციკლები 32.2 ცხრილშია ჩამოთვლილი.

32.2. სასიცოცხლო ციკლის თეორია სწრაფად განვითარდა 1960-იან წლებში

ევოლუციური ეკოლოგიის ისტორია ჩარლზ დარვინით იწყება, თუმცა სასიცოცხლო ციკლის თვისებებზე მას ბევრი არაფერი უთქვამს. დარვინი ფიქრობდა, რომ ყველა ცოცხალ არსებას მაღალი პროდუქტი-

ცხრილი 32-2**სხვადასხვა სელექციური ფაქტორების მქონე გარემოში მცენარეთა ტიპური სასიცოცხლო ციკლები**

კონკურენტული	რუდერალური	ზენოლისადმი ამტანი
ბალახები, ბუჩქები ან ხეები	ბალახი, ჩვეულებრივ ერთწლიანი	ლიქენები, ბალახები, ბუჩქები ან ხეები; ჩვეულებრივ მარადმწვანე
დიდი ზომის, ზრდის პოტენციურად სწრაფი ტემპი	ზრდის პოტენციურად სწრაფი ტემპი	ზრდის პოტენციურად ნელი ტემპი
გამრავლება შედარებით ადრეულ ასაკში	გამრავლება ადრეულ ასაკში	გამრავლება შედარებით მოზრდილ ასაკში
თესლის წარმოქმნის პროპორციულად მცირე რაოდენობა	თესლის წარმოქმნის პროპორციულად დიდი რაოდენობა	თესლის წარმოქმნის პროპორციულად მცირე რაოდენობა
თესლის მარაგი ზოგჯერ, ვეგეტაციური გავრცელება ხშირი	და/ან კარგად გავრცელებადი თესლი	



ულობა ახასიათებს, ხოლო გარემოს სელექციური სიკვდილიანობის შუამავლად თვლიდა, რომელიც დაბადების ტემპს ყურადღებას არ აქცევს.

დარვინის პერიოდში ბიოლოგიური პარამეტრების ანალიზის მეთოდი არ არსებობდა. ა.ჯ. ლოტკამ და სხვებმა ბიოლოგიური პარამეტრების ანალიზის მეთოდი მოგვიანებით შეიმუშავეს, ხოლო პოპულაციის გენეტიკოსმა რონალდ ფიშერმა ეს მეთოდი ნაშრომში ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორია (1930) ევოლუციური მოვლენებისთვის გამოიყენა. მიუხედავად ყოველივე ზემოთქმულისა, ბიოლოგიური პარამეტრების მეთოდის გამოყენებამ კვლევის ახალი სფეროს წარმოშობა არ გამოიწვია. სასიცოცხლო ციკლის განვითარების შესწავლისკენ გადადგმული შემდეგი ნაბიჯი მორეუს და ლეკის მიერ ჩიტების კვერცხის ზომაზე გამოქვეყნებული სტატიები გახდა. სტატიები 40-იანი წლების შუაგულში გამოქვეყნდა და მათ ყურადღებაც მიიპყრეს, თუმცა მთავარი მოვლენები მაინც ორი ათწლეულის შემდეგ განვითარდა. ლეკის თეორია მეტისმეტად გამარტივებული იყო და მასში შთამომავლობის რაოდენობა (უფრო ზოგადად, გამრავლების ტემპი) ერთ ადაპტაციად მიიჩნეოდა, რომელიც ფენოტიპის სხვა ასპექტებთან დაკავშირებული არ არის. მშობლების მიერ შვილებისთვის მიწოდებული საკვები გარემოში საკვების ხელმისაწვდომობით განისაზღვრებოდა, ხოლო საკვების შეგროვებასა და შვილების მოვლაზე დახარჯული დრო და ძალისხმევა ვარგისიანობის განტოლებაში არ შედიოდა. ლეკის მეთოდი ნამდვილად არახარისხობრივი იყო. გარდა ამისა, 40-იან და 50-იან წლებში, პოპულაციის ბიოლოგია პოპულაციის ზომის სიმჭიდროვეზე დამოკიდებულების პრობლემაში იყო გახლართული (თავი 16).

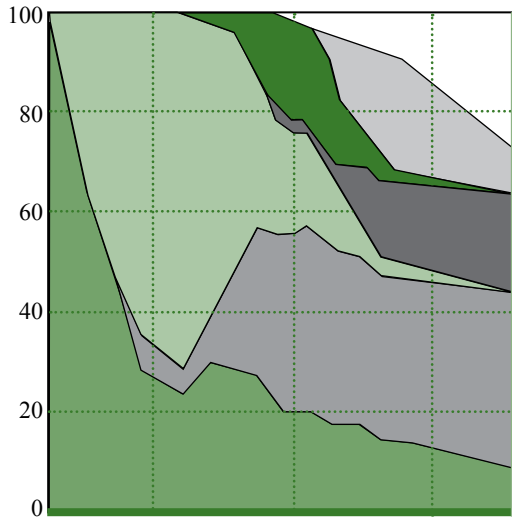
60-იანი წლების დასაწყისში, პოპულაციის კვლევის მეთოდებში გარდატეხა მოხდა და თანამედროვე ევოლუციური ეკოლოგია შეიქმნა. 1959 წელს, „სახეობათა წარმოშობის შესახებ“ გამოქვეყნებიდან 100 წელი გავიდა. 1958 წელს, *Dover Publications*-მა ხელახლა გამოაქვეყნა „ფიშერის ბუნებრივი გადარჩევის გენეტიკური თეორია“. იმავე პერიოდში, ნიუ იორკის შტატის უნივერსიტეტში, ჯორჯ უილიამსი დაბერების ევოლუციის (ვილიამსი 1957) და მწერთა თანასაზოგადოებების (ვილიამსი და ვილიამსი 1957) ადაპტაციურ საფუძვლებს სწავლობდა. 1960 წელს, ა.ვ.ფ. ედვარდსმა, ვ.ა. კოლმანმა, ჰ. კალმუსმა და ს.ა.ბ. სმიტმა პოპულაციებში მდედრების და მამრების 1:1 შეფარდების ადაპტაციური მნიშვნელობის შესახებ სტატიები გამოაქვეყნეს.

სასიცოცხლო ციკლის კვლევა 1966 წელს დაიწყო, როდესაც მარტინ კოდიმ და ჯორჯ ს. ვილიასმა სტატიები გამოაქვეყნეს. კოდიმ ვარგისიანობის სიმრავლეების შესახებ ლევისის მოსაზრებები სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის მიუსადაგა და შენიშნა, რომ ვარგისიანობის სხვადასხვა კომპონენტები კონფლიქტის მქონე სელექციური ზემოქმედების

ქვეშ შეიძლება მოექცეს. კოდის აზრით, ადაპტაცია დროისა და ენერგიის განაწილებისას კომპრომისებზე წასვლაა. გარდა ამისა, იგივე კოდის თვალსაზრისით, გარემოს ტევადობისადმი პოპულაციის დაბალი და მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში სასიცოცხლო ციკლის განსხვავებული ადაპტაციები არსებობს. მაღალი სიმჭიდროვისას, სელექცია არჩევს ადაპტაციას, რომელიც ინდივიდებს მცირე რესურსებით გადარჩენის და გამრავლების საშუალებას აძლევს. დაბალი სიმჭიდროვისას, სელექცია უპირატესობას პოპულაციის სწრაფად ზრდის ხელშემწყობ ადაპტაციებს ანიჭებს. მაშასადამე, პროდუქტიულობის მაღალი ტემპი ვარგისიანობას ზრდის. ზემოთ ჩამოთვლილ, ურთიერთგამომრიცხავ სტრატეგიებს **K-სელექცია** და **r-სელექცია** ეწოდება. სახელწოდებები პოპულაციის ზრდის ლოჯისტიკურ განტოლებაში შემავალი ცვლადებიდან გამომდინარეობს (ბოისი 1984).

უილიამსის სტატიაში (1966) სასიცოცხლო ციკლისთვისების დემოგრაფიული დაწყვილებაა გამოკვლეული. მისი აზრით, გამრავლების ძალისხმევის გაძლიერება ნაყოფიერებასა და მომავალი გამრავლების უნარზე ზეგავლენას ახდენს. უილიამსმა ვარგისიანობის თანამედროვე და მომავალი კომპონენტები გამრავლების ერთ მნიშვნელობაში გააერთიანა, რომელიც ბიოლოგიური პარამეტრების გამოთვლებს ეფუძნება. მეცნიერმა აჩვენა, თუ როგორ გადაიჭრას სასიცოცხლო ციკლის ცვლილების ანმოსა და მომავალზე მოხდენილ ზეგავლენებს შორის კონფლიქტი თანამედროვე და მომავალში მოსალოდნელი შთამომავლობის ფარდობითი მნიშვნელობების საშუალებით. როდესაც პოპულაციაში შემავალ ინდივიდებს გამრავლების პერიოდებს შორის გადარჩენის მაღალი ალბათობა გააჩნიათ, მომავალში გამრავლების ალბათობა დიდია და სელექცია გამრავლების უნარს ასუსტებს, რათა გადარჩენის მაღალი ალბათობა შეინარჩუნოს. როდესაც პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების უმეტესობა გამრავლების პერიოდებს შორის იღუპება, სელექცია შთამომავლობის გაზრდას ანიჭებს უპირატესობას.

ვ.დ. ჰემილტონმა (1966) ნათლად აჩვენა, თუ როგორ იწვევს ბიოლოგიური პარამეტრების ანუ თითოეულ ასაკში ნაყოფიერების და სიცოცხლისუნარიანობის ცვლილება ვარგისიანობის ცვლილებას. მიღებულმა შედეგმა და მასთან დაკავშირებულმა სხვა დასკვნებმა სასიცოცხლო ციკლის თეორიის შემდგომ განვითარებას მათემატიკური საფუძველი ჩაუყარეს. მ. გედგილის და ვ.ჰ. როსერტის (1970) სტატიებში ჩანს, რომ ბიოლოგიური პარამეტრების მნიშვნელობებს შორის კავშირზე დამოკიდებული სელექცია სასიცოცხლო ციკლის ადაპტაციებით განისაზღვრება. გ. მერფიმ (1968) და ვ.მ. შაფერმა (1974) სასიცოცხლო ციკლის ცვალებად გარემოში ევოლუციის საკითხი წამოჭრეს.



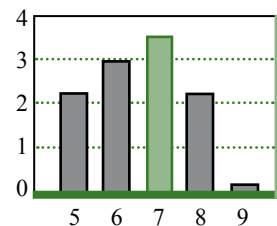
სურ. 32.2. მშრალი ნონის პროპორციული განაწილება მცენარე *groundsel*-ის (*Senecio vulgaris*) სხვადასხვა ნაწილებში სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში. გამრავლების ორგანოების განვითარება ფოთლებისა და ფესვების ხარჯზე ზრდის სეზონის მიწურულს ხდება

32.3. გუნებრივი გადაჩვევა არა-გულირავს შეზღუდული დროისა და რესურსების განაწილებას კონკურენტულ მოთხოვნებს შორის

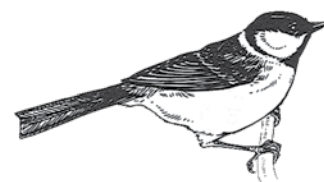
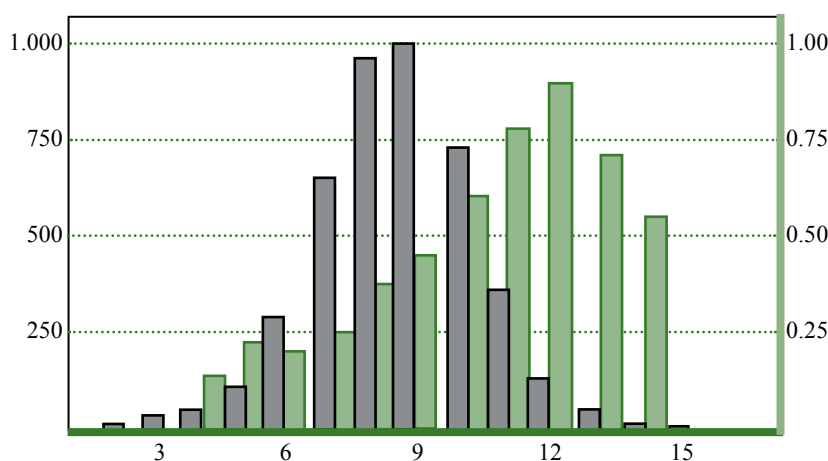
ეკოლოგების აზრით, სასიცოცხლო ციკლები ორგანიზმების წინაშე არსებულ, კონკურენტულ მოთხოვნებს შორის გაჩენილ კონფლიქტებს არეგულირებს. აქედან გამომდინარე, სასიცოცხლო ციკლების შესწავლისას კონკურენტულ ფუნქციებს შორის შეზღუდული დროისა და რესურსების განაწილების გააზრება ძალიან მნიშვნელოვანია. რომელიმე ფუნქციის გაზრდა დროის, ენერგიის და საკვები ნივთიერებების სხვაგვარ განაწილებას საჭიროებს. რესურსების რაოდენობა შეზღუდულია, ამიტომ მოთხოვნის ერთი კომპონენტის გაზრდა რაიმე სხვა კომპონენტზე რესურსების განაწილებას ამცირებს. მაგალითად, საკვების ძებნაზე დახარჯული დრო შთამომავლობის მოვლაზე ან მტაცებლებისგან თავის დაცვაზე ვერ დაიხარჯება.

ზრდისთვის გამოყენებული ენერგია და საკვები ნივთიერებები გამრავლებისთვის ვერ დაიხარჯება. ბევრი სახეობა კვერცხს გონადისადმი პირდაპირპროპორციულად დებს, ხოლო თესლს ყვავილების რაოდენობისადმი პირდაპირპროპორციულად წარმოქმნის. აქედან გამომდინარე, როდესაც ზრდა გამრავლების სტრუქტურებიდან სხეულის სხვა ნაწილებს ეხება, ნაყოფიერება მცირდება. ფოტოსინთეზის ტემპი დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა რაოდენობით მიმართა მცენარემ პროდუქცია ფოტოსინთეზურ და დამხმარე ქსოვილებზე (სურ. 32.2). მცენარეების სხეულის კორპუსი მოდულარულია. ბევრ სახეობაში ფოთლის მიმაგრების ადგილზე გვერდითი ტოტები ან ყვავილები ამოდის, თუმცა ორივე ერთად არასდროს გვხვდება და მაშასადამე, გამრავლებას ზრდა ცვლის.

სასიცოცხლო ციკლებში ჩანაცვლება ხშირია, თუმცა მისი დამტკიცება რთულია, ვინაიდან ფენოტიპის ინდივიდუალური კომპონენტების ექსპერიმენტულ, კონტროლირებულ დამუშავებას საჭიროებს. ფრინველთა ბუდეებში კვერცხის დამატებამ და გამოკლებამ წინილების რაოდენობასა და მათ სიცოცხლისუნარიანობას შორის უკუპროპორციული დამოკიდებულება გამოავლინა. აქედან გამომდინარე, შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობა საშუალო რაოდენობის პირობებში ყველაზე უფრო მეტია და ეს დევიდ ლეკმაც ივარაუდა. მაგალითად, ჰოგსტედტმა (1980) დაამტკიცა, რომ დედალი კაჭკაჭის დადებული კვერცხებიდან იმდენი ბარტყი იჩეკება, რამდენის გამოკვებაც კაჭკაჭს შეუძლია. კვერცხების დამატება ან გამოკლება გამოკვებილი ბარტყების რაოდენობას ამცირებს (სურ. 32.3). მიუხედავად ამისა, ზოგიერთ სახეობაში შთამომავლობის ყველაზე უფრო პროდუქტიული რაოდენობა პოპულაციაში შემჩნეულ ყველაზე უფრო გავრცელებულ რაოდენობას აღემატება (ბოისი და პერინსი 1987. სურ. 32.4). ამგვარი შედეგების ახსნისთვის შეგვიძლია შემოვიტანოთ ჰიპოთეზა,



სურ. 32.3. ევროპული კაჭკაჭის ბუდეში გამოჩენილი წინილების რაოდენობა, როდესაც კაჭკაჭმა 7 კვერცხი დადო, ხოლო ექსპერიმენტატორმა 5 ან 9 კვერცხი დაუტოვა. შთამომავლობის ყველაზე უფრო პროდუქტიულ რაოდენობას 7 კვერცხის პირობებში ვიღებთ.

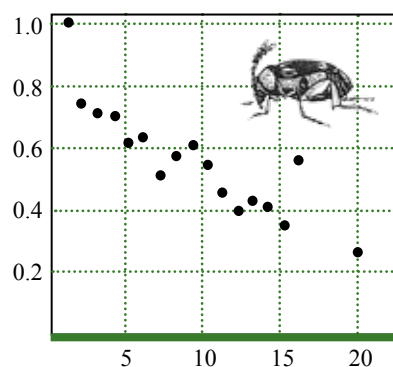


სურ. 32.4. კვერცხის რაოდენობის (ნაცრისფერი ძელაკები) სიხშირეები დიდი წიწვიას (*Perus major*) 4489 კვერცხზე. ექსპერიმენტი 1960-დან 1982 წლამდე ოქსფორდში, ინგლისში ჩატარდა. სურათზე ნაჩვენებია შემდეგ სეზონამდე გადარჩენილი ბარტყების რაოდენობის კვერცხის რაოდენობაზე დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი. კვერცხის ყველაზე უფრო გავრცელებული რაოდენობა ყველაზე უფრო პროდუქტიული არ არის.

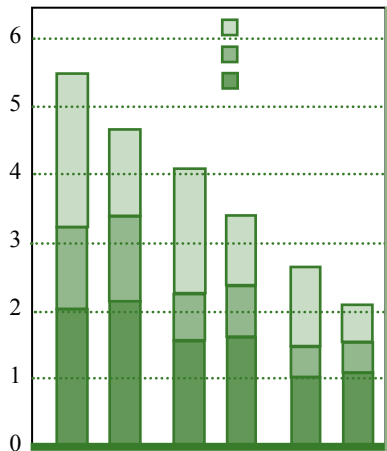
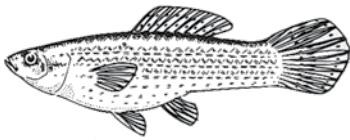
რომლის თანახმად, დიდი რაოდენობით შთამომავლობის დატოვება მშობლებზე უარყოფით ზეგავლენას ახდენს. კვერცხის ზომასა და რაოდენობას შორის ასევე გარკვეული თანაფარდობა არსებობს. დედალს, უფრო დიდი ზომის კვერცხის დადება, საშუალებას აძლევს, რესურსების შედარებით დიდი რაოდენობა გაანაწილოს შთამომავლობაზე, ვიდრე ბარტყები გამოიჩეკებინ. კარგად უზრუნველყოფილი კვერცხი ზოგჯერ შთამომავლობის უფრო მეტი სიცოცხლისუნარიანობის გარანტიაა, ვიდრე პატარა კვერცხის დადება. ამგვარი თანაფარდობის ჩვენება საკმაოდ რთულია (ლესელსი და სხვები 1989).

პარაზიტოიდებში, შთამომავლობის ვარგისიანობასა და რაოდენობას შორის გადანაცვლება შთამომავლობის გაჩენამდე ხდება, როდესაც მდებრი ირჩევს მასპინძელს და გადანაცვლებს, რამდენი კვერცხი დადოს. მასპინძლის ზომა და ასაკი პარაზიტოიდების მატლების სიცოცხლისუნარიანობაზე, ასევე მოზრდილი პარაზიტოიდის ზომაზე, ნაყოფიერებაზე და განვითარებისთვის საჭირო დროზე ზეგავლენას ახდენს (გოდფრი 1994). მასპინძელი რესურსების შეზღუდული რაოდენობა, ამიტომ მასპინძელში ან მასპინძელზე დადებული კვერცხების რაოდენობა შთამომავლობის ვარგისიანობაზე ასევე ახდენს ზეგავლენას. კოპლებიანი ხოჭო *Callosobruchus maculatus* კვერცხებს პარკოსან მცენარეებზე დებს, რომელიც მატლის განვითარებისთვის საჭირო რესურსს შეიცავს (პარკოსანი მცენარის თესლი პარაზიტოიდის მასპინძელია). მატლის სიცოცხლისუნარიანობა მცირდება, როდესაც პარკოსან მცენარეზე მოსული მატლების რაოდენობა იზრდება (სურ. 32.5). პარაზიტოიდებში კვერცხისდება მათ წონასთან არის დაკავშირებული, ხოლო წონა მატლების რაოდენობის ზრდასთან ერთად მცირდება (უილსონი 1989, ლესელსი 1991).

სასიცოცხლო ციკლის თვისებებს შორის თანაფარდობა სხვა ექსპერიმენტებმა ვერ დაადასტურა. მაგალითად, რეზნიკმა კვლევა (1983) გუპიებისთვის ჩატარა და აღმოაჩინა, რომ გამრავლებაზე განაწილებული რესურსები მდებრებსა და მამრებს შორის დანაწილებისთვის ხელის შეშლის შედეგად მცირდება. თუ ზრდასა და გამრავლებაზე რესურსი ნაწილდება, მაშინ საექსპერიმენტო თევზი კვლევის დასასრულს უფრო დიდი ზომის იქნება. სინამდვილეში, დანაწილებული და დაუნაწილებელი მდებრების ზრდას შორის დიდი განსხვავება არ გაჩენილა (სურ. 32.6). კვლევის მიღებული შედეგების რამდენიმე ინტერპრეტაციაა შესაძლებელი. სავარაუდოდ, საჭმლის ხელმისაწვდომობა გუპიების გამრავლებას ხელს არ უშლის. ასევე შესაძლებელია, დედალი გუპების ზრდას გენეტიკური ფაქტორები განსაზღვრავს და ზრდის ტემპი რესურსების მოსალოდნელ ხელმისაწვდომობას შეესაბამება (გუპიები დანაწილებისგან თავს არ იკავებენ).



სურ. 32.5. როდესაც ხოჭო *Callosobruchus maculatus*-ის მატლების რაოდენობა პარკოსან მცენარეზე იზრდება, მატლების სიცოცხლისუნარიანობა მცირდება.



სურ. 32.6. ენერგიის შემცველობა დედალი გუპიის სომატურ ქსოვილებში, ქონში და გამრავლების ქსოვილებში (მათ შორის კვერცხებში). მდებარე გუპიებს მამრებთან დაწყვილება და განაყოფიერება შეუძლიათ (R) ან ხელი ეშლება (N).

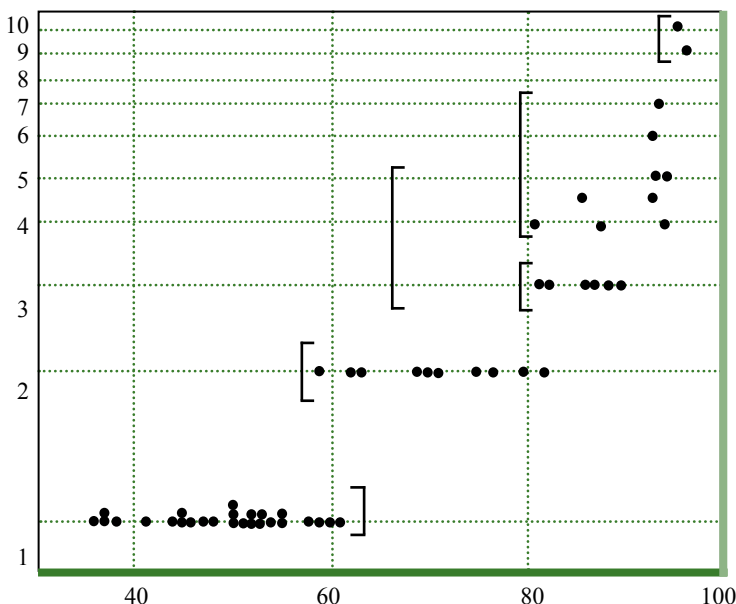
სასიცოცხლო ციკლთან დაკავშირებულ პრობლემებს სამი შეკითხვით შეგვიძლია თავი მოვუყაროთ და ეს შეკითხვებია: როდის უნდა დაიწყოს ინდივიდმა შთამომავლობის დატოვება? რა სიხშირით უნდა გამრავლდეს? რა რაოდენობის შთამომავლობა უნდა დატოვოს თითოეული გამრავლების შემდეგ? სხვადასხვა სახეობები ამ შეკითხვებს განსხვავებულად

პასუხობენ და ეს პასუხები ნაყოფიერებას, ზრდას და სიცოცხლისუნარიანობას ანუ ანმეოსა და მომავალში გამრავლებას შორის სხვადასხვა თანაფარდობებს გვაუწყებს.

32.4. პირველი რეპროდუქციის ასაკი ზოგადად იზრდება ზრდასრული ინდივიდების სიცოცხლის ხანგრძლივობის პირდაპირპროპორციულად

როდის უნდა დაიწყოს მცენარემ ან ცხოველმა გამრავლება? დიდხანს მცხოვრები ორგანიზმები უფრო გვიან ასაკში იწყებენ გამრავლებას (სურ. 32.7). რატომ ხდება ასე? ინდივიდი ყველა ასაკში წვევტს, სცადოს გამრავლება თუ თავი შეიკავოს. როდესაც ახალგაზრდა ინდივიდები არჩავენ თავის შეკავებაზე აკეთებენ, სქესობრივი მომწიფება შეიძლება შეყოვნდეს. პირველად გამრავლების ასაკი გამრავლების სარგებლისა და საფასურის ტერმინებში უნდა გავიანოთ. სარგებელი გამრავლების ასაკში ნაყოფიერების ზრდაა, ხოლო საფასური უფრო დიდ ასაკში ნაყოფიერების და სიცოცხლისუნარიანობის შემცირება შეიძლება გახდეს.

განვიხილოთ შემდეგი ჰიპოთეტური მაგალითი. ხვლიკი ზრდას სქესობრივ მომწიფებამდე განაგრძობს. მისი ნაყოფიერება მომწიფების ასაკში სხეულის ზომისადმი პირდაპირპროპორციულია. გამრავლებისგან თავშეკავების ყველა წელიწადზე ხვლიკი 10-ით მეტ კვერცხს დებს, ანუ თუ ხვლიკი პირველივე წელიწადს გამრავლდება, მაშინ ის ამ და მომდევნო წელიწადში 10 კვერცხს დადებს, ხოლო თუ ხვლიკი მეორე წელიწადს გამრავლდება, მაშინ კვერცხის რაოდენობა ყოველ წელიწადს 20 იქნება და ა.შ. ადრე და გვიან მომწიფე-



სურ. 32.7. სხვადასხვა ფრინველის მომწიფების ასაკსა და მოზრდილი წარმომადგენლის სიცოცხლისუნარიანობას შორის დამოკიდებულება. სიცოცხლისუნარიანობა სიცოცხლის ხანგრძლივობისადმი პირდაპირპროპორციულია.

ცხრილი 32-3

ჰიპოთეტურ პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების მიერ დადებული კვერცხის რაოდენობის სიცოცხლის ხანგრძლივობაზე და პირველად გამრავლების ასაკზე დამოკიდებულების ფუნქცია

პირველად გამრავლების ასაკი (წელი)	სიცოცხლის ხანგრძლივობა							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	10*	20	30	40	50	60	70	80
2	0	20	40	60	80	100	120	140
3	0	0	30	60	90	120	150	180
4	0	0	0	40	80	120	160	200
5	0	0	0	0	50	100	150	200
6	0	0	0	0	0	60	120	180

* მუქი შრიფტი ყველაზე უფრო პროდუქტიულ ასაკზე მიუთითებს სიცოცხლის მოცემული ხანგრძლივობისა და პირველად გამრავლების ასაკისთვის

ბული ინდივიდების კვერცხის დებაზე დაკვირვებაში აჩვენა (ცხრილი 32.3), რომ მომნიშვნელოვანი ასაკი, რომელიც გამრავლების უნარს მაქსიმალურს ხდის, სიცოცხლის ხანგრძლივობისადმი პირდაპირპროპორციულად იცვლება. თუ სიცოცხლის ხანგრძლივობაა 3 წელი, მაშინ პირველივე წელს მომნიშვნელოვანი სიცოცხლის განმავლობაში 30 კვერცხის დადებას გამოიწვევს (ყოველ წელიწადში 10 კვერცხი). მესამე წელს მომნიშვნელოვანი შედეგად, ინდივიდი ასევე 30 კვერცხს დადებს (ოღონდ 30-ვე კვერცხი მესამე წელიწადში დაიდება). მეორე წელს მომნიშვნელოვანი ინდივიდის ნაყოფიერებას გაზრდის, ვინაიდან ის 40 კვერცხის დადებას შეძლებს (20 კვერცხი მეორე წელიწადში და 20 მესამე წელიწადში). როდესაც სიცოცხლის ხანგრძლივობაა 7 წელი, მომნიშვნელოვანის საუკეთესო ასაკია 4 წელი.

ზოგიერთი ორგანიზმი (მაგალითად, ჩიტები) პირველი წელიწადის შემდეგ აღარ იზრდება და გამრავლების შესახებ მათ მიერ გაკეთებული არჩევანი გამრავლებასა და სიცოცხლისუნარიანობას შორის არსებულ ბალანსზეა დამოკიდებული. ინდივიდები, რომლებიც გამრავლებისგან თავს იკავებენ, ბარტყების მოვლასთან, ბუდის შენებასთან ან გამრავლების ადგილებზე მიგრაციასთან დაკავშირებულ რისკს ანეიტრალავენ. ასაკთან ერთად მიღებული გამოცდილება გამრავლებასთან დაკავშირებულ რისკს ასევე ამცირებს და ამავე დროს მშობლის ნაყოფიერებას გარკვეულ დონემდე ზრდის. ფრინველებში მომნიშვნელოვანი ასაკი მოზრდილი წარმომადგენლების ყოველწლიური სიცოცხლისუნარიანობისადმი პირდაპირპროპორციულად იზრდება. დაყოვნებული გამრავლების უპირატესობას ბევრი ფაქტორი ანეიტრალავენ, რომლებიც მომავალში გამრავლების მოლოდინს ამცირებენ. ამ ფაქტორებს შორისაა მტაცებლობის მაღალი ტემპი და დაბერება, ხოლო ერთი წლის ან ნაკლები დროის განმავლობაში მცხოვრები ორგანიზმებისთვის ასეთი ფაქტორია გამრავლების სეზონის დასრულება.

32.5. მრავალწლიანი სასიცოცხლო ციკლებისადმი კეთილგანწყობილი არის მაღალი და ზრდასრულთა შედარებით მუდმივი გადაჩენა

ზოგიერთი ორგანიზმი ერთი სეზონის განმავლობაში მრავლდება და შემდეგ კვდება, ხოლო ასეთ თვისებას ერთწლიანი გამრავლება ეწოდება. ზოგიერთი ორგანიზმი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში რამდენიმე სეზონზე მრავლდება და ასეთ თვისებას მრავალწლიანი გამრავლება ეწოდება. პოპულაციის ბიოლოგები თითოეული ამ თვისების უპირატესობას გადარჩენის ალბათობასა და ნაყოფიერებას შორის თანაფარდობის საშუალებით განსაზღვრვენ. ზამთრის არარეპროდუქტიულ პერიოდში გადარჩენისთვის მრავალწლიანი მცენარე რესურსებს ანაწილებს, რისთვისაც ფესვებში ნივთიერებებს ინახავს და გამრავლების დასრულების შემდეგ გვალვისა და ყინვის ამტანი კვირტები გამოაქვს. აქედან გამომდინარე, მრავალწლიანი გამრავლება ერთწლოვან გამრავლებაზე უმჯობესია და ნაყოფიერების შემცირების საფასურიც ნაკლებია. იგივე საკითხს შეეხება მოზრდილი და მოუმნიშვნელოვანი მცენარეების სიცოცხლისუნარიანობების შეფარდება. როდესაც გამრავლების ერთი სეზონიდან მეორემდე მხოლოდ მცირე რაოდენობის ინდივიდი ახერხებს გადარჩენას ან როდესაც ინდივიდები შედარებით ნაკლები რაოდენობის ნაყოფს იძლევიან, ერთწლიანი გამრავლება უკეთესია. როდესაც ინდივიდების გადარჩენის ალბათობა ჩამოყალიბების შემდეგ ძალიან მაღალია, ხოლო ამონაზარდების სიცოცხლისუნარიანობა მცირეა, ერთწლიან მცენარეს მრავალწლიანთან შედარებით მეტი რაოდენობის თესლი უნდა ჰქონდეს. აქედან გამომდინარე, ერთწლიანი მცენარეები უდაბნოს ფლორაში დომინირებს, სადაც მოზრდილი მცენარეების მხოლოდ მცირე რაოდენობას შეუძლია გვალვის ატანა, ხოლო მრავალწლოვანი

მცენარეები ტროპიკულ ფლორაშია გავრცელებული, სადაც კონკურენცია და მტაცებლების ზეწოლა ამონაზარდის ჩამოყალიბებას ართულებს.

ლემონტ კოულმა (1954), ჩარნოვმა და შაფერმა (1973) ერთნლიანი და მრავალნლიანი მცენარეები ალგებრულ მოდელში ერთმანეთს შეადარეს. დავუშვათ, მცენარეთა პოპულაცია შეიცავს ინდივიდებს, რომლებიც ზრდის პირველი პერიოდის მინურულს დიდი რაოდენობით თესლს წარმოქმნიან და შემდეგ კვდებიან (ერთნლოვნები) და ასევე შეიცავს ინდივიდებს, რომლებიც ნაკლებ თესლს წარმოქმნიან, მაგრამ ზამთარს უძლებენ და ზრდის მომდევნო სეზონებშიც მრავალდებიან (მრავალნლოვნები). რომელი სახეობის მცენარის ვარგისიანობაა უფრო მეტი? ჩარნოვმა და შაფერმა მოდელის აგებისთვის დაუშვეს, რომ ერთნლიანი და მრავალნლიანი მცენარეების გადარჩენის ალბათობა ზრდის პირველ სეზონში თანაბარია (S_0), ხოლო შემდეგ მრავალნლიანი მცენარეების გადარჩენის ალბათობა მუდმივია (S_p).

ერთნლიანი მცენარის პოპულაციის ზრდის კოეფიციენტი (λ_a) თითოეული ინდივიდის მიერ წარმოქმნილი თესლის რაოდენობის (B_a) გამრავლების ასაკში მათ სიცოცხლისუნარიანობაზე (S_0) ნამრავლის ტოლია:

$$\lambda_a = B_a S_0$$

მრავალნლიანი მცენარეების პოპულაციის ნაზრდი თესლის რაოდენობის (B_p) სიცოცხლისუნარიანობაზე (S_0) ნამრავლს დამატებული მშობლის გადარჩენის ალბათობაა (S_p):

$$\lambda_p = B_p S_0 + S_p$$

ერთნლიანი მცენარეების პოპულაციის ზრდის ტემპი მრავალნლოვანი პოპულაციის ზრდის ტემპს აღემატება ($\lambda_a > \lambda_p$), როდესაც $B_a S_0 > B_p S_0 + S_p$. უტოლობის ორივე მხარე S_0 -ზე გავყოთ და მივიღებთ $B_a > B_p + S_p/S_0$. გარდაქმნის შედეგად გვექნება:

$$B_a - B_p > \frac{S_p}{S_0}$$

ერთნლიანი სასიცოცხლო ციკლი უმჯობესია, როდესაც ერთნლიანი მცენარის მიერ წარმოებული თესლის რაოდენობა მრავალნლიანი მცენარის ნაყოფიერებას S_p/S_0 შეფარდებით აღემატება. როდესაც გამრავლების სეზონებს შორის მცირე რაოდენობის მრავალნლიანი მცენარე ახერხებს გადარჩენას ან მრავალნლიანი მცენარეები შედარებით ნაკლები რაოდენობის თესლს წარმოქმნიან, ერთნლიანი სასიცოცხლო ციკლი უმჯობესია. როდესაც ინდივიდები ჩამოყალიბების შემდეგ გადარჩენას ახერხებენ, მაგრამ ამონაზარდის სიცოცხლისუნარიანობა ნაკლებია (S_p/S_0 შეფარდება დიდია), ერთნლიანი სასიცოცხლო ციკლი ძალიან მაღალ ნაყოფიერებას იწვევს. მოდელი კიდევ უფრო რთულდება, თუ მასში წლიდან წლამდე ზრდას და გადარჩენის ალბათობის ყოველწლიურ ცვლილებას გავაერთიანებთ, თუმცა ძირითადი დასკვნა მაინც

უცვლელია და მის თანახმად, სასიცოცხლო ციკლის სტრატეგია მოზრდილი წარმომადგენლების და ახალგაზრდების სიცოცხლისუნარიანობის შეფარდებაზე დამოკიდებული (სტერნსი 1976, ბალმერი 1985).

32.6. ოპტიმალური რეპროდუქციული ქალისხმევა იცვლება ზრდასრულთა გადარჩენის უპროპორციულად

ერთნლიანი მცენარეების პირველი გამრავლების შემდეგ სიცოცხლის გაგრძელების ალბათობა ძალიან მცირეა და ამიტომ, ყველა რესურსი გამრავლებაზე იხარჯება. მრავალნლიანმა მცენარეებმა რესურსი გამრავლებასა და ადაპტაციაზე უნდა გაანაწილოს, რათა სიცოცხლე გაუხანგრძლივდეს. როდესაც ადაპტაცია ზეგავლენას ნაყოფიერებასა და სიცოცხლისუნარიანობაზე ახდენს, ამ ორს შორის თანაფარდობა ოპტიმალური უნდა გახდეს. როდესაც სიცოცხლის ხანგრძლივობა გამრავლების შედეგების მიუხედავად მცირეა, განაწილება არსებული ნაყოფიერების სასარგებლოდ უნდა მოხდეს. თუ სიცოცხლის პოტენციური ხანგრძლივობა დიდია, მაშინ არსებულმა ნაყოფიერებამ მომავალი გამრავლება რისკის ქვეშ არ უნდა დააყენოს. ამ ყველაფრის ალგებრულად ასახვა საკმაოდ მარტივია. დავუშვათ, მრავალნლიანი პოპულაციის ზრდის ტემპია $\lambda_p = B_p S_0 + S_p$, თუ მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობას ორ კომპონენტად დავყოფთ, რომელთაგან ერთი გამრავლებას (S_R) უკავშირდება, ხოლო მეორე გამრავლებაზე დამოკიდებული არ არის (S), მაშინ ზრდის ტემპი შემდეგია:

$$\lambda_p = B_p S_0 + S_p S_R$$

გამრავლების გარკვეული თვისებები სიცოცხლისუნარიანობის და ნაყოფიერების მნიშვნელობებს ცვლის და შთამომავლობის რაოდენობაზე შემდეგ ზეგავლენას ახდენს:

$$\Delta \lambda_p = S_0 \Delta B_p - S_p \Delta S_R$$

როდესაც ცვლილებები ნაყოფიერებას აძლიერებს (ΔB_p დადებითია) და სიცოცხლისუნარიანობას ამცირებს (ΔS_R უარყოფითია), მათ მიერ $\Delta \lambda_p$ -ზე მოხდენილი ზეგავლენა S_p -ის და S_0 -ის მნიშვნელობებზეა დამოკიდებული. როდესაც S_p მეტია S_0 -ზე, სელექცია მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობის ამამალლებელ ადაპტაციებს ანიჭებს უპირატესობას და პირიქით. მაშასადამე, მშობლების წვლილი შთამომავლობის აღზრდაში სიცოცხლის ხანგრძლივობის ზრდასთან ერთად მცირდება.

ზრდასა და გამრავლებას შორის ბალანსის მოძებნის პრობლემა მხოლოდ მრავალნლოვან მცენარეებს არ აქვთ. გაიხსენეთ ქალაღის კრაზანა, რომელიც ბუდეს სახლისა და ვერანდის ჭერზე იკეთებს. განაყოფიერებული დედა კრაზანა გამოიზამთრებს და ამგვარ ბუდეებს გაზაფხულზე აკეთებს, ხოლო რამ-

ცხრილი 32-4

ნელა ზრდის/კარგი ნაყოფიერების და სწრაფი ზრდის/ცუდი ნაყოფიერების სტრატეგიების რიცხვითი შედარება თევზის ორი, ჰიპოთეტური სახეობისთვის

თვისება	ნელინადი					
	1	2	3	4	5	6
ნელი ზრდა/კარგი ნაყოფიერება						
სხეულის წონა	10	12	14,4	17,3	20,8	25,0
ზრდის ინკრემენტი	2	2,4	2,9	3,5	4,2	5,0
კვერცხის წონა	8	9,6	11,5	13,8	16,6	20,0
კვერცხის საერთო წონა	8	17,6	29,1	42,9	59,5	79,5
სწრაფი ზრდა/ცუდი ნაყოფიერება						
სხეულის წონა	10	15	22,5	33,8	50,7	76,1
ზრდის ინკრემენტი	5	7,5	11,3	16,9	25,4	38,1
კვერცხის წონა	5	7,5	11,3	16,9	25,4	38,1
კვერცხის საერთო წონა	5	12,5	23,8	40,7	66,1	104,2

შენიშვნა: ყველა წონა გრამებშია. სხეულის წონა+ზრდის ინკრემენტი=სხეულის წონა შემდეგ ნელინადში. კვერცხის საერთო წონა წინა ნელინადში+კვერცხის წონა=კვერცხების საერთო წონა მიმდინარე ნელინადში. ზრდის ინკრემენტი და კვერცხების წონა ყოველ ნელინადში სხეულის წონის ტოლია.

დენიშე თვის შემდეგ დაფრთიანებული დედალი და მამალი კრაზანები ბუდიდან გამოდიან. გაზაფხულსა და ზაფხულში დედა კრაზანა არარეპროდუქციულ მუშებს აჩენს, რომლებიც მას კოლონიის განვითარებაში ეხმარებიან. დედა კრაზანისთვის კრიტიკული არჩევანია, თუ როგორ გადავიდეს არარეპროდუქციული მუშების დაბადებიდან რეპროდუქციული კრაზანების დაბადებაზე, რათა რეპროდუქციული კრაზანების რაოდენობა მაქსიმალური გახდეს. სტოქასტიკური, დინამიური პროგრამირების (თავი 31) მიხედვით, როდესაც სეზონის დასასრული პროგნოზირებადია, გადართვა საფეხურებრივად არის სასურველი (მაცევიჩი და ოსტერი 1976, ალექსანდერი 1982, ბალმერი 1994).

ბევრ მცენარეს და უხერხემლო ცხოველს, ასევე ზოგიერთი თევზს, რეპტილიას და ამფიბიას დამახასიათებელი ზომა არ გააჩნია. ისინი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში შენელებული ტემპით იზრდებიან და ამ მოვლენას დაუსრულებელი ზრდა ეწოდება. ამგვარი თვისების მქონე სახეობებში ნაყოფიერებასა და სხეულის ზომას შორის პირდაპირი დამოკიდებულებაა. კვერცხისდება და ზრდა ენერგიისა და საკვები ნივთიერებების რესურსებზეა დამოკიდებული, ამიტომ ერთი წლის განმავლობაში გაზრდილი ნაყოფიერება მომდევნო წლებში ნაყოფიერების სავარაუდო შემცირებასთან უნდა შედარდეს. დიდი ხნის განმავლობაში მცხოვრებ ორგანიზმებში ზრდა ყოველწლიურ ნაყოფიერებაზე უფრო მნიშვნელოვანია. გადარჩენის ნაკლები შანსის მქონე ორგანიზმებში რესურსის კვერცხის დებაზე მეტად ზრდაზე განაწილება რესურსის ფლანგვაა.

განვიხილოთ თევზის ორი ჰიპოთეტური სახეობა. თითოეული მათგანი სქესობრივი მომწიფებისას 10 გრამს იწონის, მაგრამ ზრდასა და გამრავლებაზე

რესურსს განსხვავებულად ანაწილებს. ორივე სახეობა ყოველწლიურად საკმარის რესურსს აგროვებს, რათა ახალი ქსოვილის ან კვერცხის წარმოქმნა შეძლოს. *A* თევზი პროდუქციის 2/10-ს ზრდაზე ანაწილებს, ხოლო 8/10-ს კვერცხებზე. *B* თევზი პროდუქციის ზრდასა და კვერცხზე თანაბრად ანაწილებს. ზრდის, ნაყოფიერების და მთლიანი ნაყოფიერების გამოთვლის (ცხრილი 32.4) შემდეგ ცხადია, რომ 4 ან ნაკლები წლის განმავლობაში მცხოვრები თევზისთვის კარგი ნაყოფიერება და ზრდის ნელი ტემპი კარგი პროდუქტიულობის გარანტიაა, ხოლო 4 წელზე მეტი ხნის განმავლობაში მცხოვრები თევზისთვის სწრაფი ზრდა და შედარებით ცუდი ნაყოფიერება უპირველესი ამოცანაა. აქედან გამომდინარე, მოზრდილი წარმომადგენლების სიკვდილიანობა ზრდასა და გამრავლებაზე რესურსების ოპტიმალურ განაწილებას განსაზღვრავს.

32.7. როდესაც გადაჩენა და ნაყოფიერება იცვლება ასაკთან ერთად, სასიცოცხლო ციკლის ეპოლუციის მოდელი უნდა იყოს დაფუძნებული სიცოცხლის ხანგრძლივობის ცხრილზე

ადრე განხილულ მოდელებში ვუშვებდით, რომ ნაყოფიერება და მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობა მუდმივი მნიშვნელობებია და დროში არ იცვლება. რეალურ სამყაროში არსებულ მცენარეებსა და ცხოველებში სიცოცხლისუნარიანობა და ნაყოფიერება ასაკთან ერთად იცვლება. სიცოცხლისუნარიანობასა და ნაყოფიერებაზე ზეგავლენას გარემო პირობები და გენეტიკური ფაქტორები ახ-

ცხრილი 32-5

ჰიპოთეტური პოპულაციის ბიოლოგიური პარამეტრები დაბერებისას და დაბერების გარეშე

პოპულაცია, რომელიც არ ბერდება						პირველი შემთხვევა		მეორე შემთხვევა		მესამე შემთხვევა	
x	s_x	l_x	b_x	$l_x b_x$	$x/l_x b_x$	s_x	b_x	s_x	b_x	s_x	b_x
0	0,5	1,000	0,0	0,000	0,000	0,5	0,0	0,5	0,0	0,5	0,0
1	0,5	0,500	1,0	0,500	0,500	0,5	1,1	0,5	1,1	0,5	1,1
2	0,5	0,250	1,0	0,250	0,500	0,5	1,1	0,5	1,1	0,5	1,1
3	0,5	0,125	1,0	0,125	0,375	0,5	1,0	0,5	1,0	0,5	1,1
4	0,5	0,063	1,0	0,063	0,252	0,5	1,0	0,5	1,0	0,4	1,1
5	0,5	0,031	1,0	0,031	0,155	0,5	1,0	0,5	0,9	0,4	1,1
6	0,5	0,016	1,0	0,016	0,090	0,5	1,0	0,5	0,9	0,4	1,1
7	0,5	0,008	1,0	0,008	0,056	0,5	1,0	0,5	0,9	0,3	1,1
8	0,5	0,004	1,0	0,004	0,032	0,5	1,0	0,5	0,9	0,3	1,1
9	0,5	0,002	1,0	0,002	0,018	0,5	1,0	0,5	0,9	0,3	1,1
10	0,5	0,001	1,0	0,001	0,010	0,5	1,0	0,5	0,9	0,3	1,1
ზრდის ექსპონენციალური ტემპი (r)				0,103		0,123		0,118		0,107	

დენს. ბუნებრივი სელექცია ორგანიზმების ამ თვისებებზე სხვადასხვა ასაკში სხვადასხვა ინტენსივობით მოქმედებს.

მე-14 პარაგრაფიდან გავიხსენოთ, რომ ბიოლოგიური პარამეტრები ასაკისთვის დამახასიათებელი ნაყოფიერების (b_x), სიცოცხლისუნარიანობის (s_x), x ასაკში გადარჩენილი ინდივიდების პროპორციული რაოდენობის (l_x) და სხვა თვისებების მნიშვნელობებია. პოპულაციის ზრდის ტემპის გამოთვლა ბიოლოგიური პარამეტრების და 15.3-15.4 ფორმულების დახმარებით შეიძლება (იხ. თავი 15). ამ ფორმულებიდან მიღებული თეორიული დასკვნების მიხედვით შეგვიძლია ვიმსჯელოთ, თუ რა ზეგავლენას ახდენს პოპულაციის ზრდის ტემპზე s_x სიცოცხლისუნარიანობის ან b_x ნაყოფიერების მცირე ცვლილება (ჰემილტონი 1966, ემლენი 1970). პოპულაციაში შემავალ, გარკვეული ასაკის ინდივიდებს, რომელთაც მაღალი სიცოცხლისუნარიანობა ან ნაყოფიერება გააჩნიათ, უფრო დიდი რეპროდუქციული წარმატება ექნებათ და სელექციაც მათ მიანიჭებს უპირატესობას. ამგვარი ინდივიდების არსებობა პოპულაციის ზრდის ტემპსაც გაზრდის. მიუხედავად ამისა, შედარებით ხანდაზმული ინდივიდების სიცოცხლისუნარიანობის ან ნაყოფიერების ზრდა ძლიერად სელექციური არ იქნება. მაგალითად, თუ ინდივიდების 50% 1 წლის ასაკში გადარჩა, ხოლო 2 წლის ასაკში მხოლოდ 25%-ია გადარჩენილი, მაშინ 1 წლის ასაკში ნაყოფიერების ცვლილებაზე მომხდარი სელექცია 2 წლის ასაკში ნაყოფიერების ცვლილებაზე მომხდარ სელექციასზე ორჯერ ძლიერი იქნება. ახალგაზრდა ასაკში სიცოცხლისუნარიანობის ან ნაყოფიერების ცვლილება რეპროდუქციულ წარმატებაზე მეტ ზეგავლენას ახდენს, ვინაიდან გამრავლების პოტენციალი დიდია.

მოცემულ ასაკში ნაყოფიერებაზე მომხდარი სელექციის ძალა ამ ასაკში გადარჩენილი ინდივიდების რაოდენობისადმი (l_x) პირდაპირპროპორციულია. მაშასადამე, ახალგაზრდა ასაკში სელექცია უფრო ძლიერი იქნება. სიცოცხლისუნარიანობის ცვლილებაზე მომხდარი სელექციის ძალა ასაკთან ერთად აგრეთვე მცირდება. ამ მოვლენების შედეგები ჰიპოთეტური პოპულაციის ბიოლოგიურ პარამეტრებზე დაკვირვებით შეგვიძლია გავიგოთ. პოპულაციაში ყველა x -სთვის $s_x=0,5$ და $b_x=1$ ($b_0=0$ გამოწვევით) (ცხრილი 32.5). პოპულაციის ზრდის ექსპონენციალური r ტემპი მახასიათებელი განტოლებით გამოითვლება (იხ. თავი 15) და $r=0,103$ ანუ წელიწადში ზრდა დაახლოებით 10%-ია.

ამჯერად განვიხილოთ სამი შემთხვევა, როდესაც სიცოცხლისუნარიანობა ან ნაყოფიერება იცვლება. პირველ შემთხვევაში მუტაცია ინდივიდის ნაყოფიერებას 1-დან 2 წლის ასაკამდე 1-1,1-მდე ზრდის. ასეთი ცვლილების შემდეგ პოპულაციის ზრდის ტემპი 0,103-0,123-მდე იზრდება. აქედან გამომდინარე, მუტაცია პოპულაციის სიხშირეს ზრდის. მეორე შემთხვევაში ორი ცვლილება ხდება. 1 და 2 წლის ინდივიდების ნაყოფიერება პირველი შემთხვევის მსგავსად იზრდება. ამ ცვლილებას 5 და მეტი წლის ასაკის ინდივიდების ნაყოფიერების 1-0,9-მდე შემცირება ახლავს თან. საბოლოო ჯამში, უფრო დიდი ასაკის ნაყოფიერების შემცირება ახალგაზრდა ასაკის ნაყოფიერების ზრდის ტოლია. გენეტიკური ცვლილების შედეგად პოპულაციის ზრდის ტემპი 0,118-მდე იზრდება და ზრდა პირველ შემთხვევაზე ნაკლებია. პოპულაციის შედარებით ხანდაზმული წევრები გამრავლების პოტენციალს კარგავენ და პოპულაციის დაბერების ევოლუციური აჩქარება ხდება. მესამე შემთხვევაში ნაყოფიერება

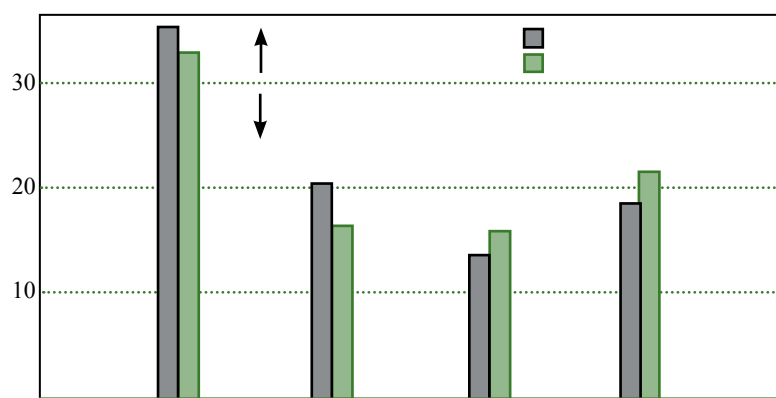
ფიერება ყველა ასაკში იზრდება (1-დან 1,1-მდე). 4, 5 და 6 წლის ასაკში სიცოცხლისუნარიანობა 0,5-0,4-მდე მცირდება, ხოლო დანარჩენ ასაკში სიცოცხლისუნარიანობა 0,5-0,3-მდე იკლებს. ასეთ დროს პოპულაციის ზრდის ტემპი მხოლოდ ოდნავ იზრდება. მეორე შემთხვევის მსგავსად, ამჟერადაც პოპულაციის დაბერება ხდება, ვინაიდან შედარებით ხანდაზმული ინდივიდები გამრავლების პოტენციალის ნაწილს კარგავენ (რიკლეფსი და ფინჩი 1995).

32.8. უსონების დაზღვევის მინიმუმამდე დაჰყავს რეპროდუქციული წარუმატებლობა მოულოდნელობებით სახსარ გარემოში

როდესაც ინდივიდის სიცოცხლის განმავლობაში გარემო არაპროგნოზირებულად იცვლება, სელექციამ უპირატესობა მრავალი სეზონის განმავლობაში მომხდარ გამრავლებას ან სიცოცხლის ადრეულ პერიოდში მომხდარ გამრავლებას შეიძლება მიანიჭოს, რაც ვითარებაზე დამოკიდებული (გუდმანი 1979, ჰასტინგსი და კასველი 1979, მერფი 1968, შაფერი 1974, იოშიმურა და კლარკი 1993). თუ შთამომავლობის ზრდა წლიდან წლამდე არაპროგნოზირებადია, მაშინ სელექცია ნაყოფიერების ხარჯზე მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობას ანიჭებს უპირატესობას და ამგვარ სტრატეგიას გარანტირებული დაზღვევა ეწოდება (სტერნსი 1976). ამგვარი სტრატეგიის ლოგიკას ნათლად მივხვდებით, თუ უკიდურეს შემთხვევას ანუ სიცოცხლეში მხოლოდ ერთხელ გამრავლებას დავაკვირდებით. თუ გარემო პირობების ცვალებადობის შედეგად გამრავლება რამდენიმე

წლის განმავლობაში ვერ ხერხდება, მაშინ სიცოცხლეში ერთადერთხელ გამრავლებადი ორგანიზმები ილუპებიან. ერთწლიანი ნაყოფიერების ხარჯზე გამრავლების რამდენიმე წელზე გაშლა ასეთ პირობებში სწორედაც რომ მისწრებაა.

გამბუზია (*Gambusia affinis*) ჰავაის კუნძულებზე მე-20 საუკუნის დასაწყისში შემოვიდა და პოპულაცია უამრავ წყალსაცავში შეინარჩუნა. ზოგიერთ წყალსაცავში წყლის სიღრმე სტაბილურია, ხოლო სხვებში წვიმისა და სარწყავ წყალზე მოთხოვნის შედეგად სიღრმე იცვლება. სტაბილურ და ცვალებად წყალსაცავებში მობინადრე გამბუზიების სასიცოცხლო ციკლის თვისებები ერთმანეთისგან მკვეთრად განსხვავდება (სურ. 32.8). ცვალებად წყალსაცავებში მობინადრე მდებრი გამბუზიები უფრო პატარა ზომისანი არიან, სხეულის მასის უდიდეს ნაწილს გამრავლებაზე ანაწილებენ და უფრო დიდი რაოდენობის შთამომავლობას ტოვებენ, ვიდრე სტაბილურ წყალსაცავებში მობინადრე გამბუზიები. სტაბილურ და ცვალებად წყალსაცავებში მობინადრე ახალგაზრდა და მოზრდილი გამბუზიების სიკვდილიანობის ტემპი ჯერ-ჯერობით არ გაზომილა, თუმცა გამრავლებაზე რესურსები სხვადასხვანაირად ნაწილდება და ცვალებად წყალსაცავში მობინადრე მოზრდილი გამბუზიების საშუალო სიცოცხლისუნარიანობა სავარაუდოდ ნაკლებია. შთამომავლობის მცირე რაოდენობა გამრავლებაზე ნაკლები აქცენტის გაკეთებაზე მიუთითებს და ამის მიზეზი სავარაუდოდ ის არის, რომ ცვალებად წყალსაცავებში მობინადრე ახალგაზრდა გამბუზიების სიცოცხლისუნარიანობა იცვლება (სკრიბნერი და სხვები 1992).



სურ. 32.8. ჰავაის წყალსაცავებში მობინადრე გამბუზიების (*Gambusia affinis*) პოპულაციების სასიცოცხლო ციკლის თვისებები. ცვალებად წყალსაცავებში მობინადრე გამბუზიები გამრავლებაზე მეტ რესურსს ხარჯავენ, თუმცა ინდივიდუალურ შთამომავლობას ნაკლებ ყურადღებას აქცევენ. რეპროდუქციული განაწილება ემბრიონების მშრალი წონის პროპორციულია.

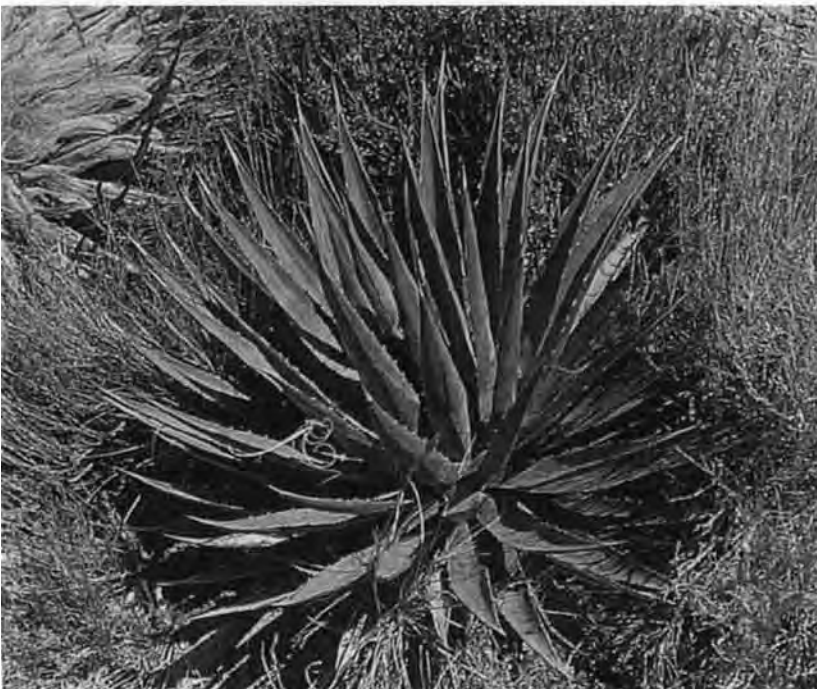
32.9. გამრავლებისთვის დიდ მზადებას და არამყარ გარემო პირობებს შეუკლიათ გაუქმონ ერთი, ყოველისმომცველ რეპროდუქციულ ეპიზოდს

გამბუზიები რამდენჯერმე მრავლდებიან, ხოლო ორაგულის ზოგიერთი სახეობა მათგან განსხვავებით რამდენიმე წლის განმავლობაში სწრაფად იზრდება და შემდეგ ერთადერთხელ მრავლდება. მდებრი ორაგულის ქსოვილების დიდ ნაწილი გამრავლებისას კვერცხში გადადის და ორაგული გამრავლების შემდეგ მალევე კვდება. გედგილმა და როსერტმა (1970) დაასკვნეს, რომ ორაგული ძალიან დიდ ენერგიას ხარჯავს მდინარის აღმა ცურვასა და გამრავლების ადგილზე მისვლაში, ამიტომ ის ერთადერთხელ მრავლდება და მაქსიმალური რაოდენობის კვერცხს დებს. მიუხედავად ამისა, ორაგულის კუნთები და საჭმლის მომნელებელი ქსოვილები გამრავლებისას კვერცხში გადადის და სიკვდილი გარანტირებულია. ასეთ სტრუქტურას პროგრამირებული სიკვდილი ეწოდება.

ორაგულის სასიცოცხლო ციკლის სტრუქტურას ზოგჯერ „დიდი აფეთქებით“ გამრავლებას უწოდებენ, ხოლო უფრო ზუსტი სახელწოდებაა ერთხელ გამრავლებადობა (*semelparity*). ეს ტერმინი ლათინური

სიტყვებიდან მოდის, „*semel*” ნიშნავს „ერთხელ”, ხოლო „*pario*” არის „გამრავლება”. მისი საპირისპირო მოვლენაა განმეორებით გამრავლებადობა. ერთხელ გამრავლებადობა წლიური გამრავლებისგან უნდა გავარჩიოთ. ერთწლიანი ორგანიზმები ხშირად რამდენჯერმე მრავლდებიან და ზოგჯერ ერთწლიანი სიცოცხლის განმავლობაში ხანგრძლივ, უწყვეტ გამრავლების პროცესსაც გადიან. მრავალწლოვანი ორგანიზმების მსგავსად, ერთხელ გამრავლებადი ინდივიდები სულ მცირე ერთ არარეპროდუქციულ სეზონს უნდა გადაურჩნენ, ვიდრე სქესობრივად მომწიფდებიან. 1 ან 2 წელზე დიდხანს მცხოვრებ მცენარებსა და ცხოველებში ერთხელ გამრავლებადობა იშვიათად გვხვდება. ჩვეულებრივ, ზრდის სეზონებს შორის გადარჩენისთვის საჭირო რესურსები გამრავლებისთვის მზადების რესურსებს ბევრად აღემატება და მრავალწლიანი ორგანიზმებისთვის ყოველწლიური გამრავლება საუკეთესო გამოსავალია.

ერთხელ გამრავლებადი მცენარის საუკეთესო მაგალითია ბამბუკი (იანცენი 1976) და აგავა (შაფერი და შაფერი 1977). ბამბუკების უმეტესობა ტროპიკულ ან თბილი ტემპერატურის მქონე ზონებში ხარობს და გავრცელების აღელვებულ არეალებში მჭიდრო საფა-



(ა)



(ბ)

სურ. 32.9. არიზონას დიდ კანიონში გავრცელებული კაიბაბის აგავის (*agave kaibabensis*) სასიცოცხლო ციკლის ეტაპები. ა) მცენარე სქელი, ხორციანი ფოთლების როზეტის სახით დაახლოებით 15 წლის განმავლობაში იზრდება. ბ) ყვავილოვანი ღერო გამოაქვს და ნაყოფს ისხამს, რის შემდეგაც კვდება

რს ქმნის. ბამბუკის გამრავლებას განსაკუთრებული მომზადება ან რესურსი არ სჭირდება, თუმცა თესლის წარმატებულად განაყოფიერებისთვის საჭირო პირობები იშვიათად გვხვდება. ბამბუკი ჩამოყალიბების შემდეგ უსქესო გამრავლების შედეგად იზრდება და ახალი ღეროები მანამდე გამოაქვს, ვიდრე გავრცელების არეალი ბამბუკით გაჯერდება. ვეგეტაციის ზრდის შეზღუდვის შემდეგ ბამბუკის თესლს სარგებელი მოაქვს და ბამბუკი დარღვეული ტერიტორიების კოლონიზაციას ახდენს.

აგავას უმეტესი სახეობა იშვიათი და ერატიული წვიმის ადგილებში არსებობს. მცენარეები რამდენიმე წლის განმავლობაში იზრდება, მათი რაოდენობა სახეობის მიხედვით იცვლება და შემდეგ გიგანტური, ყვავილოვანი ღერო გამოაქვს. აგავა თესლის წარმოქმნის შემდეგ ილუპება (სურ. 32.9). საინტერესო ის არის, რომ აგავები ხშირად იუკასებთან ერთად იზრდება, რომელიც ყოველ წელს ყვავის. აგავის ფესვთა სისტემა იუკასებისგან განსხვავებულია, რადგან იუკასის ფესვები ღრმად ჩადის და რესურსს მიწისქვეშა წყლიდან იღებს, ხოლო აგავას ზედაპირული, ბოჭკოვანი ფესვები აქვს. აგავის ფესვები წვიმის შემდეგ წყალს უდაბნო ნიადაგების ზედაპირული ფენებიდან იღებს, ხოლო გვალვის დროს სრულიად გამოუსადეგარია. აგავისთვის წყლის ცვალებადი მიწოდება თესლის წარმოქმნას და ამონაზარდის ჩამოყალიბებას ხელს უშლის და გამრავლებისთვის შესაფერის წელიწადებს შორის ძალიან დიდი დრო შეიძლება გავიდეს. ასეთ პირობებში აგავისთვის ყველაზე უფრო სასარგებლოა ზრდა და საკვების ნივთიერებების შენახვა მანამდე, ვიდრე განსაკუთრებულად ტენიანი წელიწადი დადგება,

რა, რაც შეიძლება 10 წელიწადში ან სულაც 100 წელიწადში ერთხელ მოხდეს. აგავა სწორედ ასეთი წელიწადის განმავლობაში მიმართავს მთელ რესურსებს გამრავლებაზე.

მცენარეების ერთხელ და განმეორებით გამრავლებადობის შესახებ რამდენიმე განმარტება არსებობს (იანგი 1990, იანგი და აუგშურგერი 1991, სილვერტაუნი 1996). ცვალებად გარემო პირობებში განმეორებით გამრავლებადობა უკეთესია, ვინაიდან გამრავლება როგორც კარგ, ასევე ცუდ წელიწადში ხდება და რეპროდუქციული წარმატების ცვალებადობა ნაკლებია. ამ ჰიპოთეზის უარყოფა შესაძლებელია, ვინაიდან ერთხელ გამრავლებადი მცენარეები ცვლად (და მშრალ) გარემოში უფრო ხშირად გვხვდება, ვიდრე განმეორებით გამრავლებადი მცენარეები. ცვალებად გარემო პირობებში ერთხელ გამრავლებადობა შეიძლება იყოს უფრო მისაღები, ვინაიდან მცენარეს შეეძლება გამრავლებისთვის ყველაზე უფრო მოსახერხებელი წელი შეარჩიოს. მცენარე ასეთ შემთხვევაში რესურსებს მთავარი მოვლენისთვის ინახავს და ამგვარ მოქმედებას აზრი აქვს. არსებობს კიდევ ერთი ტაქტიკა და მას „ისარგებლე მომენტიტ“ ეწოდება. ეს ტაქტიკა განსაკუთრებით სასარგებლოა, როდესაც მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობა დაბალია და კარგ წელიწადებს შორის დიდი დროა. როდესაც მასობრივ ფლორასთან დამმტვერავი მწერები მიიზიდებიან, მცენარე შესაძლოა მთელი თავისი ძალისხმევა ერთხელ გამრავლებაზე მიმართოს. მაგალითად, ერთხელ გამრავლებადი, როზეტული მცენარე *lobelia telekii* აფრიკაში, კენიის მთის ფერდობებზე იზრდება, მისი ყვავილედის ზომა

ცხრილი 32-6

Lobelia telekii-ს და *Lobelia kenienensis*-ის ეკოლოგიური, სასიცოცხლო ციკლის, დემოგრაფიული და რეპროდუქციული თვისებები კენიის მთაზე

თვისება	ობელია ტელეკი	<i>Lobelia kenienensis</i>
სასიცოცხლო ციკლი	ერთხელ გამრავლებადი	განმეორებით გამრავლებადი
გავრცელების არეალი	მშრალი, კდლიანი ფერდობები	ტენიანი ველები
ზრდის ფორმა	განტოტვის გარეშე	განტოტვით
გამრავლების შედეგი	დიდი ყვავილედ, მეტი თესლი	პატარა ყვავილედ, ნაკლები თესლი
ყვავილედის ზომის ცვლილება	ძლიერი, ნიადაგის ტენიანობასთან ერთად მატულობს	შედარებით სუსტი, ნიადაგის ტენიანობაზე დამოკიდებული არ არის
დემოგრაფია	მოზრდილი წარმომადგენლის სიცოცხლისუნარიანობა ნულის ტოლია	მშრალ ადგილებზე მოზინდრე პოპულაციებში სიცოცხლისუნარიანობა ნაკლებია და გამრავლებაც უფრო იშვიათად ხდება
თესლის რაოდენობის ცვლილება pod-ზე	ყვავილედის ზომასთან ძლიერ, დადებით კავშირშია	ყვავილედის ზომაზე დამოკიდებული არ არის, როზეტების რაოდენობასთან დადებით კავშირშია
დამმტვერავების გავლენა	თესლის ხარისხი იზრდება, რაოდენობა უცვლელია	თესლის ხარისხი იზრდება, რაოდენობა უცვლელია

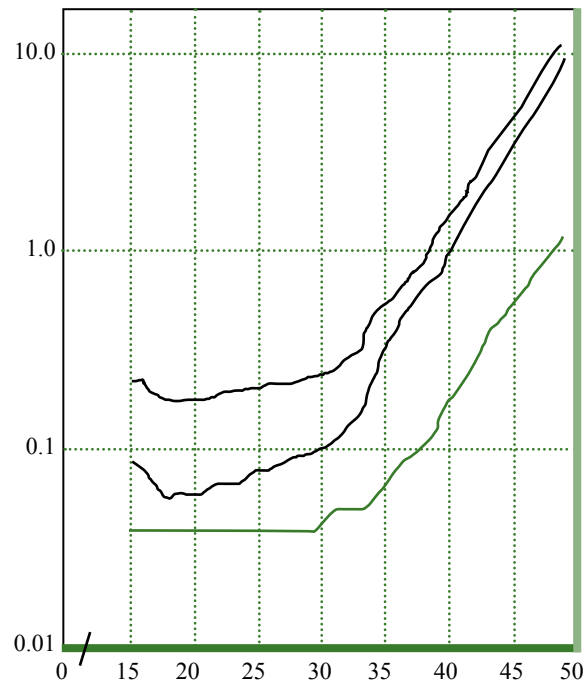
ორჯერ იზრდება, ხოლო თესლის წარმოქმნა ოთხჯერ მატულობს (იანგი 1990). *Lobelia telekii-s Lobelia keniensis*-თან შედარება (ცხრილი 32.6) ცხადყოფს, რომ ერთხელ გამრავლებადობა დროსა და სივრცეში მკვეთრად ცვალებად, მშრალ გავრცელების არეალებში უფრო გვხვდება. შედარებით მუდმივ გარემო პირობებში, სადაც ამონაზარდის ჩამოყალიბებას ხელი ეწყობა, ყვავილობა ხშირად და მასიურად ხდება.

32.10. ფიზიოლოგიური დაბერება თავს იჩინს ხანდაზმულ ასაკში

ზოგიერთი ორგანიზმი გამრავლების შემდეგ პროგრამირებულად კვდება, თუმცა უმეტესი მათგანის სიკვდილიანობა თანდათანობით იზრდება, ხოლო ნაყოფიერება კლებულობს და ეს ყველაფერი ფიზიოლოგიური ფუნქციის გაუარესების შედეგია, რასაც დაბერება ეწოდება (კონი 1971, როკშტაინი 1974, ლემბი 1977, კალოუ 1978, როუზი 1991, კირკლენდი 1992, პერტრიჯი და ბარტონი 1993, რიკლეფსი და ფინჩი 1995). დაბერება, ნაყოფიერების შემცირება და სიკვდილი მკვეთრი ფიზიოლოგიური ცვლილებების შედეგი არ არის. დაბერების დემოგრაფიული შედეგები ასაკთან ერთად ფიზიოლოგიური ფუნქციის თანდათანობით დაქვეითებით არის გამოწვეული. მაგალითად, ადამიანების ძირითადი ფიზიოლოგიური ფუნქციების ტემპი 30-85 წლის ასაკამდე წრფივად მცირდება. 30 წლის ინდივიდთან შედარებით ნერვების გამტარობა და ნივთიერებათა ცვლა 80-85%-ით ქვეითდება, ფილტვებში სისხლის მიმოქცევა 40-45%-ით იკლებს, ხოლო მაქსიმალური სუნთქვითი მოცულობა 37%-ით მცირდება (მილდვენი და შტრელერი 1960). ქრომოსომულ ანომალიებთან დაკავშირებული დეფექტები 30 წელზე ხანდაზმულ ქალებში სწრაფად მატულობს (სურ. 32.10). იგივე ტიპის ცვლილებები ცხოველთა სამყაროშიც გვხვდება (კომფორტი 1956, შტრელერი 1960, როუზი 1991).

როგორ ვითარდება სიბერე? რატომ არ გამოირიცხება ის სელექციის შედეგად, როდესაც სიცოცხლისუნარიანობა ნებისმიერ ასაკში ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანია? ამ კითხვებზე პასუხი გენებზე მომხდარი სელექციის შესუსტებაა, რაც ასაკთან ერთად უფრო მკვეთრად გამოიხატება და ამ გენების მატარებელი ინდივიდების სულ უფრო ნაკლები რაოდენობა ახერხებს გადარჩენას (უილიამსი 1957, ჰემილტონი 1966, როუზი 1992). სელექცია ასაკზეა დამოკიდებული და დაბერების მიზეზი სხვადასხვა შეიძლება იყოს.

დაბერების ერთ-ერთი მიზეზი გამოუსწორებელი მოლეკულური დეფექტების დაგროვებაა, ისევე როგორც ავტომობილი თანდათან ფუჭდება და ბოლოს გადასაგდება. მაიონიზირებული გამოსხივება და რეაქტიული, თავისუფალი რადიკალები ქიმიურ ჯაჭვებს არღვევს, მაკრომოლეკულები გადაეშლება და დნმ-ში მუტაცია გროვდება. ამ პროცესს დაბერების



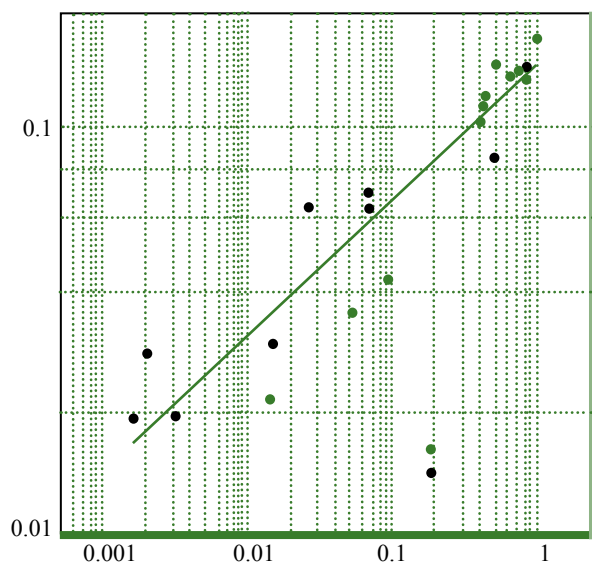
სურ. 32.10 ადამიანებში დედის ასაკთან ერთად შთამომავლობაში ქრომოსომების ანომალური რაოდენობის გაჩენის (ანეუპლოიდიის) ალბათობა იზრდება. ქრომოსომური ანომალიის ყველაზე უფრო გავრცელებული მაგალითია დაუნის სინდრომი და ის 21-ე ქრომოსომის დამატებითი კოპიის არსებობით არის გამოწვეული. კლაინფელტერის სინდრომი მამრობით სქესში გვხვდება და დამატებითი X ქრომოსომის არსებობით არის გამოწვეული. კლაინფელტერის სინდრომს უნაყოფოება და ქალისმაგვარი მკერდის განვითარება ახასიათებს

მუტაცია-დაგროვების თეორია ეწოდება. ჰიუზის და ჩარლზფორტის კვლევების (1994) თანახმად, დროზოფილას (*Drosophila*) სიკვდილიანობის ტემპი ასაკთან ერთად იზრდება და ეს ფაქტი მუტაცია-დაგროვების თეორიას ამყარებს.

ზემოთ აღწერილი პროცესები დაბერების სტრუქტურას სრულად ვერ განმარტავს, ვინაიდან სიცოცხლის ხანგრძლივობა ერთი და იგივე ზომის და ფიზიოლოგიის მქონე სახეობებშიც მკვეთრად განსხვავებულია. დატყვევებული მწერიჭამია ღამურები 10-20 წლის განმავლობაში ცოცხლობენ, ხოლო იგივე ზომის თავგები 3-5 წელზე მეტხანს იშვიათად თუ გასტანენ. გარდა ამისა, დაზიანებული დნმ-ს და ცილის მოლეკულების აღმდგენი უჯრედული მექანიზმები დღეგრძელ ცხოველებში უკეთესად არის განვითარებული, ვიდრე მათ დღემოკლე ნათესავებში. მაშასადამე, დაბერება შესაძლოა ბუნებრივი გადარჩევის და ევოლუციური ცვლილების ზეგავლენის ქვეშ არის მოქცეული. სასიცოცხლო ციკლის სხვა თვისებების მსგავსად, დაბერების გახანგრძლივებაც ახალგაზრდა ასაკში შემცირებული გამრავლებით შეიძლება ანაზღაურდეს. მაგალითად, თუ აღდგენითი პროცესები ენერგიასა და რესურსს საჭიროებს და სიკვდილიანობა მაღალია, მაშინ უფრო პროდუქტიული რესურსების ადრეულ გამრავლებაზე განაწილება იქნება.

დაბერებისგან თავისუფალ პოპულაციებში სიკვდილიანობის შემთხვევები როგორც ახალგაზრდა, ასევე ასაკოვან ინდივიდებზე თანაბრად ახდენს ზეგავლენას. მიუხედავად ამისა, ასაკის მატებასთან ერთად სულ უფრო მცირე რაოდენობის ინდივიდი ახერხებს გადაჩენას. ინდივიდების მხოლოდ მცირე რაოდენობა აღწევს ხანდაზმულობას, ხოლო პროგრესირებადი ფიზიოლოგიური გაუარესება რეპროდუქციაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს. სიცოცხლისუნარიანობასა და ნაყოფიერებაზე მომხდარი სელექციის ძალა მცირდება, ამიტომ სელექცია რეპროდუქციულ წარმატებას ახალგაზრდა ასაკში ანიჭებს უპირატესობას და არა ხანდაზმულობაში. რაც უფრო ნაკლებია მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობა, მით უფრო სუსტია რეპროდუქციული წარმატების გაუმჯობესებისთვის მომხდარი სელექცია ხანდაზმულ ასაკში და დაბერება უფრო სწრაფად ხდება. ასეთი დამოკიდებულების შემოწმება დაბერების ტემპისა და სიკვდილიანობის ტემპის შედარებით შეიძლება, ვიდრე ახალგაზრდა წარმომადგენლები დაბერებას დაიწყებენ. 32.11 სურათიდან გამომდინარე, ფრინველებისა და ძუძუმწოვარი ცხოველებისთვის მიღებული მონაცემები ზემოთ მოყვანილ პროგნოზს ადასტურებს.

ზოგიერთი ალელი პლეოტროპულად მოქმედებს (მრავალ განსხვავებულ თვისებაზე ახდენს ზეგავლენას) და ვარგისიანობას ადრეულ ასაკში ზრდის, ხოლო ხანდაზმულობაში ამცირებს (უილიამსი 1957, როუზი და ჩარლზვორთი 1981, როუზი 1982). ამგვარი ალელები გენოფონდში რჩება, ვინაიდან მისი ზეგავლენა ვარგისიანობაზე ახალგაზრდა ასაკში უკეთესად



სურ. 32.11. სიკვდილიანობის მაღალი ტემპის მქონე ფრინველების და ძუძუმწოვარი ცხოველების სახეობებში დაბერება სწრაფად ხდება. დაბერების ტემპი წელიწადების რაოდენობის შეზღუდვით, რაც მოზრდილი ინდივიდების 90%-ს დაბერებისგან სიკვდილისთვის სჭირდება. სიკვდილიანობის ტემპი ახალგაზრდა წარმომადგენლებისთვის არის მიღებული.

ცხრილი 32-7

სელექციის შედეგები
დროზოფილას (*Drosophila*)
გვიან გამრავლებაზე

დღეები	კვერცხის რაოდენობა (5 დღის განმავლობაში)	
	სელექციური შტო*	საკონტროლო შტო
1-5	422	551
11-15	392	323
16-20	287	239
21-25	183	137
დღეგრძელობა (დღეები)	30,2	26,8

* სელექციური შტო სულ მცირე 21 დღის განმავლობაში მცხოვრები წარმომადგენლებიდან მიიღეს

გამოიხატება. დაბერების შესახებ არსებულ ასეთ მოსაზრებას ანტაგონისტური პლეოტროპია ეწოდება. მაგალითად, დროზოფილას კვლევაში დადასტურა, რომ გვიან პერიოდში დადებულ კვერცხზე მომხდარი სელექცია ორგანიზმის დღეგრძელობას ზრდის (ცხრილი 32.7). დროზოფილაზე ჩატარებული კიდევ ერთი კვლევის თანახმად, ადრეულ პერიოდში მეტი სიცოცხლისუნარიანობისთვის შერჩეული ორგანიზმების სიცოცხლისუნარიანობა მოგვიანებით შემცირდა (როუზი და ჩარლზვორთი 1981).

კირკვუდის და როუზის (1991) აზრით, დაბერებაში შემავალი ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი ფარდობა ემბრიონის დნმ-ს და სომატური დნმ-ს აღდგენასა და შენარჩუნებაზე განაწილებულ ენერგიებს შორისაა. მეცნიერების ვარაუდით, შეცდომისგან თავისუფალი დნმ-ს შექმნას ძალიან დიდი რესურსი სჭირდება, ამიტომ ამ მიზნისთვის გამოყოფილი ენერგია უნდა დაიხარჯოს უჯრედებზე, საიდანაც გამეტები წარმოიქმნება, ხოლო ენერგიის ხარჯვა სომატურ დნმ-ში შეცდომების დაგროვების ხარჯზე უნდა მოხდეს. ამ მოსაზრებას დაბერების ხელმისაწვდომობა-სომას თეორია ეწოდება (ბალმერი 1994).

32.11. სასიცოცხლო ციკლის ნიშნუბი იცვლება პოპულაციის ზრდის მაჩვენებლების მიხედვით

სასიცოცხლო ციკლის თვისებებზე მომხდარი სელექციის ძალა სხვადასხვა ასაკში, პოპულაციის ზრდის ტემპზე დამოკიდებული. ამ ფაქტს სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის გააზრებისთვის დიდი მნიშვნელობა აქვს. მაგალითად, გამრავლების ტემპის და პოპულაციის ზრდის ტემპის დაკავშირების შედეგად ნაყოფიერების განედური ცვლილების ახსნა შესაძლებელია (სკატჩი 1949, კოდი 1966, მაკარტური და უილსონი 1967). არგუმენტი ასე ჟღერს: ზომიერი კლიმატისა

და არქტიკულ რეგიონებში მოზინადრე პოპულაციები ამინდის კატასტროფული პირობების შედეგად პერიოდულად მცირდება და ინდივიდები გენოტიპის მიუხედავად იღუპებიან. პოპულაციის შემცირებას ზრდის ხანგრძლივი პერიოდი მოყვება და ამ დროს პოპულაციის ზრდის ტემპის (r) გაზრდისკენ მიმართული ადაპტაციების, მათ შორის ნაყოფიერების და ადრეული მომწიფების გაძლიერების სელექცია ხდება. „მუდმივ“, ტროპიკულ გარემოში მოზინადრე პოპულაციები მნიშვნელოვნად არ იცვლება და მათი რაოდენობა რესურსებით დაწესებულ ზღვართან (K) ახლოსაა. ასეთ გარემოში კონკურენტუნარიანობის ამაღლებისა და რესურსების უკეთესად მოხმარებისკენ მიმართული ადაპტაციების სელექცია ხდება.

ზომიერი კლიმატისა და ტროპიკულ რეგიონებს შორის განსხვავების ასახვისთვის r -სელექციის და K -სელექციის სპექტრს იყენებენ (პიანკა 1970). r სიმბოლო პოპულაციის ზრდის უნარს (ზრდის ექსპონენციალურ ტემპს) ასახავს, ხოლო K სიმბოლოთი გარემოს ტევადობა პოპულაციისთვის ანუ რესურსის ზედა ზღვარი აღინიშნება. დასათაურების შემოღებამ პოპულაციის ეკოლოგებს შორის მცირე სემანტიკური დაპირისპირება გამოიწვია (ჰეირსტონი და სხვები 1970, პიანკა 1972, ვილბური და სხვები 1974, ბოისი 1984, როფი 1992).

ერიკ პიანკამ (1970) ჩამოთვალა თვისებები, რომლებიც r -სელექციურად ან K -სელექციურად შეგვიძლია ჩავთვალოთ (ცხრილი 32.8). r -სელექციური თვისებების სელექცია პოპულაციის ზრდის პირობებში ორი საშუალებით ხდება და მათ შემდგომში განვიხილავთ. როდესაც პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების რაოდენობა ტევადობის ნიშნულზე ქვემოთ ჩამოდის ანუ რესურსები მრავალრიცხოვანია, ინდივიდები უფრო სწრაფად ზრდას, ადრეულ ასაკში გამრავლებ-

ბას და მეტი შთამომავლობის დატოვებას ახერხებენ, ვიდრე პოპულაციის ტევადობის ნიშნულზე გაჩერებული ინდივიდები. ეს ჰიპოთეზა r -სელექციური და K -სელექციური თვისებების არსებობას რესურსების საშუალებით ხსნის. სიმჭიდროვეზე დამოკიდებული პროცესებით რეგულირებულ პოპულაციებში, ფენოტიპის ყველანაირი ცვლილება პოპულაციის ზრდის ტემპსა და სიმჭიდროვეს შორის დამოკიდებულებაზე ზეგავლენას ახდენს. პოპულაციის დაბალი სიმჭიდროვისას ზრდის ტემპის გამაძლიერებელი და მაღალი სიმჭიდროვისას ზრდის ტემპის შემამცირებელი ცვლილებები მხოლოდ მაშინ არის სასურველი, როდესაც პოპულაციის სიმჭიდროვე დაბალია. მაშასადამე, ეს თვისებები აშკარად r -სელექციურია. მაღალი სიმჭიდროვის პირობებში პოპულაციის ზრდის ტემპის გამაძლიერებელი ცვლილებები დაბალი სიმჭიდროვისას ზრდის ტემპის ხარჯზე ხდება და ისინი K -სელექციური თვისებებია.

r -სელექციური და K -სელექციური თვისებების ჩამოყალიბების მეორე მექანიზმი სხვადასხვა ასაკში პოპულაციის ზრდის ტემპზე სელექციის ძალის დამოკიდებულებიდან გამომდინარეობს. როდესაც პოპულაცია იზრდება, თვისებების გვიან ასაკში გამოხატული ცვლილების სელექცია უფრო სუსტად ხდება, ვიდრე ადრეულ ასაკში გამოხატული ცვლილებებისა. შედეგად მზარდ პოპულაციაში სელექცია უპირატესობას ადრეულ ასაკში გამრავლებას ანიჭებს, რაც დღეგრძელობისა და უწყვეტი ნაყოფიერების ხარჯზე ხდება. პიანკას მიხედვით (1970), ადრეულ ასაკში გამრავლება და გამრავლების მაღალი ტემპი r -სელექციური თვისებებია.

პოპულაციის ზრდის ტემპს ან პოპულაციის ცვლილებასა და სასიცოცხლო ციკლის თვისებებს შორის პირდაპირი დამოკიდებულება დადგენილი არ

ცხრილი 32-8 r -სელექციური და K -სელექციური სახეობების ზოგიერთი თვისებები

	r -სელექცია	K -სელექცია
სიკვდილიანობა	ცვალებადი და არაპროგნოზირებადი	მუდმივი და პროგნოზირებადი
პოპულაციის ზომა	ცვალებადი, ტევადობის ნიშნულის ქვემოთ	მუდმივი, ტევადობის ნიშნულთან მიახლოებული
სახეობათაშორისი და შიდასახეობრივი ბრძოლა	ცვალებადი, ხშირად სუსტი	ჩვეულებრივ ძლიერი
სელექცია უპირატესობას ანიჭებს	სწრაფ განვითარებას, მეტ r_m -ს ადრეულ ასაკში გამრავლებას, სხეულის პატარა ზომას, ერთხელ გამრავლებას	ნელ განვითარების, რესურსების დაბალ ზღვრულ სიდიდეს, გვიან ასაკში გამრავლებას, სხეულის დიდ ზომას, მრავალჯერ გამრავლებას
სიცოცხლის ხანგრძლივობა	ჩვეულებრივ პატარა	ჩვეულებრივ დიდი
შედეგი	მაღალი პროდუქტიულობა	მაღალი ეფექტურობა

არის. პიანკამ (1970) მწერები სპექტრის r -სელექციურ ბოლოზე განლაგა, ხოლო ძუძუმწოვარი ცხოველები - K -სელექციურ ბოლოზე და ეს იმით ახსნა, რომ მწერების პოპულაციები უფრო მკვეთრად იცვლება. ამ ორ ჯგუფს შორის სასიცოცხლო ციკლის თვისებების განსხვავებულობა სხეულის ზომებს შორის განსხვავებულობას შეგვიძლია მივანეროთ, როდესაც სხვაობა ყველა ფიზიოლოგიური პროცესის დროისა და ძალის შკალაზე ჩნდება. პატარა ორგანიზმები დიდი ცხოველებისგან განსხვავებით სხეულის სიგრძის მიმართ სწრაფად გადაადგილდებიან, სწრაფად ვითარდებიან და მათი თაობები ნაკლებ დროს ცოცხლობენ. ასეთი თვისებები სხეულის ზომასთან ფიზიკური და ფიზიოლოგიური კავშირების საშუალებით შეიძლება იყოს დამოკიდებული, ისევე როგორც ქანქარის მოძრაობის ტემპი მისი სიგრძისადმი უკუპროპორციულია. სასიცოცხლო ციკლის ცვალებადობაში r -სელექციის და K -სელექციის მნიშვნელობა პოპულაციის ცვლილებასა და სხვა მხრივ მსგავსი ორგანიზმების სასიცოცხლო ციკლის თვისებებს შორის განსხვავებულობაზე მითითებით დგინდება. r -სელექციის და K -სელექციის თეორიის საშუალებით ადაპტაციის ინტერპრეტაცია საკმაოდ რთულია, ვინაიდან პოპულაციის ცვლილების სხვადასხვა დონის თვისებები მოზრდილი წარმომადგენლების სიკვდილიანობის და პოპულაციის განახლების სხვადასხვა დონეებისთვის პროგნოზირებული თვისებების მსგავსია და იგივე მუდმივი ზომის პოპულაციებშიც კი ხდება.

მეცნიერებმა r -სელექციის და K -სელექციის რეჟიმებში არსებულ გენეტიკურ გამოცხადებებზე ლაბორატორული კვლევა ჩაატარეს. ფრანსისკო აიალამ (1965) აღმოაჩინა, რომ როდესაც დროზოფილას პოპულაციები მჭიდროდ თანაარსებობს, მოზრდილი წარმომადგენლების რაოდენობა თანდათანობით იზრდება და ეს მოვლენა ნაყოფიერების და სიცოცხლისუნარიანობის ამამალელებელი თვისებების სელექციის შედეგია. შემდგომში დროზოფილას პოპულაციებიდან მოზრდილი წარმომადგენლების რაოდენობა შეამცირეს (მიულერი და აიალა 1981, ტეილორი და კონდრა 1980) და დაბალი სიმჭიდროვის სელექციური ზეგავლენა დიდ სიკვდილიანობაზე უარყვეს (რეზნიკი 1985). მსგავსი ექსპერიმენტები ბაქტერიის და უმარტივესი ცხოველების ლაბორატორულ პოპულაციებზე ჩატარდა (ლაკინბილი 1978, 1984, ლაკინბილი 1979).

r -სელექციის და K -სელექციის იდეა სასიცოცხლო ციკლის სტრუქტურის თეორიის განვითარებაში მნიშვნელოვან ადგილს იკავებს (სტერნსი 1976, ბოისი 1985), თუმცა ბევრი ეკოლოგის აზრით, ამ იდეების გამოყენება საკმარისი კრიტიკის გარეშე ხდება (მიულერი 1988, როფი 1992). როფი სასიცოცხლო ციკლის თეორიის შესახებ წერს: „ r -სელექციის და K -სელექციის ცნება რეგულირებადი სიმჭიდროვის მქონე პოპულაციებში ვარგისიანობის განსაზღვრაში დაგვეხმარა, მაგრამ ამ ცნების რეალურ პოპულაციებზე განზოგადება, სადაც სასიცოცხლო ციკლი საკმაოდ რთულია, უფრო ზიანის მომტანია, ვიდრე სასარგებლო“.

დასკვნა

1. ორგანიზმების სასიცოცხლო ციკლის თვისებები გამრავლების ტემპს, პირველად გამრავლების ასაკს და სიცოცხლის ხანგრძლივობასთან არის დაკავშირებული. სასიცოცხლო ციკლის ევოლუცია დროზე, ენერგიაზე და რესურსებზე კონკურენტულ მოთხოვნებს მოიცავს და მათ თანაფარდობები ეწოდებათ.
2. მაღლობელი ფრინველების გამრავლების ცვალებადობა სასიცოცხლო ციკლის ცვლილების კვლევას 40-იან წლებში ჩაუყარა სათავე, ხოლო 60-იან წლებში, კვლევები უფრო ინტენსიური გახდა.
3. სასიცოცხლო ციკლის თვისებები ორგანიზმების კონკურენტულ მოთხოვნებს შორის თანაფარდობებია. ამგვარი თანაფარდობების დემონსტრირება სასიცოცხლო ციკლის კვლევაში ძალიან მნიშვნელოვანია. ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი თანაფარდობა ახალგაზრდა წარმომადგენლების რაოდენობასა და ზომას შორის, ასევე ზრდასა და გამრავლებას შორის არსებობს.
4. ორგანიზმის პირველად გამრავლების ასაკი გამრავლებასა და სიცოცხლისუნარიანობას შორის თანაფარდობაა. ორგანიზმი გამრავლების დაწყებისას გამრავლებამდე შეიძლება მოკვდეს. ადრეულ ასაკში გამრავლებისას ორგანიზმის სიცოცხლისუნარიანობა და მომავალში გამრავლების ალბათობა მცირდება.

5. თუ გამრავლების სეზონებს შორის სიცოცხლისუნარიანობა დაბალია ან ნაყოფიერების დიდ მსხვერპლს მოითხოვს, მაშინ ერთნაირი სასიცოცხლო ციკლი მრავალნაირი სასიცოცხლო ციკლს ჯობია.

6. ბიოლოგიური პარამეტრების ანალიზი სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის მოდელის ასაგებად გამოიყენება, როდესაც ნაყოფიერება და სიცოცხლისუნარიანობა ასაკთან ერთად იცვლება.

7. როდესაც პოპულაციის ახალგაზრდა წარმომადგენლების რაოდენობის ზრდა წლიდან წლამდე არაპროგნოზირებადია, სელექცია მოზრდილი წარმომადგენლების სიცოცხლისუნარიანობას გამრავლების ხარჯზე ანიჭებს უპირატესობას და ამ სტრატეგიას გარანტირებული დაზღვევა ეწოდება.

8. როდესაც გამრავლებას მომზადება სჭირდება, სელექცია ერთ, ყოვლისმომცველ გამრავლებას ანიჭებს უპირატესობას, რასაც სიკვდილი მოჰყვება. ასეთი მდგომარეობა ორაგულებში, აგავებსა და ბამბუკებში. ასეთ სტრატეგიას ერთხელ გამრავლება ეწოდება, ხოლო მისი საპირისპირო ტერმინია მრავალჯერ გამრავლება.

9. დაბერება თვისებების სელექციის შესუსტებით არის გამოწვეული, რაც ასაკის მატებასთან ერთად სულ უფრო

აშკარად გამოიხატება. სელექციის ძალის შემცირების მიზეზი ის არის, რომ გვიან ასაკში სულ უფრო მცირე რაოდენობის ინდივიდი ახერხებს გადარჩენას და ეს მოვლენა ამ ასაკში გამოხატული გენებით არის გამოწვეული.

10. სასიცოცხლო ციკლის სტრუქტურა პოპულაციის ზრდის ტემპის მიხედვით იცვლება. ზოგიერთი მეცნიერის აზ-

რით, არაპროგნოზირებად გარემოში, მაგალითად ზომიერი კლიმატის რეგიონებში, პოპულაციის ზრდის ტემპის ამამალელებელი ადაპტაციების სელექცია ხდება (r-სელექცია), ხოლო პროგნოზირებად გარემოში კონკურენტუნარიანობის და რესურსის ეფექტურობის ამამალელებელ ადაპტაციებს ენიჭება უპირატესობა (K-სელექცია).

საპარჯიშოები

1. ადამიანები ძუძუმწოვარ ცხოველებთან შედარებით გვიან მწიფდებიან და მრავლდებიან. რატომ ხდება ასე?

2. 30-ე თავში მოყვანილი ჰარდი-ვაინგერგის კანონის გამოყენებით აჩვენეთ, როგორ შეუძლია იშვიათ, საზიანო ალელებს პოპულაციაში დაგროვება, თუ ამგვარი ალელების სელექცია ასაკთან ერთად სუსტდება [მინიშნება: იფიქრეთ საზიანო ალელების სიხშირის შემამცირებელ სელექციასა და მუტაციის ტემპს შორის ბალანსზე. დავუშვათ, q = საზიანო ალე-

ლის სიხშირე, ხოლო u = მუტაციის ტემპი. ალელის q სიხშირე შემდეგ თაობაში იქნება $(1-s)q$]

3. გარანტირებული დაზღვევა არის სტრატეგია, როდესაც მოზრდილი წარმომადგენლის სიცოცხლისუნარიანობას ნაყოფიერების ხარჯზე ენიჭება უპირატესობა და შთამომავლობის რაოდენობის ზრდა არაპროგნოზირებადია. შეგიძლიათ თუ არა ასეთი სტრატეგია თქვენს ყოველდღიურ ცხოვრებაში აღმოაჩინოთ?

თავი 33



სქესი

გზამკვლევი კითხვები

- რა პირობებში შეიძლება ჰქონდეს ჰერმაფროდიტიზმს ორსქესიანობაზე უპირატესობა?
- რა კავშირია ზომას, ასაკსა და ჰერმაფროდიტიზმის ევოლუციას შორის?
- რა არის სქესთა შეფარდების შესახებ ფიშერის თეორია?
- რა პირობებში ცვლიან მდედრი ჰაპლოდიპლოიდები მათი შთამომავლობის სქესთა შეფარდებას?
- როგორ ახდენს ზეგავლენას სქესთა შეფარდებაზე მენეჯილებზე და რესურსებზე ადგილობრივი კონკურენცია?
- დაწყვილების რა სისტემები არსებობს ცხოველებში?
- რა კავშირია მშობლიურ წვლილსა და დაწყვილების სისტემას შორის?
- რა განსაზღვრავს მშობლიური წვლილის ევოლუციურად სტაბილურ სტრატეგიას?
- რა პირობებში ვითარდება მონოგამია ზღვრული მოდელის თანახმად?
- რა არის ლეკი?
- რა გარემო ფაქტორები განსაზღვრავს მცენარეების დაწყვილების სისტემას?
- რა განსხვავებაა შიდასქესობრივ და სქესთაშორის სელექციას შორის?
- რა ჰიპოთეზები არსებობს მდედრის არჩევანის მიზეზის შესახებ?

რვენ ვარგისიანობას გამრავლების უნარის მქონე შთამომავლობის რაოდენობის საშუალებით ვზომავთ. მცენარეებისა და ცხოველების უმეტესობაში შემდეგი თაობის წარმოქმნა სქესობრივი გზით, განაყოფიერების პროცესში მდედრობითი გამეტების (კვერცხის ან თესლკვირტების) და მამრობითი გამეტების (სპერმა ან მტვრიანა) შრწყმის შედეგად ხდება. ინდივიდი — მდედრი, მამრი ან ორივე ერთად შეიძლება იყოს. ორგანიზმები ნებისმიერ შემთხვევაში რესურსებს მდედრისა და მამრის ფუნქციებს შორის ანაწილებენ ან პროცესს **სქესის განაწილება** ეწოდება. სიცოცხლის ყველაზე უფრო მნიშვნელოვანი და განსაცვიფრებელი ატრიბუტები სწორედ სქესის განაწილებას შეეხება. 33-ე თავში გამოჩნდება, თუ როგორ ახდენს სქესი ორგანიზმების მორფოლოგიისა და თვისებების ევოლუციურ ცვლილებაზე ზეგავლენას. სქესი ორი ჰაპლოიდური გამეტის გაერთიანებაა, რაც

დიპლოიდურ უჯრედს ქმნის. ზოგადი ბიოლოგიის კურსიდან გაიხსენეთ, რომ გამეტები მეიოზის შედეგად მიიღება. 30-ე თავიდან გამომდინარე, სქესობრივი გამრავლება ორი ინდივიდის გენეტიკურ ნივთიერებას აერთიანებს და მათ შთამომავლობაში გენების ახალი კომბინაცია მიიღება. ბევრი ბიოლოგის აზრით, სქესობრივი გამრავლება სიცოცხლის ისტორიის ძალიან ადრეულ ეტაპზე გენეტიკური მრავალფეროვნების წარმოქმნის მიზნით გაჩნდა, რაც ცვალებად გარემოსთან შეგუებისთვის აუცილებელი პირობაა.

სქესობრივი გამრავლების ალტერნატივაა **უსქესო გამრავლება**, როდესაც ინდივიდი საკუთარი თავის ზუსტ გენეტიკურ ასლს ვეგეტაციის ან დიპლოიდის წარმოქმნის საშუალებით ქმნის. დიპლოიდი კვერცხისმაგვარი სტადიაა, რომელიც განაყოფიერების გარეშე ვითარდება. ვეგეტაციური გამრავლება ბევრ მცენარეში გვხვდება და მცენარეთა უჯრედების



სურ. 33.1. *Walking fern* უსქესოდ მრავლდება და ფოთლის წვერიდან სრულად ჩამოყალიბებული ახალი მცენარე გამოაქვს

უმეტესობას ახალი ინდივიდის წარმოქმნის უნარი გააჩნია. აქედან გამომდინარე, ყლორტები შეიძლება ამოიზარდოს როგორც ფესვებიდან, ასევე ფოთლებიდან, ხოლო შემდეგ მთლიანად გამოეყოს მშობლიურ მცენარეს და ახალი ინდივიდი გახდეს (სურ. 33.1). ბევრი უმარტივესი ცხოველი, მაგალითად, ჰიდრა, მარჯანი და ა.შ. სხეულის შიგნით ჩანასახს თვითონ ქმნის და შემდეგ ჩანასახი ახალ ინდივიდად ყალიბდება. როდესაც ჩანასახები მშობელს ეკრობა, იქმნება კოლონია და სწორედ ასეთი ვითარება გვაქვს ჰიდროიდების, მარჯნების, *bryozoans*-ების და ბევრი სხვა წყლის ცხოველის შემთხვევაში. თუ ჩანასახი მშობელს გამოეყოფა, მაშინ დამოუკიდებელი, ახალი ინდივიდები ჩნდებიან. უსქესო გამრავლების შედეგად მიღებული შთამომავლობა ერთმანეთის და მშობლის იდენტურია. გარდა ამისა, არც ერთი მათგანი ახალ პირობებთან ადაპტირებული არ არის.

სახელმძღვანელოს მოცემულ თავში შევისწავლით პირობებს, როდესაც მდედრობითი და მამრობითი ფუნქციების ერთ ინდივიდში გაერთიანება სასურველია ან სქესთა განცალკევებაა უმჯობესი. ასევე ვნახავთ, თუ როგორ უნდა განაწილდეს მდედრობითი და მამრობითი ფუნქციები, როგორ ხდება მეწყვილეების შერჩევა და როგორ იქცევა სქესობრივი სელექციის შედეგად ერთი სქესის მიერ გაკეთებული არჩევანი სხვა სქესის თვისებებზე სელექციური ზეწოლად.

33.1. სქესთა გამოცალკევება მომგებიანია, როცა სქესის მუდმივი/ფიქსირებული ხარჯები მაღალია და სქესულური ფუნქციები რესურსებისთვის ერთმანეთთან კლინარ კონკურირებაზე

ბოტანიკოსებს და ზოოლოგებს ბევრი სხვა საკითხის ანალოგიურად სქესზე განსხვავებული მოსაზრებები აქვთ. მცენარეთა უმეტესი სახეობის წარმომადგენელ

ინდივიდებს როგორც მდედრობითი, ასევე მამრობითი ფუნქციები გააჩნიათ და ჩნდება შეკითხვა: რა პირობებშია სქესთა განცალკევება უმჯობესი სხვადასხვა მცენარეებში? ცხოველების უმეტესი სახეობის წარმომადგენელ ინდივიდებში მამრობითი და მდედრობითი ფუნქციები განცალკევებულია და ასევე ჩნდება კითხვა: რა პირობებშია უმჯობესი ორივე სქესობრივი ფუნქციის გაერთიანება ერთ ინდივიდში? ორივე კითხვა, რა თქმა უნდა, ერთი მედლის ორი მხარეა. ვიდრე ამ კითხვებს პასუხს გავცემთ, რამდენიმე განსაზღვრება უნდა შემოვიტანოთ.

სქესი და სქესის განაწილება

მდედრი და მამრი ინდივიდების არსებობას ცხოველებში **ორსქესიანობა** ეწოდება. ბოტანიკოსები იგივე მდგომარეობას ორსახლიანობას **უნოდებენ** (ტერმინი „გენდერი“ ადამიანებისთვის გამოიყენება და ამ სიტყვას მნიშვნელოვანი სოციალური და კულტურული დატვირთვა აქვს). მდედრსა და მამრს შორის განსხვავებისთვის შესაფერისი ბიოლოგიური ტერმინია „სქესი“).

როდესაც ორივე სქესობრივი ფუნქციის სტრუქტურა ერთი და იგივე ინდივიდში გვხვდება, ინდივიდს **ჰერმადროდიტი** ეწოდება. ჰერმადროდიტი ბერძნულ მითოლოგიაში ჰერმესის და აფროდიტეს შვილი იყო, რომელიც ბანაობისას ნიმიფას სხეულთან გაერთიანდა (ამ მითის დეტალები ამჯერად არ გვაინტერესებს). ჰერმადროდიტები სქესის განაწილების მიხედვით ორ სახეობად შეიძლება დაიყოს. ჰერმადროდიტი შეიძლება იყოს **ერთდროული**, როგორც ეს არის ლოკოკინებისა და მატლების უმეტესობა ან **მიმდევრობითი**, როდესაც ჯერ ერთი სქესობრივი ფუნქცია ჩნდება და შემდეგ მეორე. თუ მამრობით ფუნქციას მდედრობითი ფუნქცია მოჰყვება, როგორც ეს მოლუსკებსა და კანეკლიანებში ხდება, მაშინ ინდივიდს **პროტან-**

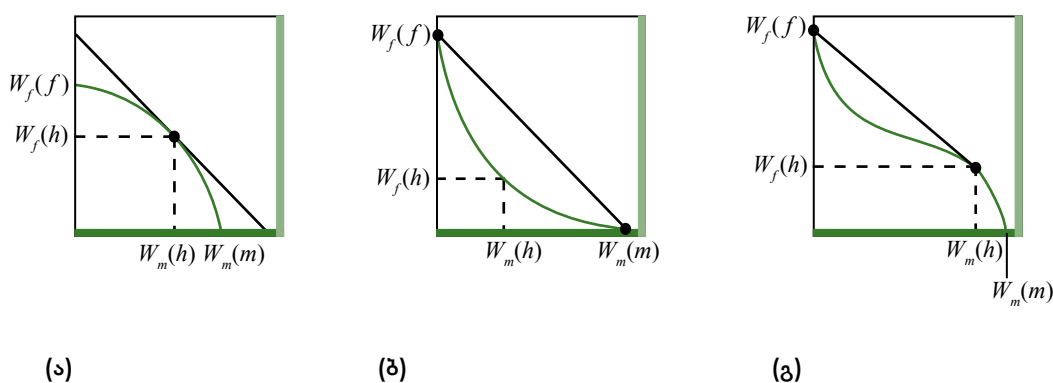
დრიული ენოდება. თუ თავდაპირველად მდედრობითი ფუნქცია ჩნდება, მაგალითად თევზების შემთხვევაში, მაშინ ინდივიდი პროტოგინულია. ერთდროულ და მიმდევრობით ჰერმაფროდიტებს შორის არსებული განსხვავება ჰერმაფროდიტების ხანგრძლივი ცვალებადობის შესახებ არასწორ წარმოდგენას გვაძლევს (სეინტ მერი 1994). ზოგიერთი თევზი სქესს რამდენჯერმე იცვლის (კობაიაში და სუზუკი 1992), ხოლო ზოგიერთი ცხოველის სქესის განაწილება ზომასა და ასაკთან ერთად იცვლება (პიტერსენი 1987, 1990, კოული 1990, დოლგოვი 1991, სეინტ მერი 1994).

ბოტანიკოსები მდედრი და მამრი ყვავილედის მქონე მცენარეს **ერთსახლიანს** უწოდებენ და განასხვავებენ *სრულყოფილი* ყვავილის მქონე მცენარისგან, რომელსაც მამრობითი და მდედრობითი ორგანოები გააჩნია. მცენარეებს შორის სრულყოფილი ყვავილის მქონე ჰერმაფროდიტები ყველა უფრო მრავალრიცხოვანია (72%) და სქესობრივი ფუნქციების ყველა სავარაუდო კომბინაცია ცნობილია. ამ კომბინაციებს შორისაა ჰერმაფროდიტების, მდედრი და მამრი მცენარეების შემცველი პოპულაციები, მდედრი, მამრი და ერთსახლიანი მცენარეების შემცველი პოპულაციები და მდედრი, მამრი და სრულყოფილი ყვავილების მქონე ჰერმაფროდიტი ინდივიდების შემცველი პოპულაციები (იამპოლსკი და იამპოლსკი 1922, ჩარნოვი 1982, 1993). სქესის მრავალჯერ შეცვლა და ზომასთან ერთად სქესის განაწილების ცვლილება მცენარეებში ასევე გვხვდება (ფრიმანი და სხვები 1980, აკერლი და იასიენსკი 1990).

ჰერმაფროდიტიზმის ეპოლუსიცია

როდის არის ჰერმაფროდიტიზმი ცალკეულ ინდივიდებში სქესობრივი ფუნქციის განაწილებაზე უკეთესი? ამ კითხვაზე პასუხის გაცემისთვის ლევისის ვარგისიანობის სიმრავლე შეგვიძლია დავიხმაროთ (იხ.

თავი 31). გაიხსენეთ, რომ ვარგისიანობის სიმრავლე ორ სხვადასხვა გარემოში მობინადრე პოპულაციისთვის მივიღეთ. ორგანოზომილებიანი გრაფიკი, რომლის ღერძები ვარგისიანობის კომპონენტებია ორივე გარემოში, ვარგისიანობის მარტივი სიმრავლეა. როდესაც ფენოტიპების ვარგისიანობა გარემოებში მკვეთრად არ იცვლება, ვარგისიანობის სიმრავლე ღერძიდან მოშორებით არის გამრუდებული (ამოზნექილია). როდესაც ვარგისიანობებს შორის სხვაობა დიდია, სიმრავლე ჩაზნექილია. სქესობრივი განაწილების შემთხვევაში გარემო მდედრობითი და მამრობითი ფუნქციებია. აქედან გამომდინარე, ვარგისიანობის სიმრავლის ღერძები ამ ორი სქესობრივი ფუნქციის ვარგისიანობაა. მდედრობითი და მამრობითი ფუნქციებით გამოწვეულ ვარგისიანობას W_m და W_f სიმბოლოებით აღვნიშნავთ. დავუშვათ, $W_m(m)$ იყოს ცალკეული მამრების ვარგისიანობა, ხოლო $W_f(f)$ - ცალკეული მდედრების ვარგისიანობა. $W_m(h)$ და $W_f(h)$ ჰერმაფროდიტის მდედრობით და მამრობით ნაწილებთან დაკავშირებული ვარგისიანობაა $[W(h) = W_m(h) + W_f(h)]$ (სურ. 33.2). ჰერმაფროდიტიზმი ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა (ESS) ანუ მამრობითი და მდედრობითი სქესობრივი ფუნქციის მქონე სისტემაში მაშინ შემოდის, როდესაც მდედრობითი და მამრობითი ფუნქციების ჯამი $[W_m(h) + W_f(h)]$ ცალკეული სქესის ფუნქციის ჯამს აღემატება (სურ. 33.2). როდესაც მდედრს მამრობითი ფუნქციის გარკვეული ნაწილის აღება და მდედრობითი ფუნქციის გარკვეული ნაწილის დათმობა შეუძლია, ის ასეც იქცევა. იგივეს აკეთებენ მამრები, როდესაც ამგვარი მოქმედება მათ პროდუქტიულობას ძალიან არ ამცირებს. მდედრი მცენარეების ყვავილის მტერის რაოდენობის გაზრდისთვის ან მტერის გადაცემის ტემპის გაზრდისთვის, მდედრიდან მამრობით ფუნქციებზე მცირე რესურსი უნდა გადავიდეს (ბელი 1985, სტენტონი და სხვები 1986) და ჰერმაფროდიტიზმის სტრატეგია ხშირად უნდა შეირჩეს.



სურ. 33.2. ვარგისიანობის სიმრავლე მამრობითი ფუნქციის 0-სა და 1-ს შორის განაწილებისას. ა) ვარგისიანობის ამოზნექილი სიმრავლის ადაპტაციური ფუნქცია მიუთითებს, რომ ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია (ESS) მამრობითი და მდედრობითი სქესობრივი ფუნქციებს შორის შუალედური განაწილების მქონე ჰერმაფროდიტია. ბ) როდესაც ვარგისიანობის სიმრავლე ჩაზნექილია, უკიდურესი ფენოტიპების (მდედრების და მამრების) სელექცია ხდება, ხოლო ჰერმაფროდიტები პოპულაციიდან გამოირიცხებიან. გ) ვარგისიანობის სიმრავლე ასახავს პირობებს, რომლებიც მდედრებისა და ჰერმაფროდიტებისგან შემდგარი, შერეული პოპულაციის შენარჩუნებისთვის არის საჭირო.

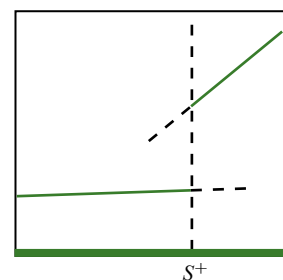
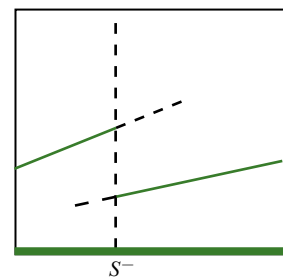
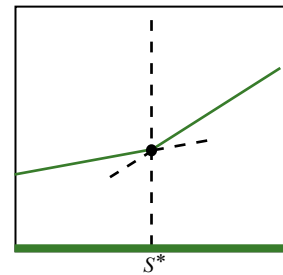
პოპულაციიდან ჰერმაფროდიტების გამორიცხვისთვის ვარგისიანობის სიმრავლე უნდა ჩაიზნოს და ერთი სქესის ფუნქციის დამატების უპირატესობა სხვა სქესის ფუნქციის დანაკარგმა უნდა გადაფროს (სურ. 33.2ბ). ეს მაშინ ხდება, როდესაც ახალი სქესობრივი ფუნქციის ჩამოყალიბება ფიქსირებულ საფასურს მოითხოვს, ვიდრე ნებისმიერი გამეტა წარმოიქმნება. სქესობრივი ფუნქცია შეიძლება საჭიროებდეს გონადას, არხს ან გამეტების გადაცემის სხვა სტრუქტურას, ასევე მენჯილეების მიზიდვისთვის საჭირო მეორად სქესობრივ თვისებებს. ბევრ ცხოველში, როდესაც მამრს მენჯილის მიზიდვა და სხვა მამრებთან ანტაგონისტური დამოკიდება სჭირდება, ხოლო მდედრი კვერცხის დებაზე ან შთამომავლობის კვებაზეა ორიენტირებული, ფიქსირებული ღირებულება ძალიან მაღალია და ჰერმაფროდიტიზმი სქესობრივ სპეციალიზაციასთან შედარებით წამგებიანია. ჰერმაფროდიტიზმი ცხოველების სახეობებში საკმაოდ იშვიათია, თუმცა ის წყლის უძრავ სახეობებში, მაგალითად ორსაგდულიან მოლუსკებში, რომლებიც გამეტებს წყალში ყრიან, საკმაოდ გავრცელებულია (დოლოგოვი 1991). ზოგიერთ პოპულაციაში ჰერმაფროდიტები და ერთსქესიანი, ჩვეულებრივ მდედრი ინდივიდები ერთდროულად შედიან. ვარგისიანობის სიმრავლის ანალიზის თანახმად, ამგვარი მდგომარეობა მაშინ იქმნება, როდესაც მდედრობითი ფუნქცია მამრობითი ფუნქციის დანაკარგის შედეგად მიიღება (სურ. 33.2გ) (ჩარნოვი 1982).

მიმდევრობითი ჰერმაფროდიტიზმი ცვლილების საფასურს და ორგანიზმის ზრდასთან ერთად მდედრობითი და მამრობითი სქესობრივი ფუნქციების სარგებელს აირეკლავს. ზღვის ზოგიერთ მუცელფეხიანს, მაგალითად კრეპიდულიდებს, შინაგანი განაყოფიერება ახასიათებს და ამისთვის მხოლოდ მცირე რაოდენობით სპერმის წარმოქმნაა საჭირო. აქედან გამომდინარე, მამრობითი ფუნქცია მცირე რესურსს საჭიროებს და სომატურ ზრდაზე ნაკლებ ზეგავლენას ახდენს. შედეგად ბევრი ასეთი სახეობა პროტანდრიული ჰერმაფროდიტია ანუ პატარა ზომის შემთხვევაში მამრია, ხოლო დიდი ზომის შემთხვევაში მდედრია და დიდი რაოდენობით კვერცხის დადება შეუძლია (ჰოგლენდი 1978). როდესაც მამრებს შორის კონკურენცია მენჯილეებისთვის მნიშვნელოვანია, დიდი ზომა მამრს უპირატესობას აძლევს. ეს მდგომარეობა თევზის ზოგიერთ სახეობაში, რომელიც რიფებზე ბინადრობს, პროტოგინურ ჰერმაფროდიტიზმს იწვევს. თევზის ამგვარი სახეობები დანჯილეების ტერიტორიისთვის კონკურენციაში შედიან (ვარნერი 1975, ჩარნოვი 1979).

სქესის განაწილების ცვლილება ზომის ან ასაკის მიხედვით

სქესის განაწილების თეორიის თანახმად, მიმდევრობითი ჰერმაფროდიტიზმი გვხვდება მაშინ, როდესაც მდედრის და მამრის რეპროდუქციული წარმატება

ზომასთან ან ასაკთან ერთად იზრდება, ხოლო ზრდის ტემპი მდედრებსა და მამრებში განსხვავებულია (გისელინი 1969, ჩარნოვი 1982, პარკერი 1984). ამგვარ მოსაზრებას ჰერმაფროდიტიზმის ევოლუციის ზომის უპირატესობის მოდელი ეწოდება. მილინსკიმ და პარკერმა (1991) ამ მოდელის მარტივი, გრაფიკული გამოსახულება მიიღეს, რომელსაც მოგვიანებით შევსწავლით.



სურ. 33.3. ჰერმაფროდიტიზმის ევოლუციის ზომის უპირატესობის მოდელი. ა) დიდი ზომის მდედრებსა და პატარა ზომის მამრებს შორის არსებული S^* ფენოტიპური ზღვარი. მდედრების და მამრების ვარგისიანობა ზომასთან ერთად იზრდება, თუმცა ზრდის ტემპი მდედრებში უფრო მაღალია. ბ) მამრების ზომის შუალედია $< S^-$, ხოლო მდედრების ზომის შუალედია $> S^-$. ორივე სქესის ვარგისიანობა ზომასთან ერთად იზრდება, თუმცა მდედრებში ზრდა უფრო დაბალი ტემპით მიმდინარეობს. აქედან გამომდინარე, თუ მამრობითიდან მდედრობით ფუნქციაზე გადასვლა S^- ზომაზე ხდება, რაც ფენოტიპურ ზღვარზე ქვემოთ მდებარეობს, მაშინ ინდივიდების გამრავლების ტემპი უფრო დაბალია. გ) მდედრები უფრო მცირე ზომისაა ადრე და ზომასთან ერთად მათი რეპროდუქციული წარმატების ზრდის ტემპი უფრო დაბალია. რეპროდუქციული წარმატება მხოლოდ მაშინ იზრდება, როდესაც ინდივიდი მდედრობიდან მამრობით სქესზე გადადის (S^* წერტილში).

რომელი სქესი ჩნდება პირველად? ზომასთან დაკავშირებული რეპროდუქციული წარმატების განსხვავებულობა მიაწინებს, რომ არჩევანზე ვარგისიანობაა დამოკიდებული. რა ზომაზე (ან რა ასაკში) უნდა გადავიდეს ინდივიდი ერთი სქესიდან მეორეზე? როგორ უნდა დაიყოს ფენოტიპები მამრობით და მდედრობით ფუნქციებად, რათა სხვაგვარი განაწილება არ შემოვიდეს? მილინსკიმ და პარკერმა (1991) ამ კითხვებზე პასუხის გაცემისთვის კონკურენციის თეორია გამოიყენეს (იხ. თავი 21 და 22). დავუშვათ, მამრების რეპროდუქციული წარმატება მდედრის რეპროდუქციულ წარმატებასთან შედარებით უფრო სწრაფად და წრფივად იზრდება. მიმდევრობითი ჰერმაფროდიტი ზომის ან ასაკის ქვედა ინტერვალში ერთი სქესის იქნება, ხოლო უფრო დიდი ზომის ან ასაკის პირობებში სხვა სქესის გახდება. *ESS*-ში გადართვის წერტილს *S** ფენოტიპური ზღვარი ეწოდება.

მილინსკის და პარკერის მიერ გრაფიკულად გაცემული პასუხები 33.3 სურათზეა გამოსახული. 33.3ა სურათზე ნაჩვენებია *ESS*-ს ფენოტიპური ზღვარი მცირე ზომის მამრებსა და დიდი ზომის მდედრებს შორის გადასვლისას. *S** წერტილში მდედრობით სქესზე გადასვლისას ინდივიდის ვარგისიანობა ზომასთან ერთად სწრაფად იზრდება (მამრობითი ხაზის დაშტრიხული ნაწილი, რომელიც *S** წერტილზე გადის, უფრო დიდი დახრილობის მქონე მდედრობით ხაზს შეადარეთ). 33.3ბ სურათზე გამოსახულია მდგომარეობა, როდესაც მამრობითიდან მდედრობით სქესზე გადასვლა *ESS*-ს ფენოტიპურ ზღვარს ქვემოთ მდებარე რაიმე *S* წერტილში ხდება. ასეთ დროს, მამრობითიდან მდედრობით სქესზე გადასვლა უფრო დიდი ზომის პირობებში ხდება, ვიდრე ეს *ESS*-ით არის პროგნოზირებული. სქესობრივი ფუნქციის ცვლილება ზომასთან ერთად ვარგისიანობის უფრო დაბალი ტემპით ზრდას მოასწავებს (მამრობითი ხაზის დაშტრიხული ნაწილი (*S*-დან მარჯვნივ მდებარე) მდედრობით ხაზს შეადარეთ). ეს ნიშნავს, რომ *S* წერტილში გადასული ინდივიდის რეპროდუქციული წარმატება ნაკლები იქნება და ასეთ მდგომარეობაში ყველა ინდივიდი მამრად უნდა დარჩეს.

33.3გ სურათზე მდედრები მამრებს წინ უსწრებენ და სქესის შეცვლა *ESS*-ს ფენოტიპურ ზღვარზე უფრო დიდი ზომის პირობებში ხდება. ასეთ მდგომარეობაში მდედრად დარჩენას უპირატესობა არ აქვს, ვინაიდან ფენოტიპური ზღვარი გვაქვს წერტილზე, სადაც ზრდა რეპროდუქციული წარმატების ზრდას მხოლოდ მაშინ იწვევს, როდესაც სქესის შეცვლა ხდება. მდედრად მზარდ ინდივიდებს (მდედრის ხაზის დაშტრიხული ნაწილი *S**-დან მარჯვნივ) შეცვლილი სქესის ინდივიდებთან შედარებით ნაკლები რეპროდუქციული წარმატება ექნებათ.

სქესთა განაწილების თეორია ერთდროულ ჰერმაფროდიტებში ძირითად აქცენტს სხვადასხვა პროპორციის სქესობრივი ფუნქციების მქონე ორგანიზმებს შორის ვარგისიანობის განსხვავებაზე აკეთებს და

ზომას ყურადღებას არ აქცევს (ჩარნოვი და სხვები 1976, ფიშერი 1984, სეინტ მერი 1994). მიუხედავად ამისა, ბევრი ერთდროული ჰერმაფროდიტი სქესთა განაწილებას თანდათანობით იცვლის და ძირითადად მამრიდან ძირითადად მდედრი ხდება, ხოლო ზოგიერთ სახეობაში ასეთი ცვლილება სხეულის ზომასთან არის დაკავშირებული (პიტერსენი 1990, სეინტ მერი 1994). მაგალითად, სამხრეთ კალიფორნიაში და მექსიკაში მობინადრე *gobiid fish*-ის (*Lythrypnus dalli*) მდედრობითისკენ გადახრილი ინდივიდების მამრობითი ფუნქცია ზომასთან ერთად იზრდება (სეინტ მერი 1994).

33.2. ოპტიმალური შთამომავლობითი სქესობრივი თანაფარდობა აბალანსებს პენატანს შავუბის უნარში მამრისა და მდედრის უწყვილების საშუალებით

როდესაც სქესები განცალკევებულია, ინდივიდის შთამომავლობის პოპულაციაში სქესთა შეფარდება არის მამრების რაოდენობა მდედრების რაოდენობასთან შედარებით. მამრების მდედრებთან შეფარდება სქესთა პირველადი შეფარდება ეწოდება. დაწყვილებისას მდედრების და მამრების ფარდობით პროპორციულ რაოდენობას სქესთა ოპერაციული შეფარდება ეწოდება და ის სქესებში სიკვდილიანობის განსხვავებულობის შედეგად სქესთა პირველადი შეფარდებისგან შეიძლება განსხვავდებოდეს. სქესთა პირველად და ოპერაციულ შეფარდებებსთან დაკავშირებულ კითხვებზე დიდი რაოდენობის ლიტერატურა არსებობს (ჩარნოვი 1982, გოდფრი 1994, ბალმერი 1994).

სქესთა შეფარდებასთან დაკავშირებით ორი აღსანიშნავი ფაქტი არსებობს: 1) ბევრ პოპულაციაში მამრების და მდედრების რაოდენობა თითქმის თანაბარია და 2) ამ წესიდან უამრავი გამონაკლისი არსებობს. საყოველთაოობის, თანასწორობისა და ადამიანთა პოპულაციისთვის გამოყენების გამო, 1:1 შეფარდება სტანდარტულ პირობად მიიჩნევა, ხოლო მისგან გადახრები განსაკუთრებული შემთხვევაა.

ფიშერმა (1930) სქესთა შეფარდების თეორიის საფუძვლებს თავი მოუყარა, როდესაც შენიშნა, რომ სქესობრივი გაერთიანების ყველა პროდუქტში ერთი დედა და ერთი მამაა. ამგვარი ტურიზმის შედეგად, პოპულაციაში იშვიათი სქესის მქონე ინდივიდი უფრო ვარგისიანი იქნება, ვინაიდან მათ იგივე სქესის წარმომადგენლებთან ნაკლები კონკურენცია მოუწევთ. მაგალითად, თუ 5 მამრისა და 10 მდედრისგან შემდგარი პოპულაცია 100 მემკვიდრეს ტოვებს, თითოეული მამრი გენთა 20 სიმრავლის შექმნაში იღებს მონაწილეობას, ხოლო თითოეული მდედრი გენთა მხოლოდ 10 სიმრავლის შექმნაშია მონაწილე. სქესთა ამგვარი ასიმეტრიული შეფარდებისას, მშობლიური გენოტიპი, რომელიც მამრი შთამომავლობის უფრო დიდ რაოდენობას ქმნის, უპირატესია და პოპულაციაში მამრების სიხშირე იზრდება. თუ მდედრია უფრო იშვიათი სქესი, მაშინ მდედრობითი შთამომავლობის

პროპორციული რაოდენობის გამზრდელი გენოტიპი იქნება უპირატესი და პოპულაციაში მდებარეობის სიხშირე გაიზრდება. როდესაც მდებარეობის და მამრების სიხშირე თანაბარია, ვარგისიანობა დაბალანსებულია და სქესთა შეფარდებაზე სელექციური ზეწოლა არ არსებობს. ორივე სქესის ინდივიდი მომავალი თაობის შექმნაში თანაბარ მონაწილეს იღებს და ინდივიდის შთამომავლობაში მდებარეობის და მამრების სიხშირე მისი ვარგისიანობის შედეგი არ არის.

რაც შეეხება სქესთა პირველად შეფარდებაზე სელექციას, ვარგისიანობა შთამომავლობის რაოდენობა კი არ არის, არამედ შემდეგი თაობის შთამომავლობის რაოდენობაა. ეს იმიტომ ხდება, რომ სქესთა შეფარდებაზე ზეგავლენის მქონე გენი შთამომავლობაში მდებარეობის ან მომრობის პროპორციულ რაოდენობაში ვლინდება და არა ამ გენის მატარებელი ინდივიდის შთამომავლობის მთლიან რაოდენობაში. მისი შედეგები მანამდე არ ჩანს, ვიდრე შთამომავლობა გენებს მომავალ თაობას არ გადასცემს.

უილიამსი (1979) სქესთა 1:1 შეფარდებას სქესის განმსაზღვრელი ყველაზე უფრო გავრცელებული მექანიზმის ტრივიალურ შედეგად მიიჩნევდა. ხერხემლიანი ცხოველების უმეტესობაში, ქრომოსომების ერთი წყვილი (სქესის ქრომოსომები), რომლისთვისაც პოპულაცია პოლიმორფულია (მაგალითად, X და Y), ინდივიდის სქესს განსაზღვრავს. როდესაც ინდივიდი ერთ-ერთი ქრომოსომისთვის ჰომოზიგოტურია, ის ერთი სქესისაა, ხოლო როდესაც ჰეტეროზიგოტურია, მეორე სქესისაა. მაშასადამე, ადამიანებში XX ჰომოზიგოტი მდედრია, ხოლო XY ჰეტეროზიგოტი მამრია. დაწყვილება XX და XY ინდივიდებს შორის ხდება, ამიტომ შთამომავლობის გენოტიპის ნახევარი XX , ხოლო მეორე ნახევარი XY ანუ ნახევარი მამრი და ნახევარი მდედრია. ჰეტეროზიგოტური სქესის შეიძლება იყოს მამრი (ძუძუმწოვარი ცხოველები) ან მდედრი (ფრინველები და პეპლები), თუმცა სქესის განმსაზღვრელი მექანიზმი ყველა შემთხვევაში მდებარეობის და მამრების თანაბარ რაოდენობას წარმოშობს.

ჩარნოვმა (1982) უილიამსის „არასელექციური“ მოსაზრება ორი არგუმენტის დახმარებით უარყო. პირველი არგუმენტის თანახმად, სქესის ქრომოსომების გაჩენა სქესთა თანაბარი შეფარდების სელექციურ უპირატესობას შეიძლება მოასწავებდეს ანუ სქესთა შეფარდება კი არ არის სქესის განმსაზღვრელი მექანიზმის გარდაუვალი შედეგი, არამედ თავად მექანიზმი გამომდინარეობს მისგან, ვინაიდან მან შთამომავლობაში სქესთა ყველაზე უფრო ვარგისიანი შეფარდება წარმოქმნა. ცხოველებში სქესის განმსაზღვრელი ბევრი სხვა მექანიზმი მოქმედებს (ბული 1983). მაგალითად, რეპტილიებში ტემპერატურისადმი მგრძნობიარე სქესთა შეფარდება (ბული 1980) არსებობს, ხოლო ძუძუმწოვარ ცხოველებში ბევრი სხვა, ჯერ კიდევ განუსაზღვრელი მექანიზმია.

ჩარნოვის მეორე არგუმენტის მიხედვით, სქესის ქრომოსომების არსებობა სქესის განმსაზღვრის ალ-

ტერნატიული სისტემის ჩამოყალიბებას ართულებს. მაშასადამე, როდესაც სელექცია სქესთა დაუბალანსებელ შეფარდებას ანიჭებს უპირატესობას, სქესთა შეფარდებაში გენეტიკური ცვლილება შეიძლება არ არსებობდეს, რომელზეც ბუნებრივი გადარჩევა იმოქმედებს. ასეთი მდგომარეობა სქესთა შეფარდების შესახებ სელექციურ მოსაზრებას არ აბათილებს, მაგრამ გენეტიკური სისტემის მიერ ევოლუციის შეზღუდვას ასახავს.

ზოგიერთი ორგანიზმის შთამომავლობის სქესთა შეფარდება ქრომოსომების განლაგების შედეგად ისე არ არის შეზღუდული, როგორც ფრინველებსა და ძუძუმწოვარ ცხოველებში. მშობელს ზოგჯერ შთამომავლობის სქესის შერჩევა, სქესთა პირველადი შეფარდების და ბუნებრივია, ვარგისიანობის კონტროლი შეუძლია.

33.3. გარკვეულ სიტუაციებში დედებმა უნდა შეცვალონ თავიანთი შვილების სქესობრივი თანაფარდობა თავისი საკუთარი გამრავლების პირობების პროცესულად

ერთი სქესის (ჩვეულებრივ მამრების) ინდივიდებს შორის დაწყვილებისთვის კონკურენცია ბევრ სახეობაში ინდივიდების რეპროდუქციული წარმატების მკვეთრ ცვალებადობას იწვევს (არნოლდი და ვეიდი 1984, ტრეილი 1985, კლატონ-ბროკი 1988). როდესაც კონკურენცია ძლიერია, ზოგიერთი მამრი უფრო ხშირად წყვილდება, ხოლო სხვები ამას საერთოდ ვერ ახერხებენ. მაგალითად, ჰარემის შემქმნელ სახეობებში რამდენიმე მამრი მდებარეობის უდიდეს ნაწილს აკონტროლებს, ხოლო სოციალურად ნაკლებად დომინანტურ ინდივიდებს მენყვილებთან შეხება თითქმის არ აქვთ. მამრებს შორის კონკურენციას, როგორც წესი, დიდი ზომის ინდივიდები იგებენ. ტრივერსის და ვილარდის (1973) აზრით, თუ შთამომავლობის მდგომარეობა დედის მდგომარეობაზე პირდაპირ ზეგავლენას ახდენს, მაშინ კარგ პირობებში მობინადრე მდედრებმა მამრი შთამომავლობა უნდა წარმოქმნან, რომელიც დიდი ზომის გაიზრდება და მენყვილებითვის კონკურენციაში გაიმარჯვებს. ცუდ პირობებში მობინადრე მდედრებმა მდედრი შთამომავლობა უნდა შექმნან, რომელიც მშობლის მზრუნველობის მიხედვად, მომავალში წარმატებით მოახერხებს დაწყვილებას. ძუძუმწოვარ ცხოველებში, სადაც მდედრი მაკეობისა და ძუძუთი კვების პერიოდში შთამომავლობას უვლის, დედის მდგომარეობა შთამომავლობაზე ზეგავლენას ახდენს.

ტრივერსის და ვილარდის მოსაზრების ექსპერიმენტულად დამტკიცებისთვის ხის ვირთხებზე (*Neotoma floridana*) ლაბორატორული კვლევა ჩატარდა (მაკკლარი 1981). ხის ვირთხებში, ისევე როგორც ძუძუმწოვარი ცხოველების უმეტესობაში, მდედრები მამრობით და მდედრობით შთამომავლობას თანაბრად

ქმნიან. მაკულარმა ძუძუთი კვების პერიოდის პირველი სამი კვირის განმავლობაში საკვების რაოდენობა მკვეთრად შეამცირა და არარეპროდუქციული მდედრის სიცოცხლისთვის საჭირო რაოდენობაზე ნაკლები გახდა. აღმოჩნდა, რომ დედა მამრ შთამომავლობას ნაკლებ ყურადღებას უთმობდა და ამომწონებდა, რის შედეგადაც სამი კვირის შემდეგ სქესთა შეფარდებაში თითოეულ მდედრზე დაახლოებით 0,5 მამრი მოდიოდა (იხ. გოსლინგი 1986). წითელ ირემზე ჩატარებულმა კვლევამ იგივე ფაქტი დაადასტურა. წითელი ირემი ჰარემის მშენებელი სახეობაა, რომელშიც მდედრების იერარქია არსებობს. დომინანტური მდედრებისთვის ძუძუთი კვების პერიოდში რესურსები უფრო ხელმისაწვდომია. კლატონ-ბროკმა და მისმა თანამშრომლებმა (1982) აღმოაჩინეს, რომ დომინანტური მდედრები მამრებს უფრო აჩენენ, ხოლო ნაკლებად დომინანტური მდედრები მდედრებს ანიჭებენ უპირატესობას.

33.4. სივრცითი ფართობი და სხვა სხვა ჰაპლოდიპლოიდ უხარკამლოებში სქესობრივი თანაფარდობა ნაშირებისა ფაქტობრივად გააუმჯობესა გული ადგილობრივი პარტნიორების კონკურენციის მიხედვით

მამრები მენეჯილობისთვის კონკურენციაში შედიან. სქესთა 1:1 შეფარდების მოდელში ვუშვებთ, რომ კონკურენცია მთელს პოპულაციაზე ხდება ანუ პოპულაციაში მამრების გაბნევას და მენეჯილების მოძებნას ხელს არაფერი უშლის. მიუხედავად ამისა, გაბნევას ზოგჯერ ხელისშემშლელი ფაქტორები ახლავს თან და ამგვარი დაშვება მართებული არ არის. როდესაც ინდივიდები პატარა მანძილებზე ან საერთოდ არ გადაადგილდებიან და დაწყვილება გადაადგილებამდე ხდება, ახლო ნათესავები, ხშირად ერთი მშობლის შთამომავლობის წარმომადგენლები წყვილებიან და ასეთ მდგომარეობას **და-ძმური დაწყვილება** ეწოდება. იგივე მდგომარეობას დაწყვილებაზე **ადგილობრივ კონკურენციას** უწოდებენ და მას პოპულაციის სქესთა შეფარდებაზე და გამრავლებაზე დიდი ზეგავლენა აქვს.

დაწყვილებაზე ადგილობრივი კონკურენცია დედების ვარგისიანობაზეც ახდენს ზეგავლენას. განვიხილოთ ნათესაური დაწყვილების უკიდურესი შემთხვევა, როდესაც ძმები დებთან წყვილებიან (და-ძმური დაწყვილება). ასეთი ვითარება გვხვდება პარაზიტოიდებში, სადაც დედა კვერცხს მხოლოდ ერთ მასპინძელში, მაგალითად თესლში ან მწერის მატლში, დებს და ამ მასპინძელს პოპულაციის სხვა მდედრი არ ხმარობს. ასეთ ვითარებაში დედის ყველა შვილს საკუთარი ძმა გაანაყოფიერებს. დავუშვათ, დედამ სამი კვერცხი დადო, ორი მამრია და ერთი — მდედრი, ხოლო მდედრი მხოლოდ ერთხელ წყვილდება. ცხადია, დედის თვალთახედვით ერთი მამრი „უსარგებლოა“ ანუ ვარგისიანობის გაზრდისთვის მას მამრის ნაცვ-

ლად მდედრი უნდა გაეჩინა. სელექცია დაწყვილებაზე ადგილობრივი კონკურენციას უპირატესობას მდედრისკენ გადახრილ სქესთა თანაფარდობას მიანიჭებს (გოდფრი (1994) პარაზიტოიდებში დაწყვილებაზე ადგილობრივ კონკურენციას დაწვრილებით განიხილავს).

დაწყვილებაზე ადგილობრივი კონკურენციის გააზრებაში აპოკანფორთიანი მწერები (ფუტკრები, ჭიანჭველები და კრაზანები) დაგვეხმარებინ, რომელთაც საკმაოდ უჩვეულო სქესის განმსაზღვრელი მექანიზმი აქვთ, რომლის თანახმად, განაყოფიერებული კვერცხიდან მდედრები ჩნდებიან, ხოლო გაუნაყოფიერებული კვერცხიდან მამლები გამოდიან. ასეთ მწერებში და-ძმური დაწყვილება ჩვეულებრივი მოვლენაა და ამიტომ მათი ბუნებრივი ისტორიის შესწავლა დაწყვილებაში ადგილობრივი კონკურენციის მნიშვნელობის გააზრებაში დაგვეხმარება.

ჰაპლოდიპლოიდია

ფუტრებში, ჭიანჭველებსა და კრაზანებში მდედრები დიპლოიდები (განაყოფიერებული კვერცხებიდან ჩნდებიან), ხოლო მამრები **ჰაპლოიდები** არიან (გაუნაყოფიერებული კვერცხებიდან ჩნდებიან). შედეგად ვიღებთ ტერმინს ჰაპლოდიპლოიდია. გამრავლების უნარის მქონე მდედრები მათი შთამომავლობის სქესს კვერცხების განაყოფიერების საშუალებით განსაზღვრავენ. მაშასადამე, სქესთა შეფარდებას მდედრები პირდაპირ აკონტროლებენ.

ჰაპლოდიპლოიდია სქესის განმსაზღვრელი, ჩვეულებრივი, დიპლოიდური სისტემებიდან ჩნდება. ამისთვის ორი ეტაპია საჭირო. პირველ ეტაპზე დედის გენომში უნდა გაჩნდეს გენები, რომლებიც მდედრს კვერცხის განაყოფიერებისგან დაცვის საშუალებას მისცემს. გარდა ამისა, კვერცხი უნდა განვითარდეს და განაყოფიერების გარეშე მამრებად ჩამოყალიბდეს. მეორე ეტაპზე გაჩენილმა გენებმა დიპლოიდურ ინდივიდებში მამრის განვითარება უნდა შეაფერხოს. პირველი ეტაპი მასზე პასუხისმგებელ გენებს უზარმაზარ უპირატესობას ანიჭებს. ჰაპლოიდური მამრის შთამომავლობა მხოლოდ დედის გენებს შეიცავს და მათ შორისაა ჰაპლოიდურობაზე პასუხისმგებელი გენები. შემდეგ თაობას ამ გენების ორჯერ მეტი რაოდენობა გადაეცემა, ვიდრე სქესობრივი გზით გაჩენილ შთამომავლობას, ვინაიდან ასეთ შემთხვევაში გენომების ნახევარი მამიდან მოდის. აქედან გამომდინარე, თუ ერთმშობლიანი მამრების წვლილი შემდეგი თაობის ვარგისიანობაში ორმშობლიანი მამრის წვლილის სულ მცირეა ნახევარია, ჰაპლოდიპლოიდურობის გენები პოპულაციაში შემოდის (ბული 1983). რატომ არ არის ორმშობლიანი სქესი მდედრობითი? ვინაიდან ასეთ შემთხვევაში პარტენოგენეზის უსქესოდ გამრავლებული მდედრების ჰაპლოიდური კლონებთან ერთად მივიღებდით. ასეთ სისტემას შემდეგ თაობაზე გენების გადაცემის თვალსაზრისით უპირატესობა აქვს, მა-

გრამ კლონები სქესობრივი გამრავლების არარსებობის და ჰაპლოიდებში გენეტიკური რეკომბინაციის შემცირებული შესაძლებლობის გამო დაილუპებიან (ჰეტეროზიგოტები ჰაპლოიდებში არ არსებობს).

ჰაპლოდიპლოიდია და დაწყვილებაზე ადგილობრივი კონკურენცია

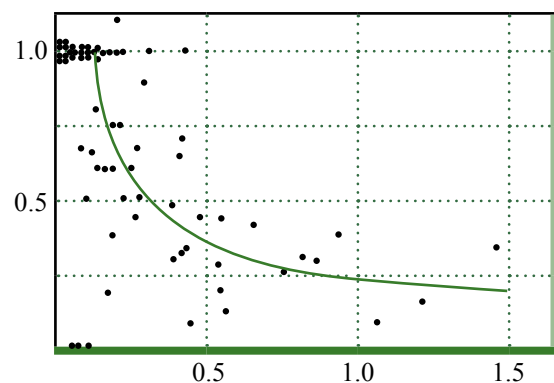
ბევრი კრაზანა სხვა მწერებზე პარაზიტოიდია ან მისი მატლები რაიმე მცენარის ყვავილებში ვითარდება. კრაზანის ზოგიერთი სახეობისთვის მასპინძლების რაოდენობა მცირეა და მეწყვილეების მოძებნაც რთულია, ამიტომ მდედრები მათ მასპინძელ მცენარეებზე წყვილდებიან, ვიდრე გაფრინდებიან და თავის კვერცხს სხვა მასპინძელზე დადებენ. როდესაც მასპინძელი მცენარის პარაზიტირება ერთი მდედრი კრაზანის მიერ ხდება, გაჩენილ მდედრებს დაწყვილება მხოლოდ საკუთარ ძმებთან შეუძლიათ. მდედრი კრაზანის შვილთაშვილების რაოდენობა ახალი მასპინძლების მოსაძებნად გაფრენილი შთამომავლობის რაოდენობისადმი პირდაპირპროპორციულია და ამიტომ მამრი შთამომავლობა ვარგისიანობის მნიშვნელობას ამცირებს. მაშასადამე, ყოველი გამრავლებისას მამრების პროპორციული რაოდენობა უნდა შემცირდეს ანუ მამრები დაწყვილებისთვის მხოლოდ საკუთარ ძმებთან შევლენ კონკურენციაში. აქედან გამომდინარე, გასაკვირი სულაც არ არის, რომ პარაზიტოიდი კრაზანების უმეტეს სახეობაში სქესთა შეფარდება მდედრებისკენ არის გადახრილი. რამდენიმე მდედრი მხოლოდ ერთ მამრს წარმოქმნის და ხშირად მას ფრთებიც კი არ აქვს. მამრები ზოგჯერ მდედრ მატლებს მასპინძელი მცენარის ან როგორც ცოცხალმშობი ტკიპების შემთხვევაში ხდება, დედის სხეულის შიგნით ანაყოფიერებენ (ჰემილტონი 1967, 1969). უკანასკნელ შემთხვევაში, მამრები სქესობრივად მხოლოდ მატლის მდგომარეობაში ფუნქციონირებენ და არასდროს ხდებიან მომწიფებული ფორმის. ეს ფაქტები ადასტურებენ ვარაუდს, რომ როდესაც მეწყვილეზე ადგილობრივი კონკურენცია მხოლოდ დებსა და ძმებს შორის ხდება, მამრების ვარგისიანობის მნიშვნელობა ძალიან მცირდება და დედები მამრების რაოდენობას შთამომავლობაში ამცირებენ (ჰერე 1986). აუთკროსინგის მქონე ჰაპლოდიპლოიდურ სახეობებში სქესთა პირველადი შეფარდება 1:1-თან ახლოსაა.

ბევრ პარაზიტოიდ სახეობაში მასპინძელი სუპერპარაზიტირებულია ანუ ერთი და იგივე მასპინძელზე ერთზე მეტი მდედრი დებს კვერცხს. გარდა ამისა, კვერცხისმდეები კრაზანები მასპინძელზე სხვა კვერცხის არსებობის გასაგებად ქიმიურ მონიშვნას იყენებენ. როდესაც მდედრი ჯერ კიდევ „ქალწულ“ მასპინძელს უტყვს და მხოლოდ რამდენიმე მასპინძელია სუპერპარაზიტირებული, მის ქალიშვილებს მხოლოდ ძმებთან შეუძლიათ დაწყვილება, ვინაიდან სხვა მამრი გარშემო არ ხვდებათ. როდესაც მდედრი უკვე პარაზიტირებულ მასპინძელს უტყვს, მისი შვილები პირველი პარაზიტოიდი მდედრის შვილებთან კონკურენციაში შედიან და მათი ღირებულება უფრო მაღალია. მკითხ-

ველმა შეიძლება ივარაუდოს, რომ მომდევნო სუპერპარაზიტული მდედრები უფრო მეტ მამრს აჩენენ, ვიდრე პირველი სუპერპარაზიტული მდედრები და ეს ვარაუდი ხშირად სწორია. უფრო მეტიც, მეორე მდედრის შთამომავლობაში მამრების პროპორციული რაოდენობა პირველი მდედრის შთამომავლობის რაოდენობის მეორე მდედრის შთამომავლობის რაოდენობის ფარდობასთან ერთად იზრდება, ვინაიდან აუთკროსინგის შესაძლებლობა ამ ფარდობისადმი პირდაპირპროპორციულია (ჰემილტონი 1967).

უორენმა (1980) კრაზანა *Nasonia*-ზე ლაბორატორული ექსპერიმენტი ჩაატარა და ამ მოსაზრების სისწორე შეამოწმა. *Nasonia* ბუზ *Sarcophaga*-ს მატლის პარაზიტირებას ახდენს. ექსპერიმენტის შედეგებმა ზემოთ მოყვანილი პროგნოზების სისწორე დაადასტურა (სურ. 33.4). პირველადი პარაზიტების შთამომავლობის 9% მამრია. მეორადი პარაზიტული მდედრების მიერ გაჩენილი მამრების პროპორციული რაოდენობა ასევე მცირეა, როდესაც მათი შთამომავლობა პირველადი პარაზიტების შთამომავლობაზე მცირერიცხოვანია.

ჰაპლოდიპლოიდური კრაზანები ტრივერსის და უილარდის (1973) მოსაზრების შემოწმების საშუალებას იძლევიან, რომლის თანახმად, დედები შთამომავლობის სქესს ცვალებად გარემოში მისი ვარგისიანობის მიხედვით აკონტროლებენ (კინგი 1988). ბევრი პარაზიტოიდის შემთხვევაში, მოზრდილი მასპინძლები მოზრდილი მდედრების შთამომავლობის გაჩენას იწვევს და მდედრების ნაყოფიერება პატარა ზომის მასპინძლებში გაჩენილი პატარა ზომის მდედრებზე უფრო მეტია. პატარა ზომის მასპინძელში განვითარებულ პატარა ზომის მამრებს ნაკლები დანაკარგი აქვთ, ვინაიდან მამრობითი სქესობრივი ფუნქცია სხეულის ზომაზე ნაკლებად არის დამოკიდებული. 1979 წელს, ჩარნოვმა სქესობრივი სელექციის შესახებ სტა-



სურ. 33.4. პარაზიტოიდ კრაზანა *Nasonia*-ს მეორადი მდედრების შთამომავლობაში სქესთა შეფარდებასა და მათი შთამომავლობის სხვა მდედრების შთამომავლობასთან დაწყვილების ალბათობას შორის დამოკიდებულება.

ტია გამოაქვეყნა და მასში რუსი ივან ჩევირიევის მიერ 1913 წელს ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგები მოიყვანა. ჩევირიევმა ექსპერიმენტი მხედარ კრაზანა *Pimpla instigator*-ზე ჩატარა, რომელიც ღამის პეპლების და პეპლების ჭუპრების პარაზიტირებას ახდენს და თითოეულ ჭუპრზე ერთ კვერცხს დებს. როდესაც მდედრი დიდი ზომის მასპინძელში იბუდებს, შთამომავლობის 23-ვე წარმომადგენელი მდედრია, ხოლო მცირე ზომის მასპინძელში 47-დან 38 მამრია. დიდი და პატარა ზომის მასპინძლები შესაძლოა ერთმანეთს ცვლიდეს და ასეთ დროს მდედრი კვერცხს ან გაანაყოფიერებს ან არა. ლაბორატორულ ექსპერიმენტებში სხვადასხვა სახეობის ღამის პეპლების ჭუპრები სხვადასხვა ზომის მასპინძლების სახით გამოიყენებოდა. ჩევირიევმა ასევე დაამტკიცა, რომ როდესაც კრაზანა *Exenterus* ღამის პეპლა *Lophyrus*-ის პარკის პარაზიტირებას ახდენს, დიდი ზომის ჭუპრში მდედრები უფრო დიდი რაოდენობით ჩნდებიან. მამრი *Lophyrus* მდედრზე ორჯერ პატარა ზომისაა. მოზრდილი, მდედრი ჭუპრიდან გამოსული კრაზანების 79% მდედრია, ხოლო მცირე ზომის, მამრი ჭუპრიდან გამოსული კრაზანების მხოლოდ 47%-ია მდედრი.

ვერენის და ჩევირიევის შედეგები ამტკიცებს, რომ როდესაც მდედრი შთამომავლობის სქესს აკონტროლებს, ის ვარგისიანობაში მეტი წვლილის შემტან სქესს უფრო დიდი რაოდენობით აჩენს. წვლილის შეტანა თითოეული სქესის შთამომავლობის ნაყოფიერებაზე დამოკიდებულია, რაც თავის მხრივ მდედრ კრაზანებში კვერცხისდებისთვის საჭირო რესურსებზე და მამრების აუთკოსინგისთვის საჭირო მენეჯილეების ხელმისაწვდომობაზეა დამოკიდებული.

33.5. ადგილობრივ რესურსთა კონკურენციას შეუძლია, გამოიწვიოს მამრობით-ცენტრული სქესობრივი თანაფარდობა

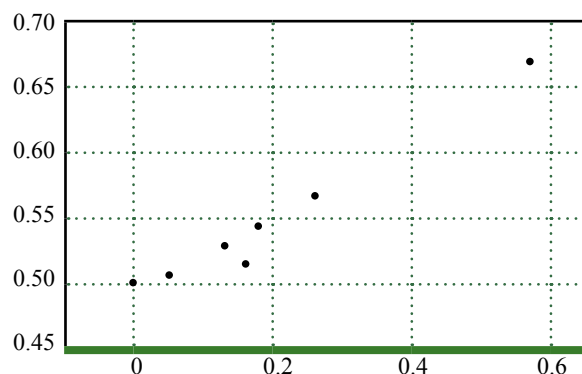
მამრებს შორის მენეჯილისთვის კონკურენცია მდებარეობისკენ გადახრილ სქესთა ფარდობაზე სელექციურ ზეწოლას იწვევს. დასა და ძმას, ასევე მშობელსა და შვილებს შორის რესურსებისთვის კონკურენციამ სქესთა შეფარდება მამრებისკენ შეიძლება გადახაროს. ძუძუმწოვარი ცხოველებისა და რამდენიმე ფრინველის შემთხვევაში, მამრები დაბადების ადგილიდან მდედრებზე უფრო შორს გადაადგილდებიან და ამ მოვლენას **მშობლიური ადგილიდან გავრცელება** ეწოდება (მილერი და კეროლი 1989). დაბადების ადგილთან ახლოს დარჩენის ტენდენციას **ფილოპატრია** ეწოდება. მდედრები დედასთან ახლოს რჩებიან და ერთმანეთთან თუ დედასთან გამრავლებისთვის საჭირო რესურსებისთვის კონკურენციაში შედიან. მდედრი ინდივიდების თვალთახედვით, დედასთან ახლოს დარჩენა უკეთესია, ვინაიდან დედამ ამ ადგილზე რეპროდუქციულ წარმატებას მიაღწია. მიუხედავად ამისა, დედას მდედრი ინდივიდების გაჩენის ნაკლები სტიმული აქვს,

ვინაიდან უმეტესი მათგანი იქვე დარჩება და სხვა ფილოპატრიულ მდედრებთან დაიწყებს კონკურენციას. შთამომავლობას შორის კონკურენციის აღნიშნისთვის ტერმინ **ადგილობრივი რესურსისთვის კონკურენცია** ვიყენებთ. როდესაც რესურსისთვის ადგილობრივი კონკურენცია ძლიერია, დედისთვის უმჯობესია მამრები გამოჩეკოს (კლარკი 1978, კრეიგი 1980, ჩარნოვი 1982, ბალმერი 1983, ჯონსონი 1988).

რესურსისთვის ადგილობრივი კონკურენცია პირველად კლარკმა (1978) აღწერა, ვინც სამხრეთ აფრიკულ *bush baby*-ს დააკვირდა, რომელიც მდედრებზე უფრო მეტად მამრებს აჩენს. კლარკის აღმოჩენით, ახალგაზრდა მამრები დაბადების ადგილიდან მოშორებით გადაადგილდებიან, ხოლო ახალგაზრდა მდედრები სახლთან ახლოს რჩებიან და დებთან თუ დედასთან რესურსისთვის კონკურენციაში შედიან. ჯონსონმა (1988) იგივე ტიპის კვლევა რამდენიმე გვარის პრიმატების სახეობებზე ჩატარა და დაამტკიცა, რომ მენეჯილისთვის ადგილობრივი კონკურენციისას, რაც უფრო ძლიერია ფილოპატრიულ მდედრებს შორის რესურსისთვის კონკურენცია, მით უფრო გადახრილია სქესთა შეფარდება (სურ. 33.5).

რესურსისთვის ადგილობრივი კონკურენცია ახალი კოლონიების დამაარსებელ მწერებში (მაგალითად, ფუტკრებსა და ჭიანჭველებში) მამრისკენ გადახრილი სქესთა შეფარდების ახსნისთვის გამოიყენება. ამ სახეობებში ერთი ან მეტი დედა მშობლიურ კოლონიას ტოვებს და ახალ კოლონიას აარსებს (კრეიგი 1980, ბალმერი 1983). დედის ღირებულება მამრების გარეშე წულია და მამრები სხვა კოლონიებიდან მოსულ დედებთან წყვილდებიან, ამიტომ მამრების დიდი რაოდენობით გაჩენას ნაკლები უპირატესობა აქვს.

უნდა აღინიშნოს, რომ მხოლოდ ფილოტრაპია სქესთა შეფარდების გადახრას აუცილებლად არ იწვევს. ზოგიერთ ფრინველში, მაგალითად წითელკოკარდიან კოდალებსა და ფლორიდულ ბუჩქის ჩხიკვებში ფილოპატრიული მამრები მათი მშობლების შთამო-



სურ. 33.5. სქესთა პირველად შეფარდება და მდედრებს შორის კონკურენციის ინტენსივობის ინდექსს შორის დამოკიდებულება პრიმატების რამდენიმე გვარში. ინდექსი რეპროდუქციული წარმატების და ჯგუფის ზომის რეგრესიის დახრილობაა.

მავლობის გამოყენებაში მონაწილეობას იღებენ. ასეთ მოქმედება, ერთი შეხედვით, სრულიად უსარგებლოა, მაგრამ 34-ე თავში ვნახავთ, რომ დამხმარის ვარგისიანობა ამგვარი მოქმედების შედეგად შეიძლება ამაღლდეს. რესურსისთვის ადგილობრივ კონკურენციას მხოლოდ მაშინ ექნება შედეგი, როდესაც რეპროდუქციული წარმატება რესურსის მოპოვებაზეა დამოკიდებული, როგორც ეს ხდება მრავალ პრიმატში. ახალგაზრდა მდედრების და მამრების რაიმე ადგილზე შეჯგუფება რეპროდუქციულ წარმატებაზე ნაკლებ ზეგავლენას იქონიებს, თუ ახალგაზრდებს შორის რესურსისთვის ან მენეჯილისთვის კონკურენცია არ არსებობს.

33.6. პარტნიორობის სისტემაში დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა ღონაძე პეუქლია ერთი სქესის ინდივიდს რესურსების მონოპოლიზება

პოპულაციის დაწყვილების სისტემა არის მდედრებსა და მამრებს შორის დაწყვილების მოდელი ანუ მყისიერი და მიმდევრობითი დაწყვილების რაოდენობა და ერთიანობის ხანგრძლივობა. პოპულაციის დაწყვილების სისტემა, სქესთა შეფარდების მსგავსად, ინდივიდის მოქმედებას ეფუძნება, რომელიც ბუნებრივ გადარჩევას და ევოლუციურ ცვლილებას ექვემდებარება. დაწყვილების სისტემები სახეობის თვისებებსა და გარემოსთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული.

დაწყვილების სისტემების თეორია სიცოცხლის ძირითად ასიმეტრიულობას ეფუძნება, რომლის თანახმად, მდედრის რეპროდუქციული წარმატება კვერცხის დების ან შთამომავლობის წარმოქმნის რაიმე სხვა უნარით იზღუდება, ხოლო მამრის რეპროდუქციული წარმატება მხოლოდ მოპოვებული მენეჯილების რაოდენობით არის შეზღუდული. მდედრის გამეტი მამრის გამეტზე უფრო დიდია, ამიტომ მას გამრავლებისთვის მეტი რესურსი სჭირდება და მდედრის ნაყოფიერება კვერცხის დებისთვის საჭირო რესურსების შეგროვების უნარით შეზღუდულია. როდესაც მამრები მდედრებს რესურსების მოპოვებაში არ ეხმარებიან ან მდედრები შვილებს არ უვლიან, მამრის ნაყოფიერება მხოლოდ მაშინ გაიზრდება, თუ ის დამატებით მენეჯილს იპოვინს.

ერთი შეხედვით, მამრისთვის ოპტიმალური სტრატეგია რაც შეიძლება დიდი რაოდენობით მდედრის მონახვა და შემდეგ შთამომავლობის მისთვის დატოვებაა, ხოლო მდედრისთვის ოპტიმალური სტრატეგია დაწყვილება და შემდეგ შვილების მამრისთვის დატოვებაა, ვიდრე ის უფრო მეტი კვერცხისდებისთვის საჭირო რესურსს მოაგროვებს. სინამდვილეში, ყველაფერი ასე მარტივად არ არის. მშობლიური მზრუნველობის საფასური და უპირატესობა მდედრებისა და მამრებისთვის განსხვავებულია და მასზე ეკოლოგიური და ფიზიოლოგიური ფაქტორები, ასევე ბუნებაში რესურსების განაწილება

ახდენს ზეგავლენას. გამრავლებასა და დაწყვილების სისტემებზე დანვრებით ინფორმაციას მივიღებთ, თუ დავაკვირდებით, როგორ არის მდედრების და მამრების ფუნდამენტური ინტერესები ეკოლოგიურ პირობებთან მორგებული (დევისი 1991, კრებსი და დევისი 1993).

როდესაც მამრი რაც შეიძლება დიდი რაოდენობით მდედრთან წყვილდება და შთამომავლობას უბრალოდ გენთა სიმრავლეს გადასცემს, მას განურჩეველი ენოდება. განურჩეველი მამრი, როგორც წესი, მენეჯილსთან დიდხანს არ ჩერდება. პოპულაციაში ამგვარი მამრების არსებობა დაწყვილების წარმატების ცვალებადობას ზრდის და ზოგიერთი ინდივიდი ათასობით მენეჯილს პოულობს, მაშინ როცა სხვები სრულიად მარტონი არიან. ცხოველების ტაქსონებში განურჩეველი დაწყვილება ყველაზე უფრო გავრცელებულია და იგივე ხდება აუთკროსინგით დაკავებულ მცენარეებში.

თუ მამრები მენეჯილებს რესურსს აწვდიან ან შთამომავლობაზე ზრუნავენ (მენეჯილების ნაყოფიერებას ხელს უწყობენ), მაშინ დაწყვილება ძლიერია. თუ მამრს ერთი დაწყვილების ნაყოფიერებაში წვლილი შეაქვს, მაშინ დაწყვილების სისტემა ჯერ მიშვებულია (უმცირესი წვლილი), შემდეგ პოლიგამური და სერიული პოლიგამურია და ბოლოს მონოგამიით (უდიდესი წვლილით) მთავრდება. **პოლიგამია** არის მდგომარეობა, როდესაც ერთი სქესის ინდივიდი საპირისპირო სქესის ერთზე მეტ წარმომადგენელთან ქმნის ოჯახს (ოჯახის ხანგრძლივობა ორგანიზმის სასიცოცხლო ციკლზეა დამოკიდებული). ჩვეულებრივ, მამრები ერთზე მეტ მდედრთან წყვილდებიან და სისტემას **პოლიგინია** ეწოდება. პოლიგინია მდედრების **პარემად** წოდებული ჯგუფის დაცვაში ან ტერიტორიის დაცვაში შეიძლება გამოიხატოს. მაშასადამე, პოლიგინია მამრების მიერ მდედრების დაცვის, რა დროსაც მამრის წვლილი შთამომავლობაზე ძირითადად გენეტიკურია, ასევე მამრის მიერ რესურსის კონტროლის და მდედრისთვის მიწოდების უნარის შედეგია. **პოლიანდრია** არის მდგომარეობა, როდესაც ერთი მდედრი რამდენიმე მამრთან წყვილდება.

სერიული პოლიგამიისას, ერთი სქესის ინდივიდი საპირისპირო სქესის ინდივიდთან ქმნის ოჯახს, შთამომავლობას მას უტოვებს და ახალი მენეჯილის მოსაძებნად მიდის. ამგვარ სისტემებში ერთი სქესი შთამომავლობის ზრუნვაზე პასუხისმგებლობას იღებს. ასეთი ოჯახიდან მამრები უფრო ხშირად გარბიან და ახალ მენეჯილს ეძებენ (სერიული პოლიგინია), თუმცა საპირისპიროც (სერიული პოლიანდრია) ხდება.

მონოგამია საპირისპირო სქესის ორ ინდივიდს შორის დაწყვილებაა, რაც შთამომავლობაზე ზრუნვის განმავლობაში გრძელდება და ერთი მენეჯილის გარდაცვალებასთან ერთად შეიძლება დასრულდეს. მონოგამია მაშინ გვხვდება, როდესაც მამრებს შთამომავლობაზე ზრუნვაში დიდი წვლილი შეაქვთ. მაშასადამე, მონოგამია ისეთ სახეობებშია გავრცელებული,

ცხრილი 33-1

აფრიკული *weaverbird*-ების დაწყვილების სისტემას, გავრცელების არეალებსა და კვებას შორის კავშირი

გავრცელების არეალი			საკვები		ოჯახი		სოციალურობა		
ტყე	სავანა	მინდორი	მწერები	თესლი	მონო- გამური	პოლი- გამური	მარტო- სული	ჯგუფური	კოლო- ნიური
+			+		17	0	15	0	1
	+		+		5	0	4	0	2
+			+	+	3	0	2	0	0
	+		+	+	1	4	1	0	4
		+	+	+	1	1	1	0	0
	+			+	2	10	0	1	16
		+		+	0	15	0	13	3

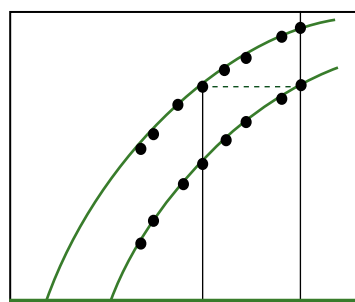
სადაც შთამომავლობა დიდი ხნის განმავლობაშია მშობელზე დამოკიდებული და ახალგაზრდობას ორივე სქესი უვლის. მონოგამია ძუძუმწოვრებში გავრცელებული არ არის, ვინაიდან რძის მიწოდება მხოლოდ მდედრის მოვალეობაა (აისენბერგი 1981). მონოგამია გავრცელებულია ჩიტებში.

33.7. კარტინორობის სისტემაში დამოკიდებული სახინადრო გარემოსა და რაციონზე

დაწყვილების სისტემა განვითარებული ადაპტაციაა და ამას პოპულაციის დაწყვილების სისტემებსა და გავრცელების არეალებს, თვისებებსა და კვებას შორის კავშირი ადასტურებს. ინგლისელმა ბიჰევიორისტმა ჯონ კრუკმა (1964, 1965) დაწყვილების სისტემასა და ეკოლოგიას შორის კავშირი ერთ-ერთმა პირველმა აღმოაჩინა. მეცნიერი აფრიკულ *weaverbird*-ებს დააკვირდა და შენიშნა, რომ მონოგამია ტყეებსა და სავანებში მცხოვრებ მწერიჭამია სახეობებში დომინირებს (იხ. თავი 8), ხოლო პოლიგინია ღია სავანებსა და მინდვრებში მოხინაძრე თესლისმჭამელ სახეობებშია დომინანტური (ცხრილი 33.1). გარდა ამისა, მონოგამური სახეობების უმეტესობა ფართოდ გაშლილ ტერიტორიებზე განმარტოებულ წყვილებად ბინადრობს, ხოლო პოლიგინიური სახეობები კოლონიებად ცხოვრობს. ვერნერმა და უილსონმა (1966, 1969) ჩრდილოეთ ამერიკულ მაგალობელ ფრინველებზე კვლევა ჩაატარეს და მინდვრებში, პრერიებსა და ჭაობებში მრავალკოლიანობა აღმოაჩინეს. ცვლადებს შორის მარტივი დამოკიდებულება ამგვარი გაერთიანებების გაჩენას სრულყოფილად ვერ განმარტავს. ემპირიული ცდების შედეგად შესაძლებელია ჰიპოთეზების ან მოდელების მიღება, რომლებშიც გარემოს სელექციური ფაქტორებისა და თვისებების დამაკავშირებელი მექანიზმები სიმართლესთან მიახლოებულია.

ვერნერმა და უილსონმა (1966) დაწყვილების სისტემაში პოლიგამიის წარმოშობის მოდელი შექმნეს. ვიდრე ტერიტორიაზე საკმარისი რესურსია, მამრი

მეწყვილების უფრო მეტ რაოდენობას პოულობს და ამით სარგებელს იღებს. მდედრისთვის სასურველია მაღალი ხარისხის ტერიტორიის ან მეწყვილის მოძებნა. აქედან გამომდინარე, პოლიგამია მაშინ ჩნდება, როდესაც მდედრი მამრს სხვა მდედრებთან იყოფს და ამით უფრო მეტ რეპროდუქციულ წარმატებას აღწევს, ვიდრე მონოგამური ურთიერთობისას ექნებოდა. ორინანსმა (1969) მეწყვილის შერჩევის პროცესის გრაფიკული გამოსახულება ვერნერ-უილსონის პოლიგამური ზღვრის მოდელის მიხედვით შექმნა (სურ. 33.6). მოდელში მონოგამურ მამრთან და პოლიგამურ მამრთან დაწყვილებული მდედრის ვარგისიანობა მამრის ტერიტორიის ხარისხის ფუნქციის სახით არის ნაჩვენები. პოლიგამია მხოლოდ მაშინ ჩნდება, როდესაც ტერიტორიების ხარისხი იცვლება და მაღალი ხარისხის ტერიტორიაზე მოხინაძრე პოლიგამურ მამრთან დაწ-



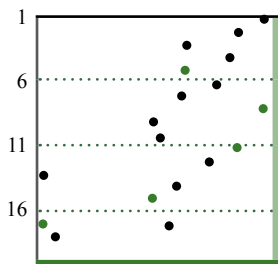
სურ. 33.6. პოლიგამური ზღვრის მოდელი. მდედრის ვარგისიანობა (რეპროდუქციული წარმატება) მამრის ტერიტორიის ხარისხთან ერთად იცვლება. დაწყვილებული მდედრის არსებობა შემდგომი მდედრებისთვის მამრის ხარისხს ამცირებს. მდედრებმა დაუწყვილებელი მამრები (a -დან e -მდე) მანამდე უნდა აირჩიონ, ვიდრე ნებისმიერი დარჩენილი დაუწყვილებელი მამრის (f , g და h) ტერიტორიის ხარისხი დაწყვილებული მამრის საუკეთესო ტერიტორიის „ჯამურ“ ხარისხზე ნაკლები გახდება. ამ მდგომარეობას პოლიგამური ზღვარი ეწოდება და მდედრი დაწყვილებულ (a -დან e -მდე) მამრებსა და დაუწყვილებელ მამრებს (f - h) შორის აკეთებს არჩევანს.



სურ. 33.7. მამრი წითელფრთიანი, შავი შაშვი

ყვილებულ მდედრს უფრო მეტი ვარგისიანობა ექნება, ვიდრე ცუდი ხარისხის ტერიტორიაზე მობინადრე მონოგამურ მამრთან დაწყვილებისას. ასეთ მოსაზრებას ტერიტორიის ხარისხის პოლიგამური ზღვარი ეწოდება. თუ მდედრებს ტერიტორიის ხარისხის განსაზღვრა შეუძლიათ, მაშინ პირველი ინდივიდები მონოგამურად დაწყვილდებიან, ხოლო შემდგომში მენწყვილების არჩევა შემცირებადი ხარისხის მქონე ტერიტორიებზე მოხდება და საბოლოოდ პოლიგამური ზღვარი მიიღება. ამის შემდეგ მდედრები ჯერ კიდევ დაუწყვილებელ და უკვე დაწყვილებულ მამრებთან თანაბრად წყვილდებიან (ალატალო და სხვები 1982).

ჩრდილოეთ ამერიკის ქაობებში წითელფრთიანი შავი შაშვები ტერიტორიებს ადრეულ გაზაფხულზე იკავებენ (სურ. 33.7). ქაობი მცენარეთა საფარისა და წყლის სიღრმის თვალსაზრისით არაერთგვაროვანია, საკვების რაოდენობა და ბუდეების უსაფრთხოების



სურ. 33.8. პირველადი მდედრების (შავი წერტილები) და მეორადი მდედრების (მწვანე წერტილები) მიერ მამრების სელექციის მიმდევრობის ტერიტორიის ხარისხზე დამოკიდებულების ფუნქციის გრაფიკი ნიუ ჯერსის ქაობებში მობინადრე წითელფრთიან შავ შაშვებში.

ხარისხი იცვლება და შესაბამისად, ტერიტორიები სხვადასხვა ხარისხისაა. მდედრები გამრავლების ადგილებს მამრების შემდეგ უბრუნდებიან, სახლდებიან და უკვე დაფუძნებულ მამრებთან წყვილდებიან. მდედრი შაშვები მამრების ტერიტორიის ხარისხს აფასებენ და პირველი ინდივიდები საუკეთესო ანუ კარგი ტერიტორიის მქონე მამრებთან მონოგამურად წყვილდებიან. მოგვიანებით მოსულმა მდედრებმა არჩევანი ცუდი ხარისხის მამრთან მონოგამურად დაწყვილება და მაღალი ხარისხის მამრთან პოლიგამურად დაწყვილებას შორის უნდა გააკეთონ, რა დროსაც ისინი ტერიტორიის რესურსებს ერთ ან მეტ მდედრთან გაიყოფენ (ლენინგტონი 1980, ორიანსი 1980, ნერო 1984; სურ. 33.8). შაშვებისგან განსხვავებით, ტყის ფრინველების გავრცელების არეალი ქაობზე ერთგვაროვანია. ტყეში ტერიტორიების ხარისხი ნაკლებად იცვლება, ფრინველთა უმეტესი სახეობა მონოგამურია და პოლიგამურ ზღვარზე დაბლა მცირე რაოდენობით ტერიტორია ხვდება.

33.8. პარტნიორობის სისტემათა კონფიგურაცია მატინილად დამოკიდებულია მშობლების მზრუნველობის განაწილებაზე

ინდივიდებმა წარმატებული გამრავლებისთვის გააუმჯობესეს და ერთი ან მეტი მენწყვილის მოპოვებისთვის საჭირო მოქმედებებს ყურადღება უნდა დაუთმონ. დრო და ენერგია ახალგაზრდა თაობის დაცვაზე ასევე იხარჯება და ამ მოქმედებას ეკოლოგები მშობლიურ წვლილს უწოდებენ. თუ მშობლიური წვლილი შთამომავლობის გადარჩენის ალბათობას ამალავს და ახალგაზრდების გაჩენის საფასური ძალიან მაღალი არ არის, მაშინ მშობლიური წვლილი სასარგებლოა. დაწყვილების სისტემების კონფიგურაცია დამოკიდებულია მშობელზე, რომელიც სხვა მენწყვილებს მიატოვებს და ახალგაზრდობას უფლის.

მდედრ და მამრ ფრინველებს მშობლიური მზრუნველობა ახასიათებთ. ფრინველთა უმეტეს სახეობაში ახალგაზრდობის სიცოცხლისუნარიანობა და მშობლების რეპროდუქციული წარმატება საკვების ბუდეში მიტანის ტემპზე ძალიან არის დამოკიდებული (კრებსი და დევისი 1993). კვების ტემპი თითქმის ორმაგდება, როდესაც საკვებს ორივე მშობელი მოიპოვებს. ორმაგი მშობლიური წვლილის უპირატესობა, სავარაუდოდ, მონოგამიის გავრცელების მიზეზიც არის.

ფრინველებში განურჩევლად დაწყვილება იშვიათად ხდება და დომინანტური მხოლოდ ხობებში და ტროპიკულ, ნაყოფისმჭამელ სახეობებშია, როგორიცაა მანაკინი, კოტინგა და სამოთხის ფრინველი. აქედან გამომდინარე, ეკოლოგები საყოველთაოდ გავრცელებული მონოგამიისგან გამონაკლის შემთხვევებზე ანუ განურჩევლად დაწყვილებაზე ამახვილებენ ყურადღებას. განურჩევლად დაწყვილების ევოლუციის მიზეზი მშობლიურ მზრუნველობას მოკლებული მამრებია,

ცხრილი 33-2**საფასური მდედრისა და მამრისთვის, რომელიც შთამომავლობას იცავს ან მიატოვებს**

		მდედრი	
		იცავს (v კვერცხი)	მიატოვებს (V კვერცხი)
მამრი	იცავს ($1+p$ მეწყვილე)	vS_2 $vS_2/(1+p)$	VS_1 $VS_1/(1+p)$
	მიატოვებს ($1+P$ მეწყვილე)	vS_1 $vS_1/(1+p)$	VS_0 $VS_0/(1+p)$

შენიშვნა: მდედრების საფასური თითოეული უჯრის ზედა მარჯვენა კუთხეშია გამოსახული, ხოლო მამრების საფასური ქვედა მარცხენა კუთხეშია ნაჩვენები

რომლებიც მათი მეწყვილეების რეპროდუქციულ წარმატებაში მაინცდამაინც არ ერევიან. ასეთი მოვლენა რამდენიმე შემთხვევაში შეიძლება მოხდეს. მაგალითად, გნოლის წინილებს საკუთარი თავის გამოკვება შეუძლიათ, ამიტომ მამრებს მათი მეწყვილეების ნაყოფიერების გაზრდა ნაკლებად ძალუძთ. ასეთი სახეობების მდედრები იმდენივე წინილას გამოზრდიან, რამდენსაც მამრების დახმარებით შეძლებდნენ. იგივე ხდება ძუძუმწოვარ ცხოველებში, როდესაც მხოლოდ მდედრი უვლის ახალგაზრდებს და მამრის პოტენციური წვლილი (რესურსების და ნამატის დაცვა, მდედრისთვის საჭმლის მიწოდება) მცირეა. გარდა ამისა, ნაყოფისმჭამელი ფრინველის რესურსი შეიძლება იყოს ხილული და შერეული ხარისხის. ამ დროს მდედრი ფრინველი იგივე რაოდენობის რესურსს მოაგროვებს, რასაც მდედრი და მამრი ერთად. როდესაც მამრები მდედრებს ტოვებენ და მათი შთამომავლობის რაოდენობა არ მცირდება, მამრები რეპროდუქციულ წარმატებას დამატებითი მეწყვილეების მიზიდვის საშუალებით ზრდიან.

ძუძუმწოვარ ცხოველებში მშობლიური მზრუნველობა მხოლოდ მდედრის მოვალეობაა. მდედრებსა და მამრებს შორის ფიზიოლოგიური და ანატომიური სხვაობა მამრებს მშობლიური მზრუნველობის გამოჩენის საშუალებას არ აძლევს. ბევრი ძუძუმწოვარი დიდი ხნის განმავლობაში არის მაკედ და ამ პერიოდში მამრს არაფრის გაკეთება არ შეუძლია. უფრო მეტიც, მაკეობის შემდეგ ახალგაზრდები დედის რძით იკვებებიან. რაც შეეხება თევზებს, მშობლიური მზრუნველობა მათში ძალიან სუსტია (გროსი და სარგენტი 1985) და როგორც წესი, ეს მოვალეობა მამრს აკისრია. თევზები კვერცხს და სპერმას წყალში გამოყოფენ და განაყოფიერებაც იქვე ხდება (გარეგანი განაყოფიერება). მდედრის მხრიდან გამოჩენილი მშობლიური მზრუნველობა, ჩვეულებრივ, შინაგანი განაყოფიერების პირობებში გვხვდება, თუმცა ეს საყოველთაო წესი არ არის.

მშობლიური წვლილის ESS მოდელი

მდედრი ან მამრი მშობლიური მზრუნველობის გამოჩენის არჩევანს აკეთებს და ეს არჩევანი ინდივიდის მიერ მიღებულ სარგებელსა და საფასურზეა დამოკიდებული. მაგალითად, მამრები ბუდის მიტოვების შესახებ გადაწყვეტილებას საკუთარი ინტერესის შესაბამისად აკეთებენ და ინტერესი რეპროდუქციული ვარგისიანობაა. ახალგაზრდობის მოვლასა და მიტოვებას შორის არჩევანს ორივე მშობელი აკეთებს, მაგრამ მისი შედეგი მეწყვილის მიერ გაკეთებულ არჩევანზე უფროა დამოკიდებული. როდესაც ერთი მშობელი ზრუნვას თავს არიდებს, ხოლო მეორე მშობელი შთამომავლობის ერთგული რჩება, ვარგისიანობა ნაკლებად მცირდება, ხოლო ორივე მშობლის წასვლის შემთხვევაში შთამომავლობის მხოლოდ ერთი ან არც ერთი წარმომადგენელი გადარჩება. ეკოლოგები უშვებენ, რომ შთამომავლობაზე მზრუნველობის შესუსტების შემდეგ მშობელს შეუძლია უფრო დიდი რაოდენობით კვერცხი დადოს ან მეწყვილეები მოიპოვოს.

ორი მშობლის ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიის კვლევა თამაშების თეორიის ანალიზის საშუალებით არის შესაძლებელი. ჩვენი მსჯელობა ჯონ მეინარდ სმიტისეულ (1982) მიდგომებთან მიახლოებულია. თითოეულმა მშობელმა შთამომავლობას შეიძლება მოუაროს, რასაც მეინარდი დაცვას უწოდებს და შეიძლება მიატოვოს. დავუშვათ, მამრის მიერ დამატებითი მეწყვილის მოპოვების ალბათობა შთამომავლობის დაცვის შემთხვევაში არის p , ხოლო შთამომავლობის მიტოვების შემთხვევაში იგივე ალბათობაა P . ასევე დავუშვათ, რომ $P > p$. თუ მდედრი ბუდეს მიატოვებს, ის V რაოდენობის კვერცხის დადებას შეიძლება, ხოლო ბუდის დაცვის შემთხვევაში კვერცხის რაოდენობა v იქნება. გარდა ამისა, $V > v$. როდესაც ბუდეს არც ერთი მშობელი არ იცავს, კვერცხის გადარჩენის ალბათობაა S_0 , როდესაც ერთ-ერთი მშობელი ბუდეს იცავს იგივე ალბათობაა S_1 , ხოლო ორივე მშობლის ადგილზე ყოფნის შემთხვევაში ალბათობა S_2 -ის ტოლია. თითოეული მშობლის მიერ დატოვებუ-

ცხრილი 33-3

ESS პირობები მდედრის და მამრის მშობლიური მზრუნველობის სხვადასხვა კომბინაციისთვის

1. შთამომავლობას ორივე მშობელი უვლის, მდედრი $vS_z > VS_z$; მამრი $vS_z(I+p) > vS_z(I+p)$
2. მდედრი უვლის, მამრი გარბის; მდედრი $vS_z > VS_z$; მამრი $vS_z(I+p) > vS_z(I+p)$
3. მამრი უვლის, მდედრი გარბის; მდედრი $VS_z > vS_z$; მამრი $vS_z(I+p) > VS_z(I+p)$
4. ორივე მშობელი გარბის; მდედრი $VS_z > vS_z$; მამრი $VS_z(I+p) > VS_z(I+p)$

ლი შთამომავლობის რაოდენობა მდედრის და მამრის მოქმედების ოთხი შესაძლო კომბინაციის პირობებში 33.2 ცხრილშია მოცემული და მას საფასურის მატრიცა ეწოდება.

ორივე მშობლის ადგილზე დარჩენა ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა, როდესაც მდედრის და მამრის მიერ შთამომავლობის მიტოვების სტრატეგია პოპულაციაში არ გვხვდება. მაშასადამე, ორივე მშობლის მიერ განუვლი მზრუნველობა ESS-ია, როდესაც მდედრებისთვის $vS_z > VS_z$ და მამრებისთვის $S_z(I+p) > S_z(I+p)$. ეს ნიშნავს, რომ შთამომავლობაზე ზრუნვისთვის დარჩენილმა მშობელმა ვარგისიანობა უფრო უნდა გაზარდოს, ვიდრე გაქცეული მშობელი დაწყვილების რაოდენობას ზრდის ანუ $S_z/S_z > V/v$ და $(I+p)/(I+p)$. მოქმედების ოთხივე კომბინაციისას ESS-ს პირობები ცხადყოფს (ცხრილი 33.3), რომ ორივე მშობლის მზრუნველობა ESS შეიძლება იყოს, ხოლო ერთი მშობლის მზრუნველობა ვერ იქნება. გარდა ამისა, როდესაც ორივე მშობლის გაქცევა ESS-ია, ერთი მშობლის გაქცევა ვერ იქნება. ორივე მშობლის გაქცევა ან დარჩენა შეიძლება იყოს ESS, როდესაც $S_z/S_z > V/v > S_z/S_z$ და $S_z/S_z > (I+p)/(I+p) > S_z/S_z$ ასეთ პირობებში, ერთი მშობლის მზრუნველობა ESS არ არის და ამიტომ ორივე მშობლის და ერთი მშობლის მზრუნველობას შორის ევოლუციური გადასვლა შეუძლებელია. ზემოთ მოყვანილი უტოლობების შებრუნების შემთხვევაში, ერთი მშობლის მზრუნველობა ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია შეიძლება იყოს, ხოლო ევოლუციის შედეგი საპირისპირო იქნება.

მდედრი მზრუნველობას მაშინ იჩენს, როდესაც მდედრის ESS, მამრის მოქმედების მიუხედავად, დაცვაა ანუ $vS_z > VS_z$ და $vS_z > VS_z$, მამრი მანამდე გარბის, ვიდრე მდედრი მზრუნველობას იჩენს და $S(I+p) > S_z(I+p)$. ამ უტოლობების გარდაქმნის შემდეგ მდედრისთვის S_z/S_z და S_z/S_z პირობებს, ხოლო მამრისთვის $S_z/S_z < (I+p)/(I+p)$ პირობას მივიღებთ. მდედრის სარგებელი შთამომავლობაზე ზრუნვისას უფრო მეტი უნდა იყოს, ვიდრე კვერცხების მიტოვების ან მამრისთვის დატოვების შემთხვევაში. მამრისთვის უკეთესი გაქცევაა, როდესაც მისი მენყვილე შთამომავლობას უვლის. მამრის მიერ გამოჩენილი მზრუნველობისთვის საჭირო პირობები საინინალმდეგია.

ფრინველებში S_z/S_z ფარდობა ყოველთვის დიდია და ორივე მშობელი კვერცხს არც ერთ სახეობაში არ ტოვებს, თუმცა დიდფეხების ახლად გამოჩენილი წინილები მშობლიურ მზრუნველობას სრულიად მოკლებულნი არიან. მდედრის მიერ გამოჩენილი მზრუნველობა საკმაოდ გავრცელებულია და ეს მდგომარეობა განურჩევლად დაწყვილების სისტემის მქონე სახეობებში გვაქვს, თუმცა მამრის მხრიდან გამოჩენილი მზრუნველობა ნანდუებში, ეკალიპტის ფრინველებში და *polyandrous shorebirds*-ებში გვხვდება, სადაც მდედრი კვერცხს დებს, შემდეგ მათ პირველი მენყვილე უვლის, ხოლო ამასობაში მდედრი მეორედ დებს კვერცხს, რომლებსაც მეორე მენყვილე ანაყოფიერებს. მდედრის მხრიდან გამოჩენილი მზრუნველობა იმით არის გამოწვეული, რომ $(I+p)/(I+p) > V/v$. თუ შთამომავლობას ორივე სქესი გაურბის, მამრები დამატებით

ცხრილი 33-4

განაყოფიერების ადგილსა და მშობლიურ მზრუნველობას შორის დამოკიდებულება თევზებსა და ამფიბიებში

განაყოფიერება	მზრუნველობას იჩენს			
	ორივე მშობელი	მამრი	მდედრი	არც ერთი
თევზები				
გარეგანი	8	28	6	191
შინაგანი	0	2	10	
ამფიბიები				
გარეგანი	0	14	8	10
შინაგანი	0	2	11	0

მეწყვილებს უფრო სწრაფად პოულობენ, ვიდრე მდედრები კვერცხის დადებას ასწრებენ.

პირობებში, როდესაც ორივე მშობლის წასვლა ESS-ია, რომელი მშობლის წასვლა განაყოფიერებასა და კვერცხისდებას შორის დამოკიდებულებაზეა დამოკიდებული (დოკინსი და კარლაილი 1976, რიდლი 1978). თუ განაყოფიერება შინაგანია, მამრი კვერცხის დადებამდე წყვილდება და მას თავისუფლად შეუძლია მდედრი მიატოვოს. თუ განაყოფიერება გარეგანია, თავდაპირველად კვერცხი იდება, ხოლო შემდეგ მამრი მათ ანაყოფიერებს. სმიტმა (1978ა) ბრედერის და როდერის მიერ შეგროვებული მონაცემები გაანალიზა და დაასკვნა, რომ გარეგან განაყოფიერებასა და მხოლოდ მამრის მზრუნველობას შორის თევზებსა და ამფიბიებში მჭიდროდ დამოკიდებულება არსებობს (ცხრილი 33.4).

მამრის მზრუნველობასთან დაკავშირებული ბოლო საკითხი მამობაა (ტრივერსი 1972). თუ განაყოფიერება გარეგანია და კვერცხი მამრის მიერ მომზადებულ და დაცულ ბუდეში იდება, მამრს შეუძლია, დარწმუნებული იყოს, რომ შთამომავლობა მისია და მზრუნველობა საკუთარი გენების გადარჩენას შეუწყობს ხელს. თუ განაყოფიერება შინაგანია და მდედრები პოპულაციაში ხშირად წყვილდებიან, მამრებს არ შეუძლიათ, დარწმუნებულნი იყვნენ, რომ მათ რომელიმე მდედრის მიერ დადებული კვერცხები გაანაყოფიერეს, თუ რა თქმა უნდა, მამრი მდედრს მთელ რეცეპტიულ პერიოდში არ დაჯარობს (იხ. მაგალითად, ბარტონი 1985).

33.9. პოპულაციები შიიქლავა შიიციავდ-ნან ერთი სქესის ინდივიდებს, რომელთაც სხვადასხვა რეპროდუქციული სტრატეგიის აქვთ

განურჩევლად დაწყვილების სისტემის მქონე თევზებში მამრები ტერიტორიებს იცავენ, მდედრებს

მიიზიდავენ და ანაყოფიერებენ. მამრები კვერცხზე გამოჩეკვამდე ზრუნავენ. განაყოფიერებული კვერცხი მუდმივი ზრუნვისა და დაცვის გარეშე ილუპება. ასეთი სახეობის თევზის ტიპური მაგალითია *bluegill sunfish* (*Lepomis macrochirus*) (გროსი და ჩარნოვი 1980). მამრები კარგად განაყოფიერების ადგილებსთვის კონკურენციაში შედიან და ამიტომ, ისინი, სულ მცირე, 7 წლამდე არ მწიფდებიან, რათა დიდი ზომის გახდნენ და კონკურენციაში გაიმარჯვონ. მიუხედავად ამისა, რამდენიმე მამრი განსხვავებულ ტაქტიკას ირჩევს, 2 წლის ასაკში სქესობრივად მწიფდება და პატარა ზომისაა. ასეთი მამრი ტერიტორიის მბრძანებელი თევზის მიერ მიზიდულ მდედრს ეპარება და ისე მრავლდება. ამგვარი მამრები რეპროდუქციული პარაზიტები არიან და მათი შთამომავლობის გადარჩენა ტერიტორიის მბრძანებელი მამრების მზრუნველობაზეა დამოკიდებული. მამრის მიერ ტერიტორიის დაპყრობა ან პარაზიტად ქცევა, სავარაუდოდ, გენეტიკაშია ჩადებული.

Bluegill sunfish-ის დაწყვილების სისტემა შერეული რეპროდუქციული სტრატეგიის კარგი მაგალითია, რადროსაც პოპულაციაში ორი ან მეტი ფენოტიპი სტაბილურად ნარჩუნდება, ვინაიდან თითოეული მათგანის ვარგისიანობა იშვიათობისას უფრო მაღალია. შთამომავლობაში მდედრებზე და მამრებზე მოქმედი, სიხშირეზე დამოკიდებული სელექცია სქესთა 1:1 შეფარდებას ინარჩუნებს. *Bluegill sunfish* სახეობაში, მიპარვით დაწყვილების შესაძლებლობა შეზღუდულია, ვინაიდან ტერიტორიის მფლობელები ფიზიკურად არიან და რაც უფრო მეტი პარაზიტი შედის ერთმანეთთან კონკურენციაში, მით უფრო ნაკლებია რეპროდუქციული წარმატება.

ბევრი განურჩევლად დაწყვილებადი ფრინველი, ასევე ბაყაყების დაწყვილების სისტემას საერთო დაწყვილების არეალების არსებობა ახასიათებს. ამგვარ არეალებს *lek*-ები ეწოდება, მათზე მამრები იკრიბებიან და ცდილობენ მდედრები მიიზიდონ (კლატონ-ბრო-



(ა)



(ბ)

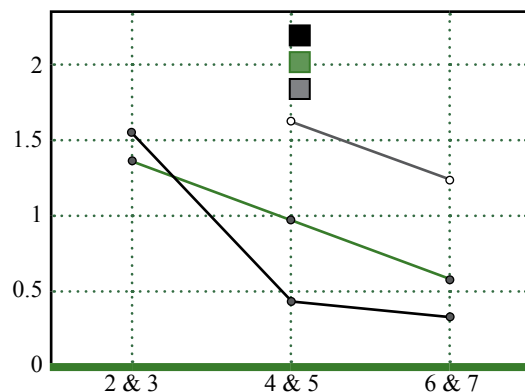
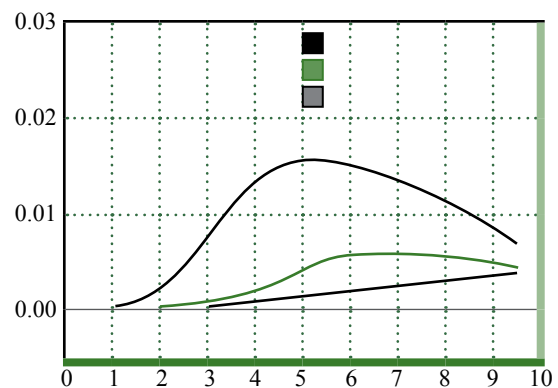
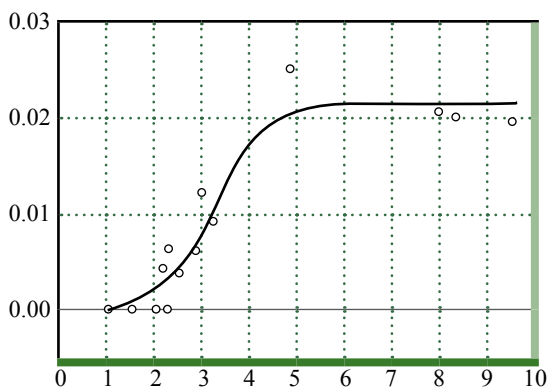
სურ. 33.9. ა) ორი მამრი ბასრკუდიანი როჭო სამხრეთ მიჩიგანის საერთო დაწყვილების ტერიტორიაზე (*lek*-ზე). ბ) მდედრს, მამრთან შედარებით ნაკლებად ბასრი ფრთები აქვს

კი და სხვები 1988, ორინგი 1982, უელსი 1977, ტორნჰილი და ელკოკი 1983, დევისი 1991; სურ. 33.9). *lek*-ების გაჩენის მიზეზი ის არის, რომ რამდენიმე მამრი უფრო დიდი როდენობით მდებარე მიიზიდავს.

სახლის მტრედების ინგლისური სახელი (*'The Ruff'*) მამრის კისერზე შემოხვეული წაგრძელებული ბუმბულების საყელოდან გამომდინარეობს, ხოლო მისი მეცნიერული სახელი *lek*-ებზე მამრებს შორის ინტენსიური კონკურენციის შედეგია. დაწყვილების ამგვარი სისტემა ჭაობის ფრინველებში, რომელთაც სახლის მტრედიც მიეკუთვნება, არ გვხვდება, ხოლო მისი გარჩევა მამრების შეხედულებასა და მოქმედებაში პოლიმორფიზმით ხდება (ჰოგან-ვარბურგი 1966, ვაიდემო და ოუენსი 1995). შედეგში მობინადრე სახლის მტრედებზე დაკვირვებამ აჩვენა (ვაიდემო და ოუენსი 1995), რომ დაწყვილების სიხშირე *lek*-ის ზომასთან ერთად იზრდება, ვიდრე *lek*-ის საშუალო ზომა ხუთი მამრია (სურ. 33.10ა). კოპულაციის მაქსიმალური ტემპი საათში დაახლოებით სამია. დაწყვილების უმეტესობა უმაღლესი რანგის მამრის მიერ ხორციელდება. როდესაც *lek*-ი ხუთზე მეტი მამრს შეიცავს, მეორე და მესამე რანგის მამრები დაწყვილებებში უფრო მეტ მონაწილეობას იღებენ, ხოლო უმაღლესი რანგის მამრები უკანა პლანზე გადადიან (სურ. 33.10ბ). დაბალი რანგის მამრები ძალიან ცუდად იკვებებიან და მაშინ რატომ შედიან ისინი *lek*-ებში? რა თქმა უნდა, ჩვენ სახლის მტრედების მსგავსად ვერ ვიაზროვნებთ, თუმცა შეგვიძლია დავაკვირდეთ, რომ *lek*-ებში მოხვედრილი მამრები ფრთების ტყლაშუნით, ხტუნაობით და სხვა ასეთი მოქმედებებით სხვა მამრებს იზიდავენ. როდესაც *lek*-ში ოთხი ან ხუთი მამრი შედის, მაღალი რანგის მამრები აღარ იზიდავენ სხვებს. დაბალი რანგის ფრინველები გავსებულ *lek*-ში შესვლას ცდილობენ, რათა მენწყვილები დროდადრო მიიტაცონ და სხვა მამრებს შემოსვლას მაშინაც სთხოვენ, როდესაც *lek*-ში უკვე შედის 5-ზე მეტი მამრი (სურ. 33.10გ).

33.10. მცენარეებში დომინირებს პარტ-ნორთა სამი სისტემა

ყვავილოვანი მცენარეების სახეობების თითქმის 1/3 ჰერმაფროდიტია ანუ მცენარეს მდედრობითი და მამ-



სურ. 33.10. მამრის დაწყვილების წარმატებაზე და სახლის მტრედების მოპატიუებაზე *lek*-ის ზომის ზეგავლენა. ა) კოპულაციის ტემპი მანამდე იზრდება, ვიდრე *lek* დაახლოებით 5 მამრისგან შედგება. ბ) ტემპის ზრდა მაღალი რანგის მამრებს ხელს აძლევთ, ხოლო მეორეხარისხოვანი მამრები სარგებელს მაშინ ნახულობენ, როდესაც *lek*-ში ხუთზე მეტი ინდივიდი შედის. გ) მაღალი რანგის მამრები სხვა მამრების *lek*-ში მოზიდვას ცდილობენ, როდესაც *lek*-ი პატარაა, ხოლო მეორეხარისხოვანი მამრები მოპატიუებას შემდეგაც განაგრძობენ.

რობითი სქესობრივი ფუნქციები ერთდროულად გააჩნია. ამ სახეობების უმეტესობა თვითგანაყოფიერებისგან თავს სხვადასხვა მექანიზმით იცავს და შედეგად სრულად აუთკროსირებული პოპულაცია მიიღება. თუ ცხოველების პოპულაციების ტერმინებში ვიტყვით, ამგვარი მცენარეები განუზრევლად დაწყვილების სტრატეგიას მიმართავს. სინამდვილეში, მცენარეები მათი მტვრის მოხვედრის ადგილს ან მტვრის მიღების წყაროს ნაკლებად აკონტროლებს. თვითშეთავსებადობა და ნათესაური დაწყვილება ისეთ გავრცელების არეალებში უმჯობესია, სადაც დამტვერავები იშვიათად გვხვდებიან. დაწყვილების იგივე სტრატეგია ისეთ სახეობებშიც გამოდგება, რომლებიც შორეულ ტერიტორიებს კარგად ითვისებენ. ხშირად ახალ ტერიტორიას მხოლოდ ერთი კოლონიზატორი ინდივიდი იკავებს, ამიტომ ახალი პოპულაციის გაჩენის ერთადერთი საშუალება თვითდაწყვილებაა. მცენარეების სახეობების 1/4-ს დაწყვილების სხვადასხვა სისტემები გააჩნია. ყველაზე უფრო გავრცელებული სისტემებია გინოდიოეცია, როდესაც პოპულაციებში მდედრი და ჰერმაფროდიტი ინდივიდები ერთდროულად შედიან და ორსახლიანობა, როდესაც პოპულაცია მდედრი და მამრი ინდივიდებისგან შედგება.

რაიმე დაწყვილების სისტემისთვის უპირატესობის მიმნიჭებელი ეკოლოგიური პირობები კარგად შესწავლილი არ არის (ბარეტი და ჰარდერი 1996). მეცნიერები რამდენიმე შესაძლო ფაქტორს ვარაუდობენ და მათ შორისაა მდედრი და მამრი ინდივიდების სპეციალიზაცია სხვადასხვა ეკოლოგიურ ფუნქციებზე, ასევე მამრობითი და მდედრობითი ფუნქციების ხელის შეშლა. ორსახლიან სახეობებში სქესების ეკოლოგიური სეგრეგაცია ნაკლებად ჩანს, ამიტომ პირველ ჰიპოთეზას ემპირიული საფუძველი არ გააჩნია. მდედრობითი და მამრობითი სქესობრივი ფუნქციები ერთმანეთს ხელს ხშირად უშლის. მაგალითად, ქარით დამტვერილი სახეობები მტვრის დიდ რაოდენობას ქმნის, ვინაიდან ცხოველი დამტვერავებისგან განსხვავებით, მათი მტვერი ალაღებდზე განიბნევა. მტვრის დიდი რაოდენობის წარმოქმნა ჰერმაფროდიტი ყვავილების მდედრობით ნაწილებში დაბინძურებას იწვევს, რაც სხვა ინდივიდებისგან მოტანილი მცირე რაოდენობით მტვრის წარმატებას ამცირებს. ალბათ სწორედ ამიტომ, ქარით დამტვერილ სახეობებში ორსახლიანობა ყველაზე უფრო გავრცელებულია.

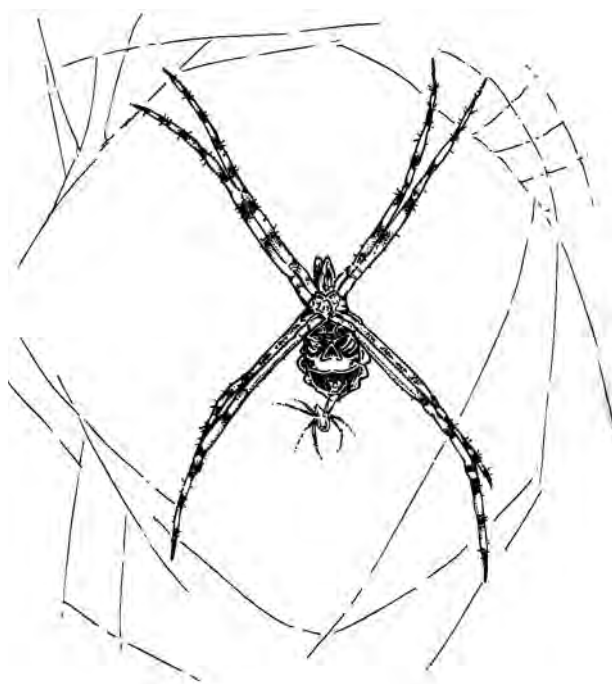
მცენარეებს მამრობითი ფუნქცია მდედრობით ფუნქციაზე ენერგიისა და საკვები ნივთიერებების განაწილების გამო შეიძლება აკლდეს. მამრობითი ფუნქცია დამამტვერების მიზიდვაზე დამოკიდებული, ამიტომ, ყვავილების გამოტანა უფრო მეტ რესურსს საჭიროებს, ვიდრე ნაყოფის მოსხმა. მდედრობითი ფუნქცია უფრო მკაცრად არის ლიმიტირებული თესლისა და ნაყოფის წარმოქმნისთვის აუცილებელი რესურსების ხელმისაწვდომობის შედეგად. ორსახლიანობა აუთკროსინგის გარანტიას იძლევა, მაგრამ თვითდაწყვილების თავიდან აცილებისთვის ბევრი

სხვა მექანიზმიც არსებობს და ამიტომ, ეს ფაქტორი ორსახლიანობის ევოლუციაზე პასუხისმგებელი არ არის (ბარეტი და ჰარდერი 1996).

33.11. მდედრებისთვის არჩევანის ნაკლებობა შეიძლება გამოიწვიოს „ქორინების“ გარეშე პოპულაცია

სქესობრივი გადარჩევა არის მდგომარეობა, როდესაც ერთი სქესი, ჩვეულებრივ მდედრი მეორე სქესის თვისებების ვარგისიანობას დაწყვილების არჩევანის საშუალებით განსაზღვრავს (ჰარვეი და არნოლდი 1982, პერტრიჯი და ჰოლიდი 1984, ბრედბერი და ანდერსონი 1987, მეინარდ სმიტი 1991, ანდერსონი 1994). სქესობრივი სელექციის შედეგია ძლიერი სქესობრივი დიმორფიზმი ანუ ერთი და იგივე სახეობის მამრი და მდედრი ინდივიდების ფენოტიპებს შორის სხვაობა, რაც მორთულობაში, შეფერილობაში და არშიყის მეთოდებში გამოიხატება. სქესთა განცალკევება სქესობრივი ორგანოების გარდა სხვა თვისებებითაც ხდება და მათ მეორადი სქესობრივი მახასიათებლები ეწოდება (სქესობრივი სელექციის თეორიის ეს და სხვა ასპექტები მეინარდ სმიტისა (1991) და ანდერსონის (1994) კვლევებში კარგად არის განხილული).

ჩარლზ დარვინმა ნაშრომში ადამიანის წარმოშობა და სქესთან დაკავშირებული სელექცია (1871) განაცხადა, რომ სქესობრივი დიმორფიზმი მხოლოდ ერთ სქესსზე მომხდარი სელექციით შეიძლება აიხსნას. სქესობრივი დიმორფიზმი სამი მიზეზით შეიძლე-



სურ. 33.11. ჯვარედინა ობობა *Argiope argentata*-ს ზომის სქესობრივი დიმორფიზმი. მამრი მდედრზე ბევრად პატარაა. სურათზე გამოსახულია ქსელის ცენტრზე უძრავად მჯდომარე მდედრი ობობა.



სურ. 33.12. ცხენ-ირემს უზარმაზარი რქები აქვს, რომელთა საშუალებით სხვა მამრებს ეჯიბრებიან და მდედრების პარემებზე კონტროლს აწესებენ

ბა გაჩნდეს. პირველი მიზეზი ის არის, რომ მდედრების და მამრების განსხვავებული სქესობრივი ფუნქციები მათი სასიცოცხლო ციკლის ევოლუციის და ეკოლოგიური კავშირების განსხვავებულობაზე მიუთითებს. მაგალითად, მდედრები დიდ გამეტებს წარმოშობენ, ამიტომ ნაყოფიერება ხშირად სხეულის ზომაზეა დამოკიდებული. აქედან გამომდინარე, მდედრები ბევრ სახეობაში უფრო დიდი ზომის არიან (სურ. 33.11). გარდა ამისა, მდედრებმა კვერცხისდებისთვის დამატებითი საკვები ნივთიერებები უნდა მოიპოვონ და კვერცხის თუ ნამატის მოვლაც მათ მოვალეობაში შედის. მდედრებს განსხვავებული მოვალეობები აქვთ და შესაბამისად გარემოსაც მამრებისგან განსხვავებულად იყენებენ. მდედრებმა დაბუდების ადგილიც უნდა იპოვონ, ამიტომ ისინი სხვადასხვა გავრცელების არეალებში შედიან.

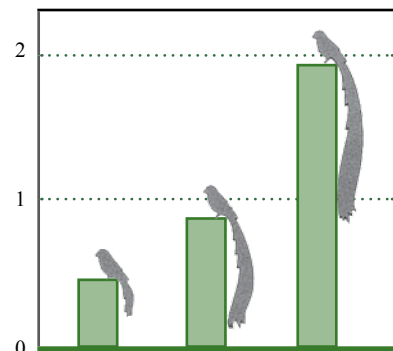
სქესობრივი დიმორფიზმის მეორე მიზეზი მამრებს შორის კონკურენციაა, რაც ბრძოლისთვის საჭირო იარაღების, მაგალითად ირმის და თოვლის ცხერის რქების განვითარებას იწვევს (სურ. 33.12). კონკურენციაში გამარჯვებული მამრები მდედრების მოპოვებას ახერხებენ. ერთი და იგივე სქესის ინდივიდების კონკურენციაზე დაფუძნებულ სელექციას შიდასქესობრივი ეწოდება.

სქესობრივი დიმორფიზმის მესამე მიზეზი საპირისპირო სქესის ინდივიდების არჩევანი შეიძლება გახდეს. არჩევანს, რამდენიმე გამონაკლისის გარდა, მდედრები აკეთებენ, ხოლო მამრები არშიყის საშუალებით მათ არჩევანზე ზეგავლენის მოხდენას ცდილობენ. მდედრები ირჩევენ, ხოლო მამრები დაწყვილებისთვის კონკურენციაში შედიან და ამის მიზეზი მდედრის და მამრის პირობების განმსაზღვრელი მშობლიური წვლილის ასიმეტრიაა (ბეიტმენი 1948, ტრივერსი 1972). მამრების ნაყოფიერება მეწყვილების რაოდენობისადმი პირდაპირპროპორციულია, ხოლო მდედრების შთამომავლობის რაოდენობა კვერცხის

რაოდენობით არის შეზღუდული, თუმცა შთამომავლობის ხარისხის გაუმჯობესება უკეთესი გენოტიპის მქონე მამრებთან დაწყვილებით შეიძლება. როდესაც ერთი სქესი მეორე სქესის ინდივიდებს შეხედულები-სა და მოქმედების მიხედვით არჩევს, სქესთაშორისი სელექცია ხდება.

მდედრის არჩევანი

მამრების უმეტესობა მდედრის არჩევანს გარკვეულ ეტაპზე განიცდის. მდედრის არჩევანის დემონსტრირება მამრი გრძელკუდა -ების (*Euplectes progne*) კუდის სიგრძის ექსპერიმენტული კვლევის შედეგად მოხერხდა (ანდერსონი 1982). widowbird პოლიგამიური სახეობაა და ცენტრალური აფრიკის მინდვრებში ბინადრობს. მდედრი დაახლოებით ბელურის ზომისაა, მოკლე კუდი აქვს და ყავისფრად არის დანაწილებული. გამრავლების სეზონში მამრები შავი ფერის არიან,



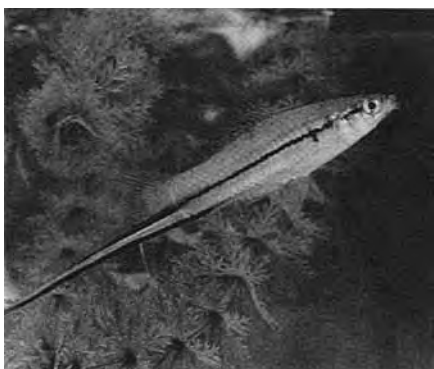
სურ. 33.13. მამრი გრძელკუდა widowbirds-ების (*Euspectes progne*) რეპროდუქციული წარმატება ხელოვნურად წაგრძელებული და დამოკლებული კუდების პირობებში.

მხრებზე წითელი კოპლები და თითქმის ნახევარი მეტრი სიგრძის კუდი აქვთ, რომლის დემონსტრირებას საარშიყო ფრენების დროს ახდენენ. მამრებს დაახლოებით ექვსი მდედრის მიზიდვა შეუძლიათ, თუმცა ისინი შთამომავლობაზე არ ზრუნავენ. მამრის რეპროდუქციული წარმატება მკვეთრად ივლება და სქესობრივი სელექციის კლასიკური შემთხვევა გვაქვს. ანდერსონმა მარტივი, მაგრამ ძალიან ელეგანტური ექსპერიმენტი ჩაატარა, კერძოდ მამრებს კუდის ბუმბულები მოაჭრა, კუდი დაუმოკლა და შემდეგ ეს ბუმბულები სხვა მამრებს მიაკრა. აღმოჩნდა, რომ მამრის მიერ ტერიტორიის შენარჩუნების უნარზე კუდის სიგრძე ზეგავლენას არ ახდენს, მაგრამ გრძელი კუდის მქონე მამრები უფრო დიდი რაოდენობით მენწყილეს მიიზიდავენ (სურ. 33.13). მაშასადამე, მდედრები მენწყილეს კუდის სიგრძის მიხედვით არჩევენ.

შემდგომმა კვლევებმა დაადასტურა, რომ მდედრები მენწყილებს მამრებს შორის შესამჩნევი სხვაობის საფუძველზე არჩევენ. სქესობრივი სელექციის კვლევა დაახლოებით 2000 სახეობაში ჩატარდა (ანდერსონი 1994). მიუხედავად ამისა, მამრის თვისებებთან და მდედრის გემოვნებასთან დაკავშირებული ბევრი პასუხგაუცემელი კითხვა არსებობს. რომელი ჩნდება პირველად, მამრის თვისებები თუ მდედრის არჩევანი? როგორ უკავშირდება მამრის მორთულობა ვარგისიანობის ატრიბუტებს? რატომ არ იტყუებიან დაბალი ხარისხის მამრები და რატომ არ იღებენ სხვაგვარ შეხედულებას?

მდედრის არჩევანის საფუძველი

მდედრის არჩევანის საფუძველის შესახებ ორი ძირითადი ჰიპოთეზა არსებობს. ერთი ჰიპოთეზის მიხედვით, მდედრის არჩევანი მამრის თვისებების ევოლუციას იწვევს, ხოლო მეორე ჰიპოთეზის თანახმად, არჩევანი მამრის ხარისხის ცვლილების მიხედვით კეთდება. პირველ ჰიპოთეზას გრძნობის გამოყენების ჰიპოთეზა ეწოდება და მასში დაშვებულია, რომ მდედრები სენსორულ სისტემაში ინფორმაციის იღებენ

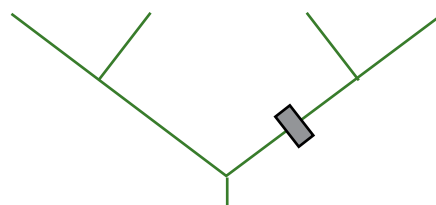


სურ. 33.14. მამრი მწვანე მახვილოსნის (*Xiphophorus helleri*) სურათი. თევზის კუდის ქვედა ნაწილი ძალიან წაგრძელებულია

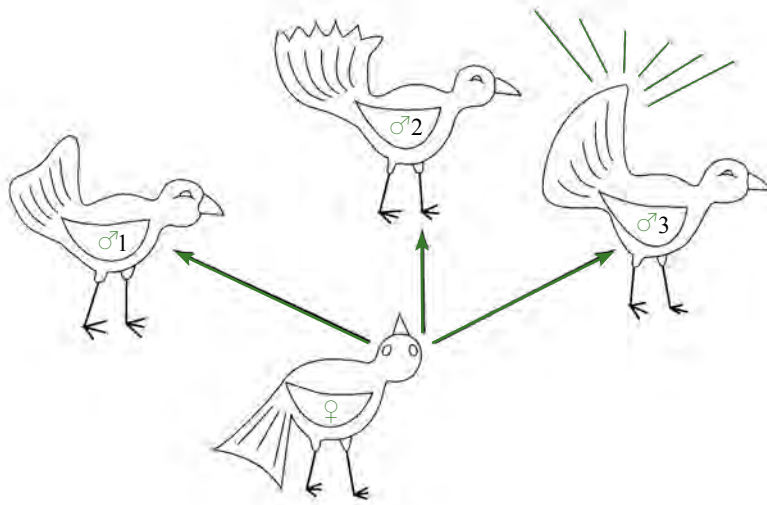
და ამუშავენ, ხოლო შემდეგ გარკვეულ თვისებას ან მოქმედებას ანიჭებენ უპირატესობას (რაიანი 1990, რაიანი და კედი-ჰექტორი 1992). ცხოველთა ორმა ჯგუფმა ამ ჰიპოთეზის სისწორე დაადასტურა.

მახვილოსნის *Xiphophorus*-ის გვარის პატარა თევზია, მამრის კუდის ქვედა ნაწილი ძალიან წაგრძელებულია. დამტკიცებულია, რომ მდედრი მახვილოსნები უპირატესობას გრძელი კუდის მქონე მამრებს ანიჭებენ (სურ. 33.14). გარდა ამისა, მახვილოსნების მონათესავე მდედრი თევზები გრძელი კუდის არქონის პირობებში ექსპერიმენტულად გამოყვანილ მამრებს ანიჭებენ უპირატესობას, რომელთაც ხმლისმაგვარი კუდები აქვთ (რაიანი და ვაგნერი 1987, ბასოლო 1990ა,ბ). აქედან გამომდინარე, მდედრების სიყვარული გრძელი კუდისადმი მათ წინაპრებშიც არსებობდა და მამრებს კუდის დამგრძელებელი გენეტიკური ფაქტორები აქვთ. *swordtail*-ების ნათესავეებში გრძელი კუდის არარსებობა თვისების სანინაალმდეგო სელექციური ფაქტორებით, მაგალითად მტაცებლებით ან კუდის სიგრძის გენეტიკური ცვალებადობის არარსებობით შეიძლება აიხსნას. რატომ მოწონთ მდედრ *swordtail*-ები გრძელი კუდი გაუგებარია.

გრძნობის გამოყენების ჰიპოთეზას სახეობათა კიდევ ერთი ჯგუფი, კერძოდ *Physalaemus*-ის გვარის ტროპიკული ბაყაყები ამყარებენ, სადაც მამრები მდედრებთან არშიყისთვის ვოკალს ხმარობენ. სქესობრივი გადარჩევის კვლევისას ამ ბაყაყებს ხშირად იყენებენ (რაიანი 1980, 1985, რაიანი და სხვები 1982, 1990, გრინი 1990, კირკპატრიკი და რაიანი 1991). ბაყაყებზე ექსპერიმენტი წარმატებულად ტარდება, ვინაიდან საარშიყო ძახილი ბგერის სინთეზატორების საშუალებით გამოიცემა და მდედრები ხმის გამომცემი მამრებისკენ ხტუნავენ. მეცნიერებს მდედრების ნერვული მგრძნობელობის გამოთვლა სხვადასხვა სისხირების ბგერების საშუალებითაც შეუძლიათ.



სურ. 33.15. *Physalaemus* გვარის ბაყაყების ოთხ სახეობას შორის ჰიპოთეტური ფილოგენური კავშირების კლადოგრამა. *P. coloradorum* და *P. pustulatus* სახეობის მამრები მხოლოდ ჩივილის ხმას გამოსცემენ, ხოლო *P. petersi* და *P. pustulosus saxebis* მამრები როგორც ჩივილის, ასევე ძახილის ხმას გამოსცემენ. ოთხივე სახეობის მდედრები ძახილის ხმას ანიჭებენ უპირატესობას. შავი ძელი ძახილის ხმის წარმოშობას ასახავს. კლადოგრამის მიხედვით, ძახილის ხმის აღმოჩენი გრძნობა ხმის გაჩენამდე არსებობდა.



სურ. 33.16. მენყვილის არჩევა პარაზიტის მიხედვით. მდედრს სამი არჩევანი აქვს. მოკლეკუდიანი მამრი უარყოფილია, ვინაიდან მისი პარაზიტები არ ჩანან. მდედრი გრძელკუდიან, მაგრამ პარაზიტებით დაზიანებულ მამრსაც უარყოფს და კარგად შენახულ, გრძელკუდიან მამრს ირჩევს.

მამრი ძირითადად ჩივილის ხმას და მიზიდვის ხმას გამოსცემს. ექსპერიმენტების შედეგად დადგინდა, რომ მდედრი ბაყაყები მიზიდვის ხმას ამჯობინებენ, რომლის ბგერის სიხშირე მაქსიმალურ სმენადობასთან უფრო ახლოსაა. მაშასადამე, ამ სახეობის ბაყაყებში ღრმა ხმის მქონე ბაყაყების სელექცია ხდება. უფრო მეტიც, სხვა *Physalaemus* სახეობის მდედრებს, სადაც მამრები მიზიდვის ხმას არ გამოსცემენ, მათი სახეობის მამრების ძახილს სხვა სახეობის მიზიდვის ხმა ურჩევნიათ.

როგორ ყალიბდება ბაყაყების გემოვნება? ამ შეკითხვაზე ერთ-ერთი სავარაუდო პასუხი 33.15 სურათზეა ნაჩვენები, რომელიც *Physalaemus*-ის ოთხ სახეობას (*P. coloradum*, *P. pustulatus*, *P. petersi*, *P. pustulosus*) შორის ჰიპოთეტურ ევოლუციურ კავშირებს ასახავს. ოთხივე სახეობის მდედრებს მიზიდვის ხმა ურჩევნიათ, თუმცა ასეთ ხმას მხოლოდ *petersi*-ის და *pustulosus*-ის სახეობის მამრები გამოსცემენ. ეს ნიშნავს, რომ ამ ორ სახეობას საერთო წინაპარი ჰყავს. თუ ოთხ სახეობას შორის ფილოგენური კავშირი კლადოგრამაზე ნაჩვენების ანალოგიურია, მაშინ ოთხივე სახეობის წინაპარი მიზიდვის ხმას გრძნობდა (კირკპატრიკი და რაიანი 1991). ასევე შესაძლებელია ოთხივე სახეობის წინაპარი მიზიდვის ხმას გრძნობდა და იყენებდა, ხოლო თანამედროვე მდგომარეობა *coloradum* და *pustulatus* შტოებში მიზიდვის ხმის დაკარგვის შედეგად გვაქვს (გარდნერი 1990). ეს მაგალითი ორგანიზმებში ფილოგენური კავშირების მნიშვნელობაზე აშკარად მიუთითებს.

მეორე ჰიპოთეზის თანახმად, სქესობრივი გადარჩევის მიზეზი ის არის, რომ მდედრის გემოვნება მამრი გენოტიპების ხარისხის ალქმად ცვალებადობაზეა დამოკიდებული ანუ მდედრები მათი შთამომავლობისთვის უფრო მაღალი ვარგისიანობის მიმნიჭებელ მამრებზე აკეთებენ არჩევანს. მდედრის გემოვნება ვითარდება, ვინაიდან საუკეთესო არჩევანის გამკვეთელი მდედრები ყველაზე უფრო დიდი რაოდენობის

შთამომავლობას ტოვებენ. მდედრის გემოვნებაზე ზეგავლენის მქონე ნებისმიერი გენეტიკური თვისება ძლიერ სელექციას განიცდის.

მამრების მეორადი სქესობრივი თვისებები

მდედრის გემოვნება გრძნობის ან მამრის ხარისხის ცვლილების შედეგად ყალიბდება, თუმცა მდედრის არჩევანი მამრებს შორის ვარგისიანობის სხვაობას ზრდის და სწრაფ სქესობრივ სელექციას იწვევს. რ. ა. ფიშერმა (1930) სწრაფი სელექციის შედეგად მამრის მორთულობის ევოლუცია პირველმა განმარტა. ფიშერის მოდელის ლოგიკურად პროგრესირებადი ელემენტებია: 1) მამრების ვარგისიანობასთან დაკავშირებული თვისებების ცვლილება ზოგიერთ ინდივიდს უფრო სასურველ მენყვილედ ხდის; 2) მდედრები, რომლებიც აღიქვამენ ამ განსხვავებას და მამრებს შესაბამისად ირჩევენ, უფრო მაღალი ვარგისიანობით გამოირჩევიან; 3) მდედრის მიერ მამრის თვისების არჩევის შედეგად მამრის გამოძახილი მუდმივია და თვისება იხვეწება. ამ მოვლენის კარგი მაგალითია სამოთხის ჩიტების არშიყი. ფიშერის მოდელში მდედრის არჩევანი და მამრის სქესობრივად სელექციური თვისებები ადაპტაციურ ცვლილებებად მიიჩნევა. გარდა ამისა, მოდელის „სისწრაფე“ მხოლოდ მაშინ მიიღწევა, როდესაც მდედრის არჩევანი მამრების შედარებაზეა დამყარებული და არა რაიმე იდეალზე. ამ უკანასკნელ შემთხვევაში სელექცია შეწყდება, ვინაიდან მამრი ადაპტაციის შედეგად იდეალური გახდება. პირველ შემთხვევაში, სხვაზე უკეთესი მამრი ყოველთვის ჩნდება და ხელოვნური სელექციის პროგრამების მსგავსად, ცხოველები დაწყვილებას განაგრძობენ და პოპულაცია სელექციას ხარკს უხდის, რათა არსებობა განაგრძოს.

თუ მდედრის არჩევანში გრძნობაა უმთავრესი, მაშინ მამრის სქესობრივად სელექციური თვისებებს

მამრის ხარისხთან პირდაპირი კავშირი შეიძლება არ ჰქონდეთ. „ხარისხი“ მხოლოდ მდედრის გემოვნებაზეა დამოკიდებული. როდესაც სელექციური თვისებები, სულ მცირე, სწრაფი სელექციის დაწყებამდე მამრის ხარისხს ასახავს, პარადოქსულ მოვლენას ვაწყდებით. ასეთი უცნაური თვისებები, მაგალითად მამრი *widow-bird*-ის გრძელი კუდი, ცხოველს ამძიმებს, ვინაიდან მტაცებლები მის მოძებნას უფრო იოლად ახერხებენ და გარდა ამისა, გრძელ კუდს უფრო მეტი ენერგია და რესურსი სჭირდება. ასახავს ეს თვისება მამრის ხარისხს?

ზაჰავის (1975, 1977, 1987, 1991) აზრით, მამრის მეორადი სქესობრივი მახასიათებლები დაბრკოლებაა. თუ ამგვარი დაბრკოლების მატარებელი მამრი გადარჩენას ახერხებს, მდედრი თვლის, რომ მას ძლიერი გენოტიპი აქვს. ასეთ მოსაზრებას დაბრკოლების პრინციპი ეწოდება და საკმაოდ არაორდინალურად გამოიყურება, მაგრამ დაფიქრდით, თუ თქვენ ძალის



სურ. 33.17. ა) მასპინძლის ბუმბულზე მოთავსებული ტილის მიკროსკოპული სურათი. ტილი დაახლოებით 1 მმ სიგრძისაა და ზურგიდან არის ნაჩვენები. ბ) საშუალოდ (ცენტრზე) და მძიმედ (მარჯვნივ) დაზიანებული მუცლის ბუმბული. ნორმალური ბუმბული სურათის მარცხენა მხარეზეა გამოსახული.

დემონსტრირება გასურთ, დიდ წონას დაიჭერთ, ხოლო სუსტი ინდივიდი ამას ვერ მოახერხებს. აქედან გამომდინარე, რაც უფრო მეტია დაბრკოლება, მით უფრო ძლიერია ინდივიდი და ამ ღირსებას გენების საშუალებით შთამომავლობასაც გადასცემს. ევროპული მგალობელი ფრინველი *wheatear* ძალის დემონსტრირებას პირდაპირ ახდენს და ბუდეს ნისკარტით მოტანილი 2 კგ-იანი ქვებით რთავს.

მამრების ერთ-ერთი ღირსება თვალშისაცემი ბუმბულებია, რაც ნიშნავს, რომ ის პარაზიტებისა და დაავადების გამომწვევი სხვა ორგანიზმებისადმი გამძლეა (ჰემილტონი და ზაკი 1982). პარაზიტების ინფექციის სანინალმდეგო გენეტიკური ფაქტორების მქონე ინდივიდებს ამგვარი ბუმბულები აქვთ. მაშასადამე, მამრებს მაღალი ვარგისიანობის საჩვენებლად თავისთავად დაბრკოლების გამჩენი თვისებები აქვთ (სურ. 33.16). პარაზიტები საკმაოდ მნიშვნელოვან ფუნქციას ასრულებენ, ვინაიდან სწრაფად ვითარდებიან და გენეტიკური წინააღმდეგობის ფაქტორების მუდმივ სელექციას იწვევენ.

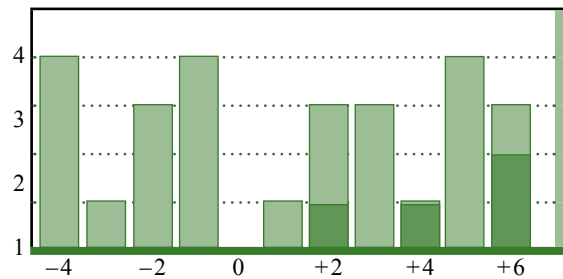
ჰემილტონ-ზაკის ჰიპოთეზა და მისი შემდგომი სახესხვაობები პარაზიტებით გამოწვეული სქესობრივი სელექციიდან გამომდინარეობს (რიდი 1990, ეტკინსონი 1991, კლეიტონი და სხვები 1992, ფოლსტედი და კარტერი 1992, ანდერსონი 1994). ჰიპოთეზის ძირითადი დაშვებების თანახმად, პარაზიტები მასპინძლის ვარგისიანობას ამცირებენ და მამრის შეხედულებას ცვლიან, პარაზიტებისადმი გამძლეობა მემკვიდრეობითია და მდედრები ნაკლებად პარაზიტირებულ მამრებს ირჩევენ. ამ დაშვებების მართებულობა ექსპერიმენტებისა და სხვადასხვა კვლევების შედეგად დამტკიცებულია. მაგალითად, ბუმბულის ტილი ბუმბულს და მის წვერებს ჭამს (სურ. 33.17). მდედრ ველურ ნაცარა მტრედებს სუფთა მამრები დატილიანებულებს ურჩევენიათ. გარდა ამისა, ძალიან დაავადმყოფებულ მამრებს ცივ ამინდში ნივთიერებათა უკეთესი ცვლა სჭირდებათ, ვინაიდან მათი ბუმბულის ხარისხი ცუდია და ნაკლებს იწონიან (კლეიტონი 1990).

33.12. არჩევანის სიმცირე ქორწინება-რეჟიმ დაწყვილებას იწვევს

მამობის განსაზღვრისთვის ჩატარებული გენეტიკური ანალიზი ცხადყოფს, რომ ბევრი სახეობის მდედრი ფრინველი მათთან არაიდენტიფიცირებულ მამრებთან წვილდება (ბირკჰედი და მიოლერი 1992, კემპენაერსი და სხვები 1992, გრეივსი და სხვები 1993, ლუბიუნი და სხვები 1993, ჰილი და სხვები 1994, ვეზარჰედი და სხვები 1994, ფრიმენ-გალანტი 1996). ზოგიერთი სახეობის შთამომავლობის თითქმის ერთი მესამედი ქორწინებაგარეშე დაწყვილების ანუ *EPC*-ს საშუალებით არის ჩასახული. *EPC*-ების უმეტესობაში მიმდებარე ტერიტორიაზე მობინადრე მამრები შედიან, რაც ბუნებრივ პოპულაციებში შემგუებლობისა და ღალატის არსებობაზე მიუთითებს. მეზობლად მობინადრე მამრების

ვარგისიანობა ასეთი სტრატეგიის არჩევის შედეგად მნიშვნელოვნად და მცირე დანაკარგით იზრდება, ხოლო მდედროსთვის ასეთი მოქმედების საფასური დიდი შეიძლება აღმოჩნდეს (ვეზარჰედი და სხვები 1994). EPC-ს საფრთხე მუდმივად არსებობს და ამიტომ მეწყვილის დაცვის სტრატეგიას ნაყოფიერების პერიოდში მყოფი მამრების უმეტესობა ირჩევს. გარდა ამისა, მამობრივი მზრუნველობა მამობის საეჭვოობის ზრდასთან ერთად იკლებს და ხშირად EPC-მ მონოგამური დანაყოფების სისტემის რღვევა შეიძლება გამოიწვიოს.

თუ მდედრები მამრებს ყურადღებით არჩევენ, მაშინ რა ინვესტს ქორწინებაგარეშე დანაყოფებს? ამ შეკითხვის პასუხი მამრის ხარისხის ცვალებადობაში და მამრის ხელმისაწვდომობაში უნდა ვეძიოთ (მილერი 1992). მდედრები თავისუფალ არჩევანს ხშირად ვერ აკეთებენ. მაგალითად, მონოგამურ ცხოველებში მამრები თამაშიდან გადაიან, როგორც კი რომელიმე მდედრთან დანაყოფებიან. მაღალი ხარისხის მამრები მალე ხელმისაწვდომი აღარ არიან და მხოლოდ ნაკლებად სასურველი მამრები რჩებიან. მდედრებს, რომელთაც მხოლოდ არასასურველი მამრები დარჩათ, ურჩევნიათ ქორწინებაგარეშე დანაყოფდნენ შედარებით სასურველ, თუმცა უკვე დანაყოფებულ მამრებთან. ამ ვარაუდის სისწორე *zebra finches* (*Taeniopygia guttata*) ქორწინებაგარეშე დანაყოფებებზე დაკვირვებამ დაადასტურა (ბირკჰედი და სხვები 1990, ჰაუტმენი 1992). როდესაც დანაყოფებული მდედრები ქორწინებაგარეშე დანაყოფებისას არჩევანს მათ მენ-



სურ. 33.18. დანაყოფებული მდედრი zebra finches (*Taeniopygia guttata*) (სვეტების მწვანე ნაწილები) ქორწინებაგარეშე დანაყოფების რაოდენობის მამრების მიმზიდველობასთან (სიმღერის ხარისხთან) დამოკიდებულება. $A(+)$ რანგი ნიშნავს, რომ ახალი მამრი მდედრის მეწყვილეზე უფრო მიმზიდველია. მდედრები ქორწინებაგარეშე მხოლოდ უფრო მიმზიდველ მამრებთან წყვილდებიან.

ყვილეზე უკეთესი ან უარესი ხარისხის მამრებს შორის აკეთებენ, ისინი მაღალი ხარისხის მამრებს ირჩევენ (სურ. 33.18).

ქორწინებაგარეშე დანაყოფების უპირატესობა ის არის, რომ მდედრს სპერმის მიღება და შთამომავლობის დატოვება უფრო სასურველი მამრისგან შეუძლია, ვიდრე მისი მეწყვილეა. ეს მდგომარეობა მამრებს შორის კონკურენციას ანუ სპერმის კონკურენციას ასახავს, როდესაც მამრები ცდილობენ, საკუთარი სპერმით განაყოფიერონ მდედრის კვერცხები. სპერმის კონკურენცია უხერხემლო ცხოველებშიც არსებობს.

დასკვნა

1. მცენარეების და ცხოველების უმეტესობა სქესობრივად მრავლდება. სქესობრივი ფუნქცია ორგანიზმის ადაპტაციაზე ზეგავლენას ახდენს.

2. სქესობრივი გამრავლება გენეტიკურ რეკომბინაციას იწვევს ანუ შთამომავლობა გენეტიკურად განსხვავებულია. შთამომავლობის გენეტიკური ცვლილება ცვლად გარემოში სასარგებლო შეიძლება იყოს. უსქესო გამრავლება მშობლისადმი გენეტიკურად იდენტური შთამომავლობის გაჩენას იწვევს.

3. მამრობითი და მდედრობითი სქესობრივი ფუნქციების განცალკევება მცენარეებში იშვიათი, ხოლო ცხოველებში გავრცელებულია. სქესთა განცალკევება სასარგებლოა, როდესაც სქესობრივი ფუნქციის ფიქსირებული ღირებულება მაღალია და ფუნქციები მკაცრ კონკურენციაშია. პერმაფროდიტიზმი არის მდგომარეობა, როდესაც ერთ ინდივიდს ორივე სქესობრივი ფუნქცია აქვს. პერმაფროდიტიზმი სასარგებლოა, როდესაც პერმაფროდიტიზმი მამრობითი და მდედრობითი სქესობრივი ფუნქციების წვლილი ვარგისიანობაში ცალკეული სქესების წვლილზე მეტია.

4. პოპულაციაში სქესთა ოპტიმალური შეფარდება მამრობითი და მდედრობითი ფუნქციების მიერ ვარგისიანობაში შეტანილ წვლილს აბალანსებს. უშვიათი სქესი უფრო

სასარგებლოა, ამიტომ სიხშირეზე დამოკიდებული სელექცია სქესთა შეფარდების გათანაბრებას იწვევს. სქესთა შეფარდებაზე ზეგავლენას მდედრების და მამრების გაჩენის სარგებელის და ღირებულების დიფერენციალი, სიკვდილიანობის დიფერენციალი და მდედრი მშობლის მდგომარეობის ცვლილება ახდენს.

5. მდედრები შთამომავლობის სქესთა შეფარდებას საკუთარი მდგომარეობის მიხედვით ცვლიან. დაკვირვებამ და ექსპერიმენტებმა აჩვენა, რომ მდედრებისთვის კონკურენციისას მდედრები მაშინ ჩნდებიან, როდესაც მშობელი კარგ მდგომარეობაშია.

6. ზოგიერთ პარაზიტულ კრაზანებში მამრები დანაყოფებისთვის საკუთარ ძმებთან შედარებით კონკურენციაში და ამ მდგომარეობას დანაყოფებაზე ადგილობრივი კონკურენცია ეწოდება. სქესთა შეფარდება მდედრებისკენ გადაიხრება.

7. რესურსისთვის კონკურენცია სქესთა შეფარდებას მამრებისკენ გადახრის

8. დანაყოფების სისტემა შეიძლება იყოს მონოგამური (ერთ მდედრს და ერთ მამრს შორის), პოლიგამური (ინდივიდზე ერთზე მეტი მდედრი) და განურჩეველი (დანაყოფება დიდხანს არ გრძელდება).

9. პოლიგამია მაშინ გვხვდება, როდესაც ერთი სქესის ინდივიდი სქესთაშორისი კონკურენციის შედეგად რესურსების ან მეწყვილეების მონოპოლიზებას ახდენს. პოლიგამია ფრინველებში არაერთგვაროვან გავრცელების არეალებში, მაგალითად მინდვრებსა და ჭაობებში გვხვდება, სადაც დანყვილების ადგილის ხარისხი მკვეთრად იცვლება. ზოგიერთი მდედრი უფრო მეტ ვარგისიანობას იძენს, როდესაც ტერიტორიის მფლობელ, უკვე დანყვილებულ მამრთან ნყვილდება.

10. დანყვილების სისტემის კონფიგურაცია მდედრის და მამრის მშობლიური წვლილის რაოდენობაზე დამოკიდებული. მშობლიური წვლილის *ESS* მოდელი გვიჩვენებს პირობებს, როდესაც შთამომავლობაზე ორივე მშობელი, ერთი მშობელი ან არც ერთი მათგანი არ ზრუნავს. როდესაც ორივე მშობელს შეუძლია მზრუნველობა, მაგრამ სასურველია ორივე მათგანმა იზრუნოს, მზრუნველი მშობლის სქესი განაყოფიერების თვისებაზე დამოკიდებული. თუ განაყოფიერება შინაგანია, მაშინ მდედრი დადებულ კვერცხთან რჩება, ხოლო როდესაც განაყოფიერება გარეგანია, განაყოფიერებულ კვერცხთან მამრი რჩება.

11. რამდენიმე სახეობის ერთი სქესის, ჩვეულებრივ მამრი ინდივიდები მეწყვილეების მოპოვების განსხვავებულ

სტრატეგიას არჩევენ. სტრატეგიებს შორისაა გაბნევა ან ადგილზე დარჩენა, ტერიტორიის დაუფლება და ა.შ. საერთო დანყვილების ტერიტორიებს *lek*-ები ეწოდება და ამგვარი ტერიტორიების არსებობა განურჩევლად დანყვილებულ ფრინველებს და სხვა ცხოველებს ახასიათებთ. *lek*-ებზე ხშირად სხვასხვა სახით მოარშიყე მამრები ბინადრობენ.

12. მცენარეებში დანყვილების სამი სისტემაა დომინანტური. ყვავილოვანი მცენარეების უმეტესობა ჰერმაფროდიტია. გინოდიოცია არის მდგომარეობა, როდესაც პოპულაციაში მდედრი და ჰერმაფროდიტი ინდივიდები შედიან. ორსახლიანობა არის მდგომარეობა, როდესაც პოპულაციაში მდედრი და მამრი ინდივიდები ცალ-ცალკე შედიან.

13. როდესაც მამრები მეწყვილისთვის კონკურენციაში შედიან, მდედრებს მათ შორის არჩევანის გაკეთება შეუძლიათ. შედეგად მამრის თვისებების სქესობრივი სელექცია ხდება და ეს თვისებები მამრის ვარგისიანობას ასახავს. თვისებები „დაბრკოლებები“ შეიძლება იყოს, რომლის ტარება მხოლოდ უფრო ვარგისიან მამრებს შეუძლიათ. მდედრის გემოვნება უცნაური თვისებების „სწრაფი“ სელექციის შედეგია. ეს თვისებები მამრებს მხოლოდ მდედრების მიზიდვისთვის სჭირდებათ.

სავარჯიშოები

1. არსებობს თუ არა ადამიანის სქესობრივი მოქმედების ისეთი ასპექტები, რომლის ახსნა მდედრების და მამრების განსხვავებული ევოლუციური მოთხოვნებით შეიძლება?

2. *lek* არის საერთო დანყვილების ტერიტორია, სადაც მამრები გროვდებიან და მდედრების მიზიდვას ცდილობენ. არის

თუ არა თქვენს ქალაქში ისეთი ადგილები, რომლებიც *lek*-ს გვანან?

3. დაამტკიცეთ, რომ შემდეგ პირობებში ორივე მშობლის *ESS* კვერცხების მიტოვებაა. $S_0=S_1=S_2=0,2$, $V=20$, $v=10$, $P=0,6$, $p=0,4$.

თავი 34



ეკოლუცია და სოციალური ქცევა

გზამკვლევი კითხვები

- რა კავშირია ტერიტორიულ და დომინანტურ იერარქიებს შორის?
- რას ნიშნავს რიტუალიზირებული ქცევა და რა მნიშვნელობა აქვს მას სოციალურ ურთიერთქმედებაში?
- რა სარგებელი და საფასური აქვს ჯოგურ მოქმედებას?
- რა არის ინფორმაციის ცენტრი?
- სოციალური ურთიერთქმედების რა ოთხი სახეობა არსებობს?
- რა არის ოჯახური სელექცია და როგორ არის ის დამოკიდებული დამოკიდებულების კოეფიციენტსა და ერთობლივ ვარგისიანობაზე?
- რა სარგებელი და საფასური აქვს ალტრუისტულ მოქმედებას?
- რას გვაუწყებს ქორი-მტრედის მოდელი საერთო მოქმედების ეკოლუციაზე?
- რა არის ურთიერთალტრუიზმი და რა არის საჭირო მისი განვითარებისთვის?
- რა კონკურენტული ეკოლუციური ინტერესები აქვთ მშობელსა და შთამომავლობას და როგორ ბალანსდება ინტერესები?
- მწერთა რა ტიპის სოციალური სისტემები არსებობს?
- როგორ ხდება ჭიანჭველების თანასაზოგადოებების ორგანიზება?

ყოველი ინდივიდი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში იგივე სახეობის სხვა ინდივიდებთან, კერძოდ მეწყვილეებთან, შთამომავლობასთან, ნათესავებთან და სხვებთან ურთიერთქმედებს. ინდივიდმა ურთიერთქმედებისას სხვა ინდივიდის მოქმედება უნდა აღიქვას და შესაბამისი რეაქცია გამოავლინოს. ერთი და იგივე სახეობაში მომხდარ ურთიერთქმედებებში თანამშრომლობის და კონკურენციის, ალტრუიზმის და ეგოიზმის გამოვლინებები ბალანსდება. ახლო ნათესავები ხელს ერთმანეთს უფრო უწყობენ, ვინაიდან მათ საერთო გენეტიკური ფაქტორები აქვთ. 34-ე თავში სოციალურ და ოჯახურ ჯგუფებში შემავალ ინდივიდებს შორის ურთიერთქმედების შედეგებს განვიხილავთ და ამ კავშირების დამყარების სხვადასხვა მეთოდებს შევისწავლით.

ადამიანი ყველაზე უფრო სოციალური ცხოველია.

ჩვენს საზოგადოებებში განსაზღვრული ფუნქციები და ურთიერთდამოკიდებულება თანამშრომლობის აუცილებლობას აჩენს. ადამიანები კონკურენციაშიც შედიან და ხშირად ეს ბოროტებამდე მიდის. ჩვენს სოციალურ ცხოვრებაში ურთიერთდახმარების და კონფლიქტის ტენდენციები ერთმანეთს აბალანსებს. ზოგიერთი ცხოველის პოპულაციას ადამიანის საზოგადოების მსგავსი სირთულე ახასიათებს. სოციალური მწერები, მაგალითად ჭიანჭველები, ფუტკრები, კრაზანები და ტერმიტები ფუნქციებს ინანილებენ და სკასა თუ ბუდეში ინტეგრირებული არიან. სოციალური ურთიერთქმედება, მათ შორის ფუნქციის განსაზღვრა და ალტრუიზმი, სხვა ცხოველებშიც, განსაკუთრებით ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში, გვხვდება.

34.1. ტერიტორიულობა და დომინანტობის იერარქიები უზრუნველყოფს სოციალური ინტერაქციების ორგანიზებას პოპულაციებს შორის

სოციალური ქცევა პოპულაციაში შემავალი ინდივიდების ყველა სახის ურთიერთქმედებას მოიცავს, დაწყებული თანამშრომლობიდან დამთავრებული ანტაგონიზმით. ზოგჯერ სოციალური ქცევის საშუალებით პოპულაციებში და სოციალურ ჯგუფებში მომხდარი კონკურენციის ორგანიზება და რიტუალიზება ხდება. მაგალითად, სრული კონფლიქტი წყდება, როდესაც მამრების სოციალურ რანგში ან მენჯვილებთან დაშვების მიხედვით განლაგება ხდება. ტერიტორიის დაცვა და დომინანტური იერარქიების დამყარება კონფლიქტს ასევე ხელს უშლის.

ტერიტორიულობა

სხვა არსებების შემოჭრისგან დაცულ არეალს ტერიტორია ეწოდება. ტერიტორია შეიძლება იყოს გარდამავალი ან მეტ-ნაკლებად მუდმივი, რაც რესურსების სტაბილურობაზე და ინდივიდის მოთხოვნილებებზეა დამოკიდებული. ტერიტორიულობა ყველაზე უფრო ნათლად ფრინველებში გვხვდება, რომლებიც ერთი წლის ან განაყოფიერების სეზონის განმავლობაში ტერიტორიებს იცავენ. მიგრაციული სახეობები ტერიტორიებს დანაყოფიერებისას და ზამთრის სეზონშიც იკავებენ. *shorebird*-ები ხანგრძლივი მიგრაციის განმავლობაში ზოგჯერ ჩერდებიან და კვების ტერიტორიებს რამდენიმე საათის ან დღის განმავლობაში იცავენ. კოლიბრები ცალკეულ ყვავილოვან ბუჩქებს იცავენ და მათი ყვავილობის დასრულების შემდეგ სხვაგან ფრინდებიან. მამრი სახლის მტრედეები და შოტლანდიური გნოლი საერთო *lek*-ის რამდენიმე კვადრატულ მეტრს იცავენ. ბევრი სახეობის მამრი კვერცხისდების პერიოდში მენჯვილეს თან დასდევს და სხვა მამრებისგან იცავს. ფრინველების გარდა სხვა ცხოველებიც იცავენ საკუთარ ტერიტორიებს სასიცოცხლო ციკლის სხვადასხვა პერიოდში. ამ ცხოველებს შორის არიან ძუძუმწოვრები, ხვლიკები, თევზები და მწერები. ზოგჯერ ტერიტორიას ერთი ინდივიდის ნაცვლად ინდივიდთა ჯგუფი იცავს. ამგვარი მოვლენის კარგი მაგალითია მგლების ხროვა (ვაიტი და სხვები 1996), ასევე ბევრი პრიმატული სახეობის მიერ შექმნილი ჯგუფები (გარბერი და სხვები 1993). ამ თვალსაზრისით ყურადღებას ღირს იქცევენ (გრინელი და სხვები 1995, ჰაინზონი და პეკერი 1995, პეკერი და სხვები 1990, ჰაინზონი და სხვები 1996).

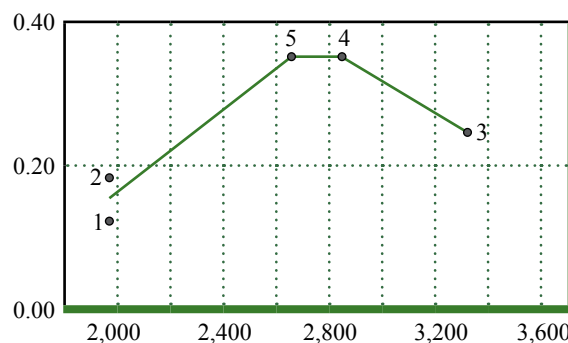
ეკოლოგებს ტერიტორიულობის შესახებ ორი მთავარი კითხვა აქვთ: 1) როდის ანიჭებენ ცხოველები ტერიტორიულობას უპირატესობას და 2) რა განსაზღვრავს ტერიტორიის ოპტიმალურ ზომას? ჩვენ ამ შეკითხვებზე პასუხების გაცემას შევეცდებით.

ინტუიცია გვკარნახობს, რომ ტერიტორიის მოპოვებასა და დაცვას ენერგია სჭირდება. ჩვენი ინტუიციის და ოპტიმალურობის მოდელის შესახებ მიღებული ცოდნის დახმარებით პირველი შეკითხვა ასე შეგვიძლია ჩამოვყალიბოთ: როდის არის ტერიტორიის დაცვისგან მიღებული სარგებელი საფასურზე მეტი? ტერიტორიულობა მაშინ არის კარგი, როდესაც მას ეკონომიკური ღირებულება აქვს ანუ ტერიტორიის დაცვიდან მიღებული სარგებელი საფასურს აჭარბებს. ეს მოსაზრება პირველად ბრაუნმა (1964) გამოთქვა.

ტერიტორიის ეკონომიკური ღირებულება დაცული რესურსის მრავალრიცხოვნობასთან, რესურსისთვის კონკურენციასთან და რესურსის სივრცეში განაწილებასთან არის დაკავშირებული. თუ რესურსი იშვიათი და ფართოდ გაბნეულია ან მისი მრავალრიცხოვნობა დროში იცვლება, მაშინ ინდივიდისთვის ტერიტორიის დაცვის ღირებულება მეტისმეტად დიდი შეიძლება აღმოჩნდეს. ასეთ დროს არატერიტორიულ ჯგუფებში არსებობა უკეთესია. რესურსი მეტისმეტად მრავალრიცხოვანიც შეიძლება იყოს, რაც მისი ნაწილის დაცვას ენერგიის ფუჭ ფლანგვას გახდის. ზემოთ მოყვანილი ფაქტორების ურთიერთქმედების შედეგად ტერიტორიის ოპტიმალური ზომა განისაზღვრება. კარპენტერის და სხვების (1983) აღმოჩენით, ნითური კოლიბრები (*Selasphorus rufus*) მიგრაციის პერიოდში შესვენებისას ინდური *paintbrush*-ის (*Castilleja linariaefolia*) ტერიტორიებს იცავენ.

დომინანტურობის იერარქიები

ზოგჯერ ინდივიდების ტერიტორიაზე გაბნევა არაპრაქტიკულია, ვინაიდან მაღალი სიმჭიდროვის პოპულაციის ზეწოლა, კრიტიკული რესურსების სიმცირე და დომინანტურობა ჯგუფებად ცხოვრებას უფრო სასარგებლო ხდის. ინდივიდებს შორის მომხდარი



სურ. 34.1. ნითური კოლიბრის წონის შეძენის ტემპი (გ. დღე⁻¹) ხუთი დღის განმავლობაში. თითოეულ დღეს კოლიბრი სხვადასხვა ზომის (სხვადასხვა რაოდენობის ყვავილის შემცველ) ტერიტორიას იკავებს. წონის შეძენის ტემპი ყველაზე უფრო მეტი შუალედური ზომის ტერიტორიის პირობებშია.

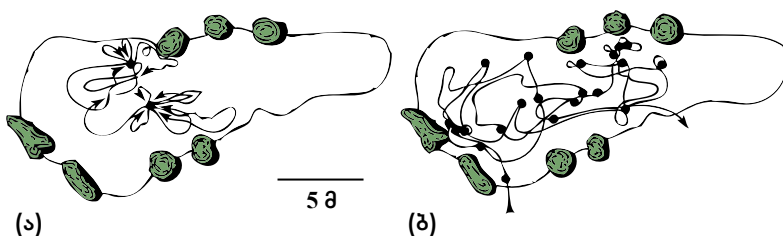
კონფლიქტი შეჯიბრის შემდეგ წყდება, თუმცა სოციალური რანგი გამარჯვებულის პრიზია. შეჯიბრების შედეგად დომინანტურობის იერარქია ანუ სოციალური სტატუსის მიხედვით დალაგება ყალიბდება. მდებრი წითელი ირმები სწორედ ამგვარი პრინციპით ქმნიან ჰარემს. როდესაც ინდივიდები დომინანტურობის იერარქიაში განლაგდებიან, შემდგომ შეჯიბრში მაღალი რანგის ინდივიდები სწრაფად იმარჯვებენ. თუ სოციალური იერარქია წრფივია, ჯგუფის პირველი რანგის წევრი ყველა სხვაზე დომინირებს, მეორე რანგის წევრი მხოლოდ პირველ რანგს ჩამოუვარდება და ა.შ.

დომინანტურობის იერარქიები საკვებთან, მენყვილებთან და საკვებისა თუ მენყვილების შემცველ სივრცესთან დაშვების მეთოდების ორგანიზაციაა. ცხოველების ბევრ სახეობაში, ინდივიდის მიერ საუკეთესო საკვებ ადგილებში მოხვედრა დომინანტურობის იერარქიაში მის პოზიციაზეა დამოკიდებული (პიუზი 1992, გრენდი და გრანტი 1994, კაიზერი და მუშინსკი 1994, მიულერი და სხვები 1994, ნაკანო და ფურუკავა-ტანაკა 1994, ივასაკი 1995, ნაკანო 1995). მწერებში (ჩო 1994), ძუძუმწოვარ ცხოველებში (ტომპსონი 1993, ჰალეი და სხვები 1994) და თევზებში (კოდრიკ-ბრაუნი 1993) მენყვილების მოპოვება ან გამრავლების რაოდენობა სოციალურ რანგზეა დამოკიდებული. ზოგიერთ ჭიანჭველაში, მდედრების დომინანტურობის იერარქიები კვერცხისმდებ მდედრებს განსაზღვრავს (ორტიუსი და ჰაინცე 1995). დომინანტურობის იერარქიები მხოლოდ სოციალურ ჯგუფებად მობინადრე ცხოველებში არ გვხვდება. მაგალითად, კილიანომ (1993) აჩვენა, რომ ჩვეულებრივ მარტო მობინადრე რვაფეხები (*Octopus bimaculoides*) შედარებით სტაბილურ დომინანტურობის იერარქიებს ქმნიან, როდესაც ბუნაგის ადგილების რაოდენობა შეზღუდულია. მოზრდილი რვაფეხები (რვაფეხის ზომა სველი წონით და საფარის სიგრძით იზომება) ყველაზე უფრო დომინანტურები არიან, მსუბუქ ან მოკლე ინდივიდებთან შეჯიბრში იმარჯვებენ და ბუნაგსაც მოიპოვებენ. დომინანტურობის იერარქიები, ერთი შეხედვით, ერთი და იგივე სახეობის პირველად ინდივიდებს მოიცავს, თუმცა ბუნებაში სახეობათაშორისი დომინანტურობის იერარქიებიც შეიძლება გაჩნდეს. მაგალითად, ნაკანომ და მისმა თანამშრომლებმა თეთრწინკლებიანი კალმასის (*Salvelinus leu-*

comaenis) და კალიფორნიული კალმასის (*Salvelinus malma*) სახეობათაშორისი დომინანტურობის იერარქია აღმოაჩინეს. თევზის ამ ორ სახეობას კვების მსგავსი სტრატეგია აქვს (ნაკანო და ფურუკავა-ტანაკა 1994).

ტერიტორიალურობას და დომინანტურობის იერარქიებს შორის კავშირი

ტერიტორიალურობა და დომინანტურობის იერარქიები ერთი და იგივე სოციალური ტენდენციის სხვადასხვა გამოხატულებაა. ყველაზე უფრო კარგად ეს მაშინ ჩანს, როდესაც მდგომარეობის შეცვლასთან ერთად ერთი პოპულაცია ტერიტორიალურობიდან დომინანტურობის იერარქიაზე ან პირიქით გადადის. მაგალითად, ჭრიჭინა *Leucorrhinia rubicunda* დაბალი სიმჭიდროვის პირობებში ტერიტორიალურ სისტემას ემხრობა და ადგილზეა მიჯაჭვული, ხოლო მაღალი სიმჭიდროვისას კვების არეალებს აფართოვებს (პაიუნენი 1966). ფინეთის ერთ-ერთ ტერიტორიაზე იშვიათ პოპულაციაში მობინადრე ჭრიჭინები 3-7მ-მდე მანძილით არიან დაშორებულნი, ხოლო მჭიდრო პოპულაციაში დაცილება საშუალოდ ნახევარი მეტრია. პაიუნენმა (1966) მამრებს შორის ურთიერთქმედების ინტენსივობა ურთიერთქმედების არარსებობისას 1 მნიშვნელობიდან, საფრთხის და დადევნების სხვადასხვა ხარისხის შესაბამისი შუალედური მნიშვნელობების გავლით, ბრძოლის 5 მნიშვნელობამდე დაახარისხა. როდესაც ჭრიჭინები იშვიათები არიან, აგრესიული ურთიერთქმედების სიხშირე და ინტენსივობა მჭიდროდ დასახლებულ ტერიტორიებთან შედარებით დაბალია, ვინაიდან პირველ შემთხვევაში ტერიტორიის დაცვა ხშირია. მჭიდრო პოპულაციებში მობინადრე ჭრიჭინები დასვენების ადგილებს ანუ ჩვეულებრივ მცენარეების ყლორტებს იშვიათად უბრუნდებიან. ისინი დიდ ტერიტორიებს მოიცავენ და იშვიათად ისვენებენ (სურ. 34.2). ტერიტორიის დაცვის და ადგილთან მიჯაჭვულობის ხარისხი ჭრიჭინების სიმჭიდროვის ზრდასთან ერთად მცირდება. ტერიტორიალურობა მაშინაც გვხვდება, როდესაც რესურსების დაცვა უფრო ადვილი და სასარგებლოა. ანას კოლიბრები (*Calypte anna*) ხელოვნურ საკვებს უფრო აგრესიულად იცავენ, როდესაც ფრინველები დილური ენერგიის პროპორციული რაოდენობა შაქრი-



სურ. 34.2. ჭრიჭინა *Leucorrhinia rubicunda* ფრენა ა) ადგილზე მიჯაჭვულობისას და ბ) სუსტად მიჯაჭვულობისას. დაკვირვება 1 და 13 წუთის განმავლობაში ხორციელდება.

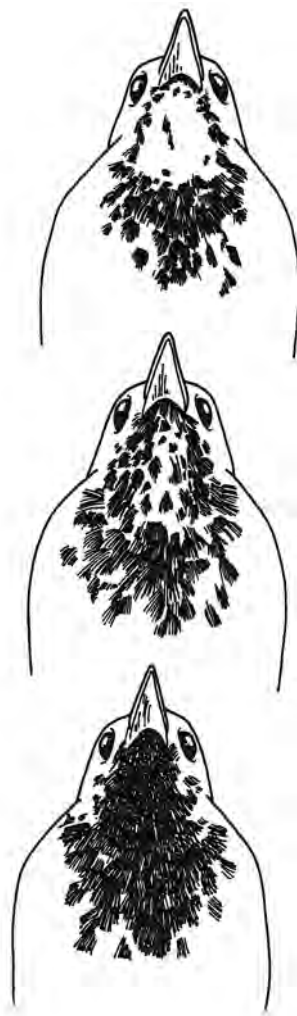
ან წყალში იზრდება (ევალდი და კარპენტერი 1978, ევალდი და ორიანსი 1983).

ინდივიდის მდებარეობა დომინანტურობის იერარქიაში ჯგუფში მისი სივრცითი მდებარეობით გამოიხატება. *wood pigeon*-ების გუნდებში ინდივიდები გარკვეული კანონზომიერებით არიან განლაგებულნი. დომინანტურობის იერარქიაში დაბალ საფეხურზე მდგომი ინდივიდები გუნდის პერიფერიებზე დაფრინავენ, სადაც მტაცებლებს მათი დაუფლების მეტი შანსი აქვთ. პერიფერიებზე მფრინავი ფრინველები ნერვიულები არიან, უმეტეს დროს აქეთ-იქით ყურებას ანდომებენ და ხშირად გამოუკვებავნი რჩებიან. გუნდის ცენტრში მფრინავი ფრინველები უფრო მშვიდები არიან და უკეთესად იკვებებიან, ვინაიდან მტაცებლის შეტევისგან უკეთესად არიან დაცულნი (მარტონი 1970).

34.2. სოციალური დომინანტობის კომუნიკაციები, როგორც წესი, გარიტუალური

სოციალურ რანგთან ან ტერიტორიის დაცვასთან დაკავშირებულ კონფლიქტებში რიტუალიზირებული მოქმედება გამოიხატება და კონფლიქტს ფიზიკური ბრძოლა იშვიათად ახლავს თან. ინდივიდები ამგვარი მოქმედების საშუალებით კონკურენციაში გამარჯვების მოპოვებას ცდილობენ და მათი ჩამოყალიბების მიზეზი კონფლიქტის სისხლისღვრის გარეშე გადაჭრაა. ზოგიერთი შეხედულება ან მოქმედება უფრო მაღალ სტატუსზე მიუთითებს. მაშინ რატომ არ მოქმედებენ ნაკლებად დომინანტური ინდივიდები უკეთესი ინდივიდების მსგავსად ანუ რატომ არ ატყუებენ სისტემას და პოპულაციის სხვა წევრებს? ამის მიზეზი ის არის, რომ შეჯიბრის მონაწილეები რიტუალიზირებული მოქმედებების წყალობით ერთმანეთს აფასებენ და ძნელად შედიან შეცდომაში. სივერტ როვერმა (როვერი 1977, 1982, როვერი და როვერი 1978, როვერი და ევალდი 1981) ამ მოსაზრების სისწორე ჰარისის ბელურებზე (*Zonotrichia querula*) დაადასტურა.

ჰარისის ბელურები უფრო კარგად ნაცნობ თეთრეულიან და თეთრთავიან ბელურებს გვანან, კანადის არქტიკაში მრავლდებიან და აშშ-ს ცენტრალურ ნაწილში მცირე გუნდებად იზამთრებენ. გუნდებში არსებული სოციალური სტატუსი ყელსა და მკერდის ზედა ნაწილში მუქი შეფერილობით განისაზღვრება (სურ. 34.3). უფრო ღია შეფერილობის ფრინველები მუქ ინდივიდებს გაუზიანებენ და მუქი შეფერილობა სტატუსზე მიუთითებს. როვერმა ღია შეფერილობის ინდივიდები მუქად შეღება და გუნდში შეუშვა. გუნდის სხვა წევრებმა ტყუილი სწრაფად შენიშნეს და გადაღებილ ფრინველს დაუნდობლად გაუსწორდნენ. შემდეგ მეცნიერმა მუქი ფრინველები ღია ფერად გადაღება და ისე შეუშვა გუნდში. გადაღებილმა ფრინველებმა ბუნებრივად ღია ფერის მქონე ფრინველებს შეუტყის,



სურ. 34.3. ყელის შეფერილობის ცვლილება ჰარისის ბელურებში. მუქი შეფერილობის მქონე ინდივიდები დომინანტურობის იერარქიაში უფრო მაღალ სტატუსს იძენენ.

რათა სტატუსი მიეღოთ. სისტემის მუშაობის მიზეზი ის არის, რომ შეფერილობა და აგრესია ერთმანეთს მიყვება და მატყუარები არ არსებობენ. როვერმა კიდევ ერთი ექსპერიმენტი ჩაატარა და აგრესიულობის ამაღლებისთვის ღია შეფერილობის ფრინველებს ტესტოსტერონი შეუყვანა. მუქ ფერად გადაღებილმა ინდივიდებმა დომინანტურობის იერარქიაში ამაღლება განაგრძეს, ხოლო ღია შეფერილობის ფრინველებს მუქი ფერის ფრინველები დევნიდნენ და მიუხედავად აგრესიულობისა, მათი სტატუსი იგივე დარჩა. მოქმედებას და შეფერილობას ჰორმონის დონეებთან დაკავშირებული ფიზიოლოგიური პირობები განსაზღვრავს.

როვერის ექსპერიმენტი საკმაოდ რთულ კითხვას ბადებს: თუ სოციალური სტატუსი მცირე ფიზიოლოგიური ღირებულების მქონე ჰორმონის დონეზეა დამოკიდებული, რატომ არ არის პოპულაციის ყველა

ნევრი მაქსიმალურად აგრესიული? თუ ბელურის სოციალური რანგი ჰორმონსა და შეფერილობაზეა დამოკიდებული, რისი წარმოქმნის საფასური ძალიან დაბალია, მაშინ რატომ არ აღწევს ყველა ინდივიდი მაღალ რანგს? მსგავსი ჩანერგილი ჰორმონები მონოგამურ მომღერალ ბელურებს ორცოლიანებად გარდაქმნის (ვინგფილდი 1984), ხოლო არატერიტორიულ როჭოს მიწისმფლობელად აქვს (ვატსონი და პარი 1981). ამ ეტაპზე შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ სტატუსი ასაკთან და გამოცდილებასთან არის დაკავშირებული ან რანგის ცვლილება ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა, რომელშიც დომინანტურობას თავისი საფასური აქვს და იერარქიის ყველა წევრის ვარგისიანობა თანაბარია.

ინდივიდის სტატუსი მის შესაძლებლობებს ნათლად ასახავს და ჩნდება კიდევ ერთი შეკითხვა: რატომ რჩებიან დაბალი რანგის ინდივიდები გუნდთან ერთად, როდესაც მათ საჭმელი და მენყვილე აკლიათ და ამავე დროს მაღალი რისკის ქვეშ იმყოფებიან? ამ კითხვის პასუხი ის არის, რომ მარტოობას, ჯგუფში ყოფნა ყველა შემთხვევაში სჯობია, სადაც ასაკის მატებასთან ერთად რანგის ამაღლების შესაძლებლობა არსებობს. გუნდის ჩამოყალიბება და ზომა მათი წევრებისთვის არსებულ სარგებელს და საფასურს აბალანსებს. ინდივიდები სხვებთან კავშირს არ დაამყარებენ, თუ რაიმე სარგებელს არ მიიღებენ.

ინდივიდებს შორის ბევრი კონფლიქტი ტერიტორიების და მენყვილეების გამო ხდება. ტერიტორიის გამო წარმოშობილი კონფლიქტისას, ერთ-ერთი ინდივიდი ტერიტორიას აკონტროლებს. თუ დაუპატიჟებელ სტუმარს ტერიტორიის მფლობელის შესაძლებლობის შეფასება შეუძლია, მაშინ ეს ინფორმაცია მას გადანყვეტილების მიღებაში ეხმარება. ორგანიზმის მიერ ტერიტორიის ან რესურსის დაცვის უნარს რესურსის დაუფლების პოტენციალი (RHP) ეწოდება. ინდივიდის RHP-ს სხეულის ზომა და რქების მაგვარი იარაღების არსებობა განსაზღვრავს. რესურსის ადრე ფლობა ინდივიდის RHP-ს ასევე აძლიერებს. ცხოველები კონკურენციაში დამარცხებას თავიდან აიცილებენ, თუ მათი ოპონენტის RHP-ს შეფასებას შეძლებენ (პარკერი 1974, მენინარდ სმიტი 1982).

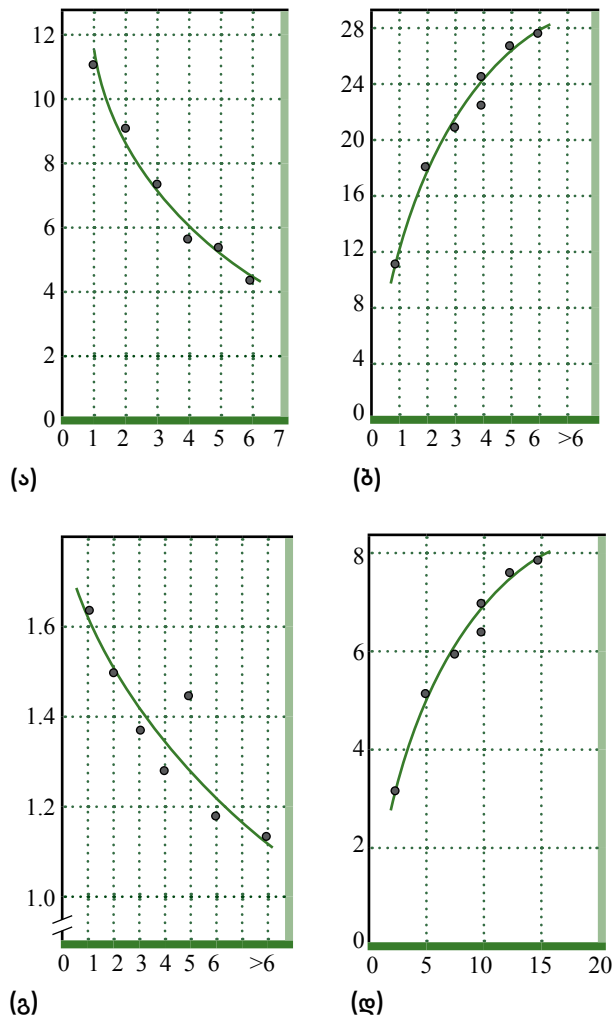
34.3. ჯგუფურ ცხოვრებას აქვს თავისი დადებითი და უარყოფითი მხარეები

ცხოველები სხვადასხვა მიზეზების გამო გროვდებიან ერთად. მათ ზოგჯერ შესაფერისი გავრცელების არეალი ან რესურსი იზიდავთ და შემთხვევითი ფორმის გაერთიანება იქმნება, როგორც სვავეები ეხვევიან გვამს. ასეთ ჯგუფებში შემავალი ინდივიდები ურთიერთქმედებენ და სივრცის, რესურსის თუ მენყვილეების გამო კონკურენციაში შედიან. ზოგჯერ შთამომავლობა მშობლებთან რჩება და ოჯახური ჯგუფი იქმნება. ამგვარი გაერთიანების მიზეზი გავრცელების

შეუძლებლობაა. ნამდვილი სოციალური ჯგუფები ინდივიდების ურთიერთმიზიდულობის შედეგად იქმნება. ამგვარი მოქმედების ევოლუციური მოტივაცია ინდივიდის ვარგისიანობის ზრდაშია, რაც მტაცებლებისგან დაცვაში, უკეთეს კვებაში ან მენყვილეების ხელმისაწვდომობაში გამოიხატება.

სიფხიზლე

ჯგუფებში შემავალი ინდივიდები უფრო მეტ დროს ატარებენ ჭამაში, ხოლო მტაცებლებისგან თავის დაცვას ანუ სიფხიზლეს ნაკლებ ყურადღებას აქცევენ. 34.4 სურათზე მოცემულია ევროპული კოპნიასთვის (*Carduelis carduelis*) მიღებული მონაცემები. კოპნიები მცენარეების თესლს ველებსა და მინდვრებში



სურ. 34.4. ევროპული კოპნიას (*Carduelis carduelis*) გუნდის ზომის ზრდა უსაფრთხოების ზრდას იწვევს, ხოლო კვების ნაყოფიერებას ამცირებს. ა) აქეთ-იქით ყურების საშუალო ტემპი ჭამისას; ბ) მთელი გუნდის სიფხიზლის ტემპი; გ) თესლისგან ნაჭუჭის გაცლის დრო; დ) ერთი მცენარიდან მეორეზე გადასვლის დრო სხვადასხვა ზომის გუნდებისთვის

ჭამენ. ამ ფრინველები გუნდის ზომას ორი ფაქტორი აკონტროლებს. როდესაც გუნდის ზომა იზრდება, თითოეული ინდივიდი მტაცებლებისგან თავის დაცვაში ნაკლებ დროს ატარებს. თუ ფრინველთა კვების პროცესს დააკვირდებით, შენიშნავთ, რომ ისინი დროდადრო თავს სწვენ და აქეთ-იქით იყურებიან. მოზრდილ ჯგუფში შემავალ ევროპულ კომნიას ჭამისთვის მეტი დრო აქვს, ამიტომ ის უფრო დიდი რაოდენობით თესლის პოვნას და ჭამას ახერხებს, ხოლო მისი სიფხიზლე მაღალია (გლიუკი 1987). სიფხიზლის დროის შემცირების ხარჯზე მოზრდილი გუნდი უფრო სწრაფად ჭამს და დიდ ტერიტორიებზე გადაადგილდება, ხოლო მტაცებლობის რისკი იმატებს. მაშასადამე, ინდივიდი გუნდს მანამდე უნდა შეურთდეს, ვიდრე ის ძალიან დიდი ზომის გახდება. ეს მდგომარეობა *lek*-ის ოპტიმალური ზომის პრობლემას მოგვაცონებს (იხ. თავი 33).

მეცნიერებმა მოსაზრება, რომლის თანახმად, ცხოველთა შეჯგუფების მიზეზი ბევრი თვალის უპირატესობაა, დეტალურად შეისწავლეს (ლიმა 1995, ლიმა და ზოლნერი 1996). მეცნიერთა დაშვებით, სისტემის მუშაობის მიზეზი ის არის, რომ ერთი ცხოველის მიერ საფრთხის აღქმა ჯგუფის სხვა ცხოველებსაც გადაეცემა და ამგვარ მოქმედებას ერთობლივი აღმოჩენა ეწოდება. თითოეულმა ცხოველმა ჯგუფის სხვა ცხოველისთვის შექმნილი საფრთხე უნდა შეაფასოს, რათა საკუთარი მოქმედების შესახებ გადაწყვეტილება მიიღოს. თუ ინდივიდს ჯგუფში არსებობისგან სარგებლის მიღება სურს, მაშინ მან უნდა იცოდეს რა მონაწილეობას იღებენ სხვები მტაცებლისგან თავის დაცვაში, რათა საკუთარი მოქმედება განსაზღვროს. *dark-eyed junco Junco hyemalis* და ამერიკულ ხის ბელურა *Spizella arborea*-ზე ჩატარებულმა კვლევებმა ერთობლივი აღმოჩენის და ინდივიდუალური კონტროლის შესახებ არსებული მოსაზრებები მხოლოდ ნაწილობრივ დაადასტურა. ლიმას (1995) აზრით, ჯგუფად არსებობის უპირატესობა რამდენიმე ინდივიდის მიერ მტაცებლის ერთდროულად აღმოჩენაა და არა ინდივიდებს შორის კომუნიკაცია.

ინფორმაციის ცენტრები

ჯგუფად მოზინადრე ინდივიდები საჭმლის მდებარეობის შესახებ ინფორმაციას სხვებისგან იგებენ, საჭმლის მოპოვებისას თანამშრომლობენ და გარემოს შესახებ ინფორმაციას ერთმანეთს ატყობინებენ. ვორდმა და ზაჰავიმ (1973) გამოთქვეს მოსაზრება, რომ დანყვილების კოლონიები და სხვა ჯგუფური გაერთიანებები ინფორმაციის ცენტრებია ანუ მაგალითად, ინდივიდს საჭმლის მდებარეობის შესახებ ინფორმაციის მიღება სხვა ინდივიდის მოქმედების დახმარებით შეუძლია. ცხოველებს ინფორმაციის მიღება და სწავლა სხვებისგან ნამდვილად შეუძლიათ (კლოპფერი 1959, ელკოკი 1969, მელსონი და რაიდინგერი 1981, ლანგენი 1996). როგორც დაკვირვებები (კრებსი 1974, პიჩერი

და სხვები 1982, ბრაუნი 1986, ჰაინრიხი და მარცლუფი 1995), ასევე ექსპერიმენტები (დე გროოტი 1980, გალუფი და ვიგმორი 1983, ტემპლტონი და გირალდო 1995) ცხადყოფს, რომ ინდივიდებს სხვების მოქმედების ანუ პუბლიკისთვის განკუთვნილი ინფორმაციის გამოყენება შეუძლიათ.

კოლონიებად მოზინადრე ზოგიერთი ზღვის ფრინველი ტერიტორიის ხარისხის შესახებ ინფორმაციას მისი მეზობლის რეპროდუქციული წარმატებიდან იღებს. *Kittiwake* პატარა ზღვის ფრინველია, რომელიც თოლიას ენათესავება და კლდეებზე ბუდობს (სურ. 34.5). ტერიტორიის ხარისხი ტკიპების რაოდენობასთან ერთად იზრდება, ვინაიდან ტკიპები წინილებს დაავადებას გადასდებენ. თუ *kittiwake*-ების წყვილი ერთი წლის განმავლობაში ოჯახს წარმატებით ინახავს, მეორე წელს ის იგივე კლდეს უბრუნდება. თუ წყვილი წარუმატებელია, იგივე კლდეზე დაბრუნების ან სხვაგან გაფრენის შესახებ მიღებული გადაწყვეტილება ძველ ადგილზე სხვა ინდივიდების წარმატებაზეა დამოკიდებული. დანჩინი (1987) ფრინველების წყვილებს საფრანგეთში, ბრეტონის სანაპიროზე დააკვირდა, სადაც წყვილების დაბუდების ციკლი კვერცხისდების ეტაპზე წყდება. როდესაც წყვილების გარშემო მოზინადრე სხვა წყვილების წარუმატებლობა 25%-ზე ნაკლები იყო, თითქმის ყველა წყვილი ძველ ადგილზე დაბრუნდა, ხოლო 50%-იანი წარუმატებლობის პირობებში წყვილების 1/3 სხვაგან გაფრინდა. ინდივიდუალური წყვილის წარმატება ან წარუმატებლობა ილბაღზეა დამოკიდებული, თუმცა ინდივიდებს მათ გარშემო მიმდინარე მოვლენებზე დაკვირვების შედეგად წარმატების ალბათობის გაზრდა შეუძლიათ.



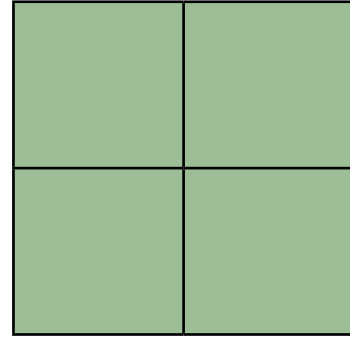
სურ. 34.5. *black-legged kittiwake*-ები (*Rissa tridactyla*) კანადაში, ნიუფაუნდლენდის სანაპიროზე. წინილები შავი საყელური არიან გამოყოფილი.

სოციალური ჯგუფები თანამშრომლური მოქმედების შესაძლებლობას ქმნის. ინდივიდების მოქმედებების შეთანხმება საერთო მიზნის მისაღწევად თანამშრომლობაა (პაკერი და რუტანი 1988). სწორედ ასე იქცევიან მამრი *musk oxen*-ები ჯოგის დაცვისთვის. იგივეს აკეთებენ მკვლელი ვეშაპები და სხვა ძუძუმწოვარი ცხოველები (მეჩი 1970, კრუუკი 1972, შალერი 1972), ასევე ზოგიერთი ფრინველი (ბედნარცი 1988). წყლის ფრინველთა შეთანხმებული მოქმედება კვებას აადვილებს (ბარტოლომეუ 1942, ემლენი და ამბროსი 1970). თანამშრომლობა საყოველთაო მოვლენა არ არის, თუმცა მისი არსებობა უფრო ინდივიდებს შორის თანამშრომლობას ახალისებს, ვიდრე მათ შორის კონკურენციის ორგანიზებას ახდენს ანუ ინდივიდის მოქმედება ჯგუფზე დამოკიდებული ხდება და ჯგუფებად ბინადრობა ინდივიდის დამახასიათებელი მოქმედებაა. ადამიანი ყველაზე სახეობაზე უფრო სოციალურია, ამიტომ ბუნებრივია, რომ ჩვენ ცხოველთა საზოგადოებების ევოლუციის და ორგანიზაციის შესწავლას დიდ დროს ვუთმობთ.

34.4. სოციალური ინტერაქციები, ევოლუციური მოდიფიკაცია აბალანსებს სოციალური ქცევის ხარჯებსა და მოგებას

ერთმანეთის აღმოჩენის გარდა, ყველა სოციალური ურთიერთქმედება ერთი ინდივიდის მოქმედებების მიმდევრობად შეგვიძლია დავყოთ. სხვისკენ ანუ მიმღებისკენ მიმართული მოქმედებების მიმდევრობას დონორი ეწოდება. ერთი ინდივიდი საჭმელს პოულობს, ხოლო მეორე იღებს, ერთი ინდივიდი იმუქრება, ხოლო მეორეს ემუქრებიან და ა.შ. როდესაც ერთი ინდივიდი მეორეს უტევს, შემტევი მოქმედების დონორად შეგვიძლია მივიჩნიოთ, ხოლო შეტევის ობიექტი მიმღებია და მისი პასუხი შეტევაზე შეიძლება იყოს ადგილზე დგომა ან გაფრენა. ორივე შემთხვევაში, ეს ინდივიდი მოქმედების დონორი ხდება. დონორის და მიმღების განსხვავება საკმაოდ სასარგებლოა, ვინაიდან თითოეულ მოქმედებას დონორის და მიმღების რეპროდუქციულ წარმატებაზე ზეგავლენას მოხდენა შეუძლია. რეპროდუქციულ წარმატებაზე ან ვარგისიანობაზე მოხდენილი ზეგავლენა ურთიერთქმედების მიხედვით შეიძლება იყოს დადებითი ან უარყოფითი.

სოციალური ურთიერთქმედება ოთხ კატეგორიად იყოფა და ამისთვის დონორის და მიმღების სარგებლის და საფასურის ოთხი კომბინაცია გამოიყენება (სურ. 34.6). თანამშრომლობა და ეგოიზმი მოქმედების დონორისთვის სასარგებლოა და ამიტომ ხშირად ხდება. არაკეთილმოსურნეობა დონორის და მიმღების ვარგისიანობას ამცირებს, ამიტომ ბუნებრივი გადარჩევა მას უპირატესობას არასდროს ანიჭებს და ბუნებრივ პოპულაციებში არ გვხვდება. მოქმედების მეოთხე სახეობა ალტრუიზმია. ალტრუიზმი მიმღებს სარგებელს დონორის ხარჯზე აძლევს და საკმაოდ



სურ. 34.6. სოციალური მოქმედების ოთხი ტიპი. ტიპების კლასიფიკაცია დონორების და მიმღებების ვარგისიანობაზე მოხდენილი ზეგავლენის მიხედვით ხდება.

რთული პრობლემაა, ვინაიდან მისთვის ინდივიდის სარგებლიანობის შემამცირებელი მოქმედებების ევოლუციაა საჭირო. ეგოისტური მოქმედება ალტრუიზმს გამორიცხავს, ვინაიდან დონორის რეპროდუქციულ წარმატებას ზრდის. მიუხედავად ამისა, ალტრუიზმი ცხოველების რამდენიმე ჯგუფში გვხვდება. მაგალითად, სოციალური მწერების კოლონიებში შემავალი მუშები გამრავლებაზე უარს ამბობენ და საკუთარი მშობლის ანუ დედის შთამომავლობაზე ზრუნავენ. იგივე მდგომარეობა სოროში მობინადრე ბრუცას (*Heterocephalus glaber*) შემთხვევაში გვაქვს. არარეპროდუქციული ინდივიდები ბუდეს და ერთი მდედრის შთამომავლობას უვლიან. ადამიანებს ალტრუისტული მოქმედება შეუძლიათ და ჩვენი საზოგადოებაც სწორედ ამაზეა აგებული.

34.5. ჯგუფური გადარჩევის, ნათესაური გადარჩევის და რეციპროკული ალტრუიზმის საშუალებით არის ახსნილი ალტრუისტული ქცევის წარმოშობა

ალტრუიზმი ევოლუციურ პრობლემას ქმნის. დარვინი ხვდებოდა, რომ სოციალური მწერების კოლონიებში მობინადრე არარეპროდუქციული ინდივიდები ბუნებრივი გადარჩევის მიერ გამოწვეული ევოლუციის მისეულ წარმოდგენას ეჭვქვეშ აყენებდა. მწერების ამგვარ ინდივიდებს ერთი განმასხვავებელი თვისება აქვთ, გამრავლებაზე უარს ამბობენ და საკუთარ თავს კოლონიის ნაყოფიერებას უძღვნიან. დარვინმა წინააღმდეგობა იმით ახსნა, რომ სელექცია ინდივიდების გარდა კოლონიებზეც ხდება. დარვინი მწერების კოლონიებს ოჯახურ ჯგუფებად მიიჩნევდა, რომელთა ვარგისიანობა სხვა კოლონიებთან კონკურენციის შედეგად იზომება. სტერილური ინდივიდების ადაპტაცია და ზოგადად მათი არსებობის სელექცია კოლონიის პროდუქტიულობაში შეტანილი წვლილის მიხედვით ხდება.

ჯგუფთაშორისი სელექციის ცნება პირველად მწერების საზოგადოებებისთვის გამოიყენეს, ხოლო შემდეგ ეს ცნება ფართოდ გავრცელდა და მისი საშუალებით ცხოველთა ყველა ჯგუფში არსებული სოციალური მოქმედების ევოლუცია იხსნებოდა (რაიტი 1931, 1945). მრავალი წლის განმავლობაში ცნება მეტნაკლებად კრიტიკის გარეშე იყო მიღებული. 60-იანი წლების დასაწყისში, შოტლანდიელმა ზოოლოგმა ვ.ს. ვაინ-ედვარდსმა (1962, 1963) ჯგუფის სელექციის ცნება აქტიურად დაიცვა და სოციალურ მოქმედებებში მისი ყოვლისმომცველი შედეგების შესახებ განაცხადა, რამაც ევოლუციურ ეკოლოგებს არგუმენტის უფრო კრიტიკულად განხილვისკენ უბოძა. ვაინ-ედვარდსის აზრით, ინდივიდები გამრავლებისგან თავს იკავებენ, რათა პოპულაციამ რესურსები არ ამოწუროს. გამრავლებისგან თავშეკავება ალტრუისტული მოქმედებაა, რომელიც ეგოისტი ინდივიდებისკენ არის მიმართული. ეგოისტი ინდივიდები რესურსების მონოპოლიზაციას ახდენენ და საკუთარ ვარგისიანობას ზრდიან. ვაინ-ედვარდსის მოსაზრებით, ჯგუფების სელექცია ეგოისტი ინდივიდების სელექციაზე დომინირებს.

ვაინ-ედვარდსის მოწინააღმდეგეებმა ორი კონტრარგუმენტი წამოაყენეს. პირველი თანახმად, ჯგუფთაშორისი სელექციისთვის საჭირო სტრუქტურა მცირე რაოდენობის პოპულაციას აქვს და ამგვარი სელექციის არსებობის პირობებშიც, ის ინდივიდუალურ სელექციაზე უფრო სუსტია, ვინაიდან ჯგუფები პოპულაციებში უფრო ნელა ცვლის ერთმანეთს, ვიდრე ინდივიდები ჯგუფებში. 60-იანი წლების შუაგულში, ინდივიდუალურმა სელექციონერებმა დავაში აშკარად გაიმარჯვეს (ლეკი 1966, ვილიამსი 1966ა,ბ) და ჯგუფის სელექციის თეორია დღის სინათლიდან გაუჩინარდა. თუ ჯგუფის სელექცია არსებობს, მაშინ რითი ავსებით ალტრუისტულ მოქმედებას? ამ კითხვაზე ერთი სავარაუდო პასუხი ის არის, რომ ალტრუისტული მოქმედება არ არსებობს. შეკითხვას განსხვავებული პასუხი ჯონ მეინარდ სმიტმა (1964) და ვილიამ დ. ჰემილტონმა (1964) გასცეს და მას ნათესავების სელექცია უწოდეს.

34.6. ნათესაურ გადარჩევას შეუძლია მიუხედავად ალტრუისტულ ქმედებებს მონათესავე ინდივიდებს შორის

სოციალური მწერების აშკარა ალტრუიზმის შედეგად მიღებული ევოლუციური დილემა გადაიჭრება, თუ გავიხსენებთ, რომ მწერების კოლონიები ოჯახური ერთეულებია და მათში ძირითადად ერთი მდედრის (დედის) შთამომავლობა შედის. აქედან გამომდინარე, ჭიანჭველების კოლონიაში ან სკაში შემავალ ახლო ნათესავებს შორის ურთიერთქმედება ხდება. როდესაც ინდივიდი მოქმედებას და-ძმისკენ და სხვა ახლო ნათესავისკენ მიმართავს, ის საერთო გენეტიკური შემადგენლობის მქონე ინდივიდის რეპროდუქციულ

წარმატებაზე უფრო მეტ ზეგავლენას ახდენს, ვიდრე პოპულაციაში შემავალ რაიმე სხვა ინდივიდზე. ახლო ნათესავებს შორის სოციალური ურთიერთქმედების შედეგი ნათესავების სელექციაა.

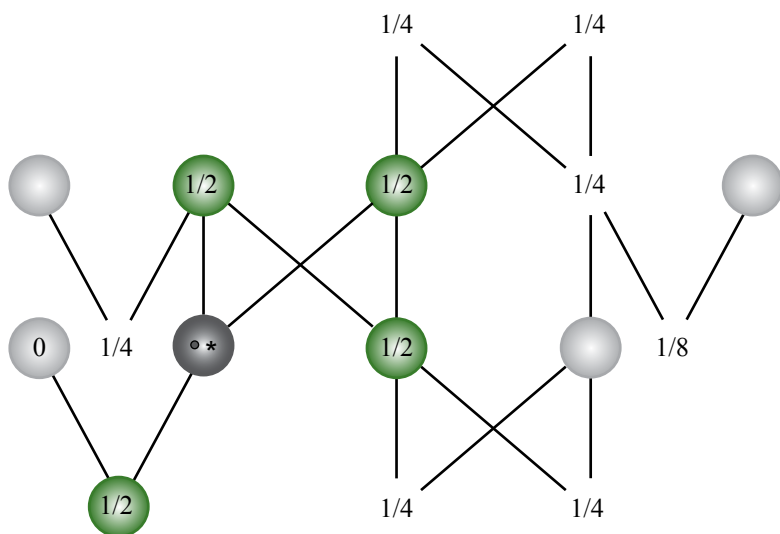
ახლო ნათესავებს საერთო წინაპრისგან ერთი და იგივე გენის ასლების მიღების ალბათობა აქვთ. რაიმე გენის ასლების ქონის ალბათობას წარმოშობის შედეგად მსგავსება ეწოდება და მისი მნიშვნელობა ნათესავობის ხარისხთან ერთად იცვლება (ცხრილი 34.1.). მაგალითად, და-ძმას ერთი მშობლიდან ერთი და იგივე გენის ასლების მიღების 50%-იანი ალბათობა აქვს. იგივე ალბათობას ნათესაურობის კოეფიციენტიც ეწოდება. ბიძაშვილებს ბებიიდან ან ბაბუიდან (უახლოესი საერთო წინაპრიდან) ერთი და იგივე გენის ასლების მიღების 0,125 ალბათობა აქვთ. ინდივიდსა და მის ერთ-ერთ მშობელს შორის ნათესაურობის კოეფიციენტი 0,5, ვინაიდან ინდივიდი გენს ერთი ან მეორე მშობლიდან იღებს. მშობელი მისი შთამომავლობის გენების ჩამოყალიბებაში 50%-იან მონაწილეობას იღებს, ამიტომ შვილის მიერ გარკვეული გენის ქონის ალბათობა ასევე 0,5-ია. და-ძმას შორის გენეტიკური კავშირი 0,5-ია, ვინაიდან ერთი ინდივიდს გენი დედისგან ან მამისგან გადმოეცა და ამის ალბათობა ასევე 0,5-ია. ალბათობების სქემა 34.7 სურათზეა გამოსახული.

როდესაც ინდივიდი ახლო ნათესავის მიმართ მოქმედებს, ის არა მხოლოდ საკუთარ ვარგისიანობაზე ახდენს ზეგავლენას, არამედ მისი გენების რაღაც ნაწილის მქონე ინდივიდის ვარგისიანობაზეც. დავუშვათ, ალტრუისტული მოქმედება ერთი მშობლიდან მიღებული გენეტიკური ფაქტორით არის გამოწვეული. როდესაც მოქმედება დისკენ ან ძმისკენ არის მიმართული, მოქმედების მიმღების მიერ იგივე გენის ქონის ალბათობა 50%-ია. აქედან გამომდინარე, პოპულაციაში რაიმე გენის არსებობა დონორის ვარგისიანობაზე და მიმღების ვარგისიანობაზე მოხდენილი ზეგავლენით განისაზღვრება.

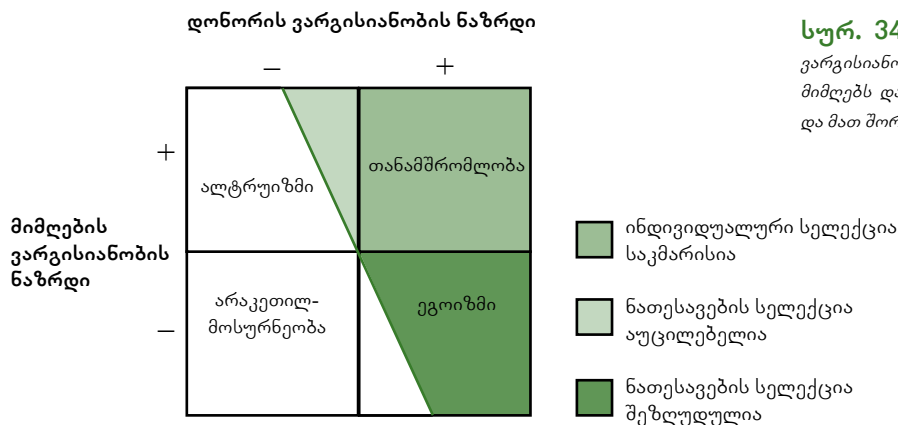
ცხრილი 34-1

ერთ ინდივიდსა და მის სხვადასხვა ნათესავებს შორის წარმოშობის შედეგად მსგავსების ალბათობები

ნათესავი	წარმოშობის შედეგად მსგავსების ალბათობა
მშობელი	0,50
შთამომავლობა	0,50
და ან ძმა	0,50
ნახევარდა ან ნახევარძმა	0,25
ბებია ან პაპა	0,25
შვილიშვილი	0,25
ბიძა ან დეიდა	0,25
დისწული ან ძმისწული	0,25
ბიძაშვილი	0,125



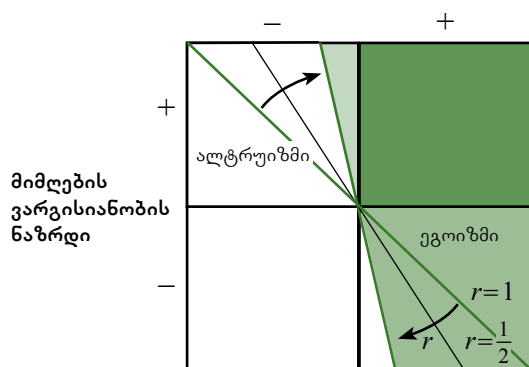
სურ. 34.7. გენეტიკური კავშირის ხარისხი ნათესავეებს შორის (წარმოშობის შედეგად მსგავსება: ერთი და იგივე გენის ასლის გაჩენის ალბათობა)



სურ. 34.8. მოქმედების დონორის და მიმღების ვარგისიანობის ნაზრდების კომბინაცია. დონორს და მიმღებს დადებითი ერთობლივი ვარგისიანობა აქვს და მათ შორის ნათესაობის კოეფიციენტი $1/2$.

$w_s = -0,5w_i$ წრფე, რომელიც ასახავს მდგომარეობას, როდესაც მიმღები დონორის და ან ძმაა. წრფის მარჯვნივ მდებარე წერტილები შეესაბამება მოქმედებებს, როდესაც დონორის ვარგისიანობაში შეტანილი წვლილი მიმღების ვარგისიანობაში შეტანილი წვლილის ნახევარზე მეტია ($w_s > 0,5w_i$). წრფის მარცხნივ მდებარე წერტილები შეესაბამება მოქმედებებს, როდესაც დონორის ვარგისიანობაში შეტანილი წვლილი მიმღების ვარგისიანობაში შეტანილი წვლილის ნახევარზე ნაკლებია ($w_s < 0,5w_i$). დიაგრამაზე ჩანს, თუ როგორ მიესადაგება ერთობლივი ვარგისიანობის ცნება ალტრუისტულ და ეგოისტურ მოქმედებას. თუ დები და ძმები ურთიერთქმედებენ, სულგრძელობის ევოლუციური ზღვარია $-w_s < 0,5w_i$, ხოლო ევოლუციურად დასაშვები ეგოიზმის ზღვარია $w_s < -2w_i$. თუ ნათესაურობის კოეფიციენტი $0,5$ -ზე ნაკლები ხდება, ალტრუისტული მოქმედება ერთობლივ ვარგისიანობას აღარ ზრდის ($-w_s < r_i w_i$) და ეგოისტური მოქმედება უფრო სავარაუდოა ($w_s < -w_i r_i$). იგივე მდგომარეობა 34.9 სურათზე ჩანს.

ნათესავების სელექციის შედეგად ალტრუისტული მოქმედების შენარჩუნებისთვის, ამგვარი მოქმედება მხოლოდ ახლო ნათესავებზე უნდა გავრცელდეს.



სურ. 34.9. დონორსა და მიმღებს შორის ნათესაურობის კოეფიციენტის შემცირება ეგოისტური მოქმედების ერთობლივ ვარგისიანობას ზრდის, ხოლო ალტრუისტული მოქმედების ერთობლივ ვარგისიანობას ამცირებს.

ბევრი სახეობის ინდივიდი ოჯახურ ჯგუფებთან არის დაკავშირებული. როდესაც გავრცელება შეზღუდულია, ახლო-ახლო მომხმარებელი ინდივიდებს შორის ურთიერთქმედება უფრო ხშირია და ისინი ახლო ნათესავები არიან. უფრო მეტიც, ინდივიდები სხვებთან ნათესაობის ხარისხს მაშინაც კი გრძნობენ, როდესაც ოჯახური გამოცდილება არ გააჩნიათ (ჰოგლენდი 1982, ბეიტსონი 1983, კარლინი და ჰოლდობლერი 1983, ლესი და შერმანი 1983, კლანი და გამბოა 1983, ჰოლმსი და შერმანი 1985, ფლეტჩერი და მიჩენერი 1987, ვალდმანი 1988, პფენიგი და სხვები 1993). ნათესაობის შესახებ არსებული მინიშნებები ქიმიური, აკუსტიკური ან ვიზუალური სიგნალებია, რომლებიც გენეტიკურად კონტროლდება და პოპულაციებში მკვეთრად იცვლება.

34.7. რამდენიმე ბიჰაპიოროსტული სისტემა განიხილავს ნათესაური განვარჯის მოქმედებას

ნათესავების სელექცია ცხოველების მოქმედებების მრავალ სისტემაში გვხვდება. ამის მაგალითია განგაშის ძახილი და გაფართოებული ოჯახის ორი ასპექტი. გაფართოებულ ოჯახში, შთამომავლობა გარკვეული დროის განმავლობაში მშობლებთან რჩება.

განგაშის ძახილი

განგაშის ძახილს გამოსცემს ცხოველი, როდესაც ის მტაცებელს ხედავს ან მტაცებელი იჭერს. პოლ შერმანმა (1977) დაკვირვება კალიფორნიის სიერა ნევადაში მოხმადრე ბელდინგის თრიებზე (*Citellus beldingi*) ჩაატარა და დაადასტურა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმად, ხმელეთის მტაცებლების არსებობისას ატეხილი განგაში ნათესავების სელექციის შედეგია (ჰაერის მტაცებლების არსებობისას ატეხილი განგაში ამდენად მყარი არ არის (შერმანი 1985).

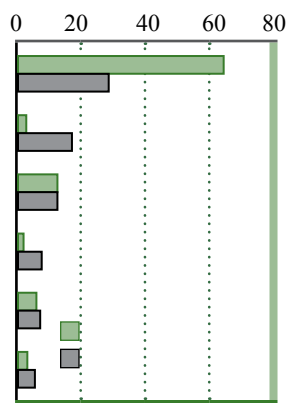
თრიები სოციალური ქმნილებები არიან და მთიან დაბლობებში ბინადრობენ, ამიტომ მტაცებლობის საფრთხე მაღალია (სურ. 34.10). განგაშის ძახილის



სურ. 34.10. ბელდინგის თრია (*Citellus beldingi*) კალიფორნიაში, ტიოგა პასში.

შედეგად საფრთხე კლებულობს და თრიების ცხოვრებაში ეს ძალიან მნიშვნელოვანი ფაქტორია. შერმანის აღმოჩენით, ხმელეთის მტაცებლებზე განგამის ამტები ინდივიდები მოზრდილები და ერთწლიანი მდედრები არიან. მამრები და ახალგაზრდა მდედრები ასე არ იქცევიან (სურ. 34.11). მეცნიერმა ასევე აღმოაჩინა, რომ მამრები დაბადების ადგილიდან მოშორებით ვრცელდებიან, ხოლო მდედრები ფილოპატრიულები არიან. უფრო მეტიც, მდედრები უფრო ხშირად ტყეხენ განგაშს, როდესაც ერთი და იგივე ტერიტორიაზე დიდხანს ბინადრობენ. აქედან გამომდინარე, განგაშის ატეხვა უფრო ისეთ ადგილებს ახასიათებს, სადაც ნათესავები ახლო-ახლო ბინადრობენ.

შერმანის აღმოჩენითვე, ხმელეთის მტაცებლებზე განგაშის ატეხვას გარკვეული საფასური აქვს. როდესაც მტაცებელი თრიების ჯგუფს უახლოვდება, განგაშის ამტები 107 ინდივიდიდან 14-ს თავს ესხმის (13%),



სურ. 34.11. ბელდინგის თრიის სქესობრივი და ასაკობრივი კლასების მიერ განგაშის ძახილის მოსალოდნელი და რეალური სიხშირე მტაცებელი ძუძუმწოვრის გამოჩენისას. მოსალოდნელი მნიშვნელობების გამოთვლისთვის დაუშვეს, რომ ინდივიდების ძახილი მტაცებელი ძუძუმწოვრის გამოჩენისას მათი არსებობის დროისადმი პირდაპირპროპორციულია.

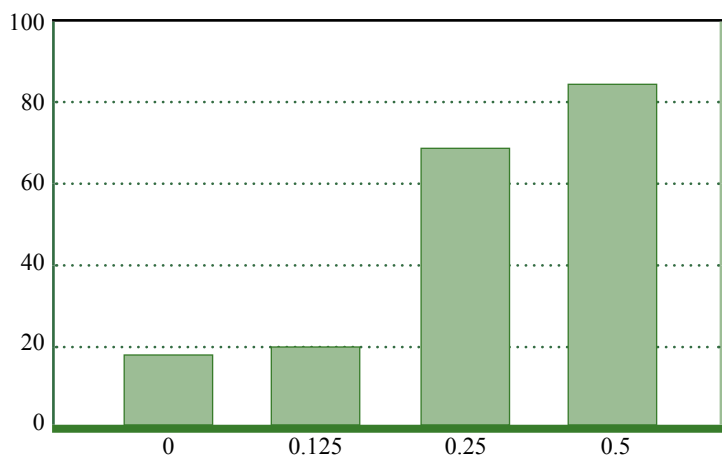
ხოლო მდუმარე 168 ინდივიდიდან მხოლოდ 8-ს (5%) უწევს მტაცებლის მოგერიება. შერმანის კვლევის შედეგები შესაბამისობაშია მოსაზრებასთან, რომლის თანახმად, ნათესავების სელექცია განგაშის ძახილის ევოლუციაში ფუნქციას ასრულებს.

გაფართოებული ოჯახები

ადამიანის გაფართოებული ოჯახის ბირთვია წყვილი და მათი ახალგაზრდა შთამომავლობა. იგივე ოჯახში დები და ძმები, ბებია-პაპები, ბიძები და დიდეები, ბიძაშვილები, დისწულები და ძმისწულები, ასევე გაურკვეველი ნათესაობის მქონე ინდივიდები შედიან. ამგვარი ოჯახები რთული სოციალური ერთეულებია, რომლებშიც სხვადასხვა სახის სოციალური ურთიერთქმედება ხდება. ურთიერთქმედების უმეტესობა თანამშრომლურია, ხოლო ზოგიერთი კონკურენტულია. ადამიანთა ოჯახების უმეტესობაში ერთზე მეტი წყვილი იშვიათად შედის, ხოლო ოჯახის დამატებითი წევრების მოქმედების რაღაც ნაწილი ბავშვების კარგად ყოფნისა და აღზრდისკენ არის მიმართული.

ცხოველების და მცენარეების ოჯახური ცხოვრება ასე რთული არ არის. ცხოველების ჯგუფების უმეტესობაში შთამომავლობა მშობლებისგან ან ნათესავებისგან დახმარებას არ იღებს, თუ არ ჩავთვლით ემბრიონის კვებისთვის კვერცხში ჩადებულ საკვებ ნივთიერებებს. მაშინაც კი, როდესაც მშობლები შვილებზე ზრუნავენ, როგორც ეს ხდება ძუძუმწოვრებში, ფრინველთა უმეტესობასა და სხვა ჯგუფებში, ოჯახი დროებითი მოვლენაა და ზრდისა და ადრეული განვითარების პერიოდში გრძელდება, ხოლო შემდეგ შთამომავლობა განიბნევა და დამოუკიდებელ ცხოვრებას იწყებს.

მიუხედავად ზემოთ ნათქვამისა, შთამომავლობა მშობელთან გარკვეული პერიოდის განმავლობაში და ზოგჯერ მუდმივადაც რჩება, რა დროსაც გაფართოებული ოჯახი იქმნება. სწორედ ასე ხდება ფრინველთა რამდენიმე ათას სახეობაში, მათ შორის ავსტრალიის თეთრფრთიან *chough*-ებში (*Corcorax melanorhamphos*). ამ სახეობას დამხმარეები სჭირდება, რათა ახალგაზრდობის გამოზრდა შეძლოს (ჰაინშონი 1995). ამგვარი სახეობებიდან ყველაზე უფრო კარგად შესწავლილი ფლორიდის ლურჯი ჩხიკვია (*Aphelocoma coerulescens*), რომლის შთამომავლობა მშობლებთან ერთი წლით ან უფრო ხანგრძლივი დროით რჩება (ვულფენდენი და ფიცპატრიკი 1984, მამე 1992, ჰეილმენი და სხვები 1994, შოეხი 1996, შოეხი და სხვები 1996). ჩხიკვის დეტალურმა შესწავლამ აჩვენა, რომ სახლში დარჩენილი ჩხიკვები არ მრავლდებიან და მათი ახალგაზრდა დების და ძმების მოვლაში მშობლებს ეხმარებიან. ბევრი მკვლევარი ამგვარ მოქმედებას ანუ „ბუდეში განეულ დახმარებას“ ალტრუისტულად მიიჩნევს. დამხმარეები მათი მშობლების რეპროდუქციულ წარმატებას ამაღლებენ და ამიტომ მშობლები შვილების სახლში დარჩენას ეგუებიან.



სურ. 34.12. *bee-eater*-ის ალტრუისტული მოქმედების გავრცელება ნათესაურობის ხარისხის ფუნქციის სახით.

დახმარება ალტრუისტული მოქმედებაა, თუმცა ის სხვა ალტერნატივებზეც არის დამოკიდებული. ლურჯი ჩხიკვის გავრცელების არეალი მჭიდროდ არის დასახლებული და ახალგაზრდა ფრინველებს საკუთარი ტერიტორიების მოპოვების ნაკლები შანსი აქვთ. ერთი წლის ფრინველები საკუთარ ერთობლივ ვარგისიანობას მშობლების დახმარებით ზრდიან, რა დროსაც გამოცდილებას იძენენ, რაც შემდგომში ვარგისიანობის გაუმჯობესებაში უნდა დაეხმაროთ. სახლში დარჩენას კიდევ ერთი დიდი უპირატესობა აქვს და ეს არის გარდაცვალების შემდეგ მშობლის ტერიტორიის დაუფლება.

აღმოსავლეთ აფრიკაში მობინადრე ბე-ეატერებში გაფართოებული ოჯახების არსებობა შეინიშნება (ემლენი და სხვები 1995). ეს ოჯახები მრავალი თაობის წარმომადგენელი ჯგუფებისგან შედგება, ჯგუფებში 3-13-მდე ინდივიდი შედის და მათ შორის 2 ან 3 წყვილია, ხოლო დანარჩენები დაუწყვილებელი ახალგაზრდები ან დაქვრივებული მოზრდილი ფრინველები არიან. რამდენიმე წლის განმავლობაში ჩატარებული კვლევა ადასტურებს, რომ ამგვარი სოციალური ჯგუფები გაფართოებული ოჯახებია და ოჯახებში მხოლოდ მონათესავე ინდივიდები და მათი მენწყილები შედიან. გაფართოებულ ოჯახებში კავშირების უმეტესობა თანამშრომლურია, თუმცა *bee-eater*-ის ოჯახში ჰარმონიულობას ნაკლებად იპოვით. ეგოისტური და ალტრუისტული მოქმედებები ნათესაურობის ხარისხის მიხედვით სხვა ინდივიდებისკენ არის მიმართული. დებს და ძმებს ნახევარდებსა თუ ბიძებზე უკეთესად ეპყრობიან, ხოლო ბიძაშვილებთან დამოკიდებულება თითქმის ისეთივეა, როგორიც სხვა ოჯახის ინდივიდებთან (სურ. 34.12). ინდივიდებმა იციან, ვინ არის მათი ნათესავი და ნათესაობის ხარისხის გარჩევაც შეუძლიათ. სახეობებში გავრცელებული დამხმარე და საზიანო მოქმედებების დახმარებით შეგვიძლია დავასკვნათ, რომ ერთობლივი ვარგისიანობა სოციალური მოქმედების სელექციის ზუსტი საზომია. ალტრუისტული მოქმედება მხოლოდ ახლო ნათესავებს შორის ხდება და ნათესავების სელექციის შედეგია.

34.8. ნათესაური გადარჩევა ჩართულია გააფრთხილებელი შეფერილობის ევოლუციაში

შესაძლებელია თუ არა თანამშრომლური და ალტრუისტული მოქმედება საზოგადოებაში შემავალ უცხო ინდივიდებს შორის? ცხადია, სოციალური ჯგუფები საერთო დაინტერესების მქონე წევრებისგან იქმნება, რომლებიც მტაცებლებისგან თავის დაცვას ან ჯგუფებად ნადირობასა თუ კვებას ცდილობენ. შესაძლებელია თუ არა არანათესაური ინდივიდებისგან შემდგარ ჯგუფებში თანამშრომლობა? ამ შეკითხვის პასუხი სოციალური მოქმედების ევოლუციის ფუნდამენტური საკითხია.

გამაფრთხილებელი შეფერილობა მტაცებელს ატყობინებს, რომ მსხვერპლი უგემურია, შხამიანია ან ორივე ერთად არის. ასეთი შეტყობინება მსხვერპლისთვის სასარგებლოა, თუ პოტენციური მტაცებელი მასში დარწმუნდება. შეტყობინება მტაცებლისთვისაც სასარგებლოა, ვინაიდან ის შეფერილობის აზრს ცნობს და უგუნურ გადაწყვეტილებას არ იღებს. მტაცებელს და მსხვერპლს შეტყობინებების წესები და შესაბამისი გამოძახილები აქვთ ადაპტირებული და ორივე მათგანი ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა. მაგრამ როგორ იწყებს სისტემა მოქმედებას? შესაძლებელია თუ არა გამაფრთხილებელი შეფერილობის გამომწვევი გენეტიკური მუტაცია უგემურ მსხვერპლ სახეობაში შემოვიდეს, რომელზეც ვიზუალურად ორიენტირებული მტაცებელი უმოწყალოდ ნადირობს? დაფარულ საზოგადოებაში შემავალი, გამაფრთხილებელი შეფერილობის მქონე ერთი ინდივიდი იოლად გამოჩნდება და მტაცებელი დაიჭერს. გამაფრთხილებელი შეფერილობა ვარგისიანობას მხოლოდ მაშინ უწყობს ხელს, როდესაც პოტენციურ მტაცებელს მისი მნიშვნელობის გააზრება შეუძლია.

ახალი მუტაციის შემთხვევაში, იგივე იშვიათი გენის მატარებელი სხვა ინდივიდი მშობელი და და-ძმა იქნება. საერთო წინაპრისგან წარმოშობილ ინდივიდებს ერთი მშობლიდან ერთი და იგივე უნიკალური გენი ექნებათ. თუ განმაპირობებელი გაღიზიანება

შეხედულება	მატლის გავრცელება	
	გაერთიანებული	მარტოსული
აპოსემატიური	9 სახეობა	11
დაფარული	0	44

სურ. 34.13. სხვადასხვა ქერცლფრთიანი სახეობების მატლების შეხედულებასა და მათი გაერთიანების ხარისხს შორის დამოკიდებულება

საკმარისად ძლიერია, მტაცებელი შხამიანი, აპოსემატიური ინდივიდის შეჭმას ცდის, ხოლო ინდივიდის რამდენიმე დისა და ძმის სიცოცხლე გადარჩება. მუტაცია ერთობლივ ვარგისიანობას ამაღლებს და პოპულაციაში სწრაფად ვრცელდება.

ზემოთ აღწერილი სცენარის განვითარებისთვის საჭიროა, რომ ოჯახის წევრები ერთად დარჩნენ და ერთი მტაცებლის გამოცდილებამ და-ძმების შეჭმას ხელი შეუშალოს. პეპლებსა და ლამის პეპლებში გამაფრთხილებელი შეფერილობა და მატლების გაერთიანებები ერთმანეთთან მჭიდროდ არის დაკავშირებული (სილენ-ტალბერგი და ლაიმარი 1988), რაც ეთანხმება მოსაზრებას, რომ ნათესავების სელექცია გამაფრთხილებელი შეფერილობის ევოლუციაში მნიშვნელოვანია (სურ. 34.13). სახეობებში, რომლებიც კვერცხს ბევრ მცენარეზე დებენ, გამაფრთხილებელი შეფერილობა იშვიათია.

34.9. თამაშის თეორიის მოდელი გვიჩვენებს, როგორ უნდა ურთიერთობდნენ ინდივიდები სოციალურად დიდ პოპულაციაში

ეგოიზმი შორეული ნათესავების მოქმედებას განსაზღვრავს. ეგოისტური მოქმედების პარადოქსი სოციალურად არის, რომ კონფლიქტი ეგოისტი ინდივიდების რეპროდუქციულ წარმატებას თანამშრომლურ ინდივიდებზე ნაკლებს ხდის. ბუნებრივი გადარჩევა უპირატესობას რეპროდუქციულ წარმატებას ანიჭებს, ამიტომ საზოგადოებებში თანამშრომლობა

უნდა ჩამოყალიბდეს. თუ საზოგადოება თანამშრომლური წევრებისგან შედგება, ეგოისტი ინდივიდი რეპროდუქციულ წარმატებას „ტყუილის“ შედეგად იმაღლებს. აქედან გამომდინარე, ბუნებრივი გადარჩევა ყოველთვის ეგოისტურ მოქმედებას უპირატესობას ანიჭებს და სწორედ ეს უშლის ხელს ჯგუფებს თანამშრომლური მოქმედების ზღვარი გადალახოს და ნამდვილი საზოგადოება გახდეს.

ქორი-მტრედის თამაში

ზემოთ მოყვანილი, პესიმისტური არგუმენტის ლოგიკის ჩვენებისთვის თამაშის თეორიის ანალიზი შეგვიძლია გამოვიყენოთ (სმიტი 1982, მეინარდ სმიტი 1982). ანალიზს ქორი-მტრედის თამაში ეწოდება. დავუშვათ, პოპულაციაში ინდივიდების ორი სახეობა შედის. ერთი სახეობა კონფლიქტურ სიტუაციებში ყოველთვის ეგოისტურად იქცევა, ცდილობს რესურსი მოიპოვოს და გამარჯვების შემდეგ მთელი პრიზი თავისთვის დაიტოვოს. ასე მოქმედებს ქორი (H). მეორე სახეობა ანუ მტრედი (D) არასდროს იბრძვის პოტენციური რესურსისთვის და რესურსს სხვა მტრედებთან თანაბრად იყოფს. ორ ინდივიდს შორის დაპირისპირებას ყოველთვის აქვს პოტენციური პრიზი ანუ სარგებელი (B) და საფასური (C). მტრედებისა თუ ქორების მონაგები შეჯიბრის მეორე მონაწილეზე ანუ მის ქორობაზე ან მტრედობაზე დამოკიდებული (ცხრილი 34.2). მაგალითად, ორი ქორი ყოველთვის იბრძვის და თითოეული საშუალოდ რესურსის ნახევარს იღებს ანუ მონაგებია $\frac{1}{2}B-C$. მტრედისა და ქორის დაპირისპირებისას, ქორი მთელ რესურსს საფასურის გარეშე იღებს და მონაგებია B . მტრედების შეჯიბრისას მონაგებია $\frac{1}{2}B$ და საფასური არ გვაქვს.

საშუალო მონაგები (ვარგისიანობაში შეტანილი წვლილი) პოპულაციაში შემავალი ორი სახეობის ინდივიდის პროპორციულ რაოდენობაზე დამოკიდებული. დავუშვათ, p არის ქორების პროპორციული რაოდენობა, ხოლო $(1-p)$ – მტრედების პროპორციული რაოდენობა. მონაგები ასე ნაწილდება: ქორები იღებენ $p(\frac{1}{2}B - C) + (1-p)B$ -ს, ხოლო მტრედები $\frac{1}{2}(1-p)B$. მხოლოდ ქორებისგან შემდგარ ($p = 1$) პოპულა-

ცხრილი 34-2 სარგებელი და საფასური ქორი-მტრედის თამაშში

პირველი მოთამაშის მოქმედება	მეორე მოთამაშის პასუხი	
	ქორი	მტრედი
ქორი	კონფლიქტის სარგებელი და საფასურია $\frac{1}{2}B - C$	იღებს მთლიან B სარგებელს
მტრედი	სარგებელიც და საფასურიც 0-ის ტოლია	იყოფს $\frac{1}{2}B$ სარგებელს საფასურის გარეშე

ციაში საშუალო მონაგებია $\frac{1}{2}B - C$, ხოლო მხოლოდ მტრედებისგან შემდგარ ($p = 0$) პოპულაციაში საშუალო მონაგები უფრო მეტია და $\frac{1}{2}B$ -ს ტოლია. სოციალური თვალსაზრისით, მტრედის სტრატეგია უკეთესია. პრობლემა ის არის, რომ მტრედის მოქმედება ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია არ არის. ის ალტერნატიული სტრატეგიის (გენეტიკური მუტაციის) ანუ ქორის მოქმედების შემოსვლას წინააღმდეგობას ვერ უწევს. მტრედების პოპულაციაში შესული ერთი ქორი მტრედების მიერ მიღებულ საშუალო მონაგებზე ორჯერ მეტს იღებს, ვინაიდან ის სხვა ქორებს არ ეჯიბრება. აქედან გამომდინარე, მტრედების სამყაროში ქორის სტრატეგია სწრაფად იმარჯვებს. გარდა ამისა, ქორების პოპულაცია მტრედების შესვლას ეწინააღმდეგება, გარდა იმ შემთხვევისა, როდესაც კონფლიქტის საფასური სარგებელზე ბევრად მეტია. ამ შემთხვევაში, მტრედები ქორების პოპულაციაში არსებობას ახერხებენ, ვინაიდან ქორები ერთმანეთს ებრძვიან და მტრედებისთვის არ ცალიათ. როდესაც p ერთს უახლოვდება (ქორების პოპულაცია), ქორების მონაგებია $\frac{1}{2}B - C$, ხოლო მტრედების მონაგებია 0. მაშასადამე, ქორის მოქმედება ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგიაა, ვიდრე $B > 2C$. როდესაც სარგებელი კონფლიქტის საფასურზე ორჯერ ნაკლებია, მტრედები ქორების პოპულაციაში შესვლას ახერხებენ და საბოლოოდ ქორებისა და მტრედების შერეული საზოგადოება მიიღება, რომელშიც მტრედების პროპორციული რაოდენობა (p) $\frac{1}{2}B/C$ -ს ტოლია. ქორი-მტრედის თამაში არანათესაურ ინდივიდებს შორის თანამშრომლური მოქმედების ჩამოყალიბების სირთულეზე მიუთითებს.

ურთიერთალტრუიზმი

ალტრუიზმის ევოლუციის შეზღუდვის დაძლევის ერთი გზა ურთიერთალტრუიზმის სტრატეგიაა, როდესაც ინდივიდი მტრედებთან თანამშრომლობს (ალტრუისტული), ხოლო ქორებს ებრძვის (ტრივერსი 1971, 1985). ამ ინდივიდის მოქმედება პოპულაციაში შემავალი სხვა ინდივიდების მოქმედებაზეა დამოკიდებული. ამგვარ სტრატეგიას იგივეს დაბრუნებაც ეწოდება. ურთიერთალტრუიზმის საშუალო მონაგები მტრედი-ქორის თამაშში არის $p(\frac{1}{2}B - C) - \frac{1}{2}(1-p)B$ ან $\frac{1}{2}B - pC$. ამონაგები ყოველთვის მტრედზე მეტია და ქორზე ნაკლებია. აქედან გამომდინარე, ურთიერთალტრუიზმი ძლიერი სტრატეგიაა, თუ მტრედებისა და ქორების შერეულ პოპულაციაში შესვლა და დომინირება შეუძლია.

როგორ მოქმედებენ ალტრუისტები ერთმანეთთან? ორი ინდივიდის პირველი შეხება მომავალში მომხდარ ყველა ურთიერთქმედებას განსაზღვრავს. აქედან გამომდინარე, თანამშრომლური საზოგადოება მხოლოდ მაშინ ყალიბდება, როდესაც ინდივიდები თავიდან თანამშრომლობენ, ვიდრე არ გაირკვევა, რომ

ერთ-ერთი ინდივიდი ალტრუისტული არ არის. ურთიერთალტრუიზმი პოპულაციაში თანამშრომლობას იწვევს. ალტრუისტები კარგი ბიჭები არიან და მატყუარებიც არ უყვართ.

ურთიერთალტრუიზმი ალტრუისტული მოქმედების ევოლუციის მოდელია და ინდივიდებს შორის ხანგრძლივ ურთიერთობას ეფუძნება, როდესაც ინდივიდი სხვის მოქმედებას აკვირდება და ამის შესაბამისად იქცევა. ინდივიდის შეცნობა და ალტრუისტული მოქმედების მაღალი ალბათობა ურთიერთალტრუიზმის ევოლუციის აუცილებელი პირობებია. ეს პირობები ფრინველებსა და ძუძუმწოვარი ცხოველების რამდენიმე სახეობაში სრულდება, როდესაც ინდივიდები სრულიად უცნობ სხვა ინდივიდებს კვებავენ. ამ მოქმედებას *alloprenatal care* ეწოდება და ადაპტაციურია, თუ ამგვარი მზრუნველობის მიმღებები დონორს ნათესავად აღიქვამენ და შემდეგ საჭიროების შემთხვევაში დონორს დახმარების ხელს უწვდიან. პროცესს ცრუნათესაურობა ეწოდება (კონორი და კარი 1995). ურთიერთალტრუიზმი ყველაზე უფრო კარგად ვამპირ ლამურებში გამოიხატება, როდესაც კარგად გამოკვებილი ინდივიდები სისხლიან საკვებს სხვა ინდივიდებს უწვნილებენ (ვილიკინსონი 1984). ვამპირი ლამურები პატარა ჯგუფებად ბინადრობენ და ჯგუფის შემადგენლობა რამდენიმე თვის ან წლის განმავლობაში სტაბილურია. ინდივიდები ერთმანეთს კარგად იცნობენ და ნაკლებად თანამშრომლურად განწყობილ ინდივიდებს თავიდან იოლად იშორებენ. ვამპირი ლამურების მხოლოდ 10% ვერ ახერხებს ღამის განმავლობაში ჭამას, ამიტომ საჭმლის გაყოფას დიდი საფასური არ აქვს, თუმცა მშვიდი ინდივიდების გადარჩენისთვის აუცილებელია.

ურთიერთალტრუიზმის კიდევ ერთი პრობლემა ის არის, რომ მას ურთიერთქმედი პარტნიორების არსებობა სჭირდება, ხოლო როდესაც ასეთი ინდივიდები იშვიათია, ვარგისიანობა მცირეა. ალტრუისტული გენი არაურთიერთქმედ პოპულაციაში ძნელად შედის. მიუხედავად ამისა, ურთიერთალტრუიზმი ევოლუციურად სტაბილური სტრატეგია შეიძლება იყოს და ეს ჰიპოთეზა აქსელროდმა და ჰემილტონმა (1981), სმიტმა (1982) და აქსელროდმა და დიონმა (1988) თამაშის თეორიის ანალიზის დახმარებით დაამტკიცეს. დავუშვათ, პოპულაცია სამი გენოტიპისგან შედგე-

		მიმღების სტრატეგია		
		მიღება	შეთავაზება	ურთიერთ-ქმედება
დონორის სტრატეგია	მიღება	0	2	0
	შეთავაზება	-1	1	1
	ურთიერთ-ქმედება	0	1	1

სურ. 34.14. ურთიერთალტრუიზმის თამაშის თეორიის ანალიზში არსებული საფასური

ბა და ესენია: 1) ეგოისტი ინდივიდები, რომლებიც ყველაფერს იღებენ და ვარგისიანობა ორი ერთეულია (A სტრატეგია); 2) ალტრუისტი ინდივიდები, რომლებიც დახმარებას ერთი ერთეულის ხარჯზე გაცემენ (O სტრატეგია); 3) ურთიერთქმედი ინდივიდები (R), რომელთა დამოკიდებულება ინდივიდთან თავად ინდივიდის უკანასკნელ მოქმედებაზეა დამოკიდებული. ორ ინდივიდს შორის ურთიერთქმედებების მონაგების მატრიცა 34.14 სურათზეა გამოსახული. სამივე ტიპის ინდივიდებისგან შემდგარ პოპულაციაში ვარგისიანობებია $W_A > W_R > W_O$, როდესაც ალტრუისტები პოპულაციიდან გამოირიცხებიან, მონაგების მატრიცა მცირდება, ურთიერთქმედი ინდივიდები მიმღებებზე უპირატესობას იძენენ და ურთიერთალტრუიზმი ქარბობს. მხოლოდ მიმღებებისგან შემდგარ პოპულაციაში, ურთიერთქმედი ინდივიდები ვარგისიანობაზე დადებით ზეგავლენას ვერ ახდენენ. აქედან გამომდინარე, ურთიერთალტრუიზმის ევოლუციისთვის რაიმე მექანიზმია საჭირო, რომელიც ურთიერთქმედი ინდივიდების პროპორციულ რაოდენობას იმ დონემდე გაზრდის, როდესაც ისინი ერთმანეთისთვის კარგის გაკეთებას შეძლებენ. ამ პირობის შესრულება საკმაოდ რთულია, ვინაიდან ურთიერთალტრუიზმი რთული სტრატეგიაა და ადრე მიღებულ გამოცდილებაზეა დამოკიდებული.

პატარა ოჯახურ ჯგუფებსა და სოციალურ ჯგუფებში თანამშრომლური და ალტრუისტული მოქმედების ევოლუციის მექანიზმები არსებობს. აბალანსებს თუ არა ამგვარი მოქმედებები ინდივიდის უნივერსალურ ეგოიზმს ჯერ კიდევ გასარკვევია. ურთიერთალტრუიზმის და თანამშრომლობის მექანიზმები ჩვენს კულტურასა და სოციალურ ინსტიტუტებში ჩანერგილია, მაგრამ ტყუილი და ეგოიზმი ასევე ფართოდ არის გავრცელებული. სოციალური მოქმედების კვლევა ეგოიზმის და ჯგუფის ინტერესს შორის დაპირისპირებას ავლენს. კონფლიქტი ყველაზე უფრო ძლიერი მშობელსა და შთამომავლობას შორისაა.

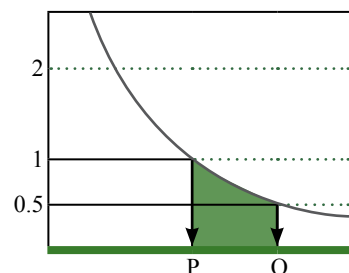
34.10. მშობელთა ინვესტიციების ოპტიმალური დონე შიქლაბა განსხვავდავოდან მშობლებისა შიქლაბისთვის

შვილები მშობლებს პასიურად არ ელოდებიან და მათგან მზრუნველობას ითხოვენ. ახალგაზრდა ცხოველები საჭმელს თხოულობენ, ხოლო კვერცხი საკვებ ნივთიერებებს დედის სისხლიდან ან საკვერცხეების ქსოვილებიდან იღებენ. მშობლის და შვილის ვარგისიანობის ინტერესები ემთხვევა. როდესაც შთამომავლობა თავს კარგად გრძნობს, ასევეა მშობლის გენებიც. როდესაც შთამომავლობის მიერ რესურსების ეგოისტურად დაგროვება მშობლების რეპროდუქციულ წარმატებას ამცირებს, მშობლისა და შვილების კონფლიქტი ხდება. ტრივერსმა (1974) მშობლისა და შვილების კონფლიქტს თეორიული საფუძველი პირველმა დაუდო. მშობლიური მზრუნ-

ველობის თითოეული აქტი შთამომავლობისთვის სასარგებლოა, ვინაიდან მისი სიცოცხლისუნარიანობა იზრდება, თუმცა მშობელი გარკვეულ საფასურს იღებს, რაც მომავალ თაობაზე უარყოფითად აისახება. ერთ თაობაზე განაწილებული რესურსის სხვა თაობას ვერ გადაეცემა. მშობლიური მზრუნველობის გახანგრძლივება მომდევნო თაობის წამოსვლას აყოვნებს. შთამომავლობაზე ზრუნვასთან დაკავშირებული რისკები ამცირებს ალბათობას, რომ მშობელი შემდეგი თაობის გამოზრდას შეძლებს. აქედან გამომდინარე, მშობელსა და მომავალ რეპროდუქციულ წარმატებას შორის ყოველთვის კონფლიქტია. შთამომავლობა ამ კონფლიქტის გადაჭრას თანამედროვე რეპროდუქციული წარმატების (ანუ საკუთარი თავის) სასარგებლოდ ცდილობს. მშობლები სარგებელს მათი წვლილის უფრო თანაბრად განაწილების შედეგად იღებენ.

მშობლის თვალთახედვით, შთამომავლობის ყველა წევრი გენეტიკურად თანაბარია და მათი გამორჩევა არ შეიძლება. შვილების თვალსაზრისით, თითოეულ მათგანს საკუთარ დაზე ან ძმაზე ორჯერ მეტი გენეტიკური ღირებულება აქვს, ვინაიდან მისი და ან ძმა ინდივიდის გენების მხოლოდ ნახევარს ატარებს. აქედან გამომდინარე, როდესაც ინდივიდი მშობლიური მზრუნველობის გამაძლიერებელ გენეტიკურ ფაქტორს ფლობს, ამ თვისებას უპირატესობა მანამდე აქვს, ვიდრე მშობლის მიერ გადახდილი საფასური ინდივიდის მიერ მიღებული სარგებლის ორჯერ ნამრავზე ნაკლებია. სწორედ ეს არის ეგოისტური მოქმედების ზღვარი ნათესავების სელექციისას.

შთამომავლობა ვითარდება და თვითკმარი ხდება, რის შედეგადაც მზრუნველობის გაგრძელების სარგებლის საფასურთან შეფარდება მცირდება (სურ. 34.15). მშობლის მოქმედების საფასური შთამომავლობის ასაკთან



სურ. 34.15. მშობლიური მზრუნველობის აქტის სარგებლის საფასურთან შეფარდება შთამომავლობის ასაკის ზრდასთან ერთად მცირდება. შთამომავლობის ყველა ინდივიდს მშობლისთვის თანაბარი გენეტიკური ღირებულება აქვს, ამიტომ მშობლები მომავალი თაობის გაჩენაზე მაშინ გადაერთვებიან, როდესაც სარგებლის საფასურთან შეფარდება 1-ზე ნაკლები (P ასაკში) გახდება. დებსა და ძმებს შორის ნათესაურობის კოეფიციენტი 0,5 და ერთობლივი ვარგისიანობის არგუმენტების თანახმად, შთამომავლობა მშობლიურ მზრუნველობას მანამდე ითხოვს, ვიდრე სარგებლის საფასურთან შეფარდება 0,5-ის ტოლია (O ასაკი). განსხვავება მშობელსა და შთამომავლობას შორის კონფლიქტური რეგიონის (გამუქებული ფართობი) გაჩენას იწვევს.

ერთად ოდნავ იცვლება, ხოლო როდესაც ახალგაზრდა მნიფდება და საკუთარ თავს უკეთესად უვლის, მშობლიური მზრუნველობის სარგებელი კლებულობს. როდესაც სარგებელის საფასურთან შეფარდება 1-ზე ნაკლებია, მშობელი მზრუნველობას წყვეტს და მომავალი თაობის გაჩენაზე გადაერთვება. დაფუშვით, შთამომავლობას მშობლიური მზრუნველობის მოთხოვნის გამაძლიერებელი გენი აქვს. შთამომავლობის ერთობლივი ვარგისიანობა მშობლიური მზრუნველობის საფასურს უყურადღებობის საფასურის ნახევრით ამცირებს, მშობლიური მზრუნველობა მანამდე უნდა გაგრძელდეს, ვიდრე სარგებლის საფასურთან შეფარდება 0,5-ია. შეფარდება კიდევ უფრო ნაკლები უნდა იყოს, როდესაც შთამომავლობაში ნახევარდები და ნახევარძმები შედიან. აქედან გამომდინარე, $B/C=1$ ასაკსა და 0,5-ის ასაკს შორის პერიოდი მშობელსა და შვილს შორის კონფლიქტის პერიოდია.

მოზრდილი ასაკის ადამიანები მშობლებთან კონფლიქტში ხვდებიან, თუ ისინი მათთან ერთად ცხოვრებას განაგრძობენ. ბიოლოგების აზრით, იგივე ტიპის კონფლიქტი ძუძუმწოვარი ცხოველებისა და ფრინველების ბევრ სახეობაში გვხვდება. ზოგჯერ ახალგაზრდებს საკუთარ თავზე ზრუნვა შეუძლიათ და მშობლებს საკვებს ართმევენ. მკითხველმა შესაძლოა იფიქროს, რომ კონფლიქტში მშობლებს უპირატესობა აქვთ, მაგრამ მშობლები ჯერ კიდევ მზარდი და დამოკიდებული ინდივიდების მოთხოვნებზე დადებითად რეაგირებენ და ამისთვის ადაპტირებულნი არიან. ახალგაზრდული შეხედულების და მოქმედების შედეგად, შთამომავლობა მშობლების პასუხისმგებლობით სარგებლობს და მშობლიურ მზრუნველობას იხანგრძლივებს.

34.11. ეუსოციალური მწერების თანასაზოგადოებაში დაყვარებულია დამამიჯნოვითა ალტრუიზმსა და მშობელთა დასაოტოზმზა

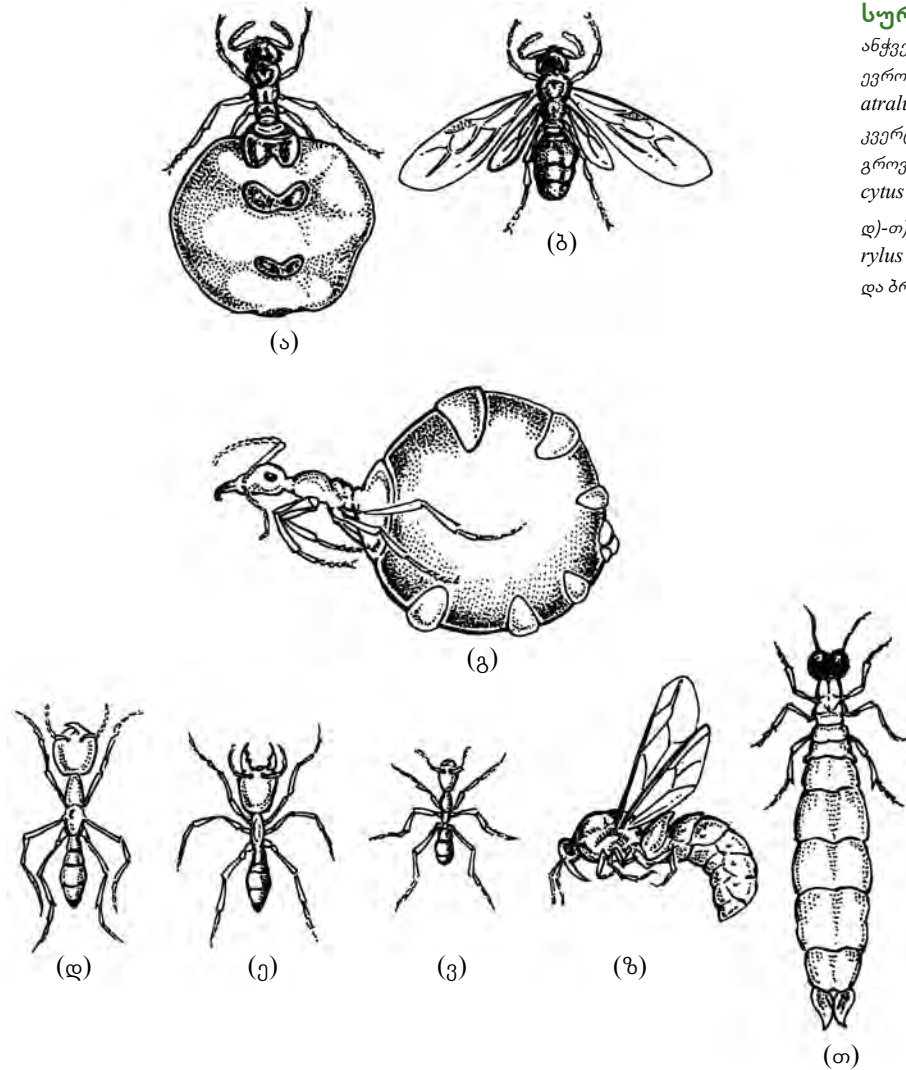
ტერმიტების, ჭიანჭველების, ფუტკრების და კრაზანების რთული თანასაზოგადოებები ეკოლოგებისთვის გამოწვევაა, ვინაიდან მათში არარეპროდუქციული

კასტები არსებობს (ბროკმანი 1984, ვესტ-ებერჰარდი 1981, ჩო და კრესპი 1997). ეკოლოგებს შორის მწერებისა და სხვა ფეხსახსრიანების სოციალურ სისტემებთან დაკავშირებული ტერმინოლოგიის შესახებ აზრთა სხვადასხვაობა არსებობს (უილსონი 1971, შერმანი და სხვები 1995, კრესპი და ჩო 1997). კრესპის და იანეგას (1995) სქემაში ხუთი განსხვავებული სოციალური სისტემა არსებობს და ისინი სოციალური მოქმედების ევოლუციის პროგრესირებად საფეხურებზე არიან (ცხრილი 34.3). ქვესოციალურ სისტემებს მშობლიური მზრუნველობა ახასიათებს. კოლონიურ საზოგადოებებში გამრავლების ადგილებს რამდენიმე მდებრი იყოფს და თითოეული თავის შთამომავლობას ცალკე უვლის. გ. უეცმა და მისმა კოლეგებმა დაახლოებით 10 წლის განმავლობაში კოლონიური, ქსელის მქსოველი ობობა *Mepeteira incrassata* გამოიკვლიეს და მისი შედეგები კოლონიური სისტემების გააზრებისთვის ძალიან სასარგებლო აღმოჩნდა. ობობები მარტოსულად და კოლონიებში ბინადორბენ. კოლონიებში მობინადრე ობობები უფრო დიდი რაოდენობით მსხვერპლს იჭერენ და მსხვერპლის სახეობაც ნაკლებად ცვალებადია (რიპსტრა 1989, უეცი 1988, სპილერი 1992). *Mepeteira*-ს კოლონიები მტაცებლებსა და პარაზიტოიდებსაც იზიდავენ (სპილერი და შონერი 1989, ჰიბერი და უეცი 1990, უეცი და ჰიბერი 1994), რაც კოლონიური არსებობის საფასურია. საფასური ბალანსდება, ვინაიდან კოლონიებში მობინადრე ობობები მტაცებლობისგან უფრო დაცულნი არიან (რეიორი და უეცი 1990, 1993).

კომუნალური, თანამშრომლური დაწყვილების და ეუსოციალური სისტემები სხვადასხვა ინდივიდებს შორის მშობლიურ მზრუნველობაში თანამშრომლობის ზრდადი კონტინუუმის გასწვრივ მდებარეობს, ფუნქციების განაწილება და მზრუნველობაზე სპეციალიზაცია იზრდება. კომუნალური სახეობის ინდივიდები ახალგაზრდობას ერთად უვლიან და თანამშრომლურად დაწყვილებულ სახეობებში ფუნქციების დაყოფა ხდება. ეუსოციალურ სისტემებში შემავალი ინდივიდები შეუქცევადად მოქმედებენ (კრესპი და იანეგა 1995). ეუსოციალურობა ტერმიტებში (*Isoptera*), ჭიანჭველებში, ფუტკრებში და კრაზანებში (*Hymenoptera*)

ცხრილი 34-3 ფეხსახსრიანების სოციალური სისტემების ტიპები

საზოგადოების ტიპი	შთამომავლობაზე ზრუნვა	გამრავლების საერთო ადგილი	თანამშრომლობა შთამომავლობაზე ზრუნვისას	შთამომავლობაზე <i>Alloparental</i> ზრუნვა	სახეობები
ქვესოციალური	+				
კოლონიური	—	+			
კომუნალური	+	+	+		
თანამშრომლური დაწყვილება	+	+	+	+	
ეუსოციალური	+	+	+	+	+



სურ. 34.16. რამდენიმე სახეობის ჭიანჭველის სახეობებს შორის ცვალებადობა. ევროპულ სოციალურ პარაზიტ *Anergates atralulus*-ის ა) ქალწული დედა და ბ) ბებერი, კვერცხისმდებელი დედა. გ) თაფლის შემგროვებელი მექსიკური ჭიანჭველა *Myrmecocytus melliger*-ის კარგად გამოკეცილი მუშა. დ)-თ) აფრიკული მოხეტიალე ჭიანჭველა *Dorylus nigricans*-ის ბრმა მუშა, ფრთიანი მამრი და ბრმა და უფრთო დედა.

გვხვდება, თუმცა ეუსოციალურობის ელემენტები ობობის ზოგიერთ სახეობაში და აფრიკულ *mole rat*-შიც გვხვდება.

მწერების ეუსოციალური საზოგადოების რთულ ორგანიზაციაში ერთი და რამდენიმე კვერცხისმდებელი მდედრები დომინირებენ, რომელთაც დედები ეწოდებათ. დედის არარეპროდუქციული შთამომავლობა საჭმელს აგროვებს და დებისა და ძმების განვითარებაზე ზრუნავს, რომლებიც სქესობრივად მწიფდებიან, კოლონიას ტოვებენ და ახალ კოლონიებს აარსებენ. მწერების საზოგადოებების უმეტესობა უზარმაზარი გაფართოებული ოჯახებია.

ბიოლოგების აზრით, ფუტკრებში, კრაზანებსა და ჭიანჭველებში ეუსოციალურობა დამოუკიდებლად განვითარდა. ეუსოციალურობამდე მისვლის გზა ნათელი არ არის. ევოლუციური საფეხურების საყოველთაოდ მიღებულ მიმდევრობაში მშობლიური მზრუნველობის ხანგრძლივი პერიოდი შედის, როდესაც მშობლები ბუდეს იცავენ ან მატლებს ფრინველების მსგავსად კვებავენ. თუ მშობლები პირველი შთამომავლობის გაზრდის შემდეგ ცხოვრებას და კვერცხისდებას განაგრძობენ, მაშინ მათი შთამომავლობა შემ-

დგომი თაობის გაზრდაში ხელს შეუწყობთ. თაობების ამგვარი გადაფარვა მწერებში გავრცელებული არ არის, ხოლო ხანგრძლივი მშობლიური მზრუნველობა ეუსოციალურობის ჩამოყალიბების აუცილებელი ინგრედიენტია. როდესაც შთამომავლობა გაზრდის შემდეგაც მშობელთან რჩება, ის საკუთარ რეპროდუქციულ ფუნქციას თავს ანებებს და მხოლოდ მშობლის გამრავლებაზე ზრუნავს (სეგერი (1991) სოციალური ორგანიზაციის ევოლუციის შესახებ არსებულ მოსაზრებებს მიმოიხილავს).

ფუტკრების საზოგადოებების ორგანიზაცია მარტივია. მდედრები სტერილურ მუშათა სახეობად და რეპროდუქციულ სახეობად იყოფიან, რომელიც სეზონურად იქმნება. ინდივიდის რომელიმე სახეობისთვის მიკუთვნება განვითარებადი მატლისთვის საკვების მიწოდების ხარისხზეა დამოკიდებული (ლაითი 1942, 1943). სტერილური სახეობების დიფერენციაცია გარემო ფაქტორების შედეგია (ბრაიანი 1979, 1980). სქესობრივი ფორმების განვითარების შეფერხება დედის მიერ წარმოქმნილი ნივთიერების მატლისთვის მიწოდებითაც შეიძლება იყოს გამოწვეული. მუშა ფუტკარი რეპროდუქციული მდედრის განვითარების

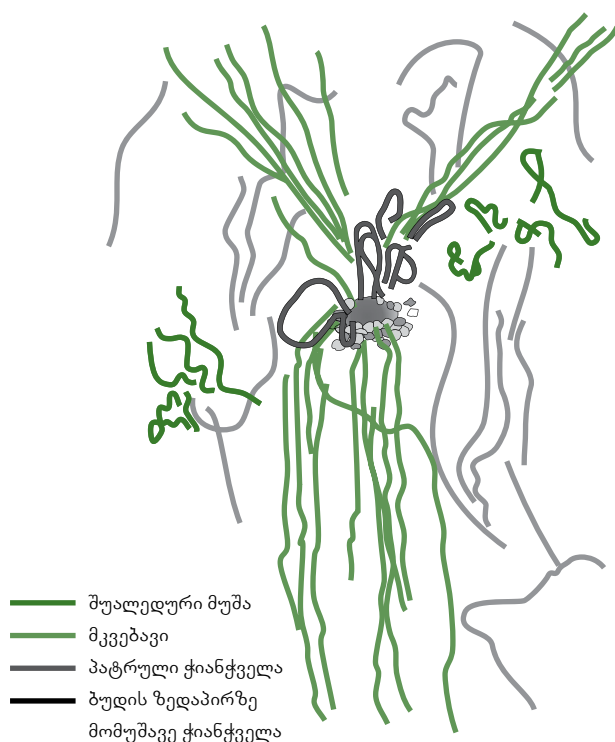


სურ. 34.17. ფოთლისმჭრელი ჭიანჭველები ბუდეს უბრუნდებიან. ფოთლის ნაკუნზე პატარა მუშა ჭიანჭველა ზის

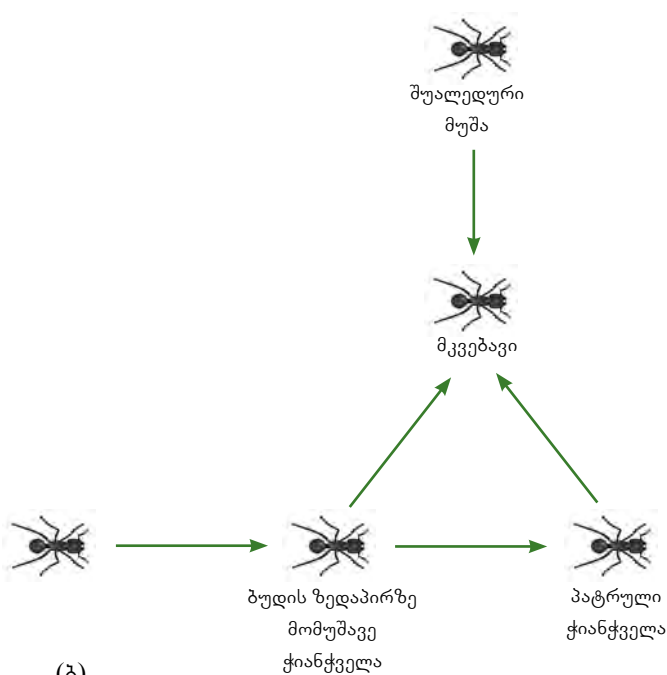
ერთ-ერთი ეტაპია, როდესაც განვითარება სქესობრივ მომწიფებამდე წყდება.

ჭიანჭველების და ტერმიტების კოლონიებში მუშა სახეობების უწყვეტი გრადაცია ხდება. გრადაცია კოლონიის გამოკვებაზე პასუხისმგებელი პატარა ზომის ინდივიდებიდან დაუპატიჟებელი სტუმრების-გან დაცვაზე პასუხისმგებელ, დიდი ზომის ინდივიდებამდე გრძელდება (ოსტერი და უილსონი 1978; სურ.

34.16). ფოთლისმჭრელ ჭიანჭველებში (*Atta*) ზოგჯერ დიდი ზომის მუშებს ფოთლის ნაწილები მიაქვთ და მათზე პატარა ზომის მუშები ზიან. პატარა ზომის მუშები პარაზიტულ ბუზებს განდევნიან (სურ. 34.17). მწერების საზოგადოებებში შემავალ მუშებს მოცემულ დროს გარკვეული ფუნქცია აქვთ, თუმცა ფუნქცია მუშის ასაკთან ან კოლონიის მდგომარეობასთან ერთად იცვლება. აშშ-ს სამხრეთ-დასავლეთის უდაბ-



(ა)



(ბ)

სურ. 34.18. ჭიანჭველა-მომკალის (*Pogonomyrmex barbatus*) მუშის ოთხი სახეობის მიერ განვლილი ტრაექტორია ბუდის გარეთ. ბ) ფუნქციების ცვლილება ბუდის მდგომარეობის შეცვლისას

ნოებში მცხოვრები ჭიანჭველა-მომკლების მუშების ხუთი სხვადასხვა სახეობა არსებობს და ესენია: ბუდის შიგნით მომუშავე (პატარებზე ზრუნვა, ბუდის აგება, თესლის შენახვა) ჭიანჭველები, შუალედური მუშა ჭიანჭველები, მკვებავი ჭიანჭველები, პატრულები და ბუდის ზედაპირზე მომუშავე ჭიანჭველები (სურ. 34.18ა). ბუდის მდგომარეობის შეცვლა ჭიანჭველების ფუნქციების შეცვლას იწვევს. მაგალითად, საკვების ხელმისაწვდომობის შედეგად, შუალედური მუშები, ბუდის ზედაპირზე მომუშავე ჭიანჭველები და პატრულები კვებაზე გადადიან. უცხო ჭიანჭველების შემოჭრის საფრთხის შედეგად, ბუდის ზედაპირზე მომუშავე ჭიანჭველები პატრულებად იქცევიან და კოლონიას იცავენ (სურ. 34.18ბ).

ფუტკრების, ჭიანჭველების და კრაზანების საზოგადოებებისგან განსხვავებით, ტერმიტების კოლონიების სათავეში დედოფლისა და მეფის წყვილია, რომელიც სქესობრივი გამრავლების შედეგად მუშებს წარმოშობს. მუშები მდედრები და მამრები არიან, თუმცა მეფის ან დედოფლის გარდაცვალებამდე არც ერთი სქესობრივად არ მწიფდება. ჭიანჭველების, ფუტკრების და კრაზანების კოლონიების შემქმნელი დედები სიცოცხლის განმავლობაში მხოლოდ ერთხელ წყვილდებიან და შთამომავლობის შექმნისთვის საჭირო სპერმას მუდმივად ინახავენ. შთამომავლობის რაოდენობა 10-15 წლის განმავლობაში ზოგჯერ მილიონსაც აღწევს. წინა თავიდან გამომდინარე, სიფრიფანაფრთიანებს სქესის განმსაზღვრელი ჰაპლოდიპლოიდური მექანიზმი აქვთ და ყველა მუშა განაყოფიერებული კვერცხიდან გაჩენილი მდედრია.